

放牧扰动下高寒草甸植物多样性、生产力对 土壤养分条件变化的响应

王长庭¹, 龙瑞军^{1,2}, 王启兰¹, 曹广民¹, 施建军³, 杜岩功¹

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; 2 兰州大学, 兰州 730070;

3 青海省畜牧兽医科学院草原研究所, 西宁 810016)

摘要:为了揭示高寒小蒿草草甸群落在放牧扰动下,探讨土壤养分供给水平的变化对生态系统初级生产力和多样性影响,为高寒草地的退化演替机理研究提供依据,以野外样地调查和室内分析法研究了放牧扰动下高寒草甸植物多样性、生产力对土壤养分条件变化的响应。结果表明,放牧干扰不仅改变了高寒小蒿草草甸群落土壤根系和蕴育土壤根系的“载体”量及根土比例,改变了植物群落的结构和功能,而且使土壤的物理和化学特性发生了明显的改变。随着放牧强度的增加,蕴育土壤根系的基质量逐渐减少,根土比特别是 0~10 cm 土层的根土比例增加;“载体”量减少导致大部分地下根系由于营养供给水平的降低而死亡,归还土壤中有机的数量逐渐减少,加之地上部分持续利用,土壤养分也在不断消耗,土壤基质量的减少和土壤资源持续供给能力的下降,草地发生逆向演替(退化),表现在:物种数减少、多样性下降、能量的分配转向地下等;土壤性状上的某些改变(土壤容重、土壤湿度等),也会引起植被组成、物种多样性变化;放牧主要通过影响土壤环境及其养分含量来改变草地群落生物量(地上、地下);土壤表面的适度干扰和原有植物的适度破坏为新成员提供了小生境,从而允许新的植物侵入群落,并提高了植物的丰富度。但是,在受到强度干扰时,草地植物群落的主要物种的优势地位发生明显的替代变化。

关键词:放牧扰动;植物多样性;生产力;土壤养分;群落演替;响应

文章编号:1000-0933(2008)09-4144-09 中图分类号:Q142, Q945, Q948 文献标识码:A

Response of plant diversity and productivity to soil resources changing under grazing disturbance on an alpine meadow

WANG Chang-Ting¹, LONG Rui-Jun^{1,2}, WANG Qi-Lan¹, CAO Guang-Min¹, SHI Jian-Jun³, DU Yan-Gong¹

1 Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

2 Lanzhou University, Lanzhou 730070, China

3 Grassland institute, Qinghai Academy of Animal and Veterinary Sciences, Xining 810003 China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(9): 4144 ~ 4152.

Abstract: The methods of field survey and experiment analysis was applied to detect the influence of plant diversity and productivity to soil resources changing under grazing disturbance on an alpine meadow. The purpose of this study to provide the process of degrading mechanisms in alpine meadow. The experiment plots were located in the Haibei alpine meadow ecosystem research station. The results showed that the obvious change of rhizomes in the *Kobresia pygmaea* meadow

基金项目:中国科学院“百人计划”资助项目;国家自然科学基金重点基金资助项目(30730069);中国科学院野外台站基金资助项目

收稿日期:2007-01-25; **修订日期:**2008-06-30

作者简介:王长庭(1969~),男,青海湟源人,博士,副研究员,主要从事植物生态、恢复生态学和反刍动物营养研究。E-mail: wct@nwipb.ac.cn or wcht6@hotmail.com

Foundation item: The project was financially supported by Hundred Talents Programs of Chinese Academy of Sciences, as Project 30730069 of the National Natural Science Foundation of China and Field Station Foundation of Chinese Academy of Sciences

Received date: 2007-01-25; **Accepted date:** 2008-06-30

Biography: WANG Chang-Ting, Ph. D., mainly engaged in plant ecology, restoration ecology, and ruminant nutrition. E-mail: wct@nwipb.ac.cn or wcht6@hotmail.com

community, soil contents which cultivate rhizomes, and the proportion of the rhizome to the soil, the change of plant community structure and function, the change of soil physics and chemistry characteristics under grazing disturbance. With the grazing intensity increasing, especially the proportion of the rhizome to the soil at 0—10 cm soil layer were enhanced; The most rhizomes were died because of soil resources supply ability decreasing, soil organic matters which return in soil were decreased, sustainable utilization vegetation, converse succession (or degenerate succession) occurred in grassland, reflection by species number reducing, plant diversity decreasing, energy distribution turn around below-ground biomass; the alteration of soil properties (for example soil bulk density, soil moisture) resulted in change of vegetation composition and plant diversity. The soil environment and nutrients were influenced by grazing to change the grassland community biomasses (above, below-ground biomass); moderation disturbance to the soil surface and moderation destruction to original plant provide a small habitat for new plant species, new plant species intrude plant community, to increase plant richness. However, when strong disturbance occurred in grassland community, the dominance status of the main plant species in grassland community was substituted by another plant species.

Key Words: grazing disturbance; plant diversity; productivity; soil resources; plant community succession; response

土壤作为一种重要的自然资源可以为人类提供食物和其它工业用品,并维持着陆地生态系统,同时土壤也可以促进植物根系的生长,接受、储存和供给水分,储存、提供和转移营养,调控气体交换,促进土壤生物活性等生态过程。然而,多样性和生产力的争论主要集中在植物方面,很少留意在野外条件下植物多样性与土壤群落间的相互影响^[1]。植物和土壤生物的相互作用对植物的矿物质营养和营养循环有着重要的作用。土壤微生物是土壤有机质和土壤养分转化和循环的动力,它参与土壤有机质的分解、腐殖质的形成、土壤 C、N 循环等过程。土壤微生物量是土壤养分的储存库和植物生长养分的重要来源^[2]。微生物量碳在土壤全碳中所占比例很小,但它是土壤有机质中的活性部分,可反映土壤有效养分状况和生物活性,能在很大程度上反应土壤微生物数量,是评价土壤微生物数量和活性及土壤肥力的重要指标^[3,4]。但是人类对土地不合理利用和管理导致全球生物地球化学循环发生改变和加快了土壤性质变化的速度,人类赖以生存的土地资源受到严重威胁。草地植被作为可再生自然资源,也是一种载体,分布着极其丰富的自然资源,人类活动的干扰直接或间接地对其群落结构、种类组成及初级生产力等均起着显著的作用。

放牧动物的啃食和践踏对改变草地生态系统植物群落组成、结构、功能以及土壤理化性质等均发挥着重要的作用^[5]。放牧主要影响草地群落结构及其土壤生境的变化^[6]。植物种群对有限资源的竞争是决定植物群落种类组成多样性及演替动态的主要因子^[7]。过度放牧会使种群生境恶化,群落的种类成分多样性降低,结构简单化,生产力下降^[8]。

植物多样性是植被结构因子之一,同时又显著影响着植物群落盖度、枯落物凋落量、个体密度和高度等群落结构的形成^[9~11]。由于生态系统初级生产力与土壤营养的持续供给有关,土壤基质——这种“载体”量的多少与维持土壤营养的持续性有关,在不同尺度的陆地生态系统中,土壤资源的匮乏导致生态系统初级生产力下降。稳定土壤基质及其养分库,是陆地生态系统水分循环和养分循环功能得以实现的关键,是植物群落维持稳定的重要方面。

在陆地植物群落中有很多关于土壤营养和物种多样性的实验。一些实验结果表明生物多样性随着土壤营养的增加而降低^[12];另外一些则发现生物多样性起初随着土壤营养的增加而提高,然后降低,如“钟型”曲线^[13~17];还有一些则证明土壤营养对生物多样性没有影响^[18]。另外,多样性的改变与群落最初的土壤营养条件有关,例如,有实验表明在贫瘠的土壤中增加养分生物多样性也随之增加,而在肥沃的土壤中生物多样性则下降^[19],在大多数植物群落中土壤营养限制植物种群的生长^[20]。总之,不同的实验因材料和方法的不同其结果也存在差异,生物群落多样性的维持机制仍然不很清楚。

有鉴于此,以植物的立地条件——土壤为切入点,(1)分析人为扰动下土壤基质——“载体”量的变化(根

土比的变化特征);(2)利用生态系统植物多样性-土壤养分-土壤微生物量-土壤酶活性的交互关系,阐述植物多样性-生产力沿土壤资源梯度变化特征。(3)探讨放牧干扰下土壤环境群落物种组成、生产力的影响。

1 研究地区与方法

1.1 研究地区概况

本研究于2005、2006年8月在中国科学院海北高寒草甸生态系统开放实验站黄城乡地区进行。地处 $37^{\circ}39'910'' \sim 37^{\circ}40'064''N$, $101^{\circ}10'741'' \sim 101^{\circ}10'668''E$,海拔3200~3250 m。年平均气温 $-1.7^{\circ}C$,1月份平均气温 $-14.8^{\circ}C$,7月份平均气温 $9.8^{\circ}C$ 。年平均降水量600 mm,主要降水量集中在5~9月份,约占年降水量的80%,蒸发量1160.3 mm。主要植被类型有高寒草甸(Alpine meadow)、高寒灌丛(Alpine shrub)和沼泽化草甸(Swamp meadow)。土壤为高山草甸土、高山灌丛草甸土和沼泽土。

1.2 试验设计

试验样地依据草地利用情况和利用程度,以及草地植被现况,以中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站黄城乡地区小蒿草草甸(*Kobresia pygmaea* meadow),选取3个在植被、土壤和地形条件上相对一致的退化样地(面积分别为 $50\text{ m} \times 50\text{ m}$)即:轻度退化(light grazing LG),中度退化(moderate grazing MG)和重度退化(heavy grazing HG)草地,载畜量分别为5.5、7.25羊单位/ hm^2 和9.25羊单位/ hm^2 。地上生物量在用收获法测定,面积为 $50\text{ m} \times 50\text{ m}$ 的样地上选择有代表性地段,用对角线法设置10个 $50\text{ cm} \times 50\text{ cm}$ 的观测样方。在植物生物量高峰期(8月底)测定植物群落的种类组成及其特征值(盖度、高度、频度)。

地下生物量用土钻取样^[21],0~40 cm土层每10 cm取样,共4层,用内径5 cm土钻在每个样地取10钻,样品过筛得到土壤样品,清水冲洗得到根系样品,分别在 $60^{\circ}C$ 和 $105^{\circ}C$ 烘至恒重,称干重。

于2005、2006年8月在测定过地下生物量的样方($25\text{ cm} \times 25\text{ cm}$),采用土壤剖面法分层采集土壤样品(0~10 cm、10~20 cm、20~30 cm),过筛(2 mm)保存于 $4^{\circ}C$ 冰箱中,用于微生物生物量、土壤酶活性的测定。另外,用土钻钻取10个样点(采用“V”字形法)混合为一个土壤样品,即0~30 cm土壤样品,5次重复,风干后测定土壤基本成分。土壤中的测试项目为土壤样品的全磷(钼锑抗比色法)、速效磷(碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法)、全N和速效N(凯氏法和康维皿法)、及有机质含量(丘林法)。微生物生物量碳采用灭菌-提取法^[22]。土壤纤维素分解酶、蔗糖酶、多酚氧化酶、脲酶、蛋白酶、磷酸酶、过氧化氢酶测定采用比色法^[23]。

在测定植物生物量的同时,用点温计测定0~10 cm、10~20 cm和20~30 cm的土壤温度。近地表面0~10 cm、10~20 cm和20~30 cm的含水量用土钻法取土并称鲜重,然后在 $105^{\circ}C$ 的烘箱内烘干至恒重并称重,计算出土壤含水量。

1.3 计算方法

多样性指数、均匀度指数的计算见文献^[24]。

丰富度指数 $R = S$

群落多样性指数的计算采用1) Shannon-Wiener 指数:

$$H' = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i$$

2) Simpson 指数

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2$$

均匀度指数的计算采用 Pielou 指数:

$$J = (- \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i) / \ln S$$

式中, P_i 为种*i*的相对重要值(相对高度+相对盖度+相对频度)/3, S 为种*i*所在样方的物种总数。

微生物碳($\mu\text{g C/g dry soil}$) = $(N \times 1000 \times 10 \times 50 / 1000) / 10 \times \text{干土}\%$

式中,鲜土样称10 g做熏蒸,后用50 ml抽提剂抽提熏蒸土样,再取1 ml抽提液稀释10倍测TC、IC含

量): micro-biomass C ($\mu\text{gC/g dry soil}$) = $(N \times 50 \times 1000 \times 10) / (1000 \times 10 \times \text{干土}\%) = N \times 50 / \text{干土}\%$

土壤微生物商 = 土壤微生物生物量碳/土壤有机全碳

以上数据均采用 SPSS 和 DPS 软件进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 不同放牧梯度下高寒小蒿草草甸的基本特征

2.1.1 土壤基质——“载体”量和根系的变化

土壤是岩石圈表面的疏松表层,是陆地植物生活的基质。它提供了植物生活必需的营养和水分,是生态系统中物质与能量交换的重要场所。由于植物根系与土壤之间具有极大的接触面,在土壤和植物之间进行频繁的物质交换,彼此强烈影响,因而土壤是植物的一个重要生态因子,通过控制土壤因素就可以影响植物的生长和产量。正是由于土壤养分的持续供给、土壤基质——这种“载体”量的多少影响着植物群落物种组成、结构、功能和生态系统的稳定性。不同放牧干扰下,高寒小蒿草草甸群落土壤根系和蕴育土壤根系的“载体”量发生了明显的变化(表1)。中度放牧条件下0~10 cm 土层的根系量与土量的比例为0.16;重牧条件下0~10 cm 土层根系量与土量的比例最大(0.18);而轻牧条件下0~10 cm 土层的根系量与土量的比例(0.12)为最小(表1)。

表1 高寒小蒿草草甸群落土壤根系、土壤量及其根土比的变化

Table 1 Change of soils, roots, and its ratio in the *Kobresia pygmaea* meadow community

项目 Item	轻度放牧 Light grazing LG			中度放牧 Moderate grazing MG			重度放牧 Heavy grazing HG		
	根量 Roots	土量 Soils	根/土 R/S	根量 Roots	土量 Soils	根/土 R/S	根量 Roots	土量 Soils	根/土 R/S
0~10 cm	1.34 ± 0.67 ^c	10.91 ± 2.58 ^b	0.12 ± 0.06 ^c	1.75 ± 0.43 ^a	11.49 ± 3.29 ^a	0.16 ± 0.06 ^b	1.63 ± 0.37 ^b	8.93 ± 0.52 ^c	0.18 ± 0.04 ^a
10~20 cm	0.50 ± 0.22 ^b	17.76 ± 3.86 ^a	0.03 ± 0.01 ^b	0.96 ± 0.67 ^a	16.64 ± 4.11 ^b	0.06 ± 0.04 ^a	0.43 ± 0.34 ^c	15.28 ± 3.28 ^c	0.03 ± 0.01 ^b
20~30 cm	0.20 ± 0.06 ^a	18.23 ± 2.11 ^a	0.01 ± 0.00 ^a	0.24 ± 0.06 ^a	17.96 ± 3.23 ^a	0.01 ± 0.00 ^a	0.18 ± 0.08 ^a	16.12 ± 3.26 ^b	0.01 ± 0.00 ^a
30~40 cm	0.11 ± 0.08 ^b	21.72 ± 4.36 ^a	0.01 ± 0.00 ^a	0.25 ± 0.08 ^a	20.65 ± 2.28 ^a	0.01 ± 0.00 ^a	0.09 ± 0.02 ^c	17.07 ± 3.96 ^b	0.01 ± 0.00 ^a
0~40 cm	0.54 ± 0.21 ^c	17.16 ± 1.40 ^a	0.03 ± 0.02 ^b	0.80 ± 0.19 ^a	16.68 ± 2.02 ^a	0.05 ± 0.02 ^a	0.58 ± 0.07 ^b	14.35 ± 0.93 ^b	0.04 ± 0.01 ^{ab}

不同退化梯度同一层次数据,相同字母表示数据间差异不显著(DMRT法 $P = 0.01$) Data in same soil layer of different degraded gradient followed by the same letters were not significantly different at 0.01 levels; Duncan's multiple range tests

2.1.2 土壤环境特征

由表2可知,随着放牧强度的增加,土壤湿度、土壤养分指标(如:有机质、全氮、硝态氮、铵态氮和速效

表2 高寒小蒿草草甸群落的土壤特征

Table 2 The soil properties (0~40 cm) of the *Kobresia pygmaea* meadow community

项目 Item	轻度放牧 Light grazing LG	中度放牧 Moderate grazing MG	重度放牧 Heavy grazing HG
容重 Soil bulk density (g/cm^3)	0.95 ± 0.07 ^b	0.98 ± 0.06 ^b	1.04 ± 0.04 ^a
湿度 Soil moisture (%)	28.82 ± 2.24 ^a	26.41 ± 2.88 ^b	22.42 ± 2.08 ^c
有机质 Organic matter (%)	10.76 ± 0.75 ^a	8.53 ± 0.99 ^b	6.58 ± 0.73 ^c
全氮 Total nitrogen (%)	0.58 ± 0.06 ^a	0.47 ± 0.06 ^a	0.32 ± 0.04 ^c
硝态氮 ($\text{NO}_3^- - \text{N}$) (mg/kg)	8.80 ± 1.22 ^a	7.25 ± 1.02 ^b	5.05 ± 1.41 ^c
铵态氮 ($\text{NH}_4^+ - \text{N}$) (mg/kg)	7.95 ± 1.67 ^a	6.08 ± 2.02 ^b	4.33 ± 1.18 ^c
全磷 Total phosphor (%)	0.063 ± 0.007 ^a	0.06 ± 0.012 ^a	0.061 ± 0.006 ^a
速效磷 Available phosphor (mg/kg)	5.88 ± 2.08 ^a	5.36 ± 2.69 ^a	5.90 ± 2.02 ^a
全钾 Total kalium (%)	1.99 ± 0.07 ^a	1.92 ± 0.06 ^a	2.01 ± 0.06 ^a
速效钾 Available kalium (mg/kg)	225.49 ± 23.16 ^a	218.66 ± 11.51 ^b	215.45 ± 24.79 ^b

不同退化梯度同一层次数据,相同字母表示数据间差异不显著(DMRT法 $P = 0.01$) Data in same soil layer of different degraded gradient followed by the same letters were not significantly different at 0.01 levels; Duncan's multiple range tests

钾)含量明显减少,但是土壤容重逐渐增加。说明过牧干扰引起高寒小蒿草草甸植物群落草丛中结构、组成发生改变,草地植物群落发生退化演替(逆向演替),随着植被的退化演替,土壤也逐步贫瘠化。即放牧影响着草地群落结构及其土壤生境。

2.2 不同放牧梯度下高寒小蒿草草甸群落植物多样性、生产力的变化

由表3可以看出,随着放牧强度的增加,物种多样性测度明显不同。中度放牧条件下,植物群落地上生物量、物种数、Shannon-Wiener指数和Pielou指数最高,而群落地下生物量最低;重度放牧条件下,植物群落地上生物量、物种数、Shannon-Wiener指数和Pielou指数最低,而群落地上生物量最高。表明了任何生物的能量均有其合理分配,并通过这种能量使用的调节来促进自身的生存和繁殖,但持续的过牧能使种群生境恶化,群落的物种组成多样性降低,结构简单化,地上生物量下降。

表3 高寒小蒿草草甸群落物种数、地上生物量、地下生物量和物种多样性指数

Table 3 Number of species, above-ground biomass, below-ground biomass and species diversity indices in the *Kobresia pygmaea* meadow community

群落 Community	物种数 Number of species	地上生物量 above-ground biomass($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	地下生物量 under-ground biomass($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$)	Shannon- Wiener 指数 Shannon- Wiener index	Pielou 指数 Pielou index
轻度放牧 Light grazing LG	33 ^b	422.69 $\pm$ 46.68 ^a	4111.90 $\pm$ 207.25 ^b	3.4174 $\pm$ 0.09 ^b	0.9612 $\pm$ 0.03 ^b
中度放牧 Moderate grazing MG	35 ^a	426.67 $\pm$ 35.00 ^a	4044.83 $\pm$ 139.95 ^c	3.5170 $\pm$ 0.16 ^a	1.0394 $\pm$ 0.05 ^a
重度放牧 Heavy grazing HG	29 ^c	244.34 $\pm$ 27.00 ^b	4480.70 $\pm$ 202.77 ^a	3.2761 $\pm$ 0.05 ^c	0.9370 $\pm$ 0.02 ^c

不同退化梯度同一层次数据,相同字母表示数据间差异不显著(DMRT法 $P = 0.01$) Data in same soil layer of different degraded gradient followed by the same letters were not significantly different at 0.01 levels; Duncan's multiple range tests

2.3 不同放牧干扰下土壤微生物生物量碳与土壤特征的关系

土壤微生物是土壤中物质循环的调节者,同时也是有机物质库和速效养分的一部分,其生物质量被称为土壤微生物量,土壤微生物量既是土壤有机质和土壤养分转化与循环的动力,又可作为土壤中植物有效养分的储备库^[22]。

不同放牧梯度高寒小蒿草草甸土壤中,中度放牧其土壤微生物生物量碳和土壤有机全碳0~10 cm、10~20 cm、20~40 cm、和0~40 cm分别为0.86、0.32、0.16 g/kg dry soil和0.45 g/kg dry soil;1.49、0.86、0.57 g/kg dry soil和0.97 g/kg dry soil,0~40 cm土层的土壤微生物生物量碳、土壤有机全碳($P < 0.01$)均显著高于轻度放牧和重度放牧(表4);同样土壤微生物商也显著地高于其它两个类型草地0~40 cm土层的土壤微

表4 高寒小蒿草草甸群落土壤微生物碳的分布特征(平均值)

Table 4 Distribution characteristics of soil microbial carbon in the *Kobresia pygmaea* meadow community (mean value)

草地类型 Grassland types	土壤层次 Soil layer (cm)	土壤微生物生物量碳 Soil microbial biomass carbon(g/kg dry soil)	土壤有机全碳 Soil organic total carbon(g/kg dry soil)	土壤微生物商 Soil microbial quotient
轻度放牧 Light grazing LG	0~10	0.54 $\pm$ 0.02 ^b	1.37 $\pm$ 0.03 ^a	0.39 $\pm$ 0.01 ^b
	10~20	0.30 $\pm$ 0.03 ^a	0.90 $\pm$ 0.02 ^a	0.33 $\pm$ 0.04 ^b
	20~40	0.14 $\pm$ 0.01 ^a	0.49 $\pm$ 0.01 ^a	0.29 $\pm$ 0.01 ^a
	0~40	0.32 $\pm$ 0.01 ^b	0.92 $\pm$ 0.01 ^a	0.34 $\pm$ 0.01 ^b
中度放牧 Moderate grazing MG	0~10	0.86 $\pm$ 0.05 ^a	1.49 $\pm$ 0.04 ^a	0.58 $\pm$ 0.02 ^a
	10~20	0.32 $\pm$ 0.02 ^a	0.86 $\pm$ 0.02 ^a	0.37 $\pm$ 0.03 ^b
	20~40	0.16 $\pm$ 0.01 ^a	0.57 $\pm$ 0.01 ^a	0.28 $\pm$ 0.02 ^a
	0~40	0.45 $\pm$ 0.02 ^a	0.97 $\pm$ 0.02 ^a	0.41 $\pm$ 0.02 ^a
重度放牧 Heavy grazing HG	0~10	0.51 $\pm$ 0.02 ^b	1.17 $\pm$ 0.02 ^b	0.44 $\pm$ 0.01 ^b
	10~20	0.27 $\pm$ 0.02 ^a	0.64 $\pm$ 0.02 ^b	0.42 $\pm$ 0.03 ^a
	20~40	0.15 $\pm$ 0.02 ^a	0.57 $\pm$ 0.02 ^a	0.26 $\pm$ 0.04 ^a
	0~40	0.31 $\pm$ 0.01 ^b	0.79 $\pm$ 0.01 ^b	0.39 $\pm$ 0.01 ^b

不同退化梯度同一层次数据,相同字母表示数据间差异不显著(DMRT法 $P = 0.01$) Data in same soil layer of different degraded gradient followed by the same letters were not significantly different at 0.01 levels; Duncan's multiple range tests

生物商(表4)。有研究学者认为用微生物商来表示土壤过程或土壤质量的变化,比单独应用微生物生物量碳或土壤有机总碳要有效的多^[25]。需要指出的是本试验中土壤微生物生物量碳占土壤有机全碳的比值仅为0.26%~0.58%,远远低于一些文献中报道的1%~5%,这可能与试验地土壤有机碳的含量较高有关。

为了使两变量间的相关关系得到真实的反应,我们采用了多元线性逐步回归、偏相关分析,分别探讨了不同放牧干扰下土壤容重(X_1)、土壤含水量(X_2)、有机质(X_3)、全氮(X_4)、硝态氮(X_5)、铵态氮(X_6)、全磷(X_7)、速效磷(X_8)、全钾(X_9)、速效钾(X_{10})与土壤微生物生物量碳(Y)间的相关性(表5),土壤微生物生物量碳和土壤理化性质有着密切关系。

表5 不同放牧干扰下土壤微生物生物量碳与土壤理化性质的偏相关系数

Table 5 The partial coefficient between soil microbial biomass carbon and plant diversity, productivity in different grazing disturbance

群落类型 Community types	偏相关关系 Partial correlation	偏相关系数 Partial coefficient	t 检验值 t test value	p -值 p -value
轻度放牧 Light grazing LG	$r(y, X_2)$	0.9822	4.1918	0.0316
	$r(y, X_5)$	0.9856	4.1751	0.0356
	$r(y, X_7)$	0.9747	3.8841	0.0486
中度放牧 Moderate grazing MG	$r(y, X_2)$	0.9796	4.2745	0.0543
	$r(y, X_6)$	0.9992	24.3886	0.0017
	$r(y, X_7)$	0.9957	10.7373	0.0086
重度放牧 Heavy grazing HG	$r(y, X_2)$	0.9886	6.8991	0.0228
	$r(y, X_7)$	0.9774	4.2242	0.0468
	$r(y, X_{10})$	0.9685	3.8902	0.0602

不同放牧干扰下,与土壤微生物生物量碳(Y)之间的逐步回归方程分别为:

$$\text{轻牧 微生物生物量碳}(Y) = 0.7199 + 0.03524 \times \text{土壤含水量}(X_2) + 0.1697 \times \text{硝态氮}(X_5) + 5.4076 \times \text{全磷}(X_7)$$

$$\text{中牧 微生物生物量碳}(Y) = 0.6992 + 0.01254 \times \text{土壤含水量}(X_2) + 0.1099 \times \text{铵态氮}(X_6) + 2.0385 \times \text{全磷}(X_7)$$

$$\text{重牧 微生物生物量碳}(Y) = 0.3525 + 0.07925 \times \text{土壤含水量}(X_2) + 3.5706 \times \text{全磷}(X_7) + 0.003605 \times \text{速效钾}(X_{10})$$

通过逐步回归和偏相关分析发现,不同放牧干扰下土壤微生物生物量碳主要受到土壤含水量、土壤硝态氮、土壤全磷和土壤速效钾的影响,随着土壤含水量、土壤硝态氮、土壤全磷和土壤速效钾的增加而增加。

2.4 不同放牧干扰下植物多样性、生产力与土壤养分的关系

高寒草甸不同放牧干扰下草地群落生产力和多样性的变化因土壤养分资源的供给水平差异表现出不同的反映(表6~表8)。不同放牧干扰下,土壤养分资源(土壤有机质、全氮、全钾)与草地群落生物量(地上、地下)显著相关($P < 0.05$);微生物生物量碳与地上生物量(轻度、中度放牧)、地下生物量(重度放牧)显著相关($P < 0.05$);物种数与地上生物量(轻度、中度放牧)、地下生物量(重度放牧)显著相关($P < 0.05$)。放牧压力的增加,土壤容重增加,土壤微生物生物量碳降低,加上植物群落结构的改变和土壤水肥气热状况的变化,必然影响到其草地生产力,从而使群落地上生物量降低,地下生物量增加,群落中植物的能量分配发生变化,其自身的生存和繁殖策略随之改变。

3 讨论

生境因素(如植物群落特征、土壤特征、种间竞争等)的变化往往影响着群落植物的生长和发育。放牧干扰不仅改变了高寒小蒿草草甸群落土壤根系和蕴育土壤根系的“载体”量(表1),改变了植物群落的结构和功能(表3),而且使土壤的物理和化学特性发生了明显的改变(表2)。

表 6 不同放牧干扰下土壤养分与植物多样性、生产力的相关系数(轻牧)

Table 6 The coefficient between soil nutrients and plant diversity, productivity in different disturbance (light grazing)

相关系数 Coefficient	土壤有机质 SOM (%)	全氮 Total nitrogen (%)	全磷 Total phosphor (%)	全钾 Total kalium (%)	微生物 生物量碳 MBC (g/kg dry soil)	地上生物量 Aboveground biomass (g·m ⁻²)	地下生物量 Belowground biomass (g·m ⁻²)	物种数 Number of species
土壤有机质	1							
全氮	0.93 **	1						
全磷	0.49	-0.33	1					
全钾	-0.5	0.76	0.09	1				
微生物量碳	0.5	-0.75	-0.29	0.89 *	1			
地上生物量	0.84 *	0.87 *	0.46	0.83 *	0.86 *	1		
地下生物量	0.97 **	0.94 **	-0.51	0.51	-0.56	-0.77	1	
物种数	0.75	-0.77	0.76	-0.42	0.37	0.84 *	0.85 *	1

* $p < 0.05$ ** $p < 0.01$, MBC: microbial biomass carbon, SOM: soil organic matter

表 7 不同放牧干扰下土壤养分与植物多样性、生产力的相关系数(中牧)

Table 7 The coefficient between soil nutrients and plant diversity, productivity in different disturbance (moderate grazing)

相关系数 Coefficient	土壤有机质 SOM (%)	全氮 Total nitrogen (%)	全磷 Total phosphor (%)	全钾 Total kalium (%)	微生物 生物量碳 MBC (g/kg dry soil)	地上生物量 Aboveground biomass (g/m ²)	地下生物量 Belowground biomass (g/m ²)	物种数 Number of species
土壤有机质	1							
全氮	-0.32	1						
全磷	0.23	-0.03	1					
全钾	0.08	-0.54	0.78	1				
微生物量碳	0.61	-0.16	-0.64	-0.62	1			
地上生物量	0.84 *	0.84 *	0.68	0.34	0.82 *	1		
地下生物量	0.86 *	0.97 **	-0.56	-0.04	0.43	0.59	1	
物种数	-0.68	-0.31	0	0.31	0.18	0.85 *	0.87 *	1

* $p < 0.05$ ** $p < 0.01$, MBC: microbial biomass carbon, SOM: soil organic matter

表 8 不同放牧干扰下土壤养分与植物多样性、生产力的相关系数(重牧)

Table 8 The coefficient between soil nutrients and plant diversity, productivity in different disturbance (heavy grazing)

相关系数 Coefficient	土壤有机质 SOM (%)	全氮 Total nitrogen (%)	全磷 Total phosphor (%)	全钾 Total kalium (%)	微生物 生物量碳 MBC (g/kg dry soil)	地上生物量 Aboveground biomass (g/m ²)	地下生物量 Belowground biomass (g/m ²)	物种数 Number of species
土壤有机质	1							
全氮	0.35	1						
全磷	0.3	0.47	1					
全钾	0.09	0.60	-0.29	1				
微生物量碳	0.91 *	-0.3	-0.37	-0.1	1			
地上生物量	0.94 **	0.59	-0.41	0.18	0.67	1		
地下生物量	0.91 *	0.24	-0.09	0.14	0.83 *	-0.8	1	
物种数	-0.73	-0.36	0.07	0.08	0.64	0.6	0.87 *	1

* $p < 0.05$ ** $p < 0.01$, MBC: microbial biomass carbon, SOM: soil organic matter

土壤作为生态系统中生物与环境相互作用的产物,贮存着大量的碳、氮、磷等营养物质;因而土壤养分对于植物的生长起着关键性的作用,直接影响着植物群落的组成与生理活力,决定着生态系统的结构、功能和生产力水平^[26]。随着牧压强度的变化,草地植物群落的主要物种的优势地位发生明显的替代变化,这与其生物学特性和动物的采食行为密切相关^[27,28]。Baker^[29]认为,草地利用的强度对草地的影响十分明显的,草地的退化是以适口和非适口的植物种类比例变化为特征的,在轻牧和适牧条件下适口性好的植物在群落中所占比例最大,过牧可降低适口性好的植物的活力,而适口性差的植物免受影响,并对有限资源竞争处于更有利地位,最终导致适口性差的植物在群落中占优势。Ritchie^[30]认为不管在任何放牧制度下,载畜量增大都将使丛

生禾草向矮生禾草演替,并使牧草的再生能力降低,而且牧草叶量、蘖数、株高和总生物量均下降。

土壤有机质主要来源于植物地上部分的凋落物及地下的根系,随着放牧强度的增加,蕴育土壤根系的基质量逐渐减少,根土比特别是 0~10 cm 土层的根土比例增加(表 1)，“载体”量减少导致大部分地下根系由于营养供给水平的降低而死亡,归还土壤中有机质的数量逐渐减少,加之地上部分持续利用,土壤养分也在不断消耗,土壤基质量的减少和土壤资源持续供给能力的下降,草地发生逆向演替(退化),表现在:物种数减少、多样性下降、能量的分配转向地下等。土壤性状上的某些改变(土壤容重、土壤湿度等),也会引起植被组成、物种多样性变化(表 2、表 3)。反之,植物群落结构和功能的改变(植物群落生长的高度、盖度及组成),对土壤的影响则是有机质来源减少而分解速度加快、土壤结构破坏、土壤养分量减少、土壤蒸发加快,这样就使得土壤向干旱化、贫瘠化方向发展,推动了土壤的退化过程。适当的环境干扰或逆境(包括放牧放牧),使群落丰富度和复杂度增加,维持了草地植物群落的稳定,利于提高群落的生产力。

土壤养分含量尤其是土壤有机质是土壤微生物的 C 源和 N 源。有机质能增强土壤孔隙度、通气性和结构性,有显著的缓冲作用和持水力,含有大量的植物营养元素,是微生物的营养源和能源;微生物、土壤酶和矿物质可以固定在有机物质上。因此,有机质是土壤酶的有机载体^[22]。土壤微生物生物量碳是土壤中有机质中活性较高的部分,它是土壤养分重要的源。如果土壤有机碳的积累较高,能提供微生物生命活动的能源也多。土壤微生物量的多少反映了土壤同化和矿化能力的大小,是土壤活性大小的标志。微生物对有机碳的利用率是一项反映土壤质量的重要特性。利用率越高,维持相同微生物量所需的能源就越少,说明土壤环境有利于土壤微生物的生长,质量比较高^[31]。

土壤表面的适度干扰和原有植物的适度破坏为新成员提供了小生境,从而允许新的植物侵入群落,并提高了植物的丰富度。但是,在受到强度干扰时,草地植物群落的主要物种的优势地位发生明显的替代变化,从轻牧、中牧条件下的丛生禾草向矮生禾草向毒杂草群落(重牧)方向演替,适口性好的植物所占的比例下降。如垂穗披碱草(*Elymus nutans*)的重要值从 28%~23%(轻牧、中牧)下降到 10%左右,而毒杂草的重要值增大,如柔软紫菀(*Aster flaccidus*)为 14%、乳白香青(*Anaphalis lactea*)为 12%、青海风毛菊(*Saussurea katochaete*)为 16%、雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)为 11%,能适应的植物种减少,植物丰富度也就降低。在干扰强度很低时,植物对有限资源的竞争排斥作用增强,加之植物凋落物的影响,种的丰富度又将变低。

土壤是草地生态系统的基础环境,土壤的稳定性(土壤养分的持续供给水平和根土比例)是支撑草地生态系统结构和功能稳定性、生态系统恢复的重要因素。适当的放牧,使植物群落丰富度增加,维持了植物群落的稳定,有利于提高群落的生产力,归还土壤中有机物质的数量增加,土壤根系和蕴育土壤根系的“载体”量之间的比例维持在一个合理的水平上,植被的类型、物种组成与生境的资源状况才能相适应。

高寒小蒿草草甸在不同放牧梯度上土壤根系和蕴育土壤根系的“载体”量之间的具体比例什么情况下较为合理,采取哪些措施使不合理变为合理或较为合理,需要更进一步的研究加以揭示。

References:

- [1] Wardle D. A, Bonner K I, Barker G M, et al. Plant removal in perennial grassland: vegetation dynamics, decomposers, soil biodiversity, and ecosystem properties. *Ecological Monograph*, 1999, 69: 535—568.
- [2] Xu Y C, Shen Q R, Ran W. Effects of zero-tillage and application of manual on soil microbial biomass C, N and P after sixteen years of cropping. *Acta Pedologica Sinica*, 2002, 39(1): 89—96.
- [3] Nsabimana D, Haynes R J, Wallis F M. Size, activity and catabolic diversity of the soil microbial biomass as affected by land use. *Applied Soil Ecology*, 2004, 26: 81—82.
- [4] Li D P, Wu Z J, Chen L J. Dynamics of microbial biomass C in a black soil under long-term fertilization and relate affecting factors. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 14(8): 1334—1338.
- [5] Li J H, Li Z Q, Ren J Z. The effects of grazing on grassland plants. *Acta Pratacul. Sin.*, 2002, 11(1): 4—11.
- [6] Wang R Z, Li J D. The effects of grazing on *Aneurolepidium Chinense* in Song Nen plain. *ractacul. Sci.*, 1992, 9(2): 11—4.
- [7] Mclendon T, Teclente E F. Nitrogen and phosphorus effects on secondary succession dynamics on a semi-arid sagebrush site. *Ecology*, 1991, 72(6): 2016—2024.

- [8] Li X B, Wang D L. The effect of grazing on the plant diversity of *Aneurolepidium Chinense* in Jilin Province. *Journal of Northeast Normal University*, 1996, 2: 94—98.
- [9] Spehn E M, Joshi J, Schmid B, *et al.* Above-ground resource use increase with plant species richness in experiment grassland ecosystem. *Functional Ecology*, 2000, 14: 326—337.
- [10] Jiang Y X, Wang B S, Zang R G, *et al.* Biodiversity and formation mechanisms of tropical in Hainan Island in China. Beijing: Science Press, 2002. 217—233.
- [11] Feng Y Z. Species diversity and manmade forest ecosystem stability. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14: 853—857.
- [12] Wang C T, Long R J, Wang Q J, *et al.* Effects of altitude on plant-species diversity and productivity in an alpine meadow, Qinghai-Tibetan plateau. *Australian Journal of Botany*, 2007, 55: 110—117.
- [13] Tilman D. Species richness of experimental productivity gradients; how important is colonization? *Ecology*, 1993, 74(8): 2179—2191.
- [14] Bobbink R. Effects of nutrient enrichment in Dutch chalk grassland. *Journal of Applied Ecology*, 1991, 28: 28—41.
- [15] Laura G, Grace JB. Herbivore effects on plant species density at varying productivity levels. *Ecology*, 1998, 79(5): 1586—1594.
- [16] Bedford L B, Wakbridge M R, Allison A. Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate north American wetlands. *Ecology*, 1999, 80(7): 2151—2169.
- [17] Curtis R J, Ferrell G M, Panchabi V. Nutrient effects on stand structure, resorption efficiency, and secondary compounds in everglades sawgrass. *Ecology*, 1999, 80(7): 2182—2192.
- [18] Carson W P, Pickett S T A. Role of resources and disturbance in the organization of an old-field plant community. *Ecology*, 1990, 71(1): 26—238.
- [19] Theresa T A, Bowman W D. Nutrient availability, plant abundance, and species diversity in two Alpine Tundra communities. *Ecology*, 1997, 78(6): 1861—1872.
- [20] Crawley M J. *Plant Ecology*. Cambridge, Mass: Blackwell Science, 1996.
- [21] Ren J Z. *Research methods of Pratacultural Science*. Beijing: China Agricultural Press, 1998. 1—29.
- [22] Vance E D, Brooks P C, Jenkinson D S. An extraction method for measure soil microbial biomass C. *Soil Biology & Biochemistry*. 1987, 19: 703—707.
- [23] Guan S Y. *Research methods on soil enzymes*. Beijing: China Agricultural Press, 1986.
- [24] Ma K P, Liu Y M. Measurement of biotic community diversity I a diversity (part 2). *Chinese Biodiversity*, 1994, 2(4): 231—239.
- [25] Ren T Z. *Research on soil biology index in sustainable agriculture*. China Agriculture Science, 2000, 33(1): 68—75.
- [26] Crick J C, Grime J P. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. *New Phytol*, 1987, 107: 403—414.
- [27] 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 Phytocologica Sinica*, 1996, 20(5): 449—459.
- [28] Yang L M, Han M, Li J D. Division on degenerate successional stage of main grassland communities for grazing in the Songnen plain of China. *Acta Agrestia Sinica*, 1996, 4(4): 281—287.
- [29] Baker J P. *Nature management by grazing and cutting (Geobotany 14)*. Kluwer Academic Publisher, 1989, 11—17.
- [30] Ritchie M E. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology*, 1998, 79(1): 165—177.
- [31] He Z L. The meaning of soil microorganism biomass in the nutrient circulation and evaluation of environmental quantity. *Soil*, 1997, 29(2): 61—69.

参考文献:

- [2] 徐阳春, 沈其荣, 冉炜. 长期免耕与施用有机肥对土壤微生物生物量碳、氮、磷的影响. *土壤学报*, 2002, 39(1): 89—96.
- [4] 李东坡, 武志杰, 陈利军. 长期培肥黑土微生物量碳动态变化及影响因素. *应用生态学报*, 2004, 14(8): 1334—1338.
- [5] 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.
- [6] 王仁忠, 李建东. 放牧对松嫩平原羊草地影响的研究. *草业科学*, 1992, 9(2): 11—14.
- [8] 李晓波, 王德利. 放牧对吉林羊草草原植物多样性的影响. *东北师大学报自然科学版*, 1996, 2: 94—98.
- [10] 蒋有绪, 王伯荪, 藏润国, 等. 海南热带林生物多样性及其形成机制. 北京: 科学出版社, 2002. 217—233.
- [11] 冯耀宗. 物种多样性和人造森林生态系统的稳定性. *应用生态学报*, 2003, 14(6): 853—857.
- [21] 任继周. *草业科学的研究方法*. 北京: 中国农业出版社, 1998. 1—29.
- [23] 关松荫. *土壤酶及其研究法*. 北京: 农业出版社, 1986. 182—266.
- [24] 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). *生物多样性*, 1994, 2(4): 231—239.
- [25] 任天志. 持续农业中的土壤生物指标研究. *中国农业科学*, 2000, 33(1): 68—75.
- [27] 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(5): 449—459.
- [28] 杨利民, 韩梅, 李建东. 松嫩平原主要草地群落放牧退化演替阶段的划分. *草地学报*, 1996, 4(4): 281—287.
- [31] 何振立. 土壤微生物量及其在养分循环和环境质量评价中的意义. *土壤*, 1997, 29(2): 61—69.