



# 祁连山金露梅灌丛草甸群落结构及 主要种群的点格局分析

苏爱玲<sup>1,2</sup>, 徐广平<sup>1,2</sup>, 段吉闯<sup>1,2</sup>, 汪诗平<sup>1\*</sup>, 张振华<sup>1,2</sup>

(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 810008; 2 中国科学院研究生院, 北京 100049)

**摘要:** 金露梅灌丛草甸是青藏高原高寒草地生态系统的重要组成部分之一, 采用 Ripley 的  $K(t)$  函数分析方法, 对放牧和封育条件下主要种群的分布格局和种间关系及金露梅灌丛群落动态变化进行了研究。结果表明: (1) 经过 6 年的围栏封育, 金露梅灌丛草甸主要种群的空间分布格局表现出从均匀或随机分布向随机或聚集分布转变的趋势, 聚集强度随围栏尺度增大而增加, 随放牧的干扰而降低, 聚集分布有利于种群发挥功能群整体效应。(2) 围栏内不同功能群之间主要呈显著正关联; 围栏外的禾草与杂类草、莎草与杂类草之间均呈显著负关联, 出现种间资源竞争, 且随着尺度的增大负关联逐渐增强, 不同物种的生态位差异明显。(3) 围栏内外种群点格局分布都具有明显的尺度依赖性, 植物间相互作用和外界放牧干扰是影响物种不同尺度下空间格局变化的主要原因, 点格局的变化驱动了群落结构的变化。可见, 长期夏季放牧抑制了高寒金露梅灌丛草甸禾草和莎草植物的分株和生长, 促进了杂类草的生长, 金露梅灌丛草甸呈现出退化的趋势, 围栏封育有利于草地生态系统的恢复演替。

**关键词:** 金露梅灌丛; 群落结构; 种群; 空间分布格局; 点格局; 种间关系

中图分类号: Q948.15<sup>+</sup>7 文献标识码: A

## Community Structure and Point Pattern Analysis on Main Plant Populations of *Potentilla fruticosa* Shrub Meadow in Qilian Mountain

SU Ai-ling<sup>1,2</sup>, XU Guang-ping<sup>1,2</sup>, DUAN Ji-chuang<sup>1,2</sup>, WANG Shi-ping<sup>1\*</sup>, ZHANG Zhen-hua<sup>1,2</sup>

(1 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; 2 Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** *Potentilla fruticosa* shrubs meadow is an important part in Qinghai-Tibet Plateau Alpine Meadow Ecosystem. The plant community structure of *P. fruticosa* shrubs and spatial distribution patterns in enclosure and grazing were studied. Point pattern analysis (Ripley's K) was applied to quantify the spatial pattern of species. The results showed that after 6 years fence, the clumped distribution of *P. fruticosa*, grasses, sedges and forbs prevailed over the random one inside enclosure, which was propitious to bulk effect of different plant function groups. On the contrary, a random or regular distribution was found outside of fence. Spatial distribution patterns were likely to be related to different spatial scales. Inside of enclosure, positive interactions were showed among different plant function groups. Outside of enclosure, negative interactions were found and increased with the scales, which suggested competition of resource and significant difference of ecological niche. Grazing disturbance and inter-specific interactions seem to be the main controlling factors of the spatial distribution patterns of main population in *P. fruticosa* shrub meadow.

收稿日期: 2009-09-24; 修改稿收到日期: 2010-04-13

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; 国家自然科学基金项目 (30871824); 973 计划专题 (2009CB421102) 资助

作者简介: 苏爱玲 (1982-), 女 (汉族), 在读硕士研究生, 主要从事草地生态学研究。E-mail: suailing2007@yahoo.com.cn

\*通讯作者: 汪诗平, 研究员, 主要从事全球变化与草地生态学。E-mail: wangship2008@yahoo.cn

ow. Changes of spatial distribution patterns of different plant function groups strongly influenced population structure in this community. We found evidence that *P. fruticosa* shrub meadow had become more degraded during long summer grazing. Grazing inhibited the growth of grasses and sedges and promoted the expansion of forbs. Fencing is ecologically useful to improve vegetation restoration from degraded grasslands.

**Key words:** *Potentilla fruticosa* shrub; community structure; populations; spatial distribution patterns; point pattern; inter-specific relationship

种群空间分布格局是指特定时间内群落中某一物种的个体在空间的分布状况,它是植物种群的基本特征。种群分布格局分析是研究种群特征、种内和种间关系以及种群与环境关系的重要手段,研究植物种群的空间格局有助于认识格局形成的生态过程以及与其生境的相互关系<sup>[1,2]</sup>。植物种群在群落中的分布有随机分布、均匀分布和集群分布 3 种类型,而种群的空间关联有空间正关联、空间无关联和空间负关联 3 种基本方式<sup>[3]</sup>。空间正关联体现了种群内部正向(相互有利)的生态关系,空间负关联反映了种群内部负向(相互排斥)的生态关系,空间无关联则意味着种群内部没有明确的生态关系<sup>[4,5]</sup>。

空间分布格局的研究方法很多,可以分为样方法、无样地法、点格局分析法和分形理论等,其中无样地法又可以分为点到点距离的比率和中心点一四分法<sup>[6]</sup>。传统研究植物种群空间格局分布的方法是采用单一尺度(固定大小)的若干样方来研究植物种群的空间分布格局,只能对特定空间尺度上的分布格局得到具体认识,种群的分布类型与空间尺度的关系都不能全面地反映出来<sup>[7-9]</sup>,而空间格局对空间尺度具有很强的依赖性,植物种群在某些尺度上可能服从集群分布,在其它尺度上却可能改变为随机分布或均匀分布<sup>[1]</sup>,Ripley 的  $K(t)$  点格局分析在很大程度上可以克服传统样方法中的不足<sup>[10,11]</sup>。目前国内有学者运用点格局分析方法研究森林或草地物种的种群分布格局或空间关联性,能很好地从多尺度上理解植物种群的生态学特性或过程<sup>[7,12-14]</sup>。

金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛草甸是青藏高原高寒草地生态系统的重要组成部分,分布面积仅次于高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)草甸,广布于海拔 3 200~4 500 m 的山地阴坡、半阴坡及洪积扇上,高寒金露梅灌丛草甸不仅作为主要的夏季放牧场<sup>[15,16]</sup>,同时具有水源涵养功能,对高原生态屏障功能的维持具有重要的作用。放牧是该类草甸最大的外界干扰,长期超载放牧使金露梅灌丛草甸景观破碎化,形成灌木群落、丛间草地岛状镶嵌分布的植被格局,处于严重的超载过牧状态,草地退化严重,

部分地段甚至演变为次生裸地<sup>[17]</sup>。有关放牧对高寒金露梅灌丛草甸影响的研究现多集中于植物群落的变化方面<sup>[18-20]</sup>,而不同尺度下空间点格局的变化研究尚未见报道。研究其种群格局对理解种群生态过程和提高草地可持续利用具有重要意义。本研究采用 Ripley 的  $K(t)$  函数分析方法探讨了如下问题:(1)是否植物间相互作用和外界放牧干扰改变了金露梅灌丛草甸主要种群的空间分布模式?(2)是否短期围栏封育调节了夏季放牧对群落结构的影响?以期对高寒金露梅灌丛草甸的可持续利用及退化草地的恢复演替提供一定理论参考。

## 1 研究区域和方法

### 1.1 研究区概况

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。该地区属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;该地区年平均气温 -1.7℃,最暖的 7 月平均气温 9.8℃,最冷的 1 月平均气温 -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。金露梅灌丛草甸样地位于站区西北方,海拔 3 400 m,属于夏季放牧草场。群落上层金露梅灌丛株高在 30~60 cm 之间,盖度为 50%~70%。下层草本植物平均株高约为 8~26 cm,盖度约为 80%。除金露梅灌木外,建群种还包括草本植物垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、紫羊茅(*Festuca rubra*)、异针茅(*Stipa aliena*)、藏异燕麦(*Helictotrichon tibeticum*)等禾草;矮嵩草(*Kobresia humilis*)、线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)、青藏苔草(*Carex moorcroftii* Falc et Boot)等莎草;柔软紫菀(*Aster flaccidus*)、黄华棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、矮火绒草

(*Leontopodium nanum*)等杂类草。土壤为暗沃寒冻锥形土。

### 1.2 研究方法

高寒金露梅灌丛草甸样地自 2002 年 9 月进行围栏封育,面积 900 m<sup>2</sup> (30 m ×30 m)。2008 年 7 月中下旬在试验样地围栏内外各建立 20 m ×30 m 临时标准样地,用连续相邻格子调查方法将样地划分为 600 个 1 m ×1 m 的亚样方,记录每个亚样方内金露梅灌木的高度、盖度及空间坐标,并采集当年萌发的新枝和嫩叶生物量。在亚样方内系统布设 2 400 个 0.5 m ×0.5 m 临时标准草本小样方,分种记录草本高度、盖度及相对空间位置。按照生活型和形态特点,将草本植物分为禾草(Grasses,可食禾本科物种),莎草(Sedge,可食莎草科物种)和杂类草(Forbs)3 个功能群,杂类草主要包括毛茛科(Ranunculaceae)、龙胆科(Gentianaceae)所有物种,菊科的黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)以及豆科(Legume)中的不可食毒草黄华棘豆等。用 0.5 m ×0.5 m 样方齐地面剪取金露梅及冠幅下草本植物的地上生物量。物种在群落中的优势度通过重要值来判断。

### 1.3 数据分析

#### 1.3.1 主要种群重要值的计算<sup>[21]</sup>

重要值(IV) = (相对盖度 + 相对高度 + 相对地上生物量) / 3

式中:相对盖度 = 某一物种盖度 / 样方内所有物种盖度之和;相对高度 = 某一物种高度 / 样方内所有物种高度之和;相对地上生物量 = 某一物种地上生物量 / 样方内所有物种地上生物量之和。

1.3.2 空间点格局分析 种群空间分布格局采用 Ripley 的  $K(t)$  函数分析方法。点格局分析法将每个个体视为二维空间的一个点,以全部个体组成的二维点图为基础进行格局分析<sup>[9]</sup>, Ripley 的  $K(t)$  函数已成为广泛运用的点格局分析方法<sup>[4,7,9,10]</sup>,该函数通过描述不同空间尺度下种群的分布格局,更好地反映了种群的结构特点。计算公式如下:

$$K(t) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{I_i(d_{ij})}{W_{ij}} \quad i \neq j \quad (1)$$

式中:A 为样地面积, n 为总点数即植物个体数,  $d_{ij}$  为点 i 和点 j 之间的距离;当  $d_{ij} \leq t$  时,  $I_i(d_{ij}) = 1$ , 当  $d_{ij} > t$  时,  $I_i(d_{ij}) = 0$ ;  $W_{ij}$  是以点 i 为圆心、 $d_{ij}$  为半径的圆周长在面积 A 中的比例,在这里为权重,用来消除边界效应<sup>[5]</sup>。

在计算单变量种群点格局时,  $K(t)/t^2$  的平方根

更有用,在随机分布下,可使方差保持稳定,同时可以与 t 有线性关系<sup>[4]</sup>。

$$L(t) = \sqrt{\frac{K(t)}{t^2}} - t \quad (2)$$

Ripley 的  $K(t)$  函数可以推广到双变量格局分析,如不同物种间的空间关联分析。

$$k_{12}(t) = \frac{A}{n_1 n_2} \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} \frac{I_i(d_{ij})}{W_{ij}} \quad i \neq j \quad (3)$$

式中:  $n_1$  和  $n_2$  分别是物种 1 和物种 2 的个体数,其它符号同公式(1)。

同样,平方根转换,对于不同物种之间的空间关联分析,有

$$L_{12}(t) = \sqrt{\frac{K_{12}(t)}{t^2}} - t \quad (4)$$

Monte-Carlo 模拟检验用于计算上下包迹线(Envelopes),即置信区间。假定种群是随机分布,用随机模型拟合一组点的坐标值,对每一 t 值,计算  $K(t)$ ;用同样的方法重复上一过程直到事先确定的次数,  $K(t)$  的最大值和最小值分别是上下包迹线的坐标值,重复次数对 95 % 的置信水平为 19 次,99 % 的置信水平为 99 次<sup>[5,9]</sup>。若实际分布的  $L(t)$  或  $L_{12}(t)$  值落在包迹线内,则符合随机分布或物种间相互独立;若在包迹线以上,则呈显著聚集分布或物种间显著正关联;若在包迹线以下,则呈显著均匀分布或物种间显著负关联。本研究模拟次数取 99 次,空间尺度为样地最短边长的一半(10 m),灌木金露梅步长取 1.0 m,草本层植物步长取 0.5 m<sup>[5,7]</sup>。当种群表现为聚集分布时,把偏离随机置信区间最大值作为最大聚集强度指标,而聚集规模为以最大聚集强度为半径的圆。Ripley 的  $K(t)$  点格局分析采用 ADE-4 软件包进行。用 SPSS 软件中的 One Way ANOVA(单因素方差分析)比较围栏内外高度、盖度和生物量的差异显著性。

## 2 结果与分析

### 2.1 封育对金露梅灌丛草甸群落结构的影响

金露梅灌丛草甸群落的垂直结构可以分为 3 个层次,金露梅和禾草在最高层,杂类草其次,莎草在最低层。表 1 显示,围栏内,6 年封育处理显著增加了金露梅灌木、禾草和莎草功能群的高度、盖度和地上生物量;围栏外,虽然群落垂直结构分层没有明显的变化,但长期夏季放牧使植物群落禾草和莎草功能群的高度显著降低,并减小了盖度和地上生物量 ( $P < 0.05$ ),使杂类草高度、盖度和地上生物量增加

( $P < 0.05$ )。可见,放牧使金露梅灌丛草甸群落地上生物量下降,且不同功能群优势度有所变化,其中的禾草和莎草比例下降,而杂草和毒草的比例都上升,即适口性好产量高的牧草减少,适口性差的杂草和毒草增多;群落的禾草和莎草盖度减小,而杂草盖度增加,杂类草盖度增加主要是由于其自身有较强的耐牧性以及从竞争释放中受益。

## 2.2 封育对金露梅灌丛草甸主要种群重要值影响

长期的夏季放牧(围栏内),在显著减小了金露梅的高度、盖度和地上生物量(表1)的同时,也降低了金露梅的相对盖度(表2),虽然围栏外的相对高度和相对生物量仍大于围栏内,但金露梅的重要值表现为围栏内大于围栏外,即围栏封育使金露梅的优势度增加。禾草和莎草表现了相似的变化趋势,围封也增加了其优势度。相反,放牧却使杂类草的优势度增加,其围栏外重要值大于围栏内。这可能是由于禾草和莎草多为牛羊喜食植物,杂类草多为牛羊不喜食植物,放牧的选择性采食减少了禾草和莎草比例,间接增加了杂类草的比例。

表1 围栏内外金露梅灌丛草甸主要植物种群特征

Table 1 Characteristic of main populations in *P. fruticosa* shrub meadow inside and outside fence

物种 Species	处理 Treatment	高度 Height / cm	盖度 Cover / %	地上生物量 Aboveground biomass / (g/0.25 m <sup>2</sup> )
金露梅 <i>P. fruticosa</i>	围栏内 Inside fence	34.69 ±1.54a	85.00 ±1.15a	82.69 ±0.77a
	围栏外 Outside fence	23.96 ±0.47b	60.67 ±0.88b	59.52 ±0.46b
禾草 Grasses	围栏内 Inside fence	20.41 ±0.41a	25.33 ±0.88a	18.96 ±0.83a
	围栏外 Outside fence	8.82 ±0.48b	18.33 ±0.88b	9.41 ±0.62b
莎草 Sedges	围栏内 Inside fence	6.42 ±0.09a	10.67 ±0.88a	7.52 ±0.42a
	围栏外 Outside fence	4.04 ±0.04b	6.00 ±0.58b	3.09 ±0.43b
杂类草 Forbs	围栏内 Inside fence	7.85 ±0.23a	15.00 ±1.15a	10.48 ±0.42a
	围栏外 Outside fence	10.45 ±0.12b	24.33 ±1.45b	12.70 ±0.48b

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水平上有差异显著性。

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

表2 围栏内外金露梅灌丛草甸主要物种的重要值

Table 2 Important values of main species in *P. fruticosa* shrub meadow inside and outside fence

物种 Species	处理 Treatment	相对高度 Relative height/ %	相对盖度 Relative cover/ %	相对地上生物量 Relative aboveground biomass/ %	重要值 Important value/ %
金露梅 <i>P. fruticosa</i>	围栏内 Inside fence	50.00	62.50	69.11	60.53
	围栏外 Outside fence	50.69	55.49	70.26	58.81
禾草 Grasses	围栏内 Inside fence	29.42	18.63	15.84	21.30
	围栏外 Outside fence	18.66	16.77	11.11	15.51
莎草 Sedges	围栏内 Inside fence	9.26	7.84	6.29	7.80
	围栏外 Outside fence	8.54	5.49	3.64	5.89
杂类草 Forbs	围栏内 Inside fence	11.32	11.03	8.76	10.37
	围栏外 Outside fence	22.11	22.26	14.99	19.79

## 2.3 金露梅灌丛草甸主要种群的空间点格局分析

围栏内外金露梅灌丛草甸主要种群的空间点格局分析结果见图1,其中的实线为用实际数据计算的 $K(t)$ 函数值,虚线为拟合的上下包迹线。

图1显示,在围栏内,当尺度达到 $t = 7$  m时,金露梅聚集强度达到最大, $L(t) = 0.42$ ,最大聚集规模为 $153.86$  m<sup>2</sup>;当尺度达到 $t = 5.5$  m时,禾草聚集强度达到最大, $L(t) = 0.33$ ,最大聚集规模为 $94.99$  m<sup>2</sup>,即金露梅灌丛草甸的金露梅和禾草在所研究空间尺度范围内(0~10 m)均显著偏离随机分布,并随尺度增大聚集强度逐渐增强,呈聚集分布;莎草在 $2.50 \sim 8.0$  m上呈聚集分布,伴随有少量随机分布,当尺度达到 $t = 7.0$  m时,莎草聚集强度达到最大, $L(t) = 0.03$ ,最大聚集规模为 $63.59$  m<sup>2</sup>;杂类草在小尺度上(0~4.0 m)呈随机分布,大尺度上(4.50~8.0 m)呈聚集分布,且差异显著。在围栏外,当尺度达到 $t = 3$  m时,金露梅聚集强度达到最大, $L(t) = 0.22$ ,最大聚集规模为 $28.26$  m<sup>2</sup>;当尺度达到 $t = 3.5$  m时,禾草聚集强度达到最大, $L(t) = 0.11$ ,最大聚集规模

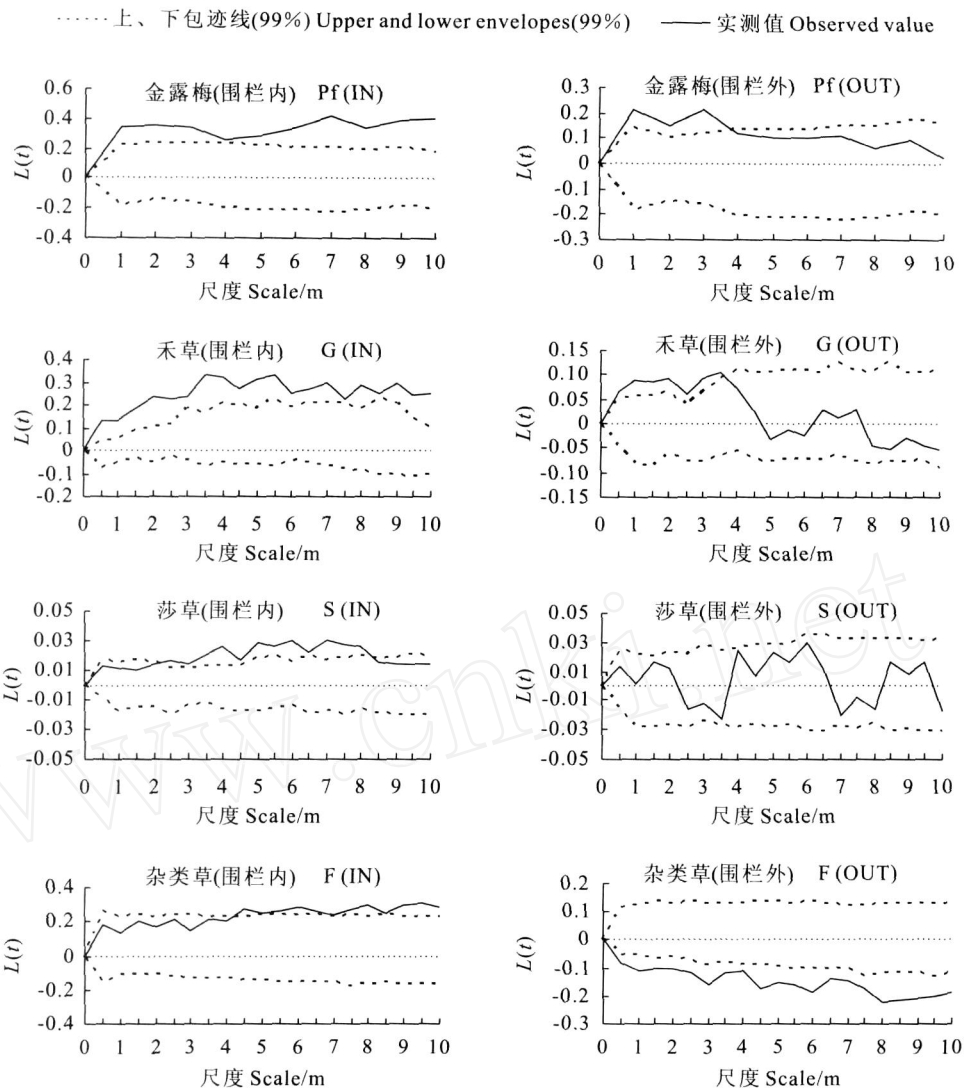


图 1 金露梅灌丛草甸主要种群空间分布格局

Pf. 金露梅;G. 禾草;S. 莎草;F. 杂类草;IN. 围栏内;OUT. 围栏外;下同

Fig. 1 Spatial patterns of main populations in *Potentilla fruticosa* shrub meadow

Pf. *Potentilla fruticosa*;G. Grasses;S. Sedges;F. Forbs;IN. Inside fence;OUT. Outside fence;The same as below

为 38.47 m<sup>2</sup>。

可见,长期放牧使金露梅灌丛草甸金露梅、禾草和莎草以随机分布为主,杂类草则以均匀分布为主,即外界干扰和种间竞争使得金露梅灌丛草甸主要种群空间分布由聚集趋于均匀分布,而随机分布可能只是中间过程<sup>[22]</sup>;与长期夏季放牧相比,由于避免了牛羊的选择性采食和践踏,经过 6 年的围封,金露梅灌丛草甸主要种群的空间分布格局表现了从均匀或随机分布向随机或聚集分布转变的趋势。

### 2.4 金露梅灌丛草甸草本层不同功能群种间关系分析

由图 2 可以看出,围栏内,在一定的空间尺度范围内禾草与莎草(0~5.5 m)、禾草与杂类草(0~

2.5 m)、莎草与杂类草(5~10 m)之间均呈现显著的正关联( $P < 0.05$ ),相伴生长,反映了生境需求的相近性。围栏外,在所研究空间尺度范围内(0~10 m),禾草与莎草相互独立,没有表现出相关性;而禾草与杂类草、莎草与杂类草之间均呈现显著的负关联( $P < 0.05$ ),相互分离,难以共处生长,且随着尺度的增大,负关联性逐渐增强,并在 0~10 m 尺度范围内仍未达到最大。这表明金露梅灌丛草甸不同物种的生态位差异明显。

可见,在围栏内,金露梅灌丛草甸种群垂直分层明显,金露梅和禾草在莎草和杂类草的上层,有利于形成种群生长的微环境,种间关系主要表现为正向关联关系;而在围栏外,尽管在群落中禾草、莎草和

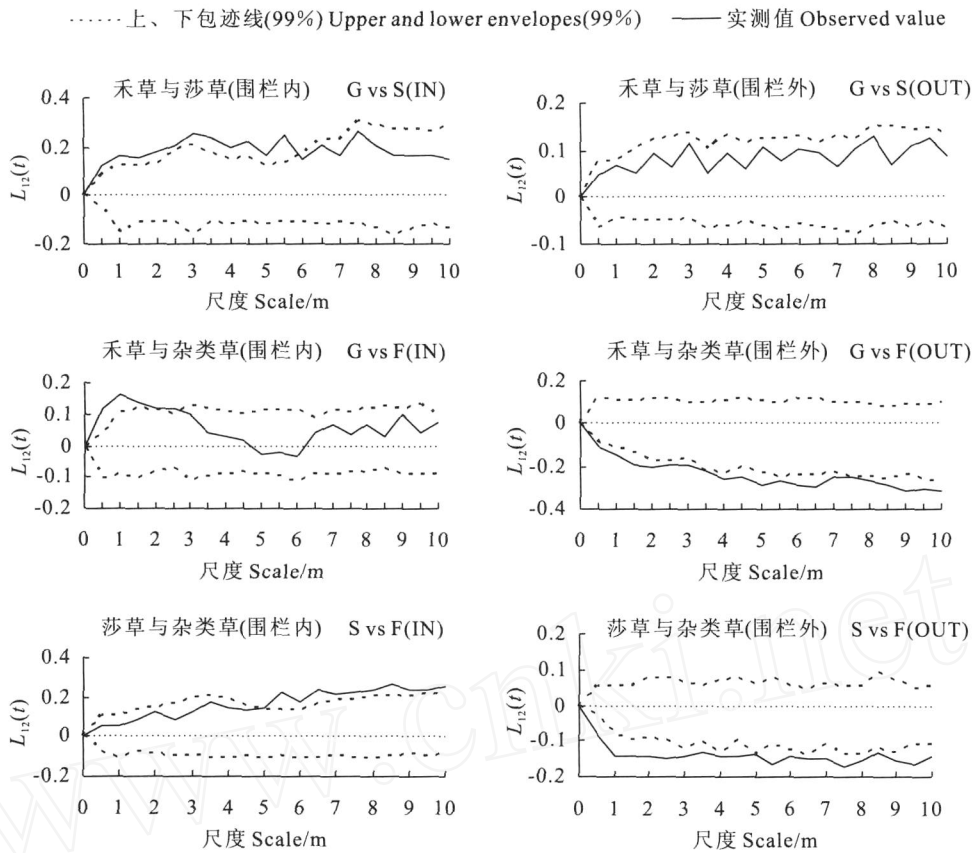


图2 金露梅灌丛草甸主要种群空间关联

Fig. 2 Spatial association of main populations in *P. fruticosa* shrub meadow

杂类草共处一地,但缺少了禾草和莎草生长适宜的环境,种间关系表现为负关联关系,这在一定程度上说明了种群内部存在激烈的竞争,杂类草在竞争中占据地位有逐渐增大的趋势。种间关联体现了物种的生态位差异,是高寒金露梅灌丛草甸生境综合生态因子效应的一种反映,植物种对间的显著正关联也是植物利用资源相似性的体现。

### 3 讨论

#### 3.1 围封条件下金露梅灌丛草甸主要种群空间格局分布的变化

种群空间分布格局受生物学特性和环境因子等影响<sup>[23]</sup>。造成种群格局类型不同的成因很多,主要有格局形成过程、演替阶段、生境差异、个体生长、种群数量变化以及自然干扰和人为干扰等因素。种群格局的变化反映了种群生存的策略或进化适应机制,有利于其获取足够的资源<sup>[24]</sup>。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<sup>[16]</sup>,导致金露梅在放牧下的分枝数要少于围封下的分枝数,聚集分布降低,随机分布趋势增大。高寒金露梅灌丛草甸中金露梅占据着绝对的竞

争优势,其形成的较大斑块很大程度上抑制了其它草本植物的生长,植株较高的禾草受到的抑制相对较弱,生长在金露梅灌丛的基部、植株矮小的莎草和杂类草植物则只能生长在没有灌丛的地方<sup>[16]</sup>。

点格局的空间关联分析结果是种群空间关系的表象,正负关联特征可能是物种间相互作用结果,也可能是物种生境趋同或趋异的表现<sup>[25]</sup>。本研究表明,围栏外杂类草与禾草和莎草物种间主要呈空间负关联,出现种间资源竞争,生态位差异明显;而围栏内植物间主要呈正关联,生境需求相近。这可能与生境趋同有关,也可能是不同功能群生长的生态位构建,塑造了适宜于种子萌发和种苗生长的光照、温度、湿度等微环境。同时本研究结果显示,受长期放牧干扰的限制,围栏外禾草和莎草种群更新的空间扩展能力逐渐降低,杂类草的空间扩展能力逐渐增大;草本层植物如禾草和杂类草、莎草和杂类草均显著地负关联,表明在长期夏季放牧条件下,存在着强烈的种间竞争,互相争夺有利的空间和资源。例如,直立且较高类型的植物比低矮的植物有较大的优势获取更多的光资源或光能<sup>[26,27]</sup>。

放牧等外界干扰的作用,如牛羊的选择性采食

和践踏,迫使禾草和莎草出现在竞争相对较小的生境空间,与杂类草间出现激烈的种间竞争,这些可能是金露梅、禾草和莎草呈随机分布,杂类草呈均匀分布的其中一个主要原因。因为通过家畜选择性采食植物的直接影响<sup>[28]</sup>,优势种竞争力减弱,从而释放竞争压力,有利于竞争力弱但又耐牧的植物生长<sup>[29]</sup>。由于杂类草多为牛羊不喜食植物,其中个别为毒杂草,如黄花棘豆、黄帚囊吾、甘肃马先蒿(*Pedicularis kansuensis*)、露蕊乌头(*Aconitum gymnan-drum*)等,因此,放牧增加了杂类草的生存空间。

长期夏季放牧导致金露梅灌丛草甸主要种群空间格局偏向随机或均匀分布,而在围栏封育下又向聚集分布方向发展,本项研究结果与其它相关研究结果基本一致<sup>[30-32]</sup>。聚集分布是自然界最常见的分布,形成聚集分布的原因很多,如物种的更新方式、生物学特性及生境异质性等。聚集强度随围封而增加,随放牧的干扰而降低,这种变化是种群的生存策略或适应机制的体现,聚集分布有利于种群发挥功能群整体效应,形成适于自身生长的微环境,抵御不良环境和外来种的入侵,从而维持种群的正常发展<sup>[11]</sup>。在空间关系的分析中,围栏内存在显著正相关关系,说明禾草、莎草与杂类草相伴出现,围栏封育有利于草地的恢复。围栏内外种群点格局分布都具有明显的尺度依赖性,物种在不同尺度下会表现出不同的空间分布特征,植物间相互作用和外界放牧干扰是影响物种不同尺度下空间格局变化的主要原因,点格局的变化驱动了群落结构的变化。而微环境的异质性,以及研究区水热条件和土壤营养状况差异与空间分布格局的关系还不清楚,这也是今后研究中要进一步探讨的问题。

### 3.2 围封条件下金露梅灌丛草甸群落组成的变化

放牧是青藏高原主要的干扰因素,通过不同的方式影响植物群落结构和组成<sup>[33]</sup>。放牧使各植物的特征值发生了不同程度的消长,这可能与它们的生物学特性和其对放牧干扰的适应性有关。本研究发现,由于牛羊的选择性采食和践踏,使得处于放牧干扰条件下金露梅灌丛草甸主要种群的盖度、生物量显著低于围封草场,这更进一步证实了放牧牛羊对金露梅灌丛的影响。放牧导致金露梅灌丛草甸种群生物量显著降低,使这些种群呈现出向小型化方向发展的趋势,这是对放牧的一种适应<sup>[28]</sup>,个体变小但数量增加,种间竞争逐渐增大,可能使得其分布格局趋向于随机分布或者均匀分布。同时,放牧减小了高大丛生禾草和莎草类植物在群落地上生物量

中的比重,这是因为连续多年重度放牧利用,群落内的可食牧草因过度啃食失去了再生能力,逐渐在群落内消失<sup>[33]</sup>,这与江小蕾等的研究结果一致<sup>[34]</sup>,即长期的夏季放牧抑制了高寒金露梅灌丛草甸禾草和莎草类植物的分株和生长,促进了杂类草的生长。目前,金露梅灌丛草甸已经呈现出退化的趋势,夏季放牧水平已接近重度放牧水平,短期的围栏封育则可能更有利于草地生态系统的恢复演替。

Diaz<sup>[35]</sup>等研究表明,全球范围内植物的生活史、冠层高度、生活型等植物特征对放牧有明显的反应,放牧使多年生和匍伏生长的植物频度增加,植物冠层高度降低,杂草(包括毒草)和豆科的频度增加,禾草的频度减小。草地植被退化最显著的特征是草地群落种类成分发生变化,原来的建群种和优势种逐渐衰退或消失,产草量降低,适牧性差和有毒植物的比重增大或成为群落中的优势植物<sup>[20,33]</sup>。高寒金露梅灌丛草甸不同功能群结构的变化主要是受放牧的选择性采食影响,禾草和莎草是适口性较好的优势种牧草,杂类草中部分豆科虽然是适口性较好的牧草,但由于其低矮的生活型特点,在杂类草中占据很少的比例,而其它杂草和毒草多是适口性差或不能食用的。由于家畜优先选择禾草和莎草,使其在围栏外盖度、高度和生物量减小,优势种削弱,而放牧损失较小的杂类草则相应的增加。杂类草,尤其是毒草比例的增加,会降低草场的质量(不可牧食杂草增加),如不加以控制,群落会向以毒草和杂草为主的方向演替,最终导致草地严重退化,失去其生态系统功能,这种退化演替变化已在三江源“黑土滩”有报道<sup>[36,37]</sup>。

围栏封育是当前退化草地恢复与重建的重要措施之一<sup>[38,39]</sup>。研究表明,退化草地在围封恢复过程中植物群落结构改善、生产力增加<sup>[40-42]</sup>,围封在退化草地的恢复及控制土地沙漠化等方面是有效的。经过6年的封育,本研究区退化金露梅灌丛草甸群落得到了一定的恢复,围封显著增加了所有植物的高度、盖度、重要值和生物量,这与周华坤等<sup>[20,39,43]</sup>试验结论相一致,也支持了晁增国等<sup>[44]</sup>研究得出的结论,即“围封可能有利于种内聚集而降低种间竞争强度,促使主要植物种群空间分布格局的变化向更聚集方式的空间分布,可能驱动了退化草地群落的恢复演替”。

种群的分布特征是物种自身特性、种间关系和环境因素综合作用的结果,虽然种群空间格局分析不能明确决定格局的具体过程,但可为我们了解格

局形成的内在机制提供有用信息<sup>[45,46]</sup>。在中国,由于牧区经济发展不完善等问题,做到完全禁牧非常困难,只能通过调整载畜量使之处于适当的水平,既要保证牧区经济的发展,又要维持草地可持续利用,

可行的方法之一是实行季节性围栏封育<sup>[41]</sup>。对于适宜围封季节和不同围封年限对高寒金露梅灌丛草甸恢复演替的影响,还有待进一步深入研究。

## 参考文献:

- [1] GREIG S P. Quantitative Plant Ecology[M]. Butterworths, London, 1987.
- [2] WIEGAND T, MOLONEY K A. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology[J]. *Oikos*, 2004, 104: 209 - 229.
- [3] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [4] DIGGLE P J. Statistical analysis of spatial point patterns[M]. Academic Press, New York, NY, US., 1983.
- [5] HAASE P. Spatial pattern analysis in ecology based on Ripley's K-function: Introduction and methods of edge correction[J]. *Journal of Vegetation Sciences*, 1995, 6: 575 - 582.
- [6] LAN G Y(兰国玉), LEI R D(雷瑞德). Brief introduction of spatial methods to distribution patterns of population[J]. *Journal of Northwest Forestry University* (西北林学院学报), 2003, 18(2): 17 - 21 (in Chinese).
- [7] ZHANG J T(张金屯). Analysis of spatial point pattern for plant species[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 1998, 22: 344 - 349 (in Chinese).
- [8] QIAN B Y(钱宝英), LI Y X(黎云祥), LIAO Y M(廖咏梅), ZHANG Y SH(张亚爽), YANG Z S(杨子松), FENG T(冯图). Characteristics of the ramet population of *Epimedium brevicornum* and analysis of spatial point pattern for *E. brevicornum* and *E. sagittatum*[J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), 2005, 27(5): 479 - 488 (in Chinese).
- [9] RIPIEY B D. Modelling spatial pattern[J]. *Journal of the Royal Statistical Society* (Series B), 1977, 39: 17 - 212.
- [10] RIPIEY B D. Spatial Statistics[M]. Wiley, New York, 1981.
- [11] HAN L(韩路), WANG H ZH(王海珍), PENG J(彭杰), MO ZH X(莫治新). Spatial distribution patterns and dynamics of major population in *Populus euphratica* forest in upper reaches of Tarim River[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2007, 27(8): 1 668 - 1 673 (in Chinese).
- [12] TANG M P(汤孟平), TANG SH ZH(唐守正), LEI X D(雷相东), et al. Edge correction of Ripley's K(d) function on population spatial pattern analysis[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2003, 23: 1 533 - 1 538 (in Chinese).
- [13] LIU ZH G(刘振国), LI ZH Q(李镇清). Fine-scale spatial pattern of *Artemisia frigida* population under different grazing intensities[J]. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2004, 24: 227 - 234 (in Chinese).
- [14] ZHANG Y(张贲), ZHANG CH Y(张春雨), ZHAO X H(赵秀海). Spatial distribution pattern of main tree species in *Pinus tabulaeformis* forest of Heilhe in Inner Mongolia[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2009, 29(1): 167 - 173 (in Chinese).
- [15] 周兴民, 王质彬, 杜庆. 青海植被[M]. 西宁: 青海人民出版社, 1987: 56 - 57.
- [16] WANG Q J(王启基), ZHOU X M(周兴民), ZHANG Y Q(张堰青), et al. Structure characteristics and biomass of *Potentilla fruticosa* shrub in Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 1991, 11(4): 333 - 340 (in Chinese).
- [17] SHENG H Y(盛海彦), CAO GM(曹广民), LI GR(李国荣), ZHOU J J(周靖靖), JIAO W Y(焦文月), LI J P(李吉鹏), ZHANG P(张平). Effect of grazing disturbance on plant community of alpine meadow dominated by *Potentilla fruticosa* shrub on Qilian Mountain[J]. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2009, 18(1): 235 - 241 (in Chinese).
- [18] ZHANG Y Q(张堰青). A quantitative study on characteristics and succession pattern of alpine shrub lands under different grazing intensities[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态与地植物学学报), 1990, 14(4): 358 - 364 (in Chinese).
- [19] QIAO Y M(乔有明), WANG Q J(王启基), JING Z CH(景增春). Study on the plant community dynamic change of *Potentilla fruticosa* shrubs under grazing and enclosure[J]. *Journal of Qinghai University* (Nat. Sci. Edi.) (青海大学学报·自然科学版), 2005, 23(5): 5 - 8 (in Chinese).
- [20] 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 grazing *Potentilla fruticosa* shrub lands[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (草地学报), 2004, 12(2): 140 - 144 (in Chinese).
- [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] WANG B Y(王本洋), YU SH X(余世孝). Multi-scale analyses of population distribution patterns[J]. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 2005, 29(2): 235 - 241 (in Chinese).
- [23] YANG J L(杨君珑), WANG H(王辉), WANG B(王彬), SUN D Y(孙栋元). Spatial distribution pattern and interspecific association of main tree species in *Pinus tabulaeformis* forest in Ziwuling Mountains[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2007, 27(4): 791 - 796 (in Chinese).



- [24] HUANG ZH W(黄志伟), PENG M(彭敏), CHEN G CH(陈桂琛), SHI P(史萍), ZHOU G Y(周国英). 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] 王伯逊, 李鸣光, 彭少麟. 植物种群学[M]. 广州: 中山大学出版社, 1989:115 - 120.
- [26] OKSANEN J. Predation, herbivory and plant strategies along gradients of primary productivity[A]. In: Grace J B, Tilman D. Perspectives on Plant Competition[M]. San Diego, CA: Academic Press, 1990:445 - 474.
- [27] GRIME J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects[J]. *Journal of Ecology*, 1998, 86:902 - 910.
- [28] 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.
- [29] FAHNESTOK J T, KNAPPA K. Plant responses to selective grazing by bison: Interaction between light, herbivory and water stress[J]. *Vegetatio*, 1994, 115:123 - 131.
- [30] LIU ZH G(刘振国), LI ZH Q(李镇清), FU L K(富兰克), DONG M(董鸣). 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).
- [31] DIECKMANN U, LAW R, JOHAN A J M. The geometry of ecological interactions: simplifying spatial complexity[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [32] ZHOU G Y(周国英), CHEN G CH(陈桂琛), WEI G L(魏国良), HAN Y J(韩友吉), LIANG C G(梁存冠). 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).
- [33] XU G P(徐广平), ZHANG D G(张德罡), XU CH L(徐长林), PU X P(蒲小鹏), LIU X J(刘晓静), LIU X N(柳小妮), CHEN J G(陈建纲). Effect of grazing disturbance on species diversity of alpine grassland plant community in Eastern Qilian Mountain[J]. *Journal of Gansu Agricultural University* (甘肃农业大学学报), 2005, 6:789 - 796(in Chinese).
- [34] 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).
- [35] DIAZ S, LAVOREL S, N TYRES S, FALCZU K V, CASANOVES F, MILCHUNAS D. G, et al. Plant trait responses to grazing a global synthesis[J]. *Global Change Biology*, 2007, 13:313 - 341.
- [36] MA Y SH(马玉寿), LIANG B N(朗百宁), LI Q Y(李青云), SHI J J(施建军), DONG Q M(董全民). Study on rehabilitating and rebuild technologies for degenerated alpine meadow in the Changjiang and Yellow River source region[J]. *Pratacultural Science* (草业科学), 2002, 19(9):1 - 5(in Chinese).
- [37] WANG Q J(王启基), SHI H L(史惠兰), JING Z CH(景增春), WANG CH T(王常庭), WANG F G(王发刚). Recovery and benefit analysis of ecology on degraded natural grassland of the source region of Yangze and Yellow Rivers[J]. *Pratacultural Science* (草业科学), 2004, 21(12):25 - 29(in Chinese).
- [38] CHEN Q G(陈全功). Grassland deterioration in the source region of the Yangtze- Yellow rivers and integrated control of the ecological environment [J]. *Acta Prataculture Sinica* (草业学报), 2007, 16(1):10 - 15(in Chinese).
- [39] 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).
- [40] HTISEYIN K F, STEVEN S S, BILAL S. The effect of long term grazing enclosure on range plants in the central Anatolian Region of Turkey[J]. *Environmental Management*, 2007, 39:326 - 337.
- [41] KAZUHIRO K, KAZUHIRO T, JIANG D M, NANA Y H, KOU Z W. Vegetation restoration by seasonal enclosure in the Kerqin Sandy Land, Inner Mongolia[J]. *Plant Ecology*, 1998, 139:133 - 144.
- [42] DU Y T(都耀庭), ZHANG D J(张东杰). Effect of enclosure and grazing prohibition on the improvement of deteriorated grassland in alpine area[J]. *Pratacultural Science* (草业科学), 2007, 24(7):22 - 24(in Chinese).
- [43] ZHOU H K(周华坤), ZHAO X Q(赵新全), WANG SH P(汪诗平), ZHAO L(赵亮), XU SH X(徐世晓). Vegetation responses to a long-term grazing intensity experiment in alpine shrub grassland on Qinghai Tibet Plateau[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2008, 28(10):2080 - 2093(in Chinese).
- [44] CHAO Z G(晁增国), WANG SH P(汪诗平), XU G P(徐广平), HU Y G(胡宜刚), ZHANG ZH H(张振华). Effect of fencing on community structure and distribution patterns of main populations in degraded *Kobresia humilis* Meadow[J]. *Acta Bot. Boreal. -Occident. Sin.* (西北植物学报), 2008, 28(11):2320 - 2326(in Chinese).
- [45] MAESTRETTI T, RODRIGUEZ F, BAUTISTA S, CORTINA J, BELLOT J. Spatial associations and patterns of perennial vegetation in a semiarid steppe: a multivariate geostatistics approach[J]. *Plant Ecology*, 2005, 179:133 - 147.
- [46] 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).