种群密度与施肥对垂穗披碱草刈割后补偿作用的影响

王海洋^{1,2} 杜国祯¹ 任金吉³

(1 兰州大学干旱农业生态国家重点实验室, 兰州 730000) (2 西南农业大学园艺系, 重庆北碚 400716)

(3 甘南藏族自治州草原工作站, 甘肃合作 747000)

摘要 以甘南亚高山草甸常见牧草垂穗披碱草 (*Elymus nutans*) 为对象, 通过考察种群密度、施肥与刈割处理等对植物生长和生殖的影响效应, 比较了垂穗披碱草在 5 个密度及 2 个施肥实验处理条件下对 4 种刈割处理的补偿性反应特点。结果表明, 在所有密度及施肥处理条件下, 早期轻度刈割处理 (分蘖期刈割, 留茬 4 cm) 都有利于植物的补偿作用, 后期重度处理 (拔节期刈割, 留茬 2 cm) 可显著降低植物的地上部分生物量及生殖部分干重 (穗重)。在不施肥情况下, 刈割对垂穗披碱草的影响程度随种群密度而加大, 在低密度处理中早期轻度刈割的植物发生了超补偿。可以认为, 低密度种群中植物具有较多的分蘖是植物在刈割后表现出较高补偿能力的一个重要生物学原因。实验还发现, 施肥可提高植物个体的分蘖能力和秆叶再生能力, 因而总体上可增强植物的补偿能力, 并且在中等密度条件下垂穗披碱草的补偿能力较强, 尽管没有发生超补偿现象。不过, 施肥主要是有利于植物地上营养器官的补偿, 生殖器官的补偿程度较小一些。试验结果对科学管理人工草场具有一定的指导意义。

关键词 垂穗披碱草 施肥 密度 补偿作用

THE IMPACTS OF POPULATION DENSITY AND FERTILIZATION ON COMPENSATORY RESPONSES OF *ELYMUS NUTANS* TO MOWING

WANG Hai-Yang^{1,2} DU Guo-Zhen¹ and REN Jin-Ji³

(1 State Key Laboratory of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China)

(2 Department of Horticulture, Southwest Agricultural University, Chongqing 400716, China)

(3 Grassland Workstation of Gannan Tibet Autonomous Prefecture, Hezuo, Gansu 747000, China)

Abstract Studies of simulated grazing of *Elymus nutans*, a common species in subalpine meadows in Gannan, were conducted to assess the effects of population density and fertilization on the plant compensatory responses to mowing. We subjected *Elymus nutans* to different types of mowing treatment, early or late (3 June or 28 July, 2001) and light or heavy mowing (4 cm or 2 cm from the ground), to different levels of soil fertility (unfertilized or fertilized), and to different levels of intraspecific competition (five designed sowing densities: 100, 400, 800, 1 600 and 3 200 seeds·m⁻²).

Plant responses to these treatments were measured as changes in plant aboveground biomass and inflorescence dry weight, and the degrees of compensation were measured as changes in compensation indexes that related plant aboveground biomass or inflorescence dry weight of mowed to control plots. Our results showed that population density, soil fertility and mowing treatments significantly affected plant growth, and there were no interactions between two factors and among three factors (density × soil fertility × mowing).

Mowed plants growing in early and light mowing treatment plots were more or less enhanced, and grew better than in other treatment plots. Further, early and light mowed plants in the low-density (100 seeds·m⁻²) and unfertilized plots showed enhanced growth (overcompensation), and the number of tillers and plant compensatory ability decreased with increasing density. These results indicated that plant compensation ability was directly related to the number of tillers. The compensation may be considered as an indirect consequence of growth of low tillers when apical dominance is removed.

Mowed plants in fertilized plots showed enhanced growth irrespective of the population density. Our results support the view that rapid plant regrowth was more likely to occur under low-stress conditions. We also found that plant vegetative growing than reproductive growing was enhanced when the soil was fertilized.

We suggest that overcompensation should not generally be considered as an adaptive response, but rather as a maximal end in the continuum of plant responses to herbivory.

Key words *Elymus nutans*, Fertilization, Mowing, Compensation

补偿作用是植物在受到放牧刈割或其它损害后的一种积极性反应,与“再生(Regrowth)”基本同义(Belsky *et al.*, 1993)。植物的补偿作用除了与放牧刈割的时间、频度和强度有关之外,也与土壤营养状况有密切关系(Belsky *et al.*, 1993; Yuan *et al.*, 1997)。许多研究工作表明,具有基部分生组织的单子叶植物在较高资源条件下补偿能力较强(Hawkes & Sullivan, 2001)。

目前,植物补偿研究集中于个体水平上,在种群水平上的研究很少有报道(Bergelson & Crawley, 1992; Hjalten & Danell, 1993)。不同水平上植物补偿的机制可能不一样(Belsky, 1987; Brown & Allen, 1989)。在个体水平,植物枝条分枝或分蘖与补偿作用有密切关系,休眠芽的活动被许多学者(Tuomi *et al.*, 1994; Nilsson *et al.*, 1996; Lennartsson *et al.*, 1998)视为补偿反应的内在生物学原因。种群水平上,放牧刈割后种内竞争强度的下降无疑也对植物补偿起着重要的作用(Hjalten & Danell, 1993)。由于禾本科植物可以通过个体分蘖数的变化来进行种群的自疏调节,因此种群密度的变化无疑会对它们的补偿反应式样产生重要影响。据此可以提出假设 1: 由于种群密度越大,禾草类植物的分蘖能力越小,因此刈割后植物的补偿程度越低,超补偿现象最可能在低密度情况下发生。而根据竞争释放理论(Belsky, 1986; 1987)可以提出假设 2: 种群密度越大,邻体竞争现象越明显,而适度放牧刈割后可降低竞争强度,因而有利于补偿的发生。两种不同的预测结果哪一个更符合实际,值得进一步探讨。

垂穗披碱草(*Elymus nutans*)是甘南亚高山草甸的一种重要牧草,也是建设人工草场的一个主要品种。有证据表明,供施磷肥可提高垂穗披碱草人工草场的使用寿命(杜国祯等, 1995)。然而,供施磷肥是否有利于植物提高耐受放牧刈割的能力? 尚待研究。本文试图通过考察施肥、刈割与种群密度处理对垂穗披碱草生长的影响效应,探讨该植物的补偿作用特点,为科学管理垂穗披碱草人工草场提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究地点

研究地点位于甘肃南部的甘南藏族自治州合作市,地处青藏高原东北部边缘,地理位置为北纬

34°55', 东经 102°53', 海拔 2 900 m。据合作市气象站记载,这里年均气温 2.0 °C, 年降水量 557.8 mm。该地区天然草地类型为亚高山草甸,其土壤速效氮含量为 0.341 5 g·kg⁻¹,速效磷含量为 0.007 g·kg⁻¹(杜国祯等, 1995)。

1.2 实验方法

2000 年播种,密度设计为: 100、400、800、1 600、3 200 粒·m⁻²,样区面积为 5 m × 2 m。每个密度重复 16 次,其中 8 个不施肥,8 个施磷酸二铵(有效氮含量 18%,有效磷含量 46%),施肥标准为 90 g·m⁻²。

2001 年在各样地进行刈割处理。首先,在各样地中把长轴等分为 5 段,将样地分为 5 个面积为 1 m × 2 m 的部分,并在各部中间位置设置面积为 0.6 m × 1.6 m 的小区(四周留出 20 cm 宽的保护行),然后对 5 个小区分别进行以下刈割处理: 1) 对照,不刈割; 2) 早期轻度刈割。6 月 3 日植物处于分蘖期刈割,留茬高度 4 cm; 3) 早期重度刈割,留茬高度 2 cm; 4) 后期轻度刈割。6 月 28 日,植物处于拔节期刈割,留茬高度 4~5 cm; 5) 后期重度刈割,留茬高度 2 cm。本实验中密度、施肥与刈割处理分别有 5、2、5 个水平,实验重复 8 次,实验处理小区的总数为 400 个。

刈割处理前,即 5 月 30 日,在每个样地沿对角线方向设置 3 个 0.2 m × 0.2 m 小样方,计测幼苗数及每株分蘖数。每个密度处理的小样方总数为 48 个(3 × 16),其中两种施肥处理各 24 个。

分蘖期、拔节期分别在对照小区以 0.2 m × 0.2 m 小样方取样,收获期(8 月 20 日)在所有处理小区以 0.2 m × 0.2 m 小样方取样。小样方设在小区中间,以避免边际效应。对于每个小样方,从地面处剪取样株,计测植株丛数、有效分蘖数,将营养部分(叶秆)与生殖部分(穗序)分别装入信封,烘干称重。计算出分蘖期、拔节期与收获期未被刈割植物的单株干重,以及各刈割处理的生物量和穗重(以小样方为单位)。

1.3 统计分析

采用 *t* 检验,分析刈割前各实验样区的实际密度及分蘖数的差异显著性。对未被刈割植物的单株干重进行两因子方差分析,以检验不同生长期密度与施肥处理的影响效应。以三因子方差分析方法,分析密度、施肥与刈割处理对植物生物量与穗重的影响效应,然后再采用单因子方差分析,分别检验不

同密度与施肥处理条件下各刈割处理与刈割对照小区的差异显著性。方差分析采用 STASTICA 5.0 中的 ANOVA/MNOVA 程序。

1.4 补偿指数

定义补偿指数 ($C. I.$) 为刈割处理与刈割对照之间的生物量(或穗重)比值。若生物量在刈割处理与对照之间存在显著差异,且 $C. I. > 1$, 则为超补偿;若 $C. I. > 1$, 但生物量在刈割处理与对照之间无显著差异,则为等量补偿;若 $C. I. < 1$, 则为不足补偿或部分补偿。本定义中,没有考虑被刈割去的生物干重,因此补偿反应效果总体上应大于 Belsky (1986)的判断标准,主要是想保证结果的可靠性。

2 结果与分析

2.1 刈割前植物状况

刈割前,各实验种群的实际密度以及每株植物的分蘖数目如表 1 所示。可以看出,随种群密度加大,每株植物分蘖数依次减少。施肥后,种群中每株植物分蘖数目明显增加($p < 0.05$),其中低密度处理中表现得较为明显,高密度种群中增加的分蘖数有

所下降。另外,各实验种群的实际密度虽然没有达到设计水平,但幼苗数目在各密度处理之间十分明显($p < 0.01$)。

2.2 不同密度与施肥处理对单株干重的影响

各密度处理中,未被刈割植物在分蘖期、拔节期与收获期的单株干重如表 2 所示。可以看出,随种群密度加大,单株干重明显降低(密度间差异显著性见表 2)。说明随种群密度增大,植物竞争强度不断增强,密度效应十分明显。

在分蘖期和拔节期,施肥后植株干重明显提高($F = 14.381, 20.445, p < 0.001$),收获期植株干重增加的程度也较显著($F = 3.966, p = 0.052$)。结果说明,施肥对增加植物地上生物量有较大作用,但其影响效应在生长早期表现得较为明显,在生长后期有一定程度的下降。在拔节期和收获期,密度和施肥处理的交互作用不明显($p > 0.05$)。这是因为,施肥对于不同密度处理都具提高单株干重的效应。

2.3 密度、施肥与刈割处理对种群水平植物生长和生殖的影响

收获期,不同密度与施肥条件下5种刈割处理

表 1 刈割前各处理区组的实际密度以及每株植物的分蘖数(均值 ± 标准误差)
Table 1 The population density and the number of tillers per plant of *Elymus nutans* before mowing (Mean ± SD)

区组 Plot		密度处理 Density treatment				
		1	2	3	4	5
播种密度 Sowing density (seeds·m ⁻²)		100	400	800	1 600	3 200
幼苗密度 Seedling·m ⁻²	不施肥 No fertilized	71.88 ± 31.16	278.13 ± 121.33	500.00 ± 150.59	946.88 ± 13.48	1 581.25 ± 307.28
	施肥 Fertilized	90.63 ± 44.19	259.38 ± 132.25	425.00 ± 92.58	818.75 ± 240.07	1 512.50 ± 274.84
分蘖数·株 ⁻¹ Tiller no.·plant ⁻¹	不施肥 No fertilized	43.53 ± 18.04	18.21 ± 5.39	11.94 ± 2.30	8.32 ± 1.86	5.17 ± 0.88
	施肥 Fertilized	70.45 ± 30.54	38.56 ± 11.35	24.85 ± 5.20	11.88 ± 3.54	7.86 ± 2.64

表 2 密度与施肥处理对不同时期未被刈割植株干重的影响(均值 ± 标准误差)
Table 2 The impacts of population density and fertilization treatments on dry weight per plant (g) (Mean ± SD)

区组 Plot		密度处理 Density treatment (g) 均值 ± 标准误差 Mean ± SD					MNOVA	
		1	2	3	4	5	F	p
分蘖期 Tillering stage	不施肥 No fertilized	0.12 ± 0.11	0.11 ± 0.10	0.10 ± 0.09	0.09 ± 0.08	0.05 ± 0.04	26.971	< 0.001
	施肥 Fertilized	0.17 ± 0.15	0.13 ± 0.12	0.11 ± 0.10	0.10 ± 0.09	0.09 ± 0.08		
拔节期 Jointing stage	不施肥 No fertilized	0.61 ± 0.40	0.38 ± 0.30	0.13 ± 0.11	0.09 ± 0.07	0.04 ± 0.04	12.215	< 0.001
	施肥 Fertilized	1.73 ± 1.43	0.71 ± 0.60	0.33 ± 0.26	0.13 ± 0.11	0.10 ± 0.08		
收获期 Harvest stage	不施肥 No fertilized	21.47 ± 17.73	6.58 ± 5.36	3.96 ± 3.04	0.96 ± 0.52	1.15 ± 0.98	41.002	< 0.001
	施肥 Fertilized	29.33 ± 24.15	10.01 ± 8.13	3.25 ± 2.57	3.26 ± 2.64	2.22 ± 1.87

图1 密度、施肥与刈割处理对植物生长和生殖的影响

Fig.1 The effects of population density, fertilization and mowing on plant growth

1. 对照 CK 2. 早期轻度 Early, light 3. 早期重度 Early, heavy
4. 后期轻度 Latter, light 5. 后期重度 Latter, heavy D* 密度处理 (见表1) Density treatment (See Table 1)

的植物生物量、穗重如图1所示。三因子方差分析表明,密度、施肥与刈割处理对植物的穗重及生物量都产生明显的影响效应($p < 0.001$),两因子间及三因子间不存在明显的交互作用($p > 0.05$)。其中,随密度加大,植物地上生物量逐渐降低。如随密度加大,未施肥条件下刈割对照小区植物地上部分生物

量由 44.91 g 减少到 26.91 g。生殖部分随密度变化式样有所不同。如未施肥条件下在刈割对照小区,密度1植物平均有20穗序,穗重为4.85 g;密度3植物有47穗序,穗重为9.49 g;在密度5中植物约23个穗序,穗重为4.54 g。施肥处理条件下刈割对照小区的植物大体也表现出这种特点。就是说,生殖生长在较低密度(密度2和3处理)条件下表现较好,低密度与高密度不利于生殖生长。

施肥可提高植物营养生长与生殖生长的能力,从而也可提高群体生产力。从图1中可发现,在刈割对照区,无论密度条件如何,施肥后植物的穗重、生物量都比未施肥植物增多。但这种施肥效果在低密度条件下较为明显一些,高密度条件下提高的程度要小一些。如密度1和2处理中,施肥区与未施肥区比较,生物量增加12~17 g,穗重增加5 g左右,而在5处理中,生物量和穗重只约增加1.5 g。

刈割对植物的影响与刈割程度、刈割时间有关系,也依赖于密度及施肥条件,尤其是密度条件。首先,从图1可以看出,一般早期刈割处理的植物生物量和穗重要大于后期刈割处理,轻度刈割处理要大于重度刈割;其次,刈割处理对植物的影响在不同密度处理中效果不一样。在密度1处理条件下,刈割后植物生物量和穗重略有增加或下降,但5个刈割处理之间总体上无显著差异(表3)。随密度加大,接近对照的刈割处理小区数是逐渐减少的,在密度5处理中,仅早期轻度刈割与对照之间无显著差异,其它刈割处理都显著降低植物生物量和穗重。这说明,随密度加大刈割对植物生长和生殖的影响程度逐步加强。

2.4 施肥与密度处理对刈割后植物补偿指数的影响

不同密度与施肥处理条件下,受不同刈割处理的垂穗披碱草的补偿指数如图2所示。可以看出,在未施肥样区,密度1、早期轻度刈割小区植物的补偿反应最为明显,地上生物量的补偿指数为1.319,穗重的补偿指数为2.179,明显发生了超补偿现象(ANOVA, $p < 0.01$);在密度2处理条件下,后期重度刈割受到的影响最为明显,与对照比较,其生物量与穗重都明显减少(图1; ANOVA, $p < 0.05$);其它3种刈割处理与刈割对照比较无明显区别,生物量补偿指数在0.741~0.912之间,穗重补偿指数在0.812~0.996之间,说明植物发生了不足补偿或接近等量补偿;对于密度3或4处理而言,植物生物量和穗重在早期刈割与对照之间的差异不显著,补偿指数

表 3 不同密度与施肥条件下没有显著差异的刈割处理小区
Table 3 Plots without significant differences after mowing for different densities and fertilization treatments

密度 Density	刈割小区 Clipping plot	变量 Variable	未施肥 No fertilized		施肥 Fertilized	
			F	p	F	p
1	1~5	穗重 Spike weight	2.104	0.130	1.488	0.267
		生物量 Biomass	1.145	0.373	1.725	0.204
2	1~4	穗重 Spike weight	0.246	0.862	10.704	0.001
		生物量 Biomass	0.699	0.574	0.431	0.734
3	1~3	穗重 Spike weight	0.639	0.550	6.250	0.044
		生物量 Biomass	0.531	0.605	1.800	0.258
4	1~3	穗重 Spike weight	0.268	0.774	0.401	0.682
		生物量 Biomass	2.832	0.136	0.138	0.872
5	1~2	穗重 Spike weight	1.527	0.284	1.008	0.361
		生物量 Biomass	8.150	0.046	1.125	0.337

图 2 不同施肥与密度处理下垂穗披碱草的补偿指数
Fig.2 Compensation indexes of *Elymus nutans* for different densities and fertilization treatments

C.I. 补偿指数 Compensation index 刈割处理号同图 1 Mowing treatment codes refer to Fig.1 密度处理号同表 1 Density treatment codes refer to Table 1

都大于 1,故应为等量补偿;在密度 5 处理样区,只有早期轻度刈割处理与对照接近,其中,穗重为等量补偿(补偿指数为 1.215,与对照无显著区别),生物量指标为不足补偿(补偿指数为 0.707),其它刈割处理都导致植物的不足补偿。总之,植物补偿指数大于 1 的区域(图 2 中补偿指数的拟合曲面阴影部分)主要集中于早期刈割与较低种群密度的处理中,其中早期轻度后,密度 1 处理最为明显,密度 3 也较为明显。

在施肥区,除了少数小区,施肥后多数植物的生物量补偿指数都有所提高。就早期轻度刈割小区而

言,密度 1 植物的生物量补偿指数由 1.319 增加到 1.422,密度 2 的植物由 0.741 增加到 1.001,密度 3 的植物由 1.168 增加到 1.448,密度 5 的植物由 0.707 增加到 1.246。图 2 也表明,补偿指数大于 1 的阴影部分在施肥后有所扩大。这些情况说明:施肥总体上提高了植物的补偿能力。

施肥对植物补偿能力的提高主要表现在营养生长方面。我们对植物地上营养部分(秆叶)干重进行了分析,结果发现:从不施肥处理到施肥处理,早期轻度刈割后秆叶干重的补偿指数一般都有所加大,如密度 1 中由 1.202 增加到 1.488,密度 2 中由

0.668增加到1.020,密度3中由1.120增加到1.274,密度4中由0.981增加到1.045,密度5中由0.604增加到1.217。穗重的变化有些复杂,首先,就早期轻度刈割处理而言,多数密度处理中补偿指数由不施肥到施肥是有所下降的,如在密度1中由2.179降为1.191,密度2中由0.996略降到0.953,密度4中由1.349降为0.811;其次,在密度2及密度3处理中,早期重度刈割与后期刈割后,穗重较生物量降低得更为明显(表3)。因此可以认为,施肥主要是有利于植物茎叶部分的再生。试验中也观察到,施肥区植物在刈割后叶片有再生较强的现象。

从图2还可看出,施肥后,密度3植物在早期轻度刈割条件下补偿能力最强,穗重及生物量的补偿指数分别为2.287和1.448。这可能是因为,该密度条件下刈割促使植物下部较小分蘖或分蘖芽的生长,从而增加有效分蘖数和生物量。而低密度种群中,施肥已使植物分蘖充分生长,刈割后分蘖的生长已不能再额外生长;高密度种群中,因密度效应较强,分蘖活动受到限制,较难增加有效分蘖。因此,施肥后适度刈割有利于植物补偿。

3 结论与讨论

比较植物在不同刈割处理后的反应,可以发现早期轻度刈割处理最有利于植物的补偿作用,而后期重度刈割明显降低了植物的再生能力,尤其是生殖生长。另外,5个时期的刈割实验也发现垂穗披碱草在分蘖期刈割后的补偿能力最强(另文发表)。因此,垂穗披碱草对刈割时间的反应模式不同于Paige等人所研究的一种龙胆科植物 *Impomopsis aggregata*, 后者在开花前重度刈割后可发生超补偿(Paige & Whitham, 1987)。这是因为具不同构型的植物其休眠芽存在位置是有差异的(Tuomi *et al.*, 1994),可能具有不同的补偿诱导期(Inductive time period)(Lennartsson *et al.*, 1998)。对于基部分蘖的禾草类来讲,早期刈割应该有利于植物补偿性再生,后期刈割至少要严重抑制生殖生长。

在未施肥条件下,种群密度越大,刈割对植物生长和繁殖的影响程度也越大,植物补偿的程度也越小。并且,本实验中只有在最小密度样区,早期轻度刈割后的垂穗披碱草才发生了超补偿现象。这些实验结果都支持了假设1,说明禾本科植物补偿作用与基部分蘖芽的活动有密切关系。低密度种群中,植株分蘖数目较多,适当刈割去除顶端优势,可促使植物下部分蘖的生长,从而易发生补偿作用,甚至是

超补偿。该实验结果也支持Hjalten和Danell(1993)的观点,即在低密度条件下等量补偿与超补偿才最可能发生。而根据竞争释放理论推测的假设2可能主要适用于混合种群。如较低矮的一种须芒草属植物(*Andropogon greenwayi*)在与其它种混生条件下,刈割可使其提高产量;但在单种栽培时,刈割导致产量下降(Belsky, 1986)。

施肥可提高垂穗披碱草刈割后的补偿能力,这支持了他人的研究结果(Belsky *et al.*, 1993; Belsky, 1986)。但施肥不一定能提高所有植物种类刈割后的补偿能力,Hawkes和Sullivan(2001)认为具有基部分生组织的单子叶植物在较高资源条件下补偿能力较强。另外,我们发现,施肥条件下垂穗披碱草补偿能力的提高主要表现在营养生长方面,生殖部分的补偿能力不如营养部分。其原因可能是刈割后植物的生殖生长被延迟,且无效分蘖数增加。

总之,我们认为植物对刈割的补偿性反应是植物休眠芽活动的结果。芽的休眠可能是植物对放牧或其它损害的一种适应(Tuomi *et al.*, 1994)。由于刈割时间、刈割强度不同以及环境条件的差异,植物对刈割的反应式样是多种多样的,表现为一个连续谱形式,超补偿只是连续谱中的一个特殊端点。

本文只探讨了垂穗披碱草地上部分生物量的变化,而没有考虑地下部分。由于陆生草本植物的地下部分生物量在总生物量中占较大的比例,因此所测定的地上部分补偿效果可能不准确。目前,一种观点认为地上部分生物量的补偿是以地下部分生物量为代价的(Belsky, 1986),而另一种观点则认为地上部分生物量的补偿与地下部分无关(Paige, 1992)。我们对垂穗披碱草进行的另外一个实验表明,来年植物的恢复生长式样与植物在前一年对刈割的反应式样基本一致。因此,我们推测地上部分生物量的补偿与地下部分无关。但该问题因数据太少还没有明确的答案,需要进一步研究。

另外,本文在测定生物量补偿时没有考虑被刈割去部分的干重,若以总干重(被刈割去部分与收获期干重之和)为指标,则生物量补偿指数要比本文中的数值大一些。从生产的角度来讲,适当放牧刈割可以提高草地初级生产力。

参 考 文 献

- Belsky, A. J. 1986. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *American Naturalist*, **127**: 870 ~ 892.
- Belsky, A. J. 1987. The effects of grazing: confounding of ecosystem, community and organism scales. *American Naturalist*, **129**:

- 777 ~ 783.
- Belsky, A. J., W. P. Carson, C. L. Jensen & G. Fox. 1993. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology*, **7**: 109 ~ 121.
- Bergelson, J. & M. J. Crawley. 1992. The effects of grazing on the performance of individuals and populations of scarlet gilia, *Impatiens aggregata*. *Oecologia*, **90**: 435 ~ 444.
- Brown, B. J. & T. F. H. Allen. 1989. The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos*, **54**: 189 ~ 194.
- Du, G. Z. (杜国祯) & G. Wang (王刚). 1995. Succession and changes of grassland quality of the artificial grassland communities in subalpine meadow in Gannan. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **37**: 306 ~ 313. (in Chinese with English abstract)
- Hawkes, C. V. & J. J. Sullivan. 2001. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis. *Ecology*, **82**: 2045 ~ 2058.
- Hjalten, J. & K. Danell. 1993. Effect of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of Birches. *Ecology*, **74**: 1136 ~ 1142.
- Lennartsson, T., P. Nilsson & J. Tuomi. 1998. Induction of overcompensation in the field gentian, *Gentiana campestris*. *Ecology*, **79**: 1061 ~ 1072.
- Nilsson, P. J., J. Tuomi & M. Astrom. 1996. Bud dormancy as a bet-hedging strategy. *American Naturalist*, **147**: 269 ~ 281.
- Paige, K. N. 1992. Overcompensation in response to mammalian herbivory: from mutualistic to antagonistic interactions. *Ecology*, **73**: 2076 ~ 2085.
- Paige, K. N. & T. G. Whitham. 1987. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *American Naturalist*, **129**: 407 ~ 416.
- Tuomi, J. P., P. Nilsson & M. Astrom. 1994. Plant compensatory responses: bud dormancy as an adaptation to herbivory. *Ecology*, **75**: 1429 ~ 1436.
- Yuan, B. Z. (原保忠), J. Wang (王静) & S. L. Zhao (赵松岭). 1997. Plant compensation for animal herbivory—Factors affecting plant compensation. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), **16**(6): 41 ~ 45. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 董 鸣 责任编辑: 姜联合