

## 若尔盖高原不同退化程度草地植物种群生态位特征

刘学敏<sup>1,2</sup>, 罗久富<sup>1,2</sup>, 陈德朝<sup>3</sup>, 朱欣伟<sup>4</sup>, 周金星<sup>1,2</sup>

(1. 北京林业大学 水土保持国家林业局重点实验室, 北京 100083; 2. 北京林业大学 云南建水荒漠生态系统国家定位观测研究站, 北京 100083; 3. 四川省林业科学研究院 四川 成都 610081; 4. 阿坝藏族羌族自治州林业科学技术研究所, 四川 汶川 623000)

**摘要:** 为探索高寒脆弱生态区不同退化程度草地生态系统中各植物种群资源利用能力, 通过草地群落学调查结合物种重要值、Shannon-Wiener 生态位宽度指数、Pianka 生态位重叠指数等对若尔盖高原轻度退化、中度退化、重度退化和极重度退化草地植物群落特征及主要种的生态位进行了研究。结果表明: ①在轻度、中度退化群落中, 建群种为莎草科 Cyperaceae 植物线叶嵩草 *Kobresia capillifolia*, 已侵入不可食性杂类草, 且具有较高的重要值; 在重度、极重度群落中, 建群种更替为禾本科 Poaceae 植物垂穗披碱草 *Elymus nutans* 和赖草 *Leymus secalinus*, 群落中不可食性杂类草的重要值高于轻度和中度退化群落。②随着退化程度加剧, 除建群种具有较高的生态位宽度以外, 退化草地指示种也在群落中占较大的生态位宽度, 增加了草地优良牧草的生长压力。③群落中主要种之间的所有生态位重叠指数平均值随退化程度加剧而降低, 依次为轻度退化(0.59), 中度退化(0.58), 重度退化(0.42)和极重度退化(0.40), 主要种群之间对资源的利用随退化程度加剧在整体上逐渐趋向于离散。轻度退化群落中的线叶嵩草、黄帚橐吾 *Ligularia virgaurea*, 中度退化中的线叶嵩草、乳白香青 *Anaphalis lactea*, 重度退化中的垂穗披碱草以及极重度退化中的赖草, 与群落中的其他种群之间的生态位重叠值较高。综上, 若尔盖高原草地在退化过程中, 伴随具有不同资源利用策略的植物种群替代的过程。表 5 参 31

**关键词:** 植物生态学; 退化草地; 物种重要值; 生态位宽度; 生态位重叠

**中图分类号:** S718.45; Q948.15      **文献标志码:** A      **文章编号:** 2095-0756(2019)02-0289-09

## Floristic assembly and dominant population niches in degraded grasslands on the Zoigê Plateau

LIU Xuemin<sup>1,2</sup>, LUO Jiufu<sup>1,2</sup>, CHEN Dechao<sup>3</sup>, ZHU Xinwei<sup>4</sup>, ZHOU Jinxing<sup>1,2</sup>

(1. Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 2. Yunnan Jianshui Desert Ecosystem Research Station, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China; 3. Sichuan Academy of Forestry, Chengdu 610081, Sichuan, China; 4. Institute of Forestry Science and Technology, Aba Tibetan and Qiang Autonomous Prefecture, Wenchuan 623000, Sichuan, China)

**Abstract:** This study was conducted to explore utilization capabilities for each group of resources in grassland ecosystems at different stages of degeneration in the alpine fragile ecological zone and to provide data support for management and restoration of degraded grasslands. A grassland community survey was combined with a species importance value, Shannon-Wiener niche breadth index, and Pianka niche overlap index to analyze the characteristics of plant communities and main niche species with lightly degraded (LD), moderately degraded (MD), severely degraded (SD), and extremely severe degradation (ESD) in grasslands of the Zoigê Plateau. Results showed that (1) in LD and MD communities, the constructive species was *Kobresia capillifolia*, which had invaded the incombustible weeds and had a higher importance value. In SD and ESD communities, the

收稿日期: 2018-02-26; 修回日期: 2018-04-13

基金项目: 国家林业公益性行业科研专项(201504401); “十二五”国家科技支撑计划项目(2015BAC05B01)

作者简介: 刘学敏, 从事恢复生态学研究。E-mail: lxm6811@bjfu.edu.cn。通信作者: 周金星, 教授, 博士生导师, 从事水土保持与荒漠化防治、石漠化治理和生态恢复研究。E-mail: zjx001@bjfu.edu.cn

constructive species were poaceae plants, namely *Elymus nutans* and *Leymus secalinus*, with the importance value of incombustible weeds being higher than those in the LD and MD communities. (2) As deterioration intensified, except for the higher niche breadth of constructive species, the indicator species of degraded grasslands were more niche breadth in the community increasing the growth pressure on the excellent forage species. (3) The mean value of the overlap index for all niches of the main species in the community decreased with the degree of degeneration in the order of LD(0.59), MD(0.58), SD(0.42), ESD(0.40). Also, utilization of resources between major populations tended to be more and more dispersed as the degree of degeneration increased. Higher niche overlap with other populations in the community was found that *Kobresia capillifolia* and *Ligularia virgaurea* in LD communities, *K. capillifolia* and *Anaphalis latialata* in MD communities, *E. nutans* in SD communities, and *L. secalinus* in ESD. In summary, the process of degradation of grasslands on the Zoigê Plateau was accompanied by substitution of plant populations with different resource utilization strategies. [Ch, 5 tab. 31 ref.]

**Key words:** plant ecology; degraded grassland; species importance value; niche breadth; niche overlap

生态位理论被广泛运用于植物群落生态学的探索和分析<sup>[1]</sup>。其中生态位宽度和生态位重叠是量化植物种群生态位的重要指标,可进一步量化种群的资源利用效率、竞争/共存关系<sup>[2-4]</sup>。种群生态位的变化指示植物群落分布格局的演变过程,对环境的变化过程响应敏感<sup>[5]</sup>,尤其是在生态环境极其脆弱的青藏高原。种群生态位分析能深入了解群落的结构特征,实现对植物群落结构的量化研究,进一步揭示植物群落内部的种群组配、共存、竞争和群落稳定性机制<sup>[6]</sup>,揭示植物群落的物种分布格局<sup>[7]</sup>,是评价植物种间关系、种间竞争研究中的重要手段,对生态系统保护、群落演替研究、生物多样性评价等具有推动作用。地处川西北的若尔盖高原具有独特的生态屏障作用,是江河源区的水资源补给区,是青藏高原的重要组成部分,其中草地植物群落是若尔盖高原最主要的生产层。近年来,人类活动的扩张、过度放牧、气候变化等多种人为因素和自然影响的叠加影响,使若尔盖高原的湿地生态系统面临愈加严峻的退化形势,退化草地生态系统面积迅速增加<sup>[8-10]</sup>。草地退化降低了原本肥沃的草地生态系统的承载力,严重限制草产品和畜牧产品的输出,对若尔盖高原经济、社会、生态文明发展和民族团结起到阻碍作用<sup>[11-13]</sup>。植物群落的健康发展,对提高并维持草地生态系统的稳定性极为关键,是退化沙地实现正向演替的重要条件<sup>[14]</sup>。生态位宽度和生态位重叠的计算分析对不同植物环境适应性的比较具有重要作用<sup>[15]</sup>。近年来,利用生态位分析植物群落结构,评价群落发展现状等报道并不鲜见,但是在高寒脆弱生态区的退化系列草地生态系统的中的群落结构、各优势种群的生态位演变、物种替代规律等研究内容并不完善。本研究通过植物群落学调查,采用重要值、Shannon-Wiener生态位宽度和Pianka生态位重叠指数分析等手段,探索了若尔盖高原草地退化过程中的物种替代规律、植物群落结构和种群资源利用能力变化,对若尔盖高原退化草地生态系统管理措施有重要的指导作用。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于若尔盖县阿西乡协玛坚(33°41'33"~33°41'36"N, 102°55'45"~102°55'51"E),平均海拔为3 486.0 m。属于高山大陆季风气候区,具有明显的寒带气候特征,春秋短,寒冷干燥,昼夜温差大,年平均气温为0.6~1.1℃,极端最高气温为24.6℃,极端最低气温为-33.7℃。由于气温较低,该地区为植被生产力低值区。年平均降水量为642.8 mm,年均日照为2 417.0 h,平均风速为2.3 m·s<sup>-1</sup>·a<sup>-1</sup>,最大风速为36.0 m·s<sup>-1</sup><sup>[12]</sup>。土壤以高山草甸土、亚高山草甸土为主,并分布有沼泽化湿地。但是随着人类活动的扩张,高原鼠兔*Ochotona curzoniae*和旱獭*Marmota* spp.等的影响,气候等自然环境的变化,区域内退化面积急剧增加,形成各种不同退化程度的草地群落,主要分为高寒草甸群落、高寒草原化草甸群落、高寒草原群落及退化程度极高的沙地群落。

### 1.2 实验设计与样品采集

根据群落植物盖度和主要建群种的差异,选取了4种不同退化程度的草地生态系统,即轻度退化、

中度退化、重度退化和极重度退化群落。2017 年 8 月对各个群落进行植物群落学调查，根据草地植物群落研究方法，以 1 m × 1 m 为草地群落最小研究样地，在示范区内随机布设草本调查样地，每个示范区分别布设 12 个草本调查样地<sup>[16-17]</sup>。记录每个样地内植物种类、盖度、高度、多度等。根据对每个群落物种重要值进行分析，选取重要值大于 1.00 的物种作为群落的主要种<sup>[18]</sup>，对主要种生态位宽度和生态位重叠展开研究。

### 1.3 数据分析

采用 Excel 2010 对数据进行整理、统计分析。其中：①群落中物种重要值  $V_i = (C_R + H_R + D_R) / 3$ 。

$$\textcircled{2} \text{Shannon-Wiener 生态位宽度指数 } B_i^{[19]} = - \sum_{j=1}^r (P_{ij} \ln P_{ij}); P_{ij} = n_{ij} / N_i. \textcircled{3} \text{Pianka 重叠指数 } O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r P_{ij} P_{kj}}{\sqrt{(\sum_{j=1}^r P_{ij})^2 (\sum_{j=1}^r P_{kj})^2}}.$$

其中： $C_R$ 、 $H_R$  和  $D_R$  分别表示物种相对盖度、相对高度和相对密度； $P_{ij}$  指物种  $i$  在第  $j$  样方中的重要值占样方重要值之和的百分比； $n_{ij}$  为物种  $i$  在第  $j$  个样方内的重要值； $N_i = \sum_{j=1}^r n_{ij}$ ； $P_{ij}$  和  $P_{kj}$  分别指物种  $i$  和  $k$  在样方  $j$  中的重要值； $r$  为样方数。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同退化程度群落主要种及其生态位宽度

不同退化程度群落结构差异明显，有着明显的物种替代现象。在轻度退化和中度退化群落中，建群种为莎草科 Cyperaceae 植物线叶嵩草 *Kobresia capillifolia*，但是群落中毒杂草等不可食性杂类草已经侵入，且具有较高的重要值，如黄帚橐吾 *Ligularia virgaurea*，乳白香青 *Anaphalis lactea*，圆萼刺参 *Morina chinensis*，狼毒 *Stellera chamaejasme* 等。在重度和极重度群落中，建群种更替为禾本科 Poaceae 植物，分别为垂穗披碱草 *Elymus nutans* 和赖草 *Leymus secalinus*，群落中不可食性杂类草的重要值比轻度和中度退化群落中高，如乳白香青重要值从轻度退化到重度退化呈明显的上升趋势。根茎型禾草植物赖草从重度退化群落中出现后，到极重度退化群落中已经替代垂穗披碱草成为建群种，具有极高的重要值。同时，莎草科植物在草地退化过程中也发生了由线叶嵩草到线叶嵩草与青藏薹草 *Carex moorcroftii* 共存，青藏薹草到青藏薹草与粗壮嵩草 *Kobresia robusta* 共存的替代现象。

生态位宽度能实现植物种群对资源利用效率的量化研究，在群落中占据较大生态位的种群通常具有较高的环境资源利用能力，能更好地适应其所处的生境。若尔盖高原不同退化程度草地群落中各优势种的生态位宽度变化明显。各个群落中的重要值较高的物种，一般同时具有较大的生态位宽度，如在轻度退化群落中，线叶嵩草和黄帚橐吾的生态位宽度分别为 1.08 和 1.05，中度退化群落中线叶嵩草和乳白香青的生态位宽度分别为 1.08 和 1.06，重度退化群落中垂穗披碱草和乳白香青的生态位宽度分别为 1.94 和 1.02，极重度退化群落中赖草和粗壮嵩草的生态位宽度分别为 1.07 和 0.98。但是，一些物种的种群生态位宽度与其对应的重要值大小并不呈对应关系，即其重要值虽不高，却具有较高的生态位宽度，如在轻度、中度和重度退化群落中，狼毒的重要值分别仅为 2.18，2.77 和 2.54，但其生态位宽度却分别高达 1.01，1.06 和 0.96，极重度退化群落中的抽葶藁本 *Ligusticum scapiforme*，其重要值仅 9.83，但是其生态位宽度高达 1.01。说明在若尔盖高寒草地退化过程中，除建群种具有较高的生态位宽度以外，退化草地指示种虽然重要值不高，但在群落中具有较高的资源利用能力和竞争力，这给草地优良牧草的生长带来压力(表 1)。

### 2.2 不同退化程度草地群落主要种群的生态位重叠

研究结果显示：若尔盖高原不同退化程度草地群落中主要种群的生态位重叠在各个群落中存在明显的差异，且与其生态位宽度密切相关。群落中主要种之间的所有生态位重叠指数平均值随着退化程度加剧呈降低趋势，从高到低依次为轻度退化(0.59)，中度退化(0.58)，重度退化(0.42)，极重度退化(0.40)。说明群落主要种群之间对资源的利用随着退化程度的加剧整体上逐渐趋向于离散，对共同资源的竞争强度有降低趋势。随着退化程度加剧，生态位重叠值大于 0.50 的种对数比例呈先小幅增加后又

表1 不同退化程度草地群落主要种重要值( $V_i$ )及其生态位宽度( $B_i$ )

Table 1 Dominants important value and niche breadth in different degraded grassland in the Zoigê Plateau

轻度退化			中度退化		
物种	$V_i$	$B_i$	物种	$V_i$	$B_i$
线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	47.46	1.08	线叶嵩草	44.88	1.08
黄帚囊吾 <i>Ligularia virgaurea</i>	5.68	1.05	乳白香青	6.22	1.06
线叶拉拉藤 <i>Galium linearifolium</i>	5.57	0.96	丽江风毛菊	5.91	0.99
细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	5.43	0.86	细叶亚菊	5.82	0.72
青海苜蓿 <i>Medicago archiducis-nicola</i>	4.84	0.99	圆萼刺参	5.80	0.83
乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>	4.10	0.97	蓬子菜 <i>Galium verum</i>	3.18	0.99
钉柱委陵菜 <i>Potentilla saundersiana</i>	3.80	1.02	红冠紫菀 <i>Aster handelii</i>	3.02	0.89
长叶雪莲 <i>Saussurea longifolia</i>	2.59	0.87	麻花苧	2.86	0.87
丽江风毛菊 <i>Saussurea likiangensis</i>	2.49	0.99	狼毒	2.77	1.06
麻花苧 <i>Gentiana straminea</i>	2.31	0.98	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	2.55	0.30
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	2.18	1.01	青藏薹草 <i>Carex moorcroftii</i>	2.39	0.98
圆萼刺参 <i>Morina chinensis</i>	2.16	0.98	泡沙参 <i>Adenophora potaninii</i>	2.32	0.00
小米草 <i>Euphrasia pectinata</i>	2.13	0.47	黄帚囊吾	2.02	0.62
镰萼喉毛花 <i>Comastoma falcatum</i>	2.00	0.59	钉柱委陵菜	1.37	0.99
钝裂银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	1.86	0.97	青海苜蓿	1.35	0.95
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	1.62	0.43	肉果草 <i>Lancea tibetica</i>	1.30	1.02
高山嵩草 <i>K. pygmaea</i>	1.51	0.30			
重度退化			极重度退化		
物种	$V_i$	$B_i$	物种	$V_i$	$B_i$
垂穗披碱草	14.08	0.94	赖草	45.39	1.07
乳白香青	13.85	1.02	粗壮嵩草	21.27	0.98
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	11.54	0.89	青藏薹草	13.02	0.90
丽江风毛菊	9.88	0.98	抽葶薹本 <i>Ligusticum scapiforme</i>	9.83	1.01
蓬子菜	8.12	0.96	阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	5.49	0.59
细叶亚菊	7.80	0.20	细果角茴香 <i>Hypocoum leptocarpum</i>	1.54	0.29
青藏薹草	6.47	0.70	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	1.49	0.39
剪股颖 <i>Agrostis matsumurae</i>	6.41	0.82	帕米尔虫实 <i>Corispermum paniricum</i>	1.25	0.00
肉果草	4.04	0.90			
麻花苧	2.78	0.28			
羊茅 <i>Festuca ovina</i>	2.60	0.30			
矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	2.56	0.75			
狼毒	2.54	0.96			
黄帚囊吾	1.82	0.76			
白花枝子花 <i>Dracocephalum heterophyllum</i>	1.41	0.83			
高山唐松草	1.40	0.47			
无茎黄鹌菜 <i>Youngia simulatrix</i>	1.25	0.47			

明显降低趋势, 从高到低依次为中度退化(67.50%), 轻度退化(63.97%), 重度退化(41.91%), 极重度退化(35.71%)。在各个群落中, 生态位重叠较大的种对多伴随着在生态位宽度较大的种群出现, 如轻度退化群落中的线叶嵩草、黄帚囊吾, 中度退化中的线叶嵩草、乳白香青, 重度退化中的垂穗披碱草以及极重度退化中的赖草, 与群落中的其他种群之间的生态位重叠值较高。

在轻度退化群落中(表2), 与建群种线叶嵩草生态位重叠较高的是黄帚囊吾( $O_{ik}=0.94$ )和狼毒( $O_{ik}=0.88$ ), 与之生态位重叠较小的则是高山嵩草( $O_{ik}=0.42$ )和高山唐松草( $O_{ik}=0.40$ ); 在中度退化群落中(表3), 与建群种线叶嵩草生态位重叠较高的是乳白香青( $O_{ik}=0.96$ )和狼毒( $O_{ik}=0.95$ ), 与之生态位重叠较小的则垂穗披碱草( $O_{ik}=0.37$ )和泡沙参( $O_{ik}=0.25$ ); 说明随着草地群落发生退化, 黄帚囊吾、狼毒、乳白香青等毒杂草侵入与原有的建群种争夺生态空间, 且其具有较高的植株高度和较大的植物叶片, 在光竞争

上具有较强优势，而在轻度退化群落中，低矮植物高山唐松草和高山嵩草在对光照等资源上的竞争要弱于建群种线叶嵩草，因此其生态位宽度较低，与建群种的生态位重叠也较低。当群落发展到中度退化(表 3)，随着建群种线叶嵩草的优势地位降低，垂穗披碱草等出现，但其竞争力减弱，资源占有率也较低。在重度退化群落中(表 4)，建群种更替为垂穗披碱草，毒杂草乳白香青与其具有较高的生态位重叠( $O_{ik}=0.80$ )，而在极重度群落中(表 5)，建群种更替为株高更高的禾本科植物赖草，株高低矮的毒杂草抽葶藁本则与之具有较高的生态位重叠( $O_{ik}=0.87$ )。说明在若尔盖高原草地群落退化过程中，对资源的竞争力和利用效率与种群间的生态位重叠密切相关，而这种关系也指示着退化草地群落的物种替代的过程。

表 2 轻度退化程度草地群落主要种群生态位重叠值

Table 2 Niche overlap of main plant populations in the lightly degraded grassland

物种	线叶嵩草	黄帚橐吾	线叶拉拉藤	细叶亚菊	青海苜蓿	乳白香青	钉柱委陵菜	长叶雪莲	丽江风毛菊	麻花芫	狼毒	圆萼刺参	小米草	镰萼喉毛花	钝裂银莲花	高山唐松草	高山嵩草
线叶嵩草	1.00																
黄帚橐吾	0.94	1.00															
线叶拉拉藤	0.82	0.82	1.00														
细叶亚菊	0.74	0.73	0.51	1.00													
青海苜蓿	0.83	0.83	0.90	0.49	1.00												
乳白香青	0.83	0.85	0.79	0.67	0.71	1.00											
钉柱委陵菜	0.86	0.83	0.83	0.56	0.95	0.75	1.00										
长叶雪莲	0.72	0.61	0.61	0.45	0.77	0.40	0.72	1.00									
丽江风毛菊	0.86	0.82	0.78	0.36	0.90	0.67	0.89	0.72	1.00								
麻花芫	0.83	0.76	0.82	0.45	0.90	0.64	0.84	0.91	0.88	1.00							
狼毒	0.88	0.89	0.75	0.62	0.72	0.74	0.68	0.56	0.80	0.72	1.00						
圆萼刺参	0.85	0.82	0.90	0.65	0.76	0.78	0.73	0.59	0.71	0.80	0.79	1.00					
小米草	0.48	0.39	0.49	0.23	0.60	0.37	0.74	0.54	0.54	0.55	0.26	0.38	1.00				
镰萼喉毛花	0.58	0.42	0.41	0.44	0.39	0.57	0.49	0.39	0.36	0.39	0.28	0.38	0.47	1.00			
钝裂银莲花	0.85	0.75	0.74	0.52	0.80	0.61	0.78	0.80	0.77	0.79	0.77	0.64	0.62	0.60	1.00		
高山唐松草	0.40	0.38	0.42	0.50	0.41	0.25	0.54	0.20	0.31	0.26	0.29	0.45	0.60	0.06	0.28	1.00	
高山嵩草	0.42	0.36	0.18	0.55	0.17	0.41	0.23	0.16	0.11	0.20	0.29	0.39	0.00	0.61	0.26	0.00	1.00

表 3 中度退化程度草地群落主要种群生态位重叠值

Table 3 Niche overlap of main plant populations in the moderately degraded grassland

物种	线叶嵩草	乳白香青	丽江风毛菊	细叶亚菊	圆萼刺参	蓬子菜	红冠紫菀	麻花芫	狼毒	垂穗披碱草	青藏薹草	泡沙参	黄帚橐吾	钉柱委陵菜	青海苜蓿	肉果草
线叶嵩草	1.00															
乳白香青	0.96	1.00														
丽江风毛菊	0.80	0.75	1.00													
细叶亚菊	0.57	0.54	0.65	1.00												
圆萼刺参	0.75	0.67	0.53	0.59	1.00											
蓬子菜	0.84	0.82	0.74	0.34	0.41	1.00										
红冠紫菀	0.72	0.76	0.63	0.58	0.63	0.53	1.00									
麻花芫	0.71	0.69	0.56	0.36	0.33	0.63	0.40	1.00								
狼毒	0.95	0.93	0.82	0.49	0.61	0.86	0.70	0.73	1.00							
垂穗披碱草	0.37	0.41	0.23	0.00	0.13	0.43	0.29	0.53	0.43	1.00						
青藏薹草	0.86	0.77	0.78	0.51	0.58	0.85	0.51	0.81	0.87	0.52	1.00					
泡沙参	0.25	0.33	0.14	0.00	0.00	0.35	0.17	0.58	0.29	0.76	0.46	1.00				
黄帚橐吾	0.55	0.60	0.50	0.33	0.16	0.61	0.36	0.17	0.64	0.00	0.38	0.00	1.00			
钉柱委陵菜	0.88	0.86	0.67	0.66	0.58	0.69	0.74	0.74	0.81	0.45	0.76	0.42	0.49	1.00		
青海苜蓿	0.83	0.77	0.84	0.46	0.41	0.74	0.50	0.75	0.82	0.37	0.81	0.39	0.53	0.83	1.00	
肉果草	0.90	0.87	0.88	0.69	0.64	0.76	0.66	0.63	0.82	0.42	0.81	0.35	0.50	0.88	0.88	1.00

表4 重度退化程度草地群落主要种群生态位重叠值

Table 4 Niche overlap of main plant populations in the severely degraded grassland

物种	垂穗披碱草	乳白香青	赖草	丽江风毛菊	蓬子菜	细叶亚菊	青藏藁草	剪股颖	肉果草	麻花苻	羊茅	矮火绒草	狼毒	黄帚橐吾	白花枝子花	高山唐松草	无茎黄鹌菜
垂穗披碱草	1.00																
乳白香青	0.80	1.00															
赖草	0.52	0.77	1.00														
丽江风毛菊	0.61	0.77	0.62	1.00													
蓬子菜	0.66	0.56	0.38	0.61	1.00												
细叶亚菊	0.44	0.30	0.33	0.26	0.06	1.00											
青藏藁草	0.35	0.63	0.63	0.39	0.46	0.00	1.00										
剪股颖	0.66	0.56	0.24	0.61	0.77	0.33	0.30	1.00									
肉果草	0.56	0.70	0.57	0.55	0.60	0.09	0.62	0.60	1.00								
麻花苻	0.39	0.21	0.30	0.12	0.16	0.14	0.09	0.43	0.35	1.00							
羊茅	0.55	0.41	0.20	0.55	0.24	0.70	0.09	0.46	0.13	0.08	1.00						
矮火绒草	0.58	0.49	0.55	0.40	0.56	0.39	0.01	0.41	0.28	0.17	0.22	1.00					
狼毒	0.62	0.76	0.62	0.90	0.68	0.20	0.35	0.69	0.59	0.30	0.34	0.49	1.00				
黄帚橐吾	0.55	0.56	0.51	0.34	0.55	0.20	0.67	0.60	0.80	0.52	0.15	0.17	0.37	1.00			
白花枝子花	0.34	0.65	0.62	0.54	0.62	0.04	0.83	0.51	0.59	0.03	0.00	0.23	0.56	0.64	1.00		
高山唐松草	0.57	0.69	0.27	0.49	0.32	0.00	0.41	0.31	0.47	0.00	0.39	0.07	0.50	0.17	0.18	1.00	
无茎黄鹌菜	0.46	0.32	0.22	0.54	0.70	0.00	0.39	0.44	0.39	0.00	0.46	0.24	0.40	0.22	0.28	0.37	1.00

表5 极重度退化程度草地群落主要种群生态位重叠值

Table 5 Niche overlap of main plant populations in the extremely degraded grassland

物种	赖草	粗壮嵩草	青藏藁草	抽葶藁本	阿尔泰狗娃花	细果角茴香	二裂委陵菜	帕米尔虫实
赖草	1.00							
粗壮嵩草	0.84	1.00						
青藏藁草	0.79	0.52	1.00					
抽葶藁本	0.87	0.68	0.68	1.00				
阿尔泰狗娃花	0.55	0.40	0.67	0.39	1.00			
细果角茴香	0.41	0.22	0.53	0.11	0.80	1.00		
二裂委陵菜	0.48	0.38	0.12	0.49	0.00	0.00	1.00	
帕米尔虫实	0.25	0.42	0.37	0.14	0.00	0.00	0.00	1.00

### 3 讨论与结论

#### 3.1 草地退化过程中物种替代及生态位变化

草地的退化过程最直接表现为地表植物群落的变化,即群落中物种的更替<sup>[2]</sup>。如有研究证实,在青藏藁草原退化的过程中,随着退化的加剧,中生植物、旱生植物逐渐替代原有群落中的湿生植物<sup>[20]</sup>。生态位宽度和生态位重叠能通过衡量植物种群对资源的利用能力来评价植物种群替代过程<sup>[21-22]</sup>。利用生态位宽度评价植物种群在群落中对资源的占有率以及利用生态位重叠来评价种群间对共同资源的竞争强度,能较好地反映推动群落发生变化的机理<sup>[23]</sup>。在若尔盖高原,随着草地退化程度加剧,各种群的生态位宽度随着草地退化程度的加剧而发生明显变化,退化较轻的群落中的高生态位宽度的湿生植物线叶嵩草逐渐被替代,取而代之的则是中旱生植物如垂穗披碱草、赖草等,而在退化过程中则是毒杂草的侵入过程,黄帚橐吾、乳白香青、狼毒等的侵入对线叶嵩草等优良牧草形成竞争,这种变化过程与退化草地的生境特征和种群的生态策略密不可分。如在退化程度较轻的群落中,线叶嵩草强大的无性繁殖能力使其在资源利用上具有较高的优势,乳白香青、黄帚橐吾等毒杂草具有较快的生长、繁殖速率,其化感作用抑制周围优良牧草生长,加速草地退化甚至沙化<sup>[24-26]</sup>。而当退化程度发展到重度和极重度时,群落结构已经发生了本质性的转变,在重度退化草地中线叶嵩草被替代,耐旱植物垂穗披碱草发展,而乳白香

青等毒杂草仍然具有较大的生态位宽度, 当达到极重度退化时, 群落中垂穗披碱草被更加耐旱的根茎型禾草——赖草替代, 而赖草本身较高的植株高度使它在光竞争中占据较大优势, 乳白香青、黄帚橐吾等从群落中退出, 抽葶藁本等低矮植物侵入<sup>[27]</sup>。所以, 在若尔盖高原草地退化过程中, 伴随不同资源利用策略的植物种群的替代过程。

### 3.2 草地退化过程中的生态位变化的生态学意义

生态位宽度和生态位重叠是解释植物对资源环境的利用状况和对资源竞争情况最好的指标<sup>[28-29]</sup>, 它们被认为是物种多样性及其群落结构的决定因素<sup>[22]</sup>。但随着草地退化程度加剧, 环境资源供给不足时, 植物种群的生态位重叠不仅表明种间的生态学特性相似, 也表明种间存在竞争关系<sup>[23]</sup>。高寒草原在自然和人为因素的驱动下发生不同程度的退化, 植被组分必然因此发生适应性调整, 优势种发生更替, 部分植物生态位宽度增加, 适应范围扩大, 而部分植物生态位宽度减小, 适应能力降低<sup>[30]</sup>。本研究中, 不可食性杂类草随着草地退化其资源竞争力增强, 逐渐取代禾本科的优势地位, 降低了草地的利用价值, 若不及时进行植被恢复, 草地将进一步发生退化。因此, 研究高寒草原退化过程中植物生态位变化特征, 可以明确退化过程中哪些植物的适应性增强, 哪些植物的适应性减弱, 了解高寒草原退化过程中的植物组分更替机制<sup>[2]</sup>, 确定他们在互相竞争中的功能位置, 使资源优化利用, 从而制定合理高效的措施及时进行退化草地的管理和恢复。

## 4 结论

轻度退化和中度退化群落中, 建群种为线叶嵩草, 随着退化程度加剧, 建群种更替为垂穗披碱草和赖草, 不可食性杂类草的重要值高于轻度和中度退化群落。群落中主要种之间的所有生态位重叠指数平均值随着退化程度加剧呈降低趋势, 对资源的利用在整体上逐渐趋向于离散, 主要种群对共同资源的竞争强度降低。随着退化程度加剧, 生态位重叠值大于 0.50 的种对数比例呈先小幅增加后又明显降低趋势, 从多到少依次为中度退化、轻度退化、重度退化、极重度退化, 重度与极重度退化草地中毒杂草与禾本科的生态重叠值较高, 对资源利用的竞争较大, 降低了草地的利用价值。

## 5 参考文献

- [1] LEVINE J M, HILLERISLAMBERS J. The importance of niches for the maintenance of species diversity [J]. *Nature*, 2009, **461**(7261): 254 – 257.
- [2] 肖玉, 贾婷婷, 赵旭, 等. 青藏高原腹地退化青藏苔草草原植物生态位的特征[J]. *中国草地学报*, 2015, **37**(1): 30 – 37.  
XIAO Yu, JIA Tingting, ZHAO Xu, *et al.* Plant niche of degraded *Carex moorcroftii* steppe in the hinterland region of Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Chin J Grassland*, 2015, **37**(1): 30 – 37.
- [3] PONTES L D S, MAIRE V, SCHELLBERG J, *et al.* Grass strategies and grassland community responses to environmental drivers: a review [J]. *Agron Sustain Dev*, 2015, **35**(4): 1297 – 1318.
- [4] KUSTER T M, WIKINSON A, HILL P W, *et al.* Warming alters competition for organic and inorganic nitrogen between co-existing grassland plant species [J]. *Plant Soil*, 2016, **406**(1/2): 117 – 129.
- [5] NATHAN R. Long-distance dispersal of plants [J]. *Science*, 2006, **313**(5788): 786 – 788.
- [6] 龚容, 高琼, 王亚林. 围封对温带半干旱典型草原群落种间关联的影响[J]. *植物生态学报*, 2016, **40**(6): 554 – 563.  
GONG Rong, GAO Qiong, WANG Yalin. Effects of enclosure on community inter-specific relationships in a typical temperate grassland [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2016, **40**(6): 554 – 563.
- [7] 吴初平, 袁位高, 盛卫星, 等. 浙江省典型天然次生林主要树种空间分布格局及其关联性[J]. *生态学报*, 2018, **38**(2): 537 – 549.  
WU Chuping, YUAN Weigao, SHENG Weixing, *et al.* Spatial distribution patterns and associations of tree species in typical natural secondary forest communities in Zhejiang Province [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38**(2): 537 – 549.
- [8] DONG Zhibao, HU Guangyin, YAN Changzhen, *et al.* Aeolian desertification and its causes in the Zoigê Plateau of China's Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Environ Earth Sci*, 2010, **59**(8): 1731 – 1740.

- [9] GAO Junqin, ZHANG Xuewen, LEI Guangchun, *et al.* Soil organic carbon and its fractions in relation to degradation and restoration of wetlands on the Zoigê Plateau, China [J]. *Wetlands*, 2014, **34**(2): 235 – 241.
- [10] YU Kaifeng, LEHMKUHL F, FALK D. Quantifying land degradation in the Zoigê Basin, NE Tibetan Plateau using satellite remote sensing data [J]. *J Mt Sci*, 2017, **14**(1): 77 – 93.
- [11] 青焯, 孙飞达, 李勇, 等. 若尔盖高寒退化湿地土壤碳氮磷比及相关性分析[J]. 草业学报, 2015, **24**(3): 38 – 47.  
QING Ye, SUN Feida, LI Yong, *et al.* Analysis of soil carbon, nitrogen and phosphorus in degraded alpine wetland, Zoigê, southwest China [J]. *Acta Pratac Sin*, 2015, **24**(3): 38 – 47.
- [12] 税伟, 白剑平, 简小枚, 等. 若尔盖沙化草地恢复过程中土壤特性及水源涵养功能[J]. 生态学报, 2017, **37**(1): 277 – 285.  
SHUI Wei, BAI Jianping, JIAN Xiaomei, *et al.* Changes in water conservation and soil physicochemical properties during the recovery of desertified grassland in Zoigê, China [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37**(1): 277 – 285.
- [13] SHEN Songtao, ZHANG Shujie, PAN Min, *et al.* Classification of plant functional types based on the nutrition traits: a case study on alpine meadow community in the Zoigê Plateau [J]. *J Mt Sci*, 2017, **14**(10): 2003 – 2012.
- [14] DÍAZ S, CABIDO M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change [J]. *J Veg Sci*, 1997, **8**(4): 463 – 474.
- [15] 吴东丽, 张金屯, 王春乙, 等. 野生大豆群落主要种群生态位特征研究[J]. 草地学报, 2009, **17**(2): 166 – 173.  
WU Dongli, ZHANG Jintun, WANG Chunyi, *et al.* Niche characteristic of dominant species in the national protected plant, *Glycine soja* Sieb. et Zucc. community [J]. *Acta Agrest Sin*, 2009, **17**(2): 166 – 173.
- [16] 陈吉泉, 阳树英. 陆地生态学研究方法[M]. 北京: 高等教育出版社, 2014: 237.
- [17] 罗久富, 周金星, 赵文霞, 等. 围栏措施对青藏高原高寒草甸群落结构和稳定性的影响[J]. 草业科学, 2017, **34**(3): 565 – 574.  
LUO Jiufu, ZHOU Jinxing, ZHAO Wenxia, *et al.* Effect of fences on functiona groups and stability of the alpine meadow plant community in the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Pratac Sci*, 2017, **34**(3): 565 – 574.
- [18] 罗久富, 郑景明, 周金星, 等. 青藏高原高寒草甸区铁路工程迹地植被恢复过程的种间关联性[J]. 生态学报, 2016, **36**(20): 6528 – 6537.  
LUO Jiufu, ZHENG Jingming, ZHOU Jinxing, *et al.* Analysis of the interspecific associations present in an alpine meadow community undergoing revegetation on the railway-construction affected land of the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Acta Ecol Sin*, 2016, **36**(20): 6528 – 6537.
- [19] 肖玉, 陈米贵, 周杰, 等. 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[J]. 应用与环境生物学报, 2014, **20**(4): 639 – 645.  
XIAO Yu, CHEN Migui, ZHOU Jie, *et al.* Plant community features of *Carex moorcroftii* steppe at different degradation degrees in the hinterland region of Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Chin J Appl Environ Ecol*, 2014, **20**(4): 639 – 645.
- [20] 戚登臣, 陈文业, 刘振恒, 等. 黄河首曲-玛曲县高寒草甸沙化演替进程中群落结构及种群生态位特征[J]. 西北植物学报, 2011, **31**(12): 2522 – 2531.  
QI Dengchen, CHEN Wenye, LIU Zhenheng, *et al.* Population structure and niche characteristics of plant communities in the sandy succession of Maqu alpine meadow in first meander of Yellow Rive [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2011, **31**(12): 2522 – 2531.
- [21] 字洪标, 阿的鲁骥, 刘敏, 等. 高寒草甸不同类型草地群落特征及优势种植物生态位差异[J]. 应用与环境生物学报, 2016, **22**(4): 546 – 554.  
ZI Hongbiao, ADE Luji, LIU Min, *et al.* Difference of community characteristics and niche of dominant species in different grassland types of alpine meadow [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2016, **22**(4): 546 – 554.
- [22] 张爱宁, 安沙舟, 张蕊思, 等. 不同退化梯度下大尤尔都斯高寒草原植物种群生态位特征[J]. 草业科学, 2017, **34**(2): 302 – 309.  
ZHANG Aining, AN Shazhou, ZHANG Ruisi, *et al.* Study on niche characteristics of the plant community in the alpine grassland of Big Youerdusi under a degeneration gradient [J]. *Pratac Sci*, 2017, **34**(2): 302 – 309.



- [23] 石明明, 张永超, 张典业, 等. 高寒草甸草地微斑块植物特征及其土壤性质的研究[J]. 草业学报, 2015, **24**(9): 197 - 205.  
SHI Mingming, ZHANG Yongchao, ZHANG Dianye, *et al.* Plant traits and soil properties in pasture mini-patches in an alpine meadow [J]. *Acta Pratac Sin*, 2015, **24**(9): 197 - 205.
- [24] 苟文龙, 路慧, 孙飞达, 等. 若尔盖高寒退化草地乳白香青水浸液对4种禾草的化感作用[J]. 草业与畜牧, 2017(6): 37 - 42.  
GOU Wenlong, LU Hui, SUN Feida, *et al.* Allelopathic effects *Anaphalis lactea* aqueous extract on four species of gramineous grasses on alpine degraded grassland of Zoigê [J]. *Pratac Anim Husb*, 2017(6): 37 - 42.
- [25] 任珩, 赵成章. 高寒退化草地狼毒与赖草种群空间格局及竞争关系[J]. 生态学报, 2013, **33**(2): 435 - 442.  
REN Heng, ZHAO Chengzhang. Spatial pattern and competition relationship of *Stellera chamaejasme* and *Aneurolepidium dasystachys* population in degraded alpine grassland [J]. *Acta Ecol Sin*, 2013, **33**(2): 435 - 442.
- [26] 郭金丽, 李青丰, 张姝媛, 等. 羊草、赖草与白草种苗活力及耐旱性的研究[J]. 干旱区资源与环境, 2008, **22**(6): 171 - 174.  
GUO Jinli, LI Qingfeng, ZHANG Shuyuan, *et al.* Study on seedling vigor and drought tolerance of three rhizomatose grasses [J]. *J Arid Land Resour Environ*, 2008, **22**(6): 171 - 174.
- [27] 梁玉, 范小莉, 王强, 等. 南四湖湿地主要维管束植物生态位特征[J]. 山东林业科技, 2016(2): 17 - 21.  
LIANG Yu, FAN Xiaoli, WANG Qiang, *et al.* Niche character of main vascular plants in Nansi Lake [J]. *J Shandong For Sci Technol*, 2016(2): 17 - 21.
- [28] 陈文业, 戚登臣, 李广宇, 等. 甘南高寒退化草地生态位特征及生产力研究[J]. 自然资源学报, 2010, **25**(1): 80 - 90.  
CHEN Wenye, QI Dengchen, LI Guangyu, *et al.* Study on degraded grassland niche characteristics and productivity of alpine meadow at maquin south of Gansu Province [J]. *J Nat Resour*, 2010, **25**(1): 80 - 90.
- [29] 范永刚, 胡玉昆, 李凯辉, 等. 不同干扰对高寒草原群落物种多样性和生物量的影响[J]. 干旱区研究, 2008, **25**(4): 531 - 536.  
FAN Yonggang, HU Yukun, LI Kaihui, *et al.* Effects of different disturbances on the diversity and biomass of the phytobiocoenoses in alpine steppe [J]. *Arid Zone Res*, 2008, **25**(4): 531 - 536.
- [30] 李军玲, 张金屯, 郭道宇. 关帝山亚高山灌丛草甸群落优势种群的生态位研究[J]. 西北植物学报, 2003, **23**(12): 2081 - 2088.  
LI Junling, ZHANG Jintun, GUO Xiaoyu. Study on niche of dominant species of subalpine scrubland and meadow community in Guandi Mountains [J]. *Acta Bot Boreal-Occident Sin*, 2003, **23**(12): 2081 - 2088.
- [31] 李雪梅, 程小琴. 生态位理论的发展及其在生态学各领域中的应用[J]. 北京林业大学学报, 2007, **29**(增刊2): 294 - 298.  
LI Xuemei, CHENG Xiaoqin. Development of niche theory and its application in each fields of ecology [J]. *J Beijing For Univ*, 2007, **29**(suppl 2): 294 - 298.