

文章编号:1673-5021(2006)06-0010-08

# 放牧对高寒小嵩草草甸冷季草场主要植物种群生态位的影响

董全民<sup>1,2</sup>, 赵新全<sup>1</sup>, 马玉寿<sup>2</sup>, 施建军<sup>2</sup>, 王彦龙<sup>2</sup>

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810001; 2. 青海省畜牧兽医科学院, 青海 西宁 810016)

**摘要:**对高寒小嵩草草甸冷季草场主要 21 种植物种群在不同放牧率下优势度、生态位宽度及生态位重叠规律的研究结果表明:1) 经过两年的放牧, 对照、轻度和中度放牧组的主要优势种均为小嵩草和垂穗披碱草, 重度放牧组的主要优势种变成了小嵩草和鹅绒委陵菜; 2) 尽管枯草期小嵩草和高原早熟禾的适口性较好而被优先采食, 但由于它们特有的耐牧、耐践踏等生物学特点, 生态位宽度依然很大(0.948, 0.901); 垂穗披碱草尽管由于适口性和耐践踏性相对较差, 但由于其株高优势, 生态位宽度依然较大(0.815); 青海野青茅和紫羊茅在枯草期由于适口性较好而耐践踏性相对较差, 对放牧及由放牧引起的环境变化反应最为敏感, 其生态位宽度很窄(0.302, 0.416), 说明放牧抑制了高大禾草层片的发育, 为植株矮小的莎草科牧草和阔叶植物的生长创造了条件; 3) 鹅绒委陵菜和雪白委陵菜、高山紫菀和柔软紫菀之间生态位重叠的降低, 是种间对资源利用上分化的结果, 且生态位宽度较大的物种与其它种群间也有较大的生态位重叠, 分布于放牧演替系列两个极端的种群间生态位重叠较小, 说明物种的分布是既间断又连续的。

**关键词:**高寒小嵩草草甸; 冷季草场; 放牧率; 优势度; 生态位宽度; 生态位重叠

**中图分类号:**S812.43 **文献标识码:**A

自从 Grinnell (1917)<sup>[1]</sup> 首次提出生态位的概念, 并定义为“一个种或亚种在生境中的最后分布单位”以来, 便吸引了国内外众多学者的兴趣和关注<sup>[2~12]</sup>。生态位理论包括两个最主要的方面: 生态位宽度和生态位重叠。尽管对于生态位定量研究的具体公式还存有争议, 但通过测算植物种群的生态位宽度及生态位重叠来反映环境梯度变化, 对于生态位分化的作用仍不失为一种有效的手段。有关不同草地类型主要种群生态位的报道不多<sup>[13~15]</sup>, 不同放牧率下不同草地类型主要植物种群生态位的报道更少<sup>[16, 17]</sup>。因此, 本文以牦牛放牧率作为一个综合环境梯度指标, 通过对青藏高原高寒小嵩草 (*Koeleria parva*) 草甸冷季草场主要植物种群的生态位宽度及生态位重叠的研究, 旨在从生态位理论的角度探讨不同放牧率下主要植物种群对环境资源的利用方式, 解释植物群落的放牧演替机制。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验地选在青海省达日县窝赛乡, 位于北纬 99°47'38"、东经 33°37'21", 海拔在 4000m 以上, 气候寒冷, 年平均气温为 -1.2℃, 年平均降雨量是 569mm, 多集中在 5~9 月份, 年蒸发量 1119.07mm, 雨热同季, 有利于牧草生长。土壤为高山草甸土, 草地为已发生退化的高寒小嵩草草甸。

### 1.2 试验设计

试验时间为 1998 年 6 月 28 日~2000 年 5 月 30 日。夏季放牧从 6 月 1 日至 10 月 31 日, 然后转入冬季草场放牧至第二年 5 月 31 日, 周而复始。依据牧草利用率(0%、30%、50%、70%)分 4 个处理(表 1)。

表 1 放牧试验设计  
Table 1 Design of grazing trial

放牧处理 Grazing treatments	试验用牛(头) NO. of trial yaks	草地面积(ha) Area of plot (ha)		放牧强度(头/ha) Grazing intensity(heads/ha)	
		夏季	冬季	夏季	冬季
轻度放牧 Light grazing	4	4.50	5.19	0.89	
中度放牧 Moderate grazing	4	2.75	3.09	1.45	1.29
重度放牧 Heavy grazing	4	1.92	2.21	2.08	1.81
对照 Control	0	1.0	1.0	0	0

### 1.3 研究方法

每年在牧草生长季的 8 月下旬, 在每个处理小区内按对角线选定 3 个具有代表性的固定样点, 在

收稿日期: 2006-01-23; 修回日期: 2006-09-06

基金项目: 青海省“九五”攻关项目(编号 96-N-112); 国家“十五”科技攻关重大计划项目(2001BA606A-02)

作者简介: 董全民(1972-), 男, 甘肃天水人, 助理研究员, 在读博士, 主要从事草地放牧生态及青藏高原“黑土型”退化草地的恢复与重建工作。

每个样点上各取 5 个重复样方 (0.5 m × 0.5 m), 并将它分成 4 个小样方, 测定植被群落的种类组成及其特征值 (盖度、高度和频度)。本文只用放牧第二年的数据。

#### 1.4 公式的选用

采用 Shannon-Wiener 生态位宽度公式及 Pianka 生态位重叠公式计算种群的生态位宽度及种间生态位重叠。

$$NB = \frac{-\ln(N_{ij} - (1/(N_{ij})) \cdot ((N_{ij} \ln N_{ij}))}{\ln r}$$

$$NO = N_{ij} \cdot N_{kj} / (N_{ij}^2 + N_{kj}^2)^{1/2}$$

公式中 NB 为生态位宽度; NO 是种群 i 和种群 k 的生态位重叠; j 为放牧梯度,  $N_{ij}$  和  $N_{kj}$  分别为种群 i 和种群 k 在第 j 级资源位上的优势度; r 为放牧率等级数。

优势度 (SDR) = (相对盖度 + 相对高度 + 相对频度) / 3

## 2 结果与分析

### 2.1 主要植物种群优势度的变化

不同放牧强度下, 冷季草场 21 种植物的优势度存在一定差异 (表 1)。在对照、轻度和中度放牧下, 小嵩草和垂穗披碱草为主要优势种; 重度放牧下, 小嵩草和鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserine*) 为主要优

势种。对照组次优势种 (按优势度大小顺序) 依次为高原早熟禾、紫羊茅和青海野青茅; 轻度放牧下依次为高原早熟禾、紫羊茅和落草; 中度放牧下依次为高原早熟禾、鹅绒委陵菜和落草; 重度放牧下依次为垂穗披碱草、高原早熟禾和柔软紫菀 (*Aster flaccidus*)。另外, 对照组主要伴生种 (按优势度大小顺序) 依次为落草、青海苔草、矮嵩草、藏嵩草和双柱头蕨草 (*Scirpus distigmaticum*); 轻度放牧下依次为鹅绒委陵菜、青海苔草、青海野青茅、藏嵩草和双柱头蕨草; 中度放牧下依次为紫羊茅、青海苔草、双柱头蕨草、雪白委陵菜 (*P. bifurca*) 和藏嵩草; 重度放牧下依次为藏嵩草、雪白委陵菜、落草、紫羊茅和亚毛茛 (*Ranunculus pulchellus*)。经过两年的放牧, 各放牧处理组的植物群落发生了变化: 对照、轻度和中度放牧组的主要优势种没有变化, 重度放牧组的优势种发生了变化, 鹅绒委陵菜代替了垂穗披碱草, 而且各处理组的次优势种均有高原早熟禾, 且除了对照组, 落草也为其它处理组所共有。这说明垂穗披碱草、高原早熟禾和落草为高寒小嵩草草甸冬季草场过牧危害下的过渡植物, 如果持续过度放牧, 垂穗披碱草进一步被鹅绒委陵菜等匍匐茎杂类草和高原早熟禾和草等禾本科植物所代替, 侵占了大面积生境, 草场出现严重退化<sup>[18]</sup>。

表 1 不同放牧率下高寒小嵩草草甸冷季草场主要 21 种植物种群的优势度的变化

Table 1 Dominances of major 21 plant populations under different stocking rates in an alpine Kobresia parva meadow cold-season pastureland

植物名 Plant name	对照 CK	轻度放牧 Light grazing	中度放牧 Moderate grazing	重度放牧 Heavy grazing
1 小嵩草 <i>Kobresia parva</i>	0.102	0.093	0.089	0.088
2 矮嵩草 <i>K humilis</i>	0.029	0.026	0.025	0.022
3 藏嵩草 <i>K tibetan</i>	0.028	0.028	0.027	0.041
4 线叶嵩草 <i>K capillifolia</i>	0.023	0.020	0.023	0.019
5 青海苔草 <i>Carex ivanavoe</i>	0.033	0.033	0.042	0.021
6 黑褐苔草 <i>C atrofusca</i>	0.023	0.023	0.023	0.019
7 双柱头蕨草 <i>Scirpus distigmaticum</i>	0.024	0.027	0.032	0.030
8 落草 <i>Koeleria cristata</i>	0.046	0.040	0.048	0.035
9 高原早熟禾 <i>Poa alpigena</i>	0.082	0.077	0.079	0.060
10 垂穗披碱草 <i>Elymus natans</i>	0.087	0.083	0.083	0.066
11 紫羊茅 <i>Festuca rubra</i>	0.061	0.055	0.046	0.036
12 青海野青茅 <i>D. kokonorica</i>	0.054	0.032	0.009	-
13 高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	0.021	0.020	0.025	0.028
14 鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserine</i>	0.021	0.035	0.049	0.071
15 雪白委陵菜 <i>P. bifurca</i>	0.018	0.022	0.029	0.041
16 钝叶银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	0.017	0.020	0.025	0.032
17 矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.015	0.021	0.024	0.033
18 高山紫菀 <i>Aster alpinus</i>	0.016	0.023	0.026	0.034
19 柔软紫菀 <i>A. flaccidus</i>	-	-	0.022	0.042
20 黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	0.010	0.014	0.020	0.029
21 亚毛茛 <i>Ranunculus pulchellus</i>	-	0.019	0.026	0.035

2.2 主要植物种群在放牧率梯度上的分布概况

表2~4为不同放牧率下冷季草场主要21种植物种群的相对盖度、相对高度和相对频度。尽管冷季草场放牧在枯草季进行,但由于不同放牧率下各植物种群被牦牛采食的程度和耐牧性以及植物种群自身的生物-生态学特性和种间竞争等因素的差异<sup>[19,20]</sup>,导致植物种群在群落中的地位和作用发生了变化。从表2~3可以看出,随着放牧率的增加,小嵩草和藏嵩草(*K. tibetan*)的盖度所占份额趋于增大,但它们的高度所占份额趋于减小;矮嵩草(*K. humilis*)和线叶嵩草(*K. capillifolia*)的盖度和高度所占份额均趋于减小;青海苔草(*Carex ivanavoe*)和黑褐苔草(*C. atrofusca*)的相对盖度在中度放牧下达到最大(0.081和0.023),而它们的高度所占份额趋于减小。对禾本科牧草而言,紫羊茅(*Festuca rubra*)和青海野青茅(*D. kokonorica*)的盖度和高度所占的份额均趋于减小,且青海野青茅

在重度放牧下完全消失;落草(*Koeleria cristata*)和高原早熟禾(*Poa alpigena*)的相对盖度在中度放牧下达到最大(0.064和0.135),而它们的相对高度在轻度放牧下达到最大(0.058和0.081);垂穗披碱草(*Elymus natans*)的盖度所占的份额趋于增大,而高度所占的份额趋于减小。另外,所有阔叶植物盖度和高度所占的份额均趋于增大。从表4可以看出,所有莎草科植物来(除了线叶嵩草)和禾本科植物(除了落草),它们在样方中出现的相对频度随放牧率的增加而趋于减小,线叶嵩草和落草均在中度放牧下最大(0.035和0.064);对阔叶植物而言,矮火绒草(*Leontopodium nanum*)和高山紫菀(*Aster alpinus*)在轻度放牧下最大,而高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)和钝叶银莲花(*Anemone obtusiloba*)在中度放牧最大,其它阔叶植物在样方中出现的相对频度随放牧率的增加而趋于增大。

表2 不同放牧率下高寒小嵩草草甸冷季草场  
21种主要植物种群的相对盖度

Table 2 Relative coverage of 21 major plant populations under different stocking rates in an alpine Kobresia parva meadow cold-seasonal pastureland

植物名 Plant name	对照 CK	轻度放牧 Light grazing	中度放牧 Moderate grazing	重度放牧 Heavy grazing
1 小嵩草	0.187	0.198	0.216	0.253
2 矮嵩草	0.024	0.022	0.021	0.015
3 藏嵩草	0.025	0.026	0.027	0.077
4 线叶嵩草	0.013	0.012	0.011	0.009
5 青海苔草	0.047	0.049	0.081	0.026
6 黑褐苔草	0.013	0.014	0.023	0.017
7 双柱头蕨草	0.013	0.017	0.029	0.033
8 落草	0.055	0.036	0.064	0.041
9 高原早熟禾	0.113	0.105	0.135	0.099
10 垂穗披碱草	0.089	0.095	0.119	0.126
11 紫羊茅	0.061	0.049	0.037	0.017
12 青海野青茅	0.024	0.014	0.004	-
13 高山唐松草	0.020	0.015	0.008	0.009
14 鹅绒委陵菜	0.031	0.049	0.075	0.088
15 雪白委陵菜	0.013	0.018	0.025	0.040
16 钝叶银莲花	0.008	0.014	0.021	0.027
17 矮火绒草	0.006	0.011	0.015	0.023
18 高山紫菀	0.010	0.010	0.014	0.016
19 柔软紫菀	-	-	0.004	0.017
20 黄花棘豆	0.003	0.006	0.011	0.012
21 亚毛茛	-	0.010	0.016	0.021

表3 不同放牧率下高寒小嵩草草甸冷季草场  
21种主要植物种群的相对高度

Table 3 Relative height of 21 major plant populations under different stocking rates in an alpine Kobresia parva meadow cold-seasonal pastureland

植物名 Plant name	对照 CK	轻度放牧 Light grazing	中度放牧 Moderate grazing	重度放牧 Heavy grazing
1 小嵩草	0.016	0.016	0.015	0.013
2 矮嵩草	0.016	0.015	0.015	0.013
3 藏嵩草	0.024	0.023	0.021	0.019
4 线叶嵩草	0.025	0.023	0.023	0.019
5 青海苔草	0.020	0.019	0.018	0.013
6 黑褐苔草	0.025	0.025	0.018	0.013
7 双柱头蕨草	0.034	0.037	0.032	0.026
8 落草	0.053	0.058	0.045	0.050
9 高原早熟禾	0.074	0.081	0.059	0.045
10 垂穗披碱草	0.107	0.104	0.082	0.064
11 紫羊茅	0.082	0.081	0.068	0.061
12 青海野青茅	0.097	0.071	0.017	-
13 高山唐松草	0.012	0.015	0.032	0.050
14 鹅绒委陵菜	0.015	0.018	0.034	0.051
15 雪白委陵菜	0.013	0.017	0.027	0.045
16 钝叶银莲花	0.011	0.015	0.018	0.043
17 矮火绒草	0.008	0.012	0.020	0.045
18 高山紫菀	0.013	0.018	0.027	0.055
19 柔软紫菀	-	-	0.027	0.057
20 黄花棘豆	0.013	0.019	0.027	0.051
21 亚毛茛	-	0.027	0.038	0.057

表4 不同放牧率下高寒小嵩草草甸冷季草场  
21种主要植物种群的相对频度

Table 4 Relative frequency of 21 major plant populations  
under different stocking rates in an alpine Kobresia  
parva meadow cold-season pastureland

植物名 Plant name	对照 CK	轻度放牧 Light grazing	中度放牧 Moderate grazing	重度放牧 Heavy grazing
1 小嵩草	0.065	0.051	0.047	0.039
2 矮嵩草	0.048	0.041	0.040	0.039
3 藏嵩草	0.035	0.033	0.028	0.028
4 线叶嵩草	0.032	0.026	0.035	0.030
5 青海苔草	0.032	0.031	0.028	0.025
6 黑褐苔草	0.032	0.031	0.029	0.028
7 双柱头蕪草	0.026	0.026	0.035	0.031
8 落草	0.029	0.026	0.037	0.035
9 高原早熟禾	0.058	0.046	0.044	0.035
10 垂穗披碱草	0.065	0.049	0.047	0.039
11 紫羊茅	0.040	0.035	0.032	0.030
12 青海野青茅	0.042	0.011	0.007	-
13 高山唐松草	0.032	0.031	0.035	0.025
14 鹅绒委陵菜	0.020	0.038	0.039	0.045
15 雪白委陵菜	0.029	0.030	0.035	0.037
16 钝叶银莲花	0.032	0.031	0.037	0.025
17 矮火绒草	0.032	0.039	0.037	0.031
18 高山紫菀	0.026	0.040	0.038	0.031
19 柔软紫菀	-	-	0.035	0.039
20 黄花棘豆	0.013	0.018	0.023	0.025
21 亚毛茛	-	0.020	0.023	0.026

### 2.3 冷季草场主要植物种群的生态位宽度

高寒小嵩草草甸冷季草场主要21种植物种群在放牧率梯度上的生态位宽度见表5。尽管枯草期小嵩草和高原早熟禾的适口性较好而被优先采食<sup>[21]</sup>,但由于它们特有的耐牧、耐践踏等生物学特点,冷季放牧对它们的返青及生长的影响没有夏秋季节放牧明显<sup>[22]</sup>,因而生态位宽度仍然很大(0.948,0.901),说明在枯草期放牧干扰下小嵩草和高原早熟禾种群表现出最大利用资源的能力。垂穗披碱草尽管由于适口性和耐践踏性相对较差,但由于其株高优势,生态位宽度依然较大(0.815)。青海野青茅和紫羊茅在枯草期由于适口性较好而耐践踏性相对较差,对放牧及由放牧引起的环境变化反应最为敏感,其生态位宽度很窄(0.302,0.416),而且线叶嵩草、青海苔草、黑褐苔草和双柱头蕪草的生态位宽度较小(0.425,0.603,0.585,0.505),它们对放牧条件下变化了的环境资源的利用状况也较差。具

有较强适应变化环境的匍匐茎杂类(鹅绒委陵菜)以及增加种(柔软紫菀和亚毛茛)经过两年的放牧,成为重度放牧组的主要优势种和次优势种,生态位宽度较大,分别为0.705、0.618和0.599;雪白委陵菜、钝叶银莲花、矮火绒草、高山紫菀和黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)的优势度随放牧强度的增加而增大,其生态位宽度分别为0.691、0.369、0.302和0.419,表明它们具有一定的耐牧和耐践踏性,对放牧引起的环境变化反应最为敏感。但总体上,高原早熟禾和垂穗披碱草生态位宽度比小嵩草小,且青海野青茅和紫羊茅的生态位宽度在放牧率梯度较小,说明放牧抑制了高大禾草层片的发育,为矮小的莎草科牧草和阔叶植物的生长创造了条件,同时也说明高原早熟禾、垂穗披碱草、青海野青茅和紫羊茅等其它禾草属中轻度放牧植物,但不同植物适宜放牧的对策有所不同<sup>[23]</sup>。

表5 不同放牧率下高寒小嵩草草甸  
冷季草场主要21种植物种群的生态位宽度

Table 5 Niche breadth of major 21 plant populations  
under different stocking rates in an alpine Kobresia  
parva meadow cold-season pastureland

植物名 Plant name	生态位宽度 Niche breadth
1 小嵩草 <i>Kobresia parva</i>	0.948
2 矮嵩草 <i>K humilis</i>	0.734
3 藏嵩草 <i>K tibetan</i>	0.724
4 线叶嵩草 <i>K capillifolia</i>	0.725
5 青海苔草 <i>Carex ivanavoe</i>	0.603
6 黑褐苔草 <i>C atrofusca</i>	0.582
7 双柱头蕪草 <i>Scirpus distigmaticum</i>	0.505
8 落草 <i>Koeleria cristata</i>	0.733
9 高原早熟禾 <i>Poa alpigena</i>	0.901
10 垂穗披碱草 <i>Elymus natans</i>	0.815
11 紫羊茅 <i>Festuca rubra</i>	0.416
12 青海野青茅 <i>D. kokonorica</i>	0.302
13 高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	0.311
14 鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserine</i>	0.705
15 雪白委陵菜 <i>P. bifurca</i>	0.691
16 钝叶银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	0.369
17 矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.302
18 高山紫菀 <i>Aster alpinus</i>	0.419
19 柔软紫菀 <i>A. flaccidus</i>	0.618
20 黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	0.421
21 亚毛茛 <i>Ranunculus pulchellus</i>	0.599

### 2.4 冷季草场主要植物种群的生态位重叠

在放牧率梯度演替系列上,每一种植物都分布在一定的空间地段上,但这些地段并不是间断,而是相互交错重叠的,种群间生态位重叠程度既能反映这种交错重叠又能体现种群间对共同资源的利用

状况<sup>[16]</sup>,两个种群的生态位重叠值越大,利用资源种类与利用资源方式的相似程度越高<sup>[17]</sup>。表6是高寒小嵩草草甸冷季草场21种主要植物种群间在放牧率梯度上的生态位重叠状况。小嵩草、矮嵩草、藏嵩草和线叶嵩草均属低矮耐牧耐旱植物,对空间、水肥条件的要求较为接近,其生态位宽度都很宽,所以除了青海野青茅、矮火绒草和高山唐松草,它们与其它植物种之间的生态位重叠均较大,但它们之间的生态位重叠值较小。这是因为在群落内部同属物种之间由于生物—生态学特征更为相似,在一定程度上它们对环境资源的需求分化,导致生态位重叠程度降低,以便使它们共同生存于同一小生境中,具有长期生存适应的生态学意义<sup>[13]</sup>。因此可以认为,

鹅绒委陵菜和雪白委陵菜、高山紫菀和柔软紫菀之间生态位重叠的降低,也是种间对资源利用上分化的结果,这是了解群落结构和种间关系的关键所在。另外,由于青海野青茅、矮火绒草和高山唐松草的生态位很窄,它们与其它种之间的生态位重叠度不大,其中最大的是它们与高原早熟禾的重叠(0.790, 0.721, 0.771),主要由于高原早熟禾株高较高,对空间的要求较为一致,因而对资源的利用能力强,与其它种的分布地段重叠大。由生态位重叠可以看出,生态位宽度较大的物种与其它种群间也有较大的生态位重叠,分布于放牧演替系列两个极端的种群间生态位重叠较小,说明物种的分布是既间断又连续的<sup>[16]</sup>。

表6 不同放牧率下高寒小嵩草草甸冷季草场主要21种植物种群的生态位重叠  
Table 6 Niche overlap of major plant populations under different stocking rates in an alpine Kobresia parva meadow cold season pasture

	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1	1	0.596	0.608	0.721	0.856	0.903	0.801	0.799	0.785	0.863	0.763	0.597	0.511	0.801	0.792	0.542	0.691	0.790	0.800	0.671	0.794
2		1	0.752	0.707	0.634	0.596	0.761	0.729	0.793	0.861	0.786	0.799	0.419	0.706	0.683	0.401	0.590	0.651	0.619	0.684	0.558
3			1	0.693	0.710	0.689	0.528	0.821	0.819	0.901	0.799	0.417	0.394	0.803	0.719	0.699	0.418	0.611	0.689	0.615	0.663
4				1	0.692	0.686	0.700	0.774	0.878	0.861	0.809	0.313	0.421	0.701	0.700	0.780	0.718	0.514	0.599	0.689	0.600
5					1	0.698	0.700	0.701	0.808	0.819	0.671	0.409	0.358	0.709	0.689	0.419	0.329	0.419	0.518	0.311	0.610
6						1	0.605	0.585	0.799	0.801	0.694	0.531	0.519	0.616	0.692	0.494	0.321	0.481	0.601	0.514	0.651
7							1	0.818	0.800	0.827	0.731	0.603	0.394	0.826	0.797	0.487	0.318	0.390	0.731	0.563	0.699
8								1	0.823	0.869	0.802	0.700	0.265	0.798	0.726	0.690	0.419	0.491	0.772	0.660	0.532
9									1	0.929	0.849	0.790	0.771	0.833	0.830	0.695	0.721	0.599	0.801	0.630	0.750
10										1	0.871	0.771	0.761	0.822	0.799	0.659	0.509	0.560	0.816	0.703	0.700
11											1	0.760	0.679	0.700	0.690	0.499	0.501	0.599	0.719	0.301	0.491
12												1	0.511	0.597	0.517	0.400	0.219	0.411	0.343	0.527	0.456
13													1	0.471	0.463	0.290	0.259	0.349	0.481	0.391	0.650
14														1	0.592	0.463	0.303	0.362	0.500	0.491	0.349
15															1	0.490	0.371	0.329	0.411	0.490	0.432
16																1	0.502	0.621	0.599	0.513	0.510
17																	1	0.313	0.299	0.301	0.408
18																		1	0.512	0.600	0.599
19																			1	0.533	0.654
20																				1	0.430
21																					1

注:表中第一列和第一行的数字与表1~5中对应的植物名相同。

Note: The numbers of the first list and row in this table are the same as numbers corresponding plant names in table 1~5.

### 3 讨论

生态位理论在植物种群研究中有重要而广泛的应用,通过对植物种群之间生态位重叠、生态位相似性比例及生态位宽度的计算,可以更深入地认识植

物种群内或种间的竞争,这对深入理解植物种群在群落中的地位和作用也提供了帮助<sup>[24]</sup>。本文的研究结果表明:不同放牧率梯度下植物群落中优势种的生态位宽度比伴生种宽,这与 Del Moral<sup>[25]</sup>对亚高寒草甸群落、陈波等人<sup>[13,14]</sup>对高寒草甸群落、丛沛桐等

人<sup>[17]</sup>对羊草群落生态位的研究结果基本一致,但与韩苑鸿等人<sup>[17]</sup>对内蒙古典型草原不同放牧梯度下生态位的研究结果不一致。这是由于群落中的优势种在创建植物群落内部独特的生境条件及决定群落种类组成方面起主要作用,这些种的生活力及生态适应能力较强,繁殖速度比较快,因而在群落内部适应小生境的能力及对小生境内资源的利用能力都表现出较强的优势<sup>[13,14]</sup>。然而,随放牧强度进一步提高至重度,由于牦牛采食过于频繁,减少了有机质向土壤中的输入,土壤营养过度消耗,改变了植物的竞争能力,抑制了主要优势种小嵩草和高原早熟禾的生长,降低了它们的竞争优势,使一些较耐牧的牧草品种及毒杂草的数量及优势度增加<sup>[15]</sup>,表现为可食杂草和毒杂草的盖度增加,在生境梯度上表现出较宽的生态位,这与韩苑鸿等人<sup>[17]</sup>在内蒙古典型草原上的研究结果基本一致。就高寒小嵩草草甸放牧演替而言,其过程是物种适应由放牧引起环境因子梯度变化、形成适应于各物种生态学特性的分布格局的结果,或物种生态位分化,其结果导致放牧演替系列上群落类型发生改变<sup>[16]</sup>。优势种小嵩草虽具有耐牧、耐旱等生物学特性,并在创造群落内部独特环境中起重要作用,生态位宽度也最大,但它的优势度随放牧率的增加而减小,这与韩苑鸿等人<sup>[17]</sup>在内蒙古典型草原上、王仁忠等人<sup>[16]</sup>在松嫩平原羊草草地上随放牧强度增加优势种植物种群数量很小或消失的结论基本一致。随放牧演替的进行,土壤趋向干旱化、盐碱化<sup>[16]</sup>,小嵩草等种群数量下降,而适应这种变化的匍匐茎杂类(鹅绒委陵菜)和高原早熟禾等禾本科牧草的优势度逐渐增加,并在重牧阶段成为优势种、次优势种或主要伴生种。这些种生态位宽度较大,表明它们具较强的利用和适应环境的能力。作为草地退化先锋植物的垂穗披碱草、鹅绒委陵菜、高原早熟禾等具有极强的适应环境的能力<sup>[20]</sup>。从生态位理论来讲,资源分享是认识群落结构形成机制的主要问题<sup>[26,27]</sup>,如果要进一步揭示种间对可利用资源的分享数量,就要涉及到生态位理论中的生态位重叠问题。正如前文所述,在群落内部同属物种之间由于生物—生态学特征更为相似,在一定程度上它们对环境资源的需求分化,导致生态位重叠程度降低,以便使它们共同生存于同一小生境中,具有长期生存适应的生态学意义。因此可以认为,群落内部种对生态位重叠程度的降低,是种间对不同放牧率梯度下对资源利用分化的结果。在4个放牧率

梯度(包括对照)中,伴生种中的一些阔叶草表现出较大的生态位宽度以及和一些优质牧草(莎草+禾草)间有较大的生态位重叠,表明这些阔叶草在对资源利用和对放牧率梯度变化的敏感性上有较大的能力,这可能与长期超载过牧或植物和放牧家畜长期协同进化有关<sup>[28]</sup>,说明放牧演替是既间断又连续的过程<sup>[16]</sup>。

## 4 小结

4.1 经过两年的放牧,冷季草场各放牧处理组的植物群落发生了变化:对照、轻度和中度放牧组的优势种没有变化,重度放牧组的垂穗披碱草被鹅绒委陵菜所代替,而且各处理组的次优势种均有高原早熟禾,且除了对照组,落草也为其它处理组所共有,说明垂穗披碱草为高寒小嵩草草甸过牧危害下的过渡植物,如果持续过度放牧,垂穗披碱进一步被鹅绒委陵菜等匍匐茎杂类以及高原早熟禾所代替,这些杂类草和禾本科牧草的无性繁殖能力很强,占据了大面积生境,草场出现严重退化。

4.2 尽管枯草期小嵩草和高原早熟禾的适口性较好而被优先采食,但由于它们特有的耐牧、耐践踏等生物学特点,生态位宽度仍然很大(0.948, 0.901);垂穗披碱草尽管由于适口性和耐践踏性相对较差,但由于其株高优势,生态位宽度依然较大(0.815),且青海野青茅和紫羊茅在枯草期由于适口性较好而耐践踏性相对较差,对放牧及由放牧引起的环境变化反应最为敏感,其生态位宽度很窄(0.302, 0.416),说明放牧抑制了高大禾草层片的发育,为植株矮小的莎草科牧草和阔叶植物的生长创造了条件,同时也说明高原早熟禾、垂穗披碱草、青海野青茅和紫羊茅等其它禾草属中轻度放牧植物。

4.3 鹅绒委陵菜和雪白委陵菜、高山紫菀和柔软紫菀之间生态位重叠的降低,也是种间对资源利用上分化的结果,且生态位宽度较大的物种与其它种群间也有较大的生态位重叠,分布于放牧演替系列两个极端的种群间生态位重叠较小,说明物种的分布是既间断又连续的。

## 参考文献(References):

- [1] Grinnell J. The niche-relationship of California Thrasher[J]. *Auk*, 1919, 34: 427-433.
- [2] Elton C. Animal ecology[M]. London: *Sidgwick and Jackson*, 1927. 63-68.
- [3] Pielou E C. Niche width and niche overlap: a method for meas-

- uring them[J]. *Ecology*, 1972, 53: 687-692.
- [4] Leibold M A. The niche concept revisited: mechanistic models and community context [J]. *Ecology*, 1995, 76 (5) :1371-1382.
- [5] Shugart H H, GB Bonan. Niche theory and community organization[J]. *Can J. Bot.*, 1998, 66: 2634-2639.
- [6] 王刚,赵松岭,张鹏云,陈庆诚. 关于生态位定义探讨及生态位重叠计测公式改进研究[J]. *生态学报*, 1984, 4(2) :119-127.  
Wang Gang, Zhao Songling, Zhang Pengyun, Chen Qingcheng. On the definition of niche and the improved formula for measuring niche overlap [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1984, 4 (2) : 119-127.
- [7] 王刚. 生态位理论若干问题探讨[J]. *兰州大学学报(自然科学版)*, 1990, 26(2) :109-113.  
Wang Gang. A discussion on some aspects of niche theory[J]. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 1990, 26 (2) : 109-113.
- [8] 黄英姿. 生态位理论研究中的数学方法[J]. *应用生态学报*, 1994, 5 (3) 331-337.  
Huang Yingzi. Mathematical methods in niche theory study [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1994, 5(3) : 331-337.
- [9] 张光明,谢寿昌. 生态位概念演变与展望[J]. *生态学杂志*, 1997, 16 (6) 46-51.  
Zhang Guangming, Xie Shouchang. Development of niche concept and Its perspectives: A Review[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 1997, 16 (6) :46-51.
- [10] 林开敏,郭玉硕. 生态位理论及其应用研究进展[J]. *福建林业学院学报*, 2001, 21(3) :283- 287.  
Lin Kaimin, Guo Yushuo. The research advances on niche theory and its application [J]. *Journal of Fujian College of Forestry*, 2001, 21(3) :283-287.
- [11] 李黎,朱金兆,朱清科. 生态位理论及其测度研究进展[J]. *北京林业大学学报*, 2003, 25(1) :100-107.  
Li Jie, Zhu Jinzhao, Zhu Qingke. A review on niche theory and niche metrics[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2003, 25(1) :100-107.
- [12] 朱春全. 生态位态势理论与扩充假说[J]. *生态学报*, 1997, 17 (3) :324-332.  
Zhu Chunquan, The niche ecostate-ecorole theory and expansion hypothesis[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1997, 17(3) :324-332.
- [13] 陈波,周兴民. 三种嵩草群落中若干植物种的生态位宽度与重叠分析[J]. *植物生态学报*, 1995, 19 (2) 158-169.  
Chen Bo, Zhou Xingmin. Analyses of niche breadths and overlaps of several plant species in three Kobresia communities of an alpine meadow[J]. *Acta Phytoecologica Sinica*, 1995, 19 (2) 158-169.
- [14] 陈波,周兴民,王启基,张堰青,沈振西. 高寒草甸植物种群的生态位研究[A]. 高寒草甸生态系统[C]. 北京:科学出版社, 1995. 73-90.  
Chen Bo, Zhou Xingmin, Wang Qiji, Zhang Yanqing, Shen Zhenxi. Study on the niche of the plant species in alpine meadow [A]. Alpine Meadow Ecosystem [C]. Beijing: Science Press, 1995. 73-90.
- [15] 丛沛桐,颜延芬,周福军,刘兴华,祖元刚. 东北羊草群落种群生态位重叠关系研究[J]. *植物研究*, 1999, 19 (2) 213-219.  
Cong Peitong, Yan Tingfen, Zhou Fujun, Liu Xinghua, Zu Yuangang. The study on ecological niche overlap relations of several population on leymus community northeast plant [J]. *Bulletin of Botanical Research*, 1999, 19 (2) :213-219.
- [16] 王仁忠. 放牧影响下羊草草地主要植物种群生态位宽度与生态位重叠的研究[J]. *植物生态学报*, 1997, 21(4) :304-311.  
Wang Renzhong. The niche breadths and niche overlaps of main plant populations in leymus chinensis grassland for grazing [J]. *Acta phytoecologica Sinica*, 1997, 21(4) :304-311.
- [17] 韩苑鸿,汪诗平,陈佐忠. 以放牧率梯度研究内蒙古典型草原主要种群的生态位[J]. *草地学报*, 1999, 7(3) :204-210.  
Han Yuanhong, Wang Shiping, Chen Zuozhong. Responses of the major plant populations of Inner Mongolia typical steppe to grazing rate based on niche considerations [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 1999, 7(3) :204-210.
- [18] 周华坤,周立,赵新全,刘伟,严作良,师燕. 江河源区“黑土滩”型退化草场的形成过程与综合治理[J]. *生态学杂志*, 2003, 22(5) :51-55.  
Zhou Huakun, Zhou Li, Zhao Xinquan, Liu Wei, Yan Zuoliang, Shi Yan. Degradation process and integrated treatment of “black soil beach” grassland in the source regions of Yangtze and Yellow Rivers [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2003, 22 (5) :51-55.
- [19] 王启基,周立,王发刚. 放牧强度对冬春草场植物群落结构及功能的效应分析[A]. 高寒草甸生态系统[C]. 北京:科学出版社, 1995. 353-363.  
Wang Qiji, Zhou Li, Wang Fagang. Effect analysis of stocking intensity on the structure and function of plant community in winter-spring grassland [A]. *Alpine Meadow Ecosystem* [C]. Beijing: Science Press, 1995. 353-363.
- [20] Cole D N. Experimental trampling of vegetation II: predictors of resistance and resilience [J]. *J. Appl. Ecol.*, 1995, 32: 215-224.
- [21] 董全民,赵新全,马玉寿,李青云,王启基,施建军. 牦牛放牧强度与小嵩草高寒草甸植物群落的关系[J]. *草地学报*, 2005, 13(4) :334-338.  
Dong Quanmin, Zhao Xinquan, Ma Yushou, Li Qingyun, Wang Qiji, Shi Jianjun. Studies on the relationship between grazing intensities for yaks and plant groups in Kobresia parva alpine meadow [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2005, 13(4) :334-338.
- [22] 董全民,赵新全,李青云,马玉寿,李有福,李发吉. 小嵩草高寒草甸的土壤养分因子及水分含量对牦牛放牧率的响应 冬季草场土壤营养因子及水分含量的变化[J]. *土壤通报*, 2005, 36(4) : 493-499.  
Dong Quanmin, Zhao Xinquan, Li Qingyun, Li Youfu, Li Fajiji. Responses of soil nutrients contents and water to stocking rates for yaks in Kobresia parva alpine meadow Change of

- soil nutrient contents and water on winter pasture [J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2005, 36(4): 493-499.
- [23] 李永宏,汪诗平. 草原植物对家畜放牧的营养繁殖对策初探 [A]. 草原生态系统研究[C]. 北京:科学出版社, 1997. 23-31.
- Li Yonghong, Wang Shiping. Vegetative reproductive strategies of plant populations to livestock grazing [A]. *Grassland Ecosystem Research*[C]. Beijing: *Science Press*, 1997. 23-31.
- [24] 袁志忠,何丙辉. 生态位理论及其在植物种群研究中的应用 [J]. 福建林业科技, 2004, 31(2): 123-127.
- Yuan Zhizhong, He Binghui. Niche theory and its application in plant population research [J]. *Jour of Fujian Forestry Sci and Tech*, 2004, 31(2): 123-127.
- [25] Del Moral. Vegetation ordination of subalpine meadows using adaptive strategies [J]. *Can J. Bor.*, 1983, 61: 3117-3127.
- [26] Schoener T W. Resources partitioning in ecological communities [J]. *Science*, 1974, 185: 27-39.
- [27] Thompson K, Gaston K J, Band S R. Range size, dispersal and niche breadth in the herbaceous flora of central England [J]. *Ecology*, 1999, 87: 155-158.
- [28] 汪诗平,李永宏,王艳芬,陈佐忠. 不同放牧率对内蒙古冷蒿草原植物多样性的影响 [J]. 植物学报, 2001, 43(1): 89-96.
- Wang Shiping, Li Yonghong, Wang Yanfen, Chen Zuozhong. Influence of different stocking rates on plant diversity of *Artemisia frigida* community in Inner Mongolia steppe [J]. *Acta Botanica Sinica*, 2001, 43(1): 89-96.

## Effects of Grazing on the Major Plant Populations Niche in Alpine *Kobrecia parva* Meadow Cold-seasonal Pastureland

DONG Quan-min<sup>1,2</sup>, ZHAO Xin-quan<sup>1</sup>, MA Yu-shou<sup>2</sup>, SHI Jian-jun<sup>2</sup>, WANG Yan-long<sup>2</sup>

(1. Northwest Plateau Institute of Biology, the Chinese Academy of Science, Xining 810001, China;

2. Qinghai Academy of Animal and Veterinary Sciences, Xining 810016, China)

**Abstract:** The four different stocking rates, dominances, niche breadths and niche overlaps for twenty-one main plant population in an alpine *Kobrecia parva* meadow cold-seasonal pasture were measured, and the results showed that: 1) Through grazing for two years, *Kobrecia parva* and *Elymus natans* were still major dominated plants in control, light grazing and moderate grazing plots, but *Kobrecia parva* and *Potentilla anserine* dominated in heavy grazing plot; 2) although yaks in priority ingested dainty *Kobrecia parva* and *Poa alpigena* in withered period, their niche breadths were still very wide (0.948, 0.901) because they were able to bear of grazing, drought and trampling and other biological characters. Besides, although *Elymus natans* was not ingested in priority duo to its bad dainty and biological character of enduring trampling, its niche breadth was still relatively wide (0.805) for its height, and niche breadths of *D. kokonorica* and *Festuca rubra* based on grazing gradients were all very narrow (0.302, 0.416) for their good dainty and dad enduring trampling. Therefore, all these indicated that grazing restricted growth of high grasses and created a good environment for growth of short sedges; 3) Niche overlaps between *Potentilla anserine* and *P. bifurca*, between *Aster alpinus* and *A. flaccidus* were relatively narrow (0.592, 0.412), which could be seen as polarized result for resource utilization based plant species. And then it could be also seen that the species with grater niche breadths generally had greater niche overlaps with other species, and that the species distributing in two extremeness along grazing gradients had narrower niche overlaps each other, which indicated the distributing of species was continuous and discontinuous.

**Key words:** Alpine *Kobrecia parva* meadow; Cold-seasonal pasture; Stocking rate; Dominance; Niche breadth; Niche overlap

【责任编辑 刘天明】