施肥对高寒草甸植物群落组分种繁殖分配的影响

牛克昌 赵志刚 罗燕江 杜国祯*

(兰州大学干旱与草地生态教育部重点实验室, 兰州 730000)

摘要 该文以青藏高原东部高寒草甸植物群落的 24 种主要组分种为材料,研究了施肥对多年生草本植物繁殖分配的影响。结果表明:1)对多数群落组分种来说,施肥显著影响生物量和生物量分配;2)随着肥力的增加,大多数物种的植株个体明显增大、繁殖输出减小或不变,进而导致它们的繁殖分配明显减小;3)施肥影响的个体大小和生物量分配变化程度与方向因物种而异,对一些物种的影响不明显,对个别物种的影响方向不同于对多数物种的影响;4)施肥后群落水平的繁殖分配明显减小。
关键词 施肥 高寒草甸 植物群落 生物量分配 繁殖分配

FERTILIZATION EFFECTS ON SPECIES REPRODUCTIVE ALLOCATION IN AN ALPINE MEADOW PLANT COMMUNITY

NIU Ke-Chang ZHAO Zhi-Gang LUO Yan-Jiang and DU Guo-Zhen*

((Key Laboratory of Arid and Grassland Ecology of Ministry of education, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China))

Abstract Background and Aims Plant resource allocation strategies are important in determining community structure in variable environments. However, observations of changes in species reproductive allocation under disturbance at the community level are rare. This study addresses the following questions: 1) does fertilization alter patterns of species reproductive allocation in natural plant communities, 2) are there interspecific differences for a fertilization effect, and 3) what is the effect of fertilization on assemblage-level reproductive allocation?

Methods The study was conducted at the Alpine Meadow Ecosystem Field Station of Lanzhou University, Maqu (101°53' E, 35°58' N). The experimental plant communities are typical of alpine meadow of the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. In mid May of 2002 and 2003, we established a soil nutrient gradient of diammonium phosphate (DAP) in the natural plant communities using a completely randomized design (3 levels of fertilization treatments and 3 repetitions of each level). From June to September, we sampled above-ground parts of 24 plant species at their fruiting stage, randomly selecting 20 individuals at every treatment level. The samples were dried to constant weight for 10 h at 80 °C, and each individual was dissected into fruits, stems and leaves, which were weighed by Sartorius balances (to the nearest 10⁻⁴ g). Reproductive, stem, and leaf allocations were calculated as the proportion of total biomass. ANOVA was used to test the effect of fertilization on patterns of species reproductive allocation.

Key Results Fertilization significantly affected both the biomass and the biomass allocation of most species. Total biomass, leaf biomass, and stem biomass of most species increased with soil nutrient level, but reproductive biomass remained constant or decreased. Reproductive allocation decreased, stem allocation increased, and leaf allocation was constant in most species. The degree and direction of responses differed among species, indicating the differences of life history. Reproductive allocation at the assemblage-level decreased with fertilization.

Conclusions The study suggests that plant individuals tend to become larger, reproductive allocation decreases, and stem allocation and leaf allocation increase as fertility increases. The effect of fertilization on resource allocation strategies is different among species within the same plant community.

Key words Fertility, Alpine meadow, Plant communities, Biomass allocation, Reproductive allocation

由于干扰引起物种灭绝、生物多样性降低对人类
可持续性发展的威胁日益严峻,使得干扰下植物生
活史对策的响应和植物群落结构的变化成为近年来
生态学研究热点(Wilson & Tilman, 1993; Tilman &

Downing, 1994; Tilman, 1996; Grime, 1997; Fox, 2003; He *et al.*, 2003)。而植物繁殖分配是生活史理论的核心之一(Bazzaz & Grace, 1997; 张大勇, 2000; 张全国和张大勇, 2002), 植物的繁殖分配是指植物一年所同化的资源中用于生殖的比例, 实际上是指总资源分配给生殖器官的比例(钟章成, 1995)。繁殖分配模式不仅是物种生活史进化的结果, 而且是植物对当前环境的适应性特征(Harper, 1977; Boggs, 1997)。在资源限制的生态境中, 个体将所获得有限资源优化分配以增加其适合度(Fitness) (Bazzaz & Grace, 1997; Hooper, 1998)。虽然有关繁殖分配的大量研究已说明植物的繁殖分配模式受到人工干扰和环境因子变化的影响(Mao & Bazzaz, 1990; Obeso, 1997, 2002; Hutchings, 1997; Sadras *et al.*, 1997; 杜国祯等, 1998; 杨持等, 2002; 刘左军等, 2002; 赵志刚等, 2004)。但是多数实验研究都是在人工实验室控制条件下进行的, 而且大多研究只针对个别种群, 对多年生草本植物种群在自然群落中的比较研究就更为罕见, 已有研究证明在环境条件变化时, 植物群落中有些物种“收益”于这种变化, 而另一些物种则“受害”于这种变化, 并且这种“收益”和“受害”程度因种而异(Jackson *et al.*, 1994; LaDeau & Clark, 2001; Fox, 2003)。许多前人以及我们在该地区的研究发现在中度生产力的多年生草本植物群落中, 施肥使群落物种多样性急剧降低(Grime, 1973; Newman, 1973; Tilman, 1988; Stevens & Carson, 1999)。而对其机制我们尚不清楚, 传统的种间竞争排斥理论认为施肥后资源异质性降低、种间竞争强度增大从而更剧烈的种间竞争使群落物种丰富度降低, 而群落水平的自疏假说认为施肥后群落中植物个体增大、总密度随施肥的增加而降低, 而在特定面积的取样使得物种丰富度减小。种间竞争排斥理论强调物种间生活史对策不同而造成的竞争能力差异(Grime, 1973; Tilman, 1988; Tilman & Pacala, 1993; Rajaniemi, 2002, 2003), 而群落水平的自疏假说则强调植物个体大小不同造成的竞争能力不同(Oksanen, 1996; Stevens & Carson, 1999)。因此, 系统地比较研究植物群落组分种生活史对策对环境变化响应的特征对于正确理解植物群落结构变化的真正原因显得至关重要(Tilman, 1988; Jackson *et al.*, 1994; Rajaniemi, 2003)。为此, 我们以人工施肥作为环境变化因子, 以青藏高原东部地区典型高寒草甸植物群落中的 24 种多年生主要组分为研究对象, 旨在探讨以下几个问题的基

础上揭示高寒草甸草地的退化过程和恢复重建的生态学机制: 1) 施肥是否对高寒草甸群落中多年生草本植物的繁殖分配(有性繁殖) 有影响? 2) 若有, 各群落组分种对施肥影响的响应特征如何? 3) 若有, 施肥影响在各群落组分种间是否具有差异性, 以及有着怎样的差异? 4) 施肥是否影响群落水平的繁殖分配(有性繁殖分配)。

1 材料和方法

1.1 实验地点概况

本实验在青藏高原东部地区黄河第一湾地段(甘肃省玛曲县境内) 的高寒草甸天然草地进行, 样区设在距县城 7 km 的黄河北岸, 地理坐标为 35°58' N, 101°53' E, 海拔 3 500 m 左右, 年均气温为 1.2 °C, 月均气温从 1 月的 -10 °C 到 7 月的 11.7 °C; 年降水量约为 620 mm, 属高寒湿润带, 年日照时数约 2 580 h, 年平均霜日大于 270 d; 主体土壤类型为亚高山草甸土, 植被属高寒草甸类型(吴征镒, 1980)。样地群落以莎草科嵩草属(*Kobresia*) 和禾本科的羊茅属(*Festuca*)、早熟禾属(*Poa*)、剪股颖属(*Agrostis*) 的一些种组成。由于草地放牧退化, 杂类草已占相当的比例, 常见的有: 菊科的凤毛菊属(*Saussurea*)、毛茛科的银莲花属(*Anemone*)、毛茛属(*Ranunculus*) 的一些种, 并伴生其它杂类草。该样地植被类型为线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*) + 禾草类 + 杂类草群系, 禾草主要有异针茅(*Stipa aliena*)、波伐早熟禾(*Poa poophagorum*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、穗序剪股颖(*Agrostis gigantea*)、草(*Koeleria cristata*) 等, 杂类草中以毛茛科的钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*)、小花草玉梅(*Anemone rivularis* var. *flore-minors*)、菊科的蒙古蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、长毛凤毛菊(*Saussurea hieracioides*)、豆科的米口袋(*Gueldenstaedtia multiflora*) 等为主。

1.2 实验设计

1999 年在距县城约 7 km 的黄河北岸选择约 80 000 m² 的草地用围栏保护, 仅在 11 月至翌年 3 月放牧, 其余时间绝对禁牧。2002 年 5 月下旬在围栏内选择一面积为 32 m × 20 m 的地势平坦(坡度约 3°) 样区, 分成 9 个 10 m × 6 m 的小样区, 小样区间距为 1 m, 各个小样区四角用木桩标记。施肥时以单因素随机区组实验设计施肥。施肥处理有 3 个水平, 分别为高肥力(HN, 60 g·m⁻²)、低肥力(LN, 30 g·m⁻²) 和对照(CK); 每个处理水平有 3 次重复(Goldberg & Miller, 1990; Wilson & Tilman, 1993),

施肥为普通磷酸二胺($(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$)(Stevens & Carson, 1999 ; Rajaniemi , 2001 , 2003)。

从 2002 年 5 月下旬开始第一次施肥、每年 5 月下旬施肥一次。施肥方式为在多云的阴天(由于 5 至 6 月正值多雨时节 ,在多云的阴天施肥 ,施肥当天或次日必有降雨 ,这就保证了所施肥在短期内能溶于土壤中) ,用手将磷酸二胺颗粒均匀的洒在小样区。实验样地每年 3 月中旬至 11 月上旬围栏封育。

1.3 材料概述

根据以往在本地的长期实验资料(杜国祯等 , 2003)和前一年(2002 年)在本样区施肥后的样方调查材料 ,我们选择了高寒草甸植物群落常见的 24 种多年生草本植物 ,分别属禾本科、毛茛科、菊科等 12 个科 ,根据物种生活史特征可划分为轴根型多年生草本、根蘖型多年生草本等 7 类生活型(Grime , 1973 ;单保庆等 , 2000)(表 1)。并且我们只研究植物的有性繁殖(本文“ 繁殖 ”一词除个别说明外均指“ 有性繁殖 ” ,繁殖分配除个别种是花期分配 ,其余为果期繁殖分配)。

1.4 取样

2003 年 7 月至 9 月 ,根据各物种的物侯期不同 ,在各物种的结果中前期的 3 个肥力梯度上 ,从每个肥力梯度(有 3 个重复小样区)每个种总共随机选取 20~25 株 ,剪取植株地上部分 ;所有兼有无性生殖的物种 ,根据实验的可操作性选取较小的无性系株为取样单位。样品在野外采集后均分株装袋风干 ,

带回实验室。

1.5 测量

将样品在 80 ℃下烘干 10 h ,用 10^{-4} 克的电子天平称重 ,称重时 ,按构件分为繁殖部分(不包括繁殖器官的支持部分 ,禾草植物穗柄不包括在繁殖部分中)、茎(包括繁殖器官的支持部分 ,禾草植物穗柄包括在茎部分中)和叶(包括托叶)分别计数称重(Cheplick , 1998 ; Gleeson & Tilman , 1990)。

1.6 数据分析

总生物量以繁殖部分、茎(支持部分)和叶干重的总和表示 ;对于生物量分配 :1)繁殖分配(Reproductive allocation , RA) ,以单株果期的繁殖部分生物量占其总生物量的比例表示 ;茎分配(Stem allocation , SA)为茎生物量占总生物量的比例 ;叶分配(Leaf allocation , LA)为叶生物量占总生物量的比例。2)群落水平繁殖分配 ,以群落中所取组分种繁殖部分在各处理条件下的平均值的总和与组分种总生物量在各处理条件下的平均值的总和之比表示(Gleeson & Tilman , 1990)。用 QQ-Pots 检验数据正态性 , Levene ' s 检验法检验方差齐性(在显著性水平为 0.05 时不能拒绝数据的方差齐性假设) ;用多重比较中的最小显著差数法(LSD method)或 Tamhane ' s 检验法(方差不齐时)比较各处理间差异 ,检验施肥对各物种各构件生物量以及生物量分配的影响 ;只要低肥力、高肥力和对照三者中任何两者有差异($p < 0.05$) ,说明施肥有影响 ;所有分析均用 SPSS11.5 统计软件进行。

表 1 物种及其生活型
Table 1 Species and its living form

生活型 Living form	物种 Species
轴根型多年生草本 Axial-perennial herb	小花草玉梅(<i>Anemone rivularis</i> var <i>flore-minors</i>) 毛果婆婆纳(<i>Veronica eriogyne</i>) 展毛翠雀花(<i>Delphinium ka-maonense</i> var. <i>glabrescens</i>) 钝裂银莲花(<i>Anemone obtusiloba</i>) 莓叶萎陵菜(<i>Potentilla fragarioides</i>) 蒙古蒲公英(<i>Taraxacum mongolicum</i>) 防风(<i>Saposhnikovia divaricata</i>) 长毛凤毛菊(<i>Saussurea hieracioides</i>)
根蘖型多年生草本 Root-tillering perennial herb	乳浆大戟(<i>Euphorbia pekinensis</i>) 花苜蓿(<i>Trigonella ruthenica</i>) 小叶黑柴胡(<i>Bupleurum smithii</i> var. <i>parvifolium</i>)
根茎型多年生草本 Rhizoma perennial herb	细叶亚菊(<i>Ajania tenuifolia</i>) 蓬子菜(<i>Galium verum</i>) 米口袋(<i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>) 獐牙菜(<i>Swertia bimaculata</i>)
短根茎密丛型多年生草本 Short rhizoma perennial herb	线叶蒿草(<i>Kobresia capillifolia</i>)
密丛型多年生草本 Dense shoot perennial herb	异针茅(<i>Stipa aliena</i>) 草(<i>Koeleria cristata</i>)
疏丛型多年生草本 Sparse shoot perennial herb	垂穗披碱草(<i>Elymus nutans</i>) 垂穗鹅观草(<i>Roegneria nutans</i>) 波伐早熟禾(<i>Poa botryoides</i>) 穗序剪股颖(<i>Agrostis gigantea</i>)
球茎型多年生草本 Perennial creeper	兰花韭(<i>Allium beesianum</i>)
粗状须根型多年生草本 Thick fiber perennial herb	丝叶毛茛(<i>Ranunculus tanguticus</i> var. <i>nematolobus</i>)

2 实验结果

2.1 施肥对群落组分种生物量分配的影响

2.1.1 施肥对各构件绝对生物量的影响

施肥对高寒草甸群落主要组分种的影响程度详见表 2。

果实生物量 :整体来看果实生物量随肥力的增加而呈减小趋势。其中小花草玉梅、蓬子菜、小叶黑柴胡的果实随肥力增加明显降低 ($p < 0.05$) ;也有些物种的果实生物量随肥力的增加而增加 ,其中丝叶毛茛、波伐早熟禾、垂穗披针草、草增加明显 ($p < 0.05$) ;个别物种果实重量只在低肥处理下明显减小 ,如垂穗鹅观草 ;也有个别种的果生物量只在低肥处理中明显增大 ,如长毛凤毛菊。

茎生物量 :大部分物种随肥力的增加茎生物量明显增加。如丝叶毛茛、蓬子菜、莓叶委陵菜、毛果婆婆纳、乳浆大戟、花苜蓿、线叶蒿草、波伐早熟禾、穗序剪股颖、垂穗披针草、草 ,没有一个物种的茎重随肥力增加而明显减小。

叶生物量 :整体看来叶生物量随肥力增加而增加。其中丝叶毛茛、线叶蒿草、波伐早熟禾、穗序剪股颖、垂穗披针草、草叶生物量随肥力增加而明显增加 ($p < 0.05$) ,小叶黑柴胡叶生物量随肥力增加而明显减小 ,而小花草玉梅、蓝花韭在低肥力处理下明显减小 ,垂穗鹅观草则相反 ,在低肥力处理中明显增大。

总生物量 :除小花草玉梅、小叶黑柴胡总生物量随施肥的增加而明显减小外 ,多数物种总生物量随肥力增加而增加。其中。丝叶毛茛、蓬子菜、莓叶委陵菜、花苜蓿、线叶蒿草、波伐早熟禾、穗序剪股颖、垂穗披针草、草增加明显 ($p < 0.05$) ;而垂穗鹅观草在低肥力处明显减小 ($p < 0.05$) 。

2.1.2 施肥对繁殖分配的影响

繁殖分配 (RA) :从表 2 可以看出 ,施肥后没有一个物种的 RA 增加 ,大多数物种种群水平的 RA 随肥力增加而减小。其中小花草玉梅、蓬子菜、毛果婆婆纳、獐牙菜、米口袋、乳浆大戟、防风、花苜蓿、线叶蒿草、穗序剪股颖、草减小明显 ($p < 0.05$) ,而钝裂银莲花、小叶黑柴胡、莓叶委陵菜、异针茅的 RA 在个处理间无明显差异 ;蒙古蒲公英的 RA 在低肥力中明显增大 ,波伐早熟禾的 RA 在低肥力中明显减小。

茎分配 (SA) :与茎生物量相似 ,SA 在施肥后呈增加趋势。其中小花草玉梅、展毛翠雀花、蓬子菜、

小叶黑柴胡、莓叶委陵菜、蓝花韭、毛果婆婆纳、獐牙菜、乳浆大戟、防风、花苜蓿的 SA 随肥力增加而明显增加 ($p < 0.05$) ;而穗序剪股颖、草的 SA 随肥力增加而明显减小 ;蒙古蒲公英的 SA 在低肥力处明显增大。

叶分配 (LA) :施肥对 LA 影响不明显。只有小叶黑柴胡、蓝花韭、防风的 LA 随肥力增加而明显减小 ,米口袋、草的 LA 则随肥力增加而明显增大。

2.2 种间对施肥响应的差异性比较

我们从表 2 可看出 ,施肥对群落组分种的影响并不相同 ,总体来看以下物种对施肥较为敏感 :小花草玉梅、丝叶毛茛、蓬子菜、小叶黑柴胡、莓叶委陵菜、蓝花韭、毛果婆婆纳、獐牙菜、乳浆大戟、防风、花苜蓿、线叶蒿草、垂穗鹅观草、波伐早熟禾、穗序剪股颖、垂穗披针草、草。在这些物种中 ,草、垂穗披针草、穗序剪股颖、垂穗鹅观草、丝叶毛茛、蓬子菜、花苜蓿、线叶蒿草的生物量分配施肥后都有明显变化。与这些种不同的是钝裂银莲花、细叶亚菊、异针茅在施肥条件下地上生物量分配并没有明显变化。

如以上分析 ,从施肥对总生物量、各部分生物量、各部分生物量分配的影响中也可看出不同物种在对土壤肥力变化的响应方面具有一定的差异 ,即施肥影响具种间差异性。

2.3 施肥对群落水平繁殖分配的影响

如图 1a 所示 ,施肥后群落水平的总生物量随着施肥量的增加而增加 ;叶生物量和茎生物量也明显增加 ,而果实生物量变化不明显。如图 1b 所示 ,施肥后群落水平的繁殖分配降低 ,茎分配有所增加 ,叶分配变化不明显。

3 讨 论

3.1 施肥对生物量的影响

总生物量 :施肥后除个别种 (如小花草玉梅和小叶黑柴胡)总生物量随施肥的增加而明显减小外 ,多数物种的总生物量增加。说明土壤营养是高寒草甸多年生草本植物生长的重要限制因子之一。这与我们在该地区的植物群落施肥实验结果一致 (杜国祯等 ,1998) ,也与多数草地施肥实验的结果一致 (Tilman & Downing , 1994 ; Tilman , 1996) 。

繁殖部分生物量 :施肥后有些物种繁殖部分生物量明显增加 ,有些则明显减小 ,也有一部分物种繁殖部分生物量无明显变化。繁殖输出 (Reproductive output) 能表明物种在其生长环境中的适合度大小 ,而施肥后群落组分种繁殖部分生物量的这种变化说

表 2 施肥对植物群落中 24 种多年生草本植物生物量以及生物量分配的影响
Table 2 Effects of fertilizing on 24 species perennial herb biomass and patterns of biomass allocation in natural plant communities

物种 Species	处理 Treatment	果重 (g) Fruit biomass	茎总重 (g) Stem biomass	叶总重 (g) Leaf biomass	总重 (g) Total biomass	繁殖分配 (%) Reproductive allocation	茎分配 (%) Stem allocation	叶分配 (%) Leaf allocation
小花草玉梅 <i>Anemone rivularis</i> var. <i>flore-minors</i>	CK	0.409 ± 0.04 ^A	0.763 ± 0.12 ^a	0.997 ± 0.10 ^a	2.169 ± 0.21 ^A	0.189 ± 0.02 ^a	0.336 ± 0.11 ^a	0.475 ± 0.13 ^a
	LN	0.220 ± 0.03 ^b	0.624 ± 0.06 ^a	0.693 ± 0.11 ^b	1.537 ± 0.14 ^b	0.154 ± 0.02 ^{ab}	0.416 ± 0.16 ^b	0.431 ± 0.14 ^a
	HN	0.240 ± 0.03 ^b	0.764 ± 0.07 ^a	0.965 ± 0.11 ^{ab}	1.970 ± 0.15 ^{ab}	0.125 ± 0.01 ^b	0.394 ± 0.1a ^b	0.482 ± 0.19 ^a
丝叶毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i> var. <i>nematolobus</i>	CK	0.016 ± 0 ^A	0.027 ± 0 ^A	0.018 ± 0 ^A	0.061 ± 0.01 ^a	0.256 ± 0.02 ^a	0.425 ± 0.03 ^a	0.319 ± 0.03 ^a
	LN	0.017 ± 0 ^b	0.047 ± 0.01 ^{ab}	0.034 ± 0.01 ^{ab}	0.098 ± 0.01 ^b	0.199 ± 0.02 ^a	0.452 ± 0.04 ^a	0.349 ± 0.04 ^a
	HN	0.026 ± 0 ^b	0.060 ± 0.01 ^b	0.038 ± 0 ^b	0.123 ± 0.02 ^B	0.213 ± 0.02 ^{ab}	0.476 ± 0.02 ^a	0.311 ± 0.02 ^a
钝裂银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	CK	0.040 ± 0 ^a	0.046 ± 0.01 ^a	0.108 ± 0.01 ^a	0.194 ± 0.02 ^a	0.214 ± 0.01 ^a	0.227 ± 0.01 ^a	0.559 ± 0.02 ^a
	LN	0.039 ± 0 ^a	0.057 ± 0.01 ^a	0.100 ± 0.01 ^a	0.196 ± 0.02 ^a	0.211 ± 0.02 ^a	0.268 ± 0.02 ^a	0.521 ± 0.03 ^a
	HN	0.038 ± 0.01 ^a	0.049 ± 0.01 ^a	0.096 ± 0.01 ^a	0.184 ± 0.02 ^a	0.213 ± 0.02 ^a	0.264 ± 0.02 ^a	0.523 ± 0.02 ^a
展毛翠雀花 <i>Delphinium kamaonense</i> var. <i>glabrescens</i>	CK	0.022 ± 0.01 ^a	0.194 ± 0.04 ^a	0.105 ± 0.01 ^a	0.321 ± 0.05 ^a	0.067 ± 0.01 ^a	0.582 ± 0.58 ^a	0.351 ± 0.02 ^a
	LN	0.017 ± 0 ^a	0.271 ± 0.04 ^a	0.108 ± 0.01 ^a	0.397 ± 0.05 ^a	0.049 ± 0.01 ^a	0.661 ± 0.02 ^b	0.290 ± 0.02 ^a
	HN	0.019 ± 0.01 ^a	0.231 ± 0.03 ^a	0.104 ± 0.02 ^a	0.354 ± 0.05 ^a	0.041 ± 0.01 ^a	0.646 ± 0.02 ^b	0.313 ± 0.03 ^a
蓬子菜* <i>Galium verum</i>	CK	0.026 ± 0 ^A	0.374 ± 0.05 ^A		0.400 ± 0.05 ^A	0.062 ± 0 ^A	0.938 ± 0 ^A	
	LN	0.020 ± 0.01 ^{ab}	0.574 ± 0.02 ^b		0.594 ± 0.02 ^b	0.033 ± 0.01 ^b	0.967 ± 0.01 ^b	
	HN	0.008 ± 0 ^b	0.567 ± 0.06 ^b		0.575 ± 0.06 ^{ab}	0.023 ± 0.01 ^b	0.977 ± 0.01 ^b	
小叶黑柴胡 <i>Bupleurum smithii</i> var. <i>parvifolium</i>	CK	0.084 ± 0.01 ^a	0.095 ± 0.01 ^a	0.201 ± 0.03 ^A	0.381 ± 0.04 ^A	0.242 ± 0.03 ^a	0.255 ± 0.02 ^A	0.504 ± 0.04 ^A
	LN	0.089 ± 0.01 ^a	0.167 ± 0.03 ^a	0.136 ± 0.04 ^{ab}	0.393 ± 0.07 ^a	0.244 ± 0.02 ^a	0.456 ± 0.03 ^B	0.300 ± 0.04 ^B
	HN	0.051 ± 0.01 ^a	0.095 ± 0.01 ^a	0.061 ± 0.01 ^b	0.207 ± 0.02 ^b	0.258 ± 0.02 ^a	0.480 ± 0.03 ^B	0.262 ± 0.04 ^B
莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i>	CK	0.041 ± 0 ^a	0.071 ± 0.01 ^A	0.091 ± 0.01 ^a	0.204 ± 0.01 ^a	0.200 ± 0.01 ^a	0.349 ± 0.03 ^a	0.452 ± 0.03 ^a
	LN	0.089 ± 0.04 ^a	0.137 ± 0.03 ^{ab}	0.110 ± 0.02 ^a	0.336 ± 0.06 ^{ab}	0.206 ± 0.03 ^a	0.421 ± 0.03 ^b	0.373 ± 0.04 ^a
	HN	0.067 ± 0.01 ^a	0.116 ± 0.01 ^b	0.117 ± 0.02 ^a	0.301 ± 0.03 ^a	0.206 ± 0.03 ^a	0.392 ± 0.02 ^{ab}	0.402 ± 0.04 ^a
蓝花韭 <i>Allium beesianum</i>	CK	0.032 ± 0 ^a	0.054 ± 0 ^a	0.016 ± 0 ^a	0.101 ± 0.01 ^a	0.314 ± 0.02 ^a	0.531 ± 0.02 ^a	0.172 ± 0.02 ^A
	LN	0.031 ± 0.01 ^a	0.066 ± 0.02 ^a	0.008 ± 0 ^b	0.104 ± 0.02 ^a	0.304 ± 0.03 ^a	0.603 ± 0.03 ^b	0.101 ± 0.01 ^b
	HN	0.028 ± 0 ^a	0.061 ± 0 ^a	0.013 ± 0 ^{ab}	0.100 ± 0.01 ^a	0.277 ± 0.02 ^a	0.608 ± 0.03 ^b	0.127 ± 0.02 ^{ab}
毛果婆婆纳 <i>Veronica eriogyne</i>	CK	0.065 ± 0.02 ^a	0.080 ± 0.02 ^a	0.067 ± 0.01 ^a	0.212 ± 0.04 ^a	0.277 ± 0.03 ^a	0.386 ± 0.02 ^A	0.337 ± 0.03 ^a
	LN	0.032 ± 0.01 ^a	0.114 ± 0.02 ^b	0.073 ± 0.01 ^a	0.220 ± 0.03 ^a	0.143 ± 0.02 ^B	0.510 ± 0.02 ^b	0.347 ± 0.02 ^a
	HN	0.064 ± 0.01 ^a	0.153 ± 0.02 ^B	0.096 ± 0.01 ^a	0.313 ± 0.04 ^a	0.173 ± 0.02 ^b	0.491 ± 0.02 ^b	0.336 ± 0.02 ^a
细叶亚菊* <i>Ajania tenuifolia</i>	CK	0.076 ± 0.01 ^a	0.345 ± 0.06 ^a		0.421 ± 0.08 ^a	0.183 ± 0.02 ^a	0.817 ± 0.02 ^a	
	LN	0.064 ± 0.01 ^a	0.324 ± 0.03 ^a		0.388 ± 0.03 ^a	0.156 ± 0.01 ^a	0.844 ± 0.01 ^a	
	HN	0.081 ± 0.01 ^a	0.371 ± 0.03 ^a		0.451 ± 0.04 ^a	0.168 ± 0.01 ^a	0.832 ± 0.01 ^a	
獐牙菜 <i>Swertia bimaculata</i>	CK	0.085 ± 0.01 ^a	0.072 ± 0.01 ^a	0.012 ± 0 ^a	0.169 ± 0.03 ^a	0.515 ± 0.01 ^A	0.405 ± 0.01 ^a	0.080 ± 0 ^a
	LN	0.114 ± 0.06 ^a	0.177 ± 0.08 ^a	0.015 ± 0 ^a	0.306 ± 0.11 ^a	0.389 ± 0.02 ^b	0.473 ± 0.02 ^b	0.138 ± 0.04 ^a
	HN	0.064 ± 0.01 ^a	0.073 ± 0.01 ^a	0.013 ± 0 ^a	0.149 ± 0.02 ^a	0.425 ± 0.02 ^b	0.478 ± 0.02 ^b	0.097 ± 0.01 ^a
米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	CK	0.069 ± 0.01 ^a	0.059 ± 0.01 ^a	0.220 ± 0.02 ^a	0.348 ± 0.04 ^a	0.184 ± 0.02 ^a	0.172 ± 0.01 ^a	0.645 ± 0.02 ^a
	LN	0.046 ± 0.01 ^a	0.047 ± 0.01 ^a	0.270 ± 0.04 ^a	0.363 ± 0.05 ^a	0.127 ± 0.02 ^b	0.136 ± 0.01 ^a	0.737 ± 0.02 ^B
	HN	0.044 ± 0.01 ^a	0.044 ± 0.01 ^a	0.207 ± 0.02 ^a	0.295 ± 0.02 ^a	0.140 ± 0.01 ^b	0.152 ± 0.01 ^a	0.709 ± 0.02 ^b
乳浆大戟 <i>Euphorbia pekinensis</i>	CK	0.049 ± 0.01 ^a	0.053 ± 0.01 ^a	0.105 ± 0.02 ^a	0.207 ± 0.03 ^a	0.234 ± 0.02 ^a	0.256 ± 0.01 ^a	0.510 ± 0.02 ^a
	LN	0.018 ± 0 ^b	0.069 ± 0.01 ^a	0.087 ± 0.01 ^a	0.174 ± 0.02 ^a	0.093 ± 0.01 ^B	0.394 ± 0.04 ^B	0.513 ± 0.04 ^a
	HN	0.026 ± 0 ^{ab}	0.077 ± 0.01 ^a	0.117 ± 0.01 ^a	0.213 ± 0.03 ^a	0.132 ± 0.02 ^b	0.365 ± 0.04 ^b	0.537 ± 0.03 ^a
防风 <i>Saposhnikovia divaricata</i>	CK	0.047 ± 0.01 ^a	0.077 ± 0.01 ^a	0.093 ± 0.01 ^a	0.218 ± 0.03 ^a	0.215 ± 0.02 ^a	0.363 ± 0.02 ^A	0.422 ± 0.03 ^a
	LN	0.033 ± 0.01 ^a	0.090 ± 0.01 ^a	0.052 ± 0.01 ^a	0.175 ± 0.02 ^a	0.188 ± 0.02 ^{ab}	0.506 ± 0.04 ^b	0.305 ± 0.04 ^b
	HN	0.046 ± 0.01 ^a	0.149 ± 0.04 ^a	0.074 ± 0.01 ^a	0.270 ± 0.05 ^a	0.160 ± 0.01 ^b	0.530 ± 0.04 ^b	0.310 ± 0.04 ^b
长毛凤毛菊 <i>Saussurea hieracioides</i>	CK	0.310 ± 0.03 ^{ab}	0.644 ± 0.05 ^a	1.283 ± 0.11 ^a	2.239 ± 0.12 ^a	0.293 ± 0.02 ^a	0.149 ± 0.02 ^a	0.557 ± 0.03 ^a
	LN	0.448 ± 0.07 ^a	0.726 ± 0.08 ^a	1.643 ± 0.21 ^a	2.817 ± 0.32 ^a	0.268 ± 0.02 ^a	0.162 ± 0.02 ^a	0.571 ± 0.02 ^a
	HN	0.326 ± 0.04 ^b	0.545 ± 0.06 ^a	1.144 ± 0.14 ^a	2.016 ± 0.20 ^a	0.284 ± 0.02 ^a	0.168 ± 0.01 ^a	0.549 ± 0.03 ^a
蒙古蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	CK	0.111 ± 0.01 ^a	0.140 ± 0.03 ^a	0.217 ± 0.02 ^a	0.468 ± 0.05 ^a	0.249 ± 0.02 ^a	0.268 ± 0.03 ^a	0.482 ± 0.03 ^a
	LN	0.137 ± 0.02 ^a	0.132 ± 0.02 ^a	0.160 ± 0.02 ^a	0.429 ± 0.04 ^a	0.314 ± 0.03 ^b	0.305 ± 0.02 ^a	0.381 ± 0.05 ^a
	HN	0.097 ± 0.01 ^a	0.090 ± 0.01 ^a	0.179 ± 0.03 ^a	0.366 ± 0.05 ^a	0.281 ± 0.02 ^{ab}	0.260 ± 0.02 ^a	0.459 ± 0.04 ^a

表 2(续) Table 2 (continued)

物种 Species	处理 Treatment	果重(g) Fruit biomass	茎总重(g) Stem biomass	叶总重(g) Leaf biomass	总重(g) Total biomass	繁殖分配(%) Reproductive allocation	茎分配(%) Stem allocation	叶分配(%) Leaf allocation
花苣蓿 *	CK	0.005 ± 0 ^a	0.069 ± 0.01 ^a		0.074 ± 0.01 ^A	0.077 ± 0.01 ^A	0.923 ± 0.01 ^A	
<i>Trigonella</i>	LN	0.007 ± 0 ^a	0.183 ± 0.02 ^B		0.190 ± 0.02 ^B	0.041 ± 0.01 ^B	0.959 ± 0.01 ^b	
<i>ruthenica</i>	HN	0.004 ± 0 ^a	0.112 ± 0.01 ^C		0.116 ± 0.01 ^c	0.040 ± 0 ^B	0.960 ± 0 ^b	
线叶嵩草	CK	0.059 ± 0.01 ^a	0.322 ± 0.09 ^a	0.318 ± 0.05 ^a	0.699 ± 0.13 ^a	0.091 ± 0.01 ^a	0.437 ± 0.04 ^a	0.472 ± 0.04 ^a
<i>Kobresia</i>	LN	0.050 ± 0.01 ^a	0.395 ± 0.07 ^{ab}	0.486 ± 0.07 ^{ab}	0.931 ± 0.12 ^a	0.048 ± 0.01 ^b	0.412 ± 0.04 ^a	0.539 ± 0.04 ^a
<i>capillifolia</i>	HN	0.071 ± 0.01 ^a	0.684 ± 0.15 ^b	0.791 ± 0.12 ^B	1.545 ± 0.2 ^B	0.058 ± 0.02 ^{ab}	0.419 ± 0.04 ^a	0.523 ± 0.04 ^a
垂穗鹅观草	CK	0.150 ± 0.02 ^a	0.308 ± 0.04 ^a	0.303 ± 0.03 ^a	0.611 ± 0.06 ^a	0.240 ± 0.01 ^a	0.486 ± 0.03 ^a	0.514 ± 0.03 ^a
<i>Roegneria</i>	LN	0.091 ± 0.02 ^b	0.184 ± 0.04 ^B	0.151 ± 0.02 ^B	0.335 ± 0.05 ^B	0.266 ± 0.03 ^a	0.529 ± 0.05 ^a	0.471 ± 0.05 ^a
<i>nutans</i>	HN	0.177 ± 0.02 ^A	0.355 ± 0.04 ^a	0.361 ± 0.06 ^a	0.716 ± 0.07 ^a	0.244 ± 0.02 ^a	0.502 ± 0.04 ^a	0.498 ± 0.04 ^a
波叶早熟禾	CK	0.032 ± 0.01 ^a	0.182 ± 0.02 ^a	0.095 ± 0.01 ^a	0.277 ± 0.03 ^a	0.123 ± 0.02 ^a	0.653 ± 0.03 ^a	0.347 ± 0.03 ^a
<i>Poa</i>	LN	0.046 ± 0.01 ^a	0.420 ± 0.07 ^b	0.181 ± 0.04 ^b	0.600 ± 0.10 ^b	0.088 ± 0.01 ^a	0.714 ± 0.04 ^a	0.286 ± 0.04 ^a
<i>botryoides</i>	HN	0.167 ± 0.04 ^b	0.307 ± 0.06 ^{ab}	0.173 ± 0.04 ^b	0.480 ± 0.10 ^{ab}	0.288 ± 0.04 ^B	0.697 ± 0.04 ^a	0.303 ± 0.04 ^a
异针茅	CK	0.039 ± 0 ^a	0.079 ± 0.01 ^a	0.413 ± 0.05 ^a	0.492 ± 0.06 ^a	0.090 ± 0.01 ^a	0.176 ± 0.02 ^a	0.824 ± 0.02 ^a
<i>Stipa</i>	LN	0.050 ± 0.01 ^a	0.090 ± 0.01 ^a	0.573 ± 0.09 ^a	0.663 ± 0.11 ^a	0.105 ± 0.02 ^a	0.176 ± 0.02 ^a	0.824 ± 0.02 ^a
<i>aliena</i>	HN	0.038 ± 0 ^a	0.074 ± 0.01 ^a	0.43 ± 0.08 ^a	0.504 ± 0.09 ^a	0.098 ± 0.01 ^a	0.174 ± 0.03 ^a	0.826 ± 0.02 ^a
穗序剪股颖	CK	0.022 ± 0 ^a	0.052 ± 0.01 ^a	0.043 ± 0.01 ^a	0.095 ± 0.01 ^A	0.252 ± 0.02 ^A	0.600 ± 0.04 ^a	0.400 ± 0.04 ^a
<i>Agrostis</i>	LN	0.027 ± 0 ^a	0.079 ± 0.01 ^{ab}	0.138 ± 0.03 ^b	0.218 ± 0.03 ^b	0.156 ± 0.02 ^b	0.435 ± 0.05 ^{ab}	0.565 ± 0.05 ^b
<i>gigantea</i>	HN	0.043 ± 0.01 ^a	0.130 ± 0.03 ^b	0.286 ± 0.07 ^B	0.417 ± 0.08 ^b	0.143 ± 0.02 ^b	0.383 ± 0.05 ^B	0.617 ± 0.05 ^B
垂穗披针草	CK	0.173 ± 0.02 ^A	0.325 ± 0.05 ^A	0.305 ± 0.04 ^a	0.630 ± 0.08 ^a	0.280 ± 0.03 ^a	0.506 ± 0.03 ^a	0.494 ± 0.03 ^a
<i>Elymuns</i>	LN	0.239 ± 0.03 ^a	0.509 ± 0.08 ^{ab}	0.440 ± 0.05 ^a	0.948 ± 0.11 ^a	0.330 ± 0.06 ^a	0.487 ± 0.04 ^a	0.513 ± 0.04 ^a
<i>nutans</i>	HN	0.353 ± 0.04 ^b	0.794 ± 0.10 ^b	0.878 ± 0.09 ^B	1.672 ± 0.16 ^B	0.221 ± 0.02 ^a	0.467 ± 0.03 ^a	0.533 ± 0.03 ^a
草	CK	0.036 ± 0 ^A	0.069 ± 0.01 ^A	0.034 ± 0.01 ^A	0.103 ± 0.01 ^A	0.350 ± 0.02 ^A	0.683 ± 0.03 ^A	0.317 ± 0.03 ^A
<i>Koeleria</i>	LN	0.080 ± 0.01 ^B	0.176 ± 0.02 ^b	0.417 ± 0.05 ^b	0.593 ± 0.06 ^b	0.148 ± 0.02 ^b	0.333 ± 0.04 ^b	0.667 ± 0.04 ^b
<i>cristata</i>	HN	0.166 ± 0.02 ^c	0.312 ± 0.05 ^b	0.445 ± 0.08 ^b	0.756 ± 0.10 ^b	0.253 ± 0.04 ^b	0.439 ± 0.05 ^b	0.561 ± 0.05 ^b

CK 对照 Control , natural communities LN 低肥处理 Low nutrient , low fertilizing communities HN 高肥处理 High nutrient , high fertilizing communities * 标记的物种未将茎和叶分开。表中数值为在各处理群落中所取 20 个样的平均值 ± 标准误差(Mean ± SE , n = 20)。同一物种 ,同一列中不同小写字母表示不同施肥处理间差异显著(*p* < 0.05) ,大写字母表示不同施肥处理间差异极显著(*p* < 0.01) * indicates the species didn 't dissect leaves from stems . Data in table are average values of 20 samples from same communities(Mean ± SE , n = 20) . Different small letters in same column indicate significant difference(*p* < 0.05) between the different fertilizing treatment , and capital letters in same column mean high significance(*p* < 0.01)

a : 群落各部分生物量 Part biomass in community level b : 群落生物量分配的变化 Biomass allocation in community level

图 1 施肥对群落水平的各构件生物量与生物量分配的影响

Fig.1 Effects of fertilizing on biomass and biomass allocation in community level

CK、LN、HN 同表 2 See Fig. 2 RA : Reproductive allocation SA : Stem allocation LA : Leaf allocation

明在施肥条件下群落中确实是有一些物种收益于这种干扰而其适合度增大,而有些物种受害于施肥干扰其适合度减小,有些物种则对施肥干扰有较强的耐受性。我们认为施肥对群落组分种影响的这种不一致性是造成群落结构剧变的主要原因,即使物种繁殖输出的变化很小(小到我们的研究无法观测到),它也会带来很大的积累效应(LaDeau & Clark, 2001)。

茎重和叶重:多数物种茎叶生物量随肥力增加而明显增加。没有物种的茎生物量随肥力增加而明显减小,只有小叶黑柴胡叶生物量明显减小。这是由于高寒草甸由于长期的放牧影响而并无明显的磷输入使得磷成为限制植物生长的主要限制因子之一(杜国祯等, 1998)。Newman(1973)与 Tilman(1988)认为在多年生草本群落中施肥后植物对地下营养的竞争相对减弱,这时由于物种间的高度和相对生长速率的不同使得植物对光的竞争增强。物种茎和叶生物量随施肥量的增加明显增加,群落生产力明显增大。

3.2 施肥对繁殖分配的影响

繁殖分配:施肥后没有物种的繁殖分配明显增加,多数物种的繁殖分配随肥力增加而明显减小,也有一些物种的繁殖分配变化不显著。表明施肥后个体大小增加,繁殖分配随个体大小的增大而减小。Reekie(1998)认为这种变化的部分原因是由于个体大小的增大意味着需要增加对繁殖支持结构的分配,结果是繁殖代价相应增大。关于竞争对繁殖分配的影响,Weiner(1988)曾总结出3种主要结论:第一种是个体间的竞争影响使得植物个体的繁殖分配增大,第二种是竞争作用使个体繁殖分配减小,第三种是繁殖分配较为稳定,不易受环境影响。而我们的实验研究结果符合以上第二或第三种结论,没有一个物种的繁殖分配变化符合第一种结论。这表明多数多年生草本植物在地下土壤营养充足而光资源竞争增强的条件下,将所获得的有限资源更多地分配给营养生长以增强个体资源获取能力(同化能力)来保证较高的繁殖适合度,说明生长和繁殖的权衡更偏向于生长。

茎分配和叶分配:由于以上所述原因,施肥后多数物种茎叶分配明显增加而繁殖分配减小,在一定程度上也说明了资源在不同性状之间分配时存在权衡关系。

3.3 种间对施肥响应的差异性

无论从施肥对生物量的绝对量还是对生物量的

相对量(资源分配)的影响,我们可以看出施肥对群落组分种生长繁殖都有着明显的影响,而且这种施肥干扰影响在各群落组分种间有着明显的差异。施肥影响的“不公平”性既与物种的生活史特征有关又与干扰的性质有关。前人研究也证明种间繁殖输出的差异是环境和遗传因素共同作用的结果。Chiariello和 Gulmon(1991)通过理论研究认为:花在叶腋中发生的植物繁殖分配不易变化,而有限花序不着生在叶腋的植物繁殖分配易变化,后者表现的是繁殖和生长的一种异速关系,前者是等速关系。我们的结果在一定程度上支持这种假说,如小花草玉梅、蓬子菜、毛果婆婆纳、防风繁殖分配明显减小,这说明繁殖分配的变化与植物生活型有着密切的关系。许多理论和实验研究已证明克隆植物由于存在母株和子株甚至无性系株间的物质传输(生理整合),从而形成植物的觅食行为和无性系株间的“分工”。因此在无性系株水平上容易观测到各构件营养生长和无性繁殖的变化而很难观测到(有性)繁殖分配的变化(Schmid *et al.*, 1995; 董鸣, 1996; Hutchings, 1997)。本实验的典型克隆植物莓叶萎陵菜生物量以及生物量分配的变化与以上结论相当吻合,说明克隆植物的生理整合是其对变化环境的有益对策。前人的许多研究证明在土壤营养丰富的生境中豆科植物的固氮作用就显得不是十分重要,如在土壤贫瘠的生境中施肥后豆科植物的资源分配模式明显变化,物种相对多度明显减小(Tilman, 1988; Bazzaz & Grace, 1997)。本实验中的豆科植物米口袋和花苜蓿繁殖分配变化明显,与这些结论完全一致。Bazzaz和 Grace(1997)对在系统演化上较先进的5种菊科植物的繁殖分配的研究表明:菊科植物的繁殖分配模式不易受干扰的影响。在我们的研究中除蓝花韭外的菊科植物繁殖分配也表现出不易受环境变化的影响。而在此之前我们对系统演化上较古老的5种毛茛科植物的研究发现毛茛科植物的繁殖对策不易受环境变化的影响,这与本研究结果——施肥干扰不易影响毛茛科植物繁殖分配模式基本一致(赵志刚等, 2004)。根据 Tilman(1988)的资源比例假说,我们认为种间的这种对干扰响应的差异性是由种间资源限制的不一致性所致。虽然繁殖分配的变化与系统发生肯定有着密切关系(Mao & Bazzaz, 1990; 赵志刚等, 2004),但由于所研究种不多,我们尚无法详尽说明繁殖分配的变化与系统发生之间的确切关联。

这种干扰影响的种间差异性对群落结构动态意

义深远。在土壤营养贫瘠的环境中植物对地下营养的竞争是关键的,而对地上光资源竞争则不重要。群落优势种是那些对土壤营养有强竞争能力的物种,这些物种往往根冠比(Root/Shoot)大,根分配较多,如本实验中的小叶黑柴胡。而当群落中土壤营养充足时植物对地下营养的竞争不再十分重要,而对光资源的竞争就显得尤为重要(Newman, 1973; Tilman, 1988)。那些本身茎高叶多,茎叶分配较大、根分配相对较小的物种在对光的竞争中处于优势,并且将会成为群落的优势种。如在本研究中的垂穗披碱草、垂穗鹅观草是典型的光竞争中的“强者”,而对土壤营养竞争中又表现为“弱者”(杜国祯等, 1998)。而那些施肥后茎叶分配变大的物种显然本身并不是光竞争中的“强者”(Tilman, 1988),如本实验中的小花草玉梅、蓬子菜、毛果婆婆纳、獐牙菜、乳浆大戟、防风、花苜蓿、米口袋、草。这些种只是以明显的减小繁殖分配为代价来增加对茎或叶的分配,进而增加资源获取的能力。与垂穗鹅观草等禾本科植物相比这些种在群落垂直结构中处于下层,光竞争方面表现为弱者,最终造成这些物种在施肥群落中多度急剧减小甚至灭绝,群落多样性急剧减小。因此群落组分种对光照和土壤营养的反应是群落结构变化的关键,也是我们今后将要深入探讨的核心问题。目前我们很难理解为什么随着施肥的增加个别物种如穗序剪股颖的繁殖分配和茎分配都明显减小,而叶分配无明显变化,也难以解释为什么诸如蒙古蒲公英等个别物种繁殖分配和茎分配在低肥力下与在对照(土壤贫瘠处)和高肥力(土壤营养丰富)下差异明显,而对照与高肥力间则无明显差异。可能是我们的实验中肥力梯度少、物种也较少,因此还不足以精确观测到肥力影响的程度和广度。

3.4 施肥对群落水平生物量以及生物量分配的影响

Gleeson 和 Tilman(1990)曾研究演替与群落水平构件生物量以及生物量分配的关系发现:随着弃耕地演替年龄的增加,总生物量、根生物量和叶生物量都增加,茎生物量变化不大,繁殖部分生物量减小;根生物量分配增加,而叶分配、茎分配、繁殖分配都减小。说明了随着演替年龄的增加,植物对光资源的竞争加强,导致贫瘠土壤上的演替过程成为一个拓殖和竞争替代的动态过程。我们的实验中施肥后群落水平总生物量随着肥量增加而增加,叶生物量和茎生物量也明显增加,而果生物量变化不明显。施肥后群落水平的繁殖分配降低,茎分配有所增加,

叶分配变化不明显。说明施肥干扰植物对光资源的竞争,虽然群落当前生产力增加,但群落繁殖分配随之减小。这也是群落水平上的繁殖分配大小依赖性变化的反应。这对群落将来的多样性和稳定性将产生深远的影响。

4 结 论

综合以上试验结果分析与讨论,我们得出如下结论:

施肥对群落多数群落组分种的生物量以及生物量分配有着明显的影响。整体来看随着肥力的增加物种的个体明显增大、繁殖输出减小或不变,其结果是多数物种的繁殖分配随肥力增加而明显减小,说明土壤营养是高寒草甸多年生植物的主要限制因子之一。

施肥对物种生物量和生物量的分配的影响方向和程度因种而异。对多数物种影响明显,对一些物种影响不明显,对个别物种的影响方向也不同于对多数物种的影响。我们认为这主要是由于群落组分种间生活史对策不同所致。

由于群落水平上繁殖分配的大小依赖性,施肥后群落水平的繁殖分配明显减小。

参 考 文 献

- Bazzaz FA, Chiariello NR, Coley PD, Pitelka LF (1987). Allocating resources to reproduction and defense. *BioScience*, 37, 58 - 67.
- Bazzaz FA, Grace J (1997). *Plant Resource Allocation*. Academic Press, San Diego, London.
- Boggs G (1997). Resource allocation in variable environment: comparing insects and plant. In: Bazzaz FA, Grace J eds. *Plant Resource Allocation*. Academic Press, San Diego, London, 73 - 91.
- Cheplick GP (1998). *Population Biology of Grasses*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Chiariello NR, Gulmon SL (1991). Stress effects on plant reproduction. In: Mooney HA, Winner WE, Pell EJ eds. *Response of Plants to Multiple Stresses*. Academic Press, San Diego, 161 - 189.
- Dong M (董鸣) (1996). Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 38, 828 - 835. (in Chinese with English abstract)
- Du GZ (杜国祯), Qin GL (覃光莲), Li ZZ (李自珍), Liu ZH (刘正恒), Dong GS (董高生) (2003). Relationship between

- species richness and productivity in an alpine meadow plant community. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 125 – 132. (in Chinese with English abstract)
- Du GZ (杜国祯), Sun GJ (孙国均), Bao YQ (包永清) (1998). The relationship between reproductive strategy and phosphorus of *Elymus nutans*. *Journal of Lanzhou University* (Natural Sciences) (兰州大学学报(自然科学版)), 34, 146 – 153. (in Chinese with English abstract)
- Fox JW (2003). The long-term relationship between plant diversity and total plant biomass depends on the mechanism maintaining diversity. *Oikos*, 102, 630 – 639.
- Gleeson SK, Tilman D (1990). Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. *Ecology*, 71, 1144 – 1155.
- Goldberg DE, Miller TE (1990). Effects of different resource additions on species diversity in an annual plant community. *Ecology*, 71, 213 – 225.
- Grime JP (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344 – 347.
- Grime JP (1997). Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Nature*, 277, 1260 – 1261.
- Harper JL (1977). *Population Biology of Plant*. Academic Press, London.
- He JS, Bazzaz FA, Schmid B (2003). Interactive effects of diversity, nutrients and elevated CO₂ on experimental plant communities. *Oikos*, 97, 337 – 348.
- Hooper DU (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, 79, 704 – 719.
- Hutchings MJ (1997). Resource allocation patterns in clonal herbs and their consequences for growth. In: Bazzaz FA, Grace J eds. *Plant Resource Allocation*. Academic Press, San Diego, London, 162 – 189.
- Jackson RB, Sala OE, Fied CB, Mooney HA (1994). CO₂ alters water use, carbon gain, and yield for the dominant species in a natural grassland. *Oecologia*, 98, 257 – 262.
- LaDeau SL, Clark JS (2001). Rising CO₂ level and the fecundity of forest trees. *Science*, 292, 95 – 98.
- Liu ZJ (刘左军), Du GZ (杜国祯), Chen JK (陈家宽) (2002). Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 44 – 50. (in Chinese with English abstract)
- Mao ST, Bazzaz FA (1990). Responses to nutrient pulses of two colonizers requiring different disturbance frequencies. *Ecology*, 71, 2166 – 2178.
- Newman EI (1973). Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, 244, 310 – 311.
- Obeso JR (1997). Costs of reproduction in *Ilex aquifolium*: effects at tree, branch and leaf levels. *Journal of Ecology*, 85, 159 – 166.
- Obeso JR (2002). Costs of reproduction in plant. *New Phytologist*, 155, 321 – 348.
- Oksanen J (1996). Is the humped relationship between species richness and biomass an artifact due to plot size? *Journal of Ecology*, 84, 293 – 295.
- Rajaniemi TK (2001). *Explaining the Productivity-Diversity Relationship in Plants: Changing Effects of Competition on the Community*. PhD dissertation, University of Michigan.
- Rajaniemi TK (2002). Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. *Journal of Ecology*, 90, 316 – 324.
- Rajaniemi TK (2003). Root competition can cause a decline in diversity with increase productivity. *Journal of Ecology*, 91, 407 – 416.
- Reekie EG (1998). An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major*. *Canadian Journal of Botany*, 76, 43 – 50.
- Sadras VO, Bange MP, Milroy SP (1997). Reproductive allocation of cotton in response to plant and environmental factors. *Annual of Botany*, 80, 75 – 81.
- Schmid B, Bazzaz FA, Weiner J (1995). Size dependency of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants. *Canadian Journal of Botany*, 73, 1831 – 1837.
- Shan BQ (单保庆), Du GZ (杜国祯), Liu ZH (刘振恒) (2000). Clonal growth of *Ligularia virgaurea*: morphological responses to nutritional variation. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 46 – 51. (in Chinese with English abstract)
- Stevens MHH, Carson WP (1999). Plant density determines species richness along an experimental fertility gradient. *Ecology*, 80, 455 – 465.
- Tilman D (1988). *Plant Strategies the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Tilman D (1996). Biodiversity: population versus ecosystem stability. *Ecology*, 77, 350 – 363.
- Tilman D, Downing JA (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363 – 365.
- Tilman D, Pacala S (1993). The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs RE, Schluter D eds. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. University of Chicago Press, Chicago, 13 – 25.
- Weiner J (1988). The influence of competition on plant reproduction. In: Lovett-Doust J, Lovett-Doust L eds. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. Oxford University Press, New

York, 228 – 245.

Wilson SD, Tilman D (1993). Plant competition and resource availability in response to disturbance and fertilization. *Ecology*, 74, 599 – 611.

Wu ZY (吴征镒) (1980). *Vegetation of China* (中国植被). Science Press, Beijing, 624 – 649. (in Chinese)

Yang C (杨持), Jia ZB (贾志斌), Hong Y (洪洋), Han XH (韩向红) (2002). A comparative study on reproductive allocation of mutual species in moderate-temperate and warm-temperate steppe. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 26, 39 – 43. (in Chinese with English abstract)

Zhang DY (张大勇) (2000). *Researches on Theoretical Ecology* (理论生态学研究). Higher Education Press, Beijing. (in Chinese)

Zhang QG (张全国), Zhang DY (张大勇) (2002). Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and controversies. *Biodiversity Science* (生物多样性), 10, 49 – 60. (in Chinese with English abstract)

Zhao ZG (赵志刚), Du GZ (杜国祯), Ren QJ (任青吉) (2004). Size-dependent reproduction and sex allocation in five species of Ranunculaceae. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 28, 9 – 16. (in Chinese with English abstract)

Zhong ZC (钟章成) (1995). Reproductive strategies in plants. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 14(6), 37 – 42. (in Chinese with English abstract)

责任编辑:王政权 责任编辑:刘丽娟