

热带草地的第一性生产力*

管东生

(中山大学环境科学系, 广州 510275)

摘要 热带草地是地球陆地植物群落中面积最大, 占第一性生产量比例最高的植被类型. 本文总结了热带草地第一性生产力的成果, 并结合作者本人的研究, 对热带草地第一性生产力研究现状及存在问题进行讨论, 提出进一步的研究方向和建议.

关键词 热带草地, 第一性生产力

1 热带草地在生物圈第一性生产中的重要性

第一生产力指绿色植物在单位面积和单位时间通过光合作用生产有机物质的量.

在第一性生产力研究中, 热带草地通常有较广的定义. 本文综合前人的研究, 定义热带草地“在热带禾本科草本植物占优势或共优的植物群落”. 其不仅包括原生的热带草原及次生的热带草甸, 还包括草树混合的热带稀树草原 (萨王纳群落). 实际上, 以往热带草地的第一性生产力研究许多都是在萨王纳群落中进行^[1~3]. 对热带草地的面积估计有相当大的差异, 其值范围为 $15.0 \times 10^6 \sim 24.8 \times 10^6 \text{ km}^2$ ^[4,5]. 在面积上, 热带草地是地球陆地上最大的植被类型^[5], 在第一性生产力方面, 虽然它的生物量小于热带森林, 但是热带森林每年储存的碳只占陆地植物群落总量的 1%, 而热带草地则占 26%^[6,7]. 所以热带草地在地球的碳循环中起着极为重要的作用. 不过从目前的情况看, 热带森林的生产力已受到广泛的注意, 相比之下, 热带草地的生产力则研究不多^[3].

2 热带草地的第一性生产力研究回顾

热带草地第一性生产力的研究可分为三个阶段.

早期的研究主要在非洲稀树草原进行^[1]. 这些研究缺乏统一的协调规划, 方法上也不够精确, 其第一性生产量是由峰值生物量估计获得, 生产量只考虑地上部分, 不包括地下部分.

60年代开始的国际生物学计划 (IBP), 其中心内容之一是研究地球主要植被

收稿日期: 1995-07-03

* 美国洛氏基金资助项目

类型的第一性生产力. 这一研究计划包括印度和非洲的 21 个热带草地的第一性生产力研究. 其中有几个研究还对草地的地下部生产量进行测定. IBP 研究涉及范围广, 持续时间长, 生产量估计在统一规范的方法下进行, 具有较大的可比性. 它提供了较为丰富, 完整的热带草地第一性生产量的资料^[2].

在 IBP 之后, 有些科学家继续研究热带草地的第一性生产力. 这些研究主要是在 IBP 研究的基础上对生产量估计的方法进行改进, 同时, 也为 IBP 研究的某些薄弱地区补充资料. 这一时期较新和有较大影响的研究是在联合国环境计划中由 Long 等人 (1989, 1992) 完成的热带亚热带草地生态系统的第一性生产力的研究^[3,8].

3 IBP 的热带草地第一性生产力研究结果

IBP 使热带草地生产力的研究获得重大进展. IBP 研究的热带草地分布在年雨量为 209~1410mm 的广大地区. 其地上部净生产量从半干旱的塞内加尔草地的 $82\text{g}/\text{m}^2\cdot\text{y}$ 到半湿润的印度画眉草 (*Eragrostis*) 低地草地的 $3396\text{g}/\text{m}^2\cdot\text{y}$ 变化. 大约 63% 的草地落在 $200\sim 1000\text{g}/\text{m}^2\cdot\text{y}$ 这一范围.

地下部净生产量的研究相对较少, 只有几个 IBP 草地研究对地下部净生产量作出估计, 其值范围为半干旱草地的 $61\text{g}/\text{m}^2\cdot\text{y}$ 到苞茅-菅草草地的 $1495\text{g}/\text{m}^2\cdot\text{y}$. 地下部净生产量通常小于或类似于地上部净生产量.

表 1 IBP 研究的热带草地净第一性生产量和年雨量^[2]

Tab. 1 Net annual primary production and annual rainfall values for certain tropical grasslands in the IBP study

地点	草地类型	净第一性生产量			年雨量 /mm
		地上部	地下部	总和	
塞内加尔	三芒草 (<i>Aristida</i>)	82	—	—	209
	黍 (<i>Panicum</i>) 和 虎尾草 (<i>Chloris</i>)	256	—	—	209
	黍 (<i>Panicum</i>) 和 丁癸草 (<i>Zornia</i>)	476	—	—	209
印度拉杰果德	蒺藜茅 (<i>Cenchrus</i>)	244	—	—	242
印度焦特布尔	混合草地	164	—	—	311
印度拉贾斯坦	混合草地	217	61	278	391
南非	灌丛萨王纳	710	—	—	436
印度马代布尔	混交草地	184	—	—	627
印度哈里亚纳	混交草地	2407	1131	3538	790
印度德里	扭黄茅 (<i>Heteropogon</i>)	798	—	—	800
印度瓦拉纳西	扭黄茅 (<i>Heteropogon</i>)	—	—	4200	843
	双花草 (<i>Dichanthium</i>)	—	—	2200	843
	画眉草 (<i>Eragrostis</i>)	3396	1161	4558	843
	羽穗草 (<i>Desmostachya</i>)	2218	1377	3595	843
乌干达鲁文佐里	苍茅 (<i>Hyparrhenia</i>)— 菅草 (<i>Themeda</i>)	701	1495	2196	900
	沟颖草 (<i>Sehima</i>)— 扭黄茅 (<i>Heteropogon</i>)	1019	497	1516	936
印度占西	双花草 (<i>Dichanthium</i>)	520	464	984	1030
象牙海岸	棕榈萨王纳	498	—	—	1158
印度勒德兰	沟颖草 (<i>Sehima</i>)	433	399	832	1257
印度萨格尔	混合草地	436	563	999	1379
印度萨格尔	扭黄茅 (<i>Heteropogon</i>)— 水蔗草 (<i>Apluda</i>)— 香茅 (<i>Cymbopogon</i>)	914	937	1851	1410

* 其值为研究期间的平均降雨量, 该区的长期平均降雨量则为 1134mm

热带草地净第一性生产量范围为 278~ 4558g/m²·y (表 1). 半湿润地区草地的净生产量大于半干旱或湿润地区. 在 IBP 研究中, 热带草地最大净第一性生产量 (3000g/m²·y 以上) 出现在年雨量 79.0~ 843mm 的地区, 而降雨量在 1000mm 以上的地区, 其净第一性生产量都在 2000g/m²·y 以下. 此结果表明, 热带草地的第一性生产力主要决定于群落的植物种类, 而不是决定于降雨量.

4 华南草地的第一性生产力

在中国没有 IBP 热带草地的研究点, 华南草地第一性生产力的研究一直没有详细的报道 (除了管东生 (1993)^[9]). 但是, 近年来, 已有一些学者从事华南草地生物量的研究^[10-13]. 他们的研究结果可在某种程度上反映华南草地净第一性生产力的情况, 因为草地的地上部峰值生物量与草地地上部净第一性生产量有密切关系.

华南草地的生物量从 180~ 1400g/m² 变化. 据陈章和 (1986) 在海南岛的研究, 矮草群落的生物量为 180~ 420g/m², 中草群落为 460~ 900g/m², 高草群落为 810~ 1400g/m²^[10]. 目前研究的华南草地, 基本是在中草群落中进行. 根据 IBP 的研究, 热带草地的地上部净生产量主要分布在 200~ 1000g/m²·y 这一范围, 华南的中草群落生产力也属于这种情况.

表 2 华南草地的生物量和净第一性生产量

Tab. 2 Comparing above-ground phytomass and net primary productivity in the grasslands of southern China

地点	群落类型	生物量 /g m ⁻²	净第一性生产量 /g m ⁻² y ⁻¹	资料来源
从化县	草地	858(最大值) 429(平均值)		文献〔11〕
广州	纤毛鸭嘴草 (<i>Ischaemum indicum</i>), 雀稗 (<i>Paspalum</i> spp.)		500 ¹⁾	文献〔12〕
海南岛	矮草	180~ 420		文献〔10〕
	中草	460~ 900		
	高草	810~ 1400		
香港	野古草 (<i>Arundinella</i> spp.), 鸭嘴草 (<i>Ischaemum</i> spp.)	469		文献〔13〕
香港	鸭嘴草 (<i>Ischaemum</i> spp.), 野古草 (<i>Arundinella</i> spp.), 金茅 (<i>Eulalia speciosa</i>)	545	539 ²⁾ 763	Guan Dongsheng ²⁾
龙川县	野古草 (<i>Arundinella</i> spp.)	525		李贞 ³⁾

1) 净地上部生产量

2) Guan Dongsheng. A study of primary productivity and nutrients in the grassland, fernland and scrubland of Hong Kong. [Ph. D. Thesis]. Hong Kong Department of Geography and Geology, University of Hong Kong, 1993

3) 资料由中山大学李贞提供

华南草地是人类对自然植被破坏后的次生植被类型。它所处地区的雨量充足,如香港地区的年雨量为 2214mm, 远比 IBP 研究的热带草地为高,但香港草地的净第一性生产力并不高。正如 IBP 研究结果表明的那样,草地生产力的高低决定于优势种的特性而不是雨量。另一方面,与香港水热条件相似的广州,其常绿阔叶林的净第一性生产力可达 $2460\text{g}/\text{m}^2\cdot\text{y}^{[14]}$, 这些结果表明草地在华南地区并不能充足利用它的水热条件,不利于提高地区的生产力。因此,在华南地区通过顺行演替逐渐恢复森林生态系统,是提高该区的第一性生产力的主要途径之一。

5 枯死物质分解损失造成的 IBP 估计误差

IBP 手册给出的生物量、时间和生产量的相互关系方程^[16]

$$P_n = B_a + L + G$$

式中, B_a 为时间 $t_1 \sim t_2$ 之间的生物量变化; L 为时间 $t_1 \sim t_2$ 之间的植物死亡和脱落损失; G 为时间 $t_1 \sim t_2$ 之间的草食损失; P_n 为时间 $t_1 \sim t_2$ 之间的植物群落净生产量。

因为 IBP 方法没有考虑植物枯死后的分解损失, IBP 之后的一些研究发现由 IBP 提议的方法过低估计草地的第一性生产力^[3,8,17]。所以, Roberts 等人 (1985) 对 IBP 的方法进行修正, 根据 Roberts (1985) 等人的方法, L 不仅包括植物的死亡和脱落损失, 而且包括这些物质的分解损失^[17]。Long 等人 (1989, 1992) 利用 Roberts 等人 (1985) 的方法测定热带草地的净第一性生产量, 并与 IBP 的方法进行比较, 他们发现, IBP 方法估计草地净第一性生产量只相当于 Roberts 等人 (1985) 方法的 26% ~ 82%^[3,8]。

本人曾对香港草地的第一性生产力进行详细的研究, 香港鸭嘴草、野古草、金茅等优势草种群落通常在初春发芽, 生物量在夏末和秋季达到峰值, 植物个体在入冬后开始死亡。根据研究观察, 草在初春发芽后相当长一段时间很少有枯死物质产生, 在达到峰值生物量之前, 枯死物质主要在 7~10 月这段时间产生。即对于各个草种群来说, 在达到最大生物量之前, 有 2~4 个月的生长和死亡重叠时间。在这段时间内, 由于植物组织死亡之后的分解损失没有被 IBP 方法所考虑, 所以 IBP 方法会过低估计草地的生产力。但是根据在香港的测定, 在各个草种群达到最大生物量之前, 由于分解所造成的当年枯死物质的损失只有 $40\text{g}/\text{m}^2$ 左右, 损失值还不到由 IBP 方法估计的地上部净生产量 ($539\text{g}/\text{m}^2\cdot\text{y}$) 的 10%。所以对于一年生的草地, 分解损失对第一性生产量的估计并不象 Long 等人 (1989, 1992) 估计的那么严重。

不过, IBP 方法过低估计草地的第一性生产力是肯定的, 估计误差则随草地的环境条件和种类成分变化。一般来说, 多年生的草地, 因为草地的生长和死亡过程终年重叠, 影响估算的枯死物质的分解量相对较大, 因而估计误差较大。而一年生的草地, 因为生长和死亡重叠时间短, 估计误差相对较小。

6 问题和议

(1) 热带草地第一性生产力研究的地区分布并不均匀, IBP 的研究集中在印度和非洲, 其后的研究也很少在华南及东南亚地区^[3,15]。所以, 要摸清华南地区热带草地的第一性生产力状况, 仍需要大量的研究。

(2) 热带草地地下部分生物量的季节动态及净第一性生产量的研究结果非常少, 以往对热带草地地下部净第一性生产量的估计是相当粗略的, 其所存在的估计误差比地上部净第一性生产量的估计是大得多^[3]. 这一领域的研究目前开始受到重视, 但所获得的资料仍然很少, 如能抓紧时机进行研究, 将有可能获得较有影响的结果.

(3) 在大多数研究中, 草地第一性生产力研究的野外方法没有受到足够的重视. 特别是没有认真考虑选择合适的样方大小和数目. 国外研究者通常喜欢选择较小的样方^[3, 18, 19], 但本人在香港的研究发现, 在香港的草地小样方由于边界效应会产生生物量的过高估计. 所以在选择样方大小时, 对不同的草地应先进行调查, 以达到既节省劳力又减少误差的目的. 此外, 以往的研究可能由于受到劳动力和时间的限制, 所选择的样方数目很少达到 IBP 规定的使样本的标准误差小于样本平均值的 10% 这一标准^[3]. 今后的研究, 在条件许可的情况下, 应当适当增加样方数目才可获得更为可靠的结果.

(4) 应该重视对草食损失的研究. 虽然 IBP 及其后的大多数研究对于研究样地通常都用铁丝网围起来以避免大型食草动物的干扰, 但是对于小型食草动物所造成的损失则很少注意^[3, 17]. 据研究在北美草地, 小型食草动物对草地第一性生产的消耗达 1.5% ~ 5%^[20]. 所以, 如要准确估计热带草地的第一性生产力, 小型食草动物对生产量的消耗也不可忽略.

参 考 文 献

- 1 Bourlière F, Hadley M. Annual Reviews of Ecology and Systematics, 1970, 1: 125~ 152
- 2 Coupland R T. (ed.) Grassland Ecosystems of the World, IBP Vol. 18. Cambridge: Cambridge University Press, 1979
- 3 Long S P et al. (eds.) Primary Productivity of Grass Ecosystem of the Tropics and Sub-tropics. London: Chapman & Hall, 1992
- 4 Lieth H F. (ed.) Patterns of Primary Productivity in Biosphere. Stroudsburg: Hutchinson Ross, 1978
- 5 World Resources Institute. World Resource 1990- 1991: A Guide to the Global Environment. New York: Oxford University Press, 1990
- 6 Pearman G I. (ed.) Carbon Dioxide and Climate: Australian Research. Canberra: Australian Academy of Science, 167~ 181
- 7 Strain B R, Cure J D. (eds.) Direct Effects of Increasing Carbon Dioxide on Vegetation. Washington, D. C.: Department of Energy, 1985
- 8 Long S P et al. Plant and Soil, 1989, 115: 155~ 166
- 9 Guan Dongsheng. Production of dry matter and nutrients for a grassland in Lan Tsuen country park, Hong Kong. In Parham W E et al. (eds.) Improving Degraded Lands: Promising Experiences from South China. USA: Bishop Museum, 1993. 207~ 215
- 10 陈章和. 华南师范大学学报 (自然科学版), 1986, (1): 93~ 101
- 11 董汉飞, 曾水泉. 中山大学学报 (自然科学) 论丛 [7], 1986: 8~ 22
- 12 陈章和, 莫熙穆. 生态科学, 1988, (2): 1~ 8
- 13 Thrower L B. (ed.) The Vegetation of Hong Kong. Its Structure and Change. Symposium

- Volume, Royal Asiatic Society (Hong Kong Branch), 1970
- 14 管东生. 生态科学, 1986, (2): 45- 52
 - 15 Lieth H, Whittaker R D. (eds.) Primary Productivity of the Biosphere. New York Springer, 1975
 - 16 Milner C, Hughes R E. Methods for the Measurement of the Primary Production of Grassland. IBP Handbook No. 6. Oxford Blackwell Scientific Publications, 1968
 - 17 Roberts M J et al. Measurement of plant biomass and net primary production. In Coombs J et al. (eds.) Techniques in Bioproductivity and Photosynthesis. Oxford Pergamon Press, 1985. 1- 19
 - 18 Deshmukh I K. Journal of Applied Ecology, 1986, 23 115- 123
 - 19 Singh J S, Yadava P S. Ecological Monographs, 1974, 44 351- 376
 - 20 French N R. (ed.) Perspectives in Grassland Ecology. New York Spring- Verlag, 1979, 89 ~ 105

Primary Productivity in Tropical Grassland

*Guan Dongsheng**

Abstract Tropical grassland is now the largest terrestrial biome in terms of occupied area. It has been estimated that tropical grassland may store about 26% of the total carbon sequestered by terrestrial communities each year. This paper summaries the work of author and other people in primary productivity of tropical grassland, discusses implication and problems of these results and provides some suggestions for further study.

Keywords tropical grassland, primary productivity

* Department of Environmental Science, Zhongshan University, Guangzhou 510275