

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2022.09.001

# 混合放牧对高寒草地矮生嵩草生殖枝与营养枝性状的影响

刘文亭, 王芳草, 杨晓霞, 刘玉祯, 冯斌, 俞旸, 张春平, 曹铨, 董全民\*

(青海大学畜牧兽医学院, 青海省畜牧兽医学院, 青海省高寒草地适应性管理重点实验室, 青海西宁 810016)

**摘要:**本研究依托高寒草地-家畜系统适应性管理技术平台,通过研究建群种矮生嵩草(*Kobresia humilis*)叶片宏观性状、资源投入和生殖枝、营养枝潜在关系,以期揭示矮生嵩草种群在中度放牧强度下对放牧方式调控的响应机理。结果表明:牦牛藏羊放牧比例1:6处理矮生嵩草营养枝高度、数量、重量显著高于牦牛藏羊放牧比例1:4处理和牦牛单独放牧处理;单位长度矮生嵩草营养枝重量、生殖枝重量均不受放牧方式影响,且单位长度营养枝重量与单位长度生殖枝重量呈正相关关系;个体生殖枝、营养枝特征呈现协同变化关系,营养枝重量会显著影响营养枝数量,生殖枝数量显著影响生殖枝重量。综上所述,放牧干扰下矮生嵩草在生殖枝和营养枝的资源投入上不存在权衡关系,而是通过增加单位长度的生殖枝、营养枝资源投入量来提高资源分配模式。

**关键词:**高寒草地;矮生嵩草;中度放牧;混合放牧;资源投入

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2022)09-2231-08

## Effects of the Traits of Reproductive and Vegetative Branches of *Kobresia humilis* under Different Herbivore Assemblage Grazing in Alpine Grassland

LIU Wen-ting, WANG Fang-cao, YANG Xiao-xia, LIU Yu-zhen, FENG Bin, YU Yang,

ZHANG Chun-ping, CAO Quan, DONG Quan-min\*

(Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai University, Qinghai Provincial Key Laboratory of Adaptive Management on Alpine Grassland, Xining, Qinghai Province 810016, China)

**Abstract:** Based on the adaptive management technology platform of the alpine grassland-livestock system, in order to reveal the response mechanism of *Kobresia humilis* population to the regulation of grazing mode, this research studied the traits of leaves, resource input and the potential relationship between reproductive branches and vegetative branches of *K. humilis*. The results showed that: the height, number, and weight of vegetative branches of *K. humilis* in Yak:Tibetan sheep as 1:6 grazing treatment were significantly higher than those in Yak:Tibetan sheep as 1:4 grazing treatment, single Yak or Tibetan sheep grazing treatment. The vegetative branch weight and reproductive branch weight per unit length of *K. humilis* were not affected by grazing, and there was a positive correlation between vegetative branch weight per unit length and reproductive branch weight per unit length. The characteristics of individual reproductive branches and vegetative branches showed a cooperative relationship, and the weight of vegetative branches significantly affected the number of vegetative branches, and the number of reproductive branches significantly affected the weight of reproductive branches. In summary, this study suggests that under grazing disturbance, there is no trade-off between the resource input of the reproductive branch and vegetative branch. *Kobresia humilis* improves the resource allocation by increasing the resource input of the reproductive branch and vegetative branch per unit length.

**Key words:** Alpine grassland; *Kobresia humilis*; Moderate grazing; Herbivore assemblage grazing; Resource input

收稿日期:2022-03-15;修回日期:2022-05-06

基金项目:青海省科技基础条件平台项目(2020-ZJ-T07);国家自然科学基金项目(U20A2007,32160340)共同资助

作者简介:刘文亭(1990-),男,汉族,内蒙古呼和浩特人,博士,主要从事草地生态与环境保护研究, E-mail: qhdxlwt@163.com; \*通信作者 Author for correspondence, E-mail: qmdong@qhu.edu.cn

生殖个体性状是植物种群动态、草地生态系统健康的关键<sup>[1]</sup>。放牧家畜高强度的采食必定破坏植物的营养器官和繁殖器官,并引起叶片变短变窄、株丛变小等消极影响<sup>[2-3]</sup>,减小植物获取资源的能力,植物性状也将承受较强的环境选择压力<sup>[4]</sup>。生活史理论认为植物在营养生长和生殖生长之间的资源分配具有很强的灵活性<sup>[5]</sup>,资源的存在可以以养分、能量或生物量的形式来体现,在资源一定的情况下,用于任何一项生命活动的资源往往以牺牲其他生命活动为代价<sup>[6]</sup>,因此,平衡各功能间的资源配置是自然选择下有机体生命活动相互妥协的最优解。

权衡的观点最早源自动物,但该原则同样适用于植物,即植物也会进行资源的配置,以供其生长、竞争、防御和繁殖。其中抗性、耐性是植物可以表达的两种防御表型,分别用来减轻草食动物带来的伤害及负面影响<sup>[7-8]</sup>。抗性指植物减少草食动物取食偏好性,耐性指植物通过补偿性生长、提升繁殖成功率、降低株高来适应草食动物<sup>[9]</sup>。在资源有限的情况下,植物减少对抗性的投入,可能会增加对耐受性的投入,反之亦然。目前,这种权衡关系已在一些研究体系中得到证实<sup>[7]</sup>。与未被啃食植物相比,在食草动物存在的情况下,抗性和耐性都可能产生更高适应性的益处<sup>[8]</sup>。如果植物以牺牲有性繁殖为代价,将资源分配给维持抗性或耐性性状,则生殖个体在生殖过程中是以母体生存为优先级,营养生长占主导地位,反之,则生殖生长占主导地位。这暗示了生殖个体防御策略会增加营养枝与生殖枝之间的资源分配,长此以往,势必不利于物种的更新与延续。

高山嵩草草甸是青藏高原主要植被类型之一,矮生嵩草(*Kobresia humilis*)是构成嵩草草甸的主要建群种,属寒冷中生短根茎地下芽多年生莎草科嵩草属草本植物,具有高蛋白、高脂肪、高无氮浸出物、低纤维素和高热值等特性,经济利用价值高,适口性好,一年四季均为家畜喜食,其总营养物质的含量在各经济类群中居首位,是高寒草甸地区生态和经济价值兼优的牧草<sup>[10-11]</sup>。相比一年生植物,多年生植物的繁殖行为取决于目前用于繁殖的资源量与为将来繁殖而储存的资源量之间的潜在作用<sup>[12]</sup>,具体表现在植株的表型特征上<sup>[13]</sup>。研究认为,高度对放牧的反应最为直接和敏感<sup>[3]</sup>,直接影响着植物获取光资源的能力,进而影响植物可分配资源的量。这即是说,在不同种类家畜混合放牧的草地,家畜长期的采食势必会改变矮生嵩草的植株性状,意味着植株可分配资源会发生改变。

本研究依托于青海省海北州西海镇高寒草地-家畜系统适应性管理技术平台作为模式生态系统,以青藏高原高寒草地建群种矮生嵩草为模式植物,从矮生嵩草个体性状与器官性状入手,探究以下科学问题:不同家畜组合是否会改变生殖枝和营养枝的资源投入;不同家畜组合是否会改变矮生嵩草个体生殖枝、营养枝性状的潜在联系。以期为青藏高原高寒草地的放牧管理提供理论基础与数据支撑。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

放牧试验区位于青海省海北州西海镇高寒草地-家畜系统适应性管理技术平台(36°92'N, 100°93'E),平均海拔3 000~3 100 m,属高原大陆性气候,年均温1.5℃,年日照时数为2 580~2 750 h,年平均降水量为400 mm左右,降水多集中在5—9月,约占全年降水量的80%以上。土壤类型为高山草甸土,草地植物群落总盖度较高(85%以上),植物群落以矮生嵩草和紫花针茅(*Stipa purpurea*)为主要优势种,次优势种主要为干生薹草(*Carex aridula*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、早熟禾(*Poa annua*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)等。

### 1.2 放牧试验设计

放牧开始前,本研究选用的试验样地位于连续的同一块草地,地势相对平坦,环境相对均匀,有效地控制了本底和空间异质性的差异。放牧试验于2014年开始,每年的放牧时间为6月1日—10月31日。放牧试验采用随机区组试验设计,所有放牧处理的放牧强度均为中等放牧强度(11.6羊单位·km<sup>-2</sup>),牧草利用率为50%~55%;试验设有不放牧(对照)处理(CK)、牦牛单牧处理(Y)、藏羊单牧处理(S)、牦牛藏羊1:2混牧处理(M1)、牦牛藏羊1:4混牧处理(M2)、牦牛藏羊1:6混牧处理(M3),每个处理设有3个重复,共有18个试验小区,每个放牧小区间均由1.2 m高的网围栏分隔。放牧期间不进行补饲,每2天添加一次饮用水。为保证试验的一致性,选择同龄的公牦牛和公藏羊,牦牛年龄为1.5岁,体重为(100±5)kg,每头牦牛为3个羊单位;藏羊年龄为1岁,体重为(30±2)kg,每只藏羊为1个羊单位,每个处理所需的草地面积根据羊单位进行计算,以保证所有处理的放牧强度是一致的。放牧前对家畜进行了投药驱虫,以确保家畜在放牧期间的正常采食和代谢活动<sup>[14]</sup>。

### 1.3 数据获取

1.3.1 试验材料 为获取试验样地矮生嵩草个体生殖枝与营养枝数据,本研究于2021年6月下旬进行野外取样。在每个试验小区内,随机选取器官相对完好的矮生嵩草生殖个体各10株,采用电子游标卡尺测量了矮生嵩草个体所有生殖枝、营养枝的自然高度,其中生殖枝、营养枝数量不足5时全部测量,生殖枝、营养枝数量大于5时随机选取5条枝条进行测量。每个处理的取样共计30株,将植株个体用剪刀齐地剪起,立即带回室内阴凉处处理。本试验共取样180株。

1.3.2 指标获取 为保证所测指标的精度及误差最小化,本试验采用电子游标卡尺测量了矮生嵩草个体所有的营养枝长度、营养枝长度,在分离不同器官后,测量生殖枝数量、营养枝数量。新鲜的植物材料置于105℃烘箱中杀青10 min,分别将矮生嵩草营养枝、生殖枝置于65℃鼓风干燥箱中烘干至恒重,称量样品干重,采用万分之一天平测定营养枝重量、生殖枝重量。

### 1.4 数据处理

由于矮生嵩草属基生叶密丛型草本植物,无明显茎叶分化,叶下部对折、上部平张,宽1~2 mm,生殖枝亦无茎叶分化,因此在分析矮生嵩草(细长型植物器官)在不同处理中的资源获取能力时,借鉴比叶面积的概念和计算方法,本研究结合矮生嵩草的植物表型特征,定义了矮生嵩草的资源投入,即单位植物器官长度的重量,故而生殖枝、营养枝的资源投入计算方法为:资源投入=器官重量/(器官数量×器官长度)。其中,器官重量为生殖(营养)枝的总重量,器官数量为生殖(营养)枝数量,器官长度为生殖(营养)枝长度。本研究中植物器官的重量为干物质重量,单位为g,故将器官长度单位换算为cm;此外,根据前期的数据积累,种子重量/生殖枝重量<0.03,故在计算生殖枝资源投入时,忽略了种子重量。

利用一般线性模型分析不放牧(对照)处理、牦牛单牧处理、藏羊单牧处理、牦牛藏羊1:2混牧处理、牦牛藏羊1:4混牧处理、牦牛藏羊1:6混牧处理下矮生嵩草个体营养枝高度、营养枝数量、营养枝重量、生殖枝高度、生殖枝数量、生殖枝重量、每条营养枝重量、每条生殖枝重量、生殖枝资源投入和营养枝资源投入,并进行Duncun多重比较,数据以平均值±标准误进行表示。利用Pearson相关法分析各放牧处理内生殖枝资源投入和营养枝资源投入的相关性,在0.05和0.01水平进行显著性检验。

为探索矮生嵩草营养枝与生殖枝性状的关系,将放牧处理设为控制变量,对营养枝高度、营养枝数量、营养枝重量、生殖枝高度、生殖枝数量、生殖枝重量进行偏相关分析,并在在0.05和0.01水平进行显著性检验。为了进一步明确营养枝与生殖枝性状的潜在联系,本研究构建了营养枝高度、营养枝数量、营养枝重量、生殖枝高度、生殖枝数量、生殖枝重量6个观测变量的结构方程模型,以上统计分析在R 3.6.1(R Development Core Team,2019)中完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 矮生嵩草个体性状与器官性状

对于矮生嵩草个体营养枝性状,单因素方差分析结果显示,M3处理矮生嵩草营养枝高度、数量、重量显著高于M2处理和Y处理( $P < 0.05$ ),S处理营养枝高度、重量显著高于M2处理(图1)。相比矮生嵩草营养枝数量与重量,Y处理营养枝高度与M1,M2处理无显著差异;S处理营养枝高度显著高于Y,M1,M2处理(图1A)。对于矮生嵩草个体生殖枝性状,M1,M3,Y,S处理生殖枝高度、生殖枝数量、生殖枝重量显著高于M2处理(图2);M2处理生殖枝数量、生殖枝重量与CK处理无显著差异。对于矮生嵩草每条营养枝重量,M3,CK处理显著高于M2处理(图3A);而对于矮生嵩草每条生殖枝枝重量,各放牧处理间无显著差异(图3B)。

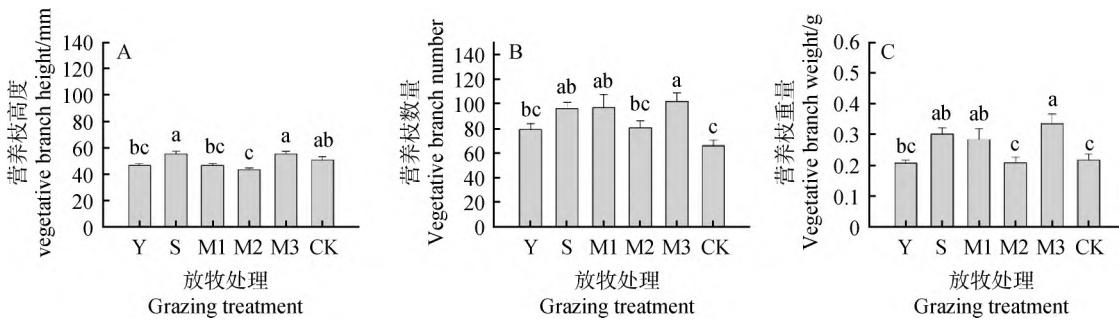


图1 不同放牧处理下矮生嵩草个体营养枝性状的变化

Fig. 1 Traits of individual vegetative branch of *Kobresia humilis* in alpine grassland

注: Y, 牦牛单独放牧; S, 藏羊单独放牧; M1, 牦牛藏羊放牧比例 1:2; M2, 牦牛藏羊放牧比例 1:4; M3, 牦牛藏羊放牧比例 1:6; CK, 不放牧。不同小写字母代表差异显著( $P < 0.05$ ), 下同

Note: Y, Single Yak grazing; S, Single Tibetan sheep grazing; M1, Yak : Tibetan sheep as 1:2 grazing; M2, Yak : Tibetan sheep as 1:4 grazing; M3, Yak : Tibetan sheep as 1:6 grazing; CK, No grazing. The different lowercase letters indicate significant at the 0.05 level, the same as below

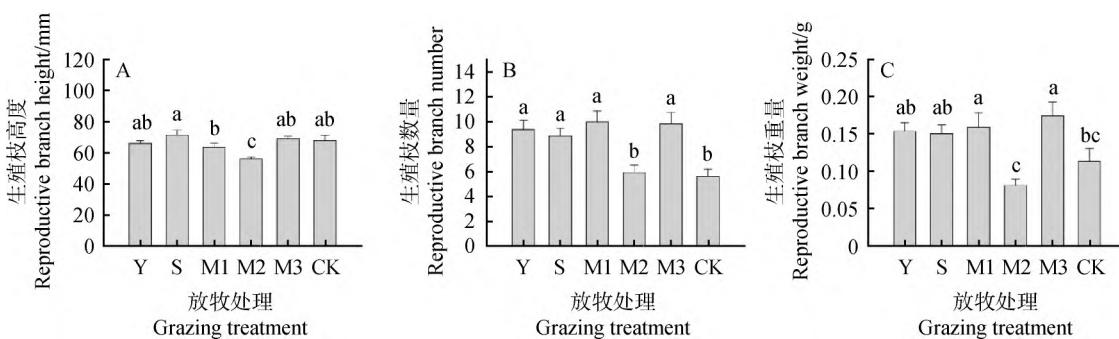


图2 不同放牧处理下矮生嵩草个体生殖枝特征的变化

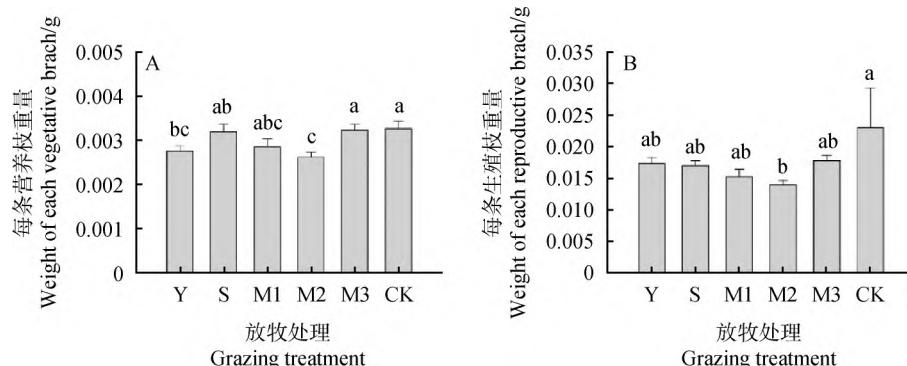
Fig. 2 Traits of individual reproductive branch of *Kobresia humilis* in alpine grassland

图3 不同放牧处理下矮生嵩草器官特征的变化

Fig. 3 Organ traits of *Kobresia humilis* in alpine grassland

## 2.2 矮生嵩草生殖枝与营养枝的资源投入与相关关系

方差分析结果显示, 单位长度矮生嵩草营养枝重量、生殖枝重量均未受放牧处理的影响(图4)。Pearson 相关分析结果显示, 不同放牧处理下矮生嵩草单位长度营养枝重量与单位长度生殖枝

重量均呈正相关关系, 且在 S, M2, M3 处理下呈显著正相关关系( $P < 0.05$ ), 在 Y, M1 处理下呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ , 图 5), 这说明放牧强化了矮生嵩草在生殖枝和营养枝的资源投入的联系, 且矮生嵩草在生殖枝和营养枝的资源投入不存在权衡关系。

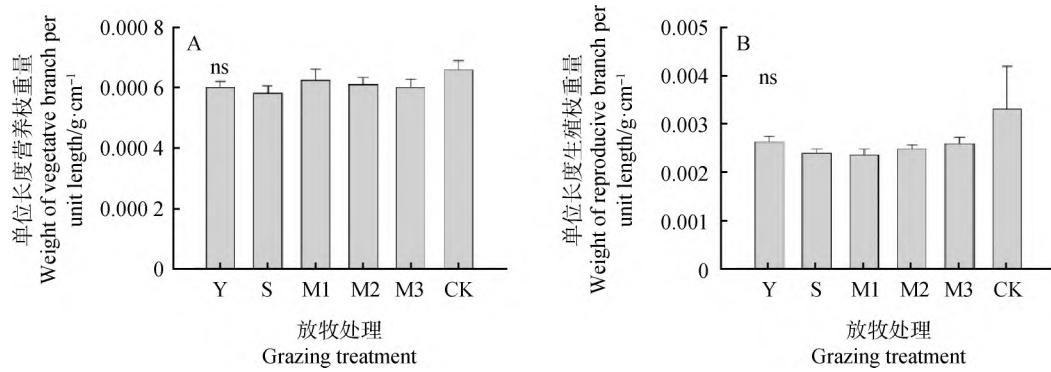


图4 不同放牧处理下矮生嵩草个体生殖枝、营养枝的资源投入变化

Fig. 4 Resource input of individual reproductive and vegetative branches of *Kobresia humilis* in alpine grassland

注:ns 表示不同放牧处理间差异不显著

Note: ns indicates no significant difference

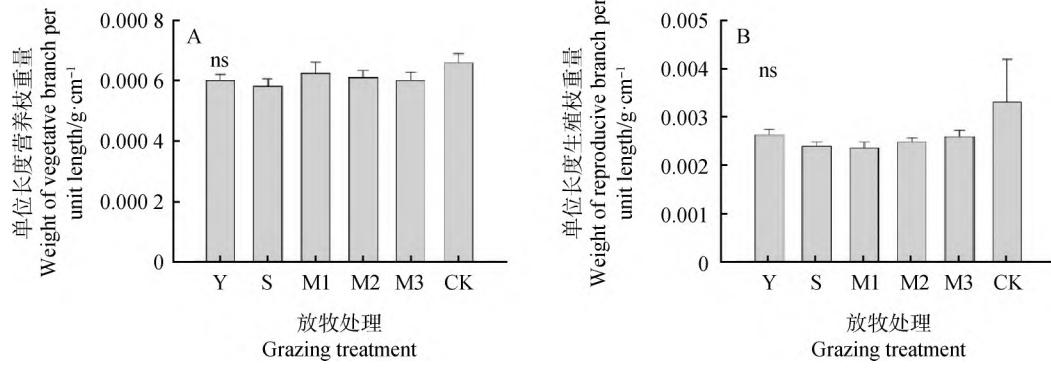


图5 不同放牧处理下矮生嵩草个体生殖枝和营养枝的资源投入的 Pearson 相关分析

Fig. 5 Pearson correlation between resource input of individual reproductive and vegetative branches of *Kobresia humilis*注:\*, 表示  $P < 0.05$ ; \*\*, 表示  $P < 0.01$ Note: \* indicates  $P < 0.05$ . \*\* indicates  $P < 0.01$ 

### 2.3 矮生嵩草生殖枝、营养枝性状的潜在关系

偏相关分析结果显示,各性状间均呈现正相关关系(表1),说明矮生嵩草个体生殖枝、营养枝性状呈现协同变化关系。为进一步明确各放牧处理矮生嵩草个体生殖枝、营养枝性状的潜在联系,本研究建立了结构方程模型,各处理共性的结果为,矮生嵩草的营养枝重量会显著影响营养枝数量(标准化回归系数  $\beta > 0.55$ ,  $P < 0.05$ ),而生殖枝数量显著影响了生殖枝重量(图

6)。各放牧处理中共性的结果是,营养枝数量对生殖枝重量产生了负效应(标准化回归系数  $\beta < 0$ )。各混合放牧处理共性的结果是,营养枝重量对生殖枝重量、生殖枝高度产生了正效应,营养枝高度对营养枝数量产生了负效应(图6C,6D,6E)。在对照处理中,生殖枝高度显著影响营养枝重量(标准化回归系数  $\beta = 0.66$ ,  $P < 0.05$ ),生殖枝数量显著影响营养枝数量,进而显著影响了营养枝高度、生殖枝高度(图6F)。

表1 矮生嵩草个体生殖枝和营养枝性状的偏相关关系

Table 1 Partial correlation between reproductive branch and vegetative branch traits of *Kobresia humilis*

指标	营养高度	营养枝数量	营养枝重量	生殖枝高度	生殖枝数量	生殖枝重量
	Vegetative branch height	Vegetative branch number	Vegetative branch weight	Reproductive branch height	Reproductive branch number	Reproductive branch weight
	height	number	weight	branch height	branch number	branch weight
营养枝高度	Vegetative branch height	1	0.184 **	0.404 **	0.662 **	0.284 **
营养枝数量	Vegetative branch number		1	0.178 *	0.620 **	0.560 **
营养枝重量	Vegetative branch weight			1	0.464 **	0.608 **
生殖枝高度	Reproductive branch height			1	0.207 **	0.469 **
生殖枝数量	Reproductive branch number				1	0.803 **
生殖枝重量	Reproductive branch weight					1

注:\*, 表示  $P < 0.05$ ; \*\*, 表示  $P < 0.01$ Note: \* indicates  $P < 0.05$ . \*\* indicates  $P < 0.01$

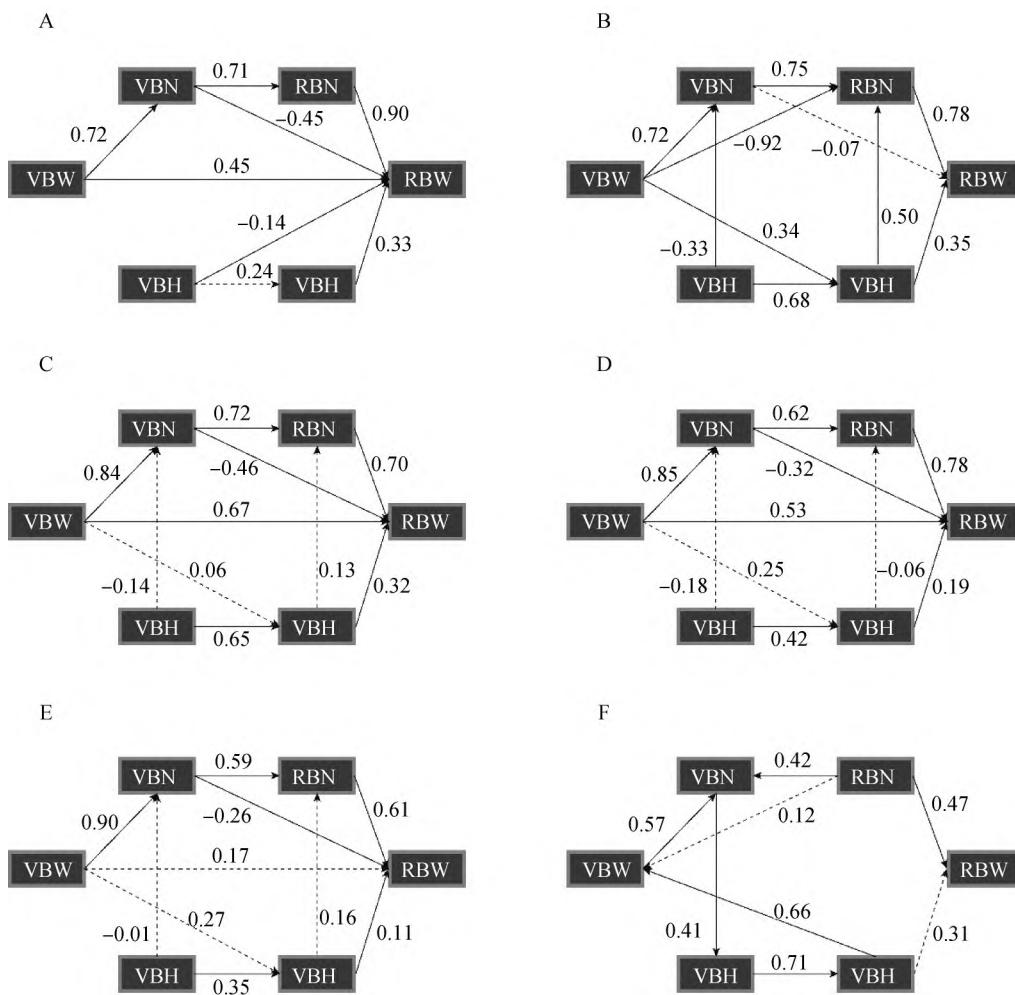


图6 不同放牧处理下矮生嵩草个体生殖枝和营养枝性状的结构方程模型

Fig. 6 Final structural equation model of individual reproductive and vegetative branches of *Kobresia humilis* under different grazing treatments

注: VBW,营养枝重量; VBN,营养枝数量; VBH,营养枝高度; RBN,生殖枝数量; VBH,生殖枝高度, RBW,生殖枝重量。A,牦牛单独放牧,  $\chi^2 = 6.974, df = 7, P = 0.432$ ; B,藏羊单独放牧,  $\chi^2 = 10.385, df = 5, P = 0.065$ ; C,牦牛藏羊放牧比例 1:2,  $\chi^2 = 1.592, df = 5, P = 0.902$ ; D,牦牛藏羊放牧比例 1:4,  $\chi^2 = 5.785, df = 5, P = 0.328$ ; E,牦牛藏羊放牧比例 1:6,  $\chi^2 = 8.146, df = 5, P = 0.148$ ; F,不放牧,  $\chi^2 = 11.041, df = 7, P = 0.137$ 。图中实线表示  $P < 0.05$ ,虚线表示  $P > 0.05$

Note: VBW, Vegetative branch weight; VBN, Vegetative branch number; VBH, Vegetative branch height; RBN, Reproductive branch number; VBH, Reproductive branch height; RBW, Reproductive branch weight. A, Single Yak grazing,  $\chi^2 = 6.974, df = 7, P = 0.432$ ; B, Single Tibetan sheep grazing,  $\chi^2 = 10.385, df = 5, P = 0.065$ ; C, Yak: Tibetan sheep as 1:2 grazing,  $\chi^2 = 1.592, df = 5, P = 0.902$ ; D, Yak: Tibetan sheep as 1:4 grazing,  $\chi^2 = 5.785, df = 5, P = 0.328$ ; E, Yak: Tibetan sheep as 1:6 grazing,  $\chi^2 = 8.146, df = 5, P = 0.148$ ; F, no grazing,  $\chi^2 = 11.041, df = 7, P = 0.137$ . The solid lines indicate a significant effect ( $P < 0.05$ ), and the dotted lines indicate a non-significant effect

### 3 讨论

植物表型特征会根据自身所处生境来权衡、转换或补偿自身某些功能,以实现生物生存、生长与繁殖三大功能<sup>[15-16]</sup>,是植物响应外界环境变化的综合体现<sup>[17]</sup>。研究发现,适度放牧处理中,食物相对充足并能满足放牧家畜的多种营养需求,这使得家畜拥有更多的采食自主选择性,其采食是以偏食物种为主且选择多样化的植物组合来满足其营养平

衡<sup>[18]</sup>。在本研究中,发现绵羊单独放牧处理下其营养枝、生殖枝特征均处于较高水平,而在牦牛藏羊放牧比例 1:4(M2)处理下处于较低水平(图 1、图 2、图 3),这表明在混合放牧处理中,牦牛对矮生嵩草的下行调控作用远远高于藏羊,结合牦牛单独放牧处理下矮生嵩草营养枝特征的表型特征,验证了草原优势种数量、重量间的平衡受不同种类、不同体尺的放牧家畜的调控<sup>[19]</sup>。这可能是因为不同种类家畜的口、牙齿和消化系统等的解剖学特征存在差异,

更为重要的是源于牦牛、藏羊体型大小所引起的巨大差异。此外,不同的食性选择能够促使草食动物之间产生互利的作用效果,即一种动物的采食可能提高了另一种动物的觅食效率,例如,草兔对优势种的采食增加了黑雁的有效采食量,而原来这类植物是黑雁不喜食的物种<sup>[20-21]</sup>。这即是说,与单一物种的放牧相比,不同种类的动物混合放牧对草地植被的影响并不是简单的食谱叠加,且不能通过单独放牧的效果进行预测。

家畜采食植物时,不仅喜欢采食品质高的植物,更喜欢适口性好的植物<sup>[22]</sup>,一般研究认为,草食动物喜欢采食植物最有价值的部分<sup>[23]</sup>,这与我们的研究结果一致,即放牧一定程度地减少了矮生嵩草每一条生殖枝的重量(图3)。然而,从矮生嵩草个体生殖枝、营养枝的资源投入角度分析,各放牧处理单位长度矮生嵩草营养枝重量、生殖枝重量均无明显差异(图4)。这一结果说明,矮生嵩草会通过提高单位长度生殖枝的资源投入来补偿放牧家畜造成的表型差异,即矮生嵩草适应家畜干扰的主要途径为忍耐策略。这是因为矮生嵩草能够进行有性生殖与无性生殖,然而在家畜的中度干扰下,增加无性繁殖个体数量显然不是一种明智的抉择,无性繁殖幼苗的个体通常与母体形成小尺度的聚集分布,这无疑会减小家畜的采食成本,不利于种群的存活。此外,我们还有一个大胆的设想,即矮生嵩草可能会诱使家畜采食个体的部分器官,通过“牺牲”部分器官的生态策略来完成有性繁殖过程进而保障种群的更新与稳定。

为了进一步探索矮生嵩草生殖个体对放牧的响应模式,本研究对其生殖个体的生殖枝和营养枝的资源投入进行了分析,发现适度放牧显著提高了生殖个体生殖枝和营养枝资源投入的潜在联系(图5)。这与Liu等的研究结果一致,植物在与大型家畜长期互动的过程中,放牧会激活并改变草地优势物种的资源分配模式<sup>[24]</sup>。这可能由以下2种机制共同发挥作用:(1)增加营养枝数量,正如上文所述,忍耐策略是矮生嵩草主要采用的避牧策略,图1的结果显示,相比不放牧处理,放牧处理下的矮生嵩草营养枝数量相对更多,这说明矮嵩草在受到机械损伤后可通过增加营养枝数量的方式来补偿光合作用生产有机物总量,从而在一定程度上维持可获得资源总量恒定,实现适合度的最大化;(2)增加单位长度枝条重量,研究发现,植物的生殖器官也可进行光合作用,例如,Biscoe等人(1975)的研究显示,大麦

(*Hordeum vulgare*)旗叶和穗本身的光合作用对最终粒重的贡献率为47%<sup>[25]</sup>,Bazzaz等人(1979)发现,生殖器官贡献了花和果实的资源需求的2.3%~64.5%<sup>[26]</sup>,上述研究结果均说明了矮生嵩草也可通过增加单位长度的生殖枝、营养枝资源投入量来提高资源分配模式。

结构方程模型结果显示,放牧改变了矮生嵩草生殖枝性状与营养枝性状的潜在因果关系(图6),这与Liu等所获结论较为一致,在种间关系竞争激烈的高寒草地中,不放牧处理矮生嵩草生殖个体中,生殖活动在植物的资源分配中扮演了支配者的角色<sup>[24]</sup>。这可能是因为处于繁殖期的矮生嵩草个体,其资源分配可能处于一种高效的控制下,即生殖枝与营养枝之间的权衡由生殖枝决定,生殖枝的生长情况在一定程度上调控着营养枝的生长情况。试想长期处于竞争激烈的生境中,生殖枝与营养枝之间的权衡如果偏向营养枝,显然不是一种明智、有利于有性繁殖的生态策略,无疑会增加矮生嵩草的生存成本,不利于种群的更新与存活。而在其他中度放牧处理中,尽管牦牛藏羊的牧食行为会对矮生嵩草造成一定的影响,但亦会对其他植物物种造成影响,释放出较为客观的空域生态位,降低物种的种间竞争。这一结果说明了,在高寒草地生态系统中,矮生嵩草能够根据环境调控自身性状间的内在联系,进而形成适合自身长久生存的生态策略,即在竞争激烈的生境中,矮生嵩草可能更倾向于进行有性生殖活动,而在种间关系相对较弱的中度放牧中,矮生嵩草生殖个体的营养枝活动更明显。

## 4 结论

研究认为,在中度放牧干扰下,各放牧处理下青藏高原高寒草地建群种矮生嵩草生殖枝和营养枝的资源投入不存在权衡关系,且能够根据放牧胁迫调控自身性状间的内在联系,即通过增加单位长度的生殖枝、营养枝资源投入量来提高资源分配模式。

## 参考文献

- [1] WANG Y, WESCHE K. Vegetation and soil responses to live-stock grazing in Central Asian grasslands: a review of Chinese literature[J]. Biodiversity and Conservation, 2016, 25(12): 2401-2420
- [2] 王炜,梁存柱,刘钟龄,等.草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析[J].植物生态学报,2000,24(3):268-274
- [3] LIU WT, WANG TL, ZHANG S, et al. Grazing influences

- Stipa breviflora* seed germination in desert grasslands of the Inner Mongolia Plateau[J]. PeerJ, 2018(6):e4447
- [4] 张中华, 马丽, 周秉荣, 等. 高寒草甸优势种功能多样性对增温和模拟放牧的响应[J]. 草地学报, 2021, 29(8): 225-232
- [5] MILLER T E, TYRE A J, LOUDA S M. Plant reproductive allocation predicts herbivore dynamics across spatial and temporal scales[J]. American Naturalist, 2006, 168(5): 608-616
- [6] HUHTA AP, RAUTIO P, HELLSTRÖM K, et al. Tolerance of a perennial herb, *Pimpinella saxifraga*, to simulated flower herbivory and grazing: Immediate repair of injury or postponed reproduction? [J]. Plant Ecology, 2009, 201(2): 599-609
- [7] LEIMU R, KORICHEVA J. A meta-analysis of tradeoffs between plant tolerance and resistance to herbivores: combining the evidence from ecological and agricultural studies[J]. Oikos, 2006, 112(1): 1-9
- [8] MESA J M, SCHOLES D R, JUVIK J, et al. Molecular constraints on resistance—tolerance tradeoffs[J]. Ecology, 2017, 98(10): 2528-2537
- [9] GOMEZ S, ONODA Y, OSSIPOV V, et al. Systemic induced resistance: a risk-spreading strategy in clonal plant networks [J]. New Phytologist, 2008, 179(4): 1142-1153
- [10] 邢云飞, 施建军, 德科加, 等. 多年生人工草地矮生嵩草(*Kobresia humilis*)种群空间格局与种内关联性[J]. 草地学报, 2022, 30(2): 253-258
- [11] 董全民, 丁路明, 杨晓霞, 等. 高山嵩草草甸——牦牛放牧生态系统研究[M]. 北京: 科学出版社, 2020: 1-9
- [12] GOODNOE T T, HILL J P. Plasticity of female reproductive resource allocation depends on the presence or absence of prior environmental sex determination in *Ceratopteris richardii*[J]. Ecology and Evolution, 2018, 8(12): 6133-6143
- [13] SHAH S, SHRESTHA K K, SCHEIDECKER C. Variation in Plant Functional Traits along Altitudinal Gradient and Land Use Types in Sagarmatha National Park and Buffer Zone, Nepal[J]. American Journal of Plant Sciences, 2019, 10(4): 595-614
- [14] YANG X X, DONG Q M, CHU H, et al. Different responses of soil element contents and their stoichiometry (C : N : P) to yak grazing and Tibetan sheep grazing in an alpine grassland on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2019(285): 106628
- [15] NAVAS M L, ROUMET C, BELLMANN A, et al. Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession[J]. Plant Biology, 2010, 12(1): 183-196
- [16] WHITMAN T, AARSSEN L W. The leaf size/number trade-off in herbaceous angiosperms[J]. Journal of Plant Ecology, 2010, 3(1): 49-58
- [17] 孙彩彩, 冯斌, 董全民, 等. 牦牛藏羊混合放牧对高寒草地紫花针茅功能性状的影响[J]. 草地学报, 2021, 29(7): 1477-1483
- [18] 刘文亭, 卫智军, 吕世杰, 等. 放牧对短花针茅荒漠草原植物多样性的影响[J]. 生态学报, 2017, 37(10): 3394-3402
- [19] LIU J, FENG C, WANG D, et al. Impacts of grazing by different large herbivores in grassland depend on plant species diversity[J]. Journal of Applied Ecology, 2015, 52(4): 1053-1062
- [20] WAL R, WIJNEN H, WIERENS, et al. On facilitation between herbivores: how brent geese profit from brown hares [J]. Ecology, 2000, 81(4): 969-980
- [21] STAHL J, VAN DER GRAAF A J, DRENT R H, et al. Blackwell Publishing Ltd Subtle interplay of competition and facilitation among small herbivores in coastal grasslands[J]. Functional Ecology, 2006, 20(5): 908-915
- [22] WANDERSON N, BENJAMIN W, JEREMY B, et al. Conservation Grazing by Goats in Eastern Oak-hickory Forest: Browsing Behavior and Forage Selectivity[J]. Journal of Animal Science, 2021(99): 79
- [23] SHROFF R, VERGARA F, MUCK A, et al. Nonuniform Distribution of Glucosinolates in *Arabidopsis thaliana* Leaves Has Important Consequences for Plant Defense[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(16): 6196-6201
- [24] LIU W, SUN S, ZHANG C, et al. Linking plant spatial aggregation with reproductive traits and near-source seed dispersal: ecological adaptation to heavy grazing[J]. Journal of Plant Ecology, 2020, 13(4): 489-498
- [25] BISCOE P V, GALLAGHER J N, LITTLEJOHN E J, et al. Barley and its environment. IV. Sources of assimilate for the grain[J]. Journal of Applied Ecology, 1975, 12(1): 295-318
- [26] BAZZAZ F A, CARLSON R W, HARPER J L. Contribution to reproductive effort by photosynthesis of flowers and fruits [J]. Nature, 1979, 279(5713): 554-555

(责任编辑 刘婷婷)