

# 不同演替状态下高寒嵩草草甸植物功能群分异特征

周春丽<sup>1,2</sup>, 林丽<sup>1</sup>, 朋措吉<sup>1</sup>, 李以康<sup>1</sup>, 曹广民<sup>1</sup>

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:**【目的】探讨高寒嵩草草甸植物功能群对放牧干扰的响应与适应, 揭示不同放牧强度下高寒嵩草草甸植物的演替过程和趋势, 为优化高寒嵩草草甸放牧方案提供科学依据。【方法】以高寒嵩草草甸退化演替过程中的关键状态, 即禾草-矮嵩草草甸状态(A)、小嵩草草甸草毡表层加厚状态(B)和小嵩草草甸草毡表层开裂状态(C)为研究对象, 采用空间尺度代替时间尺度的方法进行研究。【结果】随着放牧强度的增加, 样地总地上生物量呈“V”字形变化, 其值在  $341.91 \pm 13.93$  间波动。其中, 莎草科植物呈现波动性降低趋势; 杂类草呈现波动性增高趋势; 豆科和禾本科植物表现为先降低后增高的趋势; 随着放牧干扰强度的增大, 植物群落的生存环境发生恶化, K对策植物在群落中的比例降低, 而R对策植物比例升高; 草甸的退化演替伴随着地表等景观特征的协同演变, 具有一定的沃岛效应。【结论】高寒嵩草草甸具有一定的自组织能力, 不同演替状态下其植物功能群的生活型、群落结构与功能特征、地表特征以及草地生产力等存在较大差异, 这种差异对于缓冲草地的退化和维持系统的相对稳定具有重要意义。

关键词: 放牧干扰; 群落数量特征; 系统稳定性

中图分类号: S812

文献标志码: A

文章编号: 1003-4315(2020)01-0136-09

DOI: 10.13432/j.cnki.jgsau.2020.01.018

## Differentiation characteristics of plant functional groups in alpine kobresia meadow under different succession states

ZHOU Chun-li<sup>1,2</sup>, LIN Li<sup>1</sup>, PENG Cuo-ji<sup>1</sup>, LI Yi-kang<sup>1</sup>, CAO Guang-min<sup>1</sup>

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810008, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:**【Objective】In order to investigate the response and adaptation of plant functional groups to grazing disturbance in alpine Kobresia meadow. 【Method】The key states in the degraded succession of alpine Kobresia meadow were studied, including gramineae grass-Kobresia humilis meadow state (A), thickened in *Kobresia pygmaea* meadow state (B) and cracks in *Kobresia pygmaea* meadow state (C). The method of spatial-temporal transfer was used to analyze numerical features of plant community in the key state in the degraded succession of alpine *Kobresia* meadow under different grazing intensities. 【Result】With the increase of grazing intensity, total above ground biomass in plots took on a ‘V’ shape trend. Its value fluctuated between  $341.91 \pm 13.93$ . Among them, the important value of *Cyperaceae* plants showed a trend of declining volatility and the forbs presented a fluctuated improving trend. The *Leguminosae* plants and *Gramineae* plants rose at first and lowered later. The increase of grazing intensity deteriorated the living envi-

第一作者: 周春丽, 硕士研究生. E-mail: zhoucl@nwipb.cas.cn

通信作者: 曹广民, 博士, 研究员, 主要研究草地生物地球化学循环. E-mail: caogm@nwipb.cas.cn

基金项目: 国家自然科学基金项目(41730752, 31500368); 青海省自然科学基金青年项目(2016-ZJ-923Q); 青海省重点研发与转化计划项目(2019-SF-152).

收稿日期: 2019-07-03; 修回日期: 2019-09-16

ronment of plant community. The rate of plants in K reproductive strategy decreased, whereas that of plants in K reproductive strategy increased. The degraded succession of alpine meadow ecosystem was usually accompanied by a change of characteristics of surface landscapes. The crack of intensity on its surface has a certain 'fertile island' effect. 【Conclusion】 The alpine meadow ecosystem has a certain rang of self-organization ability. The life forms, community structure and functional characteristics, surface characteristics and grassland productivity of the plant functional groups in different succession states are quite different, which is of great significance to buffer the degradation of grassland and maintain the relative stability of the system.

**Key words:** grazing disturbance; numerical characteristics; system stability

高寒草地面积为 5 800 万  $\text{hm}^2$ , 占我国草地总面积的 34.3%, 为青藏高原的主体<sup>[1]</sup>. 自上世纪 80 年代以来, 在经济利益的驱使下, 草地生态系统资源被过度消耗, 严重影响了其生态系统功能, 导致草地发生大面积不同程度的退化<sup>[2]</sup>. 高寒草地退化的主要原因是过度放牧而非增温<sup>[3]</sup>. 过度放牧对草地的影响主要表现在牲畜对草地植物采食、踩踏和粪尿排泄物等作用, 它们可以直接或间接影响植物的生长发育、物种组成与地上生物量, 改变植物群落数量和结构特征, 甚至对群落系统的生物多样性特征产生深远影响.

高寒嵩草草甸是高寒草地生态系统的主体, 它对高寒畜牧业的发展、农牧民的生产生活以及中国乃至亚洲周边地区的生态安全皆具有重要的意义<sup>[4]</sup>. 高寒嵩草草甸的退化演替过程呈现多态性、渐变性和阶段性. 由于不同演替状态的植物群落结构和景观特征呈现不同程度的分异, 导致草地恢复所采取的措施明显不同<sup>[5-6]</sup>. 因此, 认识草地的退化演替过程及其生态构件的响应机制, 对探讨扰动生态系统的稳定性维持机制, 指导退化草地的可持续发展具有重要的指导意义<sup>[7]</sup>.

高寒草甸的被动与主动退化假说认为, 在放牧条件下高寒嵩草草甸的退化演替过程分为“四个时期、三个阶段、两种动力”<sup>[8]</sup>. 依据高寒草甸特征将其退化演替进程划分为禾草-矮嵩草群落、矮嵩草群落、小嵩草群落和杂类草-黑土滩四个时期, 又根据小嵩草群落的草毡表层特征, 将其细分为草毡表层加厚、开裂与塌陷 3 个子时期.

三个阶段分别为被动退化阶段(禾草-矮嵩草群落向矮嵩草群落的演替)、主动退化阶段(矮嵩草群落经小嵩草群落到杂类草-黑土滩的演替)和过渡阶

段(矮嵩草群落). 两种动力指气候变化与超载放牧, 且一般认为, 人类放牧行为对高寒嵩草草甸退化演替驱动效力高于气候波动<sup>[9]</sup>.

本文主要研究了高寒嵩草草甸退化演替过程中草甸的关键状态, 即禾草-矮嵩草草甸状态(A)、小嵩草草甸草毡表层加厚状态(B)和小嵩草草甸草毡表层开裂状态(C). 随着放牧强度的增大, 高寒嵩草草甸植被由禾草-矮嵩草群落—矮嵩草群落—小嵩草群落—杂类草黑土滩次生裸地的演替, 这既是牧草优势种群的取代过程, 也是植被对放牧干扰的主动抵抗过程<sup>[10]</sup>. 因此这 3 种草甸状态也代表着不同程度的放牧强度, 且放牧强度依次增大, 即:  $A < B < C$ .

本研究综合应用生态系统过程学理论, 采用时空转换的方法, 以不同干扰强度下草地生态系统植物功能群数量及多样性特征变化为研究主体, 主要考察草地所处演替时期、植被类型、优势群落组成、地表状况、草毡表层特征等因子, 通过计算植物种群的重要值(物种相对盖度、相对生物量和相对密度的均值), 比较了不同功能群在不同演替状态下的生态位差异, 即不同植物功能群对放牧强度的响应情况.

## 1 研究区概况

研究区域年平均降水量为 523 mm, 主要降水集中在 5~9 月, 年平均温度为  $-1.4\text{ }^{\circ}\text{C}$ , 属于典型的高原大陆性气候.

研究设置于青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站“人类干扰对高寒草地影响过程观测平台”. 该平台建立于 2005 年, 样地为冬春草场, 在 1995 年前, 草地归属于生产队统一管理植被

分布较为均匀,处于禾草-矮嵩草草甸群落状态。1995年后的土地承包,草场分给4户牧民,围栏分割,由于牧户放牧制度的不同,使得各牧户草场地表特征、植物群落组成结构发生明显分异,形成了1个天然的放牧演替梯度。本研究选取高寒嵩草草甸退

化演替过程的3个关键阶段,分别为禾草-矮嵩草草甸状态(A)、小嵩草草甸草毡表层加厚状态(B)和小嵩草草甸草毡表层开裂状态(C)(表1),为研究对象,对其植物群落及功能群数量特征进行监测,样地概况信息如表1所示<sup>[9]</sup>。

表1 样地概况

Table 1 Plots general situation

代号 Code	地理位置 Location	实际载畜量 Real livestock intensity	样地概况 Plot general situation
A	N 37°39.023', E 101°10.638', 3 230 m	3.65 羊单位/hm <sup>2</sup>	草地类型为禾草-矮嵩草草甸,具有明显的片层结构,上层以针茅( <i>Stipa spp</i> )和羊茅( <i>Festuca spp</i> )等禾本科植物为优势种,下层矮嵩草( <i>Kobresia humilis</i> )等莎草科植物为优势种,禾本科植物出现的频率和盖度高于莎草科植物;草毡表层厚度不高于5 cm;放牧时间为每年3~5月;放牧家畜主要为藏系绵羊。
B	N 37°40.054', E 101°10.620', 3 239 m	8.25 羊单位/hm <sup>2</sup>	草地类型为小嵩草草甸,演替所处阶段为小嵩草草甸草毡表层加厚期;草地为单片层结构,禾本科植物出现的频率小,小嵩草( <i>K. pygmaea</i> )等莎草科植物为优势种,并呈明显的斑块化分布,小嵩草斑块边缘出现一定深度的裂缝,裂缝面积不超过样地总面积的5%,裂缝内矮嵩草( <i>K. humilis</i> )和禾本科植物分布较多;放牧时间每年的2~5月;放牧家畜主要为藏系绵羊。
C	N 37°42.089', E 101°15.928', 3 278 m	11.25 羊单位/hm <sup>2</sup>	草地类型为小嵩草草甸,演替所处阶段为小嵩草草甸草毡表层开裂期;草地为单片层结构,禾本科植物出现的频率小,小嵩草( <i>K. pygmaea</i> )等莎草科植物为优势种,并呈明显的斑块化分布,小嵩草斑块中心区域存在大量空地,并附着黑色或白色休眠或死亡的地衣和藻类,边缘出现一定深度的裂缝,裂缝交接处出现大量水蚀三角区,区域内偶有裸露底土层,裂缝面积一般在5%~30%;放牧时间每年的2~5月;放牧家畜主要为藏系绵羊和牦牛。

## 2 试验方法

### 2.1 采样方法与时间

野外调查于2017年植物生长盛期8月下旬进行。

调查指标为群落各物种及植物功能群(禾本科、莎草科、豆科、杂类草)的盖度和生物量。盖度采用目测法,生物量采用收获法,样方面积为0.25 m × 0.25 m;3次重复。

### 2.2 各项指标的计算

(1)重要值:

$$P_i = \frac{C_i + B_i + D_i}{3}$$

式中, $C_i$ 为物种相对盖度; $B_i$ 为物种相对生物量; $D_i$ 为物种相对密度。

(2)生态位宽度指数:采用Levins宽度指数。

$$B_i = \frac{1}{r \sum_{j=1}^r (P_{ij})^2}$$

式中, $B_i$ 为种*i*的生态位宽度; $P_{ij}$ 是物种*i*在第*j*资源位上的重要值占它所在全部资源位上重要值的比例; $r$ 为样方数。

植物功能群累计生态位宽度:

$$B = \sum_{i=1}^s B_i$$

式中, $B$ 为植物功能群的累计生态位宽度; $S$ 为功能群物种数; $B_i$ 为种*i*的生态位宽度。

### 2.3 数据处理

采用Excel 2003和SPSS 20.0对不同放牧强度下植物功能群数量的分异特征进行分析,其中单因子方差分析(ANOVA)最小显著差数法(LSD)显著性系数为0.05。

### 3 结果与分析

#### 3.1 物种数对放牧干扰的响应

以植物物种数及物种重要值作为表征草地对放牧干扰的量化指标,随着放牧强度的增加,高寒嵩草草甸的物种数呈现持续的下降趋势(表 2)。其中,处于状态 A 的物种数有 35 种,隶属于 13 科 28 属,重要值大于 10% 的物种有小嵩草(19.28)和针茅(14.57),占该群落的 33.85%。状态 B 有 27 种,隶属于 12 科 23 属,重要值大于 10% 的物种有小嵩草(19.82)、美丽风毛菊(15.54)和针茅(11.88),占该群落的 47.24%;状态 C 有 23 种,隶属于 11 科 21 属,重要值大于 10% 的物种有针茅(22.54)、美丽风毛菊(16.28)、小嵩草(11.38)和矮火绒草(10.31),占该群落的 60.51%。即针茅和小嵩草是高寒嵩草草甸的原始群落优势种,随着放牧强度的增加,草地丰富度呈持续下降趋势,被以美丽风毛菊和矮火绒草为代表的杂类草所替代,演变为杂类草草甸。

#### 3.2 植物功能群对放牧干扰的响应

将植物功能群分为禾草科、豆科、杂类草和莎草科四大类,以功能群重要值作为其度量指标,评价其对放牧干扰的响应。杂类草是高寒嵩草草甸的主体,其功能群重要值为  $43.07 \pm 3.92$ 。其次是莎草科与禾本科,分别为  $23.91 \pm 5.73$  和  $21.12 \pm 2.65$ ,豆科最小,为  $11.43 \pm 2.35$ 。不同植物功能群对放牧干扰呈现不同响应特征(表 3)。其中,随着放牧强度增加,杂类草功能群物种数减少,A、B、C 状态下物种数分别为 21、18、14 种,状态 B、C 物种丢失速率分别为 14.3% 和 33.3%,丢失的主要物种包括银莲花、卷鞘鸢尾、繁缕、摩荇草等物种。然而杂类草功能群的重要值却随随着放牧强度的加重呈现持续增加的变化趋势,由状态 A 的 37.53 显著增加到 B、C 状态的 46.1 和 45.58 ( $P < 0.05$ ),B、C 状态无显著差异 ( $P > 0.05$ )。这种变化主要是由菊科的美丽风毛菊和矮火绒草重要值改变所致,其中美丽风毛菊重要值由状态 A 的 7.76 显著增至 B、C 状态的 15.54 和 16.28 ( $P < 0.05$ ),矮火绒草重要值由状态 A 的 1.19 增加到 B 状态的 4.46,和 C 状态的 10.31。

组成高寒嵩草草甸的莎草科植物主要有小嵩草和矮嵩草,放牧作用对莎草科植物物种的影响作用

甚微。小嵩草的重要值是矮嵩草的 2.3~2.5 倍,随放牧强度的增加,莎草科植物的重要值由状态 A 向状态 B 的演替略有增高 ( $P > 0.05$ ),而由状态 B 向状态 C 的演替,发生显著的降低,状态 C 较状态 A、B 分别降低了 42.8% 和 44.1%。

随着放牧强度增加,禾本科植物功能群物种数减少,A、B、C 状态下物种数分别为 5、4、3 种,丢失的主要物种分别是落草、藏异燕麦和双叉细柄茅。而其植物功能群重要性呈现“V”型变化趋势,状态 A 与 C 差异不明显 ( $P > 0.05$ ),而状态 B 与状态 A 和 C 均达显著性差异 ( $P < 0.05$ ),且这种变异主要是由针茅重要值变化所致,状态 A 演替到状态 B,重要值降低了 18.5%,而由状态 B 演替到状态 C,重要值增加了 89.7%。

豆科植物功能群对放牧干扰极为敏感,由状态 A 演替到状态 B 和 C,其物种由 5 属 7 种下降到 3 属 3 种,丢失 4 个种,分别为多花黄芪、黄芪、花苜蓿和青海棘豆。随着放牧强度增加,杂类草功能群的重要值亦呈“V”型变化趋势,状态 A 与 C 差异不明显 ( $P > 0.05$ ),而状态 B 与状态 A 和 C 均达显著性差异 ( $P < 0.05$ ),这种改变是披针叶黄华和异叶米口袋的重要值的演变所致。其中,披针叶黄华由状态 A 的 4.79 和状态 B 的 3.46 显著上升至状态 C 的 6.97,异叶米口袋由状态 A 的 2.04 和状态 B 的 2.34 显著上升至状态 C 的 6.10。

#### 3.3 不同放牧梯度上植物功能群的生态位分析

将高寒嵩草草甸植物功能群分为:禾草科、豆科、杂类草和莎草科四大类,以功能群的生态位宽度(niche breadth)作为度量指标,来评价该类群生存所必需的生境最小阈值、对资源利用的能力及其对放牧干扰的响应过程。

四大植物类群,其生态位宽度的相对大小为杂类草 > 豆科 > 禾草科 > 莎草科,其生态位宽度分别为  $2.03 \pm 0.38$ 、 $0.55 \pm 0.31$ 、 $0.45 \pm 0.09$  以及  $0.22 \pm 0.00$ 。其中,杂类草在群落中的生态位宽度最大,在放牧干扰下逐渐演化为草地泛化种,而莎草科植物生态位宽度最小,逐渐为草地特化种。高寒草甸退化演变的终极状态是“杂类草-黑土型次生裸地”也与此有关。

随着放牧强度的增加,高寒嵩草草甸的生态位

表 2 不同演替状态下植物群落物种组成及其重要值

Table 2 Species composition and important value of plant community in different succession states

功能群 Functional groups	科 Family	属 Genus	物种 Species	重要值/% Important value		
				演替状态 A State A	演替状态 B State B	演替状态 C State C
	豆科 Leguminosae	黄华属 <i>Thermopsis</i>	披针叶黄华 <i>T. lanceolata</i> R. Br.	4.79	3.46	6.97
	豆科 Leguminosae	黄芪属 <i>Astragalus</i>	多花黄芪 <i>A. floridus</i>	2.45	—	—
	豆科 Leguminosae	黄芪属 <i>Astragalus</i>	黄芪 <i>Astragalus</i> spp.	0.06	—	—
豆科 Leguminosae	豆科 Leguminosae	苜蓿属 <i>Medicago</i>	花苜蓿 <i>M. ruthenica</i> (L.) Trautv.	2.04	—	—
	豆科 Leguminosae	棘豆属 <i>Oxytropis</i>	青海棘豆 <i>O. qinghaiensis</i>	1.07	2.34	—
	豆科 Leguminosae	棘豆属 <i>Oxytropis</i>	黄花棘豆 <i>O. ochrocephala</i> Bunge	0.18	—	0.45
	豆科 Leguminosae	米口袋属 <i>Gueldenstaedtis</i>	异叶米口袋 <i>G. diversifolia</i>	2.04	2.34	6.10
莎草科 Cyperaceae	莎草科 Cyperaceae	嵩草属 <i>Kobresia</i>	小嵩草 <i>Kobresia parva</i>	19.28	19.82	11.38
	莎草科 Cyperaceae	嵩草属 <i>Kobresia</i>	矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i> (C. A. Mey. et Trautv.) Serg.	8.36	8.46	4.43
	禾本科 Gramineae	披碱草属 <i>Elymus</i>	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> Griseb.	2.88	—	0.96
	禾本科 Gramineae	针茅属 <i>Stipa</i>	针茅 <i>Stipa</i> spp.	14.57	11.88	22.54
	禾本科 Gramineae	早熟禾属 <i>Poa</i>	早熟禾 <i>Poa</i> spp.	1.47	1.62	0.20
禾本科 Gramineae	禾本科 Gramineae	异燕麦属 <i>Helictotrichon</i>	藏异燕麦 <i>H. tibeticum</i> (Roshev.) Holub	1.93	3.26	—
	禾本科 Gramineae	细柄茅属 <i>Ptilagrostis</i>	双叉细柄茅 <i>P. dichotoma</i> Keng ex Tzvel.	—	0.72	—
	禾本科 Gramineae	洛草属 <i>Koeleria</i>	洛草 <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	1.35	—	—
	蔷薇科 Rosaceae	委陵菜属 <i>Potentilla</i>	雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i> L.	1.79	0.37	0.88
	伞形科 Umbelliferae	柴胡属 <i>Bupleurum</i>	柴胡 <i>Bupleurum</i> spp.	2.79	—	2.22
杂类草 Forbs	菊科 Compositae	香青属 <i>Anaphalis</i>	香青 <i>Anaphalis</i> spp.	1.22	6.70	4.10
	菊科 Compositae	风毛菊属 <i>Saussurea</i>	黑紫风毛菊 <i>S. nigrescens</i> Maxim	0.99	—	—
	菊科 Compositae	风毛菊属 <i>Saussurea</i>	美丽风毛菊 <i>S. superba</i> Anthony	7.76	15.54	16.28

续表 2 Continued table 2

功能群 Functional groups	科 Family	属 Genus	物种 Species	重要值/% Important value		
				状态 A State A	状态 B State B	状态 C State C
	菊科 Compositae	风毛菊属 <i>Saussurea</i>	重齿风毛菊 <i>S. katochaete</i> Maxim.	3.05	2.19	—
	菊科 Compositae	火绒草属 <i>Leontopodium</i>	矮火绒草 <i>L. nanum</i> (Hook. f. et Thoms.) Hand. -Mazz.	1.19	4.46	10.31
	菊科 Compositae	蒲公英属 <i>Taraxacum</i>	蒲公英 <i>T. mongolicum</i> Hand. -Mazz. .	0.17	1.26	0.50
	菊科 Compositae	紫菀属 <i>Aster</i>	紫菀 <i>Aster</i> spp.	4.25	5.60	—
	毛茛科 Ranunculaceae	毛茛属 <i>Ranunculus</i>	云生毛茛 <i>R. nephelogenes</i> Edgew.	3.43	0.22	1.36
	毛茛科 Ranunculaceae	银莲花属 <i>Anemone</i>	银莲花 <i>Anemone cathayensis</i> Kitag.	0.77	—	—
	川续断科 Dipsacaceae	刺参属 <i>Morina</i>	圆萼刺参(摩苓草) <i>Morina chinensis</i> (Batal.) Diels	0.41	0.32	—
	玄参科 Scrophulariaceae	兰石草属 <i>Lancea</i>	兰石草 <i>Lancea tibetica</i> Hook. f. et Thomson	1.33	—	1.66
	玄参科 Scrophulariaceae	婆婆纳属 <i>Veronica</i>	婆婆纳 <i>Veronica</i> spp.	0.67	0.11	0.08
杂类草 Forbs	石竹科 Caryophyllaceae	蝇子草属 <i>Silene</i>	米瓦罐 <i>Silene conoidea</i> L.	—	0.61	—
	石竹科 Caryophyllaceae	繁缕属 <i>Stellaria</i>	繁缕 <i>Stellaria</i> spp.	0.26	0.01	—
	鸢尾科 Iridaceae	鸢尾属 <i>Iris</i>	卷鞘鸢尾 <i>I. potaninii</i> Maxim.	0.06	—	—
	龙胆科 Gentianaceae	龙胆属 <i>Gentiana</i>	麻花艸 <i>G. straminea</i> Maxim.	5.89	6.18	5.31
	龙胆科 Gentianaceae	龙胆属 <i>Gentiana</i>	线叶龙胆 <i>G. lawrencei</i> Burk. var. <i>farreri</i> (I. B. Balf.) T. N. Ho	0.66	0.92	1.35
	龙胆科 Gentianaceae	龙胆属 <i>Gentiana</i>	刺芒龙胆 <i>Gentiana aristata</i> Maxim.	0.35	0.66	—
	龙胆科 Gentianaceae	獐芽菜属 <i>Swertia</i>	獐芽菜 <i>Swertia</i> spp.	0.26	0.84	1.12
	龙胆科 Gentianaceae	假龙胆属 <i>Gentianella</i>	假龙胆 <i>Gentianella limprichtii</i>	—	—	0.26
	堇菜科 Violaceae	堇菜属 <i>Viola</i>	紫花地丁 <i>Viola philippica</i> Cav.	—	0.08	—
	茜草科 Rubiaceae	拉拉藤属 <i>Galium</i>	蓬子菜 <i>G. verum</i> L.	0.23	0.04	0.15
其他 (灌木 Shrub)	忍冬科 Caprifoliaceae	忍冬属 <i>Lonicera</i>	矮生忍冬 <i>Lonicera minuta</i> Batal.	—	—	1.39
种数 Species number				35	27	23

表 3 不同演替状态下植物功能群的重要值

Table 3 Important value of plant functional groups in different succession states

功能群 Functional groups	重要值/% Important value			均值 Average value
	演替状态 A Succession A	演替状态 B Succession B	演替状态 C Succession C	
豆科 Leguminosae	12.63 <sup>a</sup>	8.14 <sup>b</sup>	13.52 <sup>a</sup>	11.43±2.35
莎草科 Cyperaceae	27.64 <sup>a</sup>	28.28 <sup>a</sup>	15.81 <sup>b</sup>	23.91±5.73
禾本科 Gramineae	22.20 <sup>a</sup>	17.48 <sup>b</sup>	23.70 <sup>a</sup>	21.13±2.65
杂类草 Forbs	37.53 <sup>a</sup>	46.10 <sup>b</sup>	45.58 <sup>b</sup>	43.07±3.92

同行不同字母表示差异显著( $P < 0.05$ ).

Different letters on the same line indicate significant difference( $P < 0.05$ ).

宽度整体上呈现下降趋势. 其对放牧干扰响应的变率亦表现为杂类草 > 豆科 > 禾草科 > 莎草科, 其值分别为 46.03%、32.74%、11.00% 和 0.07%. 这也代表了不同功能群对放牧干扰的敏感性. 而基于生态位对能成为处于不同演替状态优势功能群的评判, 尚需结合生态位宽度及其对放牧干扰的应变速率, 其量化特征尚需要做进一步的研究.

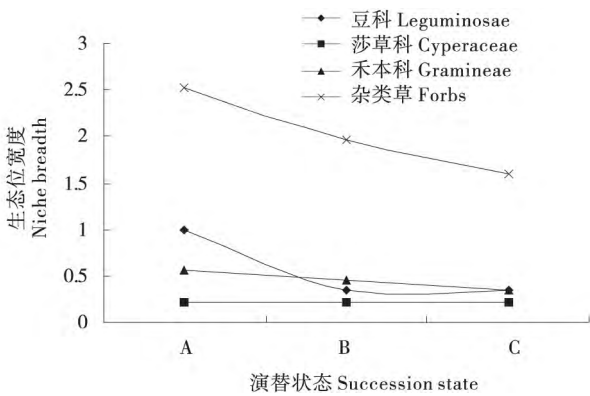


图 1 不同演替状态下植物功能群的生态位宽度

Figure 1 Niche breadth of plant functional groups in different succession state

3.4 地上生物量对放牧干扰的响应

地上生物量是反映植被生长状况和草地生产力的关键指标, 对群落结构和功能对放牧干扰响应的

变化具有重要的指示作用<sup>[11]</sup>. 高寒嵩草草甸地上生物量为 341.91±13.93, 杂类草、禾草科、豆科和莎草科各功能群对其的贡献分别为 48.90%、23.05%、14.10%、13.95%. 随着放牧强度的增大, 高寒嵩草草甸地上生物量呈现“V”字形变化, 最低值出现在状态 B, 且与状态 A、C 呈现显著差异( $P < 0.05$ ). 状态 A 和 C 差异不显著( $P > 0.05$ ).

放牧干扰对不同植物功能群地上生物量的影响存在较大差异. 放牧强度的改变, 使得植物功能群数

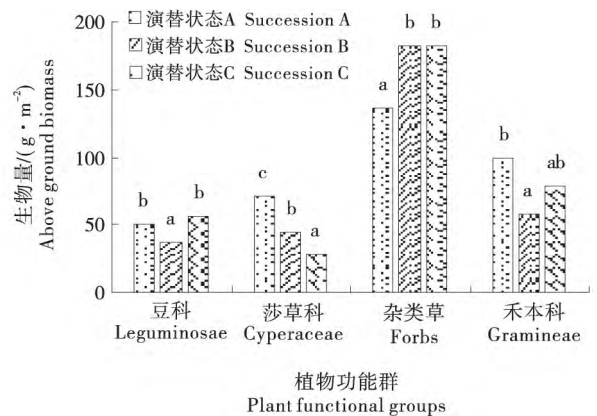


图 2 不同演替状态下植物功能群的地上生物量

Figure 2 Above ground biomass of plant functional groups in different succession state

表 4 植物功能群对放牧反应的相关性分析

Table 4 Correlation analysis of plant function group on grazing response

	禾本科 Gramineae	莎草科 Cyperaceae	豆科 Leguminosae	杂类草 Forbs
禾本科 Gramineae	—	0.569	0.648**	-0.890**
莎草科 Cyperaceae	0.569	—	-0.171	-0.843**
豆科 Leguminosae	0.648**	-0.171	—	-0.295
杂类草 Forbs	-0.295	-0.843**	-0.295	—

\*\*表示差异显著( $P < 0.01$ ).

\*\* indicates significant difference( $P < 0.01$ ).

量特征发生一定的变化,从而影响了其在群落中的地位及作用.随着放牧强度增高,草地中的豆科和禾本科植物均表现为先降低后增高的趋势;杂类草功能群表现为显著的增高的趋势,莎草科功能群表现为一定程度的降低趋势(图 2).从禾草-矮嵩草草甸向小嵩草草甸转化的过程中针叶型植物总体表现为下降趋势,而阔叶植物总体表现为上升趋势.

根据功能群对放牧响应的相关关系规律,将其分成 3 种类型,1 种为协同型,代表功能群为禾本科同豆科功能群,2 者对放牧强度改变的反应相似;1 种为互补型,代表功能群对组为杂类草同禾本科,和杂类草同莎草科,杂类草同这两种功能群之间对放牧强度改变的响应相反;第 3 种为中性型,代表为豆科同莎草科,豆科同杂类草,禾本科同莎草科功能群,它们彼此之间不敏感.

## 4 讨论

### 4.1 植物群落可以通过不同水平的生态位分离维持系统的相对稳定

生态位(ecological niche)对研究植物群落中种群之间的资源利用能力、种间关联、种间竞争等均具有理论和现实意义.研究区域草地处于相同地理单元下,具有相同的地形、地貌及气候特征,且草地土壤发育具有同源性<sup>[12]</sup>,但是当相同草地在区别化经营后,植物群落数量特征发生了明显的分异,而引起该分异的主要原因为放牧压力的不同.

本研究发现,随着放牧压力增加,植物群落地上生物量呈下降趋势.引起植物群落地上生物量下降的主要原因为优良可食性牧草(禾本科和莎草科植物功能群)不同程度的下降.而在小嵩草草甸演替状态,禾本科和莎草科植物的消长变化可以在一定程度上减缓草地的退化,并且这种变化受到气候波动的影响较为明显,因而表现出一定的随机性<sup>[13-14]</sup>,但其总的变化趋势是两者之和有减缓草地地上生物量降低的趋势,这同海北高寒草甸生态系统定位研究站监测结果相似<sup>[15]</sup>.

此外,随着放牧强度的增加,可食性优良牧草在群落中的地位和作用容易受到不同程度的抑制,这同绝大多数放牧草地生态系统的研究相似<sup>[16]</sup>.而当可食性优良牧草被抑制以后,杂类草表现出对剩余

资源利用能力的优越性<sup>[17]</sup>,即在小嵩草草甸草毡表层加厚状态,禾本科、豆科和莎草科植物功能群的地上生物量都被不同程度的抑制时,杂类草的地上生物量仍可以表现出一定程度的上升趋势.从植物功能群在群落中的权重上看,杂类草功能群同禾本科和莎草科功能群在重要值上表现为随退化演替变化的强负相关关系,说明杂类草所利用的资源很可能是禾本科和莎草科被放牧抑制后的剩余资源空间.

豆科植物同禾本科植物功能群之间有强正相关关系,说明两者之间有可能是互惠功能群.首先禾本科植物一般为喜氮植物,这在速效氮匮乏的高寒草甸生态系统中<sup>[18]</sup>,豆科植物的增加有助于改善生态系统的氮素供给能力,提高禾本科植物对逆境的抗干扰能力.高寒草地生态系统总体的特点是随放牧强度增高,植物群落生物量被抑制,但随着草地退化的进行,草地地表出现不同强度的裂缝<sup>[5]</sup>,一定面积的裂缝(5%~30%)对改善土壤的透气透水情况具有重要的促进作用,在一定程度上易形成沃岛效应,使得原本被抑制的多种植物功能群得以恢复,出现了退化过程中系统地境改善,实现自我调节的恢复过程.

### 4.2 植物通过生存策略改变适应干扰环境,最大程度利用环境资源

高寒草地生态系统植物群落总体同外界干扰具有一程度的协同进化关系,草地的进展演替过程伴随着植物群落 R 对策植物数量减少而 K 对策植物数量增高,而退化演替过程则相反.随着放牧干扰强度的增大,植物群落的生存环境发生恶化,K 对策植物,如垂穗披碱草等一些禾本科植物在群落中的比例降低,而 R 对策植物比例升高,如美丽风毛菊等杂类草.且不同植物功能群组中 R 对策与 K 对策植物的比例变化亦不同.

随着放牧强度增加,比例升高最为显著的 R 对策植物是杂类草功能群,其中又以菊科植物最为明显.菊科中一类是以矮火绒为代表的短命速生植物,该类植物的特点是生命周期短,适应性强,且没有明显的光周期.该类植物属于喜光植物,在郁闭度较高的禾草-矮嵩草草甸中,高大的禾本科植物对光线的遮挡影响了其生长发育,导致其长势较弱,而在高大



的禾本科植物被抑制以后,低矮和相对覆盖度较低的草被植物可以一定程度的提高矮火绒的成活率,提高其在群落中的地位和作用.另一类菊科植物以美丽风毛菊为代表,其特点是多年生且种子产出量极高,1个母株在生长季节中可以产生种子,且母株可以存活多年,其种群扩充能力极强,当环境中优势种被抑制后,很容易间接促进该类群的发展,这一方面表现为植物群落对环境资源利用能力的种间调节,另一方面表现为生态系统可以通过种间调节实现资源利用最大化,减弱外界干扰对系统生产能力的影 响,实现生态系统稳定性的最大程度维持.

当然,由于在根据生产利用能力划定的草地功能群中,包含了多种生态功能型植物,因此本研究中,同一功能群类别中的许多植物并没有完全一致的表现.因此,如果未来研究中能够寻找到更好的表征植物群落生产和生态特征的且划分标准较为简单的分类方式,可能对解释植物群落总体对外界干扰的响应与适应具有重要意义.

#### 4.3 草地地表特征的改变同植物演替及稳定性维持机制的响应与耦合关系

高寒草地生态系统是1个集草地、植被、家畜、人类管理于一体的自然经济复合体,草地生态系统的自然资源层面的发展是整个复合体经营运转的基础,而生态系统构建中的植物、土壤和地境同外界干扰之间已经形成了一定程度的自我调节和自我完善的机制.

草毡表层就是高寒草甸生态系统应对放牧践踏而形成的1种自我保护和缓冲<sup>[12]</sup>,但草毡表层的过度发育必然影响土壤的通气透水能力<sup>[20]</sup>,成为草地养分和水分循环入渗的限制性因子及草地恢复的瓶颈因子.而草地生态系统的裂缝则可以缓解这一作用,裂缝是高寒草甸生态系统中广泛存在的一种地境特征,一般出现在高寒小嵩草草甸草毡表层开裂状态,形成原因同植物群落中密丛型植物在群落中和单位土壤表面的比例、数量、活力、放牧强度大小等因素有关<sup>[9]</sup>.一定宽度、长度和面积的裂缝有助于改善土壤的通气透水情况,有利于草地的恢复,在本研究中表现为在小嵩草草甸草毡表层开裂状态(C)禾本科植物和豆科植物功能群的数量和地位的升高,从B状态到C状态,豆科植物的重要值由8.14增加至13.52,禾本科植物由17.48增加至23.70.

同时裂缝中也具有较好的土壤环境状况,形成沃岛效应,在一定程度上可以缓解生态系统的退化进程,促进草地的恢复.

## 5 结 论

生态系统在外界干扰条件下具有明显的自我调节能力,其目的是促进环境资源利用最大化,其手段是充分利用不同植物对干扰的响应策略;同时生态系统也可以通过系统内部各构件对干扰的响应程度不同,缓冲干扰对生态系统的影响;高寒嵩草草甸具有较为明显的自组织稳定机制,如果被破坏,也将成为草地恢复的契机,如裂缝的出现.

#### 参 考 文 献

- [1] 苗福泓. 青藏高原东北缘草地植物群落对放牧利用强度和降水变异的响应[D]. 兰州:兰州大学,2015.
- [2] 张中华,周华坤,赵新全,等. 青藏高原高寒草地生物多样性与生态系统功能的关系[J]. 生物多样性,2018,26(2):111-129.
- [3] 陈骥. 模拟增温和围栏封育对青海湖北岸高寒草甸化草原生态系统碳交换影响[D]. 北京:中国科学院研究生院,2015.
- [4] 林丽,张德罡,曹广民,等. 放牧强度对高寒嵩草草甸土壤养分特性的影响[J]. 生态学报,2016,36(15):4664-4671.
- [5] 牛钰杰,杨思维,王贵珍,等. 放牧强度对高寒草甸土壤理化性状和植物功能群的影响[J]. 生态学报,2018,38(14):5006-5016.
- [6] 胡燕. 青藏高原高寒草甸群落功能对物种丧失的响应[D]. 兰州:兰州大学,2018.
- [7] 杨思维. 高寒草甸植物群落与土壤对短期放牧的响应研究[D]. 兰州:甘肃农业大学,2017.
- [8] 曹广民,杜岩功,梁东营,等. 高寒嵩草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理[J]. 山地学报,2007(6):641-648.
- [9] 林丽,张德罡,曹广民,等. 高寒嵩草草甸植物群落数量特征对不同利用强度的短期响应[J]. 生态学报,2016,36(24):8034-8043.
- [10] 曹广民,龙瑞军. 放牧高寒嵩草草甸的稳定性及自我维持机制[J]. 中国农业气象,2009,30(4):553-559.

(下转第152页)

- and two subsequent rice crops in Dongting Lake Plain, Hunan, China[J]. *Soil Tillage Research*, 2012(124): 95-101.
- [10] 潘福霞, 鲁剑巍, 刘威, 等. 三种不同绿肥的腐解和养分释放特征研究[J]. *植物营养与肥料学报*, 2011, 17(1): 216-223.
- [11] 张春, 杨万忠, 韩清芳, 等. 夏闲期种植不同绿肥作物对土壤养分及冬小麦产量的影响[J]. *干旱地区农业研究*, 2014, 32(2): 66-72, 84.
- [12] 鲍士旦. *土壤农化分析(第三版)*[M]. 北京: 中国农业出版社, 2007.
- [13] 何亮珍, 郭嘉, 付爱斌, 等. 双季稻冬闲田种植绿肥对土壤理化性质的影响[J]. *作物研究*, 2017, 31(4): 405-407, 414.
- [14] 杨晓晖, 王葆芳, 江泽平. 乌兰布和沙漠东北缘三种豆科绿肥植物生物量和养分含量及其对土壤肥力的影响[J]. *生态学杂志*, 2005(10): 1134-1138.
- [15] 于凤芝, 曹卫东, 高同彬, 等. 黑龙江主要绿肥品种肥料价值和饲料价值的比较[J]. *中国土壤与肥料*, 2010(4): 69-72.
- [16] 党廷辉. 黄土旱塬区轮作培肥试验研究[J]. *土壤侵蚀与水土保持学报*, 1998, 4(3): 44-47.
- [17] 彭映平, 和文祥, 王紫泉, 等. 黄土高原旱区绿肥定位试验土壤化学性质及酶活性特征研究[J]. *西北农林科技大学学报(自然科学版)*, 2015, 43(9): 131-138, 149.
- [18] 杜威, 王紫泉, 和文祥, 等. 豆科绿肥对渭北旱塬土壤养分及生态化学计量学特征影响[J]. *土壤学报*, 2017, 54(4): 999-1008.
- [19] 杨文叶, 王忠, 李丹, 等. 不同冬绿肥对水稻田土壤有机质及酸碱度的影响[J]. *浙江农业科学*, 2017, 58(2): 239-240.
- [20] 刘晓霞, 陶云彬, 章日亮. 不同绿肥连续还田对水稻产量和土壤肥力的影响[J]. *浙江农业科学*, 2016, 57(9): 1379-1382.
- [21] 贺丹峰, 周冀衡, 张毅, 等. 云南省罗平烟区植烟土壤 pH 分布特征及其与土壤养分的相关性[J]. *作物研究*, 2016, 30(2): 136-141.
- [22] 高科, 盖艾鸿, 潘韬, 等. 黄河源区土壤水分空间变异及其主控因子[J]. *甘肃农业大学学报*, 2019, 54(1): 166-174.
- [23] 宿婷婷, 马红彬, 周瑶, 等. 黄土丘陵典型草原土壤理化性质对生态恢复措施的响应[J]. *草业学报*, 2019, 28(4): 34-46.

(责任编辑 汪丹丹)

(上接第 144 页)

- [11] 杜家丽. 物种多样性和功能群多样性对地上净初级生产力的相对贡献[D]. 西安: 陕西师范大学, 2016.
- [12] 罗久富, 周金星, 赵文霞, 等. 围栏措施对青藏高原高寒草甸群落结构和稳定性的影响[J]. *草业科学*, 2017, 34(3): 565-574.
- [13] 张法伟, 李跃清, 李英年, 等. 高寒草甸不同功能群植被盖度对模拟气候变化的短期响应[J]. *草业学报*, 2010, 19(6): 72-78.
- [14] 牛克昌. 青藏高原高寒草甸群落主要组种繁殖特征对施肥和放牧的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2008.
- [15] 李以康, 张法伟, 林丽, 等. 青海湖区紫花针茅草原封育导致的土壤养分时空变化特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2012, 18(1): 23-29.
- [16] 王靖. 不同植物功能群剔除对矮高草草甸物种多样性和生产力之间关系的影响[D]. 西宁: 青海师范大学, 2016.
- [17] 石明明, 牛得草, 王莹, 等. 围封与放牧管理对高寒草甸植物功能性状和功能多样性的影响[J]. *西北植物学报*, 2017, 37(6): 1216-1225.
- [18] 林丽, 李以康, 张法伟, 等. 高寒矮嵩草群落退化演替系列氮、磷生态化学计量学特征[J]. *生态学报*, 2013, 33(17): 5245-5251.
- [19] 曹广民, 林丽, 张法伟, 等. 青藏高原高寒矮嵩草草甸稳定性的维持、丧失与恢复[J]. *草业科学*, 2010, 27(8): 34-38.
- [20] 林丽. 高寒草甸不同演替状态下植物、土壤对放牧强度的响应与适应[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2017.

(责任编辑 汪丹丹)