

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.01.026

引用格式:孙舰,朱熙栋,蔡新成,等.施肥补播对高寒草甸植物群落稳定性及种间关系的短期影响[J].草地学报,2026,34(1):275–286

SUN Jian, ZHU Xi-dong, CAI Xin-cheng, et al. Short-term Effects of Fertilization and Reseeding on Plant Community Stability and Interspecific Relationship in Alpine Meadows[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(1):275–286

施肥补播对高寒草甸植物群落稳定性及种间关系的短期影响

孙 舰, 朱熙栋, 蔡新成, 楚 彬, 孙文倩, 花立民*

(甘肃农业大学草业学院/草业生态系统教育部重点实验室/国家林业草原高寒草地鼠害防控工程技术研究中心, 甘肃 兰州 730070)

摘要:施肥补播是当前退化草地主要修复手段。明晰施肥补播对高寒草甸植物群落稳定性及其种间关系的影响,对草地修复具有重要意义。本研究在玛曲县施用有机肥和补播的高寒草甸调查了植物群落结构和组成,利用欧氏距离评价群落稳定性,运用Levins法、方差比率法和Pearson相关性检验等方法,综合分析研究区域内主要物种的生态位和种间关系。结果表明:2022—2024年高寒草甸植物群落稳定性逐年下降,施肥补播后欧氏距离增幅较其对照低7%,显著降低了群落稳定性下降速率($P<0.05$),施肥补播后禾草科和莎草科占比提高122.9%和73.7%,第三年群落稳定性增幅和杂类草生物量占比回升;施肥补播后主要禾本科植物生态位宽度增加,杂类草生态位宽度降低,物种生态位重叠值增加,种间联结度升高,群落抗干扰能力增强。综上,施肥补播措施在修复3年内对退化高寒草地恢复和维持群落稳定性有积极作用,植物群落的演替过程并非单向的改善,后期需采取措施延缓稳定性反弹。

关键词:补播;有机肥;群落稳定性;生态位;种间联结

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)01-0275-12

Short-term Effects of Fertilization and Reseeding on Plant Community Stability and Interspecific Relationship in Alpine Meadows

SUN Jian, ZHU Xi-dong, CAI Xin-cheng, CHU Bin, SUN Wen-qian, HUA Li-min*

(College of Pratacultural Science, Gansu Agricultural University/Key Laboratory of Grassland Ecosystems of the Ministry of Education/Engineering and Technology Research Center for Alpine Rodent Pest Control, National Forestry and Grassland Administration, Lanzhou, Gansu Province 730070, China)

Abstract: Fertilization and reseeded are currently main restoration methods for degraded grasslands. Clarifying the impacts of fertilization and reseeded on the stability of plant communities and the interspecific relationship in alpine meadows is of great significance for grassland restoration. In this study, after applying organic fertilizer and reseeded in the alpine meadows of Maqu County, the structure and composition of plant communities were investigated. The Euclidean distance was used to evaluate the community stability, and methods such as the Levins method, variance ratio method, and Pearson correlation test were employed to comprehensively analyze the ecological niches and interspecific relationships of main species within the study area. The results showed that from 2022 to 2024, the stability of plant communities in the alpine meadows decreased year by year. After fertilization and reseeded, the increase in the Euclidean distance was 7% lower than the control, significantly reducing the declining rate of community stability ($P<0.05$). After fertilization and reseeded, the proportion of Gramineae and Cyperaceae increased by 122.9% and 73.7%, respectively, and the community stability and

收稿日期:2025-02-10;修回日期:2025-03-30

基金项目:高校科研创新平台重大培育项目(2024CXPT-07);草业生态系统教育部重点实验室开放课题(KLGE202206);甘肃省教育厅:优秀研究生“创新之星”项目(2025CXZX-848)资助

作者简介:孙舰(1999-),女,汉族,甘肃酒泉人,硕士研究生,主要从事草地保护研究,E-mail:1748226820@qq.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail: hualm@gsau.edu.cn

the proportion of the biomass of forbs rebounded in the third year. After fertilization and reseeding, the ecological niche breadth of main Gramineae increased, while the forbs decreased. The values of ecological niche overlap among species increased, the degree of interspecific association rose, and the anti-interference ability of the community enhanced. In conclusion, the measures of fertilization and reseeding had a positive effect on restoring the degraded alpine grasslands and maintaining community stability within three years of restoration. However, the succession process of plant community was not a one-way improvement, and measures needed to be taken in the later stage to delay the rebound of stability.

Key words: Reseeding; Organic fertilizer; Community stability; Ecological niche; Interspecific associations

植物群落中物种通过相互作用和共存关系,对群落稳定性产生作用。群落稳定性是评价生态系统健康状况的关键因素^[1]。生态位和种间联结理论揭示了群落中物种的空间分布及其资源利用特征,决定了物种多样性和群落结构^[2]。由于生态位特征对群落稳定性影响较大,已被广泛应用于评估生态系统群落结构的稳定性^[3-4]。通过植物群落物种的种间联结与种间关联调查,能明晰其种间关系^[5]。因此,综合研究种间联结、生态位特征及群落稳定性,能全面反映群落结构、功能及演替规律^[6]。

高寒草甸在气候及放牧影响下严重退化,群落稳定性降低^[7]。玛曲县高寒草甸因过度放牧与气候变化毒杂草占比提高37%^[8]。施肥和补播为最常见的草地修复措施之一,不仅是调控草地物种多样性变化的重要手段,也是保护群落稳定性的重要措施,其中植物功能群和物种多样性在此过程中发挥着关键作用^[9]。在草地修复过程中,选择生态位特征优良,适宜在当地的物种,并组成合理的群落结构,是提高生态系统稳定性的关键。已有研究表明,补播乡土草种有助于增加地面植被覆盖,改变群落结构组成和植物种间的竞争关系^[10],使群落的生态位更加丰富和合理,提高资源利用效率,进而提升群落的稳定性^[11]。施肥可降低植物对养分的竞争,促进草地植物生长,增强其抗逆性,进而增强生态系统的稳定性^[12]。施肥和补播通过扰动原生植物群落,从而增加生态位宽度和种间联结性^[13]。当前关于有机肥与补播综合修复措施在高寒草甸中一般协同进行,与单一的补播或施肥措施相比,补播与施肥相结合的综合措施对植被恢复的效果更显著。但不合理施肥补播,可能会抑制某些植物的生长,降低群落稳定性^[14]。相关研究主要集中于植物群落结构^[15]、地上生物量和物种多样性^[16-17]等方面。施肥补播措施虽能短期提升植被盖度,但其对群落稳定性及物种间互作的关系尚存争议。现有研究多聚焦单一因素,如模拟增温^[18]和放牧强度^[19]对草地植物群落物种生态位特征及种间联结

的影响上,缺乏有机肥与补播协同效应的系统解析,有机肥与补播对群落稳定性的作用目前还未得到深入的研究,这一定程度上限制了高寒草甸的高效生态修复^[20]。因此,深入研究施肥补播下群落多样性、群落稳定性以及物种生态位的变化规律对于科学评估草地修复效果有重要意义。

因此,本研究选择玛曲县阿万仓乡退化高寒草甸修复区作为研究对象,通过3年动态监测,调查施有机肥并补播后草地植物群落的结构与组成,分析植物群落多样性、稳定性、物种生态位的变化及种间联结性,旨在探究施有机肥和补播措施对草地生态系统产生的作用,揭示施肥补播对群落稳定性及种间关系的调控机制,为高寒草甸可持续修复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘南藏族自治州玛曲县阿万仓乡(101°46′12″~104°23′16″E, 33°32′40″~36°23′16″N),海拔在3400 m左右。该区域属典型高原大陆性气候,年均温为1.1℃,全年降水约150天,年降水量541.9 mm。该地土壤为亚高山草甸土,主要优势种有线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)、矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、冷地早熟禾(*Poa crymophila*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 本研究选择玛曲县阿万仓乡退化高寒草甸修复项目区作为对象,该项目区实施了有机肥施用和补播措施。有机肥产品标准为:有机质含量≥45%,总养分含量≥5.0%,水分含量≤30%。补播草种选择垂穗披碱草和冷地早熟禾,播量分别为45 kg·hm⁻²和15 kg·hm⁻²,补播方式为撒播。在修复区(OR)和非修复区(NOR)分别随机选

择设置5块地形气候条件一致的25 m×25 m的试验样地。研究区放牧时间为每年5—10月,放牧牲畜以牦牛为主,放牧强度均为每公顷2.5个羊单位。

1.2.2 调查指标及方法 2022年至2024年,连续3年调查植物群落。在样地采用“对角线取样法”随机设置3个样方(0.5 m×0.5 m),采用“针刺法”调查样方内物种分盖度。用“样圆法”每块样地抛20次样圆,记录其中出现的所有植物及其频度。用直尺测量出现植物分种高度。采用齐地面刈割法采集地上植物,将其分功能群后75~80℃烘干12小时测其干重。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 多样性指标计算

重要值 P_i =(相对盖度+相对频度+相对高度)/3
物种丰富度:

$$R = S \quad (1)$$

Simpson指数:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2 \quad (2)$$

Shannon-Wiener指数:

$$H = - \sum_{i=1}^s (P_i \times \ln P_i) \quad (3)$$

Pileou指数:

$$J = H / \ln S \quad (4)$$

式中: S 为总物种数。 P_i 为第 i 种植物的重要值。

1.3.2 群落稳定性计算 采用M. Godron贡献定律法,以 x 为种倒数积累百分数, y 为种积累相对盖度,进行曲线拟合,绘制出拟合曲线(式5)。其中 a, b, c, d 为拟合曲线的常数,计算与式6的交点,以该点到(20,80)的大小为欧氏距离评价群落稳定性。欧氏距离越小,群落越稳定^[21]。

$$y = ax^3 + bx^2 + cx + d \quad (5)$$

$$y = 100 - x \quad (6)$$

采用Levins方法^[22-23]计算生态位宽度(B_i)和生态位重叠值(N_o):

$$B_i = - \sum_{j=1}^n (R_{ij} \ln R_{ij}) \quad (7)$$

$$N_o = \frac{\sum_{j=1}^n (R_{ij} R_{kj})}{\sqrt{(\sum_{j=1}^n R_{ij})^2 \sum_{j=1}^n (R_{kj})^2}} \quad (8)$$

式中: R_{ij} 指的是在处理 j 条件下,物种 i 数量与

该物种总数的比例; R_{kj} 表示的是处理 j 在条件下,物种 k 数量与所有物种总数的比例。

1.3.3 种间联结性计算 本文中运用方差比率法(VR),计算总体联结性^[24]。采用Ochiai(O_i)表示种间联结度。 O_i 值区间为[0,1]; O_i 值越大,种间联结性越大, O_i 值为0,种间无联结^[18]。

$$VR = \frac{S_T^2}{\delta_T^2} = - \frac{\frac{1}{N} \sum_{j=1}^N (T_i - t)^2}{\sum_{i=1}^s P_i (1 - P_i)} \quad (9)$$

$$O_i = \frac{a}{\sqrt{(a+b)(a+c)}} \quad (10)$$

1.4 数据分析

采用SPSS 26.0对群落特征各指标不同处理间进行独立样本T检验($P < 0.05$),对不同年份的各群落特征指标进行单因素方差分析。采用R 4.1.1中Spaa程序包计算群落稳定性及不同物种生态位宽度(B_i)、生态位重叠(N_o)及种间联结度(O_i),用psych包计算种间相关性。用Hmisc包确定植物群落关键种,再使用Gephi-0.10.1绘制物种共现网络图。

2 结果与分析

2.1 施肥补播对植物群落组成及稳定性的影响

2.1.1 对物种多样性的影响 修复当年,与非修复区(NOR)相比,修复区(OR)Shannon-Wiener指数和均匀度指数均显著降低,Simpson指数和物种丰富度变化不大(图1);修复次年,修复区(OR)与非修复区(NOR)不同物种多样性指数均无明显差异;第三年除均匀度指数外,其他指数均较非修复区显著升高($P < 0.05$)。不同年份下,修复区(OR)植物物种多样性变化差异性显著,除均匀度指数先升后降外,其余指数均逐年上升且较上一年变化显著($P < 0.05$),非修复区(NOR)变化不明显。

2.1.2 对植物群落稳定性的影响 修复区(OR)与非修复区(NOR)植物群落3年间欧氏距离不同(表1)。同一年份下,修复区(OR)的欧氏距离均低于非修复区(NOR)。不同年份下,两个区欧氏距离均呈逐年升高趋势,修复第二年,修复区(OR)与非修复区(NOR)的欧氏距离分别增长了1.56和3.67,修复区增长幅度更小,植物群落稳定性逐年降低($P < 0.05$),植物群落稳定性的衰减速度减缓。

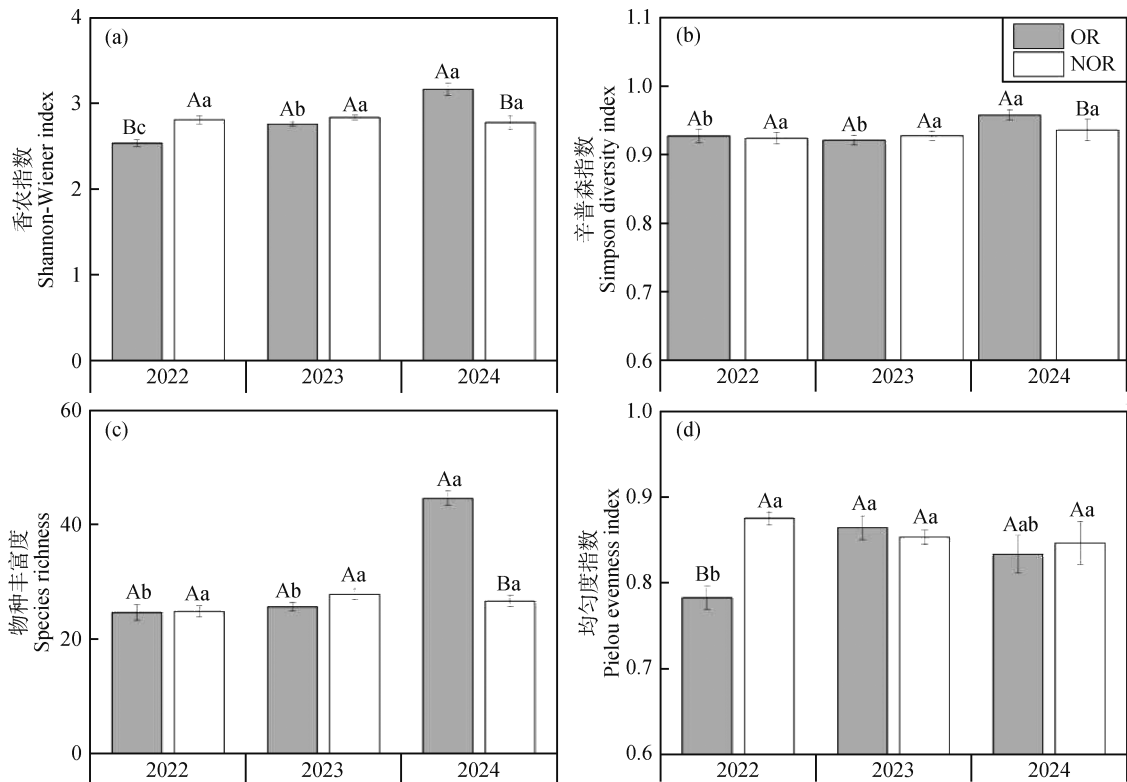


图 1 修复区(OR)与非修复区(NOR)不同年份下植物群落多样性变化

Fig. 1 Changes in plant community biodiversity between restoration area (OR) and non-restoration area (NOR) in different years
 注:不同大写字母表示同一年份不同处理间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一处理不同年份间差异显著($P<0.05$),下同
 Note: Different capital letters indicate significant differences between treatments in the same year ($P<0.05$), and different lowercase letters indicate significant differences in the same treatment between different years ($P<0.05$), the same as below

修复第三年,修复区(OR)增长幅度比非修复区(NOR)高。总体而言,2024年较2022年修复区较非修复区欧氏距离增幅低7%,显著减缓了群落稳定性下降速率。

表 1 修复区(OR)与非修复区(NOR)不同年份下植物群落稳定性

Table 1 Plant community stability in restoration area (OR) and non-restoration area (NOR) in different years

年份 Year	处理 Treatment	决定系数 R^2	欧氏距离 Euclidean distance	增幅 Growth rate/%
2022	OR	0.995	0.35 ± 0.01^{Bc}	—
	NOR	0.995	0.76 ± 0.02^{Ac}	—
2023	OR	0.997	1.91 ± 0.02^{Bb}	156
	NOR	0.997	4.43 ± 0.01^{Ab}	367
2024	OR	0.988	9.88 ± 0.24^{Ba}	797
	NOR	0.989	11.0 ± 0.22^{Aa}	657

2.2 施肥补播对植物功能群占比和物种生态位特征的影响

2.2.1 功能群重要值及生物量占比变化 修复区(OR)草地中功能群重要值占比中杂类草占比最高,均高于60%,禾本科和莎草科占比相似(图2)。

3年间修复区(OR)的禾本科、莎草科及豆科重要值占比均较非修复区(NOR)有所提高,杂类草重要值占比降低,且在修复当年效果最明显,分别较非修复区(NOR)变化了24.2%,21.8%,16.3%和13.3%。修复区(OR)禾本科和莎草科生物量占比均较非修复区(NOR)有不同程度的提高,其中修复当年功能群地上生物量占比变化最显著,禾莎草共占77.9%,分别较非修复区(NOR)提高了122.9%和73.7%,豆科和杂类草生物量占比分别较未补播样地降低55.6%和6.3%。不同年份下,修复区(OR)与非修复区(NOR)禾本科重要值占比呈现逐年下降趋势,杂类草重要值占比年际间变化较小。总体来看,不同年份下,修复区(OR)与非修复区(NOR)地上生物量占比莎草科呈现先降低后升高趋势,杂类草与其相反。

2.2.2 生态位宽度 选取2022—2024年修复区(OR)与非修复区(NOR)中均出现的物种为群落主要物种(表2)。禾本科的垂穗披碱草生态位宽度最宽,冷地早熟禾最窄;莎草科中阿尔泰薹草(*Carex altaica*)最宽,杂类草中金莲花(*Trollius chinensis*)和

密花香薷(*Elsholtzia densa*)最窄。修复三年间,同一年份修复区(OR)冷地早熟禾的生态位宽度较非修复区(NOR)均有所提高。除此之外,米口袋的生态位宽度显著升高,矮生嵩草和线叶嵩草等莎草科及附地菜(*Trigonotis peduncularis*)、老鹳草(*Geranium wilfordii*)、密花香薷和金莲花的生态位宽度明显下降,但垂穗披碱草、鹅绒委陵菜、大蓟(*Cirsium spicatum*)、火绒草(*Leontopodium leontopodioides*)及阿

尔泰嵩草等生态位宽度>4.5的本土优势种均无明显变化趋势。不同年份下,植物生态位>4.5的优势种变化幅度较小,修复区(OR)中物种生态位宽度密花香薷、矮生嵩草(*Carex alatauensis*)和线叶嵩草(*Carex capillifolia*)等生态位呈现逐年上升趋势,鹅绒委陵菜逐年下降,非修复区(NOR)除秦艽(*Gentiana macrophy*)和老鹳草生态位宽度呈现逐年上升趋势外,其余植物均无明显变化。

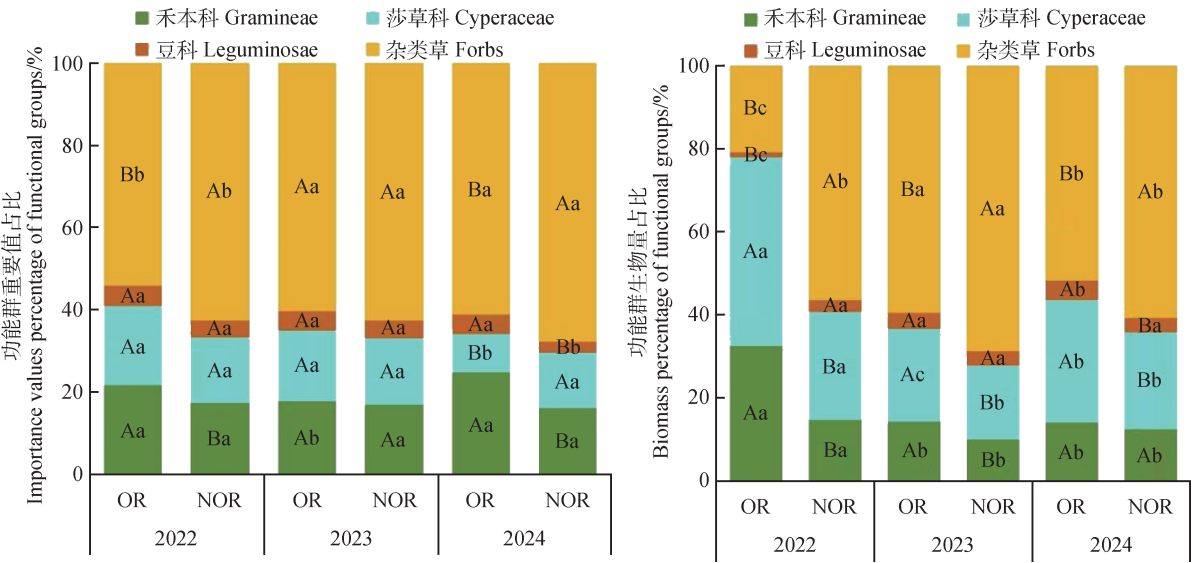


图2 修复区(OR)与非修复区(NOR)不同年份下植物群落功能群重要值及生物量占比

Fig. 2 Importance values and biomass percentage of plant community functional groups in restoration area (OR) and non-restoration area (NOR) in different years

表2 不同年份下修复区(OR)与非修复区(NOR)植物群落物种生态位宽度

Table 2 Niche breadth of species of plant communities in restoration area (OR) and non-restoration area (NOR) in different years

编号 Serial number	科 Family	物种 Species	生态位宽度 Niche breadth					
			2022		2023		2024	
			OR	NOR	OR	NOR	OR	NOR
S ₁	莎草科 Cyperaceae	矮生嵩草 <i>Carex alatauensis</i>	4.10	4.48	3.35	4.37	3.27	4.47
S ₂	莎草科 Cyperaceae	阿尔泰嵩草 <i>Carex altaica</i>	4.81	4.86	4.74	4.75	4.79	4.66
S ₃	莎草科 Cyperaceae	线叶嵩草 <i>Carex capillifolia</i>	2.57	4.32	4.17	4.44	4.88	4.78
S ₄	禾本科 Gramineae	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	4.94	4.95	4.95	4.94	4.89	4.90
S ₅	禾本科 Gramineae	冷地早熟禾 <i>Poa crymophila</i>	4.73	3.71	3.74	3.65	4.76	3.70
S ₆	菊科 Asteraceae	大蓟 <i>Cirsium spicatum</i>	4.90	4.84	4.87	4.86	4.79	4.98
S ₇	菊科 Asteraceae	火绒草 <i>Leontopodium leontopodioides</i>	4.48	4.50	4.85	4.42	4.79	4.31
S ₈	豆科 Leguminosae	米口袋 <i>Gueldenstaedtia verna</i>	4.17	3.91	4.84	3.84	4.80	3.78
S ₉	毛茛科 Ranunculaceae	金莲花 <i>Trollius chinensis</i>	2.60	3.04	2.59	2.88	3.27	2.94
S ₁₀	唇形科 Lamiaceae	密花香薷 <i>Elsholtzia densa</i>	1.00	3.55	2.96	3.41	3.49	3.63
S ₁₁	车前科 Plantaginaceae	车前 <i>Plantago asiatica</i>	4.69	4.88	4.78	4.93	4.73	4.94
S ₁₂	蔷薇科 Rosaceae	鹅绒委陵菜 <i>Argentina anserina</i>	4.80	4.92	4.74	4.92	4.64	4.89
S ₁₃	紫草科 Boraginaceae	附地菜 <i>Trigonotis peduncularis</i>	3.85	4.88	3.87	4.92	3.96	4.85
S ₁₄	龙胆科 Gentianaceae	秦艽 <i>Gentiana macrophy</i>	2.91	2.61	3.46	3.21	3.66	3.74
S ₁₅	牻牛儿苗科 Geraniaceae	老鹳草 <i>Geranium wilfordii</i>	1.80	3.58	3.96	4.11	4.26	4.75

2.2.3 生态位重叠 修复区(OR)和非修复区(NOR)植物群落中15个物种共有105对生态位重叠值(图3)。修复当年,修复区(OR)和非修复区

(NOR)生态位重叠值>0.9的分别有25对(23.8%)和29对(27.6%),生态位重叠值处于0.9~0.5之间的分别有72对(68.6%)和50对

(47.6%),生态位重叠值 <0.5 的有8对和27对,占生态位重叠总对数7.6%和25.7%,分别有1对物种以及4对物种的生态位重叠值是0。修复次年,修复区(OR)和非修复区(NOR)生态位重叠值 >0.9 的分别有41对和38对,占生态位重叠总对数的39.0%和36.2%,生态位重叠值处于 $0.9\sim0.5$ 之间的分别有61对和57对,占生态位重叠总对数58.0%和54.0%,生态位重叠值 <0.5 的有3对和

10对。修复第三年,修复区(OR)和非修复区(NOR)生态位重叠值 >0.9 的分别有56对和40对,占53%和38%,生态位重叠值处于 $0.9\sim0.5$ 之间的分别有48对和61对,占生态位重叠总对数的46%和58%,生态位重叠值 <0.5 的有1对和4对。三年间修复区(OR)的物种生态位重叠均较非修复区(NOR)更高。不同年份下,修复区(OR)和非修复区(NOR)生态位重叠值均逐年升高。

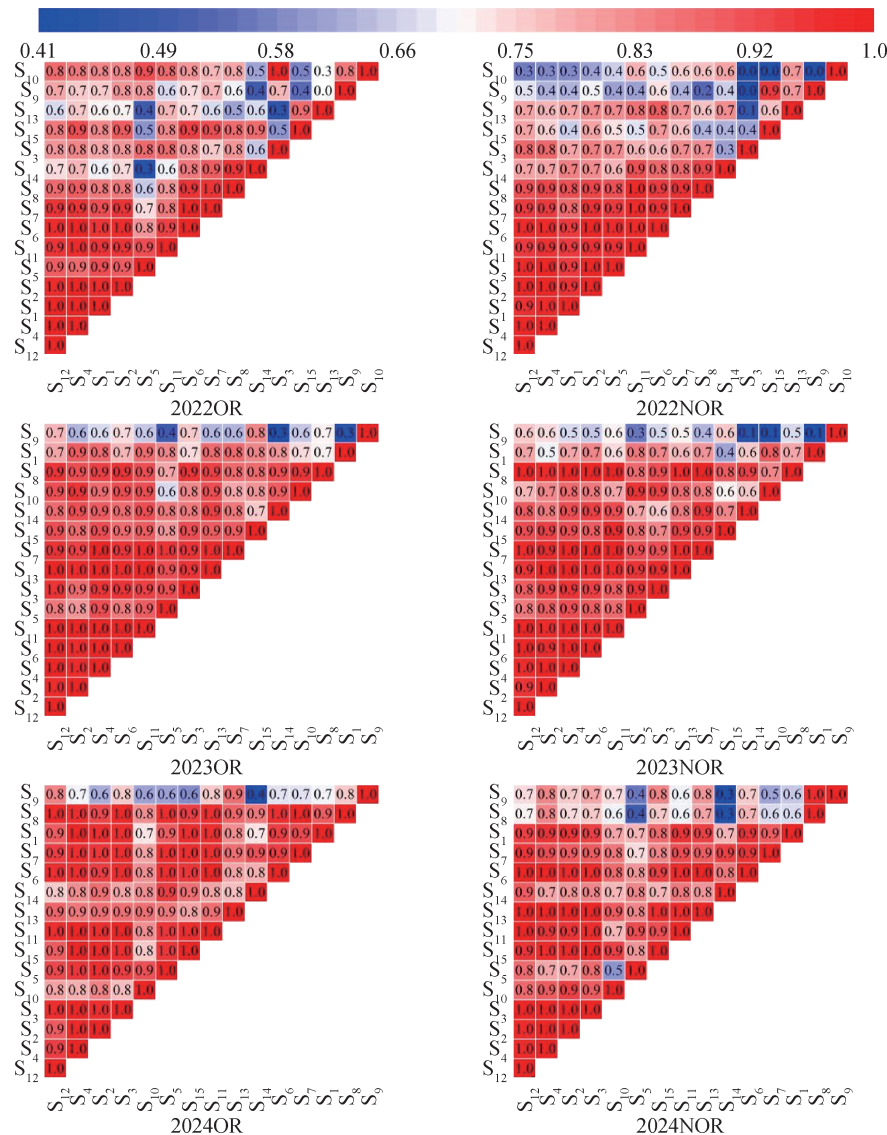


图3 不同年份下修复区(OR)与非修复区(NOR)物种的生态位重叠

Fig. 3 Ecological niche overlap of species in restoration area (OR) and non-restoration area (NOR) in different years

2.3 施肥补播对物种种间关系的影响

2.3.1 关键种共现网络 放牧和禁牧管理措施下植被群落的关键种在年度间有所不同(图4)。2022年修复区(OR)与非修复区(NOR)的关键物种均为鹅绒委陵菜;2023年关键物种均为线叶嵩草;2024年修复区(OR)与非修复区(NOR)的关键物种分别

为鹅绒委陵菜和线叶嵩草。与非修复区(NOR)相比,修复区(OR)的关键种共现网络更复杂。不同年份间,修复区(OR)节点均为9个,非修复区(NOR)分别为4,5,4个,无明显差异。

2.3.2 对物种种间联结性的影响 修复3年后,修复区(OR)和非修复区(NOR)方差比率(VR)均小

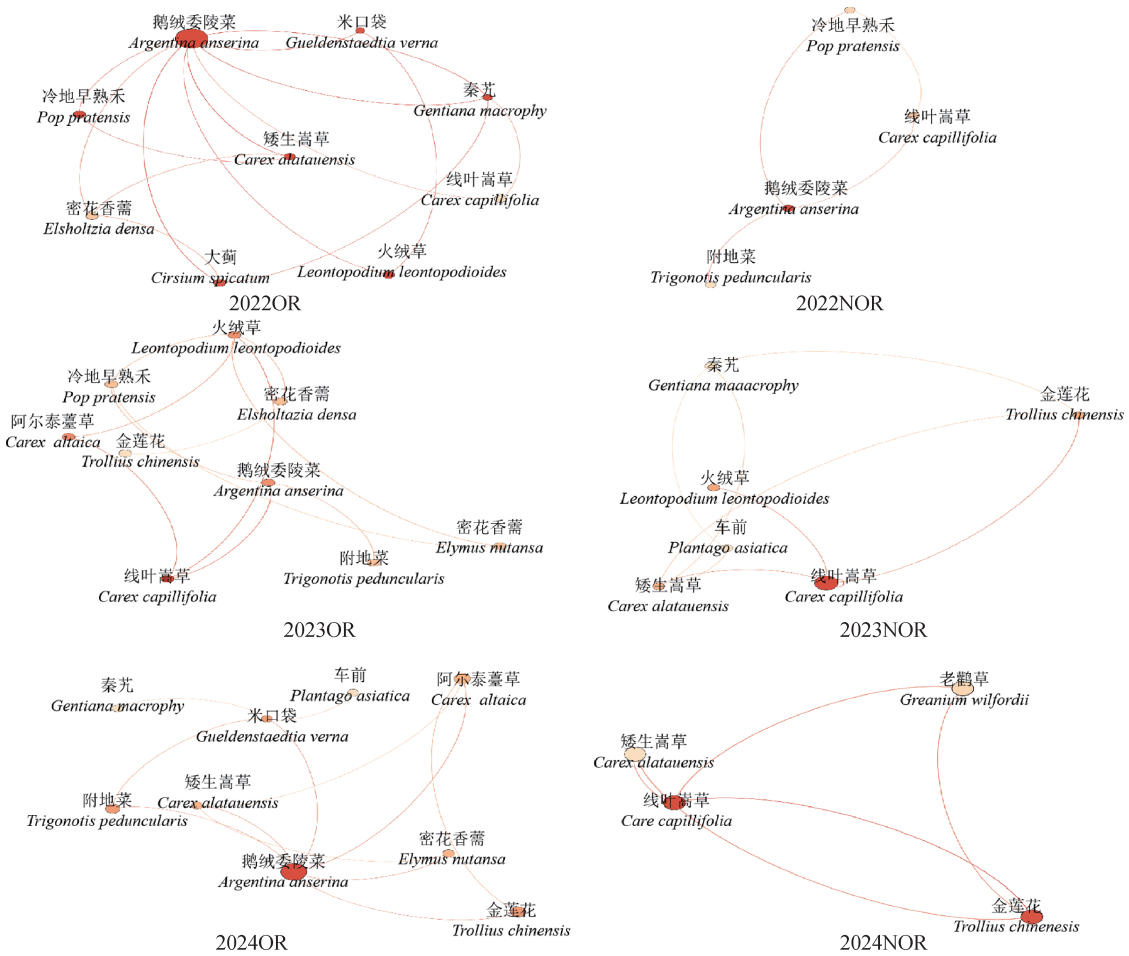


图 4 修复区(OR)与非修复区(NOR)不同年份下植物群落关键种网络分析

Fig. 4 Key species network analysis in restoration area (OR) and non-restoration area (NOR) in different years

于1(表 3),表明研究区植物群落物种间竞争较弱。W 落在 χ^2 临界值之外,总体联结性表现显著负关联,且修复区(OR)方差比率(VR)与检验统计量

(W)均小于非修复区(NOR)。结果表明,不同物种在生态系统中存在对环境资源的竞争,整体来看,草地植物种群的分布呈现出更为均匀的态势。

表 3 不同年份下修复区(OR)与非修复区(NOR)植物群落总体联结度

Table 3 Overall plant community connectivity in restoration area (OR) and non-restoration area (NOR) in different years

年份 Year	处理 Treatment	方差比率 VR Variance ratio	检验统计量 W Test statistic	df	χ^2 临界值 χ^2 threshold	检验结果 Result
2022	OR	0.01	0.06	4	(0.711, 9.488)	显著负关联 Significant negative correlation
	NOR	0.03	0.11	4	(0.711, 9.488)	显著负关联 Significant negative correlation
2023	OR	0.02	0.09	4	(0.711, 9.488)	显著负关联 Significant negative correlation
	NOR	0.04	0.15	4	(0.711, 9.488)	显著负关联 Significant negative correlation
2024	OR	0.04	0.15	4	(0.711, 9.488)	显著负关联 Significant negative correlation
	NOR	0.05	0.20	4	(0.711, 9.488)	显著负关联 Significant negative correlation

修复区(OR)与非修复区(NOR)植物种间联结度(O_i)表现无明显差异(图 5)。修复当年,修复区(OR)和非修复区(NOR)中 $O_i \geq 0.9$ 的种对数分别是 39 个(占 37%)和 45 个(占 43%), $0.5 \leq O_i < 0.9$ 的种对数分别为 65 个(占 62%)和 37 个(占 35%), $O_i < 0.5$ 的种对数分别是 1 个(占 0.1%)和 23 个(占

22%), O_i 值为 0 的分别有 0 对和 3 对。修复次年,修复区(OR)和非修复区(NOR) $O_i \geq 0.9$ 的种对数分别是 78 个(占 74%)和 56 个(占 53%), $0.5 \leq O_i < 0.9$ 的种对数分别为 13 个(占 12%)和 47 个(占 45%), $O_i < 0.5$ 的种对数分别是 14 个(占 13%)和 2 个(占 2%)。修复第三年,修复区(OR)和非修复区

(NOR)中 $O_i \geq 0.9$ 的种对数分别是 78 个(占 74%)和 56 个(占 53%), $0.5 \leq O_i < 0.9$ 的种对数分别为 27 个(占 26%)和 49 个(占 47%), 无 $O_i < 0.5$ 的种

对。修复后 O_i 关联指数有所提高。不同年份下,修复区(OR)的 O_i 值先下降后升高,非修复区(NOR)的 O_i 值在逐年增加。

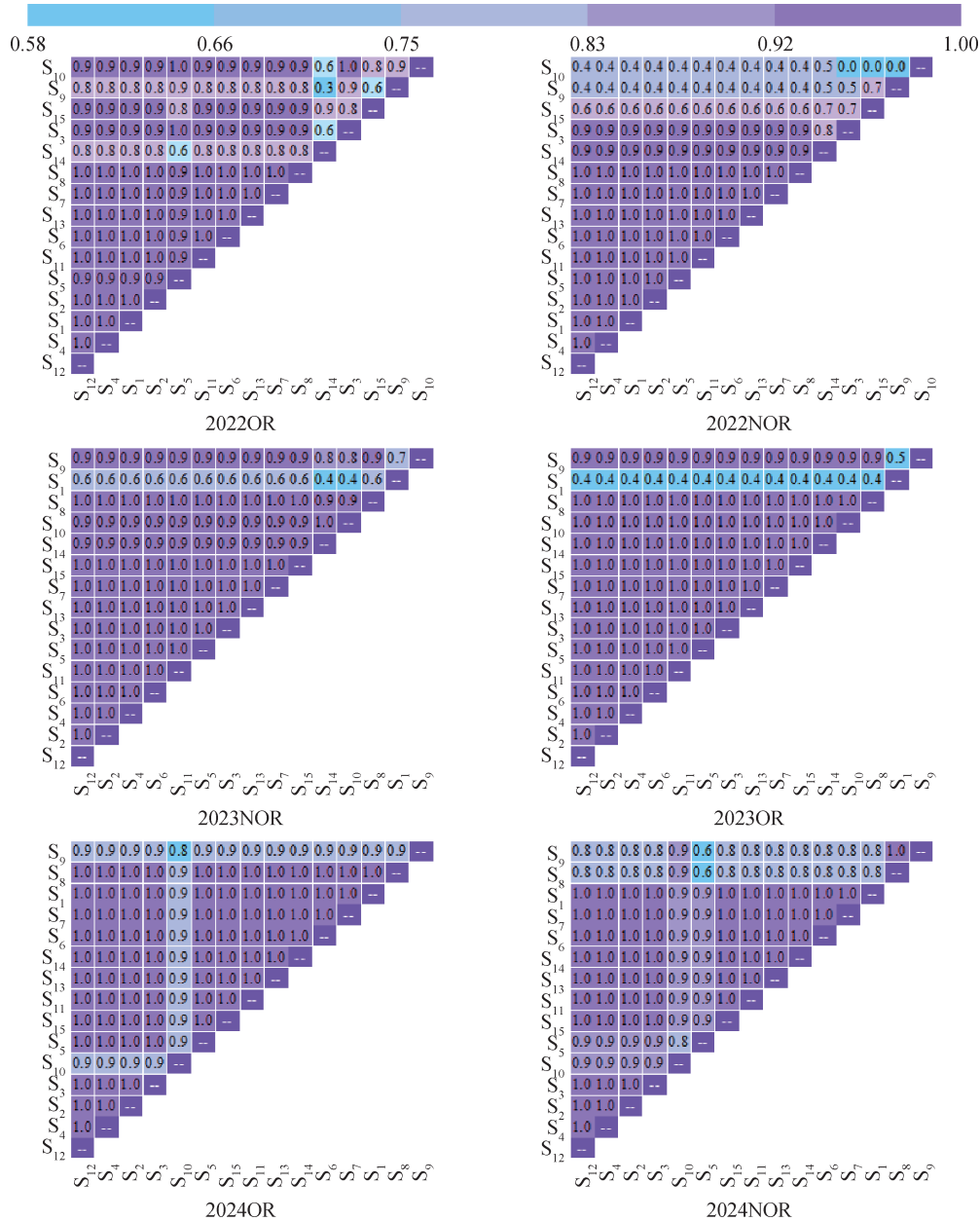


图5 不同年份下修复区(OR)与非修复区(NOR)物种种间联结度

Fig. 5 Inter-species connectivity of species in restoration area (OR) and non-restoration area (NOR) in different years

2.3.3 对物种种间联结相关性的影响 植物群落种间相关性表现如图 6, 修复区(OR)和非修复区(NOR)物种正负联结种对数均无明显变化。修复区(OR)和非修复区(NOR)物种有 47 对和 44 对为正相关联结种对, 且均有 3 对显著正相关, 负相关联结种对分别为 58 对和 57 对, 其中, 1 对和 4 对显著负相关。修复次年, 修复区(OR)和非修复区(NOR)中分别有 52 对和 51 对为正相关联结种对, 分别有 1

对和 3 对表现显著; 53 对和 54 对为负相关联结种对, 分别有 2 对和 6 对表现显著。修复第三年, 修复区(OR)和非修复区(NOR)分别有 48 对和 46 对有正相关联结种对, 且均有 1 对显著正相关, 分别有 53 对和 54 对负相关联结种对, 其中有 2 对和 1 对为显著负相关, 且修复区有 2 对物种显著无关。同一年份下, 修复区(OR)和非修复区(NOR)种间相关性负相关比例先降低后升高。综上, 修复当年与修复

次年修复区(OR)的种间负相关占比均低于非修复区(NOR),三年间修复区(OR)和非修复区(NOR)

种间相关性不显著相关均占95%以上,物种间相关性较弱,整体呈现相互独立分布状态。

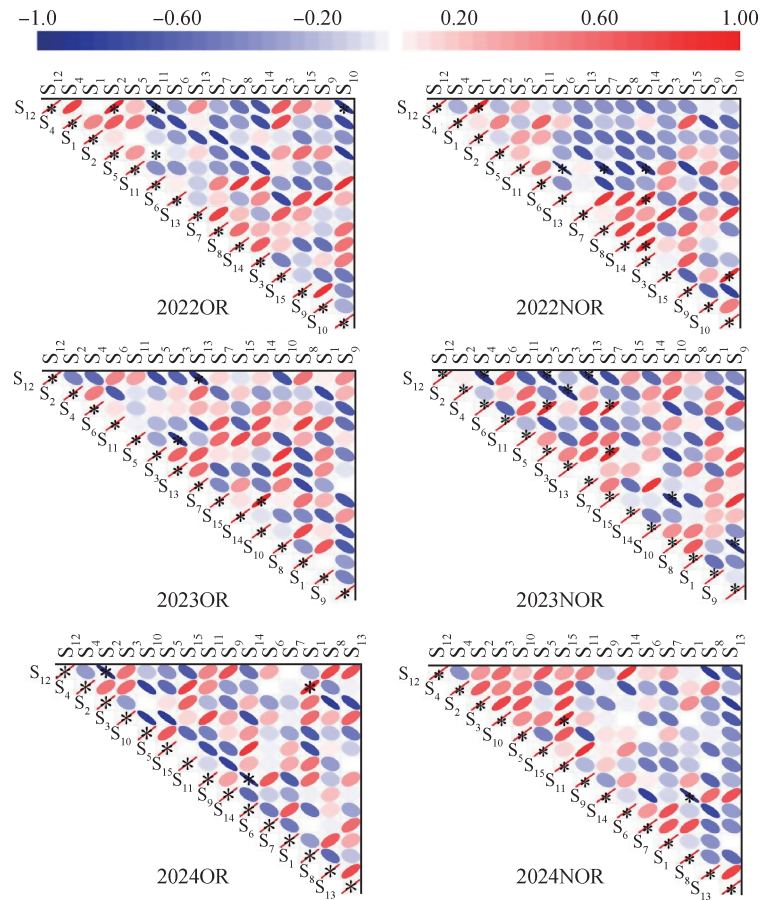


图6 不同年份下修复区(OR)与非修复区(NOR)物种种间相关性

Fig. 6 The relationship between species in restoration area (OR) and non-restoration area (NOR) in different years

3 讨论

有机肥施用会改变土壤温湿度及土壤养分,以及影响腐殖质的降解速度;补播能补充退化草地种质资源,增加植物群落物种丰富度,打破原有群落竞争格局^[21]。施肥与补播共同影响植物群落多样性,改变群落结构^[25]。本研究结果表明,修复当年,物种多样性和丰富度无明显改变,但均呈逐年增高趋势,修复两年后显著高于非修复区,而修复后群落均匀度降低。张才忠等^[26]研究发现有机肥施用处理下草地群落物种丰富度、Shannon-Wiener指数和均匀度指数均变化不大。李希来等^[15]通过有机肥施用和补播处理虽能短期内快速提高退化草地生物量,但对物种多样性无促进作用。这可能是由于青藏高原高寒草甸原生优势种以莎草科和杂类草为主,补播禾本科后改变了原有优势种,而补播的禾本科植物耐牧能力较低,修复效果不稳定^[27-28]。

补播草种的引入挤占了其他物种的生态位,原群落中的一些物种由于生态位变化,生存空间和资源有限,生长被明显抑制,从而打破了原有的群落平衡,降低了群落的均匀度和整体的Shannon-Wiener指数^[29-30]。而随时间发展,群落逐渐适应了优势种的存在,物种构建的新群落由于竞争和协同作用逐渐稳定,同时形成更复杂的物种关系。有研究显示物种多样性越高,群落越稳定^[31]。本研究表明施肥补播后群落稳定性升高,而多样性变化不显著。一方面,线叶嵩草和鹅绒委陵菜等关键种通过稳定的资源高效利用策略,减少了物种间资源竞争和传递的损耗^[32];同时,部分物种的生态功能互补性增强了系统抗干扰能力,从而维持了群落功能稳定性^[33]。另一方面,补播禾本科虽可能降低群落生态位分化,但通过增加剩余物种的生态位重叠与种间正相关性,促进了网络复杂性。补播植物填补了原有生态位空缺,而长期适应使物种间形成紧密的生态关

联;加之施肥补充的土壤养分缓解了竞争压力,最终驱动群落向稳态发展^[34]。

施肥补播会增加高寒草甸生境可利用资源,改变群落中优势种比例,构建以禾草为主要组成部分的群落^[35]。本研究草地植物功能群重要值与生物量占比中,修复当年的植物群落中禾本科和莎草科重要值与生物量较对照均大幅度提高,而第二年后显著下降,研究区地上生物量与杂类草生物量变化趋势一致,与禾本科和莎草科相反。这是由于补播当年补播的禾本科植物增加了该种群的数量,矮生嵩草和阿尔泰嵩草等莎草科对环境抵抗力和适应性强,会抢占环境资源快速生长^[36]。有机肥施用+补播综合措施增加了禾本科的竞争优势。而禾本科和莎草科植物在第一年的快速生长可能导致土壤养分的消耗速度加快。禾本科和莎草科多为家畜喜食,杂类草在第一年受到禾本科和莎草科植物的竞争抑制后,会调整自身的生长策略,以快速适应环境改变^[37]。同时,本研究中持续放牧对群落造成干扰,植物群落高度较低,植物群落中各物种对光资源利用充分,豆科和杂类草植株大多较低矮,长期受光照和水分等环境因素胁迫,生态适应性和抗逆性较强,可以借助新增养分资源快速生长。随着时间推移,土壤中养分逐渐被消耗,气温和降水等因素变化与植物群落内部资源竞争相互作用,使得群落稳定性逐年降低。尽管施肥增加了土壤养分,补播改变了植物群落组成,使得群落结构在短期产生变化,但群落仍然保持其基本的功能和结构特征。表明植物之间的物质循环和能量流动并没有因为这种波动而中断,群落相对稳定^[38]。

生态位特征和种间联结性在预测群落演替/维持生物多样性和群落稳定性等方面具有重要意义^[39]。通常生态位相似的物种会相互竞争,生态位宽度大的物种,其分布的范围也就越广泛,在获取资源时展现出的竞争力也越强,物种间生态位重叠相对来说也会更高。生态位重叠可反映种间关系及其对环境的适应能力^[40]。本研究中,有机肥施用与补播综合措施下植物群落稳定性有所提高,大部分原有优势种生态位宽度无明显变化,而莎草科生态位宽度显著降低,豆科植物显著升高,总体生态位重叠值增加。已有研究表明,施肥补播后物种多样性增加,植物种间竞争也更强。施肥可能使某些物种生长优势增强,某些劣势的物种可能会因为竞争不过优势种,从而改变种间竞争格局^[40]。在一定程度上,

生态位重叠的增加可以增加群落物种多样性和复杂性,提高生态系统的自我调节能力,进而提高群落稳定性。群落内负联结种对越多,生态位越窄或种间关联越弱,群落稳定性越低^[5]。本研究所处群落中负关联种更多,总体联结性呈显著负相关,种间竞争较弱,而修复区较非修复区负联结种对减少,群落稳定性增强。这是由于负联结种对存在竞争,它们的分布和生存受到竞争排斥的影响,正联结种对间资源互补,长期来看可增加群落稳定性^[41]。虽然种间负关联性表明物种间存在竞争关系,但不同物种在时空维度上的资源利用可能存在互补性,从而实现对资源的更高效利用。因此,随着群落内负联结种对增多,群落稳定性也可能增强。说明在本研究中,施肥补播后物种间关系较为稳定,补播草种的生态位宽度大,使原生植物群落草种与草地中其他物种能协同增效,从而促进群落的整体健康与稳定^[42]。总体而言该群落中种间竞争引起的负效应远低于有机肥和补播引起的正面影响。综上所述,有机肥施用和补播综合措施可以在短期内维持高寒草甸稳定性。群落物种组成是长期演替的结果,其变化受环境因子驱动,因此需通过持续观测揭示动态响应机制^[26]。同时,有机肥不当施用可能会存在携带病菌、虫卵和杂草种子等风险,导致土壤养分失衡,破坏生态系统。长期监测也可及时发现施有机肥和补播乡土草种过程中出现的问题,采取相应的措施进行调整和改进,确保土壤肥力和生态环境得到持续改善。

4 结论

在2022—2024年间,高寒草甸植物群落物种间关联性低且独立分布,但稳定性呈现逐年下降趋势。有机肥施用和补播短期内会对植物群落多样性和均匀度指数产生影响,对植物群落造成扰动。有机肥施用和补播能提高禾本科和莎草科重要值和生物量占比,增加冷地早熟禾生态位宽度,降低杂类草生态位宽度,短期内有助于改善高寒草甸植物群落组成,减缓群落稳定性降低速率。有机肥施用与补播的综合措施可改变物种生态位宽度,增加生态位重叠值和种间联结,使植物群落物种关联更紧密,群落稳定性提高。第三年群落稳定性增幅和杂类草生物量占比回升,表明植物群落的演替过程并非单向的改善,后续恢复趋势仍具有不确定性,长期恢复的稳定性仍需进一步研究。

参考文献

- [1] 刘翔宇, 何东, 田文斌, 等. 浙江普陀山岛森林木本植物的种间关联格局[J]. 植物生态学报, 2017, 41(12): 1219-1227
LIU X Y, HE D, TIAN W B, et al. Patterns of species associations in woody plants in forest communities of Putuoshan Island, Zhejiang, China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2017, 41(12): 1219-1227
- [2] 熊梅, 安海波, 赵萌莉, 等. 放牧对荒漠草原主要植物微斑块物种组成与更替的影响[J]. 草地学报, 2024, 32(4): 1112-1119
XIONG M, AN H B, ZHAO M L, et al. Effects of grazing on species diversity and turnover of main species patch in desert steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(4): 1112-1119
- [3] 彭梦, 黄城晨, 李立杰, 等. 长湖浮游植物优势种生态位特征及种间联结性分析[J]. 生态学报, 2024, 44(4): 1549-1563
PENG M, HUANG C C, LI L J, et al. Niche characteristics and interspecific association of dominant phytoplankton species in Lake Changhu[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(4): 1549-1563
- [4] 魏斌, 陆妮, 李佳琪, 等. 封育对高寒草甸植物群落构成及生态位特征的影响[J]. 西北植物学报, 2017, 37(5): 983-991
WEI B, LU N, LI J Q, et al. Effects of enclosure on plant community composition and niche characteristics in alpine meadow[J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2017, 37(5): 983-991
- [5] FAJARDO A, SIEFERT A. Intraspecific trait variation and the leaf economics spectrum across resource gradients and levels of organization[J]. Ecology, 2018, 99(5): 1024-1030
- [6] 雷德芳, 王志杰. 黔中喀斯特地区马尾松群落主要物种种间联结、生态位及群落稳定性特征[J]. 生态学报, 2024, 44(10): 4353-4367
LEI D F, WANG Z J. Interspecific associations, niches and community stability of main species in *Pinus massoniana* community in karst mountainous cities, the central Guizhou Province[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(10): 4353-4367
- [7] 刘永杰, 杨琴. 青藏高原退化草地修复研究进展及展望[J]. 中国草地学报, 2023, 45(10): 131-143
LIU Y J, YANG Q. Research progress and prospect of degraded grassland restoration in Qinghai-Tibet Plateau[J]. Chinese Journal of Grassland, 2023, 45(10): 131-143
- [8] 李伟, 李亚晓, 仝雯雯, 等. 全球草地退化的成因、修复技术及恢复效果评估研究进展[J]. 中国草地学报, 2024, 46(11): 110-129
LI Y, LI Y X, QI W W, et al. Review of causes, restoration techniques, and effectiveness evaluation of global grassland degradation[J]. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(11): 110-129
- [9] 王玲, 施建军, 董全民, 等. 氮、磷添加对高寒草原群落多样性和生物量的影响[J]. 草地学报, 2019, 27(6): 1633-1642
WANG L, SHI J J, DONG Q M, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on community diversity and biomass of alpine steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2019, 27(6): 1633-1642
- [10] 段丽辉, 刘晓丽, 韩冰, 等. 乡土物种补播对青藏高原高寒草甸群落稳定性的影响[J]. 草地学报, 2021, 29(8): 1793-1800
DUAN L H, LIU X L, HAN B, et al. Effects of native species reseeding on the community stability of alpine meadow in the Tibet Plateau[J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(8): 1793-1800
- [11] 徐曼. 放牧牛-羊采食选择与生态位分化研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2024: 79-80
XU M. Study on dietary selection and niche partitioning of grazing cattle and sheep[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2024: 79-80
- [12] 姚宝辉, 王蓉, 谈昭贤, 等. 艾美耳球虫投放对高原鼠兔及高寒草地植物群落特征的影响[J]. 植物生态学报, 2025, 49(1): 199-210
YAO B H, WANG R, TAN Z X, et al. Effects of *Eimeria* spp. control of plateau pika on the plant community characteristics of alpine grassland[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2025, 49(1): 199-210
- [13] ZHENG S X, CHI Y G, YANG X J, et al. Direct and indirect effects of nitrogen enrichment and grazing on grassland productivity through intraspecific trait variability[J]. Journal of Applied Ecology, 2022, 59(2): 598-610
- [14] GU C J, MU X M, GAO P, et al. Influence of vegetation restoration on soil physical properties in the Loess Plateau, China[J]. Journal of Soils and Sediments, 2019, 19(2): 716-728
- [15] 李希来, 马昀峤, 段成伟, 等. 施肥和补播对不同坡向斑块化退化高寒草甸生物量和物种多样性的影响[J]. 中国草地学报, 2024, 46(5): 1-13
LI X L, MA Y Q, DUAN C W, et al. Effects of fertilization and reseeding on biomass and species diversity of patchy degraded alpine meadows with different slope directions[J]. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(5): 1-13
- [16] 贺金生, 刘志鹏, 姚拓, 等. 青藏高原退化草地恢复的制约因子及修复技术[J]. 科技导报, 2020, 38(17): 66-80
HE J S, LIU Z P, YAO T, et al. Analysis of the main constraints and restoration techniques of degraded grassland on the Tibetan Plateau[J]. Science & Technology Review, 2020, 38(17): 66-80
- [17] 童永尚, 张春平, 俞畅, 等. 多年生人工混播草地暂稳态概念及维持技术解析[J]. 草地学报, 2022, 30(11): 2845-2855
TONG Y S, ZHANG C P, YU Y, et al. Quasi-stable state theory and maintenance technology in perennial mixed-sowing artificial grassland[J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(11): 2845-2855
- [18] 尹正辉, 陈新丰, 拉多. 模拟增温和放牧对高寒草甸主要植物生态位及种间联结的影响[J]. 草地学报, 2023, 31(5): 1302-1313
YIN Z H, CHEN X F, LA D. Analysis on the niche and interspecific association of dominant plant species in alpine meadow under simulated warming and grazing[J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(5): 1302-1313
- [19] 许婷婷, 董智, 李红丽, 等. 放牧对希拉穆仁草原植物群落及种间联结的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2022, 36(11): 112-118
XU T T, DONG Z, LI H L, et al. Effects of grazing on plant community characteristics and interspecific association in Xilamuren grassland[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2022, 36(11): 112-118
- [20] LIU Y, CUI Z, HUANG Z, et al. Influence of soil moisture and plant roots on the soil infiltration capacity at different stages in arid grasslands of China[J]. Catena, 2019, 182: 104147
- [21] 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 J F, ZHOU J X, ZHAO W X, et al. Effect of fences on functional groups and stability of the alpine meadow plant community in the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Pratacultural Science, 2017, 34(3): 565-574
- [22] 王刚, 赵松岭, 张鹏云, 等. 关于生态位定义的探讨及生态位重叠计测公式改进的研究[J]. 生态学报, 1984, 4(2): 119-127

- WANG G, ZHAO S L, ZHANG P Y, et al. On the definition of niche and the improved formula for measuring niche overlap[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 1984, 4(2): 119-127
- [23] 徐满厚, 刘敏, 翟大彤, 等. 植物种间联结研究内容与方法评述[J]. *生态学报*, 2016, 36(24): 8224-8233
- XU M H, LIU M, ZHAI D T, et al. A review of contents and methods used to analyze various aspects of plant interspecific associations[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(24): 8224-8233
- [24] 岳鹏鹏, 周静静, 王华. 毛乌素沙地东缘黑沙蒿群落种间联结性分析[J]. *生态科学*, 2017, 36(6): 147-152
- YUE P P, ZHOU J J, WANG H. Interspecific association analysis of *Artemisia ordosica* community in eastern edge of Mu Us sandy land [J]. *Ecological Science*, 2017, 36(6): 147-152
- [25] 胡晓晴, 王晓丽, 刘和, 等. 不同恢复措施对高寒矿区植物群落与土壤养分的影响[J]. *草地学报*, 2025, 33(4): 1218-1227
- HU X Q, WANG X L, LIU H, et al. Effects of different restoration measures on plant communities and soil nutrients in alpine mining areas [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(4): 1218-1227
- [26] 张才忠, 白小明, 闫玉邦, 等. 有机肥对高寒退化草甸群落特征及其品质的影响[J]. *草地学报*, 2024, 32(10): 3272-3279
- ZHANG C Z, BAI X M, YAN Y B, et al. Effects of organic fertilizers on community characteristics and forage quality of alpine degraded meadow [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(10): 3272-3279
- [27] 张楚, 王森, 代景忠, 等. 有机肥对草甸草原植物群落及物种多样性的影响[J]. *中国农业资源与区划*, 2023, 44(3): 26-39
- ZHANG C, WANG M, DAI J Z, et al. Effect of organic fertilizer on plant communities and species diversity in meadow steppe [J]. *Chinese Journal of Agricultural Resources and Regional Planning*, 2023, 44(3): 26-39
- [28] 王欣盼. 施肥补播对退化苜蓿草地生产性能、牧草品质及土壤性质的影响[D]. 银川: 宁夏大学, 2021: 37-38
- WANG X P. Effects of fertilization and reseeding on the productivity, forage quality and soil properties of degraded alfalfa grassland [D]. Yinchuan: Ningxia University, 2021: 37-38
- [29] 杜梦鸽. 管理措施与增温对祁连山草地植被生产力和土壤水分养分利用的影响[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2024: 62-63
- DU M G. Effects of management measures and warming on plant productivity and soil water and nutrient utilization in grassland of the Qilian mountains [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2024: 62-63
- [30] 高若凡, 张天宇, 白杨, 等. 不同改良措施对退化割草场物种多样性及群落生产力的影响[J]. *中国草地学报*, 2019, 41(6): 98-104
- GAO R F, ZHANG T Y, BAI Y, et al. Effects of different improvement measures on species diversity and community productivity of degraded mowing grassland [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2019, 41(6): 98-104
- [31] 毕桢. 传粉者介导的植物种间相互作用——以青藏高原高寒草甸群落为例[D]. 兰州: 兰州大学, 2024: 109-110
- BI C. Pollinator-mediated plant-plant interactions: a case study of alpine meadow communities on the Tibetan Plateau [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2024: 109-110
- [32] 郑华平, 陈子萱, 王生荣, 等. 施肥对玛曲高寒沙化草地植物多样性和生产力的影响[J]. *草业学报*, 2007, 16(5): 34-39
- ZHENG H P, CHEN Z X, WANG S R, et al. Effects of fertilizer on plant diversity and productivity of desertified alpine grassland at Maqu, Gansu [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2007, 16(5): 34-39
- [33] 吴文渊. 青藏高原高寒草甸植物多样性和生产力对氮添加、刈割及物种剔除的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2024: 111-113
- WU W Y. Response of plant diversity and productivity to nitrogen addition, clipping and species removing in alpine meadow on the Tibetan Plateau [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2024: 111-113
- [34] 侯扶江, 杨中艺. 放牧对草地的作用[J]. *生态学报*, 2006, 26(1): 244-264
- HOU F J, YANG Z Y. Effects of grazing of livestock on grassland [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(1): 244-264
- [35] 聂莹莹, 陈金强, 辛晓平, 等. 呼伦贝尔草甸草原区主要植物种群生态位特征与物种多样性对封育年限响应[J]. *草业学报*, 2021, 30(10): 15-25
- NIE Y Y, CHEN J Q, XIN X P, et al. Responses of niche characteristics and species diversity of main plant populations to duration of enclosure in the Hulun Buir meadow steppe [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2021, 30(10): 15-25
- [36] 肖昱承, 王端阳, 陈波, 等. 短期增温对西藏念青唐古拉山典型植物群落结构和稳定性的影响[J]. *生态学报*, 2023, 43(20): 8608-8619
- XIAO Y C, WANG D Y, CHEN B, et al. Effects of short-term warming on structure and stability of typical plant communities in Nyenchenthanglha Mountain, Tibet [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(20): 8608-8619
- [37] 张韶阳, 樊丹丹, 孔维栋. 增温对干旱区土壤微生物多样性及固碳功能的影响[J]. *生态学杂志*, 2024, 43(6): 1817-1823
- ZHANG S Y, FAN D D, KONG W D. Effects of warming on soil microbial diversity and carbon sequestration in drylands [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(6): 1817-1823
- [38] 刘雨婷, 侯满福, 贺露炎, 等. 滇东菌子山喀斯特森林群落乔木优势树种生态位和种间联结[J]. *应用生态学报*, 2023, 34(7): 1771-1778
- LIU Y T, HOU M F, HE L Y, et al. Niche and interspecific association of dominant tree species in karst forest of Junzi Mountain, Eastern Yunnan, China [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(7): 1771-1778
- [39] 王忠武. 载畜率对短花针茅荒漠草原生态系统稳定性的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009: 86-87
- WANG Z W. Effect of stocking rate on ecosystem stability of *Stipa breviflora* desert steppe [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2009: 86-87
- [40] 李珂佳, 蔡晨, 阮广鸣, 等. 小叶红豆群落主要树种的种间关系及群落稳定性[J]. *应用生态学报*, 2025, 36(2): 427-436
- LI K J, CAI C, RUAN G M, et al. Interspecific association of main tree species in *Ormosia microphylla* community and its community stability [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2025, 36(2): 427-436
- [41] SCHAFFER W M, FOX G A. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities [J]. *Bulletin of Mathematical Biology*, 1989, 51(3): 409-411
- [42] SCHELLENBERGER J, CSONTOS P, CSORBA Á, et al. Soil seed banks of continental grasslands with different water regimes—a comparative study from the aspect of recovery potential [J]. *Agronomy*, 2022, 12(11): 2830