

DOI: 10.5846/stxb201103280398

董全民, 赵新全, 马玉寿, 施建军, 王彦龙, 李世雄, 杨时海, 王柳英, 盛丽. 放牧对小嵩草草甸生物量及不同植物类群生长率和补偿效应的影响. 生态学报 2012, 32(9): 2640–2650.

Dong Q M, Zhao X Q, Ma Y S, Shi J J, Wang Y L, Li S X, Yang S H, Wang L Y, Sheng L. Influence of grazing on biomass, growth ratio and compensatory effect of different plant groups in *Kobresia parva* meadow. Acta Ecologica Sinica 2012, 32(9): 2640–2650.

## 放牧对小嵩草草甸生物量及不同植物类群 生长率和补偿效应的影响

董全民<sup>1</sup>, 赵新全<sup>2\*</sup>, 马玉寿<sup>1</sup>, 施建军<sup>1</sup>, 王彦龙<sup>1</sup>, 李世雄<sup>1</sup>,  
杨时海<sup>1</sup>, 王柳英<sup>1</sup>, 盛 丽<sup>1</sup>

(1. 青海省畜牧兽医科学院, 西宁 810003; 2. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

**摘要:**基于小嵩草(*Kobresia parva*)草甸连续 2 a 的牦牛放牧试验, 研究了暖季和冷季放牧草场地上地下生物量及其分配规律、不同植物类群的绝对增长率, 探讨了放牧制度和放牧强度对不同植物类群补偿效应的影响。结果表明, 随着放牧强度的增加地上总生物量呈减小趋势, 放牧强度对暖季草场地上总生物量的影响极显著( $P < 0.01$ ), 对冷季草场地上总生物量的影响不显著( $P > 0.05$ ); 两季放牧草场各土壤层地下生物量随放牧强度的增加呈明显下降趋势, 放牧强度对暖季放牧各土壤层地下生物量的影响显著( $P < 0.05$ ), 对冷季放牧各土壤层地下生物量的影响不显著( $P > 0.05$ ); 冷季放牧草场牧草生长季地下生物量与地上生物量的比值随放牧强度的增大而减小, 暖季放牧草场对照区地下生物量与地上生物量的比值低于轻度放牧和中度放牧、高于重度放牧; 暖季放牧草场各放牧处理不同植物类群均存在超补偿生长, 但莎草科和禾本科植物的超补偿生长在 8 月份, 阔叶植物的超补偿生长发生在 6 月和 7 月份, 禾本科植物的超补偿生长效应强于莎草科植物和阔叶植物, 轻度和中度放牧的补偿效应更明显; 冷季放牧下不同植物类群也存在超补偿生长, 但补偿效应不明显。因此, 暖季适度(轻、中度)放牧利用更有利于产生超补偿生长, 而重度利用对植被的稳定产生潜在的不利影响。

**关键词:**放牧强度; 牦牛; 生物量; 增长率; 补偿生长

### Influence of grazing on biomass, growth ratio and compensatory effect of different plant groups in *Kobresia parva* meadow

DONG Quanmin<sup>1</sup>, ZHAO Xinquan<sup>2,\*</sup>, MA Yushou<sup>1</sup>, SHI Jianjun<sup>1</sup>, WANG Yanlong<sup>1</sup>, LI Shixiong<sup>1</sup>, YANG Shihai<sup>1</sup>, WANG Liuying<sup>1</sup>, SHENG Li<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Qinghai Academy of Animal and Veterinary Sciences, Xining 810016, China

<sup>2</sup> Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

**Abstract:** Alpine meadow is a major vegetation community on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Kobresia parva* alpine meadow is regarded as one of the forage bases for yak production because of its high content of proteins, fats and carbohydrates. However, the alpine meadow vegetation degraded as overstocking. Therefore, it is important to study the effects of yak-grazing on *Kobresia parva* alpine meadow community. In this study, above- and below-ground biomass and their allocation, absolute growth ration, and influence of grazing intensity on compensatory effect of different plant groups were investigated, based on yaks grazing trial for 2 years in *Kobresia parva* meadow. Our results showed that total above-

基金项目: 国家“十一五”科技支撑计划重大资助项目(2006BAC01A-02); 国家“十一五”科技支撑计划资助项目(2007BAC30B04, 2009BAC61B02); 国家自然科学基金资助项目(30960074)

收稿日期: 2011-03-28; 修订日期: 2012-02-02

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xqzhao@nwipb.cas.cn

ground biomass followed a decreasing trend with the increase of grazing intensity. And, the total above-ground biomass showed a significant differences in the warm-season grazing pasture ( $P < 0.01$ ), but not in the cold-season grazing pasture ( $P > 0.05$ ) among grazing intensity. With the increased grazing intensity, the below-ground biomass for different soil depth appeared significantly decreasing trend in both the warm- and the cold-season grazing pastures, and there was significant difference for below-ground biomass of each soil depth in the warm-season grazing pasture ( $P < 0.05$ ), but not in the cold-season grazing pasture ( $P > 0.05$ ) among different grazing intensities. Moreover, the rate of below-ground biomass to above-ground biomass decreased along the increasing of grazing intensity in the cold-season grazing pasture, but, the rate of below-ground biomass to above-ground biomass in the control plot was less than that in the light and moderate grazing plots, and it was higher than that in the heavy grazing plot in the warm-season grazing pasture. Additionally, the over-compensatory growth was existed in the different plant groups for each grazing intensity in the warm-season grazing pasture. Meanwhile, the over-compensatory growth of Cyperaceae and Gramineae plant groups appeared in August, but it appeared in June and July for forbs plant group. Moreover, the compensatory effect of Gramineae plant groups was higher than that of Cyperaceae plant group and forbs plant group. The compensatory effects were more significant in the light and moderate grazing intensities. The over-compensatory growth also appeared for different plant groups in the cold-season grazing pasture, but the compensatory effect was non-significant. So, our results suggested that the modest grazing (the light and moderate grazing) would be beneficial to bring over-compensatory growth in the warm-season grazing pastures, and the heavy grazing would bring potentially disadvantage for vegetation stabilization in studied *Kobresia parva* meadow.

**Key Words:** grazing intensity; yak; biomass; growth ratio; compensatory growth

植物地上、地下生物量变化是草地放牧生态系统研究的重要内容。许多学者对不同放牧强度下草地上、地下生物量进行了相关的研究<sup>[1-5]</sup>。植物对放牧的响应与其耐牧性有密切关系,补偿生长可以表示耐牧性<sup>[6-7]</sup>。Holechek<sup>[8]</sup>、McNaughton<sup>[9]</sup>认为植物补偿性生长的机制主要概括为3个方面:①减少了地面覆盖物积累,提高了土地水分保存率和疏枝冠层的光透射以及植物的光合再循环;②清除了消耗资源的低效组织;③降低了叶片的衰老速度,以及生长刺激物(唾液)的引入。目前,对于植物补偿生长的认识有3种观点<sup>[10]</sup>:(1)一定水平的失叶或动物采食有利于被采食的植物,植物表现为超补偿性生长;(2)植物常常受害于失叶,表现为欠补偿性生长;(3)动物采食对植物影响较小,表现为等补偿性生长。该假说认为,在最优放牧强度下,家畜的放牧采食活动不仅不会导致草地初级生产力的下降,反而能够促进草地初级生产力的增长,使之高于未放牧时的初级生产力<sup>[11-13]</sup>。许多研究支持了补偿性生长这一观点,并证明植物有超补偿现象,并认为不同植物种类、在不同的环境中、从不同的水平(个体、群体)、不同生长阶段都表现出不同的补偿性生长反应,即:伤害补偿、不足补偿、等量补偿和超补偿<sup>[9,12-17]</sup>。放牧既可降低植物生长速率,也能促进植物生长,植物在牧食后具有何种补偿生长方式,取决于促进与抑制间的净效应<sup>[15-16,18]</sup>,而这种净效应与植物群落的类型、放牧历史、采食强度和条件等密切相关<sup>[8,19]</sup>。天然草地在不同强度的放牧干扰下,植物生态适应对策是多样的,但这种多样性是由植物自身生物生态学特性决定的<sup>[20-21]</sup>。然而,大多数有利于放牧优化假说的证据均来自于未受到人类直接控制的自然放牧生态系统,在此类自然放牧生态系统中,草地植物的初级生产力随着气候的变化而大幅度波动<sup>[22]</sup>。

为了验证放牧对不同植物类群的补偿效应,本文在研究放牧制度和放牧强度对小嵩草(*Kobresia parva*)草甸地上地下生物量及其分配规律、不同植物类群生长率的基础上,分析探讨了放牧制度和放牧强度对不同植物类群补偿效应的影响,为高寒草甸草场的合理利用和草地生态系统保护和科学利用提供理论和技术依据。

## 1 实验方法

### 1.1 研究地自然概况

试验地选在青海省达日县窝赛乡,位于北纬 $99^{\circ}47'38''$ ,东经 $33^{\circ}37'21''$ ,海拔在4000 m以上,气候寒冷,

年平均气温是 $-1.2\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,最冷1月的平均气温为 $-12.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,最热7月的平均气温为 $9.1\text{ }^{\circ}\text{C}$ , $\geq 0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的积温为 $1081\text{ }^{\circ}\text{C}$ , $\geq 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的积温为 $714.9\text{ }^{\circ}\text{C}$ ,生长季为4个月左右,无绝对无霜期。年平均降雨量是 $569\text{ mm}$ ,多集中在5—9月份,年蒸发量 $1119.07\text{ mm}$ ,雨热同季,有利于牧草生长。土壤为高山草甸土,草地为已发生退化的小嵩草(*Kobresia parva*)高寒草甸,它与高寒草甸群落相联,其基本成土过程是生草过程,并以剖面上部植物根系絮结形成致密草皮为其主要特征。

## 1.2 试验设计

试验时间为1998年6月28日—2000年5月30日。夏季放牧从6月1日至10月31日,然后转入冬季草场放牧至第2年5月31日,周而复始。试验分4个处理,分别是轻度放牧(牧草利用率为30%)、中度放牧(牧草利用率为50%)、重度放牧(牧草利用率为70%)和对照(牧草利用率为0)。每个处理有4头2.5岁、体重为 $(100\pm 5)\text{ kg}$ 阉割过的公牦牛进行实验,所有牦牛在实验前投药驱虫。根据草场地上生物量及其冬季牧草营养的损失率、牦牛的理论采食量和草场面积确定放牧强度(表1)。

表1 放牧强度试验设计  
Table 1 Design of grazing trial

放牧处理 Grazing treatments	试验用牛/头 No. of trial yaks	草地面积 Area of plot/ $\text{hm}^2$		放牧强度 Stocking rates/(头/ $\text{hm}^2$ )	
		夏季	冬季	夏季	冬季
轻度放牧 Light grazing(LG)	4	4.50	5.19	0.89	0.77
中度放牧 Moderate grazing(MG)	4	2.75	3.09	1.45	1.29
重度放牧 Heavy grazing(HG)	4	1.92	2.21	2.08	1.81
对照 Control(CK)	0	1.0	1.0	0	0

## 1.3 取样方法

在每个处理的围栏内按对角线选定3个具有代表性的固定样点,每月下旬在每个固定样点上取5个重复样方( $0.5\text{ m}\times 0.5\text{ m}$ )测定植被的地上生物量,按莎草、禾草、可食杂草和毒杂草分类,称其鲜重后在 $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 的恒温箱烘干至恒重;每年8月下旬在每个样点上各取5个重复样方( $0.5\text{ m}\times 0.5\text{ m}$ ),并将它分成4个小样方,测定植被群落的种类组成及其特征值(盖度、高度、频度和生物量)。

## 1.4 计算公式与数据处理

### 1.4.1 植物群落净生长量和草地总生长量的计算

地上净生长量,指放牧初期地上现存量与放牧期间生长量之和。放牧期间生长量为各月生长量之和,每月生长量用下面公式计算。对照区净生长量指生长季节现存量最高月的生物量。生物量在牧前和牧后分别测定,放牧后同时测定围笼内外的生物量,用以下公式计算牧草生长量:

$$\text{牧草生长量} = (f-c) + (c-f) \times (\lg d - \lg f) / (\lg c - \lg f)$$

式中  $c$  初始笼外现存生物量(时间为0)  $d$  时间1的笼内现存生物量  $f$  时间1的笼外现存生物量。

### 1.4.2 牧草绝对生长速率的测定

绝对生长率(AGR)为单位时间内单位面积生物量的净积累量。但因测定条件的限制,常以一定时间内的平均来表示。计算公式如下:

$$\text{AGR} = (W_2 - W_1) / (t_2 - t_1)$$

公式中的  $W_1$ 、 $W_2$  分别表示  $t_1$ 、 $t_2$  时刻的生物量,ARG 的单位分别为  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ 。

### 1.4.4 数据处理

应用SPSS13.0中一般线性模型(General Linear Model)的重复测量数据的方差分析(Repeated-Measures)和多元方差分析(Multivariate)进行数据分析处理,线性回归分析采用Regression中的Linear过程进行分析。

## 2 结果

### 2.1 地上生物量的响应

不同放牧制度和放牧强度下牧草生长季地上总生物量发生明显变化(图1)。不论是暖季放牧(6月1

日—10月31日)还是冷季放牧(11月1日—第2年5月31日),随着放牧强度的增加,地上生物量呈减小趋势,其中重度放牧减小幅度最明显。方差分析表明,放牧强度对暖季草场地上总生物量的影响极显著( $P < 0.01$ ),对冷季草场地上总生物量的影响不显著( $P > 0.05$ );放牧时间(年度)对暖季放牧各处理组的生物量影响不显著( $P > 0.05$ ),对冷季放牧各处理组的生物量影响极显著( $P < 0.01$ )。暖季放牧草场对照区的生物量极显著地高于其它放牧区( $P < 0.01$ ),轻度放牧区显著地高于中度和重度放牧区( $P < 0.05$ ),但中度和重度放牧区之间地差异不显著( $P > 0.05$ ) (图1)。

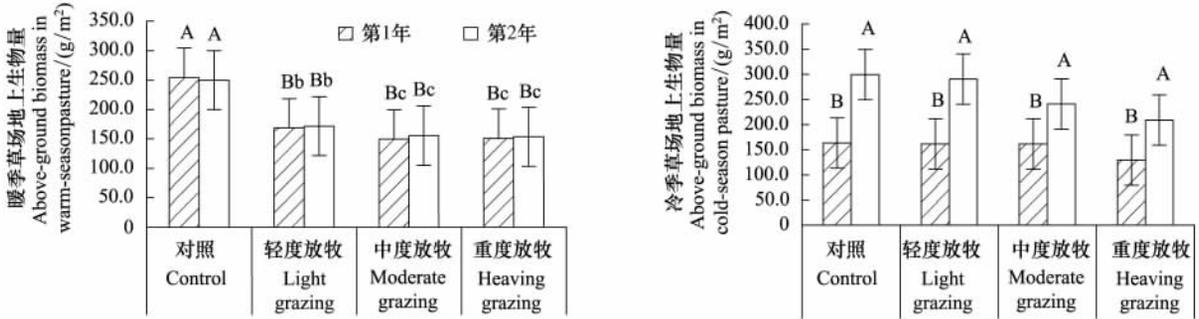


图1 牧草生长季(6—9月)地上总生物量的变化

Fig. 1 Change of total above-ground biomass in forage growing season (from June to September)

### 2.2 地下生物量的响应

经过2a的连续放牧,不论是暖季放牧还是冷季放牧,各土层地下生物量随放牧强度的增大呈明显下降趋势(图2)。暖季放牧对照组0—30cm的地下生物量(包括活根和死根)干物质达到4948.8 g/m²,它分别是轻度、中度和重度放牧的1.1、1.6倍和1.7倍;冷季放牧对照组0—30cm的地下生物量(包括活根和死根)干物质达到5112 g/m²,它分别是轻度、中度和重度放牧的1.2、1.5倍和1.7倍。暖季放牧各放牧处理0—10cm地下生物量占0—30cm总地下生物量的88.04%—89.37%,10—20cm占7.14%—9.34%,20—30cm占2.25%—3.5%;冷季放牧各放牧处理0—10cm地下生物量占0—30cm总地下生物量的88.01%—91.14%,10—20cm占5.44%—8.04%,20—30cm占3.42%—3.94%。方差分析表明,放牧强度对暖季放牧各土层地下生物量的影响显著( $P < 0.05$ ),对冷季放牧各土层地下生物量的影响不显著( $P > 0.05$ );土壤深度对暖季和冷季放牧草场地下生物量的影响极显著( $P < 0.01$ )。暖季放牧草场0—30cm、0—10cm和10—20cm地下生物量在对照和轻度放牧之间、中度放牧和重度放牧之间的差异不显著( $P > 0.05$ ),但对照和轻度放牧0—30cm、0—10cm和10—20cm地下生物量显著地高于中度放牧和重度放牧( $P < 0.05$ ),20—30cm地下生物量在各放牧处理组之间的差异不显著( $P > 0.05$ )。

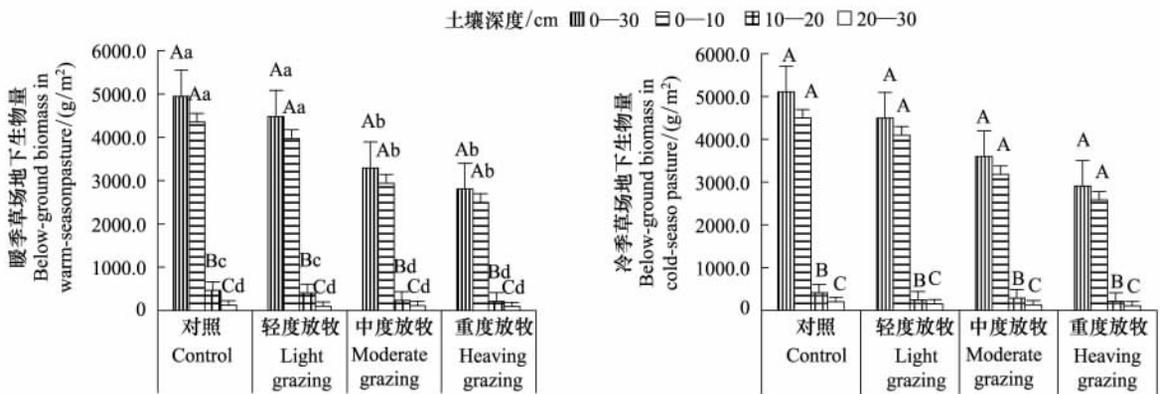


图2 8月中旬地下生物量的变化

Fig. 2 Change of below-ground biomass in Mid-August

### 2.3 地上地下生物量的分配

经过 2 a 的连续放牧 6—9 月份地上平均生物量随放牧强度的增大均呈线性下降趋势, 暖季放牧草场达到极显著水平 ( $R = -0.9721$ ,  $P < 0.01$ ), 冷季放牧草场达到显著水平 ( $R = -0.8802$ ,  $P < 0.05$ ); 8 月中旬 0—30 cm 地下生物量与放牧强度之间呈极显著的负相关关系 ( $R_{\text{暖季}} = -0.9976$ ,  $R_{\text{冷季}} = -0.9833$ ,  $P < 0.01$ ) (图 3)。放牧强度和放牧制度明显地影响植物地上、下生物量及光合产物在植物不同部位的分配(图 3, 表 2)。方差分析表明, 放牧强度对牧草生长季地下生物量(包括活根和死根)与地上生物量的比值影响不显著 ( $P > 0.05$ ), 但放牧制度(暖季放牧和冷季放牧)对牧草生长季地下生物量(包括活根和死根)与地上生物量的比值影响显著 ( $P < 0.05$ )。在冷季放牧草场, 牦牛放牧时牧草已经枯萎, 牧草生长季地下生物量与地上生物量的比值随放牧强度的增大而减小; 在暖季放牧草场, 对照地下生物量与地上生物量的比值低于轻度放牧和中度放牧、高于重度放牧。

表 2 地上地下总生物量的分配

Table 2 Distribution of above- and below-ground biomass

两季草场 Two season pasture	放牧处理 Grazing treatment			
	对照 Control	轻度放牧 Light grazing	中度放牧 Moderate grazing	重度放牧 Heaving grazing
暖季草场 Warm-season pasture	19.82a	26.11a	21.18a	18.25a
冷季草场 Cold-season pasture	17.06b	15.48b	14.94b	13.89b

同行或同列相同字母为差异不显著, 不同字母为差异显著

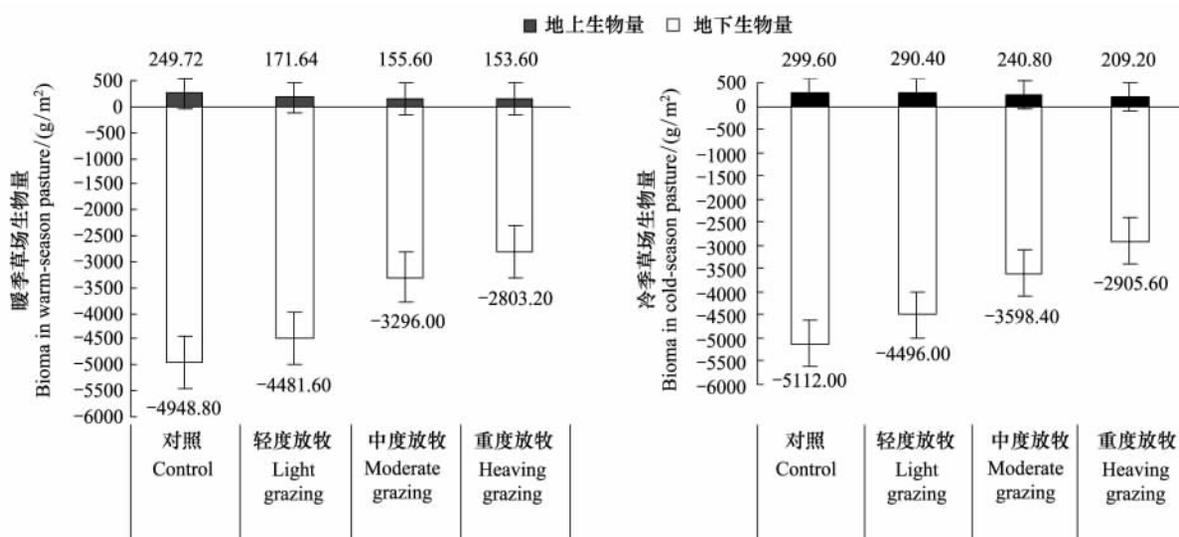


图 3 地上地下总生物量的分配

Fig. 3 Distribution of above- and below-ground biomass

### 2.4 各植物类群的绝对生长率和补偿效应的季节动态

#### 2.4.1 莎草科植物绝对生长率和补偿效应的季节动态

暖季放牧第 1 年各放牧处理莎草科植物的绝对生长率在 8 月份达到最大, 6 月份和 7 月份为欠补偿性生长, 8 月份为超补偿性生长, 中度放牧在 9 月份出现了营养的再次积累; 冷季放牧草场第 1 年各放牧处理(除了重度放牧)的绝对生长率在 6 月份达到最大, 6 月份各放牧处理、7 月份轻度放牧为等补偿性生长, 7 月份中度和重度放牧为欠补偿性生长, 8 月份中度放牧为超补偿性生长, 其它处理表现为欠补偿性生长, 对照和轻度放牧在 9 月份也出现了营养的再次积累(图 4)。暖季放牧第 2 年各放牧处理(除了轻度放牧)的绝对生长率在 8 月份达到最大, 6 月份轻度放牧为等补偿性生长, 7 月份和 8 月份为欠补偿性生长; 冷季放牧第 2 年对照和重度放牧在 6 月份、轻度和中度放牧的绝对生长率在 7 月份达到最大, 6 月份各放牧处理基本为等补

偿性生长 轻度和重度放牧 7 月份为超补偿性生长、8 月份为欠补偿性生长,对照和轻度放牧在 9 月份也出现了营养的再次积累(图 5)。

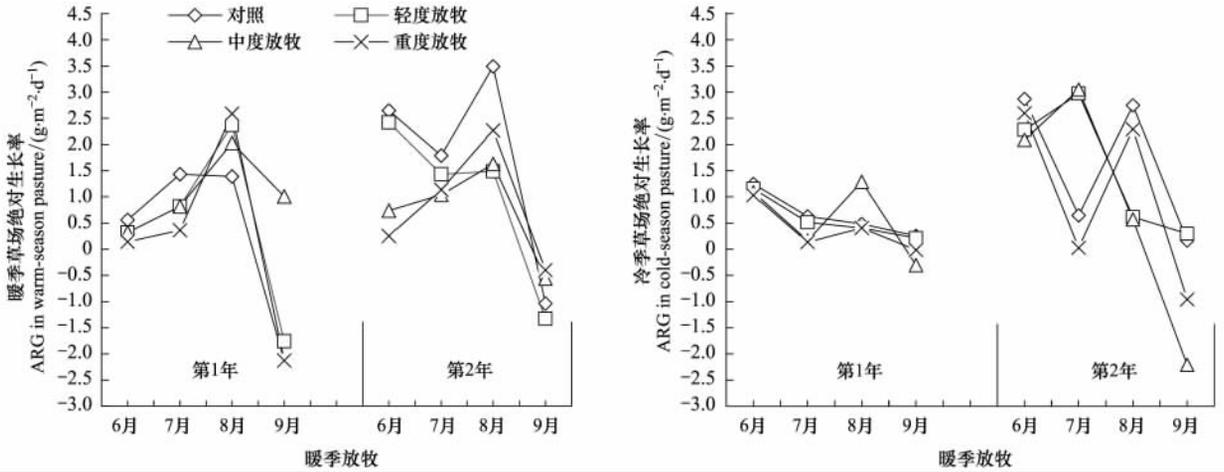


图 4 莎草科植物地上生物量生长率的季节变化

Fig. 4 Seasonal changes of growth ratio for cyperaceous plant aboveground biomass

2. 4. 2 禾草科植物绝对生长率和补偿效应的季节动态

暖季放牧第 1 年各放牧处理(除了重度放牧)禾本科植物的绝对生长率在 7 月份达到最大,6 月份和 7 月份各放牧处理(除了重度放牧)为等补偿性生长,8 月份各放牧处理为超补偿性生长,重度放牧在 9 月份出现了营养的再次积累;冷季放牧第 1 年各放牧处理禾本科植物的绝对生长率在 8 月份达到最大,6 月份和 7 月份各放牧处理基本为等补偿性生长,8 月份轻度和中度放牧为欠补偿性生长,重度放牧为超补偿性生长,各放牧处理(除了重度放牧)9 月份现了营养的再次积累(图 5)。暖季放牧第 2 年禾本科植物的绝对生长率对照在 6 月份、轻度放牧在 7 月份、中度和重度放牧在 8 月份达到最大,6 月份和 7 月各放牧处理基本为欠补偿性生长,8 月份和 9 月份为超补偿性生长;冷季放牧第 2 年各放牧处理禾本科植物的绝对生长率在 8 月份达到最大,6 月份各处理为欠补偿性生长,轻度和中度放牧 7 月份为超补偿性生长,8 月份为欠补偿性生长(图 5)。

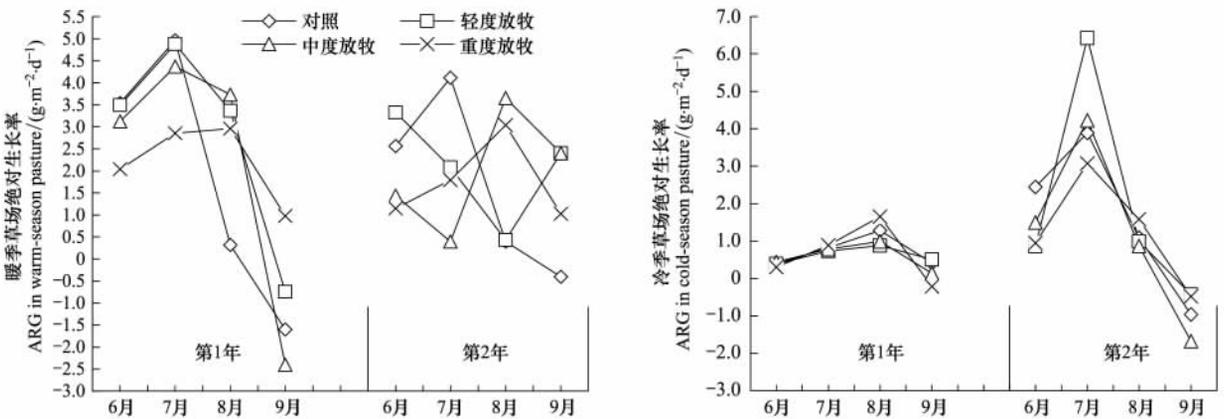


图 5 禾本科植物地上生物量生长率的季节变化

Table 5 Seasonal changes of growth ratio for gramineous plant aboveground biomass

2. 4. 3 阔叶植物绝对生长率和补偿效应的季节动态

在暖季放牧草场,放牧第 1 年各放牧处理阔叶草植物的绝对生长率在 7 月份达到最大,6 月份和 7 月份各放牧处理(除了重度放牧)基本为超补偿性生长,重度放牧为等补偿性生长,8 月份(除了重度放牧)为欠补偿性生长,重度放牧为等补偿性生长,中度和重度放牧在 9 月份出现了营养的再次积累;冷季草场放牧第 1 年

各放牧处理阔叶草植物的绝对生长率在 6 月份达到最大 6 月份各放牧处理基本为等补偿性生长、8 月份为超补偿性生长,各放牧处理(除了对照)在 9 月份出现了营养的再次积累(图 6)。暖季放牧第 1 年各放牧处理(除了重度放牧)阔叶植物的绝对生长率在 8 月份达到最大 6 月份放牧处理为超补偿性生长、8 月份为欠补偿性生长;冷季放牧第 2 年各放牧处理阔叶植物的绝对生长率在 6 月份达到最大 6 月份各处理(除了重度放牧)为超补偿性生长 7 月份为欠补偿性生长 8 月份重度放牧出现了营养的再次积累(图 6)。

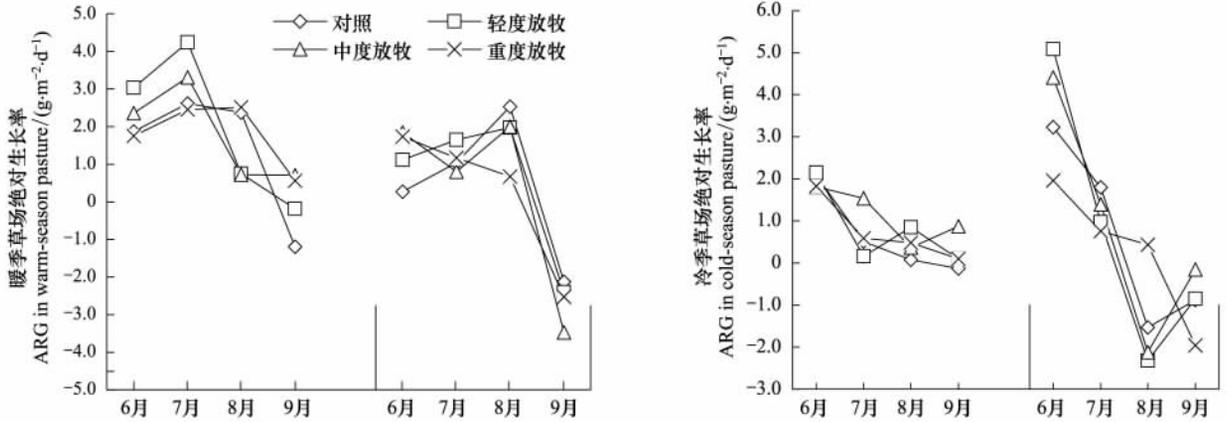


图 6 阔叶植物地上生物量生长率的季节变化

Fig. 6 Seasonal changes of growth ratio for forb aboveground biomass

2.4.4 各植物类群绝对生长率的年动态变化

在暖季放牧草场,放牧第 1 和第 2 年各放牧处理的总生物量均表现为欠补偿性生长,但禾本科植物均表现为超补偿性生长;莎草科植物放牧第 1 年轻度和重度放牧为超补偿性生长,重度放牧为欠补偿性生长,但第 2 年各放牧处理均表现为欠补偿性生长;阔叶植物在放牧第一年均表现为超补偿性生长,但第 2 年(除了轻度放牧)均为欠补偿性生长(表 3)。在冷季放牧草场,放牧第 1 和第 2 年各放牧处理(除了重度放牧)的总生物量均表现为等补偿性生长;莎草科植物在放牧第 1 年(除了重度放牧)基本为等补偿性生长,第 2 年轻度放牧为等补偿性生长,中度和重度放牧为欠补偿性生长;禾本科植物在放牧第 1 和第 2 年(除了轻度放牧)基本为等补偿生长;阔叶植物在放牧第 1 年基本为超补偿生长,第 2 年变化不明显(表 3)。

表 3 不同植物类群地上生物量生长率的年动态变化

Table 3 Annual changes of growth ratio for different plant group aboveground biomass

		暖季草场 Warm-season pasture				冷季草场 Cold-season pasture			
		对照 Control	轻度放牧 Light grazing	中度放牧 Moderate grazing	重度放牧 Heavy grazing	对照 Control	轻度放牧 Light grazing	中度放牧 Moderate grazing	重度放牧 Heavy grazing
第 1 年	总生物量	1.4125	1.2850	1.0925	0.9300	0.9500	1.0300	0.8900	0.8800
The 1st year	莎草	0.3125	0.4375	1.0450	0.2400	0.6475	0.5675	0.5525	0.3825
	禾草	1.8050	2.7475	2.2050	2.2075	0.7250	0.6275	0.5875	0.6575
	阔叶草	1.4150	1.9600	1.7750	1.8175	0.6350	0.8150	1.1475	0.7500
第 2 年	总生物量	3.0725	1.8675	1.8250	1.2200	1.6725	1.8000	1.9475	1.0400
The 2nd year	莎草	1.7225	1.0025	0.7125	0.8150	1.6000	1.5325	0.8675	0.9825
	禾草	1.6675	2.0600	1.9725	1.7525	1.6150	1.9600	1.2275	1.2800
	阔叶草	0.4275	0.5850	0.2925	0.2600	0.6550	0.7225	0.8825	0.3000

3 讨论和结论

3.1 放牧对地上地下生物量及分配规律的影响

放牧对植物的直接影响是通过采食植物的叶片、茎秆,从而降低植物的叶面积指数,干扰了碳水化合物的

合成与供给,以及可贮藏性营养物质的积累,从而影响植物正常生长发育<sup>[23-24]</sup>。随着载畜率的增加,牧草的再生能力降低,且其分蘖数、叶量、株高、生长速度、单株干物质及总生物量均下降<sup>[25-27]</sup>。在适度放牧下,放牧可促进草地植物生长的作用,能够维持草地生产力,或可以起到改良草地的作用<sup>[18, 28]</sup>,但是随着放牧强度的增加,家畜对牧草采食的强度和对草地的践踏作用增大,对群落的结构组成和生产力产生较大影响<sup>[29-31]</sup>。本试验中,牦牛放牧对小嵩草草甸地上、地下生物量的积累显示出强烈的放牧效应,地下生物量(包括活根和死根)与地上生物量随放牧率的增大而减小,这与 Eddy<sup>[2]</sup>和王艳芬等<sup>[3]</sup>的研究结果完全相反。王艳芬等<sup>[3]</sup>报道内蒙古典型草原 0—30 cm 土层最高来超过 2000 g/m<sup>2</sup>(包括活根和死根),本试验 0—10 cm 地下生物量达 2500—4500 g/m<sup>2</sup>(包括活根和死根),0—30 cm 达 2800—5100 g/m<sup>2</sup>。Eddy<sup>[2]</sup>报道,0—10 cm 地下生物量占 0—30 cm 总地下生物量的 50%—60%,王艳芬等<sup>[3]</sup>的报道是 64%—75%,而本试验的结果是 88%—92%。由于很难区分地下死、活根系,所以本试验中地下生物量所反应的地下与地上生物量之间的比值并不是真正的光合产物在地上、地下生物量之间的分配关系,但仍然可以说明光合产物在地上、地下分配差异的大体趋势;另外,1999 年牧草生长季节的降水量比 1998 年要大,这是影响草场生物量变化的关键因素<sup>[32]</sup>,这也证实了地上生物量更易受降水和气温的影响<sup>[33-35]</sup>。另外,不论是暖季放牧还是冷季放牧,各处理 20—30 cm 地下生物量的比例相对稳定,其次为 10—20 cm,这与王艳芬等<sup>[3]</sup>人内蒙古典型草原、董全民等<sup>[32]</sup>在小嵩草草甸、王启基等<sup>[36]</sup>在矮嵩草草甸上的结论基本一致。

### 3.2 放牧对地上生物量再生性能和补偿效应的影响

天然草地的牧草生产从区域水平讲,主要决定于气候、地形和土壤等环境因子。但对同一块草地而言,这些条件几乎是恒定的或有规律变化的,人为活动(包括家畜放牧)构成影响草地生产最主要的因素,这对利用较强的草场尤其如此<sup>[37]</sup>。放牧退化的草地具有较低的牧草生产力,但也有认为放牧能促进草地植物生长的<sup>[38-42]</sup>,并且提出植物对动物放牧具有超补偿性生长,但放牧对草地生产力的影响决定于促进与抑制间的净效果,与立地条件和管理措施紧密相关<sup>[18-19, 43]</sup>。食植者的采食影响植物生产力和植物的补偿性生长是生态学的一般过程<sup>[39, 44]</sup>,但超补偿性生长现象亦即放牧优化假说成立却不是一定发生的:它与植物被采食前后的状况和环境条件密切相关,也与草地的放牧史有较强关系<sup>[8, 43]</sup>。Dyer 等<sup>[45]</sup>认为草地植物产量与放牧强度是非线性的,即草地植物产量是随着放牧强度的增加而先增加,至某一点时达到最大值,而后下降。放牧强度对草地生产力有一定的影响,适宜的放牧强度可以削减草地群落的冗余程度,提高草地群落的补偿生长或超补偿生长,从而提高草地的初级生产力,从而保证草地持续利用<sup>[46-47]</sup>。王刚等依据人工草地植物种内竞争的关系将补偿分为不足补偿、精确补偿和超补偿三类,这与 Trlica<sup>[8]</sup>三种观点相对应。

本试验中,放牧强度对莎草科植物、禾本科植物和阔叶植物地上生物量绝对生长率的影响明显不同,牧草生长季禾本科植物的绝对生长率大于同期的莎草科植物和阔叶植物,莎草科植物的绝对生长率最小,表现在补偿效应上禾本科植物的补偿生长最明显,莎草植物的补偿效应不明现,阔叶植物居于二者之间;另外放牧制度对莎草科植物、禾本科植物和阔叶植物地上生物量绝对生长率的影响也明显不同,暖季放牧各处理的补偿效应优于冷季放牧。这是由于冷季草场在牧草生长期不放牧,因此牧草生长初期禾草和莎草对杂草的拟制作用比较弱,杂草的绝对生长率大于禾草和莎草,但随着时间的推移,禾草和莎草对杂草的拟制作用增强,杂草的绝对生长率总体上呈下降趋势;暖季草场的牧草生长期正是牦牛的放牧期,牦牛对优良牧草不同程度的采食行刺激期快速生长,以补偿优良牧草的损失;随着放牧强度的提高,在重度放牧情况下,虽然该种功能补偿形式可以实现在该利用率下优良牧草地上生物量降低的部损失,但多为牦牛不喜食或不可采食的杂类草,这与重牧或过度放牧可降低牧草早期的再生能力,但可加快后期的再生速度,即后期牧草补偿性生长较明显的结论一致<sup>[28, 48]</sup>,而且韩国栋等<sup>[39]</sup>认为植物被家畜采食后的补偿性生长是一个普遍存在的生态学过程,植物的补偿性生长应从植物群落、种群及植物个体不同等级水平来考虑,植物净生长量应同时考虑地上和地下部分。刘颖等<sup>[37]</sup>通过对放牧强度对羊草草地植被再生性能的影响研究表明,在适度放牧强度下,再生草量和再生速率都最大,说明一定程度的放牧能够促进牧草再生,牧草具有补偿性或超补偿性生长的特点,这与本

研究的结果基本一致。张荣华等<sup>[49]</sup>研究了模拟放牧强度对针茅再生性能的影响,结果表明随着放牧时间的变化,针茅的再生速度、再生草产量和再生速率都在减小。在春季利用时随着放牧强度的增加,中度放牧下针茅的再生速度最快,再生草量和再生速率最大。王文娟等<sup>[17]</sup>通过研究放牧格局和生境资源对矮嵩草分株生物量分配和补偿性生长的影响发现,矮嵩草分株仅在牧道草地发生了超补偿,即中度放牧、一定的环境胁迫、植物生长缓慢、耐牧性和抗逆性较强,这可能是其发生超补偿的重要原因,说明补偿生长水平的高低依赖于采食对植物生长速率和生产影响机制的综合平衡<sup>[44-50]</sup>。

总的来说,食植者的采食影响植物生产力和植物的补偿性生长是生态学的一般过程<sup>[39-45]</sup>,但超补偿性生长现象亦即放牧优化假说成立却不是一定发生的,它与植物被采食前后的状况和环境条件密切相关<sup>[10-44]</sup>,也和不同草地类型、不同放牧利用方式、不同植物种有很强的关系<sup>[2, 8, 12, 14, 32, 37-39, 48-49]</sup>。从本研究的结果可以看出,放牧制度和放牧强度对小嵩草高寒草甸对地上地下生物量及其分配有重要影响,暖季放牧草场各放牧处理不同植物类群均存在超补偿生长,但莎草科和禾本科植物在的超补偿生长在 8 月份,阔叶植物的超补偿生长发生在 6 月和 7 月份,禾本科植物的超补偿生长效应强于莎草科植物和阔叶植物,轻度和中度放牧的补偿效应更明显;冷季放牧下不同植物类群也存在超补偿生长,但补偿效应不明显。因此,暖季适度(轻、中度)放牧利用更有利于引起超补偿,而重度利用对植被的稳定产生潜在的不利影响。

## References:

- [1] McKenzie F R. Influence of grazing frequency and intensity on tiller appearance and death rates of *Lolium perenne* L. under subtropical conditions. *Australian Journal of Agricultural Research*, 1997, 48(3): 337-342.
- [2] van der Maarel E, Titlyanova A. Above-ground and below-ground biomass relations in steppes under different grazing conditions. *Oikos*, 1989, 56(3): 364-370.
- [3] Wang Y F, Wang S P. Influence of different stocking rates on belowground biomass in Inner Mongolia steppe. *Acta Agrestia Sinica*, 1999, 7(3): 198-202.
- [4] Duan M J, Gao Q Z, Wan Y F, Li Y E, Guo Y Q, DanJiu L B, LuoSang J C. Effect of grazing on community characteristics and species diversity of *Stipa purpurea* alpine grassland in Northern Tibet. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(14): 3892-3900.
- [5] Wang M J, Han G D, Cui G W, Zhao M L. Effects of grazing intensity on the biodiversity and productivity of meadow steppe. *Chinese Journal of Ecology*, 2010, 29(5): 862-868.
- [6] Belsky A J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist*, 1996, 127(6): 870-892.
- [7] Strauss S Y, Agrawal A A. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology and Evolution*, 1999, 14(5): 179-185.
- [8] Holechek J L. Livestock grazing impacts on public lands: a viewpoint. *Journal of Range Management*, 1981, 34(3): 251-254.
- [9] McNaughton S J. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 1983, 40(3): 329-336.
- [10] Trlica M J, Rittenhouse L R. Grazing and plant performance. *Ecological Applications*, 1993, 3(1): 21-23.
- [11] McNaughton S J. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, 1979, 113(5): 691-703.
- [12] Hart R H, Balla E F. Forage production and removal from western and crested wheat grasses under grazing. *Journal of Range Management*, 1982, 35(3): 362-366.
- [13] Paige K N, Whitham T G. Overcompensation in response to mammalian herbivory: the advantage of being eaten. *The American Naturalist*, 1987, 129(3): 407-416.
- [14] Dyer M I, Bokhari U G. Plant-animal interactions: studies of the effects of grasshopper grazing on blue grama grass. *Ecology*, 1976, 57(4): 762-772.
- [15] Owen D F, Wiegert R G. Mutualism between grasses and grazers: an evolutionary hypothesis. *Oikos*, 1981, 36(3): 376-378.
- [16] Ma H B, Yu Z J. Review on the research of plant compensation effect for grazing grassland. *Journal of Agricultural Sciences*, 2006, 27(1): 63-67.
- [17] Wang W J, Zang Y M, Li Y N, Xi B, Guo H, Zhu Z H. Effects of grazing disturbance pattern and nutrient availability on biomass allocation and compensatory growth in *Kobresia humilis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(5): 2186-2194.
- [18] Peng Q, Wang N, Zhang J J. Relationship between the pasture plants and grazing. *Journal of Ningxia Agricultural College*, 2004, 25(4): 76-79, 96-96.

- [19] Belsky A J, Carson W P, Jensen C L, Fox G A. Overcompensation by plants: herbivore optimization or red herring? *Evolutionary Ecology*, 1993, 7(1): 109–121.
- [20] Hart R H. Plant biodiversity on shortgrass steppe after 55 years of zero, light, moderate, or heavy cattle grazing. *Plant Ecology*, 2000, 155(1): 111–118.
- [21] Humphrey J W, Patterson G S. Effects of late summer cattle grazing on the diversity of riparian pasture vegetation in an upland conifer forest. *Journal of Applied Ecology*, 2000, 37(6): 986–996.
- [22] Sinclair A R E. The resource limitation of trophic levels in tropical grassland ecosystems. *Journal of Animal Ecology*, 1975, 44(2): 497–520.
- [23] Xu Z X, BaTu C L, Wei Z J, Duan C Q, Zhao G, ZhaoHe S T. Relationship between herbage regrowth and dynamics of carbohydrate storage. *Acta Prataculturae Sinica*, 1993, 2(4): 13–18.
- [24] Xu Z X, Bai Y F. The Study on changing patterns of carbohydrate reserves in Inner Mongolia steppe rangeland. *Acta Prataculturae Sinica*, 1994, 3(4): 27–31.
- [25] Veiga J, Da B. Effect of grazing management upon a dwarf elephant grass pasture. *Science and Engineering*, 1984, 45(6): 1642–1643.
- [26] Christtiansen S O, Srejecor T. Grazing effects on shoot and root dynamics and above- and below-ground non-structural carbohydrate in Caucasian bluestem. *Grass and Forage Science*, 1988, 43(2): 111–119.
- [27] Liu W, Zhou L, Wang X. Responses of plant and rodents to different grazing intensity. *Acta Ecologica Sinica*, 1999, 19(3): 376–382.
- [28] Li Y H, Wang S P. Response of plant and plant community to different stocking rates. *Grassland of China*, 1999, (3): 11–19.
- [29] Hart R H, Clapp S, Test P S. Grazing strategies, stocking rates, and frequency and intensity of grazing on western wheatgrass and blue grama. *Journal of Range Management*, 1993, 46(2): 122–126.
- [30] Kenneth C O, Brethour J R, Launchbaugh J L. Shortgrass range vegetation and steer growth response to intensive-early stocking. *Journal of Range Management*, 1993, 6(2): 127–131.
- [31] Mathews J N A. The benefits of overcompensation and herbivory: the difference between coping with herbivores and liking them. *The American Naturalist*, 1994, 144(3): 528–533.
- [32] Dong Q M, Li Q Y, Ma Y S, Shi J J. Effects of yak stocking rates on aboveground and belowground biomass on *Kobresia parva* alpine meadows. *Journal of Sichuan Grassland*, 2004, (2): 20–27.
- [33] McNaughton S J. Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs*, 1985, 55(3): 259–294.
- [34] Hunt R, Nicholls R O. Stress and the coarse control of growth and root-shoot partitioning in herbaceous plants. *Oikos*, 1986, 47(2): 149–158.
- [35] Andren O, Paustian K. Barley straw decomposition in the field: a comparison of models. *Ecology*, 1987, 68(5): 1190–1200.
- [36] Wang Q J, Zhou L, Wang F G. Effect analysis of stocking intensity on the structure and function of plant community in winter-spring grassland // *Haibei Research Station of Alpine meadow Ecosystem, the Chinese Academy of Sciences, Alpine Meadow Ecosystem*, eds. *Alpine Meadow Ecosystem*. Beijing: Science Press, 1995, 4: 353–264.
- [37] Liu Y, Wang D L, Han S J, Wang X. Effect of grazing intensity on the regrowth capability in *Leymus chinensis* grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 2004, 13(6): 39–44.
- [38] Wang S P, Wang Y F. Study on over-compensation growth of *Cleistogenes squarrosa* population in inner Mongolia steppe. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(4): 413–418.
- [39] Han G D, Li B, Wei Z J, Yang J, Lü X, Li H. Plant compensatory growth in the grazing system of *Stipa breviflora* desert steppe I Plant net productivity. *Acta Agrestia Sinica*, 1999, (1): 1–7.
- [40] Liu Y, Wang D L, Wang X, Ba L, Sun W. The effect of grazing intensity on vegetation characteristics in *Leymus chinensis* grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 2002, 11(2): 22–28.
- [41] Li J H, Li Z Q, Ren J Z. The effects of grazing on grassland plants. *Acta Prataculturae Sinica*, 2002, 11(1): 4–11.
- [42] Vickery P J. Grazing and net primary production of a temperate grassland. *Journal of Applied Ecology*, 1992, 9(1): 307–314.
- [43] Noy-Meir I. Compensating growth of grazed plants and its relevance to the use of rangelands. *Ecological Applications*, 1993, 3(1): 32–34.
- [44] Li W J. The evaluation of the research on the grazing optimization hypothesis. *Grassland of China*, 1999, (4): 61–65.
- [45] Dyer M I, Tumer C L, Seastedt T R. Herbivory and its consequences. *Ecological Applications*, 1993, 3(1): 10–16.
- [46] Zhang R, Du G Z. Redundance and compensation of grazed grassland communities. *Acta Prataculturae Sinica*, 1998, 7(4): 13–19.
- [47] Rong Y P, Han J G. Plant compensatory growth in the grazing system of cultivated pasture of the Agro-Pastoral transitional zone. *Acta Agrestia Sinica*, 2005, 13(Supplement): 62–66.
- [48] Wang S P, Wang Y F, Li Y H, Chen Z Z. The influence of different stocking rates on herbage regrowth and aboveground net primary production. *Acta Agrestia Sinica*, 1998, 6(4): 276–281.
- [49] Zhang R H, An S Z, Yang H K, Li H, Li J B. Effect of simulate grazing intensity on regrowth capability of *Stipa capillata*. *Prataculturae Sinica*, 1999, 18(4): 31–35.

2008, 25(4): 141-144.

- [50] Turner C L, Seastedt T R, Dyer M I. Maximization of aboveground grassland production: the role of defoliation frequency, intensity, and history. *Ecological Applications*, 1993, 3(1): 175-186.

#### 参考文献:

- [3] 王艳芬, 汪诗平. 不同放牧率对内蒙古典型草原地下生物量的影响. *草地学报*, 1999, 7(3): 198-202.
- [4] 段敏杰, 高清竹, 万运帆, 李玉娥, 郭亚奇, 旦久罗布, 洛桑加措. 放牧对藏北紫花针茅高寒草原植物群落特征的影响. *生态学报*, 2010, 30(14): 3892-3900.
- [5] 王明君, 韩国栋, 崔国文, 赵萌莉. 放牧强度对草甸草原生产力和多样性的影响. *生态学杂志*, 2010, 29(5): 862-868.
- [16] 马红彬, 余治家. 放牧草地植物补偿效应的研究进展. *农业科学研究*, 2006, 27(1): 63-67.
- [17] 王文娟, 臧岳铭, 李英年, 席博, 郭华, 朱志红. 放牧格局和生境资源对矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 分株生物量分配和补偿性生长的影响. *生态学报*, 2009, 29(5): 2186-2194.
- [18] 彭祺, 王宁, 张锦俊. 放牧与草地植物之间的相互关系. *宁夏农学院学报*, 2004, 25(4): 76-79, 96-96.
- [23] 许志信, 巴图朝鲁, 卫智军, 段淳清, 赵刚, 昭 and 斯图. 牧草再生与贮藏碳水化合物含量变化关系的研究. *草业学报*, 1993, 2(4): 13-18.
- [24] 许志信, 白永飞. 干草原牧草贮藏碳水化合物含量变化规律的研究. *草业学报*, 1994, 3(4): 27-31.
- [27] 刘伟, 周立, 王溪. 不同放牧强度对植物及啮齿动物作用的研究. *生态学报*, 1999, 19(3): 378-382.
- [28] 李永宏, 汪诗平. 放牧对草原植物的影响. *中国草地*, 1999, (3): 11-19.
- [32] 董全民, 李青云, 马玉寿, 施建军. 牦牛放牧率对小嵩草高寒草甸地上、地下生物量的影响初析. *四川草原*, 2004, (2): 20-27.
- [36] 王启基, 周立, 王发刚. 放牧率对冬春草场植物群落结构及功能的效应分析//中国科学院北海高寒草甸生态系统定位站, 高寒草甸生态系统, 北京: 科学出版社, 1995, (4): 353-364.
- [37] 刘颖, 王德利, 韩士杰, 王旭. 放牧强度对羊草草地植被再生性能的影响. *草业学报*, 2004, 13(6): 39-44.
- [38] 汪诗平, 王艳芬. 不同放牧率下糙隐子草种群补偿性生长的研究. *植物学报*, 2001, 43(4): 413-418.
- [39] 韩国栋, 李博, 卫智军, 杨静, 吕雄, 李宏. 短花针茅草原放牧系统植物补偿性生长的研究——I. 植物净生长量. *草地学报*, 1999, (1): 1-7.
- [40] 刘颖, 王德利, 王旭, 巴雷, 孙伟. 放牧强度对羊草草地植被特征的影响. *草业学报*, 2002, 11(2): 22-28.
- [41] 李金花, 李镇清, 任继周. 放牧对草原植物的影响. *草业学报*, 2002, 11(1): 4-11.
- [44] 李文建. 放牧优化假说研究述评. *中国草地*, 1999, (4): 61-65.
- [46] 张荣, 杜国祯. 放牧草地群落的冗余与补偿. *草业学报*, 1998, 7(4): 13-19.
- [47] 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. *草地学报*, 2005, 23(增刊): 62-66.
- [48] 汪诗平, 王艳芬, 李永宏, 陈佐忠. 不同放牧率对草原牧草再生性能和地上净初级生产力的影响. *草地学报*, 1998, 6(4): 276-281.
- [49] 张荣华, 安沙舟, 杨海宽, 李海, 李军保. 模拟放牧强度对针茅再生性能的影响. *草业科学*, 2008, 25(4): 141-144.