

水分梯度上放牧对内蒙古主要草原群落功能群多样性与生产力关系的影响

王国杰^{1,2}, 汪诗平^{1,3*}, 郝彦宾^{1,2}, 蔡学彩^{1,2}

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039;
3. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008)

摘要:应用样线法对放牧对内蒙古草原沿水分梯度分布的主要植物群落:小针茅(*Stipa klemenzii*)群落、大针茅(*Stipa grandis*)群落、羊草(*Leymus chinensis*)群落和羊草杂类草群落多样性、生产力以及两者关系的影响进行了研究,结果表明,除羊草杂类草群落外,物种多样性、生活型多样性和水分生态类型多样性随放牧强度的加大而降低,但适度放牧增加了羊草杂类草群落的上述多样性指标。群落地上现存量一般随放牧强度的增大而下降,但小针茅群落反之,主要与1年生植物猪毛菜(*Salsola collina*)的生物量迅速增加有关。除羊草群落外,其他群落0~10 cm地下生物量随放牧强度的变化不显著;放牧显著降低羊草群落和羊草杂类草群落0~30 cm地下生物量。多样性和生产力间的关系在群落水平上的趋势是不同的,但放牧影响下内蒙古草原4种群落多样性与生产力总体而言呈线性增加关系;同时两者之间的关系还和采用哪种多样性指标和生产力指标有关,用水分生态类型多样性比物种多样性更能反映与地上地下总生产力间的关系,得到放牧影响下内蒙古草原植物群落地上地下总生物量与水分生态类型多样性的回归方程。

关键词:放牧;功能群多样性;地上现存量;地下生物量;内蒙古草原

文章编号:1000-0933(2005)07-1649-08 **中图分类号:**Q948 **文献标识码:**A

Effect of grazing on the plant functional group diversity and community biomass and their relationship along a precipitation gradient in Inner Mongolia Steppe

WANG Guo-Jie^{1,2}, WANG Shi-Ping^{1,3*}, HAO Yan-Bin^{1,2}, CAI Xue-Cai^{1,2} (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, 810008, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2005, 25 (7): 1649~1656.

Abstract: There has been a rapidly increasing interest in the effect of species diversity or functional group diversity on ecosystem productivity. In order to search a general diversity-productivity pattern and find the mechanisms underlying the pattern, ecologists have undertaken many empirical studies. But the diversity-productivity connection still remains unclear. The main purpose of this study was to examine the effect of plant species diversity and functional group diversity on productivity of different communities in the Inner Mongolia grazing steppe. Four typical plant communities *Stipa klemenzii*, *Stipa grandis*, *Leymus chinensis* and *Leymus chinensis* + forbs, were chosen along a precipitation gradient. In each community 2~3 grazing intensities were chosen, a total of ten experimental sites were selected. Aboveground biomass by species was sampled on each site using twenty 1.0 m × 1.0 m quadrats. Belowground biomass was sampled in three layers 0~10 cm, 10~20 cm, 20~30 cm using ten 25 cm × 25 cm quadrats. The Shannon-Wiener index was used as a measurement of species diversity and

基金项目:中国科学院知识创新工程资助项目(KSGCX2-SW-107);国家自然科学基金资助项目(90211017)

收稿日期:2005-01-19; **修订日期:**2005-05-25

作者简介:王国杰(1980~),男,内蒙古赤峰市人,硕士生,主要从事放牧生态学和草原生态学研究。E-mail: guojiewang2004@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: wangship@yahoo.com

Foundation item: the Key Program of Knowledge Innovative Engineering, Chinese Academy of Sciences (No. KSGCX2-SW-107) and the Key Program of Chinese National Natural Science Foundation Commission (No. 90211017)

Received date: 2005-01-19; **Accepted date:** 2005-05-25

Biography: WANG Guo-Jie, Master candidate, mainly engaged in grazing ecology and grassland ecology. E-mail: guojiewang2004@yahoo.com.cn

functional group diversity. The plant species of the ten sites were classified into functional groups based on differences in life form, water requirements and photosynthetic pathway. These factors influence their performance, resource requirements, tolerance to water stress and seasonal growth. The life form functional groups were shrubs and semi-shrubs, perennial bunch grasses, perennial rhizome grasses, perennial carexes, and perennial forbs and annuals and biennials. The water ecological functional groups were: xerophytes, xeromesophytes, mesoxerophytes and mesophytes. The photosynthetic pathway functional groups were warm season plants and cool season plants. The life form functional groups responded differently to grazing intensity in different plant communities: in the *Stipa klemenzii* community, perennial bunch grasses decreased while annuals and biennials increased with increased grazing intensity; in the *Stipa grandis* and *Leymus chinensis* communities, the perennial bunch grasses and rhizome grasses decreased while the perennial forbs increased with increased grazing intensity and in *Leymus chinensis* + forbs community, perennial rhizome grasses decreased while perennial bunch grasses increased when grazing intensity increased from un-grazed to moderate grazing. Grazing decreased cool season plants and non-xerophytes while the warm season plants increased. Results on the effects of grazing by sheep on species and functional group diversity have not been consistent across all plant communities: species diversity, diversities of life forms and water ecological types decreased as grazing intensity increased except in the *Leymus chinensis* + forbs community. Grazing reduced the aboveground biomass of the communities except in the *Stipa klemenzii* community. In this case the annual warm season plant, *Salsola collina*, became the absolute dominant species in the community. There was no significant change in 0~10 cm belowground biomass except in the *Leymus chinensis* community and grazing reduced the 0~30 cm belowground biomass in the *Leymus chinensis* and *Leymus chinensis* + forbs communities. The relationship between diversity and biomass in Inner Mongolia grazing steppe can be described.

Key words: grazing intensity; functional group diversity; aboveground biomass; belowground biomass; Inner Mongolia steppe

放牧活动被认为是天然草原的主要生态影响因子和重要的进化驱动力量^[1, 2],草原群落对放牧的响应对确定草原生态系统管理和保护的适宜措施具有重要的理论指导意义。尽管放牧对天然草原影响的研究可以追溯到本世纪初俄罗斯地植物学工作者的工作^[2],但放牧对天然草原群落多样性与生产力间关系的影响至今还没有一致的结论,有单增、单峰以及无显著相关^[3~6],究其原因,主要包括:(1)所用的多样性指标不同,有用物种丰富度^[3, 7~10]作为多样性度量的指标,也有用均匀度^[11]作为多样性度量的指标的;(2)功能群的划分没有一致的标准,大都根据研究者的目的进行划分^[12, 13];(3)生产力的度量不同,大多数只用地地上现存量作为生产力的指标^[4, 9, 14],甚至用群落的盖度或密度作为生产力的指标^[3, 7],很少考虑地下生物量或生产力^[11];(4)研究空间尺度的差异,多数研究者或以人工草地为研究对象^[3, 7],或以某一个群落为研究对象^[14],而有的则以区域为研究对象^[15]。

目前在此领域存在两种主流观点,一是以美国的 David Tilman 和英国的 John Lawton 为代表的学派,他们以种群生物学研究为核心,认为物种多样性与生产力,尤其是与地上生产力间存在因果关系^[3, 7];二是以英国的 Phile Grime 和新西兰的 David Wardle 等为代表的学派则认为,生态系统属性的主要驱动因子是优势种的关键功能属性以及功能类型的组成 (composition of functional types),而不一定是物种多样性^[8, 9]。近年来功能群多样性、功能群丰富度及其类型已成为生态学和保护生物学新的热点问题^[12],越来越多的学者把注意力转向功能群的研究。由于组成群落的物种繁多,每种物种的作用和功能各不相同,因此有学者认为不可能也没有必要研究各个物种在生态系统中的功能作用,而功能群的研究可以弥补这方面的缺陷,从而可以大大简化研究的复杂性^[13]。

内蒙古草原位于欧亚草原区的东部,与蒙古境内的草原区共同构成亚洲中部草原亚区的主体部分,依据水分因素划分为草甸草原、典型草原和荒漠草原 3 个草原亚带^[16],地带性分布着不同的植物群落,类型多样,为研究放牧对植物群落组成、多样性及与生产力间关系的影响提供了理想的条件。本研究在内蒙古草原沿水热梯度选取 4 种主要草原群落,利用功能群的研究方法,试图在较大的生态学尺度上阐明放牧对植物多样性与生产力关系的影响是否存在所研究尺度上的差异,寻找群落间的异同,着重探讨利用功能群多样性是否能替代物种多样性来进行与生产力关系的研究,以及度量地下生物量作为总生产力指标的重要性,从而探讨放牧影响下生产力与多样性关系的一般模式及其影响因素。

1 材料和方法

1.1 实验区概况

内蒙古高原自西南向东北倾斜,海拔高度 900~1300 m,年降水量大部在 200~350 mm 之间,自东向西递减,6~8 月份降水量在 150~250 mm 之间,占全年降水量的 70%左右。地带性土壤为黑钙土、栗钙土和棕钙土。地带性植被的基本类型是草原,

约占植被总面积的 85%,针茅属植物占优势。沿水分梯度由东北向西南在内蒙古草原选定 4 个具有代表性的群落,作为观测取样地,具体情况见表 1。

表 1 实验区概况
Table 1 The characteristics of experimental sites

草原类型 Steppe type	经度 Latitude	纬度 Longitude	海拔高度 Attitude(m)	平均降水量 Rainfall(mm)	群落类型 Community type
草甸草原 Meadow steppe	E116°49'18"	N43°30'18"	1350	450	羊草杂类草群落 LC+F
典型草原 Typical steppe	E116°41'37"	N43°32'59"	1260	350	羊草群落 LC
	E116°33'18"	N43°32'33"	1180	290	大针茅群落 SG
荒漠草原 Desert steppe	E112°40'25"	N42°46'36"	1100	200	小针茅群落 SK

LC *Leymus chinensis*; LC+F *Leymus chinensis*+forbs; SG *Stipa grandis*; SK *Stipa klemenzii*; 下同 the same below

放牧强度的确定依据以下原则:以放牧点或水源点为中心向外辐射,间隔 3~5 km,辅之以指示植物的指示作用^[2],用 GPS 定位选择 2~3 个点作为不同的放牧梯度^[17]。其中,不放牧的羊草杂类草群落为每年的打草场;不放牧的羊草和大针茅群落已围封 24a,并在其围栏外选择对应位置作为中度放牧地点;而不放牧的小针茅群落已围封 10a。

1.2 研究方法

1.2.1 调查测定方法 野外调查工作于 2003 年 8 月群落地上生物量高峰期进行。在各个选定的样地内沿“之”字形布设 20 个 1.0 m × 1.0 m 观测样方,齐地面分种剪下后在 65℃下烘干并称重。在对应的奇数顺序样方内,按 0~10 cm、10~20 cm、20~30 cm 分层切取 25 cm × 25 cm 的地下生物量,然后过 1 mm 土壤筛,于清水中漂洗,挑选出可见杂物,65℃下烘干并称重。

1.2.2 植物功能群的划分 本文采取 3 种植物功能群的划分方法:第一,将植物按生活型分为 6 类:灌木半灌木和小半灌木、多年生丛生禾草、多年生根茎禾草、多年生苔草类、多年生杂类草和 1、2 年生草本;第二,将植物按水分生态类型分成 4 类:中生植物、中旱生植物、旱中生植物和旱生植物(将广旱生植物归为此类);第三,依不同的光合途径将植物分成 C₃ 植物和 C₄ 植物两类^[18]。

1.2.3 群落物种和功能群多样性的计算方法 计算物种和功能群 Shannon-Wiener 指数^[19], $H = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i$, 式中 i 代表第 i 个物种和功能群, s 代表总物种数和功能群数, p_i 代表 i 种植物或功能群地上现存量占群落总地上现存量的比例。

1.2.4 数据分析方法 本文应用 Minitab 数据处理软件对所得数据进行如下分析:不同放牧强度对同一群落类型的组分、地上现存量以及各个层次的地下生物量是否具有显著性影响,应用单因素方差分析(one-way ANOVA)在 0.05 的显著性水平下进行。多样性与生物量间的相关性及其关系式,应用 Spear 相关分析。

2 结果

2.1 功能群动态

表 2 所示,放牧显著减少了小针茅群落多年生丛生禾草和增加了 1、2 年生草本的地上现存量($p < 0.05$),小针茅和猪毛菜分别为这两个功能群组成中的主要植物种,不放牧条件下小针茅种群的地上现存量为 69.4 g/m²,但中度和重度放牧条件下其种群地上现存量只有 11.0 g/m² 和 0.3 g/m²;相反,猪毛菜的地上现存量则由不放牧下的 20.2 g/m² 增加到中度放牧下的 92.1 g/m² 和重度放牧下的 187.5 g/m²。多年生丛生禾草、多年生根茎禾草作为大针茅群落和羊草群落的主要功能群,放牧显著降低其地上现存量,而多年生杂类草地上现存量显著增加($p < 0.05$)。多年生丛生禾草大针茅和多年生根茎禾草羊草作为各自功能群的主要植物种,放牧使其优势度降低,多年生杂类草星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)在重牧条件下,其地上现存量 30.9 g/m² 占总地上现存量的 42.4%。放牧显著降低了羊草杂类草群落多年生根茎禾草地上现存量 and 增加了多年生丛生禾草地上现存量($p < 0.05$)。羊草地上现存量由秋季打草群落(不牧)的 136.5 g/m² 下降到中度放牧下的 37.8 g/m²,而作为主要多年生丛生禾草贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)的地上现存量由秋季打草群落的 10.1 g/m² 增加到中度放牧下的 24.8 g/m²。

重牧使小针茅群落中的旱生植物的地上现存量显著增加,而显著降低了其在其他 3 个群落中的地上现存量($p < 0.05$);放牧显著降低了所有群落类型的中生和旱中生水分功能群的地上现存量,中牧使中旱生植物地上现存量在羊草杂类草群落有所增加(表 3)。从水分功能群组成上看,小针茅群落 3 种放牧强度下不存在中生植物,重牧条件下不存在中旱生植物,均以旱生植物种类为主。大针茅群落和羊草群落也以旱生种类为主,在中牧和重牧群落未观测到中生物种。羊草杂类草群落以中生和中旱生植物种类为主。放牧使这四种群落旱生种类所占群落总种类的比例有所增加,中生种类有所下降。

除羊草群落外,放牧显著增加了 C₄ 植物的地上现存量,降低了 C₃ 植物的地上现存量($p < 0.05$)(图 1-a、1-b 和 1-d)。羊草群落中 C₄ 植物的地上现存量变化不明显,但放牧活动明显降低 C₃ 植物的地上现存量($p < 0.05$),从而提高了群落中 C₄ 植物地上现存量的相对比例(图 1-c)。

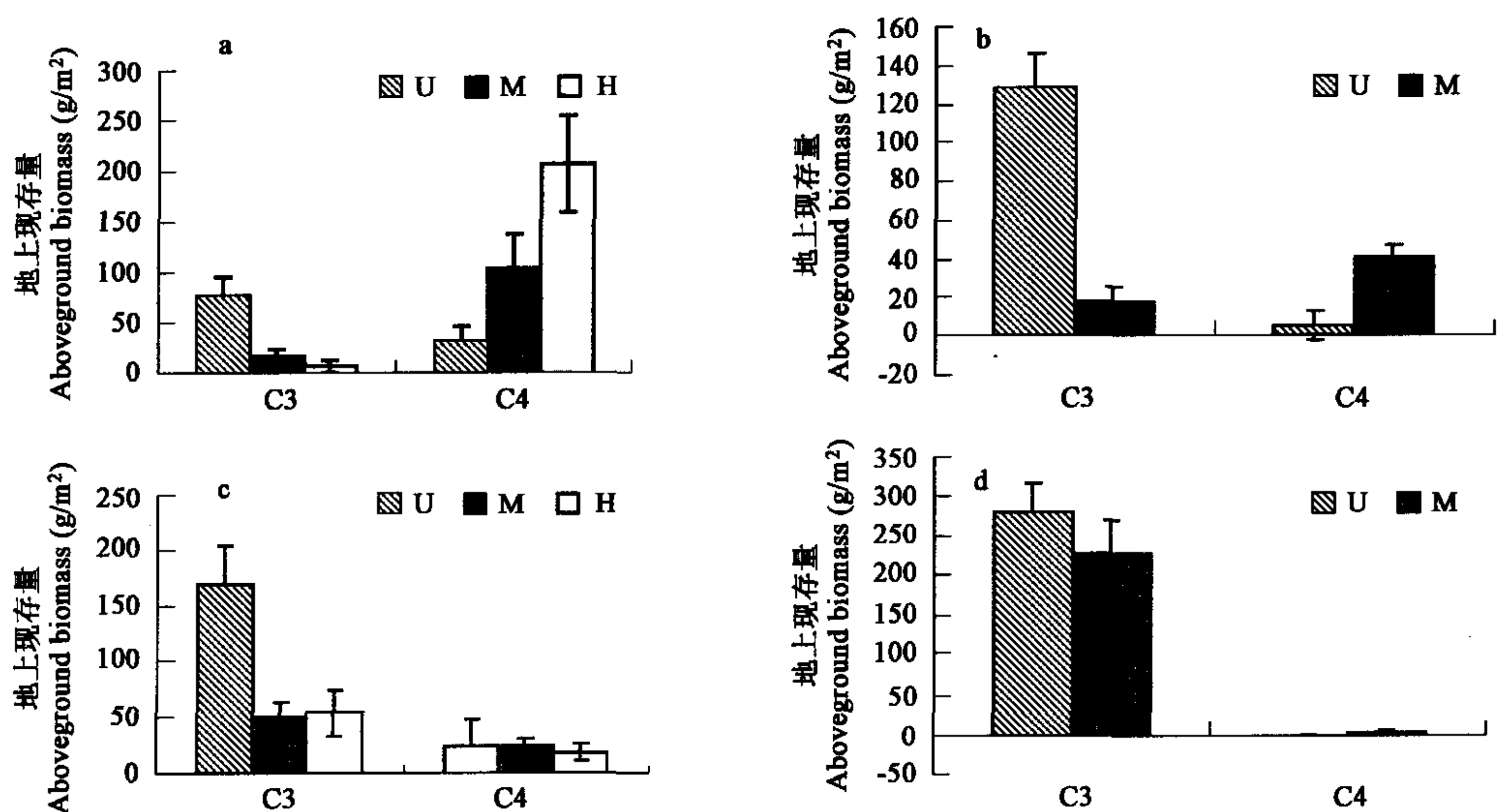


图 1 不同放牧强度对不同草原群落 C₃, C₄ 植物功能群组成的影响

Fig. 1 The effect of different grazing intensity on different community C₃, C₄ composition

a: 小针茅群落 *Stipa klemenzii* community, b: 大针茅群落 *Stipa grandis* community, c: 羊草群落 *Leymus chinensis* community, d: 羊草杂类草群落 *Leymus chinensis*+forbs community

表 2 不同草原群落在不同放牧强度下植物生活型地上现存量(g/m²)动态

Table 2 Dynamics of aboveground biomass (g/m ²) of plant life forms in different grassland communities under different grazing intensities							
群落类型 Community type	放牧强度 Grazing intensity	灌木半灌木 小半灌木 Shrubs and semi-shrubs	多年生 丛生禾草 Perennial bunch grasses	多年生 根茎禾草 Perennial rhizome grasses	多年生 苔草类 Perennial carexes	多年生 杂类草 Perennial forbs	一二年 生草本 Annuals and biennials
SK	U	2. 2a	80. 5a	0. 0	1. 4a	4. 0a	20. 6c
	M	3. 7a	19. 1b	0. 0	0. 1b	5. 6a	92. 3b
	H	1. 9a	19. 7b	0. 0	1. 1a	3. 8a	187. 5a
SG	U	3. 4a	69. 4a	32. 8a	11. 3a	14. 2a	2. 5b
	M	0. 1b	41. 6b	9. 2b	1. 6b	0. 2b	6. 3a
	U	22. 9a	111. 5a	7. 6b	11. 6a	13. 2b	27. 6a
LC	M	0. 0b	49. 5b	20. 2a	5. 1b	0. 0c	0. 2b
	H	0. 0b	31. 5c	5. 5b	4. 9b	31. 1a	0. 0b
	U	0. 4a	26. 0b	141. 7a	25. 2a	84. 2a	1. 3b
LC+F	M	2. 4a	66. 1a	39. 6b	18. 1b	86. 3a	18. 9a

U 不放牧 Un-grazing intensity; M 中度放牧 Moderate grazing intensity; H 重度放牧等放牧强度 Heavy grazing intensity; 英文字母代表同一群落不同放牧强度间的比较, 不同字母间差异显著 ($p < 0. 05$) Different letters indicate significant differences at $p < 0. 05$, based on Turkey's comparison; 下同 the some below

2. 2 植物多样性

放牧降低了小针茅群落、大针茅群落和羊草群落的物种多样性、生活型功能群多样性和水分生态类型功能群多样性, 而中度放牧增加了羊草杂类草群落的上述多样性指标。除小针茅群落外, 放牧增加了光合作用类型多样性(表 4)。

2. 3 地上现存量和地下生物量

小针茅群落不放牧与中度放牧的地上现存量差异不显著, 但重度放牧下显著较高 ($p < 0. 05$); 放牧显著降低了大针茅群落、羊草群落和羊草杂类草群落的地上现存量 ($p < 0. 05$), 但中度放牧和重度放牧的羊草群落地上现存量差异不显著。地下生物量主要分布于 0~10 cm 土层, 其占 0~30 cm 地下生物量的比例都在 50% 以上, 除羊草群落外, 放牧对 0~10 cm 地下生物量没有显著影响。重牧的小针茅群落 10~20 cm 和 20~30 cm 地下生物量高于中牧和不放牧情况下同层次的地下生物量, 放牧对大针茅群落 10~20 cm 和 20~30 cm 地下生物量没有显著影响, 而显著降低了羊草群落和羊草杂类草群落 10~20 cm 和 20~30 cm 地下生物量。重牧显著增加了小针茅群落的 0~30 cm 地下生物量, 中牧和重牧显著降低了羊草群落和羊草杂类草群落的 0~30 cm 地下生物量, 而放牧对大针茅群落 0~30 cm 地下生物量没有影响(表 5)。

表 3 不同草原群落在不同放牧强度下植物水分生态类型地上现存量(g/m²)动态

Table 3 Dynamics of aboveground biomass (g/m²)of plant water ecological types in different grassland communities under different grazing intensities

群落类型 Community type	放牧强度 Grazing intensity	旱生 Xerophyte	旱中生 Xeromesophyte	中旱生 Mesoxerophyte	中生 Mesophyte
SK	U	106. 6b	1. 4a	0. 7a	0. 0
	M	120. 4b	0. 1b	0. 2a	0. 0
	H	212. 9a	1. 2a	0. 0a	0. 0
SG	U	121. 4a	11. 3a	0. 7a	0. 2a
	M	57. 0b	1. 3b	0. 3a	0. 0a
LG	U	147. 5a	13. 5a	32. 0a	0. 3a
	M	68. 0b	5. 1b	1. 9b	0. 0a
	H	68. 0b	4. 9b	0. 0b	0. 0a
LC+F	U	150. 3a	14. 4a	58. 9b	54. 3a
	M	89. 2b	40. 5a	91. 3a	10. 3b

表 4 不同草原群落不同放牧强度下物种和功能群多样性的变化

Table 4 Changes of species and functional group diversity in different communities under different grazing intensities

群落类型 Community type	放牧强度 Grazing intensity	物种多样性 Species diversity	生活型多样性 Life form diversity	水分生态类型多样性 Ecology water type diversity	光合途径类型多样性 Photosynthetic pathway diversity
SK	U	1. 74	1. 14	0. 16	0. 86
	M	1. 31	1. 08	0. 03	0. 58
	H	0. 75	0. 69	0. 05	0. 21
SG	U	2. 18	1. 87	0. 48	0. 24
	M	1. 90	1. 28	0. 21	0. 90
LC	U	3. 18	1. 91	1. 01	0. 55
	M	2. 23	1. 20	0. 53	0. 92
	H	2. 09	1. 59	0. 36	0. 81
LC+F	U	3. 13	1. 70	1. 64	0. 00
	M	4. 35	2. 13	1. 70	0. 10

表 5 不同草原群落不同放牧强度下地上现存量和地下生物量的变化(g/m²)

Table 5 Changes of above- and below-ground biomass in different communities under different grazing intensities(g/m²)

群落类型 Community type	放牧强度 Grazing intensity	地上现存量 Aboveground biomass	地下生物量 Belowground biomass			
			0~10cm	10~20cm	20~30cm	0~30cm
SK	U	108. 7b	404. 0a	143. 2b	64. 8b	612. 0b
	M	120. 7b	554. 2a	155. 4b	86. 2b	795. 8b
	H	214. 1a	582. 9a	203. 0a	125. 4a	911. 4a
SG	U	133. 5a	617. 9a	194. 1a	115. 5a	927. 7a
	M	58. 7b	538. 2a	183. 0a	96. 3a	817. 8a
LC	U	194. 3a	1127. 0a	355. 2a	223. 0a	1705. 3a
	M	75. 0b	664. 8b	186. 2b	134. 1b	985. 0b
	H	72. 9b	675. 8b	185. 9b	122. 6b	984. 1b
LC+F	U	278. 7a	1007. 4a	721. 6a	286. 6a	2015. 4a
	M	231. 2b	1070. 2a	341. 6b	198. 4b	1610. 2b

2. 4 多样性和生物量的关系

放牧影响下不同群落的生产力和多样性的变化趋势不同,在小针茅群落,多样性随放牧强度的增强而下降,而生产力随放牧强度的增强而上升,二者变化趋势相反;在羊草群落和大针茅群落多样性和生产力随放牧强度的增强都下降,趋势一致;羊草杂类草群落由不放牧到中度放牧,多样性升高,而生产力下降,趋势相反(表 4,表 5),这表明多样性和生产力间的关系在群落水平上的趋势是不同的。然而,如果沿水分梯度将放牧影响下内蒙古草原 4 种群落的多样性与生产力进行总体回归分析,则发现两者呈线性增加关系的(表 6)。从表 6 还可以看出,用不同的多样性指标以及不同的生物量指标来衡量两者之间的关系时,其相关性和显著性水平不尽相同,其中水分生态类型多样性与地下、地上地下总生物量间的相关性较大($r^2=0.85,r^2=0.84,p<$

0.001);光合作用类型多样性与地上现存量间的相关性极显著($p<0.001$)。因此,用水分生态类型和光合作用类型功能群多样性比物种多样性更能反映与生产力间的关系。光合途径功能群多样性与生物量间的负相关表明内蒙古草原群落中光合途径类型越单一(如 C_3 植物占绝对优势的不牧羊草杂类草群落和 C_4 植物占绝对优势的重牧小针茅群落),群落生产力越高;而其他的多样性指标越高时,群落的生产力越高。同时还表明在研究多样性与生产力的关系时,度量地下生物量或生产力的重要性。

表 6 多样性与生物量的相关分析
Table 6 The relationships between diversities and biomasses

多样性指数 Diversity index	回归方程 Regression equations	决定系数 R^2	显著性水平 p
物种多样性 Species diversity(x_1)	$Y_1=71.1+34x_1$	0.21	0.180
	$Y_2=330+353x_1$	0.61	0.008
	$Y_3=401+387x_1$	0.57	0.011
生活型多样性 Diversity of life form functional group(x_2)	$Y_1=69.7+54.1x_2$	0.10	0.360
	$Y_2=149+676x_2$	0.43	0.039
	$Y_3=219+730x_2$	0.39	0.052
水分生态类型多样性 Diversity of water ecological type(x_3)	$Y_1=95.7+86.4x_3$	0.50	0.021
	$Y_2=713+688x_3$	0.85	0.000
	$Y_3=809+774x_3$	0.84	0.000
光合作用途径类型多样性 Diversity of photosynthetic pathway(x_4)	$Y_1=249-193x_4$	0.81	0.000
	$Y_2=1567-831x_4$	0.40	0.051
	$Y_3=1815-1025x_4$	0.47	0.029

Y_1 : 地上现存量 Aboveground biomass, Y_2 : 地下生物量 Belowground biomass, Y_3 : 总生物量(地上现存量与地下生物量的和)Sum of Y_1 and Y_2

3 讨论

李永宏^[20]认为,牧压梯度上羊草草原和大针茅草原的植物多样性决定于群落种间竞争排斥和放牧对不同植物生长的抑制或促进作用。无牧群落中强烈的种间竞争排斥和重牧群落强度的放牧影响,均抑制了大多数植物的生长发育,群落的植物多样性较低;而中度的放牧既削弱了群落中的种间竞争,又不抑制植物的生长,群落具较高的生物多样性,符合“中度干扰”假说。而汪诗平^[21]等的研究结果表明,内蒙古冷蒿草原经过 8a 的放牧,植物多样性和均匀度随放牧率的增大而下降,群落优势度却随放牧率的增大而上升,这与家畜的选择性采食和较高放牧率的互作有关。Marc Proulx^[22]等在综述了 30 篇文献的基础上,认为放牧对植物丰富度的影响和群落所处系统的贫瘠(nutrient-poor)和富有(nutrient-rich)有关,在生态系统较贫瘠的群落上,放牧减少植物丰富度,反之,放牧增加植物丰富度。依小针茅群落、大针茅群落、羊草群落和羊草杂类草群落顺序,平均年降水量逐渐升高,若以降水量的多寡作为衡量生态系统贫瘠与富有与否的指标,按照 Marc Proulx 的假说,小针茅群落在放牧活动影响下多样性降低,羊草杂类草群落在放牧影响下多样性升高,这与本文结果一致。在大针茅和羊草群落,李永宏^[20]于 1993 年的研究结果与本次研究结果存在矛盾,这可能源于放牧历史的差异,经过近 10a(1993~2003 年)的连续放牧,在各个牧压下都存在平衡而相对稳定的相对于气候顶级群落的群落变形^[23],存在各自的优势植物如糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)和星毛委陵菜等,李永宏上述的“放牧对植物生长的促进作用”减弱,而一些对放牧敏感的种类则消失或频度下降,造成了多样性的降低,而不符合“中度干扰”理论。汪诗平^[21]等上述的研究从一个侧面证明放牧历史对群落多样性的影响。可见,植物多样性或功能群多样性随放牧梯度的变化规律不但与放牧强度和不同立地条件(降水和土壤)下的群落类型有关,而且还与放牧历史有关,不同的放牧历史下相同或相似的放牧强度对同一群落可能产生不同的结果。若以降水量来简单的划分内蒙古草原生态系统贫富,可以认为 290~350 mm 为其分界线,划分固然粗糙,但还是能够说明在水分因子成为限制性因子的内蒙古草原,植物多样性随放牧的变化因此临界值而规律不同。

不同草原群落地上现存量基本上都随放牧强度的加大而降低(表 5),这与汪诗平等^[24]的研究结果一致。而小针茅群落在放牧强度加大时,小针茅等被家畜大量采食,系统产生相对的资源剩余,试验年该区域是丰水年,故 1 年生草本植物猪毛菜作为“投机主义分子”占据资源空间并快速生长,在重牧的群落中甚至形成了单优势种,其适口性差,家畜不喜食,所以地上现存量反而在重度放牧条件下最高。相对地上现存量随放牧强度的变化规律而言,地下生物量特别是 0~10cm 地下生物量相对较稳定(表 5)。王艳芬、汪诗平^[25]在内蒙典型草原对地下生物量的研究表明,地下生物量随着放牧率的增大而呈下降趋势,本文在羊草群落和羊草杂类草群落发现同样的规律,但大针茅群落地下生物量随放牧强度的变化不显著。四个群落除小针茅群落外,不存在超补偿性生长,即植物的生长量不足以弥补家畜的采食损失,虽然这里的地上现存量不等同于地上净生产力,地下生物量

包括枯死的部分,但还是能够说明生产力的变化趋势。

Guo 和 Berry^[4]对 Chihuahuan 沙漠包含 5 种微生境的自然群落取样结果分析表明,物种丰富度与生产力的关系依赖于沿着群落参数被测量的环境梯度的变化幅度:即在一个局部地区中,当环境梯度从非常贫瘠到非常丰富的生境变化时,物种丰富度与生产力的关系为单峰形式,而且环境梯度的范围越大,单峰形式也越完全,因此认为环境梯度范围的大小是形成两者关系的一个关键因素。本文研究显示在内蒙古 3 种草原类型选择环境差异较大的 4 个群落(表 1),多样性与生产力的关系为线性,没有显示出单峰形式,一种可能的解释是由于 4 个群落所构成的环境范围还不够达到单峰形式的下降部分,另一种解释是这种模式正是内蒙古草原在放牧影响下群落功能群多样性与生产力关系的基本描述。通过对各种多样性指标和生产力指标相关性的比较发现,两者之间的关系还和采用哪种多样性指标和生产力指标有关(表 6)。生活型功能群多样性和物种多样性只与地下生物量的相关性达到 $p < 0.05$ 水平,水分生态类型多样性与地上、地下生物量及两者的和的相关性都达到了显著性水平,而光合作用类型多样性与地上生物量、地上地下生物量的和呈显著的负相关。在内蒙古草原,采用水分生态类型功能群多样性和群落地上地下总生物量来研究二者间的关系更适宜。以往许多研究多样性与生产力关系的文章大都只利用地上生物量作为生产力的代表,然而草原群落地下生物量往往是地上现存量的 5~10 倍(表 5),许多多样性指标只和地下生物量具有相关关系(表 6),忽略这一部分生产力而单从地上生产力的多少来研究群落多样性与生产力的关系显然是缺乏说服力的^[11]。

4 结论

4.1 放牧使 4 种草原群落生活型功能群组分间发生强烈的生态替代作用,但不同的群落生态替代模式不同:放牧使小针茅(*Stipa klemenzi*)群落多年生丛生禾草作用减弱,1、2 年生草本作用增强;羊草(*Leymus chinensis*)群落和大针茅(*Stipa grandis*)群落多年生丛生禾草、多年生根茎禾草作用减弱,多年生杂类草作用增强;羊草杂类草群落多年生根茎禾草作用减弱,多年生丛生禾草作用增强。放牧使非旱生和 C₃ 植物作用减弱,而旱生、C₄ 植物作用增强。

4.2 放牧对 4 种群落物种和功能群多样性的影响随不同的群落而表现不同,物种多样性和生活型、水分生态类型功能群多样性除羊草杂类草群落外随放牧强度的加大而降低,但适度放牧增加了羊草杂类草群落的上述多样性指标。

4.3 群落地上现存量一般随放牧强度的增大而下降,但小针茅群落反之,主要与 1 年生植物猪毛菜(*Salsola collina*)的生物量迅速增加有关。除羊草群落外,其他群落 0~10 cm 的地下生物量随放牧强度的变化不显著;放牧显著降低羊草群落和羊草杂类草群落 0~30 cm 地下生物量。

4.4 放牧影响下内蒙古草原植物群落生物量随水分生态类型多样性的升高而升高,其回归方程为: $Y = 809 + 774x$ ($R^2 = 0.84$, $p < 0.001$),其中 Y 代表群落地上现存量和地下生物量之和, x 代表群落水分生态类型多样性。

References:

- [1] McNaughton S J. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serrngeti. *American Naturalist*, 1979, **113**: 691~703.
- [2] Li Y H. Research on the grazing degradation model of the main steppe rangelands in Inner Mongolia and some considerations for the establishment of a computerized rangeland monitoring system. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, **18**: 68~79.
- [3] Tilman D, Wedin D and Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, **379**: 718~720.
- [4] Guo Q F and Berry W. Species richness and biomass: dissection of the hump-shaped relationships. *Ecology*, 1998, **79**: 2555~2559.
- [5] Brown J H. Species diversity of seed-eating desert rodents in sand dune habitats. *Ecology*, 1973, **54**: 775~787.
- [6] Grime J P. Control of species diversity in herbaceous vegetation. *Journal of Environmental Management*, 1973, **1**: 151~167.
- [7] Tilman D, Knops J, Wedin D, et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, **277**: 1300~1302.
- [8] Grime J P. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science*, 1997, **277**: 1260~1261.
- [9] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 1998, **86**: 902~910.
- [10] Hooper D U. The role of complementary and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, 1998, **79**: 704~719.
- [11] Wilsey B J and Potvin C. Biodiversity and ecosystem function: importance of species evenness in an old field. *Ecology*, 2000, **81**: 887~892.
- [12] Sternberg M, Gutman M, Perevolotsky A, et al. Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology*, 2000, **37**: 224~237.
- [13] Woodward F I and Gramer W. Plant functional types and climatic changes: introduction. *Journal of Vegetation Science*, 1996, **7**: 306~

308.

- [14] Du G Z, Qin G L, Li Z Z, *et al.* Relationship between species and productivity in an alpine meadow plant community. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2003, **27**: 125~132.
- [15] Yang L M, Zhou G S and Li J D. Relationship between productivity and plant species diversity of grassland communities in Songnen plain of Northeast China. *Acta Phytoecologica Sinica*, 2002, **26**: 589~593.
- [16] Integrated Investigational Group of Inner Mongolia Autonomic Region and Ningxia Province, Chinese Academy of Sciences. *Vegetation in the Inner Mongolia Autonomic Region*. Beijing: Science Press, 1985. 641~644.
- [17] Valentine K A. Distance from water as a factor in grazing capacity of rangeland. *Journal of Forestry*, 1945, **45**: 749~754.
- [18] Liu S R and Liu Z L. Outline of flora of the Xilin River basin, Inner Mongolia. *Research on Grassland Ecosystem*, 1988, **3**: 227~268.
- [19] Ma K P. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing, China I. Species richness, evenness and species diversity. *Acta Ecologica Sinica*, 1995, **15**: 268~278.
- [20] Li Y H. Grazing dynamics of the species diversity in *Aneurolepidium Chinenese* steppe and *Stipa grandis* steppe. *Acta Botanica Sinica*, 1993, **35**: 877~884.
- [21] Wang S P, Wang Y F, Chen Z Z, *et al.* Influence of different stocking rates on plant diversity of *Artemisia frigida* community in Inner Mongolia steppe. *Acta Botanica Sinica*, 2001, **43**: 89~96.
- [22] Marc P & Asit M. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, 1998, **79**: 2581~2592.
- [23] Wang W, Liu Z L, Hao D Y, *et al.* Research on the restoring succession of the degenerated grassland in Inner Mongolia I. basic characteristics and driving force for restoration of the degenerated grassland. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1996, **20**: 449~459.
- [24] Wang S P, Wang Y F, Li Y H, *et al.* The influence of different stocking rates on herbage regrowth and aboveground net primary production. *Acta Agrestia Sinica*, 1998, **6**: 275~281.
- [25] Wang Y F and Wang S P. Influence of different stocking rates on belowground biomass in Inner Mongolia steppe. *Acta Agrestia Sinica*, 1999, **7**: 198~203.

参考文献:

- [2] 李永宏. 内蒙古草原草场放牧退化模式研究及退化监测专家系统雏议. 植物生态学报, 1994, **18**: 69~79.
- [14] 杜国祯, 覃光莲, 李自珍, 等. 高寒草甸植物群落中物种丰富度与生产力的关系研究. 植物生态学报, 2003, **27**: 125~132.
- [15] 杨利民, 周广胜, 李建东. 松嫩平原草地群落物种多样性与生产力关系的研究. 植物生态学报, 2002, **26**: 589~593.
- [16] 中国科学院内蒙古宁夏自然资源综合考察队. 内蒙古植被. 北京: 科学出版社, 1985. 641~644.
- [18] 刘书润, 刘钟龄. 内蒙古锡林河流域植物区系纲要. 草原生态系统研究, 北京: 科学出版社, 1998, **3**: 227~268.
- [19] 马克平. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究 II. 丰富度、均匀度和物种多样性指数. 生态学报, 1995, **15**: 268~278.
- [20] 李永宏. 放牧影响下羊草草原和大针茅草原植物多样性. 植物学报, 1993, **35**: 877~884.
- [21] 汪诗平, 李永宏, 王艳芬, 等. 不同放牧率对内蒙古冷蒿草原植物多样性的影响. 植物学报, 2001, **43**: 89~96.
- [23] 王伟, 刘钟龄, 郝敦元, 等. 内蒙古草原退化群落恢复演替的研究 I. 退化草原的基本特征与恢复演替动力. 植物生态学报, 1996, **20**: 449~459.
- [24] 汪诗平, 王艳芬, 李永宏, 等. 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**: 275~281.
- [25] 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**: 198~203.