

3 种管理模式下高寒草甸植物群落构成及稳定性研究*

孔杨云^{1,2}, 罗巧玉^{2,3}, 陈 志^{2,3**}

(1. 重庆资源与环境保护职业学院, 重庆 402360;

2. 青海省青藏高原药用动植物资源重点实验室, 青海 西宁 810000;

3. 青海师范大学 生命科学院, 青海 西宁 810000)

摘要:【目的】了解 3 种管理模式下高寒草甸植物群落分异特征, 探究草地稳定性维持的适宜管理模式。

【方法】定量分析封育(EG)、传统冷季放牧(TG)及连续放牧(CG)管理下, 青藏高原东北缘高寒草甸植物群落主要植物种重要值、群落结构、功能群生物量构成、物种 Raunkiaer 频度系数及演替度。【结果】(1) EG、TG 和 CG 草地植物群落植物种构成差异大, 均以禾草为优势, 重要值分别为 0.672、0.617 和 0.490。(2) 与放牧(TG 和 CG)相比, EG 管理可提高草地植物群落高度、盖度及地上和根系生物量, 降低植物属、种的多样性。(3) EG 草地地上+地面芽植物地上生物量比例(80.8%)高于 TG 和 CG 草地, 但后者地下芽植物地上生物量比例(40.3%和 50.1%)高于前者, CG 草地莎草地上生物量比例较高(11.9%)。(4) TG 和 CG 草地植物群落植物种 Raunkiaer 频度大致呈反“J”形, 群落趋于相对成熟且稳定阶段; EG 草地的演替度(81.72)高于 CG(68.29)和 TG(63.33)草地。【结论】封育(EG)促进草地恢复, 使草地植物群落趋于演替顶极阶段; 放牧(TG 和 CG)利于高寒草甸植物多样性和群落稳定性维持。

关键词:管理模式; 物种构成; 生物量; 植物多样性; 演替度; 群落稳定性

中图分类号: S 812.5

文献标志码: A

文章编号: 1004-390X(2020)06-1046-08

Study on the Characteristic of Vegetation Composition and Community Succession of Alpine Meadow under Three Management Modes

KONG Yangyun^{1,2}, LUO Qiaoyu^{2,3}, CHEN Zhi^{2,3}

(1. Chong Qing Resources and Environmental Protection of University, Chongqing 402360, China; 2. Key Laboratory of Medicinal Animal and Plant Resources of Qinghai-Tibetan Plateau in Qinghai Province, Xining 810000, China;

3. College of Life Science, Qinghai Normal University, Xining 810000, China)

Abstract: [Purpose] To clarify the different characteristics of plant community in alpine meadows under three management modes, and explore the suitable management mode for maintaining community stability. [Method] We analyzed the important value of plant species, community structure, biomass composition of functional groups, the Raunkiaer frequency coefficient of species and the community successional degree under enclosure (EG), traditional cold-season grazing (TG)

收稿日期: 2020-03-19

修回日期: 2020-06-30

网络首发时间: 2020-11-20 09:41:41

*基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0501903); 青海省青藏高原药用动植物资源重点实验室项目(2020-ZJ-Y40); 青海省重大科技专项(2019-SF-A12); 青海师范大学中青年科研基金项目(2018zr012)。

作者简介: 孔杨云(1992—), 女, 甘肃永靖人, 硕士, 助教, 主要从事草地营养生态研究。

E-mail: kongyy15@lzu.edu.cn

**通信作者 Corresponding author: 陈志(1963—), 男, 四川乐山人, 博士, 教授, 主要从事生物学研究。

E-mail: czi58@163.com

网络首发地址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/53.1044.S.20201119.1055.002.html>



and continuous grazing grasslands (CG) in the northeast margin of the Qinghai-Tibetan Plateau.

[**Result**] 1) Species composition of plant community was significantly different among EG, TG and CG grasslands, their important values of grass were dominant in plant community, being were 0.672, 0.617 and 0.490, respectively. 2) The EG mode increased plant community height, coverage, biomass of shoots and root, while it decreased plant diversity in genus and species levels in contrast to grazing (TG and CG). 3) The above biomass proportion of hemicryptophytes in EG grassland (80.8%) was higher than that in TG and CG grasslands, but the above biomass proportion of geophytes of the latter (40.3% and 50.1%) was higher than the former, and the above biomass proportion of sedge in CG grassland was higher (11.9%) than the others. 4) The Raunkiaer frequency coefficient of species of plant community in TG and CG grasslands were typical anti-“J” pattern, which suggested that their communities were relatively mature and stable; the succession degree of the EG grassland (81.72) was higher than the CG (68.29) and the TG (63.33) grasslands. [**Conclusion**] The EG mode can encourage grassland restoration and make the plant community tend to be a climax succession stage, while grazing (TG and CG) mode has a positive effect on the maintenance of plant diversity and community stability in alpine meadows.

Keywords: management mode; species composition; biomass; plant diversity; succession degree; community stability

高寒草甸是青藏高原主要植被类型之一, 具有重要的生产功能和生态功能^[1], 是中国青藏高原藏民族畜牧业发展的重要保障。近年来, 由于气候变化及过度放牧等, 青藏高原高寒草甸生态系统功能严重退化, 而合理的管理制度或利用模式是草地生态系统健康维持、生物多样性保护及生产力提高的有效措施^[2]。通常, 青藏高原高寒草甸管理利用模式主要有自由放牧或连续放牧、季节放牧和围栏禁牧等^[1, 3]。研究表明: 家畜通过采食草地优势种间接影响群落种间关系, 提高草地植物群落物种多样性^[4-5], 或降低草地植物群落物种多样性^[6-7], 进而使草地植物群落结构发生改变; 不同功能群植物通过其对放牧强度敏感程度和适应策略差异, 使草地植被构成发生变化^[8-9]; 封育通过提高草地生物量^[10], 降低草地群落植物物种数, 进而改善草地种群生态位配置和草地稳定性^[11-12]。可见, 管理模式不仅影响草地生产力、群落特征和物种多样性^[13], 也影响草地植物群落稳定性和演替方向^[3, 13-14]。因此, 调整或制定适宜的草地管理利用模式, 对青藏高原高寒草甸生产、生态功能的提升及草地稳定性的维持具有重要实践意义。

以往青藏高原高寒草甸植被构成及群落演替研究集中于群落地上生物量^[15-16]、群落构成和物

种生态位特征^[10, 17]、种间关系^[10, 18]、物种多样性^[10, 19]、群落稳定性和演替^[15, 20]及土壤理化特性^[21-23]; 但对放牧高寒草甸植物群落植被构成与群落演替的整合研究相当有限^[14]。本研究以青藏高原高寒草甸为对象, 通过对3种最普遍管理模式草地植物群落主要植物种重要值、群落特征、功能群生物量构成、物种 Raunkiaer 频度系数及演替特征定量分析, 明晰3种管理模式下高寒草甸植物群落植被变化规律及草地演替方向, 探究适宜的高寒草甸植物群落稳定性管理模式, 为高寒草甸演替机制的深入揭示提供理论依据, 也为高寒草甸的合理管理提供一定实践基础。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

研究区位于青藏高原东北缘甘肃农业大学高山草原试验站附近的甘肃省天祝县抓喜秀龙乡高寒草甸上, 地理坐标为 E102°40′~102°47′, N37°11′~37°14′, 海拔 2960 m。年均气温-0.1℃, 1月均温-18.3℃, 7月均温 12.7℃, >0℃积温 1380℃; 年降水量 416 mm, 无绝对无霜期, 仅分冷、热两季, 土壤类型为亚高山草甸土。草地植物群落主要植物种有垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、矮蒿草 (*Kobresia humilis*)、冷地早熟禾 (*Poa crymo-*

phila)、针茅 (*Stipa krylovii*)、珠芽蓼 (*Polygonum viviparum*)、洽草 (*Koeleria cristata*)、阴山扁蓿豆 (*Melilotoids ruthenica* var. *inschanica*)、赖草 (*Leymus secalinus*) 和球花蒿 (*Artemisia smithii*) 等。

1.2 样地设置

2016 年 7 月末, 在研究区选择青藏高原区最普遍管理利用的封育 (enclosure grassland, EG)、传统冷季放牧 (traditional cold-season grazing grassland, TG) 和常年连续放牧 (continuous grazing grassland, CG) 牦牛和藏羊的高寒草甸上, 分别设置面积为 0.1~0.2 hm² 的 EG 草地、面积为 0.3~0.5 hm² 的 TG 和 CG 草地各 3 块, 作为试验样地。其中, EG 草地为自 2007 年 6 月起持续封育了 9 年的草寒草甸, 封育前其草地为传统冷季放牧草地, 草地放牧时期和利用率与 TG 草地一致; TG 草地每年 11 月初—翌年 5 月初放牧, 其余时间均处于围栏休牧状态, 其冷季草地利用率为 85%~95%; CG 草地常年处于连续放牧状态, 其暖季 (5 月中旬—10 月末) 和冷季 (11 月初—翌年 5 月初) 的草地利用率分别为 55%~65% 和 75%~85%。

1.3 测定与方法

2016 年 8 月中下旬, 分别在各样地均匀设置 15 个面积为 0.1 m² 的样方, 测定各样方内植物群落 (草层) 及植物种的高度和盖度; 齐地刈割收获地上生物量后, 先将其按绿色物质、凋落物+立枯体 (死物质) 分开后, 再将绿色物质按不同种分开, 装入信封样袋。地上植物群落特征测定后, 用直径 9.5 cm 根钻在各样方中, 分别采集 0~10 cm、>10~20 cm 和 >20~30 cm 深度的根系样品各 3 钻, 分别按不同层次装入 60 目尼龙网袋后, 在流水中清洗, 并检出碎石等杂物后, 晾干装入信封样袋。所有地上和根系植物样品均于 65 ℃ 烘箱中烘干称干质量, 统计地上和地下生物量。此外, 基于样方植物种高度和盖度调查数据, 统计植物科、属和种的多样性数据。

植物种重要值 (important value, IV): 基于样方植物种的高度、盖度和生物量数据, 按公式 $IV=(RH+RC+RB)/3$ 计算; 式中, RH、RC 和 RB 分别为植物种的相对高度 (relative height, RH)、相对盖度 (relative coverage, RC) 和相对生物量 (relative biomass, RB), 样方中某种的相对高度 (或相对盖度或相对生物量) 等于该种高度 (或盖度或

生物量) 除以该样方中所有植物种高度 (或盖度或生物量) 之和。植物种高度测量每个样方内每种植物测定 10 株, 计算平均高度 (cm), 当样方内某一植物种的植株数量少于 10 株时, 按实际植株高度测量; 植物种盖度 (%) 以目测法测量其垂直投影面积比, 总盖度 (%) 通过 1-裸地盖度计算。

功能群生物量构成: 基于样方分种地上生物量数据, 按经济类群分为禾草、莎草、豆科和其他植物 4 类; 按生活型分为 1 年生植物 (含越年生植物) (therophyte, TP)、地面芽植物 (含地上芽) (hemicryptophyte, HP) 和地下芽植物 (geophyte, GP)^[24], 统计不同功能群植物种生物量比例 (%)。

草地植物群落 Raunkiaer 频度系数: 基于样方植物种出现频度数据, 按 Raunkiaer 植物频度划分为 5 个等级, 即 A 级=1%~20%, B 级=21%~40%, C 级=41%~60%, D 级=61%~80%, E 级=81%~100%。频度系数 $R=(n/N) \times 100\%$, 式中, n 为某一个种在全部取样中出现的次数, N 为全部取样数^[24]。Raunkiaer 频度图越接近反“J”形, 草地植物群落越稳定。

草地演替度 (degree of succession, DS): 基于植物种重要值和草地植物群落盖度数据, 用

公式 $DS = \frac{\sum(e \cdot d)}{N} \cdot \mu$ 计算^[24]。式中, e 为植物种的寿命; d 为植物种优势度 (重要值); N 为各重复样地内草地植物群落总植物种数; μ 为植被盖度。

1.4 数据分析

用 Excel 进行数据处理及制图, SPSS 16.0 的 one-way ANOVA 对草地植物群落特征 (高度、盖度、生物量及物种数)、功能群生物量构成及草地演替度进行草地模式效应分析及 LSD 多重比较, 并将数据表示为“mean±SE”。

2 结果与分析

2.1 主要植物种重要值

草地植物种重要值结果 (表 1) 显示: EG 草地优势种为冷地早熟禾, 亚优势种为垂穗披碱草和西北针茅, 伴生种为阴山扁蓿豆、洽草、赖草、珠芽蓼、白色栀子花、球花蒿、矮蒿草、高山蒿草、秦艽、蓝花韭和无芒雀麦等; TG 草地优势种为垂穗披碱草, 亚优势种为冷地早熟禾和洽草, 伴生种为老鹳草、球花蒿、西北针茅、矮

蒿草、高山蒿草、珠芽蓼、秦艽、黄芪、赖草、阴山扁蓿豆和瑞香狼毒等; CG草地优势种为矮蒿草, 亚优势种为西北针茅, 伴生种为冷地早熟禾、垂穗披碱草、赖草、阴山扁蓿豆、洽草、高山蒿草、甘肃棘豆、火绒草、球花蒿和黄芪等。同时, EG、TG和CG草地均以禾本科植物为主, 其重要值分别为0.672、0.617和0.490, EG和TG草地约为CG草地的1.4倍和1.3倍; 而CG草地矮蒿草重要值分别为EG和TG草地的8.5倍和4.5倍。这说明3种管理模式草地植物种重要值和物种构成差异大。

2.2 群落特征

管理模式对草地植物群落高度、盖度、地上生物量及其构成, 植物多样性指数、0~10 cm和0~30 cm根系生物量及地上+根系生物量、根冠比均具显著或极显著差异 ($P<0.05$, $P<0.01$ 或 $P<0.001$) (表2)。植物群落高度、盖度、绿色生物量、凋落物+立枯体及地上部分总生物量为EG草地>TG草地>CG草地 ($P<0.05$, $P<0.01$ 或 $P<0.001$); 0~10 cm根系生物量为EG草地>CG草地>TG草地; 总根系生物量及地上部分+根系

生物量为EG草地>TG草地和CG草地 ($P<0.05$ 或 $P<0.01$); 根冠比为CG草地显著大于EG草地和TG草地 ($P<0.05$)。植物属、种丰富度为TG草地和CG草地显著高于EG草地 ($P<0.005$), 植物科丰富度为TG草地显著高于EG草地和CG草地 ($P<0.05$ 或 $P<0.01$) (表2)。这表明封育利于草地植物生长, 放牧利于草地植物多样性的维持。

2.3 功能群生物量

植物经济类群生物量构成结果显示: 3种管理模式草地禾草地上生物量比例均>60% ($P>0.05$); 莎草地上生物量比例为CG草地显著高于EG草地和TG草地 ($P<0.05$); 豆科地上生物量比例在3种管理模式之间无差异 ($P>0.05$); 其他科植物的地上生物量比例为EG草地和TG草地显著高于CG草地 ($P<0.05$) (图1)。这表明CG管理利于莎草科植物在草地植物群落中的维持。

生活型地上生物量构成结果显示: 地面芽植物(HP)为EG草地显著高于TG草地和CG草地 ($P>0.05$), 地下芽植物(GP)为TG草地和CG草地显著高于EG草地 ($P<0.05$), 1年生植物(TP)在3种草地利用模式之间相近 (图1)。地上生物

表1 3种管理模式高寒草甸植物群落主要植物种重要值

Tab. 1 The importance values of main plant species of plant community in alpine meadow under three management modes

植物种 plant species	封育 EG	传统放牧 TG	连续放牧 CG
冷地早熟禾 <i>Poa crymophila</i>	0.267±0.056	0.101±0.038	0.085±0.015
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	0.142±0.032	0.308±0.071	0.087±0.047
洽草 <i>Koeleria cristata</i>	0.068±0.026	0.102±0.027	0.052±0.012
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	0.065±0.032	0.073±0.010	0.080±0.025
西北针茅 <i>Stipa krylovii</i>	0.116±0.045	0.033±0.006	0.186±0.049
无芒雀麦 <i>Bromus inermis</i>	0.014±0.014		
矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i>	0.034±0.015	0.064±0.010	0.289±0.067
高山蒿草 <i>Carex parvula</i>	0.014±0.005	0.034±0.008	0.070±0.011
阴山扁蓿豆 <i>Melilotoids ruthenica</i> var. <i>inschanica</i>	0.086±0.025	0.015±0.007	0.084±0.011
黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i>		0.030±0.018	0.013±0.011
甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i>			0.023±0.023
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	0.055±0.024	0.037±0.025	
白花柃子花 <i>Dracocephalum heterophyllum</i>	0.054±0.037		
球花蒿 <i>Artemisia smithii</i>	0.041±0.024	0.050±0.025	0.022±0.008
火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>			0.023±0.011
秦艽 <i>Gentiana macrophylla</i>	0.023±0.011	0.033±0.020	
蓝花韭 <i>Allium cyaneum</i>	0.017±0.009		
老鹳草 <i>Geranium wilfordii</i>		0.071±0.035	0.010±0.010
瑞香狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>		0.010±0.008	

Note: EG. enclosure grassland; TG. traditional cold-season grazing grassland; CG. continuous grazing grassland; the same as below.

量构成以 HP 为主,EG、TG 和 CG 草地的 HP 比例分别为 80.8%、59.7% 和 49.9%,GP 比例分别为 19.3%、40.3% 和 50.1%,TP 仅为 0.01%(图 1)。这表明 EG 管理利于地面芽植物生长,放牧(TG 和 CG)利于地下芽植物生长。

2.4 草地群落植物种 Raunkiaer 频度系数和演替度

图 2 显示: TG 和 CG 草地群落的植物物种

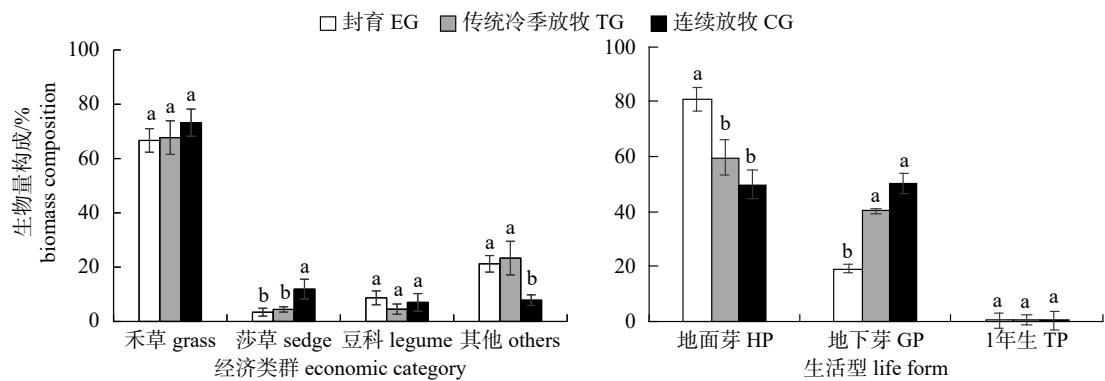
频度 Raunkiaer 直方图大致呈反“J”形,即 $A>B>C\geq D<E$; EG 草地的群落植物物种频度 Raunkiaer 直方图不呈典型反“J”形。草地植物群落演替度为 EG (81.72 ± 5.61) 显著高于 CG (68.29 ± 3.10) 和 TG (63.33 ± 2.61) ($P<0.05$) (图 3)。这说明封育促进草地恢复,使草地植物群落趋于演替顶极阶段;放牧使草地植物群落趋于相对成熟且稳定阶段,进而利于草地植物群落稳定性维持。

表 2 3 种管理模式高寒草甸植物群落特征

Tab. 2 Plant community characteristics of plant community in alpine meadow under three management modes				
指标 index	封育 EG	传统冷季放牧 TG	连续放牧 CG	显著性 significance
高度/cm plant height	23.90±0.94 a	9.72±0.46 b	6.21±0.33 c	**
盖度/% coverage	100.00±0.11 a	99.30±0.00 a	90.60±0.89 b	***
生物量/(g·m) biomass				
绿色物质 green matter	327.45±43.17 a	291.15±39.48 b	101.29±22.55 c	*
凋落物+立枯体 dead+litter matter	117.20±19.35 a	62.38±13.75 b	9.29±9.46 c	**
总地上部分 total aboveground part	444.65±52.55 a	353.53±49.48 b	110.58±43.17 c	**
0~10 cm根系 0-10 cm root	2 134.12±148.79 a	1 468.99±122.38 b	1 634.55±31.96 a	*
>10~20 cm根系 >10-20 cm root	503.06±52.88	540.07±43.88	433.03±46.92	NS
>20~30 cm根系 >20-30 cm root	342.39±21.97	321.85±47.30	342.39±34.99	NS
总根系 total root	2 966.55±80.16 a	2 330.91±207.89 b	2 409.98±112.61 b	*
地上部分+根系 total aboveground part+total root	3 411.20±43.48 a	2 684.44±82.27 b	2 520.56±54.05 b	**
根冠比 root/shoot	6.67±0.18 b	6.59±0.27 b	22.79±2.55 a	**
丰富度 richness				
科 family	8.33±0.41 b	10.00±0.37 a	10.00±0.53 a	**
属 genus	12.22±0.52 b	15.67±0.58 a	14.22±0.61 a	**
种 species	12.67±0.82 b	16.00±0.65 a	14.89±0.70 a	*

注: 不同小写字母代表不同管理模式间差异显著; NS、“*”、“**”和“***”, 分别表示差异不显著 ($P>0.05$) 以及在 $P<0.05$ 、 $P<0.01$ 和 $P<0.001$ 水平上差异显著。

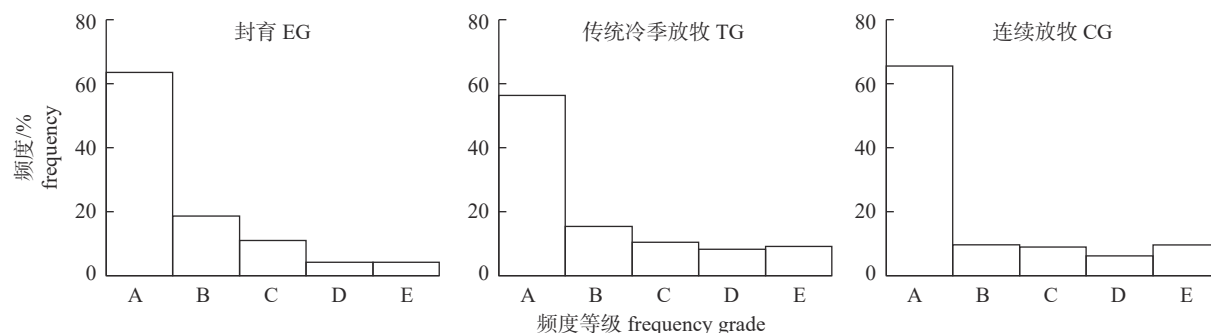
Note: Different letters mean significant differences among different management modes; NS, “*”, “**” and “***” mean no significant difference, and significant difference at 0.05, 0.01 and 0.001 levels, respectively.



Note: EG. enclosure grassland; TG. traditional cold-season grazing grassland; CG. continuous grazing grassland; the same as below. HP. hemicryptophyte; GP. geophyte; TP. therophyte.

图 1 3 种管理模式草地经济类群和生活型地上生物量构成

Fig. 1 Above-ground biomass composition of economic category and life form under three management modes



注/Note: A. 1%~20%; B. 21%~40%; C. 41%~60%; D. 61%~80%; E. 81%~100%.

图 2 3 种管理模式高寒草甸植物群落植物物种 Raunkiaer 标准频度直方图

Fig. 2 Standard frequency histogram of plant community in alpine meadow under three management modes

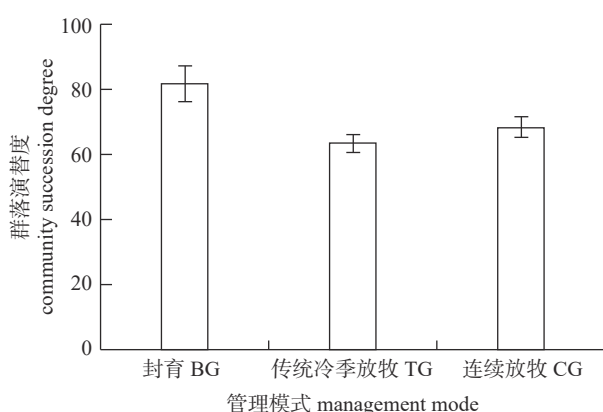


图 3 3 种管理模式高寒草甸植物群落演替度

Fig. 3 Degree of plant community succession of alpine meadow under three management modes

3 讨论

3.1 群落生物量及植物生活型

草地植物群落生产力和结构组成变化是其对不同管理模式的直观响应。草地植物群落生产力变异主要来源于放牧干扰^[9]。本研究封育管理模式促进高寒草甸禾草植物生长和草地群落恢复,这是由于在无家畜放牧干扰下,草地群落中的高大禾草优先占据群落上层空间,进而抑制其他植物生长^[10];根系作为植物提供养分和水分的“源”,其在土壤中的延伸显著影响地上生物量的积累,而地上光合代谢产物的形成也同时反馈或影响根系生长特性^[25],本研究封育管理利于草地地上和根系植物的生长就充分说明这一点。但也有研究认为封育降低草地植物群落生物量和利用价值^[26],这可能与草地封育年限长短和封育前草地植物群落物种构成差异有关。此外,本研究连续放牧管理利于高寒草甸莎草在草地群落中的维

持,其原因是莎草具适应性强、耐践踏和耐采食及营养繁殖能力强的特征,且放牧下莎草易形成具有较大水分保蓄能力的致密草毡层^[27-28],从而利于其水分和营养代谢能力的提高;同时,家畜放牧采食植物群落上层的禾草而降低群落中高大禾草对矮小莎草的遮光和竞争作用,进而促进莎草的营养繁殖和生长^[14]。

草地植物群落结构变化还反映在不同生活型植物对其管理模式的响应不同。本研究中,封育促进草地地上芽植物生长,放牧促进草地地下芽植物生长。其主要原因是放牧家畜优先采食草地高大地上芽植物,地下芽植物多以根茎繁殖为主,其生长点和繁殖点埋在地下而耐牧性及耐践踏性更强,这不仅利于地下芽植物逃避畜采食,也利于恶劣环境下其更新芽的生长和分蘖,进而促进其生长^[29-30]。此外,家畜践踏损害地上芽植物正常组织和形态,抑制其生长^[31],不同生活型植物因其自身繁殖能力和牧草种子活力等差异^[30],也是本研究草地植物生活型和经济类群植物差异的原因之一。

3.2 植物多样性及群落稳定性

管理方式通过引起草地生产力和群落结构的变化而引起植物群落物种多样性发生变化。本研究放牧利于草地植物多样性的维持。这是由于一方面封育草地上,植株高大禾草处于草地植物群落上层比矮小植物的竞争力强,且草地地表积累大量凋落物,从而前者不仅抑制后者的生长甚至消失,也影响低矮植物及其种子繁殖,进而降低封育草地的植物多样性^[10, 32];另一方面,家畜采食和践踏可移去植株顶端组织和衰老组织,促进资源的再分配而削弱草地植物群落种间竞争,使

草地植被结构不断变化,并使各物种竞争力持续,进而增强或维持草地植物多样性^[30]。

草地植物群落稳定性维持和演替进程直接影响草地生产、生态功能和草地的利用。与此同时,与草地生产力、草地植被构成及物种多样性息息相关。虽然本研究 3 类草地植物群落均以禾草为主,但连续放牧草地的莎草重要值高,封育和传统冷季放牧草地的禾草重要值高;由于封育草地无家畜放牧,传统冷季放牧草地仅于 11 月初—翌年 5 月初放牧,二者放牧均避开植被生长期,利于空间扩展的优势高大禾草快速生长,使封育和冷季放牧草地的禾草重要值提高^[10];连续放牧草地因植物生长季被家畜采食和践踏,降低群落中高大禾草竞争力,使群落中耐践踏的低矮莎草的竞争力增强而成为草地优势种,使其重要值提高^[14]。本研究封育促进草地恢复,使草地植物群落趋于演替顶极阶段;封育后低矮植株因高大禾草的遮蔽作用缺乏光照而成为衰变种群死亡,由此产生的剩余空间资源利于拓展能力强的高大禾草种群增长,进而增强草地植物群落禾草竞争力,使草地植物群落演替向顶极群落方向演替^[33]。

物种多样性通过种间功能性状相异性的功能多样性和种间功能性状相似性的功能冗余而对草地植物群落稳定性维持起重要作用^[34-36]。本研究两个放牧草地植物群落趋于相对成熟且稳定阶段,其可能原因是封育和传统冷季放牧呈现的禾草型草地更趋于功能冗余,连续放牧呈现的禾草+莎草型草地更趋于功能多样,进而后者的草地植物群落稳定性与其功能多样性和功能冗余存在一定程度正相关^[35],这种功能多样性的互补效应与功能冗余保险效应成为高寒草甸草地植物群落稳定性维持的主要动力^[36],更利于草地植物群落稳定性维持。因此,禾草+莎草型放牧草地植物群落的稳定性更强。这与适度放牧利于草地植物群落稳定性的维持或提高的整体结果^[37-38]类似。但由于草地植物群落放牧演替及其稳定性是一个长期而缓慢的正负反馈的复杂过程^[39],不仅与群落类型、放牧强度和植被适应机制等有关^[8],还与草地生态系统自身的复杂性与特殊性有关^[40]。因此,不同管理模式下草地植物群落稳定性的维持机理还有待进一步研究明晰。

4 结论

管理模式在一定程度上决定着高寒草甸植物群落物种构成、群落稳定性和草地演替进程。连续放牧草地中莎草的重要值高;封育和传统冷季放牧草地中禾草的重要值高;封育利于草地地上芽植物生长;放牧利于草地地下芽植物生长;封育促进高寒草甸禾草生长和草地恢复,使群落趋于演替顶极阶段;放牧利于高寒草甸植物多样性和群落稳定性维持。

[参考文献]

- [1] 曹广民,林丽,张法伟,等.长期生态研究和试验示范为高寒草地的适应性管理提供理论与技术支撑[J].中国科学院院刊,2018,33(10):1115. DOI: 10.16418/j.issn.1000-3045.2018.10.013.
- [2] 刘兴元,龙瑞军,尚占环.青藏高原高寒草地生态系统服务功能的互作机制[J].生态学报,2012,32(24):7688. DOI: 10.5846/stxb201103130309.
- [3] 方楷,宋乃平,魏乐,等.不同放牧制度对荒漠草原地上生物量及种间关系的影响[J].草业学报,2012,21(5):12. DOI: 10.11686/cyxb20120502.
- [4] HUNTLY N. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems[J]. Annual Review of Ecology and Systematics, 1991, 22: 477. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.22.1.477.
- [5] BELSKY A J. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities[J]. Journal of Vegetation Science, 1992, 3(2): 187. DOI: 10.2307/3235679.
- [6] 张晶,左小安,杨阳,等.科尔沁沙地草地植物群落功能性状对封育和放牧的响应[J].农业工程学报,2017,33(24):261. DOI: 10.11975/j.issn.1002-6819.2017.24.034.
- [7] 杨晶晶,吐尔逊娜依·热依木,张青青,等.放牧强度对伊犁绢蒿荒漠草地植物群落特征的影响[J].新疆农业科学,2018,55(8):1542. DOI: 10.6048/j.issn.1001-4330.2018.08.020.
- [8] 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. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6362.2009.04.016.
- [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. DOI: 10.5846/stxb201505281069.
- [10] 魏斌,陆妮,李佳琪,等.封育对高寒草甸植物群落构成及生态位特征的影响[J].西北植物学报,2017,37(5):983. DOI: 10.7606/j.issn.1000-4025.2017.05.0983.
- [11] JING Z B, CHENG J M, CHEN A. Assessment of vegetative ecological characteristics and the succession process during three decades of grazing exclusion in a continental steppe grassland[J]. Ecological Engineering, 2013, 57: 162. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2013.04.035.
- [12] JING Z B, CHENG J M, SU J S, et al. Changes in plant community composition and soil properties under 3-dec-

- ade grazing exclusion in semiarid grassland[J]. *Ecological Engineering*, 2014, 64: 171. DOI: [10.1016/j.ecoleng.2013.12.023](https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2013.12.023).
- [13] 朱爱民, 韩国栋, 康静, 等. 长期不同放牧强度下短花针茅荒漠草原物种多样性季节性动态变化[J]. *草地学报*, 2019, 27(4): 1013. DOI: [10.11733/j.issn.1007-0435.2019.04.028](https://doi.org/10.11733/j.issn.1007-0435.2019.04.028).
- [14] 施颖, 胡廷花, 高红娟, 等. 两种放牧模式下高寒草甸群落植被构成及稳定性特征[J]. *草业学报*, 2019, 28(9): 1. DOI: [10.11686/cyxb2018571](https://doi.org/10.11686/cyxb2018571).
- [15] 李海英, 彭红春, 王启基. 高寒矮蒿草甸不同退化演替阶段植物群落地上生物量分析[J]. *草业学报*, 2004, 13(5): 26. DOI: [10.3321/j.issn:1004-5759.2004.05.005](https://doi.org/10.3321/j.issn:1004-5759.2004.05.005).
- [16] 刘玉祯, 曹文侠, 王金兰, 等. 不同利用方式下高寒草甸植被生物量分配格局[J]. *草原与草坪*, 2019, 39(6): 58. DOI: [10.13817/j.cnki.cyyyp.2019.06.008](https://doi.org/10.13817/j.cnki.cyyyp.2019.06.008).
- [17] 牟晓明, 于应文, 张红梅, 等. 牦牛粪对高寒草甸植被群落特征和生态位参数的影响[J]. *草业科学*, 2013, 30(10): 1594.
- [18] 孔杨云, 于应文, 侯扶江. 牦牛粪沉积下高寒草甸植物群落种间关联研究[J]. *草业学报*, 2017, 26(3): 44. DOI: [10.11686/cyxb2016145](https://doi.org/10.11686/cyxb2016145).
- [19] 柳小妮, 孙九林, 张德罡, 等. 东祁连山不同退化阶段高寒草甸群落结构与植物多样性特征研究[J]. *草业学报*, 2008, 17(4): 1. DOI: [10.3321/j.issn:1004-5759.2008.04.001](https://doi.org/10.3321/j.issn:1004-5759.2008.04.001).
- [20] 仁青吉, 武高林, 任国华. 放牧强度对青藏高原东部高寒草甸植物群落特征的影响[J]. *草业学报*, 2009, 18(5): 256. DOI: [10.3321/j.issn:1004-5759.2009.05.033](https://doi.org/10.3321/j.issn:1004-5759.2009.05.033).
- [21] 王长庭, 龙瑞军, 王根绪, 等. 高寒草甸群落地表植被特征与土壤理化性状、土壤微生物之间的相关性研究[J]. *草业学报*, 2010, 19(6): 25. DOI: [10.11686/cyxb20100604](https://doi.org/10.11686/cyxb20100604).
- [22] 王长庭, 王根绪, 刘伟, 等. 植被根系及其土壤理化特征在高寒小嵩草草甸退化演替过程中的变化[J]. *生态环境学报*, 2012, 21(3): 409. DOI: [10.16258/j.cnki.1674-5906.2012.03.002](https://doi.org/10.16258/j.cnki.1674-5906.2012.03.002).
- [23] 李佳琪, 赵敏, 魏斌, 等. 蘑菇圈形成对高寒草甸群落植被结构及稳定性的作用[J]. *草业学报*, 2018, 27(4): 1. DOI: [10.11686/cyxb2017212](https://doi.org/10.11686/cyxb2017212).
- [24] 任继周. *草业科学研究方法*[M]. 北京: 中国农业出版社, 1998.
- [25] 蔺芳, 刘晓静, 童长春, 等. 4种间作模式下牧草根系特性及其碳、氮代谢特征研究[J]. *草业学报*, 2019, 28(9): 45. DOI: [10.11686/cyxb2019024](https://doi.org/10.11686/cyxb2019024).
- [26] 左万庆, 王玉辉, 王凤玉, 等. 围栏封育措施对退化羊草草原植物群落特征影响研究[J]. *草业学报*, 2009, 18(3): 12. DOI: [10.3321/j.issn:1004-5759.2009.03.003](https://doi.org/10.3321/j.issn:1004-5759.2009.03.003).
- [27] 王曦. 高山嵩草种群对放牧干扰的响应[D]. 雅安: 四川农业大学, 2010.
- [28] 曹广民, 李英年, 鲍新奎. 高寒地区寒冻锥形土的持水特性[J]. *土壤*, 1998(1): 27.
- [29] 杨允菲, 郑慧莹, 李建东. 不同生态条件下羊草无性系种群分蘖植株的年龄结构的比较研究[J]. *生态学报*, 1998, 18(3): 302. DOI: [10.3321/j.issn:1000-0933.1998.03.011](https://doi.org/10.3321/j.issn:1000-0933.1998.03.011).
- [30] 侯扶江, 杨中艺. 放牧对草地的作用[J]. *生态学报*, 2006, 26(1): 244. DOI: [10.3321/j.issn:1000-0933.2006.01.031](https://doi.org/10.3321/j.issn:1000-0933.2006.01.031).
- [31] HUHTA A P, HELLSTRON K, RAUTO P, et al. Grazing tolerance of *Gentianella amarella* and other monocarpic herbs: why is tolerance highest at low damage levels?[J]. *Plant Ecology*, 2003, 166(1): 49. DOI: [10.1023/a:1023278502972](https://doi.org/10.1023/a:1023278502972).
- [32] CHEN L T, FLYNN D F B, JING X, et al. A comparison of two methods for quantifying soil organic carbon of alpine grasslands on the Tibetan Plateau[J]. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0126372. DOI: [10.1371/journal.pone.0126372](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126372).
- [33] 王炜, 梁存柱, 刘钟龄, 等. 内蒙古草原退化群落恢复演替的研究IV. 恢复演替过程中植物种群动态的分析[J]. *干旱区资源与环境*, 1999, 13(4): 44. DOI: [10.13448/j.cnki.jalre.1999.04.007](https://doi.org/10.13448/j.cnki.jalre.1999.04.007).
- [34] ELMQVIST T, FOLKE C, NYSTRÖM M, et al. Response diversity, ecosystem change, and resilience[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(9): 488. DOI: [10.2307/3868116](https://doi.org/10.2307/3868116).
- [35] DE BELLO F, LEP J, LAVOREL S, et al. Importance of species abundance for assessment of trait composition: an example based on pollinator communities[J]. *Community Ecology*, 2007, 8(2): 163. DOI: [10.1556/ComEc.8.2007.2.3](https://doi.org/10.1556/ComEc.8.2007.2.3).
- [36] 姚天华, 朱志红, 李英年, 等. 杜家丽功能多样性和功能冗余对高寒草甸群落稳定性的影响[J]. *生态学报*, 2016, 36(6): 1547. DOI: [10.5846/stxb201408301725](https://doi.org/10.5846/stxb201408301725).
- [37] 刘晓媛. 放牧方式对草地植被多样性与稳定性关系的影响[D]. 长春: 东北师范大学, 2013.
- [38] 王科鑫, 沈艳, 李阳, 等. 放牧制度对荒漠草原植物群落多样性及稳定性的影响[J]. *黑龙江畜牧兽医*, 2019(8): 103. DOI: [10.13881/j.cnki.hljxmsy.2018.10.0078](https://doi.org/10.13881/j.cnki.hljxmsy.2018.10.0078).
- [39] 郑元润. 森林群落稳定性研究方法初探[J]. *林业科学*, 2000, 36(5): 28. DOI: [10.3321/j.issn:1001-7488.2000.05.005](https://doi.org/10.3321/j.issn:1001-7488.2000.05.005).
- [40] 周华坤, 周立, 赵新全, 等. 青藏高原高寒草甸生态系统稳定性研究[J]. *科学通报*, 2006, 51(1): 63. DOI: [10.3321/j.issn:0023-074X.2006.01.013](https://doi.org/10.3321/j.issn:0023-074X.2006.01.013).

责任编辑: 何承刚