

祁连山中段狼毒入侵退化草甸群落格局及环境解释



刘咏梅^{1,2*} 董幸枝¹ 李潇雨¹ 朱志梅^{1,2} 李艳莹¹

(1. 西北大学城市与环境学院, 西安 710127; 2. 陕西省地表系统与环境承载力重点实验室, 西安 710127)

摘要: 为明确狼毒 *Stellera chamaejasme* 入侵退化草甸的群落分布格局及其与环境因子之间的关系, 在青海省祁连县选取典型研究区, 综合运用双向指示种分析(two-way indicator species analysis, TWINSPAN)分类方法、除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)和典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)排序方法, 结合地理信息系统(geographic information system, GIS)空间分析技术, 在区域尺度上分析狼毒型退化草甸群落的分类特征及环境响应。结果表明: 研究区草甸群落中共调查到 18 科 30 属 37 种植物, 其中早熟禾 *Poa annua*、狼毒、高山嵩草 *Kobresia pygmaea*、委陵菜 *Potentilla chinensis*、花苜蓿 *Medicago ruthenica* 和麻花艽 *Gentiana straminea* 等为优势种, 蒲公英 *Taraxacum mongolicum*、异叶米口袋 *Gueldenstaedtia diversifolia*、肉果草 *Lancea tibetica*、草玉梅 *Anemone rivularis* 和披针叶野决明 *Thermopsis lanceolata* 等为主要伴生种。TWINSPAN 分类将退化草甸群落划分成 6 种群落, 分别是早熟禾+高山嵩草+披针叶野决明+二裂委陵菜 *Potentilla bifurca* 群落、狼毒+早熟禾+委陵菜+披针叶野决明群落、狼毒+早熟禾+麻花艽+花苜蓿群落、早熟禾+狼毒+草玉梅+花苜蓿群落、垂穗披碱草 *Elymus nutans*+花苜蓿+蒲公英+鹅绒委陵菜 *Argentina anserina* 群落、金露梅 *Potentilla fruticosa*+早熟禾+车前 *Plantago asiatica*+鹅绒委陵菜群落。其中, 狼毒入侵群落中毒杂草类植物占比明显高于原生草甸群落, 莎草科植物不具有生长优势, 入侵群落中狼毒平均盖度随着入侵程度的加重而增加。对土壤、地形、气候因子以及综合环境因子的 DCA 和 CCA 排序结果显示, 影响狼毒入侵草甸群落分布的主要环境因子为土壤含水量, 其次为年均温和经度, 表明研究区内植物群落的分布格局受水分、热量和空间因子共同影响。

关键词: 双向指示种分析; 除趋势对应分析; 典范对应分析; 地理信息系统; 环境因素; 狼毒

Spatial pattern of degraded alpine communities invaded by *Stellera chamaejasme* and environmental interpretation in the central Qilian Mountain

Liu Yongmei^{1,2*} Dong Xingzhi¹ Li Xiaoyu¹ Zhu Zhimei^{1,2} Li Yanying¹

(1. College of Urban and Environmental Sciences, Northwest University, Xi'an 710127, Shaanxi Province, China; 2. Shaanxi Key Laboratory of Earth Surface System and Environmental Carrying Capacity, Xi'an 710127, Shaanxi Province, China)

Abstract: To determine the spatial pattern of *Stellera chamaejasme* invaded alpine communities and its relationship with environmental factors, a typical study area in Qilian County of Qinghai Province was selected, the classification of degraded alpine communities and the corresponding environmental response at the regional scale were analyzed with integrating two-way indicator species analysis (TWINSPAN) classification, detrended correspondence analysis (DCA)/canonical correspondence analysis (CCA) and geographic information system (GIS) technology. The results showed that 18 families, 30 genera, and 37 species was examined in the study area. The dominant species of communities in the region

基金项目: 国家自然科学基金(41871335)

* 通信作者 (Author for correspondence), E-mail: liuym@nwu.edu.cn

收稿日期: 2024-09-23

were *Poa annua*, *S. chamaejasme*, *Kobresia pygmaea*, *Potentilla chinensis*, *Medicago ruthenica*, and *Gentiana straminea*, and the companion species include *Taraxacum mongolicum*, *Gueldenstaedtia diversifolia*, *Lancea tibetica*, *Anemone rivularis*, and *Thermopsis lanceolata*. TWINSPAN classification divides alpine meadow communities into six groups: *Poa annua*+*K. pygmaea*+*Thermopsis lanceolata*+*Potentilla bifurca* community, *S. chamaejasme*+*Poa annua*+*Potentilla chinensis*+*Thermopsis lanceolata* community, *S. chamaejasme*+*Poa annua*+*Gentiana straminea*+*M. ruthenica* community, *Poa annua*+*S. chamaejasme*+*Anemone rivularis*+*M. ruthenica* community, *Elymus nutans*+*M. ruthenica*+*Taraxacum mongolicum*+*Argentina anserina* community, *Potentilla fruticosa*+*Poa annua*+*Plantago asiatica*+*Argentina anserina* community. Compared with native communities, the proportion of the forbs and poisonous plants in *S. chamaejasme* communities notably increased, and cyperaceous plants did not exhibit significant growth advantages. As invasion aggravated, the average coverage of *S. chamaejasme* invaded communities increased. Hierarchical CCA ordination of soil, topographic and climatic factors, and subsequent comprehensive ordination showed that key environmental factors affecting spatial distribution of *S. chamaejasme* communities in the study area were soil moisture content, followed by mean annual temperature and longitude, indicating that the distribution pattern of plant communities is controlled by a combination of moisture, heat and spatial factors in the degraded alpine meadow.

Key words: TWINSPAN; DCA; CCA; GIS; environmental factor; *Stellera chamaejasme*

祁连山位于青海省东北部和甘肃省西部的交界地段,是我国六大天然牧场之一。作为石羊河、黑河和疏勒河的发源地,祁连山高寒草地是我国西部地区重要的生态安全屏障。高寒草甸是祁连山最主要的植被类型之一,具有稳定生态平衡、保护生物多样性、涵养水源和调节气候等多种生态功能(耿晓东等,2017;张骞等,2019)。高寒草甸生态系统敏感且脆弱,一旦遭受干扰或破坏则难以恢复(马妙君等,2009;张灵菲等,2012)。近年来,随着气候变化、人口增长、家畜增加和鼠虫草害等影响(Chen et al., 2014;张兴禄和李广,2015;贺福全等,2021),祁连山高寒草甸出现不同程度的退化,草地群落结构发生变化(李文等,2014),禾本科、莎草科和豆科等优良牧草比例降低,生物量下降,毒杂草种类和数量明显上升(刘艳书等,2014),对高寒草甸生态系统稳定及当地畜牧业可持续发展的影响日益严重(Gao et al., 2009;李军豪等,2020)。

狼毒 *Stellera chamaejasme* 是祁连山地区危害最严重的毒杂草之一(刘英等,2004),广泛分布于海拔2 300~4 200 m 的高山及亚高山草地。狼毒为多年生草本植物,高度20~50 cm,花白色或淡红色,花期在6—8月;其全株有毒,家畜误食会导致中毒,严重时虚脱而死(史志诚,1997)。狼毒根系粗大且入土极深,可汲取深层土壤中的水分和养分,极强的环境适应能力使其在草地群落物种竞争中占据明显优势(王欢等,2015;王文婷等,2019)。近年来狼毒在

祁连山高寒草甸快速扩散蔓延,优质牧草生存空间不断被侵占,种类和数量急剧下降,群落多样性降低,狼毒等毒杂草入侵对高寒草甸生态系统演变的影响日益显现(宋梅玲等,2018)。分析狼毒入侵草地的群落特征、空间布局及影响因素,对于揭示退化草地群落的演替规律,保护祁连山中段高寒草甸的物种多样性具有重要意义。

数量分类法主要是应用数学方法使相同群体之间的距离最短,根据群落分布的间断性将其分门别类,在一定程度上体现了群落类型的生态学意义(阳含熙和卢泽愚,1981;简春霞等,2022;张嘉玉等,2023)。排序将样方或植物种排列在一定空间中,使排序轴能够反映群落分布的生态梯度,从而解释植物群落和空间分布之间的生态关系(张金屯,1998;金玲等,2022)。分类与排序两者的结合为揭示物种或群落的分布格局并解释其环境影响因子提供了有效的量化分析手段(段后浪等,2017)。本研究以祁连山地区狼毒入侵严重的典型退化高寒草甸作为研究区,使用双向指示种分析(two-way indicator species analysis, TWINSPAN)分类方法、除趋势对应分析(detrended correspondence analysis, DCA)和典范对应分析(canonical correspondence analysis, CCA)排序方法,同时应用地理信息系统(geographic information system, GIS)空间分析技术,在区域尺度上分析狼毒入侵高寒草甸的群落分类体系,探讨土壤、地形及气候因子对群落分布的影响,以期阐明狼

毒型退化草甸植物群落的分布格局,为毒杂草综合防控治理和退化草甸恢复提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 材料

研究区:位于祁连山中段地区的青海省海北藏族自治州祁连县八宝镇、阿柔乡和峨堡镇($100^{\circ}17'59.47''$ E~ $100^{\circ}54'45.22''$ E, $37^{\circ}57'40.32''$ N~ $38^{\circ}10'22.95''$ N),面积约4 000 km²,区域内南北均为山地,中间为八宝河谷地,整体地势比较开阔,平均海拔3 169 m。研究区气候属于大陆性高寒山区气候,夏季日短而温润,冬季漫长而寒冷,年平均气温约1 ℃,气温日差大,年平均降雨量约420 mm,自东向西递减。土壤类型主要为高山草甸土。研究区属于典型的退化高寒草甸,主要植物种类有早熟禾 *Poa annua*、矮生嵩草 *Kobresia humilis*、花苜蓿 *Medicago ruthenica*、异叶米口袋 *Gueldenstaedtia diversifolia*、狼毒、草玉梅 *Anemone rivularis*、披针叶野决明 *Thermopsis lanceolata*、乳白香青 *Anaphalis lactea*、青海刺参 *Morina kokonorica*、秦艽 *Gentiana macrophylla*、麻花艽 *Gentiana straminea* 和蒲公英 *Taraxacum mongolicum*等。

土壤质地数据来源:从资源环境科学数据平台 (<http://www.resdc.cn>) 下载,采用土壤黏土含量、砂土含量、粉砂土含量数据,空间分辨率为250 m。

地形数据来源:采用美国国家航空航天局(National Aeronautics and Space Administration, NASA)和日本经济产业省(Ministry of Economy Trade and Industry, METI)联合发布(<https://earthdata.nasa.gov/>)的先进星载热发射和反射辐射仪全球数字高程模型(advanced spaceborne thermal emission and reflection radiometer global digital elevation model, ASTER GDEM V3)数据,空间分辨率为30 m。

气候数据来源:从国家地球系统科学数据中心网站(<http://www.geodata.cn>)下载,采用2001年1月—2020年12月的中国逐月平均气温、逐月降雨量、逐月潜在蒸散发数据,以及2001年1月—2015年12月的中国月日照时数数据,空间分辨率为1 000 m。

1.2 方法

1.2.1 祁连山中段退化高寒草甸群落组成调查

分别于2020年7月和2021年7月狼毒盛花期在研究区进行实地调查采样。综合考虑研究区草地植物群落分布的地形、地貌特征,沿八宝河谷地和青阳沟设置2条样带,样带长度分别为58 km和37 km。

采用典型样方调查法沿样带每隔3~5 km布设1块样地,沿八宝河谷地样带和青阳沟样带分别布设24块和13块样地,共37块样地,每块样地长度范围在100~200 m之内。结合实际情况在每个样地内布设2~3个1 m×1 m样方,最终沿八宝河谷地样带布设57个样方,沿青阳沟样带布设36个样方,共93个样方。使用全球导航卫星系统实时运动定位技术(global navigation satellite system real-time kinematic, GNSS RTK)测定每个样方的经纬度位置,同时记录样方内出现的每种植物及其数量,并计算每种植物在群落中的占比。同时测量每种植物的高度,计算其密度;并使用相机从样方正上方垂直向下拍照获取盖度照片,导入ArcGIS 10.2软件中进行校正和裁剪,使用渔网工具在照片上创建50×50格网,解译样方总盖度和物种分盖度;然后将每个样方内每种植物齐地刈割,称量鲜重后带回室内,放入烘箱于105 ℃杀青1 h,80 ℃烘干24 h称量干重,得到地上生物量数据。

1.2.2 祁连山中段高退化寒草甸群落TWINSPAN分类

重要值是衡量植物物种在群落中相对重要性的指标,重要值越大,该物种在群落中的优势地位越高(张金屯,2018)。本研究依据重要值来确定群落中的优势种和伴生种。基于1.2.1得到的样方植物基础数据,计算每个物种在每个样方中的重要值,重要值=(相对盖度+相对高度+相对地上生物量)/3,其中,相对盖度=某物种盖度/样方内所有物种盖度之和×100%,相对高度=某物种高度/样方内所有物种高度之和×100%,相对地上生物量=某物种地上生物量/样方内所有物种地上生物量之和×100%。

在研究区共调查了93个样方,记录到37种植物,通过数据整理最终建立93×37的样方-物种重要值数据矩阵,作为群落分类与排序的基础植物数据。以该矩阵为基础,采用TWINSPAN分类法对研究区退化高寒草甸进行群落分类,将切割水平定为0、0.02、0.05、0.10和0.20,在PC-ORD 5.0软件中运行TWINSPAN算法。参考《中国植被》(中国植被编辑委员会,1980)命名原则,结合实际生态意义对经TWINSPAN分类的群落进行命名,并阐述各群落的生态特征。

1.2.3 祁连山中段退化高寒草甸环境数据采集和提取

群落调查之后在每个样方中心使用土钻采集土壤样品,采样深度50 cm,垂直采样间隔10 cm,共取5层土样,将每层样品单独装入铝盒称重,后续采用烘干法测定土壤含水量;将5层土壤样品取等量混

合装入密封袋用于测定土壤养分和pH值,养分指标包括土壤有机质含量、铵态氮含量、全氮含量、速效磷含量、全磷含量、速效钾含量和全钾含量,共9种土壤理化参数,参考《土壤农业化学分析方法》(鲁如坤,2000)进行测定。

采用GIS数据集进一步补充土壤、地形及气候数据。基于ArcGIS 10.2软件对土壤、地形及气候因子进行提取。首先,基于土壤质地栅格数据裁切出研究区土壤黏土含量、砂土含量、粉砂土含量的栅格层,根据经纬度坐标提取各样方的土壤质地属性值,结合实测样方的9个土壤理化参数,共获取10个土壤因子值。其次,对ASTER GDEM V3数据进行裁切,计算研究区的海拔、坡度、坡向、地形起伏度、地形湿度指数、地表粗糙度、坡度变率和坡向变率共8个地形因子值。最后,对气候数据进行裁切,计算研究区2001—2020年的年均气温、年均降雨量、年均蒸发量及2001—2015年的年均日照时数,共4个气候因子值。综上,提取93个样方的土壤因子、地形因子、气候因子以及空间因子经纬度共23个环境因子,建立 93×23 的环境因子数据矩阵。为消除不同因子之间的不齐性,在SPSS 2020软件中对环境数据进行标准化处理。

1.2.4 影响退化高寒草甸群落分布的环境因子排序

采用排序方法进一步探讨研究区草甸群落分布与环境影响因子之间的关系。首先基于CANOCO 5.0软件采用DCA排序方法对样方-物种重要值数据矩阵进行预排序处理,依据第一排序轴的梯度长度选择适宜的排序方法。当梯度长度<3宜选择线性模型,当梯度长度>4宜选择单峰模型,当 $3 \leqslant$ 梯度长度 $\leqslant 4$ 则上述2种模型均适用(唐志红等,2020)。对研究区93个样方的物种重要值进行DCA排序,第一排序轴的梯度长度为3.68,因此选择CCA进行后续排序分析。

在进行CCA排序前,先应用蒙特卡洛置换检验法(模拟999次)和前向选择法检测所有环境因子指标影响植物群落分布的显著性,选择对群落分布有显著影响的环境因子进行CCA排序。为解析不同环境要素中各因子对退化高寒草甸植物群落分布格局影响的差异性,采用CANOCO 5.0软件分别对土壤、地形、气候因子的环境因子数据矩阵与样方-物种重要值数据矩阵进行CCA排序,筛选每种环境要素中贡献率最高的因子,最后进行综合环境因子的CCA排序,明确狼毒入侵草甸群落分布的关键影响因子。

2 结果与分析

2.1 研究区植被群落物种组成

研究区野外调查共记录18科30属37种植物(表1),其中,菊科、豆科、毛茛科、蔷薇科、龙胆科、禾本科、唇形科、玄参科植物分别有5、4、4、4、3、2、2和2种,分别占研究区植物总种数的13.51%、10.81%、10.81%、10.81%、8.11%、5.41%、5.41%和5.41%,其余科均只含有1属1种,共占研究区植物总种数的27.03%。早熟禾、委陵菜 *Potentilla chinensis*、狼毒、花苜蓿和麻花艽等为研究区草甸植物群落的优势种,蒲公英、异叶米口袋、肉果草 *Lancea tibetica*、草玉梅、披针叶野决明、石龙芮 *Ranunculus sceleratus*、乳白香青和秦艽等为主要伴生种(表1)。

2.2 研究区退化高寒草甸群落TWINSPAN分类

以物种重要值为基础数据,经TWINSPAN分类法将研究区93个样方中的植物划分为6种群落,包括3种非狼毒(原生草甸)群落和3种狼毒群落(图1)。

群落I为早熟禾+高山嵩草+披针叶野决明+二裂委陵菜 *Potentilla bifurca* 群落,优势种有早熟禾、高山嵩草和披针叶野决明,伴生种有麻花艽、秦艽和乳白香青等,群落总盖度为41.7%,早熟禾盖度为12.4%。群落II为狼毒+早熟禾+委陵菜+披针叶野决明群落,狼毒重度入侵的典型退化草甸,优势种有狼毒、早熟禾和委陵菜,伴生种有花苜蓿、草玉梅和蒲公英等,群落总盖度为53.0%,狼毒盖度介于6.6%~57.7%之间,狼毒平均盖度为29.5%。群落III为狼毒+早熟禾+麻花艽+花苜蓿群落,狼毒中度入侵的典型退化草甸,优势种有狼毒、早熟禾和麻花艽,伴生种有草玉梅、青海刺参和柴胡 *Bupleurum chinensis* 等,群落总盖度为49.6%,狼毒盖度介于6.7%~46.7%之间,狼毒平均盖度为22.3%。群落IV为早熟禾+狼毒+草玉梅+花苜蓿群落,狼毒轻度入侵的典型退化草甸,优势种有早熟禾、狼毒和草玉梅,伴生种有青海刺参、麻花艽和蒲公英等,群落总盖度为48.7%,狼毒盖度介于4.0%~46.1%之间,狼毒平均盖度为14.3%。群落V为垂穗披碱草 *Elymus nutans*+花苜蓿+蒲公英+鹅绒委陵菜 *Argentina anserina* 群落,优势种有垂穗披碱草、花苜蓿和蒲公英,伴生种有石龙芮 *Ranunculus sceleratus*、披针叶野决明和肉果草 *Lancea tibetica* 等,群落总盖度为54.8%,垂穗披碱草盖度为42.6%。群落VI为金露梅 *Potentilla fruticosa*+早熟禾+车前 *Plantago asiatica*+鹅绒

委陵菜群落,优势种为金露梅、早熟禾和车前,伴生种为草玉梅、委陵菜和花苜蓿等,群落总盖度为44.7%,金露梅盖度为20.9%。其中,群落V的总盖度最高,达到54.8%,其次为群落II,群落VI和群落I的总盖度相对较低(44.7%和41.7%)。随着狼毒入

侵程度的加重,入侵群落IV、群落III和群落II中狼毒的平均盖度相应增加,分别为14.3%、22.3%和29.5%,群落总盖度也有一定程度的升高,分别为48.7%、49.6%和53.0%。

表1 研究区植物种的重要值

Table 1 Important values of the species in the study area

科名 Family	种名 Species	重要值 Important value	科名 Family	种名 Species	重要值 Important value
瑞香科 Thymelaeaceae	狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	18.636	豆科 Leguminosae	鬼箭锦鸡儿 <i>Caragana jubata</i>	0.402
龙胆科 Gentianaceae	麻花艽 <i>Gentiana straminea</i>	3.391	龙胆科 Gentianaceae	刺芒龙胆 <i>Gentiana aristata</i>	1.208
毛茛科 Ranunculaceae	草玉梅 <i>Anemone rivularis</i>	2.406	紫草科 Boraginaceae	紫草 <i>Lithospermum erythrorhizon</i>	2.308
川续断科	青海刺参	1.142	木贼科 Equisetaceae	木贼 <i>Equisetum hyemale</i>	3.258
Dipsacaceae	<i>Morina kokonorica</i>				
蔷薇科 Rosaceae	委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>	5.040	车前科 Plantaginaceae	车前 <i>Plantago asiatica</i>	0.272
伞形科 Umbelliferae	柴胡 <i>Bupleurum chinensis</i>	0.466	菊科 Compositae	乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>	4.254
菊科 Compositae	蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	2.397	菊科 Compositae	青海鳞薊 <i>Olgaea tangutica</i>	1.449
豆科 Leguminosae	花苜蓿 <i>Medicago ruthenica</i>	4.380	龙胆科 Gentianaceae	秦艽 <i>Gentiana macrophylla</i>	0.046
豆科	异叶米口袋	2.424	蔷薇科 Rosaceae	鹅绒委陵菜 <i>Argentina anserina</i>	5.966
Leguminosae	<i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>				
禾本科 Gramineae	早熟禾 <i>Poa annua</i>	20.943	茜草科 Rubiaceae	蓬子菜 <i>Galium verum</i>	0.777
毛茛科	唐松草	0.397	菊科 Compositae	柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	0.671
Ranunculaceae	<i>Thalictrum aquilegiifolium</i>		龙胆科 Gentianaceae	高原扁蕾 <i>Gentianopsis paludosa</i>	0.504
毛茛科	石龙芮	1.664	菊科 Compositae	美丽风毛菊 <i>Saussurea pulchra</i>	0.135
Ranunculaceae	<i>Ranunculus sceleratus</i>		菊科 Compositae	黑苞风毛菊 <i>Saussurea melanotricha</i>	0.040
玄参科	马先蒿	0.065	蔷薇科 Rosaceae	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	0.205
Scrophulariaceae	<i>Pedicularis sylvatica</i>				
豆科 Leguminosae	披针叶野决明 <i>Thermopsis lanceolata</i>	1.953	莎草科 Cyperaceae	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	2.631
玄参科	肉果草 <i>Lancea tibetica</i>	0.863	禾本科 Gramineae	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	0.772
Scrophulariaceae			唇形科 Labiate	白苞筋骨草 <i>Ajuga lupulina</i>	0.746
唇形科 Labiate	薄荷 <i>Mentha canadensis</i>	0.062			
蔷薇科 Rosaceae	金露梅 <i>Potentilla fruticosa</i>	0.573			
毛茛科 Ranunculaceae	高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	0.023			
蓼科 Polygonaceae	圆穗蓼 <i>Bistorta macrophylla</i>	0.530			

2.3 狼毒群落的DCA/CCA排序分析

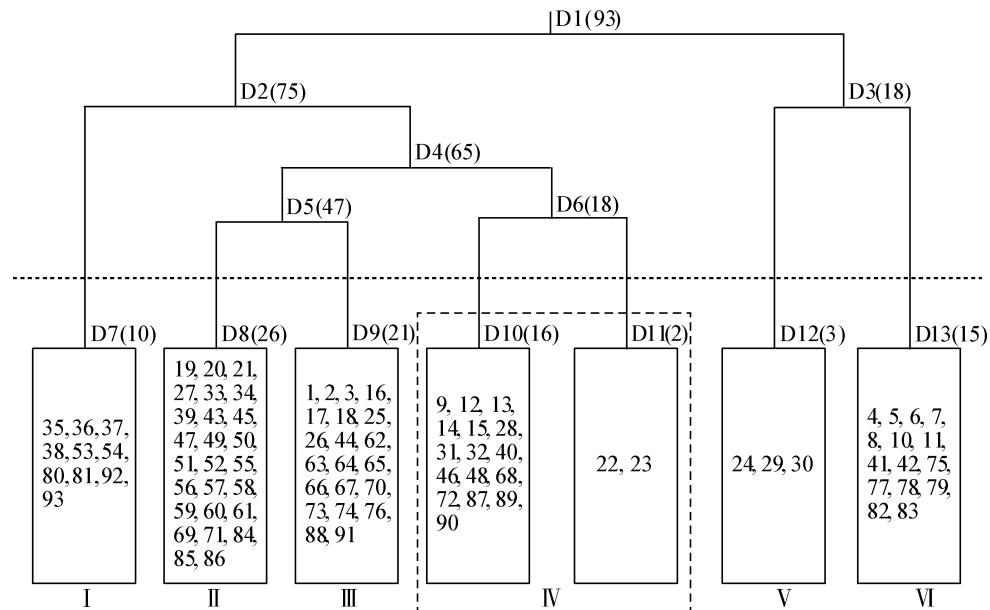
DCA排序结果显示经TWINSPAN分类法划分的6种群落在DCA二维排序图上呈聚集分布,3种原生草甸群落I、V、VI以及3种狼毒群落II、III、IV均有比较明显的分布界限(图2),说明DCA排序效果良好,结合样方的DCA排序与TWINSPAN分类结果,对研究区植物群落及其生境梯度有一定的解释效果。

通过蒙特卡洛置换检验法和前向选择法检测出对研究区群落分布具有显著影响的7个土壤因子为有机质含量、全磷含量、速效钾含量、全钾含量、含水

量、pH和质地,4个地形因子为海拔、坡度、坡向和地形起伏度,3个气候因子为年均温度、年均降水和年均日照时数。采用这些因子分别构建土壤、地形及气候因子矩阵(93×7 、 93×4 、 93×3),并分别与样方-物种重要值数据矩阵(93×37)进行CCA排序,结果显示,研究区植物群落分布的主要土壤影响因子有土壤含水量、土壤pH和土壤全磷含量,地形因子有海拔、地形起伏度和坡向,气候因子有年均温和年均降雨量(图3-a~c)。基于上述8个土壤、地形和气候因子,并增加空间因子经纬度构建综合影响因子矩阵(93×9)进行CCA排序(图3-d),结果显示,前2个

排序轴的特征值分别为 0.468 和 0.360, 与环境因子的相关系数分别为 0.851 和 0.793; 前 4 个排序轴对物种和环境关系的累积解释量为 77.83%, 其中前 2 个

轴的累积解释量达到 54.03% (表 2), 说明 CCA 排序效果良好。因此, 使用前 2 个轴组成的双序图可以直观表达退化高寒草甸群落的主要环境特征。



D1~D13 表示样方分组, 括号内数字表示样方数量。方框内数字表示 93 个样方的编号。I: 早熟禾+高山嵩草+披针叶野决明+二裂委陵菜群落; II: 狼毒+早熟禾+委陵菜+披针叶野决明群落; III: 狼毒+早熟禾+麻花艽+花苜蓿群落; IV: 早熟禾+狼毒+草玉梅+花苜蓿群落; V: 垂穗披碱草+花苜蓿+蒲公英+鹅绒委陵菜群落; VI: 金露梅+早熟禾+车前+鹅绒委陵菜群落。D1~D13 represent quadrats grouping, the number in each bracket represents the total quadrats involved in each group. Numbers in the rectangles represent the identification code for each of 93 quadrats. I: *Poa annua*+*Kobresia pygmaea*+*Thermopsis lanceolata*+*Potentilla bifurca* community; II: *Stellera chamaejasme*+*Poa annua*+*Potentilla chinensis*+*Thermopsis lanceolata* community; III: *S. chamaejasme*+*Poa annua*+*Gentiana straminea*+*Medicago ruthenica* community; IV: *Poa annua*+*S. chamaejasme*+*Anemone rivularis*+*M. ruthenica* community; V: *Elymus nutans*+*M. ruthenica*+*Taraxacum mongolicum*+*Argentina anserina* community; VI: *Potentilla fruticosa*+*Poa annua*+*Plantago asiatica*+*Argentina anserina* community.

图 1 研究区 93 个样方中植物群落的 TWINSPAN 分类树状图

Fig. 1 Dendrogram of the TWINSPAN classification of plant communities in 93 plots in the study area

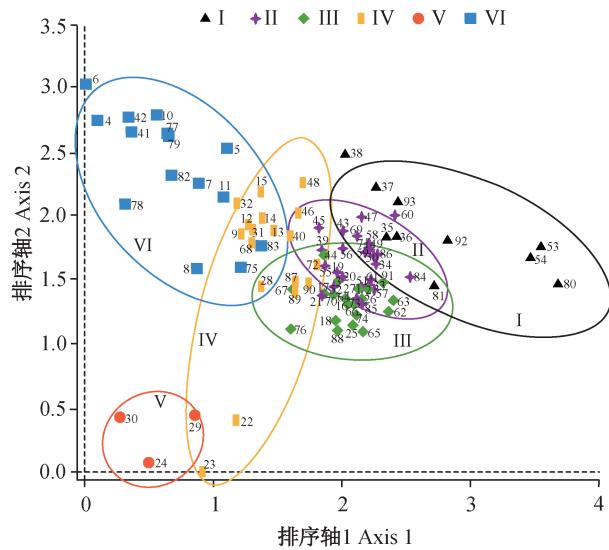
综合考虑排序轴与影响因子的相关系数、连线长度及夹角大小, 第 1 排序轴主要反映土壤含水率、年均温的梯度变化, 即从左到右土壤含水率逐渐增大, 年均温逐渐降低; 第 2 排序轴主要反映经度、年均降雨量的梯度变化, 即从上至下, 经度、年均降雨量逐渐降低(图 3-d 和表 2)。因此, 影响研究区狼毒群落及其他群落分布的关键环境因子为土壤含水量, 其次为年均温、经度, 即植物群落的分布格局由水分、热量和空间因子共同控制。研究区植物群落在排序图上具有明显的分布差异和环境梯度, 群落 I 分布在排序轴上方, 位于年均温高、土壤含水率低、经度高的区域; 群落 V 分布在排序轴左下方, 位于年均温高、土壤含水率低、经度低的区域; 群落 VI 主要位于排序轴右方, 对年均温低、土壤含水量高的区域比较敏感; 狼毒群落整体分布在排序轴中左方, 对年

均温高、土壤含水率低的生境敏感(图 3-d)。排序轴从左到右、从上到下, 狼毒群落均按 II、III、IV 依次排列, 随着狼毒盖度的降低, 狼毒群落趋向于分布在土壤含水量升高、年均温降低、经度降低的区域。

3 讨论

物种组成是植物群落的基础特征, 群落结构变化可通过物种组成的差异来体现(卢彦达等, 2024)。青海省常见植物约 63 科 286 属 554 种(侯向阳和孙海群, 2012), 本研究区为典型高寒草甸, 野外调查发现 18 科 30 属 37 种植物, 分别占青海省常见植物科、属、种数的 28.57%、10.49% 和 6.67%。本研究结果显示, 早熟禾、委陵菜、狼毒、花苜蓿和麻花艽等为该地区退化高寒草甸群落的优势种, 蒲公英、异叶米口袋、肉果草、草玉梅和披针叶野决明等为主要伴生

种,狼毒群落物种构成相对简单,不同群落间物种组成变化幅度不明显。张灵菲等(2012)研究结果显示退化高寒草甸群落物种组成变化幅度很小,物种资源相对单一,这与本研究调查结果一致。



1~93 为样方编号。I: 早熟禾+高山嵩草+披针叶野决明+二裂委陵菜群落; II: 狼毒+早熟禾+委陵菜+披针叶野决明群落; III: 狼毒+早熟禾+麻花艽+花苜蓿群落; IV: 早熟禾+狼毒+草玉梅+花苜蓿群落; V: 垂穗披碱草+花苜蓿+蒲公英+鹅绒委陵菜群落; VI: 金露梅+早熟禾+车前+鹅绒委陵菜群落。1~93 are the code of quadrats. I: *Poa annua*+*Kobresia pygmaea*+*Thermopsis lanceolata*+*Potentilla bifurca* community; II: *Stellera chamaejasme*+*Poa annua*+*Potentilla chinensis*+*Thermopsis lanceolata* community; III: *S. chamaejasme*+*Poa annua*+*Gentiana straminea*+*Medicago ruthenica* community; IV: *Poa annua*+*S. chamaejasme*+*Anemone rivularis*+*M. ruthenica* community; V: *Elymus nutans*+*M. ruthenica*+*Taraxacum mongolicum*+*Argentina anserina* community; VI: *Potentilla fruticosa*+*Poa annua*+*Plantago asiatica*+*Argentina anserina* community.

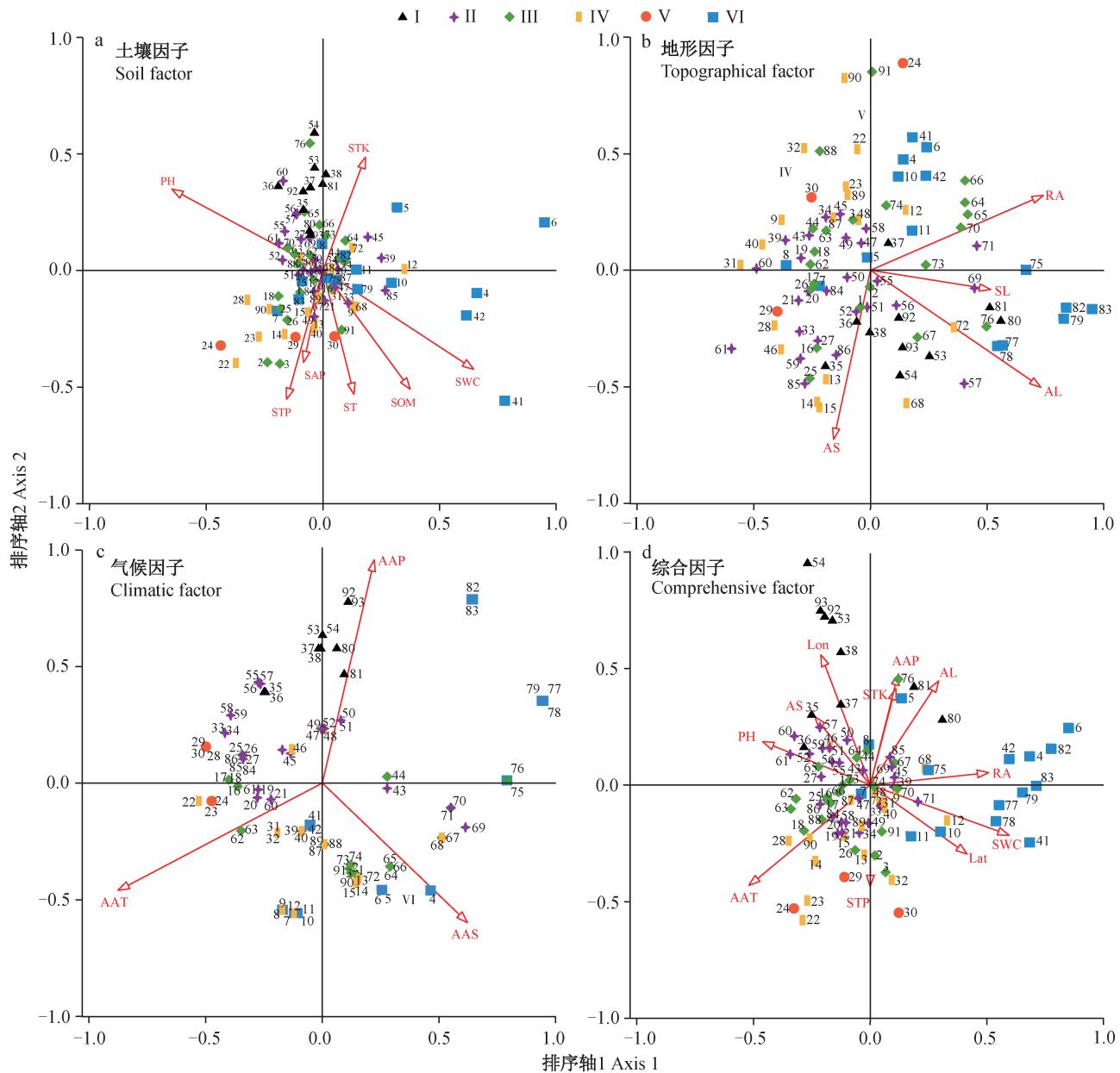
图2 研究区植物群落-样方的除趋势对应分析

Fig. 2 Detrended correspondence analysis (DCA)
two-dimensional ordination for plant communities-plots
in the study area

赵成章和张起鹏(2010)研究结果显示狼毒生长株丛密集,其所在草地群落总盖度随着狼毒盖度的增加而有一定程度增加,本研究结果亦显示了这一规律,即随着入侵程度加重,狼毒平均盖度梯度增加,且群落总盖度也有所升高。随着狼毒入侵程度加重,草甸群落物种组成发生变化,物种多样性也发生改变(朱文琰等,2024)。本研究结果显示,狼毒群落中禾本科、豆科、毒杂草类植物的重要值均高于非狼毒群落,莎草科植物重要值低于早熟禾群落,高于

垂穗披碱草群落和金露梅群落,且毒杂草类植物占比高于其他优质牧草,这与刘咏梅等(2022)在微观尺度上对退化草地狼毒群落物种组成的研究结果有一致之处。王玉琴等(2021)研究结果显示,防除狼毒后禾本科植物地上生物量增加,豆科、杂草类植物地上生物量减少,莎草科植物则变化不大。狼毒未入侵草甸群落整体受放牧影响较大,豆科和禾本科植物减少,莎草科植物逐渐成为优势种(邢学刚等,2021)。未退化草甸莎草科生物量比例较高,重度退化草甸豆科植物和杂类草生物量较高(杨军等,2020)。由于研究尺度和群落物种组成的不同,以上研究结果存在差异,但毒杂草类植物占比高是中、重度退化草甸的共同特点。本研究在区域尺度上亦证实了狼毒入侵群落中毒杂草类植物占比明显高于原生草甸群落,莎草科植物不具有生长优势。狼毒入侵导致高寒草甸退化演替过程中草毡表层加厚、开裂、塌陷、剥蚀,最终形成“黑土滩”型退化草地,以莎草科为优势种的草甸逐渐转变为以毒杂草类为优势种的次生裸地(黄梅和尚占环,2019)。

本研究对土壤、地形及气候因子的单独排序结果显示,退化草甸植物群落分布的关键环境因子依次为土壤含水量、年均温及经度,土壤因子和气候因子在区域尺度上对狼毒入侵草甸群落的生境梯度影响较大,地形因子的影响不明显。由于环境因子之间交互作用的影响,环境因子的数量并不能决定其对群落分布解释率的高低(王振锡和潘存德,2009)。本研究中综合环境因子CCA排序结果显示,狼毒群落分布于排序轴中部偏左区域,环境适应能力较强。相较于原生草甸群落,狼毒群落整体趋向于相对干旱的生境,土壤含水量逐渐降低,年均温度逐渐升高,狼毒群落盖度则呈现升高趋势。这可能是由于狼毒属于耐旱型植物,在干旱地区长势相对较好,其极强的竞争力导致草甸群落退化演替加剧(侯兆疆等,2013)。同时,由于牲畜对非狼毒群落的采食导致土壤表层水分流失,群落优势种逐渐由优质牧草转化为以狼毒为主的耐旱型毒杂草(王宏生等,2018)。王景升等(2016)对藏北高原草地植物群落的CCA排序结果显示,植物群落分布的首要环境因子是年均降雨量和经度,其次是年均温度,说明水分和热量及空间位置在大尺度草地群落分布中发挥着显著作用。本研究结果也显示,土壤含水量表征的水分因子和年均温表征的热量因子,结合经度表征的空间因子,对该地区狼毒入侵草甸的植物群落分布格局产生了决定性影响。



1~93表示样方编号。SOM: 土壤有机质含量; STP: 土壤全磷含量; STK: 土壤全钾含量; SAP: 土壤速效磷含量; SWC: 土壤含水量; PH: 土壤pH; ST: 土壤质地; AL: 海拔; SL: 坡度; AS: 坡向; RA: 地形起伏度; AAT: 年均温度; AAP: 年均降水量; AAS: 年均日照时数; Lon: 经度; Lat: 纬度。箭头表示环境因子,箭头连线长度表示群落分布与该因子之间相关性的大小;箭头与排序轴的夹角表示环境因子与排序轴相关性的大小,箭头所处象限表示环境因子与排序轴之间相关性的正负。I: 早熟禾+高山嵩草+披针叶野决明+二裂委陵菜群落; II: 狼毒+早熟禾+委陵菜+披针叶野决明群落; III: 狼毒+早熟禾+麻花艽+花苜蓿群落; IV: 早熟禾+狼毒+草玉梅+花苜蓿群落; V: 垂穗披碱草+花苜蓿+蒲公英+鹅绒委陵菜群落; VI: 金露梅+早熟禾+车前+鹅绒委陵菜群落。1~93 indicate the identification codes of quadrats. SOM: Soil organic matter content; STP: soil total phosphorus content; STK: soil total potassium content; SAP: soil available phosphorus content; SWC: soil water content; pH: soil pH; ST: soil texture; AL: altitude; SL: slope; AS: aspect; RA: ruggedness average; AAT: annual average temperature; AAP: annual average precipitation; AAS: annual average sunshine duration; Lon: longitude; Lat: latitude. Arrows represent environmental factors, with the length indicating the strength of the relationship between community distribution and each factor. The angle between the arrows and the ordination axes reflects the correlation of the environmental factors with the axes, while the quadrant in which the arrows are located indicates the direction of the correlation (positive or negative) with the axes. I: *Poa annua*+*Kobresia pygmaea*+*Thermopsis lanceolata*+*Potentilla bifurca* community; II: *Stellera chamaejasme*+*Poa annua*+*Potentilla chinensis*+*Thermopsis lanceolata* community; III: *S. chamaejasme*+*Poa annua*+*Gentiana straminea*+*Medicago ruthenica* community; IV: *Poa annua*+*S. chamaejasme*+*Anemone rivularis*+*M. ruthenica* community; V: *Elymus nutans*+*M. ruthenica*+*Taraxacum mongolicum*+*Argentina anserina* community; VI: *Potentilla fruticosa*+*Poa annua*+*Plantago asiatica*+*Argentina anserina* community。

图3 研究区植物群落-样方与环境因子的典范对应分析

Fig. 3 Canonical correspondence analysis between plant communities-plots and environmental factors in the study area

表2 研究区样方-综合环境因子的典范对应分析参数

Table 2 Parameters of canonical correspondence analysis (CCA) between plots and comprehensive factors in the study area

环境因子 Environmental factor	环境因子与排序轴的相关系数 Correlation coefficient between environmental factors and sorting axes				P
	排序轴1 Axis 1	排序轴2 Axis 2	排序轴3 Axis 3	排序轴4 Axis 4	
	Axis 1	Axis 2	Axis 3	Axis 4	
土壤全磷含量 Soil total phosphorus content	-0.001	-0.345	0.101	0.149	0.034*
土壤pH Soil pH	-0.396	0.148	0.198	-0.247	0.002**
土壤全钾含量 Soil total potassium content	0.092	0.330	-0.033	-0.110	0.032*
土壤含水量 Soil water content	0.507	-0.170	-0.002	-0.032	0.004**
海拔 Altitude	0.250	0.356	0.137	-0.339	0.014*
坡向 Aspect	-0.204	0.234	-0.100	0.128	0.008**
地形起伏度 Ruggedness average	0.432	0.043	0.111	0.177	0.002**
年均降雨量 Annual average precipitation	0.101	0.379	0.387	-0.294	0.002**
年均温度 Annual average temperature	-0.446	-0.342	-0.012	0.163	0.002**
纬度 Longitude	0.354	-0.234	-0.320	0.313	0.002**
经度 Latitude	-0.181	0.445	0.357	-0.260	0.002**
特征值 Eigenvalues	0.468	0.360	0.244	0.121	
解释差异 Explained variation/%	10.160	17.970	23.270	25.890	
物种-环境相关性 Species-environment correlations	0.851	0.793	0.700	0.796	
物种累积解释量 Cumulative interpretation of species/%	30.540	54.030	69.930	77.830	
所有典范轴的显著性测验 Significance test of all canonical axes					F=3.7, P=0.002

*和**表示经蒙特卡洛置换检验法检验该因子的影响显著($P<0.05$ 和 $P<0.01$)。* or ** indicates the impact of this factor is significant by Monte Carlo permutation test ($P<0.05$ or $P<0.01$).

参 考 文 献 (References)

- Chen BX, Zhang XZ, Tao J, Wu JS, Wang JS, Shi PL, Zhang YJ, Yu CQ. 2014. The impact of climate change and anthropogenic activities on alpine grassland over the Qinghai-Tibet Plateau. Agricultural and Forest Meteorology, 189: 11–18
- Chinese Vegetation Editing Committee. 1980. China vegetation. Beijing: Science Press (in Chinese) [中国植被编辑委员会. 1980. 中国植被. 北京: 科学出版社]
- Duan HL, Zhao A, Yao Z. 2017. Overview of ordination methods application in relationship between plant community and environment. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 25(2): 202–208 (in Chinese) [段后浪, 赵安, 姚忠. 2017. 排序法在植物群落与环境关系研究中的应用述评. 热带亚热带植物学报, 25(2): 202–208]
- Gao QZ, Li Y, Wan YF, Qin XB, Jiangcun WZ, Liu YH. 2009. Dynamics of alpine grassland NPP and its response to climate change in northern Tibet. Climatic Change, 97(3): 515–528
- Geng XD, Xu R, Wei D. 2017. Response of greenhouse gases flux to multi-level warming in an alpine meadow of Tibetan Plateau. Ecology and Environmental Sciences, 26(3): 445–452 (in Chinese) [耿晓东, 旭日, 魏达. 2017. 多梯度增温对青藏高原高寒草甸温室气体通量的影响. 生态环境学报, 26(3): 445–452]
- He FQ, Chen DD, Li Q, Huo LL, Zhao L, Li CL, Chen X. 2021. Temporal and spatial patterns of herbage and nutrient carrying capacity of alpine grassland of Sanjiangyuan. Acta Agrestia Sinica, 29(12): 2808–2816 (in Chinese) [贺福全, 陈懂懂, 李奇, 霍莉莉, 赵亮, 李春丽, 陈昕. 2021. 三江源区高寒草地营养承载力时空格局. 草地学报, 29(12): 2808–2816]
- Hou XY, Sun HQ. 2012. Atlas of major grassland types and common plants in Qinghai. China Agricultural Science and Technology Press (in Chinese) [侯向阳, 孙海群. 2012. 青海主要草地类型及常见植物图谱. 北京: 中国农业科学技术出版社]
- Hou ZJ, Zhao CZ, Li Y, Zhang Q, Ma XL. 2013. Responses of the spatial pattern of *Stellera chamaejasme*'s aboveground biomass to topography in degraded alpine grassland. Chinese Journal of Ecology, 32(2): 253–258 (in Chinese) [侯兆疆, 赵成章, 李钰, 张茜, 马小丽. 2013. 高寒退化草地狼毒种群地上生物量空间格局对地形的响应. 生态学杂志, 32(2): 253–258]
- Huang M, Shang ZH. 2019. Research progress on poisonous weeds treatment technology in Qinghai-Tibet Plateau. Acta Agrestia Sinica, 27(5): 1107–1116 (in Chinese) [黄梅, 尚占环. 2019. 青藏高原毒草型退化草地治理技术研究进展. 草地学报, 27(5): 1107–1116]
- Jian CX, Lai SB, Zhou JJ, Chen ZF, Yang Q, Chen Y, Xu BC. 2022. Quantitative and structure characteristics and the influencing factors of grassland communities in a typical watershed at loess hilly-gully region. Acta Ecologica Sinica, 42(4): 1381–1392 (in Chinese) [简春霞, 赖帅彬, 周俊杰, 陈志飞, 杨全, 陈阳, 徐炳成. 2022. 黄土丘陵区典型小流域草地群落数量分类与结构特征及其影响因素. 生态学报, 42(4): 1381–1392]
- Jin L, Lu Y, Ma HB, Xie YZ, Shen Y. 2022. Numerical classification and ordination of the desert steppe plant community in Etuoqeiqianqi, Inner Mongolia. Acta Prataculturae Sinica, 31(4): 12–21

- (in Chinese) [金玲, 陆颖, 马红彬, 谢应忠, 沈艳. 2022. 内蒙古鄂托克前旗荒漠草原植物群落的数量分类与排序. 草业学报, 31(4): 12–21]
- Li JH, Yang GJ, Wang SP. 2020. Vegetation and soil characteristics of degraded alpine meadows on the Qinghai-Tibet Plateau, China: a review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 31(6): 2109–2118 (in Chinese) [李军豪, 杨国靖, 王少平. 2020. 青藏高原区退化高寒草甸植被和土壤特征. 应用生态学报, 31(6): 2109–2118]
- Li W, Cao WX, Xu CL, Li XL, Liu HD, Feng J, Shi SL. 2014. Changes of vegetation characteristics in alpine meadow-steppe of eastern Qilian Mountains after different grazing rest modes. *Acta Botanica Boreali-Occidentalis Sinica*, 34(11): 2339–2345 (in Chinese) [李文, 曹文侠, 徐长林, 李小龙, 刘皓栋, 冯今, 师尚礼. 2014. 不同休牧模式对东祁连山高寒草甸草原植被特征变化的影响. 西北植物学报, 34(11): 2339–2345]
- Liu Y, Long RJ, Yao T. 2004. Research progress on *Stellera chamaejasme* L. in grassland. *Pratacultural Science*, 21(6): 55–61 (in Chinese) [刘英, 龙瑞军, 姚拓. 2004. 草地狼毒研究进展. 草业科学, 21(6): 55–61]
- Liu YM, Dong XZ, Long YQ, Zhu ZM, Wang L, Ge XH, Zhao F, Li JZ. 2022. Classification of *Stellera chamaejasme* communities and their relationships with environmental factors in degraded alpine meadow in the central Qilian Mountains, Qinghai Province. *Acta Prataculturae Sinica*, 31(4): 1–11 (in Chinese) [刘咏梅, 董幸枝, 龙永清, 朱志梅, 王雷, 盖星华, 赵樊, 李京忠. 2022. 退化高寒草甸狼毒群落分类特征及其环境影响因子. 草业学报, 31(4): 1–11]
- Liu YS, Fan JW, Li YZ, Zhang LX. 2014. Plant community productivity and diversity on alpine meadow steppe in the Three River Headwater Region, Qinghai Province under different denudation levels. *Acta Prataculturae Sinica*, 23(3): 1–7 (in Chinese) [刘艳书, 樊江文, 李愈哲, 张良侠. 2014. 三江源地区不同剥蚀退化高寒草甸群落生物量与多样性特征. 草业学报, 23(3): 1–7]
- Lu RK. 2000. Methods for agrochemical analysis of soils. Beijing: China Agricultural Science and Technology Press (in Chinese) [鲁如坤. 2000. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科学技术出版社.]
- Lu YD, Feng J, Shao Z, Fu GM, Lu YR, Li HY. 2024. Responses of plant communities, species composition, and diversity to mowing and long-term grazing in the Songnen meadow steppe. *Pratacultural Science*, 41(2): 271–283 (in Chinese) [卢彦达, 丰吉, 邵泽, 付国猛, 卢昱润, 李海燕. 2024. 松嫩草甸草原植物群落物种组成和多样性对刈割和长期放牧的响应. 草业科学, 41(2): 271–283]
- Ma MJ, Zhou XH, Lü ZW, Du GZ. 2009. A comparison of the soil seed bank in an enclosed vs. a degraded alpine meadow in the eastern Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 29(7): 3658–3664 (in Chinese) [马妙君, 周显辉, 吕正文, 杜国祯. 2009. 青藏高原东缘封育和退化高寒草甸种子库差异. 生态学报, 29(7): 3658–3664]
- Shi ZC. 1997. Important poisonous plants of China grassland. Beijing: China Agriculture Press, pp. 140–150 (in Chinese) [史忠诚. 1997. 中国草地重要有毒植物. 北京: 中国农业出版社, pp. 140–150]
- Song ML, Wang YQ, Bao GS, Yin YL, Liu SC, Yang YW, Yang M, Wang HS. 2018. Effect of different management methods on the community structure and forage quality in *Stellera*-dominated degraded grassland. *Pratacultural Science*, 35(10): 2318–2326 (in Chinese) [宋梅玲, 王玉琴, 鲍根生, 尹亚丽, 刘生财, 杨有武, 杨铭, 王宏生. 2018. 不同草地管理措施对狼毒型退化草地群落结构及牧草品质的影响. 草业科学, 35(10): 2318–2326]
- Tang ZH, Yu QS, Liu HJ, Jiang SX, He FL, Zhang YH, Wang FL, Zhang YN, Zhao HR, Zhao P. 2020. Characteristics of alpine vegetation community and its relationship to topographic climate factors in the eastern Qilian Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 40(1): 223–232 (in Chinese) [唐志红, 尉秋实, 刘虎俊, 姜生秀, 何芳兰, 张莹花, 王芳琳, 张裕年, 赵赫然, 赵鹏. 2020. 祁连山东段高寒植被群落特征及其与地形气候因子关系研究. 生态学报, 40(1): 223–232]
- Wang H, Ma QC, Geng PS, Feng K, Wu CC, Wang JG, Zhao BY. 2015. Progress on *Stellera chamaejasme* in natural grasslands. *Progress in Veterinary Medicine*, 36(12): 154–160 (in Chinese) [王欢, 马青成, 耿朋帅, 冯柯, 吴晨晨, 王建国, 赵宝玉. 2015. 天然草地瑞香狼毒研究进展. 动物医学进展, 36(12): 154–160]
- Wang HS, Bao GS, Wang YQ, Yin YL, Yang YW, Liu SC, Zhu XL, Song ML. 2018. Effect of different grassland managements strategies on grass productivity in *Stellera*-dominated degraded grasslands. *Pratacultural Science*, 35(11): 2561–2567 (in Chinese) [王宏生, 鲍根生, 王玉琴, 尹亚丽, 杨有武, 刘生财, 朱秀莲, 宋梅玲. 2018. 不同草地管理措施对狼毒型退化草地植物生产力的影响. 草业科学, 35(11): 2561–2567]
- Wang JS, Yao SC, Pu Q, Wang ZK, Feng JG. 2016. Quantitative classification and ordination of grassland communities on the northern Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 36(21): 6889–6896 (in Chinese) [王景升, 姚帅臣, 普穷, 王志凯, 冯继广. 2016. 藏北高原草地群落的数量分类与排序. 生态学报, 36(21): 6889–6896]
- Wang WT, Wang SF, Zhang W. 2019. Prediction of the potential geographical distribution of *Stellera chamaejasme* under climate change in China based on maximum entropy method. *Journal of Plant Protection*, 46(1): 136–141 (in Chinese) [王文婷, 王淑璠, 张炜. 2019. 基于最大熵方法的未来气候变化下狼毒在中国潜在分布的预测. 植物保护学报, 46(1): 136–141]
- Wang YQ, Song ML, Bao GS, Yin YL, Wang HS. 2021. Variation of C, N and P stoichiometry in plant and soil after removal *Stellera chamaejasme* in *Stellera chamaejasme* patches. *Acta Ecologica Sinica*, 41(15): 6280–6288 (in Chinese) [王玉琴, 宋梅玲, 鲍根生, 尹亚丽, 王宏生. 2021. 防除狼毒对狼毒斑块植物-土壤C、N、P化学计量特征的影响. 生态学报, 41(15): 6280–6288]
- Wang ZX, Pan CD. 2009. Spatial distribution of vegetation community and environmental interpretations in desert-oasis ecotone in the lower reaches of Tarim River. *Xinjiang Agricultural Sciences*, 46

- (3): 449–458 (in Chinese) [王振锡, 潘存德. 2009. 塔里木河下游荒漠-绿洲过渡带植物群落分布及其环境解释. 新疆农业科学, 46(3): 449–458]
- Xing XG, Yan CZ, Lu JF, Zhai XH, Jia HW, Xie JL. 2021. Response of vegetation index to degraded succession of alpine meadow in Qinghai, China. *Journal of Desert Research*, 41(3): 203–213 (in Chinese) [邢学刚, 颜长珍, 逯军峰, 翟晓慧, 贾浩巍, 谢家丽. 2021. 青海高寒草甸退化演替中的植被指数. *中国沙漠*, 41(3): 203–213]
- Yang HX, Lu ZY. 1982. Numerical taxonomy method of plant ecology. Beijing: Science Press (in Chinese) [阳含熙, 卢泽愚. 1982. 植物生态学的数量分类方法. 北京: 科学出版社]
- Yang J, Liu QR, Wang XT. 2020. Plant community and soil nutrient of alpine meadow in different degradation stages on the Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 31(12): 4067–4072 (in Chinese) [杨军, 刘秋蓉, 王向涛. 2020. 青藏高原高山嵩草高寒草甸不同退化阶段植物群落与土壤养分. *应用生态学报*, 31(12): 4067–4072]
- Zhang JT. 1998. Analysis of spatial point pattern for plant species. *Acta Phytogeographica Sinica*, 22(4): 344–349 (in Chinese) [张金屯. 1998. 植物种群空间分布的点格局分析. *植物生态学报*, 22(4): 344–349]
- Zhang JT. 2018. Quantitative ecology. 3rd edition. Beijing: Science Press (in Chinese) [张金屯. 2018. 数量生态学. 3版. 北京: 科学出版社]
- Zhang JY, Li XW, Liu WD, Huang WG, Ma XJ, Yang LB. 2023. A study on the *Agropyron mongolicum* community classification and the relationship between that community characteristics and the environment in Ningxia. *Acta Agrestia Sinica*, 31(2): 498–509 (in Chinese) [张嘉玉, 李小伟, 刘万弟, 黄文广, 马晓静, 杨利斌. 2023. 宁夏沙芦草群落分类及群落特征与环境关系的研究. *草地学报*, 31(2): 498–509]
- Zhang LF, Wei B, Ge QZ, Hao M, Fu H, Zhang WG, Jiang XL. 2012. Relationship between productivity and plant functional traits along successive recovery stages in an alpine meadow. *Acta Prataculturae Sinica*, 21(6): 235–241 (in Chinese) [张灵菲, 魏斌, 葛庆征, 郝敏, 傅华, 张卫国, 江小雷. 2012. 高寒草甸恢复演替过程中生产力与植物功能特征关系的研究. *草业学报*, 21(6): 235–241]
- Zhang Q, Ma L, Zhang ZH, Xu WH, Zhou BR, Song MH, Qiao AH, Wang F, She YD, Yang XY, et al. 2019. Ecological restoration of degraded grassland in Qinghai-Tibet alpine region: degradation status, restoration measures, effects and prospects. *Acta Ecologica Sinica*, 39(20): 7441–7451 (in Chinese) [张骞, 马丽, 张中华, 徐文华, 周秉荣, 宋明华, 乔安海, 王芳, 余延娣, 杨晓渊, 等. 2019. 青藏高寒区退化草地生态恢复: 退化现状、恢复措施、效应与展望. *生态学报*, 39(20): 7441–7451]
- Zhang XL, Li G. 2015. Effects of rodents activities on grazing land and ecosystem in alpine meadow. *Pratacultural Science*, 32(5): 816–822 (in Chinese) [张兴禄, 李广. 2015. 高原鼠兔和高原鼢鼠在高寒草甸生态系统的作用. *草业科学*, 32(5): 816–822]
- Zhao CZ, Zhang QP. 2010. The spatial pattern of soil seed bank of *Stellera chamaejasme* community in degraded grassland of the Qilian Mountains. *Chinese Journal of Grassland*, 32(1): 79–85 (in Chinese) [赵成章, 张起鹏. 2010. 祁连山退化草地狼毒群落土壤种子库的空间格局. *中国草地学报*, 32(1): 79–85]
- Zhu WY, Yang C, Xu MY, Wang YL, Xu SX, Sun P. 2024. Effects of *Stellera chamaejasme* development on community structure of micro-scale topography in alpine meadow. *Chinese Journal of Grassland*, 46(2): 83–91 (in Chinese) [朱文琰, 杨畅, 许明圆, 王娅琳, 徐世晓, 孙平. 2024. 不同龄级瑞香狼毒影响微尺度高寒草甸群落结构. *中国草地学报*, 46(2): 83–91]

(责任编辑:李美娟)