

# 不同放牧率对内蒙古典型草原植物 叶片解剖结构的影响

赵雪艳<sup>1,3</sup>, 汪诗平<sup>2,\*</sup>

(1. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093;

2. 中国科学院西北高原生物研究所生物适应与进化重点实验室, 西宁 810008; 3. 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 以内蒙古草原生态系统定位研究站 15a 长期放牧样地的 7 种主要植物(扁蓿豆、冰草、糙隐子草、冷蒿、小叶锦鸡儿、星毛委陵菜、羊草)为材料, 通过对不同放牧率(无牧、轻牧、中牧、重牧)下植物叶片解剖结构(角质层厚度、表皮细胞面积、叶肉细胞面积、栅栏/海绵组织厚度、叶片厚度、中脉厚度)特征以及化学成分变化的研究, 探讨不同植物对长期放牧的适应策略, 从而为典型草原放牧演替规律提供理论依据。结果表明: 总体上, 植物角质层厚度随放牧率的增加而增加; 而表皮细胞面积、叶肉细胞面积、叶片厚度等指标不同植物的反应不同。植物叶片化学成分(全 N、全 C、纤维素含量、叶绿素 a + b 及 a/b)随放牧率的变化较小。放牧率对冰草、冷蒿、羊草的全 C、全 N、叶绿素和纤维素含量均没有显著影响( $P > 0.05$ ), 但却显著降低了糙隐子草的比叶面积及星毛委陵菜和小叶锦鸡儿的叶绿素含量, 提高了糙隐子草的纤维素含量及扁蓿豆叶片的全 N 含量( $P < 0.05$ )。因此, 不同植物对放牧的反应存在着明显的种间差异, 其中植物角质层厚度、表皮细胞面积、叶片厚度和中脉厚度是植物对放牧响应最为敏感的指标。

**关键词:** 放牧率; 叶片解剖结构; 化学成分; 内蒙古典型草原

文章编号: 1000-0933(2009)06-2906-13 中图分类号: Q143, Q945, Q948 文献标识码: A

## Responses of the anatomical characteristics of plant leaf to long-term grazing under different stocking rates in Inner Mongolia steppe

ZHAO Xue-Yan<sup>1,3</sup>, WANG Shi-Ping<sup>2,\*</sup>

1 Key State Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, the Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

3 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

*Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(6): 2906 ~ 2918.

**Abstract:** To determine the adaptive strategies of different plant species to stocking rates, the leaf anatomical characteristics (total leaf thickness, upper and lower epidermis cells area, mesophyll thickness or area, upper and lower cuticle thickness) and their chemical components (total C, total N, fiber and chlorophyll content) of seven species (*Melissitus rutenica*, *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Artemisia frigida*, *Caragana microphylla*, *Potentilla acaulis*, *Leymus chinensis*) were studied under 15-year different stocking rates at the Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station in summer 2006. The results showed that the cuticle thickness of these seven species increased with stocking rate increase, while other leaf anatomical features had inconsistent response to stocking rates. Higher stocking rate did not affect leaf total C, total N, fiber and chlorophyll contents for *A. cristatum*, *A. frigida* and *L. chinensis*, whereas it decreased significantly SLA (specific leaf area) of *C. squarrosa* and chlorophyll content of *C. microphylla* and *P. acaulis*. It increased total N of *M. rutenica*, fiber content of *C. squarrosa* compared with no-grazing. Therefore, the effects of different stocking rates on plants are

基金项目: 中国科学院“百人计划”择优支持资助项目(292005312D1102626)

收稿日期: 2008-03-11; 修订日期: 2008-05-08

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangship2008@yahoo.cn

species-specific. Some indicators, such as cuticle thickness, area of epidermis cells, leaf thickness and mid rib thickness, are most sensitive to grazing.

**Key Words:** stocking rate; plant leaf anatomical characteristics; chemical component; Inner Mongolia steppe

在长期放牧的过程中,放牧家畜和草地植物的关系是复杂的,在某种程度上存在着一定的适应进化机制,二者共同组成了草地放牧生态系统中的采食者与被采食者<sup>[1]</sup>。一般地,植物在长期放牧过程中,已经进化出多种适应机制,以保护其与非生物环境和放牧家畜的协调共存,并在群落中与其它物种保持良好的竞争<sup>[2,3]</sup>。张震<sup>[4,5]</sup>研究发现,羊草(禾草)、冷蒿(半灌木)和小叶锦鸡儿(灌木)对绵羊唾液的反应是不同的,放牧增加了对防御器官(如刺)和地上部分(包括叶的生长)的投资。植物叶片具有较高的营养价值,含有较多水分,适口性好,因而是放牧家畜喜食的器官,在长期生物和非生物因素的影响下,植物叶片在形态构造上的变异性和可塑性是最大的<sup>[6]</sup>。有研究表明,在 C<sub>4</sub> 禾草 Kranz 的叶片解剖结构中由于维管束的存在而降低了食草昆虫的适口性;并且叶片的硬度及毛状体密度的变化也可以明显地影响牧食者的采食活动,具有这些特征的植物能够更好地防御牧食者<sup>[7]</sup>。因此,以植物叶片为研究对象,更能反映出植物对于外界条件变化的响应与适应策略<sup>[8~13]</sup>。

羊草(*Leymus chinensis*)和大针茅(*Stipa grandis*)草地广泛分布在内蒙古高原草原地带,但由于过度放牧,已导致大面积退化,已有 20% 左右的典型草原严重退化为冷蒿(*Artemisia frigida*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)和小禾草草原<sup>[14]</sup>。在该地区已有许多研究分别从放牧对草原植物群落生产力、生物多样性、植物种类组成、形态结构及繁殖策略的影响<sup>[15~20]</sup>、放牧对土壤理化性质和土壤水分的影响<sup>[21,22]</sup>等方面阐述了放牧演替规律和机制。最近,于向芝等<sup>[23]</sup>对冷蒿退化草原恢复过程主要植物叶片解剖结构的变化进行了研究,发现恢复过程中主要植物叶片结构表现出不同的变化趋势。然而,由于植物叶片解剖结构对放牧率大小的响应可能相对滞后,在经过长期不同放牧率的放牧后(15a),植物除了在形态<sup>[4,5,24]</sup>和繁殖策略<sup>[6,18]</sup>等方面适应放牧外,植物叶片的解剖结构是否也随放牧率的变化而变化尚不得而知,而对这些知识的理解将有助于进一步揭示放牧演替过程及其主要植物对放牧的适应机理。因此,本文选择不同放牧率下连续放牧 15a 后典型草原上的 7 种主要植物(隶属于不同科或生活型或光合功能群)进行研究,拟回答以下 3 个科学问题:(1)长期放牧条件下放牧率大小是如何影响植物叶片解剖结构的?不同物种、功能群的植物叶片解剖结构对放牧的响应策略是否不同?(2)叶片的形态特征(比叶面积)和化学成分对放牧的响应如何?(3)这些参数之间相互关系如何?哪些指标对放牧的反应更敏感?

## 1 研究区概况

本实验在内蒙古典型草原区中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站放牧围栏样地中进行,其地理位置为北纬 43°26'~44°08',东经 116°04'~117°05',属半干旱草原气候,冬季寒冷干燥,夏季温和湿润,年均气温 -0.4℃,1 月和 7 月份平均气温分别为 -23 和 17.9℃,年均降雨量 350 mm,主要集中在 6~8 月份。该样地在 1989 年围栏以前,是以冷蒿小禾草为主的退化草原,1990 年开始进行围栏放牧试验,其中设置了 6 个放牧率(0.00,1.33,2.67,4.00,5.33 只羊/hm<sup>2</sup>和 6.67 只羊/hm<sup>2</sup>),每种放牧率设置 3 个 1 hm<sup>2</sup>的轮牧小区。有关放牧试验的具体情况参见李永宏等<sup>[25]</sup>,其中 2001~2003 年放牧实验统一停止,2004~2005 年又继续进行,放牧率设置与以前一样。

## 2 材料与方法

### 2.1 材料

2006 年 7 月初,在长期不同放牧率条件下选择 4 种放牧率(0.00,1.33,4.00 羊/hm<sup>2</sup>和 6.67 羊/hm<sup>2</sup>)(分别用 CK、LG、MG、HG 表示)处理的 7 种主要植物为研究对象,其主要生活特征见表 1。试验当年没有放牧。在每种放牧率 3 个放牧小区(对照处理只有一个小区)中,随机采集这 7 种植物的新鲜叶片,叶片选择的标准

为:向阳面、中部完全成熟(从顶部数第3个成熟叶片)、无病虫害的健全叶片。无牧区仅一个放牧小区,为了与其他的3个小区取样一致,故在该区取3个平行样线,作为采集样品的重复。

表1 实验用植物种类及其功能型和生生活型  
Table 1 The functional group and life form of the experimental plant species

物种 Species	科 Family	功能类型 Functional group	生生活型 Life form
扁蓊豆 <i>Melissitus rutenica</i>	豆科 Leguminosae	C3, 旱生	多年生草本, 轴根
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	禾本科 Gramineae	C3, 旱生	多年生草本, 根茎
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	禾本科 Gramineae	C4, 旱生	多年生草本, 丛生
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	菊科 Compositae	C3, 旱生	多年生半灌木
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	豆科 Leguminosae	C3, 旱生	多年生灌木
星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	蔷薇科 Rosaceae	C3, 旱生	多年生草本, 匍匐茎
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	禾本科	C3, 中旱生	多年生草本, 根茎

旱生植物 Xerophil; 多年生草本 Perennial herb; 多年生半灌木 Perennial semi-shrub; 多年生灌木 Perennial shrub; 轴根 Axial root; 丛生 Cluster; 匍匐茎 Stolon; 根茎 Rhizome

## 2.2 度量指标

### 2.2.1 比叶面积(SLA)

所选新鲜叶片(鲜重约15g左右)采集后立即装入塑料袋并放在有冰块的泡沫箱中,迅速带回实验室,选择每种植物40片新鲜叶片,利用数码相机照相,然后利用软件 Arcgis 计算叶面积;然后把叶片放入70℃烘箱中烘至恒重,由此求出比叶面积(SLA): $SLA = \text{叶面积} / \text{干重}$ 。

### 2.2.2 解剖结构

将摘下的新鲜叶片快速放入 FAA 固定液(酒精50%:福尔马林:乙酸=90:5:5)。用不同浓度(75%, 80%, 95%, 100%, 100%)酒精依次脱水,二甲苯透明、渗蜡、包埋,然后常规石蜡切片、番红-固绿染色、加拿大树胶封片,用 Axioskop40(德国蔡司公司生产)显微镜观察,再用与显微镜相连的 Nikon 照相机拍照,放大倍数为200倍和400倍,软件 Axiovision4.0 测量,观察20个视野,测量指标有叶片厚度、角质层厚度、叶肉细胞面积等。

### 2.2.3 化学指标测定

叶绿素含量测定:新鲜叶片0.5g,丙酮提取,研磨成匀浆离心、过滤,然后用 UV-2550 分光光度计测定提取液在663nm和645nm的吸光度。公式参考 Armon 方法。叶绿素含量即可按下列公式计算:

$$\text{叶绿素 a} = [(12.7A_{663} - 2.69A_{645}) \times V / 1000] / W$$

$$\text{叶绿素 b} = [(22.9A_{645} - 4.68A_{663}) \times V / 1000] / W$$

$$\text{叶绿素总量} = \text{叶绿素 a} + \text{叶绿素 b}$$

式中, $A_{663}$ 、 $A_{645}$ 分别为波长663nm和645nm处的吸光度值, $V$ 为提取液体积, $W$ 为叶片鲜重。

其余叶片干燥至恒重,测其它指标:全N采用凯氏定氮法,定氮仪(BUCHI K-370)测定<sup>[26]</sup>,全C采用重铬酸钾外热(油浴)法,硫酸亚铁滴定<sup>[27]</sup>,纤维素含量采用醋酸-硝酸混合液处理法<sup>[28]</sup>。

### 2.2.4 数据分析

首先,采用 One-way ANOVA 和 Univarite 方法分析单个物种和放牧率及两者的互作对植物的各种所测指标的影响,然后,在功能群(不同科、不同光合类型及不同生活型(灌木和草本)功能群)的层次上分析放牧率、放牧率和功能群的交互作用对植物各测定指标的影响及不同功能群对各指标造成的差异是否显著,最后,进行 Spearman 秩相关分析,目的是了解植物的解剖指标、SLA 和化学成分等的相关性。所有比较均在0.05水平上显著,整个计算过程在 SPSS 和 EXCEL 软件系统下完成。

## 3 结果

### 3.1 物种水平上的反应

#### 3.1.1 解剖结构

放牧率对7个物种的上角质层厚度、下角质层厚度、上表皮细胞面积、下表皮细胞面积、叶肉细胞面积、叶

片厚度、中脉厚度均产生显著影响( $P < 0.05$ ) (表 2)。除扁蓿豆的上、下角质层厚度及羊草的上角质层厚度外,其他物种的上、下角质层厚度均随放牧率的增大而增加(表 2)。糙隐子草的上、下表皮细胞面积、叶肉细胞面积在所有物种中最小。星毛委陵菜的栅栏/海绵组织厚度随放牧率的增加而降低,且中牧和重牧显著低于无牧和轻牧。放牧率的增加导致糙隐子草的叶片厚度和中脉厚度降低。小叶锦鸡儿的叶片厚度和中脉厚度在轻牧条件下最高(表 2)。

表 2 不同放牧率下 7 种植物叶片解剖结构的变化

Table 2 Leaf structure of seven species under different stocking rates

物种 Species	放牧率 Stocking rate	上角质层 厚度 Upper cuticle thickness ( $\mu\text{m}$ )	下角质层 厚度 Lower cuticle thickness ( $\mu\text{m}$ )	上表皮 细胞面积 Area of upper epidermis cells ( $\mu\text{m}^2$ )	下表皮 细胞面积 Area of lower epidermis cells ( $\mu\text{m}^2$ )	叶肉细胞面积 Area of mesophyll cells ( $\mu\text{m}^2$ )	栅栏/海绵 组织厚 Palisade mesophyll /spongy mesophyll thickness( $\mu\text{m}$ )	叶片厚度 Leaf thickness ( $\mu\text{m}$ )	中脉厚度 Mid rib thickness ( $\mu\text{m}$ )
扁蓿豆 <i>Melissitus</i>	CK	1a	1b	428.66a	417.86a	274a	1.14ab	206.06a	284.05ab
	LG	0.75b	1.19b	379.42b	403.2a	246b	0.99c	199.7a	285.66a
	MG	1a	1.29a	406.89ab	408.84a	254b	1.19a	185.91b	278ab
	HG	1.05a	1.21b	377.58b	401.42a	252b	1.09bc	187.31b	272.62b
冰草 <i>Agropyron</i>	CK	1c	1d	293.65a	269.28b	249ab	—	207.82a	359.82b
	LG	2.67b	1.27c	299.48a	370.07a	268a	—	214.95a	392.03a
	MG	3b	1.53b	294.9a	284.69b	243b	—	205.18a	378.56a
	HG	3.48a	1.82a	287.8a	305.08b	249ab	—	207.17a	322.67c
糙隐子草 <i>Cleistogenes</i>	CK	1d	1c	27.38b	42.58b	57.4a	—	138.25a	181.39a
	LG	1.35c	2.13b	32.77a	52.75a	59a	—	134.25ab	176.93a
	MG	1.52b	2.52a	35.84a	52.53a	57.7a	—	127.05b	165.75b
	HG	1.9a	2.76a	28.65b	43.8b	58.3a	—	124.54b	165.82b
冷蒿 <i>Artemisia</i>	CK	1b	1c	248.86ab	265.5a	462a	—	210.73a	—
	LG	1.03b	1.11c	174.25c	212.74b	262c	—	183.09b	—
	MG	1.3b	1.46b	265.7a	213.61b	313b	—	180.59b	—
	HG	2.73a	2.84a	233.64b	211.71b	300b	—	189.66b	—
小叶锦鸡儿 <i>Caragana</i>	CK	1c	1d	270.7ab	274.83a	194c	1.01a	184.14b	230.01c
	LG	1.1c	1.28c	302.27a	256.73a	259a	1.19a	229.81a	289.42a
	MG	1.46b	1.69b	265.54b	260.89a	220b	1.05a	196.63b	228.74c
	HG	2.19a	2.45a	269.18ab	245.33a	227b	1.1a	201.3b	255.35b
星毛委陵菜 <i>Potentilla</i>	CK	1d	1b	370.64b	170.7bc	163bc	1.83a	134.65b	178.23b
	LG	1.39c	1.22b	476.1a	173.22b	151c	1.65a	152.22a	211.38a
	MG	1.72b	1.72a	454.9a	198.13a	181a	1.3b	160.04a	207.95a
	HG	2.26a	1.9a	413.35b	149.23c	174ab	1.25b	147.8b	204.99a
羊草 <i>Leymus</i>	CK	1b	1b	189.63a	258.16a	247a	—	216.33a	296.2a
	LG	1.05b	1.03b	179.91a	259.51a	250a	—	201.69b	284.77ab
	MG	0.98b	1.04b	197.11a	271.64a	242a	—	211.8ab	301.26a
	HG	1.15a	1.15a	157.57b	241.03a	214b	—	188.66c	271.91b

CK:不放牧;LG:轻度放牧;MG:中度放牧;HG:重度放牧 CK;No-grazing;LG:Light grazing;MG:Moderate grazing;HG:High grazing;字母相同的值表示差异未达到显著水平( $P < 0.05$ );下同 Values with the same letters within columns are not significantly different at  $P < 0.05$ ;the same below; 对于上、下角质层厚度,其数值为相对于不放牧条件下各种植物角质层厚度增加的相对比例 For upper cuticle thickness and lower cuticle thickness, the value is the ratio of different stocking rates to no-grazing

所有测定的解剖指标(上角质层厚度、下角质层厚度、上表皮细胞面积、下表皮细胞面积、叶肉细胞面积、栅栏组织/海绵组织、叶片厚度、中脉厚度)在不同物种间均差异显著( $P < 0.05$ ),并且存在放牧率和物种的交

互作用(表 3)。

表 3 不同放牧率和物种对解剖结构各个指标影响的统计分析

Table 3 The effects of stocking rate and species on the variables

指标 Indicators	放牧率 Stocking rate P	物种 Species P	放牧率 × 物种 Stocking rate × Species P
上角质层厚度 Upper cuticle thickness	<0.001	<0.001	<0.001
下角质层厚度 Lower cuticle thickness	<0.001	<0.001	<0.001
上表皮细胞面积 Area of upper epidermis cells	0.001	<0.001	<0.001
下表皮细胞面积 Area of lower epidermis cells	0.017	<0.001	<0.001
叶肉细胞面积 Area of mesophyll cells	<0.001	<0.001	<0.001
叶片厚度 Leaf thickness	<0.001	<0.001	<0.001
栅栏/海绵组织厚 Palisade mesophyll/spongy mesophyll thickness	0.059	<0.001	0.003
中脉厚度 Mid rib thickness	<0.001	<0.001	<0.001

### 3.1.2 比叶面积(SLA)

放牧率对物种比叶面积(SLA)有显著影响,但不存在放牧率和物种间的显著互作效应(表 4)。在所有放牧率下,冷蒿的比叶面积都远远小于其它 6 个物种的比叶面积(图 1)。放牧率对扁蓿豆、冰草、冷蒿、星毛委陵菜、羊草的比叶面积影响不显著(图 1)。

表 4 比叶面积的方差分析

Table 4 ANOVA of specific leaf area

项目 Item	自由度 df	均方 MS	F	P
放牧率 Stocking rate(SR)	3	1891.3	3.535	0.02 *
物种 Species	6	11895.8	22.24	<0.001 ***
物种 × 放牧率(SR × species)	18	844.3	1.578	0.098

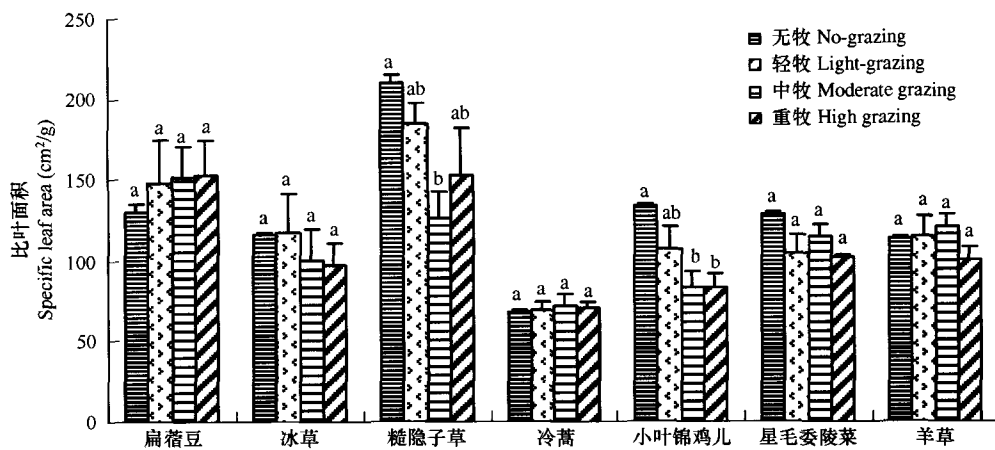


图 1 不同放牧率对物种比叶面积的影响(不同字母表示在 0.05 水平上差异显著)

Fig. 1 The effect of stocking rate on SLA (different letters indicating no significant difference)

扁蓿豆 *Melissitus rutenica*, 冰草 *Agropyron cristatum*, 糙隐子草 *Cleistogenes squarrosa*, 冷蒿 *Artemisia frigida*, 小叶锦鸡儿 *Caragana microphylla*, 星毛委陵菜 *Potentilla acaulis*, 羊草 *Leymus chinensis*

### 3.1.3 化学成分

除了叶片全碳含量外,不同物种间叶片全氮含量、纤维素含量、叶绿素含量和 C/N 均存在显著差异;总体上,放牧对物种叶片全碳、全氮、C/N 的影响均不显著,放牧率和物种的交互作用仅对纤维素含量影响显著

(表 5)。

但就物种而言,放牧仅仅显著增加了扁蓿豆叶片的含氮量(表 6),小叶锦鸡儿和扁蓿豆叶片的含氮量高于其他 5 个物种的叶片含氮量( $P < 0.05$ ),放牧增加了冷蒿和羊草的纤维素含量,降低了冰草、冷蒿和星毛委陵菜的叶绿素 a + b,小叶锦鸡儿的叶绿素 a/b 含量最高,放牧增加了星毛委陵菜的 C/N,但影响不显著(表 6)。

表 5 不同放牧率和物种对化学成分各个指标的影响

Table 5 The effects of stocking rate and species on the chemical variables

指标 Indicators	放牧率 Stocking rate <i>P</i>	物种 Species <i>P</i>	放牧率 × 物种 Stocking rate × Species <i>P</i>
叶片全碳含量 Leaf total carbon content	0.053	0.516	0.996
叶片全氮含量 Leaf total nitrogen content	0.184	<0.001	0.584
纤维素含量 Fiber content	0.018	<0.001	<0.001
叶绿素 a/b chl-a/b	0.027	<0.001	0.824
叶绿素 a + b chl-a + b	<0.001	<0.001	0.81
碳/氮 C/N	0.9	<0.001	0.992

表 6 不同放牧率下 7 种植物的化学成分含量(平均值 ± 标准差)

Table 6 Chemical content of the seven species under different stocking rate(mean ± SD)

物种 Species	放牧率 Stocking rate	全碳(%) Total carbon content (%)	全氮(%) Total nitrogen content (%)	纤维素(%) Fiber content (%)	叶绿素 a/b Chlorophyll -a/b	叶绿素 a + b Chlorophyll -a + b	全碳/全氮 Carbon/Nitrogen
扁蓿豆 <i>Melissitus rutenica</i>	CK	39.7 ± 2.57a	2.17 ± 0.13a	17.4 ± 0.85a	1.45 ± 0.17a	1.87 ± 0.30a	18.3 ± 0.71a
	LG	40.3 ± 6.87a	2.3 ± 0.14ab	15.06 ± 1.42a	1.41 ± 0.18a	1.81 ± 0.29a	17.5 ± 4.14a
	MG	39.7 ± 8.49 a	2.4 ± 0.16ab	16.1 ± 1.22a	1.47 ± 0.24a	1.69 ± 0.11a	16.8 ± 4.52a
	HG	39.3 ± 1.9a	2.64 ± 0.21b	15.54 ± 1.1a	1.32 ± 0.02a	1.78 ± 0.1a	15.0 ± 1.32a
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	CK	38.4 ± 1.68a	2.23 ± 0.14a	20.1 ± 0.56a	1.88 ± 0.04a	2.69 ± 0.01a	17.3 ± 1.59a
	LG	39.5 ± 1.49a	2.11 ± 0.14a	18.3 ± 2.89a	1.67 ± 0.21a	2.61 ± 0.14a	18.8 ± 1.83a
	MG	37.5 ± 4.44a	2.12 ± 0.16a	17.8 ± 1.18a	1.76 ± 0.25a	2.45 ± 0.40a	17.8 ± 3.06a
	HG	36.3 ± 6.9a	2.11 ± 0.36a	19.1 ± 1.92a	1.72 ± 0.14a	2.43 ± 0.32a	17.6 ± 5.45a
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	CK	39.7 ± 1.45a	2.16 ± 0.12a	13.3 ± 1.46a	1.87 ± 0.16a	2.73 ± 0.28a	18.4 ± 1.15a
	LG	36.8 ± 2.51a	2.13 ± 0.04a	14.5 ± 0.58a	1.74 ± 0.15a	2.66 ± 0.21a	17.3 ± 1.46a
	MG	36.0 ± 3.76a	1.97 ± 0.24a	22.1 ± 0.89b	1.83 ± 0.19a	2.72 ± 0.13a	18.6 ± 3.88a
	HG	37.5 ± 3.87a	1.98 ± 0.18a	16.9 ± 3.63ab	1.74 ± 0.24a	2.56 ± 0.04a	19.2 ± 3.48a
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	CK	40.5 ± 0.91a	2.41 ± 0.04a	17.9 ± 1.77a	1.48 ± 0.23a	2.05 ± 0.49a	16.8 ± 0.48a
	LG	40.8 ± 2.38a	2.15 ± 0.35a	19.4 ± 1.05a	1.27 ± 0.14a	1.67 ± 0.12a	19.5 ± 4.53a
	MG	37.0 ± 1.47a	2.15 ± 0.17a	22.1 ± 2.51a	1.27 ± 0.26a	1.73 ± 0.25a	17.3 ± 0.75a
	HG	35.4 ± 3.08a	1.95 ± 0.51a	20.5 ± 3.55a	1.23 ± 0.14a	1.67 ± 0.18a	19.0 ± 5.34a
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	CK	40.1 ± 2.37a	2.80 ± 0.02a	14.1 ± 0.24a	1.92 ± 0.11a	2.69 ± 0.23a	14.3 ± 0.86a
	LG	40.5 ± 0.51a	2.7 ± 0.22a	13.7 ± 0.55a	1.7 ± 0.22a	2.17 ± 0.20ab	15.1 ± 1.18a
	MG	37.6 ± 2.07a	2.47 ± 0.38a	12.0 ± 0.25b	2.18 ± 0.79a	2.04 ± 0.28b	15.5 ± 2.87a
	HG	37.3 ± 8.81a	2.65 ± 0.34a	14.2 ± 0.4a	1.57 ± 0.05a	2.13 ± 0.07b	14.2 ± 1.79a
星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	CK	38.9 ± 0.91a	1.68 ± 0.02a	14.4 ± 0.56a	1.54 ± 0.08a	2.04 ± 0.07a	23.2 ± 0.33a
	LG	37.8 ± 2.02a	1.61 ± 0.11a	14.0 ± 1.29a	1.36 ± 0.05b	1.78 ± 0.11ab	23.5 ± 2.88a
	MG	35.6 ± 2.86a	1.51 ± 0.31a	14.4 ± 0.37a	1.33 ± 0.03b	1.66 ± 0.19b	24.0 ± 3.18a
	HG	34.8 ± 0.92a	1.46 ± 0.43 a	13.9 ± 1.7a	1.38 ± 0.05b	1.83 ± 0.11ab	25.1 ± 6.57a
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	CK	39.8 ± 1.04a	2.25 ± 0.23a	17.2 ± 0.73a	1.69 ± 0.1a	2.36 ± 0.2a	17.8 ± 1.66a
	LG	38.1 ± 6.97a	2.03 ± 0.15a	17.7 ± 2.65a	1.63 ± 0.16a	2.32 ± 0.28a	18.8 ± 2.76a
	MG	36.9 ± 4.49a	2.07 ± 0.18a	18.4 ± 1.61a	1.67 ± 0.04a	2.05 ± 0.24a	18.0 ± 2.88a
	HG	39.1 ± 3.15a	1.94 ± 0.27a	19.2 ± 0.67a	1.62 ± 0.13a	2.11 ± 0.03a	20.4 ± 2.92a

### 3.2 功能群水平上的反应

#### 3.2.1 解剖结构各指标在功能群水平上的反应

##### (1) 不同科的比较

放牧率及放牧率和科的交互作用对表皮细胞面积、叶肉细胞面积、叶片厚度、中脉厚度影响不显著。不同的科间,角质层厚度、表皮细胞面积、叶肉细胞面积、栅栏组织/海绵组织厚度、叶片厚度和中脉厚度均有显著差异(表7)。禾本科的下角质层厚度显著大于豆科、菊科和蔷薇科,蔷薇科的上表皮细胞面积显著大于禾本科、豆科和菊科,豆科的下表皮细胞面积最大(表9)。

##### (2) 不同光合功能群的比较

放牧率及放牧率和光合功能群的交互作用对上、下角质层厚度影响不显著,不同光合功能群的上、下表皮细胞面积、叶肉细胞面积、叶片厚度、中脉厚度差异显著(表7);与  $C_4$  植物相比,  $C_3$  植物光合功能群的上、下表皮细胞面积、叶肉细胞面积、叶片厚度和中脉厚度均显著较大(表9)。

##### (3) 不同生活型功能群的比较

放牧率及放牧率和生活型的交互作用对上角质层厚度,上、下表皮细胞面积、叶片厚度、中脉厚度影响不显著,不同生活型的下角质层厚度、叶肉细胞面积、栅栏组织/海绵组织厚度的差异显著(表7),草本功能群的下角质层厚度、栅栏/海绵组织厚度显著大于灌木功能群,灌木功能群的叶肉细胞面积显著大于草本功能群(表9)。

表7 不同放牧率和功能群对各个解剖指标影响的统计分析  $p$  值

Table 7 The effects of stocking rate and functional group on the anatomical variables  $p$ -value

指标 Indicators	上角质层 厚度 Upper cuticle thickness	下角质层 厚度 Lower cuticle thickness	上表皮 细胞面积 Area of upper epidermis cells	下表皮 细胞面积 Area of lower epidermis cells	叶肉细胞 面积 Area of mesophyll cells	栅栏组织/ 海绵组织厚度 Palisade mesophyll/ spongy mesophyll thickness	叶片厚度 Leaf thickness	中脉厚度 Mid rib thickness
放牧率 SR	0.001 **	0.001 **	0.829	0.917	0.202	0.003 **	0.866	0.782
科 Family	<0.001 ***	<0.001 ***	<0.001 ***	<0.001 ***	<0.001 ***	<0.001 ***	<0.001 ***	0.003 **
SR × F	0.963	0.948	0.885	0.995	0.123	0.001 **	0.771	0.97
SR	0.175	0.344	0.885	0.989	0.975	—	0.847	0.943
光合功能群 Photosynthetic functional group(Pfg)	0.368	0.58	<0.001 ***	<0.001 ***	<0.001 ***	—	<0.001 ***	<0.001 ***
SR × Pfg	0.979	0.947	0.999	0.997	0.97	—	0.984	0.977
SR	0.207	0.437	0.996	0.992	0.883	0.746	0.945	0.931
生活型功能群(Lfg) Life-functional group	0.141	0.033 *	0.839	0.939	0.033 *	0.03 *	0.182	0.814
SR × Lfg	0.914	0.985	0.997	0.983	0.922	0.456	0.978	0.954

光合功能群为  $C_3$  和  $C_4$  功能群,生活型功能群为灌木(包括半灌木)和草本 Photosynthetic functional group is divided by  $C_3$  and  $C_4$ , Life-functional group includes shrubs(including semi-shrub) and herbs

#### 3.2.2 比叶面积在功能群水平上的反应

##### (1) 不同科的比较

放牧率及放牧率和科的交互作用对 SLA 的影响不显著,不同的科间 SLA 差异显著(表8),菊科的 SLA 显著低于禾本科、豆科和蔷薇科(表9)。

##### (2) 不同光合功能群的比较

放牧率及放牧率和光合功能群的交互均对 SLA 产生显著影响(表8),不同的光合功能群 SLA 差异显著,  $C_3$  植物的 SLA 显著低于  $C_4$  植物的 SLA (表9)。

(3) 不同生活型的比较

放牧率及放牧率和生活型的交互作用没有显著影响 SLA,不同生活型功能群的 SLA 差异显著(表 8),灌木的 SLA 显著低于草本。

表 8 放牧率对不同功能群的 SLA 和化学指标影响的统计分析 *p* 值

Table 8 The effects of stocking rate and functional group on the SLA and chemical variables *p*-value

指标 Indicators	比叶面积 Specific leaf area	叶片全碳含量 Leaf total carbon content	叶片全氮含量 Leaf total nitrogen content	纤维素含量 Fiber content	叶绿素 a/b chl-a/b	叶绿素 a + b chla + b	碳/氮 C/N
SR	0.506	0.015	0.143	0.244	0.104	0.008	0.783
科 Family(F)	<0.001	0.181	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001	<0.001
SR × F	0.98	0.94	0.551	0.3	0.772	0.965	0.898
SR	0.006	0.216	0.746	0.003	0.523	0.493	0.97
光合功能群 Photosynthetic functional group(Pfg)	<0.001	0.384	0.393	0.936	0.009	<0.001	0.98
SR × Pfg	0.045	0.686	0.982	0.005	0.994	0.731	0.906
SR	0.207	0.015	0.358	0.962	0.079	0.044	0.886
生活型功能群(Lfg) Life-functional group	<0.001	0.484	<0.001	0.567	0.697	0.057	0.003
SR × Lfg	0.99	0.534	0.771	0.909	0.549	0.609	0.941

表 9 不同功能群对各个指标的影响

Table 9 The effects of different functional group on the indicators

指标 Indicators	科 Family				光合功能群 Photosynthetic functional group		生活型功能群 Life-functional group	
	禾本科 Gramineae	豆科 Leguminosae	菊科 Compositae	蔷薇科 Rosaceae	C <sub>3</sub>	C <sub>4</sub>	草本 Herbs	灌木 Shrub
上角质层厚度 Upper cuticle thickness	3.06A	1.99B	1.68B	2.21AB	2.38A	2.81A	2.66A	1.88A
下角质层厚度 Lower cuticle thickness	4.97A	2.11B	1.76B	1.9B	2.33A	2.88A	3.79A	1.93B
上表皮细胞面积 Area of upper epidermis cells	168.7C	337.5B	230.5C	429.1A	301.6A	30.99B	266.6A	253.8A
下表皮细胞面积 Area of lower epidermis cells	204.2B	333.8A	225.8B	172.4B	271.8A	48.06B	238.7A	242.7A
叶肉细胞面积 Area of mesophyll cells	182.6C	240.9B	334.7A	167.7C	245.5A	57.89B	194.5B	279.5A
栅栏/海绵组织厚度 Palisade mesophyll/spongy mesophyll thickness	—	1.1B	—	1.51A	1.23	—	1.3A	1.09B
叶片厚度 Leaf thickness	181.3A	199A	191.5A	148.8B	191.8A	130.5B	177.6A	197A
中脉厚度 Mid rib thickness	274.8A	265.2A	—	200.3B	276.7A	173B	261A	250.9A
比叶面积 SLA	129.5A	123.7A	69.97B	112.9A	108.5B	168.1A	129.3A	86.13B
全碳 Total carbon content	37.97A	39.32A	38.44A	36.78A	38.38A	37.48A	38.09A	38.65A
全氮 Total nitrogen content	2.09B	2.52A	2.16B	1.57C	2.16A	2.06A	2.05B	2.41A
纤维素 Fiber content	17.89B	14.76C	19.99A	14.16C	16.77A	16.7A	16.77A	16.74A
叶绿素 a/b Chl-a/b	1.74A	1.63AB	1.31CD	1.4BC	1.56B	1.8A	1.60A	1.58A
叶绿素 a + b Chl-a + b	2.48A	2.02B	1.78B	1.83B	2.07B	2.67A	2.21A	2.02A
全碳/全氮 Carbon/Nitrogen	18.33B	15.83C	18.15BC	23.96A	18.4A	18.37A	19.17A	16.46B

3.3.3 化学成分在功能群水平上的反应

(1) 不同科的比较

放牧率及放牧率和科的交互作用对叶片全氮含量、纤维素含量、叶绿素 a/b 和 C/N 无显著影响,不同科之间这几个指标差异显著( $P < 0.001$ ),叶绿素 a + b 受放牧率的显著影响,且在不同科间差异显著,叶片的全碳含量仅受到放牧率的显著影响(表 8),豆科的 N 含量显著高于禾本科、菊科和蔷薇科,蔷薇科和豆科的纤维素含量低于禾本科和菊科,蔷薇科的 C/N 最高(表 9)。



### (2) 不同光合功能群的比较

放牧率及放牧率和光合功能群的交互作用对纤维素含量影响显著,不同光合功能群的叶绿素 a/b、叶绿素 a + b 差异显著,其他化学指标不受放牧率和光合功能群及其交互作用的显著影响(表 8),C<sub>4</sub>植物的叶绿素 a/b、叶绿素 a + b 显著高于 C<sub>3</sub>植物的含量(表 9)。

### (3) 不同生活型功能群的比较

不同生活型功能群的全碳含量和叶绿素 a + b 含量受到放牧率的显著影响,叶片全氮含量和 C/N 比在不同生活型功能群间差异显著(表 8),灌木的全 N 含量显著高于草本植物(表 9)。

## 3.4 指标之间的 Spearman 相关分析

星毛委陵菜的各个指标之间不存在显著的相关性(表 10)。扁蓊豆叶片的表皮细胞面积和叶肉细胞面积间存在显著的正相关( $r = 0.587, P < 0.05$ ),其全碳含量和叶绿素 a + b 间存在显著的正相关( $r = 0.643, P < 0.05$ )(表 10)。冰草的叶片全氮含量与叶绿素 a + b 存在显著正相关( $r = 0.86, P < 0.05$ )。糙隐子草角质层厚度与叶片厚度存在显著负相关( $r = -0.692, P < 0.05$ )(表 10)。冷蒿的表皮细胞面积和叶肉细胞面积存在显著正相关( $r = 0.916, P < 0.05$ ),其 SLA 和全氮含量显著正相关( $r = 0.615, P < 0.05$ )。小叶锦鸡儿的叶肉细胞面积和叶片厚度显著正相关( $r = 0.839, P < 0.05$ ),栅栏/海绵组织厚度和叶片厚度显著正相关( $r = 0.641, P < 0.05$ ),全 N 和叶绿素 a + b 显著正相关( $r = 0.608, P < 0.05$ ),羊草的角质层厚度和纤维素含量显著正相关( $r = 0.594, P < 0.05$ ),同时,其纤维素含量和叶绿素 a + b 也存在显著负相关( $r = -0.748, P < 0.05$ )。

表 10 7 个物种各个指标的相关性分析

Table 10 Correlation analyses between variables based on seven species

指标-指标 Indicator-indicator	扁蓊豆 <i>Melissitus rutenica</i>	冰草 <i>Agropyron crisatum</i>	糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	羊草 <i>Leymus chinensis</i>
角质层厚度-表皮细胞面积 Cuticle thickness-area of epidermis cells	-0.021	0.14	0.336	-0.221	-0.343	0.028	-0.14
角质层厚度-叶片厚度 Cuticle thickness-leaf thickness	-0.552	-0.217	-0.692 *	-0.487	0.168	0.406	-0.189
角质层厚度-纤维素 Cuticle thickness-fiber ontent	0.014	-0.189	0.453	0.375	-0.088	0.098	0.594 *
表皮细胞面积-叶肉细胞面积 Area of epidermis cells-area of mesophyll cells	0.587 *	0.503	0.378	0.916 *	0.266	-0.07	0.28
表皮细胞面积-栅栏/海绵组织厚度 Area of epidermis cells-palisade mesophyll/spongy mesophyll thickness	0.488	—	—	—	0.396	-0.293	—
表皮细胞面积-叶片厚度 Area of epidermis cells-leaf thickness	0.35	0.161	-0.112	0.434	0.399	0.552	0.881 **
叶肉细胞面积-叶片厚度 Area of mesophyll cells-thickness	0.413	0.434	-0.252	0.538	0.839 **	0.119	0.441
栅栏/海绵组织厚度-叶片厚度 Palisade mesophyll/spongy mesophyll thickness-leaf thickness	0.018	—	—	—	0.641 *	-0.28	—
叶片厚度-SLA leaf thickness-SLA	-0.126	-0.063	0.294	0.189	-0.392	-0.329	0.056
比叶面积-碳 SLA-Carbon	-0.231	0.217	0.35	-0.115	0.357	0.414	0.053
比叶面积-氮 SLA-Nitrogen	-0.021	-0.42	0.322	0.615 *	0.469	0.385	0.573
碳-叶绿素 a + b Carbon-chl-la + b	0.643 *	-0.413	0.182	0.175	0.175	0.354	-0.007
氮-叶绿素 a + b Nitrogen-chl-a + b	-0.231	0.86 **	0.063	-0.056	0.608 *	0.448	0.371
纤维素-叶绿素 a + b fiber-chl-a + b	-0.077	-0.343	-0.077	0.448	0.081	0.021	-0.748 **

#### 4 讨论

总体上,所研究的主要植物其叶片的角质层厚度均随放牧率的增大而增厚,但不同植物的反应程度不同(表2)。角质层为脂肪类物质,能够防止植物体内水分的过分蒸腾<sup>[8,29,30]</sup>,在放牧条件下,土壤紧实且渗透率低<sup>[31]</sup>,植物为了争取更好的生存提高水分利用效率,就需要降低因蒸腾而丧失的水分。相关性分析得出:扁蓿豆、糙隐子草、冷蒿、星毛委陵菜、羊草这5种植物的角质层厚度和纤维素含量正相关,其中,羊草的角质层厚度和纤维素含量显著正相关( $P < 0.05$ ),表明了纤维素的增加与角质层的增厚是一致的,因而可能降低了家畜的采食程度。

叶片的厚度也是反映植物抗旱的一个指标,抗旱性强的植物往往叶片较厚<sup>[32]</sup>。小叶锦鸡儿和星毛委陵菜叶片厚度随放牧率增大而增加,随着放牧率的增加,抗旱性增强,有利于在高强度放牧条件下生存。扁蓿豆、糙隐子草、冷蒿、羊草的叶片厚度及中脉厚度均随着放牧率增大而降低。在天然草原上,随着放牧率增大,羊草和扁蓿豆在群落中比例随之降低,逐渐被糙隐子草、冷蒿等物种所替代<sup>[20]</sup>,这种放牧演替主要可能是由于家畜的选择性采食引起的<sup>[17,33]</sup>。在退化群落中,常随着退化程度的加剧,羊草在群落中的优势度降低,生物生产力降低,其生态位相对较窄<sup>[34]</sup>,表明对放牧比较敏感,其叶片厚度在放牧条件下减小,属于宜轻牧植物。小叶锦鸡儿属于典型的耐旱植物,其叶片厚度在放牧条件下显著增加。随着放牧率增大,糙隐子草和冷蒿最终进一步被星毛委陵菜所替代,除了放牧家畜厌食星毛委陵菜外<sup>[17,33]</sup>,可能与星毛委陵菜具有较高的抗旱性有关。

随着放牧率的增大,扁蓿豆、冷蒿叶片的叶肉细胞面积显著减小。较小的叶肉细胞面积有助于 $\text{CO}_2$ 等气体从气孔下室传导到光合场所,可适当抵消水分短缺时因气孔关闭和叶肉结构变化引起的 $\text{CO}_2$ 传导率的下降和阻止水分的丧失,这些特征可有效提高植物的光合速率和对水分的利用率<sup>[13]</sup>。另外,较小的叶肉细胞的细胞壁弹性较大,从而能保持细胞的膨压和有效维持气孔开度,防止因失水对植物叶片造成机械损伤<sup>[35]</sup>。

叶片叶绿素 $a+b$ 含量影响着植物的光合速率<sup>[36]</sup>。杜占池等<sup>[37]</sup>和安渊<sup>[38]</sup>在内蒙古草原研究放牧对植物光合作用的影响时发现,羊草等典型草原优势植物在轻度放牧后叶绿素水平下降一半以上,但研究发现羊草叶绿素含量没有显著的变化,这可能与试验当年没有放牧有关。糙隐子草和冷蒿的叶绿素含量的变化也很小,与王静<sup>[39]</sup>的研究结果一致,表明冷蒿和糙隐子草的叶绿素含量的变化对放牧干扰不敏感。然而,星毛委陵菜的叶绿素 $a+b$ 、叶绿素 $a/b$ 及小叶锦鸡儿的叶绿素 $a+b$ 量随放牧率增大而显著下降,说明随着放牧率增大,星毛委陵菜和小叶锦鸡儿的光合潜力可能有所降低。不同科和不同生活型功能群的叶绿素 $a+b$ 受到放牧率的显著影响。

比叶面积(specific leaf area,  $SLA$ )是植物叶片重要的性状之一,往往与植物的生长和生存对策有紧密的联系,能反映植物对不同生境的适应特征,使其成为植物比较生态学研究中的首选指标<sup>[40-42]</sup>。有研究表明<sup>[43-45]</sup>, $SLA$ 与植物的相对生长速率和叶片净光合速率呈正相关,而与植物叶片的寿命呈负相关;同时, $SLA$ 可以反映植物获取资源的能力,低 $SLA$ 的植物能更好适应资源贫瘠和干旱的环境,高 $SLA$ 的植物保持体内营养的能力较强。因此具有较低的 $SLA$ ,这对于适应资源贫瘠和干旱的环境具有一定的意义。本研究样地中,随放牧率的增大,动物践踏作用的增强,土壤容重增加,保水和持水能力下降,严重破坏了土壤的结构,使土壤紧实,渗透率下降,导致土壤干旱化<sup>[46,47]</sup>。糙隐子草的 $SLA$ 随放牧率增大而显著减少,以便适应高强度的放牧条件的贫瘠和干旱的土壤环境。就功能群而言,仅光合功能群对放牧率的反应敏感(表8)。

#### 5 结论

(1)长期放牧条件下,放牧率通过改变角质层的厚度或表皮细胞的面积大小等影响了植物叶片解剖结构,不同物种和不同功能群反应程度不同。

(2)糙隐子草和小叶锦鸡儿叶片的比叶面积受到放牧率的显著影响。就功能群而言,光合功能群的 $SLA$ 受放牧率的显著影响。不同植物的化学成分也不同程度受到放牧率的显著影响。

部分指标之间存在显著的相关关系,解剖结构的指标对放牧的反应更敏感。

## References:

- [ 1 ] Gordon I J. Browsing and grazing ruminants: are they different beasts? *Forest Ecology and Management*, 2003, 181:13—21.
- [ 2 ] Novoplansky A. Hierarchy establishment among potentially similar buds. *Plant, Cell and Environment*, 1996, 19(6):781—786.
- [ 3 ] Wang S P, Chen Z Z, Wang Y F. *Grazing ecosystem management*. Beijing: Science Press, 2003.
- [ 4 ] Zhang Z, Wang S P, Paul Nyren, *et al.* Morphological and reproductive response of *Caragana microphylla* to different stocking rates. *Journal of Arid Environment*, 2006, 67:671—677.
- [ 5 ] Zhang Z, Wang S P, Bob Patton, *et al.* Responses of *Artemisia frigida* and *Leymus chinensis* to sheep saliva in the Inner Mongolia steppe. *Journal of Arid Environment*, 2007, 70:111—119.
- [ 6 ] Li J H, Li Z Q. Clonal morphological plasticity and biomass allocation pattern of *Artemisia frigida* and *Potentilla acaulis* under different grazing intensities. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(4):435—440.
- [ 7 ] Vicari M, Bazely D R. Do grasses fight back? the case for antiherbivore defences, *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8(4):137—141.
- [ 8 ] Wang X L, Wang J. *Plant morphological structure and environment*. Lanzhou: Lanzhou University Press, 1989. 105—138.
- [ 9 ] He J S, Chen W L, Wang X L. Morphological and anatomical features of *Quercus* section *Suber* and its adaptation to the ecological environment. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18(3):219—227.
- [ 10 ] Fei S L, Fang J Y, Fan Y J, *et al.* Anatomical characteristics of leaves and woods of *Fagus lucida* and their relationship to ecological factors in Mountain Fanjingshan, Guizhou, China. *Acta Bot Sin*, 1999, 41(9):1002—1009.
- [ 11 ] Cai Y L, Wang X H, Song Y C. Anecological study on leaves of *Cyclobalanopsis glauca* populations in the eastern subtropical zone, China. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(6):844—849.
- [ 12 ] Fahn A, Cutler D F. *Xerophytes*. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1992, 180.
- [ 13 ] Castro-Diez P, Puyravaud J P, Cornelissen J H C. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of wide range of woody plant species and types. *Oecologia*, 2000, 124:476—486.
- [ 14 ] Li Y H. Grazing dynamics of the species diversity in *Aneurolepidium chinense* steppe and *Stipa grandis* steppe. *Acta Botanica Sinica*, 1993, 35(11):877—884.
- [ 15 ] Li Y H. The divergence and convergence of *Aneurolepidium Chinense* steppe and *Stipa grandis* steppe under the grazing influence in Xilin river valley, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica ET Geobotanica Sinica*, 1988, 12(3):189—196.
- [ 16 ] Wang S P. The succession of *Artemisia frigida* rangeland and multivariate analysis under different stocking rates in Inner Mongolia. *Acta Agrestia Sinica*, 1998, 6(4):299—305.
- [ 17 ] Wang S P, Li Y H, Wang Y F, *et al.* Influence of different stocking rates on plant diversity of *Artemisia frigida* community in Inner Mongolia steppe. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(1):89—96.
- [ 18 ] Li J H, Li Z Q. Effect of grazing on reproduction in *Potentilla aculis* population. *Acta Prataculturae Sinica*, 2002, 11(3):92—96.
- [ 19 ] Li J H, Li Z Q, Wang G. Effect of different grazing intensities on the nutrient contents of *Artemisia frigida* and *Potentilla acaulis*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2003, 12(6):30—35.
- [ 20 ] Wang S P, Wang Y F, Chen Z Z. Effect of climate change and grazing on populations of *Cleistogenes Squarrosa* in Inner Mongolia steppe. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(3):337—343.
- [ 21 ] Wang Y F, Ties L T. Distribution of soil organic carbon in the major grasslands of Xilinguole, Inner Mongolia. *China Acta Phytocologica Sinica*, 1998, 22(6):545—551.
- [ 22 ] Niu H S, Li X Z, Chen Z Z. Effects of stocking rate on soil saturated hydraulic conductivity and its spatial variation. *Acta Agrestia Sinica*, 1999, 7(3):211—216.
- [ 23 ] Yu X Z, He X, Zhao T, *et al.* Response of leaf structures of 8 plants to grazing prohibition in degraded grassland of Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(4):1638—1645.
- [ 24 ] Wang S P, Li Y H. Degradation mechanism of typical grassland in Inner Mongolia. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1999, 10(4):437—441.
- [ 25 ] Li Y H, Chen Z Z, Wang S P, *et al.* Grazing experiment for sustainable management of grassland ecosystem of Inner Mongolia steppe: Experimental design and the effects of stocking rates on grassland production and animal liveweight. *Acta Agrestia Sinica*, 1999, 7(3):173—182.
- [ 26 ] Dong M, Wang Y F, Kong F Z, *et al.* Survey, Observation and Analysis of Terrestrial Biocommunities. Beijing: Standards Press of China, 1997. 152—153.
- [ 27 ] Dong M, Wang Y F, Kong F Z, *et al.* Survey, Observation and Analysis of Terrestrial Biocommunities. Beijing: Standards Press of China, 1997. 234—237.

- [28] Jing J H, Ding Z R Translate. Plant biochemistry analysis method. Beijing: Science Press, 1981.
- [29] Li F L, Bao W K, Liu J H, *et al.* An eco-anatomical study on leaves of *Cotinus szechuanensis* at gradient elevation in dry valley of the Upper Minjiang River. Chinese Journal of Applied and Environment Biology, 2007, 13(4):486–491.
- [30] Bussotti F, Bottaci A, Bartolesi A, *et al.* Morphoanatomy alterations in leaves collected from beech trees in condition of natural water stress. Environ Exp Bot, 1995, 35(2):201–213.
- [31] Fan C M, Liao C Y, Li P Y, *et al.* A study of the effects of different grazing intensities on soil physical properties of grassland and forest floor-for example Hilly and Gully Regions on the Loess Plateau. Scientia Agricultura Sinica, 2006, 39(7):1501–1506.
- [32] Zhang H X, Liu G H, Cui X P. Affection of aridity to anatomical structure of leave of *Ulmus pumila* L. var. *sabulosa*. Bulletin Botanical Research, 2005, 25(1):39–44.
- [33] Wang S P. The dietary composition of fine wool sheep and diversity in Inner Mongolia steppe. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(6):951–957.
- [34] Han Y H, Wang S P, Chen Z Z. Responses of the major plant populations of Inner Mongolia typical steppe to grazing rate based on niche considerations. Acta Agrestia Sinica, 1999, 7(3):204–210.
- [35] Chartzoulakis K, Patakas A, Kofidis G, *et al.* Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. Sci Hort, 2002, 95:39–50.
- [36] Wu W H. Plant Physiology. Beijing: Science Press, 2003. 123–126.
- [37] Du Z C, Yang Z G. The comparative study of *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* photosynthetic ecological characteristics. Research on grassland ecosystem (The 5th volume). Beijing: Science Press, 1985. 39–45.
- [38] An Y. The effects of grazing interference on the *Stipa* steppe ecosystem and its mechanism of damage. Huhehaote: Inner Mongolia University, 2000.
- [39] Wang J, Yang C, Wang T J, *et al.* Changes of chlorophyll and soluble sugar content of *Atemisia frigida* population under the disturbance of grazing. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis NeiMongol, 2005, 36(3):280–283.
- [40] Meziane D, Shipley B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species; effects of irradiance and nutrient availability. Plant, Cell and Environments, 1999, 22:447–459.
- [41] Poorter H, de Jong R A. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. New Phytologist, 1999, 143:163–176.
- [42] Garnier E, Shipley B, Roumet C, *et al.* Standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. Functional Ecology, 2001, 15:688–695.
- [43] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: A search for physiological causes and ecological consequences. Advances in Ecological Research, 1992, 23:188–242.
- [44] Grime J P, Thompson K, Hunt R, *et al.* Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. Oikos, 1997, 79:259–281.
- [45] Wilson P, Thompson F, Hodgson J. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plants strategies. New Phytologist, 1999, 143:155–162.
- [46] Gao Y Z, Han X G, Wang S P. The effects of grazing on grassland soils. Acta Ecologica Sinica, 2004, 24(4):790–797.
- [47] Liang S M, Wu N, Wang H L, *et al.* Study on the effects of disturbances on the physical and chemical properties of microbiotic crusts in arid areas. Arid Land Geography, 2005, 28(6):818–823.

#### 参考文献:

- [3] 汪诗平, 陈佐忠, 王艳芬. 放牧生态系统管理. 北京: 科学出版社, 2003.
- [6] 李金花, 李镇清. 不同放牧率下冷蒿、星毛委陵菜的形态可塑性及生物量分配格局. 植物生态学报, 2002, 26(4):435–440.
- [8] 王勋陵, 王静. 植物形态结构与环境. 兰州: 兰州大学出版社, 1989. 105–138.
- [9] 贺金生, 陈伟烈, 王勋陵. 高山栎叶的形态结构及其与生态环境的关系. 植物生态学报, 1994, 18(3):219–227.
- [10] 费松林, 方精云, 樊拥军, 等. 贵州梵净山亮叶水青冈叶片和木材的解剖学特征及其与生态因子的关系. 植物学报, 1999, 41(9):1002–1009.
- [11] 蔡永立, 王希华, 宋永昌. 中国东部亚热带青冈种群叶片的生态解剖. 生态学报, 1999, 19(6):844–849.
- [14] 李永宏. 放牧影响下羊草草原和大针茅草原植物多样性的变化. 植物学报, 1993, 35(11):877–884.
- [15] 李永宏. 内蒙古锡林河流域羊草和大针茅草原在放牧影响下的分异和趋同. 植物生态学和地植物学学报, 1988, 12(3):189–196.
- [16] 汪诗平. 不同放牧率下冷蒿小禾草原放牧演替规律与数量分析. 草地学报, 1998, 6(4):299–305.
- [17] 汪诗平, 李永宏, 王艳芬, 等. 不同放牧率对内蒙古冷蒿草原植物多样性的影响. 植物学报, 2001, 43(1):89–96.
- [18] 李金花, 李镇清. 放牧对星毛委陵菜 (*Potentilla acaulis*) 种群生殖对策的影响. 草业学报, 2002, 11(3):92–96.
- [19] 李金花, 李镇清, 王刚. 不同放牧强度对冷蒿和星毛委陵菜养分含量的影响. 草业学报, 2003, 12(6):30–35.

- [20] 汪诗平,王艳芬,陈佐忠. 气候变化和放牧活动对糙隐子草种群的影响. 植物生态学报,2003,27(3):337~343.
- [21] 王艳芬,Ties L T. 人类活动对锡林郭勒地区主要草原土壤有机碳分布的影响. 植物生态学报,1998.,22(6):545~551.
- [22] 牛海山,李香真,陈佐忠. 放牧率对土壤饱和和导水率及其空间变异的影响. 草地学报,1999,7(3):211~216.
- [23] 于向芝,贺晓,张韬,等. 内蒙古退化草原8种植物叶结构对禁牧的响应. 生态学报,2007,27(4):1638~1645.
- [24] 汪诗平,李永宏. 内蒙古典型草原退化机理的研究. 应用生态学报,1999,10(4):437~441.
- [25] 李永宏,陈佐忠,汪诗平,等. 草原放牧系统持续管理研究:试验设计及放牧率对草-畜系统影响分析. 草地学报,1999,7(3):173~182.
- [26] 董鸣,王义凤,孔繁志,等. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京:中国标准出版社,1997. 152~153.
- [27] 董鸣,王义凤,孔繁志,等. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京:中国标准出版社,1997. 234~237.
- [28] X H 波钦诺克. 植物生物化学分析方法. 荆家海,丁钟荣译. 北京:科学出版社,1981.
- [29] 李芳兰,包维楷,刘俊华,等. 岷江上游干旱河谷海拔梯度上四川黄栌(*Cotinus szechuanensis*)叶片的生态解剖. 应用与环境生物学报,2007,13(4):486~491.
- [31] 范春梅,廖超英,李培玉,等. 放牧强度对林草地土壤物理性状的影响——以黄土高原丘陵沟壑区为例. 中国农业科学,2006,39(7):1501~1506.
- [32] 张红霞,刘果厚,崔秀萍. 干旱对浑善达克沙地榆叶片解剖结构的影响. 植物研究,2005,25(1):39~44.
- [33] 汪诗平. 不同放牧季节绵羊的食性及食物多样性与草地植物多样性间的关系. 生态学报,2000,20(6):951~957.
- [34] 韩苑鸿,汪诗平,陈佐忠. 以放牧率梯度研究内蒙古典型草原主要植物种群的生态位. 草地学报,1999.7(3):204~210.
- [36] 武维华. 植物生理学. 北京:科学出版社,2003. 123~126.
- [37] 杜占池,杨宗贵. 羊草和大针茅光合生态特性的比较研究. 草原生态系统研究(第5集). 北京:科学出版社,1985. 39~45.
- [38] 安渊. 放牧干扰对大针茅草原生态系统的影响及其受损机理的研究. 呼和浩特:内蒙古大学,2000.
- [39] 王静,杨持,王铁娟,等. 冷蒿种群在不同放牧干扰下叶绿素、可溶性糖的对比研究. 内蒙古大学学报(自然科学版). 2005,36(3):280~283.
- [46] 高英志,韩兴国,汪诗平. 放牧对草原土壤的影响. 生态学报,2004,24(4):790~797.
- [47] 梁少民,吴楠,王红玲,等. 干扰对生物土壤结皮及其理化性质的影响. 干旱区地理,2005,28(6):818~823.