



短花针茅叶片水分利用效率对放牧强度的响应及其影响因素

赵敏^{1,2}, 吕世杰¹, 殷国梅², 刘思博², 孟卫军³, 韩国栋^{1*}

(1 内蒙古农业大学 草原与资源环境学院, 呼和浩特 010018; 2 内蒙古自治区农牧业科学院, 呼和浩特 010031; 3 鄂尔多斯市农业局综合保障中心, 内蒙古 鄂尔多斯 017010)

摘要:为明确植物的用水策略及适应性机制, 以内蒙古四子王旗短花针茅荒漠草原为研究对象, 设置对照(CK)、轻度放牧(LG)、中度放牧(MG)和重度放牧(HG)4个放牧梯度, 其载畜率分别为每1 hm² 每年0、0.93、1.82和2.71个羊单位的放牧强度, 调查建群种短花针茅的高度、盖度、密度、地上生物量以及土壤的理化性状, 并且采用稳定碳同位素法和红外光合法对短花针茅水分利用效率进行了测定, 旨在阐明短花针茅水分利用效率在不同放牧强度下的响应规律及其影响因素。结果显示: (1)放牧对短花针茅盖度、密度以及地上生物量的影响显著; 随着载畜率的增大, 有利于短花针茅的扩散使其分布面积增加, 且在中度放牧条件下尤为明显。 (2)随着放牧强度的增加, 土壤水分含量较对照显著提高, 土壤全氮含量呈先增加后减少的变化趋势, 土壤速效钾呈现降低的变化趋势, 而对土壤全碳含量和pH无显著影响, 说明适度放牧能够提高土壤水分含量、促进土壤氮含量的积累, 但放牧会导致土壤速效钾减少。 (3)随着放牧强度的增大, 短花针茅长期水分利用效率(WUE_t)呈现“V”形变化趋势, 而瞬时水分利用效率(WUE_i)与内在水分利用效率(WUE_i)总体呈降低的变化趋势。 (4)相关分析显示, 放牧强度与短花针茅密度、地上生物量呈显著正相关关系, 土壤全氮含量与有机碳、pH、WUE_t呈显著正相关关系, WUE_t与WUE_i呈显著正相关关系; 短花针茅内在水分利用效率与土壤有机碳含量密切相关。研究表明, 重度放牧导致短花针茅株丛破碎化, 增加了种群的扩散面积, 是短花针茅长期水分利用效率提高的直接原因; 短花针茅瞬时水分利用效率随放牧强度的增加而降低可能是由其内在水分利用效率降低引起的。

关键词:放牧强度; 建群种; 水分利用效率; 植物密度; 土壤有机碳; 土壤全氮

中图分类号: Q948.1

文献标志码: A

Response of Leaf Water Use Efficiency to Grazing Intensity of *Stipa breviflora* and Its Influencing Factors

ZHAO Min^{1,2}, LÜ Shijie¹, YIN Guomei², LIU Sibao², MENG Weijun³, HAN Guodong^{1*}

(1 College of Grassland and Resource Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010018, China; 2 Inner Mongolia Academy of Agriculture and Animal Husbandry Sciences, Hohhot 010031, China; 3 Comprehensive Security Center of Ordos Bureau of Agriculture and Animal Husbandry, Ordos, Inner Mongolia 017010, China)

Abstract: In order to clarify the water use strategy and adaptive mechanism of plants, this study took *Stipa breviflora* desert steppe of Siziwang Banner, Inner Mongolia as the research object, and set four grazing gradients: control (CK), light grazing (LG), moderate grazing (MG) and heavy grazing (HG). The stocking rates were 0, 0.93, 1.82 and 2.71 sheep units per hectare per year, respectively. The height,

收稿日期: 2023-03-22; 修改稿收到日期: 2023-05-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(31560140, 31260124); 国家牧草产业技术体系项目(CARS-34); 教育部重点实验室滚动支持项目(IRT_17R59); 中国科学院战略性先导科技专项(A类)(XDA26020103); 内蒙古自治区重大科技专项(2019ZD003)

作者简介: 赵敏(1990—), 男, 博士, 主要从事草地生态与管理研究。E-mail: zhaomin_nmg@163.com

* 通信作者: 韩国栋, 教授, 主要从事草地生态与管理研究。E-mail: nmghanguodong@163.com

coverage, density, aboveground biomass and soil physicochemical properties of the established species *S. breviflora* were investigated, and the water use efficiency of *S. breviflora* was measured by stable carbon isotope method and infrared photophotoapparatus method. The objective was to elucidate the response of water use efficiency of *S. breviflora* under different grazing intensities and its influencing factors. The results showed that: (1) Grazing had significant effects on coverage, density and aboveground biomass of *S. breviflora*. With the increase of stocking rate, *S. breviflora* spread and its distribution area increased, especially under moderate grazing condition. (2) With the increase of grazing intensity, soil moisture content increased significantly compared with the control, soil total nitrogen content increased first and then decreased, soil available potassium showed a trend of decreasing, but had no significant effect on soil total carbon content and pH, indicating that moderate grazing could increase soil moisture content and promote the accumulation of soil nitrogen content, but grazing would lead to the decrease of soil available potassium. (3) With the increase of grazing intensity, long-term water use efficiency (WUE_l) showed a V-shaped trend, while instantaneous water use efficiency (WUE_i) and intrinsic water use efficiency (WUE_i) showed a decreasing trend. (4) Correlation analysis showed that grazing intensity was significantly positively correlated with *S. breviflora* density and aboveground biomass, soil total nitrogen content was significantly positively correlated with organic carbon, pH and WUE_l , and WUE_l and WUE_i were significantly positively correlated. The intrinsic water use efficiency of *S. breviflora* was closely related to soil organic carbon content. The results showed that heavy grazing resulted in the fragmentation of *S. breviflora* and increased the population diffusion area, which was the direct reason for the improvement of long-term water use efficiency of *S. breviflora*. The decrease of instantaneous water use efficiency with the increase of grazing intensity may be caused by the decrease of intrinsic water use efficiency of *S. breviflora*.

Key words: grazing intensity; establishment species; water use efficiency; plant density; soil organic carbon; soil total nitrogen

植物水分利用效率(water use efficiency, WUE)是植物叶片光合固碳量与同时期蒸散耗水量的比值,本质上反映了植物对水分的利用策略^[1-3]。植物水分利用效率通常有 3 种表现形式:长期水分利用效率(long-term water use efficiency, WUE_l),是植物长期适应环境的结果,反映了植物叶片生长期间综合的水分利用与碳吸收的特性;瞬时水分利用效率(instantaneous water use efficiency, WUE_i),是指单位时间单位面积叶片蒸腾作用耗散的水分所吸收的净碳量,表征某个特定时间段植物部分叶片的行为;内在水分利用效率(intrinsic water use efficiency, WUE_i)可以表征植物长期水分利用特性,反映了植物叶片气孔对水气进出的内在调控作用。植物水分利用效率受多种内在和外在因素的影响,诸如光合途径、气孔、水势、叶片营养物质、土壤水分、盐分、养分等^[4-10]。近年来,由于气候变化和人为干扰的双重压力,中国草地生态系统有 90% 的面积发生不同程度的退化^[11],其中,尤为严重的即放牧对草地的不合理利用^[12]。食草动物的采食、践踏以及排泄行为等不仅影响着草地上植被,同时干预着草地土壤的健康。因此,植物水分利用效率作为联系地上与地下生态系统水碳循环的直接指标,对于研究放牧干扰对草地生态系统

的影响具有相当高的价值。

位于亚欧大陆腹地的短花针茅荒漠草原是草原区向荒漠区过渡的草地生态类型之一。由于该草地类型常年水分亏缺,呈现出生态地理脆弱带和过渡带特征,对自然和人类活动干扰极其敏感^[13]。经长期研究显示,以放牧利用为主的短花针茅荒漠草原,其建群种短花针茅在植物群落中一直处于主导地位,控制着植物群落的结构和功能^[14-15]。之前的研究表明,伴随放牧强度的增大,短花针茅 WUE_l 会降低^[16-17];同为针茅属植物大针茅的研究发现,放牧干扰会增加大针茅的 WUE_l ,与此同时会降低其 WUE_i ^[18-19],超过一定的放牧强度 WUE_i 亦会降低^[20]。由此可知,植物 WUE_l 、 WUE_i 以及 WUE_i 对不同放牧强度的干扰规律并不一致,原因可能是放牧年限、草地类型、气候等差异所引起,因此需要更深入的研究。本研究依托“不同放牧强度对荒漠草原生态系统服务功能影响机制”试验平台(2004 年至今),设置对照(CK)、轻度放牧(LG)、中度放牧(MG)和重度放牧(HG)4 个放牧强度,载畜率分别为每 1 hm² 每年 0、0.93、1.82 和 2.71 个羊单位。基于此,本研究以植物水分利用效率为出发点,探讨建群种短花针茅水分利用效率对放牧强度的响应机

制,旨在探明以下几个问题:1)短花针茅 WUE_t 、 WUE_i 以及 WUE_i 伴随放牧强度呈现什么样的变化规律? 2)短花针茅种群基本数量特征与其水分利用效率存在怎样的关系? 3)土壤理化性状与短花针茅水分利用效率的关系如何? 相关问题的解决可以为草地植物群落稳定性以及家畜对建群种影响的相互关系提供数据支持和理论支撑。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古自治区农牧业科学院综合试验示范中心四子王基地(41°47′17″N,111°53′46″E,海拔 1 450 m)。该区属于典型中温大陆性气候,春季干旱多风,夏季炎热,冬季寒冷而多风。年均降水量为 220 mm,主要集中在 5—8 月,年均气温 3.8℃,无霜期 175 d。年蒸发量 2 300 mm,年均风速 4~5 m/s,年日照时间 3 117.7 h,土壤类型为淡栗钙土。植被以强旱生禾草为主,属荒漠草原地带性植被,建群种是短花针茅(*Stipa breviflora*),优势种为无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)和冷蒿(*Artemisia frigida*),非优势种大约有 20 多种。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计 2004 年 6 月开始,选取地势相对平坦、植被和土壤类型一致的天然草地按试验样地设计 50 hm² 进行围栏放牧试验。采取完全随机区组试验设计,设有 4 个放牧处理(包括 1 个对照和 3 个梯度的放牧强度),并进行 3 次重复,总共 12 个试验小区,每个放牧小区面积 4.4 hm²。根据先前相关研究提出的短花针茅草原的理论载畜量^[21],并结合同期的放牧密度调查情况,设置 4 个载畜率水平,分别为对照(control, CK):0 羊单位/(hm² · a),轻度放牧(light grazing, LG):0.93 羊单位/(hm² · a),中度放牧(moderate grazing, MG):1.82 羊单位/(hm² · a),重度放牧(heavy grazing, HG):2.71 羊单位/(hm² · a)。

试验期间实行暖季放牧,每年从 6 月初开始连续放牧 6 个月,11 月底结束放牧。放牧时间为每日早晨 8:00 出牧,傍晚 18:00 归牧,每日饮水 2 次。放牧绵羊为 2 岁成年蒙古羯羊,统一采取驱虫及防疫措施,并且进行耳标标记分组,每 3 年进行全部统一替换,试验期间如果出现病羊则及时更换为健康供试羊,以保证每年每个小区的绵羊数量是固定的。放牧期间保证充足供应家畜舔砖来为其补充矿物质及微量元素。冬季放牧结束期间,对供试羊进行舍饲圈养,饲料以干草和少量玉米秸秆为主。

1.2.2 监测方法 2017 年 8 月初的植物生长高峰期对短花针茅水分利用效率、基本数量特征以及土壤理化性质进行相应的取样并测定。

① 短花针茅种群基本数量特征和土壤理化性质测定 在每个放牧小区随机设置 3 个 1 m×1 m 的样方,对其中的所有短花针茅的高度、盖度、密度进行观测,待观测完齐地刈割所有的植物种,并分出短花针茅用于地上生物量测定,短花针茅地上生物量采用烘干称重法测定。在刈割后的样方内,采用 5 点法用土钻对表层 0—10 cm 的土壤进行采样,混匀装入塑料袋并放入保鲜盒带回实验室待测。

土壤含水量测定:所取土壤样品迅速置于铝盒中称鲜重 W_1 (土壤鲜重+铝盒重),随后在 105℃ 烘箱中连续烘干 48 h 至恒重,称量干重 W_2 (土壤干重+铝盒重)以及铝盒的重量 W_0 ,而后计算土壤含水量(SWC)。计算公式如下:

$$SWC = (W_1 - W_2) / (W_2 - W_0) \times 100\% \quad (1)$$

土壤酸碱度测定:称取土壤样品 5 g,放入 30 mL 烧杯中,加入 25 mL 去离子水(水与土壤比例 5:1),充分搅拌后静置 30 min 待测,使用电导率仪(STARTER 3100)测定土壤 pH 值(测定环境平均温度:19.5℃)。

土壤全碳、全氮测定:土样室内风干后,过 0.15 mm,利用球磨仪研磨并过 100 目后备用,精确称取 0.1 g 待测样品用锡舟包裹后,置于元素分析仪测定。

土壤有机碳、速效钾测定:有机质用重铬酸钾容量法—外加热法测定;速效钾用 1 mol/L NH₄OAc 浸提后,用原子吸收分光光度计测定(ZEEnit700P, Analytik Jena AG, Germany)。

② 短花针茅水分利用效率测定 短花针茅瞬时水分利用效率和内在水分利用效率的测定采用红外光合仪(LiCOR-6400)进行。在植物生长旺季(6—8 月)在每个样地随机选择 5 株株龄相同且能代表种群的短花针茅进行测定,测定时间在上午 8:00—12:00,每个月月中测定 1 次,如遇降雨,在雨后 3 d 后天气晴朗时进行测定。短花针茅 WUE_t 、 WUE_i ^[18] 的计算公式如下:

$$WUE_t = P_n / T_r \quad (2)$$

$$WUE_i = P_n / G_s \quad (3)$$

式中: P_n 、 T_r 、 G_s 分别表示净光合速率、蒸腾速率以及气孔导度。

短花针茅长期水分利用效率的测定采用稳定碳同位素法,将取回的短花针茅地上样品用去离子水洗净,105℃ 杀青 1 h,然后烘干至恒重,球磨仪磨碎,用质谱仪测定植物叶片的 $\delta^{13}C$,而后计算短花

针茅 $WUE_l^{[22]}$, 计算公式如下:

$$\delta^{13}C = \left(\frac{R}{R'} - 1 \right) \times 10^3 \tag{4}$$

$$WUE_l = \frac{C_a}{1.6} \left[1 - \frac{\frac{\delta^{13}C_a - (\delta^{13}C_p - d)}{1 + (\delta^{13}C_p - d)/1000} - a}{b - a} \right] \tag{5}$$

式中: R 表示植物叶片中 ^{12}C 与 ^{13}C 的丰度比; R' 是采用国际通用标准物 ^{12}C 与 ^{13}C 的丰度比,该标准物提取于碳酸盐陨石,该陨石为1950年前美国南卡罗莱纳州的一种碳酸盐陨石PDB。 C_a 表示空气中 CO_2 浓度, a 表示 CO_2 在空气中扩散的分馏系数,为4.4‰; b 表示 CO_2 在羧化作用过程中被羧化酶的净分馏系数,为27‰, d 表示叶片有机质与 α -纤维素之间的分馏系数,为2.1‰。

1.3 数据处理与统计分析

用Excel 2021对数据进行前期整理和归类,对数据的奇异值、残差的正态性和方差齐性进行检验。对4个载畜率水平下建群种的长期水分利用效率、瞬时水分利用效率以及内在水分利用效率进行单因素方差分析(one-way ANOVA),用Duncan检验比较不同载畜率处理间的差异显著性,检验水平为 $P=0.05$,分析软件为SAS 9.2,绘图软件用Sigmaplot12.5。

对建群种短花针茅的高度、盖度、密度、地上生物量和其长期水分利用效率、瞬时水分利用效率以及内在水分利用效率进行皮尔逊相关性分析,显著性水平为 $P=0.05$;对土壤理化性状的各指标与短花针茅的长期水分利用效率、瞬时水分利用效率以及内在水分利用效率进行因子分析,利用因子分析结果绘制向量射线图,通过观测向量射线之间的夹角大小判别各变量间的关系。

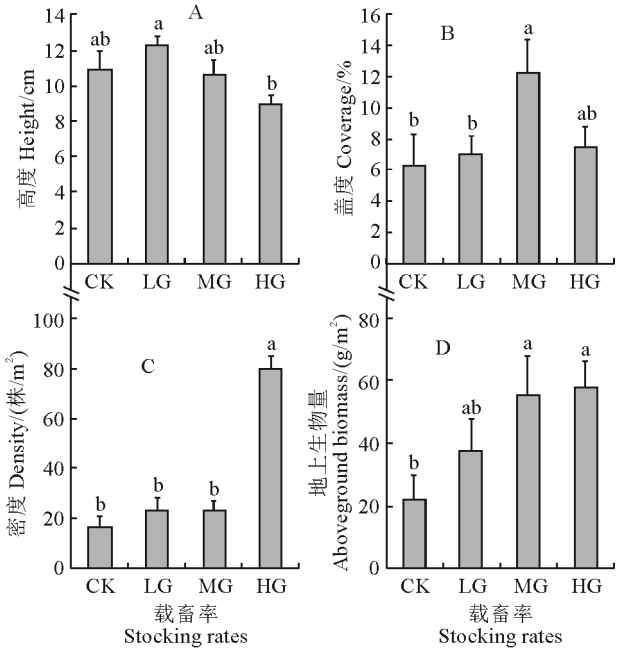
2 结果与分析

2.1 短花针茅种群基本数量特征分析

对不同载畜率下短花针茅基本数量特征分析发现,短花针茅高度、盖度、密度以及地上生物量受到放牧的显著影响(图1),但是短花针茅的各个基本数量特征对载畜率的响应趋势有所不同。在轻度放牧处理区(LG)的短花针茅高度显著高于重度放牧处理区(HG),其他处理区之间的短花针茅高度无显著性差异,表明轻度放牧促进了短花针茅的生长,而随着载畜率的继续增大,短花针茅表现出避牧性,高度随之降低(图1,A);在CK、LG处理区的短花针茅盖度显著低于中度放牧处理区(MG),且CK与LG处理区之间的短花针茅盖度未表现出显著性差

异,另外,MG处理区与其他处理区短花针茅盖度之间亦无显著性差异,说明随着载畜率的增大,有利于短花针茅的扩散,增加了其分布面积,在中度放牧下尤为明显,但是继续增加载畜率会抑制短花针茅的扩散(图1,B);CK、LG、MG处理区的短花针茅密度显著低于HG处理区,虽然CK、LG、MG处理区之间的短花针茅密度无显著性差异,也表现出逐渐增加的趋势,说明放牧对短花针茅的密度具有积极的影响(图1,C);随着载畜率的增大,短花针茅的地上生物量呈现出增加的变化趋势,且MG、HG处理区的短花针茅地上生物量显著高于CK处理区,LG处理区的短花针茅地上生物量与其他处理区之间无显著性差异,由此可知,放牧有利于短花针茅地上部分碳的累积,表现出超补偿性生长现象(图1,D)。

总体来看,适度放牧促进短花针茅高度和盖度的增加,超过一定的放牧强度会导致短花针茅高度、盖度降低,而短花针茅的密度和地上生物量随载畜率增大而增加,说明放牧强度持续增大会导致短花针茅矮化,稀疏化,均匀化,整体对光、 CO_2 、土壤养分、水分利用更加充分,表现了短花针茅种群极强的耐牧性。



图中相同字母表示处理间无显著差异, $P=0.05$;不同字母表示处理间有显著性差异。下同。
图1 不同载畜率对短花针茅基本数量特征的影响
The same letter in the figure indicates that there is no significant difference between treatments, $P=0.05$;
The different letters in the figure indicate that there is significant difference between treatments. The same as below.
Fig. 1 Effects of different stocking rates on basic quantitative characteristics of *Stipa breviflora*

2.2 土壤理化性状分析

对各个处理区表层土壤的理化性状分析发现,土壤全碳、有机碳、全氮、速效钾、含水量以及 pH 对载畜率的响应规律并不一致(图 2)。土壤全碳含量、pH 在不同载畜率处理区之间未表现出显著性差异(图 2,A、F)。CK 处理区的土壤有机碳显著高于 LG 处理区,其他处理区之间的土壤有机碳无显著性差异,说明轻度放牧不利于土壤有机碳的储存,而 MG、HG 处理区的土壤有机碳高于 LG,说明载畜率增大,一定程度上更有利于土壤有机物的累积,同时根据土壤全碳的结果分析,说明轻度放牧拥有更多的土壤无机碳(图 2,B)。土壤全氮在 MG 处理区较高,且显著高于 HG 处理区,CK、LG 处理区与 MG 处理区的土壤全氮之间无显著性差异,表明一定程度上的放牧,随着载畜率的增大,土壤全氮含量呈现增加的变化趋势,但超出阈值会导致土壤氮含量骤降(图 2,C);土壤速效钾在 CK、LG 处理区显著高于 HG 处理区,CK、LG 处理区之间土壤速效钾含量无显著差异,且 MG 处理区的土壤速效钾含量与其他处理区之间亦未表现出显著性差异,随着载畜率增加,土壤速效钾呈现降低的变化趋势,说明放牧会导致土壤速效钾减少(图 2,D)。CK 处理区的土壤含水量显著低于 MG 处理区,其他处理区之间的土壤含水量无显著性差异,LG、HG 处理区的土壤含水量高于 CK 处理区,说明放牧导致土壤含水量增加,中度放牧尤为明显(图 2,E)。

2.3 短花针茅叶片水分利用效率分析

在不同载畜率的处理下(图 3,A),短花针茅的长期水分利用效率(WUE_l)在重度放牧处理区(HG)最高,为 $44.22\ \mu\text{mol}/\text{mol}$,其次为对照处理区(CK),为 $43.27\ \mu\text{mol}/\text{mol}$,而后是轻度放牧处理区(LG),为 $40.27\ \mu\text{mol}/\text{mol}$,最低的是中度放牧处理区(MG),为 $34.32\ \mu\text{mol}/\text{mol}$ 。

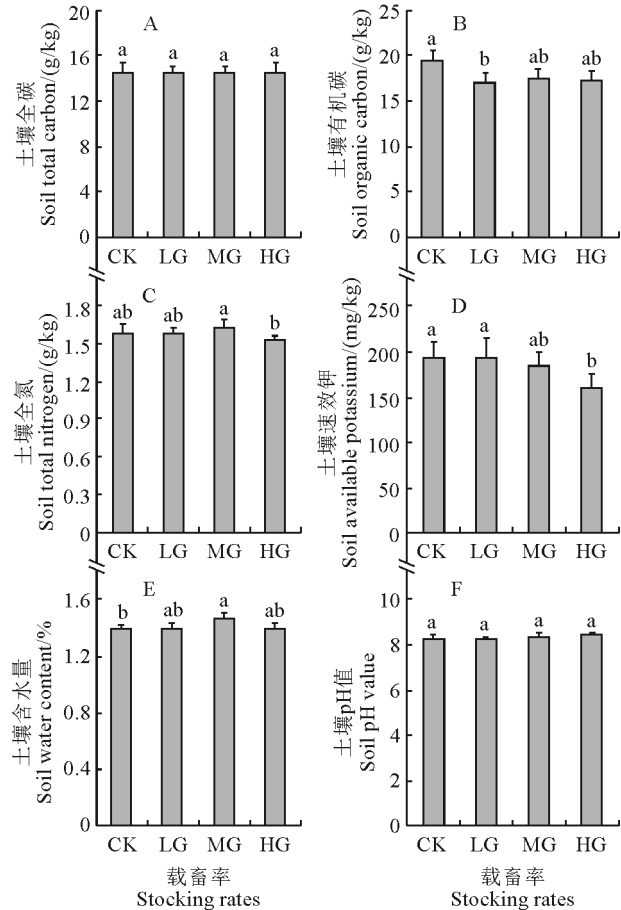


图 2 不同载畜率对土壤理化性质的影响
Fig. 2 Effects of different stocking rates on soil physicochemical properties

HG 和 CK 处理区的短花针茅 WUE_l 显著高于 MG 处理区 ($P<0.05$),HG 和 CK 处理区之间的 WUE_l 无显著性差异 ($P>0.05$),同时 LG 处理区的短花针茅 WUE_l 与其他 3 个处理区之间均无显著性差异,总体来看,短花针茅 WUE_l 随着载畜率的增大呈现先降低后升高的变化趋势。

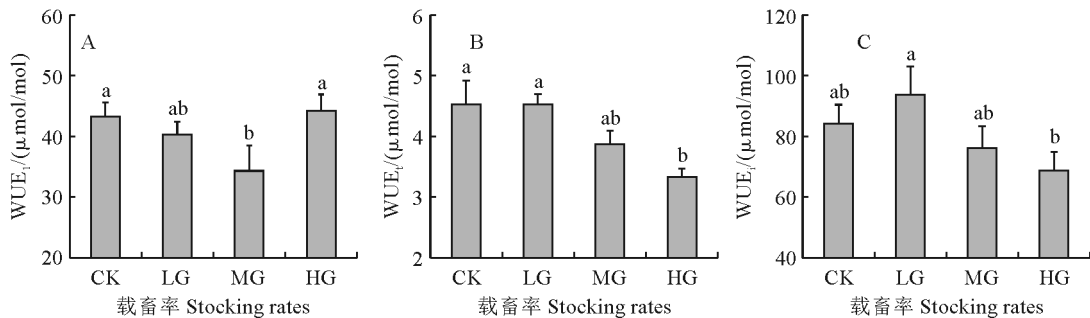


图 3 载畜率对短花针茅水分利用效率的影响
Fig. 3 Effects of stocking rates on water use efficiency of *S. breviflora*

短花针茅瞬时水分利用效率(WUE_t)在CK和LG处理区较高,分别为 $4.53\ \mu\text{mol/mol}$ 和 $4.52\ \mu\text{mol/mol}$,在HG处理区最低,为 $3.33\ \mu\text{mol/mol}$,CK和LG处理区的短花针茅 WUE_t 显著高于HG处理区,MG处理区的短花针茅 WUE_t 与其他各处理区无显著性差异(图3,B)。短花针茅内在水分利用效率(WUE_i)在LG处理区最高,为 $93.73\ \mu\text{mol/mol}$,在HG处理区最低,为 $68.77\ \mu\text{mol/mol}$,LG处理区的短花针茅 WUE_i 显著高于HG处理区,其他处理区之间无显著性差异(图3,C)。

2.4 短花针茅种群基本数量特征与叶片水分利用效率的关系

短花针茅水分利用效率与基本数量特征的相关

分析表明(表1),短花针茅 WUE_t 与其盖度呈现出显著的负相关($P<0.05$),与其 WUE_t 、 WUE_i 、高度、密度、地上生物量的相关性均不显著($P>0.05$);短花针茅 WUE_t 与 WUE_i 的正相关达到了极显著水平($P<0.01$),与密度的负相关达到了显著性水平,与高度、盖度、地上生物量的相关性不显著;短花针茅 WUE_i 与高度、盖度、密度、地上生物量的相关性均不显著。短花针茅基本数量特征的相关性显示,短花针茅的高度与密度的负相关达到了显著性水平,与盖度、地上生物量的相关性不显著;短花针茅的盖度与地上生物量的正相关达到了极显著水平,与密度的相关性不显著;短花针茅的密度与地上生物量的正相关亦达到了极显著水平。

表1 短花针茅水分利用效率与基本数量特征的相关关系

Table 1 Correlation between water use efficiency and basic quantitative characteristics of *S. breviflora*

指标 Index	长期水分 利用效率 WUE_l	瞬时水分 利用效率 WUE_t	内在水分 利用效率 WUE_i	高度 Height	盖度 Coverage	密度 Density	地上生物量 Biomass
长期水分利用效率 WUE_l	1						
瞬时水分利用效率 WUE_t	0.059	1					
内在水分利用效率 WUE_i	-0.221	0.475**	1				
高度 Height	-0.091	0.237	0.241	1			
盖度 Coverage	-0.348*	0.181	0.095	0.027	1		
密度 Density	0.123	-0.409*	-0.183	-0.367*	0.127	1	
地上生物量 Biomass	0.063	-0.299	-0.115	-0.023	0.492**	0.576**	1

注: * 表示相关性显著, $P<0.05$; ** 表示相关性极显著, $P<0.01$ 。
Note: * indicates significant correlation, $P<0.05$; ** indicates highly significant correlation, $P<0.01$.

2.5 土壤理化性状与短花针茅水分利用效率的关系

为了明确短花针茅水分利用效率与土壤理化性质的关系进行因子分析,由因子分析结果(表2)以及各公因子上的载荷系数表明,短花针茅水分利用效率与土壤理化性质的关系由4个公因子构成,第一公因子(Factor 1, F_1 , 43.08%)的主要承载土壤有机碳(X2, 0.663 3)、土壤pH(X6, 0.687 3)、短花针茅 WUE_t (Y1, -0.785 0)和短花针茅 WUE_i (Y3, 0.806 9),由于公因子上的载荷系数存在符号相同或相反的情况,所以土壤有机碳和土壤pH增加导致了短花针茅 WUE_t 的降低,但却增加了短花针茅的 WUE_i 。同理,第二个公因子(Factor 2, F_2 , 17.97%)主要承载着土壤速效钾(X4)、土壤含水量(X5),二者具有负相关性。第三公因子(Factor 3, F_3 , 15.08%)主要承载土壤全碳(X1)、土壤全氮(X3)的信息,二者具有高度的正相关性;第四公因子

(Factor 4, F_4 , 11.94%)主要承载短花针茅 WUE_t (Y2)。由于短花针茅 WUE_t 、 WUE_i 和 WUE_i 仅存在于 F_1 和 F_4 ,而短花针茅 WUE_t 又单独存在于 F_4 上,同时根据变量的信息提取情况,短花针茅 WUE_t 的信息提取量(68.15%)偏低,因此短花针茅 WUE_t 、 WUE_t 、 WUE_i 与土壤全碳、有机碳、全氮、速效钾、含水量、pH的关系仍需进一步探究和展开分析。

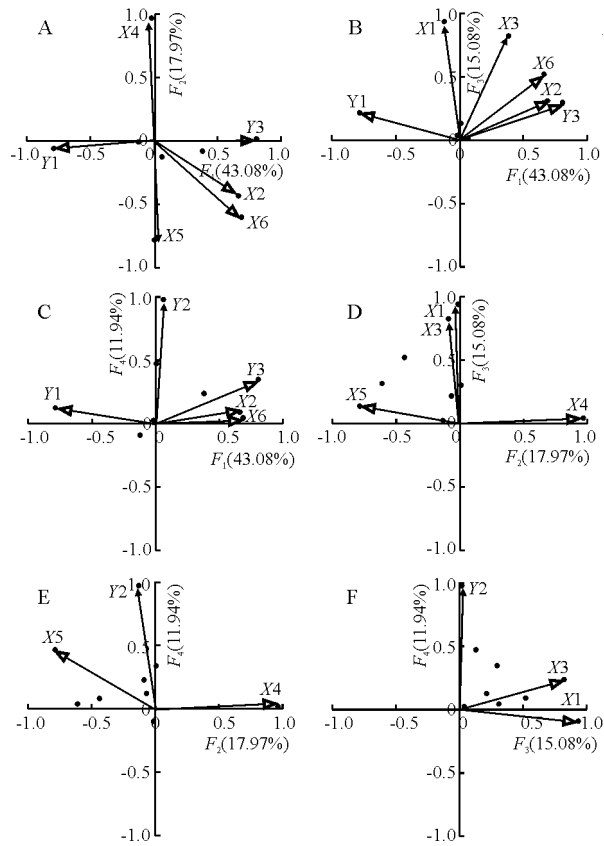
为了进一步探明短花针茅水分利用效率与土壤理化性质的关系,根据4个公因子的主要承载变量绘制散点图以及作向量射线。由图4,A可知,X4、X5与Y1、Y3的相关性并不显著(夹角接近直角),另外X2、X6与X4呈显著的负相关关系(夹角为钝角),与X5呈显著的正相关关系(夹角为锐角),说明放牧干扰即便对土壤含水量、速效钾产生了显著影响。但土壤含水量、速效钾的变化并没有直接影响到短花针茅长期水分利用效率和内在水分利用效率,土壤含水量、速效钾与土壤全碳、pH密切相

关;X1 与 Y1 呈显著正相关关系,说明土壤全碳的增加会促进短花针茅长期水分利用效率。根据土壤全碳对载畜率的响应规律来看,短花针茅长期水分利用效率的变化并不是由土壤全碳的变化造成,X3 与 Y3 呈显著的正相关关系,说明土壤全氮的变化与短花针茅内在水分利用效率的变化高度相关,同时 X3 与 X2、X6 呈显著的正相关关系(图 4,B);由图 4,C 可知,Y2、Y3 之间呈显著的正相关关系,说明短花针茅瞬时水分利用效率的降低可能是由内在水分利用效率降低所引起,因为 G_s 是影响 T_r 的因素之一,Y2 与 X2、X6 以及 X1、X3 与 X5 之间均无显著相关关系(图 4,D);Y2 与 X5 呈显著的正相关关系,与 X4 呈显著的负相关关系,说明土壤含水量增大有利于短花针茅瞬时水分利用效率的提高,但是结合图 1、图 3 可知,尽管放牧干扰促进了土壤含水量的增大,可是短花针茅瞬时水分利用效率整体呈现出下降的变化趋势,表明其他因素对短花针茅瞬时水分利用效率的抑制性更强。土壤速效钾即便与短花针茅瞬时水分利用效率呈负相关关系,放牧导致了土壤速效钾的降低,并没有促进短花针茅瞬时水分利用效率的升高(图 4,E)结合图 4,F,图 3,X3 与 Y2 呈显著正相关关系,说明土壤全氮在短花针茅瞬时水分利用效率中起到了决定性作用,正是由于土壤全氮的降低导致了短花针茅瞬时水分利用效率的降低。

表 2 短花针茅水分利用效率与土壤理化性状的因子分析
Table 2 Factor analysis of water use efficiency and soil physicochemical properties of *S. breviflora*

变量 Variate	公因子 Factor				提取变量信息 Extract variable information/%
	F_1	F_2	F_3	F_4	
X1	-0.1219	-0.017 2	0.932 0	-0.091 6	89.21
X2	0.663 3	-0.440 6	0.516 8	0.089 3	90.92
X3	0.382 5	-0.090 5	0.819 1	0.235 5	88.08
X4	-0.017 2	0.959 9	0.036 7	0.025 2	92.37
X5	0.008 2	-0.786 8	0.130 7	0.472 7	85.96
X6	0.687 3	-0.612 8	0.308 1	0.045 0	94.49
Y1	-0.785 0	-0.069 9	0.211 4	0.125 1	68.15
Y2	0.063 5	-0.134 5	0.016 5	0.976 8	97.66
Y3	0.806 9	0.005 4	0.295 9	0.346 0	85.84
贡献率/% Contribution	43.08	17.97	15.08	11.94	88.07

注: X1~X6 分别表示土壤全碳、有机碳、全氮、速效钾、含水量和 pH; Y1~Y3 分别表示短花针茅 WUE_l 、 WUE_i 、 WUE_s 。
Note: X1-X6 represent soil total carbon, organic carbon, total nitrogen, available potassium, bulk density and pH, respectively; and Y1-Y3 represent *Stipa breviflora* WUE_l , WUE_i and WUE_s , respectively.



图中绿色小圆点表示两个公因子相同变量的纵横坐标,黑色箭头和红色箭头表示横轴和纵轴公因子承载的主要变量。
图 4 短花针茅水分利用效率与土壤理化性质关系
The green dots in the figure represent the horizontal and vertical coordinates of two variables with the same common factor, while the black and red arrows represent the main variables carried by the common factor on the horizontal and vertical axes.
Fig. 4 Relationship between water use efficiency and soil physical and chemical properties of *S. breviflora*

3 讨论

植物水分利用效率是评价植物生长适宜程度的综合生理生态指标,反映植物耗水与其干物质生产之间的关系^[23-24]。在荒漠草原生态系统中,水分不足是干旱半干旱地区畜牧业发展的主要限制因子^[25-26],放牧通过采食、践踏等一系列作用影响植物对水分利用的策略^[27],分析荒漠草原建群种水分利用效率对放牧干扰的响应规律,可进一步了解植物应对不同放牧强度下的用水机制,高水平水分利用效率是草地生态系统畜牧业稳定发展的关键。

3.1 短花针茅水分利用效率对放牧强度的响应规律与特点

姚鸿云对不同草地类型的优势植物的研究中发现,重度放牧降低了植物长期水分利用效率

(WUE_i)^[28];王亚婷等在荒漠草原中的研究中也得出了相同的结论,并且随着放牧强度增加,植物 WUE_i 显著降低^[16];本研究结果与上述研究结果并不完全一致,放牧强度增加会降低短花针茅 WUE_i ,但是超过一定阈值(重度放牧)下,植物水分利用效率反而升高了。许多研究已经证实了 $\delta^{13}C$ 与 WUE_i 的正相关关系是极显著的^[29-31],根据 Farquhar 等对植物 WUE_i 的解释, WUE_i 受植物叶片 $\delta^{13}C$ 的支配^[32],研究表明 $\delta^{13}C$ 与植物光合能力是显著正相关的^[33],本研究中放牧强度与短花针茅密度、地上生物量呈显著的正相关关系,说明重度放牧促进了短花针茅的光合能力,或者降低了其气孔导度,因此呈现出较高的 WUE_i 。研究者认为,短花针茅属于密丛性禾草,既可以进行有性繁殖,也可以无性繁殖^[34],放牧导致短花针茅株丛破碎化^[35](越大的株丛越容易发生破碎化),从而使其株丛密度增加,接受光的面积增大,进而实现了植物的超补偿性生长,提高了种群的地上生物量,显现出较高的 WUE_i 。

吕湾湾^[18]在典型草原的研究中发现,伴随放牧强度的增加,大针茅的 WUE_i 呈现升高的变化趋势,而王伟琛^[36]在草甸草原的研究发现,重度放牧抑制了贝加尔针茅 WUE_i ,并且轻度放牧下的贝加尔针茅 WUE_i 显著高于不放牧和重度放牧,本研究在荒漠草原的研究结果与后者相似。多数研究证实:伴随放牧强度增加,植物 WUE_i 呈下降的变化趋势,重度放牧显著降低了植物 WUE_i ^[18,36-37],本研究也得出相同的结果。植物 WUE_i 与 WUE_t 具有极显著的相关性^[38-40],本研究亦是如此,说明二者变化特征和变化规律具有高度的一致性,反映的是植物叶片光合能力和水分利用能力。因此,植物蒸腾速率和气孔导度对短花针茅 WUE_i 和 WUE_t 有显著影响。研究表明,放牧强度增大,导致食草动物对短花针茅植物种群干扰强度和采食量增大,使得其叶片主要留存老的枝叶,气孔导度下降的同时,光合能力也在下降,而光合速率下降更快,因此使得短花针茅 WUE_i 和 WUE_t 均呈下降趋势^[41]。

本研究得出荒漠草原建群种短花针茅 WUE_i 与 WUE_t 、 WUE_i 对放牧强度的响应规律并不一致。有研究显示从植物单叶得到的瞬时水分利用效率来推断整株植物的长期水分利用效率不够准确^[9,23]。这说明用瞬时水分利用效率评价植物的长期水分利用效率存在局限性,主要原因是在空间和时间尺度上推绎瞬时水分利用效率困难^[42]。因此相对于瞬时水分利用效率而言,长期水分利用效率涵盖更多

的时空信息,能够更好地反映一段时间内植物水分利用效率。

3.2 短花针茅水分利用效率受环境因子的影响

因子分析表明短花针茅 WUE_i 与土壤有机碳呈显著的正相关关系,由于土壤环境和结构的复杂性,以及土壤有机碳动态过程的复杂性,使得放牧对土壤有机碳含量变化的研究结果^[43-45]不尽一致。之前的研究结果显示放牧降低了土壤有机碳含量^[43],研究者认为长期放牧降低了植被覆盖率,减少了凋落物和地下根系生物量。凋落物和地下根系是土壤有机碳的主要来源^[46],导致放牧区土壤有机碳含量显著降低。而本研究中,放牧强度与土壤有机碳含量的相关性并不显著,说明土壤有机碳的变化导致短花针茅内在水分利用效率的变化原因较为复杂。本研究中土壤有机碳与土壤全氮呈显著的正相关关系,通过因子分析发现,放牧干扰抑制了土壤全氮含量,间接降低了土壤有机碳。土壤有机碳在微生物作用下分解,一部分被植物根系及时吸收,另一部分以 CO_2 的形式释放到大气中,而大气中的 CO_2 又被植物光合吸收,碳以干物质的形式保存,干物质又以有机碳的形式回归土壤^[47]。本研究中放牧干扰间接抑制了土壤有机碳的含量,施肥试验表明增加有机碳的地下输入,会增大植物各个生育期植物叶片的光合速率和气孔导度,同时提高植物的水分利用效率^[48],在这里我们推测减少土壤有机碳含量可能会降低植物的光合速率和蒸腾速率以及气孔导度,从而降低植物的水分利用效率,原因是气孔导度相比于光合速率和蒸腾速率的反应速度往往要滞后^[23]。

关于土壤含水量对载畜率的响应已有很多研究,结果表明随着载畜率的增大,土壤含水量呈下降的变化趋势^[49],本研究与其并不一致。本研究以为土壤含水量随放牧强度增大呈现先增加后减小的趋势,可能是由于一定范围内的放牧强度会刺激植物的超补偿生长,植株根系变得发达,使得土壤表层的孔隙度增加,土壤结构疏松,集中在土壤表层的降水能够被土壤涵养所致,而当载畜率超过一定范围,土壤表层孔隙度不断减小,紧实度增加,土壤的蒸发量加大,使得土壤含水量减小。在干旱半干旱区,土壤中缺水,植物往往表现出保命求生存,通过节水来使植物实现更多的有机物合成,即提高植物的 WUE ^[16]。本研究中,短花针茅 WUE_i 与土壤含水量呈正相关性,说明土壤含水量减少,短花针茅 WUE_i 减小,事实上,土壤含水量对载畜率的响应规

律是逐渐增大而后下降,说明重度放牧是影响二者关系的关键所在。土壤氮素水平不同对植物水分利用策略的影响不同^[50]。氮素变化会改变植被根系生长发育即蒸腾耗水量,从而改变其耗水状态。载畜率的变化会影响土壤中的氮素水平^[51],进而影响草原植物对土壤氮素的吸收能力^[52]。研究表明适度放牧可直接提高土壤氮含量,从而促进植物对氮的吸收,进一步增加植物 G_s 和 WUE_t 、 WUE_i ,最终促进植物碳吸收^[53]。此外,氮素增加会提高植物叶片的净光合速率,原因在于叶肉细胞光合活性的提高^[54]。还有,氮素增加会增大植物叶面积,促进地上部和根的生长,这在某种程度上增加了植物叶片的蒸腾失水^[55]。总之,氮素水平的提高主要通过增大蒸腾/蒸发比,以及增强植物的渗透调节和气孔调节能力,促进同化产物的积累等,增加植物群落对水分减少的适应性,从而使植物的生产力和水分利用效率得以提高。本研究中土壤全氮含量随着载畜率的增加呈先增加后减少的变化趋势,说明适度放牧促进了土壤中氮含量的积累,但是超过一定的放牧强度,土壤中氮愈发贫瘠。因子分析表明土壤中全氮含量与 WUE_t 、 WUE_i 呈正相关关系,意味着短花

针茅 WUE_t 、 WUE_i 的降低可能是由于土壤中氮含量的降低所致,事实上只有重度放牧降低了土壤中的氮含量,相关的研究仍需要进一步深入探讨。

4 结 论

本研究从短花针茅用水的角度阐明了其水分利用效率对不同放牧强度的响应规律与特点,并且探讨了引起水分利用效率变化的地下地上机制。研究表明放牧强度增加会抑制短花针茅长期水分利用效率,超过一定阈值会转为促进作用;短花针茅瞬时水分利用效率和内在水分利用效率高度相关,放牧强度增大抑制了短花针茅的瞬时水分利用效率和内在水分利用效率。相关性分析和因子分析表明,放牧直接导致了短花针茅株丛破碎化,增加了短花针茅受光面积,促进了植物叶片对碳的吸收,从而反映出重度放牧使得短花针茅长期水分利用效率升高;放牧间接降低了土壤有机碳含量和土壤氮含量,抑制了短花针茅光合速率、蒸腾速率以及气孔导度,进而降低了植物内在水分利用效率和瞬时水分利用效率,土壤理化性质对短花针茅长期水分利用效率影响不大。

参考文献:

[1] CHEN Y N, FANG G H, HAO H C, *et al.* Water use efficiency data from 2000 to 2019 in measuring progress towards SDGs in Central Asia[J]. *Big Earth Data*, 2022, **6**(1): 90-102.

[2] KOC C. A new concept of water use efficiency: A case study for irrigation schemes in buyuk Menderes Basin[J]. *Current Research in Agricultural Sciences*, 2022, **9**(1): 22-30.

[3] ZAHRA N, FAROOQ M, SIDDIQUE K H M. Strategies for improving water use efficiency in dryland agroecosystems[J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 2021, **8**(4): 599-602.

[4] MATHIAS J M, THOMAS R B. Global tree intrinsic water use efficiency is enhanced by increased atmospheric CO₂ and modulated by climate and plant functional types[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2021, **118**(7): 1 157-1 169.

[5] PANG J P, LI H P, GENG J W, *et al.* Environmental controls on water use efficiency in a hilly tea plantation in south-east China[J]. *Agricultural Water Management*, 2021, **11**(5): 269-289.

[6] RABBANI M, KAZEMI F. Water need and water use efficiency of two plant species in soil-containing and soilless substrates under green roof conditions[J]. *Journal of Environmental Management*, 2022, **302**(1): 159-171.

[7] JIANG S Z, ZHAO L, LIANG J W, *et al.* Leaf- and ecosystem-scale water use efficiency and their controlling factors of a kiwifruit orchard in the humid region of Southwest China[J]. *Agricultural Water Management*, 2022, **260**(5): 3 351-3 364.

[8] 陈 拓, 冯虎元, 徐世建, 等. 荒漠植物叶片碳同位素组成及其水分利用效率[J]. 中国沙漠, 2002, **22**(3): 288-291.

CHEN T, FENG H Y, XU S J, *et al.* Stable carbon isotope composition of desert plant leaves and water-use efficiency[J]. *Journal of Desert Research*, 2002, **22**(3): 288-291.

[9] 张岁岐, 山 仑. 植物水分利用效率及其研究进展[J]. 干旱地区农业研究, 2002, **20**(4): 1-5.

ZHANG S Q, SHAN L. Research progress on water use efficiency of plant[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2002, **20**(4): 1-5.

[10] 朱 林, 许 兴. 植物水分利用效率的影响因子研究综述[J]. 干旱地区农业研究, 2005, **23**(6): 204-209.

ZHU L, XU X. Review on influential factors of plant water use efficiency[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2005, **23**(6): 204-209.

[11] KAWANABE S, ZHU T. Degeneration and conservational trial of *Aneurolepidium chinense* grassland in Northern China[J]. *Journal of Japanese Society of Grassland Science*, 2017, **37**(1): 91-99.

[12] MILCHUNAS D G, LAUENROTH W K. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments[J]. *Ecological Monographs*, 1993, **63**(4): 327-366.

[13] HUANG C, *et al.* Spatial heterogeneity of vegetation under different grazing intensities in a *Stipa breviflora* desert steppe[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(11): 1 184-1 193.

[14] BAI L, LÜ S J, QU Z Q, *et al.* Effects of a warming gradient on reproductive phenology of *Stipa breviflora* in a desert steppe[J]. *Ecological Indicators*, 2022, **136**(108): 590-604.

[15] 张峰,孙嘉伟,孙宇,等.不同尺度下荒漠建群种短花针茅的空间分布对载畜率的响应[J].应用生态学报,2021, **32**(5): 1 735-1 743.

ZHANG F, SUN J W, SUN Y, *et al.* Responses of the spatial distribution of *Stipa breviflora* to stocking rate at different scales[J]. *The Journal of Applied Ecology*, 2021, **32**(5): 1 735-1 743.

[16] 王亚婷,王玺,朱国栋,等.内蒙古短花针茅草原植物水分及氮素利用效率对载畜率的响应[J].中国草地学报,2017, **39**(6): 59-64.

WANG Y T, WANG X, ZHU G D, *et al.* Responses of water and nitrogen use efficiency to stocking rates in C3, C4 plants of *Stipa breviflora* steppe in Inner Mongolia[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2017, **39**(6): 59-64.

[17] 张峰,乔莽,杨阳,等.荒漠草原建群种短花针茅(*Stipa breviflora*)水分利用效率对载畜率的响应[C].中国植物学会全国会员代表大会暨85周年学术年会,2018.

[18] 吕湾湾.放牧对典型草原优势植物水分利用率的影响[D].呼和浩特:内蒙古大学,2018.

[19] 郑云暖.不同退化程度下典型草原优势植物的水分利用特征[D].呼和浩特:内蒙古大学,2015.

[20] 乌哲斯古楞,刘树敏,宋炳煜,等.大针茅光合及水分生理生态特性研究[J].内蒙古大学学报(自然科学版),2015, **46**(3): 262-269.

WUZHESIGULENG, LIU S M, SONG B Y, *et al.* Study on photosynthetic and water physiological and ecological characteristics of *Stipa grandis*[J]. *Journal of Inner Mongolia University* (Natural Science Edition), 2015, **46**(3): 262-269.

[21] 韩梦琪,王忠武,靳宇曦,等.短花针茅荒漠草原物种多样性及生产力对长期不同放牧强度的响应[J].西北植物学报,2017, **37**(11): 2 273-2 281.

HAN M Q, WANG Z W, JIN Y X, *et al.* Response of species diversity and productivity to long-term grazing in the stipabreviflora desert steppe[J]. *Acta Botanica Boreali-Oc-cidentalina Sinica*, 2017, **37**(11): 2 273-2 281.

[22] LAVERGNE A, GRAVEN H, DE KAUWE M G, *et al.* Observed and modelled historical trends in the water-use efficiency of plants and ecosystems[J]. *Global Change Biology*, 2019, **25**(7): 2 242-2 257.

[23] 王庆伟,于大炮,代力民,等.全球气候变化下植物水分利用效率研究进展[J].应用生态学报,2010, **21**(12): 3 255-3 265.

WANG Q W, YU D (B/P), DAI L M, *et al.* Research progress in water use efficiency of plants under global climate change[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, **21**(12): 3 255-3 265.

[24] 高丽楠,张宏.高寒草甸植物水分利用效率研究进展[J].草业与畜牧,2008(3): 1-5.

GAO L N, ZHANG H. Research advance of water use efficiency of plants in alpine meadow[J]. *Prataculture & Animal Husbandry*, 2008(3): 1-5.

[25] 陈亚宁,杨青,罗毅,等.西北干旱区水资源问题研究思考[J].干旱区地理,2012, **35**(1): 1-9.

CHEN Y N, YANG Q, LUO Y, *et al.* Ponder on the issues of water resources in the arid region of northwest China[J]. *Arid Land Geography*, 2012, **35**(1): 1-9.

[26] LIU L N, WANG T S, LUO Y, *et al.* Plant water deficit index-based irrigation under conditions of salinity[J]. *Agricultural Water Management*, 2022, **269**(3): 1 157-1 170.

[27] GAN L, PENG X H, PETH S, *et al.* Effects of grazing intensity on soil water regime and flux in Inner Mongolia grassland, China[J]. *Pedosphere*, 2012, **22**(2): 165-177.

[28] 姚鸿云.退化草原的稳定碳同位素特征及影响机理[D].呼和浩特:内蒙古农业大学,2017.

[29] MARTIN B, THORSTENSON Y R. Stable carbon isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$), water use efficiency, and biomass productivity of *Lycopersicon esculentum*, *Lycopersicon pennellii*, and the F1 hybrid[J]. *Plant Physiology*, 1988, **88**(1): 213-217.

[30] QUEREJETA J I, BAREA J M, ALLEN M F, *et al.* Differential response of $\delta^{13}\text{C}$ and water use efficiency to arbuscular mycorrhizal infection in two aridland woody plant species[J]. *Oecologia*, 2003, **135**(4): 510-515.

[31] TAN W B, WANG G A, HAN J M, *et al.* $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency indicated by $\delta^{13}\text{C}$ of different plant functional groups on Changbai Mountains, Northeast China[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2009, **54**(10): 1 759-1 764.

[32] FARQUHAR G D, SHARKEY T D. Stomatal conductance and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1982, **33**: 317-345.

[33] FARQUHAR G D, EHLERINGER J R, HUBICK K T. Carbon isotope discrimination and photosynthesis[J]. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 1989, **40**: 503-537.

[34] 古琛,赵天启,王亚婷,等.短花针茅生长和繁殖策略对载畜率的响应[J].生态环境学报,2017, **26**(1): 36-42.

GU C, ZHAO T Q, WANG Y T, *et al.* The response of growth and reproduction for *Stipa breviflora* to different stocking rates[J]. *Ecology and Environment Sciences*, 2017, **26**(1): 36-42.

[35] 李治国,吕世杰,闫宝龙,等.放牧强度对短花针茅植物种群空间分布的影响[J].草业科学,2021, **38**(6): 1 060-1 068.

LI Z G, LÜ S J, YAN B L, *et al.* Effects of grazing intensity on the spatial distribution of *Stipa breviflora* population[J]. *Pratacultural Science*, 2021, **38**(6): 1 060-1 068.

[36] 王炜琛. 不同放牧强度对呼伦贝尔草甸草原群落特征及水分利用效率的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2015.

[37] 杨 浩. 放牧对草原群落主要植物种和功能群水分来源与水分利用效率的影响[D]. 北京: 植物生态学研究中心, 2007.

[38] 于文颖, 纪瑞鹏, 冯 锐, 等. 不同生育期玉米叶片光合特性及水分利用效率对水分胁迫的响应[J]. 生态学报, 2015, **35**(9): 2 902-2 909.

YU W Y, JI R P, FENG R, *et al.* Response of water stress on photosynthetic characteristics and water use efficiency of maize leaves in different growth stage[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(9): 2 902-2 909.

[39] 谢田玲, 沈禹颖, 邵新庆, 等. 黄土高原 4 种豆科牧草的净光合速率和蒸腾速率日动态及水分利用效率[J]. 生态学报, 2004, **24**(8): 1 678-1 685.

XIE T L, SHEN Y Y, SHAO X Q, *et al.* Differences in photosynthetic rate, transpiration rate and water use efficiency between four legume species on the Loess Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24**(8): 1 678-1 685.

[40] 赵 平, 曾小平, 彭少麟, 等. 海南红豆(*Ormosia pinnata*)夏季叶片气体交换、气孔导度和水分利用效率的日变化[J]. 热带亚热带植物学报, 2000, **8**(1): 35-42.

ZHAO P, ZENG X P, PENG S L, *et al.* Daily variation of gas exchange, stomatal conductance and water use efficiency in summer leaves of *Ormosia pinnata*[J]. *Journal of Tropical and Subtropical Botany*, 2000, **8**(1): 35-42.

[41] 侯扶江, 杨中艺. 放牧对草地的作用[J]. 生态学报, 2006, **26**(1): 244-264.

HOU F J, YANG Z Y. Effects of grazing of livestock on grassland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(1): 244-264.

[42] 曹生奎, 冯 起, 司建华, 等. 植物水分利用效率研究方法综述[J]. 中国沙漠, 2009, **29**(5): 853-858.

CAO S K, FENG Q, SI J H, *et al.* Summary on research methods of water use efficiency in plant[J]. *Journal of Desert Research*, 2009, **29**(5): 853-858.

[43] 王明君, 韩国栋, 赵萌萌, 等. 草甸草原不同放牧强度对土壤有机碳含量的影响[J]. 草业科学, 2007, **24**(10): 6-10.

WANG M J, HAN G D, ZHAO M L, *et al.* The effects of different grazing intensity on soil organic carbon content in meadow steppe[J]. *Pratacultural Science*, 2007, **24**(10): 6-10.

[44] 萨茹拉, 侯向阳, 李金祥, 等. 不同放牧退化程度典型草原植被—土壤系统的有机碳储量[J]. 草业学报, 2013, **22**(5): 18-26.

SAR L, HOU X Y, LI J X, *et al.* Organic carbon storage in vegetation-soil systems of typical grazing degraded steppes[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, **22**(5): 18-26.

[45] XIE R, WU X. Effects of grazing intensity on soil organic carbon of rangelands in Xilin Gol League, Inner Mongolia, China[J]. *Journal of Geographical Sciences*, 2016, **26**(11): 1 550-1 560.

[46] 王发刚, 王启基, 王文颖, 等. 土壤有机碳研究进展[J]. 草业科学, 2008, **25**(2): 48-54.

WANG F G, WANG Q J, WANG W Y, *et al.* Research progress on soil organic matter[J]. *Pratacultural Science*, 2008, **25**(2): 48-54.

[47] 王绍强, 周成虎. 中国陆地土壤有机碳库的估算[J]. 地理研究, 1999, **18**(4): 349-356

WANG S Q, ZHOU C H. Estimating soil carbon reservoir of terrestrial ecosystem in China [J]. *Geographical Research*, 1999, **18**(4): 349-356.

[48] 姬 强, 孙汉印, TARAQQI AK, 等. 不同耕作措施对冬小麦-夏玉米复种连作系统土壤有机碳和水分利用效率的影响[J]. 应用生态学报, 2014, **25**(4): 1 029-1 035.

Ji Q, SUN H Y, TARAQQI AK, *et al.* Impact of different tillage practices on soil organic carbon and water use efficiency under continuous wheat-maize binary cropping system [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, **25**(4): 1 029-1 035.

[49] 张睿洋. 放牧对短花针茅荒漠草原生物多样性和生态系统功能的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018.

[50] 邢佳伊, 李 丽, 王 超, 等. 施氮水平和干旱锻炼后复水程度对小麦水分利用效率的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2022, **40**(5): 52-61.

XING J Y, LI L, WANG C, *et al.* Effects of nitrogen level and rewatering degree after drought priming on water use efficiency of wheat[J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2022, **40**(5): 52-61.

[51] 沈婷婷, 谭 瑶, 王悦骅, 等. 荒漠草原植物和土壤碳氮养分含量对不同载畜率的响应[J]. 草地学报, 2023, **31**(2): 441-447.

SHEN T T, TAN Y, WANG Y H, *et al.* Responses of plant and soil carbon and nitrogen nutrient contents to different stocking rates in desert steppe[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, **31**(2): 441-447.

[52] 韩梦琪, 潘占磊, 靳宇曦, 等. 短花针茅荒漠草原土壤氮素矿化对载畜率的响应[J]. 草业学报, 2017, **26**(9): 27-35.

HAN M Q, PAN Z L, JIN Y X, *et al.* Response of soil nitrogen mineralization to different stocking rates on the *Stipa breviflora* desert steppe [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2017, **26**(9): 27-35.

[53] 赵 敏. 不同载畜率对短花针茅荒漠草原水分利用效率的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2022.

[54] 廖兴国, 梅宇峰, 涂淑萍. 不同氮素水平对圆齿野鸭椿光合特性的影响[J]. 林业科技通讯, 2022(8): 54-57.

LIAO X G, MEI Y F, TU S P. Effects of different nitrogen levels on photosynthetic characteristics of *Cynanchum rotundifolia* [J]. *Practical Forestry Technology*, 2022(8): 54-57.

[55] 受 娜, 高 玮, 沈禹颖, 等. 不同施氮量对青贮玉米产量及水分利用效率的影响[J]. 草业科学, 2021, **38**(7): 1 351-1 361.

SHOU N, GAO W, SHEN Y Y, *et al.* Effects of different nitrogen application rates on yield and water use efficiency of silage maize[J]. *Pratacultural Science*, 2021, **38**(7): 1 351-1 361.

(编辑: 潘新社)