

封育对高寒草甸植物群落构成 及生态位特征的影响

魏 斌, 陆 妮, 李佳琪, 赵 敏, 于应文*

(兰州大学 草地农业科技学院, 草业科学国家级实验教学示范中心, 兰州 730020)

摘 要: 封育是天然草地管理的一种有效措施, 利于草地生产力提高和退化草地恢复。该研究通过对青藏高原高寒草甸放牧和封育草地物种多样性、植被构成、植物种生态位特征、草地演替度等分析, 解析高寒草甸植物种间关系及草地演替方向。结果表明: (1) 封育显著降低了草地群落植物物种数以及 α 和 β 多样性指数, 显著增加了草地 1 年生植物种数、地面芽植物种数和地上生物量。(2) 放牧草地地上生物量以莎草科(59.7%)和禾本科(23.9%)为主, 封育草地地上生物量以禾本科(85.0%)为主; 放牧草地优势种为矮嵩草(*Kobresia humilis*)和线叶嵩草(*K. capillifolia*), 封育草地优势种为垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和早熟禾(*Poa* sp.)。(3) 放牧和封育草地的群落植物种重要值均与各自的生态位宽度变化规律一致。(4) 草地植物种间竞争主要发生在不同科属植物种之间, 封育增加了群落植物种整体生态位重叠值和植物种间竞争。(5) 草地群落演替度为封育地 > 放牧地, 封育群落处于较稳定状态。研究认为, 封育促进了高寒草甸由莎草 + 杂类草群落向禾草 + 杂类草群落演替。

关键词: 封育; 物种多样性; 生活型; 生物量构成; 生态位宽度; 生态位重叠值; 草地演替

中图分类号: Q948.1 **文献标志码:** A

Effects of Enclosure on Plant Community Composition and Niche Characteristics in Alpine Meadow

WEI Bin, LU Ni, LI Jiaqi, ZHAO Min, YU Yingwen*

(College of Pastoral Agriculture Science and Technology, National Demonstration Center for Experimental Grassland Science Education, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China)

Abstract: Enclosure is one effective management method of native grassland, which is benefit for the improvement of grassland productivity and restoration of degraded grassland. We studied the species diversity, vegetation composition, plant species niche characteristics and grassland succession degree of grazing and enclosure grasslands in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau, and analyzed the plant inter-specific relationship and the direction of succession of alpine meadow. The results showed that: (1) the enclosure significantly decreased number of species, and α and β diversity indexes of grassland community, but significantly increased the number of species of therophyte and hemicryptophyte, and aboveground biomass. (2) For the aboveground biomass ratio, grazing grassland dominated by Cyperaceae(59.7%) and Gramineae(23.9%), while the enclosure grassland dominated by Gramineae(85.0%). For the dominant species, grazing grassland was *Kobresia humilis* and *K. capillifolia*, while for the enclosure grassland, it

收稿日期: 2017-03-05; 修改稿收到日期: 2017-04-11

基金项目: 兰州大学 2017 年国家级大学生创新创业训练计划(201710730103); 国家重点研发计划(2016YFC0501902)

作者简介: 魏 斌(1996—), 在读本科生。E-mail: weib14@lzu.edu.cn

* 通信作者: 于应文, 副教授, 硕士生导师, 主要从事草地生态学研究。E-mail: yuyw@lzu.edu.cn

was *Elymus nutans* and *Poa* sp. (3) The pattern of importance value of plant species accorded with their respective niche breadth values. (4) The interspecific competition of grazing and enclosure grassland mainly exhibited between the species of different families or genera. The enclosure increased their overall niche overlap values and interspecific competition. (5) The succession degree of plant community was enclosure grassland > grazing grassland, and the enclosure community was in a relative stable state. The research indicated that the enclosure management can encourage the alpine meadow succession from sedges/forb community to grass/forb community.

Key words: enclosure; species diversity; life-form; biomass composition; niche breadth values; niche overlap values; grassland succession

青藏高原高寒草甸作为世界上海拔最高、面积最大的草地生态系统,其具有特殊的生产和生态功能^[1]。青藏高原高寒草甸不仅是高原畜牧业发展的基地、维系地方经济发展的物质基础,也是中国主要的生态屏障和大江大河发源地^[2]。近年来,由于人为破坏、超载放牧与全球环境气候变化等,青藏高原高寒草甸退化严重,这不仅阻碍了当地草地畜牧业的发展,也对高寒草甸物种多样性和生态环境维持构成严重威胁^[3]。因此,青藏高原高寒草地生态系统的管理是诸多学者关注的热点。通常,放牧和封育作为天然草地管理两种主要方式;其中,放牧是草地管理最基本、最经济的利用方式,封育是退化草地恢复管理的主要途径。相关研究发现,合理放牧维持较高草地群落物种多样性^[4],改变草地植物功能群比例^[5],提高草地净初级生产力^[6],维持草地健康发展;封育能促进退化草地恢复,改善草地植物群落结构^[7],降低毒杂草比例^[8],提高地上生物量和净生产力^[9],促进退化草地恢复。从而放牧和封育在草地生态系统健康维持中起关键作用。

近年来,在青藏高原高寒草甸上,诸多学者对封育下高寒草甸群落组分和物种多样性^[8,10]、生物量与功能群结构^[11]、土壤特征^[12],种群空间分布格局^[13],种子库和种子雨^[14-15]等进行了系统研究,为高寒草甸演替生态学机制的深入揭示提供了理论基础。虽然一些学者对封育条件下高寒草甸植物群落构成及生态位特征进行了报道^[13],但多以短期封育(2~5年)为主,缺少较长时期封育下高寒草甸主要植物种生态位及草地演替特征研究。基于此,本研究通过对较长封育期高寒草甸植被群落结构、物种多样性、生活型谱、生态位参数和演替度的调查,明晰草地群落演替度和植物种群生态位参数变化规律,揭示较长时期封育下高寒草甸植物种间关系及草地演替规律,为高寒草甸管理及草地畜牧业的可持续发展提供科学理论依据。

1 材料和方法

1.1 试验区概况

研究区位于青藏高原东北缘的甘肃省天祝县抓喜秀龙乡的高寒草甸上,地理坐标为 102°40′~102°47′ E, 37°11′~37°14′ N,海拔 2 960 m。年均气温 -0.1 ℃,最高气温 26 ℃,最低气温 -30 ℃,7月均温 12.7 ℃,>0℃年积温 1 380 ℃;年降水量 266~630 mm,无绝对无霜期,仅分冷热两季,土壤主要为山地栗钙土和山地黑钙土。草地主要植物种有矮嵩草(*K. humilis*)、线叶嵩草(*K. capillifolia*)、垂穗披碱草(*E. nutans*)、早熟禾(*Poa* sp.)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、西北针茅(*Stipa krylovii*)、扁蓿豆(*Medicago ruthenica*)和球花蒿(*Artemisia smithii*)等^[3]。

1.2 样地设置

2016年5月,在甘肃农业大学高山草原试验站附近,封育8年和持续放牧牦牛与藏羊的草地利用率为80%~90%的高寒草甸冷季型牧场上,分别设置面积为20 m × 30 m的封育草地(enclosure grassland,EG)和面积为0.3~0.5 hm²放牧草地(grazing grassland,GG)各3块,作为3次样地重复,共设置6块样地,样地间间距离50~100 m。封育样地封育前的草地利用史和利用率与放牧样地一致,试验期间,放牧样地仍在草地利用率80%~90%下进行藏系家畜放牧。

1.3 植被特征测定方法

1.3.1 草地群落构成特征 2016年7月下旬~8月中旬,在各设置样地内,随机设置0.5 m × 0.5 m的样方10个,调查各样地内所有植物种的高度、盖度和地上生物量。地上生物量测定时,先将收获的地上生物量(total biomass, TB)按绿色物质(green biomass, GB)和死物质(dead biomass, DB)分开,再将GB按不同植物种分开,然后置入烘箱65 ℃下烘干称重。按公式 $IV = (RC + RH + RB)/3$ 计算

各样地植物种重要值。式中, IV (importance value) 为植物种重要值, RH 、 RC 和 RB 分别为植物种的相对高度(样方内某种的高度/样方内所有种的高度之和)、相对盖度(样方内某种的盖度/样方内所有种的盖度之和)和相对生物量(样方内某种的生物量/样方内所有种的生物量之和)。

利用样方调查数据,按公式 $D_{GI} = S/\ln A$, 计算物种 α 多样性指数 D_{GI} (Gleason 指数),按公式 $\beta_w = (S/m_a) - 1$, 计算物种 β 多样性指数 β_w (Whittaker 指数)。式中, S 为群落中物种数, A 为重复样地内 10 个 0.25 m^2 样方总面积, m_a 为各样方或样本的平均物种数^[16]。

通过样方调查数据,统计草地群落植物生活型谱。以群落植物种重要值数据为基础,计算植物种生态位宽度和重叠值。

1.3.2 生态位参数 生态位宽度(niche breadth, NB),采用 Levins 生态位宽度(NB)公式^[17]计算:

$$NB_i = - \sum_{j=1}^r p_{ij} \log p_{ij}$$

式中, $P_{ij} = \frac{n_{ij}}{N_i}$, $N_i = \sum_{j=1}^r n_{ij}$; NB_i 为种 i 的生态位宽度, P_{ij} 为种 i 对第 j 个资源的利用占它对全部资源利用的频度, n_{ij} 为中 i 在资源 j 上的优势度(即物种的重要值比例), N_i 为种 i 在所有资源等级上的优势度之和, r 为资源等级数,上述方程具有值域 $[0, \log r]$ 。

生态位重叠(niche overlap, NO),采用 Pianka 生态位重叠(NO)公式^[18]计算:

$$NO = \frac{\sum_{j=1}^r n_{ij} \cdot n_{kj}}{\sqrt{(\sum_{j=1}^r n_{ij})^2 \cdot (\sum_{j=1}^r n_{kj})^2}}$$

式中, NO 为生态位重叠值, n_{ij} 和 n_{kj} 为种 i 和 j 在资源 j 上的优势度(即物种重要值比例)。

演替度(degree of succession, DS)^[19]公式:

$$DS = \frac{\sum (e \times d)}{N} \cdot \mu$$

式中, e 为植物种的寿命; d 为植物种优势度(重要值); N 为各重复样地内群落总植物种数; μ 为植被覆盖率。

1.4 数据分析

用 Excel 进行数据处理及制图。SPSS 18.0 软件的 One-Way ANOVA 对草地植物群落物种数、生物量、生活型谱和演替度进行处理(放牧和封育)间差异显著性分析,并将数据表示为均值±标准误。

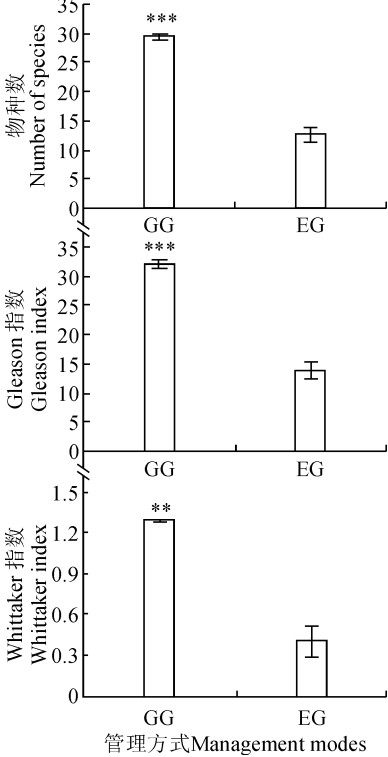
2 结果与分析

2.1 物种多样性

放牧和封育草地群落植物物种多样性显示,放牧草地群落物种数、 α 多样性(Gleason 指数)和 β 多样性(Whittaker 指数)均极显著或显著高于封育草地,且前者分别为后者的 2.3、2.3 和 3.2 倍(图 1)。说明,封育草地群落内物种更替小,样方间植物种类组成相似度高。因此,较长时期封育不利于草地群落物种多样性形成。

2.2 植物生活型谱

放牧和封育草地群落植物种生活型谱构成显示,封育草地中 1 年生及地面芽植物种数均显著高于放牧样地($P < 0.01$),且前者是后者的 8.0 和 1.5 倍,地下芽植物在放牧和封育草地之间差异不显著($P > 0.05$;图 2)。放牧和封育草地群落植物构成以地面芽和地下芽为主;1 年生植物比例在放牧和封育草地之间差异显著($P < 0.01$),分别为 1.3% 和 8.8%,而其地面芽和地下芽比例在放牧和封育样地



EG, 封育草地; GG, 放牧草地; **, $P < 0.01$; *** , $P < 0.001$ 。下同

图 1 放牧和封育草地群落植物物种多样性
EG, Enclosure grassland; GG, Grazing grassland; **, $P < 0.01$; *** , $P < 0.001$ 。The same as below

Fig. 1 Species diversity of plant communities in grazing and enclosure grasslands

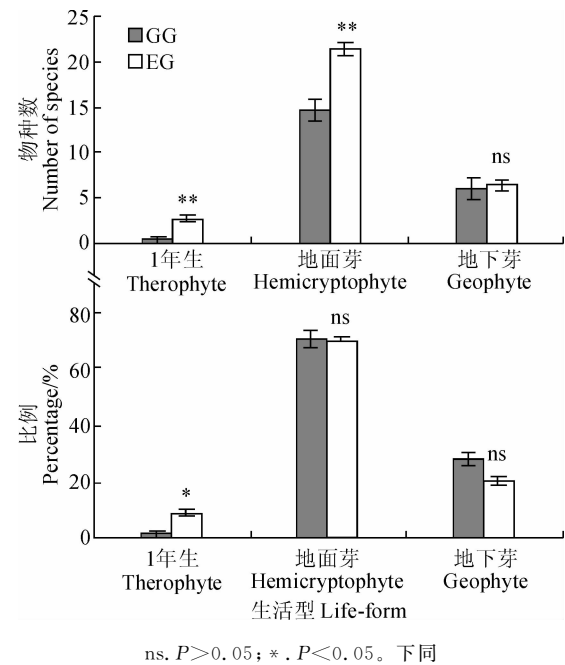


图 2 放牧和封育草地群落植物种生活型谱构成
ns, $P>0.05$; *, $P<0.05$. The same as below
Fig. 2 Life-form composition of plant species in grazing and enclosure grasslands

之间差异均不显著,地面芽分别为 70.4%~70.6%,地下芽分别为 20.8%~28.1%。说明,封育改变高寒草甸群落植物种生活型谱,使 1 年生和地面芽植物物种数增加。

2.3 生物量构成

群落生物量构成显示,封育草地上生物量、绿色物质和死物质均显著高于放牧样地($P<0.05$ 或 $P<0.01$;表 1)。放牧草地群落生物量构成主要为莎草科(59.7%),其次为禾本科(23.9%)、菊科(7.5%)和豆科(3.8%),其他科植物仅占 5.1%;封育草地群落生物量构成主要由禾本科(85.0%)构成,其次为菊科(3.8%)、豆科(3.1%)和莎草科(2.3%),其他科植物约占 5.8%。说明,封育利于草地群落地上生物量提高,使群落中禾草比例增加,莎草比例降低。

除禾本科、莎草科、车前科和百合科植物生物量构成在放牧和封育草地之间差异显著($P<0.01$ 或 $P<0.05$)外,其余各科植物生物量构成均在处理之间差异不显著($P>0.05$;表 1)。其中放牧草地中

表 1 放牧和封育草地群落生物量构成
Table 1 Plant community biomass composition in grazing and enclosure grasslands

群落生物量 Community biomass/(g·m ⁻²)	植物科名 Name of family	放牧草地 Grazing grassland	封育草地 Enclosure grassland	显著性 Significance
绿色物质 Green matter	禾本科 Gramineae	24.197±3.401	85.761±5.603	**
	莎草科 Cyperaceae	60.530±1.536	2.339±2.318	**
	豆科 Leguminosae	3.889±1.509	3.153±1.374	ns
	菊科 Asteraceae	7.572±1.400	3.863±0.976	ns
	蔷薇科 Rosaceae	1.472±0.712	1.077±0.314	ns
	毛茛科 Ranunculaceae	0.138±0.107	0.464±0.345	ns
	龙胆科 Gentianaceae	0.643±0.302	1.005±0.542	ns
	石竹科 Caryophyllaceae	0.070±0.026	0.127±0.072	ns
	百合科 Liliaceae	0.020±0.015	0.290±0.105	*
	玄参科 Scrophulariaceae	0.139±0.104	0.049±0.019	ns
	唇形科 Lamiaceae	0.000±0.000	0.003±0.003	ns
	大戟科 Euphorbiaceae	0.000±0.000	0.016±0.016	ns
	藜科 Chenopodiaceae	0.119±0.107	0.000±0.000	ns
	蓼科 Polygonaceae	0.330±0.330	1.852±0.956	ns
	紫草科 Boraginaceae	0.023±0.012	0.000±0.000	ns
	车前科 Plantaginaceae	0.855±0.256	0.000±0.000	**
	其他 Others	1.364±0.351	0.949±0.517	ns
	合计 Total	104.250±13.077	231.000±42.852	*
死物质 Dead matter		1.967±0.240	43.333±6.839	**
总生物量 Total biomass		104.250±13.077	231.000±42.852	*

莎草科植物生物量显著高于封育草地($P < 0.01$),且前者是后者的 25.9 倍;而封育草地中禾本科植物生物量显著高于放牧草地($P < 0.01$),且前者是后者的 3.5 倍。表明,封育促进高寒草甸植物群落由莎草向禾草转化。

2.4 植物种重要值和生态位宽度

主要植物种重要值显示,放牧和封育草地植物种构成差异大(表 2)。放牧草地主要以矮嵩草和线叶嵩草为优势种,其重要值分别为 0.122 和 0.121;垂穗披碱草和早熟禾为亚优势种,其重要值分别为 0.084 和 0.073;落草(*Koeloria cristata*)、扁蓿豆、球花蒿、高山嵩草(*K. pygmaea*)和鹤虱(*Lappula myositis*)等为主要伴生种。封育草地以垂穗披碱草为绝对优势种,其重要值为 0.245;珠芽蓼和早熟禾为优势种,其重要值分别为 0.137 和 0.121;唐松草(*Thalictrum* sp.)和扁蓿豆为亚优势种,其重要值分别为 0.082 和 0.074,赖草(*Aneurolepidium dasystachys*)、西北针茅、球花蒿、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)和天蓝韭(*Allium besianum*)等为主要伴生种。放牧和封育草地主要植物种重要值与其类群生物量比例变化规律类似。

主要植物种生态位宽度显示,封育降低多数物

种的生态位宽度,仅使个别伴生种如唐松草、珠芽蓼等的生态位宽度增加;封育草地中禾草的生态位宽度最大,其对环境资源的利用能力较强。说明,封育增加禾草和少数杂类草的环境适应性,改变高寒草甸群落优势种组成,使其从以持续放牧下矮嵩草和线叶嵩草植物为优势种群落转变为以垂穗披碱草、珠芽蓼和早熟禾为优势种群落。放牧和封育草地主要植物种生态位宽度与其对应植物种重要值变化规律一致。

2.5 群落植物种生态位重叠值

群落主要植物种生态位重叠值(表 3、表 4)可知,封育样地群落植物种生态位重叠值 > 0.85 的种对增加 6.63%,生态位重叠值在 0.45~0.85 的种对增加 16.67%,而生态位重叠值 < 0.45 的种对减少 23.30%。说明,封育增大草地群落植物的整体生态位重叠值,使物种间利用资源能力接近,进而加剧植物种间竞争。

表 3 显示,放牧条件下,草地群落植物种生态重叠值最高的是线叶嵩草和早熟禾,其重叠值为 0.984;矮嵩草和线叶嵩草,矮嵩草和早熟禾,线叶嵩草和垂穗披碱草次之,其重叠值分别为 0.980、0.970 和 0.968;落草和鹤虱的重叠值最低,重叠值为

表 2 放牧和封育草地主要植物种重要值和生态位宽度
Table 2 The importance values(IV)and niche breadth(NB)values in grazing and enclosure grasslands

放牧 Grazing grassland				封育 Enclosure grassland			
序号 Number	植物名 Plant name	重要值 IV	生态位 宽度 NB	序号 Number	植物名 Plant name	重要值 IV	生态位 宽度 NB
S1	矮嵩草 <i>K. humilis</i>	0.122±0.001	1.251	S3	垂穗披碱草 <i>E. nutans</i>	0.245±0.096	1.063
S2	线叶嵩草 <i>K. capillifolia</i>	0.121±0.002	1.250	S18	珠芽蓼 <i>P. viviparum</i>	0.137±0.072	0.838
S3	垂穗披碱草 <i>E. nutans</i>	0.084±0.007	1.242	S4	早熟禾 <i>Poa</i> sp.	0.121±0.059	1.067
S4	早熟禾 <i>Poa</i> sp.	0.073±0.005	1.244	S19	唐松草 <i>Thalictrum</i> sp.	0.082±0.072	0.906
S5	紫花针茅 <i>S. purpurea</i>	0.058±0.001	1.174	S7	扁蓿豆 <i>M. ruthenica</i>	0.074±0.014	1.023
S6	落草 <i>K. cristata</i>	0.052±0.008	0.834	S20	赖草 <i>A. dasystachys</i>	0.042±0.021	0.420
S7	扁蓿豆 <i>M. ruthenica</i>	0.045±0.006	1.236	S21	西北针茅 <i>S. krylovii</i>	0.041±0.030	0.491
S8	球花蒿 <i>A. smithii</i>	0.043±0.005	1.099	S8	球花蒿 <i>A. smithii</i>	0.040±0.015	1.026
S9	高山嵩草 <i>K. pygmaea</i>	0.037±0.019	0.795	S22	二裂委陵菜 <i>P. bifurca</i>	0.020±0.005	0.943
S10	鹤虱 <i>L. myositis</i>	0.027±0.017	0.410	S23	天蓝韭 <i>A. besianum</i>	0.019±0.010	0.965
S11	火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.027±0.017	0.886	S24	乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>	0.018±0.015	0.296
S12	车前 <i>Plantago asiatica</i>	0.025±0.006	1.026	S1	矮嵩草 <i>K. humilis</i>	0.018±0.018	0.562
S13	蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	0.024±0.004	1.181	S15	甘肃棘豆 <i>O. kansuensis</i>	0.014±0.004	0.821
S14	黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i>	0.023±0.007	0.812	S25	麦瓶草 <i>Silene conoidea</i>	0.011±0.006	0.776
S15	甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i>	0.023±0.003	0.898	S17	翻白叶委陵菜 <i>P. fulgens</i>	0.008±0.004	0.719
S16	女娄菜 <i>Silene aprica</i>	0.023±0.012	0.344				
S17	翻白叶委陵菜 <i>P. fulgens</i>	0.020±0.002	1.071				

0.019。与优势种矮蒿草重叠值最高的是线叶蒿草，其重叠值为 0.980；与优势种线叶蒿草最高的是垂穗披碱草，重叠值为 0.968；矮蒿草、高山蒿草和线叶蒿草均属低矮耐寒耐牧植物，对空间和水肥条件

要求一致，其生态位宽度都很宽，但它们之间的生态位重叠值多数都较小。表 4 显示，封育条件下，优势种垂穗披碱草和球花蒿之间的生态重叠值最高，重叠值为 0.971；球花蒿和扁蓿豆，球花蒿和早熟禾，早

表 3 放牧草地主要植物种之间生态位重叠值

Table 3 The niche overlap values between the main species in grazing grasslands

	S1	S2	S3	S4	S5	S6	S7	S8	S9	S10	S11	S12	S13	S14	S15	S16	S17
S1	1.000																
S2	0.980	1.000															
S3	0.962	0.968	1.000														
S4	0.970	0.984	0.942	1.000													
S5	0.843	0.843	0.822	0.817	1.000												
S6	0.546	0.507	0.485	0.407	0.613	1.000											
S7	0.942	0.925	0.927	0.922	0.817	0.511	1.000										
S8	0.792	0.777	0.692	0.830	0.688	0.307	0.766	1.000									
S9	0.466	0.546	0.503	0.550	0.426	0.111	0.375	0.311	1.000								
S10	0.384	0.363	0.383	0.385	0.066	0.019	0.337	0.278	0.033	1.000							
S11	0.547	0.522	0.524	0.527	0.392	0.464	0.540	0.380	0.345	0.100	1.000						
S12	0.676	0.657	0.717	0.629	0.628	0.212	0.662	0.505	0.140	0.323	0.234	1.000					
S13	0.852	0.884	0.829	0.855	0.659	0.486	0.825	0.597	0.594	0.177	0.575	0.527	1.000				
S14	0.544	0.526	0.546	0.531	0.261	0.081	0.490	0.500	0.125	0.250	0.196	0.302	0.523	1.000			
S15	0.572	0.570	0.560	0.519	0.476	0.648	0.516	0.425	0.112	0.247	0.573	0.185	0.494	0.383	1.000		
S16	0.314	0.306	0.366	0.300	0.226	0.025	0.446	0.132	0.043	0.114	0.136	0.292	0.223	0.060	0.031	1.000	
S17	0.737	0.767	0.760	0.743	0.740	0.377	0.776	0.459	0.279	0.169	0.504	0.620	0.725	0.367	0.464	0.432	1.000

注:物种序号见表 2. 下同

Note:Species numbers are shown in Table 2. The same as below

表 4 封育草地主要植物种之间生态位重叠值

Table 4 The niche overlap values between the main species in enclosure grasslands

	S3	S18	S4	S19	S7	S20	S21	S8	S22	S23	S24	S1	S15	S25	S17
S3	1.000														
S18	0.772	1.000													
S4	0.641	0.753	1.000												
S19	0.894	0.904	0.915	1.000											
S7	0.925	0.743	0.962	0.867	1.000										
S20	0.653	0.373	0.593	0.478	0.571	1.000									
S21	0.693	0.572	0.577	0.600	0.593	0.287	1.000								
S8	0.971	0.808	0.963	0.933	0.966	0.589	0.660	1.000							
S22	0.735	0.699	0.602	0.657	0.648	0.770	0.361	0.705	1.000						
S23	0.936	0.694	0.881	0.848	0.869	0.649	0.771	0.921	0.686	1.000					
S24	0.523	0.449	0.553	0.404	0.485	0.537	0.467	0.451	0.275	0.409	1.000				
S1	0.695	0.543	0.674	0.654	0.628	0.935	0.242	0.667	0.829	0.702	0.411	1.000			
S15	0.725	0.344	0.786	0.542	0.849	0.669	0.427	0.748	0.497	0.711	0.475	0.597	1.000		
S25	0.732	0.613	0.741	0.681	0.778	0.152	0.419	0.766	0.350	0.551	0.327	0.204	0.512	1.000	
S17	0.678	0.854	0.738	0.768	0.666	0.397	0.530	0.676	0.455	0.573	0.800	0.481	0.382	0.525	1.000

熟禾和扁蓿豆的生态重叠值次之,分别为 0.966、0.963和 0.962;赖草和麦瓶草(*S. conoidea* L.)的生态位重叠值最低,重叠值为 0.152;而垂穗披碱草、早熟禾、西北针茅与赖草之间的生态位重叠值都较小。说明,群落植物种间竞争主要发生在不同科属植物种之间,同种科属的植物因其对环境资源需求的分化,其生态位重叠值较低。因此,生态位重叠值较大的物种与其他种群间也有较大的生态位宽度。

2.6 草地演替度

放牧和封育草地演替度显示,封育草地的演替度为(43.7±2.4),显著高于放牧草地(26.7±1.4)($P<0.01$)。说明,封育增加草地群落演替度,促进草地群落向顶级群落演替。因此,封育草地植被处于更高演替阶段,对环境适应性强,处于较为稳定状态。

3 讨 论

草地植物物种多样性是维持草地生态系统稳定和生产的基础^[20],较长时期封育会导致草地生态系统结构和功能的改变,进而改变植被演替进程。物种多样性与植被演替密切相关,其在一定程度上能较好反映植被演替进程^[21]。本研究封育与放牧相比,降低群落物种多样性,这是由于放牧降低了高大植物种竞争优势,增加下层较矮植物的物种数,形成中生和矮生植物种共存的分布格局^[22];而草地封育后,因家畜对草地植物啃食和践踏等干扰的消除,有效改善了土壤养分、紧实度和通气状况^[23],增加了禾本科等高大植物种的竞争力,而莎草科和一些矮生杂类草植物对光、水等资源的竞争能力受到抑制,部分杂类草植物由于不适应环境而被生态系统淘汰,进而使草地植物物种数下降^[24]。这与以往多数研究结果一致^[25-26]。但也有研究认为,封育增加草地物种多样性^[27],可能与封育前草地退化程度和封育时期长短不同等有关。

生态位宽度是衡量植物种对环境资源利用状况的一个指标,反映某一种群对环境的适应性,其值大小表示占有资源的强弱;生态位重叠表示种群间对资源的共享能力及环境资源的利用状况,反映种群

间的竞争关系和分布地段的交错程度,生态位重叠值的大小表示植物利用资源方式的相似性^[27-28]。一个物种对群落中资源利用能力体现其生物量比例和分布范围上^[30]。通常,生态位宽度较大的种群与其他种群间生态位重叠较大。本研究封育草地群落向利用资源能力较强的禾草群落方向演替,这是由于放牧时,尽管草地群落中适口性较好的矮嵩草和线叶嵩草等被优先采食^[31],但因其具耐牧、耐践踏特点,其生态位宽度仍然较大;而封育后,因家畜采食和践踏干扰降低,草丛中植株高大的禾本科植物因其根系较深具更强的光资源和养分竞争优势,从而逐渐成为群落优势种。本研究封育草地群落植物种生态位重叠值 > 0.85 和 $0.45\sim 0.85$ 种对分别增加 6.63%和 16.67%,亦是由于封育促进了草地群落主要禾草如垂穗披碱草等生长,进而加剧了这些植物种与其他植物种的种间竞争,由此使其与其他植物种对间的生态位重叠值增大。研究还发现,无论放牧还是封育条件下,草地群落同属种植物之间的生态位重叠值较小,可能是因为在群落内部,同属种对间的生物学和生态学特征更相近,从而使其对环境资源的利用产生分异,导致生态位重叠值较低,以便使它们能够适应不同的外界环境而共存于同一小生境中^[31]。

演替度是反映植被演替阶段背离顶级群落的程度,因而植被演替度可以作为草地植被定量化分析的指标^[32]。但由于演替度指数计算中需要对群落中每个种的顶级适应值进行估计,此容易产生较大误差,因此在以往研究中很少用到演替度。本研究发现,放牧草地演替度低于封育草地,这与胡玉昆等^[33]报道的不同封育年限高寒草地植物群落演替结果一致。本研究也发现,演替度高的草地,其物种多样性反而低,这与刘庆等^[34]的报道结果相反,其原因是草地演替到一定阶段,其物种多样性增加到一定程度,此时草地群落中的植物种间和种内竞争加剧,这反过来抑制物种多样性的增加。由于草地演替是一个长时间过程,本研究仅对一定封育年限下高寒草地演替进行了阶段性分析,要想客观揭示封育下草地演替的生态学机制,还需进行深入系统研究。

参考文献:

[1] 武高林,杜国祯. 青藏高原退化高寒草地生态系统恢复和可持

续发展探讨[J]. 自然杂志,2007,29(3):159-164.

WU G L, DU G Z. Discussion on ecological construction and

sustainable development of degraded alpine grassland ecosystem of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Chinese Journal of Nature*, 2007, **29**(3):159-164.

[2] 龙瑞军. 青藏高原草地生态系统之服务功能[J]. 科技导报, 2007, **25**(9):26-28.

LONG R J. Functions of ecosystem in the Tibetan grassland [J]. *Science & Technology Review*, 2007, **25**(9):26-28.

[3] 魏 斌,王 莹,关士琪,等. 青藏高原东北缘高寒草甸珠芽蓼斑块植被构成和种间关联[J]. 草业科学, 2016, **33**(8):1 618-1 624.

WEI B, WANG Y, GUAN S Q, *et al.* The vegetation composition and interspecific association of patches distributing in *Polygonum viviparum* alpine meadow on northeast Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Pratacultural science*, 2016, **33**(8):1 618-1 624.

[4] GRACE J B. The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment [J]. *Perspectives in Plant Ecology Evolution & Systemaics*, 1999, **2**(1):1-28.

[5] 崔树娟,布仁巴音,朱小雪,等. 不同季节适度放牧对高寒草甸植物群落特征的影响[J]. 西北植物学报, 2014, **34**(2):349-357.

CUI S J, BURENBAYIN, ZHU X X, *et al.* Effects of seasonal moderate grazing on plant community of alpine meadow[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, **34**(2):349-357.

[6] 马 涛,武高林,何彦龙,等. 青藏高原东部高寒草甸群落生物量和补偿能力对施肥与刈割的响应[J]. 生态学报, 2007, **27**(6):2 288-2 293.

MA T, WU G L, HE Y L, *et al.* The effect of simulated mowing of the fertilizing level on community production and compensatory responses on the Qinghai-Tibetan[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(6):2 288-2 293.

[7] 李媛媛,董世魁,李小艳,等. 围栏封育对黄河源区退化高寒草地植被组成及生物量的影响[J]. 草地学报, 2012, **20**(2):275-279.

LI Y Y, DONG S K, LI X Y, *et al.* Effect of grassland enclosure on vegetation composition and production in headwater of Yellow River[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2012, **20**(2):275-279.

[8] 苗福泓,郭雅婧,缪鹏飞,等. 青藏高原东北边缘地区高寒草甸群落特征对封育的响应[J]. 草业学报, 2012, **21**(3):11-16.

MIAO F H, GUO Y Q, LIAO P F, *et al.* Influence of enclosure on community characteristics of alpine meadow in the north-eastern edge region of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, **21**(3):11-16.

[9] GONZALES E K, CLEMENTS D R. Plant community biomass shifts in response to mowing and fencing in invaded oak meadows with non-native grasses and abundant ungulates[J]. *Restoration Ecology*, 2010, **18**(5):753-761.

[10] 刘晓琴,张 翔,张立峰,等,古松. 封育年限对高寒草甸群落组分和物种多样性的影响[J]. 生态学报, 2016, **36**(16):5 150-5 162.

LIU X Q, ZHANG X, ZHANG L F, *et al.* Effects of enclosure duration on the community structure and species diversity of an alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(16):5 150-5 162.

[11] 苏淑兰,李 洋,王立亚,等,傅华. 围封与放牧对青藏高原草地生物量与功能群结构的影响[J]. 西北植物学报, 2014, **34**(8):1 652-1 657.

SU S L, LI Y, WANG L Y, *et al.* Effect of fencing on plant biomass and functional group structure of different types of degraded grassland in Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, **34**(8):1 652-1 657.

[12] 范燕敏,孙宗玖,武红旗,等. 封育对山地草地植被及土壤特性的影响[J]. 草业科学, 2009, **26**(3):79-82.

FAN Y M, SUN Z J, WU H Q, *et al.* Influences of fencing on vegetation and soil properties in mountaion steppe[J]. *Pratacultural science*, 2009, **26**(3):79-82.

[13] 晁增国,汪诗平,徐广平,等. 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[J]. 西北植物学报, 2008, **28**(11):2 320-2 326.

CHAO Z G, WANG S P, XU G P, *et al.* Effect of fencing on community structure and distribution patterns of main population in degraded *Kobresia humilis* meadow[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2008, **28**(11):2 320-2 326.

[14] 马妙君,周显辉,吕正文,等. 青藏高原东缘封育和退化高寒草甸种子库差异[J]. 生态学报, 2009, **29**(7):3 658-3 664.

MA M J, ZHOU X H, LÜ Z W, *et al.* A comparison of the soil seed bank in an enclosed *vs.* a degraded alpine meadow in the eastern Tibetan Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(7):3 658-3 664.

[15] 文淑均,李 伟,杜国祯. 围栏封育对青藏高原东缘高寒草甸种子雨的影响[J]. 草业科学, 2012, **29**(3):333-340.

WEN S J, LI W, DU G Z. Effects of enclosure on seed rain of alpine meadow in the eastern Tibetan Plateau[J]. *Pratacultural Science*, 2012, **29**(3):333-340.

[16] 曹 林. 统计生态学[M]. 北京:中国林业出版社, 2009:75-77.

[17] LEVINS R. Evolution in Changing Environment: Some Theoretical Explorations [M]. Princeton: Princeton University Press, 1968.

[18] PIANKA E R. The structure of lizard communities[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973, **4**:53-74.

[19] 祝廷成. 植物生态学[M]. 北京:高等教育出版社, 1998:214-215.

[20] BAI Y F, HUANG J H, CHEN Z Z. The influence of plant diversity and functional composition on ecosystem stability of four *Stipa* communities in Inner Monglia Plateau[J]. *Acta Botanica Sinica*, 2001, **43**(3):781-786.

[21] 李新荣,张景光,刘立超,等.我国干旱沙漠地区人工植被与环境演变过程中植物多样性的研究[J].植物生态学报,2000,24(3):257-261.
LI X R,ZHANG J G,LIU L C,*et al.* Plant diversity in the process of succession of artificial vegetation types and environment in an arid desert region of China[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000,24(3):257-261.

[22] MILCHUNAS D G,SALA O E,LAUENROTH W K. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure[J]. *The American Naturalist*, 1998,132(1):87-106.

[23] 单贵莲,徐 柱,宁 发,等.围封年限对典型草原植被与土壤特征的影响[J].草业学报,2009,18(2):3-10.
SHAN G L,XU Z,NING F,*et al.* Influence of seasonal enclosure on plant and soil characteristics in typical steppe[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2009,18(2):3-10.

[24] 张晓艳,胡玉昆,李凯辉,等.围封条件下紫花针茅群落主要结构特征和地上生物量变化[J].干旱区资源与环境,2009,23(1):197-200.
ZHANG X Y,HU Y K,LI K H,*et al.* The changes of community structure and above ground biomass in *Stipa purpurea* steppe of enclosure[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2009,23(1):197-200.

[25] 张洪生,邵新庆,刘贵河,等.围封、浅耕翻改良技术对退化羊草草地植被恢复的影响[J].草地学报,2010,18(3):339-351.
ZHANG H S,SHAO X Q,LIU G H,*et al.* Effects of enclosing and shallow ploughing as improvement technologies on the vegetation restoration of degraded *Leymus chinensis* (Trin.)Tzvel. meadow grassland[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2010,18(3):339-351.

[26] WU G L,DU G Z,LIU Z H. Effect of fencing and grazing on a *Kobresia*-dominated meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Plant and Soil*, 2009,319(1):115-126

[27] 吴建波,包晓影,李 洁,等.不同围封年限对典型草原群落及大针茅种群特征的影响[J].草地学报,2010,18(4):490-495.
WU J B,BAO X Y,LI J,*et al.* Influence of fencing duration on community and population of *Stipa grandis* in a typical steppe[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2010,18(4):490-495.

[28] 王 刚,赵松岭,张鹏云,等.关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究[J].生态学报,1984,4(2):119-127.
WANG G,ZHAO S L,ZHANG P Y,*et al.* On the definition of niche and the improved formula for measuring niche overlap[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1984,4(2):119-127.

[29] 骆东玲,张金屯,陈林美.白羊草群落优势种群生态位研究[J].山西大学学报(自然科学版),2003,26(1):76-80.
LUO D L,ZHANG J T,CHEN L M. The niche characteristics of *Bothriochloa ischaemum* in the middle and southeast area of Shanxi[J]. *Journal of Shanxi University* (Nat. Sci. Ed.), 2003,26(1):76-80.

[30] 张金屯.数量生态学[M].北京:科学出版社,2004.

[31] 陈 波,周兴民.3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 B,ZHOU X M. Analyses of niche breadths and overlaps of several plant species in three *Kobresia* communities of an alpine meadow[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1995,19(2):158-169.

[32] 王德利,吕新龙,罗卫东.不同放牧密度对草原植被特征的影响分析[J].草业学报,1996,5(3):28-33.
WANG D L,LÜ X L, LUO W D. Analysis to effects of different grazing density on characteristic of rangeland vegetation[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 1996,5(3):28-33.

[33] 胡玉昆,高国强,李凯辉,等.巴音布鲁克草原不同围封年限高寒草地植物群落演替分析[J].冰川冻土,2009,31(6):1186-1194.
HU K,GAO G G,LI K H,*et al.* The succession of plant communities in alpine grasslands in different ages of enclosing [J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2009,31(6):1186-1194.

[34] 刘 庆.青海湖北岸植物群落的数量特征[J].渝大学学报,1993,(2):27-33.
LIU Q. The quantitative characters of communities in the north shore of Qinghai Lake[J]. *Journal of Yuzhou University*, 1993,(2):27-33.

(编辑:潘新社)



环境因子对山西太岳山典型森林类型物种多样性及其功能多样性的影响

田平, 程小琴, 韩海荣*, 周文嵩

(北京林业大学省部共建森林培育与保护教育部重点实验室, 北京 100083)

摘要: 该研究采用典型样地法, 调查群落内物种分布并测量植物功能性状(叶面积和植株高度), 对山西太岳山不同坡位华北落叶松-白桦混交林以及辽东栎次生林物种多样性及其功能多样性进行比较分析, 探究环境因子对不同群落层次(乔木、灌木、草本)物种多样性及其功能多样性的影响机制, 以及环境因子与群落构建之间的联系, 为森林生态系统多样性研究以及经营管理提供理论依据。结果显示: (1) 华北落叶松-白桦混交林的物种分布更加均匀, 物种多样性和功能多样性(乔木层)均显著高于辽东栎次生林。(2) 华北落叶松-白桦混交林乔木层功能均匀度与功能分散指数显著高于辽东栎次生林, 但灌木草本层低于辽东栎次生林。(3) 不同群落层次的物种多样性与功能多样性均呈正相关关系, 影响物种分布和性状分布的环境因子存在差异, 物种多样性受多种环境因子的综合影响, 而单个环境因子对功能多样性影响较大, 环境解释力与林分类型和群落层次相关。(4) 乔木层物种多样性主要受土壤 pH、冠层结构(MLA、林分开度)以及光照影响, 灌木层物种多样性与土壤 pH 和 MLA 密切相关, 林下总辐射、土壤养分(SOC、STN)、土壤相对含水率是影响草本层物种分布的主要环境因子; 冠层结构(MLA、林分开度)是影响乔木层功能多样性最主要的环境因子, 土壤 pH 和坡位分别是华北落叶松-白桦混交林和辽东栎次生林灌木层功能多样性的主要影响因子, 影响草本层功能多样性的主要环境因子是土壤相对含水率与 LAI。研究表明, 在垂直分层的森林生态系统中, 不同群落层次竞争的主要环境资源存在差异, 乔木层通过改变冠层结构和林内环境限制林下物种分布和性状分布。

关键词: 物种多样性; 功能多样性; 环境因子; 功能均匀度; 功能分散指数

中图分类号: Q948.15⁺7 **文献标志码:** A

Effect of Environment Factors on Species Diversity and Functional Diversity of the Typical Forests of Taiyue Mountain Shanxi, China.

TIAN Ping, CHENG Xiaoqin, HAN Hairong*, ZHOU Wensong

(Key Laboratory of Ministry of Forest Cultivation and Conservation of Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China)

Abstract: In order to explore the influence mechanism of environmental factors on species diversity and functional diversity of different community levels (arbor, shrub and herb) as well as the relationship between environmental factors and community construction, we investigated the distribution of species and measured plant height and leaf area of all species based on the field investigation, and then calculated five diversity indices (i. e., the species diversity, species evenness, functional diversity, functional evenness, functional dispersion) of different community levels which belong to two typical forests in Shanxi Province in northern China. The results indicated that: (1) the species of larch birch mixed forest distributed more

收稿日期: 2016-12-08; 修改稿收到日期: 2017-05-10

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFD0600205)

作者简介: 田平(1992—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事生态管理与规划复研究。E-mail: tian_ping@bjfu.edu.cn

* 通信作者: 韩海荣, 教授, 博士生导师, 主要从事生态管理与规划研究。E-mail: hanhr@bjfu.edu.cn