气候变化和放牧活动对糙隐子草种群的影响

汪诗平 王艳芬 陈佐忠

(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)

摘要 糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)是一种多年生丛生小禾草,属C₄植物,在研究气候变化和放牧活动对草原C₄植物的影响方面是一种很好的指示植物。本文探讨了在气候变化及放牧干扰条件下糙隐子草种群地上生物量、种群特征和资源利用方式等方面的变化,分析了C₄植物对气候变化的响应和在放牧干扰下的生态对策。结果表明:在气候温暖化的情况下,糙隐子草种群生物量及其在群落中的比例都有所上升,放牧大大加快了这一过程。通过逐步回归分析得出糙隐子草种群最大地上生物量与生长季(4~8月)总降雨量(r)和平均温度(t)的关系为: $y = -12.4511 + 0.0187r + 0.0601t$ ($p = 0.003$)。总体上,放牧明显降低了其种群高度和每丛生物量,但显著提高了其密度、盖度和地上生物量,密度的变化受气候和放牧互作的影响。如果以植物光合所固定的100 g的碳(C)所需要的其它大量营养元素来衡量植物的养分利用效率,则可以发现,与其它主要植物如羊草(*Leymus chinensis*)相比,糙隐子草对氮(N)和硫(S)的需求量最少,利用3.17 g的N和0.31 g的S就能生产100 g的C,而羊草则需要4.24 g的N和0.41 g的S才能生产100 g的C。说明在放牧使土壤比较贫瘠的条件下,糙隐子草的养分利用效率较高,这可能是其在土壤比较贫瘠的退化植物群落竞争中处于优势地位的又一重要原因。

关键词 气候变化 放牧 糙隐子草 内蒙古典型草原

EFFECT OF CLIMATE CHANGE AND GRAZING ON POPULATIONS OF *CLEISTOGENES SQUARROSA* IN INNER MONGOLIA STEPPE

WANG Shi-Ping WANG Yan-Fen and CHEN Zuo-Zhong

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

Abstract Most rangelands in northern China are water-limited ecosystems. Even small changes in precipitation amount or season can affect the biological components that maintain nutrient, water and energy movement within and through these ecosystems. Inner Mongolia steppe is generally semi-arid with most of the precipitation coming during the summer from June to August. Land-management practices, such as livestock grazing, are affecting ecosystem structure and function and these activities may accelerate impacts of climate changes. Grazing-related changes to ecosystems become more pronounced as humans shift from nomadic or unrestricted practices of livestock management to practices that focus on human settlement. At the scale of a management unit (e.g., watershed, allotment or paddock), precipitation amounts do not always correlate positively with vegetation productivity. Nutrient availability may strongly influence botanical composition and productivity. In general, spring and summer precipitation favors herbaceous vegetation that is more efficient in extracting water and will favor plants with C₄ (warm-season) vs. C₃ (cool-season) photosynthesis. The northern China steppes have few C₄ plants. Little experimental work is being done in the field to examine the ecological impacts of climate change and grazing and their interactions on C₄ plants in this region.

Cleistogenes squarrosa is a C₄ plant. It is a short, perennial bunchgrass with drought tolerance, and tends to occupy medium degradation grassland in Inner Mongolia steppe. Therefore, it is a good indicator to study effect of climate change and grazing on C₄ plants. In order to understand the responses of *Cleistogenes squarrosa* populations and ecological strategies to climate change and grazing, we monitored the data of climate (precipitation and temperature), *C. squarrosa* population and its community for 18 years under non-grazing conditions. The grazing (free grazing outside of fence) and non-grazing (fenced) experiment was conducted for 6 years. The nutrient efficiency ratios of the main herbages were evaluated in this study.

The experiment was conducted in the *Leymus chinensis* grassland of the Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station located at 43°26'–44°08' N, 116°04'–117°05' E with elevation about 1 000 m above sea level. The results showed that aboveground biomass and its proportion in the community increased with annual

mean temperature , and the regression equation between its aboveground biomass and mean temperature (t) and total rainfall (r) from April to August was : $y = -12.4511 + 0.0187r + 0.0601t^2$ ($R^2 = 0.533$, $p = 0.003$). Generally , grazing significantly reduced plant height and aboveground biomass per bunchgrass , whereas its coverage , density and total aboveground biomass per square meter increased under grazing . Its nutrient efficiency ratios , such as N and S , were higher compared with other dominant species , such as *L. chinensis* . 100 g C produced required 3.17 g N and 0.31 g S for *C. squarrosa* , while *L. chinensis* population requires 4.24 g N and 0.41 g S under grazing . The high nutrient efficiency ratios maybe benefit *C. squarrosa* populations under competition with other species in the infertile soil .

Key words Climate change , Grazing , *Cleistogenes squarrosa* population , Inner Mongolia steppe

糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)是一种多年生丛生小禾草 ,属 C_4 植物。由于草原上 95% 以上的植物均为 C_3 植物 , C_4 植物种类很少(殷立娟等 ,1997 ;唐海萍 ,1999)。唐海萍等(2000)认为 ,在研究一个功能群对环境变化的反应时 ,可以用其中具有代表性的一个或几个单独的物种反应来代表该功能群(如 C_3 和 C_4 植物功能群) 。而在中度放牧条件下或退化草场经过一定的恢复阶段以后 ,草场多演替为以小禾草冷蒿(*Artemisia frigida*)为主的群落类型 ,其中糙隐子草在群落中的重要性达 20% 左右或更大 ,其相对盖度达 30% ~ 40%(王伟等 ,1996 ;汪诗平等 ,1998)。因而在研究气候变化和放牧活动对草原 C_4 植物的影响方面 ,糙隐子草种群的动态变化无疑是一个很好的指示植物。

糙隐子草草原群落广泛分布于欧亚草原区 ,在我国主要分布于内蒙古高原的典型草原地带 ,多数情况下为放牧演替类型。在内蒙古分布的总面积和可利用面积达 867 万 hm^2 和 768 万 hm^2 ,分别占可利用草地总面积的 11% 和 12% ;同时 ,随着草原退化的加剧 ,其面积有不断扩大的趋势(汪诗平等 ,2001)。本文试图探讨 :1) 气候变化对糙隐子草种群地上生物量的影响 ;2) 放牧对糙隐子草种群地上生物量和种群特征的影响 ;3) 糙隐子草资源利用效率。从而分析 C_4 植物对气候变化的响应和在放牧干扰下的生态对策 ,对于了解和认识在全球变化大背景下放牧对羊草草原的影响提供科学的依据。

1 材料和方法

该试验在中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站羊草样地进行 ,有关试验区的基本生态环境条件见陈佐忠等(2000)。本试验所用的羊草围栏样地是 1979 年建立的 ,此后每年进行群落动态的监测。每年自 5 月初开始 ,间隔 15 d 齐地面刈割 1 m $\times$ 1 m 的样方 ,每次重复 5 次 ,直到 10 月初 ;观测的项目包括植株的高度、密度和盖度。然后在实验室

中分种烘干(65 $^{\circ}C$)称重。自 1991 年后(1995 和 1996 年除外) ,在围栏外(自由放牧)对应的位置 ,按相同的方法取植物样品。本试验所用的气象资料为 1981 ~ 1998 年的 ,气象资料为该站气象站所测。

1997 年 8 月 ,在羊草围栏样地外采集包括糙隐子草在内的主要 8 种牧草 ,用湿燃烧法、凯氏定氮法和 $H_2O_2 + HNO_3$ (1 : 4)微波消化法分别测定植物的 C、N、P 和 S 等元素含量 ,其中 ,用 ICP-AES 测定植物全 P 和 S 的含量。

用统计软件的 ANOVA 和回归分析程序对数据进行显著性检验和回归分析。

2 结果与分析

2.1 气候变化

表 1 和图 1 表明在近 20 年来 ,中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站所在地区有变暖的趋势。1981 ~ 1989 年年平均气温为 0.0 $^{\circ}C$,最冷月平均气温为 - 22.3 $^{\circ}C$,最热月平均气温为 18.6 $^{\circ}C$,极端最低温度为 - 43.0 $^{\circ}C$ (1981 年) ,年平均降水为 334.6 mm ;1990 ~ 1998 年年平均气温为 1.0 $^{\circ}C$,最冷月平均气温为 - 21.13 $^{\circ}C$,最热月平均气温为 19.0 $^{\circ}C$,极端最低温度为 - 34.0 $^{\circ}C$ (1993 年) ,年平均降水为 378.1 mm。1990 ~ 1998 年与 1981 ~ 1989 年相比年平均气温显著升高了 1.0 $^{\circ}C$,其它指标虽然未达到显著性水平 ,但仍都有升高的趋势 ,最冷月(1 月)平均气温升高了 1.2 $^{\circ}C$,最热月(7 月)平均气温升高了 0.4 $^{\circ}C$,极端最低温度升高了 9.0 $^{\circ}C$,降水增加了 13% (表 1 ,图 2) ,年均气温每年极显著增加了 0.12 $^{\circ}C$ (图 1)。主要体现在冬季增温上(表 1) ,冬季增温有可能使该地区春季的干旱进一步加剧。值得一提的是 ,经过单因子 t 检验 ,发现这 18 年间最冷月平均气温、最热月平均气温、年平均气温和年降水量均存在显著性($p < 0.05$)或极显著性($p < 0.01$)差异 ,说明年际间的波动很大(图 1 ,图 2)。另外 ,还发现年均气温与最冷月份(1 月)的月均气温极显著相关 ,其回归方程为 : $y = 6.1765 + 0.2614x$ ($p =$

表 1 中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站 1981 ~ 1989 年与 1990 ~ 1998 年气温与降水的比较

年 Year	1981 ~ 1989	1990 ~ 1998	<i>p</i>
年均气温 Annual mean temperature (°C)	0.0	1.0	0.022
最冷月平均气温 Mean temperature in January (°C)	- 22.3	- 21.1	0.310
最热月平均气温 Mean temperature in July (°C)	18.6	19.0	0.673
极端最低温度 Lowest temperature (°C)	- 43.0 (1981)	- 34.0 (1993)	/
年均降水 Annual mean precipitation (mm)	334.6	378.1	0.202

图 1 1981 ~ 1998 年年均气温的变化 (图中直线为趋势线)
Fig.1 The dynamics of mean temperature from 1982 to 1998
(The straight line is trend line)

图 2 1981 ~ 1998 年年降水量动态 (图中直线为趋势线)
Fig.2 The dynamics of annual precipitation from 1981 to 1998
(The straight line is trend line)

图 3 糙隐子草种群地上生物量及其在群落中比例的季节变化 (1981 ~ 1998)
Fig.3 The dynamics of aboveground biomass and its percentage in the community of *Cleistogenes squarrosa* population with growing season from 1981 to 1998

2.2 糙隐子草种群地上生物量季节和年度变化

18 年的平均结果表明(图 3) ,糙隐子草种群地上生物量在 7 月 15 日以前快速增长 ,在 8 月中下旬达到最大值 ,其在群落中的比例也有类似的趋势 ,但在 7 月中旬到 8 月下旬 ,其相对比例保持相对稳定 ,而 9 月份以后其比例有所升高 ,说明其凋落枯萎过程可能比其它植物慢 ,因为在该地区 9 月初已开始下霜 ,植物基本停止生长。糙隐子草种群地上生物量随生长天数的回归方程为 : $y = 0.5077 + 0.0512x - 0.0002x^2$ ($p = 0.001$) ,由此可见 ,当其生长 123 d (即 8 月中下旬) 时达到地上最大生物量。

通过 18 年糙隐子草种群最大地上生物量的观测 ,发现基本上可以以 1989 年为界 ,1989 年以前 ,该种群最大地上生物量有下降的趋势(图 4) ,其原因可能是 1979 年围栏以前 ,该地区为自由放牧地 ,虽然草地没有出现明显的退化 ,但放牧仍抑制了高大禾草如羊草和大针茅(*Stipa grandis*) 等的生长(李永宏 ,1988 ;Li ,1989) ,然而 ,当围栏牧压消除以后 ,这些高大禾草迅速恢复 ,在光、水和其它资源的竞争中占有优势 ,使得糙隐子草种群的绝对生物量和相对比例都有所下降。而 1989 年以后 ,其最大地上生物量及其比例则有上升的趋势 ,可能主要与气温升高和降水增加等有关。一般地 , C_4 植物较 C_3 植物更适应高温环境(方精云等 ,2000)。糙隐子草种群最大地上生物量与年均气温高度正相关($R = 0.543^{**}$, $p < 0.01$) ,其回归方程为 : $y = 3.1919 - 0.7675x - 0.4055x^2 + 0.9190x^3$ ($p = 0.009$) ;与 4 ~ 8 月份的总降雨量也高度正相关($R = 0.505^{**}$, $p < 0.01$) ,其回归方程为 : $y = 16.8610 - 0.1043x + 0.0002x^2$ ($p = 0.006$) ,但与年降水量相关不显著($p > 0.05$)。通过逐步回归分析得出糙隐子草种群最大地上生物量与生长季(4 ~ 8 月) 平均温度和总降雨量的关系为 : $y = -12.4511 + 0.0187r^{**} + 0.0601t^{2**}$ ($R^2 = 0.533$, $p = 0.003$) ,这里 , y 为糙隐子草种群最大地上生物量 , r 为 4 ~ 8 月份总降雨量(mm) , t 为 4 ~ 8 月份平均气温。

0.005) ,这里 , y 为年均气温(°C) , x 为 1 月份气温(°C)。

图 4 糙隐子草种群地上最大生物量及其在群落中的比例的年际变化

Fig.4 The dynamics of aboveground maximum biomass and its percentage in the community of *Cleistogenes squarrosa* population from 1981 to 1998

图 5 放牧对糙隐子草种群地上生物量(均值)的影响(1991~1994, 1997, 1998)

Fig.5 Effect of grazing on aboveground biomass of *Cleistogenes squarrosa* population (Mean of 1991 to 1994, 1997 and 1998)

图 6 放牧对糙隐子草种群地上生物量占群落总生物量比例的影响(6 年的均值)

Fig.6 Effect of grazing on percentage of *Cleistogenes squarrosa* population in the community (Mean of 1991 to 1994, 1997 and 1998)

2.3 放牧对糙隐子草种群的影响

通过 6 年(1991~1994, 1997 和 1998 年)的观测

表明,由于放牧家畜自由采食活动抑制了羊草、大针茅等高大植物层片的生长,从而为低矮的植物腾出了更多的空间资源,有利于糙隐子草等小禾草的生长发育。与围栏内相比,整个生长季节围栏外糙隐子草种群地上现存量明显较高($p < 0.05$)(图 5),虽然 7 月份差异不大,但栏外未计算家畜所采食的量。根据以前的研究发现,放牧绵羊喜食糙隐子草(汪诗平 2000 2001),因此,如果考虑放牧家畜的采食量,则差异更大。另外,在 7 月份水热同期,适度放牧可能促进了糙隐子草种群的补偿性生长(汪诗平等 2001)。围栏内,整个季节糙隐子草种群地上生物量占群落总量的比例不超过 2%,然而在栏外,其比例增加了 3~5 倍,甚至达到 11%(图 6);如果考虑放牧家畜的选择性采食,其比例可能更高。

从图 7 可以看出,在 1997 和 1998 年,栏外糙隐子草种群地上现存量占整个群落的比例高达 25%左右,显著高于栏内($p < 0.01$),而 1991~1994 年,差异不显著的原因仍然可能是未考虑放牧家畜的采食量所致。

图 7 不同年份放牧对糙隐子草种群占群落总地上生物量比例的影响

Fig.7 Effect of grazing on the percentage of aboveground biomass of *Cleistogenes squarrosa* population in the community under different years

2.4 放牧对糙隐子草种群特征的影响

总体上,放牧显著降低了植物的高度和每丛生物量,而提高了种群的盖度、密度和单位面积内的地上生物量(表 2)。但不同年份放牧的影响仍有差异,对放牧较敏感的种群特征为植株高度、密度和每丛生物量,在大多数年份都对放牧产生明显的反应。通过统计检验,除密度指标以外,均不存在年度与放牧处理间的交互作用($p > 0.05$),说明密度不仅受放牧的影响,而且年度间差异较大,即气候变化的影响也很显著。

2.5 不同植物养分利用策略

从表 3 可以看出,除菊叶委陵菜(*Potentilla tanacetifolia*)外,其它植物 C 含量差异不大,均在 45% 左右;冷蒿和小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)全 N 含量较高,但以糙隐子草的含量最低;除冷蒿外,主要植物全 P 的含量差异不大,而全 S 的含量仍以冷蒿最高,羊草的次之,大针茅的最低(表 3)。如果以植物光合所固定的 100 g 的 C 所需要的其它大量营养元素来衡量植物的资源利用效率,则可以发现,在栗钙土羊草草原上,冷蒿对资源的利用效率最

低,如生产 100 g 的 C 则需要 5.54 g 的 N、0.48 g 的 P 和 0.58 g 的 S;小叶锦鸡儿次之;而糙隐子草对 N 的需求量最少,利用 3.17 g 的 N 就能生产 100 g 的 C,对 P 的需求量相差不大(冷蒿除外),对 S 的需求量也较低(大针茅和菊叶委陵菜除外)。说明在放牧使土壤比较贫瘠的条件下,糙隐子草可以利用较少的养分资源量进行同样的光合产物(碳)的生产,即其较高的养分利用效率可能是其在土壤比较贫瘠的群落竞争中处于优势地位的又一重要原因。

表 2 放牧对糙隐子草种群特征的影响(1997 年 8 月中旬)
Table 2 The influence of grazing on characteristics of *Cleistogenes squarrosa* population in the middle of August, 1997

年 Year	处理 Treatment	高度 Height (cm)	盖度 Coverage (%)	密度 Density (cluster·m ⁻²)	地上生物量 Aboveground biomass (g·m ⁻²)	每丛地上生物量 Aboveground biomass per cluster (g·cluster ⁻¹)
1991	G	6.7±0.6 ^a	3.0±1.6 ^a	12.3±6.9 ^b	3.8±3.2 ^c	0.26±0.11 ^a
	NG	11.0±2.6 ^a	1.0±0.7 ^a	3.3±2.5 ^a	1.0±1.6 ^a	0.33±0.23 ^a
1992	G	7.3±1.5 ^a	2.1±1.2 ^a	5.3±3.4 ^a	2.0±1.3 ^a	0.38±0.07 ^a
	NG	11.7±5.0 ^a	1.2±0.8 ^a	2.0±0.8 ^a	1.2±0.9 ^a	0.58±0.20 ^a
1993	G	8.3±0.6 ^a	2.8±2.3 ^a	12.3±6.1 ^b	2.1±2.1 ^a	0.17±0.12 ^a
	NG	14.7±1.2 ^b	1.7±0.6 ^a	3.3±2.3 ^a	2.1±2.5 ^a	0.64±0.15 ^c
1994	G	4.7±0.6 ^a	2.8±2.4 ^a	16.3±6.4 ^b	1.7±2.8 ^a	0.07±0.02 ^a
	NG	14.3±2.9 ^b	2.9±2.0 ^a	4.0±2.4 ^a	2.3±5.3 ^a	0.58±0.50 ^c
1997	G	5.0±1.7 ^a	13.0±2.7 ^c	31.2±4.3 ^c	8.2±5.2 ^b	0.26±0.15 ^a
	NG	9.3±3.1 ^a	1.3±0.7 ^a	2.8±0.4 ^a	2.1±1.2 ^a	0.87±0.26 ^b
1998	G	6.0±1.0 ^a	6.0±3.8 ^a	28.0±7.8 ^c	14.0±7.1 ^b	0.50±0.09 ^a
	NG	11.0±5.6 ^b	3.0±1.2 ^a	4.0±2.0 ^a	4.4±2.2 ^a	1.10±0.25 ^b
总平均	G	6.4±2.0 ^a	5.2±4.8 ^c	16.4±10.4 ^c	5.6±2.6 ^b	0.34±0.11 ^a
Mean	NG	12.1±3.7 ^c	1.7±1.3 ^a	3.1±2.2 ^a	2.0±1.2 ^a	0.65±0.37 ^b

只进行同一年放牧(G)与不放牧(NG)间相同项目的比较,不同字母表示差异显著或极显著。Significant tests were only carried out between grazing (G) and no grazing (NG) treatments in the same year, a and b ($p < 0.05$) and a and c ($p < 0.01$)

表 3 不同植物 C、N、P 和 S 元素含量及其比例
Table 3 The concentration of C, N, P and S and their ratio

植物名 Species	C (%) [*]	N (%) [*]	P (%) [*]	S (%) [*]	C:N:P:S
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	46.30	1.47	0.15	0.14	100:3.17:0.32:0.31
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	45.53	1.93	0.12	0.19	100:4.24:0.27:0.41
大针茅 <i>Stipa grandis</i>	46.64	1.82	0.12	0.10	100:3.89:0.27:0.21
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	43.77	1.64	0.14	0.16	100:3.74:0.32:0.39
草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	44.65	1.74	0.13	0.17	100:3.89:0.30:0.39
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	45.86	2.54	0.22	0.27	100:5.54:0.48:0.58
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	35.17	1.24	0.10	0.11	100:3.54:0.29:0.30
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	45.31	2.37	0.13	0.18	100:5.23:0.29:0.39

^{*} 干物质百分比 Percentage of dry matter

3 讨 论

尽管对于当代气候变化有不同的认识,也存在截然相反的现象,但全球性气候变暖的事实在最近 10 多年中得到了广泛的认同。据全球地表气温的最新分析表明(方精云等,2000),在过去 100 多年中,全球地表气温平均上升了 0.6℃。一般而言,北

半球高纬度地区比低纬度地区增温快,而另一方面,冬季温暖化现象比夏季明显。根据我们自己近 20 年的气象监测也表明有类似的结果,如内蒙古典型草原地区,夏季温度变化不明显,而冬季增温较大,如 20 世纪 90 年代较 80 年代平均增加 1.0℃(表 1)(陈佐忠等,2000)。另一方面,该地区气候变化的另一特点是年均降水量有增加的趋势,如 20 世纪 90

年代较 80 年代年平均增加 43.5 mm 左右(表 1),20 世纪 80 年代的 8 年中只有一年的降水量超过平均值(350 mm),而在 20 世纪 90 年代 9 年中有 5 年超过了均值。这种气候变化必将对该地区的植被产生广泛而深远的影响。

图 8 不同年份羊草草原地上生物量动态变化
Fig.8 The dynamics of aboveground biomass of *Leymus chinensis* community under no grazing from 1982 to 1998

图 9 羊草草原不同年份水分利用效率的变化
Fig.9 The rainfall utilization efficiency of *Leymus chinensis* community from 1982 to 1998

一般认为,在半干旱地区,增温和降水量的增加将有利于该地区的植物生长,但由于增温主要发生在冷季,因而可能加剧了春旱的发生;同时,草原地区绝大多数植物为 C_3 植物,温度的升高对其的生长将产生不利的影响(方精云等,2000)。另外,草原植物是与当地气候长期协同进化的产物,由于不同植物或植物功能群对气候变化的响应不同,因而也导致群落总生物量的较大变异。图 8 表明,在自然状态下,羊草草原地上生物量的年度动态变化基本上与年降水量多少的变化相一致。17 年的平均地上生物量为 $(178.1 \pm 45.2) \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,其变异系数为 25.4%,而 17 年平均降水量为 $(351.2 \pm 69.6) \text{ mm}$,其变异系数为 19.8%。值得一提的是,地上生物量的变化并非与降水量的变化完全一致,如 1986、1990、1992 和 1998 年,其降水量分别达 430.0、450.3、455.0 和 507.0 mm,但相应的地上生物量只有 175.5、

153.9、208.5 和 $152.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,甚至低于平均水平。这主要与草原植物生长的生态适宜度有关(李镇清等,1997),即当植物生长季降水量超过草原植物生长需要时,水分不再是第一限制性因子,而光照和积温则成为限制植物生长的第一因子,降水量或云量的增加将导致光照的不足,从而降低了水分的利用效率,17 年羊草草原平均水分利用效率为 $1.97 \text{ mm} \cdot \text{g}^{-1} \text{ DM}$,而上述 4 个年份均大于此值,尤其以 1998 年水分利用效率最低,每生产 1 g DM 消耗 3.34 mm 的水(图 9)。因此年降水量特别是生长季内的降水量及水热的相对平衡可能是影响草原植物生长的最关键因子。

研究结果表明(汪诗平等,2001),在适当放牧条件下,糙隐子草种群明显的存在“超补偿性生长”。就个体而言,适牧可以刺激糙隐子草个体地上净光合效率,但在高强度牧食下,糙隐子草个体则通过降低地下生产力的生产来达到地上较低的补偿性生产。就种群而言,糙隐子草的“超补偿性生长”主要是形成小株丛和高密度的种群结构以适应较贫瘠的生境条件(表 2)。因为,在自然条件下,高大禾草的遮荫不仅降低了糙隐子草的光能可利用性,而且还改变了到达冠层以下的光线中红光/远红光(R/FR)的比例(Casal *et al.*, 1987)。当光线通过植物冠层时,红光比远红光减弱得更快,即到达冠层以下的光线中 R/FR 的比例比自然光线中的低。许多可控实验证明,R/FR 比例的降低可减少植株的分蘖(Deregibus *et al.*, 1985; Casal *et al.*, 1987)。因此,在自然群落中,糙隐子草高度较低,主要是对光资源的竞争。而在放牧条件下,放牧抑制了高大禾草,一方面可能是改善了到达糙隐子草冠层的光线质量;另一方面,可能也与由于草群高度和盖度的降低,导致地表温度较高有关。

“养分利用效率”已被广泛地用于评价植物对养分需要和利用能力上(Gourley *et al.*, 1994)。尽管有关“养分利用效率”的概念很多,但一些人将它表述为“每单位养分吸收量所生产的总植物生物量”(Baligar *et al.*, 1990; Godwin & Blair, 1991)。本研究以植物光合每生产 100 g 碳所需的资源量作为衡量养分利用效率的指标,认为在有限或瘠薄的土壤养分资源条件下,对养分能更有效利用或具有更大利用能力的物种可能在竞争中处于优势。由于放牧往往导致土壤养分的贫瘠化(关世英等,1997),这可能也是糙隐子草对放牧适应的另一种生态策略(表 3)。

参 考 文 献

- Baligar, V. C., R. R. Duncan & N. K. Fageria. 1990. Soil-plant interactions on nutrient use efficiency in plants. In: Baligar, V. C. & R. R. Duncan eds. Crops as enhancers of nutrient use. San Diego: Academic Press. 351 ~ 373.
- Casal, J. J., R. A. Sanchez & V. A. Deregibus. 1987. Tillering responses of *Lolium multiflorum* plants to changes of R/FR ratio typical of sparse canopies. *Journal of Experimental Botany*, **38**: 1432 ~ 1439.
- Chen, Z. Z. (陈佐忠) & S. P. Wang (汪诗平). 2000. Chinese steppe ecosystem. Beijing: Science Press. 412. (in Chinese)
- Deregibus, V. A., R. A. Sanchez, J. J. Casal & M. J. Trlica. 1985. Tillering responses to environment of red light beneath the canopy in a humid natural grassland. *Journal of Applied Ecology*, **22**: 199 ~ 206.
- Fang, J. Y. (方精云), Y. H. Tang (唐艳鸿), J. D. Lin (林俊达) & G. M. Jiang (蒋高明). 2000. Global ecology—climate change and ecological responses. Beijing: China Higher Education Press. 319. (in Chinese with English abstract)
- Godwin, D. C. & G. J. Blair. 1991. Phosphorus efficiency in pasture species. V. A comparison of white clover accessions. *Australian Journal of Agriculture Research*, **42**: 531 ~ 540.
- Gourley, C. J. P., D. L. Allan & M. P. Russelle. 1994. Plant nutrient efficiency: a comparison of definitions and suggested improvement. *Plant and Soil*, **158**: 29 ~ 37.
- Guan, S. Y. (关世英), P. Q. Qi (齐沛钦), S. A. Kang (康师安) & J. B. Chang (常进宝). 1997. Effects on the steppe soil nutrient contents under different grazing intensities. *Research on Grassland Ecosystem (草原生态系统研究)*, **5**: 16 ~ 22. (in Chinese)
- Li, Y. H. 1989. Impact of grazing on *Leymus chinensis* steppe and *Stipa grandis* steppe. *Acta Oecologica/Oecologica Application*, **10**: 31 ~ 46.
- Li, Y. H. (李永宏). 1988. The divergence and convergence of *Aneurolepidium chinensis* steppe and *Stipa grandis* steppe under the grazing influence in Xilin river valley, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica (植物生态学与地植物学学报)*, **12**: 189 ~ 196. (in Chinese with English abstract)
- Li, Z. Q. (李镇清) & J. Z. Ren (任继周). 1997. The fitness model and its application of rangeland plant. *Chinese Journal of Ecology (生态学杂志)*, **16**(3): 71 ~ 75. (in Chinese with English abstract)
- Tang, H. P. (唐海萍). 1999. Distribution of C₄ plants along the Northeast China Transect (NECT), and its correlation to the environmental factors. *Chinese Science Bulletin (科学通报)*, **44**: 416 ~ 420. (in Chinese)
- Tang, H. P. (唐海萍) & G. M. Jiang (蒋高明). 2000. Plant functional type and its significance in ecological research. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **11**: 461 ~ 464. (in Chinese with English abstract)
- Wang, S. P. (汪诗平) & Y. F. Wang (王艳芬). 2001. The study on over-compensation growth of *Cleistogenes squarrosa* population in Inner Mongolia steppe. *Acta Botanica Sinica (植物学报)*, **43**: 413 ~ 418. (in Chinese with English abstract)
- Wang, S. P. (汪诗平), Y. H. Li (李永宏), Y. F. Wang (王艳芬) & Y. H. Han (韩苑鸿). 1998. The succession of *Artemisia frigida* rangeland and multivariation analysis under different stocking rates in Inner Mongolia. *Acta Agrestia Sinica (草地学报)*, **6**: 299 ~ 305. (in Chinese with English abstract)
- Wang, S. P. (汪诗平). 2000. The dietary composition of fine wool sheep and plant diversity in Inner Mongolia steppe. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **20**: 951 ~ 957. (in Chinese with English abstract)
- Wang, S. P. (汪诗平). 2001. The relationship between dietary diversity and range plant diversity of *Artemisia frigida* community under different stocking rates. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **21**: 237 ~ 243. (in Chinese with English abstract)
- Wang, S. P. (汪诗平), C. G. Wan (万长贵) & R. E. Sosebee. 2001. The influence of different defoliation intensities and light qualities (ratio of R/FR) on vegetative reproduction of Lovegrass. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, **12**: 245 ~ 248. (in Chinese with English abstract)
- Wang, W. (王炜), Z. L. Liu (刘忠龄), D. Y. Hao (郝敦元) & C. Z. Liang (梁存柱). 1996. Research on the restoring succession of the degenerated grassland in Inner Mongolia. II. Analysis of the restoring processes. *Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报)*, **20**: 460 ~ 471. (in Chinese with English abstract)
- Yin, L. J. (殷立娟) & P. Wang (王萍). 1997. Distribution of C₃ and C₄ photosynthetic pathways of plants on the steppe of Northeastern China. *Acta Ecologica Sinica (生态学报)*, **17**: 112 ~ 123. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 高 琼 责任编辑: 姜联合