DOI: 10.20103/j.stxb.202309222054
林丽,兰玉婷,李本措,司梦可,樊博,张法伟,李以康,曹广民,李杰霞.高寒嵩草草甸稳态特征及退化演替过程.生态学报,2024,44(22):10178-10188.
Lin L, Lan Y T, Li B C, Si M K, Fan B, Zhang F W, Li Y K, Cao G M, Li J X.Study on steady-state characteristics and degradation succession process of Alpine *Kobresia* Meadow.Acta Ecologica Sinica,2024,44(22):10178-10188.

高寒嵩草草甸稳态特征及退化演替过程

林 丽[1,2],兰玉婷[1],李本措[1],司梦可[1],樊 博[1],张法伟[1],李以康[1],曹广民[1],李杰霞[1,*]
1 青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站和中国科学院高原生物适应与进化重点实验室,中国科学院西北高原生物研究所,西宁 810008
2 中国地质调查局西宁自然资源综合调查中心,西宁 810000

摘要:系统构件因子对干扰响应与适应过程是明晰生态系统稳定性维持及稳态转化的基础和核心,对退化生态系统修复研究具有重要的理论指导意义。以高寒嵩草草甸退化演替模式序列为研究对象,探讨不同演替稳态植物群落数量特征、土壤养分特征、下垫面特征同退化演替的协同变化关系,研究发现:(1)高寒嵩草草甸退化演替过程中植物、土壤、下垫面特征对退化响应具有异步性,其中起负反馈效应的因子对系统特征稳定性的维持具有重要意义,是导致系统特征出现平台期的主要原因。(2)由于高寒嵩草草甸不同构件因子对退化响应的敏感性不同,导致高寒嵩草草甸随退化程度的加深,对退化响应敏感的因子逐渐被非敏感因子取代,进而造成系统稳态的转化和系统总体特征在整个退化演替中的阶梯性变化。因此,高寒嵩草草甸构件因子对退化干扰的异步性响应过程和负反馈效应维持了平台期系统特征的相对稳定,但在退化演替过程中,随着维持系统特征稳定的非敏感性因子逐渐被取代,系统将发生稳态转化。

关键词:高寒嵩草草甸;生态系统稳定性;退化演替;状态转化

Study on steady-state characteristics and degradation succession process of Alpine *Kobresia* Meadow

LIN Li[1,2], LAN Yuting[1], LI Bencuo[1], SI Mengke[1], FAN Bo[1], ZHANG Fawei[1], LI Yikang[1], CAO Guangmin[1], LI Jiexia[1,*]
1 *Qinghai Haibei National Field Research Station of Alpine Grassland Ecosystem and Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining* 810008, *China*
2 *Xining Center of Natural Resources Comprehensive survey, China Geological Survey, Xining* 810000, *China*

Abstract: The system response and adaptation under disturbance is the basis and core in clarifying the study of ecosystem stability maintenance and steady-state transformation, and has significance theoretical guiding for the restoration of degraded ecosystem. In order to determine the response process of each component factor and the overall characteristics in different steady stages in the Alpine *Kobresia* Meadow degradation succession process, and discuss the mechanism in ecosystem stability maintenance under the interference condition, a series of investigations and experiments were carried out on core distribution region of the Alpine *Kobresia* Meadow in Qinghai, and the characteristics of plant communities, soil nutrient contents, soil biological crust and mattic epipedon as representative index were discussed in the research. The results showed: constituents of plant-soil system in different steady stages of the Alpine *Kobresia* Meadow was asynchronous in response to degradation, and the asynchronous response effect resulted in the system characteristics relative stability in

基金项目:青海省科技厅青年项目(2023-ZJ-967Q);2023 年度青海省"昆仑英才·高端创新创业人才"培养拔尖人才项目[青人才字(2024)1 号]
收稿日期:2023-09-22; **网络出版日期**:2024-08-22
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: lijx@nwipb.cas.cn

different platform periods in degradation succession process and led the overall characteristics of system into the stabilization. For example, plant functional groups maintained the overall characteristics of the ecosystem in stable by adjusting the proportion of components and structures of the plant community in the process of degeneration succession. While the component characteristics of plant-soil system maintained the overall characteristics of plant community in different steady stages in dynamic balance through adjusting the characteristics of soil nutrient, soil-microbial crust and soil-surface in asynchronous feedback to degradation. In addition, the sensitivity of component factors could be changed in degradation steady stages, and the non-sensitive component factors in eco-system could be gradually replaced to the sensitive component factors with the degree of degradation deepens, which was the main reason for steady-state transformation. Therefore, the Alpine *Kobresia* Meadow maintained stabilization through the asynchronous responses and negative feedback effects of different component factors to degradation, and the negative feedback factors were the core to maintain the stability of the system in Alpine *Kobresia* Meadow degradation process. However, when the disturbance exceeded the threshold range of non-sensitive factors of plant-soil system in degradation process, the non-sensitive factors could also be transformed into sensitivity factors, resulting in the transformation of ecosystem out-of-balance, and resulting in the meadow undergo steady-state transformation. Therefore, the factors with negative feedback effect in the degradation were the key to maintain the ecosystem in stabilization, and the reduction the number of negative feedback effect factors is easy to increase the risk of steady-state transformation in the ecosystem.

Key Words: alpine *Kobresia* meadow; ecosystem stability; grassland degradation succession; state regime shift

草地生态系统占陆地总面积的33.5%,是陆地生态系统中最为显著的地理单元[1]。中国是世界第二草原大国[2],中国草地生态系统主体分布在北方寒旱区,该区也是我国畜牧业生产的重要基地[3],其植被健康水平及生态系统的稳定性维持能力不但影响当地农牧民的生产生活,同时对我国风、旱、涝、沙尘暴、水土流失等自然灾害的发生及危害程度亦具有重大影响[4]。

自20个世纪80年代以来,受到气候变化和人类不合理干扰的影响,中国北方草地发生了大面积退化,其退化的总体特征表现为草地生产服务功能降低、草地自稳定性维持功能下降、群落建群种或优势种发生替代性转化、草地水分潴留及养分循环受限,并出现了以居民点为中心植被呈辐射状分布的异速退化过程,以及相同地理和气候单元下植物群落多稳态共存特征[5—7]。植物地理学经典理论认为,相同地理和气候单元下容易形成相同的植被类型,但多项研究发现,中国北方草地以居民点为中心或以家庭牧场为单元形成植物群落多稳态共存景观的主要原因为放牧强度的分异[8—12]。过度放牧可以通过家畜的采食、践踏和粪尿回归改变生态系统水热潴留及分配,影响生态系统养分循环及储存,改变植物群落构建模式和组成结构,引起生态系统结构和功能的改变及稳态转化[9—12]。

关于生态系统稳定性维持及稳态转化的研究一直是生态系统研究的热点和焦点[5]。稳定性的概念源于牛顿力学,最初是指物质系统维持平衡的性质(即静态稳定性,主要用于分析静态物质系统受干扰后回到初态的过程和能力),后逐步发展为运动稳定性。植物群落的稳定性隶属于运动稳定性,其稳定性一般是指系统在干扰条件下维持特征稳定的能力或受到干扰后恢复到原有状态的能力[13],因此,植物群落稳定性维持强调系统对干扰的负反馈效应。

自20世纪以来演替一直是生态学研究中最具生命力的论题,植物群落演替研究通常以生态系统对干扰响应的轨迹为基础,探讨系统构件从量变到质变的过程,其实质是系统稳态转化与稳定性维持博弈的结果[14]。演替理论的研究起源于19世纪初,其理论发展和成熟阶段主要集中于20世纪后半叶,而此时的研究成果也奠定了当代演替理论的基础。根据不同研究者关注点、研究对象、研究尺度大致可以将演替理论分为四类:第一类演替理论关注的研究对象处于较大的时空尺度下;演替过程一般会经历裸地、迁移、定居、反应,最后演替成为气候顶级群落;整个演替过程具有渐进性、有序性和方向性;代表理论为促进理论、生态系统发

展理论等。第二类理论关注的研究对象处于微时空尺度下;其演替序列受到生态系统异源性的影响而表现出不确定性和不可预知性,但演替过程总体遵循从个体小、生长快、寿命短的群落向个体大、生长慢、寿命长的群落演替;其代表性理论为初始植物区系学说等。第三类理论主要关注植物个体在演替过程中生存策略的变化,该类理论认为植物群落稳定性维持和稳态转化取决于原优势种/建群种对限制性资源的忍耐力,演替过程从 R 对策植物(利用临时资源的植物),经由 C 对策植物(利用丰富资源的植物),最终演替成为 S 对策植物(对贫瘠资源忍耐力最强的植物);其代表性理论为忍耐作用学说、资源比例学说、适应对策演替理论等。第四类理论主要关注植物群落演替的研究方法,该类理论以生态系统等级特征为基础,从植物群落的演替过程及其发生学机制探讨系统稳定性维持、稳态转化及演替方向,其代表理论包括等级演替理论等[5]。

高寒嵩草草甸是青藏高原放牧生态系统的主体,其退化演替过程、退化驱动力等符合北方草地退化演替的一般规律[12],但受到其所处环境特殊等因素的影响,其退化演替稳态及系统构件特征亦具鲜明个性。首先,高寒嵩草草甸在过度放牧条件下容易改变植物光合产物在地上地下的分配比[9],并在植物群落生长可塑性的影响下[10],造成植物根系的超补偿生长及表聚生长,导致草毡表层的加厚、开裂,并在冻融、雨水冲刷及鼠类挖掘等作用下形成剥蚀型高寒嵩草草甸[9,11];其次,高寒嵩草草甸在家畜过度采食和践踏作用下容易导致土壤紧实度、根冠比、土壤中土-水-气三相特征、地表水文及土壤-生物结皮特征的改变,加剧植物-土壤系统水分和养分的供求失衡[11—12];第三,过度放牧作为相同地理及气候单元下植物群落演替的主要驱动力,其在改变植物群落组成结构的同时,易导致系统中其他生物环境因子的协同演化[15—16]。但此过程中,各构件因子的演化过程及其对系统稳定性维持及稳态转化机制的研究相对薄弱。

基于此,本研究在前期研究的基础之上,以《高寒小嵩草草甸退化演替状态评估》(DB63/T1413—2015)和《高寒嵩草草甸退化状态评估》(DB63/T1414—2015)地方标准为草地稳态划分依据,以高寒嵩草草甸退化过程建群种/功能群替代规律为研究主线,通过分析高寒嵩草草甸不同退化稳态植物群落、土壤养分、下垫面土壤-微生物结皮及根系主要分布层次根土比特征,研究高寒嵩草草甸退化演替稳态特征,探讨高寒嵩草草甸稳态转化过程,以期为高寒嵩草草甸稳定性维持及稳态转化机制研究提供数据支撑。

1 材料与方法

1.1 样地的选择

以青海省气象台站 1962—2012 年≥0℃积温和年降雨量为基础,采用气候-土地-植被综合顺序分类法确定寒冷潮湿冻原、高山草甸类植被所在区域,并以此为基础结合实际调查数据确定高寒嵩草草甸实际采样点,共计 109 个。研究样地气候和地理特征主要为,海拔高度处于 3200—4500 m 范围,地形选择滩地或坡度小于 5°的山前地带;年积温 659.1—1228.4℃;年降雨量 257.5—693.7 mm[16—19](图 1)。

1.2 植物样品的采集及下垫面特征的调查

草毡表层及下垫面特征数据的采集:采样区域见图 1,采样时间为 2008 年 4 月(高寒嵩草草甸冻融作用最为强烈的时期,该时期也是识别草地微斑块特征最为明显的时期)。测定指标包括:1)根土比采用容量法,测定深度为 0—10 cm,每样地 6 个重复;2)草毡表层厚度采用直接测量法,每样地 6 个重复;3)死亡或休眠生物结皮盖度采用目测法,样方面积为 25 cm×25 cm,每个样地 3 条样线,每条样线 5 个重复[17]。

植物群落特征数据采集:采样区域见图 1,采样时间为 2011—2012 年 8—9 月。根据高寒小嵩草草甸退化状态评估(青海省地方标准,DB63/T1413—2015)和高寒嵩草草甸退化状态评估(青海省地方标准,DB63/T1414—2015),以及群落成员型特征和草毡表层特征,将青海省高寒嵩草草甸划分成 7 个稳态,分别为禾本科-矮嵩草草甸、矮嵩草草甸、矮嵩草-小嵩草草甸、小嵩草草甸草毡表层加厚期、小嵩草草甸草毡表层开裂期、小嵩草草甸草毡表层剥蚀期、黑土滩-杂类草草甸。不同稳态植物群落数量特征以功能群数量特征表示,被监测的功能群主要包括禾本科(Gramineae)功能群、莎草科(Cyperaceae)功能群、豆科(Leguminosae)功能群、杂类草(Forbs)功能群和灌丛(Shrub)功能群。地上生物量特征采用标准样方收获法,样方面积为 50 cm×

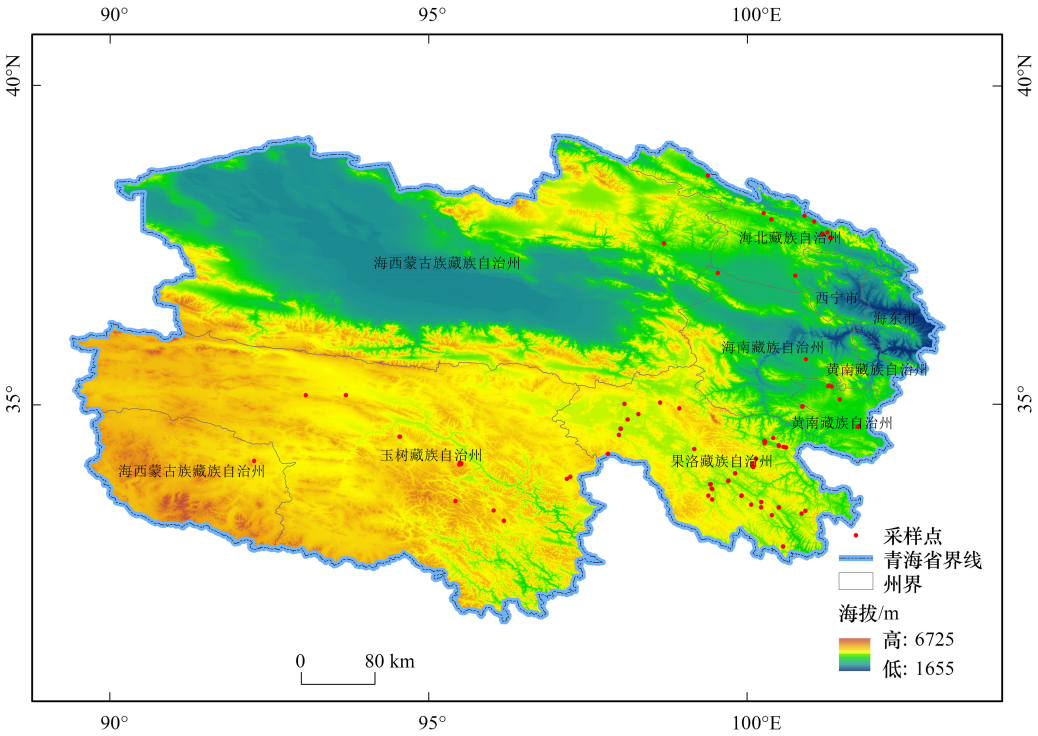

图 1　样品采集地点

Fig.1　Sampling plots

50 cm,功能群盖度采用目测法[20],每个样地每指标 5 个重复。

土壤样品的采集:采样区域见图 1,采样时间为 2011—2012 年 8—9 月,土壤样品采集采用分层采样法,采样深度为 0—10 cm、10—20 cm、20—30 cm、30—40 cm,每样地 6 个重复。容重测定采用环刀法(V = 100 cm^3),采样深度同土壤样品采样深度相同,每样地每层次 6 个重复[20]。

1.3　土壤样品的测定及计算

土壤全碳和植物碳含量测定采用元素分析仪(Elementar Vario EL Cube elemental analyzer, Elementar Inc., Hesse, Germany)。土壤无机碳含量测定采用气量法(Eijkelkamp Instruments Inc., EN Giesbeek, Netherlands)。

土壤有机碳含量计算公式:

$$OC = TC - IC$$

式中,OC 代表有机碳含量,TC 代表总碳含量,IC 代表无机碳含量。

土壤有机碳储量计算采用公式:

$$S = \sum_{i=1}^{j} C_i \times V_i$$

式中,S 代表有机碳储量,C_i代表每层土壤有机碳含量,V_i代表该层土壤容重。

1.4　数据的统计分析

数据的整理和分析采用 SPSS(version 19.0; IBM, Armonk, NY, USA)。植物群落数量特征采用功能群盖度、地上生物量干重和重要值表征。其中,重要值采用功能群相对地上生物量和相对盖度的算术平均值表征[20]。草毡表层厚度和生物结皮盖度及植物-土壤养分储量特征的统计分析采用多因素方差分析及回归分析,显著性系数为 0.05 或 0.01,其中差异显著为 P<0.05,差异极显著为 P<0.01。不同构件因子特征的变异系数=(标准偏差/算术平均值)×100。

2 结果与分析

2.1 高寒嵩草草甸演替稳态植物群落数量特征

高寒嵩草草甸退化演替过程伴随着可食性牧草地上生物量的阶段性降低,且不同功能群沿高寒嵩草草甸退化演替过程的变化规律不同。

随着高寒嵩草草甸退化程度的加深,其植物群落演替模式序列和方向为禾本科-矮嵩草草甸→矮嵩草草甸→矮嵩草-小嵩草草甸→小嵩草草甸草毡表层加厚期→小嵩草草甸草毡表层开裂期→小嵩草草甸草毡表层剥蚀期→黑土滩-杂类草草甸。禾本科地上总盖度随着退化程度的加深呈一元线性降低趋势,其回归曲线斜率为-5.580,截距为 40.188,回归系数为 0.9655(P<0.01),由回归曲线推断,禾本科在该退化演替序列中最大盖度约为 40% 左右。禾本科地上生物量随退化程度的加深呈指数降低趋势,其回归曲线为 $y = 141.52 \times 10^{-0.534x}$,回归系数为 0.9265($P$<0.01)。且在高寒嵩草草甸退化演替过程中禾本科功能群地上生物量在禾本科-矮嵩草草甸和矮嵩草草甸中显著高于其他稳态;而从矮嵩草-小嵩草草甸开始,随着退化程度的加深,禾本科功能群地上生物量呈波动性降低过程(图 2)。禾本科重要值随着退化程度的加深呈阶梯性下降趋势,以禾本科功能群重要值在不同演替稳态间的差异为依据,大致可以将高寒嵩草草甸退化演替中禾本科功能群特征变化划分成 3 个平台期,第一平台期主要出现在禾本科-矮嵩草草甸、矮嵩草草甸;第二平台期主要出现在矮

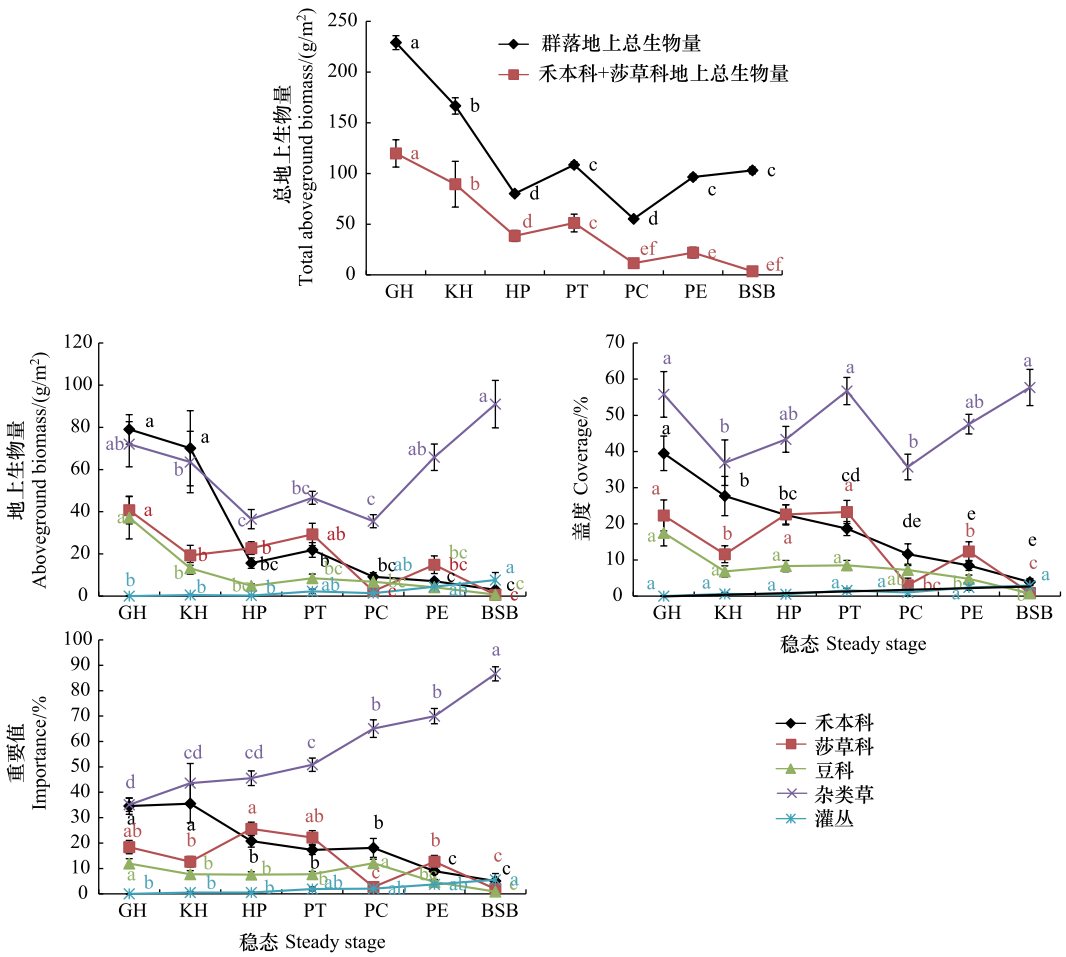

图 2 不同退化稳态禾本科功能群特征

Fig.2 Characteristics of different degraded stable Gramineae communities

GH:禾本科-矮嵩草草甸;KH:矮嵩草草甸;HP:矮嵩草-小嵩草草甸;PT:小嵩草草甸草毡表层加厚期;PC:小嵩草草甸草毡表层开裂期;PE:小嵩草草甸草毡表层剥蚀期;BSB:黑土滩-杂类草草甸(下同)。小写字母不同表示构件因子在演替稳态之间差异显著

嵩草-小嵩草草甸、小嵩草草甸草毡表层加厚期、小嵩草草甸草毡表层开裂期;第三平台期主要出现在小嵩草草甸草毡表层剥蚀期和黑土滩-杂类草草甸,且禾本科重要值在退化演替中的变异系数小于该功能群地上总生物量和盖度的变异系数。

随着高寒嵩草草甸退化程度的加深,莎草科功能群数量特征呈先增加后降低趋势,其中,盖度最高值出现在小嵩草草甸草毡表层加厚期,地上生物量最高值出现在禾本科-矮嵩草草甸;重要值最高值出现在矮嵩草-小嵩草草甸,且当群落演替成为矮嵩草-小嵩草草甸和小嵩草草甸草毡表层加厚期时,莎草科功能群地上生物量对优良牧草(以禾本科和莎草科地上生物量之和评价)的贡献率分别达到 59.3%和 57.2%,较前两个演替稳态(禾本科-矮嵩草草甸和矮嵩草草甸)提高了 68.3%—174.0%,使其数量特征超过禾本科功能群成为群落中可食性牧草的优势类群,实现了莎草科功能群对禾本科功能群地位的取代。但由于此时莎草科功能群在群落中地位的提升主要以水平拓展为主(以增加盖度为主),导致从矮嵩草-小嵩草草甸开始高寒嵩草草甸优良牧草的产量处于(3.6±1.1) g/m^2—(51.1±8.8) g/m^{2}范围,远低于禾本科-矮嵩草草甸的(119.8±13.4) g/m^{2}和矮嵩草草甸的(89.4±22.5) g/m^2(图 2)。此外,由于莎草科功能群地上生物量在禾本科-矮嵩草草甸、矮嵩草草甸、矮嵩草-小嵩草草甸、小嵩草草甸草毡表层加厚期中被维持在一定水平((19.3±4.7) g/m^2—(40.7±6.5) g/m^2),导致这几个演替稳态随着退化程度的加深,植物群落地上总生物量和可食性牧草生物量变化率较低。但系统的这种自稳定性维持能力有限,当草地退化成为小嵩草草甸草毡表层开裂期时,随着退化程度的加深,可食性牧草地上生物量开始急剧降低,使得杂类草功能群取代莎草科功能群,草地演替成为黑土滩-杂类草草甸。

高寒嵩草草甸退化演替过程中杂类草功能群总体变化特征为地上生物量先降低后升高、盖度波动变化、重要值持续升高等。从杂类草功能群重要值在退化演替中的变化速率上看,存在四个平台期:第一个平台期主要处于禾本科-矮嵩草草甸;第二平台期主要处于矮嵩草草甸、矮嵩草-小嵩草草甸和小嵩草草甸草毡表层加厚期;第三平台期主要处于小嵩草草甸草毡表层开裂期和小嵩草草甸草毡表层剥蚀期;第四个平台期主要处于黑土滩-杂类草草甸(图 2)。

随着高寒嵩草草甸退化程度的加深,豆科功能群盖度和生物量呈持续降低趋势,而重要值呈先降低,再升高,而后降低的变化趋势(图 2)。

随着高寒嵩草草甸退化程度的加深,灌丛功能群数量特征呈弱增高趋势,其在禾本科-矮嵩草草甸中为偶见类群,但其在其他稳态中广泛存在,平均盖度低于(2.9±1.2)%,其重要值在群落中最低。

2.2　高寒嵩草草甸退化演替过程植物群落根土比特征

本研究中根土比是指单位土体中根系体积同土壤体积之比。研究发现随退化演替程度的加深,高寒嵩草草甸不同稳态根土比呈先增高后降低趋势,第一个平台期出现在禾本科-矮嵩草草甸(GH)和矮嵩草草甸(KH),第一个快速增长期起始于矮嵩草草甸(KH),经由小嵩草-矮嵩草草甸(HP)和小嵩草草甸草毡表层加厚期(PT),在小嵩草草甸草毡表层开裂期(PC)达到峰值,在这一过程中根土比呈一元线性增加趋势,其斜率为 0.4506,截距为 0.1718,回归系数为 0.9838(P<0.05);快速下降期起始于小嵩草草甸草毡表层开裂期(PC),经由小嵩草草甸草毡表层剥蚀期(PE),在黑土滩-杂类草草甸(BSB)时达到整个演替序列的最低点,该过程根土比呈一元线性递减趋势,其回归曲线的斜率为-0.7057,截距为 2.7572,回归系数为 0.9038(P<0.05)(图 3)。

2.3　高寒嵩草草甸草毡表层厚度特征

草毡表层是高寒嵩草草甸土壤剖面的特有诊断层,它同草地的碳汇,水源涵养,养分潴留、转化和供给等功能密切相关。本研究中草毡表层厚度随草地退化程度的加深呈单峰曲线变化。从禾本科-矮嵩草草甸(GH)到小嵩草草甸草毡表层开裂期(PC)的退化过程中,草毡表层厚度呈一元线性升高趋势,其斜率为 0.4589,截距为 2.5395,回归系数为 0.9767(P<0.05)。依据植物群落演替稳态同其下垫面特征的协同变化关系分析,当高寒嵩草草甸演替成为以小嵩草(*K. pygmaea*)为建群种、禾本科为伴生种的稳态时,草甸地表一般

会出现一定强度的裂缝,此时草甸草毡表层厚度算术平均值会超过 4.2 cm;当草甸退化成为小嵩草(*K. pygmaea*)为建群种、杂类草为伴生种的草甸时,草甸中草毡表层厚度的算术平均值一般会超过 4.9 cm;当草甸中建群种为杂类草时,草毡表层会消失殆尽或呈点状分布,说明草毡表层消失或过厚都不利于草地生产力的维持(图 4)。

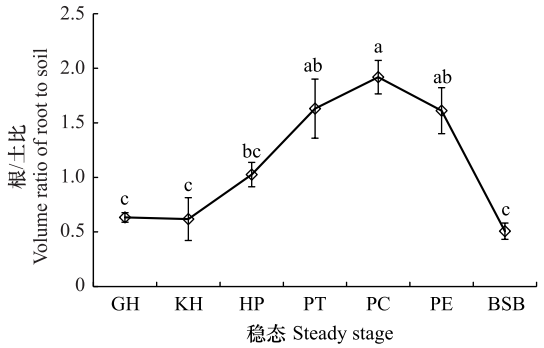

图 3 不同演替稳态根土比变化过程特征

Fig.3 Characteristics of root-soil ratio changes in different succession steady-state

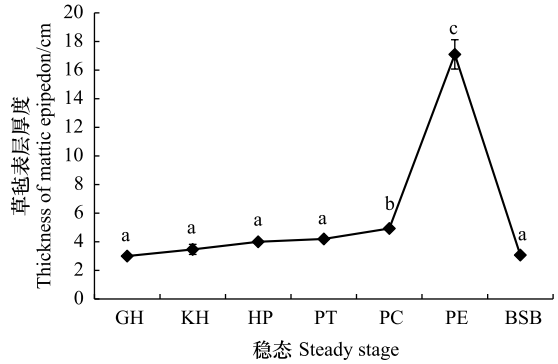

图 4 不同演替稳态草毡表层厚度特征

Fig.4 Characteristics of grass felt surface thickness in different succession steady-state

2.4 高寒嵩草草甸地表生物结皮特征

不同环境条件下的生物结皮对系统水分和养分的保持能力不同。多项研究表明,干旱条件下,高寒嵩草草甸黑斑主要成分为死亡或休眠的藻类生物结皮,其对地表降水的入渗具有一定的阻滞作用;且一定覆盖度的黑斑结皮会加剧水分的入渗、改变土壤土-水-气三相特征,加剧土壤养分供给同植物生长需求的不平衡。

高寒嵩草草甸退化演替过程中黑斑盖度呈倒“V”字型变化,且当草地退化成为小嵩草-矮嵩草草甸和小嵩草草甸草毡表层加厚期时,其黑斑的盖度达到最高((38.6±4.9)%—(39.5±3.0)%)(mean±st),而后随着草地裂缝、塌陷坑等一系列下垫面特征的改变,黑斑盖度急剧减小,当草地退化成为黑土滩-杂类草草甸时,草地中的黑斑消失殆尽(图 5)。

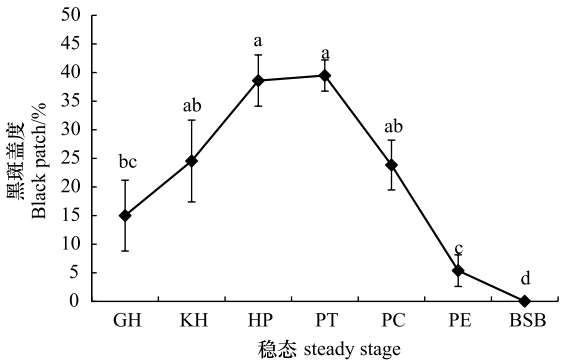

图 5 不同演替稳态黑斑盖度特征

Fig.5 Characteristics of black patch in different succession steady-state

2.5 高寒嵩草草甸植物-土壤系统养分储存特征

由于小嵩草草甸草毡表层剥蚀期是由小嵩草草甸草毡表层残余微斑块、鼠丘微斑块和各种杂类草为优势种的微斑块以不规则的方式组合而成,土壤空间变异性大,采用随机采样法很难确定土壤总体养分特征,因此在本研究中不讨论小嵩草草甸草毡表层剥蚀期土壤养分储量特征。由于土壤有机碳和植物碳同多种土壤限制性养分和植物群落生长特征显著相关,因此,本研究以土壤有机碳和植物碳为例探讨高寒嵩草草甸退化过程养分在不同界面的存储特征。

高寒嵩草草甸土壤有机碳储量自表层向下呈降低趋势。随着高寒嵩草草甸退化程度的加深,不同土壤层次有机碳储量变化规律略有不同。0—10 cm 有机碳储量在禾本科-矮嵩草草甸最高((7441.1±500.7) g/m^2),随后有所下降;但在小嵩草草甸草毡表层加厚期土壤有机碳储量再次升高((6634.1±786.9) g/m^2),随后持续降低,直到黑土滩-杂类草草甸达到最低值((840.2±1.7) g/m^2)。10—20 cm 土壤有机碳储量最高值出现在禾本科-矮嵩草草甸((5919.9±415.7) g/m^2),最低值出现在黑土滩-杂类草草甸((696.4±4.6) g/m^2),且随退化

程度的加深,土壤有机碳储量呈持续降低趋势。20—30 cm 土壤有机碳储量的变化规律同 10—20 cm 相似。30—40 cm 土壤有机碳储量变化规律同 10—20 cm 变化规律基本相似,但在小嵩草草甸草毡表层开裂期有机碳储量出现一个小高峰((1854.9±3.7) g/m^2),而后持续降低,直至黑土滩-杂类草草甸有机碳储量达到整个演替序列的最低值(图 6)。

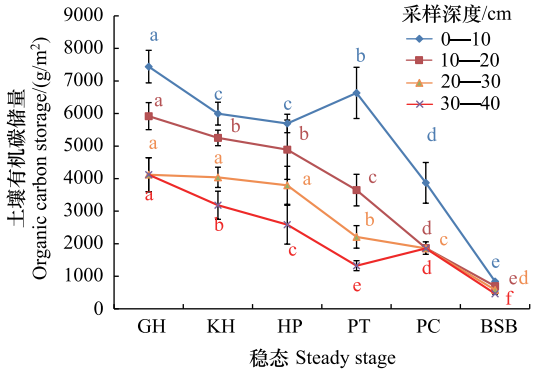

图 6　不同演替稳态土壤有机碳储量

Fig.6　Soil organic-carbon storage in different succession steady-state

草甸地上植物碳储量随退化演替的加深呈下降趋势,其储量在黑土滩-杂类草草甸最低((19.0±6.4) g/m^2),且显著低于其它演替稳态(P<0.05)。草甸地上植物碳储量在矮嵩草-小嵩草草甸显著低于矮嵩草草甸,显著高于小嵩草草甸草毡表层加厚期、小嵩草草甸草毡表层开裂期和黑土滩-杂类草草甸,因而在退化演替过程中,地上有机碳储量从矮嵩草-小嵩草草甸到小嵩草草甸草毡表层开裂期存在一个弱转折点,使得从矮嵩草-小嵩草草甸开始,随退化程度的加剧,各演替稳态地上植物碳储量变化速率呈降低趋势(图 7)。

2.6　高寒嵩草草甸土壤有机碳-植物碳储量特征

随退化程度的加深土壤有机碳-植物碳储量呈下降趋势,最高值出现在禾本科-矮嵩草草甸((21763.5±675.2) g/m^2),最低值出现在黑土滩-杂类草草甸((4513.1±71.5) g/m^2)。从矮嵩草-小嵩草草甸开始,土壤有机碳-植物碳储量随退化程度的加深呈降低趋势,在黑土滩-杂类草草甸最低;矮嵩草-小嵩草草甸同矮嵩草草甸差异不显著,但显著低于禾本科-矮嵩草草甸。因此,矮嵩草草甸和矮嵩草-小嵩草草甸两种演替稳态土壤有机碳-植物碳储量在整个退化演替过程中起到呈上启下的作用,且矮嵩草-小嵩草草甸是该退化演替过程中土壤有机碳-植物碳储量持续下降的起始稳态(图 8)。

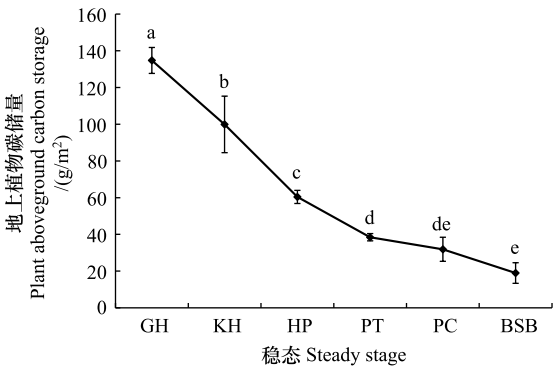

图 7　不同演替稳态地上植物碳储量

Fig.7　Storage of aboveground carbon in different succession steady-state

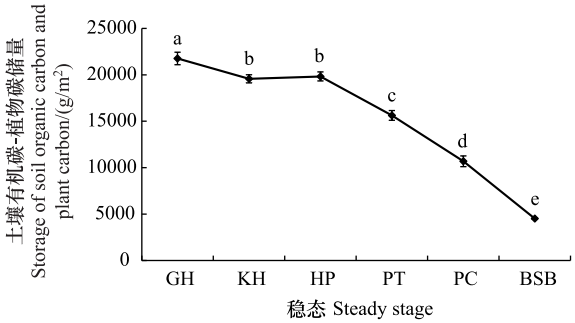

图 8　不同演替稳态植物碳-土壤有机碳储量

Fig.8　Storage of soil organic carbon and plant carbon in different succession steady-state

3　讨论

3.1　高寒嵩草草甸构件因子对退化响应的非同步特征导致了系统总体特征的阶段性变化

以植物群落地上总生物量变化为例探讨高寒嵩草草甸总体特征对退化过程的响应。植物群落地上总生物量对退化响应不敏感。依据植物群落地上总生物量变化速率,可以将高寒嵩草草甸退化演替过程划分成二个平台期(前一个平台期主要包括禾本科-矮嵩草草甸和矮嵩草草甸;后一个平台期起始于矮嵩草-小嵩草草甸,及退化演替中后期所有演替稳态),且前一个平台期植物群落地上总生物量显著高于后一个平台期。虽

然处于第一平台期的禾本科-矮嵩草草甸地上生物量显著高于同平台期的矮嵩草草甸,但矮嵩草草甸一般可以在去除放牧因子 3 年左右恢复成为具有禾本科和莎草科双片层结构的禾本科-矮嵩草草甸[21],因此,从系统恢复力的角度将两者归为一类。高寒嵩草草甸演替序列中后 5 个演替稳态地上生物量差异不显著,但植物群落数量特征、土壤养分特征、下垫面特征及土壤-微生物结皮特征均发生了明显分异,说明高寒嵩草草甸退化演替过程系统构件因子的改变不一定导致植物群落地上总生物量的同步改变,地上总生物量维持相对稳定的原因如下:

植物群落各功能群特征对退化响应的敏感性存在分异[16]。以重要值为例,禾本科功能群重要值随退化程度的加深呈降低趋势;莎草科功能群重要值随退化程度的加深呈先增高后降低趋势,其对植物群落可食性牧草的降低起到一定的缓冲作用;杂类草功能群重要值随退化程度的加深呈持续增高趋势,它是高寒嵩草草甸退化演替过程中维持植物群落地上总生物量稳定的最后防线。豆科功能群和灌丛功能群盖度在高寒嵩草草甸各演替稳态的算术平均值分别为(17.5±3.6)%和(2.9±1.2)%,由于这两类功能群在群落中地位和作用均较小,其变化不足以改变整个演替过程。因此,高寒嵩草草甸中禾本科、莎草科和杂类草功能群对植物群落总生物量变化起主导作用,且随退化程度的加深,这三种功能群在群落中的地位表现出阶段性变化过程。如禾本科功能群和莎草科功能群均为群落中的优良牧草,禾本科功能群对退化响应较为敏感,导致随着退化演替的进行禾本科功能群在群落中的地位不断降低,而莎草科功能群在群落中地位作用不断增高,因此,与禾本科功能群相比,莎草科功能群对退化的弱敏感性导致其在演替中相对稳定,客观上阻止了可食性牧草总体特征的降低;但与杂类草相比,可食性牧草对退化演替的敏感性更高,导致随退化演替的进行,可食性牧草在群落中的地位不断降低,而杂类草在群落中地位和作用不断升高,客观上维持了系统总地上生物量的相对稳定。因此,从植物群落构建的角度看,各功能群对退化敏感性的非同步性维持了平台期系统总体特征的相对稳定。

由于不同构件因子对草地退化的反馈效应不同步[21—23],导致随着退化程度的加深,高寒嵩草草甸不同构件因子数量特征发生转变时所处的稳态不同,而将不同构件因子对草地退化响应的正负反馈效应进行叠加,则可以在更大范围维持植物-土壤系统总体特征的相对稳定,使得高寒嵩草草甸总体特征在不同平台期维持了动态平衡。如莎草科功能群可以在某些稳态维持可食性牧草产量的相对稳定,此时莎草科功能群对可食性牧草降低起到负反馈调节作用。但当草地退化到以莎草科功能群为优势种时,常常伴随着草毡表层的增厚、地表死亡和休眠生物结皮盖度的增高,客观上加剧了土壤-植物养分供需失衡,以及地表水入渗难度加大,激发了土壤-植物系统生理干旱[12,17],恶化了整个植物群落的生存环境,进而增加了系统进一步退化的风险。同时,当草地中草毡表层厚度增加到一定程度后,下垫面会出现一定强度的裂缝[12,16—17],一定强度裂缝的出现可以改善土壤的通气透水能力、增加地表粗糙度、增加种子定植的几率[16],为植物群落恢复和更新创造了契机,客观上也导致了当系统处于小嵩草(*K. pygmaea*)为优势种的稳态时,植物群落可以在一定程度上维持总生物量和可食性牧草储量的稳定。这种以莎草科代替禾本科植物维持系统可食性牧草稳定,以及通过下垫面特征的改变维持莎草科功能群在整个退化演替过程中稳定的负反馈效应对系统稳定性维持起重要作用。此外,本研究发现,草毡表层极度增厚亦伴随着系统碳储量降低、植物群落可食性牧草产量降低等特征的出现,说明当退化驱动因子超过系统土壤和植物群落的负反馈调节能力时,对退化弱敏感因子亦可以转变成为对退化敏感因子,草地亦会发生稳态转化。因此,高寒嵩草草甸土壤-植物系统特征的维持是构件因子对退化非同步响应的结果,且这种异步叠加效应导致了系统特征在不同平台期的相对稳定。高寒嵩草草甸退化演替过程中对退化起负反馈作用的因子是维持系统稳定的核心因子,系统特征在某一平台期是否能够维持稳定的关键在于干扰是否超过了其稳定性维持的阈值范围,且随着系统中对退化起负反馈效应因子种类和数量的减少,系统发生稳态转化的风险将加大。

3.2 植物群落建群种/功能群的演替是对退化的自适应调节过程

高寒嵩草草甸构件因子的变化是对退化演替的自适应调节过程。多项研究认为,植物群落的原生演替过程往往由 R 对策植物经由 C 对策植物再向 S 型对策植物演替[5]。当高寒嵩草草甸植被的盖度和高度都较大

时,光资源成为植物生长的限制性因子。禾本科-矮嵩草草甸中处于上片层的禾本科功能群对光资源的获取能力最强,成为群落的建群种;但当草地所处环境发生变化时,如过度放牧,其对群落中可食性牧草的抑制成为植物功能群生长的限制性因子,那么,最能忍耐过度放牧干扰的功能群将成为该群落的建群类群。由于小嵩草(*K. pygmaea*)特殊的结构和生理代谢特点[24],导致小嵩草(*K. pygmaea*)对家畜的践踏、采食以及对土壤的季节性干旱、寒冷、强紫外线等恶劣环境均具有很强的耐受性,使得其可以在高放牧强度和较为干旱的条件下替代禾本科功能群成为建群种,因此,小嵩草(*K. pygmaea*)属于一种典型的 S 型对策植物;而杂类草功能群中的一二年生植物其利用临时资源的能力强,加之高强度放牧容易导致原有植物群落中禾本科和莎草科功能群被抑制,形成临时资源过剩状态[12,25—26],使得该生境中可以利用临时资源的 R 对策植物——杂类草功能群比例增高。这种现象也同时说明,当干扰强度超过 S 对策植物的忍耐力,导致该类植物在群落中地位降低时,剩余资源将由 R 对策植物占据,草地将进入新一轮植物群落演替。因此,与其说黑土滩-杂类草草甸为高寒嵩草草甸退化的终极阶段,不如说它是新一轮演替的开始,它可以阻止家畜放牧,清除过度繁殖的小型植食性哺乳动物的干扰,为草地实现自我修复提供契机,按照气候演替顶级理论推测,黑土滩-杂类草草甸将向适于该气候条件的顶级群落演替,但这种演替所需时间相对漫长[27—31]。

青藏高原严重退化的黑土滩-杂类草草甸有 703.19 万 hm^2,占全区退化草地的 16.54%,占青藏高原草地总面积的 1/9[29],由于黑土滩-杂类草草甸完全通过自然力恢复成为牧用价值较高的小嵩草草甸所需时间漫长[29],如果人类无法阻止小嵩草草甸退化为黑土滩-杂类草草甸,那么退化高寒小嵩草草甸将对未来青藏高原自身区域发展及周边地区生态安全造成潜在威胁。

4　结论

(1)高寒嵩草草甸退化演替存在禾本科→莎草科→杂类草建群种/功能群的替代过程。由于可食性牧草、下垫面微斑块、草毡表层及土壤养分等特征对退化响应的敏感度不同、响应过程存在异步性,导致高寒嵩草草甸总体特征随退化程度的加深呈阶段性变化。

(2)生态系统的退化演替是系统构件因子对退化驱动因子的自适应调节过程,其中对退化驱动因子起负反馈效应的因子是维持系统稳定的核心因子,系统稳态转化同系统中对退化起正反馈效应的因子有关,当干扰超过负反馈效应因子对系统稳定性维持能力时,系统将发生稳态转化。

参考文献(References):

[1] 李博. 我国草地资源现况及其管理对策. 大自然探索, 1997, 16(59): 12-14.

[2] Cai H Y, Yang X H, Xu X L. Human-induced grassland degradation/restoration in the central Tibetan Plateau: the effects of ecological protection and restoration projects. Ecological Engineering, 2015, 83: 112-119.

[3] 龙瑞军. 青藏高原草地生态系统服务功能及其生物组分特征刍议. 科技导报, 2007, 25(9): 26-28.

[4] Ding W Q, Jimoh S O, Hou X Y, Shu X H, Dong H B, Bolormaa D, Wang D B. Grassland ecological subsidy policy and livestock reduction behavior: a case study of herdsmen in northern China. Rangeland Ecology & Management, 2022, 81: 78-85.

[5] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.

[6] 李青丰, 李福生, 乌兰. 气候变化与内蒙古草地退化初探. 干旱地区农业研究, 2002, 20(4): 98-102.

[7] Feng Y X, Li G D. Interaction between urbanization and eco-environment in the Tibetan Plateau. Journal of Geographical Sciences, 2021, 31(2): 298-324.

[8] 曹建军. 青藏高原地区草地可持续利用研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2011.

[9] Mašková Z, Doležal J, Květ J, Zemek F. Long-term functioning of a species-rich mountain meadow under different management regimes. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2009, 132(3/4): 192-202.

[10] 赵宁. 高寒草甸几种常见植物幼苗生长和可塑性研究[D]. 兰州: 兰州大学, 2007.

[11] Lin L, Cao G M, Xu X L, Li C L, Fan B, Li B C, Lan Y T, Si M K, Dai L C. Changes and relationships between components in the plant-soil system and the dominant plant functional groups in Alpine *Kobresia* Meadows due to overgrazing. Diversity, 2022, 14(3): 183.

[12] 曹广民, 杜岩功, 梁东营, 王启兰, 王长庭. 高寒嵩草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理. 山地学报, 2007, 25(6): 641-648.

[13] 王涵, 赵文武, 尹彩春. 生态系统稳态转换检测研究进展. 生态学报, 2023, 43(6): 2159-2170.

[14] Chaparro-Pedraza P C, de Roos A M. Ecological changes with minor effect initiate evolution to delayed regime shifts. Nature Ecology & Evolution, 2020, 4(3): 412-418.

[15] Miehe G, Miehe S, Bach K, Nölling J, Hanspach J, Reudenbach C, Kaiser K, Wesche K, Mosbrugger V, Yang Y P, Ma Y M. Plant communities of central Tibetan pastures in the Alpine Steppe/*Kobresia* pygmaea ecotone. Journal of Arid Environments, 2011, 75(8): 711-723.

[16] 林丽. 高寒草甸不同演替状态下植物、土壤对放牧强度的响应与适应[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2017.

[17] 曹广民. 青藏高原高寒嵩草草甸退化的土壤-生物过程与机制[D]. 兰州:甘肃农业大学, 2010.

[18] Massol F, Gravel D, Mouquet N, Cadotte M W, Fukami T, Leibold M A. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. Ecology Letters, 2011, 14(3): 313-323.

[19] 牛钰杰. 青藏高原东缘高寒草地裂缝分布、发生机理及生态学效应研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2020.

[20] 刘光崧. 土壤理化分析与剖面描述. 北京: 中国标准出版社, 1996.

[21] Lin L, Xu X L, Cao G M, Zhang F W, Li Y K, Huang J J. Self-stabilizing maintenance process in plant communities of alpine meadows under different grazing intensities. Grassland Research, 2023, 2(2): 140-152.

[22] 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.

[23] Lan Y T, Fan B, Guo X W, Si M K, Li B C, Lin L. Effect of grazing management strategies on the vegetation parameters and soil nutrients in alpine *Kobresia pygmaea* meadow on the northeastern Qinghai - Tibetan Plateau. Global Ecology and Conservation, 2023, 48: 1-10.

[24] 韩发, 贲桂英, 师生波. 放牧强度对高寒草甸植物生长和生产力的作用. 高寒草甸生态系统研究, 第 3 集. 北京: 科学出版社, 1991: 81-88.

[25] 马玉寿, 郎百宁, 李青云, 施建军, 董全民. 江河源区高寒草甸退化草地恢复与重建技术研究. 草业科学, 2002, 19(9): 1-5.

[26] 李月梅, 曹广民, 王跃思. 开垦对海北高寒草甸土壤有机碳的影响. 生态学杂志, 2006, 25(8): 911-915.

[27] 陈伟元. 黑土滩人工草地高山嵩草斑块演替特征[D]. 西宁: 青海大学, 2019.

[28] 王超. 黑土滩人工草地矮嵩草斑块繁殖与扩展特征[D]. 西宁: 青海大学, 2021.

[29] 李希来, 朱志红, 乔有明, 刘伟. 不同放牧强度下高寒草甸矮嵩草无性系分株构件的研究. 青海畜牧兽医杂志, 2001, 31(3): 9-11.

[30] Roopnarine P D, Angielczyk K D. Community stability and selective extinction during the Permian-Triassic mass extinction. Science, 2015, 350(6256): 90-93.

[31] Dornelas M, Gotelli N J, McGill B, Shimadzu H, Moyes F, Sievers C, Magurran A E. Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. Science, 2014, 344(6181): 296-299.