

DOI: 10.5846/stxb201502070311

王莹, 庞晓攀, 肖玉, 贾婷婷, 王倩, 于成, 郭正刚. 高原鼠兔干扰对高寒草甸植物多样性与土壤养分间关系的影响. 生态学报, 2016, 36(17): - .
Wang Y, Pang X P, Xiao Y, Jia T T, Wang Q, Yu C, Guo Z G. The effect of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) disturbance on the relationship between plant diversity and soil nutrients of alpine meadow. Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(17): - .

高原鼠兔干扰对高寒草甸植物多样性与土壤养分间关系的影响

王 莹, 庞晓攀, 肖 玉, 贾婷婷, 王倩, 于 成, 郭正刚*

兰州大学草地农业科技学院 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730020

摘要: 高原鼠兔干扰虽然能够改变高寒草甸植物多样性与土壤养分含量, 但植物多样性与土壤养分间的关系对高原鼠兔干扰的响应尚不清晰。利用高原鼠兔有效洞口密度将高原鼠兔干扰程度划分为 T_1 (7 个/625 m^2)、 T_2 (12 个/625 m^2)、 T_3 (22 个/625 m^2)、 T_4 (38 个/625 m^2) 四个水平, 运用 RDA 冗余分析法研究了高原鼠兔不同干扰程度下高寒草甸植物多样性与土壤养分间的关系。结果表明: 随着高原鼠兔干扰水平的增加, 优势种高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 的重要值先增加后降低, 而伴生种小花草玉梅 (*Anemone rivularis* var. *flore-minors*) 和莓叶委陵菜 (*Potentilla fragarioides*) 的重要值先降低后增加; 当高原鼠兔干扰水平从 T_1 到 T_2 时植物多样性指数变化不显著, 而高原鼠兔干扰程度超过 T_2 时则植物多样性指数具有降低趋势; 土壤全氮和硝态氮含量随高原鼠兔干扰水平增加而降低, 而土壤铵态氮含量则降低后增加, 土壤有机碳和全磷先增加后降低; 多样性指数与 0—10cm 土壤深度硝态氮、10—20cm 土壤深度全钾间的相关性从 T_1 到 T_3 时为正相关, 而到 T_4 时则变为负相关, 而与 0—10cm 土壤深度全氮的相关性则表现 T_1 到 T_3 时为负相关, T_4 时为正相关, 与铵态氮间相关性只有 T_1 时为负相关, 这说明高原鼠兔干扰改变了植物多样性与土壤养分间的关系, 其变化阈值介于 T_2 和 T_3 。

关键词: 高原鼠兔; 植物多样性; 协同性; 土壤养分

The effect of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) disturbance on the relationship between plant diversity and soil nutrients of alpine meadow

WANG Ying, PANG Xiaopan, XIAO Yu, JIA Tingting, WANG Qian, YU Cheng, GUO Zhenggang*

State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: Although plant diversity and soil nutrients content can be affected by plateau pika disturbance, the relationships between plant diversity and soil nutrients of alpine meadows in response to plateau pika disturbance are still unclear. RDA redundancy analysis was used to determine the effect of plateau pika disturbance on the relationship between plant diversity and soil nutrients of alpine meadow by using the active burrow entrance density of plateau pika to substitute for the disturbance levels of plateau pika, in which the disturbance consisted of four levels with density of T_1 (7 active burrows/625 m^2), T_2 (12 active burrows /625 m^2), T_3 (22 active burrows /625 m^2) and T_4 (38 active burrows /625 m^2). This study showed that the important value of *Kobresia pygmaea*, dominant plant, firstly increased and then decreased with the increase of plateau pika disturbance level, while the important value of *Anemone rivularis* var. *flore-minors* and *Potentilla fragarioides*, main associate plants, firstly decreased and then increased with the increase of plateau pika disturbance level. The plant diversity index increased when the plateau pika disturbance increased from T_1 level to T_2 level, and showed a decreasing trend when the plateau pika disturbance exceeded T_2 level. Soil total nitrogen and nitrate nitrogen showed a

基金项目: 国家行业(农业)公益项目(201203041); 国家自然科学基金(31172258)

收稿日期: 2015-02-07; 网络出版日期: 2015-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guozhg@lzu.edu.cn

decreasing trend, and ammonium nitrogen firstly decreased and then increased as the plateau pika disturbance increased, while soil organic carbon and total phosphorus firstly increased and then decreased in the increasing process of the plateau pika disturbance. RDA analysis results showed that the correlation relationships between plant diversity index and nitrate nitrogen at 0—10cm soil depth and potassium at 10—20cm soil depth was significantly positive when plateau pika disturbance ranged from T_1 level to T_3 level, and it became negative when plateau pika disturbance was T_4 level, while the correlation relationships between plant diversity index and total nitrogen at 0—10cm soil depth was significantly negative when plateau pika disturbance increased from T_1 level to T_3 level, and it became positive when plateau pika disturbance reached to T_4 level. The relationship between plant diversity index and ammonium nitrogen at 0—10cm soil depth was negative correlation at T_1 level environment and it became positive at T_2 , T_3 , T_4 levels. These results indicated that the plateau pika disturbance changed the relationships between plant diversity index and soil nutrients of alpine meadow, and the sensitive disturbance of plateau pika on relationships between plant diversity index and soil nutrients was T_2 level and T_3 level.

Key Words: plateau pika; vegetation diversity; collaborative; soil nutrients

土壤是植物生长的基础和营养库^[1-2],而不同植物正常生长所需的养分元素种类和数量具有一定的分异性^[3-5]。若土壤养分种类及其含量发生变化时,草地植物群落组分可能会发生一定程度的改变^[6],原有物种会被更适宜生长于此土壤条件下的物种所代替,植物多样性也随之变化^[7],以适应土壤养分及其种类的供给。植物群落内组分的种类发生明显变化时,植物多样性则可能发生变化,植物群落消耗或增加土壤中某些养分元素的含量^[8],引起土壤性质发生改变,进而影响土壤的稳定性^[9]。因此,任何健康的草地生态系统,其土壤养分和植物多样性总是处于相互适应和协同变化的过程中,这种协同变化表现为植物与土壤间相互依存、彼此适应和协同^[10],以维持生态系统的健康和动态稳定。高寒草甸植物多样性与土壤养分间的协调关系往往因外界环境的干扰而改变,当干扰程度较小时可以促进高寒草甸植物组分更新^[11],土壤性质改良^[12],增强植物与土壤间的协同性^[13],利于高寒草甸生态系统的正向演变^[13-14],而当干扰程度过大时有利于高寒草甸植物群落组分中杂类草、毒草等增加^[15],土壤性质劣化^[16],减弱植物与土壤间的协同性,迫使高寒草甸生态系统的逆向演变。

高原鼠兔是青藏高原特有的小型哺乳类动物,也是高寒草甸生态系统的关键种^[17],其往往通过掘洞、采食牧草以及排泄粪便等活动对高寒草甸产生直接或间接的干扰^[18-20]。目前,关于高原鼠兔干扰的研究仅限于土壤或植被,集中于植被地上数量特征的改变及地下土壤养分量化指标的变化。已有研究表明,当高原鼠兔干扰程度较小时,能够增加土壤水分和养分含量^[21],增加植物群落中禾本科植物比例和植物物种多样性^[22],提高可食牧草生物量的比例^[23-24],增强草甸生态系统的稳定性^[25],而干扰程度过大时会降低土壤养分含量,促进生境旱化^[21,26],杂类草和毒草等组分增加^[27],弱化草甸生态系统的稳定性^[28],这说明高寒草甸植物多样性和土壤养分对高原鼠兔干扰程度的响应具有明显的分异性,这种分异性可能主要来源于植物的生态位宽度随着高原鼠兔干扰强度增加而发生明显的变化,有些植物的生态位宽度增加,有些植物的生态位宽度减小^[11],而植物生态位的变化过程受碳、氮、磷元素计量比的影响,不同物种由于利用氮、磷的比例存在分异而导致植物生态位的分化^[13],这预示着高原鼠兔干扰高寒草甸时植物组成与土壤的关系可能发生了变化。然而,高原鼠兔干扰下高寒草甸植物多样性与土壤养分间关系究竟如何变化的,目前尚不清晰,因此研究高原鼠兔干扰对高寒草甸植物多样性与土壤养分间关系的影响,对确定提高植物多样性和土壤养分关系协同性的高原鼠兔干扰强度具有重要的意义。本研究通过分析高原鼠兔不同干扰程度下植物多样性和土壤养分的变化特征,查明不同高原鼠兔干扰水平下高寒草甸植物多样性与土壤养分间的相关性,为证实高原鼠兔干扰是否改变了高寒草甸植物多样性与土壤养分间相关性提供科学依据。

1 研究地区概况与方法

1.1 研究地区概况

研究地区位于青藏高原东部,行政区划隶属于甘肃省甘南自治州玛曲县,地理坐标为北纬 33°06′30″—34°30′15″,东经 100°40′45″—102°29′00″,海拔 3300—4806 m。气候属高原湿润气候,年降水量和年蒸发量分别大约为 564mm 和 1000—1500mm,年均温度 1.2℃,最冷的 1 月份和最热的 7 月份平均温度分别为 -10℃ 和 11.7℃。全年日照时数 2613.9 h,年内霜期大于 270d,年相对无霜期仅 19d,无绝对无霜期。土壤为亚高山草甸土。植物类型主要是高寒草甸,优势种主要为高山嵩草(*Kobresia pygmaea*),主要伴生种钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*),小花草玉梅(*Anemone rivularis* var. *flore-minors*),鹅绒萎陵菜(*Potentilla anserina*),莓叶萎陵菜(*Potentilla fragarioides*),蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)和长毛凤毛菊(*Saussurea hieracioides*)等。1999 年对甘南藏族自治州的统计资料显示,全州约 30% 的草地受到高原鼠兔危害的影响^[29],其鼠害危害的草地面积具有逐年增大的趋势,其中高原鼠兔是主要危害啮齿类动物,主要生活于草丛低矮的环境,一旦入侵,整个生境几乎全部占据,只是密度有所不同,已经严重威胁高寒草甸生态系统的健康。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计和野外调查

本研究采用高原鼠兔有效鼠洞口密度划分高原鼠兔干扰强度^[21,25,30]的方法,分析高原鼠兔干扰对高寒草甸植物多样性和土壤养分间的关系。2012 年 5 月在甘肃境内玛曲县阿孜站附近的试验地随机选取了 36 个 25 m×25 m (625 m²) 的样地,采用连续 3d 堵洞法测定每个样地的有效洞口数,同时调查各样地的裸斑面积和草丛高度。根据有效洞口数,裸斑面积和草丛高度将 36 个样地聚类为 4 个类群,并以每个类群的平均值为基准确定高原鼠兔有效洞口梯度,其分别为 10(10±3)、15(15±2)、21(21±3)、31(31±4)^[11,13],每个有效洞口梯度选择 3 个样地作为重复,因此共建立了 12 个面积为 25 m×25 m (625 m²) 的固定监测样地,划分为 4 个干扰程度处理。2014 年 8 月,再次采用堵洞法调查了高原鼠兔有效洞口数密度,虽然每个样地有效洞口数稍有变化,但仍然遵循样地设置时的梯度,分别为 7 个/625 m²(7±2)、12 个/625 m²(12±2)、22 个/625 m²(22±5)、38 个/625 m²(38±4),用 T₁、T₂、T₃、T₄ 表示。每个样地内,采用“W”型布置 5 个 1 m×1 m 的样方,样方间距离约 8 m,样方均选择离鼠兔洞口约 1m 处的草甸上。统计样方内植株个体的种类、高度、频度、盖度等,其中高度测量采用样方内随机测定 50 次植物高度求其平均值法,盖度采用针刺点测法。调查完植被特征后采集土壤样品,按照 0—10 cm 和 10—20 cm 分层收集土样,每个样方内打钻 3 次且混合,装入密封袋带回实验室分析。

1.2.2 土壤测定方法

土壤有机碳(OC)采用重铬酸钾法测定,土壤全氮(TN)采用凯氏定氮法测定,土壤全磷(TP)采用钼锑抗比色法测定,土壤全钾(TK)采用火焰分光光度计测定,土壤铵态氮(AN)和硝态氮(NN)采用连续流动分析仪测定,土壤速效磷(EP)采用双酸浸提钼锑抗比色法测定,测定方法参考中国土壤学会所编《土壤农业化学分析方法》^[31]。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 重要值

计算公式:重要值=(相对盖度+相对频度+相对高度)/3

1.3.2 植物多样性

采用 Margalef 指数、Pielou 指数和 Shannon-Weiner 指数分别测度丰富度指数,均匀度指数和多样性指数,计算公式如下:

$$\text{Margalef 指数} = (S-1)/\ln N$$

$$\text{Pielou 指数} = -\sum P_i \ln P_i / \ln S$$

$$\text{Shannon-Weiner 指数} = -\sum P_i \ln P_i$$

式中, S 为 1 m^2 样方中的物种数, N 为样方中物种总个体数, P_i 为种的相对重要值^[32]。

1.3.3 软件统计分析

利用 Excel 软件进行基础数据处理, 采用 SPSS17.0 进行方差分析, 采用 Pearson 相关性分析法分析了植物多样性与土壤养分间的相关性, 采用 CANOCO4.5 软件对植物多样性与土壤因子间关系进行 RDA 冗余分析并作图。

2 结果与分析

2.1 高原鼠兔干扰对植物群落物种组成及其重要值的影响

不同高原鼠兔干扰程度下高寒草甸植物组分具有一定的差异, 样地内物种数表现为先增加后降低趋势, 干扰程度 T_2 时物种数最多, 而干扰程度 T_4 时物种数最小(表 1)。高原鼠兔干扰程度从 T_1 增加至 T_4 的过程中, 优势种高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)的重要值虽然呈现先增加后降低的变化过程, 但其仍然是重要值最大的物种, 说明高山嵩草占据主导地位, 但这种主导地位却随着高原鼠兔干扰水平增加表现先增加后降低的趋势; 伴生种小花草玉梅(*Anemone rivularis* var. *flore-minors*)和莓叶委陵菜(*Potentilla fragarioides*)重要值先降低后增加, 其在植物群落内的作用表现为先弱化后增强; 鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)和秦艽(*Gentiana macrophylla*)的重要值随着干扰程度的加强而增加; 圆叶筋骨草(*Ajuga ovalifolia*)、大黄(*Rheum palmatum*)和珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)则随着高原鼠兔干扰程度增加而逐渐退出植物群落; 少见种车前(*Plantago asiatica*)、大蓟(*Cirsium japonicum*)、蒲公英(*Taraxacum maurocarpum*)和黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)等植物仅出现在某个干扰程度生境内。说明随高原鼠兔干扰强度增加, 高寒草甸植物群落物种组成及其优势地位发生了不同程度的改变。

表 1 不同高原鼠兔干扰程度下高寒草甸植物群落的物种组成及其重要值

Table 1 Plant composition and their important value of alpine meadow at different disturbance gradients of plateau pika

序号 Code	物种 Species	干扰梯度 Disturbance gradients			
		T_1	T_2	T_3	T_4
1	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	0.509	0.576	0.554	0.495
2	小花草玉梅 <i>A. rivularis</i>	0.309	0.301	0.271	0.461
3	莓叶委陵菜 <i>P. fragarioides</i>	0.230	0.162	0.200	0.257
4	青藏苔草 <i>Carex tristachya</i>	0.216	0.194	0.197	0.041
5	乳白香青 <i>Anaphalis lacteal</i>	0.197	0.147	0.179	0.158
6	矮火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>	0.162	0.129	0.088	0.034
7	鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	0.130	0.184	0.227	0.240
8	钝裂银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	0.121	0.032	0.070	0.034
9	大耳叶凤毛菊 <i>Saussurea macrota</i>	0.111	0.091	0.079	0.021
10	多枝黄芪 <i>Astragalus polycladus</i>	0.095	0.071	0.041	0.033
11	华丽龙胆 <i>Gentiana sinoornata</i>	0.076	0.1048	0.093	0.088
12	秦艽 <i>Gentiana macrophylla</i>	0.068	0.131	0.145	0.169
13	草地早熟禾 <i>Poa pretensis</i>	0.065	0.061	0.044	0.037
14	独一味 <i>Lamiophlomis rotata</i>	0.053	0.084	0.068	0.018
15	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	0.111	0.064	0.057	0.033
16	兰石草 <i>Lancea tibetica</i>	0.055	0.066	0.067	—
17	黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	0.053	0.074	—	—
18	小米草 <i>Euphrasia pectinata</i>	0.052	0.349	0.019	0.012
19	老鹳草 <i>Geranium pylzowianum</i>	0.046	0.026	0.047	0.031
20	肉果草 <i>Lancea</i>	0.042	0.092	0.051	0.036

续表

序号 Code	物种 Species	干扰梯度 Disturbance gradients			
		T ₁	T ₂	T ₃	T ₄
21	达乌里胡枝子 <i>Lespedeza davurica</i>	—	—	0.037	0.036
22	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	0.018	0.0190	—	—
23	圆叶筋骨草 <i>Ajuga ovalifolia</i>	0.015	0.023	—	—
24	高山豆 <i>Tibetia</i>	0.013	0.080	0.091	—
25	珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	0.012	0.057	—	—
26	大黄 <i>Rheum palmatum</i>	0.011	0.054	—	—
27	马先蒿 <i>Pedicularis tricolor</i>	0.005	0.058	—	—
28	大蓟 <i>Cirsium japonicum</i>	—	0.003	—	—
29	唐松草 <i>Thalictrum aquilegifolium</i>	0.004	—	0.022	—
30	车前 <i>Plantago asiatica</i>	—	—	—	0.003
31	蒲公英 <i>Taraxacum maurocarpum</i>	—	—	0.003	—
32	獐芽菜 <i>Swertia bimaculata</i>	—	0.002	0.088	—
33	节节草 <i>Equisetum ramosissimum</i>	—	0.002	0.002	—
34	黄帚橐吾 <i>Ligularia virgaurea</i>	—	—	—	0.020

“—”表示此物种在该样方中未出现

2.2 高原鼠兔干扰对植物多样性的影响

随着高原鼠兔干扰程度增加,丰富度指数、均匀度指数和多样性指数的变化趋势一致,均表现为降低的态势(图1)。但不同指数显著降低时对应的干扰程度水平存在分异,T₂生境内的丰富度指数显著大于T₃和T₄生境内的丰富度指数($P<0.05$),但与T₁生境内的丰富度指数差异不显著;T₄生境内的均匀度指数显著小于T₁、T₂和T₃生境内的均匀度指数($P<0.05$),但T₁、T₂和T₃生境内的均匀度指数差异不显著;T₃生境内的多样性指数显著小于T₁和T₂生境内的多样性指数($P<0.05$),却显著大于T₄生境内的多样性指数($P<0.05$)。说明丰富度指数和均匀度指数发生明显变化的干扰梯度分别是T₂和T₄、T₃和T₄之间,而多样性指数发生明显变化的干扰梯度则为T₂和T₃之间。

2.3 高原鼠兔干扰对土壤养分的影响

高原鼠兔干扰和土壤深度对土壤有机碳,全磷,全氮,铵态氮和硝态氮均有显著影响($P<0.05$)(图2A、2D、2F、2G、2H),高原鼠兔干扰对土壤全钾、速效钾和速效磷均没有显著影响($P>0.05$)(图2B、2C、2E),但土壤深度却显著影响了三者的含量($P<0.05$)。随高原鼠兔干扰程度增加,0—10cm土壤深度和10—20cm土壤深度土壤有机碳和全磷均表现为先增加后降低的趋势,T₂干扰梯度时土壤有机碳含量最高,T₄干扰梯度时土壤全磷含量最低;土壤全氮和硝态氮具有降低趋势,铵态氮却表现为先降低后增加的趋势。各个干扰梯度土壤有机碳、全钾、速效钾、全磷、速效磷、全氮和铵态氮含量均表现为0—10cm土壤深度显著高于10—20cm土壤深度($P<0.05$),而硝态氮含量却表现为0—10cm土壤深度显著低于10—20cm土壤深度($P<0.05$)。高原鼠兔干扰和土壤深度互作对土壤有机碳、全磷、速效磷、速效钾、全氮、硝态氮、铵态氮均具有显著影响($P<0.05$),而对土壤全钾没有明显影响,说明多数土壤养分含量不仅受土壤深度和高原鼠兔干扰的影响,还受土壤深度和高原鼠兔干扰互作的影响。

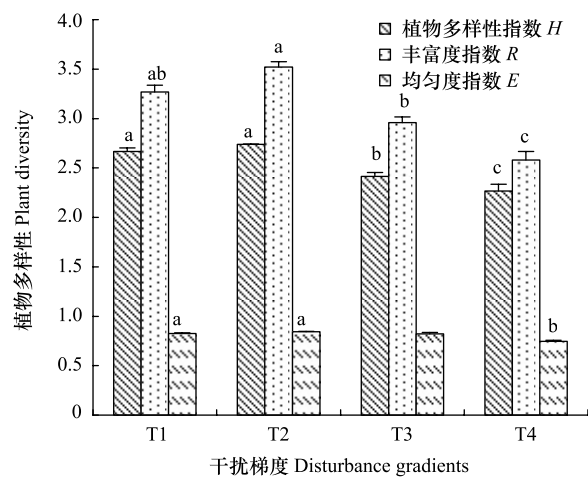


图1 不同高原鼠兔干扰梯度下高寒草甸的植物多样性

Fig.1 Plant diversity of alpine meadow at different disturbance gradients of plateau pika

不同小写字母表示差异显著 ($P<0.05$)

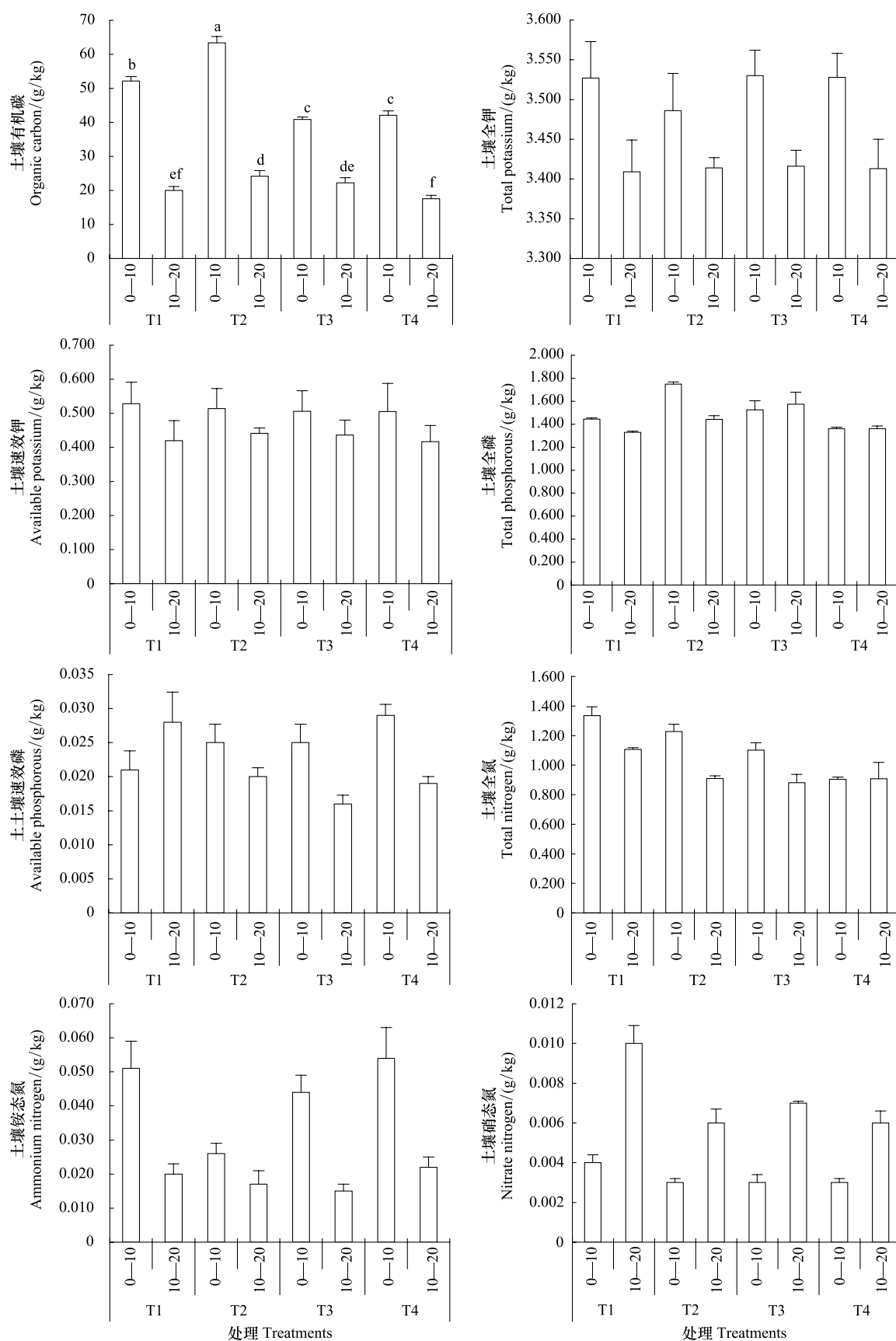


图2 高原鼠兔干扰梯度和土壤深度对土壤养分含量的影响

Fig.2 Effect of disturbance gradients of plateau pika and soil deeps on soil nutrient contents

不同小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

2.4 高原鼠兔干扰下土壤养分与植物多样性关系

RDA 分析结果表明,0—10cm 土壤深度的 4 个排序轴特征值分别为 0.868、0.018、0.011、0.079(表 2),其中第一轴是约束性排序轴,对响应变量的解释比例达 86.8%,后三个轴是非约束性的,四个排序轴的特征值之和占总特征值的 89.7%。植物多样性与土壤养分间的相关性在前两个排序轴分别为 0.958 和 0.648,且物种养分关系分别达到 96.8%和 98.7%。而 10—20cm 土壤深度的 4 个排序轴特征值分别为 0.620、0.021、0.010、0.333,四个排序轴解释变量达 98.4%,植物多样性和土壤养分的相关性在前两轴分别为 0.812 和 0.676。上述结果说明,0—10cm 土壤深度和 10—20cm 土壤深度均能够很好地表达植物多样性与土壤养分间关系。

表 2 植物多样性和土壤养分的 RDA 分析结果

Table 2 Redundancy analysis results of plant diversity and soil nutrients

参数 Parameters	0—10cm				10—20cm			
	轴 1 Axis1	轴 2 Axis2	轴 3 Axis3	轴 4 Axis4	轴 1 Axis1	轴 2 Axis2	轴 3 Axis3	轴 4 Axis4
特征值 Eigenvalues								
变量累积百分比 Cumulative percentage variance	0.868	0.018	0.011	0.079	0.620	0.021	0.010	0.333
物种数据 Species data	86.8	88.5	89.7	97.5	62.0	64.1	65.2	98.5
物种环境关系 Species environment relationship	96.8	98.7	99.9	0.0	95.2	98.4	100.0	0.0
物种环境相关性 Species environment correlations	0.958	0.648	0.939	0.000	0.812	0.676	0.887	0.000
所有特征值之和 Sum of all eigenvalues		1				1		
所有典范特征值之和 Sum of all canonical eigenvalues		0.897				0.652		
解释变量 Variance explain/%		97.6				98.4		
蒙特卡罗检验 Summary of Monte Carlo test								
第一典范轴 P 值 Significance of first canonical axis		0.008				0.088		
所有典范轴 P 值 Significance of all canonical axis		0.008				0.088		

不同植物多样性指数与土壤养分间的相关性在不同高原鼠兔干扰水平下是不一致的。植物多样性指数(H)与 0—10cm 土壤深度全氮(TN)间的相关性从 T₁干扰水平时的极显著负相关($P < 0.01$)(图 3),转变为 T₂和 T₃时的负相关($P > 0.05$),至 T₄时则变为极显著正相关($P < 0.01$),与 0—10cm 土壤深度硝态氮(NN)间的相关性从 T₁干扰水平时的正相关($P > 0.05$)转变为 T₂和 T₃时的显著正相关($P < 0.05$),至 T₄时则变为极显著负相关($P < 0.01$),与 0—10cm 土壤深度铵态氮(AN)间的相关性从 T₁干扰水平时的负相关($P > 0.05$),转变为 T₂、T₃和 T₄时的显著正相关($P < 0.05$);植物丰富度指数(R)与 0—10cm 土壤深度全氮(TN)间的相关性从 T₁干扰水平时的负相关($P > 0.05$)转变为 T₂时的极显著正相关($P < 0.01$)和 T₃时的极显著负相关($P < 0.01$),至 T₄时则变为显著正相关($P < 0.05$),与 0—10cm 土壤深度有机碳(OC)间的相关性从 T₁到 T₃时的极显著负相关($P < 0.01$)转变为 T₄时的极显著正相关($P < 0.01$),与 0—10cm 土壤深度硝态氮(NN)间的相关性从 T₁干扰水平时的极显著正相关($P < 0.01$)转变为 T₂时的极显著负相关($P < 0.01$)和 T₃时的正相关($P > 0.05$),至 T₄时则变为负相关($P > 0.05$),与 0—10cm 土壤深度铵态氮(AN)间的相关性从 T₁干扰水平时的极显著负相关($P < 0.01$)转变为 T₂到 T₄时的显著正相关($P < 0.05$);植物均匀度指数(E)与 0—10cm 土壤深度全磷(TP)间的相关性从 T₁干扰水平时的极显著正相关($P < 0.01$)转变为 T₂时的显著负相关($P < 0.05$)和 T₃时的正相关($P > 0.05$),至 T₄时则变为负相关($P > 0.05$),与 0—10cm 土壤深度速效钾(AK)间的相关性从 T₁干扰水平时的显著负相关($P < 0.05$)转变为 T₂时的负相关($P > 0.05$)和 T₃时的正相关($P > 0.05$),至 T₄时则为极显著正相关($P < 0.01$),与 0—10cm 土壤深度速效磷(AP)间的相关性从 T₁和 T₂干扰水平时的极显著正相关($P < 0.01$)转变为

T_3 和 T_4 时的负相关 ($P>0.05$)。

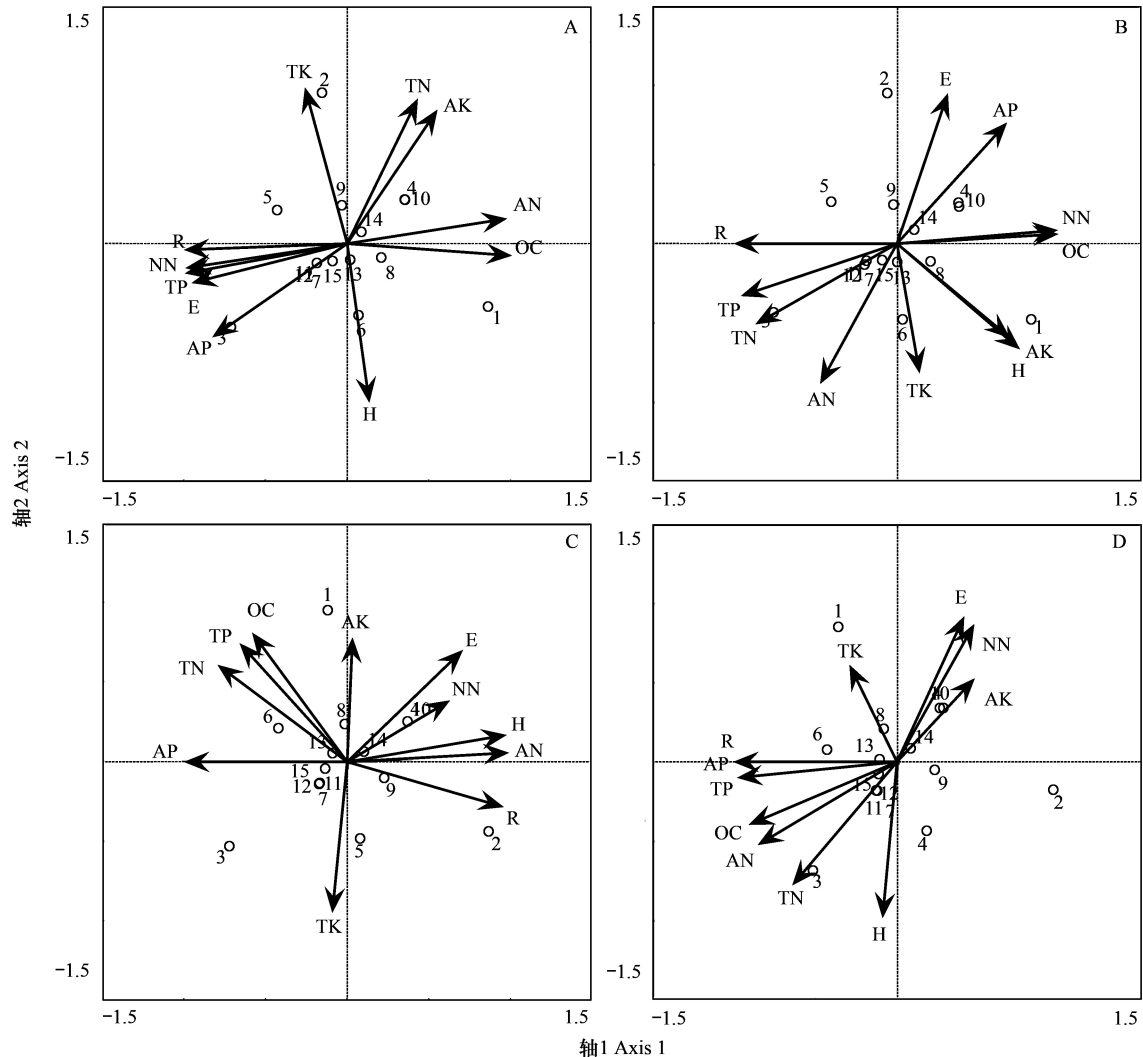


图3 高原鼠兔不同干扰梯度下植物多样性与0—10cm土壤养分的RDA排序图

Fig.3 RDA ordination of plant diversity and soil nutrients at 0—10 cm soil depth in different degrees of plateau pika

H:多样性指数 Shannon-Weiner index; E: Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index; R: 丰富度指数 Margalef index; TN: 土壤全氮 Soil total nitrogen; AN: 土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen; NN: 土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen; OC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; TK: 土壤全钾 Soil total potassium; AK: 土壤速效钾 Soil available potassium; TP: 土壤全磷 Soil total phosphorous; AP: 土壤速效磷 Soil available phosphorous; A: T_1 ; B: T_2 ; C: T_3 ; D: T_4

植物多样性指数(H)与10—20cm土壤深度全钾(TK)间的相关性从 T_1 到 T_3 时的显著正相关($P<0.05$)转变为 T_4 时的极显著负相关($P<0.01$) (图4),与10—20cm土壤深度速效磷(AP)间相关性从 T_1 干扰水平时的极显著正相关($P<0.01$)转变为 T_2 时的显著正相关($P<0.05$)和 T_3 时的极显著负相关($P<0.01$),至 T_4 时则为极显著负相关($P<0.01$);植物丰富度指数(R)与10—20cm土壤深度全磷(TP)间相关性从 T_1 干扰水平时的极显著正相关($P<0.01$)转变为 T_2 时的显著负相关($P<0.05$)和 T_3 时的正相关($P>0.05$),至 T_4 时则为显著负相关($P<0.05$),与10—20cm土壤深度硝态氮(NN)间相关性从 T_1 干扰水平时的显著正相关($P<0.05$)转变为 T_2 时的显著负相关($P<0.05$),至 T_3 和 T_4 时则为极显著负相关($P<0.01$),与10—20cm土壤深度有机碳(OC)间相关性从 T_1 干扰水平时的显著负相关($P<0.05$)转变为 T_2 时的显著正相关($P<0.05$),至 T_3 和 T_4 时则为正相关($P>0.05$);植物均匀度指数(E)与10—20cm土壤深度全氮(TN)间相关性从 T_1 干扰水平时的显著负相关($P<0.05$)转变为 T_2 时的正相关($P>0.05$)和 T_3 时的极显著负相关($P<0.01$),至 T_4 时则为正相关($P<0.05$),

与 10—20cm 土壤深度全钾 (TK)、速效钾 (AK) 间相关性从 T_1 干扰水平时的负相关 ($P>0.05$) 转变为 T_2 时的显著负相关 ($P<0.05$) 和 T_3 时的极显著正相关 ($P<0.01$), 至 T_4 时则为极显著正相关 ($P<0.01$), 与 10—20cm 土壤深度有机碳 (OC) 间的相关性从 T_1 干扰水平时的显著负相关 ($P<0.05$) 转变为 T_2 和 T_3 时的负相关 ($P>0.05$), 至 T_4 时则为显著正相关 ($P<0.05$), 与 10—20cm 土壤深度铵态氮 (AN) 间的相关性从 T_1 干扰水平时的正相关 ($P>0.05$), 转变为 T_2 时的正相关 ($P>0.05$) 和 T_3 时的极显著负相关 ($P<0.01$), 至 T_4 时则为负相关 ($P>0.05$)。

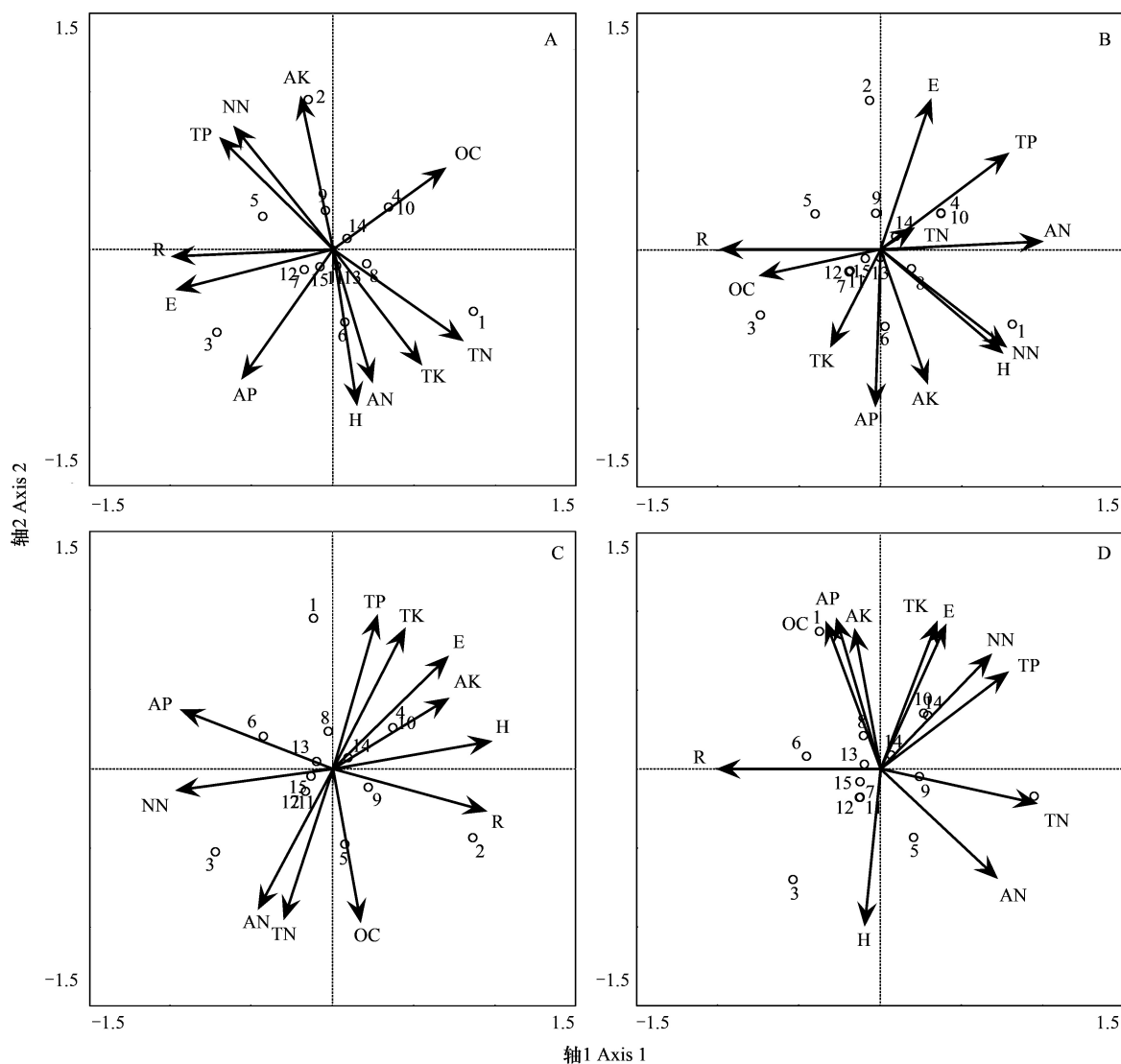


图 4 高原鼠兔不同干扰梯度下植物多样性与 10—20cm 土壤养分的 RDA 排序图

Fig.4 RDA ordination of plant diversity and soil nutrients at 10—20 cm soil depth in different degrees of plateau pika

3 讨论

高原鼠兔作为青藏高原高寒草甸生态系统内群居性的小型哺乳类动物,其通过掘洞和采食行为干扰高寒草甸的生境,对植物多样性和土壤养分产生深刻的影响,这种影响依赖于高原鼠兔的干扰程度。本研究结果表明,高原鼠兔干扰水平为 T_1 、 T_2 、 T_3 时(小于或等于 22 个/625m²)不会降低高寒草甸植物丰富度和均匀度, T_1 和 T_2 时(小于或等于 12 个/ 625m²)维持了植物多样性,然而当高原鼠兔干扰水平为 T_4 时(38 个/625m²),植物多样性明显降低,这是因为高原鼠兔干扰程度从 T_1 增加到 T_2 时,土壤含水量^[30]和主要物种高山嵩草及

伴生种矮火绒草等的盖度、密度差异不明显^[32],表明高寒草甸生境变化很小,因此植物多样性变化不大。当干扰程度增加到 T_3 时,植物多样性具有降低趋势,这是因为高寒草甸内裸斑数明显增多,即高原鼠兔数量增加、干扰水平增加,其对喜食牧草的啃食加大,对土壤的掘土程度增加,致使植被盖度降低,形成大小不一的裸地。裸斑窗数量的增加,改变了样地内水热过程^[33],土壤含水量明显降低^[26],促进草地生境从湿生向中生转变,从而影响植物群落的动态变化,珠芽蓼等湿生植物退出植物群落,青藏苔草^[34]、矮火绒草、大耳叶风毛菊^[35]等湿中生植物长势减弱,重要值降低,导致植物多样性整体降低,这与南非 Wayland Flower 自然保护区的高山硬叶灌木丛(Fynbos)植物多样性对鼯形鼠(*Bathyergidae*)的响应一致^[36],即随鼯形鼠干扰强度增加,植物物种丰富度降低,说明当地啮齿类动物干扰强度较小时,湿生植物栖息于草甸植被大面积覆盖生境,中旱生植物栖息于裸斑或草甸植被覆盖区的边缘,然而随着裸斑数量增加,大面积草甸植被覆盖区逐渐被镶嵌分布的裸斑碎化,湿生植物因不适应环境而退出群落,草甸主要由中旱生植物组成,迫使植物多样性降低。

高原鼠兔干扰强度的改变导致高寒草甸生境发生变化,势必引起土壤养分含量的改变。本研究发现,土壤有机碳含量随着高原鼠兔干扰程度增加呈现先增加后降低的态势,这与青海果洛地区高原鼠兔干扰引起土壤有机碳变化的趋势一致^[37],其原因可能是高原鼠兔同大多数地面啮齿类动物对草地的干扰类似,当它们干扰强度适当时,其掘洞活动疏松了表层土壤结构^[38],增加了毛细管持水量及土壤总空隙度^[19],表层土壤湿度的增加促进了有机物分解速率,提高土壤表层有机碳含量,而当地面啮齿动物鼠类干扰强度过大时,地表植被盖度下降^[26,38],迫使土壤有机质的输入源减少,一定程度上降低了土壤有机碳含量。高原鼠兔干扰对高寒草甸土壤全氮和速效氮的影响出现明显的分异,其中土壤全氮和硝态氮随干扰梯度增加呈降低态势,而铵态氮随干扰梯度增加却表现为先降低后增加的趋势。土壤全氮降低主要原因是当啮齿类动物干扰增大时,一方面其消耗的牧草量增加,降低植物地上生物量^[30,37]和凋落物归还生态系统的量^[39],客观上减少了土壤氮素的来源;另一方面裸斑数量的增加会增加土壤侵蚀,从而导致土壤全氮含量下降。土壤硝态氮和铵态氮对高原鼠兔干扰的响应存在明显的分异,当高原鼠兔干扰从 T_1 增加到 T_2 的过程中,禾本科植物初级生产力较大^[16],因此土壤中的铵态氮和硝态氮因禾本科植物吸收利用而逐渐降低;而当高原鼠兔干扰程度达 T_3 后,禾本科植物生物量降低,这虽然降低了植物对硝态氮和铵态氮的消耗量,但铵态氮含量表现为增加,硝态氮含量持续降低,原因可能是随着土壤裸斑面积增加,土壤侵蚀量增加,铵态氮因带正电荷被土壤胶体所吸附固定于土壤中因此含量增加,而硝态氮因带负电荷不易被土壤胶体吸附更容易淋失^[40],导致其含量持续降低。土壤全磷含量随高原鼠兔干扰程度的增加而先增加后降低,说明适宜的高原鼠兔干扰能够增加土壤全磷含量,而过高或过低的高原鼠兔干扰均可降低土壤全磷含量,这可能因为虽然土壤中全磷主要来源于成土母质,但有机质积累是除母质全磷以外的又一影响青藏高原地区土壤磷含量的重要因素^[41-43]。而本研究结果中有机质的含量呈现出先增加后降低的趋势,且由于高原鼠兔干扰使植物群落组成发生改变,其也会导致土壤磷素含量分布上的差异^[42],因此,土壤全磷含量随高原鼠兔干扰程度增加的变化趋同于土壤有机碳。

草地植物多样性与土壤环境因子间具有一定的相关性^[6,9],这是草地生态系统维持相对稳定的基础。赵景学等^[44]的研究结果表明,青藏高原藏北地区高寒草甸植物多样性与土壤有机质、全氮、速效氮和全磷含量呈显著的正相关关系。本研究结果表明,高寒草甸植物多样性与土壤养分间的相关性随着高原鼠兔干扰水平不同而发生明显的变化,表现为植物多样性指数与土壤养分间的关系从 T_1 时的正相关或负相关转变为 T_2 或 T_3 之后的负相关或正相关,譬如植物多样性指数与 0—10cm 土壤深度硝态氮的相关性从 T_1 到 T_3 时的正相关转变为 T_3 之后(T_4)时的负相关,与 0—10cm 土壤深度全氮的相关性则从 T_1 到 T_3 时的负相关转变为 T_3 之后(T_4)的正相关,而植物多样性指数与 0—10cm 土壤深度铵态氮的相关性从 T_1 时的负相关转变为 T_2 时的正相关,说明高原鼠兔干扰改变了植物多样性指数与土壤养分间的相关性,而植物多样性指数与土壤养分间相关性发生变化时对应的高原鼠兔干扰水平介于 T_2 (7 个/625 m²) 和 T_3 (22 个/625 m²) 之间。植物多样性指数是物种数与均匀度结合起来的单一统计量^[45],因此植物多样性指数与土壤养分间相关性的变化源于植物丰富度和植物均匀度与土壤养分间关系的变化。植物丰富度指数与土壤养分间的关系从高原鼠兔干扰水

平为 T_1 时的正相关或负相关转变为干扰水平为 T_2 或 T_3 之后的负相关或正相关,例如植物丰富度指数与 0—10cm 土壤深度有机碳间的相关性从高原鼠兔干扰水平为 T_1 到 T_3 时的负相关转变为干扰水平为 T_4 时的正相关,植物均匀度指数与 0—10cm 土壤深度速效磷间的相关性从高原鼠兔干扰水平为 T_1 到 T_2 时的正相关转变为 T_3 和 T_4 时的负相关,主要是高寒草甸植物群落组分和生境异质性随着高原鼠兔干扰水平增加而发生明显变化,表现为随着高原鼠兔干扰水平增加,裸斑数量增加,生境异质性增加,同时湿生植物适应性降低,而中旱生植物适应性增加。因此,高原鼠兔干扰程度的变化,改变了高寒草甸土壤养分和植物丰富度指数和均匀度指数间的关系,导致土壤养分与植物多样性指数间的关系发生了变化。然而高原鼠兔在青藏高原地区分布的海拔大约为 3200—5200m 之间^[15,24,27],不同海拔带高原鼠兔干扰对植物多样性与土壤养分间的关系影响是否趋同,尚需要多点开展同步试验进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] 周华坤,赵新全,周立,刘伟,李英年,唐艳鸿. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究. 草业学报, 2005, 14(3): 31-40.
- [2] 许岳飞,益西措姆,付娟娟,陈浩,苗彦军,陈俊,呼天明,谭建国. 青藏高原高山嵩草草甸植物多样性和土壤养分对放牧的响应机制. 草地学报, 2012, 20(6): 1026-1032.
- [3] Luo Y Q, Su B, Currie W S, Ducks J S, Finzi A, Hartwing U, Hungate B, McMurtrie R E, Oren R, Parton W J, Pataki D E, Shaw M R, Zak D R, Field C B. Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. BioScience, 2004, 54(8): 731-739.
- [4] 王长庭,龙瑞军,王根绪,刘伟,王启兰,张莉,吴鹏飞. 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. 草业学报, 2010, 19(6): 25-34.
- [5] 蒋婧,宋明华. 植物与土壤微生物在调控生态系统养分循环中的作用. 植物生态学报, 2010, 34(8): 979-988.
- [6] Janssens F, Peeters A, Tallwin J R B, Bakker J P, Bekker R M, Fillat F, Oomes M J M. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. Plant and Soil, 1998, 202(1): 69-78.
- [7] van der Putten W H, Bardgett R D, Bever J D, Martijn Bezemer T, Casper B B, Fukami T, Kardol P, Klironomos J N, Kulmatiski A, Schweitzer J A, Suding K N, van de Voorde T F J, Wardle D A. Plant-soil feedbacks: the past, the present and future challenges. Journal of Ecology, 2013, 101(2): 265-276.
- [8] Cong W F, van Ruijven J, Mommer L, de Deyn G B, Berendse F, Hoffland E. Plant species richness promotes soil carbon and nitrogen stocks in grasslands without legumes. Journal of Ecology, 2014, 102(5): 1163-1170.
- [9] Pohl M, Alig D, Körner C, Rixen C. Higher plant diversity enhances soil stability in disturbed alpine ecosystems. Plant and Soil, 2009, 324(1/2): 91-102.
- [10] 闫东峰. 太行山低山丘陵区不同植被恢复措施下植被与土壤协同演替机制[D]. 郑州: 河南农业大学, 2012.
- [11] 贾婷婷,毛亮,郭正刚. 高原鼠兔有效洞穴密度对青藏高原高寒草甸群落植物生态位的影响. 生态学报, 2014, 34(4): 869-877.
- [12] 王长庭,龙瑞军,王启兰,景增春,施建军,杜岩功,曹广民. 三江源区高寒草甸不同退化演替阶段土壤有机碳和微生物量碳的变化. 应用与环境生物学报, 2008, 14(2): 225-230.
- [13] 李倩倩,赵旭,郭正刚. 高原鼠兔有效洞穴密度对高寒草甸优势植物叶片和土壤氮磷化学计量特征的影响. 生态学报, 2014, 34(5): 1212-1223.
- [14] 贾婷婷,袁晓霞,赵洪,杨玉婷,罗开嘉,郭正刚. 放牧对高寒草甸优势植物和土壤氮磷含量的影响. 中国草地学报, 2013, 35(6): 80-85.
- [15] 赵国琴,李广泳,马文虎,赵殿智,李小雁. 高原鼠兔扰动对高寒草地植物群落特征的影响. 应用生态学报, 2013, 24(8): 2122-2128.
- [16] 孙飞达,郭正刚,尚占环,龙瑞军. 高原鼠兔洞穴密度对高寒草甸土壤理化性质的影响. 土壤学报, 2010, 47(2): 378-383.
- [17] Smith A T, Foggin J M. The plateau pika (*Ochotona curzoniae*) is a keystone species for biodiversity on the Tibetan plateau. Animal Conservation, 1999, 2(4): 235-240.
- [18] 尚占环,龙瑞军. 青藏高原“黑土型”退化草地成因与恢复. 生态学杂志, 2005, 24(6): 652-656.
- [19] 李文靖,张堰铭. 高原鼠兔对高寒草甸土壤有机质及湿度的作用. 兽类学报, 2006, 26(4): 331-337.
- [20] Arthur A D, Pech R P, Davey C, Jiebu, Zhang Y M, Lin H. Livestock grazing, plateau pikas and the conservation of avian biodiversity on the Tibetan Plateau. Biological Conservation, 2008, 141(8): 1972-1981.
- [21] Guo Z G, Zhou X R, Hou Y. Effect of available burrow densities of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on soil physicochemical property of the bare land and vegetation land in the Qinghai-Tibetan Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(2): 104-110.
- [22] Bagchi S, Namgail T, Ritchie M E. Small mammalian herbivores as mediators of plant community dynamics in the high-altitude arid rangelands of

- Trans-Himalaya. Biological Conservation, 2006, 127(4): 438-442.
- [23] Guo Z G, Li X F, Liu X Y, Zhou X R. Response of alpine meadow communities to burrow density changes of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) in the Qinghai-Tibet Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2012, 32(1): 44-49.
- [24] 严红宇, 张毓, 赵建中, 许庆民, 李里, 刘伟. 高原鼠兔对高寒草甸植物群落生物量的影响. 兽类学报, 2013, 33(4): 333-343.
- [25] 孙飞达, 龙瑞军, 郭正刚, 刘伟, 干友民, 陈文业. 鼠类活动对高寒草甸植物群落及土壤环境的影响. 草业科学, 2011, 28(1): 146-151.
- [26] Liu Y S, Fan J W, Harris W, Shao Q Q, Zhou Y C, Wang N, Li Y Z. Effects of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on net ecosystem carbon exchange of grassland in the Three Rivers Headwaters region, Qinghai-Tibet, China. Plant and Soil, 2013, 366(1/2): 491-504.
- [27] 刘伟, 严红宇, 王溪, 王长庭. 高原鼠兔对退化草地植物群落结构及恢复演替的影响. 兽类学报, 2014, 34(1): 54-61.
- [28] 孙飞达, 龙瑞军, 路承香. 高原鼠兔不同洞穴密度对高寒草地植物群落组成及多样性的影响. 干旱区资源与环境. 2010, 24(7): 181-186.
- [29] 张军. 高原鼠兔种群数量对植被调控措施的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2011.
- [30] 石红霄, 于健龙. 高原鼠兔洞口密度对高寒嵩草草甸植被及土壤水分的影响. 中国草地学报, 2010, 32(4): 109-112, 116-116.
- [31] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [32] 庞晓攀, 贾婷婷, 李倩倩, 雒明伟, 肖玉, 赵旭, 郭正刚. 高原鼠兔有效洞穴密度对高山嵩草群落及其主要种群空间分布特征的影响. 生态学报, 2015, 35(3): 873-884.
- [33] Archer S, Detling J K. Evaluation of potential herbivore mediation of plant water status in a North American mixed-grass prairie. Oikos, 1986, 47(3): 287-291.
- [34] 李中强, 张萌, 徐军. 青藏高原纳木错水生植物多样性及群落生态学研究. 水生生物学报, 2011, 35(1): 1-13.
- [35] 武高林, 陈敏, 杜国祯. 营养和光照对不同生态幅毛菊属植物幼苗形态可塑性的影响. 应用生态学报, 2008, 19(8): 1708-1713.
- [36] Hagenah N, Bennett N C. Mole rats act as ecosystem engineers within a biodiversity hotspot, the Cape Fynbos. Journal of Zoology, 2013, 289(1): 19-26.
- [37] 周雪荣. 青藏高原高寒草甸群落和土壤对高原鼠兔密度变化的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2010.
- [38] Galiano D, Kubiak B B, Overbeck G E, De Freitas T R O. Effects of rodents on plant cover, soil hardness, and soil nutrient content: a case study on tuco-tucos (*Ctenomys minutus*). Acta Theriologica, 2014, 59(4): 583-587.
- [39] Smith J G, Eldridge D J, Throop H L. Landform and vegetation patch type moderate the effects of grazing-induced disturbance on carbon and nitrogen pools in a semi-arid woodland. Plant and Soil, 2012, 360(1/2): 405-419.
- [40] 孙志高, 刘景双, 牟晓杰. 三江平原小叶章湿地土壤中硝态氮和铵态氮含量的季节变化特征. 农业系统科学与综合研究, 2010, 26(3): 277-282.
- [41] 高丽丽. 西藏土壤有机质和氮磷钾状况及其影响因素分析[D]. 成都: 四川农业大学, 2004.
- [42] 谭鑫. 青藏高原东缘高寒地区土壤磷素空间分布研究[D]. 成都: 四川师范大学, 2009.
- [43] 裴海昆, 朱志红, 乔有明, 李希来, 孙海群. 不同草甸植被类型下土壤腐殖质及有机磷类型探讨. 草业学报, 2001, 10(4): 18-23.
- [44] 赵景学, 曲广鹏, 多吉顿珠, 尚占环. 藏北高寒植被群落物种多样性与土壤环境因子的关系. 干旱区资源与环境, 2011, 25(6): 105-108.
- [45] 郭正刚, 王根绪, 沈禹颖, 程国栋. 青藏高原北部多年冻土区草地植物多样性. 生态学报, 2004, 24(1): 149-155.