

围封对退化矮嵩草草甸群落结构和主要种群空间分布格局的影响

晁增国^{1,2}, 汪诗平^{1*}, 徐广平^{1,2}, 胡宜刚^{1,2}, 张振华^{1,2}

(1 中国科学院 西北高原生物研究所 高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001; 2 中国科学院 研究生院, 北京 100049)

摘要: 通过研究围封 1 年后中度退化的矮嵩草草甸(夏季牧场)群落结构的变化, 探讨主要植物种群在小尺度(50 cm × 50 cm)上的空间分布格局, 并从生活史特征和生态适应对策等角度探讨产生和维持这些格局的机理。结果表明, 围封 1 年显著降低了群落中主要种群矮嵩草(*Kobresia humilis*)、高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)和雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)的重要值, 而增加了线叶龙胆(*Gentiana farreri*)的重要值; 显著增加了群落的地上生物量和总生物量, 但对地下生物量和群落多样性的影响不显著。围封使退化矮嵩草草甸主要种群矮嵩草、高山唐松草、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、线叶蒿草(*Kobresia capillifolia*)和金露梅(*Potentilla fruticosa*)等空间分布格局从放牧后的随机分布向聚集分布发展, 而雪白委陵菜、重齿风毛菊(*S. katochaete* Maxim)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)和美丽风毛菊(*Saussurea pulchra*)等种群的空间分布格局没有发生改变; 但黑褐苔草(*Carex atrofusca*)的空间格局从放牧后的聚集分布转向随机分布。因此, 退化的矮嵩草草甸在围封的初始阶段, 由于避免了家畜的选择性采食及其践踏作用, 首先可能是使主要种群的空间分布格局有从随机分布向聚集分布变化的趋势, 从而使小尺度的种间隔离来降低种间的竞争强度, 从而改变了不同物种对资源和空间的竞争能力, 进而推动群落物种组成和结构的恢复演替。

关键词: 恢复; 退化矮嵩草草甸; 群落结构; 种群; 空间分布格局

中图分类号: Q948.1 文献标识码: A

Effect of Fencing on Community Structure and Distribution Patterns of Main Populations in Degraded *Kobresia humilis* Meadow

CHAO Zeng-guo^{1,2}, WANG Shi-ping^{1*}, XU Guang-ping^{1,2}, HU Yi-gang^{1,2}, ZHANG Zhen-hua^{1,2}

(1 Key Laboratory of Adaptive and Evolution of Plateau Biology, Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810001, China; 2 Graduate School of the Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China)

Abstract: The experiment was conducted on the change of community structure, spatial distribution patterns of the main populations on the small scale (50 cm × 50 cm) in moderately degraded *Kobresia humilis* meadow enclosed for one year. The results showed the important values of the main populations, including *Kobresia humilis*, *Thalictrum alpinum* and *Potentilla nivea*, decreased significantly, however, the important value of *Gentiana farreri* increased significantly. The aboveground biomass and the total biomass increased distinctly, but the effect of fencing on the underground biomass and plant diversity was not significant. Enclosing made the spatial distribution patterns of the main populations (*Kobresia humilis*, *Thalictrum alpinum*, *Polygonum viviparum*, *Kobresia capillifolia* and *Potentilla fruticosa*) in the degenerated *Kobresia*

收稿日期: 2008-07-05; 修改稿收到日期: 2008-11-01

基金项目: 中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-YW-N-04, KZCX2-XB2-06-01); “百人计划”择优支持项目资助

作者简介: 晁增国(1979-), 男, 在读硕士研究生, 主要从事草地生态学研究。E-mail: chaozengguo@163.com

* 通讯作者: 汪诗平, 研究员, 主要从事草地生态研究工作。E-mail: wangship2008@yahoo.cn

humilis meadow change from random distribution under grazing condition to aggregated distribution. The distribution patterns of *Potentilla nivea*, *S. katochaete* Maxim, *Leontopodium nanum* and *Saussurea pulchra* were not changed. However, the pattern of *Carex atrofusca* was changed from aggregated distribution outside fence to random distribution inside fence. Therefore, at the early stage of restoration, it was possible that the spatial distribution patterns of the main populations were changed because of lack of diet selection and trampling, and there was a tendency that main populations were changed from random distribution to aggregated distribution. Our results suggest that small scale inter-specific isolation may decrease the intensity of inter-specific competition and change the abilities of different species to compete for resources and space, finally it will drive restoration succession of community composition and structure for the degraded alpine meadow.

Key words: restoration; *Kobresia humilis* meadow; community structure; populations; spatial distribution patterns

草原退化已成为中国甚至世界性的资源和环境问题之一。放牧是施加于草地的主要干扰类型^[1]。随着人口的增加和草地畜牧业的发展,人类活动特别是过度放牧正在以前所未有的规模和强度影响并改变着青藏高原的生态环境,加之鼠虫害和气候变化的影响,使得高寒草地生态状况严重退化。目前,许多学者对不同退化程度的高寒草甸的恢复模式进行了跟踪研究^[2-9]。然而,这些研究大多是对恢复状态和结果的描述,很少从植物个体或种群的生活史特征和资源利用对策等角度探讨退化草甸的恢复过程和机理。

种群分布格局是植物种群生物学特性对环境条件长期适应和选择的结果^[10-12]。无论是群落的优势种还是伴生种,由于植物与环境之间存在着不间断的相互作用、相互影响,植物种群的分布格局随着环境的变化而发生变化,植物种群分布格局受种群自身的生物学特性(如繁殖方式等)、放牧活动(如放牧产生空地斑块)、植物种群个体之间及其所在的植物群落中其它物种之间的种内种间关系(如竞争)等因素的影响^[13,14]。因此,植物空间分布格局的研究对于确定种群特征、种间关系以及种群与环境之间的关系具有非常重要的作用,是植物群落空间结构的基本组成要素,在测定分布格局的基础上进一步揭示群落的特征与本质十分必要^[10,15]。许多研究表明,植物个体是在 2~5 cm 的很小空间范围内(邻域)感受其周围的生物和非生物环境^[13,14,16-18],正是因为仅仅几厘米尺度上的空间结构可能影响着种群水平的行为,因此,小尺度空间结构更能从生物学上准确地揭示植物个体周围的局部空间结构^[13,19]。对草地生态系统而言,研究小尺度水平上的草地群落结构及其主要种群空间格局,结合草地所处的具体生境,可以进一步探讨产生该格局的决定因素以

及维持这些格局的机理,进而揭示退化植物群落的恢复过程和机理。

因此,本实验通过对围封条件下的退化矮嵩草甸群落结构和主要种群小尺度空间分布格局变化进行了研究,初步探讨以下两个科学问题:(1)退化矮嵩草甸围封后主要植物种群小尺度空间格局是如何变化的?(2)物种小尺度空间格局的变化是否驱动了植物群落的恢复演替?

1 研究地自然概况

研究地设在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(海北站)。海北站地处青藏高原东北隅祁连山北支冷龙岭东段南麓坡地,地理位置为 37°29'N~37°45'N,101°12'E~101°23'E。站区地形开阔,海拔 3 200~3 600 m。该地区具明显的高原大陆性气候,东南季风及西南季风微弱。气温极低,无明显四季之分,仅有冷暖季之别,干湿季分明;地区年平均气温 -1.7℃,最暖的 7 月份平均气温 9.8℃,最冷的 1 月份平均气温 -14.8℃;年降水量 580 mm 左右,降水主要集中于暖季的 5~9 月份,占年降水量的 80%。表现出冷季寒冷、干燥、漫长,暖季凉爽、湿润、短暂的特点。研究地点选择在海北站干柴滩海拔 3 600 m 的夏季放牧草地上,除建群种矮嵩草外,主要优势种还有重齿风毛菊、雪白委陵菜、高山唐松草、金露梅等。土壤为草毡寒冻雏形土(Mat-Cryic Cambisols)。因受低温环境影响,植被生长低矮,植物初级生产力较低,土壤发育年轻,土层浅薄,有机质含量丰富^[20]。

2 研究方法

2.1 野外取样

样地自 2006 年秋季开始进行围栏封育,面积 4

m × 20 m, 栏内实行禁牧。栏外为夏季自由放牧草场, 其它时间受放牧影响很少。2007年8月中下旬在试验样地进行了群落调查和生物量的测定工作。围栏内、外各利用两条20 m的样线, 间隔5 m做1个50 cm × 50 cm的样方, 栏内、外共20个样方2个重复(每条样线为1个重复); 采用相邻格子样方法, 利用5 cm × 5 cm的小格子作为基本的最小格子单位, 共100个这样的小格子; 然后利用针刺法观测与每个格子的左上交叉点相接触的植物, 并按顺序记录下每种植物出现的位置、次数及高度, 然后齐地面分种剪下地上部分, 同时用根钻法分2层(0~10 cm和10~20 cm)测定群落地下生物量, 所有样品均在80℃的烘箱中烘干至恒重。调查时对双子叶植物以植株为单位、单子叶植物以枝条数为单位进行密度统计记录。

2.2 数据分析

2.2.1 主要种群重要值的计算^[21]

重要值(IV) = (相对盖度 + 相对高度 + 相对地上生物量) / 3

2.2.2 多样性指数、均匀度指数的计算^[22]

丰富度指数: $R = S$

群落多样性指数的计算采用 Shannon-Wiener 指数:

$$H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

均匀度指数的计算采用 Pielou 指数:

$$J = \left(\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i \right) / \ln S$$

式中, P_i 为种 i 的相对重要值 [(相对高度 + 相对盖度 + 相对生物量) / 3], S 为种 i 所在样方的物种总数。

2.2.3 种群空间格局的计算 本研究采用负二项参数、Cassie 指标和聚块性指标对种群空间格局进行测度, 各数学模型公式及意义如下^[11]。

(1) 负二项参数 (K): $K = \frac{\overline{m^2} - \overline{m}^2}{\overline{m} - \overline{m}^2} = f(x) / N$, 式中, f 为测得的样方数, x 为每样方的个体数, N 为样方数。 $s^2 = f(x - \overline{m}^2) / (N - 1)$, $N - 1$ 为自由度。如果 K 值趋于无穷大(一般为8以上), 则逼近 Poisson 分布(随机分布)。

(2) Cassie 指标 (C_A): $C_A = \frac{1}{K}$, 式中, K 为负二项分布参数; $C_A = 0$ 为随机分布, $C_A > 0$ 为聚集分布; $C_A < 0$, 为均匀分布。

(3) 聚块性指标 (m^* / m): 定义为平均拥挤度

(m^*) 与平均密度 (m) 的比率: $\frac{m^*}{m} = 1 + \frac{1}{K}$, 显然用样本估计值 x^m 代替 (m^*) 用 x 代替 (m), 有 $\frac{x^m}{x} = 1 + \frac{1}{K}$, 式中, m 为平均数; K 为负二项分布值; $\frac{m^*}{m} = 1$ 时为随机分布; $\frac{m^*}{m} < 1$ 时为均匀分布; $\frac{m^*}{m} > 1$ 时为聚集分布。

3 结果与分析

3.1 主要种群空间分布格局

通过围栏内、外的比较发现(表1), 围封1年后退化矮蒿草草甸建群种矮蒿草种群的各项指数均表明该种群呈聚集分布; 而在围栏外继续放牧条件下, 负二项参数 $14.3 > 8$, 种群呈随机分布; Cassie 指标 $0.1 > 0$ 和聚块性指标 $1.1 > 1$, 虽然表现为聚集分布, 但聚集程度减弱, 趋向于随机分布。因此, 围封1年增加了矮蒿草种群的聚集分布强度, 而围栏外继续夏季自由放牧使得矮蒿草种群的空间分布由聚集分布趋向为随机分布。类似地, 围封1年使得高山唐松草、珠芽蓼、线叶蒿草和金露梅等的空间分布格局发展为聚集分布, 但对雪白委陵菜、重齿风毛菊、矮火绒草和美丽风毛菊而言, 围封虽然没有使它们的空间分布格局发生大的改变(围栏内、外都是聚集分布), 但经过1年的围封, 测度它们空间分布格局的负二项参数都降低了, Cassie 指标和聚块性指标都提高了, 说明聚集强度在增大。而围封使黑褐苔草的空间格局从放牧下的聚集分布转向随机分布(表1)。从分析的结果可以看出, 负二项参数、Cassie 指标和聚块性指标都能用来测度种群空间分布格局, 但相对于其他两个指标而言, 负二项参数在判断格局类型时更敏感, 所以本研究在判断格局类型时以负二项参数为主。

3.2 主要种群重要值

围栏内、外所有样方中出现的总物种数分别为51和44种, 但表2中的11种主要植物, 其地上生物量分别占围栏内、外群落地上生物量的72.5%和80.7%。从表2可以看出, 围封显著增加了所有植物的高度; 显著降低了雪白委陵菜和珠芽蓼的盖度, 而增加了黑褐苔草、线叶蒿草和线叶龙胆的盖度。由于地上生物量主要与植物高度和盖度的乘积正相关, 围封对不同植物种群的地上生物量的影响取决于对这两个参数影响的净效应, 如围封后雪白委陵菜种群地上生物量的下降主要是由于围封显著降低

表 1 围栏内外矮蒿草群落主要种群空间分布格局

Table 1 Spatial distribution patterns of dominant plant populations in *K. humilis* community inside and outside of fence

种名 Species	处理 Treatment	负二项参数 K	Cassie 指标 C_A	聚块性指标 m^*/m	结果 Result
矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i>	围栏内 Inside fence	3.8	0.3	1.3	聚集分布 Aggregated distribution
	围栏外 Outside fence	14.3	0.1	1.1	随机分布 Random distribution
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	围栏内 Inside fence	3.0	0.4	1.4	聚集分布 Aggregated distribution
	围栏外 Outside fence	5.0	0.2	1.2	聚集分布 Aggregated distribution
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	围栏内 Inside fence	6.1	0.2	1.2	聚集分布 Aggregated distribution
	围栏外 Outside fence	17.0	0.1	1.1	随机分布 Random distribution
重齿风毛菊 <i>Saussurea katochaete</i>	围栏内 Inside fence	1.7	0.6	1.5	聚集分布 Aggregated distribution
	围栏外 Outside fence	6.6	0.2	1.2	聚集分布 Aggregated distribution
矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	围栏内 Inside fence	1.4	0.7	1.7	聚集分布 Aggregated distribution
	围栏外 Outside fence	3.1	0.3	1.3	聚集分布 Aggregated distribution
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	围栏内 Inside fence	0.7	1.5	2.5	随机分布 Random distribution
	围栏外 Outside fence	40.7	0.0	1.0	随机分布 Random distribution
美丽风毛菊 <i>Saussurea pulchra</i>	围栏内 Inside fence	3.0	0.3	1.3	聚集分布 Aggregated distribution
	围栏外 Outside fence	4.0	0.3	1.3	聚集分布 Aggregated distribution
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	围栏外 Outside fence	0.7	1.5	2.5	聚集分布 Aggregated distribution
	围栏内 Inside fence	14.0	0.1	1.1	随机分布 Random distribution
黑褐苔草 <i>Carex atrofusca</i>	围栏内 Inside fence	14.9	0.1	1.1	随机分布 Random distribution
	围栏外 Outside fence	5.7	0.2	1.2	聚集分布 Aggregated distribution
线叶蒿草 <i>Kobresia capillifolia</i>	围栏内 Inside fence	2.6	0.4	1.4	聚集分布 Aggregated distribution
	围栏外 Outside fence	64.8	0.0	1.0	随机分布 Random distribution

了其盖度,而重齿风毛菊主要是通过影响其高度的变化而影响其地上生物量的,但对于线叶龙胆、黑褐苔草和线叶蒿草种群而言,围封使得他们的高度和盖度都显著增加,进而导致种群地上生物量的显著增加。同时发现,围封 1 年显著增加了雪白委陵菜、重齿风毛菊、金露梅和线叶龙胆种群个体地上生物量(种群地上生物量/密度),说明这些植物是通过小型化而适应放牧的。但所有植物种群地上生物量占群落地上生物量的比例变化不显著($P > 0.05$)。封育 1 年后,退化矮蒿草甸主要优势植物矮蒿草、雪白委陵菜和高山唐松草的重要值显著降低,而线叶龙胆重要值显著增加,其他植物重要值变化不显著(表 2)。

3.3 群落多样性及生物量

物种多样性反映了生物群落功能的组织特征,是群落中关于丰富度和均匀度的一个函数,用多样性可以定量地分析群落的结构和功能^[3]。围栏内物种多样性指数为 5.33,均匀度指数为 1.77;而围栏外分别为 5.36 和 1.73,围栏内外的多样性指数和均匀度指数差异都不显著($P > 0.05$)。

从图 1 可以看出,围封 1 年显著提高了群落地上生物量和总生物量,但对地下生物量影响不显著。围栏内地下、地上生物量的比值为 19.1,而围栏外为 29.2,围封显著降低了地下与地上生物量的比值,主要原因是围栏外地上生物量被放牧家畜采食的缘故。

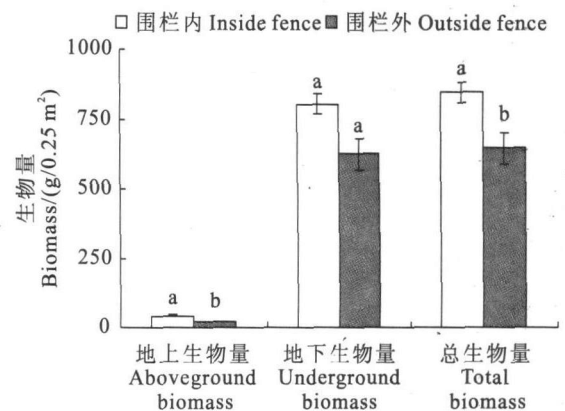


图 1 围栏内外矮蒿草群落地上地下生物量比较
Fig. 1 Biomasses of aboveground, underground and total (aboveground + underground) of *K. humilis* community inside and outside fence

表2 围栏内外主要植物种群特征

Table 2 The characteristics of main populations inside and outside of fence

种名 Species	处理 Treatment	高度 Height /cm	盖度 Cover/ %	生物量 Biomass /(g/0.25 m ²)	重要值 Important value	个体生物量 Individual biomass /(g/unit)
矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i>	围栏内 Inside fence	2.3 ±0.2a	0.08 ±0.05a	7.42 ±0.88a	0.33 ±0.02b	1.62 ±0.40a
	围栏外 Outside fence	1.4 ±0.1b	0.11 ±0.05a	4.87 ±0.87a	0.54 ±0.17a	0.46 ±0.15a
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	围栏内 Inside fence	1.5 ±0.1a	0.06 ±0.01b	1.33 ±0.28b	0.19 ±0.01b	0.27 ±0.01a
	围栏外 Outside fence	0.8 ±0.1b	0.19 ±0.03a	3.32 ±0.63a	0.34 ±0.02a	0.17 ±0.01b
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	围栏内 Inside fence	1.8 ±0.1a	0.13 ±0.02a	2.84 ±0.44a	0.25 ±0.01b	0.28 ±0.10a
	围栏外 Outside fence	0.8 ±0.1b	0.18 ±0.02a	2.34 ±0.27a	0.32 ±0.18a	0.14 ±0.01a
重齿风毛菊 <i>S. katochaete</i>	围栏内 Inside fence	1.7 ±0.1a	0.1 ±0.18a	6.89 ±2.0a	0.24 ±0.03a	0.66 ±0.01a
	围栏外 Outside fence	0.7 ±0.1b	0.05 ±0.01a	1.41 ±0.26b	0.25 ±0.03a	0.31 ±0.00b
矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	围栏内 Inside fence	2.3 ±0.2a	0.04 ±0.01a	0.79 ±0.34a	0.26 ±0.04a	0.19 ±0.01a
	围栏外 Outside fence	1.0 ±0.1b	0.06 ±0.01a	1.13 ±0.32a	0.34 ±0.03a	0.18 ±0.02a
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	围栏内 Inside fence	5.2 ±2.5a	0.03 ±0.01b	0.95 ±0.48a	0.49 ±0.11a	0.21 ±0.10a
	围栏外 Outside fence	0.9 ±0.1b	0.08 ±0.01a	0.49 ±0.12a	0.30 ±0.01a	0.05 ±0.00a
美丽风毛菊 <i>Saussurea pulchra</i>	围栏内 Inside fence	1.7 ±0.1a	0.05 ±0.01a	2.09 ±0.52a	0.22 ±0.01a	0.41 ±0.06a
	围栏外 Outside fence	0.6 ±0.1b	0.05 ±0.01a	1.47 ±0.23a	0.21 ±0.03a	0.39 ±0.06a
金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	围栏内 Inside fence	3.3 ±0.3a	0.07 ±0.03a	1.78 ±0.64a	0.38 ±0.06a	0.31 ±0.01a
	围栏外 Outside fence	1.7 ±0.4b	0.04 ±0.01a	0.66 ±0.14a	0.55 ±0.09a	0.18 ±0.01b
黑褐苔草 <i>Carex atrofusca</i>	围栏内 Inside fence	3.2 ±0.1a	0.26 ±0.03a	3.07 ±0.42a	0.42 ±0.02a	0.12 ±0.02a
	围栏外 Outside fence	1.4 ±0.1b	0.03 ±0.01b	0.70 ±0.15b	0.46 ±0.02a	0.08 ±0.02a
冷地早熟禾 <i>Poa crymophila</i>	围栏内 Inside fence	3.9 ±0.6a	0.04 ±0.02a	0.70 ±0.27a	0.49 ±0.05a	0.53 ±0.25a
	围栏外 Outside fence	1.7 ±0.3b	0.01 ±0.00a	0.49 ±0.15a	0.41 ±0.09a	0.31 ±0.11a
线叶蒿草 <i>Kobresia capillifolia</i>	围栏内 Inside fence	3.9 ±0.2a	0.10 ±0.02a	1.14 ±0.31a	0.48 ±0.03a	0.13 ±0.04a
	围栏外 Outside fence	1.8 ±0.1b	0.03 ±0.01b	0.16 ±0.09b	0.50 ±0.07a	0.05 ±0.02a
线叶龙胆 <i>Gentiana farrieri</i>	围栏内 Inside fence	2.6 ±0.4a	0.10 ±0.02a	1.29 ±0.31a	0.32 ±0.07a	1.17 ±0.32a
	围栏外 Outside fence	0.6 ±0.1b	0.02 ±0.01b	0.16 ±0.09b	0.08 ±0.04b	0.17 ±0.04b

注:表中数据为平均值 ±标准误,不同字母间表示围栏内外在 0.05 水平上的差异显著性。

Note: The data in this table are average value ±standard error, the different normal letters mean significant differences between inside and outside fence at the 0.05 level.

4 讨论

4.1 种群空间分布格局的变化

植物群落中种群的空间分布格局受到多种因素的影响,如生境的空间异质性、植物繁殖体的传播、植物之间的相互作用及外界干扰的作用(放牧)等等,同时空间分布格局也是种群对生境长期适应的表现^[13,14,16-19,23]。种群分布格局的变化,反映了种群生存的策略或进化适应机制有利于获取足够的资源^[24]。本实验发现,除黑褐苔草外,长期自由放牧导致矮蒿草草甸主要种群空间格局大多偏向随机分布,而在围栏封育下又向聚集分布方向发展,这与杨利民等^[25]及其他相关研究结果基本一致^[26,27]。

具有不同生活型的植物对围封产生了不同的响应。矮蒿草和线叶蒿草属于密丛根茎型植物,是高

寒草甸的建群种^[28],在长期自由放牧下呈随机分布状态。矮蒿草根系发达,以营养繁殖为主,能形成致密的草甸,在小范围内呈聚集分布,但在长期的自由放牧压力下,牲畜频繁的践踏抑制了矮蒿草分蘖的增加,生殖分株数量也随之减少,甚至在过度放牧下,矮蒿草会大量死亡,草地出现土斑块,逐渐变大成片,最终可能形成“黑土滩”^[29]。而当放牧压力一旦解除,矮蒿草的优势就会得到发挥,这一点从围栏内矮蒿草种群聚集强度增大的变化中可以得到验证。而对莲座型植物重齿风毛菊和美丽风毛菊来说,叶片的贴地伸张使其在与其它植物的竞争中占据更多的地表空间^[28],但在放牧干扰下,它们的这种特性就会受到极大的抑制,聚集分布的强度也随之减弱。珠芽蓼是直立根茎型植物^[28],以种子繁殖为主。大多数靠种子繁殖的植物其种子成熟后一般

会落在其母体的周围^[30],但是种子被动传播在一定程度上会破坏物种聚集分布的形成,诸如一阵风能使种子的传播距离延长^[31],而放牧牛羊的采食和携带,使珠芽蓼种子的传播带有很大的不确定性,为其种群随机分布提供了可能。金露梅是高寒灌丛种,其死亡枝的个体重和死亡率随着放牧强度的增加而增加^[28],导致金露梅在放牧下的分枝数要少于围封下的分枝数。与其它植物不同的是,根茎型植物^[28]黑褐苔草在放牧下却呈聚集分布,在围封下呈随机分布,这主要与黑褐苔草生物学特性及其对干扰(放牧)的适应有关。汪诗平等^[32]对内蒙古典型草原的研究发现,对于根茎植物如羊草、冰草和寸草苔来说,放牧可使这些植物的根茎节间距变短,增加单位根茎长度的茎节数而有利于萌生更多的枝条。在围封下,由于受到密丛型植物如禾草和嵩草等的抑制,为了避免与其他植物对同一资源(空间)的竞争,黑褐苔草可能使根状茎伸长,根状茎节间距变长,在竞争相对减弱的地方破土而出,这可能是其在围栏中呈随机分布的一个重要原因。这些现象支持了傅星等^[33]研究得出的结论即“一般认为,种群小规模分布格局是由植物本身的生物学特性所决定的,大规模的格局主要是由环境因子的影响决定的,此外,种内种间关系也在一定程度上起作用”。另外,从个体生物量大小变化的数据看,多数植物在放牧时小型化是其对放牧的适应^[34],个体变小但数量增加可能使得其分布格局趋向于随机分布。

4.2 种群特征值的变化

与自由放牧下退化矮嵩草群落相比,围封1年后矮嵩草群落主要种群特征值发生了不同变化。围封显著增加了所有植物的高度,但在盖度、生物量和重要值方面,各种植物却有了不同的反应,如围封只使黑褐苔草和线叶嵩草盖度和地上生物量显著增加。重要值方面,除线叶龙胆重要值增加显著外,多

数物种重要值并没有发生明显变化,甚至部分物种重要值出现了显著下降的情况,如矮嵩草、雪白委陵菜和高山唐松草。这些表明,在围封下各种植物的特征值发生了不同消长,这可能与它们的生物学特性及其对竞争的反应不同有关。一些研究发现,植物间竞争能力的差异可能由扎根类型和深度、植物大小、生长率、高度、截留光的能力或其它特征共同决定^[35]。

4.3 群落多样性及生物量的变化

经过1年的封育,退化矮嵩草甸群落得到了一定的恢复,群落的地上生物量和总生物量增加明显,这与周华坤等^[7]得出的经过5年的封育,退化矮嵩草甸地上生物量增加但不显著的结论略有不同,可能与随着围封时间的延长,枯草增多抑制了植物的生长有关。说明短期的围封对轻中度退化草场生物量的提高作用明显,但随着封育时间的延长这种作用可能反而降低。另外,群落的多样性指数和均匀度指数差异都不显著,由此可以得出群落的变化可能首先从群落中植物空间格局的变化开始的。因此,种群空间分布格局的变化可能驱动了退化草地群落的恢复演替。

5 结 论

对于中度退化的矮嵩草甸,围封初期(1年)可以显著提高群落地上生物量和地上地下总生物量,但对群落的物种组成和植物多样性影响不大。围封促使主要植物种群(如矮嵩草)向更聚集方式的空间分布,这可能有利于通过种内聚集而降低种间的竞争强度,从而更有利于恢复该种群在群落中的地位和重要性。因此,退化草原围封后,植物种群小尺度空间格局的变化可能是恢复演替的主要驱动力之一。

参考文献:

- [1] JIANG XL(江小蕾),ZHANG W G(张卫国),YANG ZH Y(杨振宇),*et al.* The influence of disturbance on community structure and plant diversity of alpine meadow[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报),2003,23(9):1479-1485(in Chinese).
- [2] 张松林,周兴民. 施肥对矮嵩草甸地上生物量的影响[A]. 高原生物学集刊[C]. 1986,(5):7-12.
- [3] 王启基,周兴民,沈振西,等. 不同调控策略下退化草地植物群落结构及其多样性分析[A]. 中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站. 高寒草甸生态系统(第4集)[C]. 北京:科学出版社,1995:269-280.
- [4] WANG Q J(王启基),SHI HL(史惠兰),JING Z CH(景增春),*et al.* Recovery and benefit analysis of ecology on degraded natural grassland of the source region of Yangze and Yellow Rivers[J]. *Patacul Tural Science*(草业科学),2004,21(12):25-29(in Chinese).
- [5] MA Y SH(马玉寿),LIANG B L(朗百宁),LI Q Y(李青云),*et al.* Study on rehabilitating and rebuild technologies for degenerated alpine

- meadow in the Changjiang and Yellow river source region[J]. *Patacul Tural Science*(草业科学),2002,19(9):1-5(in Chinese).
- [6] MA Y SH(马玉寿),LIANG B L(朗百宁),LI Q Y(李青云),*et al.* Effect of fertilizing nitrogen rate and time on *Kobresia pygmaea* meadow grassland[J]. *Patacul Tural Science*(草业科学),2003,20(3):47-49(in Chinese).
- [7] ZHOU H K(周华坤),ZHOU L(周立),LIU W(刘伟),*et al.* The influence of fencing on degraded *kobresia humilis* meadows and non-degraded[J]. *Grassland of China*(中国草地),2003,25(5):53-57(in Chinese).
- [8] ZHOU H K(周华坤),ZHOU L(周立),ZHAO X Q(赵新全),*et al.* Effect of fencing on lightly and heavily graving *potentilla fruticosa* shrublands[J]. *Acta A grestia*(草地学报),2004,12(2):140-144(in Chinese).
- [9] ZHOU H K(周华坤),ZHAO X Q(赵新全),*et al.* A study on correlations between vegetation degradation and soil degradation in the 'Alpine Meadow' of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Prataculture Sinica*(草业学报),2005,14(3):31-40(in Chinese).
- [10] GITTINS R. Canonical analysis review with applications in ecology[M]. Berlin:Springer Verlag,1985.
- [11] 张文辉.裂叶沙参种群生态学[M].哈尔滨:东北林业大学出版社,1998:46-48.
- [12] 彭少麟.南亚热带森林群落生态学[M].北京:科学出版社,1996:114-124.
- [13] LIU ZH G(刘振国),LI ZH Q(李镇清). Perspectives on small scale spatial structure of plant species in plant communities[J]. *Acta Phytocologica Sinica*(植物生态学报),2005,29(6):1020-1028(in Chinese).
- [14] LIU ZH G(刘振国),LI ZH Q(李镇清),IVAN N JAN B. Fine-scale spatial pattern of *Cleistogenes squarrosa* population under different grazing intensities[J]. *Acta Prataculture Sinica*(草业学报),2005,14(1):11-17(in Chinese).
- [15] 聂绍荃,关文彬,杨国亭,等.紫椴种群生态学研究(I-性生殖表的编制与分析)[A].祝宁.植物生态学研究进展[C].哈尔滨:黑龙江科技出版社,1994:56-63.
- [16] LIU ZH G(刘振国),LI ZH Q(李镇清),*et al.* Small-scale spatial pattern of *Potentilla acaulis* population under different grazing intensities[J]. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.*(应用与环境生物学报),2006,12(3):308-312(in Chinese).
- [17] MACK R N, HARPER J L. Interference in dune annuals: spatial pattern and neighborhood effects[J]. *Journal of Ecology*,1977,65:345-365.
- [18] SILANDER J A, PACALA S W. Neighborhood predictors of plant performance[J]. *Oecologia*,1985,66:256-263.
- [19] MOLOFSKY J. The effect of nutrients and spacing on neighbor relations in *Cardamine pensylvanica*[J]. *Oikos*,1999,84:506-514.
- [20] 杨福国.高寒草甸生态系统定位站自然概况[A].高寒草甸生态系统[M].北京:科学出版社,1982:1-8.
- [21] 姜恕,李博,王启基.草地生态研究方法[M].北京:农业出版社,1986:15-22.
- [22] MA K P(马克平),HUANG J H(黄建辉),YU SH L(于顺利),CHEN L ZH(陈灵芝). Plant community diversity in Dongling Mountain Beijing, China: Species richness, evenness and species diversity[J]. *Acta Ecologica Sinica*(生态学报),1995,15:268-277.
- [23] STOWE L G, WADE M J. The detection of small-scale pattern in vegetation[J]. *Journal of Ecology*,1979,67:1047-1064.
- [24] HUANG ZH W(黄志伟),PENG M(彭敏),CHEN G CH(陈桂琛),*et al.* The spatial distribution pattern and dynamics of some wetland dominant plants of Qinghai Lake[J]. *Chin. J. Appl. Environ. Biol.*(应用与环境生物学报),2001,7:113-116(in Chinese).
- [25] YANG L M(杨利民),HAN M(韩梅),*et al.* Studies on the maintaining mechanism of species diversity of grassland community. Species distribution pattern[J]. *Journal of Jilin Agricultural University*(吉林农业大学学报),2002,24:58-61(in Chinese).
- [26] DIECKMANN U, LAW R, JOHAN A J M. The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity[M]. Cambridge: Cambridge University Press,2000.
- [27] ZHOU G Y(周国英),CHEN G CH(陈桂琛),WEI GL(魏国良),*et al.* Distribution patterns of major populations in *Achnatherum splendens* communities of Qinghai Lake Area[J]. *Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin.*(西北植物学报),2006,26(3):579-584(in Chinese).
- [28] 周兴民,吴珍兰.中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站植被与植物检索表[M].西宁:青海人民出版社,2006.
- [29] LI X L(李希来). Natural factors and formative mechanism of black beach formed on grassland in Qinghai-Tibetan plateau[J]. *Patacul Tural Science*(草业科学),2002,19(1):20-22(in Chinese).
- [30] HARPER J L. Population biology of plants[M]. London: Academic Press,1977.
- [31] VAN D D, VAN DEN H W P A, DALEBOUDT C. Seed dispersal capacity of six perennial grassland species measured in a wind tunnel at varying wind speed and height[J]. *Canadian Journal of Botany*,1996,74:1956-1963.
- [32] WANG SH P(汪诗平),LI Y H(李永宏). Degradation mechanism of typical grassland in Inner Mongolia[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.*(应用生态学报),1999,10(4):437-441(in Chinese).
- [33] FU X(傅星),NAN Y G(南寅镐). Population pattern of main communities on halomorpic meadow of Keerqin Sandy Land[J]. *Chin. J. Appl. Ecol.*(应用生态学报),1992,3:313-320(in Chinese).
- [34] 汪诗平,王艳芬,陈佐忠.放牧生态系统管理[M].北京:科学出版社,2003.
- [35] LI B(李博),CHEN J K(陈家宽),ANDREW R. Watkinson. A literature review on plant competition[J]. *Chinese Bulletin of Botany*(植物学通报),1998,15(4):18-29(in Chinese).