

文章编号: 0455-2059(2010)01-0077-08

放牧强度和生境资源对高寒草甸群落 补偿能力的影响

席 博¹, 朱志红¹, 李英年², 王文娟¹, 臧岳铭¹

(1. 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062;

2. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008)

摘 要: 研究了不同放牧强度、土壤养分和水分条件对高寒矮嵩草草甸三种生境的群落物种多样性及补偿能力的影响。结果表明: 物种丰富度指数 R 和 Shannon-Weiner 多样性指数 H' 在牧道和封育草地显著高于畜圈生境, 牧道生境的物种数最高, 而畜圈物种数最少, 仅为牧道的 54%。地上生物量在牧道和畜圈生境均发生超补偿反应, 地下生物量在畜圈为等量补偿, 而在牧道发生超补偿反应。对畜圈生境群落地上生物量超补偿反应贡献最大的是垂穗披碱草, 而对地下生物量等补偿反应贡献最大的是矮嵩草。在牧道生境中, 对地上、地下生物量超补偿反应贡献最大的均为矮嵩草。群落地上、地下生物量的相对增长率在生境间无显著差异。土壤含水量与补偿生长无相关关系, 地上生物量的补偿性生长与采摘率和土壤全氮质量分数正相关。这些结果支持中度干扰假说, 同时说明高寒草甸群落的补偿响应模式与群落物种在生境间补偿量的消长变化有直接关系, 补偿能力同时受放牧强度和土壤营养资源, 特别是氮素营养的共同影响, 而土壤水分的影响相对较小。

关键词: 植物群落; 补偿生长; 生物量; 放牧

中图分类号: Q948

文献标识码: A

Effect of grazing disturbance and nutrient availability on the compensatory responses of community in alpine meadows

XI Bo¹, ZHU Zhi-hong¹, LI Ying-nian², WANG Wen-juan¹, ZANG Yue-ming¹

(1. School of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China;

2. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China)

Abstract: A field experiment was conducted to study the compensatory growth and species diversity of community under different grazing intensities, nutrient availabilities and water contents of the soil. The results showed that the species richness index R and the species diversity index H' in pass habitat and ungrazed habitat was higher than that in pen habitat. The number of species was the lowest in pen habitat, which was only 54% of that in pass. The aboveground biomass showed overcompensation at the both pass and pen habitats, the belowground biomass showed exact compensation at the pen habitat and overcompensation at the pass habitat. In the pen habitat, the *Elymus nutans* and *Kobresia humilis* made a most important contribution to the aboveground overcompensation and the belowground fullcompensation, respectively. In pass pasture, *Kobresia humilis* made a most important contribution to the above and belowground overcompensation. The relative growth rate of the above and the belowground biomass did not differ among habitats,

收稿日期: 2009-04-20; **修回日期:** 2009-05-14

基金项目: 国家自然科学基金项目(30671490)

作者简介: 席 博(1982-), 男, 陕西丹凤人, 硕士研究生, e-mail: xibo@stu.snnu.edu.cn, 研究方向为草地生态学;

朱志红(1963-), 男, 陕西米脂人, 教授, 博士, e-mail: zhuzhihong@snnu.edu.cn, 研究方向为克隆植物种群生态学和放牧生态学, 通信联系人。

the water contents of the soil was not correlated with the above and belowground compensation, only the aboveground compensation was positively related to the defoliation rate and the total nitrogen content of the soil. These results supported the intermediate disturbance hypothesis and suggested that the compensatory pattern in community level was directly correlated with the compensatory varieties in species level; the compensatory growth of alpine meadows was mainly affected by the grazing intensity and the resource availability, especially the nitrogen nutrition and the impact of soil moisture was relatively small.

Key words: plant community; compensatory growth; biomass; grazing

植物补偿生长是放牧生态学研究领域中受到持续关注的课题,尤其是对于补偿生长影响因素的研究已成为争论的热点^[1-3]。采摘的强度、频率、方式和发生的时间^[4]以及土壤中可用性营养资源的多少、动物采食过程、动物种类等都能影响植物的补偿生长^[5]。在适度放牧条件下植物会发生超补偿或等量补偿,但随着放牧强度增大,植物发生超补偿或等量补偿的可能性减小^[6-7],并可出现低补偿反应^[8]。补偿生长除了与放牧强度有关外^[9],与土壤营养资源也有密切关系^[10]。Maschinski等^[11]指出,在土壤营养资源丰富的状况下,采摘后相对生长率较大的植物易发生补偿反应。而Hilbert等^[12]认为植物相对生长率的变化对补偿生长影响不大,高营养资源条件会增强植物的补偿能力^[13]。Hilbert等的建模实验及其他一些实验研究表明较低的营养资源条件同样会引起植物补偿反应^[14-15]。可见植物的补偿生长可能受放牧强度和土壤营养资源的综合影响,并最终影响群落水平上的补偿反应模式。

目前,国内外对补偿生长的研究多集中于植物个体和种群层次上^[16-17],在群落水平上关于补偿生长的研究报道很少。放牧干扰对草地植被特征的影响已有许多报道,主要侧重于放牧对群落物种组成、草地土壤性质、牧草产量变化等方面的影响^[18],而从放牧干扰、生境类型及生境资源等因素的影响来探讨群落物种多样性及补偿能力的研究仍不多见。从植物个体和种群的补偿反应推断,适度放牧也应当引起植物群落发生超补偿反应,从而减少草食动物对群落的不利影响,并提高草地群落的生物量^[1]。同时,适度放牧后较高的物种多样性也可能导致更高的群落生产力、生态系统稳定性和抗入侵能力^[19]。因此,如何充分发挥和利用群落超补偿性生长潜力,应该是值得关注和需要加强研究方向^[20]。

过度放牧在整个青藏高原高寒草地中带有普遍性,并且可能是引起这一地区草地退化的最重要因子^[21-23]。同时由于草地局域生境中放牧强

度、土壤养分和水分状况的差异以及不同物种对此差异具有不同的响应特性,造成群落物种组成和草地生态系统初级生产力等方面的明显异质性。研究这些因素对高寒草甸植物群落补偿生长的影响,充分利用植物的补偿生长潜力,对于提高植物群落的生物量,维持草地最大、持续的生产能力,实现草地的可持续利用具有重要意义。

1 研究区概况

研究于2007年4-9月在中国科学院北海高寒草甸生态系统定位站矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸进行。该站位于祁连山东段冷龙岭南麓,海拔3200~3500 m,气温低,热量不足。属典型的高原大陆性气候,东南季风影响微弱,地形影响明显,一年无四季之分,仅冷暖两季之别,年均气温 -1.7°C ,最热月(7月)平均气温 9.8°C ,最冷月(1月)平均气温 -14.8°C ,相对无霜期仅22 d。年降水量614.8 mm,降水量季节分配不均匀,主要集中于6-8月,占年降水量的80%,冷季降水稀少。年蒸发量1162.3 mm,空气稀薄干燥。日照时间长(约2629 h/a),太阳辐射强烈。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土,土壤表层和亚表层有机质丰富。矮嵩草草甸是站区主要群落类型,优势种为矮嵩草,次优势种有异针茅(*Stipa aliena*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和早熟禾(*Poa annua*)等^[24]。该群落地势较平缓,为当地冬春草场,每年11月至次年5月底进行放牧,其余时间处于休闲状态。放牧家畜为藏羊和牦牛。随着牧民人口的增加,草地的划片分隔程度也随之增强,牧民居住点、人畜饮水点、家畜宿营地和畜圈、人工草地、围栏放牧草地、牧道等斑块性生境交错期间,放牧强度、土壤养分和水分状况的差异使该地区草地群落表现出很高的异质性。

2 材料与方 法

2.1 实验方法与步骤

2007年4月初,在矮嵩草草甸三种常见的斑块性生境中设置样地,即封育草地、牧道生境和畜圈生境。在定位站地区每家牧户所属草地都设牧道

和畜圈,它们具有不同的放牧利用强度和土壤营养及水分条件(表1)。畜圈生境用作牛羊宿营地已经5年,积累有大量牛羊粪便,植物受到严重啃食和践踏,土壤有机质等营养物质质量分数高。距河岸15~20 m,8月中旬土壤含水量29.61%,4月中旬至5月底的牧草采摘率为43.65%。生境特点为重度放牧、土壤营养和水分资源丰富。因此至8月中旬,垂穗披碱草和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)得以旺盛生长,是优势种(表2),群落盖度最高。牧道用作家畜出牧和归牧时的走道5年,距河岸100~150 m,土壤含水量24.63%,低于畜圈草地,有一定的粪便积累,植物受到一定程度的啃食和践踏,采摘率为32.17%。土壤中除全氮质量分数与畜圈草地相同并高于封育草地外,其他营养物质质量分数均低于畜圈草地。生境特点为中度放牧、土壤营养资源适中。优势种为矮嵩草,次优势种有垂穗披碱草、早熟禾、异针茅等(表2),群落低矮,盖度低于畜圈草地。封育草地位于定位站气象站围栏内,距河岸100~150 m,土壤含水量25.63%,群落中无牛羊粪便积累,有机质等营养物质质量分数均低于畜圈草地,仅氨态氮质量分数高于牧道草地,其他营养物质质量分数与牧道草地相同。生境特点为不放牧、土壤营养资源相对贫乏。优势种为异针茅、次优势种有垂穗披碱草、早熟禾等(表2),群落盖度低于牧道草地。

表 1 不同生境土壤资源条件、饲草采摘率和群落盖度比较

Tab. 1 Comparison of soil resources conditions, defoliation ratio of herbs and coverage of communities among different habitats

生境类型	土壤含水量/%	pH	w(有机质)/(g/kg)	w(全氮)/(g/kg)
畜圈	29.61±1.93 ^b	7.79±0.13 ^a	173.18±55.69 ^b	13.80±2.65 ^b
牧道	24.63±1.41 ^a	7.85±0.32 ^a	83.08±4.15 ^a	10.45±2.02 ^b
封育	25.63±0.58 ^a	8.05±0.19 ^a	91.27±15.31 ^a	5.64±1.03 ^a
生境类型	w(硝态氮)/(mg/kg)	w(氨态氮)/(mg/kg)	w(全磷)/(g/kg)	
畜圈	18.81±15.46 ^b	44.28±11.44 ^c	1.30±0.13 ^b	
牧道	3.52±3.37 ^a	21.24±1.74 ^a	0.88±0.02 ^a	
封育	2.76±2.98 ^a	31.48±8.18 ^b	0.93±0.07 ^a	
生境类型	w(速效磷)/(mg/kg)	群落采摘率/%	群落盖度/%	
畜圈	13.86±7.90 ^b	43.65±11.81 ^c	99.67±0.42 ^c	
牧道	3.61±1.15 ^a	32.17±5.23 ^b	96.72±2.24 ^b	
封育	3.65±2.03 ^a	0.00±0.00 ^a	91.89±6.75 ^a	

组间和组内自由度分别为2和8;表中数字为平均值±标准差;同列相同字母表示无显著差异($P > 0.05$)。

表 2 不同生境中物种的重要值

Tab. 2 Important value of species in different habitats

物种	畜圈	牧道	封育
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	22.38±7.00 ^b	4.17±3.98 ^a	6.08±4.41 ^a
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	21.26±9.51 ^b	11.83±2.33 ^a	12.32±4.63 ^a
早熟禾 <i>Poa</i> sp.	16.18±3.41 ^b	9.05±2.32 ^a	9.79±6.23 ^a
粗喙苔草 <i>Carex scabrostris</i>	13.84±8.13 ^b	6.30±2.92 ^a	6.17±3.23 ^a
芥菜 <i>Capsella bursa-pastoris</i>	4.24±4.08	-	-
播娘蒿 <i>Descurainia sophia</i>	3.31±3.47	-	-
西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	2.64±2.21 ^b	0.43±0.53 ^a	0.90±0.87 ^a
矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	2.52±1.24 ^a	12.92±1.53 ^b	3.03±2.21 ^a
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	2.41±2.12	-	-
二柱头蕨草 <i>Scirpus distigmaticus</i>	2.32±1.31 ^a	5.90±3.56 ^a	3.13±1.24 ^a
异针茅 <i>Stipa aliena</i>	2.02±0.61 ^a	7.46±4.76 ^b	20.61±8.06 ^c
海乳草 <i>Glaux maritima</i>	1.30±1.20 ^b	1.31±1.12 ^b	0.39±0.15 ^a
洽草 <i>Koeleria cristata</i>	1.16±1.84 ^a	1.24±1.65 ^a	-
瑞苓草 <i>Saussurea nigrescens Maxim</i>	0.76±0.38 ^a	4.48±2.47 ^b	0.62±0.24 ^a
秦艽 <i>Gentiana macrophylla</i>	0.76±0.43 ^a	0.95±1.04 ^a	3.84±1.44 ^b
棉毛茛 <i>Ranunculus membranaceus</i>	0.45±0.49 ^a	1.71±0.96 ^b	0.64±0.41 ^a
美丽凤毛菊 <i>Saussurea superba</i>	0.33±0.38 ^a	1.40±1.17 ^b	0.91±0.76 ^b
猪殃殃 <i>Galium aparine</i>	0.30±0.29 ^a	-	4.21±2.97 ^b
<i>Linn. var. tenerum</i>			
兰石草 <i>Lancea tibetica</i>	0.14±0.13 ^a	1.88±2.19 ^b	2.25±2.10 ^b
二裂萎陵菜 <i>Potentilla bifurica</i>	-	0.94±0.66 ^a	1.57±1.32 ^b
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	-	4.16±2.81 ^b	2.28±2.11 ^a
苜蓿 <i>Medicago</i> sp.	-	1.05±1.10 ^a	2.45±2.11 ^b
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	-	1.49±0.80 ^b	0.84±0.54 ^a
异叶米口袋 <i>Gueldens-taedia multiflora</i>	-	4.12±1.86 ^b	2.47±1.36 ^a
高山紫菀 <i>Aster alpinus</i>	-	1.73±1.12 ^a	1.58±1.03 ^a
雅毛茛 <i>Ranunculus pulchellus</i>	-	2.73±1.31 ^b	1.34±0.79 ^a
钝叶银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	-	1.14±1.23 ^a	1.02±1.36 ^a
圆萼刺参 <i>Morinae chinensis</i>	-	1.31±1.04 ^a	2.30±2.07 ^b
繁缕 <i>Stellariae Mediae</i>	-	0.45±0.57 ^a	1.49±1.40 ^b
小米草 <i>Euphrasia tatarica</i>	-	0.88±0.71 ^a	1.59±1.67 ^b
黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	-	1.39±1.06 ^a	1.87±1.60 ^a
湿生扁蕾 <i>Gentianopsis paludosa</i>	-	1.20±1.40	-
其他物种	4	15	8
合计	23	43	35

数字为平均值±标准差;同行相同字母表示无显著差异($P > 0.05$);其他物种指三个生境中重要值都小于1的物种;横线表示生境内没有该物种。

2007年4月初植物返青时,在上述生境中各选三块样地作为实验区组,在每块样地中随机设置12个0.5 m×0.5 m的样方.其中6个样方用0.7 m×0.7 m×0.8 m的铁丝扣笼罩住,作为当年解除放牧的处理,其余6个不设扣笼,仍处于放牧利用状态.将这些样方分两次测定,时间分别为6,8月中旬.每次都为2放牧(无扣笼/扣笼)×3生境×3重复×3样方的随机区组设计.两组共108个样方.

计数样方内出现的物种数、高度、密度和盖度.测定七种主要物种垂穗披碱草、异针茅、矮嵩草、粗喙苔草、早熟禾、二柱头藜草和鹅绒萎陵菜以及剩余其他物种的地上、地下生物量(60℃下烘72 h,称取干重(g/0.25 m²)).6月中旬取样时,用笼内外地上生物量差额法估测采摘率.8月中旬取样时,用土钻在样方边缘取两份0~20 cm深土样,一份用铝盒法测定含水量(105℃,烘干6 h),一份用作营养成分分析.营养成分分析由西北农林科技大学资源环境学院分析测试中心完成;有机质质量分数用重铬酸钾容量法;全氮质量分数用凯氏法消解,AA3连续流动分析化学仪测定;全磷质量分数用凯氏法消解,钼锑抗比色法测定;速效氮质量分数用1.0 mol/L KCl提取,AA3连续流动分析化学仪测定;速效磷质量分数用0.5 mol/L NaHCO₃浸提,钼锑抗比色法测定.

2.2 数据分析与统计

2.2.1 群落物种多样性

采用物种丰富度 R 和 Shannon-Weiner 指数 H' 表示^[25],公式如下:

$$R = S, \quad H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i.$$

其中: P_i 为样方中第 i 个种的相对多度; S 为种 i 所在样方的物种数.

2.2.2 群落物种重要值

重要值(IV)计算公式为

$$IV = (\text{相对高度} + \text{相对密度} + \text{相对盖度}) \times 100/3.$$

2.2.3 群落和植物的补偿生长模式

本研究根据补偿指数 G/C ^[2] 的大小以及方差分析的结果综合判断群落和植物种的补偿生长模式. G 为8月末测定时无扣笼样方生物量与6月份被采摘的生物量(笼内-笼外)之和,即采摘量与再生量之和; C 为8月末未受采摘的对照生物量.若 $G/C > 1$, 并且放牧生境的补偿量显著高于封育对照,则为超补偿;若 $G/C \geq 1$, 但补偿量与对照无

差异,则为等量补偿;若 $G/C < 1$, 且补偿量显著低于对照,则为低补偿.

2.2.4 相对增长率

$$RGR = \frac{\text{第二次测定干重} - \text{第一次测定干重}}{\text{第一次测定干重}} \times d. \quad (1)$$

其中: d 表示两次测定间的实际天数; RGR 为相对增长率.

2.2.5 数据统计

采用 SPSS13.0 中 GLM-Multivariate 程序比较植物补偿量、土壤含水量、土壤养分质量分数、物种多样性指数、物种重要值、采摘率和群落盖度在生境间的差异,分析时将生境类型和区组作为固定因子.用 SPSS 13.0 中 Stepwise regression 程序分析主要物种的补偿生长量、土壤养分、土壤水分、相对生长率和采摘率对群落补偿生长量的贡献,对数据进行 $\lg(x+1)$ 转换.统计分析的显著性水平设为 $P < 0.05$.

3 结果与分析

3.1 群落物种多样性的变化

方差分析结果表明三种生境的群落物种丰富度指数 R 及多样性指数 H' 存在显著差异 ($P < 0.001$) (表3). H' 在牧道草地和封育草地间无显著差异,但显著高于畜圈草地, R 随着放牧强度的增加先增大后减小(表3).封育、牧道及畜圈草地的物种丰富度依次是35, 43, 23, 说明中度放牧条件下的牧道草地具有较高的群落物种数,而受长期重度采摘践踏的畜圈草地物种数最少,仅相当于牧道草地的54%.不同生境群落物种重要值的分析结果表明:不同生境中群落优势种不同,畜圈草地为鹅绒萎陵菜和垂穗披碱草,牧道草地为矮嵩草和垂穗披碱草,对照为异针茅(表2).

表3 不同生境群落物种丰富度及多样性

Tab. 3 Species richness, species diversity of the communities in different habitat communities

指数	$F_{(2,4)}$ 值	畜圈	牧道	封育
R	22.045***	14.00±8.23 ^a	35.00±6.73 ^c	28.00±5.59 ^b
H'	33.719***	1.60±0.35 ^a	2.62±0.09 ^b	2.45±0.15 ^b

数字为平均值±标准差.同行相同字母表示无显著差异 ($P > 0.05$).***表示 $P < 0.001$.

3.2 各生境群落补偿指数与生物量的变化

牧道生境地上、地下生物量的补偿指数均大于1,畜圈地上生物量的补偿指数大于1,而地下

生物量的补偿指数小于 1(畜圈地上补偿指数、地下补偿指数分别为 1.15, 0.85; 牧道的分别为 1.16, 1.29)。方差分析表明群落的地上、地下生物量在各生境间差异显著($F_{地上(2,4)}=13.392, P<0.05$; $F_{地下(2,4)}=3.571, P<0.05$)。地上生物量在畜圈和牧道生境之间无显著差异, 但均高于封育草地; 牧道地下生物量显著高于封育草地和畜圈生境, 而后两者间地下生物量无差异显著(图 1)。综合补偿指数变化和方差分析的结果说明地上生物量在畜圈和牧道生境发生超补偿反应, 地下生物量在畜圈为等量补偿反应, 在牧道则为超补偿反应。

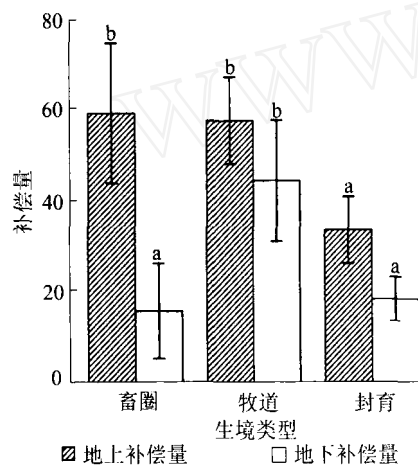


图 1 不同生境群落地上、地下补偿生物量的比较
Fig. 1 Comparison of above and below ground compensation among habitat communities

3.3 群落主要物种补偿生物量的变化

三种生境群落的生物量补偿响应模式与群落物种补偿生物量的消长变化有密切关系(表 4)。从主要物种补偿指数的变化来看, 矮嵩草地上生物量在牧道发生超补偿反应, 在畜圈为等补偿反应, 地下生物量在畜圈发生等补偿反应, 在牧道发生超补偿反应; 垂穗披碱草地上生物量在牧道和畜圈生境都为超补偿反应, 地下生物量在畜圈发生等补偿反应, 而在牧道发生超补偿反应; 异针茅地上生物量在畜圈和牧道都发生低补偿反应, 地下生物量在畜圈发生低补偿反应, 而在牧道却为等补偿反应; 粗喙苔草地上生物量在畜圈发生超补偿反应, 在牧道发生等补偿反应, 地下生物量在畜圈和牧道均发生超补偿反应; 早熟禾与二柱头蕪草地上、地下生物量在畜圈与牧道生境都发生等补偿反应; 鹅绒萎陵菜地上、地下生物量在畜圈草地都发生超补偿反应, 而在牧道均为等补偿反应。除这七种主要植物外, 群落中其他剩余物种总的地上、地下生物量在牧道均为超补偿反应, 在畜圈为低补偿反应。

表 4 不同生境群落主要物种的补偿指数

Tab. 4 Compensation index of the important species among different habitat communities

植物种	生境类型	地上补偿指数	地下补偿指数
垂穗披碱草	畜圈	1.69	0.88
<i>Elymus nutans</i>	牧道	1.44	1.44
异针茅	畜圈	0.32	0.50
<i>Stipa aliena</i>	牧道	0.72	0.96
矮嵩草	畜圈	1.35	1.04
<i>Kobresia humilis</i>	牧道	3.40	1.34
粗喙苔草	畜圈	3.33	2.10
<i>Carex scabrostris</i>	牧道	1.33	2.50
早熟禾	畜圈	1.38	0.85
<i>Poa annua</i>	牧道	0.56	1.00
鹅绒萎陵菜	畜圈	2.23	2.45
<i>Potentilla anserina</i>	牧道	0.64	0.81
二柱头蕪草	畜圈	1.00	0.80
<i>Scirpus distigmaticus</i>	牧道	2.00	2.80
其他物种	畜圈	0.86	0.86
	牧道	1.21	1.32

3.4 物种对群落补偿响应模式的相对贡献

根据逐步回归方程中入选变量和回归系数的大小, 畜圈生境群落地上生物量的超补偿模式可完全由垂穗披碱草、鹅绒萎陵菜及其他剩余物种的补偿生物量决定($Y=0.265+1.013X_1+1.037X_2+1.642X_3, X_1=$ 鹅绒萎陵菜, $X_2=$ 其他剩余物种, $X_3=$ 垂穗披碱草, $R^2=1, n=9, P < 0.001$); 而地下生物量的等补偿模式则由矮嵩草、粗喙苔草、鹅绒萎陵菜及其他剩余物种的补偿生物量决定($Y=0.243+0.990X_1+0.966X_2+2.371X_3+2.030X_4, X_1=$ 鹅绒萎陵菜, $X_2=$ 其他剩余物种, $X_3=$ 矮嵩草, $X_4=$ 粗喙苔草, $R^2=1, n=9, P < 0.001$)。牧道生境群落地上生物量的超补偿模式可完全由矮嵩草、垂穗披碱草及其他剩余物种的补偿生物量决定($Y=2.218+0.986X_1+0.978X_2+1.899X_3, X_1=$ 其他剩余物种, $X_2=$ 垂穗披碱草, $X_3=$ 矮嵩草, $R^2=1, n=9, P < 0.001$); 该生境地下生物量则由矮嵩草、粗喙苔草及其他剩余物种的补偿生物量决定($Y=2.759+0.995X_1+0.868X_2+1.284X_3, X_1=$ 其他剩余物种, $X_2=$ 粗喙苔草, $X_3=$ 矮嵩草, $R^2=1, n=9, P < 0.001$)。由此可见, 物种在不同生境条件下的补偿反应决定着群落的补偿响应模式, 对畜圈生境地上生物量超补偿反应贡献最大的是垂穗披碱草, 而对地下生物量等补偿反应贡献最大的是矮嵩草, 对牧道生境地上、地下生物量超补偿反应贡献最大的均为矮嵩草。

3.5 采食率、相对增长率、土壤水分和养分质量分数与群落补偿生物量的关系

不同生境间群落地上、地下生物量的相对增长率均无显著差异($F_{\text{地上}(2,4)}=5.913, P > 0.05$; $F_{\text{地下}(2,4)}=3.115, P > 0.05$), 且与各群落地上、地下补偿生物量之间无相关关系($P > 0.05$). 逐步回归分析表明, 8月份土壤含水量对群落地上、地下补偿生物量无显著影响($P > 0.05$), 仅采食率和土壤全氮质量分数与地上补偿生物量之间存在显著正相关($Y=1.508+0.211X_1+0.015X_2, X_1=\text{采食率}, X_2=\text{全氮}, R^2=0.316, n=27, P < 0.05$), 采食率和土壤全氮质量分数能够解释群落地上补偿生物量变异的31.6%.

4 讨论

群落物种多样性是群落的重要特征, 放牧及其他干扰对群落结构影响的研究都离不开物种多样性问题^[21]. 本研究结果显示具有中等放牧采摘率的牧道生境物种多样性及丰富度高于另外两种生境, 说明中度放牧能够维持群落物种组成的复杂性, 支持“中度干扰理论”的预测. 通常认为, 围栏形成的牧道具有很高的采食强度, 但在本研究区, 草场承包到户后, 每家牧户都有专用牧道, 而非多家合用一条牧道, 实际的采摘率并不很高(表1), 加之牧道生境土壤营养条件适中, 维持了较高的物种多样性, 并进一步说明适度的营养资源和中等强度的放牧对维持草地群落物种多样性具有重要意义. 重度放牧以及较高的土壤营养资源都可能是引起畜圈生境群落物种多样性减少的诱因. 畜圈生境有机质丰富, 全氮质量分数是封育草地的2.45倍(表1), 高营养资源在一定程度上增加了该生境群落的补偿生长能力(图1), 特别是高大的垂穗披碱草和克隆生长能力极强的鹅绒萎陵菜等物种经过两个半月的恢复生长, 在群落中、上层占据绝对优势, 对群落的地上补偿生长具有直接贡献, 但也同时形成对包括矮嵩草在内的其他物种强烈的竞争抑制作用. 因此, 重度放牧和高营养资源导致的种间竞争共同作用, 排斥了耐牧性差和竞争能力弱的物种, 该生境不能维持较高的物种多样性. 有研究表明高营养资源可导致草地群落物种多样性下降^[26], 我们的研究结果与此相符.

放牧强度影响植物补偿能力^[27], 植物发生超补偿生长的可能性随放牧强度增加而减小^[7], 在适度放牧条件下更易发生补偿生长^[18]. 本研究结果显示群落地上生物量不但在中度采摘水平的牧

道生境发生了超补偿, 而且在重度采摘水平的畜圈生境也发生了超补偿(图1), 与以往的研究结果有所不同. 其根本原因在于主要物种垂穗披碱草和鹅绒萎陵菜等物种在畜圈生境中发生了超补偿反应. 正如前述, 该生境的重度放牧与高资源条件导致的种间竞争共同作用, 使垂穗披碱草和鹅绒萎陵菜成为优势种(表2), 并对群落补偿响应模式起到关键作用. 鹅绒萎陵菜具有游击型克隆生长习性, 适于在高资源条件下生长, 能迅速占据大面积生境, 有利于对资源的摄取和利用^[28-29]. 垂穗披碱草在高营养资源条件下表现出较强的分蘖能力, 其补偿生长能力也较强^[30]. 这都说明优势物种对群落地上生物量超补偿反应具有重要影响. 矮嵩草、粗喙苔草是具有高抗逆性的克隆植物, 对资源变化不很敏感, 但耐牧性强, 在重度放牧压力下能有效增加贮藏分配和地下生物量^[31-32], 因而与垂穗披碱草一道对牧道生境群落的生物量补偿反应起决定作用.

本文结果说明群落地上生物量的超补偿反应除与放牧强度有关外, 还与土壤营养条件, 特别是与氮素营养显著正相关. 高营养资源条件解除了营养资源对植物生长的限制作用, 提高植物的补偿能力^[33]. 营养资源不仅影响植物个体的补偿生长能力, 而且与植物群落的补偿能力有很大关系^[34]. 我们的结果进一步证明土壤中N质量分数不但对高寒草甸植物的补偿性生长有很大影响^[13], 而且也同样影响整个群落的补偿能力. 例如, 畜圈生境丰富的营养资源抵消了重度放牧和牛羊践踏对植物的损害作用, 并引起地上部分的超补偿反应. 而其地下生物量的等量补偿(图1)可能暗示着重度放牧后根系贮藏物向地上部分发生了转移. 矮嵩草及粗喙苔草的补偿反应就说明了这一点. 牧道生境土壤营养条件适中, 地上、地下生物量的超补偿反应主要是中度放牧利用对植物生长的促进作用引起的. 可见高寒草甸群落补偿生长能力受放牧强度和土壤营养资源, 特别是氮素营养的共同影响, 而水分的影响相对较小.

植物个体和群落对放牧的响应是一个复杂的综合过程, 也是草地管理的基础^[35]. 在一定条件下, 放牧引起植物群落的超补偿反应, 可能有利于维持较高的草地生产力. 从草地畜牧业生产和经营的角度来说, 人们更加关注“优良牧草”和“毒杂草”种类数量和生物量的变化及初级生产力的高低. 然而草地加速退化的现状使人们认识到必须保持生态和生产过程的平衡, 必须找到相对简单

的优化管理措施,既能使“优良牧草”和群落发挥超补偿潜力以维持草地生产力,又适当保持草地物种多样性^[36]。从本研究的结果来看,综合物种丰富度、多样性、补偿指数、补偿生长量在各生境间的变化,同时考虑土壤养分和水分对补偿生长量的影响,笔者认为尽管畜圈生境具有较高的补偿生长量,但物种多样性偏低。鹅绒委陵菜是高寒草甸退化演替的指示种^[29],它在畜圈生境中大量出现并成为优势种,极大地降低了草地的利用价值,说明长期重牧或过牧必然引起当地很多物种的局域性灭绝并最终引起草场退化。封育草地虽然具有较高的物种多样性,但不能发挥草地的生产潜力。因此,从生态系统和景观尺度来认识群落物种多样性和生产力间的关系,保持草场的中等放牧利用强度是至关重要的,中度干扰理论仍然是正确处理家畜放牧—植物群落反应—土壤养分和水分间的关系、保持草地生态和生产之间的平衡、遏制草地退化的重要理论依据。

参 考 文 献

- [1] BELSKY A J, CARSON W P, JENSEN C L, et al. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring?[J]. *Evolutionary Ecology*, 1993, 7(1): 109–121.
- [2] BELSKY A J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence[J]. *American Naturalist*, 1986, 127(6): 870–892.
- [3] 李文建. 放牧优化假说研究述评[J]. *中国草地*, 1999, 21(4): 61–66.
- [4] PAIGE K N, WHITHAM T G. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten[J]. *American Naturalist*, 1987, 129(3): 407–416.
- [5] TRUMBLE J T, KOLODNY-HIRSCH D M, TING I P. Plant compensation for arthropod herbivory[M]. *Annual Review of Entomology*, 1993, 38: 93–119.
- [6] LERICHE H, LE ROUX X, DESNOYERS F, et al. Grass response to clipping in an AFRICAN SAVANNA: testing the grazing optimization hypothesis[J]. *Ecological Applications*, 2003, 13(5): 1346–1354.
- [7] 邢旗, 双全, 金玉, 等. 草甸草原不同放牧制度群落物质动态及植物补偿性生长研究[J]. *中国草地*, 2004, 26(5): 26–31.
- [8] 戎郁萍, 韩建国. 华北农牧交错带人工草地放牧系统植物补偿性生长研究[J]. *草地学报*, 2005, 13(增刊): 62–66.
- [9] ZHENG L, ZHAO S L. Primary study on overcompensation of spring wheat in semiarid area[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1995, 15(8): 15–19.
- [10] 陈红, 王海洋, 杜国祯. 刈割时间、刈割强度与施肥处理对燕麦补偿的影响[J]. *西北植物学报*, 2003, 23(6): 969–975.
- [11] MASCHINSKI J, WHITHAM T G. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability and timing[J]. *American Naturalist*, 1989, 134(1): 1–19.
- [12] HILBERT D W, SWIFT D M, DETLING J K, et al. Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis[J]. *Oecologia*, 1981, 51(1): 14–18.
- [13] 马涛, 武高林, 何彦龙, 等. 青藏高原东部高寒草甸群落生物量和补偿能力对施肥与刈割的响应[J]. *生态学报*, 2007, 27(6): 2288–2293.
- [14] COUGHENOUR M B, DETLING J K, BAMBERG I E, et al. Production and nitrogen responses of the African dwarf shrub *Indigofera spinosa* to defoliation and water limitation[J]. *Oecologia*, 1990, 83(4): 546–552.
- [15] OESTERHELD M, MCNAUGHTON S J. Effect of stress and time for recovery on the amount of compensatory growth after grazing[J]. *Oecologia*, 1991, 85(3): 305–313.
- [16] HJALTEN J, DANELL K. Effect of simulated herbivory and intraspecific competition on the compensatory ability of Birches[J]. *Ecology*, 1993, 74(4): 1136–1142.
- [17] BERGELSON J, CRAWLEY M J. The effects of grazing on the performance of individuals and populations of scarlet gilia, *impomopsis aggregata*[J]. *Oecologia*, 1992, 90(3): 435–444.
- [18] 马红彬, 谢应忠. 不同放牧方式下荒漠草原植物补偿性生长研究[J]. *西北农业学报*, 2008, 17(1): 211–215.
- [19] TILMAN D, WEDIN D, KNOPS J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystem[J]. *Nature*, 1996, 379: 718–720.
- [20] 侯扶江, 杨中艺. 放牧对草地的作用[J]. *生态学报*, 2006, 26(1): 244–264.

- [21] KLEIN J A, HARTE J, ZHAO Xin-quan. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing on the Tibetan Plateau[J]. *Ecological Letters*, 2004, 7(12): 1170-1179.
- [22] ZHAO Xin-quan, ZHOU Xing-min. Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station[J]. *Ambio*, 1999, 28(8): 642-647.
- [23] ZHOU Hua-kun, ZHOU Li, ZHAO Xin-quan, et al. Stability of alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51(3): 320-327.
- [24] 周兴民, 李键华. 海北高寒草甸生态系统定位站的主要植被类型及其地理分布规律[M]//高寒草甸生态系统: 第一集. 兰州: 甘肃人民出版社, 1982: 9-18.
- [25] 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法: I α 多样性的测度方法(下)[J]. *生物多样性*, 1994, 2(4): 231-239.
- [26] 邱波, 罗燕江. 不同施肥梯度对甘南退化高寒草甸生产力和物种多样性的影响[J]. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2004, 40(3): 56-59.
- [27] 安渊, 李博, 杨持, 等. 植物补偿性生长与草地可持续利用研究[J]. *中国草地*, 2001, 23(6): 1-5.
- [28] 周华坤, 周立, 赵新全, 等. 江河源区“黑土滩”型退化草场的形成过程与综合治理[J]. *生态学杂志*, 2003, 22(5): 51-55.
- [29] 刘建秀, 朱志红, 郑伟. 高寒草甸放牧扰动与两种植物的反应研究[J]. *西北植物学报*, 2005, 25(10): 2043-2047.
- [30] HAWKES C J, SULLIVAN J J. The impact of herbivory on plants in different resource conditions: a meta-analysis[J]. *Ecology*, 2001, 82(7): 2045-2058.
- [31] 朱志红, 王刚, 王孝安. 克隆植物矮蒿草对放牧的等级性反应[J]. *生态学报*, 2006, 26(1): 281-290.
- [32] 朱志红, 孙尚奇. 高寒草甸矮生蒿草非结构碳水化合物的变化[J]. *植物学报*, 1996, 38(11): 895-901.
- [33] BAKELAAR R G, EUGENEV O P. Community and population level responses to fertilization in an old-field ecosystem[J]. *Ecology*, 1978, 59(4): 660-665.
- [34] WANG Hai-yang, DU Guo-zhen, REN Jin-ji. The impacts of population density and fertilization on compensatory responses of *Elymus nutans* to mowing[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(4): 477-483.
- [35] 马银山, 张世挺. 植物从个体到群落水平对放牧的响应[J]. *生态学杂志*, 2009, 28(1): 113-121.
- [36] 惠苍, 李自珍, 杜国祯. 高寒草地牧业生态经济复合系统价值流的定量分析[J]. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2002, 38(4): 101-104.

(责任编辑: 王春燕)