

# 封育后矮嵩草草甸群落生长冗余及补偿的分析\*

易现峰

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

**摘要:** 对海北站封育矮嵩草草甸地上生物量定期测定结果表明, 地上生物量在6月中旬达到最大产草量的半值, 此时, 草甸群落生长速率、叶面积增加速率和叶面积比率接近最大值。6月中旬以后, 草甸群落进入生长冗余时期。结果与逻辑斯缔方程理论推算的结果相一致。

**关键词:** 封育; 矮嵩草草甸; 生长冗余; 补偿

近年来冗余问题已引起人们的关注(Johnson, 1996; Cowling, 1994; Walker, 1992)。所谓草甸群落冗余, 是指在各种放牧强度下一切对牧草生长和再生产起阻碍作用而影响产草量的植物个体、组织以及器官等。根据冗余产生的原因, 可将草甸群落的放牧冗余分为生长冗余(Growth redundancy)、组分冗余(Compositional redundancy)和内禀冗余(Intrinsic redundancy)(张荣等, 1998)。牧草的生长冗余表现为过大或过多个体的自我抑制作用, 组分冗余表现为毒害草种比例加大, 抑制优良牧草的生长, 而内禀冗余则是组分冗余的特殊形式, 是无法用放牧手段排除的冗余。草地群落对不同放牧强度有不同的补偿形式, 即适度放牧下的超补偿(Over-compensation), 不利用或过度放牧的低补偿以及等补偿(Belsky等, 1986)。作为青藏高原东北部的重要草场资源, 海北高寒草甸群落的生产力直接关系整个草甸的产草量和载畜量, 对畜牧业的发展起到重要作用。本文以1996年海北高寒矮嵩草草甸封育草场生长季内草甸群落地上生物量的变化为基础, 简单分析草甸群落的生长冗余现象。

## 1 材料与方法

### 1.1 自然概况

中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(简称海北站)封育草甸位于青藏高原东北隅, 地处祁连山主脉冷龙岭东段南麓, 位于北纬37°29'~37°45'、东经101°12'~101°33', 海拔3200m。年均气温-1.7℃, 无明显四季, 只有冷暖季节之别, 属高原大陆性气候。矮嵩草草甸主要由多年生草本植物组成, 优势种为矮嵩草(*Kobresia humilis*), 次优势种主要有羊茅(*Festuca ovina*)、异针茅(*Stipa aliena*)和垂穗披碱草(*Elymus nutans*)等。草甸植物的地上部分可分两层, 上层以禾草为主, 下层为莎草和杂类草。根系生物量的90%分布在0~10cm的土层。土壤类型为亚高山草甸土(subalpine meadow soils), 呈微碱性(pH>7.0), 土壤成土过程简单, 发育年轻, 土层浅薄。土壤有机质含量丰富, 并且分解缓慢, 有明显积累现象(杨福囤, 1982)。

### 1.2 地上生物量测定

于1996年6月初至9月上旬, 每甸测定1次。样方面积为1/16m<sup>2</sup>(25cm×25cm), 取样时间为每天上午10:00~11:00, 重复4~5次。剔除残留枯黄部分, 测定地上生物量和叶

\* 国家自然科学基金项目(39270139)

面积,烘干后称重。

1.3 叶面积以Li-3000叶面积仪测定,包括叶片投影面积和茎投影面积。

1.4 叶面积比率为地上生物量的增长速率与叶面积指数的比值。

## 2 结果与分析

2.1 通过光合作用积累光合产物,为牧草的生长和发青提供基础条件,在光合作用的同时,呼吸作用(包括光呼吸和暗呼吸两种形式)也在不断地进行光合产物的分解代谢,以维持其能量所需。由于植物同化作用和异化作用在同时进行,所以草甸群落的产草量随着时间的增长呈现逻辑斯缔生长模型,即:

$$dG/dt = rG \times (1 - G/K) \text{ 或 } G = K/[1 + e^{(a-t)}], a = \ln[(K - G_0)/G_0]$$

其中  $dG/dt$  为牧草生长速率,  $K$  为最高产草量,  $G_0$  为最初生物量,即上年存量或放牧后存量,  $G$  为当前现存量,  $r$  为最大增长速率,  $t$  为时间。经方程不难得出,  $dG/dt$  与  $r \cdot G$  以及  $(1 - G/K)$  成正比。当  $G = K/2$  时,  $dG/dt$  最大为  $rK/4$ , 而当  $G = 0$  或  $G = K$  时,  $dG/dt = 0$ 。

2.2 1996年海北站封育矮嵩草草甸的最高产草量  $K$  出现在8月中旬,达  $350.21 \text{ g/m}^2$ 。由公式可知,当  $G = K/2$  时,  $dG/dt$  最大。所以当产草量为  $175.1 \text{ g/m}^2$  时,牧草的生长速度最大,生长达到饱和,没有冗余和补偿。6月中旬实测的地上生物量为  $175.53 \text{ g/m}^2$  时,群落的生长速率接近最大值( $5.44 \text{ g/m}^2/\text{d}$ )。这与理论推算的数据恰好吻合。从5月初萌发到6月中旬,地上生物量均低于  $175.73 \text{ g/m}^2$ 。由6月中旬的地上生物量和生长速率可推算出5月下旬地上生物量仅为  $76.43 \text{ g/m}^2$ 。由此可知,6月中旬以前,不宜进行放牧,否则,在群落生长饱和下产生的过度放牧,时常引起群落生长的低补偿(Belsky等,1986)(见表1)。

表1 矮嵩草草甸群落地上生物量及其增长速率的季节变化

Table 1 Seasonal variation in community aboveground biomass and its increasing rate of *Kobresia humilis*

项目 Item	6月 June			7月 July			8月 Aug			9月 Sep
	上旬 FTD	中旬 STD	下旬 TTD	上旬 FTD	中旬 STD	下旬 TTD	上旬 FTD	中旬 STD	下旬 TTD	上旬 FTD
地上生物量 ( $\text{g/m}^2$ )	123.43	175.73	230.13	274.06	314.64	341.00	349.37	350.21	343.75	341.42
Aboveground biomass( $\text{g/m}^2$ )										
地上生物量 增长速率 ( $\text{g/m}^2/\text{d}$ )	4.65	5.23	5.44	4.39	4.06	2.69	0.84	0.08	-0.07	-0.02
Increasing rate ( $\text{g/m}^2/\text{d}$ )										

FTD: The first ten-day period of a month; STD: The second ten-day period of a month; TTD: The third ten-day period of a month

2.3 从6月下旬至8月中旬,地上净生物量增长速率、叶面积增加速率及叶面积比率依次降低(见表1、2、3),说明矮嵩草的生长始终处于冗余时期。8月中旬地上净生物量达到最大值,即  $G = K$ 。此时群落的功能达到最大值(即功能饱和)。功能饱和的矮嵩草群落无法再进行补偿作用,功能不饱和是矮嵩草产生超补偿的前提条件。8月中旬生长速率为  $0.08 \text{ g/m}^2/\text{d}$ (见表1),叶面积增加速率为  $0.011 \text{ N/d}$ (见表2),叶面积比率为  $0.024 \text{ g/m}^2/\text{d}$ (见表3),结

表 2 矮嵩草叶面积指数及其增长速率的季节变化

Table 2 Seasonal variation in leaf area index and its increasing rate of *Kobresia humilis*

项目 Item	6月 June			7月 July			8月 Aug			9月 Sep.	
	上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬	上旬	中旬
	FTD	STD	TTD	FTD	STD	TTD	FTD	STD	TTD	FTD	STD
叶面积指数 Leaf area index	0.90	1.30	1.76	2.21	2.65	2.98	3.20	3.31	3.33	3.26	3.12
叶面积指数增长 速率(N/d) Increasing rate (N/d)	0.033	0.040	0.046	0.045	0.044	0.033	0.022	0.011	0.002	-0.007	-0.014

表 3 矮嵩草草甸群落叶面积比率的季节变化

Table 3 Seasonal variation in leaf area ratio of *Kobresia humilis*

项目 Item	6月 June			7月 July			8月 Aug			9月 Sep.
	上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬	上旬	中旬	下旬	上旬
	FTD	STD	TTD	FTD	STD	TTD	FTD	STD	TTD	FTD
叶面积比率 (g/m <sup>2</sup> /d) Leaf area rate (g/m <sup>2</sup> /d)	*	4.02	3.09	1.99	1.53	0.92	0.26	0.024	-0.021	-0.006

果与理论推算值相接近。根据各月、旬地上生物量与最高产草量的半值之间的差额关系,适当掌握放牧利用方式(时间、地点、强度和频度),可获得封育草甸群落生长的超补偿。若进行轮牧,可在6月中旬至7月上旬进行轻度放牧,7月中旬进行中牧,7月下旬至8月下旬前后适当的重牧,以削减草甸的生长冗余,获得超补偿。8月下旬以后气温降低,降水减少,土壤表层冻融交替出现(李英年等,1995)。因受气温低、降水少的影响,光合能力减低,物质分解速率增强,光合作用明显小于呼吸作用,地上净生物量不再积累,相对稳定一段时期后缓慢下降,表现为矮嵩草的枯萎凋零,此时不可能再有冗余和补偿。

### 3 讨论

3.1 海北站高寒草甸位于青藏高原东北隅,祁连山南麓广袤的矮嵩草草甸,载畜量大,对畜牧业的发展起着重要作用。畜牧业是一个群落过程,是一个组成群落种群相互作用的过程,尤其是一个动植物相互作用的过程。在这个过程中,动植物之间存在着协同进化的作用。一方面可食性植物具有采食后快速的再生能力,轻度采食后进行营养繁殖或有性繁殖,适宜的利用方式可获得超补偿。过度放牧则使不可食性植物种类发展了,进而抵御家畜的采食能力。不当的放牧方式为这些种类的繁衍创造了机会。

3.2 草甸群落资源优先向占有资源能力强的植物器官、个体以及种群分配。过度放牧使得杂草以及不可食草类(包含毒草类)的竞争能力加强,资源优先分配给杂草和毒草类,使得优良牧草的再生作用和适口性受到抑制,草甸群落生长的补偿作用明显降低(Gaudet等,1998)。牧草的生长速率与采食后的现存量有一定关系,过度放牧导致牧草较低的生长速率,牧草的低生长速率只能维持低水平的补偿作用,而不能获得超补偿和草地的最大利用效率。

3.3 过度放牧造成的生态位真空使原来不能入侵的植物侵入,并繁衍发展,改变群落的组

成和稳定性。6月中旬以后,由于地上生物量超出了该年最高产草量的半值( $175.11\text{g}/\text{m}^2$ ),矮嵩草草甸群落生长进入生长冗余阶段。生长冗余的产生使矮嵩草草甸群落的功能发生转变。在这一过程中,资源主要投向维持生存和杂草以及不可食的毒草类的繁衍生长。

3.4 生长冗余是牧草呼吸代谢作用抑制生长代谢所致。此时若不进行适当利用(放牧),势必造成资源的浪费。放牧后,使单位时间内的收获量控制在  $r_k/4$ ,使资源群落维持在  $k/2$  的水平,从而获得持续的最大收获量,进而为矮嵩草草甸群落生长带来补偿和超补偿(李自珍等,1998)。因此在保障牧业发展的同时,尽量采取各种可能的手段实现草甸生长速率( $dG/dt$ )的最大化,使资源最大限度地向可食性的优良牧草分配,使资源得到有效、高效的利用。

3.5 在削减生长冗余,增加补偿的同时,特别要注意过度放牧引发的低补偿或组分冗余造成整个草甸生产力的下降。

### 参 考 文 献

- 1 李英年,王启基,周兴民 1995 矮嵩草草甸地上生物量与气候因子关系及其预报模式的建立 高寒草甸生态系统,4: 1~ 10
- 2 李自珍,刘小平等 1998 人工草地放牧系统优化模式研究 I 人工草地的最大持续产量模式和最优控制方法及应用 草业学报,7(4): 61~ 66
- 3 杨福圉 1982 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况 高寒草甸生态系统,1~ 8
- 4 张荣,杜国桢等 1998 放牧草地群落的冗余与补偿. 草业学报,7(4): 13~ 19
- 5 Belsky A J. 1986 Does herbivory benefit plants? A review of the evidence Am Nat, 127: 870~ 892
- 6 Cowling R M. 1994 Species diversity, functional diversity and functional redundancy in fynbos communities South Afr J Sci 90: 333~ 337
- 7 Gaudet C I, Keddy P A. 1998 A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits Nature, 334(21): 242~ 243
- 8 Johnson K H. 1996 Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems Tree, 11: 372~ 377
- 9 Walker B, 1992 Biodiversity and ecological redundancy: Conserv. Biol, 6: 18~ 23

## Analysis of Growth Redundancy and Compensation of *Kobresia humilis* Meadow

Yi Xianfeng

(Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001)

**Abstract:** Measurement of the aboveground biomass of *Kobresia humilis* meadow indicated that the aboveground biomass reaches half value of the maximal yield of this growth season in the second ten days of June and the growth rate of community, the leaf area increasing rate and the leaf area ratio almost reach maximum. The growth redundancy of the community is following after middle June and correspondent with the results calculated from Logistics' formula

**Key words:** *Kobresia humilis* meadow; Growth redundancy; Compensation