

非洲稀树草原生态系统概况

任海^{1,2} Joon Daane² 彭少麟¹

(1. 中国科学院华南植物研究所, 广东 广州 510650; 2. Wageningen University & Research Centre, ICRA, Wageningen, The Netherlands)

摘要:介绍了非洲稀树草原的生态系统研究概况,涵盖了生理生态、生态系统评估、火、灌木入侵并丛生、植被动态、植被退化和恢复以及生态系统管理策略等内容。在此基础上提出了非洲稀树草原生态系统管理的研究趋势。

关键词:稀树草原; 生态系统; 非洲

中图分类号:Q948.11 **文献标识码:**A **文章编号:**1005-3395(2002)04-0381-10

Ecosystem of Savanna in Africa

REN Hai^{1,2} Joon Daane² PENG Shao-lin¹

(1. South China Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Guangzhou 510650, China;
2. Wageningen University & Research Centre, Wageningen, The Netherlands)

Abstract: Savanna is the largest biome in southern Africa which represents 46% of the total area. Most savanna are used for grazing mainly by cattle and goat. This paper reviews the recent researches on savanna in main aspects including eco-physiology, ecosystem assesment, fire, bush encroachment, successional dynamics, vegetation degradation and restoration, and ecosystem management strategies.

Key words: Savanna; Ecosystem; Africa

稀树草原(Savanna)覆盖了南部非洲46%的面积,是南非、博茨瓦纳、纳米比亚和津巴布韦等国的主要植被类型。稀树草原生长在年降雨量少于750 mm、冬季干燥高温的区域。其典型结构是上层为木本(乔灌木)层,高1-20 m,一般为3-7 m,以相思属(*Acacia*)植物为主;下层为草本层,以C₄植物为主。由于降雨量少,在自然状况下,其木本植物和草本植物竞争达到相对动态平衡。稀树草原主要有德兰士瓦酸性灌丛草原、德兰士瓦混合灌丛草原、东部混合灌丛草原、喀拉哈里刺灌丛草原、德兰士瓦甜灌丛草原和山谷草原。目前非洲稀树草原主要用于牛和羊等畜牧业生产,约有5%的区域被划为自然保护区^[1,2]。

收稿日期: 2001-10-24 接受日期: 2002-02-01

基金项目: 德国 DSE 基金; 中国科学院生命科学与生物技术领域特别支持项目(STZ-01-36); 广东省团队项目(003031)资助

感谢荷兰 Wageningen University & Research Centre 和南非 Agricultural Research Council 多位教授和同事的帮助

非洲利用稀树草原进行农业生产的历史较长。在 1850 年以前,由于人口稀少,交通和市场不发达,农民主要进行迁徙式的养牛业生产,人类生产活动基本没有导致稀树草原退化。在自然情况下,乡土动物如野兔 (*Lepus capensis*) 和斑羚 (*Naemorhedus goral*) 等引起的稀树草原退化仅是局部小范围的。但自从南非发现黄金和钻石后,大量移民涌入,人口急剧增长,交通与市场条件大为改善,急需大量食物,许多没有农业知识或经验的人开始利用稀树草原进行农业活动,导致大面积的稀树草原退化。在一些敏感区域,水土流失严重。此后,虽然南非等国采取了一些积极的政策措施,例如,根据 1912 年《建篱法》建立放牧小区 (Camp) 以提高承载量,但由于缺乏必要的放牧控制,到 1933 年,南非窄食性的牲畜迅速增长到 4 千多万头,大大超出当时的安全生产量。这种过度放牧对稀树草原的负面影响直到今天仍可感受到。1969 年,南非开始有计划地控制牲畜数量,1985 年进一步从社会、财政、技术和教育等方面协同解决这一问题^[3-5]。但是一个显著的情况是:随着农业活动的开展,食性广、需水量少和季节性摄食的野生动物减少,而食性窄、需水量大和常年性摄食的牲畜增加。由于动物摄食的选择性,动植物间的关系明显改变,稀树草原的植物种类也改变,由动物喜吃型变成了动物不喜吃型的种类。

南部非洲从 1930 年开始研究稀树草原生态学,1980 年前对其主要类型、分布、结构以及光、温、水、土等主要生态因子对稀树草原主要植物种类的影响研究已很清楚,后主要集中于生态系统功能与动态研究,并于 90 年代兴起了稀树草原生态系统管理研究^[6]。本文对非洲稀树草原生态系统研究的状况作一概述,为下一阶段的稀树草原恢复和管理研究提供参考。

1 主要植物种类的形态与生理

在对稀树草原主要植被类型的地理分布和群落结构进行大量研究之后,欧洲和非洲的科学家随后研究了主要植物种类的形态与生理生态等个体生态特征。Ellis 通过系统分析前人对稀树草原草本和木本植物的叶、茎、根的形态发现,这些种类具有旱生适应功能,种子及根分蘖生殖力强,动物取食后植物的器官修复表明了植物与动物的协同发展^[12]。Rutherford 通过南非大量的样方研究发现降雨与草产量间有正线性关系,而且降雨量决定植被类型。年降雨量大于 750 mm 区域为森林,250-750 mm 为草原或稀树草原,低于 250 mm 则为台地高原 (Karoo) 的顶极植被类型—半肉质灌木 (Semi-succulent shrub)^[7]。Snyman & Van Rensburg 报道,从 1982-1984 年的 3 年干旱,牲畜喜欢吃的种类占主导和生产力较高的好稀树草原 39% 的草类死亡,生产力下降 20%,中等稀树草原 64% 草类死亡,生产力下降 50%,差的稀树草原死亡率更高,生产力下降更快^[8]。

科学家们发现稀树草原一年生草本植物的寿命约为 15 个月,种子含水量仅 5% - 10%; 而多年生草本植物的寿命短于 1 年,但地下部分可萌发新株。光温是影响草本类叶片伸展的主要因子,但当 N 素缺乏时,叶片的伸展速率比光合速率降低得快,水分过多也会影响叶片伸展。叶片的年龄也影响光合产量,一般成年叶的光合产量高于幼年叶和老年叶^[9,10]。草本植物在春秋季节根冠比是低的,过度取食时根冠比更低^[11]。通过微观解剖、C 同位素和生理生态研究,科学家们发现了 C₃ 和 C₄ 植物的结构和生理差异,但主要结论与当前国际上公认的主要结论相似^[12,13]。在全球变化对稀树草原的影响方面,Wand 等发现 CO₂ 浓度升高,阿拉伯黄

背草 (*Themeda triandra*) 的净 CO_2 同化率不变, 但气孔导度和叶片 N 水平下降, 水分利用效率增加, 分蘖数和生物量增加^[14]。食草动物对植物的影响是多方面的, 如对植株的物理损伤, 对土壤的干扰, 帮助植物传播, 输出营养, 粪便可增加土壤肥力, 一方面, 由于动物摄食失去叶片, 减少光合能力和根系, 阻碍草的生长, 另一方面, 由于摄食减少冠层遮阴, 植物也会产生补偿机制而增加生长量^[6]。

在灌木研究方面, Horne 发现遮阴会降低灌木根系生长, 而叶量和亚层土壤根量相关性密切, 他进一步指出, 在演替早期, 一些灌木为不耐阴种, 但演替后期变为耐阴种, 而且优势种的耐阴力随着演替进展而有所增加^[15]。此后, Smith 和 Goodman 进一步发现遮阴对稀树草原种类组成与结构有极大的负面影响。在利用相同量的水分情况下, 由于叶片形态和生理过程不同, 热带种可产生 2 倍于温带种的干物质产量^[16,17]。

2 生态系统评估

Smith、Griffith 和 Wooten 较早认识到稀树草原生态系统评估的重要性^[18]。此后, Talbot & Crofts 做了一些研究, 但直到 1970 年研究论文还比较少^[19]。1980 年以后, 非洲与欧美科学家共同发展了不同生态区的稀树草原潜力评价方法和不同管理策略下稀树草原变化的量化方法^[20], 后来也有一部分火灾和摄食对稀树草原生态系统健康的影响评估方面的研究^[21]。这些方法包括: 基于农业经济原理的方法, 如稀树草原生态条件用可口成分加权法 (Weighted palatable composition method), 这种方法将不同草种按动物喜吃的程度分为 I 级 (特别喜欢)、II 级 (一般) 和 III 级 (不喜欢), 并给予相应的加权值 3, 2, 1。同时根据植被调查的结果计算可口度组成比率^[22]; 基于生态原理的方法, 主要有基准法 (Benchmark method,)^[23]、生态指标法 (Ecological index method)^[24]、关键物种加权法 (Weighted key species method)^[25]和退化梯度法 (Degradation gradient method)^[26]。以基准法比较常用, 是以在某一生态区内选择生产力高且稳定的样方为标准, 将其它的样方的种类组成及数量与之相比较, 再给予不同分值计算总分。

3 自然演替与退化

稀树草原演替动态分为原生演替和次生演替过程。原生演替指裸地或干枯水塘上的苔藓等低等植物入侵后形成土壤, 而后苔类植物、一年生草本、混有灌木的草本植物相继入侵, 由于水分限制, 最终灌木和草本之间达到平衡。次生演替过程从阔叶野草和一年生草本 (如 *Staria pallide*, *Digitaria sanguinalis*, *Panicum laevifolium*, *Eleusine indica*) 群落开始, 以多年生植物 (*Eragrostis sporobolus*, *Hyparrhenia*) 入侵而结束。

在稀树草原演替过程中, 树草竞争相当重要。草本植物有相对浅的根系, 树木有浅根和深根类。树木和草本在上层土壤竞争水分和营养, 由于草有更广泛的根系因而竞争力强于树, 而在深层土壤, 树无竞争者, 因此, 一旦树木层形成, 就是在草繁茂的地方树木也能存活。树草的比例依赖于亚层土壤的水分, 然而, 当草层覆盖下降, 径流增加, 上层的水分减少, 树木竞争力加强, 草层受限, 有些地方无草。但由于水分限制, 最终树木因缺水而死亡, 草本又入侵, 形成一个新的动态过程^[27]。

生态系统退化是当前稀树草原面临的一个主要问题。稀树草原退化指某一区域内由于生物与非生物因素影响,导致生态系统演替变化并维持在早期阶段。退化的主要原因包括:过度放牧;不当放牧(如干旱时仍放牧,将绵羊置于适于牛啃食区);陡坡和高降雨区域;贫困区域的人们为了生存而损害生态利益;由于缺乏有关法律和执法不严引起的人类干扰;无控制的火耕;自然灾害(如干旱和岩兔大量繁殖)。Acocks 认为,牲畜有选择性的摄食也是稀树草原退化的主要原因之一^[9]。此外,Roux & Vorster 声称,由于过度啃食, *Acacia mellifera*, *A. karroo* 大面积入侵南部非洲,用生物方法难以控制,只有用人工或极昂贵的化学控制法才行^[29]。最近报道显示,一些主要城市郊区,由于早期引入了桉树、黑荆,后来它们自然更新后向外扩展已引起草种退化和消失的问题^[29]。

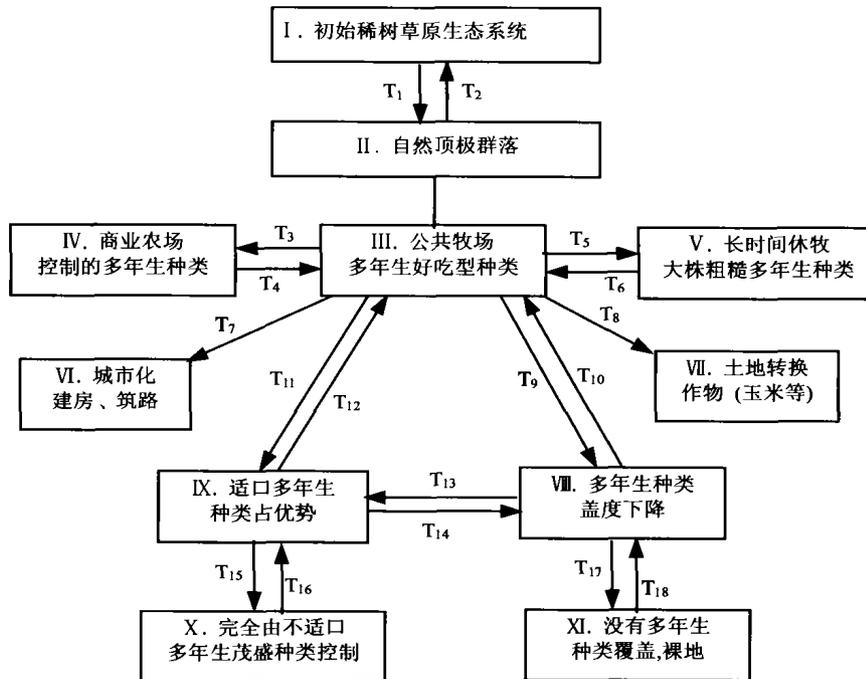


图 1 稀树草原在自然和人为干扰下的状态与过渡

T₁:无干扰的自然演替; T₂:逆行演替,受到火、干旱、严寒或其它自然干扰; T₃:焚烧开垦,播种好吃的多年生种类; T₄:长期休耕; T₅:过度休牧; T₆:轻度放牧; T₇:城市化; T₈:草地破碎化; T₉:放牧强度加剧,牲畜开始摄食不适口的种类; T₁₀:完全或大幅降低放牧强度; T₁₁:中度放牧,牲畜摄食适口种类; T₁₂:在适宜适口种类生长的初期只进行轻度放牧; T₁₃:轻度放牧,各类草本的生物量总体呈上升趋势,但适口类受到抑制; T₁₄:进行短期的高强度放牧或焚烧,以抑制不适口种类的蔓延; T₁₅:进行中度放牧直至不适口种类占绝对优势; T₁₆:恢复过程极其缓慢或在管理中难以实现的转化过程; T₁₇:继续高强度放牧,直至草丛和多年生种类的种子库消失,土壤流失严重; T₁₈:只有通过土壤改造和种植才能恢复

图 1 显示了稀树草原在自然和人为干扰下的状态与过渡情况^[28]。该图表明,稀树草原退化有两种可能的途径,其一是简单的过度摄食,即从状态 III 到 VIII 并最终到 XI,其二是

状态 III 到 IX 并最终到 X, 第二种退化途径更严重。稀树草原恢复也有两种可能的途径, 其一是经 T_{12} 直接恢复, 另一种是从 T_{14} 经 T_{10} 的间接恢复。

Behnke en Scoones 认为, 稀树草原退化的指标包括: 土壤变化(土壤肥力、水分持留量、水分渗透力降低, 径流增加导致土壤侵蚀)、植被变化(生产力、植被覆盖降低, 种类改变, 灌木、外来种入侵)、牲畜产量变化(动物生存条件恶化, 产仔率降低, 死亡率上升, 奶产量下降)等^[30]。Bosch 认为, 稀树草原顶极(甜草种类多, 占了群落的大部分, 植被覆盖率达 80%, 草类生产力高)在长期过度摄食情况下的退化经历如下 5 个阶段: 初级退化, 即有牧业生产价值的、土壤保护型的种类(草本如 *Fingerhuthia sesleriaeformis*, 灌木如 *Felicia ovata*)密度快速下降, 最初的种群降低, 即牲畜喜吃的植物种类加速消亡; 再定居阶段, 即动物不喜吃, 但繁殖率快的一年生种类定居并大量繁殖, 灌木密度有所增加; 次级退化, 即持续没有管理, 牲畜不喜吃种完全入侵, 多年生草种消失, 灌木密度很大, 地表径流和土壤侵蚀较高; 荒漠化, 即在上述基础上持续恶化, 土壤覆盖减少并最终导致荒漠的形成^[31]。

土壤有机质是稀树草原生态系统的重要成分, 稀树草原有机质一般低于 2.5%。过去 15 年内南部非洲 50 mm 以上土层有机质降低了 20.5%–32.5%^[32]。N 降低了 14.3%–22.5%。与此同时, 土壤温度增加, 草产量下降, 稀树草原恢复较慢。最新研究发现, 在小啃食营区内, 由于动物啃食具选择性, 当牛吃完某些喜吃的草种类后转移到另一小营区, 让牛不喜欢吃的种类自然死亡并分解, 可增加有机质, 而有机质增加又可促进牛喜吃种类在下一季的生长^[28]。

Friedel 建立了稀树草原退化对灌木入侵影响的预测模型, 在条件好的稀树草原, 过度摄食会导致 *Acacia karroo* 入侵, 当它的密度达到 1 600 株 hm^{-2} 时, 草原开始退化^[33]。表 1 显示了南非西北部不同处理下稀树草原群落结构的变化。在未放牧的自然情况下, 群落中树草种竞争处于动态平衡, 但随着干扰的加强, 从中度放牧到过度放牧, 最后变成裸地, 种类结构发生重要变化, 灌木入侵和丛生现象逐步明显, 致使生态最终极度退化^[28]。

表 1 南非西北部稀树草原在不同放牧情况下的反应^[28]

	树种数量	密度 (株 hm^{-2})	低于 1m 的树 木株数占总株 数的比例 (%)	高于 1m 的树 木株数占总株 数的比例 (%)	草种数量
裸地	2	4	0	100	2
未放牧	6	950	6.5	93.5	9
中度放牧	8	1700	56.5	43.5	10
过度放牧	7	1250	60.0	40.0	4

4 水土流失

几乎任何形式的农业土地的利用都会导致水土流失, 但好的农业实践可以减少流失强度。Du Plessis 认为当水土流失速度超过土壤形成速度时即形成水土流失^[34]。南部非洲 12–40 年可形成 1 mm 顶层土(沙土和碱性土时间不同), 即可形成 0.25–0.38 $\text{t hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ 的土壤, 但他还认为耕地和非耕地可以接受的水土流失量分别为 5–10 $\text{t hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ 和 0.5–1.0 $\text{t hm}^{-2}\text{a}^{-1}$ 。

Schulze 发展了南非土壤流失估计模型^[35], 后来 Venter 将其发展成为广泛应用的 MUSLE 模型, 并计算了南部非洲主要稀树草原在不同取食条件下的水土流失情况, 其主要结论是: 取食强度越大, 休牧时间越短, 水土流失量越大^[36]。

一般情况下, 降雨强度为 25 mm h^{-1} , 即 200 t hm^{-2} 的雨, 速度为 20 km h^{-1} , 稀树草原的冠层和根系可抵挡而不发生水土流失^[37]。Mivoria 等发现, 在裸地上的一场雨的降雨量仅 4.4 mm 即发生土壤流失, 结构较好的稀树草原在 191 mm 时才发生水土流失^[38]。对于比较干旱的稀树草原而言, 风蚀才是比水蚀更主要的问题, 尤其是在道路边、牲畜饮水点和居民点附近, 长期践踏形成紧实土壤, 土壤水分结构改变, 进而影响植被恢复, 形成裸地, 极易形成风蚀重点区域, 甚至形成沙尘暴。南部非洲关于风蚀研究的量化数据很少, Scotney 估计约 19% 的稀树草原面临风蚀问题^[6]。

1945 年 Bennett 就开始研究植被条件与水土流失的关系, 至今已有大量文献^[39,40]。Snyman 总结 20 年的定位研究发现: 好稀树草原、中等稀树草原和差稀树草原的径流量分别为 3.50%, 5.55%, 8.71%, 而土壤侵蚀模数分别为 0.41, 1.42, $3.86 \text{ t hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 。但他认为这些研究结论来自小样方实验, 还缺乏大尺度或集水区尺度的研究结果^[41]。

近年新发现, 由于干旱和降水时间短促, 许多稀树草原的基部覆盖度 (basal cover) 降低而冠层覆盖度增加, 草的存活年龄增长, 也即地表层匍匐根状茎减少, 而直立茎增长, 这可能导致那些冠层覆盖度仍很高的区域水土流失增加^[28]。

5 火的影响

早期葡萄牙探险者将南非称为 “Terrados fumos”, 其意为烟和火的土地^[42]。可见, 火在稀树草原群落中扮演了重要的生态角色。但一般认为火在稀树草原管理中是起负作用的。火包括冠层火 (Crown fire, 指燃烧限于树冠层, 比较少见)、表层火 (Surface fire, 仅地表的草、小灌木、幼苗、落叶、枝条等可燃物燃烧, 比较普遍) 和地层火 (Ground fire, 地表深层的有机质也燃烧, 比较罕见) 等类型。

稀树草原多发生表层火, 又可分为头火 (Head fire) 和后火 (Back fire)。头火主要烧死冠层顶部、乔灌木的枝干, 强度一般在 $925 \text{ kJ s}^{-1} \text{ m}^{-1}$, 灌木死亡率仅占 9.3%–1.3%, 且不影响草的恢复。而后火由于长时间在 95°C 以上, 对草本植物的再生有明显负作用。

稀树草原主要草种的热值为 $17\ 000\text{--}18\ 000 \text{ kJ kg}^{-1}$ 干物质, 燃烧过程不是所有能量释放, 有部分用于除湿, 部分未燃烧。其中头火释放的能量约 $16\ 890 \text{ kJ kg}^{-1}$ 干物质, 残留的有机质为 5.6%, 而后火灰烬残留的有机质仅为 1.2%^[43]。Trollope 发现头火容易烧死树干和枝条^[6]。

影响火行为的因子包括燃料 (燃料的质量、体积大小、分布、紧实度和湿度)、气温、相对湿度、风、地形坡度等。Trollope 发展了一个火强度模型^[6]:

$$F_1 = 2729 + 0.8684X_1 - 530\sqrt{X_2} - 0.1907X_3^2 - 5961/X_4$$

式中: F_1 为火强度, X_1 为燃料质量 (kg hm^{-2}), X_2 为燃料湿度 (%), X_3 为相对大气湿度, X_4 为风速 (m s^{-1})。

火灾发生的季节对草本植物影响很大, 一般认为在新生长季 (春季) 前的火可去除杂

草,而且过火后草的营养价值高于未过火的。从目前的研究结果看,火季仍是一个争论的问题。此外,火灾频率对稀树草原也有影响,一般认为,频繁火灾对其种类组成、土壤和营养有负面影响。但 Swee 发现 22 年连年燃烧的稀树草原与 3-5 年烧一次的草地灌木密度相近,均低于 38.9%,据此他认为火频率不会明显影响稀树草原灌木密度^[6]。火灾过后的管理很重要,火后接着让牲畜摄食会严重影响稀树草原恢复。

6 灌木入侵并丛生

Rutherford & Westafall 研究指出:稀树草原地上部分生物量主要是灌木的,为 45-60 t hm⁻²。牲畜摄食时仅能利用其中的 0.5-2 t hm⁻²,因此现在非洲的稀树草原一般承载率为 5-30 hm² 头牛⁻¹a⁻¹,平均为每年 12 hm² 的稀树草原仅能养 1 头牛。由于灌木入侵,公共牧地的承载率比较低^[49]。

稀树草原上木本植物密度增加的现象叫灌木入侵(bush encroachment)。灌木入侵会导致草产量下降而影响畜牧生产。产生灌木入侵的原因是多样的,与人类活动有直接或间接关系,主要因子是气候与土壤,次要因子是火和摄食^[49]。目前研究发现过度摄食导致木本植物增加,这些木本植物是浅根的,没有草本植物与其竞争水分和营养,因而生长较快。已有研究表明,在草茂盛的地方,灌木入侵种 *Hardwickia mopane* 的幼苗不能定居;但在长期保护的天然区内牧豆属(*Prosopis*)植物会大量出现,在稀树草原休牧后,*Acacia karroo* 大量入侵。

树木自疏的影响与草-树间的相互作用有关,这种相互作用有负面和正面之分。研究发现,负作用是由于树草间争夺土壤水分而互相压制的负竞争作用。Richter 报道减少草产量可增加树木密度,在 200 株 hm⁻² 以下,树草无竞争,此后,随树木密度增加使草产量下降。当树木密度达 2 000 株 hm⁻² 时,草本完全被压抑。移去树木后,草产量增加,但增加的效果与当年降雨量直接相关^[49]。

正面作用与此相反,灌木下的草生长更好,产量更高,这是由于灌木下的微生境较好。例如灌木落叶分解后增加土壤营养,遮阴减少土壤水分损失。

从以上观点可以发现:某些草种与树种的种间关系是正面的,但大部分为负相互作用。正相互作用也只在一定范围内灌木增加可增加草产量,但超出一定范围,则草产量会下降。而对负面的相互作用,只要树木密度增加,草产量一定会减少。

在生产实践中,木本植物的管理有两种途径:一是让牲畜去适应现存的植被,例如放养山羊去进食它们喜吃的灌木;二是改变植被以适应于特定的牲畜,例如去除灌木以长草来放牛。

目前控制灌木入侵的常用方法有:①利用火,主要是火烧整个稀树草原或茎烧大树(Stem burning)。②利用山羊啃食,Boer 山羊啃食频率和强度高的区域可导致 63% 的低于 1.5 m 的灌木死亡。③机械清除,利用机械清除可连根拔起,但同时也会干扰土壤,进而导致一些草种消亡。④化学控制,主要限于密度大、树干高、牲畜不吃的种类,利用除草剂(如 2,4-D),但这种方法 4-5 年才见效,且较昂贵。有时不能杀死树木却污染环境。在采用有关方法控制灌木入侵后,必须注意管理,利用灌草相互作用,争取延长处理效果。

7 管理原则

由于历史原因,南部非洲大部分适于放牧的稀树草原被白人农民改造成私有商业农场,这些农场一般清除灌木,仅让有经济价值的草生长,以放养牲畜。而大部分黑人农民则依靠小面积的公共稀树草原从事农业生产活动,由于土地所有权为国有,但牲畜为私有,这种产权分离造成无人或少人管理,导致稀树草原退化。但经过多年的实践,非洲的草原生态学家提出了稀树草原管理的主要原则。这些原则包括:①持续放牧,即将牲畜长期置于牧区摄食。②轮作放牧,即在摄食期间,将动物分为几组,至少保证某些稀树草原不被同时摄食,这种管理方式下,动物密度高于持续放牧。③休牧,即春季放牧后让稀树草原休牧 6 个月,或全年休牧 3-4 个月。④控制存栏率,即控制单位面积内某一类(或等级)动物的数量^[47,48]。

实际上,稀树草原用于牧业也存在一些问题,诸如草层产量不如纯草原高,地下水位低,破坏后不易恢复等。沙地上的稀树草原破坏后休牧 1-2 年即可恢复,但其草种不是牲畜喜吃的。为此,一些生态学家又将上述 4 条基本原则具体化。由于年降雨量变化大,稀树草原年草产量波动大,因而饲料供应年间变异大,这是制约牧业的主要瓶颈。稀树草原的草层是饲料基础,当其退化后,灌木入侵。草产量将下降。自然情况下,木本植物与草本植物竞争达到动态平衡,但在放牧情况下,稀树草原木本植物竞争力强于草本植物,周期性的干扰(主要是放牧)可防止灌木入侵。稀树草原易于波动,有时几种因子驱动下会发生预想不到的变化。羊啃食可能有损或刺激树木的生长,应注意啃食强度。存栏率与牲畜种类必须适于当地的植物群落,在木本多的地方可多养山羊。火是维持稀树草原动态的基本因子,用于生产时必须小心利用,以防负面影响^[49-53]。

从近期的各种学术会议、研究进展和资助重点看,非洲稀树草原生态系统管理的研究趋势包括:深入研究稀树草原的水、土、大气和生物资源与农林业间的生态复杂性,并将结果应用于生产,保持农业与环境间的平衡;水、土、植被与大气等自然资源的质量、稀树草原生产力与可持续性研究;了解陆地和水生生态系统对人类和自然干扰的响应;发展新生态技术防止污染和退化,对退化的稀树草原进行恢复研究;发展稀树草原环境与经济评估技术;预测气候与环境风险;稀树草原整体农业生态系统综合研究;生物多样性保护和利用,外来种入侵控制研究;植物、动物和生态系统过程整合研究;稀树草原区生态、经济和社会公平性的可持续性研究;大尺度的生态系统管理综合研究^[6,54-56]。

参考文献

- [1] Department of Agriculture. Land Types of the Maps [M]. Pretoria: Department of Agriculture, 1984. 78.
- [2] Vorster M, Roux P W. Veld of the karoo areas [J]. Proc Grassland Soc S Afr, 1983, 18:18-24.
- [3] Acocks J P H. Veld types of South Africa [J]. Mem Bot Surv S Afri, 1988, 40: 128.
- [4] Low A B, Rebelo A G. Vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland [M]. Pretoria: Department of Environmental Affairs & Tourism, 1998. 123.
- [5] Mamba S L, Khumalo S M. A recent report on management of communal grazing in Swaziland [J]. J Grassland Soc S Afr, 1990, 2(4):7-10.
- [6] Tainton N M. Veld Management in South Africa [M]. Pietermaritzburg: University of Natal Press, 1999. 472.
- [7] Rutherford M C. Primary production ecology in Africa [J]. Nylsvlei Bothalia, 1978, 13:171-184.

- [8] Snyman H A, Van Rensburg W L J. Korttermyn invloed was strawwe droogte [J]. Tydskrif Weidingsvern, 1990, 7: 249-256.
- [9] Watson D J. Leaf growth in relation to crop yield [A]. In: Milthorpe F L. The Growth of Leaves [C], London: Butterworths, 1956. 178-191.
- [10] Wolfson M M. The effect of inorganic nitrogen on growth, morphology [D]. Ph. D. Thesis. University of the Johannesburg. Witwatersrand, 1989. 237.
- [11] Tainton N W. Studies of the growth and development of certain veld grasses [D]. Ph. D. Thesis, University of Natal, Pietermaritzburg, 1958.
- [12] Ellis R P. Distribution of the Krantz syndrome in southern African [J]. Agriplanta, 1977, 9:73-110.
- [13] Johnson D A. Carbon isotope discrimination [J]. Crop Sci, 1990, 30:338-343.
- [14] Wand S J E, Midgley G F, Musil C F. Physiological and growth responses of two African species, *Acacia karoo* and *Themeda triandra*, to combined increases in CO₂ and UV-B radiation [J]. Physiol Plant, 1996, 98:882-890.
- [15] Home H S. Adaptive geometry of trees [M]. Princeton: Princeton University Press, 1971. 27.
- [16] Smith T M, Goodman P S. The effect of competition on the structure and dynamics of savanna [J]. J Ecol, 1986, 74: 1031-1044.
- [17] Smith T M, Goodman P S. Successional dynamics of savanna [J]. J Ecol, 1987, 75: 603-610.
- [18] National Research Foundation. Arid Zone Ecology Forum [M]. Kliprand Recreational Hall: KAKAMAS, 2000.
- [19] Owen-Smith N. The ecological potential of the Kudu for commercial production in Savanna regions [J]. J Grassland Soc S Afr, 1985, 2(3):7-10.
- [20] Pasture Research Section, Eastern Cape Region, Department of Agriculture and Water Supply. Veld management in the Eastern Cape [C]. Department of Agriculture and Water Supply. 1989.
- [21] Tainton N M. Veld assessment techniques in South Africa [J]. J Grassland Soc S Afr, 1988, 5: 76-79.
- [22] Tainton N W. Natural grazing lands and their ecology [A]. In: Tainton N W. Veld and Pasture Management in South Africa [M]. Pietermaritzburg: University of Natal Press, 1981. 38-49.
- [23] Foran B D. Development of veld assessment [D]. M. Sc thesis. Pietermaritzburg: University of Natal, 1976. 146.
- [24] Vorster M. The development of EIM for assessing veld condition [J]. Proc Grassland Soc S Afr, 1982, 17: 84-89.
- [25] Heard C A H. A comparison of five methods for assessment veld condition [J]. J Grassland Soc S Afr, 1986, 3: 70-76.
- [26] Bosch O J H, Gauch H G. The use of degradation gradients for the assessment of range condition [J]. J Grassland Soc S Afr, 1991, 8:138-146.
- [27] Tshenkeng T S. Development and monitoring of the atamelang barui polar co-operative beef ranch [D]. Master Thesis, University of Pretoria, 1999. 167.
- [28] Ren H. Strategies of ecosystem management of veld [J]. ICRA Series, 2001, 88: 1-23.
- [29] Roux P W, Vorster M. Vegetation change in Karoo [J]. Proc Grassland Soc S Afr, 1983, 18:25-29.
- [30] Behnke R H, Scoones I. Rethinking range ecology: Implications for rangeland management in Africa [J]. Internl Inst Envir Devel, 1992, 33: 1-36.
- [31] Bosch O J H. Degradation of the semi-arid grasslands of southern Africa [J]. Arid Environ. 1989,16: 165-175.
- [32] Du Preez C C, Snyman H A. Organic matter content of a soil in a semi-arid climate with three long-standing veld conditions [J]. Afr J Range For Sci, 1993, 10:108-110.
- [33] Friedel M H. Woody plant increase and implications for veld assessment [J]. J Grassland Soc S Afr, 1987, 4: 25-30.
- [34] Du Plessis M C F. Grondagteruitgang [J]. S A Tydskr Natuurw en Tegn, 1986, 5:126-138.
- [35] Schulze R E. Soil loss in the key area of the Drakensberg [J]. Agric Eng, 1979, 13: 22-33.
- [36] Venter J. Soil loss and runoff in veld [D]. Ph. D. Thesis, University of Natal, Pietermaritzburg. 1988. 358.
- [37] Mathee J F, Van Schalkwyk C L. Inleiding tot grondbewaring [J]. Bull Dept Agric S Afr, 1984, No. 339.
- [38] Mivoria J K. Resilience of soils and vegetation in veld [J]. Afr J Range For Sci, 1997,14:26-31.
- [39] Hillel D. Introduction of Soil Physics [M]. Department of plant and soil sciences, University of Massachusetts, Amherst,

- Massachusetts. Harcourt Brace Jovanovich Publishers, New York. 1982. 12.
- [40] Smit G N. The influence of woody plants on the herbaceous layer and soil [J]. *Afr J Range For Sci*, 1994, 11:27-33.
- [41] Snyman H A. Dynamics and sustainable utilization of rangeland ecosystems [J]. *J Arid Environ*, 1998, 39: 645-666.
- [42] Scott J D. Perspective and conceptions of eliminating veld burning [J]. *Proc Grassland Soc S Afr*, 1970, 5:23-26.
- [43] Dillon R F. Some effects of fire in veld [D]. Ph. D. Thesis, University of Natal, Pietermaritzburg, 1980. 286.
- [44] Rutherford M C, Westfall R H. Biomes of southern Africa [J]. *Mem Bot Surv S Afr*, 1986, No.54.
- [45] Teague W R, Smit G N. Relations between woody and herbaceous components [J]. *J Grassland Soc S Afr*, 1992, 9: 60-71.
- [46] Richter C G F. Gras-bosinteraksie in die bosveldgebiede [D]. Ph. D. Thesis, University of Natal, Pietermaritzburg, 1991. 198.
- [47] Fouche H J, De Jager J M, Opperman D J P. A mathematical model for assessing the influence of stocking rate [J]. *J Grassland Soc S Afr*, 1985, 2(3):4-6.
- [48] Jacoby P W. A glossary of terms used in range management [A]. *Soc Range Management [M]*. Denver, Colorado: 12pp. 1989.
- [49] Aucamp A J, Danckwerts J E, Tainton N M. Range monitoring in South Africa: a broad perspective [J]. *J Grassland Soc S Afr*, 1992, 9(1):8-10.
- [50] Barnes D L. A critical analysis of veld management [J]. *J Grassland Soc S Afr*, 1992, 9(3): 126-133.
- [51] Grassland Society of Southern Africa. A landcare issue: land-use options from veld and pastures, 34th Congress of the Grassland Society of Southern Africa [C]. Aventura Holiday Resort, Warmbad, South Africa, 1999.
- [52] Westoby M, Walker B H, Noy-Mier I. Opportunistic management for rangelands not at equilibrium [J]. *J Range Manage*, 1989, 42(4):266-274.
- [53] Young E. Water as 'n faktor in die ekologie van wild in die Nasionale Kruger Wildtuin [D]. D. Sc. Thesis, University of Pretoria, 1970. 187.
- [54] Snyman H A. The influence of range condition on the hydrological characteristics in semi-arid rangeland [A]. *Proc XVIII Int Grassland Congress [C]*. Canada, 1997, 2(23):1-2.
- [55] Technical support services (POTCHEFSTROOM). Subdirectorate pasture and animal science [A]. Progress reports of projects, 1998/1999, 1999.
- [56] Walker J W. View point: grazing management and research now and in the next millennium [J]. *J Range Manag*, 1995, 48: 350-357.