

DOI: 10.5846/stxb202108112210

马燕丹, 郑秋竹, 张勇, 崔媛, 梁克敏, 陈欢欢, 岳海涛. 滇西北退化高寒草甸植物群落结构对刈割的响应. 生态学报, 2022, 42(19): 8073-8081.

Ma Y D, Zheng Q Z, Zhang Y, Cui Y, Liang K M, Chen H H, Yue H T. Responses of plant community structure to mowing in the degraded alpine meadows, Northwestern Yunnan Province. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(19): 8073-8081.

滇西北退化高寒草甸植物群落结构对刈割的响应

马燕丹^{1, 2}, 郑秋竹^{1, 2}, 张 勇^{1, 2, *}, 崔 媛^{1, 2}, 梁克敏^{1, 2}, 陈欢欢³, 岳海涛^{1, 2}

¹ 西南林业大学云南省高原湿地保护修复与生态服务重点实验室, 昆明 650224

² 西南林业大学国家高原湿地研究中心/湿地学院, 昆明 650224

³ 曲靖师范学院生物资源与食品工程学院, 曲靖 655011

摘要:为探究滇西北不同退化级别高寒草甸植物群落结构对外界干扰的响应敏感性,以香格里拉市的典型高寒草甸为研究对象,于 2018—2020 年在三个退化梯度上(严重退化, S1; 中度退化, S2; 轻度退化, S3)开展控制刈割实验,进而分析草甸植物物种丰富度、群落组成相似性、群落复杂度和关键种的变化规律。结果表明: (1) 刈割后, S1 的物种丰富度显著增加 ($P < 0.05$), S2 和 S3 的物种丰富度未发生显著变化 ($P > 0.05$); (2) 相较于 S2 和 S3, S1 梯度的植物群落组成变化最大; (3) S1、S2 和 S3 的植物群落复杂度在刈割后均呈先下降后增加的趋势, 但 S1 的植物群落复杂度变化幅度高于 S2 和 S3; (4) 刈割导致各退化草甸植物群落的关键种发生了变化, 2018、2019 和 2020 年 S1 梯度的关键种在豆科 (Leguminosae) 和蔷薇科 (Rosaceae) 之间变化, S2 梯度的关键种在禾本科 (Gramineae) 和菊科 (Compositae) 之间变化, S3 梯度的关键种在蔷薇科 (Rosaceae)、菊科 (Compositae) 和禾本科 (Gramineae) 之间转变。研究表明, 滇西北高寒草甸植物物种丰富度、群落组成和群落复杂度对外界干扰响应的敏感性可能随退化加剧而上升, 但群落关键种的响应过程较复杂。

关键词: 高寒草甸; 植物群落结构; 复杂度; 关键种; 网络分析

Responses of plant community structure to mowing in the degraded alpine meadows, Northwestern Yunnan Province

MA Yandan^{1, 2}, ZHENG Qiuzhu^{1, 2}, ZHANG Yong^{1, 2, *}, CUI Yuan^{1, 2}, LIANG Kemin^{1, 2}, CHEN Huanhuan³, YUE Haitao^{1, 2}

¹ Yunnan Key Laboratory of Plateau Wetland Conservation, Restoration and Ecological Services, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

² National Plateau Wetlands Research Center, College of Wetlands, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

³ College of Biological Resource and Food Engineering, Qujing Normal University, Qujing 655011, China

Abstract: To explore the sensibility of the response of plant community structure to external disturbances under different degradation conditions in the Northwestern Yunnan Province (NWYP), we conducted a mowing experiment at three degradation gradients (i.e., S1: severe degradation; S2: moderate degradation; S3: slight degradation) in an alpine meadow in Shangri-La from 2018 to 2020. The effects of mowing on community structure indicators, including species richness, community similarity, community complexity and keystone species were analyzed. The results showed that (1) after mowing, the species richness of S1 increased significantly ($P < 0.05$), while the species richness of S2 and S3 did not change significantly ($P > 0.05$). (2) Mowing caused a greater change in community similarity in S1 than in S2 and S3. (3) The network connectivity of plant community decreased firstly and then increased after mowing in all degradation levels.

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究项目 (2019QZKK0307); 国家自然科学基金项目资助 (31901394, 31860620)

收稿日期: 2021-08-11; **网络出版日期:** 2022-05-24

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhy1902@126.com

Moreover, the change range of community complexity in S1 was higher than in S2 and S3. (4) The keystone species of plant communities changed in 2018, 2019 and 2020. In S1, the keystone species varied between Leguminales and Rosaceae. In S2, the keystone species varied between Gramineae and Compositae. In S3, the keystone species varied among Rosaceae, Compositae and Gramineae. The study suggests that the sensitivity of the response of species richness, community composition and complexity of plant community to external disturbance might increase with meadow degradation levels, while the shifting of the keystone species would be complex in NWYP.

Key Words: alpine meadow; community structure; complexity; keystone species; network analysis

高寒草甸是重要的陆地生态系统^[1],在青藏高原地区,近 90%的生态系统服务价值来自高寒草甸^[2]。气候变化和不当的人类活动已导致青藏高原约 $4.5 \times 10^7 \text{ hm}^2$ 的高寒草地发生了不同程度的退化,其中,约 1/3 的草地退化形势严峻^[3]。除了植被覆盖率和生产力下降外^[4],物种数减少^[5]、毒杂草入侵、优良牧草比例降低^[6]、优势种变化^[7-8]等也是青藏高原高寒草地退化的常见现象。除了上述传统指标外,群落连接性、组织程度和关键种也是描述植物群落结构变化的有效指标^[9-11]。研究表明,高寒草甸退化后,植物群落连接度、组织程度会下降^[12],关键种也会发生更替^[13]。目前,青海、藏北、甘南以及滇西北等高寒地区对退化高寒草甸植物群落物种多样性、生物量和土壤养分变化的研究较多^[14-17],但对退化高寒草甸植物群落结构对外界干扰响应敏感性的关注较少。

刈割是一种有效的草地管理方式^[18-19],同时也是高寒草地响应环境变化研究中相对容易实施的控制实验手段^[20-21]。刈割对草甸植物群落的影响主要集中在植物群落盖度、高度、物种多样性以及地上生物量等方面^[22]。研究表明,重度刈割可导致高寒草甸植物群落总盖度、平均高度、物种均匀度以及地上生物量降低^[23-24]、土壤养分含量下降^[25],优势物种重要值降低^[24]等。但适当的刈割处理可增加植物分蘖密度和相对增长率,进而提高草地植物群落的补偿生长能力^[26]。另外,适当的刈割会抑制优势物种的生长,产生新的生存空间,促进土壤种子库中的种子萌发和生长^[27],有助于提高植物种丰富度^[14]。

滇西北位于青藏高原南端,该区域的高寒草甸分布特征为局地集中、零散分布^[28]。滇西北地区大部分高寒草甸分布在迪庆藏族自治州的高山地带,据迪庆藏族自治州香格里拉市(原中甸县)国土部门 1995 年发布的土地利用现状调查资料,该州 70% 以上的高寒草甸集中分布在香格里拉市境内。同青藏高原其他区域一样,受气候变化和不合理利用的影响,香格里拉市境内的高寒草甸也发生了明显退化^[29]。为探究退化高寒草甸植物群落结构对干扰的响应特征,本研究以香格里拉市的典型退化高寒草甸为研究对象,通过控制刈割实验,分析不同退化程度高寒草甸植物群落物种丰富度、群落连接度、组织程度及关键种的变化规律。本研究拟验证以下假设:滇西北地区高寒草甸植物群落结构对刈割干扰的响应敏感性随退化程度增加而降低。

1 材料与方法

1.1 实验设计

1.1.1 研究区概况及退化梯度设置

本研究的实验样地位于云南省迪庆藏族自治州香格里拉市石卡雪山山麓($99^\circ 38' 49.7'' \text{ E}$, $27^\circ 48' 03'' \text{ N}$, 平均海拔 3310 m),是纳帕海国际重要湿地的面山地带,对纳帕海国际重要湿地的保育有重要作用^[30],也是当地重要的旅游资源。研究区属寒温带山地季风气候,夏秋多雨、冬春干旱,区域年均降水量 619.5 mm,年均温 6.9°C ,土壤类型主要为亚高山草甸土^[23, 31]。杂类草是研究区内高寒草甸的优势功能群植物。高强度的旅游践踏使该区域的高寒草甸被纵横交错的道路分割成许多破碎的斑块。根据道路宽度、土壤含水量及道路上的植被覆盖度,本研究设置了 3 个退化梯度:严重退化(记作 S1,其道路宽度为 2.5—3.0 m,土壤含水率为 18.2%—35.97%,道路植被覆盖度为 5%—50%,距道路 10 cm 处的植被盖度为 40%—78%)、中度退化(记作 S2,其道路宽度为 1.8—1.9 m,土壤含水率为 35.76%—64.21%,道路植被覆盖度为 65%—85%,距道路 10 cm

处的植被盖度为 68%—85%) 和轻度退化(记作 S3, 无道路干扰, 土壤含水率为 52.09%—67.06%, 植被盖度为 85%—100%)。各退化梯度的优势植物详见参考文献^[32]。2018 年以前, 研究区内高寒草甸作为夏季牧场使用, 同时受旅游活动的干扰; 自 2018 年始, 研究区的高寒草甸采用围栏封育的方式进行修复。

1.1.2 刈割实验

每个退化梯度设置 3 个重复样地(即选择 3 条同级别的道路), 在每个样地中, 于距路边 10 cm 处设置 1 个 1 m×10 m 的调查样带, 从样带中随机选取 3 个 1 m×1 m 的小样方进行刈割实验(图 1)。于 2018—2020 年的 7 月进行刈割, 植物留茬高度为 1 cm。每年在进行刈割前记录样方中的植物物种数、物种高度和投影盖度。

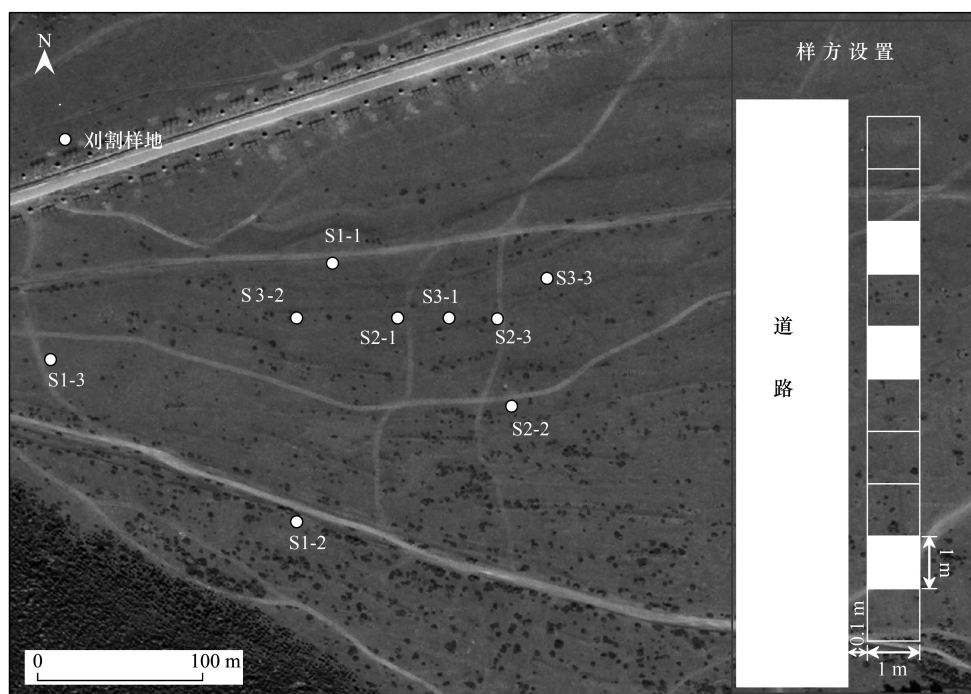


图 1 刈割实验设计示意图

Fig.1 The mowing experiment design

S1-1...S1-3: 严重退化梯度 S1 的三个重复样地; S2-1...S2-3: 中度退化梯度 S2 的三个重复样地; S3-1...S3-3: 轻度退化梯度 S3 的三个重复样地

1.2 数据处理

通过网络分析分析群落的复杂度和关键种。

植物群落网络构建分为三个步骤^[13]: (1) 计算植物种在群落中的重要值(IV), 其计算公式为: $IV = (RC + RH)/2$, 其中, RC 为相对盖度, RH 为相对高度^[33]; (2) 基于物种重要值, 计算物种间的 Pearson 相关系数 r ; (3) 将物种作为节点, 将相关性系数 r 达到显著性($\alpha = 0.05$)的种间连线作为边进行无向网络构建。用网络连通性指标衡量群落复杂度, 用模块化指标衡量群落组织程度。从群落结构维持的角度出发, 通常将网络中 Hub 值最大的节点(物种)确定为关键种^[34]。本研究将 Hub 值排在前 10 位的物种逐一剔除, 以分析高 Hub 值物种对群落结构的作用^[35], 从而验证关键种识别的准确性。本研究的网络分析在 Gephi 9.2 中完成。

1.3 统计分析

采用双因素方差分析分析退化程度和刈割对物种丰富度的影响; 采用线性回归分析探讨高 Hub 值物种剔除对群落连通性的影响, 以上分析均在 SPSS 26 中完成。采用 ANOSIM 分析草甸植物群落在不同退化程度和不同刈割时间上的差异, 该分析使用 Vegan 包在 R4.0.4 中完成。

2 结果与分析

2.1 草甸植物群落组成对刈割的响应特征

由表 1 可知,退化、刈割以及它们的交互作用对 S1、S2 和 S3 的植物丰富度有显著影响。刈割前(2018 年),S2 和 S3 的物种丰富度显著高于 S1($P<0.05$);刈割后,S1 的物种丰富度显著增加($P<0.05$),S2 和 S3 的物种丰富度无显著变化($P>0.05$)(图 2)。

表 1 退化和刈割对草甸物种丰富度的影响

干扰因素 Interference factor	<i>F</i>	<i>P</i>
退化梯度 Degradation gradient	13.550	0.000
刈割 Mowing	6.194	0.003
退化梯度×刈割 Degradation gradient×Mowing	2.834	0.026

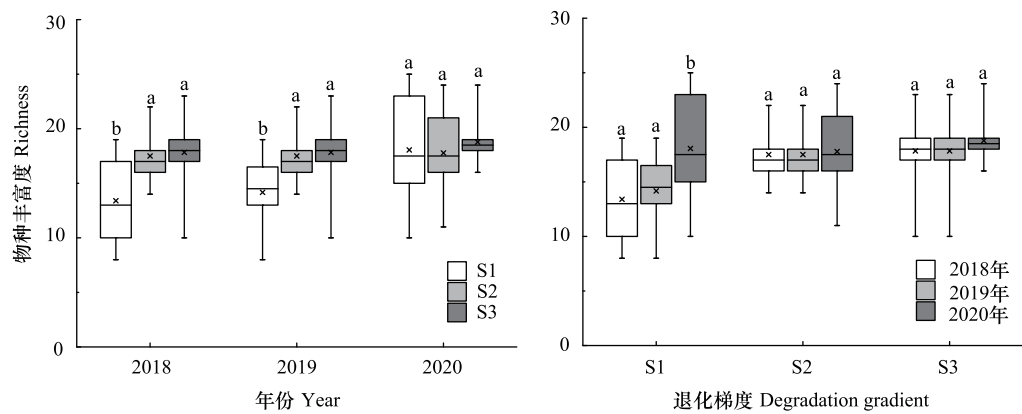


图 2 2018—2020 年退化梯度上草甸植物物种丰富度变化特征

Fig.2 Changes of species richness among different degradation gradients from 2018 to 2020

S1:严重退化 Severe degradation;S2: 中度退化 Moderate degradation;S3: 轻度退化 Slight degradation;不同小写字母表示显著差异

ANOSIM 分析表明,刈割前(2018 年),草甸植物群落组成在三个退化梯度间有显著差异;刈割后,植物群落组成在退化梯度间的差异性降低(表 2)。从单个退化梯度看,相较于 S2 和 S3,刈割后 S1 样地的植物群落组成变化最大(表 3)。

表 2 2018—2020 年的三个退化梯度之间的植物群落差异系数

Table 2 The difference coefficient of plant community among the three degradation gradients from 2018 to 2020							
	2018	2019	2020		2018	2019	2020
<i>R</i>	0.731	0.680	0.676	<i>P</i>	0.001	0.001	0.001

R;差异系数 Difference coefficient

表 3 2018—2020 年各退化梯度植物群落差异系数

Table 3 The difference coefficient of plant community in each degradation gradient from 2018 to 2020							
	S1	S2	S3		S1	S2	S3
<i>R</i>	0.734	0.685	0.699	<i>P</i>	0.001	0.001	0.001

S1:severe degradation 严重退化;S2:moderate degradation 中度退化;S3:slight degradation 轻度退化

2.2 草甸植物群落复杂度和组织程度对刈割的响应

刈割前(2018 年),草甸植物群落网络连通性(即植物群落复杂度)排序为:S1>S2>S3。植物群落网络模

块化指数(即植物群落组织程度)排序为: $S2>S3>S1$ 。刈割后, $S1$ 、 $S2$ 和 $S3$ 的群落连通性均先下降后增加(图 3、图 4)。群落组织程度的变化与群落复杂度相反,呈先增加后下降的特征(图 4)。

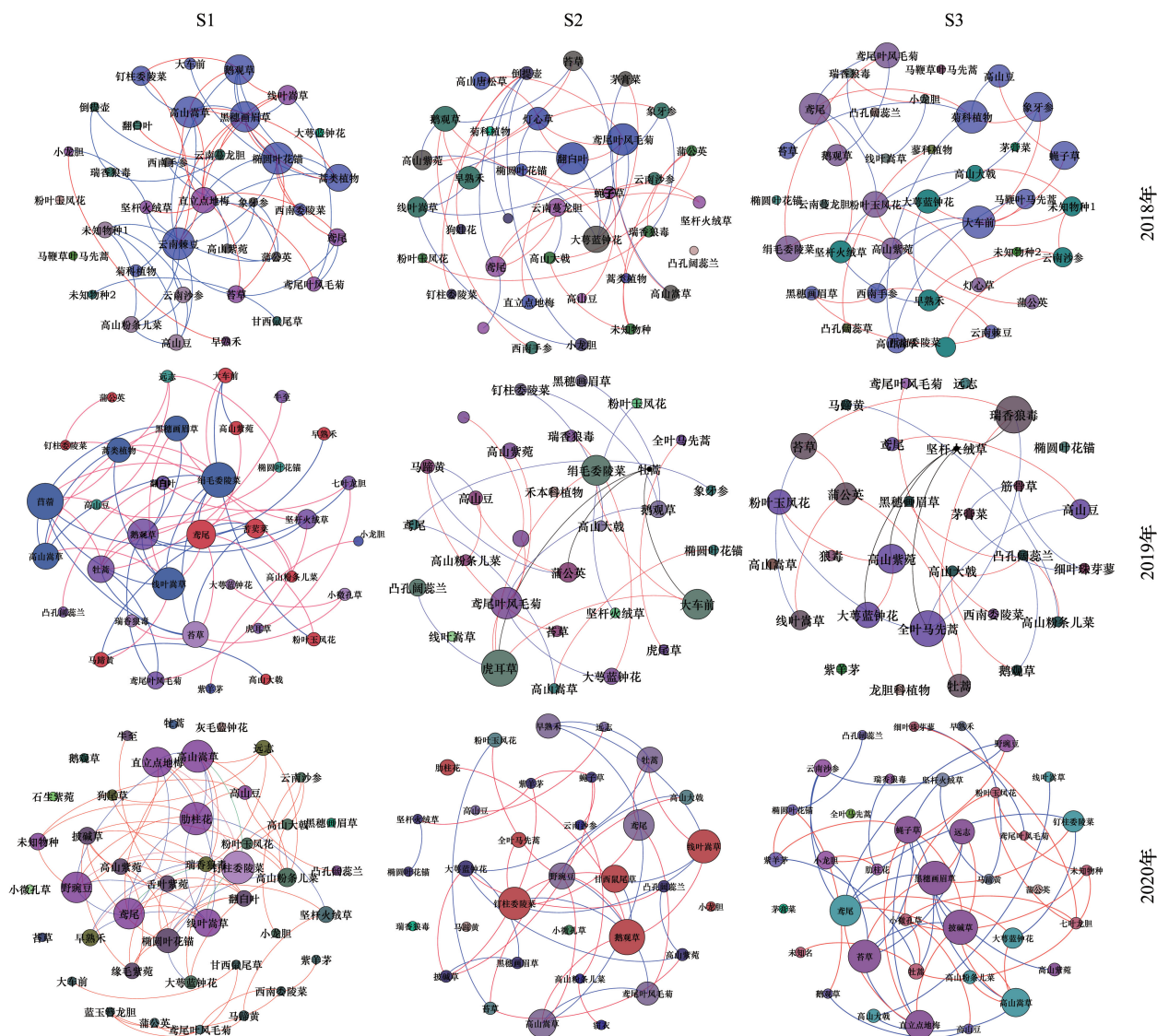


图 3 2018—2020 年三个退化梯度上的草甸植物群落网络

Fig.3 Networks of plant communities for each degradation gradient from 2018 to 2020

蓝线表示负相关关系,红线表示正相关关系

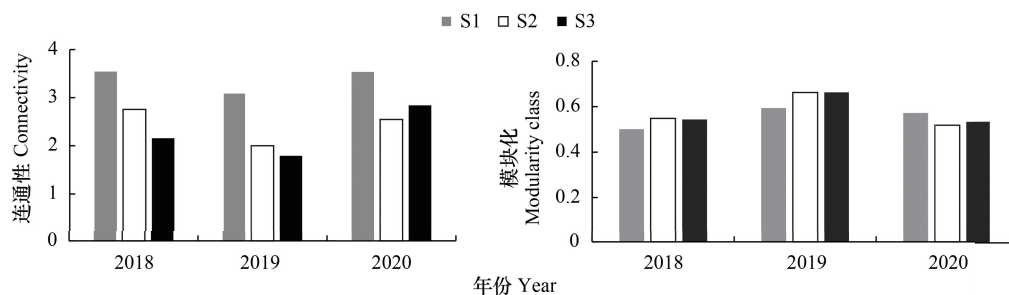


图 4 三个退化梯度植物群落连通性和模块化水平变化特征

Fig.4 Changes in connectivity and modularity class of plant communities at different degradation gradients

2.3 草甸植物群落关键种对刈割的响应

2018—2020 年, S1 样地的关键种变化为: 云南棘豆 (*Oxytropis yunnanensis*) → 云南棘豆 → 钉柱委陵菜 (*Potentilla saundersiana*); S2 样地的关键种变化为: 黑穗画眉草 (*Eragrostis nigra*) → 牡蒿 (*Artemisia japonica*) → 短颖披碱草 (*Elymus burchan-buddae*)。S3 样地的关键种变化为: 西南委陵菜 (*Potentilla fulgens*) → 坚杆火绒草 (*Leontopodium franchetii*) → 短颖披碱草 (图 3)。

将包括关键种在内的 Hub 值排序前 10 位的物种逐一剔除发现, 这些物种剔除对 S1、S2 和 S3 样地中植物群落连通性均造成了负面影响, 且被剔除物种的 Hub 值越大, 相应的群落连通性越差。特别地, 将 Hub 值最高的物种 (即关键种) 剔除后, 草甸植物群落的连通性最差 (图 5)。

3 讨论

青藏高原的高寒草甸植物物种丰富度会随退化程度加剧而下降^[36]。本研究中, 刈割前重度退化草甸的物种丰富度明显低于中度退化和轻度退化草甸, 其与现有研究结论一致。但刈割后, 重度退化草甸的植物物种数增加, 其他两个退化梯度的物种数无显著变化, 导致刈割后期三个退化梯度间物种丰富度没有差异。不同土壤养分状况下植物种间竞争强度的变化可能是导致该现象的原因。研究表明, 土壤养分供给对高寒地区植物物种多样性维持有重要作用^[37]。土壤养分供给充足时 (如健康高寒草甸), 草甸植物群落中物种数较多, 且植物种间关系复杂、稳定^[38], 因此物种丰富度对干扰表现出较强的抵抗能力。土壤养分供给不足会加剧植物种间竞争强度, 土壤养分争夺中占优的物种会压缩其他物种的生存空间, 最终导致群落中的物种数下降^[39—40]。当外界干扰打破此优势格局, 在土壤养分竞争中不占优的物种可通过拓展地上空间以占据更大的生态位^[41], 因此群落中的物种数可能会出现反弹。高寒草甸土壤养分随退化程度增加而下降^[42], 由此推论, 草甸植物对土壤养分的竞争强度也会随之加剧, 某些竞争力强的物种 (如狼毒等耐旱、耐贫瘠的物种) 往往在退化草甸中形成毒杂草的单优群落^[43]。本研究表明, 刈割减少退化草甸中优势物种的优势度时, 群落的物种丰富度有逐步增加的趋势。此外, 种间竞争可能是群落结构形成过程中最基本的内在驱动因素^[44—45], 物种数量变化可对群落的种间竞争格局产生影响^[44, 46]。本研究中, 刈割后重度退化样地的物种数明显增加, 导致该梯度植物群落的物种组成变化大于其他退化梯度。

植物群落物种丰富度与群落复杂度有很高的相关性^[47], 但根据植物群落构建的生态过滤机制, 在生存环境相对良好的中度退化或轻度退化情境下, 由于竞争过程缓慢以及短暂的竞争排除现象, 植物群落的物种数较多, 但群落复杂度不一定最高^[48]。本研究中, 刈割前重度退化草甸植物群落物种丰富度低, 其群落复杂度与其他两个梯度的草甸没有显著差别, 正印证了这个规律。

关键种维持生态系统的结构, 一旦关键种丧失, 系统结构将发生彻底变化^[49]。从这个基本认识出发, 本研究采用物种剔除的方式证明, 在理论层面通过网络分析识别关键种具有较高的可信度: 将关键种 (Hub 值最高的物种) 剔除后, 群落网络的连通性最低。功能性状是解释物种生态功能的重要视角^[50]。在高寒地区, 具有保水、土壤养分维持、耐干扰等功能性状的物种是潜在的关键种^[13]。本研究中, 重度退化草甸的关键种为耐牧、耐干扰的委陵菜属植物, 其耐牧和耐干扰特征可以延缓或阻止草甸进一步退化^[51—52], 另外是植株低矮、匍匐贴地生长、可固氮的豆科植物, 它们可以帮助其他物种在重度退化环境中生存^[53]。在中度和轻度退化样地中, 关键种具有直立高大等有利于占据更多生态位的形态特征, 它们在光的竞争中处于优势^[39, 54], 这可能利于维持群落种间竞争的平衡关系。从功能群 (根据牧草质量划分) 角度看, 本研究中重度退化草甸植物关键种均为杂类草, 其他两个退化草甸植物关键种在杂类草和禾本科之间转变。

4 结论

本研究表明滇西北地区重度退化草甸的植物物种丰富度、物种组成和群落复杂度对刈割干扰的响应敏感性高于中度退化和轻度退化, 这表明本研究的研究假设不成立, 即: 滇西北地区高寒草甸植物群落结构对刈割

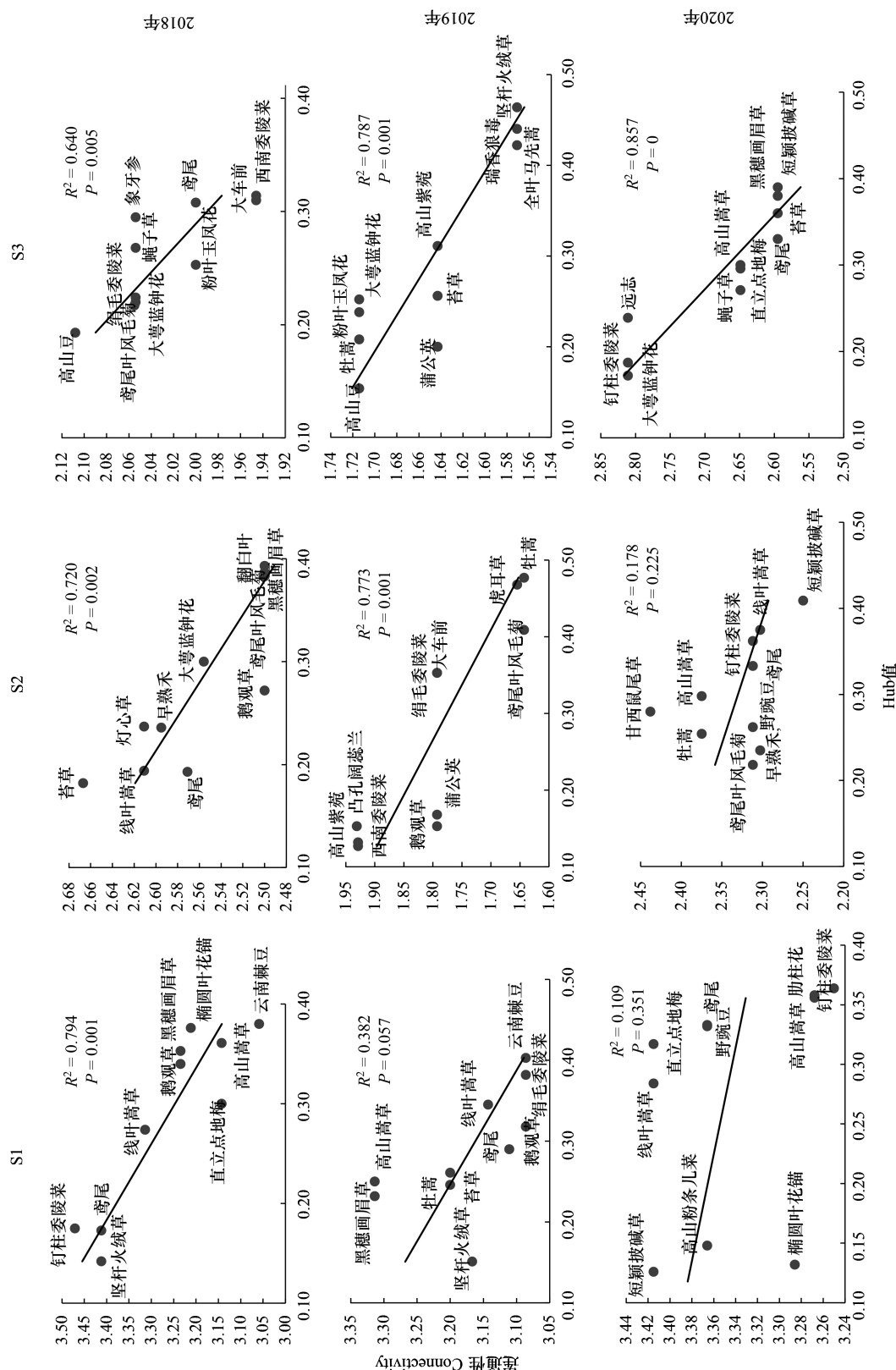


图5 2018—2020年各退化梯度剔除物种后群落网络连通性与Hub值的关系
 Fig. 5 The relationship between the network connectivity and hub value after species removing at each degradation gradient from 2018 to 2020
 S1: 严重退化 Severe degradation ; S2: 中度退化 Moderate degradation ; S3: 轻度退化 Slight degradation

干扰的响应敏感性可能随退化程度增加而上升。但各退化梯度上群落关键种的变化则可能表明了相反的结论。

参考文献 (References):

- [1] 孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 张德镒. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设. 地理学报, 2012, 67(1): 3-12.
- [2] 谢高地, 鲁春霞, 冷允法, 郑度, 李双成. 青藏高原生态资产的价值评估. 自然资源学报, 2003, 18(2): 189-196.
- [3] 孙建, 张振超, 董世魁. 青藏高原高寒草地生态系统的适应性管理. 草业科学, 2019, 36(4): 933-938.
- [4] 张骞, 马丽, 张中华, 徐文华, 周秉荣, 宋明华, 乔安海, 王芳, 余延娣, 杨晓渊, 郭婧, 周华坤. 青藏高原退化草地生态恢复: 退化现状、恢复措施、效应与展望. 生态学报, 2019, 39(20): 7441-7451.
- [5] 周丽, 张德罡, 负旭江, 董永平, 王加亭, 赵雅丽. 退化高寒草甸植被与土壤特征. 草业科学, 2016, 33(11): 2196-2201.
- [6] 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.
- [7] 陈乐乐, 施建军, 王彦龙, 马玉寿, 董全民, 侯宽宽. 高寒地区不同退化程度草地群落结构特征研究. 草地学报, 2016, 24(1): 210-213.
- [8] 李成阳, 张文娟, 赖焱敏, 彭飞, 陈小杰, 薛嫻, 王涛, 尤全刚, 杜鹤强. 黄河源区不同退化程度高寒草原群落生产力、物种多样性和土壤特性及其关系研究. 生态学报, 2021, 41(11): 4541-4551.
- [9] Herrera L, Sabatino M, Gastón A, Saura S. Grassland connectivity explains entomophilous plant species assemblages in an agricultural landscape of the Pampa Region, Argentina. Austral Ecology, 2017, 42(4): 486-496.
- [10] Gouveia C, Mórén Á, Jordán F. Combining centrality indices: maximizing the predictability of keystone species in food webs. Ecological Indicators, 2021, 126: 107617.
- [11] Meyer J M, Leempoel K, Losapio G, Hadly E A. Molecular ecological network analyses: an effective conservation tool for the assessment of biodiversity, trophic interactions, and community structure. Frontiers in Ecology and Evolution, 2020, 8: 588430.
- [12] 刘菊红, 郝敦元, 韩国栋, 王忠武, 钱进. 短花针茅荒漠草原植物的群落组织力及其对重牧的响应. 生态环境学报, 2017, 26(7): 1093-1099.
- [13] Zhang Y, Gao Q Z, Ganjurjav H, Dong S K, Zheng Q Z, Ma Y D, Liang K M. Grazing exclusion changed the complexity and keystone species of alpine meadows on the Qinghai-Tibetan Plateau. Frontiers in Ecology and Evolution, 2021, 9: 638157.
- [14] 徐满厚, 刘敏, 薛嫻, 翟大彤, 彭飞, 尤全刚, 刘忠权. 增温、刈割对高寒草甸植被物种多样性和地下生物量的影响. 生态学杂志, 2015, 34(9): 2432-2439.
- [15] 张涛. 藏北高寒草甸土壤和植被对外源碳、氮添加及围封、刈割的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2016.
- [16] 牛钰杰, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 杜国祯, 花立民. 放牧干扰下高寒草甸物种和生活型丰富度与地上及地下生物量的关系. 生态学报, 2018, 38(8): 2791-2801.
- [17] 单贵莲, 初晓辉, 陈功, 谢勇, 袁福锦, 尹海燕. 滇西北高山草甸土壤养分及酶活性对放牧和封育的响应. 中国草地学报, 2018, 40(4): 82-87.
- [18] 朱珏, 张彬, 谭支良, 王敏. 刈割对牧草生物量和品质影响的研究进展. 草业科学, 2009, 26(2): 80-85.
- [19] 徐然然, 杨天辉, 常生华, 刘永杰, 贾倩民, 侯扶江. 多次刈割对黄土高原地区燕麦干草产量和营养品质的影响. 草业科学, 2019, 36(12): 3120-3129.
- [20] Liu Y Z, Miao R H, Chen A Q, Miao Y, Liu Y J, Wu X W. Effects of nitrogen addition and mowing on reproductive phenology of three early-flowering forb species in a Tibetan alpine meadow. Ecological Engineering, 2017, 99: 119-125.
- [21] 赵京东, 宋彦涛, 徐鑫磊, 乌云娜. 施氮和刈割对辽西北退化草地牧草产量和品质的影响. 草业学报, 2021, 30(8): 36-48.
- [22] 祝延成. 羊草生物生态学. 长春: 吉林科学技术出版社, 2004: 454-454.
- [23] 赵鸿怡, 张勇, 崔媛, 郑秋竹, 田昆, 黄晓霞. 退化梯度上滇西北高山草甸植物群落的补偿生长能力. 草业科学, 2020, 37(6): 1025-1034.
- [24] 闫瑞瑞, 张宇, 辛晓平, 卫智军, 乌仁其其格, 郭美兰. 刈割干扰对羊草草甸草原植物功能群及多样性的影响. 中国农业科学, 2020, 53(13): 2573-2583.
- [25] 王玉琴, 王宏生, 宋梅玲, 鲍根生. 秋季刈割对高寒退化草地植被和土壤生态属性的影响. 中国草地学报, 2020, 42(3): 61-69.
- [26] 张璐璐, 周晓松, 李英年, 袁芙蓉, 樊瑞俭, 朱志红. 刈割、施肥和浇水对矮嵩草补偿生长的影响. 植物生态学报, 2011, 35(6): 641-652.
- [27] 王明玖, 李青丰, 青秀玲, 李景环. 刈割处理对贝加尔针茅草原植物生长与繁殖状况的影响 I. 当年处理的效果及对返青状况的影响. 内蒙古农业大学学报, 2002, 23(1): 20-28.
- [28] 刘钟龄. 中国草地资源现状与区域分析. 北京: 科学出版社, 2017.

- [29] 杨艳林. 基于遥感技术的香格里拉草地退化研究[D]. 昆明: 云南师范大学, 2019.
- [30] 田昆, 郭军辉, 杨宇明. 高原湿地保护区生态结构特征及功能分区研究与实践. 北京: 科学出版社, 2009.
- [31] 刘振亚, 张晓宁, 李丽萍, 王行, 张赟, 孙梅, 肖德荣. 大气增温对滇西北高原典型湿地湖滨带优势植物的光和 CO₂ 利用能力的影响. 生态学报, 2017, 37(23): 7821-7832.
- [32] 赵鸿怡, 熊万友, 岳海涛, 杨苑君, 曾昊, 崔媛, 黄晓霞, 张勇. 退化梯度上滇西北高寒草甸植物地上形态及生物量变化特征. 生态学报, 2020, 40(16): 5698-5707.
- [33] 郭倩. 草地群落植物种等级划分及重要值方法改进[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- [34] Hale S L, Koprowski J L. Ecosystem - level effects of keystone species reintroduction: a literature review. Restoration Ecology, 2018, 26(3): 439-445.
- [35] Zheng H P, Yang T J, Bao Y Z, He P P, Yang K M, Mei X L, Wei Z, Xu Y C, Shen Q R, Banerjee S. Network analysis and subsequent culturing reveal keystone taxa involved in microbial litter decomposition dynamics. Soil Biology and Biochemistry, 2021, 157: 108230.
- [36] 杨元武, 李希来, 周旭辉, 祁银姐, 师月英, 李成一, 周华坤. 高寒草甸植物群落退化与土壤环境特征的关系研究. 草地学报, 2016, 24(6): 1211-1217.
- [37] Li S, Dong S K, Shen H, Han Y H, Zhang J, Xu Y D, Gao X X, Yang M Y, Li Y, Zhao Z Z, Liu S L, Zhou H K, Dong Q M, Yeomans J C. Different responses of multifaceted plant diversities of alpine meadow and alpine steppe to nitrogen addition gradients on Qinghai-Tibetan Plateau. Science of the Total Environment, 2019, 688: 1405-1412.
- [38] 曹广民, 龙瑞军. 放牧高寒嵩草草甸的稳定性及自我维持机制. 中国农业气象, 2009, 30(4): 553-559.
- [39] Gilad O. Competition and competition models//Jørgensen S E, Fath B D, eds. Encyclopedia of Ecology. Amsterdam: Elsevier, 2008: 707-712.
- [40] Wang C Y, Wei M, Wu B D, Wang S, Jiang K. Alpine grassland degradation reduced plant species diversity and stability of plant communities in the Northern Tibet Plateau. Acta Oecologica, 2019, 98: 25-29.
- [41] 陈书燕, 徐瑾, 王刚, 张甲林, 肖洒. 竞争与正相互作用对物种间特性差异的反应模式. 兰州大学学报: 自然科学版, 2009, 45(2): 48-54.
- [42] 蔡晓布, 张永青, 邵伟. 不同退化程度高寒草原土壤肥力变化特征. 生态学报, 2008, 28(3): 1034-1044.
- [43] 王福山, 何永涛, 石培礼, 牛犇, 张宪洲, 徐兴良. 狼毒对西藏高原高寒草甸退化的指示作用. 应用与环境生物学报, 2016, 22(4): 567-572.
- [44] 许驭丹, 董世魁, 李帅, 沈豪. 植物群落构建的生态过滤机制研究进展. 生态学报, 2019, 39(7): 2267-2281.
- [45] Yang J, Zhang G C, Ci X Q, Swenson N G, Cao M, Sha L Q, Li J, Baskin C C, Slik J W F, Lin L X. Functional and phylogenetic assembly in a Chinese tropical tree community across size classes, spatial scales and habitats. Functional Ecology, 2014, 28(2): 520-529.
- [46] 柴永福, 岳明. 植物群落构建机制研究进展. 生态学报, 2016, 36(15): 4557-4572.
- [47] 刘小丹, 李瑞, 张克斌, 艾哈迈德·比拉勒. 半干旱区人工封育草场植物群落物种多样性与复杂性研究——以宁夏盐池为例. 生态环境学报, 2014, 23(7): 1093-1101.
- [48] 李镇清. 中国东北样带(NECT)植物群落复杂性与多样性研究. 植物学报, 2000, 42(9): 971-978.
- [49] Paine R T. A note on trophic complexity and community stability. The American Naturalist, 1969, 103(929): 91-93.
- [50] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.
- [51] 陈愉. 川西北高寒草甸草地植被退化演替趋势及土壤养分变化研究[D]. 雅安: 四川农业大学, 2006.
- [52] 许曼丽, 朱志红, 李英年, 周晓松, 李晓刚. 高寒矮嵩草草甸 4 种主要植物补偿生长变化与耐牧性比较研究. 中国农学通报, 2012, 28(20): 7-16.
- [53] 牛书丽, 蒋高明. 豆科植物在中国草原生态系统中的地位及其生理生态研究. 植物学通报, 2004, 21(1): 9-18.
- [54] 魏斌, 陆妮, 李佳琪, 赵敏, 于应文. 封育对高寒草甸植物群落构成及生态位特征的影响. 西北植物学报, 2017, 37(5): 983-991.