

引用格式: 代景忠, 闫瑞瑞, 张小英, 等. 有机肥对羊草营养生长期功能性状变化的影响[J]. 西北植物学报, 2024, 44(2): 0194-0204. [DAI J Z, YAN R R, ZHANG X Y, et al. Effects of organic fertilizers on changes of functional traits in vegetative growth period of *Leymus chinensis* [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2024, 44(2): 0194-0204.] DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.20230544

有机肥对羊草营养生长期功能性状变化的影响

代景忠¹, 闫瑞瑞^{2*}, 张小英³, 吕光萍⁴

(1 铜仁学院 农林工程与规划学院, 贵州铜仁 554300; 2 中国农业科学院 农业资源与农业区划研究所, 北京 100081; 3 呼伦贝尔市农牧业技术推广中心, 内蒙古海拉尔 021008; 4 呼伦贝尔市农畜产品质量安全中心, 内蒙古海拉尔 021008)

摘要 【目的】探讨不同有机肥施用水平下羊草(*Leymus chinensis*)营养生长期功能性状的变化规律、响应机制及其相关性的变化,为资源环境与植物功能性状的动态研究和草地生态系统的恢复提供参考。【方法】选择中国农业科学院呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站附近割草利用超过20年未施用过肥料的固定草场作为试验场地,围封并划分若干小区,设置对照以及低、中、高4个有机肥施用水平(有效N养分用量分别为0, 63, 127, 190 kg/hm²),在羊草主要营养生长的前、中、后期采集样品,测定相关功能性状,并分别采用二次曲线方程拟合、单因素多元方差分析、Pearson相关分析和积分(逐步)回归等方法分析羊草功能性状的变化趋势、差异性、相关性及其影响系数。【结果】(1)施用有机肥会使羊草叶长、叶面积、自然叶宽、展开叶宽、比叶面积、茎长、茎质量、株高由先升后降的变化趋势变为逐渐增加的趋势,同时使叶和茎干物质含量有所下降;(2)施用有机肥会改变羊草功能性状之间的相关性,增强叶面积与比叶面积、茎长与茎质量、茎长与单株质量的相关性,降低叶质量与单株质量、叶宽与株高的相关性;(3)施用有机肥会改变羊草表型性状(叶、茎、株高)对单株质量的贡献率,并随施肥水平的提高,叶、茎、株高的贡献率逐渐趋于均衡。羊草表型性状影响单株质量的大小顺序为叶性状>株高>茎性状。【结论】短期施用有机肥对羊草功能性状变化影响显著,且作用效果主要发生在羊草营养生长期后期,尤其对单株质量提升效果显著;叶长、展开叶宽、叶面积、株高对羊草单株质量影响较大,其中株高是驱动羊草单株质量变化的最稳定因子;羊草功能性状之间的相关性也受施肥水平的影响,施肥在增强部分功能性状相关性的同时减弱了其他性状之间的相关性,整体存在一定的平衡。

关键词 羊草; 有机肥; 功能性状; 相关性; 驱动因子

中图分类号 Q945.79; S141.2 **文献标志码** A

Effects of organic fertilizers on changes of functional traits in vegetative growth period of *Leymus chinensis*

DAI Jingzhong¹, YAN Ruirui^{2*}, ZHANG Xiaoying³, LÜ Guangping⁴

(1 College of Agriculture and Forestry Engineering and Planning, Tongren University, Tongren, Guizhou 554300, China; 2 Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China; 3 Hulunbuir Agricultural and Animal Husbandry Technology Extension Center, Hailar, Inner Mongolia 021008, China; 4 Hulunbuir Agricultural and Livestock Product Quality and Safety Center, Hailar, Inner Mongolia 021008, China)

Abstract [Objective] This paper studied the changes, response mechanism, and correlation of functional

收稿日期: 2023-08-21; 修改稿收到日期: 2023-11-15

基金项目: 国家重点研发计划项目(2021YFF0703904); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(1610132021016); 农业科技创新联盟建设-农业基础性长期性科技工作项目(NAES037SQ18); 内蒙古自治区科技计划项目(2022YFDZ0019); 呼伦贝尔市“科技兴市”行动重点专项(2021hzzx03); 铜仁学院博士科研启动基金项目(trxyDH1706)

作者简介: 代景忠(1982-), 男, 博士, 副教授, 主要从事草地生态和管理研究。E-mail: ddj_209@163.com

* 通信作者: 闫瑞瑞, 博士, 研究员, 硕士生导师, 主要从事草地放牧管理、草地生态修复、草地碳氮循环研究。E-mail: yanrui@caas.cn

traits of *Leymus chinensis* during vegetative growth period under different levels of organic fertilizers, in an attempt to provide reference for the dynamic study of resources, environment, and plant functional characters, as well as restoration of the grassland ecosystems. [Methods] Selecting a grassland that had not been fertilized for more than 20 years as the experimental site, which was enclosed and divided into several small areas. Setting up four levels of organic fertilizer applications, with effective N amounts of 0, 63, 127, and 190 kg/hm², respectively. Collecting samples before, during, and after the major vegetative growth of *L. chinensis*, and measuring functional traits. The changing trend, difference, correlation, and influence coefficient of functional characters of *L. chinensis* were analyzed by conic equation fitting, single factor multivariate analysis of variance, Pearson correlation analysis, and integral (stepwise) regression. [Results] (1) Organic fertilizers increased at beginning and then decreased the leaf length, leaf area, natural leaf width, unfolded leaf width, specific leaf area, stem length, stem mass, and single plant mass of *L. chinensis* sativus, while leaf dry matter and stem dry matter were decreased. (2) Organic fertilizers changed the correlation among functional characters of *L. chinensis*, enhancing the correlation between leaf area and specific leaf area, stem length and stem mass, and stem length and single plant mass, while decreasing the correlation between single leaf mass and single plant mass, and leaf width and plant height. (3) Organic fertilizers changed the contribution rate of phenotypic traits, including leaves, stems, and plant heights, to single plant mass. Increasing fertilization levels, the contribution of leaves, stems and plant heights tended to be balanced. The order of phenotypic traits affecting single plant mass of *L. chinensis* was: Leaves > plant heights > stems. [Conclusion] Short-term application of organic fertilizers had a significant effect on the functional characters of *L. chinensis*, which was mainly occurred in the later stage of vegetative growth, especially on the single plant mass. Among them, leaf length, unfolding leaf width, leaf area, and plant height had great influence on the single plant mass of *L. chinensis*, while plant height was the most stable factor driving the change of single plant mass. At the same time, the correlation between functional characters of *L. chinensis* was affected by the levels of fertilization. Fertilization enhanced the correlation of some functional traits while weakened the correlation among others, and thus there was a balance as a whole.

Key words *Leymus chinensis*; organic fertilizers; functional traits; correlation; driving factor

羊草(*Leymus chinensis*)是欧亚大陆草原区东部草甸草原及典型草原的建群种,也是中国具有优势的禾本科多年生牧草和生态草,对改善中国北方草原生态环境具有重大意义^[1]。长期以来,受多年刈割、超载过牧、气候变暖、干旱和鼠虫害等因素影响,中国部分羊草草原退化严重,生态功能和生态系统服务功能十分脆弱^[2]。近些年,施肥作为一种有效的草地改良方式深受广大学者的青睐,其中,有机肥更是因其营养元素齐全,氨基酸、微生物、有机碳等活性物质多、肥效时间长等优点被广泛应用于草地生态恢复之中。不过,虽然关于羊草草原施用有机肥的研究已经较为普遍,但学界的关注点更多集中在土壤的养分或微生物^[3],亦或是羊草种群或群落的产量^[4]、品质^[5]等方面,鲜有对羊草个体功能性状的研究。而植物个体性状随土壤养分环境的变化规律有助于我们理解植物适应环境的生理生态学机制^[6],因为植物功能性状是反映植物碳获取、水分传递、养分循环等重要生命活动属性的指标,可以较好地

联系起来,从而解释和预测生态系统的变化^[7-8]。

目前,关于有机肥作用下羊草功能性状变化的报道,仅见茎长、叶长、茎氮含量、叶氮含量^[9]、株高^[10]及地上或地下生物量等方面^[11],虽然施用有机肥确实可以明显提升羊草种群的产量,但有学者认为其产量的增加更多地源于种群密度的增加^[9],至于羊草个体质量对有机肥的响应机制仍不清楚。同时,植物功能性状是一个动态变化的过程,有机肥作用下其功能属性和彼此关系是否会随时间而发生明显变化仍不得而知。因此,本试验通过考察有机肥调控下羊草主要营养生长期功能性状变化探寻其变化规律和彼此差异,以及影响羊草单株质量变化的主要表型性状驱动因子,以期为资源环境与植物功能性状的动态研究和草地生态系统的恢复提供参考。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

试验地位于中国农业科学院呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站(49.39°N,120.05°

E, 海拔 627~635 m) 附近。该地区属于中温带半干旱大陆性气候, 年平均气温 $-2.4\text{ }^{\circ}\text{C}$, 极端高温和低温分别为 $36.17\text{ }^{\circ}\text{C}$ 和 $-48.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, 年积温 $1\ 580\sim 1\ 800\text{ }^{\circ}\text{C}$, 无霜期 110 d; 年降水量约 350 mm, 多集中在 7~9 月, 且变率较大。土壤为暗栗钙土, 植被为羊草草甸草原, 主要建群种和优势种为羊草, 亚优势种为狼针草 (*Stipa baicalensis*)、糙隐子草 (*Cleistogenes squarrosa*), 伴生种有寸草 (*Carex duriuscula*)、山野豌豆 (*Vicia amoena*)、细叶白头翁 (*Pulsatilla turczaninovii*) 等。

1.2 试验设计

选取割草利用超过 20 年的固定草场作为试验场地, 于 2013 年 8 月进行围封并划分若干试验小区, 每个小区面积为 60 m^2 ($6\text{ m}\times 10\text{ m}$), 中间设置 2 m 的缓冲带。试验地为天然割草场, 试验以前当地牧民并没有施用过肥料, 参考其他草地化肥施用量试验设计^[12], 根据化肥含氮量等量换算成有机肥的施用量。施肥试验采用单因素随机区组设计, 以氮元素作为标准, 共设置 4 个施肥水平, 分别为对照 (CK)、低水平施肥 (LF)、中水平施肥 (MF) 和高水平施肥 (HF), 有效养分用量 (纯氮) 为 0, 63, 127, 190 kg/hm^2 , 每处理 3 次重复。于 2014 年 5 月 1 日使用 9QP-830 型草地破土切根机对小区进行切根处理, 随后在处理过的草地上进行施肥试验, 有机肥选用吉林华中绿色生态农业开发有限公司生产的千代田牌有机肥 [$\text{N}+\text{P}_2\text{O}_5+\text{K}_2\text{O}$ (干基) $\geq 7\%$, 有机质 $\geq 45\%$], 施肥时间分别为 2014 年、2015 年的 6 月 1 日, 每年 1 次。

1.3 测定指标与方法

在羊草主要营养生长期进行样品采集, 采集时间从 2015 年 7 月 1 日至 8 月 30 日。期间每隔 15 d 对 4 种处理 12 个小区的羊草地上数据进行 1 次采集, 共 5 次。为便于描述, 将 7 月 1 日至 7 月 15 日定义为生长前期, 7 月 15 日至 8 月 15 日定义为生长中期, 8 月 15 日至 8 月 30 日定义为生长后期。数据收集方式: 在每个小区均匀随机地选取 15 株羊草样品, 齐地面刈割, 放入冰盒带回实验室。每次收集样本 180 株。用分析天平称取每株羊草鲜质量 (PFM, g), 用直尺测量株高 (PH, cm)。随后用剪刀将羊草分解 (保留枯黄叶片), 用直尺测量每株羊草所有叶片长度之和, 然后取平均值, 即平均叶长, 简称“叶长” (LL, cm)。有研究表明, 羊草营养生长期自然叶宽和展开叶宽差异显著, 且它们对羊草单株质量的影响较大^[13], 因此本研究分别对羊草叶片

自然宽度和实际宽度进行测量, 用电子游标卡尺测量羊草自然叶宽 (最宽部位, NLW, mm)、展开叶宽 (最宽部位, ALW, mm)、茎宽 (茎最粗和最细部位的平均值, SW, mm)。然后用直尺测量茎长 (剪下所有叶片之后茎的长度, SL, cm), 称取总叶鲜质量, 取平均值, 即叶鲜质量 (LFM, g)、茎鲜质量 (SFM, g)。最后将茎、叶分株整理放入 $65\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下烘干至恒质量后测定单叶质量 (LWM, g)、总叶质量 (TLM, g)、茎质量 (SM, g)、单株质量 (即地上生物量, $A_B = T_{LM} + S_M$, g)。

其他功能性状指标: 展开叶叶面积, 简称“展叶面积” ($L_A = A_{LW} \times L_L \times 6.555^{[14]}$, cm^2)、叶干物质含量 ($L_{DMC} = L_{WM}/L_{FM}$, g/g)、茎干物质含量 ($S_{DMC} = S_M/S_{FM}$, g/g)、比叶面积 ($S_{LA} = L_A/L_{WM}$, cm^2/g)。根据研究目的, 将与羊草形态有关的叶长、自然叶宽、展开叶宽、叶面积、茎长、茎宽、株高等定义为表型性状; 将与质量有关的叶质量、茎质量、叶干物质含量、茎干物质含量、单株质量等定义为质量性状。

1.4 数据分析

采用 DPS v19.05 统计软件进行数据分析。选择二次曲线方程拟合羊草营养生长期各功能性状的变化, 标注决定系数 (R^2) 及显著性水平; 采用单因素多元方差分析方法比较不同处理间各功能性状的差异性, 标注显著水平; 采用 Pearson 相关分析不同处理下羊草营养生长期各功能性状的相关性; 采用积分 (逐步) 回归方法计算羊草表型性状与单株质量的影响系数, 用以表示它们对单株质量的影响程度 (贡献率); 采用 Excel 2019 软件绘图。

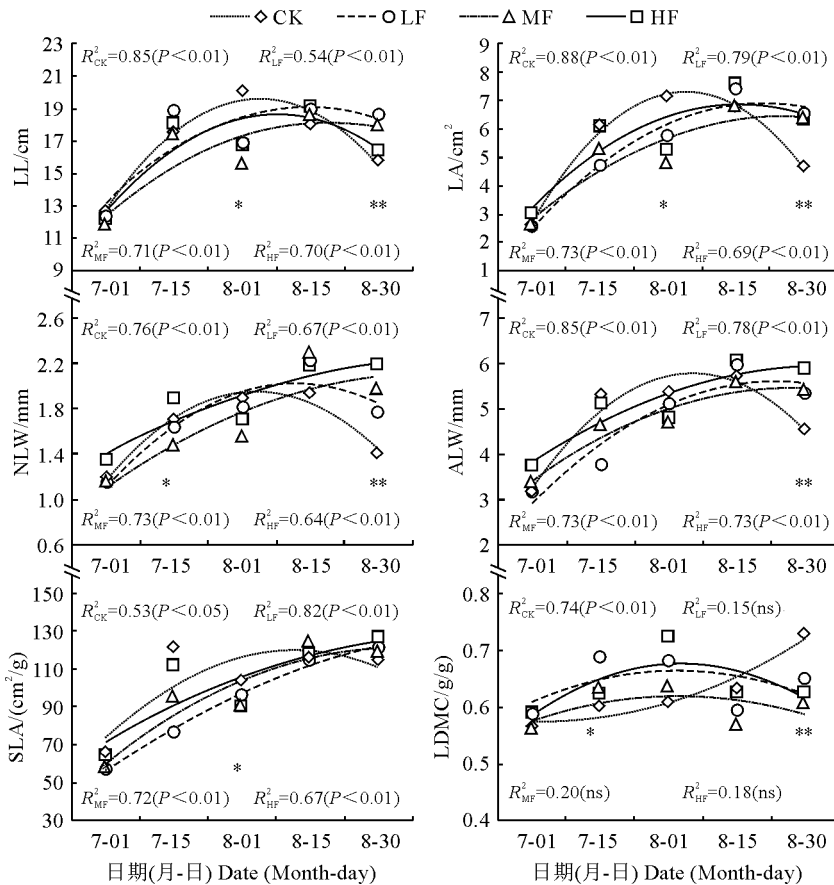
2 结果与分析

2.1 羊草叶功能性状的动态变化

羊草营养生长期叶功能性状变化趋势明显。如图 1 所示, 除叶干物质含量外, 所有处理内叶长、叶面积、自然叶宽、展开叶宽和比叶面积曲线拟合均达显著性水平, 符合二次曲线变化规律。从整体上看, 羊草叶长、叶面积、自然叶宽、展开叶宽、比叶面积在对照 (CK) 处理下随着生育期先升后降, 而在低水平施肥 (LF)、中水平施肥 (MF) 和高水平施肥 (HF) 处理下均逐渐升高。与 CK 相比, 施肥处理羊草叶长、叶面积、自然叶宽、展开叶宽和比叶面积在生长前期和中期降低, 却在生长后期增加。从施肥效果上看, 羊草生长后期的叶长、叶面积表现为 $\text{LF} > \text{MF} > \text{HF} > \text{CK}$; 羊草自然叶宽、展开叶宽表现为 $\text{HF} > \text{MF} > \text{LF} > \text{CK}$; 施肥对比叶面积无显著性影响。

从图 1 还可知,施肥后(LF、MF、HF)羊草叶干物质含量变化趋势与对照(CK)相反,即羊草叶干物

质含量在对照内呈逐渐上升的趋势,而在施肥后呈先升后降的变化趋势。



LL. 叶长; LA. 展叶面积; ALW. 展开叶宽; NLW. 自然叶宽; SLA. 比叶面积; LDMC. 叶干物质含量。

R^2 为决定系数; P 表示显著水平; ns 表示拟合效果不显著。* 和 ** 分别表示同一时期不同处理间指标在 0.05 和 0.01 水平上差异显著。下同。

图 1 不同施肥处理下羊草叶功能性状的变化趋势

LL, average leaf length. LA, leaf area. NLW, natural leaf width. ALW, unfolded leaf width. SLA, specific leaf area.

LDMC, leaf dry matter fraction. R^2 is the coefficient of determination. P indicates the significant level.

ns indicates that the fitting effect is not significant. * and ** indicate significant differences between different treatments in the same period at the 0.05 and 0.01 levels, respectively. The same as below.

Fig. 1 Dynamics of leaf functional traits of *L. chinensis* under different fertilization treatments

2.2 羊草茎功能性状的动态变化

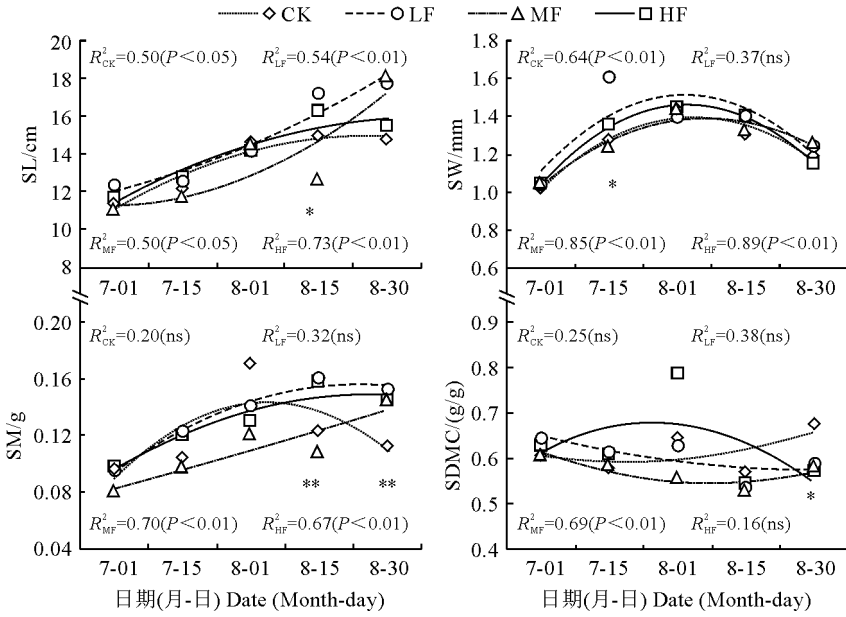
羊草营养生长期茎功能性状变化趋势明显。图 2 显示,除低水平施肥(LF)内茎宽外,所有处理内茎长和茎宽的曲线拟合均达显著性水平。从整体上看,施肥使羊草茎长、茎质量从先升后降的变化趋势转变为逐渐升高的趋势(LF、MF、HF),而施肥对茎宽的影响较小,所有处理内茎宽均呈先升后降的变化趋势。

施肥仅对羊草生长前期的茎宽有一定影响,对茎长、茎质量、茎干物质含量(图 2, D)的影响主要发

生在生长后期。施肥显著提高了羊草生长后期的茎长和茎质量,同时降低了茎干物质含量。

2.3 羊草植株功能性状的动态变化

羊草营养生长期植株功能性状变化趋势明显。从图 3 来看,除 CK 内单株质量外,所有处理内株高和单株质量曲线拟合均达显著性水平。从整体上看,施肥使羊草株高和单株质量从先升后降的变化趋势(CK)转变为逐渐升高的趋势(LF、MF、HF)。施肥略微降低了羊草生长前期和中期的株高和单株质量,却使他们在后期增加。

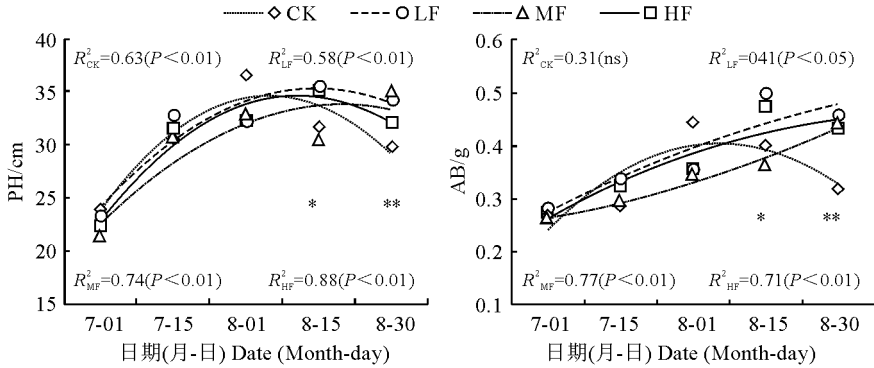


SL. 茎长; SW. 茎宽; SM. 茎质量; SDMC. 茎干物质含量。

图 2 不同施肥处理下羊草茎功能性状的变化趋势

SL, stem length. SW, stem width. SM, stem mass. SDMC, stem dry matter fraction.

Fig. 2 Dynamics of stem functional traits of *L. chinensis* under different fertilization treatments



PH. 株高; AB. 单株质量。

图 3 不同施肥处理下羊草植株功能性状的变化趋势

PH, plant height. AB, aboveground biomass.

Fig. 3 Dynamics of plant functional traits of *L. chinensis* under different fertilization treatments

其中,施肥对单株质量的提升效果尤为明显,羊草单株质量在施肥后(LF、MF、HF)总体呈直线上升的趋势。与其他功能性状的表现相似,施肥对羊草株高和单株质量的显著性影响主要发生在其营养生长后期,即施肥处理的株高和单株质量在生长前期和中期不及对照,而在生长后期比对照有大幅提升,但不同施肥水平处理间并无显著性差异。

2.4 不同施肥水平下羊草功能性状之间的关系

羊草营养生长时期各功能性状之间存在协同变化的关系,而且它们的相关性会因施肥水平发生改变。

如表 1 所示,在对照(CK)条件下,叶面积与茎宽、株高呈显著的正相关关系;单叶质量与茎宽、茎质量、单株质量呈显著的正相关关系;茎宽与株高呈显著的正相关关系;茎质量与株高、单株质量呈显著正相关关系。

在低水平施肥(LF)处理下,叶面积与茎质量、株高、单株质量、比叶面积呈显著的正相关关系;叶质量与株高呈显著的正相关关系;原本在对照内与其他性状相关性较低的茎长表现出与茎质量、单株质量、比叶面积呈显著的相关关系,而原本在对照内与株高显著正相关的茎宽变得不再显著。

表 1 不同施肥处理下羊草功能性状之间的相关性

Table 1 Correlation between functional traits of *L. chinensis* under different fertilization treatments

处理 Treatments	性状 Traits									
	LA	LWM	LDMC	SL	SW	SM	SDMC	PH	AB	SLA
CK	LA	1								
	LWM	0.86	1							
	LDMC	0.12	-0.24	1						
	SL	0.64	0.48	0.69	1					
	SW	0.97**	0.90*	0.11	0.64					
	SM	0.70	0.88*	0.02	0.62	0.83	1			
	SDMC	-0.15	-0.13	0.62	0.39	0.03	0.34	1		
	PH	0.93*	0.87	0.21	0.71	0.99**	0.88*	0.19	1	
	AB	0.79	0.89*	0.10	0.78	0.84	0.91*	0.13	0.86	1
	SLA	0.76	0.32	0.56	0.59	0.67	0.21	-0.04	0.64	0.34
LF	LA	1								
	LWM	0.81	1							
	LDMC	0.14	0.39	1						
	SL	0.86	0.43	-0.18	1					
	SW	0.45	0.86	0.67	-0.01	1				
	SM	0.99**	0.78	0.15	0.88*	0.41	1			
	SDMC	-0.85	-0.71	0.27	-0.80	-0.33	-0.82	1		
	PH	0.94*	0.91*	0.40	0.70	0.70	0.92*	-0.77	1	
	AB	0.94*	0.65	-0.15	0.95*	0.23	0.93*	-0.94	0.82	1
	SLA	0.95*	0.62	0.11	0.95*	0.24	0.97**	-0.76	0.85	0.93*
MF	LA	1								
	LWM	0.84	1							
	LDMC	0.20	0.61	1						
	SL	0.52	0.30	0.33	1					
	SW	0.61	0.71	0.59	0.43	1				
	SM	0.68	0.50	0.42	0.97**	0.60	1			
	SDMC	-0.72	-0.61	-0.03	-0.14	-0.78	-0.34	1		
	PH	0.80	0.82	0.67	0.77	0.80	0.89	-0.50	1	
	AB	0.77	0.47	0.17	0.93*	0.50	0.96*	-0.42	0.81	1
	SLA	0.99**	0.79	0.14	0.57	0.59	0.71	-0.72	0.79	0.82
HF	LA	1								
	LWM	0.74	1							
	LDMC	0.15	0.45	1						
	SL	0.85	0.65	0.24	1					
	SW	0.63	0.88*	0.70	0.44	1				
	SM	0.93*	0.71	0.24	0.99*	0.53	1			
	SDMC	-0.42	0.03	0.83	-0.31	0.34	-0.33	1		
	PH	0.95*	0.80	0.46	0.83	0.80	0.90*	-0.11	1	
	AB	0.88*	0.64	0.12	0.99*	0.40	0.99**	-0.43	0.82	1
	SLA	0.91*	0.41	0.02	0.77	0.37	0.84	-0.50	0.83	0.80

注:LA. 展叶面积;LWM. 单叶质量;LDMC. 叶干物质含量;SL. 茎长;SW. 茎宽;SM. 茎质量;SDMC. 茎干物质含量;PH. 株高;AB. 单株质量;SLA. 比叶面积。CK. 对照;LF. 低水平施肥;MF. 中水平施肥;HF. 高水平施肥。* 和 ** 分别表示在 0.05 和 0.01 水平上显著相关。

Note: LA, leaf area. LWM, average leaf mass. LDMC, leaf dry matter fraction. SL, stem length. SW, stem width. SM, stem mass. SDMC, stem dry matter fraction. PH, plant height. AB, aboveground biomass. SLA, specific leaf area. CK, control. LF, low level of fertilization. MF, medium level of fertilization. HF, high level of fertilization. * and ** indicate significant correlation at the 0.05 and 0.01 levels, respectively.

同理,通过中水平施肥(MF)、高水平施肥(HF)与对照(CK)对比可以看出,施肥明显加强了羊草部分功能性状之间的相关性,如叶面积与比叶面积,茎长与茎质量、单株质量的相关性等。同时,施肥也降低了部分性状之间的相关性,如单叶质量与单株质量、茎宽与株高的相关性等。值得注意的是,无论施肥与否,羊草营养生长期叶干物质含量和茎干物质含量与其他功能性状之间的相关性始终较低。

2.5 羊草表型性状对单株质量的影响

羊草表型性状对单株质量的影响程度随生长期而变化,而且它们与单株质量的相关性也随之改变(图4)。在对照(CK)条件下,从影响程度大小(影响系数的绝对值)变化看,羊草营养生长期内展开叶宽和叶面积影响系数整体较大,它们对单株质量的贡献率较高,株高和叶长略次之,而自然叶宽、茎长、茎宽则相对较小(影响系数整体在0轴上下浮动);从表型性状与单株质量相关性变化看(影响系数的正负值),展开叶宽和叶面积影响系数整体呈正负交替式的“N”形变化,且彼此变化方向相反,叶长

呈负向的“W”形变化,而株高整体呈相对平滑的正向“M”形变化(CK)。可见,羊草营养生长期内各表型性状与单株质量的相关性是时刻变化的,有时正相关,有时负相关。同理,在施肥条件下(LF、MF、HF),羊草表型性状对单株质量的影响程度和相关性也有不同变化。

通过对比可看出,所有处理(CK、LF、MF、HF)内羊草叶长、叶面积、展开叶宽和株高的影响系数一直较大,可见它们都是羊草营养生长期影响单株质量变化的主要驱动因子。虽然叶长、叶面积、展开叶宽对单株质量的影响程度较高,但它们与单株质量的相关性多呈正负交替式变化,并不稳定,而株高则与单株质量多呈正相关,表现最为稳定。从影响系数大小范围看(图4),施肥水平增加整体上降低了羊草营养生长期内表型性状对单株质量的影响系数(贡献率),尤其在水平施肥(MF)和高水平施肥(HF)内表现更明显(各指标影响系数逐渐向0轴靠拢)。可见,施肥水平越高,羊草表型性状对单株质量的贡献率越均衡。

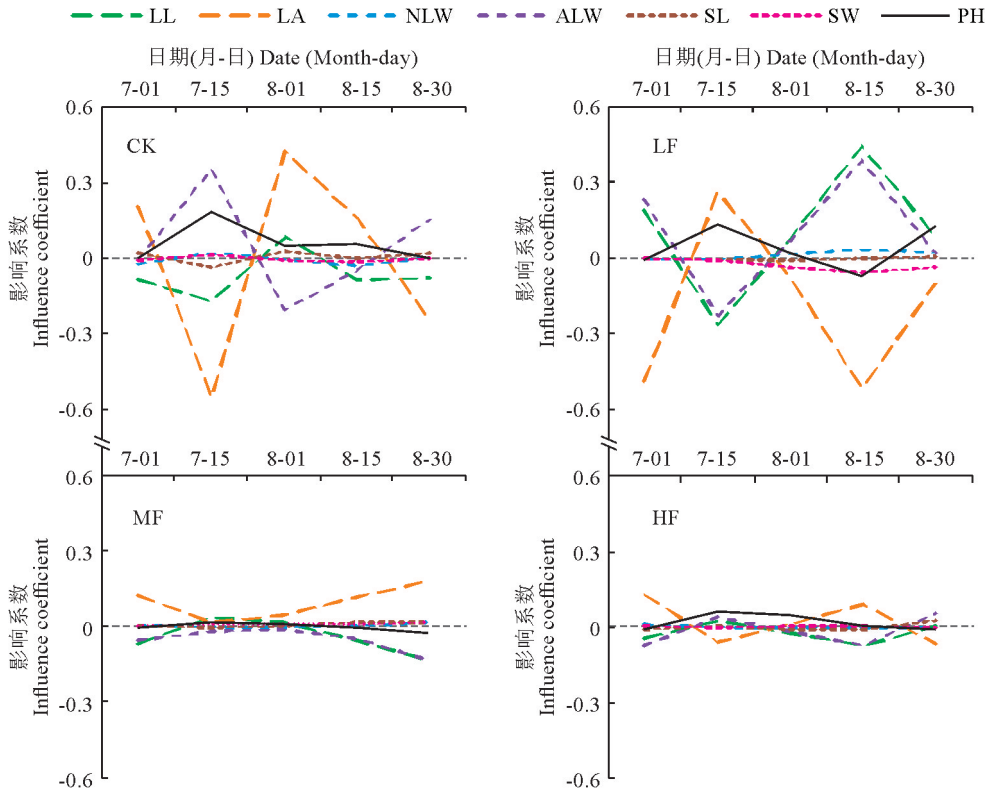


图4 不同施肥处理下羊草表型性状对单株质量的影响度

Fig. 4 Influence of phenotypic traits on aboveground biomass of *L. chinensis* under different fertilization treatments

3 讨 论

3.1 有机肥对羊草营养生长期功能性状的影响

株高和比叶面积通常是植物施肥研究的重要指标,因为它们对土壤养分变化比较敏感^[15],反映了植物对光资源的获取能力和竞争活力^[16-17]。一般株高和比叶面积越高的生境中资源越丰富,越低则越能适应干旱等资源贫瘠的环境^[18],研究表明,施肥可以显著增加羊草的株高和比叶面积^[19-20],本研究也得出相同的结论。只是虽然最终结果相同,但是他们的变化过程却略有差异,代景忠等^[21]研究显示,施化肥后羊草营养生长前期和中期的比叶面积整体低于未施肥处理,而本研究中施肥后羊草的比叶面积在营养生长前期和中期却明显高于对照处理,分析产生这一现象的原因可能与肥料种类和羊草的生育期有关。因为化肥与有机肥对植物产生不同影响的直接原因是两者所提供养分的有效性不同。化肥所提供的养分几乎全部为矿质状态,可以被植物直接吸收;而有机肥中有机氮释放缓慢,且氮素的当季利用率低,很难提供足够的养分供作物利用^[22]。虽然本研究中有机肥含有较高的氮、磷养分,但它们多以有机结合态存在,而大分子有机养分必须经矿化、分解作用转化为无机态或小分子后才能被植物吸收利用^[23]。同时有研究认为,有机肥的加入会导致土壤碳氮比过高,容易引起植物生长早期与微生物争氮现象^[24],土壤微生物会将过多的无机氮固定在微生物体内,导致土壤中可利用氮素出现短期的匮乏,直至土壤中可利用的能量和物质减少,微生物大量死亡释放出体内的氮素时这一现象才能得到缓解,因此才会出现羊草营养生长前期施用有机肥降低羊草比叶面积的现象。可以看出,植物功能性状适应环境变化是一个不断变化的过程,同一功能性状对土壤养分的响应和适应存在时间上的差异。

有研究表明,氮素添加的正向调控作用可以增加植物同化物向地上部的分配,最终使植物的干物质产量明显提高,本研究中有机肥添加同样使羊草单株质量有显著的增加,只是增加效果并未因施肥水平而不同,而且低水平的施肥效果整体高于其他处理,前人其他研究^[11]也有类似结果。一方面可能与有机肥养分低释放率有关,正如上文所述,无机氮是植物生长的基础,它的多少会直接影响羊草地上生物量的大小,有机肥中有机氮转化为无机氮需要一个长期的过程。唐继伟等^[25]研究显示,虽然施用

有机肥后土壤的无机氮呈现逐年增长的趋势,但土壤无机氮含量全面达到并超过无机肥处理至少需要5年时间,本研究2年的有机肥添加时间可能并未使高水平的施肥效果显现;另一方面更可能是高水平施肥抑制了羊草单株质量的积累,因为许多研究表明,与无机肥一样,过量的有机肥会抑制植物的生长^[26],张楚等^[10]6年的等量有机肥试验结果表明,羊草地上生物量并非一直随施肥水平的增加而显著提高,中等水平的施肥量就可以产生最大的生产效益。

3.2 有机肥对羊草功能性状间相关关系的影响

在资源梯度下植物许多功能性状都会呈现一定的协同变化关系和权衡关系^[27],这一观点在本研究中同样有所体现。另外,本研究发现有有机肥在强化羊草部分功能性状相关性的同时会弱化其他性状之间的相关性,如茎长与茎质量,对照处理内两者呈正相关但不显著,而施肥后两者相关性达到显著性水平,且施肥水平越高,相关系数越大。分析其原因可能与氮素的传输路径有关,因为有机肥会使土壤溶液中无机氮含量增加,然后无机氮会被羊草根茎吸收并运输到其他组织。Liu等^[28]研究表明,无机氮最先积累的组织并不是根部而是羊草地上部分,茎部作为连接根部与叶片的重要组织会优先吸收途经的无机氮素来维持自身生长发育,氮素供应水平越高,可供茎部细胞利用的养分也越多,最终使茎长与茎质量的相关关系越发明显。又如叶面积与比叶面积,两者相关性也在施肥后呈现出从不显著到显著水平的变化。比叶面积作为一个综合性状受叶面积和单叶质量的共同影响,从本研究对照内叶面积与比叶面积变化曲线可以推测出羊草自然生长过程中叶面积和单叶质量一直处于异速生长,而施肥后两者整体呈等速生长变化,施肥使它们的关系更加紧密。与之相反,羊草部分功能性状的相关性由显著变为不显著,如单叶质量与单株质量,变化原因可能与羊草叶、茎资源分配的不均衡有关,因为在资源胁迫(养分匮乏)环境条件下,植物将会增加地上叶片构建投入和叶片光合器官的分配^[28],胡静等^[29]、代景忠等^[13]的研究表明,羊草自然生长过程中基本处于异速生长阶段,总叶质量整体高于茎质量,本试验区经过多年刈割土壤养分相对贫瘠,羊草叶片会通过增大捕获光资源的能力,提高光合速率,增加叶片质量的积累,此时羊草单株质量与叶质量关系密切,而施肥则一定程度上解除了土壤养分条件的限制,羊草通过调整其碳氮代谢化合物的分配策略^[30],将

部分资源投入到茎部的发育之中,从而打破了单叶质量与单株质量之间的平衡,最终使两者关系不再明显。实际上,受性状功能的相似性和协同变化的影响,其他功能性状的相关性也有相应变化^[31-32]。可见,羊草功能性状相关性之间同样存在着一定的平衡关系,施肥在改变羊草部分功能性状相关性的同时也会通过调整表型性状或质量性状之间的关系来建立新的平衡。

3.3 有机肥对羊草单株质量的表型驱动因子的影响

通常植物的表型性状与单株产量之间具有很强的相关性,而且表型性状对单株产量还具有一定的指示作用,当植物形态发生变化时,单株质量也必然会随之改变。有研究认为,表型性状中叶长^[13]、叶宽、茎长^[33]、株高^[34]是驱动羊草单株质量变化的主要因子,而本研究表明,羊草表型性状对单株质量的影响是一个动态过程,会随生长时期而变化,同时还受土壤养分的影响,施肥量越大,表型性状对单株质量的贡献率越趋于平均化。不过从整体上看,羊草各表型性状对单株质量的影响程度依然有大小之分,整体顺序为叶性状>株高>茎性状,这与无机肥对比试验结果(株高>叶性状>茎性状)略有不同^[21],究其原因可能有两点:一是有机肥肥效的即时性低于无机肥;二是有机肥的供肥能力远高于无机肥。研究表明,土壤氮素会直接影响植物的伸长生长^[34],土壤有效氮含量又与羊草株高呈正相关关系^[35],当土壤中加入相对充足的无机氮时,羊草高

度在短时间内会有明显增加^[19-20],因此添加无机肥会使羊草株高对单株质量的贡献率高于其他功能性状。虽然有机肥有效氮释放的即时性不及无机肥,但它却扩大了土壤的供肥容量,除可以为土壤提供氮、磷等元素以外,有机肥也可以提高土壤总碳和有机质的含量,还可以增加土壤中有益微生物群落的多样性及其代谢活力,加速有机质的分解、转化和养分释放速率,显著增加羊草的地上生物量^[36],尤其对羊草的叶片生物量比例的提升效果明显^[11]。通过以上分析可以发现,添加无机肥会增加株高对单株质量的贡献率,而添加有机肥则会增加羊草叶性状对单株质量的贡献率。

4 结 论

短期施用有机肥对羊草功能性状变化影响显著,且作用效果主要发生在羊草营养生长后期;同时,施肥水平的高低改变了羊草功能性状之间的相关性,在增加部分功能性状相关性的同时也会减弱某些性状的相关性,整体上呈现一定的平衡关系。有机肥添加可以显著增加羊草单株质量,低水平施肥(有效养分用量 63 kg/hm²)对单株质量提升效果较好;另外,羊草表型性状(叶、茎、株高)对单株质量的贡献率同样受施肥水平影响,随施肥水平的提高,叶性状对单株质量的影响程度逐渐下降,而茎性状所占比重相应增加,最后逐渐趋于均衡,其中株高是驱动羊草单株质量变化的稳定因子。

参考文献:

[1] 刘公社, 李晓霞, 齐冬梅, 等. 羊草种质资源的评价与利用[J]. 科学通报, 2016, 61(2): 271-281.
LIU G S, LI X X, QI D M, *et al.* Evaluation and utilization of *Leymus chinensis* germplasm resources[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2016, 61(2): 271-281.

[2] 白永飞, 赵玉金, 王扬, 等. 中国北方草地生态系统服务评估和功能区划助力生态安全屏障建设[J]. 中国科学院院刊, 2020, 35(6): 675-689.
BAI Y F, ZHAO Y J, WANG Y, *et al.* Assessment of ecosystem services and ecological regionalization of grasslands support establishment of ecological security barriers in northern China[J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2020, 35(6): 675-689.

[3] SHANG L R, WAN L Q, ZHOU X X, *et al.* Effects of or-

ganic fertilizer on soil nutrient status, enzyme activity, and bacterial community diversity in *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia, China[J]. *PloS One*, 2020, 15(10): 1-18.

[4] TONG Z Y, QUAN G L, WAN L Q, *et al.* The effect of fertilizers on biomass and biodiversity on a semi-arid grassland of northern China[J]. *Sustainability*, 2019, 11(10): 2854.

[5] 邓庆华, 李化丹, 于翔, 等. 切根、施肥对羊草营养成分的影响[J]. 黑龙江畜牧兽医, 2018(2): 142-143.
DENG Q H, LI H D, YU X, *et al.* Effects of cut root and fertilization on nutrients of *Leymus chinensis* [J]. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, 2018 (2): 142-143.

[6] 贺鹏程, 叶清. 基于植物功能性状的生态学研究进展: 从个体水平到全球尺度[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(5): 523-533.

- HE P C, YE Q. Plant functional traits: From individual plant to global scale[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2019, 27(5): 523-533.
- [7] BLONDER B, BALDWIN B G, ENQUIST B J, *et al.* Variation and macroevolution in leaf functional traits in the Hawaiian silversword alliance (Asteraceae)[J]. *Journal of Ecology*, 2016, 104(1): 219-228.
- [8] ZHANG Z H, HOU J H, HE N P. Predictability of functional diversity depends on the number of traits[J]. *Journal of Resources and Ecology*, 2021, 12(3): 332-345.
- [9] 白玉婷. 不同改良措施对羊草割草地植物群落和土壤特征的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2020.
- [10] 张楚, 王淼, 张宇, 等. 切根与施有机肥对羊草草甸草原打草场地上生物量与土壤养分的影响[J]. *草地学报*, 2022, 30(1): 220-228.
- ZHANG C, WANG M, ZHANG Y, *et al.* Effects of root cutting and organic fertilizer application on aboveground biomass and soil nutrients in the mowing grassland of *Leymus chinensis* meadow[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(1): 220-228.
- [11] 李雅舒. 不同措施对刈割中度退化草甸草原植被和土壤的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2020.
- [12] 纪亚君. 青海高寒草地施肥的研究概况[J]. *草业科学*, 2002, 19(5): 14-18.
- JI Y J. Primary study on fertilizer application to alpine rangeland in Qinghai, China[J]. *Pratacultural Science*, 2002, 19(5): 14-18.
- [13] 代景忠, 白玉婷, 卫智军, 等. 切根对羊草营养生长期中植物功能性状的影响[J]. *植物生态学报*, 2021, 45(12): 1292-1302.
- DAI J Z, BAI Y T, WEI Z J, *et al.* Effects of root-cutting in the vegetative phase on plant functional traits of *Leymus chinensis*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2021, 45(12): 1292-1302.
- [14] 李亚军, 纪澍琴, 张守伟, 等. 羊草叶面积的测定方法[J]. *安徽农业科学*, 2009, 37(15): 6819, 6851.
- LI Y J, JI S Q, ZHANG S W, *et al.* The determination method of leaf area on *Leymus chinensis*[J]. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 2009, 37(15): 6819, 6851.
- [15] ORDÓÑEZ J, BODEGOM P, WITTE J, *et al.* A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, 18: 137-149.
- [16] GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, *et al.* A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content[J]. *Functional Ecology*, 2001, 15(5): 688-695.
- [17] AL HAJ KHALED R, DURU M C, THEAU J P, *et al.* Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(4): 391-398.
- [18] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, *et al.* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [19] 周一平, 张玉革, 马望, 等. 氮添加和干旱对呼伦贝尔草原 5 种植物性状的影响[J]. *生态环境学报*, 2020, 29(1): 41-48.
- ZHOU Y P, ZHANG Y G, MA W, *et al.* Effects of nitrogen addition and water reduction on the traits of five plants in Hulunbeir grassland[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2020, 29(1): 41-48.
- [20] 白玉婷, 代景忠, 夏江宝, 等. 施肥对割草地羊草功能性状和化学计量学的影响[J]. *草地学报*, 2021, 29(11): 2442-2453.
- BAI Y T, DAI J Z, XIA J B, *et al.* Effect of fertilization on the functional traits and stoichiometry of *Leymus chinensis* in cut meadow[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2021, 29(11): 2442-2453.
- [21] 代景忠, 白玉婷, 卫智军, 等. 羊草功能性状对施肥的动态响应[J]. *植物生态学报*, 2023, 47(7): 943-953.
- DAI J Z, BAI Y T, WEI Z J, *et al.* Dynamic response of functional traits to fertilization in *Leymus chinensis*[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(7): 943-953.
- [22] LIANG B, YANG X Y, MURPHY D V, *et al.* Fate of ¹⁵N-labeled fertilizer in soils under dryland agriculture after 19 years of different fertilizations[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2013, 49(8): 977-986.
- [23] XUN W B, ZHAO J, XUE C, *et al.* Significant alteration of soil bacterial communities and organic carbon decomposition by different long-term fertilization management conditions of extremely low-productivity arable soil in South China[J]. *Environmental Microbiology*, 2016, 18(6): 1907-1917.
- [24] ZHANG J B, ZHU T B, CAI Z C, *et al.* Effects of long-term repeated mineral and organic fertilizer applications on soil nitrogen transformations[J]. *European Journal of Soil Science*, 2012, 63(1): 75-85.
- [25] 唐继伟, 林治安, 许建新, 等. 有机肥与无机肥在提高土壤肥力中的作用[J]. *中国土壤与肥料*, 2006(3): 44-47.
- TANG J W, LIN Z A, XU J X, *et al.* Effect of organic manure and chemical fertilizer on soil nutrient[J]. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2006(3): 44-47.
- [26] LI Y J, ZHAO Y, SONG Z F, *et al.* Effect of microbial combination with organic fertilizer on *Leymus dahuricus*[J]. *Open Geosciences*, 2021, 13(1): 233-244.

- [27] HANISCH M, SCHWEIGER O, CORD A F, *et al.* Plant functional traits shape multiple ecosystem services, their trade-offs and synergies in grasslands[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2020, 57(8): 1535-1550.
- [28] LIU H S, LIU H J, SONG Y H. Absorption and translocation of nitrogen in rhizomes of *Leymus chinensis*[J]. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 2011, 25(5): 665-671.
- [29] 胡静, 侯向阳, 丁勇, 等. 羊草地上生物量与其茎、叶形态特征参数关系的研究[J]. 内蒙古大学学报(自然科学版), 2016, 47(6): 609-616.
- HU J, HOU X Y, DING Y, *et al.* The relationship between individual above-ground biomass and morphological characteristics of leaf and stem of *Leymus chinensis*[J]. *Journal of Inner Mongolia University* (Natural Science Edition), 2016, 47(6): 609-616.
- [30] GONG J R, ZHANG Z H, WANG B, *et al.* N addition rebalances the carbon and nitrogen metabolisms of *Leymus chinensis* through leaf N investment[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 185: 221-232.
- [31] 蒋成益, 马明东, 肖玖金. 川西北不同沙化程度草地植物功能性状及其驱动因子[J]. 西北植物学报, 2017, 37(5): 965-973.
- JIANG C Y, MA M D, XIAO J J. Plant functional traits and their driving factors of desertification grassland in northwest Sichuan[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, 37(5): 965-973.
- [32] 石明明, 牛得草, 王莹, 等. 围封与放牧管理对高寒草甸植物功能性状和功能多样性的影响[J]. 西北植物学报, 2017, 37(6): 1216-1225.
- SHI M M, NIU D C, WANG Y, *et al.* Effect of fencing and grazing management on the plant functional traits and functional diversity in an alpine meadow on the Tibetan Plateau[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, 37(6): 1216-1225.
- [33] 李晓峰, 刘杰, 刘公社. 羊草若干数量性状的相关性及通径分析[J]. 草地学报, 2003, 11(1): 42-47.
- LI X F, LIU J, LIU G S. Correlation and path analysis on quantitative characters of *Leymus chinensis*[J]. *Acta Agriculturae Sinica*, 2003, 11(1): 42-47.
- [34] 郭丰辉, 侯向阳, 丁勇, 等. 羊草形态及生物量分配可塑性对土壤供磷能力的响应研究[J]. 草业学报, 2016, 25(12): 53-62.
- GUO F H, HOU X Y, DING Y, *et al.* Plasticity of plant morphology and biomass allocation of *Leymus chinensis* under different phosphorus conditions[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(12): 53-62.
- [35] 白江珊, 唐浩然, 娄彦景. 水深和氮添加对湿地植物功能性状的影响研究进展[J]. 生态学杂志, 2021, 40(9): 2987-2995.
- BAI J S, TANG H R, LOU Y J. Effects of water depth and nitrogen addition on functional traits of wetland plants: A review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(9): 2987-2995.
- [36] 虞轶俊, 马军伟, 陆若辉, 等. 有机肥对土壤特性及农产品产量和品质影响研究进展[J]. 中国农学通报, 2020, 36(35): 64-71.
- YU Y J, MA J W, LU R H, *et al.* Effect of organic fertilizer on soil characteristics, yield and quality of agricultural products: Research progress[J]. *Chinese Agricultural Science Bulletin*, 2020, 36(35): 64-71.