

doi: 10.7522/j.issn.1000-0240.2015.0151

Mao Shaojuan, Wu Qihua, Li Hongqin, et al. Effects of grazing intensity on species diversity and biomass in alpine-cold forb meadow on the Tibetan Plateau [J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2015, 37(5): 1372-1380. [毛绍娟, 吴启华, 李红琴, 等. 放牧强度对高寒杂草类草甸群落结构及生物量的影响[J]. 冰川冻土, 2015, 37(5): 1372-1380.]

放牧强度对高寒杂草类草甸群落结构及生物量的影响

毛绍娟^{1 3}, 吴启华^{1 3}, 李红琴^{1 2}, 张法伟^{1 2}, 李英年^{1 2*}

(1. 中国科学院 西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001; 2. 中国科学院 高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要: 分析了不同放牧强度下青藏高原高寒杂草类草甸植物群落种类组成与结构、物种多样性、生物量的变化状况。结果表明: 重牧(HG)条件下草层垂直分化不明显, 仅 1 层结构, 而轻牧(LG)和中牧(MG)与对照(CK)条件下禾草和矮嵩草能得到较好的生长, 草场垂直结构分异为 2 层; 不同放牧强度下莎草科、禾本科和杂类草的重要值变化趋势不尽相同, HG 会导致种类组成的下降, CK 和适度放牧下种类组成仍保持较高的水平; 尽管短期过度放牧抑制了优良牧草的生长和发育, 种类组成降低, 但因放牧时间短, 组成群落的主要优势种具有较强的耐牧性以及植物生态-生物学特性和遗传性, 其群落结构是稳定的; 植物地上生物量表现出 $MG > LG > CK > HG$, 即适度放牧可提高地上生物量; 地下生物量在 CK 条件下最高, 其次为 MG、HG 和 LG, CK、MG 与 LG、HG 有显著性差异。植物根冠比从大到小依次为 HG、CK、MG、LG, HG 的根冠比显著大于 LG。

关键词: 高寒杂草类草甸; 牧压强度; 物种丰富度; 地上/地下生物量

中图分类号: S812.8 **文献标志码:** A **文章编号:** 1000-0240(2015)05-1372-09

0 引言

群落层次结构、物种多样性与生态系统功能的关系是当前生态学领域研究的热点问题之一^[1-2]。研究表明, 物种多样性、群落层次结构对生态系统功能过程具有重要的作用, 是控制生态系统生产力与稳定性的重要因素^[3-6]。在讨论物种多样性与生态系统功能时, 生产力受物种多样性的影响也是一个重要的生态系统功能特征, 即生产力水平的高低是生态系统功能的重要表现形式之一。功能群是生态学研究常用的一个重要的功能分类单位, 用以解释不同演替梯度或生境中物种多样性格局、层次结构的变化及与生态系统功能的关系^[7]。

封育和放牧是草地群落最重要的人为干扰因素, 有关放牧影响下草地群落植物多样性、功能群、层次结构及生产力的变化情况, 国内外已有大量研究。杨殿林等^[8]研究了不同放牧强度对贝加尔

针茅草原群落植物多样性对生产力的影响, 表明群落初级生产力随放牧强度的增加而下降, 群落适口性差、耐牧的杂草类植物渐趋增加。许岳飞等^[9]对青藏高原高山嵩草草甸的研究表明, 随放牧牦牛强度增加, 群落物种数、多样性、地上生物量均显著降低。Snyman^[10]对南非半干旱草原的研究也表明, 重度放牧会导致草地物种多样性降低, 群落结构简单化, 生产力下降。青藏高原高寒杂草类草甸虽然面积较小, 多分布于冰缘稀疏植被下沿的夏季放牧草场, 以及以斑块状镶嵌于高寒退化草甸中, 但因该类草地的利用(放牧)正值植物生长期的夏季进行, 植物在发生光合作用的同时被家畜觅食利用, 不同于冬季放牧草场在生长期可得到充分的生长, 其植物群落结构的变化直接受到放牧利用的影响。但对于该类区域放牧强度对生态系统变化特征影响的研究至今仍处空白。为此, 本研究在夏季放牧草场的杂草类草甸设计放牧梯度试验, 对不同放牧强

收稿日期: 2015-05-08; 修订日期: 2015-07-10

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(B类)项目(XDB03030502); 国家自然科学基金项目(31270523; 31070437)资助

作者简介: 毛绍娟(1989-), 女, 青海西宁人, 2012年毕业于内蒙古师范大学, 现为中国科学院西北高原生物研究所读硕士研究生, 主要从事植被生态学研究。E-mail: sailshell@163.com

* 通讯作者: 李英年, E-mail: ynli@nwipb.cas.cn.

度下高寒杂草类草甸植物群落结构、多样性、生物量等进行分析,为夏季牧场的合理放牧提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于在青海省门源县境内海北高寒草甸生态系统国家野外科学观测研究站(海北站)附近。海北站地处青藏高原东北隅祁连山北支冷龙岭东段南麓坡地(37°29′~37°45′N, 101°12′~101°23′E, 海拔3 200~3 600 m)。该区位于亚洲大陆腹地,具有明显的高原大陆性气候,东南季风及西南季风微弱,气温极低,无明显四季之分,仅有冷暖季之别,干湿季分明。年均气温-1.7℃,降水量约560 mm,降水主要集中于5-9月,约占年降水量的80%,年平均日照时数2 462.7 h^[11]。

放牧梯度试验样地位于海北站东北9 km处祁连山冷龙岭南麓坡地冰雪缘下沿、金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛草甸上沿的高寒杂草类草甸,属夏季放牧草场。优势种及伴生种主要有青藏苔草(*Carex moorcrofti*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、重齿风毛菊(*Saussurea katochaete*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、异针茅(*Stipa aliena*)等^[12]。土壤类型为暗沃寒冻锥形土,土壤发育年轻,土层浅薄。

1.2 材料与方法

1.2.1 样地设置与测定

试验样地地势开阔,坡度约为5°,中心点地理坐标为37°41′N、101°21′E、海拔高度3 545 m,气温比海北站低0.4℃。参照以往不同放牧强度研究^[13],设置为封育对照(CK,禁牧)、轻度放牧(LG,4.5只羊·hm⁻²)、中度放牧(MG,7.5只羊·hm⁻²)和重度放牧(HG,15只羊·hm⁻²)4种方式。试验地用围栏围封,试验羊为当地藏系绵羊。放牧按当地放牧方式在每年的6月1日-9月15日期间进行,即每年放牧时间3个半月。因5月上旬日均气温≥0℃时植物陆续返青,9月初开始气温下降,日最低可达-10℃以下。因此6月1日-9月15日也可视为植物生长期。

1.2.2 研究方法

不同放牧强度试验于2010年设计,2011年开始试验。本文植被特征调查数据系放牧试验3 a后的2013年8月中旬进行。观测时分别在不同放牧

强度试验样地设计40 m×40 m的观测区,固定标记位置后,在观测区内沿两条对角线4个角及中心点取样,样方大小为50 cm×50 cm,即5次重复。用卷尺测定植物群落5个重复的平均高度,用目测法记录总盖度;然后用卷尺测定分种高度,用目测法测定分种盖度;再用剪刀齐地面剪下各单种绿色植物体,来获得地上生物量,用内径8 cm的根钻在上述样方内分0~10 cm、10~20 cm和20~40 cm层次收集土柱(每个样方3个重复)以测定地下根系生物量。土柱带回实验室后用手扒开、分拣石粒、过筛、清洗等过程后装袋。再一并置入烘箱,在65℃烘温条件下烘干至恒重称重,并换算到g·m⁻²。其中地上生物量为分种生物量总和。

1.2.3 数据处理方法

植物物种重要值^[14-16]计算方法如下:

$$\text{重要值}(IV): IV = (\text{相对盖度} + \text{相对高度} + \text{相对生物量}) / 3 \times 100 \quad (1)$$

$$\text{丰富度指数}(R): R = S \quad (2)$$

式中: S 为物种所在样方的物种总数。

数据采用相关数学统计(Analyst Application of SAS V9.2)方法和Excel作图软件对观测数据进行统计和分析。单因子方差分析(ANOVA)和最小显著差数法(LSD)用于不同放牧强度下各指标间的比较和差异显著性检验($\alpha = 0.05$)。

2 结果与分析

2.1 不同放牧强度对植物群落结构与多样性的影响

草场植被结构变化一定程度上决定草场的优劣和功能特征的稳定性。不同放牧强度下植被的水平结构及垂直结构将发生较大变化。对高寒杂草类夏季放牧草场3 a的不同放牧强度试验发现,其水平结构主要受制于放牧绵羊的粪便污染和践踏影响,而非过度采食所引起,这从表1的单种盖度分布可得到证实。粪便污染将随放牧强度增大而趋重,被严重污染的植物种不被绵羊采食,反而因停止采食而得到充足养分的供应生长发育良好。尤其如重齿风毛菊、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)、雪白萎陵菜(*Potentilla nivea*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、矮火绒草、虎耳草(*Saxifraga*)等杂草类植物因叶片宽大且多平铺地表,不仅易受粪便的污染,而且“脏物”不易被雨水“冲刷”,反而生长强壮,单种盖度随放牧强度增加而增加,呈簇状挺立在被家畜不断啃食的低矮草场上,打乱了植物水平结构的一致性,进而也导致重要值随放牧强度的增强而增

大. HG 区绵羊密度大, 污染程度最严重, 粪便污染随处可见, 但因供草不足, 牧草虽被污染, 绵羊在饥饿的状况仍然会采食一部分; MG 和 LG 区草场面积大, 供试绵羊密度较小, 牧草污染程度较重, 但草料供应充足, 被污染的植物被舍弃不被采食, 故在景观上来看, MG 和 LG 条件下粪便污染的植物种表现较为突出. 不论是何种放牧强度, 其优质牧草如禾草类针茅、羊茅, 莎草类植物被绵羊不断啃食, 高度和盖度降低明显, 即便受到粪便污染, 也因叶片窄小易被雨水冲刷掉, 因而所表现的水平变化基本相同.

从表 1 的单种植株高度可以得出, 群落的垂直结构受放牧强度影响明显. 经过 3 a 放牧强度试验, 在放牧梯度试验地植物受家畜啃食程度不同, 群落组成和生长与封育有所不同. HG 时草料不足, 绵

羊为得到基本的饲草而增加采食次数, 加大了采食强度, 严重影响到植物的再生过程, 特别是绵羊喜食的针茅(*Stipa*)、羊茅(*Festuca*)、早熟禾(*Poa*)、矮嵩草等被反复啃食, 抑制了正常生长和发育, 使这些植物的株丛变小、变矮, 株高一般较小, 幸存的株最高达 10 cm 或以上的多属粪便污染严重的, 故草层分化仅为 1 层结构. LG 和 MG 条件下牲畜采食强度较 HG 轻, 植物的再生性也有所提高, 禾草和矮嵩草能够得到较好的生长和发育, 与 HG 相比, 株丛变大, 植株较高, 多度和盖度提高, 使草场群落的垂直结构分异为 2 层结构. 封育 3 a 的 CK 区, 组成群落种类的高度、盖度发生了明显变化(表 1), 进而改变了杂草类草甸群落结构. 那些丛生的早熟禾、异针茅等禾草类植物受该区域潮湿土壤环境的影响, 同时生长发育阶段由于没有受到牲

表 1 海北高寒杂草类草甸不同放牧强度下植物群落种类组成及重要值
Table 1 Species composition and important values of the plant communities under various grazing intensities in Haibei alpine-cold forb meadow

植物种	对照				轻牧				中牧				重牧			
	叶层高 度/cm	盖度 /%	生物量 /(g·m ⁻²)	重要值	叶层高 度/cm	盖度 /%	生物量 /(g·m ⁻²)	重要值	叶层高 度/cm	盖度 /%	生物量 /(g·m ⁻²)	重要值	叶层高 度/cm	盖度 /%	生物量 /(g·m ⁻²)	重要值
青藏苔草 <i>Carex moorcroftii</i>	15.67	15.17	10.95	14.82	6.00	16.00	12.64	15.05	9.67	15.00	11.85	14.36	7.67	18.00	11.01	19.83
二柱头蒿草 <i>Scirpus distigmaticus</i>	10.75	6.50	1.72	4.81	-	-	-	-	11.50	4.00	0.34	5.03	-	-	-	-
矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	5.50	12.33	10.71	12.18	5.17	13.00	12.99	14.04	5.00	14.67	16.91	15.66	5.33	11.67	8.30	13.99
高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	8.00	9.00	0.92	4.42	-	-	-	5.33	8.00	2.63	5.63	-	-	-	-	-
异针茅 <i>Stipa aliena</i>	19.33	12.33	12.76	16.02	11.67	14.00	22.46	22.94	11.33	11.00	21.01	18.83	12.33	15.33	16.67	25.88
草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	29.00	4.50	0.34	6.29	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
兰石草 <i>Lancea tibetica</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4.00	4.00	0.80	2.94	-	-	-	-
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	5.67	3.33	0.12	1.92	3.33	9.67	1.00	4.85	4.17	5.33	0.89	3.45	3.00	6.67	1.51	5.36
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	8.00	8.50	2.86	5.73	7.17	9.00	1.89	6.82	4.83	7.50	1.75	4.82	5.00	5.00	0.59	5.06
辐状肋柱花 <i>Lomatogonium rotatum</i>	11.00	4.00	0.04	2.93	6.00	6.00	0.12	4.35	7.50	3.00	0.02	3.28	4.50	3.00	0.01	3.56
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	-	-	-	-	4.83	4.67	0.49	3.70	-	-	-	-	3.50	3.67	0.65	3.79
矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	4.00	5.00	0.70	2.52	3.00	4.00	0.01	2.44	4.00	5.50	0.14	3.03	4.00	3.00	0.14	3.40
乳白香青 <i>Anaphalis lacteal</i>	13.00	6.00	0.27	3.97	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	16.50	3.25	0.27	3.82	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	7.00	6.00	0.38	3.05	4.25	3.50	0.08	2.86	5.25	3.00	0.16	2.66	4.33	4.67	0.23	4.28
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	6.83	6.67	0.48	4.47	-	-	-	-
紫红假龙胆 <i>Gentianella arenaria</i>	10.17	2.67	0.37	2.69	7.17	5.67	0.20	4.79	6.00	5.50	0.32	3.75	-	-	-	-
银莲花 <i>Anemone spp.</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1.50	2.00	0.01	1.57
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	7.25	6.50	0.62	3.41	5.00	13.00	0.84	6.43	5.67	3.00	0.62	3.05	4.25	6.00	1.09	5.44
线叶龙胆 <i>Gentiana farreii</i>	8.50	3.00	0.80	2.81	4.67	5.00	0.31	3.61	6.67	2.83	0.20	3.07	-	-	-	-
重齿风毛菊 <i>Saussurea katochaete</i>	7.50	2.83	0.65	2.49	5.50	5.75	0.59	4.36	5.75	7.00	0.79	4.41	4.50	6.67	1.09	5.82
虎耳草 <i>Saxifraga</i>	2.00	2.00	0.03	0.89	2.75	2.50	0.02	1.90	3.00	2.00	0.04	1.58	2.25	2.00	0.04	2.00

畜的啃食和践踏,得到充分的生长和发育,植株高度增加,丛径相应增大,盖度比放牧试验区高,形成密集的上层,青藏苔草(*Carex moorcroftii*)、西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*)等也得到急剧生长同处一层次,群落形成第1层。而其他杂草类等组成了第2层,所表现的层次分异比LG和MG样地更明显。

放牧强度不同,其重要值具有较大的差异(表1),组成群落的各物种对不同的干扰均表现出不同的变化。在CK样地异针茅>青藏苔草>矮嵩草>草地早熟禾>金露梅>二柱头蘆草(*Scirpus distigmaticus*)>高山嵩草(*Kobresia pygmaea*),LG样地异针茅>青藏苔草>矮嵩草>金露梅>美丽风毛菊>雪白委陵菜,MG样地异针茅>矮嵩草>青藏苔草>高山嵩草>二柱头蘆草, HG样地异针茅>青藏苔草>矮嵩草>重齿风毛菊>美丽风毛菊>雪白委陵菜。由于封育及放牧强度试验开展时间较短,各样地主要物种的组成变化较小,异针茅、青藏苔草及矮嵩草在各样地重要值均为较大值,美丽风毛菊、重齿风毛菊及雪白委陵菜等适口差、叶片一般较宽较大且多平铺生长在地表的植物,放牧后因适口性植物被大量啃食后,接受的光照条件更好,同时受牲畜粪便影响,导致这些物种生长更具优势,因此在LG及HG样地此类植物重要值较大。耐牧的矮嵩草及青藏苔草等莎草类植物在MG和HG样地中重要值最大,CK和HG样地中因其矮小的植株受光资源的限制重要值相对较低。放牧强度对一些适口及较高营养的牧草影响最大,较强放牧甚至轻度放牧都会使其重要值减小甚至消失,例如高山嵩草和二柱头蘆草仅在CK和LG出现,草地早熟禾仅存在于CK。

封育及放牧强度试验结果表明(表1),与放牧地相比,CK群落组成丰富,为18种植物,而LG、MG及HG群落组成分别为14、17和13种,表明HG会导致丰富度下降,CK和适度放牧种类组成仍保持较高。从个别种类特别是某些具有代表草地退化或转好的指示性植物种来看,不同放牧强度可改变草地群落的演替方向。例如,矮火绒草较多时一般表征了植被处在退化状态,这也在本试验得到体现,即随放牧强度的增大,矮火绒草重要值也在逐渐增加,证明植被向退化阶段演替,珠芽蓼也具有类似的变化特点,说明HG会引起草地的退化,但短期较强的牧压不会导致草地达到“崩溃”退化的程度,强度放牧压力影响草地退化需要一定的时

间长度。

由表1可知,那些高禾草类植物,在高寒环境下虽然多以无性繁殖(根茎一样繁殖)为主,但封育后以种子繁殖的现象得以提高,在不受外界干扰的状况下,能充分利用多雨和凉爽的气候条件,休养生息,加剧了自然更新程度,促使相关植物正常分蘖,丛径增大显著,无性繁殖能力也增强。在放牧区,异针茅、羊茅、垂穗披碱草等须根密丛的禾本科植物,草质柔软,营养丰富,家畜喜食,但这些禾草类不耐放牧和践踏,遇放牧利用时地上部分受不断的啃食,特别是在雨热同期的夏季,正值植物生长和发育,被家畜采食后不能完成整个生长发育,一直处在营养生长阶段,个别植株有开花或结实,但果实成熟不良而不能繁殖,种子繁殖能力极差。原来密丛性较大的植物受过度采食根茎死亡比例增加,导致植物丛径逐渐变小,甚至以单株形式存在,自然更新不良。

尽管放牧使植物自然更新能力衰减,但因组成群落建群种和主要优势种的耐牧性,以及其生态-生物学特性和植物遗传性具有强烈的适应能力,在短期强度放牧且气候、土壤等变化不甚明显的条件下,放牧强度大时不至于使草地达到彻底摧毁群落存在的程度。表明短期过度放牧,抑制了优良牧草的生长和发育,也影响到植物个体高度以及多度和盖度,虽然放牧后种类组成有所降低,但其群落结构是稳定的。这从短期的封育3a也可得到证实,实际上在我们进行放牧试验的高寒杂草类草甸地区一直以来是夏季放牧的公共草场,不存在严格的草地管理措施。当地牧户为缓解自家冬季放牧草场草料对家畜的供给压力,最大限度地夏季公用草场进行时间长、放牧压力大的放牧过程,整个夏季牧场载畜能力极高。但从本研究试验看到,短期封育3a后植被群落的水平结构、垂直结构以及物种丰富度均向趋好状态转变,这也说明其植物群落是稳定的。说明寒冷的气候条件并非限制禾草的生长和发育,而过度放牧虽然是抑制禾草生长和发育的主要因素,但至少在该地区放牧强度大,不至于出现让植物群落发生崩溃后的极度退化,其群落结构是稳定的。同时说明,该类稍有退化的或轻度退化的草地经短期的封育,其群落将快速得到恢复。尚若重度放牧时间再延长、强度再增大,那么群落趋于不稳定的性能将大大提高,部分物种甚至消失^[8-9]。

2.2 不同放牧强度条件下的生物量及分配状况

2.2.1 地上生物量变化

不同放牧强度下高寒杂草类草甸植物生物量变化如图 1。可以看到,随放牧强度增大,莎草科生物量在 LG 最大, HG 最小, LG、MG 分别比 CK 高出 39.46%、32.02%, HG 比 CK 降低 14.76%, 各不同放牧强度下的莎草科植物生物量均无显著差异。禾本科生物量在 MG 最大, HG 最小, LG、MG 分别比 CK 高出 33.24%、61.49%, 增幅较大, HG 比 CK 低 21.32%, 降幅明显, 各不同放牧强度下的禾本科植物生物量, 只有 MG 显著大于 HG。杂类草生物量在 LG 最小, HG 最大, LG、MG 分别比 CK 低 34.74%、12.44%, HG 比 CK 高 21.38%, 各不同放牧强度下的杂类草生物量均无显著差异。说明封育或过度放牧将导致莎草类生物量明显降低, 中度放牧不仅有相对较高的莎草类生物量, 而且禾草类生物量可达较高的水平, 显著高于重度放牧地, 也表明禁牧和重度放牧均可导致禾草类生物量的降低。轻牧和中牧对杂草类植物的生长均有抑制作用。

植物地上总的生物量在 MG 最大, HG 最小, LG、MG 分别比 CK 高出 14.65%、25.13%, HG

比 CK 低 15.51%。方差分析表明, MG 的总生物量显著高于 CK 和 HG, LG 的总生物量显著高于 HG。

2.2.2 地下生物量及垂直分配状况

由表 2 可知, CK 样地地下生物量均显著高于 LG、MG 和 HG ($P < 0.05$), 说明封育措施能有效提高草地植被的生产力。但不同土层的生物量对封育及不同放牧强度的响应有所不同, 0~10 cm 和 0~40 cm 土层生物量变化为 CK > MG > HG > LG; 10~20 cm 土层生物量变化为 LG > HG > CK > MG, LG 与 MG 之间呈显著差异 ($P < 0.05$), 其他样地间差异均不显著 ($P > 0.05$); 20~40 cm 土层生物量变化为 MG > LG > CK > HG, MG 样地 20~40 cm 土层生物量显著 ($P < 0.05$) 高于其他样地本土层的生物量。就地下垂直结构来看, 各样地地下生物量均随土层加深而减少, 这与其他研究结果一致, 地下生物量呈倒金字塔分布, 而不同土层生物量占总生物量的百分比因样地的不同存在差异。CK、LG、MG、HG 样地 0~10 cm 土层中生物量占总地下生物量的百分比分别为 84%、74%、80% 和 77%, 在 10~20 cm 土层的生物量占总地下生物量的百分比为 10%、18%、11% 和 15%, 20~40 cm 土层的生物量占总地下生物量的 5%、8%、9% 和 6%。

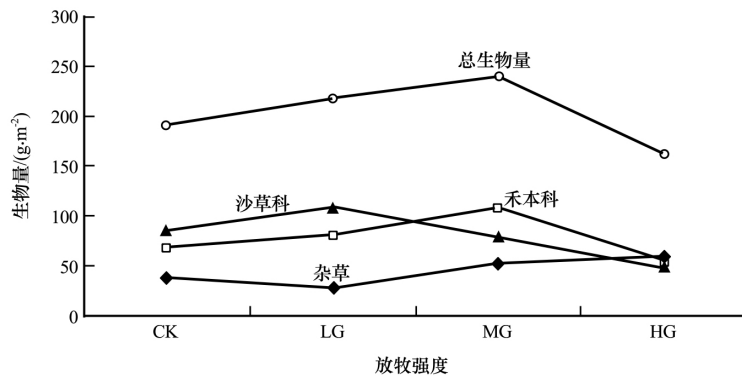


图 1 海北高寒杂草类草甸不同放牧强度下的植物地上生物量变化

Fig. 1 Changes of the aboveground biomass under various grazing intensities in Haibei alpine-cold forb meadow

表 2 海北高寒杂草类草甸不同放牧强度下的植物地下生物量变化

Table 2 Changes of the belowground biomass under various grazing intensities in Haibei alpine-cold forb meadow

土层	生物量/(g·m ⁻²)			
	0~10 cm	10~20 cm	20~40 cm	0~40 cm
CK	2 899.18 ± 272.04a	339.29 ± 99.83ab	183.23 ± 36.40b	3 421.71a
LG	1 794.58 ± 217.82c	438.19 ± 90.01a	186.01 ± 29.58b	2 418.79c
MG	2 347.30 ± 243.83b	306.85 ± 83.05b	264.47 ± 68.66a	2 918.63b
HG	1 998.75 ± 187.68bc	406.15 ± 33.42ab	177.11 ± 12.78b	2 582.03bc

注: 同一列的相同字母表示不同放牧强度下的样地之间地下生物量没有显著差异 ($P \geq 0.05$); 不同字母表示不同放牧强度下的样地之间地下生物量有显著差异 ($P < 0.05$)

在围封的 CK 样地, 通过消除来自牲畜的采食胁迫, 植物得到更好的生长和繁殖, 因此其地上地下生物量均显著提高. 长期处于放牧的草地植物逐渐出现自身的生存和生长机制, 为降低采食几率和强度, 植物趋于矮小, 并将生长转向地下生长, 这种植物的避食性使 MG 的地下生物量显著高于 LG ($P < 0.05$). 另外, 植物对来自牲畜的啃食刺激在一定的范围内存在补偿性生长, 也是 MG 地下生物量较高的原因之一, 而 HG 由于采食强度超过了植物正常的补偿能力范围, 植物生长受到限制, 因而 HG 地下生物量低于 MG.

地下生物量在不同土层的分布状况与群落组成、放牧强度、气候等因素息息相关. 0 ~ 10 cm 土层的生物量主要为青藏苔草、矮嵩草、异针茅等禾草类和莎草类植物的根系, 这类植物的根系均为须根系, 主要分布于表层土壤, 根系发达, 平展交错成一层网状草皮层, 地上植被禾草类及莎草类占优势则该层生物量所占比例较大. 杂草类植物根系多为直根系, 具有较强的延伸性, 因而是组成 10 ~ 20 cm 及 20 ~ 40 cm 较深土层生物量的主要部分, LG 及 HG 样地杂草类植物的生长较有优势, 因此 10 ~ 20 cm 土层生物量占总生物量的比例分别为 18% 和 15%, 高于其他样地该层生物量.

2.2.3 不同放牧强度下的植被根冠比

图 2 给出封育及不同放牧强度对群落根冠比的影响. 不同样地根冠比大小变化幅度较为平缓, 根冠比从大到小依次为 HG、CK、MG、LG, HG 样地根冠比显著大于 LG ($P < 0.05$), 其余样地之间变化均为不显著差异 ($P > 0.05$).

首先, 在高寒草地植物将较多的干物质分配到地下部分, 这与该地区低温胁迫有较大的关系, 当

地上部分的生长受到限制, 植物将通过其根部的储藏物质保证其正常生长, 这种生物量分配格局也是高海拔地区植物长期适应恶劣生境的结果. 除高寒胁迫之外, 牧压也是影响根冠比变化的原因之一, 长期处于放牧状态, 植物为躲避牲畜的采食保证自身的正常生长, 逐渐形成相应的生长策略, 即植物的营养和能量储存尽可能的向地下转移, 从而 HG 根冠比显著大于 LG 和 MG 样地的根冠比. 另外, HG 和 CK 供试组中, HG 因家畜反复践踏, 可导致地面板结, CK 样方中的立枯物不能及时分解, 倒伏在地表形成堆积, 这些因素均可导致土壤透气性差, 其结果须根性植物根系生物量变化不大. 但杂草类植物为得到更多光资源叶片大并平铺于地表, 源源不断补充根呼吸需要的氧气, 在加速水分蒸散需要的同时又助长了根茎的生长, 终究导致 HG 和 CK 形成较大的根冠比.

3 讨论与结论

放牧是一种复杂的干扰方式, 对植物群落生长既有积极作用, 也有消极作用^[17-18]. Diaz 等^[19]研究表明, 全球范围内植物的生活史、植株高度、生活型等植物特征对放牧有明显的反应. 放牧强度不同直接导致植被受牲畜的采食频率、强度不同, 受牲畜粪便污染不同, 同时, 放牧强度不同将间接改变牲畜的采食选择和习惯, 因而物种多样性、生物量、群落的组成和结构受到放牧的干扰程度不同.

通过对不同放牧强度样地的调查, 发现群落垂直结构改变显著, HG 群落垂直结构为 1 层, MG、LG 为 2 层, 采食干扰对群落垂直结构影响明显. 水平结构较为稳定, 主要受到牲畜粪便的影响. 与仁青吉等^[20]人的研究略有差异, 他们在对高寒草

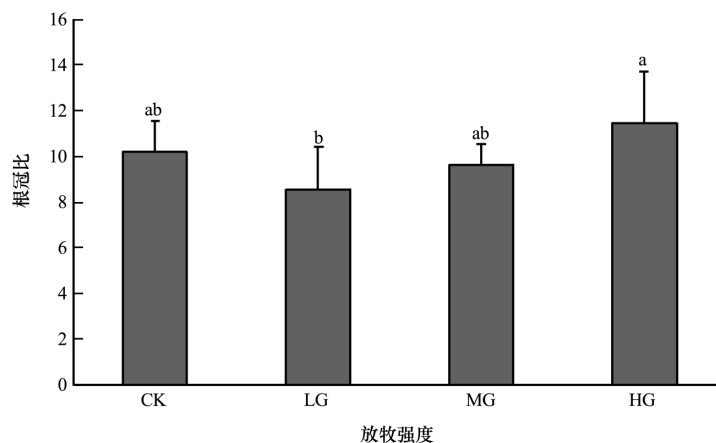


图 2 海北高寒杂草类草甸不同放牧强度下的植物根冠比变化

Fig. 2 Changes of the root-shoot ratio under various grazing intensities in HaiBei alpine-cold forb meadow

甸植物群落结构对放牧响应的研究中发现,放牧使群落中物种高度极显著减小的同时禾草类及莎草类的盖度减小,其水平结构也有较显著的变化.说明不同生境放牧对群落结构的影响不同,在高寒杂草类草甸其垂直结构对放牧的响应比水平结构更为敏感.

放牧对草地生物量的影响主要是由于牲畜的采食量、采食频率以及对草地的践踏程度不同而引起的.研究证明^[21-23]放牧对草地生态系统的生物量影响明显,主要表现在适度的放牧可以增加草地上生物量,过度放牧则会使地上生物量明显降低,随着放牧强度的增加地上生物量明显下降.然而,因地区间自然条件的差异以及放牧强度等不同,其影响效应和影响强度存在很大差异性.本研究表明,高寒杂草类草甸在不同放牧强度下,总生物量在 MG 时最大,在 HG 时最小.一些研究^[17-24]指出,随放牧强度的增大,一般禾草类和莎草类生物量降低,杂草类生物量增多.本研究中,植物功能群生物量,莎草科在 LG 时最大,禾草科在 MG 时最大,杂类草在 HG 时最大,在 CK 和 MG 草地,莎草科、禾本科功能群内部种数相差甚微,而生物量则差异较大.而在 CK 中杂类草比例有所增加,是否杂类草的侵入影响了其他功能群的生产力,有待于进一步的研究.可能由于在 LG 草地,有牲畜啃食的刺激,牧草发生超补偿生长^[25],因而具有较高的生产力,而 CK 没有放牧刺激,不适宜一些物种生长,反而使一些生命力强的杂草得以入侵,使其生产力降低.

本研究中,对不同放牧强度下的群落物种丰富度及地上生物量比较分析表明,中牧时不仅具有较高的物种丰富度,而且能够承载一定的载畜量,达到草地的最大合理利用,还可以防止草地退化,是高寒杂草类草甸较为合理的一种利用管理方式.从群落层次结构、种类组成乃至到丰富度和多样性来看,短期禁牧和放牧,即使放牧强度较大时,高寒杂草类草甸植被群落仍是一个比较稳定的植物群落,尽管受来自外部的各种因素干扰,当这种外界干扰的压力还未达到使群落发生根本演替或崩溃的程度时,组成群落的植物种不会轻易发生变化,而容易迁出或迁入的那些植物种类多为伴入物种,这些物种一般均有“潜伏”能力,稍有有利的条件即可迁出或迁入.另一方面,高海拔区虽然处在较短气候环境下,但当气候条件稍向较好的条件转变时,特别是那些森林上线温度和降水相对较高或丰富的

矮嵩草草甸分布地区,并非是与气候条件相适应的相对稳定的植物群落—气候演替顶级群落,而是长期放牧利用下所发生的偏途演替顶级——放牧演替顶级群落.

参考文献(References):

- [1] Díaz S, Cabido M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(11): 646-655.
- [2] Hillebrand H, Matthiessen B. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research[J]. Ecology Letters, 2009, 12(12): 1405-1419.
- [3] Yachi S, Loreau M. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 1999, 96(4): 1463-1468.
- [4] Tilman D. Causes, consequences and ethics of biodiversity[J]. Nature, 2000, 405(6783): 208-211.
- [5] Zhang Quanguo, Zhang Dayong. Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and controversies[J]. Biodiversity Science, 2002, 10(1): 49-60. [张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 进展与争论[J]. 生物多样性, 2002, 10(1): 49-60.]
- [6] Zhang Quanguo, Zhang Dayong. Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and trends[J]. Biodiversity Science, 2003, 11(5): 351-363. [张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 最新的进展与动向[J]. 生物多样性, 2003, 11(5): 351-363.]
- [7] Bonet A. Secondary succession of semi-arid Mediterranean old-fields in south-eastern Spain: insights for conservation and restoration of degraded lands[J]. Journal of Arid Environments, 2004, 56(2): 213-233.
- [8] Yang Dianlin, Han Guodong, Hu Yuegao, et al. Effects of grazing intensity on plant diversity and aboveground biomass of *Stipa baicalensis* grassland[J]. Chinese Journal of Ecology, 2006, 25(12): 1470-1475. [杨殿林, 韩国栋, 胡跃高, 等. 放牧对贝加尔针茅草原群落植物多样性和生产力的影响[J]. 生态学杂志, 2006, 25(12): 1470-1475.]
- [9] Xu Yuefei, Yixicuomu, Fu Juanjuan, et al. Response of plant diversity and soil nutrient to grazing intensity in *Kobresia pygmaea* meadow of Qinghai-Tibet Plateau[J]. Acta Agrestia Sinica, 2012, 20(6): 1027-1032. [许岳飞, 益西措姆, 付娟娟, 等. 青藏高原高山嵩草草甸植物多样性和土壤养分对放牧的响应机制[J]. 草地学报, 2012, 20(6): 1027-1032.]
- [10] Snyman H A. Rangeland degradation in a semi-arid South Africa I: influence on seasonal root distribution, root/shoot ratios and water-use efficiency[J]. Journal of Arid Environments, 2005, 60(3): 457-481.
- [11] Li Yingnian, Zhao Xinquan, Cao Guangmin, et al. Analyses on climates and vegetation productivity background at Haibei alpine meadow ecosystem research station[J]. Plateau Meteorology, 2004, 23(4): 558-567. [李英年, 赵全新, 曹广民, 等. 海北高寒草甸生态系统定位站气候、植被生产力背景的分析[J]. 高原气象, 2004, 23(4): 558-567.]
- [12] Wu Qihua, Mao Shaojuan, Liu Xiaoqin, et al. Analysis of the soil water-holding capacity in alpine forb meadow under grazing gradient and relevant influence factors[J]. Journal of Glaciology and Geocryology, 2014, 36(3): 590-598. [吴启华, 毛绍娟,

- 刘晓琴,等. 牧压梯度下高寒杂草类草甸土壤持水能力及影响因素分析[J]. 冰川冻土,2014,36(3): 590-598.]
- [13] Zhao Xinquan. Alpine meadow ecosystem and global change [M]. Beijing: Science Press,2009: 56-62. [赵新全. 高寒草甸生态系统与全球变化[M]. 北京: 科学出版社,2009: 56-62.]
- [14] Wang Changting, Long Ruijun, Ding Luming. The effects of differences in functional group diversity and composition on plant community productivity in four types of alpine meadow communities[J]. Biodiversity Science,2004,12(4): 403-409. [王长庭,龙瑞军,丁路明. 高寒草甸不同草地类型功能群多样性及组成对植物群落生产力的影响[J]. 生物多样性,2004,12(4): 403-409.]
- [15] Ren Jizhou. Grassland research methods [M]. Beijing: China Agriculture Press,1998: 15-16. [任继周. 草业科学研究方法[M]. 北京: 中国农业出版社,1998: 15-16.]
- [16] Ma Keping, Liu Yuming. Methods of measuring community diversity [J]. Chinese Biodiversity,1994,2(4): 231-239. [马克平,刘玉明. 生物群落多样性的测度方法[J]. 生物多样性,1994,2(4): 231-239.]
- [17] Zhao Xinquan. Restoration and sustainable management of degraded grassland ecosystem in Three Rivers Regions [M]. Beijing: Science Press,2011: 53-54. [赵新全. 三江源区退化草地生态系统恢复与可持续管理[M]. 北京: 科学出版社,2011: 53-54.]
- [18] Lavorel S, Rochette C, Lebreton J D. Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields [J]. Oikos,1999: 480-498.
- [19] Diaz S, Lavorel S, McIntyre S U E, et al. Plant trait responses to grazing: a global synthesis [J]. Global Change Biology,2007,13(2): 313-341.
- [20] Ren Qingji, Cui Xianliang, Zhao Binbin. Effects of grazing impact on community structure and productivity in an alpine meadow [J]. Acta Prataculturae Sinica,2008,17(6): 134-140. [仁青吉,崔现亮,赵彬彬. 放牧对高寒草甸植物群落结构及生产力的影响[J]. 草业学报,2008,17(6): 134-140.]
- [21] Lou Yayong, Meng Qingtao, Zhang Jinghui, et al. Species diversity and biomass in relation to soil proportion of alpine meadow in the eastern Tibetan Plateau in different degradation stages [J]. Journal of Glaciology and Geocryology,2014,36(5): 1298-1305. [罗亚勇,孟庆涛,张静辉,等. 青藏高原东缘高寒草甸退化过程中植物群落物种多样性、生产力与土壤特性的关系[J]. 冰川冻土,2014,(5): 1298-1305.]
- [22] Han Wenjun, Chun Liang, Hou Xiangyang, et al. Species composition of a *Leymus chinensis* + forbs community and standing biomass under over-grazed environment [J]. Pratacultural Science,2009,26(9): 195-199. [韩文军,春亮,侯向阳,等. 过度放牧对羊草杂类草群落种的构成和现存生物量的影响[J]. 草业科学,2009,26(9): 195-199.]
- [23] Wu Qihua, Mao Shaojuan, Liu Xiaoqin, et al. Analysis of the soil water-holding capacity in alpine forb meadow under grazing gradient and relevant influence factors [J]. Journal of Glaciology and Geocryology,2014,36(3): 590-598. [吴启华,毛绍娟,刘晓琴,等. 牧压梯度下高寒杂草类草甸土壤持水能力及影响因素分析[J]. 冰川冻土,2014,36(3): 590-598.]
- [24] Deng Zifa, Xie Xiaoling, Zhou Xingmin. Study on reproductive ecology of *Kobresia pygmaea* population in alpine meadow [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica,2002,22(3): 344-349. [邓自发,谢晓玲,周兴民. 高寒草甸高山小嵩草种群繁殖生态学[J]. 西北植物学报,2002,22(3): 344-349.]
- [25] Yuan Furong, Zhu Zhihong, Li Yingnian, et al. Research on compensatory growth of *Stipa aliena* and impact factors under different habitats [J]. Pratacultural Science,2011,28(11): 1972-1981. [袁芙蓉,朱志红,李英年,等. 异针茅在不同生境下补偿生长特性及其影响因素的研究[J]. 草业科学,2011,28(11): 1972-1981.]

Effects of grazing intensity on species diversity and biomass in alpine-cold forb meadow on the Tibetan Plateau

MAO Shaojuan^{1,3}, WU Qihua^{1,3}, LI Hongqin^{1,2}, ZHANG Fawei^{1,2}, LI Yingnian^{1,2}

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; 2. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China;

3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Changes of community structure, aboveground biomass, species diversity and the relationship between biomass and species diversity in an alpine-cold forb meadow under different grazing intensities in the northeast Tibetan Plateau, China, were studied. Results show that: 1) The vertical structure differentiation was not obvious in heavy grazing (HG) with only 1 layer structure, while, in light grazing (LG), moderate grazing (MG) and non-grazing (CK), the vertical structure changed to two layers because of the better growth of grasses and *Kobresia humilis*; 2) the important value (IV) of Sedge, Gramineae and Forbs varied differently under different grazing intensities; The community compositions maintained at a high level in CK and MG, while it decreased in HG; 3) despite that short-term overgrazing might inhibit the growth of desirable forage and decrease the communities composition, the communities composition remained stable, because the constructive and dominant species had strong adaptability owing to their grazing resistance, eco-biological and hereditary characteristics; 4) the order of aboveground biomass was Sedge > Gramineae > Forbs in CK, LG and HG, while the order was Gramineae > Sedge > Forbs in MG, and the order of total biomass was MG > LG > CK > HG; the order of root-shoot ratio was HG > CK > MG > LG and the difference between HG and LG was significant.

Key words: alpine-cold forb meadow; grazing intensity; species richness; aboveground and belowground biomass