

DOI: 10.5846/stxb201802060320

武哲, 彭泽晨, 侯扶江. 祁连山高寒草原主要植物种群格局对冬季放牧的响应. 生态学报, 2019, 39(21): - .

Wu Z, Peng Z C, Hou F J. Response of main plant population pattern to winter grazing in alpine steppe of the Qilian Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(21): - .

祁连山高寒草原主要植物种群格局对冬季放牧的响应

武 哲, 彭泽晨, 侯扶江*

兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州大学农业部草业创新重点实验室, 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020

摘要:以肃南裕固族自治县鹿场冬季牧场为研究对象, 采用偏离系数及 t 检验方法结合 Ripley's K 函数及蒙特卡罗随机模拟对紫花针茅种群与醉马草种群进行格局分析, 进一步采用计盒维数与信息维数对紫花针茅种群与醉马草种群进行分形分析, 揭示在放牧系统中优势植物的种群变化。格局分析结果表明: 牧场植物的种群格局出现 5 种变化规律。紫花针茅种群的偏离系数在放牧率 3.64AUM/hm² 时, 出现最小值。醉马草种群的偏离系数在放牧率 4.16AUM/hm² 时, 出现最大值。在 0—1 m 的研究尺度内, 紫花针茅种群与醉马草种群的 Ripley's K 函数结果均在蒙特卡罗随机模拟区间内, 呈随机分布格局。分形分析结果表明: 伴随放牧率增大, 紫花针茅种群的计盒维数区间为 [1.596, 1.962], 醉马草种群的计盒维数区间为 [1.831, 1.945]; 紫花针茅种群的信息维数区间为 [1.590, 1.899], 醉马草种群的信息维数区间为 [1.633, 1.913]。在放牧率 4.34AUM/hm² 时, 紫花针茅种群与醉马草种群空间占据差值达到最大, 信息维数相对较低, 种群分布相对均匀, 格局变化相对缓慢, 经济效益与生态效益相平衡, 最适合管理牧场。

关键词:放牧率; 偏离系数; 计盒维数; 信息维数

Response of main plant population pattern to winter grazing in alpine steppe of the Qilian Mountains

WU Zhe, PENG Zechen, HOU Fujiang*

State Key Laboratory of grassland agro ecosystem of Lanzhou University, Key Laboratory of grass and pasture innovation, Ministry of agriculture, Lanzhou University, College of grassland agricultural science and technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: The experiment was conducted in early August in the winter pastures of Sunan deer farm, Sunan Yugur Autonomous County, Gansu Province. Through observation of grazing behavior and the growth of vegetation, the main feeding path of *Cervus elaphus kansuensis* grazing is confirmed, and the grazing rate from high to low is formed from the import and export of the pasture. Three main paths were selected to set the sample plots at the entrance of 0m, 300m, 600m, 900m, 1200m, and 1500m, respectively. Each sample area is about 1hm². According to the calculation formula of stocking rate, the grazing rates were 6.90, 4.85, 3.45, 2.45, 1.45, and 1.00AUM/hm², respectively. Ten continuous quadrats with 0.25m² were set up for pattern analysis, and a 4m² quadrat was used for fractal analysis. Using the deviation coefficient and the t-test method, Ripley's K function and Monte Carlo stochastic simulation were used to analyze the pattern of the population of *Stipa purpurea* and *Achnatherum inebrians*, and the fractal statistics of box counting dimension and information dimension were used to analyze the population of the dominant plants including *S. purpurea* and *A. inebrians* in the grazing system. The pattern analysis showed that there were 5 changes in the population pattern of pasture plants. (1) A part of the plant population showed a cluster distribution pattern under all the herding rates. (2) Another part of the plant population showed a random distribution pattern under all herding rates. (3) The distribution pattern gradually shifted from

基金项目:中国科学院战略性先导科技专项(XDAXDA20100102), 国家自然科学基金项目(No.31672472), 长江学者与创新团队项目(IRT13019)

收稿日期:2018-02-06; **网络出版日期:**2019-00-00

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

random to cluster distribution as the stocking rate increased; (4) the distribution pattern gradually shifted from cluster distribution to random distribution as the stocking rate increased. (5) The population cluster distribution and the random distribution appeared alternately on the grazing gradient. The deviation coefficient of *S. purpurea* population was the lowest when grazing rate was $3.64\text{AUM} \cdot \text{hm}^{-2}$. The coefficient of variation of the population of *A. inebrians* was the highest when the grazing rate was $4.16\text{AUM} \cdot \text{hm}^{-2}$. In the scale of 0—1m, the results of Ripley's K function of *S. purpurea* population and *A. inebrians* population were in random distribution pattern in Monte Carlo stochastic simulation interval. The fractal analysis showed that with the increase of grazing rate, the box counting dimension interval of the population of *S. purpurea* and *A. inebrians* were [1.596, 1.962] and [1.831, 1.945], respectively. The information dimension interval of the population of *S. purpurea* and *A. inebrians* were [1.590, 1.899] and [1.633, 1.913], respectively. When the grazing rate was $4.34\text{AUM}/\text{hm}^2$, the difference between the population space of *S. purpurea* and the population of *A. inebrians* was the largest and the information dimension was relatively low. At the same time, the population distribution was relatively uniform while the change of the pattern was relatively slow. The economic and ecological benefits were balanced, which was the most suitable for the management of pasture.

Key Words: stocking rate; deviation coefficient; counting box dimension; information dimension

放牧不仅是对草原最重要的管理方式,也是影响草原群落结构的重要途径之一^[1-6]。放牧家畜是人类日常生活中肉、奶以及皮革的重要来源^[7-10]。家畜活动对于草地群落有3种主要影响方式:践踏、采食与排泄^[11-12]。放牧管理对于草原植物种群格局的研究始终是热点^[13-18]。在藏北高寒草原放牧试验表明中度放牧可提高物种多样性,重度放牧造成紫花针茅草地过渡到杂类草草地^[19];长期重度放牧还会致使草原物种植株矮化,引起草原群落退化^[20]。

种群分布格局是指种群在空间上的配置特点和分布状况^[21],是由种群生物学特性、种群间相互关系和种群与环境关系共同作用形成^[22-23]。植物种群空间格局的研究有助于了解植物-环境之间的互作规律^[24],揭示种群在群落中的地位与综合生存能力^[25]。种群格局计盒维数(Box-counting dimension)揭示了种群对生态空间的占据能力和利用程度^[26-27];而种群格局信息维数(Information dimension)则从独立于尺度的角度,揭示了格局强度的尺度变化以及个体分布的均匀状况^[28-29]。

紫花针茅,作为家畜采食的主要牧草,其种群特征反映牧场优质牧草的含量;而不能被家畜采食的醉马草种群格局直接说明草地退化程度的高低。目前,国内学者采用分形理论对高寒草原的种群空间格局少有研究且多采用部分要素试验方案分析。这些研究在野外实施时难以达成理想效果,而本研究采用全要素试验方法观测连续放牧率对高寒草地的调控,可以避免此问题。祁连山中段肃南鹿场冬季牧场为研究对象,因其地处高寒、环境恶劣,草原群落格局对放牧率的响应尤其敏感。通过研究不同放牧率下紫花针茅与醉马草的种群格局,分析变化缘由,提出适合牧场管理的方案。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省肃南裕固族自治县鹿场,地处祁连山北麓中段。地理坐标为 $38.8^{\circ}\text{N}, 99.6^{\circ}\text{E}$, 平均海拔 2850 m。年均温 3.6°C , 月均温最高为 15.9°C (7 月份)。年均降水量 253.0 mm, 月均降水最多为 60.6 mm (7 月份)。无霜期长达 127 d, 只有冷暖两季之分, 水热同步, 均集中于 5—9 月。牧草 4 月下旬返青, 7 月上旬进入生长旺盛期, 9 月中上旬开始枯黄。土壤类型为山地栗钙土。根据草原综合顺序分类法, 草原类型为寒温微干山地草原类。

表 1 冬季牧场土壤基本要素

Table 1 Basic elements of soil in winter pasture

要素 Essential factor	放牧率 Stocking rate					
	1.00	1.45	2.45	3.45	4.85	6.90
温度 Temperature	20.43	22.63	22.71	24.92	24.70	25.94
含水量 Water content	23.15%	22.21%	20.28%	18.60%	16.63%	14.57%
PH	8.10	8.10	8.10	8.13	8.13	7.98
容重 Bulk density	0.64	0.70	0.76	0.82	0.88	0.94

表 2 冬季牧场土壤基本要素与植物指标相关性分析

Table 2 Correlation Analysis between soil basic elements and plant indexes in winter pasture

		紫花针茅计盒维数	醉马草计盒维数	紫花针茅信息维数	醉马草信息维数
		Box-counting dimension of <i>S. purpurea</i>	Box-counting dimension of <i>A. inebrians</i>	Information dimension of <i>S. purpurea</i>	Information dimension of <i>A. inebrians</i>
放牧率 Stocking rate	Pearson 相关性	-0.828 *	-0.239	-0.863 *	-0.141
	显著性(双侧)	0.042	0.648	0.027	0.790
温度 Temperature	Pearson 相关性	-0.589	-0.367	-0.64	-0.149
	显著性(双侧)	0.218	0.474	0.171	0.778
含水量 Water content	Pearson 相关性	0.746	0.331	0.786	0.214
	显著性(双侧)	0.089	0.522	0.064	0.683
容重 Bulk density	Pearson 相关性	-0.698	-0.341	-0.740	-0.208
	显著性(双侧)	0.123	0.508	0.092	0.693
PH	Pearson 相关性	0.930 **	-0.543	0.898 *	-0.576
	显著性(双侧)	0.007	0.265	0.015	0.232

* 在 0.05 水平双侧上显著相关; ** 在 0.01 水平双侧上极显著相关

1.2 样地设置

肃南鹿场冬季牧场地形开阔平坦,整体坡度 $<3^\circ$,面积约 160 hm^2 ,每年 11 月下旬至翌年 4 月放牧马鹿。草原主要物种是紫花针茅、扁穗冰草、赖草等,退化地段主要有醉马草和银灰旋花等^[30]。

通过放牧行为观测,确认马鹿放牧的主要采食路径^[31],结合植物生长状况,以牧场进出口为起点,向外呈放射状地形成放牧率由高到低的牧压梯度。选择 3 条主要路径,分别在距牧场出入口 0、300、600、900、1200、1500 m 处设置样地,每块样地面积约为 1 hm^2 ,标明边界。

试验选择远距离跟踪观测马鹿。根据试验需求,选择标记 15 匹成年马鹿进行为期 15 天跟踪观测。每天从放牧到归牧,每 2 个小时进行 15 分钟的间隔观测,记录马鹿的放牧行为及所处位置。将已观测的马鹿放牧行为换算为连续放牧草地的放牧率。公式如下^[32-34],

$$SR_i = SR_m \times \frac{\sum Hd_i}{\mu_{i=1,n} \sum Hd_i}$$

式中, SR_i 为样地 i 的放牧率; SR_m 为牧场的平均放牧率,为单位时间内牧场中家畜单位与牧场面积的比值; $\sum Hd_i$ 为样地 i 家畜出现频次的总和; $\mu_{i=1,n} \sum Hd_i$ 为所有样地家畜出现频次总和的均值; n 为样地总数。测定各年龄段马鹿的活体重,换算为家畜单位。本试验,一个家畜单位为一头成年甘肃马鹿母鹿(活体重 200 kg 左右),带一只哺乳期的小鹿。从牧场出入口向远处的 6 个样地对应的放牧率分别为: 6.90、4.85、3.45、2.45、1.45 AUM/hm^2 和 1.00 AUM/hm^2 。

1.3 植物测定与数据分析

于 2000 年 7 月底至 8 月初,进行种群的偏离系数分布格局调查。在各个样地中随机选取 10 个 0.25 m^2 的样方,测量每种植物的个体数和生物量;并在 8 月上旬每个样地设置 1 个 2 m \times 2 m 样方,进行种群格局的分

形分析。

各植物物种根据偏离系数 (Deviation coefficient) 对试验结果进行统计检验。偏离系数以 Poisson 分布的预期假设为基础,不受数据的测量尺度差异或者数据量纲不同的影响。

$$C_x = \frac{n \sum X^2 - (\sum X)^2}{(n-1) \sum X}$$

式中, X 为样方中每种植物的个体数, n 为各样地中样方总数。 $C_x = 1$ 时, 种群为随机分布; $C_x < 1$, 种群为均匀分布; $C_x > 1$, 种群为集群分布。采用 t 检验时, 首先判别种群是否偏离 Poisson 分布。如果差异不显著, 则为随机分布。如果差异显著, 则根据 t 值的正负分别作上尾或下尾单侧检验。 $t > 0$, 则作上尾单侧检验; $t < 0$, 则作下尾单侧检验。如果上侧检验显著, 则 $C_x > 1$, 种群为集群分布; 如果下尾检验显著, 则 $C_x < 1$, 种群为均匀分布^[35]。

采用 Ripley's K 函数以及蒙特卡罗 (Monte-Carlo) 随机模拟方法^[36], 定量分析植物种群点格局变化,

$$K(h) = \frac{1}{\lambda^2 R} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1, j \neq i}^N I_h(d_{ij})$$

$$I_h(d_{ij}) = \begin{cases} 1 & (d_{ij} \leq d) \\ 0 & (d_{ij} > d) \end{cases}$$

$$L(h) = \sqrt{\frac{K(h)}{\pi}} - h$$

式中, h 是空间尺度; $K(h)$ 是 h 为半径的圆内小格子的数目; λ 是种群密度; R 为样方的面积; N 是样方中有冷蒿出现的小格子的总数目; d_{ij} 表示第 i 个小格子和第 j 个小格子之间的距离; $I_h(d_{ij})$ 是指示函数。

计盒维数反映种群占据空间的能力^[37-38]。测定计盒维数, 采用不同的划分尺度 (ε , 格子边长) 对样方逐次删格化, 统计对应于尺度 ε 的非空格子数 N 。计盒维数 (D_b) 是 $\varepsilon \rightarrow 0$ 时非空格子数 (N) 与划分尺度 (ε) 负的对数比, 可以简便地将 N 与 ε 在双对数坐标下进行直线 (或分段直线) 拟合, 以拟合直线斜率的绝对值为计盒维数的估计值, 表征种群占据空间的尺度。

$$D_b = - \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \left(\frac{\ln N}{\ln \varepsilon} \right) \approx \frac{\ln N_1 - \ln N_2}{\ln \varepsilon_1 - \ln \varepsilon_2}$$

信息维数揭示不同尺度上种群个体分布的均匀程度, 拐点显示这种变化规律发生显著转换的尺度^[39-40]。信息维数在对种群实施网格覆盖过程中, 考虑到每个格子中的个体数目, 通过信息量公式给出每一尺度对应的信息量幂律关系。

$$D_i = - \lim_{\varepsilon \rightarrow 0} \left(\frac{\sum (P_i \ln P_i)}{\ln \varepsilon} \right)$$

式中, N 是样方个体总数目, N_i 是非空格子 i 的个体数目, P_i 为格子 i 的概率, ε 为研究尺度, D_b 为信息维数, D_i 为信息维数。

1.4 数据统计分析

试验数据用 Excel 2007 进行初步整理、作图, 用 SPSS 20.0 进行统计分析。

2 结果分析

2.1 冬季牧场物种分布格局

冬季牧场植物种群格局在放牧梯度上的变化有 5 种情况 (表 3): ①种群在各放牧率下呈单一集群分布格局, 如黑褐穗苔草与碱韭; ②种群在各放牧率下呈单一随机分布格局, 如乳白黄耆、星毛委陵菜等; ③随着放牧率增加, 分布格局逐渐由随机分布过渡到集群分布, 如紫花针茅、冷蒿等; ④种群分布格局随放牧增强由集群

分布过渡到随机分布,如扁穗冰草、刺芒龙胆等;⑤放牧梯度上种群集群分布与随机分布交替出现,如阿尔泰狗娃花与赖草。黑褐穗苔草与碱韭的耐践踏、耐放牧而竞争能力低,形成单一集群分布格局。乳白黄耆与虬果芥的零星分布,星毛委陵菜的匍匐分枝,波伐早熟禾的分蘖明显,醉马草的不可食,使它们的种群格局依旧保持随机分布。紫花针茅、紫花棘豆与冷蒿的优良适口性以及银灰旋花的不耐践踏造成他们种群由随机分布过渡到集群分布。刺芒龙胆与灰绿藜的不耐牧性、扁穗冰草的过度被采食,使得三者的种群格局由集群分布转变为随机分布。

表 3 各放牧率下各种群格局的变化

Table 3 Changes of population patterns under different stocking rate treatments

物种 Species	放牧率 Stocking rate / (AUM/hm ²)					
	1.00	1.45	2.45	3.45	4.85	6.90
乳白黄耆 <i>Astragalus galactites</i>	R	R	R	R	R	R
星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	R	R	R	R	R	R
虬果芥 <i>Torularia humilis</i>	R	R	R	R	R	R
波伐早熟禾 <i>Poa poophagorum</i>	R	R	R	R	R	R
醉马草 <i>Achnatherum inebrians</i>	R	R	R	R	R	R
紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	R	R	R	R	R	C**
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	R	R	R	C**	C**	C**
紫花棘豆 <i>Oxytropis subfalcata</i>	R	R	C*	C*	C**	C**
银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	R	C**	C**	C**	C**	C**
黑褐穗苔草 <i>Carex atrofusca</i>	C*	C*	C**	C*	C**	C**
碱韭 <i>Allium polyrhizum</i>	-	-	-	C**	C**	C**
扁穗冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	C*	C*	C**	C**	C**	R
刺芒龙胆 <i>Gentiana aristata</i>	C**	C*	R	R	-	-
灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i>	C*	R	R	R	-	-
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	C*	R	C**	R	R	R
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	C*	C**	R	C**	R	C**

C 集群分布;R 随机分布; * 表示各种群偏离系数 t 检验值差异极显著 ($P < 0.05$); ** 表示各种群偏离系数 t 检验值差异极显著 ($P < 0.01$)

种群的偏离系数作为种群集群程度的统计指标,其大小反映各物种集群程度的高低。在放牧梯度上,其变化主要有 4 种情况(图 1):①随放牧增强而上升,如紫花棘豆与冷蒿呈线性升高,而黑褐穗苔草呈指数增大;②随放牧增大而减少,如刺芒龙胆与灰绿藜呈对数下降;③在放牧梯度上呈凸抛物线变化,存在极大值,如虬果芥、乳白黄耆、波伐早熟禾、扁穗冰草、银灰旋花以及醉马草;④在放牧梯度上呈凹抛物线变化,存在极小值,如紫花针茅。冷蒿作为多年生草本牧草,具备很强的生根萌蘖再生能力。随着放牧率的增大,扁穗冰草的营养枝数量增加,冷蒿的生殖枝数量下降,匍匐生长,枝条出现不定根并刺激更新芽的生根与萌蘖,生殖方式由有性生殖过渡到无性生殖,斑块分布越发明显,种群格局由随机分布过渡到集群分布^[41]。同时,被采食的冷蒿会释放挥发性有机化合物极显著地抑制扁穗冰草幼根的伸长与须根的发育,造成扁穗冰草的凯氏带发育不完全^[42],成为扁穗冰草种群格局由集群分布过渡到随机分布的原因之一。

冬季牧场禾本科植物主要有:紫花针茅、醉马草、波伐早熟禾、扁穗冰草、赖草。其中,醉马草、波伐早熟禾均与紫花针茅的种群偏离系数呈显著负相关关系,紫花针茅与醉马草、波伐早熟禾存在明显的种间竞争。紫花针茅、醉马草、波伐早熟禾、扁穗冰草、赖草的种群偏离系数区间分别为[0.11, 3.18]、[0.25, 2.50]、[0.39, 1.90]、[2.00, 12.39]、[0.44, 10.54],种群偏离系数极差分别为 3.07, 2.25, 1.51, 10.39, 10.10。醉马草、波伐早熟禾的种群偏离系数波动极低,种群格局依旧。紫花针茅的种群偏离系数极差 3.07,波动略高,在放牧率 6.90 AUM/hm²下,出现最大值 3.18,亦发生种群格局由随机分布改变为集群分布。扁穗冰草在天然草地中采用集群分布,在放牧干扰下,重度放牧使得种群格局转变为随机分布。赖草为冬季牧场偶见种,其种群格局无明显变化规律。黑褐穗苔草作为主要伴生牧草,其种群偏离系数受放牧率影响显著。

冬季牧场主要有紫花棘豆与乳白黄耆两种豆科植物。乳白黄耆的种群偏离系数区间为[0.75, 2.00], 极差 1.25; 紫花棘豆的种群偏离系数区间为[0.33, 15.69], 极差 15.36。乳白黄耆的种群偏离系数波动小, 格局保持随机分布。紫花棘豆的种群偏离系数波动大, 与放牧率正相关, 出现随机分布向集群分布转变。

冬季牧场也出现 3 种反映放牧率高低的指示植物。刺芒龙胆和灰绿藜出现在放牧率 ≤ 3.45 AUM/hm² 的样地(表 3)。随放牧率增大, 种群偏离系数都迅速下降, 集群程度急速降低, 种群格局由集群分布过渡到随机分布。而碱韭在 ≥ 3.45 AUM/hm² 的样地中出现, 碱韭的偏离系数随放牧率增大平缓上升, 集群度变化相对较少(图 1)。

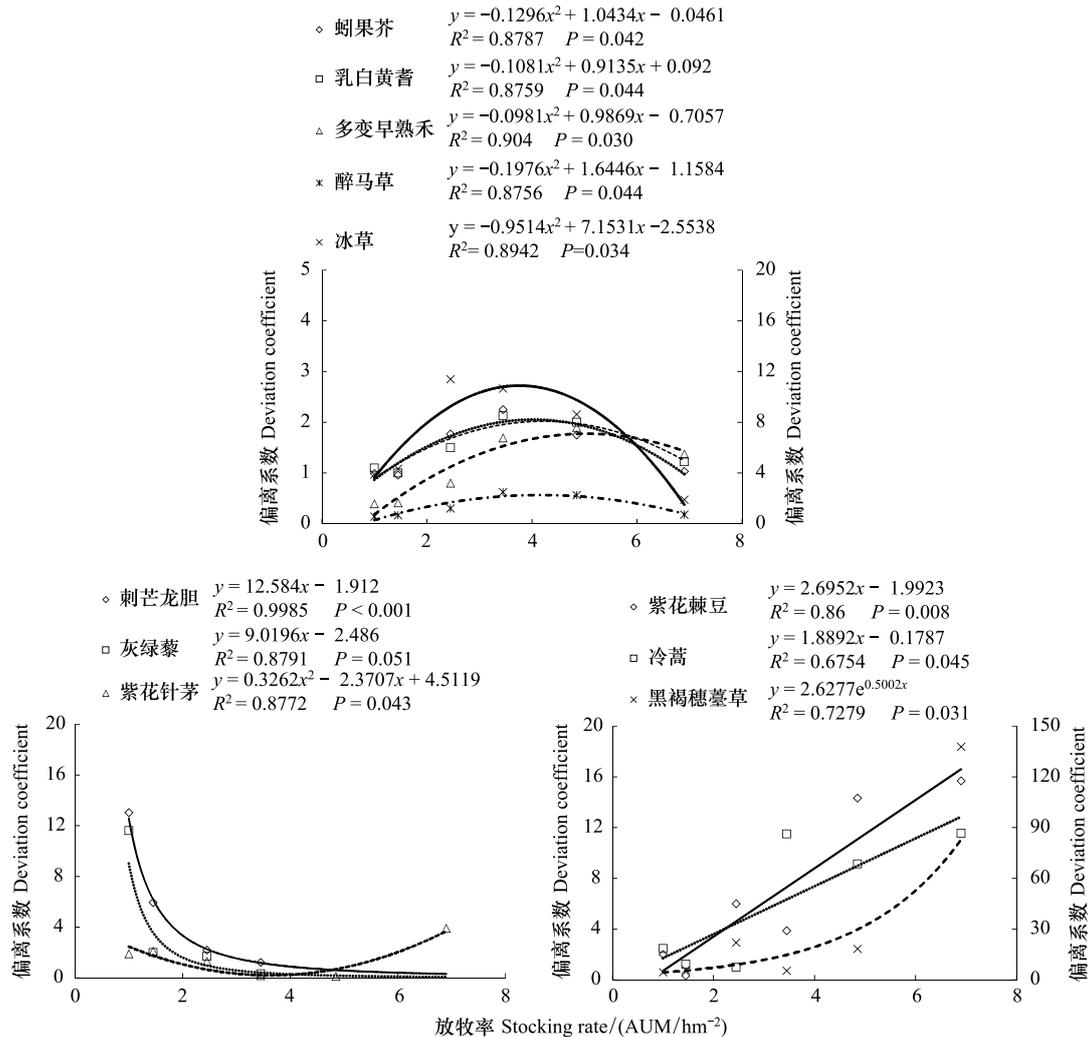


图 1 各放牧率下每种植物的种群偏离系数变化

Fig.1 Changes of population deviation coefficient with individual plant under different stocking rates

扁穗冰草、黑褐穗藜草为次纵坐标轴

采用 Ripley's K 函数, 对紫花针茅种群与醉马草种群进行点格局分析。在 0—1 m 的研究尺度内, 紫花针茅种群与醉马草种群的 Ripley's K 函数结果均在蒙特卡罗随机模拟区间内, 呈随机分布格局。紫花针茅种群在放牧率 6.90 AUM/hm² 时, 尺度 0.04 m 上出现 $L(d) > 0$ (图 1)。醉马草种群在放牧率 4.85 AUM/hm² 时尺度区间 [0.02, 0.12] 和在放牧率 6.90 AUM/hm² 时尺度区间 [0.02, 0.08], 出现 $L(d) > 0$ (图 2)。偏离系数及 t 检验方法与 Ripley's K 函数及蒙特卡罗随机模拟试验, 均可定量分析种群分布格局。偏离系数及 t 检验方法直接反映种群的定量格局, 并可进行不同放牧率的统计分析。Ripley's K 函数及蒙特卡罗随机模拟试验采用点格局分析方法, 研究种群在不同尺度内的变化。两者相比, Ripley's K 函数及蒙特卡罗随机模拟试验可具体分

析种群变化尺度, 偏离系数及 t 检验方法便于放牧率尺度的研究。

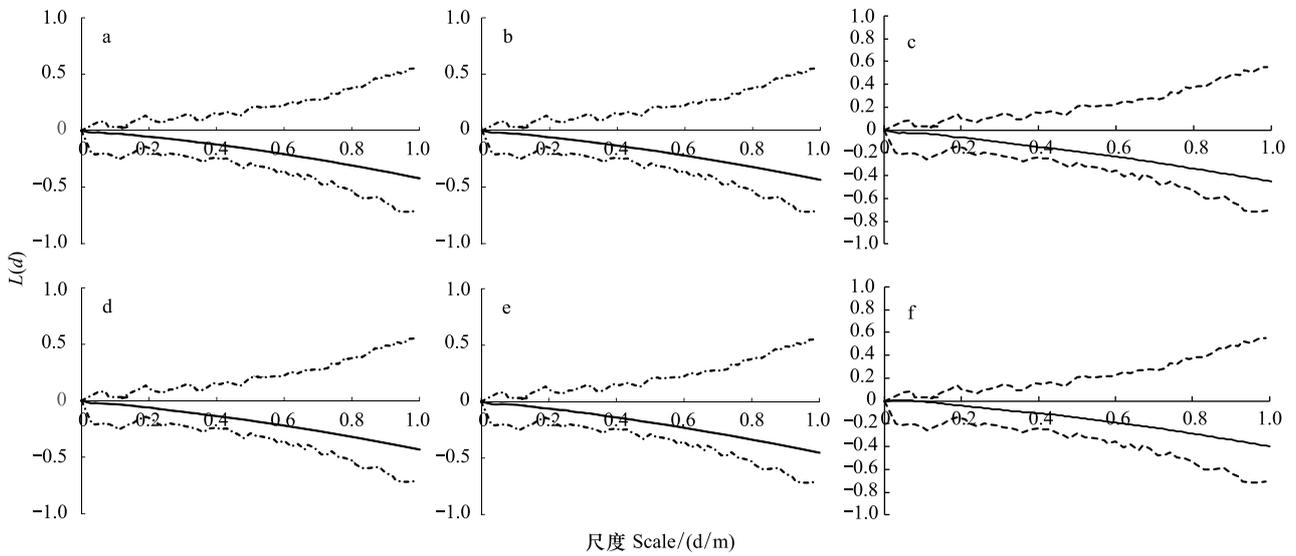


图 2 在 0—1m 尺度上, 紫花针茅的 $L(d)$ 随尺度 d 的变化

Fig.2 Changes of $L(d)$ about *S. purpurea* with study scales under 0—1m

实水平线是完全空间随机条件下 $L(d)-d$ 的 0 参考值, 虚线是 99 次 Monte-Carlo 模拟估计得到的 $L(d)-d$ 的 2.5% 和 97.5% 分位数; a、b、c、d、e、f 分别为放牧率: 6.90、4.85、3.45、2.45、1.45 和 1.00 AUM/hm²

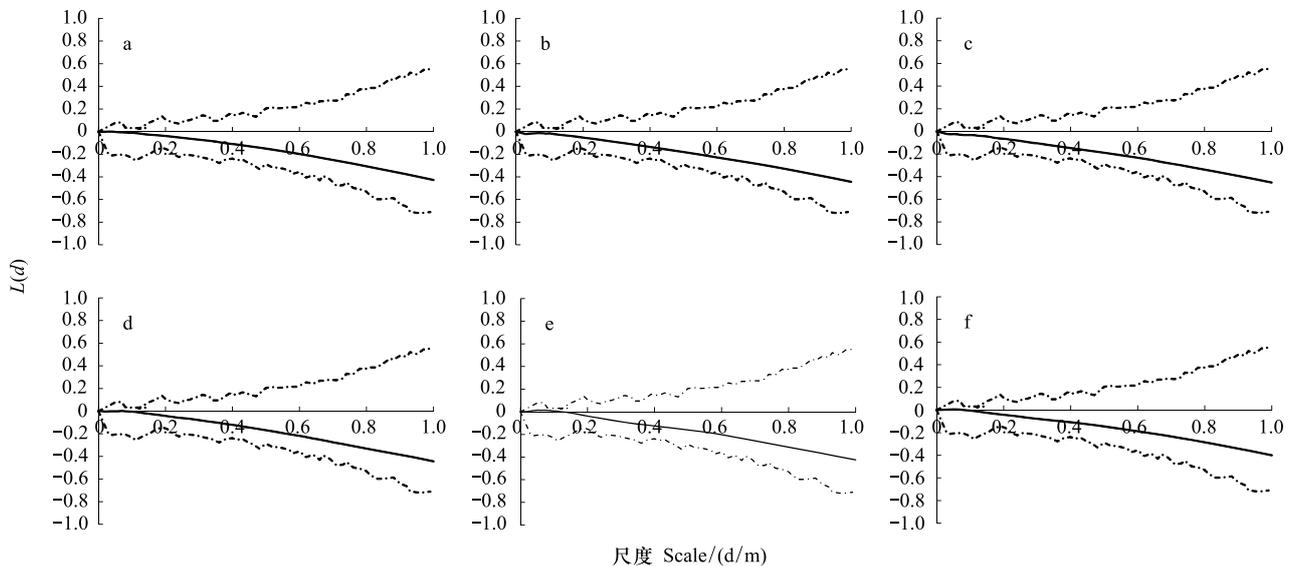


图 3 在 0—1m 尺度上, 醉马草的 $L(d)$ 随尺度 d 的变化

Fig.3 Changes of $L(d)$ about *A. inebrians* with study scales under 0—1m

实水平线是完全空间随机条件下 $L(d)-d$ 的 0 参考值, 虚线是 99 次 Monte-Carlo 模拟估计得到的 $L(d)-d$ 的 2.5% 和 97.5% 分位数; a、b、c、d、e、f 分别为放牧率: 6.90、4.85、3.45、2.45、1.45 和 1.00 AUM/hm²

2.2 优势物种种群分形特征

2.2.1 计盒维数

种群格局的变化, 归因于物种生存能力的改变。计盒维数是反映物种生存能力的指数之一, 主要说明种群的占据空间能力。在各放牧率下, 紫花针茅与醉马草的种群计盒维数回归拟合 $R^2 \geq 0.968, P < 0.01$, 在群落尺度内存在自相似性(表 4)。

紫花针茅的种群计盒维数区间为[1.596, 1.921], 极差 0.325; 醉马草的种群计盒维数区间为[1.831, 1.945], 极差 0.114。紫花针茅与醉马草的计盒维数都接近 2, 表明均占据极大的生态空间, 与其在群落中的主导作用相一致。种群的计盒维数极差, 反映对外界因素干扰种群抵抗力的强弱。紫花针茅种群的计盒维数极差更大, 反映受放牧影响紫花针茅空间占据力发生更明显改变。

紫花针茅种群的计盒维数与放牧率可曲线拟合($y = -0.0197x^2 + 0.1018x + 1.839$, $R^2 = 0.9831$, $P < 0.01$), 而醉马草种群的计盒维数则随放牧率变化没有明显规律。在放牧率 1.967 AUM/hm² 时, 紫花针茅种群计盒维数达到最大, 占据空间最大。紫花针茅与醉马草的计盒维数存在显著负相关($R^2 = 0.835$, $P < 0.05$), 同种群偏离系数的负相关结果相同。表明, 紫花针茅与醉马草的生存竞争激烈。放牧与醉马草种间竞争成为紫花针茅种群格局改变的主要因素; 醉马草种群格局的直接因素为紫花针茅, 间接因素为放牧。结果表明, 紫花针茅的种间竞争能力强于醉马草, 而醉马草对放牧环境的适应能力优于紫花针茅。

紫花针茅与醉马草两者的拐点变化随放牧率的增大发生相反改变(表 4), 即紫花针茅为“峰”值, 则醉马草为“谷”值, 反之亦然, 呈负相关关系。拐点尺度反映出种群聚块尺度, 在放牧相对较重的 6.90 AUM/hm² 和 4.85 AUM/hm² 样地, 紫花针茅冠幅小于聚块尺度, 表明聚块由小个体组成, 因个体生长不良所致; 放牧相对较轻的 1.00 AUM/hm² 和 1.45 AUM/hm² 样地则相反, 冠幅大于聚块尺度, 聚块由生长良好的大个体组成。结果表明, 马鹿重牧可以为醉马草提供相适应的微气候环境, 压制紫花针茅种群的生长。

表 4 各放牧率下植物种群空间分布格局的计盒维数

Table 4 Box-counting dimension of spatial distribution patterns of plant populations under different stocking rates

放牧率 Stocking rate	紫花针茅 <i>S. purpurea</i>			醉马草 <i>A. inebrians</i>		
	D	R ²	IP	D	R ²	IP
1.00	1.921 **	1.000	0.174	1.905 **	0.998	0.172
1.45	1.962 **	1.000	0.139	1.945 **	0.998	0.174
2.45	1.945 **	0.982	0.198	1.931 **	0.998	0.164
3.45	1.947 **	0.998	0.160	1.832 **	0.994	0.236
4.85	1.894 **	0.996	0.177	1.831 **	0.994	0.196
6.90	1.596 *	0.968	0.199	1.928 **	0.998	0.161

D 表示计盒维数; R² 表示计盒维数的相关系数; IP 表示计盒维数的拐点尺度; * 表示计盒维数差异极显著 ($P < 0.05$); ** 表示计盒维数差异极显著 ($P < 0.01$)

2.2.2 信息维数分析牧场优势草种的个体均匀度

种群格局的变化, 主要表现在种群分布的均匀度改变。信息维数揭示不同尺度上种群个体分布的均匀程度, 拐点显示这种变化规律发生显著转换的尺度。它是计盒维数的推广, 其不但考虑所取格子是“空”还是“非空”, 而且考虑了不同的非空格子所提供的信息量大小, 从而反映种群空间分布的非均匀性程度。高的信息维数(接近 2)表明种群格局强度尺度变化强烈, 个体分布不均匀, 随着观测尺度的改变, 种群格局分布类型会出现明显的变化。信息维数较低, 可能是因为个体随机分布或均匀分布^[38]。

紫花针茅与醉马草的种群直线拟合的相关系数均 ≥ 0.968 (表 5), $P < 0.01$, 存在极显著的幂律关系, 说明两个种群个体分布格局具有高度地自相似性。紫花针茅种群的信息位数区间为[1.590, 1.899], 极差 0.309; 醉马草种群的信息位数区间为[1.633, 1.913], 极差 0.280。紫花针茅种群与醉马草种群的信息位数均接近 2, 表明放牧造成两个种群均匀度变化强烈, 种群格局具有较高的空间不均匀性; 而紫花针茅的信息位数极差高于醉马草, 说明受放牧影响紫花针茅的均匀度变化更加强烈。

紫花针茅种群的信息维数随放牧率增加呈下凹趋势, 表明放牧率越大, 个体分布均匀性随尺度的变化越发明显, 变化趋势可用二次曲线 $y = -0.015x^2 + 0.074x + 1.814$ ($R^2 = 0.994$, $P < 0.01$) 拟合。信息维数与计盒维数线性回归 $y = 1.223x - 0.343$ ($R^2 = 0.955$, $P < 0.01$), 表明伴随紫花针茅分布越均匀, 占据空间越小。

醉马草种群的信息维数随放牧率的变化没有较一致的规律, 但与计盒维数极显著正相关 ($y = 0.421x +$

1.129, $R^2 = 0.824$, $P < 0.01$)。除放牧率 6.90 AUM/hm²外,其他样地紫花针茅的信息维数均不小于醉马草,说明放牧对紫花针茅个体分布均匀性影响较大。

表 5 各放牧率下植物种群空间分布格局的信息维数

Table 5 Information dimension of spatial distribution patterns of plant populations under different stocking rates

放牧率 Stocking rate	紫花针茅 <i>S. purpurea</i>			醉马草 <i>A. inebrians</i>		
	D	R^2	IP	D	R^2	IP
1.00	1.871 **	0.998	0.148	1.797 **	0.996	0.153
1.45	1.898 **	1.000	0.153	1.913 **	0.994	0.170
2.45	1.899 **	0.998	0.143	1.897 **	0.998	0.161
3.45	1.876 **	0.998	0.134	1.764 **	0.998	0.176
4.85	1.825 **	0.996	0.163	1.633 **	0.994	0.156
6.90	1.590 **	0.968	0.204	1.906 **	0.980	0.170

D 表示信息维数; R^2 表示信息维数的相关系数; IP 表示信息维数的拐点尺度; * * 表示信息维数差异极显著 ($P < 0.01$)

3 讨论

本次研究结果表明,随甘肃马鹿放牧率的增大,种群的空间占据能力变化,种群均匀度改变,冬季牧场植物种群格局改变^[19]。种群格局在大尺度研究时,气候、土壤、地形等环境因子为主导因子,而局部尺度研究时,放牧成为影响草地群落特征最主要的因子(表 1)。

采食与践踏是牧场种群变化的主要因子^[43]。通过偏离系数及 t 检验显著性分析,了解冬季牧场各种群的分布格局变化。紫花针茅、波伐早熟禾、扁穗冰草通过分蘖与补偿生长提高耐牧性;醉马草因含有生物碱-麦角酰胺和麦角新碱有毒;冷蒿具备生根萌蘖再生能力^[41]。伴随放牧率升高,家畜采食严重,冷蒿释放 5 类挥发性有机化合物造成扁穗冰草的凯氏带发育不完全^[42]。

紫花针茅种群随放牧率升高,偏离系数呈凹抛物线趋势,计盒维数偏低,信息维数均呈凸抛物线趋势。在重度放牧与轻度放牧下,紫花针茅集群度均高,在 6.90AUM/hm²呈现集群分布;计盒维数却偏低,占据空间相对较小;信息维数偏小,个体分布越随机。在轻度放牧时,各植物种群受放牧影响较小,种间竞争相对激烈,紫花针占据空间相对中度放牧较小,个体分布更为均匀,而整体分布集群度偏高。在重度放牧下,紫花针茅生长不良,占据空间很小,整体呈小型“草斑”,偏离系数偏高,局部个体分布偏均匀,信息维数偏低。段敏杰等人在藏北紫花针茅草地放牧发现^[19],紫花针茅综合优势比在中度放牧最高。中度放牧抑制群落中优势种而促进其他物种生长^[44-45]。本次实验也显示中度放牧下紫花针茅计盒维数最大,空间占据能力最强,生长更为优势。

醉马草,因生物碱有毒^[46],无法被家畜采食。醉马草生长受放牧调控,有明显趋势,但其显著相关性低于紫花针茅的种间竞争。随放牧率增大,醉马草种群偏离系数、计盒维数、信息维数均呈凸抛物线。在轻度放牧下,醉马草种群在生态系统中占据生长优势,但相对紫花针茅生长优势不足;中度重牧下,来自紫花针茅的种间竞争压力降低,醉马草种群生长良好,在严重重牧下,土壤板结(表 1),醉马草生长困难,计盒维数与偏离系数都降低。刘秀梅实验表明伴随放牧强度的增大,土壤含水量逐渐降低,土壤容重逐渐增大,醉马草显著减小^[47]。

综合以上分析,在放牧率 < 3.45 AUM/hm² 时,计盒维数方面,紫花针茅与醉马草均出现极大值,空间占据能力较高;信息维数方面,紫花针茅极高,均匀度极低,偏离系数偏大,集群度偏高,容易形成草斑,导致草场利用不全,牧草资源未合理利用,收益降低。放牧率位于 3.45—4.85 AUM/hm² 时,醉马草计盒维数最小,空间占据最低,信息维数相对较低,种群分布相对均匀,格局变化相对缓慢,适合最大限度利用牧场。在放牧率 > 4.85 AUM/hm² 时,紫花针茅种群的计盒维数明显下滑,占据空间明显减少,信息维数急降,偏离系数升高,植株矮化,零散分布。因此,预测牧场适宜放牧率 4.34 AUM/hm² 最佳。

4 结论

伴随放牧率增大,家畜喜食牧草的种群格局发生急剧变化,可食牧草的集群程度会随之降低。重度放牧导致毒害草的增生,不可食的草本植物(醉马草)将会成为退化牧场新的优势种。采用全要素试验方法,观测连续放牧率对高寒草地的调控,可基于当地气候、土壤等环境因素,提供更为切实提供实试验成果。本研究结果表明在放牧率 4.34 AUM/hm²时,可实现牧草资源的充分利用与生态保护的平衡。目前,本研究对于伴生禾本科牧草的群落演替机理尚不明确及其在生态系统的重要程度尚不确定,有待进一步探究、完善牧场植物群落演替机制。

参考文献(References):

- [1] 胡俊奇, 陈先江, 侯扶江. 高寒草原群落特征对甘肃马鹿冬季放牧的响应. 草业科学, 2016, 33(6): 1028-1034.
- [2] 苟燕妮. 放牧绵羊对陇东草原土壤细菌和真菌群落结构及多样性的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2015.
- [3] Schönbach P, Wan H W, Gierus M, Bai Y F, Müller K, Lin L J, Susenbeth A, Taube F. Grassland responses to grazing: effects of grazing intensity and management system in an Inner Mongolian steppe ecosystem. Plant and Soil, 2011, 340(1/2): 103-115.
- [4] Smith R S, Buckingham H, Bullard M J, Shiel R S, Younger A. The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in northern England. 1. Effects of grazing, cutting date and fertilizer on the vegetation of a traditionally managed sward. Grass and Forage Science, 1996, 51(3): 278-291.
- [5] O'Connor T G, Kuyler P, Kirkman K P, Corcoran B. Which grazing management practices are most appropriate for maintaining biodiversity in South African grassland. African Journal of Range and Forage Science, 2010, 27(2): 67-76.
- [6] 李国梁. 放牧对内蒙古典型草原布氏田鼠种群的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2015.
- [7] 何永涛, 王会东, 王晓铭. 规避畜牧业风险实现农民增收的战略思考. 现代畜牧兽医, 2009, (7): 16-19.
- [8] Chenyambuga S W, Waiswa C, Saimo M, Ngumi P, Gwakisa P S. Knowledge and perceptions of traditional livestock keepers on tick-borne diseases and sero-prevalence of *Theileria parva* around Lake Victoria basin. Livestock Research for Rural Development, 2010, 22(7): 135.
- [9] Mganga K Z, Musimba N K R, Nyariki D M, Nyangito M M, Mwangombe A W, Ekaya W N, Clavel D, Francis J, von Kaufmann R, Verhagen J, Muiuru W M. Dry matter yields and hydrological properties of three perennial grasses of a semi-arid environment in east Africa. African Journal of Plant Science, 2010, 4(4): 135-141.
- [10] 郑永灵, 胡海玲. 浅谈新平县动物卫生监督的重要性. 中国畜牧兽医文摘, 2018, 34(3): 62-62.
- [11] 侯扶江, 常生华, 于应文, 林慧龙. 放牧家畜的践踏作用研究评述. 生态学报, 2004, 24(4): 784-789.
- [12] 林慧龙, 任继周. 环县典型草原放牧家畜践踏的模拟研究. 草地学报, 2008, 16(1): 97-99.
- [13] 赵登亮, 刘钟龄, 杨桂霞, 辛小平, 梁存柱, 王炜, 王立新. 放牧对克氏针茅草原植物群落与种群格局的影响. 草业学报, 2010, 19(3): 6-13.
- [14] 孙世贤, 卫智军, 吴新宏, 姜超, 郭利彪. 不同放牧强度季节调控下荒漠草原主要植物种群点格局及空间关联性. 生态学报, 2016, 36(23): 7570-7579.
- [15] 古琛, 陈万杰, 杜宇凡, 王亚婷, 赵天启, 赵萌莉. 载畜率对内蒙古荒漠草原原蒿种群资源分配格局的影响. 生态学报, 2017, 37(7): 2237-2243.
- [16] 希吉日塔娜, 吕世杰, 卫智军, 刘红梅, 孙士贤, 吴艳玲. 不同放牧制度下短花针茅草原主要植物种群的空间变异. 中国草地学报, 2013, 35(2): 76-82.
- [17] Pereira L E T, Paiva A J, Geremia E V, da Silva S C. Grazing management and tussock distribution in elephant grass. Grass and Forage Science, 2015, 70(3): 406-417.
- [18] 秦洁, 韩国栋, 王忠武, 乔江, 武倩. 内蒙古不同草地类型隐子草种群对放牧强度的响应. 生态环境学报, 2016, 25(1): 36-42.
- [19] 段敏杰, 高清竹, 万运帆, 李玉娥, 郭亚奇, 旦久罗布, 洛桑加措. 放牧对藏北紫花针茅高寒草原植物群落特征的影响. 生态学报, 2010, 30(14): 3892-3900.
- [20] 王鑫厅, 侯亚丽, 刘芳, 常英, 王炜, 梁存柱, 苗百岭. 羊草+大针茅草原退化群落优势种群空间点格局分析. 植物生态学报, 2011, 35(12): 1281-1289.
- [21] 周建云, 李荣, 张文辉, 何景峰. 不同间伐强度下辽东栎种群结构特征与空间分布格局. 林业科学, 2012, 48(4): 149-155.
- [22] 景鑫. 云杉林林隙边缘木特征及林隙形成木和主要种群空间格局分析[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016.
- [23] 任珩. 高寒退化草地西北针茅种群空间分布格局及关联性研究[D]. 兰州: 西北师范大学, 2012.

- [24] 于传宗, 慕宗杰, 特日格勒. 植物种群空间分布格局的研究方法. 畜牧与饲料科学, 2008, 29(5): 40-42.
- [25] 张建亮, 李先琨, 吕仕洪, 叶铎, 钟军弟, 焦继飞, 尤业明. 广西木论自然保护区铁榄群落主要乔木种群格局的分形特征. 植物科学学报, 2009, 27(6): 622-628.
- [26] 陈操, 金爱武, 朱强根. 毛竹无性系种群空间分布格局及其分形特征. 竹子研究汇刊, 2016, 35(1): 51-57.
- [27] 李鹏远, 程积民, 万惠娥, 彭少邦, 景艳. 云雾山自然保护区优势植物种群分布格局的分形特征. 生态学报, 2008, 28(10): 5161-5165.
- [28] 韩庆杰, 孙学刚, 刘秀生, 杨龙, 刘晓娟, 张星利, 王德君. 莲花山主要森林群落空间格局的分形特征. 生态学杂志, 2008, 27(2): 185-191.
- [29] 张忠华, 胡刚, 倪健. 茂兰喀斯特常绿落叶阔叶混交林树种的空间分布格局及其分形特征. 生态学报, 2015, 35(24): 8221-8230.
- [30] 侯扶江, 南志标, 肖金玉, 常生华. 重牧退化草地的植被、土壤及其耦合特征. 应用生态学报, 2002, 13(8): 915-922.
- [31] 侯扶江, 李广, 杨逢刚. 甘肃马鹿夏冬季在祁连山高山草地的放牧行为. 生态学报, 2003, 23(9): 1807-1815.
- [32] 马周文, 王迎新, 王宏, 阿不满, 张贞明, 侯扶江. 放牧生态系统枯落物及其作用. 草业学报, 2017, 26(7): 201-212.
- [33] Yuan H, Hou F J. Grazing intensity and soil depth effects on soil properties in alpine meadow pastures of Qilian Mountain in northwest China. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science*, 2015, 65(3): 222-232.
- [34] Zhanq Y, Chen X J, Cheng Y X, Chang S H, Hou F J. Effects of stocking rates on functional group diversity and forage quality in rangeland of Qilian Mountain, China. *Journal of Environmental Biology*, 2015, 36(4): 713-719.
- [35] 李学斌, 陈林, 李国旗, 安慧. 干旱半干旱地区围栏封育对甘草群落特征及其分布格局的影响. 生态学报, 2013, 33(13): 3995-4001.
- [36] 刘振国, 李镇清. 不同放牧强度下冷蒿种群小尺度空间格局. 生态学报, 2004, 24(2): 227-234.
- [37] 付贵全, 徐先英, 徐梦莎, 孟源源, 赵鹏, 刘江. 民勤绿洲边缘 2 种生境红砂种群分形特征及影响因素. 生态学报, 2016, 36(18): 5768-5776.
- [38] 田慧霞, 闫明. 山西七里峪油松种群空间格局的分形特征. 生态学杂志, 2015, 34(2): 326-332.
- [39] 王志强, 徐欢欢, 徐伟义, 林剑, 刘贤赵, 李振国, 朱佳文. 扎龙湿地丹顶鹤种群空间分布动态的点模式分析. 林业科学, 2017, 53(10): 168-174.
- [40] 田慧霞, 李钧敏, 毕润成, 闫明, 乔秀红. 山西太岳山白桦种群结构和空间分布格局. 生态学杂志, 2017, 36(1): 1-10.
- [41] 薛艳林, 殷国梅, 张英俊, 刘永志, 田彦军, 孙启忠. 冷蒿形态对放牧强度的响应策略. 中国草地学报, 2014, 36(6): 18-22.
- [42] 左照江, 张汝民, 王勇, 温国胜, 侯平, 高岩. 损伤冷蒿挥发性有机化合物(VOCs)成分分析及其对牧草根系生长发育的影响. 生态学报, 2010, 30(19): 5131-5139.
- [43] Lande U S, Loe L E, Skjærli O J, Meisingset E L, Myrsetrud A. The effect of agricultural land use practice on habitat selection of red deer. *European Journal of Wildlife Research*, 2014, 60(1): 69-76.
- [44] 马银山, 张世挺. 植物从个体到群落水平对放牧的响应. 生态学杂志, 2009, 28(1): 113-121.
- [45] 付娟娟, 益西措姆, 陈浩, 苗彦军, 呼天明, 许岳飞. 青藏高原高山嵩草草甸优势植物营养成分对放牧的响应. 草业科学, 2013, 30(4): 560-565.
- [46] 朱习雯, 靳瑰丽, 万江春, 魏秀红, 古丽夏依尔·阿克. 醉马草有毒生物碱降解方法的研究. 新疆农业科学, 2016, 53(12): 2265-2271.
- [47] 刘秀梅. 不同放牧强度对荒漠草原土壤特性和地上生物量的影响. 草食家畜, 2017, (3): 45-48.