

DOI: 10.5846/stxb201809162019

郝爱华, 薛娴, 彭飞, 尤全刚, 廖杰, 段翰晨, 黄翠华, 董斯扬. 青藏高原典型草地植被退化与土壤退化研究. 生态学报, 2020, 40(3): 964-975.

Hao A H, Xue X, Peng F, You Q G, Liao J, Duan H C, Huang C H, Dong S Y. Different vegetation and soil degradation characteristics of a typical grassland in the Qinghai-Tibetan Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(3): 964-975.

青藏高原典型草地植被退化与土壤退化研究

郝爱华^{1,2}, 薛 娴^{1,*}, 彭 飞¹, 尤全刚¹, 廖 杰¹, 段翰晨¹, 黄翠华¹, 董斯扬¹

1 中国科学院西北生态环境资源研究院沙漠与沙漠化重点实验室, 兰州 730000

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:采用野外样方调查和室内分析法,探讨了青藏高原不同退化程度高寒草原和高寒草甸植被群落结构、植物多样性、地上-地下生物量、根系分配及土壤理化特性差异。研究表明:(1)随着退化程度加剧,高寒草原禾草优势地位未改变,高寒草甸优势种莎草逐渐被杂类草取代。(2)随着退化程度加剧,高寒草原地上生物量显著降低($P<0.05$),高寒草甸地上生物量先保持稳定再下降。高寒草甸地下生物量较高寒草原地下生物量对退化响应更敏感。(3)高寒草原退化过程中,莎草地上生物量变化不明显($P>0.05$),禾草地上生物量贡献率由 88.12%减少至 53.54%,杂类草地上生物量贡献率由 0.08%增加至 42.81%;高寒草甸退化过程中,禾草和杂类草地上生物量先增加后减小,莎草地上生物量占比由 69.15%减少至 0.04%,杂类草地上生物量占比由 12.56%增加至 92.61%。(4)随着退化程度加剧,高寒草原根系向浅层迁移,高寒草甸根系向深层迁移。(5)退化对高寒草甸土壤含水量(θ)、土壤有机碳(SOC)、总氮(TN)及土壤容重(BD)影响均比高寒草原更强烈。本研究对青藏高原退化草地恢复治理具有重要的参考价值。

关键词:高寒草地;退化;植被生产力;植物群落;土壤特性

Different vegetation and soil degradation characteristics of a typical grassland in the Qinghai-Tibetan Plateau

HAO Aihua^{1,2}, XUE Xian^{1,*}, PENG Fei¹, YOU Quanguang¹, LIAO Jie¹, DUAN Hanchen¹, HUANG Cuihua¹, DONG Siyang¹

1 Key Laboratory of Desert and Desertification, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: This study used a field sampling survey and laboratory analysis to investigate the different characteristics of community structure, above/belowground biomass, plant composition and diversity, root proportions in different soil layers, and soil physiochemical properties between alpine steppes and alpine meadows in the Qinghai-Tibetan Plateau. Five degradation stages were identified including non-degradation (ND), light degradation (LD), moderate degradation (MD), severe degradation (SD), and extreme degradation (ED). The results are as follows: (1) as degradation level increased, graminoid dominance in alpine steppes remained unchanged, but sedges in alpine meadows were gradually replaced by the subdominant forb species. (2) With increased alpine steppe degradation, there was a significant decrease in aboveground biomass ($P<0.05$). The grassland degradation did not affect significantly aboveground biomass with the exception of ED alpine meadows ($P<0.05$). The response of underground biomass to degradation in alpine meadows was more sensitive compared with alpine steppes. (3) The aboveground sedge biomass exhibited invisible trends with the increase of alpine steppe degradation. The proportion of aboveground graminoid biomass decreased from 88.12% (ND) to 53.54% (ED),

基金项目:国家自然科学基金项目(41771233)

收稿日期:2018-09-16; 网络出版日期:2019-11-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xianxue@lzb.ac.cn

while that of forbs increased from 0.08% (ND) to 42.81% (ED). In the process of the ecological succession of alpine meadow degradation, the aboveground graminoid and forb biomass significantly increased except a decrease in ED areas. The contribution of aboveground sedge biomass decreased from 69.15% (ND) to 0.04% (ED), while that of forbs increased from 12.56% (ND) to 92.61% (ED). (4) The alpine steppe root systems showed the increased shallowness as degradation levels increased. However, the alpine meadows showed an opposite trend. (5) The study determined that soil water content (θ), soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), and bulk density (BD) of alpine meadows were more intensively influenced by degradation compared to those of alpine steppes. The results could provide a valuable reference for the restoration of the degraded grassland in the Qinghai-Tibetan Plateau.

Key Words: alpine grassland; degradation; plant productivity; plant community; soil properties

作为地球“第三极”,青藏高原拥有世界上最大的高寒草地生态系统,草地面积约 $16.538 \times 10^5 \text{ km}^2$ ^[1], 占中国草地面积的 41.88%, 世界草地面积的 6%^[2]。然而,近 30 年来青藏高原草地退化严重,退化面积约占高原草地总面积的 38.8%^[3]。随着草地退化,植被盖度降低^[4],群落结构和物种组成发生改变^[5],土壤有机碳和总氮严重流失^[6],土壤持水能力下降^[7],表层土壤干旱^[8-9],生态系统稳定性明显降低。小尺度上景观异质性增强^[10],尤其是高寒草甸“斑块状”退化已成事实^[11]。草地退化已严重威胁青藏高原生态环境、生物多样性保护和畜牧业经济发展^[12]。

高寒草原和高寒草甸是青藏高原最主要的两种植被类型,属于典型的“高原地带性”植被^[13]。高寒草原是在寒冷、干旱的亚高山、高山地区,由冷旱生密丛型多年生禾草、青藏苔草等为建群种,植被稀疏,垂直分层结构明显的草原群落^[14]。高寒草甸是草甸植被中适高寒生境的类型,以耐寒适寒的中生多年生草本植物为建群种,草群密集,草层低矮,无明显层次分化的群落类型;高寒草原主体分布在羌塘高原中部、东昆仑山原及长江源区。高寒草甸在藏东、藏南、青海南部和祁连山东段高山带广泛发育^[15]。目前针对青藏高原高寒草原和高寒草甸植被退化和土壤退化研究成果丰硕。高寒草原研究集中于三江源紫花针茅群落^[16-17]、青藏高原腹地青藏苔草草原^[18]和青藏高原东部沙化高寒草原^[19]等;高寒草甸研究集中于甘肃省玛曲县^[20],青海省果洛藏族自治州^[21-22],藏北那曲县^[23]和青藏高原东北部海北站^[24]等。Wang 等^[25]认为高寒草甸退化过程中群落物种组成改变,物种数减少,土壤肥力下降,土壤 0—10cm 根茎比例增加;周华坤等^[16]发现高寒草原退化过程中,禾草地上生物量显著减少,杂类草地上生物量先增加后减少,莎草地上生物量不受退化影响;土壤湿度减小,土壤肥力下降。然而,很少有研究将青藏高原高寒草原和高寒草甸植被退化与土壤退化特征差异进行对比,这将不利于退化高寒草地的恢复治理和管理调控^[16]。为此选取青藏高原典型高寒草原和典型高寒草甸为研究对象,对草地退化过程中有关植被群落结构、植物多样性、地上-地下生物量、根冠比及土壤理化性质进行了详细对比研究,以期揭示高寒草原和高寒草甸退化过程中的一些特征差异,为青藏高原退化草地恢复治理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区为东北-西南样带,东北至祁连山脉,西南抵拉萨,西起青藏高原腹地长江源区,向东几乎达到青藏高原东缘,长 1330km,宽 820km(图 1)。地理坐标 $29^{\circ}42'N$ — $38^{\circ}43'N$, $90^{\circ}37'E$ — $102^{\circ}20'E$,海拔约 2700—4700m。属高寒大陆性季风气候,年平均气温 -5.2 — 4.7 °C,年平均降水 66—560mm,一年内超过 90%降水发生在暖季(4—10月)。草地下伏连续多年冻土,土壤发育微弱,平均厚度 30—50cm。高寒草原属典型低温钙化土,土层薄,土壤贫瘠。高寒草甸属低温始成土,草毡层厚 8—10cm,有机质层约 20—30cm。由于海拔高,气温低,有机质大部分难以分解。高寒草原优势物种为禾本科针茅属(*Stipa*)和莎草科苔草属(*Carex*)等,伴生种有菊科蒿属(*Artemisia*)、豆科棘豆属(*Oxytropis*)等,高寒草甸优势物种为莎草科嵩草属(*Kobresia*),伴生种

为菊科风毛菊属(*Saussurea*)、蓼科蓼属(*Polygonum*)等。

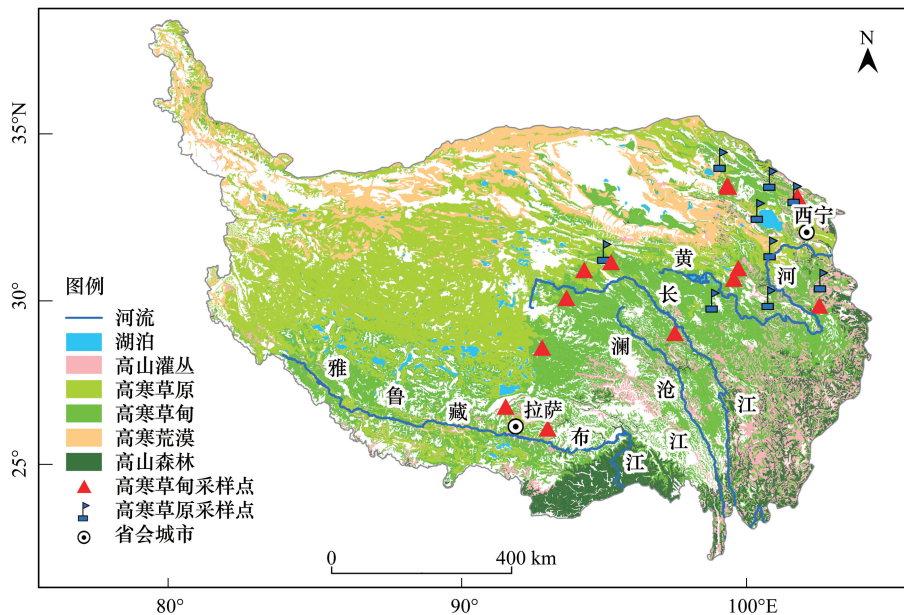


图1 青藏高原植被类型^[26]及采样点分布概况

Fig.1 Distribution of vegetation types and sampling locations on the Qinghai-Tibet Plateau

1.2 研究方法

1.2.1 退化等级划分

植被盖度对退化较敏感,因此,本研究将盖度作为划分退化等级的一种方法,研究结果仅代表以盖度划分的退化系列。参考 Xue 等^[27]划分标准,依据植被盖度,将研究区高寒草甸划分为轻度退化(Light degradation, LD, 植被盖度 80%—90%)、中度退化(Moderate degradation, MD, 植被盖度 50%—80%)、重度退化(Severe degradation, SD, 植被盖度 15%—50%)和极度退化(Extreme degradation, ED, 植被盖度 <15%)4 个梯度,与原生植被(None degradation, ND, 优势种以莎草科嵩草属为主, 植被盖度 >90%)进行对照。高寒草原植被稀疏,退化梯度划分标准与高寒草甸略有不同,划分标准分别为 ND(优势种以禾本科针茅属、莎草科苔草属为主, 植被盖度 >70%), LD(50%—70%), MD(30%—50%), SD(10%—30%), ED(<10%)。

1.2.2 植被调查

2014 年 7 月 13 日—9 月 20 日,在青藏高原北麓河、青海湖、尕斯库勒湖等地典型高寒草地区开展植被调查。共设置 22 个样点,高寒草原设置 9 个样点,植被型以紫花针茅(*Stipa purpurea*)高寒草原、青藏苔草(*Carex moorcroftii*)高寒草原为主。高寒草甸设置 13 个样点,植被型以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)高寒草甸、矮嵩草(*Kobresia humilis*)高寒草甸为主。每个样点按退化梯度设置样地(至少包括四个退化梯度),每个样地随机设置 3 个 1m×1m 观测样方。调查植被盖度、多度、高度、频度、物种名称。共调查维管束植物 29 科 153 种。盖度采用数码相机(Canon, 60D)拍照,再用 CAN-EYE-V6313 软件对照片图像进行分析,获取每个样方植被总盖度和每个物种分盖度。物种高度用钢卷尺测量,频度用物种出现的样方数/总样方数获得。

地上生物量采用刈割法收获,即将每个样方内植物地上部分全部刈割,分成莎草、禾草和杂类草,分别置入信封内,再将信封放入 75℃ 烘箱内烘干至恒重并称重。地下生物量用直径为 7cm 土钻在每个样方随机钻取根系样品,分 0—10cm、10—20cm、20—30cm 和 30—50cm 4 个土层。根系样品带回实验室,过孔径 0.28mm 土壤筛,将根系冲洗干净。根据根的颜色、断面、柔韧性及是否附着毛根,分出活根和死根。将活根放入信封内,置入 75℃ 烘箱内烘干至恒重并称重,作为地下生物量。本研究中地下生物量为 0—50cm 总地下生物量。地上和地下生物量均为当年净生产量,根冠比为当年 9 月份地下生物量与地上生物量之比。

1.2.3 土壤理化性质测量

首先在每个样方用直径为 7cm 土钻随机钻取土壤样品,分 0—10cm、10—20cm、20—30cm 和 30—50cm 4 个土层。将新鲜土样置入铝盒内,立即称重后带回实验室,再将铝盒置入 105℃ 烘箱烘干 48h,至土壤样品恒重时称重,获取土壤体积含水量和土壤容重。

土壤有机碳采用重铬酸钾氧化法测定,pH 值采用酸比重计测量(FE28K, Mettler Toledo, 上海),总氮通过德国哈瑙生产的 VarioEL 元素分析仪获取。由于高寒草甸优势种莎草根系 50.61% 分布在土壤表层 0—10cm^[28],因此本研究只分析了 0—10cm 土壤理化特征。

1.2.4 数据分析

物种重要值(Species Importance Value, IV) = (相对高度 + 相对盖度 + 相对频度) / 3。物种丰富度指数(Species Richness)用物种数(S)表示,Shannon-Wiener 指数(H)计算公式如下:

$$H = \sum_{i=1}^s \left(\frac{N_i}{N} \ln \frac{N_i}{N} \right)$$

式中, N_i 为第 i 个物种的个体数, $N = \sum N_i$, S 为每个样方的物种数。

数据分析用 IBM SPSS Statistics 23 完成,相关性分析通过 CANOCO 4.5 和 Pearson 相关性分析完成,二维图用 ArcGIS 10.1 和 Origin 8.5 完成。

2 结果与分析

2.1 植被退化特征差异

2.1.1 群落高度和植物多样性

表 1 显示,草地退化过程中,紫花针茅高寒草原群落高度显著降低($P < 0.05$),高山嵩草高寒草甸群落高度显著增加($P < 0.05$)。随着退化梯度加剧,高寒草原和高寒草甸物种丰富度指数和 Shannon-Wiener 指数均呈单峰式变化,峰值均出现在中度退化。高寒草甸退化过程中植物多样性更高。

表 1 青藏高原退化高寒草地群落高度、盖度、植物多样性对比

Table 1 Comparisons of plant height, cover, and diversity of degraded alpine grasslands in the Qinghai-Tibetan Plateau

植被类型 Vegetation type	退化梯度 Degradation gradient	群落高度 Plant height/cm	群落盖度 Vegetation cover/%	丰富度 Species richness	多样性 Shannon-Wiener
高寒草原 Alpine steppe	ND	29.79±3.38a	76.28±1.98a	3.44±0.65c	0.78±0.05b
	LD	12.60±2.93b	60.52±1.77b	7.71±0.79a	1.17±0.16a
	MD	8.14±1.04c	37.75±1.57c	8.87±0.84a	1.20±0.15a
	SD	5.96±1.03c	19.29±0.89d	5.19±0.61b	1.09±0.14a
	ED	6.14±1.30c	5.56±0.5e	4.89±0.66b	1.01±0.56a
高寒草甸 Alpine meadow	ND	2.23±0.22b	95.14±0.40a	6.14±0.74b	1.06±0.25b
	LD	3.43±0.48a	85.04±0.57b	8.70±0.60b	1.23±0.09ab
	MD	4.90±0.99a	64.95±1.31c	12.92±0.77a	1.45±0.12a
	SD	3.84±0.41a	37.05±0.78d	10.25±0.52a	1.31±0.08a
	ED	3.52±0.22a	10.84±1.65e	6.45±0.44b	1.08±0.10b

ND: 未退化 None degradation; LD: 轻度退化 Light degradation; MD: 中度退化 Moderate degradation; SD: 重度退化 Severe degradation; ED: 极度退化 Extreme degradation; a, b, c, d, e 表示不同退化梯度间差异水平 ($P < 0.05$)

2.1.2 群落结构和物种组成

选取青海省祁连县龙洼沟冰草 (*Agropyron cristatum*) 高寒草原 (38°12'11"N, 100°09'31"E) 和治多县北麓河高山嵩草高寒草甸 (34°49'12"N, 92°55'12"E^[29]) 两个典型样地为例说明高寒草原和高寒草甸群落结构和物种组成变化(表 2)。高寒草原在原生植被、轻度和中度退化建群种为冰草,重要值分别为 0.40、0.30 和 0.23; 重度退化梭罗草 (*Roegneria thoroldiana*) (0.16)、紫花针茅 (0.15) 重要值明显高于其他物种; 极度退化冰草消

失,优势种为狼毒(*Stellera chamaejasme*) (0.21)和矮火绒草(*Leontopodium nanum*) (0.11)和草地早熟禾(*Poa pratensis*) (0.10)。高寒草甸原生植被建群种高山嵩草、矮嵩草、线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)重要值分别为0.17、0.16和0.12;轻度退化高山嵩草(0.20)、矮嵩草(0.17)和青藏苔草(0.17)重要值最高;中度退化高山嵩草(0.15)、矮嵩草(0.15)和矮火绒草(0.13)为共同优势种;重度退化高原早熟禾(*Poa pratensis* subsp. *alpigena*) (0.23)、丛生钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana* var. *caespitosa*) (0.14)成为建群种;极度退化矮火绒草(0.31)和块根紫菀(*Aster asteroides*) (0.21)重要值最高。因此,草地退化过程中,高寒草原优势种禾草的优势地位未改变,高寒草甸优势种嵩草逐渐被杂类草取代。

表2 青藏高原退化高寒草地物种组成变化差异

Table 2 Variational difference of species composition of degraded alpine grasslands in the Qinghai-Tibetan Plateau

退化梯度 Degradation	植被类型 Vegetation type			
	高寒草原 Alpine steppe		高寒草甸 Alpine meadow	
	种群 Populations	重要值 IV	种群 Populations	重要值 IV
未退化 ND	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0.40	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	0.17
	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.19	矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	0.16
	矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	0.18	线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	0.12
	线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	0.14	青藏苔草 <i>Carex moorcroftii</i>	0.10
	异叶青兰 <i>Dracocephalum heterophyllum</i>	0.10	细叶蓼 <i>Polygonum taquetii</i>	0.10
轻度退化 LD			松潘黄芪 <i>Astragalus sungpanensis</i>	0.09
			丛生钉柱委陵菜 <i>Potentilla saundersiana</i> var. <i>caespitosa</i>	0.09
			矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.07
			块根紫菀 <i>Aster asteroides</i>	0.06
	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0.30	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	0.20
	红穗苔草 <i>Carex argyi</i>	0.10	矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	0.17
	草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	0.08	青藏苔草 <i>Carex moorcroftii</i>	0.17
	梭罗草 <i>Roegneria thoroldiana</i>	0.07	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.16
	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	0.07	块根紫菀 <i>Aster asteroides</i>	0.06
	朝天委陵菜 <i>Potentilla supina</i>	0.06	细叶蓼 <i>Polygonum taquetii</i>	0.06
中度退化 MD	甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i>	0.06	细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	0.05
	东方草莓 <i>Fragaria orientalis</i>	0.06	松潘黄芪 <i>Astragalus sungpanensis</i>	0.04
	牛尾蒿 <i>Artemisia dubia</i>	0.05	多枝黄芪 <i>Astragalus polycladus</i>	0.03
			高原早熟禾 <i>Poa pratensis</i> subsp. <i>alpigena</i>	0.03
	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0.23	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	0.15
	草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	0.13	矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	0.15
	矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	0.10	线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	0.13
	车前 <i>Plantago asiatica</i>	0.09	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.13
	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.09	高原早熟禾 <i>Poa pratensis</i> subsp. <i>alpigena</i>	0.10
	甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i>	0.06	细叶蓼 <i>Polygonum taquetii</i>	0.07
重度退化 SD	线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	0.06	块根紫菀 <i>Aster asteroides</i>	0.06
	西藏堇菜 <i>Viola kunawarensis</i>	0.06	青藏苔草 <i>Carex moorcroftii</i>	0.06
	蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	0.05	西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	0.05
	东方草莓 <i>Fragaria orientalis</i>	0.04	洽草 <i>Koeleria macrantha</i>	0.05
	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.03	蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	0.03
			多枝黄芪 <i>Astragalus polycladus</i>	0.03
	梭罗草 <i>Roegneria thoroldiana</i>	0.16	高原早熟禾 <i>Poa pratensis</i> subsp. <i>alpigena</i>	0.23
	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	0.15	丛生钉柱委陵菜 <i>Potentilla saundersiana</i> var. <i>caespitosa</i>	0.14
	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	0.13	西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	0.11
	牛尾蒿 <i>Artemisia dubia</i>	0.11	垫状梭子芹 <i>Pleurospermum hedinii</i>	0.09

续表

退化梯度 Degradation	植被类型 Vegetation type			
	高寒草原 Alpine steppe		高寒草甸 Alpine meadow	
	种群 Populations	重要值 IV	种群 Populations	重要值 IV
	草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	0.08	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.08
	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	0.05	西藏附地菜 <i>Trigonotis tibetica</i>	0.08
	野鸢尾 <i>Iris dichotoma</i>	0.04	块根紫菀 <i>Aster asteroides</i>	0.07
	朝天委陵菜 <i>Potentilla supina</i>	0.04	细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	0.06
	假水生龙胆 <i>Gentiana pseudoaquatica</i>	0.03	矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i>	0.06
	唐古特虎耳草 <i>Saxifraga tangutica</i>	0.03	短梗棘豆 <i>Oxytropis brevipedunculata</i>	0.04
			珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	0.04
极度退化 ED	狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	0.21	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.31
	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	0.11	块根紫菀 <i>Aster asteroides</i>	0.21
	草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	0.10	垫状梭子芹 <i>Pleurospermum hedinii</i>	0.20
	甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i>	0.10	唐古拉翠雀花 <i>Delphinium tangkulaense</i>	0.09
	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.07	碎米蕨叶马先蒿 <i>Pedicularis cheilanthifolia</i>	0.08
	牛尾蒿 <i>Artemisia dubia</i>	0.06	细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	0.06
			垫状点地梅 <i>Androsace tapete</i>	0.06

ND:未退化 None degradation;LD:轻度退化 Light degradation;MD:中度退化 Moderate degradation;SD:重度退化 Severe degradation;ED:极度退化 Extreme degradation; IV: 重复值 Important value

2.1.3 地上-地下生物量及根冠比

图 2 表明,高寒草原退化过程中地上生物量显著下降了 40.60%、68.62%、75.68% 和 90.58% ($P<0.05$),地下生物量重度退化开始显著下降 ($P<0.05$);根冠比退化过程中显著增加 ($P<0.05$),由原生植被至极度退化增加了 1.72 倍;总生物量退化过程中分别下降了 10.69%、30.32%、60.01% 和 82.26%。高寒草甸退化过程中地上生物量先保持稳定,极度退化显著降低了 70.24% ($P<0.05$),地下生物量中度退化开始显著下降 ($P<0.05$);根冠比退化过程中显著下降;总生物量退化过程中下降 16.47%、54.22%、79.06% 和 95.03%。这说明高寒草原地上生物量较高寒草甸地上生物量对退化响应更敏感,高寒草甸地下生物量较高寒草原地下生物量对退化响应更敏感。高寒草甸总生物量较高寒草原总生物量对退化响应更敏感且下降幅度更大。

2.1.4 功能群地上生物量

由图 3 可知,随着退化梯度加剧,高寒草原莎草地上生物量变化不明显 ($P>0.05$),禾草地上生物量显著降低 ($P<0.05$),杂类草地上生物量先增加后减少。随着退化梯度加剧,高寒草甸莎草地上生物量显著降低,且彼此间差异显著 ($P<0.05$),禾草和杂类草地上生物量先增加后减少。由原生植被至极度退化,高寒草原禾草地上生物量贡献率由 88.12% 减少至 53.54%,杂类草地上生物量占比由 0.08% 增加至 42.81%;由原生植被至极度退化,高寒草甸莎草地上生物量占比由 69.15% 减少至 0.04%,杂类草地上生物量占比由 12.56% 增加至 92.61%。

2.1.5 根系分配特征

由图 4 可知,随着高寒草原退化程度加剧,土壤 0—10cm 根系占比显著增加 ($P<0.05$),由原生植被 57.31% 增加至极度退化 75.63%;10—20cm、20—30cm 和 30—50cm 根系占比均呈减小趋势。随着高寒草甸退化加剧,0—10cm 根系占比显著减小 ($P<0.05$),原生植被的根系占 82.18%,至极度退化仅占 44.76%。10—20cm、20—30cm 和 30—50cm 根系占比退化过程中均呈增加趋势。一般线性模型方差分析退化梯度和土壤深度交互效应结果显示:高寒草原达显著水平 $F(12, 232) = 1.732, P<0.05$,高寒草甸达到极显著水平 $F(12, 352) = 4.259, P<0.001$ 。以上结果表明:草地退化过程中,高寒草原根系向浅层迁移,高寒草甸根系向深层迁移。0—10cm 高寒草甸根系随退化减少比例比高寒草原根系随退化增加比例高 19.1%,说明高寒草甸根系比高寒草原根系退化过程中迁移速度更快。

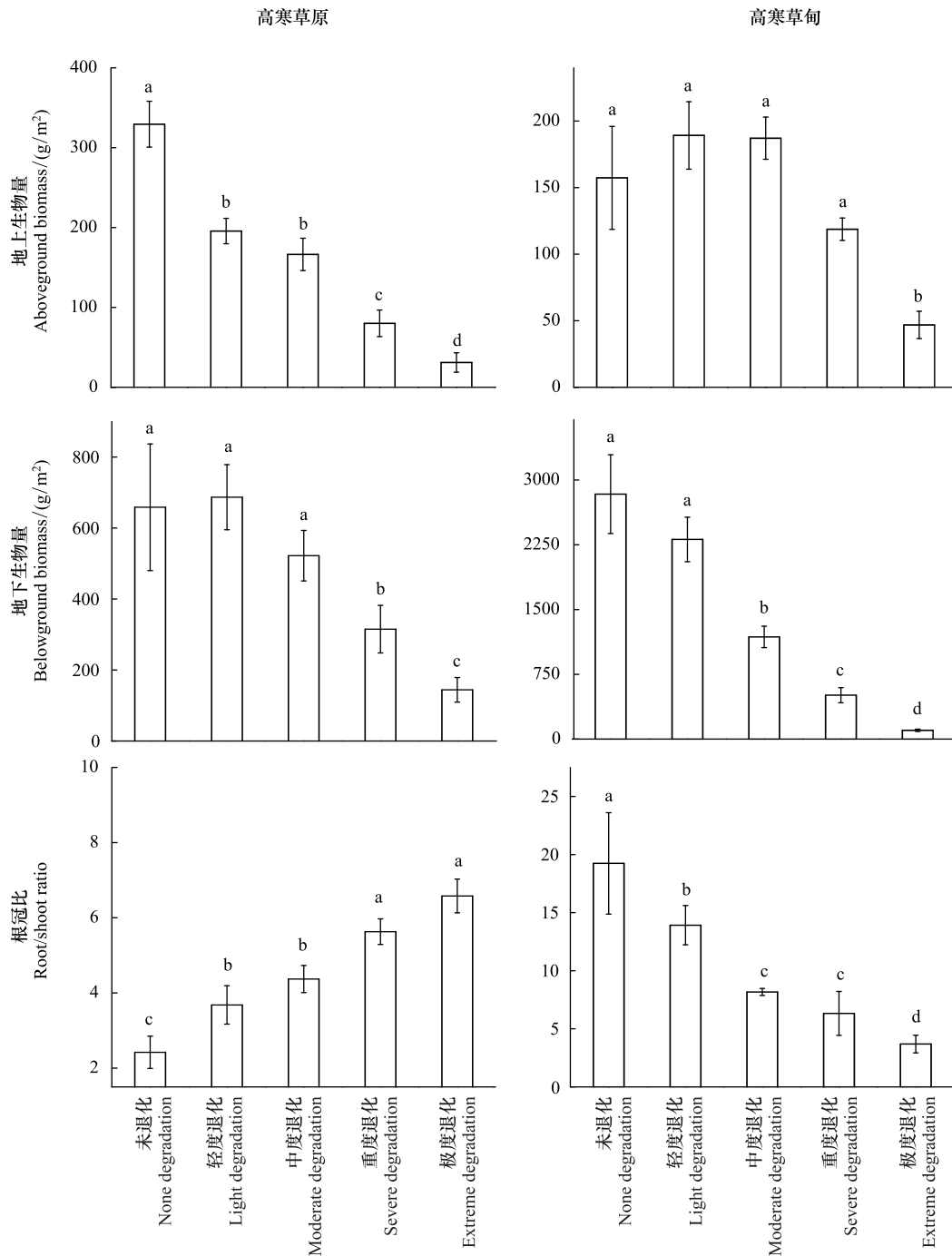


图2 高寒草原和高寒草甸不同退化梯度地上-地下生物量及根冠比对比

Fig. 2 Comparisons of above/belowground biomass and root/shoot ratio between alpine steppe and alpine meadow along degradation gradients

a, b, c, d 表示不同退化梯度间差异水平 ($P < 0.05$)

2.2 土壤退化特征

由表3可知,随着退化梯度加剧,高寒草原土壤含水量变化不明显 ($P > 0.05$);土壤有机碳退化过程中分别减少 27.08%、31.55%、70.18%、83.85%;总氮退化过程中分别流失 27.16%、27.76%、35.82%、67.16%;土壤容重退化过程中分别增加了 27.47%、31.87%、34.07%和 39.56%。高寒草甸退化过程中土壤含水量显著降低 ($P < 0.05$);土壤有机碳退化过程中分别降低 44.46%、37.88%、72.77%、91.43%;总氮退化过程中分别减少

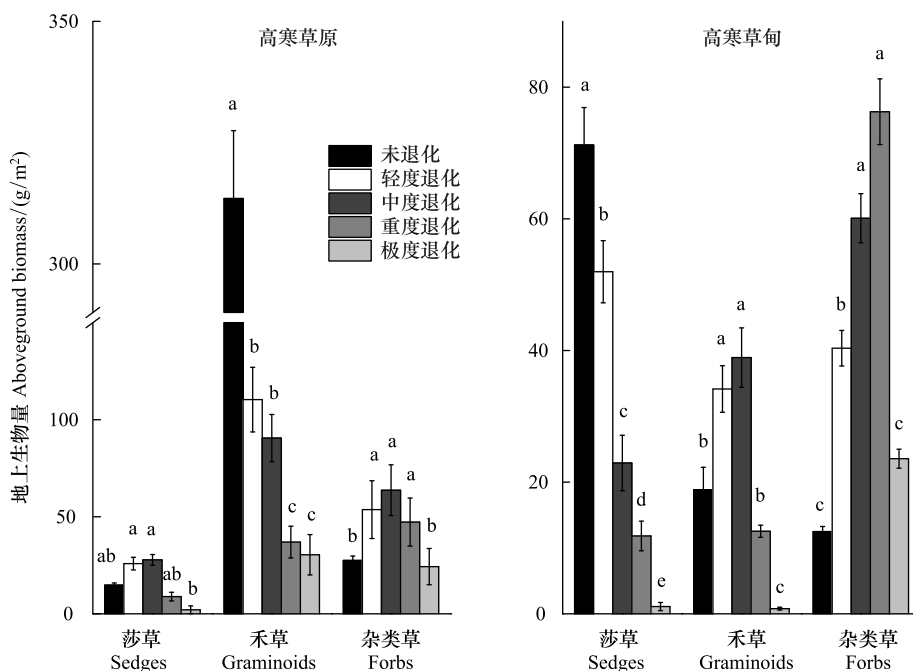


图 3 高寒草原和高寒草甸不同退化梯度功能群地上生物量对比

Fig.3 Comparisons of aboveground biomass of groups between alpine steppe and alpine meadow along degradation gradients

a, b, c, d, e 表示不同退化梯度间差异水平 ($P < 0.05$)

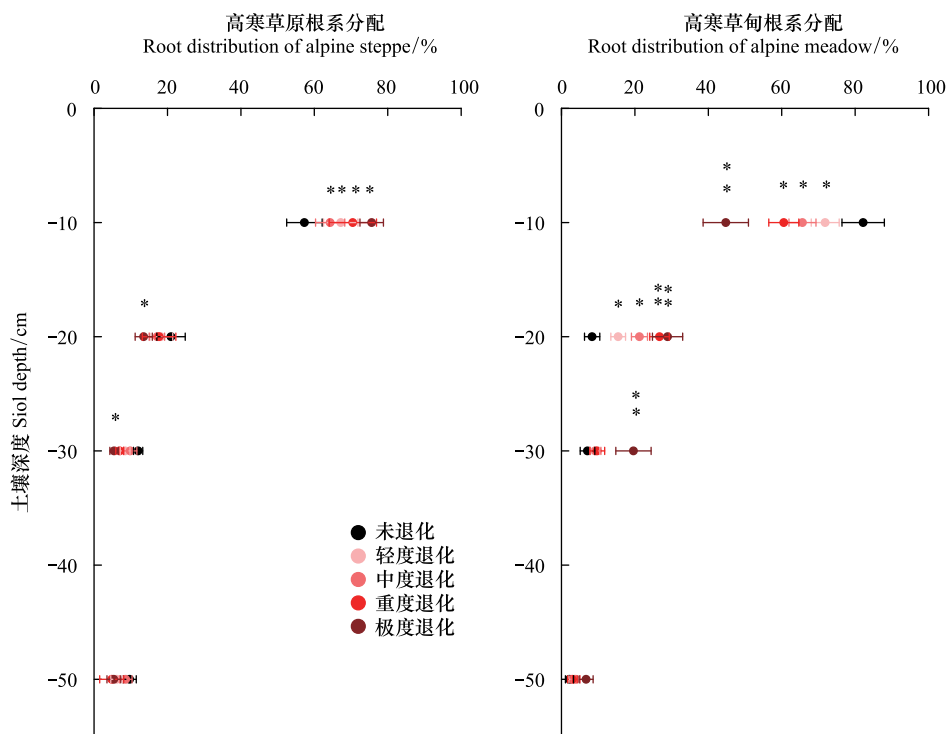


图 4 高寒草原和高寒草甸不同土壤深度和退化梯度的根系分配对比

Fig.4 Comparisons of roots distribution between alpine steppe and alpine meadow at both soil depths and degradation gradients

* 和 * * 分别表示 0—10cm、10—20cm、20—30cm、30—50cm 不同退化梯度间根系占比差异显著 ($P < 0.05$) 和极显著 ($P < 0.01$)

32.30%、22.43%、55.97%、72.63%；土壤容重退化过程中分别增加了 25.68%、32.43%、58.11% 和 81.08%。由此可见,高寒草甸土壤含水量、土壤有机碳、总氮及土壤容重对退化响应均比高寒草原更强烈。

表 3 高寒草原和高寒草甸不同退化梯度土壤理化性质对比

Table 3 Comparisons of soil properties between alpine steppe and alpine meadow along degradation gradients

植被类型 Vegetation type	退化梯度 Degradation gradient	土壤含水量 θ / (cm^3/cm^3)	土壤有机碳 SOC/ (g/kg)	土壤总氮 TN/ (g/kg)	土壤容重 BD/ (g/cm^3)	土壤酸碱度 pH
高寒草原 Alpine steppe	ND	0.16±0.06ab	36.96±3.80a	3.35±0.30a	0.91±0.05b	7.92±0.11c
	LD	0.15±0.02ab	26.95±4.88b	2.44±0.45b	1.16±0.07a	8.36±0.11b
	MD	0.17±0.02a	25.30±3.10b	2.42±0.31b	1.20±0.04a	8.38±0.09b
	SD	0.15±0.02ab	11.02±3.50c	2.14±0.36b	1.22±0.07a	8.56±0.11ab
	ED	0.12±0.12b	5.97±0.94d	1.10±0.18c	1.27±0.06a	8.66±0.10a
高寒草甸 Alpine meadow	ND	0.33±0.09a	71.77±8.70a	4.86±0.55a	0.74±0.03d	6.83±0.52c
	LD	0.29±0.04b	39.86±6.91b	3.29±0.51a	0.93±0.05c	7.82±0.15b
	MD	0.27±0.03b	44.58±6.26b	3.77±0.47a	0.98±0.05c	7.76±0.13b
	SD	0.18±0.01c	19.54±3.14c	2.15±0.26b	1.17±0.04b	8.08±1.60ab
	ED	0.11±0.01c	6.15±0.70d	1.33±0.21c	1.34±0.04a	8.35±0.69a

SOC: soil organic carbon; TN: total nitrogen (TN); BD: bulk density; a、b、c、d 表示不同退化梯度间差异水平 ($P<0.05$)

2.3 植被特征与土壤理化性质关系

图 5 是高寒草原和高寒草甸五个退化梯度总体地上-地下生物量、高度、盖度、物种丰富度、Shannon-Wiener 指数及功能群莎草、禾草和杂类草地上生物量与土壤含水量、有机碳、总氮、土壤容重及 pH 值相关性对比。高寒草原地上生物量、禾草地上生物量及群落高度与土壤含水量、土壤有机碳、总氮显著正相关 ($P<0.05$), 与土壤容重极显著负相关 ($P<0.01$), 地下生物量与土壤容重显著负相关 ($P<0.05$); 高寒草甸地上生物量、禾草和杂类草地上生物量、群落高度、盖度、物种丰富度、Shannon-Wiener 指数均与土壤有机碳和总氮正相关, 地下生物量同土壤容重负相关, 莎草地上生物量和土壤含水量正相关。Pearson 相关性分析均达到极显著水平 ($P<0.01$)。

3 讨论

草地退化是一个复杂的过程。青藏高原草地退化受自然因素和人类不合理放牧共同影响^[30]。就放牧而言,高寒草原和高寒草甸退化过程中植被群落结构、生产力的差异首先归因于放牧食性。牲畜对优势种禾草和莎草优先采食,造成禾草和莎草盖度减小,群落高度差减小,群落郁闭度降低,使竞争中处于弱势的物种,主要是低矮的豆科和毒杂草在光的竞争中受益。优势种禾草和莎草减少,杂类草增加^[31],群落结构和多样性发生变化。功能群生物量占比随之改变。

家畜类型在很大程度上也会导致高寒草原和高寒草甸草地退化和植被退化差异。高寒草原和高寒草甸放牧畜种以牦牛、藏绵羊为主。牦牛和藏绵羊对青藏高原下垫面植被的影响有所不同^[32]。相关研究表明,高寒草原和高寒草甸同等放牧强度下,单纯放牧绵羊区域的植被生物量、草地植物高度和密度明显高于单纯放牧牦牛区域^[33]。植物丰富度和 Shannon 多样性指数变化相反。单纯放牧绵羊的草地较为松软,透气透水性高; 0—10cm、0—20cm 和 0—30cm 土壤速效钾、速效氮、速效磷、全氮、全磷、有机质均高于单纯放牧牦牛的草地。单纯放牧牦牛草地退化更严重,其原因如下:一是食性差异,牦牛对低矮植株选择舔食,绵羊很少舔食。植物种子大多在地表富集,舔食使牦牛吃进消化道的种子量比绵羊大得多。二是践踏强度不同,牦牛和绵羊体重差别大,牦牛对地表植被践踏更严重,造成土壤容重增大,土壤透气透水性降低,影响植物根系发育。三是牦牛粪被作为燃料捡拾,很少留在草地上,绵羊粪大多留在草地上,因而放牧绵羊的草地土壤养分较高,而放牧牦牛的草地养分长期亏损。

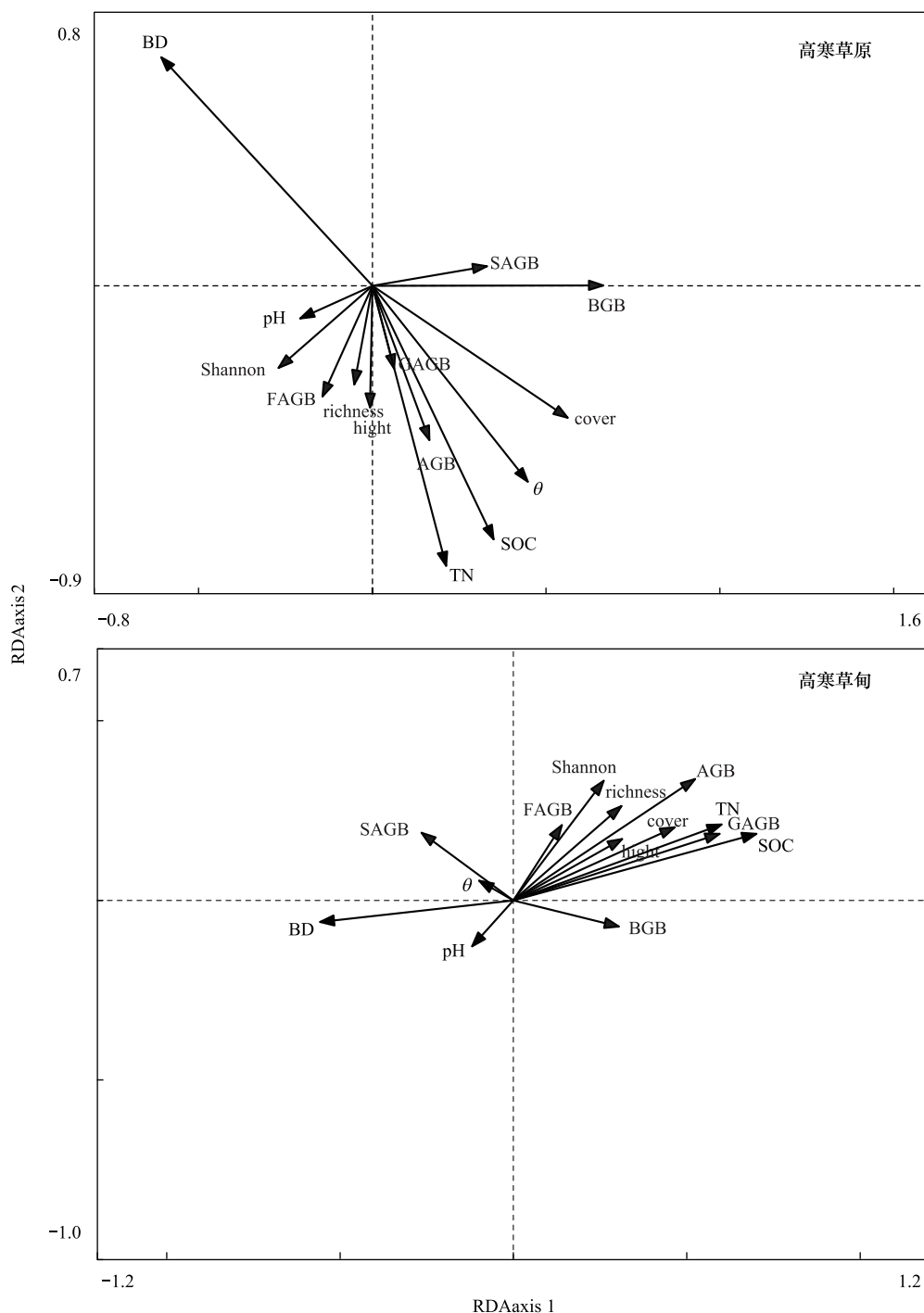


图 5 高寒草原和高寒草甸植被因素和土壤特征 RDA 排序对比

Fig.5 Comparisons of RDA ordination biplot of plant variables and soil conditions between alpine steppe and alpine meadow

图中 θ 表示土壤体积含水量;SOC: Soil organic carbon, 土壤有机碳;TN: Total nitrogen, 总氮;BD: Bulk density, 土壤容重;pH: 土壤酸碱度;AGB: Aboveground biomass, 地上生物量;SAGB: Sedge aboveground biomass, 莎草地上生物量;FAGB: Forb aboveground biomass, 杂类草地上生物量;GAGB: Graminoid aboveground biomass, 禾草地上生物量;BGB: Belowground biomass, 地下生物量;cover: 盖度;height: 高度;richness: 丰富度;Shannon: Shannon 多样性

功能群生理生态特征差异也会影响高寒草地退化过程中植被群落结构。禾草直立高大,比低矮的杂类草占据更高的生态位,对光资源竞争中处于优势。本研究中退化高寒草甸表层土壤容重增加,土壤含水量减少。

表层土壤粗骨化,再加上啮齿动物洞穴增多,导致表层土壤水分和养分向深层入渗^[19]。禾草和直根系杂类草向土壤深层伸展,吸收土壤深层水分和养分。研究发现禾草根系可延伸至地下 85cm^[34]。莎草根状茎盘结缠绕,不利于向地下伸展,只能利用土壤表层水分和养分。这一解释符合经典生态位理论^[35],在环境胁迫条件下,处于不同生态位的物种利用不同的空间资源。

4 结论

(1)随着退化梯度加剧,高寒草原群落高度显著降低($P<0.05$),高寒草甸群落高度显著增加($P<0.05$)。草地退化过程中,高寒草原和高寒草甸物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数均呈单峰式变化,高寒草甸植物多样性比高寒草原丰富。

(2)高寒草原退化过程中地上生物量显著下降($P<0.05$),地下生物量重度退化开始显著下降($P<0.05$),根冠比增加了 1.72 倍;高寒草甸退化过程中地上生物量先保持稳定,极度退化显著降低 70.24%($P<0.05$),地下生物量中度退化开始显著下降($P<0.05$),根冠比显著下降($P<0.05$)。

(3)就地上生物量而言,高寒草原对退化响应更敏感;就总生物量而言,高寒草甸对退化响应更敏感且下降幅度更大。

(4)高寒草原地上生物量和禾草地上生物量均与土壤有机碳、总氮显著正相关($P<0.05$);高寒草甸莎草地上生物量与土壤含水量显著正相关($P<0.05$),禾草和杂类草地上生物量与土壤有机碳和总氮显著正相关($P<0.05$)。

参考文献 (References):

- [1] 张利,周广胜,汲玉河,白永飞. 中国草地碳储量时空动态模拟研究. 中国科学: 地球科学, 2016, 46(10): 1392-1405.
- [2] Tan K, Ciais P, Piao S L, Wu X P, Tang Y H, Vuichard N, Liang S, Fang J Y. Application of the ORCHIDEE global vegetation model to evaluate biomass and soil carbon stocks of Qinghai-Tibetan grasslands. *Global Biogeochemical Cycles*, 2010, 24(1): GB1013.
- [3] Wang Z Q, Zhang Y Z, Yang Y, Zhou W, Gang C C, Zhang Y, Li J L, An R, Wang K, Odeh I, Qi J G. Quantitative assess the driving forces on the grassland degradation in the Qinghai-Tibet Plateau, in China. *Ecological Informatics*, 2016, 33: 32-44.
- [4] Lehnert L W, Meyer H, Wang Y, Miehe G, Thies B, Reudenbach C, Bendix J. Retrieval of grassland plant coverage on the Tibetan Plateau based on a multi-scale, multi-sensor and multi-method approach. *Remote Sensing of Environment*, 2015, 164: 197-207.
- [5] Wang C T, Cao G M, Wang Q L, Jing Z C, Ding L M, Long R J. Changes in plant biomass and species composition of alpine *Kobresia* meadows along altitudinal gradient on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science in China Series C: Life Sciences*, 2008, 51(1): 86-94.
- [6] Liu S B, Zamanian K, Schleuss P M, Zarebanadkouki M, Kuzyakov Y. Degradation of Tibetan grasslands: consequences for carbon and nutrient cycles. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2017, 252: 93-104.
- [7] Lu M, Zhou X H, Yang Q, Li H, Luo Y Q, Fang C M, Chen J K, Yang X, Li B. Responses of ecosystem carbon cycle to experimental warming: a meta-analysis. *Ecology*, 2013, 94(3): 726-738.
- [8] Wang X X, Dong S K, Yang B, Li Y Y, Su X K. The effects of grassland degradation on plant diversity, primary productivity, and soil fertility in the alpine region of Asia's headwaters. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2014, 186(10): 6903-6917.
- [9] Xue X, You Q G, Peng F, Dong S Y, Duan H C. Experimental warming aggravates degradation-induced topsoil drought in alpine meadows of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 2017, 28(8): 2343-2353.
- [10] 石明明,张永超,张典业,任运涛,宗文杰,傅华,牛得草. 高寒草甸草地微斑块植物特征及其土壤性质的研究. 草业学报, 2015, 24(9): 197-205.
- [11] 尚占环,董全民,施建军,周华坤,董世魁,邵新庆,李世雄,王彦龙,马玉寿,丁路明,曹广民,龙瑞军. 青藏高原“黑土滩”退化草地及其生态恢复近 10 年研究进展——兼论三江源生态恢复问题. 草地学报, 2018, 26(1): 1-21.
- [12] 周华坤,周立,赵新全,刘伟,严作良,师燕. 江河源区“黑土滩”型退化草场的形成过程与综合治理. 生态学杂志, 2003, 22(5): 51-55.
- [13] 张新时. 西藏植被的高原地带性. 植物学报, 1978, 20(2): 140-149.
- [14] 王义凤. 东天山山地草原的基本特点. 植物生态学与地植物学丛刊, 1963, 1(1/2): 110-130.
- [15] 王金亭. 青藏高原高山植被的初步研究. 植物生态学与地植物学学报, 1988, 12(2): 81-90.
- [16] 周华坤,赵新全,温军,陈哲,姚步青,杨元武,徐维新,段吉闯. 黄河源区高寒草原的植被退化与土壤退化特征. 草业学报, 2012, 21

- (5): 1-11.
- [17] 魏卫东, 刘育红, 马辉, 李积兰. 基于冗余分析的高寒草原土壤与草地退化关系. 草业科学, 2018, 35(3): 472-481.
- [18] 肖玉, 陈米贵, 周杰, 郭正刚. 青藏高原腹地青藏苔草草原不同退化程度的植物群落特征. 应用与环境生物学报, 2014, 20(4): 639-645.
- [19] Li X R, Jia X H, Dong G R. Influence of desertification on vegetation pattern variations in the cold semi-arid grasslands of Qinghai-Tibet Plateau, North-west China. *Journal of Arid Environments*, 2006, 64(3): 505-522.
- [20] 李昌龙, 徐先英, 金红喜, 王多泽, 李菁菁. 玛曲高寒草甸沙化过程中群落结构与植物多样性. 生态学报, 2014, 34(14): 3953-3961.
- [21] 赵志平, 吴晓甫, 李果, 李俊生. 青海三江源区果洛藏族自治州草地退化成因分析. 生态学报, 2013, 33(20): 6577-6586.
- [22] 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.
- [23] 陈宁, 张扬建, 朱军涛, 李军祥, 刘瑶杰, 俎佳星, 丛楠, 黄珂, 王荔. 高寒草甸退化过程中群落生产力和物种多样性的非线性响应机制研究. 植物生态学报, 2018, 42(1): 50-65.
- [24] 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. 草业学报, 2004, 13(5): 26-32.
- [25] Wang C T, Long R J, Wang Q L, Jing Z C, Shi J J. Changes in plant diversity, biomass and soil C, in alpine meadows at different degradation stages in the headwater region of three rivers, China. *Land Degradation & Development*, 2009, 20(2): 187-198.
- [26] 中国科学院中国植被图编辑委员会. 1:1000000 中国植被图集. 北京: 科学出版社, 2001.
- [27] Xue X, Guo J, Han B S, Sun Q W, Liu L C. The effect of climate warming and permafrost thaw on desertification in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Geomorphology*, 2009, 108(3/4): 182-190.
- [28] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 薛娴, 鹏飞, 尤全刚. 模拟增温对青藏高原高寒草甸根系生物量的影响. 生态学报, 2016, 36(21): 6812-6822.
- [29] You Q G, Xue X, Peng F, Dong S Y, Gao Y H. Surface water and heat exchange comparison between alpine meadow and bare land in a permafrost region of the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 232: 48-65.
- [30] 张懿铨, 刘林山, 摆万奇, 沈振西, 阎建忠, 丁明军, 李双成, 郑度. 黄河源地区草地退化空间特征. 地理学报, 2006, 61(1): 3-14.
- [31] 仁青吉, 崔现亮, 赵彬彬. 放牧对高寒草甸植物群落结构及生产力的影响. 草业学报, 2008, 17(6): 134-140.
- [32] 王新源, 连杰, 杨小鹏, 赵学勇, 王小军, 马仲武, 龚丞旭, 曲浩, 王彬. 玛曲县植被覆被变化及其对环境要素的响应. 生态学报, 2019, 39(3): 923-935.
- [33] 鱼小军. 牦牛粪维系青藏高原高寒草地健康的作用机制[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2010.
- [34] Xu W, Zhu M Y, Zhang Z H, Ma Z Y, Liu H Y, Chen L T, Cao G M, Zhao X Q, Schmid B, He J S. Experimentally simulating warmer and wetter climate additively improves rangeland quality on the Tibetan Plateau. *Journal of Applied Ecology*, 2018, 55(3): 1486-1497.
- [35] López R P, Squeo F A, Armas C, Kelt D A, Gutiérrez J R. Enhanced facilitation at the extreme end of the aridity gradient in the Atacama Desert: a community-level approach. *Ecology*, 2016, 97(6): 1593-1604.