

放牧方式和施肥梯度对高寒草甸群落 生产力和物种丰富度的影响

张春花

(甘肃民族师范学院, 甘肃 合作 747000)

摘要:通过比较青藏高原东部高寒草甸植物群落的地上生物量、物种丰富度及其相关关系对两种放牧方式和 4 种施肥梯度的响应,分析了放牧方式和施肥梯度对该类草甸群落的影响。结果表明,放牧显著增加了物种丰富度($P < 0.001$),减小了群落生物量,增加了杂类草在生物量中的比重,抑制了禾草类物种的生长,而施肥则显著降低了物种丰富度($P < 0.001$),但是增加了群落生物量,抑制了杂类草类的生长,增加了禾草类在生物量中的比重。在全年放牧的所有施肥区,物种丰富度均未呈现显著变化($P > 0.05$),而在全年封育的所有施肥区,物种的丰富度均显著下降($P < 0.001$),这表明放牧是主效应,施肥效应被放牧效应所掩盖。在放牧处理或施肥处理下的所有试验小区中,群落生物量和物种丰富度均呈负相关关系,且这种负相关程度随着施肥水平增加或封育禁牧而显著增强。本研究还发现在该地区牧场中进行适度的氮肥撒施可以既不影响物种的丰富度,又能增加群落的生产力,而且可以提高优质牧草在群落中的比重,这是一种最佳的群落性能,能够承载更多的牲畜进而带来更高的经济效益且不会导致当地草原的退化,适宜在该地区牧场中进行推广。

关键词:功能群; 群落生物量; 物种丰富度; 施肥; 放牧; 高寒草甸

中图分类号: S812.8; Q948.15⁺8

文献标识码: A

文章编号: 1001-0629(2014)12-2293-08^{*}

Effects of grazing and fertilization on community productivity and species richness in eastern alpine meadow of Tibetan plateau

ZHANG Chun-hua

(Gansu Normal University for Nationalities, Hezuo 747000, China)

Abstract: The community productivity, species richness and their interaction response to grazing and fertilization were analyzed in eastern alpine meadow of Tibetan Plateau with four nitrogen fertilizer levels and two grazing levels. Fertilization significantly reduced ($P < 0.001$) the species richness and inhibited the growth of forbs group but increased the aboveground biomass and promoted the growth of grasses group, while grazing significantly increased ($P < 0.001$) the species richness and promoted the growth of forbs group but decreased the aboveground biomass and inhibited the growth of grasses group. In the plots with both fertilized and grazed, there was no significant changes for species richness, whereas there were significant reductions ($P < 0.001$) in the fertilized plots without grazing. These results suggested that grazing was the main factor and the effects of fertilization was covered up by the grazing. There was a negative relationship between species richness and community biomass in the plots two only with grazing or fertilization. The moderate nitrogen fertilization can increase community productivity and the ratio of forage without effects on species richness. This management was optimal for loading more stocks to achieve more

* 收稿日期: 2014-08-25 接受日期: 2014-10-27

基金项目: 国家自然科学基金 (41430749)

通信作者: 张春花(1968-), 女, 河南永城人, 副教授, 本科, 主要从事区域资源环境与可持续发展研究。E-mail: zchjry@126.com

profits without degradation of grassland which can be applied in the local grassland.ested that moderate fertilization in the grassland of the study site would increase community productivity and have little effect on species richness. The reasonable solution is suitable for generalization in the local pasture.

Key words: functional group; community biomass; species richness; fertilization; grazing; alpine meadow

Corresponding author: ZHANG Chun-hua E-mail: zchjry@126.com

土地利用方式对植物多样性、群落结构和生态系统功能都有显著的影响^[1-3]。过去的数十年中,大量的野外观测试验和室内控制试验都表明,土地利用方式的改变是造成植物物种多样性丢失和群落结构单一化的主要原因^[4-7]。在中国,青藏高原高寒草甸经历了数千年的放牧历史,最近的草地利用模式的改变(例如施肥和过度放牧)对当地的草地生产力和植物多样性都造成了显著影响^[8]。然而,蕴藏在其中的机制尚不清楚。

青藏高原高寒草甸植物群落主要由禾本科、莎草科物种和杂类草构成,其中伴生有少量的豆科物种。由于放牧的影响,群落内占优势的莎草科和杂类草物种之间会存在一种动态平衡,而禾本科物种的生长则会受到抑制^[9],过度放牧则会造成草地群落中毒杂草的增多,引起群落功能下降,甚至会导致草地退化^[10-12];此外,施肥会增加群落内禾本科物种的适合度进而演替为群落内的优势种,而莎草科和杂类草物种则会受到显著的抑制^[13-14]。植物群落对施肥与放牧这两种土地利用方式截然相反的反应,暗示了两种土地利用方式在某种强度的组合上或许可以提供最优的群落性能。

当地的牧场经营策略通常考虑 3 方面的内容:第一,投资与收益,牧民总是希望能够以最小的投入得到最大的草地生产力,进而可以承载更多的牲畜;第二,牧场的生产力与稳定性,牧民希望牧场在提供较高生产力的同时,又希望物种丰富度保持稳定,从而保持草地的可持续利用;第三,增加优质牧草的比重,牧民在得到较高生产力的同时,希望优质牧草(例如禾本科和豆科物种)的比重得到较大提升,同时降低适口性较差的毒杂草在地上生产力中的比例。

结合当地高寒草甸植物群落对放牧和施肥两种利用方式的不同响应,本研究以此类草甸群落为研究对象,通过不同放牧方式下添加施肥梯度来探讨植物生产力、物种多样性和群落结构对两种处理的响应,进而寻找一个既能增加草地生产力并不影响

当地群落结构的土地利用方式,为当地制定草地经营策略提供理论依据,并能够使草地承载更多的牲畜,带来更大的经济效益,提高当地牧民的收入。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

野外试验在兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站进行。研究站位于甘肃省玛曲县境内(35°58' N, 101°53' E),海拔 3 500 m;年均温 1.2 °C, 1 月为最冷月(平均温度 -10 °C), 7 月为最热月(平均气温 11.7 °C);近 35 年的年均降水量为 620 mm,主要集中在夏季。年光照时间为 2 580 h,霜期超过 270 d,没有绝对的无霜期。

当地的植被是典型的高寒草甸类型,以线叶嵩草(*Kobresia graminifolia*)、波伐早熟禾(*Poa botryoides*)、小花草玉梅(*Anemone rivularis*)为主要优势种。平均地上生物量为 280 ~ 400 g · m⁻²,按照每只羊每天消耗 2 kg 干草计算,载畜量为每公顷 4.8 个羊单位。每 0.25 m² 面积中有 20 ~ 35 个物种。

1.2 试验设计

试验采取裂区设计,4 个氮素施肥梯度(氮添加梯度为 0、5、10、15 g · m⁻² · a⁻¹)嵌套在两种放牧方式全年放牧(G),全年封育(E)中,组合产生了 8 种土地利用处理模式:G₀, G₅, G₁₀, G₁₅, E₀, E₅, E₁₀, E₁₅。2010 年 5 月底,分别对整个试验区的植被特征进行了背景调查,确立了 48 个 6 m × 6 m 的试验小区,其中 24 个试验小区位于围栏内,进行全年封育处理,只有非生长季才允许牲畜啃食凋落物,另外 24 个试验小区置于围栏外,采用两季轮牧的方式进行放牧,围栏外草地载畜量为每公顷 6.18 只藏绵羊,每年的 7 月下旬到 9 月上旬这些牲畜被移至夏季牧场去放牧。所施肥料为缓速释放的硝酸铵颗粒,于每年 5 月底的雨天进行均匀撒施。每个施肥水平重复 6 次。从 2011 年 5 月开始,各处理被应用到试验小区中。

表 1 试验地出现的所有植物及其所属功能群

Table 1 Plant species observed in the experimental alpine meadow

物种 Species	科 Family	功能群 Functional group
矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	菊科 Compositae	杂类草 FG
毛果婆婆纳 <i>Veronica eriogyne</i>	玄参科 Scrophulariaceae	杂类草 FG
湿生扁蕾 <i>Gentianopsis paludosa</i>	龙胆科 Gentianaceae	杂类草 FG
胡氏剪股颖 <i>Agrostis hugoniana</i>	禾本科 Graminea	禾草类 GG
莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i>	蔷薇科 Rosaceae	杂类草 FG
波伐早熟禾 <i>Poa poophagorum</i>	禾本科 Graminea	禾草类 GG
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	禾本科 Graminea	杂类草 FG
苔草 <i>Koeleria cristata</i>	禾本科 Graminea	禾草类 GG
中华羊茅 <i>Festuca ovina</i>	禾本科 Graminea	禾草类 GG
高山紫菀 <i>Aster alpinus</i>	菊科 Compositae	杂类草 FG
高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i>	毛茛科 Ranunculaceae	杂类草 FG
川藏蒲公英 <i>Taraxacum maurocarpum</i>	菊科 Compositae	杂类草 FG
异针茅 <i>Stipa aliena</i>	禾本科 Graminea	禾草类 GG
线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	莎草科 Cyperaceae	禾草类 GG
四川马先蒿 <i>Pedicularis szetschuanica</i>	玄参科 Scrophulariaceae	杂类草 FG
光序翠雀花 <i>Delphinium kamaonense</i>	毛茛科 Ranunculaceae	杂类草 FG
矮藓草 <i>Scirpus pumilus</i>	莎草科 Cyperaceae	禾草类 GG
甘肃苔草 <i>Carex kansuensis</i>	莎草科 Cyperaceae	禾草类 GG
黄帚橐吾 <i>Ligularia virgaurea</i>	菊科 Compositae	杂类草 FG
椭圆叶花锚 <i>Halenia elliptica</i>	龙胆科 Gentianaceae	杂类草 FG
高山韭 <i>Allium sikkimense</i>	百合科 Liliaceae	杂类草 FG
多枝黄芪 <i>Astragalus polycladus</i>	豆科 Leguminosae	豆科类 LG
黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	豆科 Leguminosae	豆科类 LG
钝裂银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	毛茛科 Ranunculaceae	杂类草 FG
高山豆 <i>Tibetia himalaica</i>	豆科 Leguminosae	豆科类 LG
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	禾本科 Graminea	禾草类 GG
甘青老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	牻牛儿科 Geraniaceae	杂类草 FG
草玉梅 <i>Anemone rivularis</i>	毛茛科 Ranunculaceae	杂类草 FG
乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i> Linn	大戟科 Euphorbiaceae	杂类草 FG
蓬子菜 <i>Galium verum</i>	茜草科 Rubiaceae	杂类草 FG
马尔康柴胡 <i>Bupleurum malconense</i>	伞形科 Umelliferae	杂类草 FG
瑞苓草 <i>Saussurea nigrescens</i>	菊科 Compositae	杂类草 FG
细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	菊科 Compositae	杂类草 FG
青海苜蓿 <i>Medicago archiducis</i>	豆科 Leguminosae	豆科类 LG
矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	莎草科 Cyperaceae	禾草类 GG
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	蔷薇科 Rosaceae	杂类草 FG
长毛风毛菊 <i>Saussurea hieracioides</i>	菊科 Compositae	杂类草 FG
大籽蒿 <i>Artemisia sieversiana</i>	菊科 Compositae	杂类草 FG
裂叶独活 <i>Heracleum millefolium</i>	伞形科 Umelliferae	杂类草 FG
平车前 <i>Plantago depressa</i>	车前科 Plantaginaceae	杂类草 FG
肋柱花 <i>Lomatogonium carinthiacum</i>	龙胆科 Gentianaceae	杂类草 FG
棉毛茛 <i>Ranunculus membranaceus</i>	毛茛科 Ranunculaceae	杂类草 FG
芒剪股颖 <i>Agrostis trinii</i>	禾本科 Graminea	杂类草 GG
圆叶堇菜 <i>Viola pseudobambusetorum</i>	堇菜科 Violaceae	杂类草 FG
秦艽 <i>Gentiana macrophylla</i>	龙胆科 Gentianaceae	杂类草 FG

注:FG, Forb grass; LG, Legume; GG, Graminea grasss.

1.3 植被监测

于每年的生长季末期(9月上旬),在每个试验小区内随机选择一个0.5 m×0.5 m的样方,样方至少离边界0.5 m来避免边缘效应。每个样方中记录物种丰富度,然后所有地上部分都被收割(留茬2 cm),除了枝条延伸在样方中而根处于样方外的个体。地上生物量根据功能群特征被分拣为禾草类(GG),豆科类(LG)和杂类草(FG)3个功能群(表1);带回实验室于80℃下的烘干至恒重,然后用精度为0.01 g的天平称重。

1.4 数据分析

用GLM双因素方差分析检验施肥和放牧对禾草类、豆科类、杂类草生物量和群落总体生物量的影响。施肥梯度和放牧方式被看做固定因素,禾草类、豆科类、杂类草生物量和群落总体生物量被当做因变量。另外,双因素方差分析还被用来检验施肥梯度和放牧方式对物种丰富度的影响,施肥梯度和放牧方式被当做固定因素,物种丰富度被当做因变量,在处理间用LSD多重比较的方法测量禾草类、豆科类、杂类草生物量、群落总体生物量和物种丰富度在各处理间的差异。为了确定各功能群生物量和群落总体生物量是否影响了物种丰富度,在所有的施肥或放牧梯度上,利用线性回归分析测量群落生物量和物种丰富度的相关关系。用Shapiro-Wilk test和Levene's test来检验方差齐性和正态性分布,所有

的分析均在SPSS 18.0上进行。

2 结果

2.1 施肥梯度和放牧方式对地上生物量的影响

封育试验区内施肥显著增加了地上生物量,放牧显著地减少了地上生物量,施肥×放牧之间对物种丰富度、地上生物量和禾草类生物量存在着显著的交互作用。封育试验区内施肥显著地增加了禾草类生物量,降低了豆科的生物量,对杂类草生物量没有显著影响。放牧较封育显著减少了禾草类和豆科类生物量对杂类草生物量的影响没有一致趋势(表2,表3)。

2.2 施肥梯度和放牧方式对物种丰富度的影响

封育区内,施肥显著降低了物种丰富度(表3),放牧和施肥对物种丰富度存在着显著的交互作用($P<0.05$)(表2)。

2.3 物种丰富度和群落生物量之间的关系

物种丰富度和群落生物量在整体试验区内呈显著负相关关系($r=-0.43, P<0.01$)(图1e)。在所有的放牧小区内,二者不存在显著相关关系($r=-0.39, P>0.05$)(图1a),在封育区呈显著负相关关系($r=-0.60, P<0.01$)(图1b)。同时,在整体的施肥处理上二者也呈现显著负相关关系($r=-0.42, P<0.01$)(图1d),未施肥处理下相关性不显著($r=-0.22, P>0.05$)(图1c)。

表2 放牧方式和施肥强度对物种丰富度,地上生物量以及对禾草类、杂类草、豆科类生物量的影响
Table 2 Variance analysis of grazing and fertilization effects on species richness, above-ground biomass and biomass of grasses, forbs, and legumes

指标 Parameter	放牧 Grazing			施肥 Fertilization			放牧 Grazing×施肥 Fertilization		
	df	F	P	df	F	P	df	F	P
物种丰富度 Species richness	1	23.8	***	3	9.6	***	3	2.8	*
地上生物量 Above-ground biomass	1	186.9		3	13.6	***	3	5.3	***
禾草类生物量 Grasses biomass	1	113.3	***	3	13.9	***	3	7.4	***
杂类草生物量 Forbs biomass	1	34.9	***	3	0.2	0.88	3	0.8	0.52
豆科类生物量 Legumes biomass	1	14.1	***	3	3.0	*	3	2.2	0.10

注:“*”表示 $P<0.05$,“**”表示 $P<0.01$,“***”表示 $P<0.001$ 。
Note: * indicates $P<0.05$, ** indicates $P<0.01$, *** indicates $P<0.001$.

表 3 放牧方式和施肥强度对物种丰富度,地上生物量和禾草类、杂类草、豆科类生物量的影响

Table 3 Effects of fertilization and grazing on species richness, above-ground biomass and biomass of grasses, forbs and legumes

处理 Treatment	物种丰富度 Species richness	地上生物量 Above-ground biomass/ $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$	载畜量 livestock carrying capacity	禾草类生物量 Grasses biomass/ $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$	杂类草生物量 Forbs biomass/ $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$	豆科类生物量 Legumes biomass/ $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$
E ₀	27.8±1.0a*	490.1±28.3b*	6.71±0.39b*	286.1±30.5b	146.8±31.8a	27.7±8.5a*
E ₅	23.3±0.3b	607.3±40.8a*	8.32±0.26a*	419.8±44.4a*	179.5±16.2a	8.8±2.3b
E ₁₀	21.3±1.5b	608.9±35.7a*	8.34±0.49a*	473.5±21.3a**	132.4±19.5a	3.0±1.3b
E ₁₅	20.5±1.9b	647.3±32.9a**	8.87±0.45a**	507.4±46.6a**	134.6±22.3a	5.3±2.6b
G ₀	24.3±0.6a	354.8±35.5b	4.86±0.49b	252.2±33.0b	98.6±4.6b	4.0±1.9a
G ₅	24.2±0.7a	434.8±35.8ab	5.96±0.49ab	295.6±14.5ab	134.6±23.6ab	4.6±1.8a
G ₁₀	23.3±1.2a	462.4±32.9a	6.33±0.45a	312.9±24.3ab	147.7±11.5a	1.8±1.1a
G ₁₅	22.8±1.1a	460.9±30.8a	6.31±0.42a	322.4±17.3a	135.9±14.6ab	2.7±1.4a

注:不同小写字母表示相同放牧方式不同施肥处理间的差异显著性(基于 LSD 多重检验的均值之间, $P=0.05$);同列 * 和 ** 表示相同施肥处理不同放牧方式间的差异显著($P<0.05$)或极显著($P<0.01$)。E、G 分别表示封育和放牧;0、5、10、15 分别表示氮添加量为 0、5、10、15 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

Note: Different lower case letters within the same column indicate significant difference among different fertilization rate in the same grazing management at 0.05 level (ANOVA, LSD test); * and ** within the same column indicate significant difference among different grazing management in the same fertilization at 0.05 or 0.01 level respectively. E and G mean enclosure and grazing, respectively. 0, 5, 10, 15 mean nitrogen fertilizer rate is 0, 5, 10, 15 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$, respectively.

从功能群的角度来看,禾草类生物量与物种丰富度呈显著负相关($r=-0.52, P<0.001$)(图 1f);豆科和杂类草生物量则和物种丰富度没有显著的相关关系($P>0.05$)(图 1g,h)。

2.4 施肥和放牧对物种多样性和群落生产力的综合影响

在放牧处理下的所有施肥小区中,物种的丰富度较未施肥区均未呈显著下降,群落生产力(以地上生物量衡量)均呈增加趋势,且 G₁₀ 和 G₁₅ 显著高于 G₀ ($P<0.05$)。说明在放牧区内短期的施肥效应既增加了群落的生产力也保证了物种丰富度的稳定性(表 3),同时具有良好适口性的禾草类功能群生物量比重变化也与地上生物量一致。在放牧区中,从载畜量而言,在 G₁₀ 处理下载畜量最大,每公顷为 6.33 个羊单位,相比于施肥前增加了 1.5 个羊单位。这说明在该地区的草场中,进行适量的施肥,可以既增加草地的载畜量,又能保持物种多样性的稳定,进而带来直接的经济效益。

3 讨论

放牧和施肥都是青藏高原高寒草甸常见的土地利用方式,它们对草甸群落的直接影响体现在草地生产力和植物群落结构的改变上。一般而言,过度放牧

会降低群落的生产力和优质牧草的比例,而施肥会增加群落的生产力和优质牧草的比例但是会降低群落的物种丰富度,不利于高寒草甸的可持续发展。本研究根据群落生产力和物种丰富度对不同放牧方式和施肥梯度处理的响应,来寻找一种最佳的组合可以兼顾群落生产力和物种丰富度的群落性能,为草地的可持续发展提供具指导意义的理论依据。

青藏高原高寒草甸植物群落的垂直结构大致由上层的莎草科、禾本科中间层次伴生有毒草,杂草类,最下层有豆科类以及一些具有匍匐茎的委陵菜属 (*Potentilla*) 物种组成^[15]。在该地区之前的研究表明,施肥会增强群落最上层的优势物种比例,降低中下层低矮植物的比例,加速群落结构的演替^[9,14]。植物群落对放牧的响应情况与对施肥的响应大致相反,牲畜主要采食处于群落垂直结构上层的具有良好适口性的禾本科、莎草科物种,破坏了它们的营养组织,进而抑制其生长并降低其竞争资源能力^[5,16];位于群落中间层次的毒杂草类以及下层的豆科类物种受益于上层的优势物种被放牧干扰所抑制,得到了一个相对良好的微生境,加速生长,进而导致群落结构的改变^[17-18]。纵观整个试验的群落结构调整过程以及该地区先前的研究,从放牧到封育再到施肥处理下,群落优势种大致呈现了一个由莎草+杂类草逐渐演替

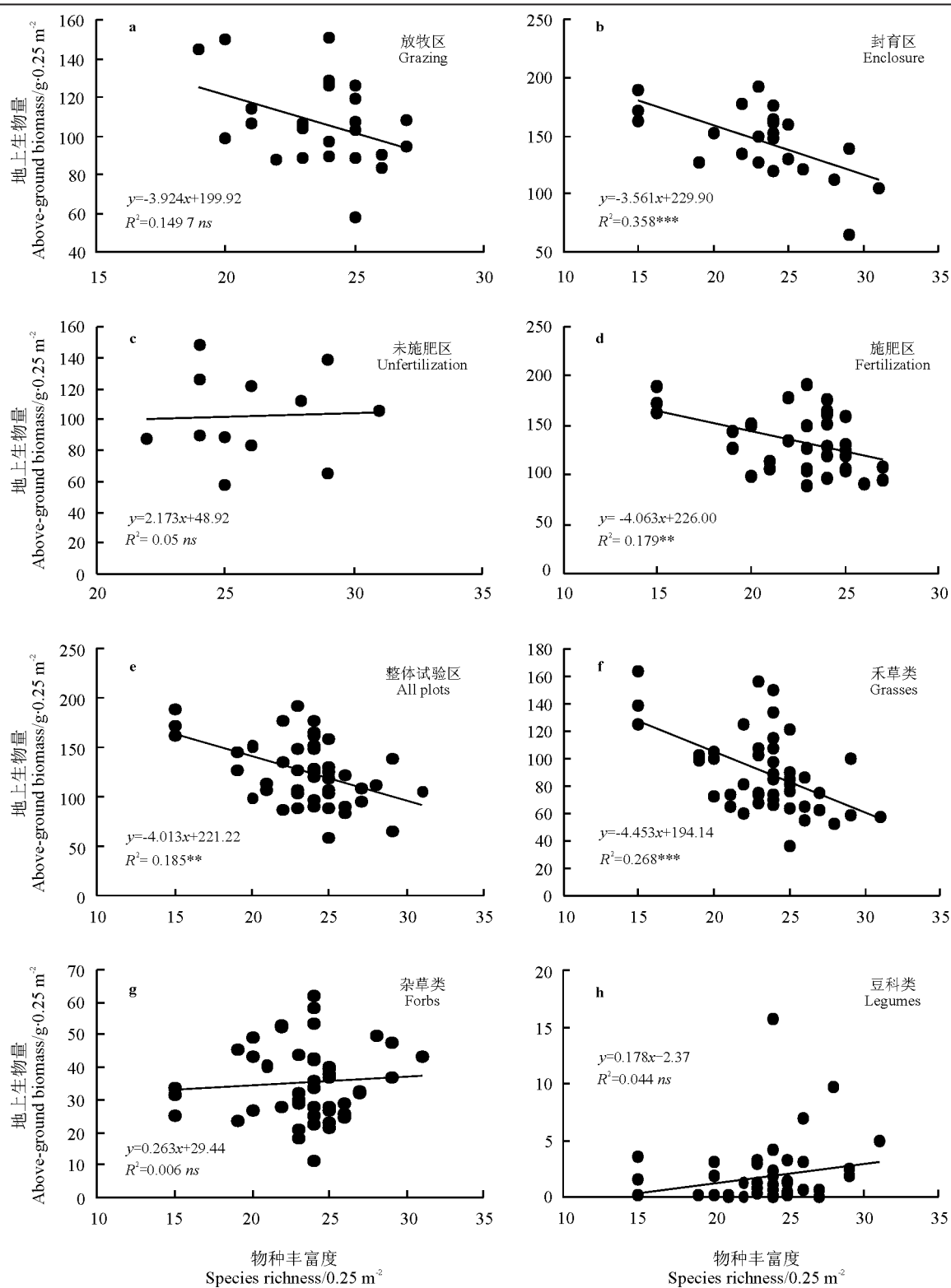


图1 物种丰富度与地上生物量在各个处理下的相关关系

Fig.1 The relationship between species richness and above-ground biomass under different treatments

注: *, ** 和 *** 表示 $P < 0.05$, $P < 0.01$ 和 $P < 0.001$, ns 表示无显著差异 ($P > 0.05$).

Note: *, ** and *** indicate significant difference at 0.05, 0.01 and 0.001 level, ns indicate no significant difference at 0.05 level.

到莎草+杂类草+禾本科再演替到禾本科为主的演替过程^[6,13]。

许多研究已经证明单一的土地利用方式(例如施肥或放牧)对物种丰富度和群落生产力或正或负的影响^[19-22]。本研究同时包含了不同程度的施肥或放牧方式,这就可以定量地比较两种土地利用方式对群落生产力和物种多样性的影响。结果表明,放牧和施肥对物种丰富度和群落生产力有着截然相反的影响。在放牧处理下的试验区,4种水平的氮添加均未造成物种丰富度的显著下降,而在封育处理下的试验区,氮添加处理均造成了物种丰富度不同程度的下降,这说明放牧是主效应,施肥的效果被放牧效应所掩盖或者被这两种的拮抗效应相抵消。此外,无论在放牧处理下还是在封育处理下的试验区,施肥均不同程度地增加了群落生产力,说明在青藏高原高寒草甸,群落生产力依然受限于土壤营养状况。

该地区先前的研究表明,封育区施肥会显著减小物种丰富度,增加个体大小不等,这种现象在高施肥梯度下更加明显。相反,在放牧区施肥并没有显著降低物种丰富度,个体大小在各个施肥梯度上也并没有显著差异。这说明施肥处理下物种丰富度的改变可能与个体大小有关^[22]。在封育区个体较大的植物(如禾草类物种)在对光资源的竞争中占优势,抑制个体较小物种(如豆科类物种)的生长和繁殖,进而加速个体较小物种的丢失。在放牧区,由于牲畜的啃食,植物获取光资源的能力并没有明显差异,光竞争减弱。个体较小的物种从中获利,被从光

竞争中释放出来,得以与较大个体的物种共存^[23]。

群落生物量和物种丰富度的关系通常在自然环境中随着生产力的增加会呈现一个单峰模式^[24-25],或者在人工施肥的情况下呈现负相关关系^[19,26-27]。尽管本研究并未观测到在每个试验小区中物种丰富度和群落生物量是否存在显著的相关关系,但是在所有的施肥试验区以及整体试验区中,物种丰富度和群落生物量之间都存在显著负相关,并且这种负相关关系随着施肥强度的增加抑或放牧强度的降低,都得到了进一步的加强。这与大多数研究报道一致^[19,28-29]。这表明施肥提高了群落生产力,降低了物种丰富度,其主要原因在于施肥增加了喜肥物种的适合度,加剧了植株对有效光合辐射的竞争强度或者对地下营养的竞争强度进而降低了其他物种的存活能力,造成了物种多样性的丢失^[2,13,30]。群落中的优势物种对群落功能的贡献值远超了其他物种,因此群落生物量和物种丰富度呈现负相关关系^[31-32]。

本研究表明,放牧和施肥都会显著影响群落的生产力和物种丰富度。通过对比青藏高原高寒草甸植物群落的群落生产力、物种丰富度、群落功能组分对不同施肥梯度和放牧方式的响应发现在该地区平均放牧强度下进行适度的氮肥撒施(5,10和15 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 氮添加速率)可以既不影响物种的丰富度,又能增加群落的生产力,而且可以提高优质牧草在群落中的比重,这是一种合理的群落性能。氮添加速率的阈值以及更细化的施肥梯度和放牧对群落长期的影响还需进一步的研究来验证。

参考文献

- [1] Niu K C, Luo Y J, Choler P, Du G Z. The role of biomass allocation strategy in diversity loss due to fertilization[J]. *Basic and Applied Ecology*, 2008, 9(5): 485-493.
- [2] Yang Z L, Van Ruijven J, Du G Z. The effects of long-term fertilization on the temporal stability of alpine meadow communities[J]. *Plant and Soil*, 2011, 345(1-2): 315-324.
- [3] 杨中领, 张家洋, 楚莉莉, 李慧, 肖蕊. 施肥和刘割对青藏高原东部高寒草甸群落生物量补偿效应的影响[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(9): 2276-2282.
- [4] Klein R J, Eriksen S E, Næss L O, Hammill A, Tanner T M, Robledo C, O'Brien K L. Portfolio screening to support the mainstreaming of adaptation to climate change into development assistance[J]. *Climatic change*, 2007, 84(1): 23-44.
- [5] 杜岩功, 梁东营, 曹广民, 王启兰, 王长庭. 放牧强度对嵩草草甸草毡表层及草地营养和水分利用的影响[J]. *草业学报*, 2008, 17(3): 146-150.
- [6] 马涛, 武高林, 何彦龙, 文淑均, 何俊龄, 刘锦霞, 杜国祯. 青藏高原东部高寒草甸群落生物量和补偿能力对施肥与刘割的响应[J]. *生态学报*, 2007, 27(6).
- [7] 马涛, 童云峰, 刘锦霞, 武高林, 刘振恒. 不同施肥处理高寒草甸植物群落物种多样性与生产力的关系[J]. *草原与草坪*, 2008(4): 34-38.

- [8] Zheng D, Zhang Q, Wu S. Mountain Geoecology and Sustainable Development of the Tibetan Plateau[M]. Dordrecht Netherlands, Springer, 2000.
- [9] Niu K C, Zhang S T, Zhao B B, Du G Z. Linking grazing response of species abundance to functional traits in the Tibetan alpine meadow[J]. Plant and Soil, 2010, 330(1-2): 215-223.
- [10] Cheng J M, Du F. The effect of grazing on grassland vegetative development of some perennial grasses[J]. Grassland and Herbage, 1991, 6: 29-31.
- [11] 李永宏, 汪诗平. 放牧对草原植物的影响[J]. 中国草地, 1999(3): 11-19.
- [12] Wu G L, Du G Z, Liu Z H, Thirgood S. Effect of fencing and grazing on a *Kobresia*-dominated meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Plant and Soil, 2009, 319(1-2): 115-126.
- [13] Li W, Wen S J, Hu W X, Du G Z. Root-shoot competition interactions cause diversity loss after fertilization: A field experiment in an alpine meadow on the Tibetan Plateau[J]. Journal of Plant Ecology, 2011, 4(3): 138-146.
- [14] Ren Z W, Li Q, Chu C J, Zhao L Q, Zhang J Q, Dexiecuo A, Yang Y B, Wang G. Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community[J]. Journal of Plant Ecology, 2010, 3(1): 25-31.
- [15] 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.
- [16] 王长庭, 王启兰, 景增春, 冯秉福, 杜岩功, 龙瑞军, 曹广民. 不同放牧梯度下高寒小嵩草草甸植被根系和土壤理化特征的变化[J]. 草业学报, 2008, 17(5): 9-15.
- [17] 李镇清, 李金花. 放牧对草原植物的影响[J]. 草业学报, 2002, 11(1): 4-11.
- [18] 仁青吉, 武高林, 任国华. 放牧强度对青藏高原东部高寒草甸植物群落特征的影响[J]. 草业学报, 2009, 18(5): 256-261.
- [19] Gough L, Osenberg C W, Gross K L, Collins S L. Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities[J]. Oikos, 2000, 89(3): 428-439.
- [20] Crawley M J, Johnston A E, Silvertown J, Dodd M, de Mazancourt C, Heard M S, Henman D F, Edwards G R. Determinants of species richness in the park grass experiment[J]. The American Naturalist, 2005, 165(2): 179-192.
- [21] Yang Z L, Powell J R, Zhang C H, Du G Z. The effect of environmental and phylogenetic drivers on community assembly in an alpine meadow community[J]. Ecology, 2012, 93(11): 2321-2328.
- [22] 葛庆征, 魏斌, 张灵菲, 卫万荣, 黄彬, 江小雷, 张卫国. 草地恢复措施对高寒草甸植物群落的影响[J]. 草业科学, 2012, 29(10): 1517-1520.
- [23] Grime J P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation[J]. Nature, 1973, 242: 344-347.
- [24] Gross K L, Willig M R, Gough L, Inouye R, Cox S B. Patterns of species density and productivity at different spatial scales in herbaceous plant communities[J]. Oikos, 2000, 89(3): 417-427.
- [25] Waide R B, Willig M R, Steiner C F, Mittelbach G, Gough L, Dodson S I, Parmenter R. The relationship between productivity and species richness[J]. Annual review of Ecology and Systematics, 1999: 257-300.
- [26] Clark C M, Tilman D. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands[J]. Nature, 2008, 451: 712-715.
- [27] Silvertown J, Dodd M, Gowing D, Lawson C, McConway K. Phylogeny and the hierarchical organization of plant diversity[J]. Ecology, 2006, 87(S7): 39-49.
- [28] Carson W P, Barrett G W. Succession in oilfield plant communities: Effects of contrasting types of nutrient enrichment[J]. Ecology, 1988, 69: 984-994.
- [29] Goldberg D E, Miller T E. Effects of different resource additions of species diversity in an annual plant community[J]. Ecology, 1990, 71(1): 213-225.
- [30] Hautier Y, Niklaus P A, Hector A. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication[J]. Science, 2009, 324: 636-638.
- [31] Smith M D, Knapp A K. Dominant species maintain ecosystem function with non-random species loss[J]. Ecology Letters, 2003, 6(6): 509-517.
- [32] Hillebrand H, Bennett D M, Cadotte M W. Consequences of dominance: A review of evenness effects on local and regional ecosystem processes[J]. Ecology, 2008, 89(6): 1510-1520.

(责任编辑 武艳培)