

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

王文娟¹, 臧岳铭¹, 李英年², 席 博¹, 郭 华¹, 朱志红^{1,*}

(1. 陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062; 2. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008)

摘要: 为研究密集型克隆植物对放牧扰动和生境资源变化的生物量分配和补偿生长响应特性, 验证克隆植物的觅食模型和 3 个有关植物个体补偿反应的假说(①放牧优化假说, grazing optimization hypothesis, GOH; ②反应连续谱假说, continuum of responses hypothesis, CRH; ③增长率模型, growth rate model, GRM), 在具有不同放牧利用格局和土壤养分水平的高寒矮嵩草草甸(Ⅰ. 畜圈草地: 重度放牧、资源丰富; Ⅱ. 牧道草地: 中度放牧、资源贫乏; Ⅲ. 封育草地: 不放牧、资源贫乏)中通过设置扣笼/无扣笼样方对其建群种矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 进行了研究。结果表明不论当年解除家畜放牧与否, 春季采摘率越高(畜圈草地), 分株生物量向生长的投入越少, 向贮藏器官的投入越多。繁殖分配在中度采摘下最高(牧道草地), 扣笼内外分株各部分的生物量分配无差异。矮嵩草分株在中度采摘×资源贫乏条件下产生了超补偿响应, 在重度采摘×资源丰富条件下为等量补偿, 重度采摘导致分株密度显著减少。生物量分配格局与觅食模型的预测不符。补偿生长响应特性证实了 GOH 和 GRM 的预测, 但与 CRH 的预测不符。这说明在研究地区放牧扰动格局对克隆植物矮嵩草分株的生物量分配和补偿生长具有重要影响, 适度放牧利用更利于引起超补偿, 而重度利用可能会对该种群的长期保持产生不利影响。

关键词: 克隆植物; 生物量分配; 补偿性生长; 放牧; 高寒草甸

文章编号: 1000-0933(2009)05-2186-09 中图分类号: Q14, Q948 文献标识码: A

Effects of grazing disturbance pattern and nutrient availability on biomass allocation and compensatory growth in *Kobresia humilis*

WANG Wen-Juan¹, ZANG Yue-Ming¹, LI Ying-Nian², XI Bo¹, GUO Hua¹, ZHU Zhi-Hong^{1,*}

¹ College of Life Science, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

² Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(5): 2186 ~ 2194.

Abstract: A field experiment was conducted to study biomass allocation and compensatory growth of phalanx clonal plants under different grazing disturbance pattern and nutrient availability. We also tested foraging models for clonal plants and some hypotheses related to compensatory growth patterns, such as the grazing optimization hypothesis (GOH), the continuum of responses hypothesis (CRH), and the growth rate model (GRM). We examined an alpine meadow clonal plant *Kobresia humilis* in a field grazing defoliation experiment by domestic animals through setting grazed/ungrazed pots. There were 3 habitats, (Ⅰ) pen pasture, with heavy defoliation ratio × high nutrient availability. (Ⅱ) pass pasture, with moderate defoliation ratio × low nutrient availability. (Ⅲ) ungrazed pasture, with null defoliation ratio × low nutrient availability. Our results showed that regardless of release from grazing defoliation in the current year, the more the risk of defoliation encountered by plants in spring, the lower the biomass allocation to growth organ (leaves), and the greater the biomass allocation to storage organ (rhizomes). The reproductive allocation was highest in the conditions of moderate defoliation ratio and low nutrient availability. However, biomass allocation to different parts of the ramet did not differ

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(30671490)

收稿日期: 2008-01-07; 修订日期: 2008-04-15

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhuzhihong@snnu.edu.cn

between grazed and ungrazed treatments. Overcompensation was found in habitat 2, whereas fullcompensation occurred in habitat 1. Moreover, in habitat 1 ramet density significantly decreased. The pattern of biomass allocation in the species was not consistent with the foraging model prediction. The pattern of compensatory growth supported the prediction of GOH and GRM, however, it did not agree with CRH. These results suggested grazing defoliation significantly affect the patterns of biomass allocation and compensatory growth of *K. humilis* ramet. Moderate defoliation causes the overcompensation. But heavy defoliation will have a negative effect on long-term persistence of the population in the area.

Key Words: clonal plants; biomass allocation; compensatory growth; grazing; alpine meadow

克隆植物的觅食模型预测,生长在资源丰富斑块内的植物为了巩固对优良斑块的占领,可以缩短间隔子长度并大量分枝,而生长在资源匮乏斑块内的植物将加长间隔子并减少分枝以离开不利的斑块^[1]。前者会将资源更多地投向增加分株数,而后者则将资源更多地投向伸长根茎或匍匐茎,因而在资源丰富的斑块内,植物个体或单位面积生境中的分株数将多于资源匮乏斑块内的分株数。从理论上分析,觅食模型预测结果的生态学意义对于“游击型”克隆植物和“密集型”克隆植物来说可能不同。对于前者,资源短缺条件下增加对间隔子的投入是为了能迅速占领新生境,而对于后者,实际是增加了对贮藏器官的投入,增加了胁迫忍耐力。因为“密集型”克隆植物虽然也有很强的克隆生长能力,但由于其间隔子短,与“游击型”克隆植物相比,水平扩展能力十分有限。因此这类植物在资源短缺条件下也可能增加有性繁殖投入。在很多克隆植物中,克隆繁殖和有性繁殖并行。并非所有的克隆植物都以延长根茎或匍匐茎的方式逃离不利的生境斑块,增加对有性繁殖的资源分配和种子生产也是一种有效地逃离不利生境斑块的途径^[1]。况且间隔子长度的变化形式实际上较多,如不对资源水平发生显著响应;资源水平越高间隔子越长;资源水平越低间隔子越短^[2]。植物生活的生境条件是复杂多样的,除土壤营养、水分等的异质性外,还有其它扰动因素。如果同时考虑这些因素,克隆植物的资源分配会发生何种变化?

在草地群落中,大型有蹄类动物的放牧是一个重要的生态因子和进化选择力^[3],它会使植物在形态、生长、繁殖和资源分配等方面表现出相应变化^[4-10]。采食风险越高,植物会减少对生长和繁殖的投入,增加对贮藏器官的投入,以利恢复再生^[11,12]。植物对放牧的响应与其耐牧性(tolerance to grazing or herbivore)有密切关系,补偿生长(compensatory growth)可以表示耐牧性^[8,13]。目前有3个假说表述植物个体的补偿反应,即放牧优化假说(grazing optimization hypothesis, GOH)^[14,15]、反应连续谱假说(continuum of responses hypothesis, CRH)^[16]和增长率模型(growth rate model, GRM)^[17]。GOH认为采食量与补偿量之间为单峰曲线关系,超过中度采食量后植物补偿生长量下降,至最大采食强度后,发生低补偿(undercompensation)。CRH认为优越的生长环境、较长的恢复时间或生长季早期放牧有利于发生超补偿(overcompensation)^[16,18]。GRM则认为在胁迫环境中缓慢生长的植物被少量采食后容易发生超补偿,因为轻度采食后植物只需少量增加相对生长率就能实现超补偿,缓慢生长的植物贮藏物含量较高,被采食后更易提高生长率,实现超补偿。对这些假说进行分析可以发现,CRH和GRM对发生超补偿的生境条件具有相反的预测,GRM与GOH对于采食量与超补偿关系的预测也不同。

为了验证克隆植物的觅食模型和3个有关植物个体补偿反应的假说,本文比较了生长在高寒草甸不同放牧扰动格局和土壤营养及水分条件生境中的克隆植物矮嵩草(*Kobresia humilis*)分株生物量分配与补偿生长的变化。矮嵩草是青藏高原高寒草甸建群种之一,属莎草科嵩草属多年生冷中生型密丛早花植物,密集型(phalanx type)构型,其地表以下分蘖节处膨大并具短的木质根状茎,根颈(包括分蘖节、木质化根茎和部分残留叶鞘)中非结构碳水化合物含量高达27.97%~31.15%,是高抗逆性的克隆植物,具有很强的耐牧性^[19]。其克隆生长以分蘖数和分株数的增加以及基株直径的扩大为特征。矮嵩草草甸是一种放牧偏途顶极^[20]。根据该植物很强的耐牧特性以及前述的模型和假说,预计矮嵩草可以在较重的放牧强度×资源短缺条件下发生超补偿响应。

1 研究区概况

本研究于 2007 年 4 月至 9 月在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站矮嵩草草甸内进行。该站位于青藏高原东北缘,隶属青海省海北藏族自治州门源回族自治县。站区地形多低山、丘陵、滩地和河流阶地,海拔 3200~3500m。年均温 -1.7°C ,年均降水量 614.8mm,80% 集中于 6~8 月份。年蒸发量 1162.3mm。矮嵩草草甸是站区主要群落类型,地势平缓,为当地冬春草场,每年 11 月至翌年 5 月份底进行放牧,放牧家畜为藏羊和牦牛。青藏高原是一个对全球变化和土地利用格局变化极为敏感的地区^[21]。在过去几十年中,由于家畜数量的剧增,已引起该地区 30% 的天然草地退化^[22,23],过度放牧对这一地区带来的影响已越来越引起人们的关注^[24,25]。

2 研究方法

供研究的生境有畜圈草地(pen pasture)、牧道草地(pass pasture)和封育草地(ungrazed pasture)3 种类型。2007 年 4 月中旬植物返青时,在每种生境中各选 3 块样地作为实验区组,在每块样地中随机设置 12 个 $0.5\text{m} \times 0.5\text{m}$ 的样方,其中 6 个样方用 $0.7\text{m} \times 0.7\text{m} \times 0.8\text{m}$ 的铁丝扣笼罩住,作为当年解除放牧的处理,其余 6 个不加扣笼,仍处于放牧利用状态。将这些样方分成两组,每组都形成 2 放牧(无扣笼/扣笼) $\times$ 3 生境 $\times$ 3 重复 $\times$ 3 样方的随机区组设计。两组共 108 个样方。分别在春季放牧结束后半个月(6 月中旬)和 2 个半月(8 月中旬)后测定。

样方测定时,计数矮嵩草的分株密度,然后将其挖出,洗净,置于 60°C 烘箱 72h,分地上、叶、秆+花序、根系、根茎部分称重(g)。分别以各部分干重占分株总干重的比例计算生物量分配。并以叶分配、秆+花序分配以及根茎分配表示分株资源的生长分配(growth allocation, GA)、繁殖分配(reproduction allocation, RA)和贮藏分配(storage allocation, SA)。6 月中旬取样时,用笼内外差额法估测放牧家畜的采摘率(defoliation ratio, DR),即 $\text{DR}(\%) = (\text{笼内地上生物量} - \text{笼外地上生物量}) \times 100 / \text{笼内地上生物量}$ 。

8 月中旬取样时,同土钻在每个样方边缘取 2 份 0~20cm 深土样,1 份用铝盒法测定含水量(105°C ,烘干 6h),1 份用作营养成分分析。pH 值用电位法测定;有机质含量用重铬酸钾容量法;全氮含量用凯氏法消解,AA3 连续流动分析化学仪测定;全磷含量用凯氏法消解,钼锑抗比色法测定;速效氮含量用 1.0mol/L KCl 提取,AA3 连续流动化学分析仪测定;速效磷含量用 0.5mol/L NaHCO_3 浸提,钼锑抗比色法测定。

植物各部分干重补偿生长量用 Leriche 等介绍的方法^[26]计算:

$$\text{补偿量} = 6 \text{ 月中旬笼内生物量} - 6 \text{ 月中旬笼外生物量} + 8 \text{ 月中旬笼外生物量}$$

用 SPSS 13.0-GLM-Multivariate 程序比较植物各部分补偿生长量、分株密度、土壤营养成分、含水量以及群落盖度和采摘率在生境间的差异。对不同取样时间和扣笼内、外的生物量分配数据分别进行分析,比较其在生境间的变化。上述分析均将生境类型和区组作为固定因子(fixed factor)。为了确定解除放牧是否对生物量分配造成影响,采用 SPSS 13.0-Independent-Samples t-test 程序对笼内、外分株生物量分配进行比较。统计分析的显著性水平设为 $p \leq 0.05$ 。

3 类生境具有不同的放牧扰动格局、采摘率、群落盖度以及土壤资源条件(表 1): I. 畜圈草地,距河岸 15~20m,用作牛羊宿营地 5a,有大量牛羊粪便积累,土壤养分与水分含量显著高于另外 2 个生境。春季放牧结束后,群落与矮嵩草受到严重啃食和践踏,采摘率最大。至 8 月中旬,由于垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)旺盛生长,群落总盖度最高。该生境特点为重度放牧、资源丰富; II. 牧道草地,用作家畜在围栏草地之间转换放牧以及出、归牧时的走道 5a,距河岸 100~150m,有少量粪便积累,土壤全氮含量高于封育草地,采摘率和 8 月中旬时的群落盖度居中。生境特点为中度放牧、资源显著低于生境 1; III. 封育对照草地(control pasture),不放牧,距河岸 100~150m,无牛羊粪便积累。生境特点为不放牧、资源与生境 2 相同。3 类生境土壤 pH 值无显著差异。

表 1 不同生境土壤资源条件、饲草采摘率和群落盖度比较

Table 1 Comparison of soil resources availability, defoliation ratio of herbs and coverage of communities among habitats

生境特性 Habitat characteristics	$F_{(2,10)}$	生境类型 Habitat types		
		I	II	III
土壤含水量 Water content of soil (%)	44.106***	29.61 ± 1.93b	24.63 ± 1.41a	25.63 ± 0.58a
pH	3.266	7.79 ± 0.13a	7.85 ± 0.32a	8.05 ± 0.19a
有机质 Organic matter (g/kg)	25.081***	173.18 ± 55.69b	83.08 ± 4.15a	91.27 ± 15.31a
全氮 Total nitrogen (g/kg)	28.874***	13.80 ± 2.65b	10.45 ± 2.02b	5.64 ± 1.03a
硝态氮 Nitrate nitrogen (mg/kg)	7.432*	18.81 ± 15.46b	3.52 ± 3.37a	2.76 ± 2.98a
氨态氮 Ammoniacal nitrogen (mg/kg)	17.889***	44.28 ± 11.44c	21.24 ± 1.74a	31.48 ± 8.18b
全磷 Total phosphorus (g/kg)	35.219***	1.30 ± 0.13b	0.88 ± 0.02a	0.93 ± 0.07a
速效磷 Phosphorus pentoxide (mg/kg)	20.643***	13.86 ± 7.90b	3.61 ± 1.15a	3.65 ± 2.03a
群落采摘率 Defoliation ratio of communities (%)▲	19.166**	43.65 ± 11.81c	32.17 ± 5.23b	0.00 ± 0.00a
群落盖度 Community coverage (%)	71.702***	99.67 ± 0.42c	96.72 ± 2.24 b	91.89 ± 6.75a
矮嵩草采摘率 Defoliation ratio of <i>K. humilis</i> (%)	30.320***	68.90 ± 19.38c	42.36 ± 23.51b	0.00 ± 0.00a

▲组间和组内自由度分别为2和8 The freedom degrees among groups and within group are 2 and 8 respectively; 表中数字为平均值±标准差; 同行相同字母表示无显著差异 Numbers in table are mean ± standard deviation; Similar alphabets at superscript in a same row are indication of no significant at the 0.05 level of probability; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

3 结果

3.1 生物量分配

3.1.1 扣笼内

解除放牧后,除根系的生物量分配在两次测定时以及秆+花序的生物量分配在6月份测定时在生境间无显著差异外($P > 0.05$),分株地上部分、叶片以及根茎生物量分配在生境间均有显著差异($P < 0.05$)(表2)。两次测定时畜圈草地中的分株地上部分和叶片生物量分配显著低于封育草地,而封育草地和牧道草地间无差异(图1-a,图1-b)。6月份根茎生物量分配在畜圈草地最高,其余两种生境间无差异(图1-a)。8月份测定

表 2 不同生境条件下矮嵩草分株生物量分配的方差分析

Table 2 ANOVA for biomass allocation to different parts of *Kobresia humilis* ramet among habitats both inside and outside the cube-shaped wire frame in Haibei alpine meadow

放牧处理 Grazing treating	时间 Measured time	生物量分配 Biomass allocation	$F_{(2,18)}$ 值 $F_{(2,18)}$ value	显著性 Sig.
解除放牧 Ungrazed	6 月 June	地上部分 Aboveground	5.463	0.014
		叶片 Leaves	4.804	0.021
		秆+花序 Stalks + Inflorescences	3.378	0.057
		根系 Roots	3.378	0.234
		根茎 Rhizomes	4.876	0.020
	8 月 August	地上部分 Aboveground	4.919	0.020
		叶片 Leaves	4.360	0.029
		秆+花序 Stalks + Inflorescences	17.727	0.000
		根系 Roots	1.766	0.199
		根茎 Rhizomes	4.193	0.032
放牧 Grazed	6 月 June	地上部分 Aboveground	5.263	0.016
		叶片 Leaves	5.173	0.017
		秆+花序 Stalks + Inflorescences	1.083	0.360
		根系 Roots	4.980	0.019
		根茎 Rhizomes	8.779	0.002
	8 月 August	地上部分 Aboveground	15.164	0.000
		叶片 Leaves	14.944	0.000
		秆+花序 Stalks + Inflorescences	5.330	0.015
		根系 Roots	6.214	0.009
		根茎 Rhizomes	20.070	0.000

时牧道草地中秆 + 花序的生物量分配显著高于畜圈草地和封育草地, 后两者之间无差异。根茎生物量分配在封育草地略有增加, 且与畜圈和牧道草地间无差异, 而畜圈草地仍显著高于牧道草地(图 1-b)。

3.1.2 扣笼外

继续放牧的条件下, 在生境间除 6 月份秆 + 花序的生物量分配无差异外($P > 0.05$), 余者皆有显著差异($P < 0.05$)(表 2)。两次测定中, 分株地上部分和叶片的生物量分配在畜圈草地最低, 牧道草地居中, 封育草地最高; 根系生物量分配在牧道草地较高; 根茎生物量分配在畜圈草地较高(图 1-c, 图 1-d)。8 月份测定时牧道草地中秆 + 花序的生物量分配显著高于畜圈草地和封育草地(图 1-d)。

t -检验的结果显示, 扣笼内外分株生物量对各部分的分配在两次测定时均无显著变化($t > 0.05$)(表 3), 说明解除放牧并未影响分株内资源的分配特性。

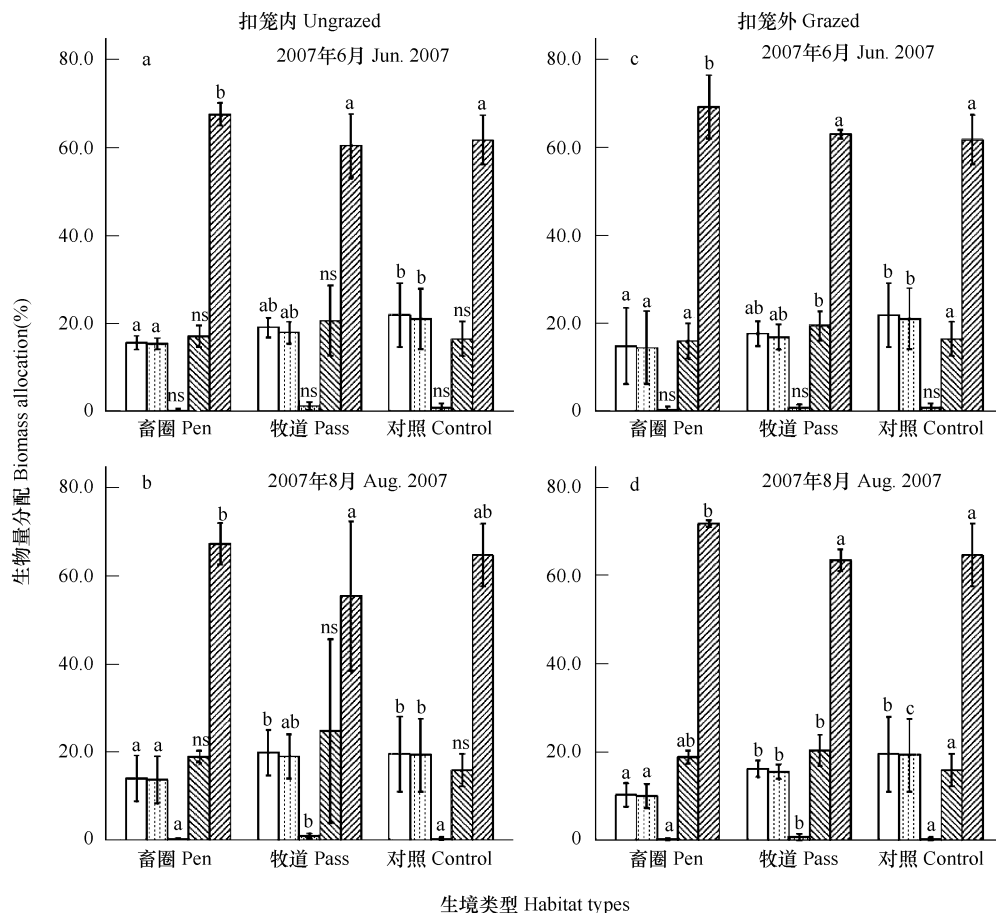


图1 海北高寒草甸不同生境中扣笼内外矮嵩草分株生物量分配的变化

Fig. 1 Varieties of biomass allocation to different parts of *Kobresia humilis* ramet among habitats both inside and outside the cube-shaped wire frame in Haibei alpine meadow

3.2 补偿生长量和分株密度

分株地上部分、叶片、秆 + 花序以及分株总干重的补偿生长量在生境间均有显著差异($P < 0.01$)(表 4)。牧道草地中的补偿生长量显著高于畜圈草地和封育草地, 后两者之间无差异(图 2)。表明在牧道草地矮嵩草分株产生了超补偿响应, 而在畜圈草地则为等量补偿(full compensation)。

分株密度(分株数 $\cdot 0.25\text{m}^{-2}$)在生境间有显著差异($P < 0.01$)(表 4), 畜圈草地分株密度低于牧道和封育草地, 后两者间无差异(图 3)。

表 3 扣笼内外矮嵩草分株生物量分配的 *t*-检验
Table 3 T-test for differences in biomass allocation between grazed and ungrazed ramet in *Kobresia humilis*

生物量分配 Biomass allocation	6 月 June					8 月 August				
	方差齐性 检验 Leven's test for equality of variances	等均值 <i>t</i> 检验 <i>t</i> -test for equality of means				方差齐性 检验 Leven's test for equality of variances	等均值 <i>t</i> 检验 <i>t</i> -test for equality of means			
	<i>F</i>	Sig.	<i>t</i>	df	Sig.	<i>F</i>	Sig.	<i>t</i>	df	Sig.
地上部分 Aboveground	2.830	0.099	0.426	52	0.672	0.704	0.405	1.377	52	0.174
叶片 Leaves	3.105	0.084	0.408	52	0.685	0.837	0.365	1.357	52	0.181
秆 + 花序 Stalks + Inflorescences	0.350	0.557	0.326	52	0.746	0.022	0.882	0.588	52	0.559
根系 Roots	0.010	0.922	0.562	52	0.577	2.384	0.129	0.606	52	0.547
根茎 Rhizomes	0.006	0.939	-0.863	52	0.392	1.501	0.226	-1.689	52	0.097

表 4 不同生境条件下矮嵩草生物量补偿生长的方差分析
Table 4 ANOVA for compensatory growth in biomass of *Kobresia humilis* ramet among habitats

	地上部分 Aboveground	叶 Leaves	秆 + 花序 Stalks + Inflorescences	总干重 Total DW	分株密度 Ramet density
<i>F</i> _(2,18) 值 <i>F</i> _(2,18) value	8.092	7.670	8.563	6.750	6.288
自由度 Degree of freedom	2,18	2,18	2,18	2,18	2,45
显著性 Sig.	0.003	0.004	0.002	0.006	0.004

4 讨论

4.1 矮嵩草分株的生物量分配

结果显示,不论解除家畜放牧与否,分株的生物量分配均随生境放牧格局表现出相同的变化规律,即采摘率越高(畜圈草地),生长投入越少,贮藏投入越多,表现出体内资源分配在性状间的权衡特性(表 2;图 1)。尽管觅食模型的预测以及一些相关研究表明植物在富养生境中会出现较高的生长量,产生更大的叶面积,减少对根系的资源分配^[27],但同时考虑放牧扰动因素时,矮嵩草分株密度、生长与繁殖分配在富养生境中(畜圈草地)非但未增加,反而显著降低了(图 1,图 3),这与觅食模型的预测不符。分株繁殖分配在中度采摘率和土壤营养较低的牧道草地最高,分株密度也显著高于重度放牧且富养的畜圈草地,这符合关于密集型克隆植物受营养胁迫时将增加有性繁殖分配的推测,但封育草地资源条件与牧道相同,只是不放牧,其繁殖分配也很低(图 1-b,1-d),说明放牧扰动对繁殖功能有决定性影响。由于植物生活环境的复杂性和综合性,植物最佳的觅食行为可能受多种因素影响,不能单纯根据生境斑块中资源的多少来预测克隆植物的资源分配。或许可能很难得到一种普适的最佳植物觅食模型。

生物量分配不受当年解除放牧的影响(表 3)是否意味着放牧对生物量分配的影响很小,而生境间土壤营养和水分条件的差异才是引起这种变化的主要原因? 对此的回答是否定的。首先,以往对这一地区矮嵩草的

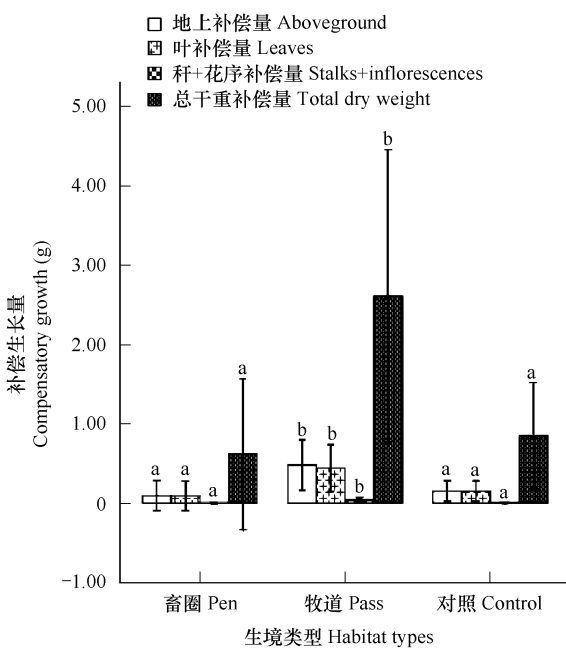


图 2 海北高寒草甸不同生境中矮嵩草分株补偿生长量的比较
Fig. 2 Comparison of compensatory growth of *Kobresia humilis* ramet among habitats in Haibei alpine meadow

放牧反应研究表明,其它条件相同时,适当增加放牧强度会引起每分株分蘖数和叶片数增加,停牧 1a 后,分蘖和叶片数在放牧强度处理间依然存在显著差异^[28]。由于放牧影响使株高降低,分蘖地上重减小,从而导致生长分配减少^[29]。这种放牧效应与本研究的结果一致。汪诗平等对内蒙古典型草原的研究表明,在降水量正常的年份,其它条件相同时,不同放牧率是导致草地上现存量差异的主要原因^[30]。对其它一些植物在放牧影响下资源分配的研究结果^[11,12]也是如此。

其次,从觅食模型考虑,克隆植物受营养胁迫时增加有性繁殖分配可能是其避开不利生境的一种对策,但同时考虑放牧采摘影响,这种对策可能也会随之改变,特别是采摘比较强烈时。目前尚无直接证据说明矮嵩草种群能通过实生苗得到有效补充。而分株密度在牧道和封育草地间无差异、在畜圈草地中显著减少的事实(图 3)完全可能是由于过去重度的放牧和践踏引起分株死亡所致。与过去在该地区进行的放牧实验^[20,29,31]相比较,畜圈草地对矮嵩草的采摘率(68.90%)高于以往实验设计中的重度放牧处理(放牧强度 = 5.35 只藏羊 · hm⁻²,牧草利用率:60%),而牧道草地的采摘率(42.36%)与中度放牧处理(放牧强度 = 4.30 只藏羊 · hm⁻²,牧草利用率:45%)相当。研究表明矮嵩草草甸在连续放牧 4a 后,重牧草地中的分株密度(25.92 分株 · 0.25m⁻²)显著低于中牧草地(43.41 分株 · 0.25m⁻²)^[31]。本研究中畜圈草地的利用时间已经 5a,其分株密度减少至 11.11 分株 · 0.25m⁻²,仅相当于封育草地的 34.13% 和牧道草地的 36.76%。这些结果都说明放牧扰动历史对克隆植物矮嵩草分株的生物量分配具有重要影响,而土壤营养和水分条件的作用可能相对较弱。同时也说明密集型和游击型克隆植物的觅养行为有所不同,特别是当受到土壤营养、水分和放牧采摘等综合因素作用时,植物的响应可能会非常复杂。这都需要设计精细的控制实验予以长期研究。

4.2 矮嵩草分株生物量的补偿生长

矮嵩草分株仅在牧道草地发生了超补偿(表 4,图 2),证实了 GOH 和 GRM 的预测。牧道草地综合了这两个假说的前提条件,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。但 GOH 和 GRM 分别预测在“中度放牧”和“少量采食”下发生超补偿,即其本身对于采摘量与超补偿关系的预测有所不同。对于耐牧性很强的矮嵩草来说 GRM 的预测条件可能有些偏弱。

本研究结果与 CRH 的预测不符。本研究中 3 类生境都位于当地冬春牧场,每年放牧开始和结束的时间相同。5 月底放牧结束后至植物停止生长还有 2 个半月到 3 个月,恢复期较长。但牧后较长的恢复期和畜圈草地优越的水肥条件并没能引起超补偿,而仅仅是等量补偿(图 2)。这和长期极重度的采食和践踏作用引起的分株生物量分配变化有关(图 1),也与生长季后期矮嵩草受到强烈的种间竞争抑制作用有关。矮嵩草植株矮小,春季返青早,家畜喜食。至 7、8 月份时,在生长季早期缓慢生长的鹅绒委陵菜和垂穗披碱草进入旺盛生长期,逐渐占据优势,覆盖并抑制了矮嵩草的后期生长。但即使这样,畜圈草地中矮嵩草还是发生了等量补偿,进一步说明其很强的耐牧性和一定的竞争能力。因此作为放牧偏途顶极的矮嵩草草甸,既需要放牧来维持,但长期过重的放牧也必然会引起退化。该草地作为畜圈利用 5a 后,分株密度显著减少的事实(图 3)就是证明,说明放牧过重可能会引起该种群局域性的灭绝,最终引起该类型草地退化。

过去 20 多年国内外学者对补偿假说进行了很多验证工作,但对不同草地类型、不同植物种、不同采摘利用方式以及室内外的对比研究至今仍未明确统一的结果,甚至表现出较大差异,对各假说支持和否定的证据并存^[18,30,32~42]。在众多的研究中,只有在干旱草原区(如北美普列里草原和我国内蒙古典型草原)解除水分

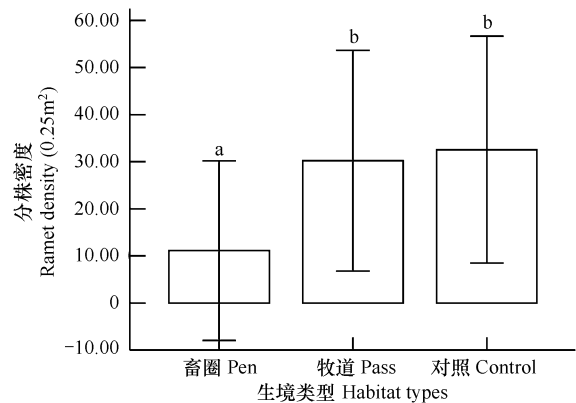


图 3 海北高寒草甸不同生境矮嵩草分株密度比较

Fig. 3 Comparison of ramet density (ramets · m⁻²) of *Kobresia humilis* among habitats in Haibei alpine meadow

胁迫并施行轻、中度放牧,发生超补偿的实例相对较多,可以认为这是目前较为统一的结果,然而可能仅限于干旱草原区。从本研究的结果来看,高寒草甸区放牧因子对密集型克隆植物矮蒿草分株生物量的分配和补偿生长有重要影响,适度放牧利用更有利于引起超补偿,而重度利用会极大地减少分株密度,对该种群的长期保持产生潜在的不利影响。

References:

- [1] Zhang D Y. Life histories evolution. In: Zhang D Y ed. Life History Evolution and Reproductive Ecology in Plants. Beijing: Science Press, 2004. 1—95.
- [2] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(10): 828—835.
- [3] Harper J L. Population Biology of Plants. New York: Academic Press, 1977.
- [4] Briske D D. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation. In: Hodgson J ed. The Ecology and Management of Grazing Systems. New York: Oxford University Press, 1996. 37—67.
- [5] Smith S E. Variation in response to defoliation between populations of *Bouteloua curtipendula* var. *caespitosa* (Poaceae) with different livestock grazing histories. *American Journal of Botany*, 1998, 85: 1266—1272.
- [6] Jaramillo V J, Detling J K. Grazing history, defoliation, and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. *Ecology*, 1998, 69: 1599—1608.
- [7] Erneberg M. Effects of herbivory and competition on an introduced plant in decline. *Oecologia*, 1999, 118: 203—209.
- [8] Belsky A J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *The American Naturalist*, 1986, 127(6): 870—892.
- [9] Crawley M J. Plant-herbivory dynamics. In: Crawley M J ed. Plant Ecology. Oxford: Black Science, 1997. 401—474.
- [10] Paige K N. Regrowth following ungulate herbivory in *Ipomopsis aggregata*: geographic evidence for overcompensation. *Oecologia*, 1999, 118: 316—323.
- [11] Dafni A, Cohen D, Noy-Meir E. Life-cycle variation in geophytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 1981, 68: 652—660.
- [12] Chapin F S, Schulze E D, Mooney H A. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecological and Systematics*, 1990, 21: 423—447.
- [13] Strauss S Y, Agrawal A A. The ecology and evolution of plant tolerance to herbivory. *Trends in Ecology & Evolution*, 1999, 14: 179—185.
- [14] Dyer M I, Turner C L and Seastedt T R. Herbivory and its consequences. *Ecological Applications*, 1993, 3: 10—16.
- [15] McNaughton S J. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationship in the Serengeti. *The American Naturalist*, 1979, 113: 691—703.
- [16] Maschinski J and Whitham T G. The continuum of plant responses to herbivory: the influence of plant association, nutrient availability and timing. *The American Naturalist*, 1989, 134(1): 1—19.
- [17] Hilbert D W, Swift D M, Detling J K, *et al.* Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis. *Oecologia*, 1981, 51: 14—18.
- [18] Huhta A P, Hellstrom K, Rautio and Tuomi J. A test of the compensatory continuum: fertilization increases and below-ground competition decreases the grazing tolerance of tall wormseed mustard (*Erysimum strictum*). *Evolutionary Ecology*, 2000, 14: 353—372.
- [19] Zhu Z H, Sun S Q. Changes of total nonstructural carbohydrates of *Kobresia humilis* in alpine meadow. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(11): 895—901.
- [20] Zhou X M, Wang Q J, Zhang Y Q, *et al.* Quantitative analysis of succession law of the alpine meadow under the different grazing intensities. *Journal of Plant Ecology*, 1987, 11(4): 276—285.
- [21] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecological Letter*, 2004, 7: 1170—1179.
- [22] Zhao X Q, Zhou X M. Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station. *Ambio*, 1999, 28: 642—647.
- [23] Wang W Y, Wang Q J, Wang H C. The effect of land management on plant community composition, species diversity, and productivity of alpine *Kobresia* steppe meadow. *Ecological Research*, 2006, 21: 181—187.
- [24] Zhou H K, Tan Y H, Zhao X Q, *et al.* Long-term grazing alters species composition and biomass of a shrub meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Pakistan Journal of Botany*, 2006, 38: 1055—1069.
- [25] Zhou H K, Zhou L, Zhao X Q, *et al.* Stability of alpine meadow ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Chinese Science Bulletin*, 2006, 51: 320—327.
- [26] Leriche K, Roux X Le, Desnoyers F, *et al.* Grass response to clipping in an african savanna: testing the grazing optimization hypothesis. *Ecological*

- Applications, 2003, 13(5):1346—1354.
- [27] Urbas P, Zobel K. Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: Field experiment with manipulated nutrients and light. *Acta Oecologica*, 2000, 21: 139—147.
- [28] Zhu Z H, Sun S Q. Characteristic responsiveness of modular populations of *Kobresia humilis* to grazing in alpine meadow. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(8):653—660.
- [29] Zhu Z H, Wang G, Zhao S L. Aboveground biomass dynamics of clonal ramet population of *Kobresia humilis* in alpine meadow under different stocking intensity. *Grassland of China*, 1994, (3): 10—14.
- [30] Wang S H 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(4): 275—281.
- [31] Zhu Z H, Wang G, Zhao S L. Dynamics and regulation of clonal ramet population in *Kobresia humilis* under different stocking intensities. *Acta Ecologica Sinica*, 1994, 14(1): 40—45.
- [32] Williamson S C, Detling J K, Dodd J J, *et al.* Experimental evaluation of the grazing optimization hypothesis. *Journal of Range Management*, 1989, 42(2): 149—152.
- [33] Alward R D, Joern A. Plasticity and overcompensation in grass responses to herbivory. *Oecologia*, 1993, 95: 358—364.
- [34] Bråthen K A, Odasz-Albrigtsen A M. Tolerance of the arctic graminoid *Luzula arcuata* ssp. *Confusa* to simulated grazing in two nitrogen environments. *Can. J. Bot.*, 2000, 78: 1108—1113.
- [35] Damhoureyeh S A, Hertnett D C. Variation in grazing tolerance among three tallgrass prairie plant species. *American Journal of Botany*, 2002, 89: 1634—1643.
- [36] McIntire E J B, Hik D S. Influences of chronic and current season grazing by collared pikas on above-ground biomass and species richness in subarctic alpine meadows. *Oecologia*, 2005, 145: 288—297.
- [37] Han G D, Li B, Wei Z H J, *et al.* Plant compensatory growth in the grazing system of *Stipa breviflora* desert steppe. I. Plant net productivity. *Acta Agrestia Sinica*, 1999, 7(1): 1—7.
- [38] An Y, Li B, Yang C, *et al.* Plant compensatory growth and grassland sustainable use. *Grassland of China*, 2001, 23(6): 1—5.
- [39] Wang S H 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.
- [40] Wang H Y, Du G Z, Ren J J. The impacts of population density and fertilization on compensatory responses of *Elymus nutans* to mowing. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, 27(4): 477—483.
- [41] Liu Y, Wei Z J, Yang J, *et al.* Plant compensatory growth under different grazing system in *stipa breviflora* desert steppe. *Grassland of China*, 2004, 26(3): 18—23.
- [42] Liu Y, Wang D L, Han S J, *et al.* Effect of grazing intensity on the regrowth capability in *Leymus chinensis* grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 2004, 13(6):39—44.

参考文献:

- [1] 张大勇. 生活史进化. 见:张大勇主编. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京:科学出版社,2004. 1~95.
- [2] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长:觅食行为. 植物学报,1996,3(10):828~835.
- [19] 朱志红,孙尚奇. 高寒草甸矮嵩草非结构碳水化合物的变化. 植物学报,1996,38(11):895~901.
- [20] 周兴民,王启基,张堰青,等. 不同放牧强度下高寒草甸植被演替规律的数量分析. 植物生态学报,1987,11(4):276~285.
- [28] 朱志红,孙尚奇. 高寒草甸矮嵩草种群的放牧中构件种群的反应特性. 植物学报,1996,38(8):653~600.
- [29] 朱志红,王刚,赵松岭. 不同放牧强度下高寒草甸矮嵩草无性系分株种群的地上生物动态. 中国草地,1994,(3):10~14.
- [30] 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(4):275~281.
- [31] 朱志红,王刚,赵松岭. 不同放牧强度下矮嵩草无性系分株种群的动调. 生态学报,1994,14(1):40~45.
- [37] 韩国栋,李博,卫智军,等. 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,1999,7(1):1~7.
- [38] 安渊,李博,杨持,等. 植物补偿性生长与草地可持续利用研究. 中国草地,2001,23(6):1~5.
- [39] 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.
- [40] 王海洋,杜国桢,任金吉. 种群密度与施肥对重穗披碱草刈割后补偿作用的影响. 植物生态学报,2003,27(4):477~483.
- [41] 刘艳,卫智军,杨静,等. 短花针茅草原不同放牧制度的植物补偿性生长. 中国草地,2004,26(3):18~23.
- [42] 刘颖,王德利,韩式杰,等. 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.