

DOI: 10.11829/j.issn.1001-0629.2019-0526

赵鸿怡, 张勇, 崔媛, 郑秋竹, 田昆, 黄晓霞. 退化梯度上滇西北高山草甸植物群落的补偿生长能力. 草业科学, 2020, 37(6): 1025-1034.

ZHAO H Y, ZHANG Y, CUI Y, ZHENG Q Z, TIAN K, HUANG X X. Study on the compensatory growth of alpine meadows along a degradation gradient in northwestern Yunnan Province. Pratacultural Science, 2020, 37(6): 1025-1034.

退化梯度上滇西北高山草甸植物 群落的补偿生长能力

赵鸿怡¹, 张 勇¹, 崔 媛¹, 郑秋竹¹, 田 昆^{1,2}, 黄晓霞^{3,4}

(1. 西南林业大学 国家高原湿地研究中心 / 湿地学院, 云南 昆明 650224; 2. 滇池湿地生态系统国家定位观测站, 云南 昆明 650224; 3. 云南大学地球科学学院, 云南 昆明 650091; 4. 云南大学云南省高校低纬高原大气环境与边界层过程重点实验室, 云南 昆明 650091)

摘要: 为探究退化梯度上滇西北高山草甸植物群落补偿生长能力及其维持机制, 本研究于 2018 年 7 月–9 月在滇西北的 3 个草甸退化梯度 [重度退化 (heavy degradation, HD)、中度退化 (medium degradation, MD)、无退化对照 (control, CK)] 上开展原位刈割试验以分析草甸植物的补偿生长能力, 同时采集、分析相应土壤样品的理化性质用于分析草甸植物补偿生长能力的维持机制。结果表明: 1) 随退化程度增加, 草甸植物群落总盖度、平均高度及地上生物量逐渐降低; 2) 随退化程度增加, 土壤容重、土壤含水率、平均粒径、总氮含量及土壤有机碳含量逐渐降低; 土壤 pH、速效氮含量在退化梯度间没有显著差异 ($P > 0.05$), 土壤有效磷含量的排序为 MD > CK > HD; 3) 各退化梯度的草甸植物群落均发生了超补偿生长, 且超补偿生长能力在退化梯度间没有显著差异 ($P > 0.05$)。禾本科和杂类草植物的超补偿生长能力在退化梯度间没有显著差异, 莎草科植物的超补偿生长能力排序为 HD > MD > CK; 4) 相较于禾本科和莎草科, 杂类草的超补偿生长能力受土壤理化性质的影响更小; 5) 相较于 CK 和 MD 样地, 土壤理化性质对 HD 样地植物群落超补偿生长能力的影响程度更深。本研究表明, 退化虽可导致草甸植物群落和土壤理化性质发生明显的负面变化, 但当土壤理化性质的变化尚不足以限制植物群落的超补偿生长能力时, 植物群落的超补偿生长能力可维持不变。

关键词: 高山草甸; 退化; 刈割试验; 补偿生长; 滇西北

文献标志码: A 文章编号: 1001-0629(2020)06-1025-10

Study on the compensatory growth of alpine meadows along a degradation gradient in northwestern Yunnan Province

ZHAO Hongyi¹, ZHANG Yong¹, CUI Yuan¹, ZHENG Qiuzhu¹, TIAN Kun^{1,2}, HUANG Xiaoxia^{3,4}

(1. National Plateau Wetlands Research Center/College of Wetlands, Southwest Forestry University, Kunming 650224, Yunnan, China; 2. National Positioning Research Station for Dianchi Wetland Ecosystem, Kunming 650224, Yunnan, China; 3. School of Earth Sciences, Yunnan University, Kunming 650091, Yunnan, China; 4. Key Laboratory of Atmospheric Environment and Boundary Layer Process of Low Latitude Plateau, Yunnan University, Kunming 650091, Yunnan, China)

Abstract: To identify the compensatory growth ability of alpine meadows and the mechanisms underlying the process of land degradation in northwestern Yunnan province (NYP), this study specified three degradation levels, i.e., heavy degradation (HD), moderate degradation (MD), and control (CK). An in situ mowing experiment was conducted to test the

收稿日期: 2019-10-24 接受日期: 2020-02-19

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31901394、31560181); 云南省科技厅科技计划项目 (2018FD046)

第一作者: 赵鸿怡 (1993-), 女, 山东青岛人, 在读硕士生, 研究方向为草地生态学。E-mail: 603451801@qq.com

通信作者: 张勇 (1988-), 男, 云南迪庆人, 讲师, 博士, 研究方向为生态系统修复与管理。E-mail: zhy1902@126.com

strength of alpine meadow compensatory growth across these three degradation levels from July to September 2018. Meanwhile, soil samples were collected and soil physical and chemical properties, such as bulk density, moisture, average particle size, pH, total organic carbon, total nitrogen, available nitrogen, and available phosphorus, were measured. The results showed that the total coverage, average height, and aboveground biomass of alpine meadows decreased along the degradation gradient. Regarding soil variables, the soil bulk density, soil moisture, average particle size, total nitrogen, and total organic carbon decreased along the degradation gradient. There were no significant differences in soil pH or available nitrogen content among degradation gradients, while the order of available phosphorus was MD > CK > HD. Additionally, the over-compensatory phenomenon was detected across all degradation levels, and there was no significant difference in the strength of over-compensatory growth among the degradation levels. The strength of over-compensatory growth of Gramineae and forbs did not change significantly across the degradation gradient, whereas the strength of over-compensatory growth of Cyperaceae increased as degradation level increased, i.e. CK < MD < HD. Compared to Gramineae and Cyperaceae, the over-compensatory growth of forbs was less affected by soil physicochemical properties. Finally, the effects of soil physicochemical properties on the over-compensatory growth of alpine meadows in HD were stronger than in those in CK and MD. This study suggests that although the plant communities and some soil physicochemical properties could be negatively affected by land degradation, the over-compensatory growth of plant communities could remain stable if the negative changes of soil physicochemical properties do not restrict the over-compensatory growth of plants in the alpine meadows of NYP.

Keywords: Alpine meadow; degradation; mowing experiment; over-compensatory growth; northwestern Yunnan Province

Corresponding author: ZHANG Yong E-mail: zhy1902@126.com

补偿生长是植物受到外界干扰后在生长过程中为生存和繁殖所形成的适应策略^[1-2], 是植物经由调节能量分配模式、改变自身形态或生理特征的途径来削弱所受的外界损害, 植物补偿生长分为欠补偿生长、等补偿生长和超补偿生长 3 类^[1, 3-5]。研究表明, 植物发生超补偿生长需具备特定的环境条件, 如肥沃的土壤和湿润的环境^[6]。高山草甸是一种隐域植被类型, 分布于寒冷、潮湿、土壤有机质含量高的高山环境, 已有研究表明, 高山草甸植物具备发生超补偿生长的能力^[7-9]。当前, 青藏高原腹地及其周边山区的草甸发生严重退化已是不争的事实^[10-11], 大量的研究主要关注草甸退化后植物群落结构和功能^[12-13]、土壤理化性质^[14-15]、土壤微生物及其活性^[16-17]等的变化过程, 少有研究关注退化梯度上草甸植物补偿生长能力的变化规律。

滇西北地处青藏高原南端, 位于横断山区的核心地带^[18-19], 是全球重要的生物多样性热点区域之一^[20-21], 对我国生物多样性保护和水源涵养有重要作用^[22]。滇西北地区分布着约 1 400 km² 高山草甸生态系统^[23], 它们是该地区旅游业和畜牧业发展的物质基础。由于全球气候变化、人口增加、过度放牧

以及旅游干扰等自然和人为因素共同影响, 滇西北高山草甸生态系统已出现了严重退化的情况^[24-27]。其中, 由于旅游人数逐年增加, 旅游干扰(尤其是游客践踏)已成为该地区草甸退化的重要驱动力, 旅游践踏对滇西北高山草甸植物群落结构和生产力的负面影响越来越明显^[28]。去除踩踏干扰后, 滇西北地区高山草甸植物的盖度和生物量会逐渐恢复^[28-29]。已有研究认为不同草甸植物对踩踏干扰的抵抗力和恢复力是滇西北高山草甸实现自我修复的重要机制^[29]。相较于抵抗力和恢复力, 植物的补偿生长能力可更直接地体现草甸应对踩踏干扰的能力, 但目前尚不清楚草甸植物群落的补偿生长能力是否会因踩踏干扰导致的退化而发生变化。因此, 本研究以受严重旅游活动干扰的滇西北高山草甸为研究对象开展原位刈割试验, 拟验证以下假设: 1) 草甸植物群落的补偿生长能力随退化强度增加而减弱; 2) 土壤理化性质恶化会导致退化梯度上草甸植物补偿生长能力减弱。通过刈割试验开展退化梯度上草甸植物补偿生长能力研究, 有助于了解滇西北高山草甸植物对踩踏干扰的适应性, 为该地区高山草甸的退化治理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验设计

1.1.1 研究区概况

刈割试验位于云南省香格里拉市石卡雪山山麓的古草原，该区域地形平坦，海拔 3 280–3 350 m，属于典型的寒温带山地季风气候，夏秋多雨、冬季干旱，6 月–9 月的降水量占全年降水量的 70% 以上^[29-30]。据国家气象信息中心 2000–2016 年资料，研究区内年均温 6.9℃，年均降水量 619.5 mm。从古草原的高山草甸以杂类草为优势功能群，其在生长季盛开各色野花，因此也被称为“五花草甸”，其土壤类型主要为高山草甸土^[31]。近年来由于旅游人数逐年增加，从古草原上形成了由旅游踩踏和车辆碾压所造成的纵横交错、不同级别的游径，且道路越宽，路边植被盖度越低。由此，本研究根据植被覆盖度和天然草地退化分级指标 (GB19377–2003) 设置了 3 个退化梯度 [重度退化 (heavy degradation, HD)、中度退化 (medium degradation, MD) 和对照 (control, CK)] 于 2018 年 7

月–9 月进行刈割试验。

1.1.2 刈割试验

在每个退化梯度上随机选择 3 条独立游径，在每条游径上，距路边 10 cm 设置 1 个 1 m × 10 m 的调查样地，将每个样地分成 10 个 1 m × 1 m 的方格，随机抽取 3 个 1 m × 1 m 的方格进行刈割试验 (图 1)。每个方格等分为 4 个 50 cm × 50 cm 的样方，选取靠近路边的样方作为刈割样方，与之平行的样方为对照，在紧挨刈割样方的一侧采集土样 (图 1)。每个退化梯度内，刈割样方和对照样方的植物群落的总盖度、平均高度和物种丰富度没有显著差异 ($P > 0.05$) (表 1)。刈割试验开展过程如下：1) 于 2018 年 7 月，对刈割样方进行刈割，留茬高度为 1 cm，刈割的植物样品按杂类草、禾本科和莎草科 3 个功能群分袋、带回实验室；2) 于 2018 年 9 月，对刈割样地和对照样地进行刈割，留茬高度 1 cm，刈割的植物样品也按不同功能群分袋、带回实验室；3) 采集的植物样品带回实验室后，将其放入 62℃ 的烘箱里烘至恒重，然后称重。依据 7 月和 9 月的地上生物量计算草甸植物的补偿生长指数。

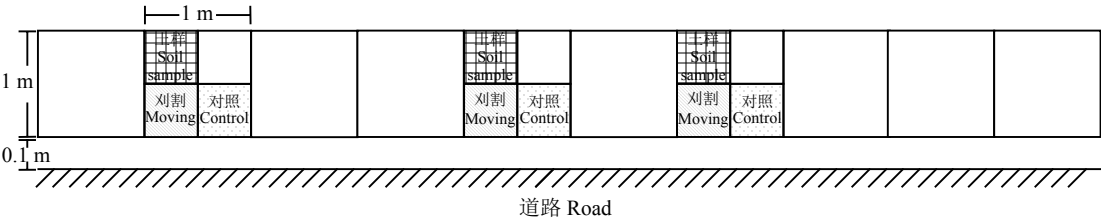


图 1 样地示意图

Figure 1 Illustration of a sampling site

表 1 退化梯度上刈割样方和对照样方草甸植物群落概况

退化梯度 Degradation level	样地 Plot	总盖度 Total cover/%	平均高度 Average height/cm	物种丰富度 Species richness
重度退化 Heavy degradation	M	64.33 ± 5.00c	5.92 ± 0.64c	15.11 ± 0.48b
	CK	51.44 ± 9.55c	5.66 ± 0.37c	13.78 ± 1.28b
中度退化 Medium degradation	M	79.56 ± 1.09b	8.44 ± 0.25b	17.56 ± 0.29a
	CK	76.22 ± 0.95b	8.39 ± 0.05b	17.44 ± 0.48a
对照 Control	M	90.89 ± 1.13a	12.03 ± 0.69a	18.44 ± 0.78a
	CK	88.56 ± 0.59a	11.07 ± 1.17a	18.11 ± 0.87a

M代表刈割样方，CK代表对照样方；下同。同列不同小写字母表示相同指标不同处理间差异显著($P < 0.05$)。

M represents mowing quadrats, CK represents control quadrats; this is applicable for the following tables. Different lowercase letters within the same column indicate significant differences between different treatments at the 0.05 level.

1.1.3 土壤理化性质测定

7 月, 在每个刈割样方旁, 用体积 100 cm³ 的环刀取土, 并用常规方法测定土壤容重 (soil bulk density, BD) 及含水量 (moisture); 用直径 5 cm 的土钻取 10 cm 的土柱用作土壤理化性质分析。根据文献 [32] 对土壤基本土壤理化指标进行测定, 土壤样品经各项预处理后, 用全自动激光粒度仪 (HORIBA LA-960S, Japan) 测定土壤粒径; 用电位法测定土壤 pH; 用总有机碳分析仪 (GE Analytical Instruments, America) 测定土壤有机碳 (soil organic carbon, SOC) 含量; 用连续流动分析仪 (SEAL Analytical GmbH, AA3, Germany) 测定土壤全氮 (total nitrogen, TN)、氨态氮 (NH₄-N) 和硝态氮 (NO₃-N) 含量; 用钼抗比色法测定土壤速效磷 (available phosphorous, AP) 含量。

1.2 数据处理和统计分析

采用 Belsky^[1] 提出的补偿指数 (compensation index, CI) 表示植物群落的补偿生长能力, $CI = G/C$, 其中, CI 为补偿生长指数, G 为刈割样方的生物量 (即刈割样方 7 月和 9 月生物量之和); C 为对照样地 9 月份的生物量。以 CI 的大小判断植物群落和各功能群植物的补偿模式: 若 $CI > 1$, 为超补偿; 若 $CI = 1$, 为等补偿; 若 $CI < 1$, 为欠补偿。

物种丰富度: $S = N$; 其中 S 为物种丰富度; N 为样方内出现的植物物种数。

采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 检测退化梯度上植物群落特征 (盖度、平均高度、物种丰富度)、地上生物量、土壤理化性质以及补偿生长能力的差异, 单因素方差分析均在 IBM SPSS Statistics 24.0 中完成。采用冗余分析 (RDA) 探讨草

甸植物群落补偿生长能力和土壤理化性质的关系, RDA 在 Canoco 5 中完成。作图均在 Origin 2018 中完成。

2 结果与分析

2.1 退化梯度上草甸植物群落及土壤理化性质变化特征

草甸植物群落总盖度、平均高度和地上生物量均随退化强度增加而依次显著下降 ($P < 0.05$) (表 2)。HD 样地中的物种丰富度显著低于 MD 和 CK 样地。

HD 样地土壤容重显著高于对照 ($P < 0.05$) (图 2)。退化梯度上, CK、MD、HD 样地的土壤含水率、土壤平均粒径和土壤总氮含量依次显著降低。HD 样地土壤有机碳含量显著低于 MD、CK 样地。退化梯度上土壤有效磷含量的排序为 MD > CK > HD, 土壤 pH、氨氮含量和硝氮含量未发生显著变化 ($P > 0.05$)。

2.2 退化梯度上草甸植物群落的补偿生长能力

HD、MD 和 CK 草甸植物群落的植物补偿指数分别为 2.62、2.22 和 2.20, 退化梯度上草甸植物群落的植物补偿指数无显著差异 ($P > 0.05$) (图 3)。从不同功能群植物看, 禾本科植物的补偿指数在退化梯度间无显著差异, 其均在 2.15 左右。杂类草植物的补偿指数在退化梯度间无显著差异, 其补偿生长强度在 2.22 左右。莎草科植物的补偿指数在退化梯度间存在明显差异 ($P < 0.05$), CK 样地的植物补偿指数为 1.88, 其显著低于 HD (2.69) 和 MD (2.60) 样地 ($P < 0.05$)。

表 2 刈割前退化梯度上草甸植物群落特征
Table 2 Characteristics of plant communities at different degradation levels before the mowing experiment

群落指标 Indices of plant community	重度退化 Heavy degradation (HD)	中度退化 Medium degradation (MD)	对照 Control (CK)
总盖度 Total cover/%	57.89 ± 7.28c	77.89 ± 0.97b	89.73 ± 0.86a
平均高度 Average height/cm	5.79 ± 0.51c	8.42 ± 0.15b	11.55 ± 0.93a
物种丰富度 Species richness	14.45 ± 0.88b	17.50 ± 0.39a	18.28 ± 0.83a
地上生物量 Aboveground biomass/(g·m ⁻²)	117.32 ± 12.84c	163.14 ± 9.46b	236.93 ± 22.93a

同行不同小写字母表示相同指标不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)。
Different lowercase letters within the same row indicate significant difference between different treatments at the 0.05 level.

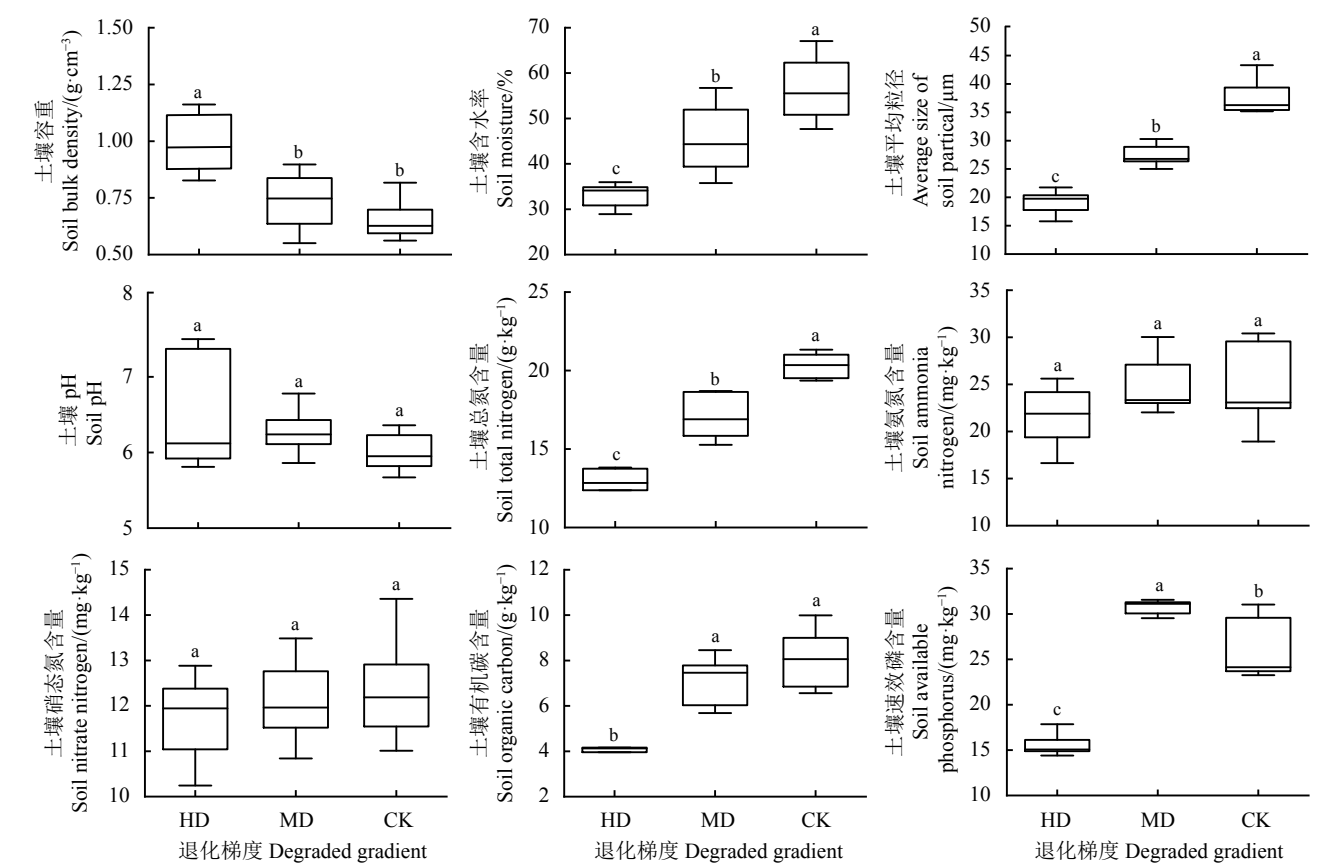


图 2 退化梯度上土壤理化性质变化特征

Figure 2 Soil physical and chemical properties among different degradation levels

HD: 重度退化; MD: 中度退化; CK: 对照。不同小写字母表示处理间差异显著; 下图同。
HD, heavy degradation; MD, medium degradation; CK, the control plots. Different lowercase letters indicate significant difference at the 0.05 level; this is applicable for the following figures as well.

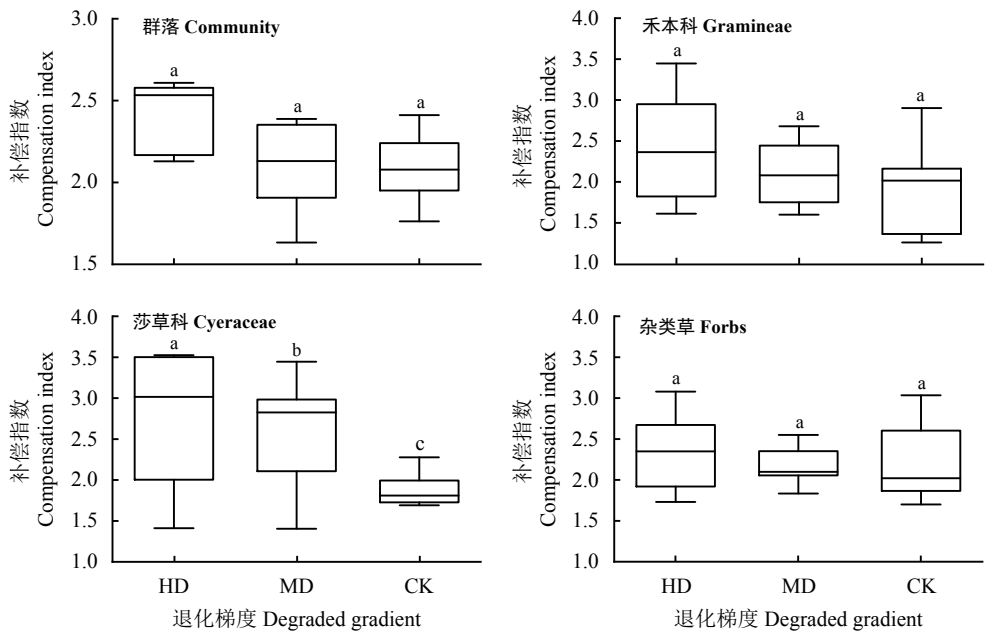


图 3 退化梯度上植物群落及功能群植物的补偿生长能力

Figure 3 Compensation indices of the plant community and functional groups among different degradation levels

2.3 草甸植物群落补偿生长能力和土壤理化性质的关系

各功能群植物的补偿生长能力与土壤理化性质的排序表明，相较于禾本科和莎草科植物，杂类草的补偿生长能力受土壤理化性质影响更小(图 4a)。

3 个功能群植物的补偿生长能力与土壤容重、土壤硝态氮含量和土壤 pH 呈正相关关系，其中，莎草科和杂类草植物受土壤容重影响最大，而禾本科植物受土壤 pH 影响最大(图 4a)。土壤含水率、平均粒径、氨态氮含量和土壤速效磷含量与 3 个功能群植物的补偿生长能力呈负相关关系，其中，杂类草和莎草科植物补偿生长能力与这些土壤性质的负相关关系尤其明显。总氮和土壤有机碳含量与禾本科植物的补偿生长能力之间几乎没

有相关性，但与杂类草和莎草科植物的补偿生长能力呈明显的负相关关系。总体而言，植物补偿生长能力受土壤理化性质影响程度的大致排序为杂类草 < 禾本科 < 莎草科。

从各刈割样地观测到的植物群落补偿生长强度与土壤理化性质的排序来看，CK 样地分布在排序图原点附近，说明相较于 HD 和 MD 样地，CK 样地的植物补偿生长能力受土壤理化性质影响较弱(图 4b)。HD 样地的植物群落补偿生长能力主要受土壤有机质和土壤平均粒径的负面影响，同时受土壤容重、硝态氮含量和 pH 的正面影响；MD 和 CK 样地的植物群落补偿生长能力与土壤理化性质的关系与 HD 样地相反。总体而言，HD 样地植物群落的超补偿生长能力受土壤理化性质影响的方向与 CK 和 MD 不同，同时所受影响的程度也更深。

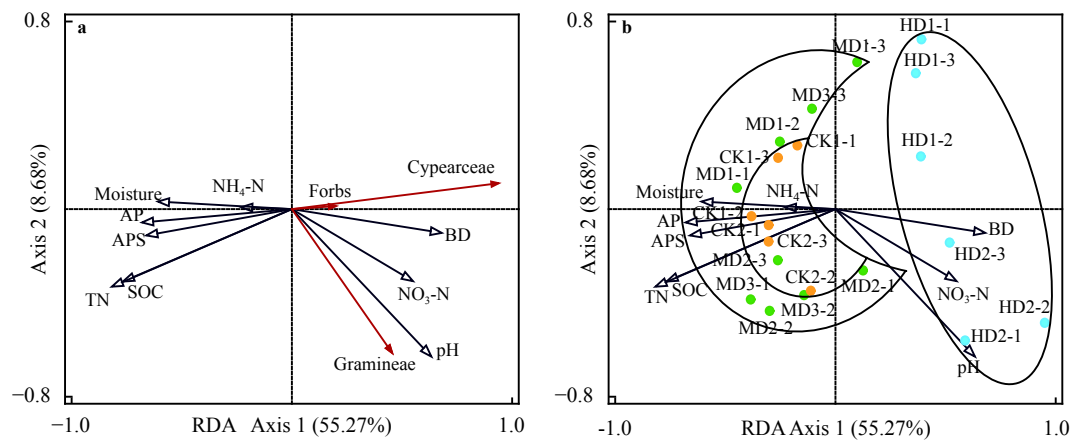


图 4 草甸植物群落补偿生长能力与土壤理化性质的关系

Figure 4 Relationship between compensatory growth strength and soil physicochemical properties

a 图为不同功能群植物的补偿生长强度与土壤理化性质之间的关系；b 图为调查样方在土壤理化性质上的排序。BD：土壤容重；APS：土壤平均径；Moisture：土壤含水率；SOC：土壤有机碳；TN：全氮；NO₃-N：硝态氮；NH₄-N：氨态氮；AP：速效磷。

(a) relationship between compensatory growth strength of different functional groups and soil physicochemical properties; (b) the distribution of sampling quadrats among soil physicochemical properties. BD, soil bulk density; APS, average particle size; Moisture, soil moisture content; SOC, soil organic carbon; TN, total nitrogen; NO₃-N, nitrate nitrogen; NH₄-N, ammonia nitrogen; AP, available phosphorus.

3 讨论

3.1 踩踏导致的退化梯度上高山草甸植物群落和土壤物理性质的变化趋势

青藏高原特有的地理区位和气候环境，造就了分布其上的草甸生态系统具有内在的脆弱性^[33]，由于气候变化和过度放牧导致青藏高原上 30% 以上的草甸生态系统急剧退化^[10, 34]，其主要表现为植物

群落的盖度、高度、物种丰富度和生产力均下降^[12, 35-36]，土壤含水量下降、pH 偏高、土壤容重增加、土壤养分含量降低等^[37-39]。本研究发现，在旅游践踏导致的退化梯度上，滇西北地区高山草甸植物群落的高度、盖度、物种丰富度和地上生物量均呈下降趋势，大部分土壤理化性质均发生负向变化，这与青藏高原腹地由过度放牧导致的草甸退化特征一致。该现象说明，在青藏高原腹

地及其周边山地地区,不同人为活动干扰导致的草甸植物群落和土壤理化性质退化特征具有相似性。

3.2 退化梯度上滇西北高山草甸植物群落超补偿生长能力的维持机制

本研究发现,在踩踏干扰导致的退化梯度上,滇西北高山草甸植物群落和土壤理化性质均发生了负向变化,但在退化梯度上草甸植物群落均发生了超补偿生长现象,而且超补偿生长能力未随草地退化程度的加剧而减弱。因此,本研究的两个研究假设均被否定。

退化梯度上植物群落超补偿生长能力保持不变,说明退化梯度上的各项条件仍满足植物群落超补偿生长所需。可能有3种机制维持草甸植物群落的超补偿生长能力:

1) 包括土壤理化性质在内的某些关键环境因素还未恶化到限制草甸植物超补偿生长的水平。在影响高山草甸植物生长的众多土壤理化性质中,土壤硝态氮是最具决定性的因素^[40]。本研究,退化梯度上虽然有些土壤理化性质指标(如土壤总氮和土壤有机碳含量)随退化梯度显著下降,但土壤硝态氮含量没有发生显著变化。此外,推测退化虽然导致某些土壤环境指标显著降低,但它们可能并未下降到限制植物超补偿生长的阈值:本研究中CK样地植物群落补偿生长能力受土壤理化性质影响的程度最低,说明无退化状态下土壤理化特性远足以支撑草甸植物的超补偿生长;相较于CK和MD样地,HD样地中土壤理化性质对植物的超补偿生长能力的影响更大,且其影响方向与CK和MD相反,在这种情况下,HD样地的草甸植物仍然发生了超补偿生长。

2) 部分环境因素明显维持在较高水平,可能降低了其他环境因素对植物超补偿生长的限制。潮湿是植物发生超补偿生长的关键条件之一^[6],如果该条件得到充分满足,其他环境因素的负向变化可能被抵消。根据国家气象信息中心1981–2018年的观测资料,2018年7月–9月,研究区内的降水量比近40年同期的均值高出近26%,这种严重偏

多的降水量可提供足够潮湿的环境,这可有效消除由土壤含水量下降(容重增加引起)而导致植物生长受限的可能性。

3) 不同功能群植物差异性的补偿生长能力。不同功能群植物对环境干扰的适应能力不同^[41–43],其发生超补偿生长的潜力也不一样^[44–47]。相较于禾本科和杂类草,莎草科植物叶片更细长,植株更具可塑性,因此更耐踩踏干扰,可在踩踏强度更大的情境下生存^[28]。本研究发现,禾本科和杂类草的补偿生长能力在退化梯度间没有显著差异($P > 0.05$),但莎草科植物的补偿生长能力随退化程度增加而增加。有研究表明,高山草甸植物群落可以通过功能群的重新组合来适应土壤物理性状变化对草甸带来的影响^[48]。本研究发现,杂类草和禾本科植物的超补偿生长能力受土壤理化性质影响的程度小于莎草科植物。因此,当草甸植物群落处于中度退化时,其土壤物理性状变化较小、禾本科和杂类草所受影响也较小,故它们成为植物群落超补偿生长的主要贡献者;当退化严重时,草甸土壤物理性状明显变差、杂类草和禾本科植物大量损失^[27],莎草科植物成为植物群落超补偿生长的主要贡献者。

4 结论

以滇西北高山草甸为研究对象,通过原位刈割试验分析了退化梯度上草甸植物群落的补偿生长能力,并探讨了土壤理化性质和草甸植物群落补偿生长能力的关系。主要得到以下结论:

1) 退化梯度上草甸植物群落和大部分土壤理化性质发生了负向变化。

2) 草甸植物群落在退化梯度上均发生了超补偿生长现象,且草甸植物群落的超补偿生长能力在各退化梯度间无显著差异($P > 0.05$)。

3) 土壤硝态氮含量等关键环境因素的稳定性、足够潮湿的环境以及不同功能群植物差异性的补偿生长能力可能是退化梯度上滇西北高山草甸植物超补偿生长的维持机制。

参考文献 References:

- [1] BELSKY A J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist*, 1986, 127(6): 870-892.
- [2] NIU K C, ZHANG S T, ZHAO B B, DU G Z. Linking grazing response of species abundance to functional traits in the Tibetan alpine meadow. *Plant and Soil*, 2010, 330(1/2): 215-223.
- [3] ELLISON L. Influence of grazing on plant succession of Rangelands. *Botanical Review*, 1960, 26(1): 1-78.
- [4] MCNAUGHTON S J. Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *American Naturalist*, 1979, 113(5): 691-703.
- [5] DYER M I, DEANGELIS D L, POST W M. A model of herbivore feedback on plant productivity. *Mathematical Biosciences*, 1986, 79(2): 171-184.
- [6] BRISKE D D. Developmental morphology and physiology of grasses. // HEITSCHMIDT R K, STUTH J W. (eds) *Grazing Management: An Ecological Perspective*. Portland: Timber Press, 1991: 85-108.
- [7] 周晓松, 朱志红, 李英年, 袁芙蓉, 樊瑞俭. 刈割、施肥和浇水处理下高寒矮嵩草草甸补偿机制. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2011, 47(3): 50-57.
- ZHOU X S, ZHU Z H, LI Y N, YUAN F R, FAN R J. Community compensatory mechanism under clipping, fertilizing and watering treatment in alpine meadow. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2011, 47(3): 50-57.
- [8] 许曼丽, 朱志红, 李英年, 周晓松, 李晓刚. 高寒矮嵩草草甸 4 种主要植物补偿生长变化与耐牧性比较研究. *中国农学通报*, 2012, 28(20): 7-16.
- XU M L, ZHU Z H, LI Y N, ZHOU X S, LI X G. Compensatory growth and grazing-tolerance of 4 major plant species in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Chinese Agriculture Science Bulletin*, 2012, 28(20): 7-16.
- [9] ZONG N, SHI P L. Nitrogen addition stimulated compensatory growth responses to clipping defoliation in a Northern Tibetan alpine meadow. *Grassland Science*, 2019, 65(1): 60-68.
- [10] 张宪洲, 杨永平, 朴世龙, 包维楷, 汪诗平, 王根绪, 孙航, 罗天祥, 张扬建, 石培礼, 梁尔源, 沈妙根, 王景升, 高清竹, 张锦锂, 欧阳华. 青藏高原生态变化. *科学通报*, 2015, 60(32): 3048-3056.
- ZHANG X Z, YANG Y P, PIAO S L, BAO W K, WANG S P, WANG X G, SUN H, LUO T X, ZHANG Y J, SHI P L, LIANG E Y, SHEN M G, WANG J S, GAO Q Z, ZHANG Y L, OUYANG H. Ecological change on the Tibetan Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 2015, 60(32): 3048-3056.
- [11] 尚占环, 董全民, 施建军, 周华坤, 董世魁, 邵新庆, 李世雄, 王彦龙, 马玉寿, 丁路明, 曹广民, 龙瑞军. 青藏高原“黑土滩”退化草地及其生态恢复近 10 年研究进展: 兼论三江源生态恢复问题. *草地学报*, 2018, 26(1): 1-21.
- SHANG Z H, DONG Q M, SHI J J, ZHOU H K, DONG S K, SHAO X Q, LI S X, WANG Y L, MA Y T, DING L M, CAO G M, LONG R J. Research progress in recent ten years of ecological restoration for ‘black soil land’ degraded grassland on Tibetan Plateau: Concurrently discuss of ecological restoration in Sangjiangyuan Region. *Acta Agrestia Sinica*, 2018, 26(1): 1-21.
- [12] TANG L, DONG S K, SHERMAN R, LIU S L, LIU Q R, WANG X X, SU X K, ZHANG Y, LI Y Y, WU Y, ZHAO H D, ZHAO C, WU X Y. Changes in vegetation composition and plant diversity with rangeland degradation in the alpine region of Qinghai-Tibet Plateau. *The Rangeland Journal*, 2015, 37(1): 107-115.
- [13] WANG X X, DONG S K, YANG B, LI Y Y, SU X K. The effects of grassland degradation on plant diversity, primary productivity, and soil fertility in the alpine region of Asia’s headwaters. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2017, 186(10): 6903-6917.
- [14] 周华坤, 赵新全, 周立, 刘伟, 李英年, 唐艳鸿. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究. *草业学报*, 2005, 14(3): 31-40.
- ZHOU H K, ZHAO X Q, ZHOU L, LIU W, LI Y N, TANG Y H. A study on correlations between vegetation degradation and soil degradation in the ‘Alpine Meadow’ of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 2005, 14(3): 31-40.
- [15] LIU S B, SCHLEUSS P, KUZYAKOV Y. Carbon and nitrogen loss from soil depend on degradation of Tibetan *Kobresia* pastures. *Land Degradation & Development*, 2017, 28: 1253-1262.
- [16] WANG X X, DONG S K, GAO Q Z, ZHOU H K, LIU S L, SU X K, LI Y Y. Effects of short-term and long-term warming on soil nutrients, microbial biomass and enzyme activities in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau of China. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, 76: 140-142.
- [17] ZHANG Y, DONG S K, GAO Q Z, LIU S L, GANJURJAV H, WANG X X, SU X K, WU X Y. Soil bacterial and fungal diversity differently correlated with soil biochemistry in alpine grassland ecosystems in response to environmental changes. *Scientific Reports*, 2017, 7: 43077.
- [18] 张燕妮. 滇西北优先保护植物群落类型的初步研究. 昆明: 云南大学硕士学位论文, 2013.
- ZHANG Y N. Preliminary evaluation of the priority of plant communities for conservation in northwest Yunnan. Master Thesis. Kunming: Yunnan University, 2013.

- [19] 张镜铨, 李炳元, 郑度. 论青藏高原范围与面积. 地理研究, 2002, 21(1): 1-8.
ZHANG Y I, LI B Y, ZHENG D. A discussion on the boundary and area of the Tibetan Plateau in China. Geographical Research, 2002, 21(1): 1-8.
- [20] 薛达元, 武建勇. 长江中上游生物多样性与保护研究: 以滇西北为例. 环境保护, 2016, 44(15): 31-35.
XUE D Y, WU J Y. Biodiversity and conservation in the upper and middle reaches of the Yangtze River: A report from the northwest of Yunnan Province. Environmental Protection, 2016, 44(15): 31-35.
- [21] MYERS N, MITTERMEIER R A, MITTERMEIER C G, FONSECA G A B DA, KENT J. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 2000, 403: 853-858.
- [22] 尹海燕, 初晓辉, 单贵莲, 谢勇, 梅文君, 陈功, 袁福锦. 不同大狼毒覆盖度退化亚高山草甸群落结构及物种多样性研究. 云南农业大学学报(自然科学版), 2019, 34(3): 473-478.
YIN H Y, CHU X H, SHAN G L, XIE Y, MEI W J, CHEN G, YUAN F J. Study on the community structure and species diversity of degraded subalpine meadow with different coverages of *Euphorbia jolkini*. Journal of Yunnan Agricultural University (Natural Science Edition), 2019, 34(3): 473-478.
- [23] 刘钟龄. 中国草地资源现状与区域分析. 北京: 科学出版社, 2017.
LIU Z L. Current Situation and Regional Analysis of Grassland Resources in China. Beijing: Science Press, 2017.
- [24] 任健, 墨继光, 张树斌. 草地共管在滇西北退化草地治理中的实践. 云南农业大学学报(社会科学), 2010, 4(4): 19-23.
REN J, MO J G, ZHANG S B. Practices of co-management on degraded sub-alpine rangeland in northwest of Yunnan Province. Journal of Yunnan Agricultural University (Social Science Edition), 2010, 4(4): 19-23.
- [25] 单贵莲, 初晓辉, 陈功, 谢勇, 袁福锦, 尹海燕. 滇西北亚高山草甸土壤养分及酶活性对放牧和封育的响应. 中国草地学报, 2018, 40(4): 82-87.
SHAN G L, CHU X H, CHEN G, XIE Y, YUAN F J, YIN H Y. The response of soil nutrients and enzyme activities to grazing and fencing in sub-alpine meadow of northwest Yunnan. Grassland of China, 2018, 40(4): 82-87.
- [26] 吕哲曾舟, 黄晓霞, 王琇瑜, 和克俭, 丁佼, 孙晓能. 玉龙雪山牦牛坪高山草甸的干扰格局分析. 自然资源学报, 2019, 34(6): 1223-1231.
LYU Z Z Z, HUANG X X, WANG X Y, HE K J, DING J, SUN X N. Disturbance pattern of alpine meadow in Yak Meadow Park, Jade Dragon Mountain. Journal of Natural Resources, 2019, 34(6): 1223-1231.
- [27] LEHNERT L W, WESCHE K, TRACHTE K, REUDENBACH C, BENDIX J. Climate variability rather than overstocking causes recent large scale cover changes of Tibetan pastures. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 24367.
- [28] 张勇. 旅游踩踏对香格里拉高寒草甸植物群落的短期影响. 昆明: 云南大学硕士学位论文, 2013
ZHANG Y. Short-term impacts of tourism trampling on Shangri-La alpine meadow vegetation. Master Thesis. Kunming: Yunnan University, 2013.
- [29] 黄晓霞, 张勇, 和克俭, 丁佼, 赵文娟. 高寒草甸对旅游踩踏的抗干扰响应能力. 草业学报, 2014, 23(2): 333-339.
HUANG X X, ZHANG Y, HE K J, DING J, ZHAO W J. Tolerance of alpine meadows to human trampling. Acta Prataculturae Sinica, 2014, 23(2): 333-339.
- [30] 刘振亚, 张晓宁, 李丽萍, 王行, 张赞, 孙梅, 肖德荣. 大气增温对滇西北高原典型湿地湖滨带优势植物的光和 CO₂ 利用能力的影响. 生态学报, 2017, 37(23): 7821-7832.
LIU Z Y, ZHANG X N, LI L P, WANG H, ZHANG Y, SUN M, XIAO D R. Influence of simulated warming on light and CO₂ utilization capacities of lakeside dominant plants in a typical plateau wetland in northwestern Yunnan. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(23): 7821-7832.
- [31] 王君, 沙丽清, 李检舟, 冯志立. 云南香格里拉地区亚高山草甸不同放牧管理方式下的碳排放. 生态学报, 2008, 28(8): 3574-3583.
WANG J, SHA L Q, LI J Z, FENG Z L. CO₂ efflux in subalpine meadows under different grazing management in Shangri-La, Yunnan. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3574-3583.
- [32] 鲍士旦. 土壤农化分析. 第3版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
BAO S D. Soil Agrochemical Analysis. Third Edition. Beijing: China Agricultural Press, 2000.
- [33] 董世魁, 温璐, 李媛媛, 王学霞. 青藏高原退化高寒草地生态恢复的植物-土壤界面过程. 北京: 科学出版社, 2015.
DONG S K, WEN L, LI Y Y, WANG X X. Soil Interface Process - Plant Alpine Grassland Ecological Restoration of Degraded Qinghai-Tibet Plateau. Beijing: Science Press, 2015.
- [34] HARRIS R B. Rangeland degradation on the Qinghai-Tibetan plateau: A review of the evidence of its magnitude and causes. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(1): 1-12.
- [35] 周宇庭, 付刚, 沈振西, 张宪洲, 武建双, 李云龙, 杨鹏万. 藏北典型高寒草甸地上生物量的遥感估算模型. 草业学报, 2013, 22(1): 123-132.

- ZHOU Y T, FU G, SHEN Z X, ZHANG X Z, WU J S, LI Y L, YANG P W. Estimation model of aboveground biomass in the Northern Tibet Plateau based on remote sensing date. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 22(1): 123-132.
- [36] 王福山, 何永涛, 石培礼, 牛犇, 张宪洲, 徐兴良. 狼毒对西藏高原高寒草甸退化的指示作用. *应用与环境生物学报*, 2016, 22(4): 567-572.
- WANG F S, HE Y T, SHI P L, NIU B, ZHANG X Z, XU X L. *Stellera chamaejasme* as an indicator for alpine meadow degradation on the Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Applied & Environmental Biology*, 2016, 22(4): 567-572.
- [37] 马玉寿, 朗白宁, 王启基. “黑土型”退化草地研究工作的回顾与展望. *草业科学*, 1999, 16(2): 5-9.
- MA Y S, LANG B N, WANG Q J. Review and prospect of the study on ‘black soil type’ deteriorated grassland. *Pratacultural Science*, 1999, 16(2): 5-9.
- [38] 蔡晓布, 张永青, 邵伟. 不同退化程度高寒草原土壤肥力变化特征. *生态学报*, 2008, 28(3): 1110-1118.
- CAI X B, ZHANG Y Q, SHAO W. Characteristics of soil fertility in alpine steppes at different degradation grades. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(3): 1110-1118.
- [39] 王学霞, 董世魁, 李媛媛, 李小艳, 温璐, 吴娱. 三江源区草地退化与人工恢复对土壤理化性状的影响. *水土保持学报*, 2012, 26(4): 113-122.
- WANG X X, DONG S K, LI Y Y, LI X Y, WEN L, WU Y. Effects of grassland degradation and artificial restoration on soil physicochemical properties in Three-river Headwater. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2012, 26(4): 113-122.
- [40] FAY P A, PROBER S M, HARPOLE W S, KNOPS J M H, BAKKER J D, BORER E T, LIND E M, MACDOUGALL A S, SEABLOOM E W, WRAGG P D, ADLLER P B, BLUMENTHAL D M, BUCKLEY Y M, CHU C J, CLELAND E E, COLLINS S L, DAVIES K F, DU G Z, FENG X H, FIRN J, GRUNER D S, HAGENAH N, HAUTIER Y, HECKMAN R W, JIN V L, KIRKMAN K P, KLEIN J, LADWIG L M, LI Q, MCCULLEY R L, MELBOURNE B A, MITCHELL C E, MOORE J L, MORGAN J W, RISCH A C, SCHUTZ M, STEVENS C J, WEDIN D A, YANG L H. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 2015, 1(7): 15080.
- [41] 益西措姆, 许岳飞, 付娟娟, 巴桑吉巴, 尼布, 呼天明, 苗彦军. 放牧强度对西藏高寒草甸植被群落和土壤理化性质的影响. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2019, 42(6): 27-33.
- Yiximucuo, XU Y F, FU J J, Basangjiba, Nibu, HU T M, MIAO Y J. Effects of grazing intensity on vegetation community and soil physicochemical properties of alpine meadow in Tibet. *Journal of Northwest A&F University (Natural Science Edition)*, 2019, 42(6): 27-33.
- [42] 赵新全. 高寒草甸生态系统与全球变化. 北京: 科学出版社, 2009.
- ZHAO X Q. *Alpine Meadow Ecosystems and Global Changes*. Beijing: Science Press, 2009.
- [43] 王向涛. 放牧强度对高寒草甸植被和土壤理化性质的影响. 兰州: 兰州大学硕士学位论文, 2010.
- WANG X T. Effect of different grazing intensities on vegetation and soil physical and chemical character in alpine meadow. Master Thesis. Lanzhou: Lanzhou University, 2010.
- [44] 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. *生态学杂志*, 2016, 35(7): 1916-1926.
- ZHAO N, ZHAO X Q, ZHAO L, XU S X, ZOU X Y. Progress in researches of response of plant functional traits to grazing disturbance. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, 35(7): 1916-1926.
- [45] 温璐, 董世魁, 朱磊, 施建军, 刘德梅, 王彦龙, 马玉寿. 环境因子和干扰强度对高寒草甸植物多样性空间分异的影响. *生态学报*, 2001, 31(7): 1844-1854.
- WEN L, DONG S K, ZHU L, SHI J J, LIU D M, WANG Y L, MA Y T. The effect of natural factors and disturbance intensity on spacial heterogeneity of plant diversity in alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 31(7): 1844-1854.
- [46] WANG H, DU G, REN J. The impacts of population density and fertilization on compensatory responses of *Elymus nutans* to mowing. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(4): 477-483.
- [47] 王丽华, 刘尉, 王金牛, 干友民, 吴彦. 不同刈割强度下草地群落、层片及物种的补偿性生长. *草业学报*, 2015, 24(6): 35-42.
- WANG L H, LIU W, WANG J N, GAN Y M, WU Y. The compensatory growth of plant community, synusia and species under different clipping intensity. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(6): 35-42.
- [48] 牛钰杰, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 杜国祯, 花立民. 放牧强度对高寒草甸土壤理化性状和植物功能群的影响. *生态学报*, 2018, 38(14): 5006-5016.
- NIU Y J, YANG S W, WANG G Z, LIU L, DU G Z, HUA L M. Effects of grazing disturbance on soil properties and plant functional groups and their relationships in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(14): 5006-5016.

(责任编辑 武艳培)