

DOI: 10.20103/j.stxb.202310192273

林丽, 张永兴, 任永吉, 张法伟, 李以康, 曹广民, 李杰霞. 基于微斑块的高寒小嵩草草甸植物群落构建特征分析. 生态学报, 2025, 45(9): 4343-4355.

Lin L., Zhang Y X., Ren Y J., Zhang F W., Li Y K., Cao G M., Li J X. Plant community assemble based on micro-patch in Alpine *Kobresia pygmaea* Meadow. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(9): 4343-4355.

基于微斑块的高寒小嵩草草甸植物群落构建特征分析

林 丽^{1,2}, 张永兴², 任永吉², 张法伟¹, 李以康¹, 曹广民¹, 李杰霞^{1,*}

1 中国科学院西北高原生物研究所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, 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: 群落构建和群落转换是群落生态学研究热点, 对解释群落共存及演替机制具有重要意义。以典型高寒小嵩草草甸微斑块植物群落构件特征及其分布格局为研究对象, 探讨微斑块构建特征同系统稳定性维持及群落演替的潜在关系, 发现: 高寒小嵩草草甸以微小尺度集群分布模式进行群落构建, 形成以草毡表层完整微斑块为主, 其他微斑块为辅, 多种微斑块镶嵌的群落构建模式。形成这种群落构建模式的原因不但同小嵩草 (*Kobresia pygmaea*) 生理生化、形态结构等自身特征密切相关, 同时还受到该区季节性冻融作用的强烈影响。高寒小嵩草草甸在季节性冻融作用下容易形成中间突起 (以草毡表层完整微斑块为主), 四周以裂缝围绕的多边形地貌, 而裂缝在地表径流冲刷、鼠类活动、过度放牧等作用下容易在其汇集处形成剥蚀坑。裂缝和剥蚀坑微斑块在较低放牧强度下可以为禾本科、矮嵩草 (*K. humilis*) 等优良牧草的定植或拓繁提供良好的物质条件, 有助于优良牧草在不同微斑块间的渗透和位移, 有利于系统向生产能力和生态功能提升的方向演替; 而过度放牧则可以通过限制优良牧草向裂缝和剥蚀坑微斑块的渗透和迁移, 降低这两种微斑块中裸地的恢复速度, 进而加大草地退化风险。因此, 高寒小嵩草草甸微斑块镶嵌的群落构建特征是非生物环境和生物因子共同作用的结果, 对抵御一定强度的放牧干扰, 维持系统稳定具有重要意义; 但该类型草甸如果利用不当, 将增高草地进一步退化的风险。

关键词: 小嵩草草甸; 群落构建; 微斑块; 系统稳定性

Plant community assemble based on micro-patch in Alpine *Kobresia pygmaea* Meadow

LIN Li^{1,2}, Zhang Yongxing², Ren Yongji², ZHANG Fawei¹, LI Yikang¹, CAO Guangmin¹, 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: Community assembly and succession are focal points in community ecology research, serving as the fundamental drivers in shaping community structure and maintaining biodiversity. Thus, we conducted a series of experiments to explore the characteristics of plant communities and the spatial distribution patterns of plant functional groups (PFGs) in micro-patches, aiming to analyze the factors influencing plant community assembly and the potential relationships between plant community assembly and ecosystem stability. The results showed that the alpine *K. pygmaea* meadow was assembled by plant functional groups and constructive species in a mosaic distribution at a micro-scale. The characteristic plant communities of micro-patches were redistributed by polygonal landforms formed under the influence of abiotic environmental factors,

基金项目: 青海省科技厅青年项目 (2023-ZJ-967Q); 中国地质调查局地质调查项目 (DD20220958); 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: 2023-10-19; 网络出版日期: 2025-03-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lijx@nwipb.cas.cn

resulting in a spatial distribution pattern with *K. pygmaea* as the primary micro-patches and various types of micro-patches as secondary. The dominance of *K. pygmaea* micro-patches was closely related to its physiological and biochemical characteristics, morphological structure, and resistance to interference. The micro-topography of cracks and collapse formed by freeze thawing could provide resource for the plant community migration at low grazing intensity, which could improve system functionality. However, these micro-topographies could increase the risk of ecosystem function decline under overgrazing conditions. Therefore, the formation of the mosaic distribution pattern of micro-patches in the Alpine *K. pygmaea* meadow was the result of the interaction of abiotic environment and biological factors. The mosaic distribution pattern was the basis for resisting certain interference intensity and maintaining the stability of system components.

Key Words: *Kobresia pygmaea* meadow; plant community construction; micro-patch; ecosystem stability

高寒小嵩草草甸是青藏高原海拔 3200—5600m 范围内山地阳坡的一种地带性植被^[1]。但近期对青藏高原高寒小嵩草草甸构件特征调查发现,其在山间滩地、山地半阳坡、半阴坡甚至阴坡广泛存在,并在某些调查区域出现土壤剖面 and 养分特征与植被类型不匹配的现象^[2-3]。从植物地理学角度分析,自然状态下的植被类型与土壤剖面 and 养分特征存在彼此对应关系^[1-3]。但由于土壤剖面 and 养分特征的变化速率低于植物群落数量特征^[3-5],因此,在一定时间和干扰强度下,会导致植物群落构建特征率先变化和植物群落演替,进而出现自然生态系统中植物群落数量特征同土壤剖面 and 养分特征不匹配的现象^[2]。

经典理论认为,气候变化和人类活动均可引起植物群落构建特征的变化,从大的时空尺度上看,急剧的气候变化是引起植物群落构建特征改变和植物群落演替的主控因子^[7-8];从小的时空尺度上看,人类活动和微地形变化导致了相同地理和气候单元下植物群落构建特征的分异^[9-17]。目前多项研究发现高寒灌丛草甸、退化的沼泽化草甸、禾本科-矮嵩草草甸均可以在过度放牧条件下演替成为小嵩草草甸^[2-3]。但由于该类草地自我更新能力较弱,一经破坏其功能恢复时间长、恢复成本高^[18],使得该类型草地成为高寒嵩草草甸退化过程管理的关键阶段^[3, 18]。那么,为什么多种类型的草地在过度放牧条件下均可演替成为小嵩草草甸? 高寒小嵩草草甸在过度放牧条件下的自稳定性维持过程如何?

放牧对高寒嵩草草甸所有演替稳态植物群落特征影响的直接作用力为采食、践踏和粪尿回归^[17-23],直接作用单元为微斑块。受到放牧对微斑块作用强度不均匀^[24-25],微地貌对水、热、养分等资源在空间上再分配等因素的影响,高寒小嵩草草甸生态系统植物种会在不同微斑块间相互渗透和位移^[25]。这种渗透和位移可以随着干扰强度的增大而加剧^[26-27],进而触发系统以微斑块为中心对周边区域特征产生链式反应^[28],导致不同空间尺度生态系统构件特征的非线性叠加,进而出现系统构件特征在小尺度范围不稳定,大尺度范围相对稳定的现象。此外,受到植物群落不同物种对干扰抗性强弱^[29]及系统功能冗余度差异的影响^[6],在干扰强度变化后,那些具有高度连接、彼此嵌套,但空间上彼此分隔,营养结构上弱连接,且存在空间异质性的生态系统总体特征更容易维持稳定^[30-31]。因此,与同质化生态系统相比,异质化生态系统植物群落总体特征更不易改变,系统自稳定性维持能力更强^[30]。

从生态系统微尺度斑块对干扰的响应与适应过程上看,高寒嵩草草甸在持续过度放牧条件下,容易导致光合产物不断向地下转移、根系表聚、草毡表层持续增厚、根系主要分布层次土-水-气等物理结构的改变,在这样的条件下极易导致根系层养分和水分供求失衡加剧,根系活力降低及根系抗机械拉伸能力减弱^[5, 15, 32]。高寒嵩草草甸所在区域存在春季冻融作用,草甸在冻融作用下容易形成中间突起(形成草毡表层完整微斑块),四周以裂缝围绕的多边形地貌,且多个裂缝汇集处会出现地势更低的剥蚀坑。这种裂缝和剥蚀坑在雨水冲刷、鼠类活动和过度放牧等作用下,容易导致草地裸地面积扩大,系统景观破碎度增加,系统进一步退化风险加大^[10, 15]。但一定强度的裂缝和剥蚀坑,有助于改善根系主要分布层次土-水-气物理结构,降低草毡表层紧实度,加快地表水分入渗、促进种子定植及萌发、加速土壤全量养分的矿化和土壤限制性养分含量的提升^[5, 15],进而增加高寒小嵩草草甸在过度放牧干扰下的自稳定性维持能力^[3, 5]。因此,高寒小嵩草草甸在冻

融作用下形成的微斑块镶嵌结构在系统稳定性维持上存在一定的贡献。那么这种在冻融作用下形成的微斑块(主要包括草毡表层完整微斑块、裂缝微斑块和剥蚀坑微斑块)各自植物群落特征如何?它们的植物群落数量特征彼此之间是否存在差异?以及它们水平空间构建模式如何?等研究对未来明晰生态系统稳定性维持机制及生态系统修复和重建具有理论和实践指导意义。

据此,本研究以典型高寒小嵩草草甸为研究对象,对其微斑块植物功能群数量特征、功能群和建群种水平空间分布格局进行解析,探索基于冻融作用形成的微斑块是否可以驱动植物群落数量特征的分异,以及微斑块镶嵌结构的变化是否可以对高寒小嵩草草甸功能提升产生影响。

1 材料与方法

1.1 样地的选择

样地位于祁连山东段南麓青海海北高寒草地生态系统国家野外观测研究站“高寒草地对人类活动响应与适应平台”(37°40'03"N、101°10'37"E,海拔 3239m),选择该平台典型小嵩草草甸为研究样地。研究样地植物群落空间特征主要包括:在垂直空间上形成以莎草科植物为建群种的单片层结构;在水平方向上,禾本科功能群盖度小于小嵩草(*K. pygmaea*),且地表呈多边形微斑块镶嵌分布格局。微斑块类型(为方便记录,微斑块按照多边形地貌和草毡表层特征进行命名)主要包括:草毡表层完整微斑块、裂缝微斑块和剥蚀坑微斑块。其中,裂缝微斑块中心区域存在一定宽度和深度的裂缝,裂缝总面积不超过样地总面积的 5%,且裂缝中心区域具有剥蚀坑微斑块特征,裂缝外周区域仍保持草毡表层完整微斑块特征,是一种兼有草毡表层完整微斑块和剥蚀坑微斑块特征的过渡型微斑块^[10]。该区多个裂缝交汇处在水蚀、冻融或/和鼠类挖掘等机械外力作用下容易形成剥蚀坑微斑块。剥蚀坑微斑块形成之初由于裸地面积较大,在高放牧强度下植物群落演替缓慢,建群种以杂类草为主;在较低放牧强度下,由于该微斑块所处区域地势较低,水分条件较好,导致禾本科或/和矮嵩草向该类微斑块渗透和转移,形成以禾本科或/和矮嵩草为主的群落构建特征。样地多年平均放牧强度为(8.50±0.35)羊单位/hm²,放牧时间为每年 2 月至 5 月,放牧家畜主要为藏系绵羊,偶有少量牦牛。

1.2 调查方法

植物功能群格局规模、分布类型的测定:采样时间为 2021—2022 年间每年的 8 月,选择远离围栏、羊圈、牧道、公路、山坡,且相对平坦的区域,设置面积 1hm² 采样地。在采样地中选择植物群落相对均匀的区域设置 3 个 200cm×200cm 的大样方,并将大样方分别划分成 64 个 25cm×25cm 小样方(图 1),测定每个样方中所有植物种盖度(面积估测法)、种密度(丛生植物以分枝、分蘖为计数单位,单生植物以植株为计数单位)、种地上生物量(采用标准收获法,将种地上部分齐地刈割后置于信封中,60—80℃ 烘干至恒重,称重)、种高度(营养枝自然高度),以及各样方中植物功能群(包括禾本科、莎草科、豆科和杂类草)盖度(面积估测法)^[14]。本研究中莎草科功能群主要包括小嵩草(*K. pygmaea*)和矮嵩草(*K. humilis*),由于这两种植物在系统功能稳定性维持及稳态转化中作用不同^[10],因此在本研究中作为两种功能群分别讨论。

植物群落种饱和面积和生物量稳定面积的测定:在上述采样区域选取植被相对均匀的 10m×10m 的 3 个小区作为研究小样地,采用巢式样方法^[33](图 2),随机选取采样起点,依次设置 5cm×5cm(A)、5cm×10cm(将 A 和 B 合并)、10cm×10cm(将 A、B 和 C 合并)、15cm×10cm(将 A、B、C 和 D 合并)、15cm×15cm(将 A、B、C、D

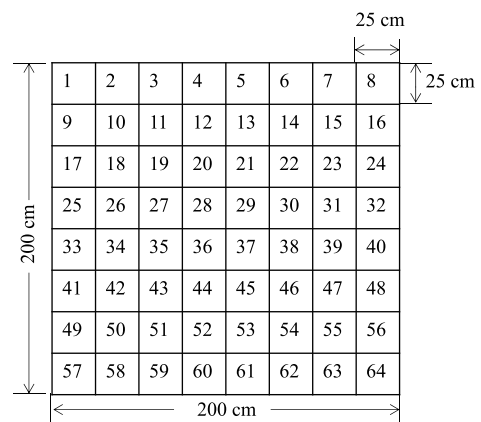


图 1 采样示意图

Fig.1 Sampling diagram

和 E 合并)、25cm×25cm(将 A、B、C、D、E 和 F 合并)、50cm×50cm(将 A、B、C、D、E、F 和 G 合并)、100cm×100cm(将 A、B、C、D、E、F、G 和 H 合并)、150cm×150cm(将 A、B、C、D、E、F、G、H 和 I 合并)、200cm×200cm(将 A、B、C、D、E、F、G、H、I 和 J 合并)不同尺度的样方,最大样方面积为 4m²。测定每个样方所有植物种盖度(面积估测法)和种生物量(标准收获法)^[14-15](图 2)。

典型微斑块植物功能群特征的测定:在上述采样区域选择微地形和微地貌相对一致的区域,为了避免边缘(微斑块彼此之间的过渡区域)效应,采用 25cm×25cm 作为典型微斑块植物群落特征采样样方面积,并随机选取 30 个面积为 25cm×25cm 的样方,并将其定位标记,分别测定功能群(主要包括禾本科、矮嵩草、小嵩草、豆科和杂类草)盖度、高度、密度和地上生物量(测定方法见 1.2 调查方法)。2022 年春季(5 月中下旬)记录这 30 个定位样方中裂缝上下表面宽度和深度、土壤-生物结皮类别和盖度。其中,生物结皮类别主要统计藻类结皮(一般为黑色结皮)、地衣结皮(一般为白色或绿色结皮)和苔藓结皮^[3]。

1.3 数据处理及统计

典型微斑块植物群落特征:以植物群落数量特征作为一级数据,计算典型微斑块矮嵩草(*K. humilis*)、小嵩草(*K. pygmaea*)、禾本科、豆科和杂类草功能群/建群种数量特征(包括相对密度、相对盖度、相对高度和相对生物量),并以此作为二级数据,以中心化的二级数据对样方进行欧式聚类分析^[34],确定样方组别。

由于同一功能群不同种类植物营养枝高度差别较大,统计同一类功能群高度采用禾本科、豆科和杂类草营养枝的自然高度为一级数据,以样方中该功能群相同种密度和高度乘积之和除以样方中该功能群所有种密度之和作为样方中该功能群营养枝自然高度^[30]。

$$\text{功能群高度计算公式: } H = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i \times y_i)}{\sum_{i=1}^n y_i}$$

其中, H 代表功能群高度, x 代表该功能群内某种植物的高度, y 代表该种植物的密度, n 代表样方内该功能群植物种类数。

种饱和样方面积及植物群落地上生物量稳定样方面积的确定:采用巢式样方法^[33],分别确定样方面积同物种数/植物群落地上生物量之间的回归曲线,以回归曲线一阶导数拐点对应的样方面积作为种饱和样方面积/植物群落地上生物量稳定样方面积。如果回归曲线一阶导数无拐点,则采用回归曲线二阶导数拐点对应的样方面积作为种饱和样方面积或植物群落地上生物量稳定的样方面积。

植物功能群分布类型:以功能群(矮嵩草、小嵩草、禾本科、豆科和杂类草)地上生物量作为基础数据,采用偏离系数(方差均值比)计算植物功能群空间分布类型^[34]。

植物功能群分布类型计算公式:

$$V = \frac{\sum X^2 - \frac{(\sum X)^2}{N}}{N - 1}$$

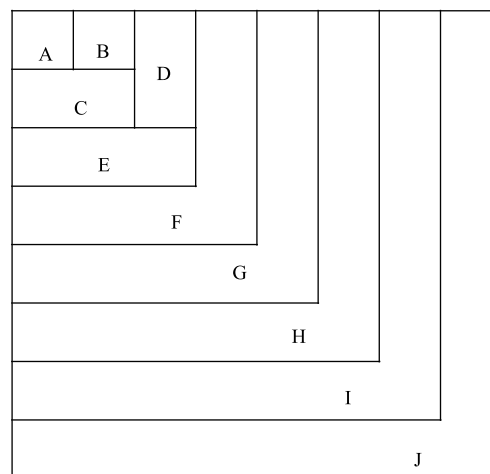


图 2 采样示意图

Fig.2 Sampling diagram

字母 A—J 为不同采样小区代号

$$\bar{X} = \frac{\sum X}{N}$$

其中: V 代表方差, $\bar{X}$ 代表平均值, N 代表样本数。

当 $V/\bar{X}=1$,则功能群呈随机分布;当 $V/\bar{X}>1$,则功能群呈集群分布;当 $V/\bar{X}<1$,则功能群呈均匀分布。

植物功能群格局规模特征:以样方中功能群(矮嵩草、小嵩草、禾本科、豆科和杂类草)盖度、密度和生物量为基础数据,采用等级方差分析法计算其分布格局规模^[34]。

计算方法:将 64 个连续样方分别记作: $a_1, a_2, \dots, a_{64}$, 计算每一区组数据的平方和,并将其相加,即:

$$\text{区组 1: } \sum X_1^2 = a_1^2 + a_2^2 + \dots + a_n^2$$

$$\text{区组 2: } \sum X_2^2 = (a_1 + a_2)^2 + (a_3 + a_4)^2 + \dots + (a_{n-1} + a_n)^2$$

$$\text{区组 4: } \sum X_4^2 = (a_1 + a_2 + a_3 + a_4)^2 + (a_5 + a_6 + a_7 + a_8)^2 + \dots + (a_{n-3} + a_{n-2} + a_{n-1} + a_n)^2$$

依次类推。

计算各区组的平方和 SS :

$$\text{区组 1: } SS_1 = \frac{\sum X_1^2}{1} - \frac{\sum X_2^2}{2}$$

$$\text{区组 2: } SS_2 = \frac{\sum X_2^2}{2} - \frac{\sum X_4^2}{4}$$

依次类推。

计算各区组样方的均方 ms :

$$ms_{\text{区组}n} = \frac{SS_n}{df}$$

注: df 为区组的自由度, X 为功能群某种植物数量特征。

以区组的均方(ms)为纵坐标,以区组为横坐标,格局规模为区组峰值所对应的横坐标同样方边长的乘积^[34]。

采用单因素方差分析计算不同组别样方功能群盖度、高度、密度、地上生物量、重要值(重要值为功能群相对盖度、相对高度、相对密度和相对生物量的算术平均值)、裂缝上下表面宽度和裂缝深度、土壤-生物结皮种类和盖度等数量特征^[3]。

统计分析软件为 SPSS 19.0、Excel 2007,方差分析采用 Duncan 分析法,显著性系数为 0.05。

2 结果与分析

2.1 高寒小嵩草草甸微斑块格局特征

2.1.1 高寒小嵩草草甸种饱和样方面积及植物群落地上生物量稳定样方面积的确定

依据高寒小嵩草草甸种-面积回归曲线分析,在其最大取样面积(4m^2)范围内物种数及植物群落地上生物量均随面积增大呈对数变化趋势。从该回归曲线推算,当取样面积约为 2390cm^2 时(相当于边长为 48.9cm 的正方形面积),物种数随采样面积变化的回归曲线趋于平稳(图 3)。从植物群落地上生物量-面积变化曲线分析,当采样面积约为 1068cm^2 (相当于边长为 32.7cm 的正方形面积)时,植物群落地上生物量随采样面积变化曲线趋于稳定(图 3)。

2.1.2 高寒小嵩草草甸功能群空间分布特征

采用偏离系数计算高寒小嵩草草甸功能群空间分布特征,以功能群不同数量特征为基础数据计算的偏离系数值不尽相同,但大体可以分成两类,其中,禾本科、豆科和杂类草功能群以盖度和密度为基础数据计算的偏离系数均小于以地上生物量为基础数据计算的偏离系数;而莎草科功能群(主要包括小嵩草和矮嵩草)以

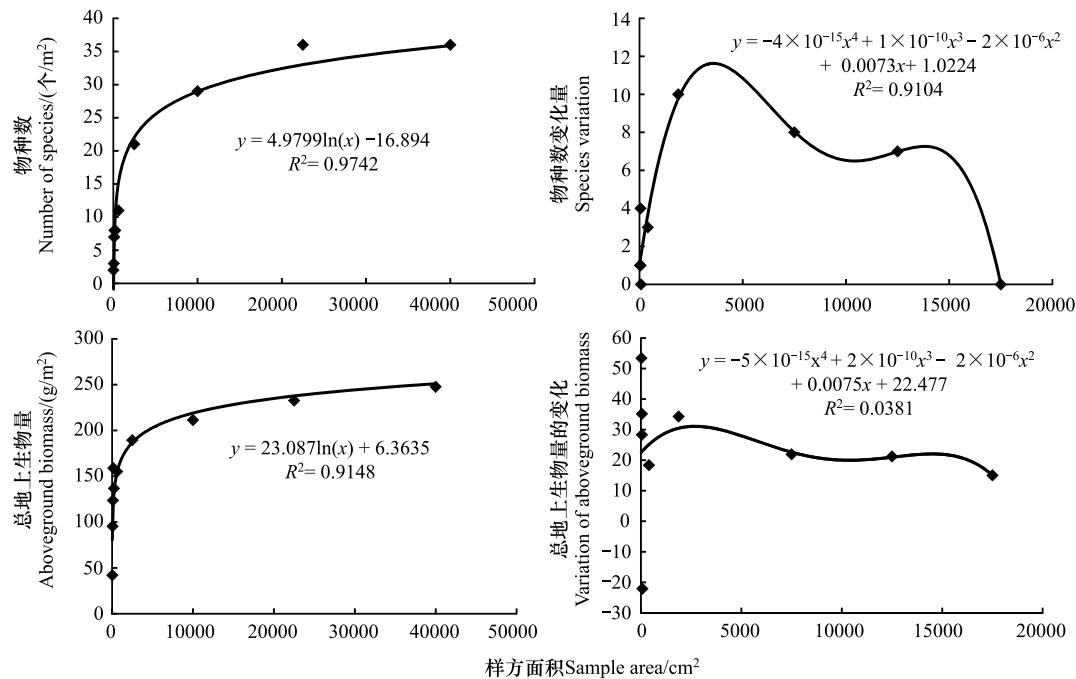


图 3 物种数及生物量-面积特征

Fig.3 Change characteristics of number of species and variation of aboveground biomass along with the increasing in area

盖度和生物量为基础数据计算的偏离系数均小于以密度为基础数据计算的偏离系数。这客观反映了根茎密丛型和密丛型植物(主要出现在莎草科和部分禾本科功能群中)同轴根植物(主要出现在豆科和部分杂类草功能群中)和根茎型植物(部分禾本科功能群)在密度数量上的差别,也反映了植物群落拓殖空间模式是以密度增值还是生物量累积占据优势的生存策略。但无论采用哪种植物群落数量特征为基础数据计算偏离系数,其值均>1,说明所有被评估的植物功能群空间分布模式为集群分布模式(表 1)。

表 1 建群种及功能群空间分布特征

Table 1 Spatial distribution characteristics in species and plant functional groups

	小嵩草 <i>K. pygmaea</i>		矮嵩草 <i>K. humilis</i>		禾本科 Gramineae		豆科 Leguminosae		杂类草 Forb	
	偏离系数	<i>t</i>	偏离系数	<i>t</i>	偏离系数	<i>t</i>	偏离系数	<i>t</i>	偏离系数	<i>t</i>
盖度 Coverage	7.6	37.1	13.4	69.5	9.8	49.2	6.6	31.7	3.8	15.9
密度 Density	45.1	247.7	19.5	103.6	15.6	82.1	6.5	30.6	15.2	79.8
地上生物量 Aboveground biomass	8.2	40.6	17.1	90.4	82.4	456.9	25.1	135.4	34.1	186.0

2.1.3 高寒小嵩草草甸功能群格局规模特征

采用等级方差分析法对高寒小嵩草草甸功能群空间格局规模进行分析发现,各功能群在采样面积内(4m²)空间格局规模存在 2 个峰值,其中小嵩草(*K. pygmaea*)、矮嵩草(*K. humilis*)、禾本科、豆科和杂类草功能群的第一和第二格局规模依次为 10cm 和 40cm、20cm 和 80cm、5cm 和 40cm、40cm 和 160cm、20cm 和 80cm,它们的共同特点是各功能群第一格局规模处于 40cm 范围内,结合种-面积饱和曲线和植物群落地上生物量-面积稳定曲线综合考虑,高寒小嵩草草甸植物功能群采样边长为 48.9cm 即可满足植物群落地上生物量和物种数的相对稳定(图 3—图 4)。

2.2 高寒小嵩草草甸典型微斑块植物群落特征

选择研究样地平坦且均匀的 1hm²区域为微斑块群落特征采样区,采用大样本采样法,随机在该区域选取

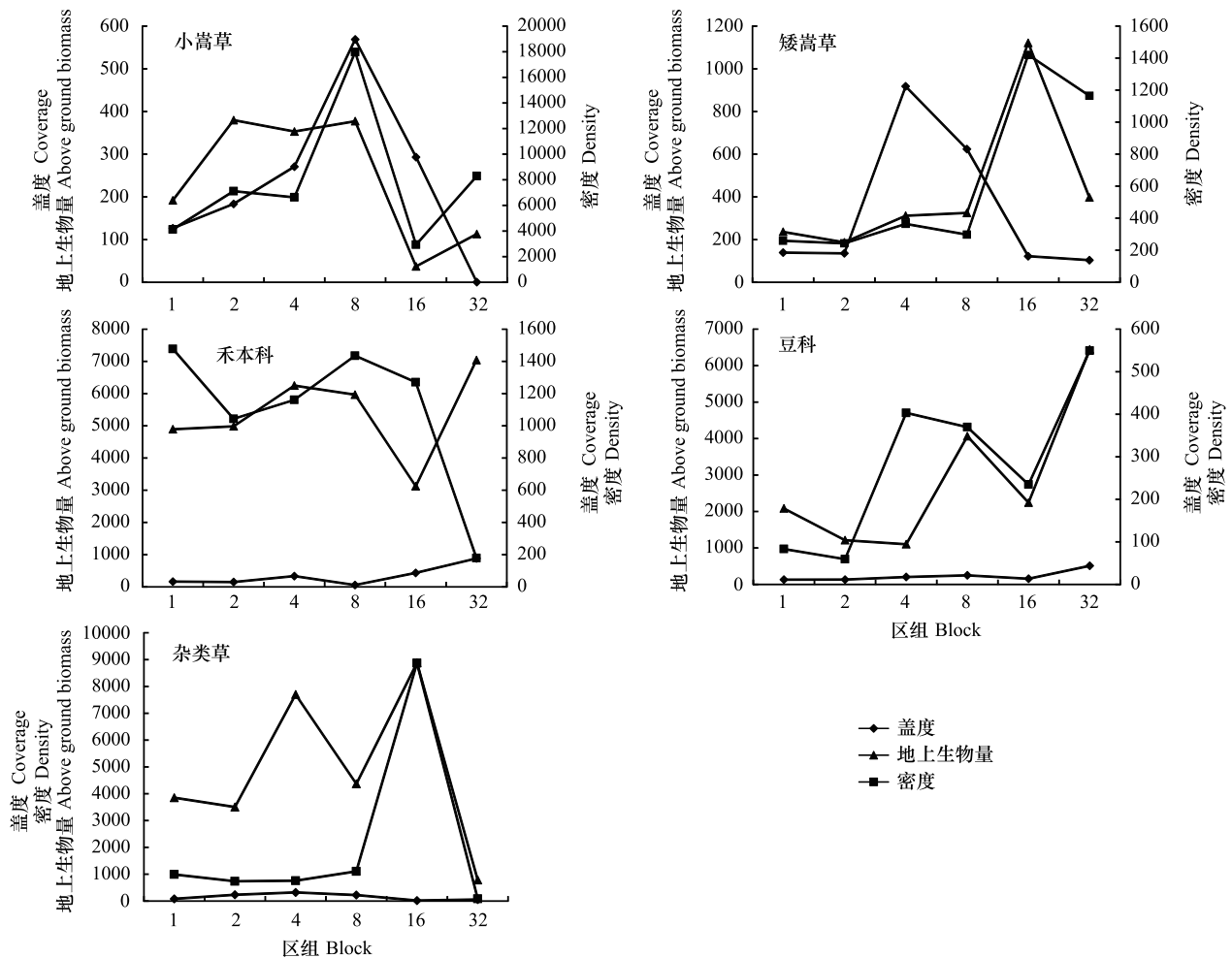


图4 不同功能群格局在不同放牧强度下的变化特征

Fig.4 Pattern scale of plant function groups under different grazing intensity

横坐标为区组,区组的计算公式见 1.3 植物功能群格局规模特征

30 个样方,并记录各样方植物群落数量特征,以各样方功能群数量特征进行欧式聚类分析。统计结果表明,随机选取的 30 个样方中,63.3%的样方以小嵩草为建群种,这类微斑块对应的地貌单元为草毡表层完整微斑块;10.0%的样方以禾本科和矮嵩草为建群种或亚建群种,这类微斑块对应的地貌单元为剥蚀坑微斑块,16.7%的样方中存在裂缝,将其称之为裂缝微斑块(图 5),参与统计的样方占采样样方总数的 80%以上。

从研究样地植物群落总体特征看,不同功能群高度显著不同,其中,群落上片层以禾本科功能群为主,生长盛期其植物群落片层营养枝平均自然高度为 6—14cm;下片层以矮嵩草 (*K. pygmaea*)、小嵩草 (*K. pygmaea*)、豆科和杂类草功能群为主,生长盛期植物群落片层营养枝自然高度平均为 1.5—6cm(图 6)。

从不同微斑块功能群数量特征看,禾本科数量特征在草毡表层完整微斑块中最低,在裂缝微斑块和剥蚀坑微斑块间差异不显著。小嵩草 (*K. pygmaea*) 高度在不同微斑块间差异不显著,但剥蚀坑微斑块中小嵩草 (*K. pygmaea*) 密度、盖度和重要值比裂缝微斑块的对应指标依次降低 89.3%—157.1%, 83.3%—149.2%, 55.7%—77.2%。矮嵩草 (*K. humilis*) 数量特征沿着草毡表层完整微斑块、裂缝微斑块和剥蚀坑微斑块排列顺序呈递增趋势,其中,矮嵩草 (*K. humilis*) 营养枝自然高度在裂缝微斑块和剥蚀坑微斑块间差异不显著,但显著高于草毡表层完整微斑块。杂类草密度在不同微斑块间差异不显著,但其盖度、高度和地上生物量在剥蚀坑微斑块中显著高于草毡表层完整微斑块,而裂缝微斑块植物群落数量特征同其他两类微斑块差异不显著。

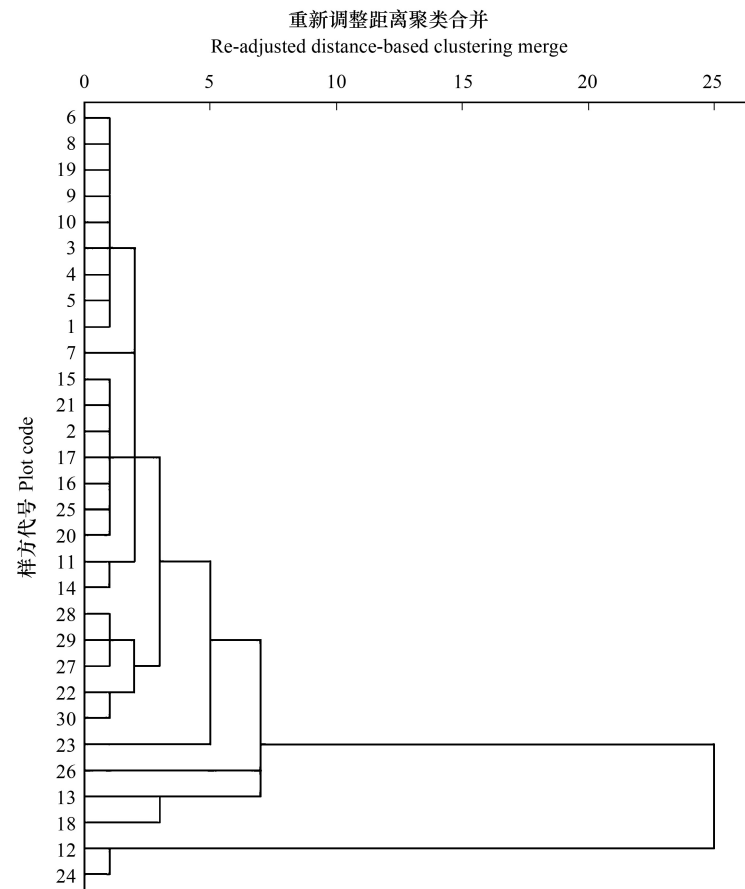


图5 样地微斑块分类特征
Fig.5 Classification of mini-patches

豆科功能群密度最高值出现在剥蚀坑微斑块,最低值出现在草毡表层完整微斑块;地上生物量最高值出现在裂缝微斑块,最低值出现在草毡表层完整微斑块;但其盖度和密度在不同微斑块间差异不显著(图6)

2.3 高寒小嵩草草甸微斑块地表特征

研究区域藻类结皮和地衣结皮主要存在于草毡表层完整微斑块和裂缝微斑块的裂缝外围区域。研究区域藻类结皮(黑斑)和地衣结皮(白斑)盖度之和从大到小依次为小嵩草斑块(25.2±3.4)%、裂缝微斑块(15.0±3.6)%和剥蚀坑微斑块0%,且这两种土壤-生物结皮在不同微斑块间的差异达到了显著水平。由于土壤-生物结皮特征数据采样时间集中在植物群落返青期,该时期为高寒嵩草草甸分布区域的旱季,苔藓结皮在较为干旱的条件下不容易被观察到,因此本研究中只讨论藻类结皮(黑斑)和地衣结皮(白斑)在草毡表层完整微斑块和裂缝微斑块中的分布情况。

草毡表层完整微斑块中小嵩草(*K. pygmaea*)盖度为25.8%—33.0%,显著高于其他功能群盖度。草毡表层完整微斑块中休眠或死亡地衣结皮(白斑)的盖度为(4.0±3.6)%,95%置信区间白斑盖度变化范围为1.5%—6.5%;休眠或死亡藻类结皮(黑斑)盖度为(25.2±11.0)%,95%置信区间黑斑盖度变化范围为17.3%—33.0%。

裂缝微斑块主要出现在研究区域地表开裂区,裂缝的上表面平均宽度为(4.7±1.1)cm,下表面平均宽度为(3.4±0.9)cm,裂缝平均深度为(4.0±0.6)cm,裂缝微斑块中禾本科功能群的密度、盖度、高度和地上生物量显著高于草毡表层完整微斑块(图7)。

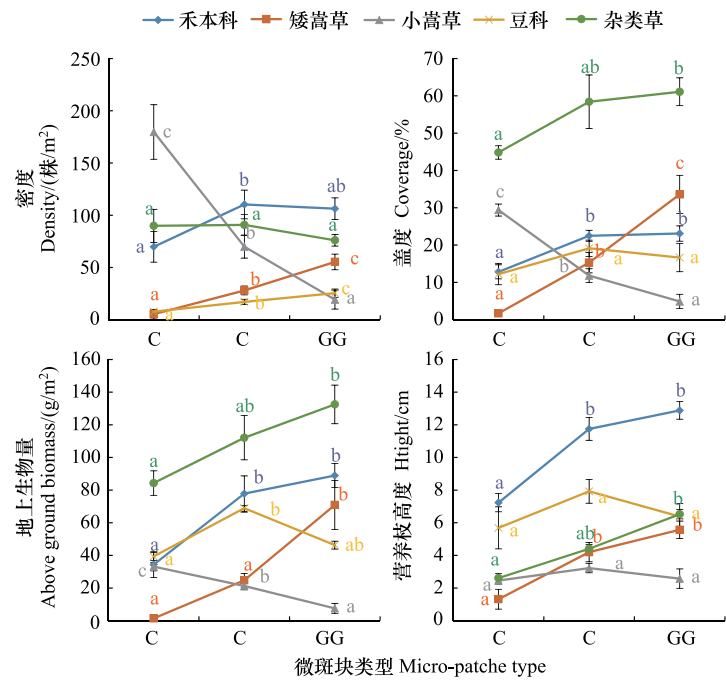


图 6 不同微斑块植物功能群特征分析
Fig.6 Characteristics of plant functional groups in mini-patches

C 代表草毡表层完整微斑块,CG 代表裂缝微斑块,G 代表剥蚀坑微斑块;不同小写字母代表不同微斑块植物群落数量特征差异达到显著水平

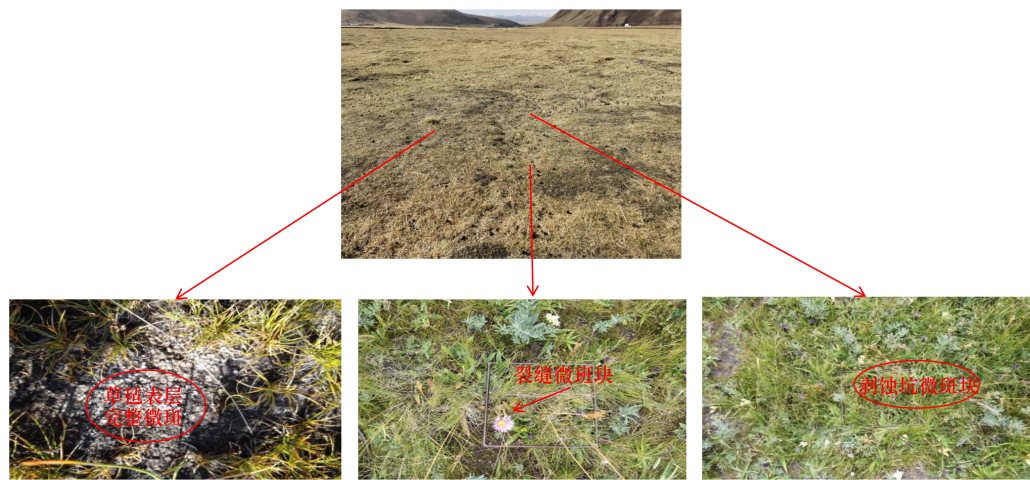


图 7 微斑块地表特征
Fig.7 Characteristics of mini-patches

3 讨论

3.1 高寒小嵩草草甸微斑块镶嵌结构形成的非生物和生物学潜在机制

3.1.1 高寒小嵩草草甸以草毡表层完整微斑块为优势微斑块的潜在机制

按照研究对象及研究目的,生态系统斑块研究尺度可以划分成 5 个等级,其中空间尺度 $<100\text{m}^2$ 、代际尺度 <10 世代的斑块一般被归类为微斑块研究尺度^[35—38]。本研究发现,高寒小嵩草草甸以小嵩草 (*K. pygmaea*) 为建群种,形成以草毡表层完整微斑块为主、裂缝微斑块以及剥蚀坑微斑块为辅的植物功能群

集群分布格局,且不同类型微斑块之间的植物群落特征存在明显分异。

造成这种现象的原因主要同高寒小嵩草草甸微斑块所处非生物环境因子及其建群种生物学特性相关^[39-40]。首先,从影响高寒小嵩草草甸微斑块植物群落数量特征的非生物因子看,草毡表层完整微斑块是该类草甸的主体,它不但可以分布在山地阳坡相对干旱的区域^[1],亦可分布于地势平缓的滩地、山地半阳坡、半阴坡等水分相对充沛但放牧强度较大的区域^[3]。无论分布在何种地形条件下,该类微斑块表层土壤均为匀质壤土/粉(砂)壤土^[1],其在冻融或季节性冻融作用下,可以沿根系韧性薄弱区域开裂,而裂缝所围绕的中间区域因收缩而略有凸起,形成冻土/季节性冻土区的典型多边形地貌,这种地貌导致不同微斑块间产生了一定程度的高差,客观上促进了光、水、热等资源的再分配,为高寒嵩草草甸微斑块镶嵌结构的形成奠定了非生物环境基础^[3, 39]。

从影响高寒小嵩草草甸微斑块植物群落特征的生物学机制上看,草毡表层完整微斑块的建群种为小嵩草(*K. pygmaea*),该植物为了适应恶劣的气候条件及反复的放牧干扰,从生理生化、形态结构、繁殖特性等诸多方面进行了适应性改变。首先,该植物地上部分植株矮小,地下部分根系庞大且平展,主要分布于土体浅层区域,这种特征可以适应青藏高原的恶劣气候条件及草食动物的反复放牧干扰^[5, 10, 15, 40]。其次,该植物地上部分所有器官均可承担养分同化功能^[41-42],可最大程度降低家畜放牧行为对光合产物积累的影响。第三,该植物可以通过地下根系同真菌建立共生关系来加强其对限制性养分的获取,以适应高原地区土壤限制性养分供给的不足^[43-45]。第四,该植物进化出了强大的根茎拓殖能力^[46-48],一方面可以弥补土壤养分、水分等资源的供给不足^[10, 17];另一方面,利用植物生长可塑性^[49],减弱了草食动物因采食和践踏对植物生长的负面影响,实现了维持居群的相对稳定^[5, 15]。

3.1.2 高寒小嵩草草甸中剥蚀坑微斑块和裂缝微斑块形成的潜在机制

高寒小嵩草草甸中裂缝微斑块和剥蚀坑微斑块植物群落构建特征的形成是高寒嵩草草甸多边形地貌对资源再分配的结果,其形成原因同草甸主流微斑块建群种——小嵩草(*K. pygmaea*)生物学特性密切相关。首先,小嵩草(*K. pygmaea*)属于根茎密丛型植物,其具有根系表聚特征^[13, 15],且在植物群落超补偿生长、植物生长可塑性^[49]等综合作用下,容易导致根系主要分布层紧实度增高,土壤中土-水-气三相结构的恶化,促进土壤-生物结皮向旱化方向发展,加速系统干旱化程度,加剧植物-土壤系统养分供求失衡^[3, 15],影响系统生态和生产功能的发挥^[3]。而以冻融作用形成的多边形地貌,可以通过冻融等机械拉伸作用形成一定强度的裂缝和剥蚀坑,一方面可以有效的改善局部土壤物理结构,加速土壤全量养分的矿化和水分截留,有助于形成资源沃岛^[5]。另一方面,由于不同微斑块之间存在高差,客观上加强了各斑块间物质和能量的转移或转化,不但有利于草地生产能力和生态功能的改善,也有利于维持逆境条件下系统总体特征的稳定。

因此,高寒小嵩草草甸微斑块镶嵌结构的形成是系统对青藏高原恶劣环境和周期性干扰的响应与适应,是系统生物学与非生物学因子共同作用的结果,有助于不同功能群之间物质和能量的转移或转化,对维持系统稳定具有重要意义。

3.2 高寒小嵩草草甸微斑块演化同植物群落系统演替之间的潜在关系

高寒小嵩草草甸多边形地貌对资源的再分配作用形成了以草毡表层完整微斑块为主体,其他类型微斑块为辅的镶嵌式空间分布结构,这种结构对系统稳定性维持及稳态转化具有重要意义。

首先,高寒小嵩草草甸在较低放牧强度及冻融等非生物因子的作用下仍会形成一定强度的裂缝和塌陷坑,这些微地形由于彼此之间存在高差,导致其对水、养分、热量等资源进行了再分配,重塑了微地形中养分-水分-气-热等资源的分配格局,增加了地表粗糙度,增强了地表捕获种子的能力,降低了表层土壤的紧实度,增加了水分的入渗率,改善了土壤的通气透水能力,增加了限制性土壤养分含量^[32],为禾本科、矮嵩草(*K. humilis*)提供了良好的生长环境,加速了禾本科和矮嵩草等功能群在不同微斑块间的渗透和位移^[50],为系统向生产能力更高的禾本科-矮嵩草草甸演化奠定了物质基础^[51-53]。

因此,在较低放牧强度下,塌陷坑和裂缝有助于系统以其为中心形成资源沃岛^[30],并通过沃岛效应改善

原有草毡表层土壤物理化学特性,实现草地总体生产和生态功能的提升。

小嵩草草甸随着放牧采食和践踏强度的增加,系统根土比会表现为先增大后减小的趋势^[5]。当小嵩草草甸放牧强度超过一定阈值区时,会导致草毡表层极度增厚,甚至出现草毡表层永久性的开裂、裂缝上下表面宽度持续扩大,甚至将小嵩草原有草毡表层割裂成彼此分离的孤岛,这种由于过度放牧驱动的地貌剧烈变化,会导致草甸地表径流的改变^[54],土壤物理结构的恶化^[55]、土壤养分滞留-供给能力^[17]及根系数量和质量的降低,加剧高寒小嵩草草甸各微斑块之间的差异,激发生态系统总体特征对干扰的正反馈效应,使得系统微斑块间资源渗透和转移受阻,导致系统整体稳定性维持能力的降低,促成系统稳态的转化^[15](图8)。

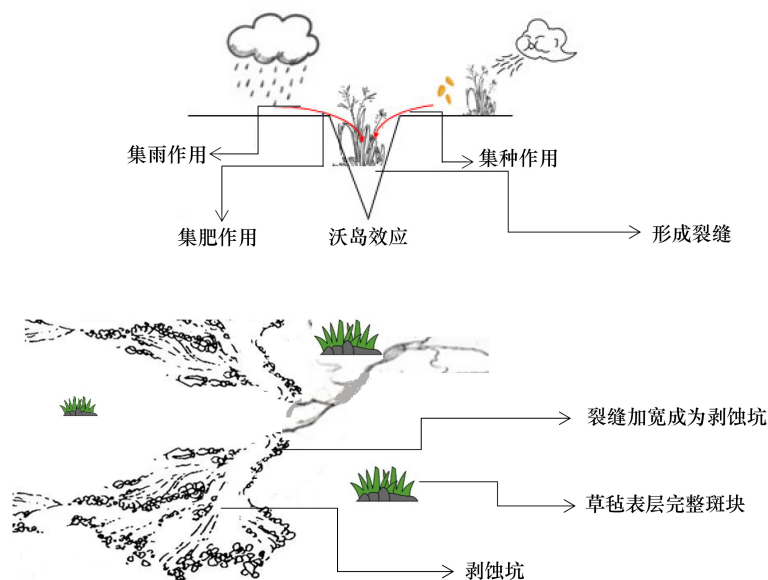


图8 微斑块形成过程示意图

Fig.8 Formation process of mini-patches

因此,裂缝和塌陷坑的出是一把双刃剑,过高的放牧强度使得微斑块间物质能量渗透和转移受阻,导致裂缝和剥蚀坑更容易遭受风蚀和水蚀的影响,不但影响草地功能的提升,更不利于系统原有稳定性的维持

4 结论

高寒小嵩草草甸植物功能群为微尺度斑块化集群分布模式。高寒小嵩草草甸功能群第一格局规模一般小于或等于40cm尺度范围。植物群落种-饱和面积为2390cm²(相当于边长为48.9cm的正方形),植物群落地上生物量稳定的最小样方面积为1068cm²(相当于边长为32.7cm的正方形),综合考虑以上诸多因素,小嵩草草甸植物群落采用2390cm²的采样面积可以保证物种、生物量的相对稳定。

根据聚类分析确定高寒小嵩草草甸80%以上的微斑块可以归为3类,分别为剥蚀坑微斑块、草毡表层完整微斑块以及裂缝微斑块。不同微斑块植物群落特征发生了明显的分异,形成了以草毡表层完整微斑块为主体,其他微斑块为辅助的镶嵌分布模式。其中,裂缝和剥蚀坑微斑块处于适宜的放牧强度下,有助于高寒小嵩草草甸向可食性牧草数量增加的方向演替,有助于系统总生产能力的恢复和功能的提升;但如果对裂缝和剥蚀坑微斑块过度利用,容易加大草地进一步退化的风险。

参考文献(References):

- [1] 周兴民. 中国嵩草草甸[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [2] Lin L, Cao G M, Xu X L, Zhang F W, Huang J J, Fan B, Li B C, Li Y K. *Kobresia pygmaea* meadows as disclimax communities in the same geographic and climatic environments in Qinghai-Tibet Plateau, China. *Journal of Plant Ecology*, 2023, 16(5): 1-15

- [3] 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.
- [4] 张新时, 唐海萍, 董孝斌, 李波, 黄永梅, 龚吉蕊. 中国草原的困境及其转型. 科学通报, 2016, 61(2): 165-177.
- [5] 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.
- [6] Roopnarine P, Angielczyk K. Community stability and selective extinction during the Permian-Triassic mass extinction. Science, 2015, 350(6256): 90-93.
- [7] Liu H Y, Mi Z R, Lin L, Wang Y H, Zhang Z H, Zhang F W, Wang H, Liu L L, Zhu B, Cao G M, et al. Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2018, 115(16): 4051-4056.
- [8] 王启兰, 曹广民, 王长庭. 高寒草甸不同植被土壤微生物数量及微生物生物量的特征. 生态学杂志, 2007, 26(7): 1002-1008.
- [9] 王启兰, 王溪, 王长庭, 曹广民, 龙瑞军. 高寒矮嵩草草甸土壤酶活性与土壤性质关系的研究. 中国草地学报, 2010, 32(3): 51-56.
- [10] 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.
- [11] Wang C, Zhao X X, Liu Z F, Lippert P C, Graham S A, Coe R S, Yi H S, Zhu L D, Liu S, Li Y L. Constraints on the early uplift history of the Tibetan Plateau. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(13): 4987-4992.
- [12] Li Y K, Ouyang J Z, Lin L, Xu X L, Zhang F W, Du Y G, Liu S L, Cao G M, Han F. Alterations to biological soil crusts with alpine meadow retrogressive succession affect seeds germination of three plant species. Journal of Mountain Science, 2016, 13(11): 1995-2005.
- [13] 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.
- [14] 林丽, 李本措, 樊博, 兰玉婷, 司梦可. 高寒嵩草草甸植物群落对牧场主“控制放牧”分异的响应与适应. 中国草地学报, 2022, 44(9): 19-30.
- [15] 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.
- [16] 江康威, 张青青, 王亚菲, 李宏, 丁雨, 杨永强, 吐尔逊娜依·热依木. 放牧干扰下天山北坡中段植物功能群特征及其与土壤环境因子的关系. 植物生态学报, 2024, 48(6): 701-718.
- [17] Hewitson L, Dumont B, Gordon I J. Response of foraging sheep to variability in the spatial distribution of resources. Animal Behaviour, 2005, 69(5): 1069-1076.
- [18] 林丽, 李杰霞, 李本措, 兰玉婷, 司梦可, 张法伟, 李以康, 曹广民, 樊博. 祁连山东段南麓高寒嵩草草甸群落特征变化及其与家庭牧场管理的关系. 生态学报, 2024, 44(22): 10106-10118.
- [19] Searle K R, Thompson Hobbs N, Shipley L A. Should I stay or should I go? Patch departure decisions by herbivores at multiple scales. Oikos, 2005, 111(3): 417-424.
- [20] Wang L, Wang D L, He Z B, Liu G F, Hodgkinson K C. Mechanisms linking plant species richness to foraging of a large herbivore. Journal of Applied Ecology, 2010, 47(4): 868-875.
- [21] Grace J B, Anderson T M, Seabloom E W, Borer E T, Adler P B, Harpole W S, Hautier Y, Hillebrand H, Lind E M, et al. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. Nature, 2016, 529(7586): 390-393.
- [22] 陈家庆. 干扰系统的自适应管理. 电子对抗技术, 1994(4): 1-7.
- [23] 刘振国, 李镇清. 植物群落中物种小尺度空间结构研究. 植物生态学报, 2005, 29(6): 1020-1028.
- [24] Bueno A S, Peres C A. Patch-scale biodiversity retention in fragmented landscapes: Reconciling the habitat amount hypothesis with the island biogeography theory. Journal of Biogeography, 2019, 46(3): 621-632.
- [25] Scheffer M, Carpenter S, Foley J A, Folke C, Walker B. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature, 2001, 413(6856): 591-596.
- [26] Levine J M. Species diversity and biological invasions: relating local process to community pattern. Science, 2000, 288(5467): 852-854.
- [27] Schnabel F, Liu X J, Kunz M, Barry K E, Bongers F J, Bruehlheide H, Fichtner A, Härdtle W, Li S, Pfaff C T, Schmid B, Schwarz J A, Tang Z Y, Yang B, Bauhus J, von Oheimb G, Ma K P, Wirth C. Species richness stabilizes productivity via asynchrony and drought-tolerance diversity in a large-scale tree biodiversity experiment. Science Advances, 2021, 7(51): 1-14.
- [28] Pandolfi J M, Staples T L, Kiessling W. Increased extinction in the emergence of novel ecological communities. Science, 2020, 370(6513): 220-222.
- [29] Thébaud E, Fontaine C. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. Science, 2010, 329(5993): 853-856.
- [30] Lin L, Cao G, Guo X W, Li Q, Qian D W, Du Y G, Huang J J, Fan B, Li B, Lan Y T, Si M K. The process of soil nutrient stabilization in micro-patches in alpine *Kobresia* meadows. Diversity, 2022, 14: 656.
- [31] 曹广民, 龙瑞军, 张法伟, 李以康, 林丽, 郭小伟, 韩道瑞, 李婧. 青藏高原高寒矮嵩草草甸碳增汇潜力估测方法. 生态学报, 2010, 30

- (23): 6591-6597.
- [32] 樊博, 林丽, 曹广民, 柯浚, 李以康, 杜岩功, 郭小伟, 李茜, 钱大文, 兰玉婷, 周春丽. 不同演替状态下高寒草甸土壤物理性质与植物根系的相互关系. 生态学报, 2020, 40(7): 2300-2309.
- [33] 马海霞, 张德罡, 杜凯, 康玉坤, 马源, 徐长林, 陈建纲. 高寒草甸群落调查最小样方面积和最小样方数研究. 草原与草坪, 2020, 40(4): 40-46.
- [34] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [35] 陈集景, 周蕾, 迟永刚. 陆地生态系统稳定性空间格局及影响机制研究综述. 中国农业气象, 2021, 42(7): 552-560.
- [36] 林丽, 曹广民, 樊博, 柯浚, 李茜, 兰玉婷, 朋措吉, 戴黎聪, 李以康, 周春丽. 放牧对高寒草地微尺度斑块及其构件特征的影响. 草原与草坪, 2021, 41(4): 143-153.
- [37] Moradi J, Mudrák O, Kukla J, Vicentini F, ŠIMÁČKOVÁ H, Frouz J. Variations in soil chemical properties, microbial biomass, and faunal populations as related to plant functional traits, patch types, and successional stages at Sokolov post-mining site-A case study. European Journal of Soil Biology, 2017, 83: 58-64.
- [38] Li J X, Li X L, Gao J, Kazhaocairang, Ma G L, Qi X Z. Micro-scale fragmentation of the alpine meadow landscape on the Qinghai-Tibet Plateau under external disturbances. Catena, 2021, 201: 105220.
- [39] 梁成华. 地质与地貌学[M]. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- [40] 姜罡丞, 贾晓红. 不同海拔高度上的嵩草属三个种营养器官显微结构的比较. 河南大学学报(自然科学版), 1999, 29(1): 63-68.
- [41] Lipson D A, Schadt C W, Schmidt S K, Monson R K. Ectomycorrhizal transfer of amino acid-nitrogen to the alpine sedge *Kobresia myosuroides*. New Phytologist, 1999, 142(1): 163-167.
- [42] Lipson D A, Raab T K, Schmidt S K, Monson R K. Variation in competitive abilities of plants and microbes for specific amino acids. Biology and Fertility of Soils, 1999, 29(3): 257-261.
- [43] Xu X L, Ouyang H, Cao G M, Pei Z Y, Zhou C P. Uptake of organic nitrogen by eight dominant plant species in *Kobresia* meadows. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2004, 69(1): 5-10.
- [44] 邓自发, 谢晓玲, 王启基, 周兴民. 高寒草甸藏嵩草种群繁殖对策的研究. 应用与环境生物学报, 2001, 7(4): 332-334.
- [45] 邓自发, 谢晓玲, 周兴民. 高寒草甸矮嵩草种群繁殖对策的研究. 生态学杂志, 2001, 20(6): 68-70.
- [46] 邓自发, 谢晓玲, 周兴民, 王启基. 高寒草甸小嵩草种群繁殖生态学研究. 西北植物学报, 2002, 22(2): 344-349.
- [47] 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.
- [48] 张博中, 郭小龙, 杨颖惠. 扩散模式对高阶相互作用物种共存机制的影响. 生态学报, 2024, 44(8): 3492-3501.
- [49] Shang Z H, Deng B, Ding L M, Ren G H, Xin G S, Liu Z Y, Wang Y L, Long R J. The effects of three years of fencing enclosure on soil seed banks and the relationship with above-ground vegetation of degraded alpine grasslands of the Tibetan Plateau. Plant and Soil, 2013, 364(1): 229-244.
- [50] Vasl A, Schindler B Y, Kadas G J, Blaustein L. Fine-scale substrate heterogeneity in green roof plant communities: The constraint of size. Ecology and Evolution, 2019, 9(20): 11557-11568.
- [51] Wubs E R J, Bezemer T M. Plant community evenness responds to spatial plant-soil feedback heterogeneity primarily through the diversity of soil conditioning. Functional Ecology, 2018, 32(2): 509-521.
- [52] Rossignol N, Chadoeuf J, Carrère P, Dumont B. A hierarchical model for analysing the stability of vegetation patterns created by grazing in temperate pastures. Applied Vegetation Science, 2011, 14(2): 189-199.
- [53] 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.
- [54] 李婧, 杜岩功, 张法伟, 郭小伟, 韩道瑞, 刘淑丽, 曹广民. 草毡表层演化对高寒草甸水源涵养功能的影响. 草地学报, 2012, 20(5): 836-841.
- [55] Dai L C, Yuan Y M, Guo X W, Du Y G, Ke X, Zhang F W, Li Y K, Li Q, Lin L, Zhou H K, Cao G M. Soil water retention in alpine meadows under different degradation stages on the northeastern Qinghai-Tibet Plateau. Journal of Hydrology, 2020, 590: 125397.