

中国东北样带草地群落放牧干扰植物多样性的变化

杨利民

韩梅

(中国科学院植物研究所, 北京 100093) (吉林农业大学生物资源系, 长春 130118)

李建东

(东北师范大学草地研究所, 长春 130024)

摘要 放牧干扰是草地群落植物多样性变化的主要影响因素之一。中国东北样带 9 个草地群落放牧干扰植物多样性变化的研究表明: 中牧或重牧阶段 Shannon 指数达最大值, 形成中牧(重牧) > 重牧(中牧) > 轻牧 > 过牧的规律。群落物种丰富度、均匀度与多样性的相关分析表明, 均匀度变化对多样性变化具有更大的贡献率, 而丰富度呈下降趋势, 即轻牧(中牧) > 中牧(轻牧) > 重牧 > 过牧。生活型功能群多样性也表现出明显的变化。中国东北样带草地群落植物多样性的分布格局是: 草甸草原 > 典型草原 > 典型草原 > 荒漠草原 > 碱化草甸, 并且群落物种丰富度对多样性有更大贡献率。

关键词 植物多样性 放牧干扰 草地群落 中国东北样带

PLANT DIVERSITY CHANGE IN GRASSLAND COMMUNITIES ALONG A GRAZING DISTURBANCE GRADIENT IN THE NORTHEAST CHINA TRANSECT

YANG Li-Min

(Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093)

HAN Mei

(Department of Biological Resources, Jilin Agricultural University, Changchun 130118)

LI Jian-Dong

(Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024)

Abstract Grazing disturbance is one of main factors affecting change in plant diversity of grassland communities. The results of this study of nine major grassland communities along the grazing disturbance gradient in the Northeast China Transect showed that the Shannon index was the highest in moderate grazing or heavy grazing stages, changing as follows: Moderate grazing-Heavy grazing > Heavy grazing-Moderate grazing > Light grazing > Over grazing. While species richness had a higher contribution to species diversity, compared with evenness, changes in evenness contributed most towards the rate of change in diversity than did changes in species richness. Life form diversity also manifested some obvious changes along the grazing disturbance gradient. The pattern of plant diversity of the steppe region in the Northeast China Transect was Meadow steppe > Typical steppe > Desert steppe > Alkaline meadow.

Key words Biodiversity, Grazing disturbance, Grassland community, Northeast China Transect

在相当一段时间内, 全球变化只指全球气候变化, 如全球变暖或温室效应、海平面升高等。近几年

来, 随着全球变化研究的深入, 全球变化一词已不仅仅限制在全球气候变化上, 而逐步将土地利用和覆

收稿日期: 1999-04-10 接受日期: 2000-08-31

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G1999043407), “九·五”国家攀登计划项目(97-22-02)和国家自然科学基金重点项目(39730110)

E-mail: ylm99@china.com

盖的变化,全球人口增长,大气成分变化,养分生物地化循环的变化和生物多样性的变化等纳入全球变化的研究范畴(Vitousek,1994;林光辉,1995)。张新时等(1997)对中国东北样带的地形地貌、气候梯度、土壤类型、植被类型和土地利用格局等做了全面系统的梯度分析,并指出了有关中国东北样带今后的重点研究和工作的,其中包括生物多样性各层次的研究及其梯度分析。本文着重阐述放牧干扰下中国东北样带几个主要草地群落植物多样性的变化及其与气候因子的关系,为从宏观上判断或监测放牧生产活动对样带上各草地群落生物多样性的影响范围和程度,并预测未来气候因子的可能变化对草地生态系统生物多样性的影响提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域自然概况

研究区域位于东北松辽平原的中北部和内蒙古高原中部,地理位置在北纬 42°~46°,东经 112°~125°之间。该区地处我国温带草原区域的东段,是国际地圈-生物圈计划(IGBP)陆地样带中,中国东北样带(NECT)的一部分(张新时等,1997)。气候属温带大陆性季风气候,各项气候指标及样地地理位置见表 1。这些群落类型反映了我国温带草原气候环境由半湿润、半干旱到干旱,土壤由黑钙土、栗钙土到棕钙土的变化序列。

1.2 研究方法和样地设置

1994~1995 年 7~8 月,在吉林省长岭种马场、松原查干花种畜场和白城北大岗,分别对碱化草甸和草甸草原等 5 个草地群落的放牧干扰梯度做了样

地调查。这些群落在研究区域内均作为天然放牧场利用。从畜群宿营点或饮水点到草原深处形成畜群啃食、践踏程度不同的放牧退化类型。沿典型的放牧路线,随机选取 90~100 个 0.5 m×0.5 m 样方,记录植物种的高度、盖度和密度。无性系植物种群密度均以构件单位计算。根据对各群落牧压梯度的综合分析,分别选出反映放牧演替规律的 10 种植物,以重要值为参数对样方进行聚类分析和主分量分析,结果各群落基本上可划归 4 个放牧退化演替阶段,即轻牧、中牧、重牧和过牧(杨利民等,1996)。将划在同一阶段的样方物种密度作为多样性分析的基础数据。

1.3 多样性分析指数

根据 Alatalo(1981)、Kempton 等(1976;1978)、马克平等(1995)和杨利民等(1997)对多个多样性测度指数的分析结果,选取下列 3 个指数作为本研究的基本依据。

1) 丰富度指数(Q 统计指数):

$$Q = (0.5n_{R1} + \sum n_i + 0.5n_{R2}) / \ln(R2/R1)$$

2) 均匀度指数(Alatalo 指数):

$$E = (D-1) / (e^{H'} - 1)$$

3) 多样性指数(Shannon 指数): $H' = -$

$$\sum (n_i/N) \ln(n_i/N); \text{ (Simpson 指数): } D = 1 / \sum \{ [n_i(n_i-1)] / [N(N-1)] \}$$

式中 N : 物种总密度; n_i : 第 i 种密度; R_1 和 R_2 : 四分位低点(25%)和高点(75%)时个体数; n_{R1} 和 n_{R2} : 四分位低点和高点时种数; n_r : 四分位点间总种数(Ludwig & Lanners, 1988; Magurran, 1988)。

表 1 草地群落类型的地理位置及其土壤类型和气候指标

Table 1 The soil types and climatic indices of the studied grassland communities

群落 Community	土壤类型 Soil types	年均温度 Annual average temperature(°C)	年均降水量 Annual average precipitation(mm)	湿润度系数 Moisture coefficient	地理位置(约) Geographical position
SD*	棕钙土 Brown soil	4.0	150~250	0.13~0.26	E112°30' N42°40'
SK*	栗钙土 Chestnut soil	3.5	250~350	0.25~0.35	E114°57' N43°45'
SG*	栗钙土 Chestnut soil	2.2	300~400	0.30~0.45	E116°17' N43°40'
LT*	栗钙土 Chestnut soil	4.0	300~400	0.35~0.50	E117°50' N43°37'
SF	黑钙土 Chemozem	3.5	350~450	0.50~0.70	E122°45' N46°10'
SH	黑钙土 Chemozem	3.5	350~450	0.50~0.70	E122°51' N45°40'
SL	黑钙土 Chemozem	4.9	400~500	0.60~0.80	E124°10' N44°56'
LH	苏打盐土 Salt soil	4.9	400~500	0.60~0.80	E123°30' N44°30'
LM	苏打碱土 Alkaline soil	4.9	400~500	0.60~0.80	E123°30' N44°30'

SD: 小针茅群落 *Stipa klemenzii* community SK: 克氏针茅群落 *S. krylovii* community SG: 大针茅群落 *S. grandis* community LT: 羊草典型草地群落 *Leymus chinensis* steppe community SF: 贝加尔针茅-线叶菊群落 *S. baicalensis-Filifolium sibiricum* community SH: 贝加尔针茅-杂类草群落 *S. baicalensis-herbage* community SL: 贝加尔针茅-羊草群落 *S. baicalensis-L. chinensis* community LH: 羊草-杂类草群落 *L. chinensis-herbage* community LM: 碱化羊草草甸群落 Alkaline *L. chinensis* meadow community + 杨特等(1994;1995)研究资料 Data from Yang Chi et al. (1994;1995)

2 结果分析

2.1 草地群落的植物多样性及其梯度

Q 统计指数(图 1a)从荒漠草原群落(SD),经典型草原群落(SK、SG、LT)到草甸草原群落(SF),呈上升趋势。从草甸草原群落(SL、SH),经羊草-杂类草草甸群落(LH)到碱化羊草草甸群落(LM)降到最低值。Alatalo 指数(图 1b),除 SD、SK 和 LM 群落较低以外,其余群落间没有明显的梯度变化规律性。Shannon 指数(图 1c)综合反映了群落物种丰富度和均匀度的变化。对 9 个群落物种丰富度、均匀度与多样性的相关分析结果表明,多样性与丰富度的相关系数是 0.9398,而与均匀度的相关系数是 0.8645,这说明在植物多样性的梯度上,群落的物种丰富度对多样性的贡献率更大。LM 群落受土壤盐碱化的影响,物种丰富度较低,因而植物多样性也较低。SD 群落位于干旱化的另一端,物种丰富度低,因而植物多样性也低。其余群落的多样性基本随湿润度系数的增高而增大。9 个群落的研究结果表明,我国温带草地群落植物多样性分布格局是:草甸草原>典型草原>荒漠草原>碱化草甸。

2.2 放牧干扰植物多样性的变化

从各群落植物种类的丰富度上看(表 2),某些群落在中牧和重牧阶段有不同程度的增加,但多数类型增加幅度不大,不具有明显的规律性。LM 群落从轻牧到中牧物种丰富度增加幅度较大,这是由于适当放牧干扰抑制了羊草无性种群的竞争势,为其它物种的侵入和种群扩大创造了更多的机会。在轻牧或无牧条件下,LM 群落几乎成纯种群落,原因是:1)羊草能够适应轻度盐碱环境,2)羊草无性种群扩散能力强,有较大的竞争力。LM 群落也是研究

的 9 个群落中最不耐牧的类型,在过牧和重牧阶段群落的丰富度迅速下降,下降率达 71%,这与 LM 群落在重牧干扰下易于发生次生盐碱化,退化为低丰富度的盐生角碱蓬群落有关(扬利民等,1997)。从总体上看,随放牧干扰强度的增大,物种丰富度呈下降趋势。如不考虑放牧退化演替过程中物种替代的因素,各群落从最高值(轻牧或中牧)到最低值(过牧或重牧),物种丰富度分别下降 71%(LM)、33%(LH)、36%(SL)、38%(SH)、58%(SF)、30%(LT)、11%(SG)、18%(SK)和 5%(SD),平均 33%,随环境干旱程度的增大而下降幅度降低,即:碱化草甸>草甸草原>典型草原>荒漠草原。Q 统计指数(图 2a)表明放牧退化过程物种丰富度的变化规律是:轻牧(中牧)>中牧(轻牧)>重牧>过牧。Alatalo 指数的分析结果(图 2b),LM、LH、SL、SF 和 LT 群落的均匀度最高值出现在中牧阶段,而 SH、SG、SK 和 SD 群落的最高值出现在重牧阶段。大致形成中牧(重牧)>重牧(中牧)>轻牧>过牧的均匀度变化格局。从各群落植物种类的个体多度上看(表 2),在中牧阶段总个体多度出现最高值,在重牧或过牧阶段降低,表现出明显的规律性。Shannon 指数的分析结果(图 2c),LM、LH、SL、和 LT 群落物种多样性的最高值出现在中牧阶段,而 SH、SF、SG、SK 和 SD 群落的最高值出现在重牧阶段,与均匀度的变化规律基本一致,形成中牧(重牧)>重牧(中牧)>轻牧>过牧的物种多样性变化格局。群落物种丰富度、均匀度与多样性变化的相关性分析结果表明,放牧干扰下物种多样性变化与丰富度变化的相关系数是 0.7897,而与均匀度的相关系数为 0.8404,这说明随放牧干扰强度增大,群落物种均匀度的变化是决定多样性变化的主要因素。

表 2 放牧退化过程物种丰富度和个体多度分析

Table 2 Analysis of species richness and individual abundance in different grazing successional stages of communities

群落 Community	轻牧 Light grazing		中牧 Moderate grazing		重牧 Heavy grazing		过牧 Over grazing	
	SN	IA	SN	IA	SN	IA	SN	IA
LM	19	1092	28	1617	14	1219	7	271
LH	42	1311	39	1519	34	1281	28	993
SL	37	1078	42	1287	34	762	27	513
SH	41	1326	39	1380	33	795	26	483
SF	50	1081	48	1018	35	805	21	908
LT	46	3175	43	3642	32	3389	39	2686
SG	37	2066	38	2093	41	2905	33	2319
SK	27	1154	32	1843	33	2303	22	1581
SD	20	944	20	1174	20	1508	21	1445

SN: 种数 Number of species IA: 个体多度 Individual abundance SD,SK,SG,LT,SF,SH,SL,LH,LM,见表 1 See Table 1

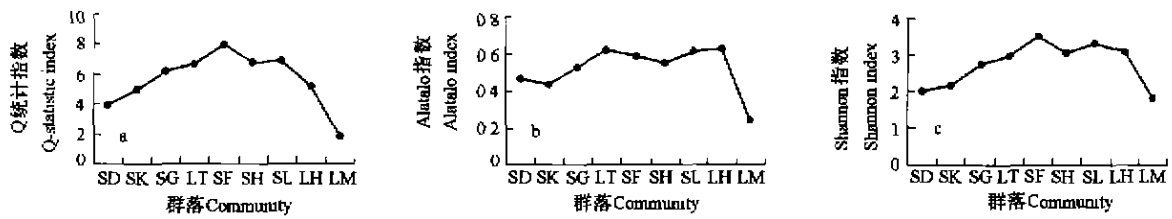


图 1 样带上主要草地群落植物多样性梯度

Fig. 1 Plant diversity gradient of the main grassland communities in Northeast China Transect

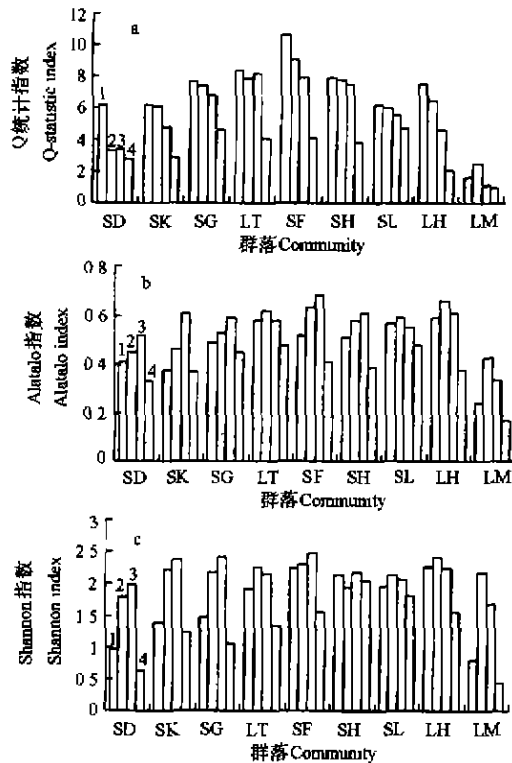


图 2 样带上主要草地群落放牧干扰梯度植物多样性的变化

Fig. 2 Changes of plant diversity of main grassland communities in Northeast China Transect along grazing disturbance gradient

1 轻牧 Light grazing 2 中牧 Moderate grazing
3 重牧 Heavy grazing 4 过牧 Over grazing

SD,SK,SG,LT,SF,SH,SL,LH,LM;见表 1 See Table 1

2.3 放牧退化过程生活型功能群的变化

植物生活型是植物对生活环境综合因子长期适应的结果,而群落的生活型功能群组成是环境因子的综合反映。从生活型功能群的物种丰富度上看,9个群落中地面芽植物占有最高的比重,一般在50%~60%之间;地下芽植物和地上芽植物有随干旱化程度增强而增加的趋势;一、二年生植物(Th)所占比重逐渐下降,到典型草原和荒漠草原几乎不起作用。除LM群落随放牧干扰强度增大地面芽植物和一、二年生植物的丰富度发生明显的替代变化以外,

其它类型随物种丰富度下降呈基本等幅下降趋势,典型草原和荒漠草原在重牧和过牧阶段地上芽植物增加。在生活型功能群的个体多度中地面芽植物占70%~90%,高于其丰富度所占比例。地下芽植物、地上芽植物和一、二年生植物的个体多度所占比重均下降,但个体多度与丰富度的分布格局是一致的,即从碱化羊草草甸到荒漠草原地下芽植物和地上芽植物逐渐增加,一、二年生植物逐渐下降。在放牧干扰下各生活型功能群个体多度所占比重发生明显的替代变化。LM和LH群落主要表现为地面芽植物和一、二年生植物的替代变化;草甸草原和典型草原类型表现为地面芽植物随放牧干扰强度增加逐渐减少,地上芽植物增加;荒漠草原类型则表现为地面芽植物与地下芽植物和地上芽植物的替代变化。

3 讨论

放牧是草地群落最重要的人为干扰因素之一,放牧过程在时间上是一个连续变化过程,但按放牧干扰空间系列上的变化来替代时间变化过程,是目前研究放牧演替有效而快速的手段。从研究结果看,放牧干扰对草地群落物种多样性的影响符合“中度干扰理论”。Connell(1978)在讨论群落断层(Gaps)及断层形成的频率对物种多样性的影响时,提出了中度干扰假说(Intermediate disturbance hypothesis),认为中等程度的干扰水平能维持高的多样性。群落断层是指由自然或人为扰动而在群落结构上形成的破口。断层的形成为其它物种的侵入提供了更多的机会。放牧通过牲畜的啃食、践踏和物质归还过程干扰草场环境,一方面使群落在结构上出现破口,生境异质性增加;另一方面也使优势种群的竞争势受到抑制,为新物种的侵入,特别是原有物种种群的扩大创造了条件。如果干扰过于频繁剧烈,生境将遭到破坏,多样性降低。相反,在很少干扰影响时,群落由少数优势种所统治,多样性也不高。放牧中度干扰对不同的草地群落类型特指不同的放牧退化阶段,一般

生境较脆弱的湿润草甸,特别是有次生盐碱化威胁的类型,出现在轻牧至中牧阶段,而较干旱的针茅(*Stipa* spp.)草原耐牧性较强,一般出现在中牧至重牧阶段。放牧中度干扰提高草地群落的植物多样性更主要地是通过改变群落物种均匀性来实现的。在草地群落的放牧演替过程中,生活型功能群的变化是非常明显的。适当的放牧干扰,一方面通过牲畜的啃食作用,抑制植物的高生长,促进根茎禾草和丛生禾草增加分蘖,使同源遗传单位个体数量增加;另一方面,一些较耐牧的丛生小禾草和矮小类禾草数量显著增加;同时,由于放牧干扰抑制优势种的竞争势,使一些牲畜不喜食杂类草数量增加,提高环境资源和空间的利用率,增加群落结构的复杂性,以及放牧过程加快物质循环和能量流动,有利于小型、物质贮藏量低、生长和无性繁殖势较强植物种群数量增加,也是不可忽视的重要因素。

参 考 文 献

- Alatalo, R. V. 1981. Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos*, **37**:199~204.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**:1302~1310.
- Kempton, R. A. & L. R. Taylor. 1976. Models and statistics for species diversity. *Nature*, **262**:818~820.
- Kempton, R. A. & L. R. Taylor. 1978. The Q-statistic and the diversity of floras. *Nature*, **275**:252~253.
- Li, Y. H. (李永宏). 1993. Grazing dynamics of the species diversity in *Aneurolepidium chinense* steppe and *Stipa grandis* steppe. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **35**:877~884. (in Chinese)
- Lin, G. H. (林光辉). 1985. Advances and new directions in global change research. In: Li, B. (李博) ed. *Lectures on modern ecology*, vol. 1. Beijing, Science Press. 142~160. (in Chinese)
- Ludwig, J. A. & J. F. Lanners (Translated by Li, Y. Z. (李育中), W. Wang (王伟) & H. Pei (裴浩)). 1988. *Statistic ecology*. Hohhot, Inner Mongolia University Press. 121~155.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton, Princeton University Press. 32~39.
- Ma, K. P. (马克平), J. H. Huang (黄建辉), S. L. Yu (于顺利) & L. Z. Chen (陈灵芝). 1995. Plant community diversity in Dongling Mountain, Beijing. I. Species richness, evenness and species diversities. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), **15**:268~277. (in Chinese)
- Vitousek, P. M. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, **75**:1861~1876.
- Yang, C. (杨持) & B. Ye (叶波). 1994. A comparative study on plant species diversity in different steppe formation. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Neimenggu* (内蒙古大学学报), **25**:209~214. (in Chinese)
- Yang, C. (杨持) & B. Ye (叶波). 1995. The effect of grazing capacity on the biodiversity. In: Li, B. (李博) ed. *The study of grassland biodiversity conservation*. Hohhot, Inner Mongolia University Press. 70~78. (in Chinese)
- Yang, L. M. (杨利民) & J. D. Li (李建东). 1996. Division on degenerate successional stages of main grassland communities for grazing in the Songnen Plain of China. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), **4**:281~287. (in Chinese)
- Yang, L. M. (杨利民) & J. D. Li (李建东). 1997. The effect of soil salinization on the plant diversity of *Leymus chinensis* grassland. *Acta Agrestia Sinica* (草地学报), **5**:154~160. (in Chinese)
- Zhang, X. S. (张新时), Q. Gao (高琼), D. A. Yang (杨莫安), G. S. Zhou (周广胜), J. Ni (倪健) & Q. Wang (王权). 1997. A gradient analysis and prediction on the Northeast China Transect (NECT) for global change study. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), **39**:785~799. (in Chinese)

责任编辑:张大勇 责任编辑:孙海芹