阿尔泰狗哇花型退化草地植物功能群特征初探

林 丽[1]，龙瑞军[2]，赵成章[3]，李以康[1]，张法伟[1]，王 溪[1]，王洪君[4]

（1. 中国科学院西北高原生物研究所，青海 西宁 810008；2. 兰州大学草地农业科技学院，甘肃 兰州 730020；
3. 西北师范大学，甘肃 兰州 730070；4. 吉林省农业科学院，吉林 长春 130124）

摘要：采用空间序列代替时间序列的方法，以石羊河上游重度放牧条件下形成的阿尔泰狗哇花型退化草地及其原生群落（阿尔泰针茅 *Stipa krylovii*＋扁穗冰草 *Agropyron cristatum*—冷蒿 *Artemisia frigida*＋阿尔泰狗哇花 *Heteropappus altaicus*）为研究对象，对2种草地植物功能群的季节动态特征进行初探。结果表明：草地退化使禾本科牧草的平均盖度、密度和高度依次降低20.4%～33.6%、24.0%～34.6%、36.2%～59.9%，而杂类草的平均盖度、密度和高度依次升高18.1%～63.0%、26.7%～82.8%、6.9%～80.8%；由此推断随时间推移，禾本科功能群较杂类草空间拓殖速率降低，在群落中的地位下降，此特征与功能群所处的退化阶段无关；禾本科功能群在原生植被中始终保持优势地位，而在退化草地中其地位在7月上旬后被杂类草取代，导致群落成员型发生改变。造成该区草地退化的主要原因很可能同放牧干扰与植物功能群季节生长特性相叠加有关，家畜选择性采食和践踏的双重作用，降低了禾本科功能群对资源空间占有的能力，为杂类草生长提供更多的资源空间，造成了杂类草生长势更强，导致其在群落中地位上升，最终形成以杂类草为景观的退化草地。

关键词：退化草地；植物功能群；石羊河上游

中图分类号：S812.3　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：1001-0629(2009)06-0035-06

干扰可以是自然或人为事件，它明显改变了生境中的资源环境，扭转了原有的生态过程，重建了生态格局。干扰在现代生态学研究中极受重视[1]，既因为生物多样性的维持有一部分归功于干扰作用[2]，也因为干扰也可能打破生态系统的原有格局从而导致生态系统无法复原[2]。功能群作为具有确定的植物功能特征的植物组合，常作为研究植被随环境动态变化的基本单元[3-4]。由于植物功能群是一种比种群更容易识别的实体，并且其功能属性及分类是生态系统过程的强驱动者[1]，可以准确获取生态系统对环境变化响应的本质信息，可以节省大量的运算时间[5-6]，因此广泛应用于放牧干扰的草地群落生态学研究中[7-8]。季节性放牧制度是祁连山区草地放牧的主要形式，这种放牧制度的最大特点是随放牧时间而转换放牧地点。植物群落生长具有季节周期性，春季是天然草地饲草料严重短缺的时期，也是牧草依赖贮藏物质萌发和恢复生长的关键时期[1]。春季休牧有利于牧草在返青初期积累充足的贮藏性营养物质，并为其在中、后期的生长发育奠定基础[9]。而早期放牧将提高家畜对牧草的利用效率，而降低草地的生产能力[10]。如果将这种植物生长节律与长期放牧干扰节律相叠加，草地植物群落的功能类型将发生明显变化。如呼伦贝尔草原放牧密度的差异将导致植被组成中的减少种、增加种与侵入种比例呈有规律改变，特别是随放牧密度的增大，侵入种比例开始急剧升高；同时草原植被中原优势种比例下降，植被生产力下降[11]。由此说明以植物对环境干扰响应而划分的功能群类别对研究退化草地中植物群落组成结构的转变具有一定的现实意义。

收稿日期：2008-07-14
基金项目：世界银行/全球环境基金项目“退化草原植被恢复与碳固定之间的研究”（052456 CHA-GS-Y-4）；国家自然基金重点项目（30730069）
作者简介：林丽（1980-），女（满族），助理工程师，硕士，主要从事退化草地植物功能群及退化生态系统研究。E.mail：hanxiao_2000_00@126.com
通信作者：赵成章　E.mail：zhaocz@nwnu.edu.cn

石羊河为甘肃省三大内流河之一，对全流域生态建设及经济生产意义重大。近年来该流域生境恶化，其上游高山草地植被退化已经严重影响了该区及下游地区工农业生产，石羊河上游退化植被特征的研究及退化草地的治理迫在眉睫。阿尔泰狗哇花 *Heteropappus altaicus* 为优势种的退化草地是该区草地的重要退化类型[12]，是原生群落的重要放牧演替类型之一[2,12-15]。多项研究成果表明造成该区草地退化的主要原因就是放牧[2,12-16]。本研究采用空间序列代替时间序列的方法，以冬春草场的退化草地及其原生群落为研究对象，对其放牧减少功能群（禾本科牧草）与增加功能群（杂类草）的特征进行比较，以初步探索该区草地的退化原因，以期为后续研究及植被恢复措施提供论理依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况 研究区域位于祁连山东段北麓，肃南裕固族自治县皇城区月牙崖，海拔2 650～2 700 m；年均温－3.0～－1.0 ℃，年降水量 360.0 mm，多集中在 6－8 月，雨热同期，年蒸发量 1 480 mm 以上；土壤以山地栗钙土为主[17]；为永久放牧地冬春草场，放牧时间为每年的 9 月末到翌年的 6 月上旬。研究区域原生群落样地（简称 CK 样地）优势种为阿尔泰针茅 *Stipa krylovii*、扁穗冰草 *Agropyron cristatum*，亚优势种为冷蒿 *Artemisia frigida*、阿尔泰狗哇花；退化样地优势种为阿尔泰狗哇花、阿尔泰针茅，且在 8 月（植物生长盛期）形成以阿尔泰狗哇花为背景的景观。

1.2 研究方法 采用空间序列代替时间序列方法，在同一草地，牧道两侧的不同围栏内进行，两围栏的放牧管理形式不同，一围栏为冬春草地；另一围栏为打草地，只在该草地中放牧个别病畜，主要为冬季贮藏干草。2 个围栏内草地由于处于不同的放牧强度下，草地由围栏前较为均一的阿尔泰针茅＋扁穗冰草—冷蒿＋阿尔泰狗哇花型草地转变成阿尔泰狗哇花型草地，其草地内阿尔泰狗哇花达到 5 级群聚度[12]。而打草场围栏群落类型未变（CK）。据此在每个样地内设置 5 个 0.5 m×0.5m 的固定样方，调查种盖度、种高度和种密度及物候特征[13]。观测时间为 2006 年 5－8月下旬，每 5～10 d 观测 1 次。

1.3 功能群的划分 据植物的寿命及经济类群将该区草地植物划分成 3 种类型——多年生禾本科功能群、杂类草功能群、莎草科功能群[18]。由于莎草科植物在群落中的地位作用较小，不做过多说明。

1.4 数据分析 功能群为一实体，是最小、可见的、稳定的单元，类似于在传统植被中分析物种[19]。与植物种不同的是，可根据研究者的研究目的而定义[20]，因此本研究将公式中种群数量指标替换成功能群数量特征指标，在理论上是可行的。

重要值（D）计算公式：

$$D=\frac{C'+E'+H'}{3}\times 100。$$

式中，C'、E'、H'依次为功能群相对盖度、功能群相对密度、功能群相对高度。

2 结果与分析

从图 1（A－D）中发现功能群数量指标因功能群类别而异。观测期间禾本科牧草盖度不同程度下降，CK 样地降低幅度为 6.1%～12.0%，退化样地为 3.6%～11.5%；而密度不断升高，CK 样地中为9.7%～13.0%，退化样地中为 9.7%～24.0%。且退化草地中两指标变动范围高于 CK 样地。观测期间杂类草盖度、密度指标均上升，其在 CK 样地中盖度、密度依次上升 45.6%～102.6%，63.0%～161.0%；退化样地上升 18.7%～100.5%，89.8%～162.6%。禾本科功能群、杂类草功能群高度均不同程度升高，不同的是禾本科功能群在生长盛期高度急剧上升，15 d 内增高 74.84%（8 月 9－24 日），而退化草地仅升高9.87%，未出现骤然升高特征。

杂类草在观测期间生长速率相对平稳，表现为在 CK 样地中除先期后期植物生长较快外，其间各观测点均以 10 d 2.4%～8.3%的速率递增，而在退化样地以 10 d 8.4%～34.6%的速率递增，其变化幅度高于 CK 样地。

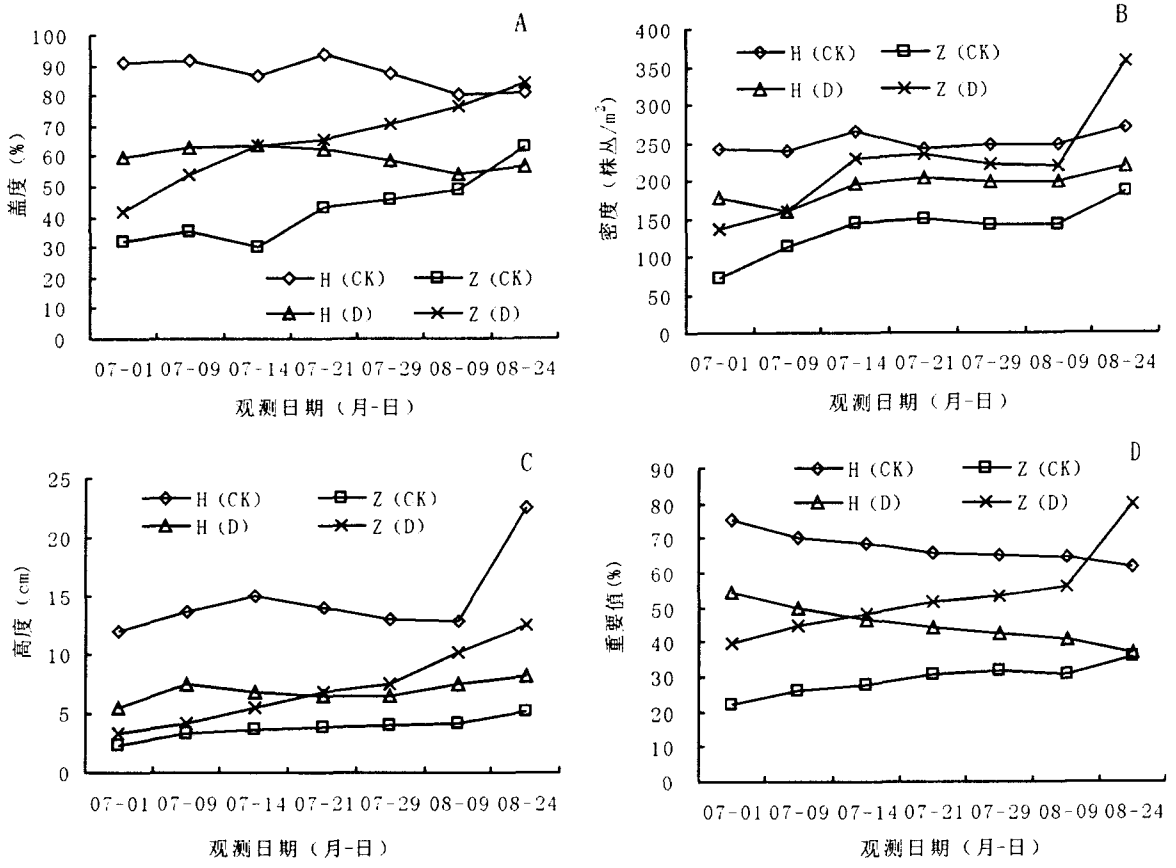

图 1 植物功能群数量动态

注：H(CK)为对照草地禾本科功能群，Z(CK)为对照草地多年生杂类草功能群群，H(D)为退化草地禾本科功能群，Z(D)为退化草地多年生杂类草功能群。

据此发现，相同功能群数量特征指标退化样地较 CK 样地明显，相同样地数量特征指标杂类草较禾本科明显。说明 CK 样地功能群稳定性要高于退化样地，相同样地中禾本科功能群特征的稳定性要高于杂类草。CK 样地禾本科高度突增期为营养生长到生殖生长阶段，而在禾本科功能群中占绝对优势的阿尔泰针茅，种子繁殖是其重要的繁殖方式之一，这对该功能群类群的繁衍具有重要意义，而退化样地中的缺失该过程，导致禾本科功能群在退化样地中自我更新能力受到一定的影响。

2.1 功能群水平拓展时空变异特征 盖度是草地植被数量特征的重要指标，它同地上生物量具有强相关性，可以直接反映草地健康状况，也可以作为草地基况的评价指标，是群落生态学研究中的常用指标[21]。密度是植被对放牧干扰响应研究的另一重要指标，许多研究表明放牧干扰通过影响植物的生长繁殖特性而影响可食性牧草的密度[22]。两者均可从不同的层面表征功能群的水平拓殖能力，不同功能群之间的盖度或密度比值对了解两功能群之间的水平拓殖能力的差异具有一定作用。

由图 1A－C 显示，相同样地禾本科和杂类草相应的盖度或密度比随时间推移，变化趋势相似，但其数量结构不同。即在相同时间其 CK 样地禾本科/杂类草相应的盖度或密度比值均随时间的推移而下降。CK 样地禾本科/杂类草盖度比依次为 2.9，2.6，2.8，2.2，1.9，1.7，1.3；密度比依次为 3.4，2.1，1.8，1.6，1.7，1.7，1.4。退化草地盖度比值依次为 1.4，1.2，1.0，1.0，0.8，0.7，0.7；密度比值依次为 1.3，1.0，0.9，0.9，0.9，0.9，0.62。不同的是，CK 样地中禾本科功能群盖度和

密度始终高于杂类草，而退化草地则存在1个拐点，即在7月初前禾本科高于杂类草，而在此之后低于杂类草(图1A－B)。

不同样地相同时间相同功能群的盖度或密度比波动均较小。即禾本科盖度比(CK样地/退化样地)依次为1.5，1.5，1.4，1.5，1.5，1.5，1.4，变异系数为3.6%；密度比依次为1.4，1.5，1.4，1.2，1.2，1.2，1.2，变异系数为3.0%。多年生杂类草盖度比(CK样地/退化样地)依次为0.8，0.7，0.5，0.7，0.6，0.6，0.7，变异系数为14.1%；密度比0.5，0.7，0.6，0.6，0.6，0.6，0.5，变异系数为4.0%。

上述指标同时说明，禾本科、杂类草水平拓殖能力在季节性变异的基础上存在一定的空间变异，两功能群随时间的推移水平拓殖能力均有不同程度的增高，但增高的幅度不同，禾本科功能群水平拓殖能力随时间推移相对减弱，且这种弱势在退化草地中表现更为明显。此外同种功能群在相同时间不同样地中的水平拓殖能力亦有不同，退化样地两功能群水平拓殖能力较CK样地有所升高，该特征在杂类草中表现更为突出。

2.2 功能群垂直拓展时空变异特征 高度可以指示生长情况、生长势，以及竞争及适应能力，在草地学研究中它可以作为是否放牧过度的重要指标[1]，同时在资源空间占有上，高度直接影响植物垂直空间对光照资源的获取程度。应用高度比值衡量功能群彼此之间的变化能够更为直观地反映草地垂直数量特征的差异。

该区相同样地功能群高度比值(禾本科/杂类草)随时间推移的变化趋势相似，但其数量特征因样地及功能群不同而不同(图1A－C)。其相同点为：功能群高度比值(禾本科/杂类草)随时间的推移逐渐下降，该比值在CK样地中依次为5.0，4.1，4.2，3.6，3.2，3.1，4.4；退化草地依次为1.6，1.8，1.2，1.0，0.9，0.7，0.7。不同点是，CK样地中禾本科的高度始终高于杂类草，而退化草地亦存在1个拐点，即7月上旬前禾本科高于杂类草，而后开始逐渐低于杂类草(图1B)。

不同样地相同时间相同种功能群高度比波动较小，其比值因功能群不同而不同。禾本科高度比值(CK样地/退化样地)依次为2.1，1.8，2.2，2.2，2.0，1.7，2.7，变异系数为6.0%，随时间推移先减小后增大；杂类草相应比值依次为0.7，0.8，0.6，0.6，0.5，0.4，0.4，变异系数为10.0%，呈逐渐下降趋势。

综上所述，CK样地禾本科对垂直资源的竞争能力高于本样地中的杂类草，且高于退化样地中的禾本科功能群；而退化样地中禾本科功能群对垂直资源的竞争能力在生长后期开始弱于杂类草，使得杂类草在垂直空间资源的竞争中占有绝对优势。CK样地中禾本科存在一个明显的由营养生长跨越到生殖生长阶段，而在退化草地该阶段明显缺失(图1C)。

2.3 功能群成员型时空变异特征 在种类成分的研究中，不少学者根据植物在群落中的作用，划分出很多类别(或称为群落成员型)。目前，我国对群落的成员型概括分为优势种和伴生种2类。重要值是美国威斯康星地植物学工作者提出的，当研究群落种类繁多，优势种不甚明显的情况下，需要用数值来表示群落中不同种的重要性时，重要值就是一个比较客观的指标。确定一个种在群落中的数量特征，不外乎密度、高度、生物量、盖度和频度[23]，在非损坏性样地的观测中，应用密度、高度、盖度可以较好地综合反映功能群在群落中的地位作用，从而可以确定群落的成员型。

该区功能群重要值比(禾本科/杂类草)变化特征同功能群所处样地无关，单其数值大小其所处样地影响(图1A－C)。随时间的推移禾本科功能群同杂类草同期重要值比均逐渐下降，CK样地该比值依次为3.3，2.3，2.0，1.8，1.8，1.8，1.5；退化草地依次为1.3，1.1，0.9，0.9，0.9，0.9，0.6。不同的是，CK样地中禾本科功能群在群落中的重要值始终高于杂类草，为群落的优势功能群；而退化草地从7月上旬前禾本科功能群高于杂类草而在此之后开始低于杂类草，杂类草在植物群落生长高峰期跃居为草地群落的优势功能群，形成背景景观(图1D)。

不同样地间相同时期相同种功能群重要值比波动较小，总体有下降趋势。表现在禾本科重要值比值(CK样地/退化样地)依次为1.4，1.5，

1.4,1.3,1.3,1.3,1.3,变异系数为 2.1%;多年生杂类草依次为 0.6,0.7,0.6,0.6,0.6,0.6,0.6,变异系数为 2.6%。

由此可见,2 种草地群落成员型随时间的推移发生了本质的变化,退化草地中的杂类草已经能够在生长盛期取代原有优势种,使得草地景观特征发生改变,这正是 8 月,草地中杂类草能够达到 5 级群聚度的原因(图 1D)。

3 讨论

本研究在同区域相同地理因子条件下选取的样地,且在围栏前草地生产能力及群落结构较为均一,由于能够导致群落结构产生分异的自然条件加以控制后,不同围栏内的管理制度即放牧干扰强度的差异就成为形成现今群落结构差异的重要原因之一。

该区草地管理制度的差异主要为放牧时间和载畜量之间的差异。原生群落样地为冬季打草场,或春季病畜放牧地,放牧强度较轻;退化样地为冬春草场,禾本科牧草返青期为 4 月中旬,因此禾本科牧草需要在生长初期接受 2 个月之久的放牧干扰(采食、践踏),杂类草中占有优势地位的阿尔泰狗哇花等均在 5 月下旬到 6 月初返青,且均为家畜不食或不喜食性植物,因此所受到干扰的程度要低于禾本科牧草[12-13,19]。在牧压条件下,先期返青的禾本科牧草水平拓殖能力低于无牧压和牧压较轻环境条件下的本科科牧草,导致退化样地中的剩余空间(资源)增多,这为处于弱干扰状态下的杂类草定植和扩增提供有利条件。从而奠定了 8 月杂类草功能群在退化草地中的优势地位,以至形成阿尔泰狗哇花为季象的景观特征。值得一提的是这种特征带有明显的时空性。因此只有在整个生长季节的某些阶段才能够突出表现。这种以阿尔泰狗哇花为优势种的退化草地使用价值较低,由于禾本科牧草减少,而阿尔泰狗哇花等杂类草枯黄后,干物质所剩无几,对冬季草场的畜牧业生产作用甚微,这样便加剧了草畜不平衡,而这种连年不变的放牧制度使得这种状况累加,从而成为草地进一步退化的隐性原因。

4 结论

该区草地退化的直接原因是过度放牧,早期对冬春草场放牧抑制了禾本科牧草生长,导致其资源空间的释放;同时杂类草的生长期处于放牧安全期,是导致其避免或减弱放牧干扰的重要原因,且在生长过程中由于先期返青的禾本科牧草受到抑制而客观上减弱了禾本科牧草对杂类草等在资源上的竞争能力,也是导致杂类草成为群落优势种的充分条件。此外由于禾本科牧草春季返青较早而杂类草较迟,导致退化草地不同功能群在群落中地位具有明显的时空性质,进而导致其对资源的利用能力不同,也是其产生功能群特征分异的重要原因。

参考文献

[1] Milchunas D G, Lauenroth W K. Qantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments[J]. Ecol. Monogr., 1993, 63: 327-366.

[2] Huston M A. Biologica diversity—the coexistence of species in changing landscapes [M]. Cambridge: Cambridge University Pillar, Valério DePatta, 1999.

[3] Smith T M, Woodward F I, Shugart H H, *et al*. Plant Function Types[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1996.

[4] Woodward F I, Cramer W. Plant functional types and climatic changes: Introduction [J]. J. Veg. Sci., 1996(7): 306-308.

[5] Aguiar M R, Paruelo J M, Sala O E, *et al*. Ecosystem responses to changes in plant functional type composition: An example from the Patagonian steppe[J]. J. Veg. Sci., 1996(7): 381-39.

[6] Skarpe C. Plant functional types and climate in a Southern African Savana[J]. J. Veg. Sci., 1996(7): 397-404.

[7] 李永宏. 内蒙古锡林河流域羊草草原和大针茅草原在放牧影响下的分异和趋同[J]. 植物生态学报, 1988, 12(3): 189-196.

[8] 赵哈林, 张铜会, 常学礼, 等. 科尔沁沙质放牧草地植物多样性及生态位的分异规律研究[J]. 中国沙漠, 1999, 19(增刊 1): 35-39.

[9] 李青丰, 赵钢, 郑蒙安, 等. 春季休牧对草原和家畜生产力的影响[J]. 草地学报, 2005(1): 53-66.

[10] 李勤奋, 韩国栋, 敖特根, 等. 划区轮牧中不同放牧利用时间对草地植被的影响[J]. 生态学杂志,

2004,23(2):7-10.

[11] 王德利,吕新龙,罗卫东.不同放牧密度对草原植被特征的影响分析[J].草业学报,1996,5(3):28-33.

[12] 林丽,赵成章,龙瑞军,等.石羊河上游两种退化草地植物群落特征分析[J].草原与草坪,2007(4):23-27.

[13] 赵成章,樊胜岳,殷翠琴,等.毒杂草型退化草地植被群落特征的研究[J].中国沙漠,2004,24(4):507-512.

[14] 赵成章,樊胜岳,殷翠琴,等.祁连山区退化草地植被群落结构特征的研究[J].中国草地,2004,26(2):26-35.

[15] 赵成章,樊胜岳,殷翠琴.喷施灭狼毒治理毒杂草型退化草地技术研究[J].草业学报,2004,13(8):87-94.

[16] 常兆丰,韩福贵,仲生年,等.民勤荒漠草场植物群落自然更新和退化演替初探[J].草业科学,2008,25(8):13-18.

[17] 赵成章,樊胜岳,殷翠琴.祁连山区天然草原退化原因分析与可持续利用对策[J].中国沙漠,2004,24(2):207-210.

[18] 孙吉雄.草地培育学[M].北京:中国农业出版社,2000:12-35.

[19] 刘锦霞,武高林,马涛,等.毛乌素沙漠边缘荒漠植物群落生态位特征研究[J].草业科学,2007,24(12):9-14.

[20] 唐海萍,陈旭东,蒋高明.植物功能型及其生态学意义[J].应用生态学报,2000,11(3):461-464.

[21] 许鹏.草地调查规划学[M].北京:中国农业出版社,1992:174.

[22] 白永飞,李德新,许志信,等.牧压梯度对克氏针茅生长和繁殖的影响[J].生态学报,1997,19(4):479-484.

[23] 武吉华.植物地理学[M].第3版.北京:高等教育出版社,1995.

Preliminary study on characteristics of plant functional types in deteriorated *Heteropappus altaicus* grassland

LIN Li[1], LONG Rui-jun[2], ZHAO Cheng-zhang[3], LI Yi-kang[1], ZHANG Fa-wei[1], WANG Xi[1], WANG Hong-jun[4]

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, CAS, Xining 810008, China; 2. College of Pastoral Agriculture Science and Technology; Lanzhou University, Lanzhou 730020, China; 3. Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China; 4. Jilin Academy of Agricultural Sciences, Changchun 130124, China)

Abstract: The method of spatial-temporal substitution was used to study the characteristics of plant functional types in deteriorated *Heteropappus altaicus* grassland caused by heavy grazing and its original vegetation community (*Stipa krylovii* + *Agropyron cristatum* − *Artemisia frigida* + *H. altaicus*) in the upstream of Shiyang River. The results showed that the coverage, density and height of gramineous plants decreased in deteriorated grassland, and their variation ranges were 20.4% to 33.6%, 24.0% to 34.6% and 36.2% to 59.9% respectively, while those of forbs increased and the variation ranges were 18.1% to 63.0%, 26.7% to 82.8% and 6.9% to 80.8% respectively. It meant that the horizontal growth ability of plants in gramineous group decreased compared with those in forbs group and its role in community was weakened. This feature was not related with the deterioration phase. The plants in gramineous group kept their dominant role in original community, but they were replaced by forbs after mid July in deteriorated grassland. The main reasons for plant community deterioration might be the over-grazing and the growth characteristics of the plant functional types because the selective grazing and trampling of livestock reduced the resource occupying ability of gramineous plants and supply more resources to forbs and finally formed the deteriorated grassland.

Key words: deteriorated grassland; plant functional type; upstream of Shiyang River