高原鼠兔干扰下高寒草甸植物功能群分布与土壤因子的关系

叶国辉 楚 彬 周 睿 张飞宇 华铣泽 花 蕊 王 婷 董克池 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, 兰州 730070)

摘 要 为阐明高原鼠兔干扰下高寒草甸植物功能群分布及其与土壤因子的关系,以高原鼠兔有效洞口密度代表其干扰强度,在青藏高原东缘高寒草甸选择3个不同干扰强度的高原鼠兔栖息区,调查植物群落结构和土壤理化性质,并分析高原鼠兔干扰下二者之间的关系。结果表明:(1)随高原鼠兔干扰强度增加,植物群落平均高度增加、盖度下降;(2)植物功能群多样性指数下降,其中莎草科和杂类草功能群多样性指数下降显著;(3)土壤有机质和全磷含量显著增加,土壤pH和土壤紧实度显著下降($P<0.05$);(4)通过冗余分析和偏冗余分析,土壤化学因子(土壤全磷和全钾)的总效应和净效应达到极显著水平,表明高原鼠兔干扰下高寒草甸植物功能群分布与土壤全磷和全钾含量显著相关($P<0.05$)。

关键词 高原鼠兔; 干扰; 植物功能群; 土壤因子

Relationship between plant functional group distribution and soil properties under the disturbance of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). YE Guo-hui, CHU Bin, ZHOU Rui, ZHANG Fei-yu, HUA Xian-ze, HUA Rui, WANG Ting, DONG Ke-chi, HUA Li-min* (*College of Grassland Science, Key Laboratory of Grassland Ecosystem of the Ministry of Education, Gansu Agricultural University, Lanzhou* 730070, *China*).

Abstract: The aim of this study was to understand the distribution of plant functional groups and its relationship with soil properties under the disturbance of plateau pika (*Ochotona curzoniae*). We investigated plant community structure and soil properties in three plots where pika were active in an alpine meadow in Maqu County, eastern Tibet Plateau. We used the number of pika's holes as an indicator of disturbance intensity and analyzed the relationship between plant functional group and soil properties. The results showed that the height and cover of plant community decreased with the increases of pika disturbance intensity. There was a similar response in diversity index of plant functional groups, particularly for Cyperaceae and forb. Along the gradient of pika disturbance intensities, total soil P and organic C concentrations increased, while soil pH and soil compaction significantly decreased ($P<0.05$). Results from the RDA and partial RDA analyses revealed that the distribution of plant functional groups was significantly correlated with the concentrations of total soil phosphorus and total potassium under pika disturbance ($P<0.05$).

Key words: plateau pika; disturbance; plant functional group; soil property.

生物多样性与生态系统稳定性关系是生态学研究的基本问题之一(Tilman,2006)。多样性-稳定性假说(stablility-diversity hypothesis)认为,随物种数增加,生态系统生产力和抵御干扰的能力增强(Tilman,2001)。草地生态系统中食草动物干扰会造成草地生境异质性(徐广平等,2006),改变种间竞争关系和物种多样性(Huston, 1994; Mcnaugton, 1994),进而影响到群落的稳定性。草地生态系统的食草动物除家畜外,啮齿动物种群是草地生态系统的重要组成部分,其种群密度波动会影响草地生

国家重点研发计划项目(2017YFC0504803)、甘肃省重点研发计划项目(17YF1NA059)和甘肃省高校协同创新科技团队支持计划项目资助。
收稿日期: 2018-11-08 接受日期: 2019-03-17
*通讯作者 E-mail: hualm@gsau.edu.cn

态系统抵抗力和弹性。当种群密度过大时导致植被生产力和生物多样性减少,降低草地生态系统复杂性并难以恢复(王德利等,2016)。

青藏高原啮齿动物是高寒草地生态系统重要的生物干扰源之一,对草地生产力、物种多样性以及水土保持等方面具有复杂而深远的影响(孙飞达等,2010;王德利等,2016)。高原鼠兔是高寒草甸的优势啮齿动物,其采食、掘洞等行为造成土壤裸斑镶嵌于草地植被中,导致植被分布的空间异质性(贾乐等,2011)。高强度高原鼠兔干扰下,土壤裸斑数量及其面积增加,加剧草地生境的旱化(Guo *et al.*,2012),使得毒杂草组分增加并降低了高寒草甸生态系统的稳定性(刘伟等,2014)。但是,高原鼠兔适度干扰可以改善土壤通透性,显著增加植物物种丰富度和多样性(刘伟等,2012),从而增强草甸生态系统稳定性(孙飞达等,2011)。因此,明晰高原鼠兔干扰对高寒草地生态系统的影响,对于科学防控草原鼠害和保护草地生物多样性具有重要意义。

目前,有关高原鼠兔干扰对植物物种多样性的研究开展较多(刘伟等,2012;王莹等,2016)。但是,近年来植物功能群在生态系统的资源利用和干扰响应受到生态学家的青睐。植物功能群是研究复杂生态系统结构和功能的有效途径,特别是对环境干扰的趋同响应(臧润国等,2010)。因此,将植物功能群应用到高原鼠兔干扰对植物群落影响的研究中,不仅可分析高原鼠兔干扰下植物功能群组成变化及其对土壤矿物质的利用状况,而且对于理解高原鼠兔干扰下植物群落的整合性、稳定性和演替等具有重要作用。

基于以上认识,选择青藏高原东缘甘肃省玛曲县典型高原鼠兔栖息区,在系统考察的基础上,选择同一放牧强度下 3 个不同高原鼠兔种群密度样地,以洞穴密度代表干扰强度设置为 3 个干扰梯度,调查 3 个样地内的植物物种丰度、功能群和土壤理化性状。综合分析高原鼠兔干扰下,植物功能群、物种多样性、以及土壤理化性状变化,探究这些变化与高原鼠兔干扰强度的关系,对于科学解释草地生物多样性的维持机制和评价高原鼠兔对草地生态系统危害具有重要意义。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃省甘南藏族自治州玛曲县河曲马场,地理坐标 33°50′23″N,102°08′48″E,海拔 3434 m。气候呈高寒湿润特征,年均气温 1.2 ℃,1 月平均温度-10 ℃,7 月平均温度 10 ℃,年降水量 615.5 mm,年蒸发量 1353.4 mm(张龙生等,2001)。全年日照时数平均 2583.9 h,霜期大于 270 d。土壤为亚高山草甸土,表层 5~10 cm 草毡层。试验区地势平坦,植被类型为高寒草甸,优势种为矮生嵩草(*Kobresia humilis*),主要伴生种有披碱草(*Elymus dahuricus*)、金莲花(*Trollius chinensis*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)、黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)、秦艽(*Gentiana macrophylla*)和翻白委陵菜(*Potentilla discolor*)等。高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)是研究区的绝对优势鼠种。

1.2 试验方法

本研究区为 10 hm^2的四季牧场。于 2017 年 7 月,采用堵洞开洞法获得有效洞口数,依据有效洞口数将研究区划分为高、中、低 3 个高原鼠兔干扰区,每区面积 2 hm^2。将每个干扰区又等面积划分为 3 个植物群落和土壤理化性状调查区(50 m×50 m)。每个小区内随机设置 3 个样方,取样时避开样地群落边缘,不同强度干扰区重复取样 9 次。采用 0.5 m×0.5 m 记名样方,针刺 100 次获取群落内每一物种的盖度;每一种植物随机测量 10 次获取物种的高度;每样地内随机抛样圆 30 次,记录每一物种出现的频度。

为便于多元分析,土壤因子调查设在植物调查样方附近。土壤理化性质分析样品均按 0~10、10~20 和 20~30 cm 分层重复取样 9 次。土壤容重和含水量用环刀法测定,土壤紧实度使用土壤紧实度仪(FieldScout SC900)测定。土壤全磷、全氮、全钾和有机质含量测定方法参考《土壤理化分析》(中国科学院南京土壤研究所,1978),土壤 pH 测定采用 pHSJ-4A 型 pH 计。

1.3 数据分析

1.3.1 重要值和多样性指数计算 物种重要值计算公式为:$IV=(A+B+C)/3$。式中:A 为相对盖度;B 为相对频度;C 为相对高度。

用各功能群植物种的重要值之和表示功能群优势度。

功能群多样指数选用优势度和 Shannon 多样性指数。

1.3.2 多元排序 采用 Canoco 4.5 软件分析植物功能群优势度与环境变量的关系。排序之前做除趋势

对应分析(Braak *et al.*,2002)。为评估环境因子对功能群影响的相对重要性,分别计算每个环境因子的总效应和净效应(Lososova *et al.*,2010)。所有环境因子排序显著性均由 Monte Carlo 随机置换(499 次)进行检验,采用 Canoco Draw 绘制 RDA 排序图。

以上数据利用 Excel 2013 进行初步处理,用 SPSS 19.0 中的 LSD 法进行数据的多重比较(a=0.05)。

2 结果与分析

2.1 高原鼠兔干扰下植物群落结构变化

不同高原鼠兔干扰强度下植物群落结构明显不同(表 1)。随干扰强度增加,草地植被总盖度显著下降,高强度干扰区植被盖度最低。但是,植物群落高度伴随干扰强度增加呈上升趋势,且高强度干扰区植物群落高度(4.04 cm)显著高于中、低干扰样地(P<0.05),其中莎草科、杂类草功能群高度伴随干扰强度增加呈上升趋势,而禾本科功能群高度变化差异不显著。

2.2 高原鼠兔干扰下植物群功能群多样性变化

不同干扰强度下植物功能群优势度变化不同(表 2)。高强度和低强度干扰下,莎草科优势度无显著变化,但禾本科优势度随干扰强度增加显著增加,且中等强度下优势度最高,而杂类草优势度随干扰强度增加呈显著下降趋势,且中等强度干扰下优势度最低。不同干扰强度下植物功能群多样性指数变化不同,中等干扰下禾本科和莎草科多样性指数显著高于其他样地。高强度干扰下莎草科多样性指数最低,低强度干扰下杂类草多样性指数最高。

2.3 高原鼠兔干扰下土壤理化性状

高原鼠兔干扰对土壤有机质、全磷、pH 和土壤紧实度均有显著影响(P<0.05)(图 1)。不同干扰强度下,土壤全氮和全钾含量随土层深度增加未表现规律性变化,而土壤有机质和全磷含量随土层深度增加而呈降低趋势,土壤 pH 随土层深度增加而呈升高的趋势。高强度和中强度干扰区 0~30 cm 土层土壤有机质含量显著高于低强度干扰区。不同深度土壤全磷含量随高原鼠兔干扰梯度下降而下降,且高强度和中强度干扰区不同深度的土壤全磷含量均显著高于低强度干扰区。土壤 pH 随干扰强度增加而下降,且高强度干扰区不同深度的土壤 pH 均显著低于低强度干扰样地。

不同干扰强度下,土壤紧实度随土层深度增加表现出先下降后升高的趋势。土壤含水量随土层深度增加而降低,而土壤容重也表现出随土层深度增加而升高的趋势。低强度干扰区 0~20 cm 土层紧实度显著高于高强度和中强度干扰区(P<0.05),表层土壤含水量高强度干扰区显著高于低强度和中强度干扰区(P<0.05)。

2.4 高原鼠兔干扰下植物功能群与土壤因子的关系

对样方植物功能群和土壤因子进行多元统计分析结果显示(图 2),不同干扰强度下,莎草科功能群($Pr1$)在中等强度干扰区优势度较高,禾本科功能群($Pr2$)优势度在中强度和高强度干扰区优势度均较高。而杂类草($Pr3$)物种在低强度干扰区具有较高的优势度,表明其植物物种倾向于低强度干扰区分布(图 2b)。

高原鼠兔干扰下植物功能群分布与土壤因子相关性不同(图 2a),其中禾本科功能群($Pr2$)排序轴与土壤全磷(TP)、有机质(O)和全氮(TN)相关性

表 1 不同强度高原鼠兔干扰区植物群落结构

Table 1 Plant community structure under different pika disturbance intensities

干扰强度	总洞口(个·0.25 hm^{-2})	有效洞口(个·0.25 hm^{-2})	盖度(%)	群落高度(cm)	莎草科植物平均高度(cm)	禾本科平均高度(cm)	杂类草平均高度(cm)
高	586	339	63.33±5.20 b	4.04±0.19 a	5.64±0.73 a	5.83±0.22 a	3.94±0.27 a
中	428	216	74.33±1.28 ab	2.70±0.18 b	3.39±0.37 b	4.32±0.81 a	3.48±0.43 b
低	306	93	86.67±1.20 a	2.50±0.12 b	1.73±0.15 c	5.12 ±0.21 a	2.38±0.20 b

数值为 mean±SD。不同小写字母表示不同样地各项指标差异显著(P<0.05),下同。

表 2 不同强度高原鼠兔干扰区植物功能群多样性

Table 2 Plant community diversity under different pika disturbance intensities (mean±SD)

干扰强度	莎草科优势度	禾本科优势度	杂类草优势度	莎草科多样性指数	禾本科多样性指数	杂类草多样性指数
高	0.98±0.02 b	0.70±0.02 a	5.52±0.04 b	1.03±0.01 c	0.56±0.01 b	3.04±0.01 b
中	1.20±0.02 a	0.71±0.01 a	5.05±0.04 c	1.29±0.01 a	0.57±0.00 a	3.01±0.01 c
低	1.01±0.01 b	0.29±0.00 b	6.11±0.03 a	1.07±0.01 b	0.43±0.00 c	3.06±0.01 a

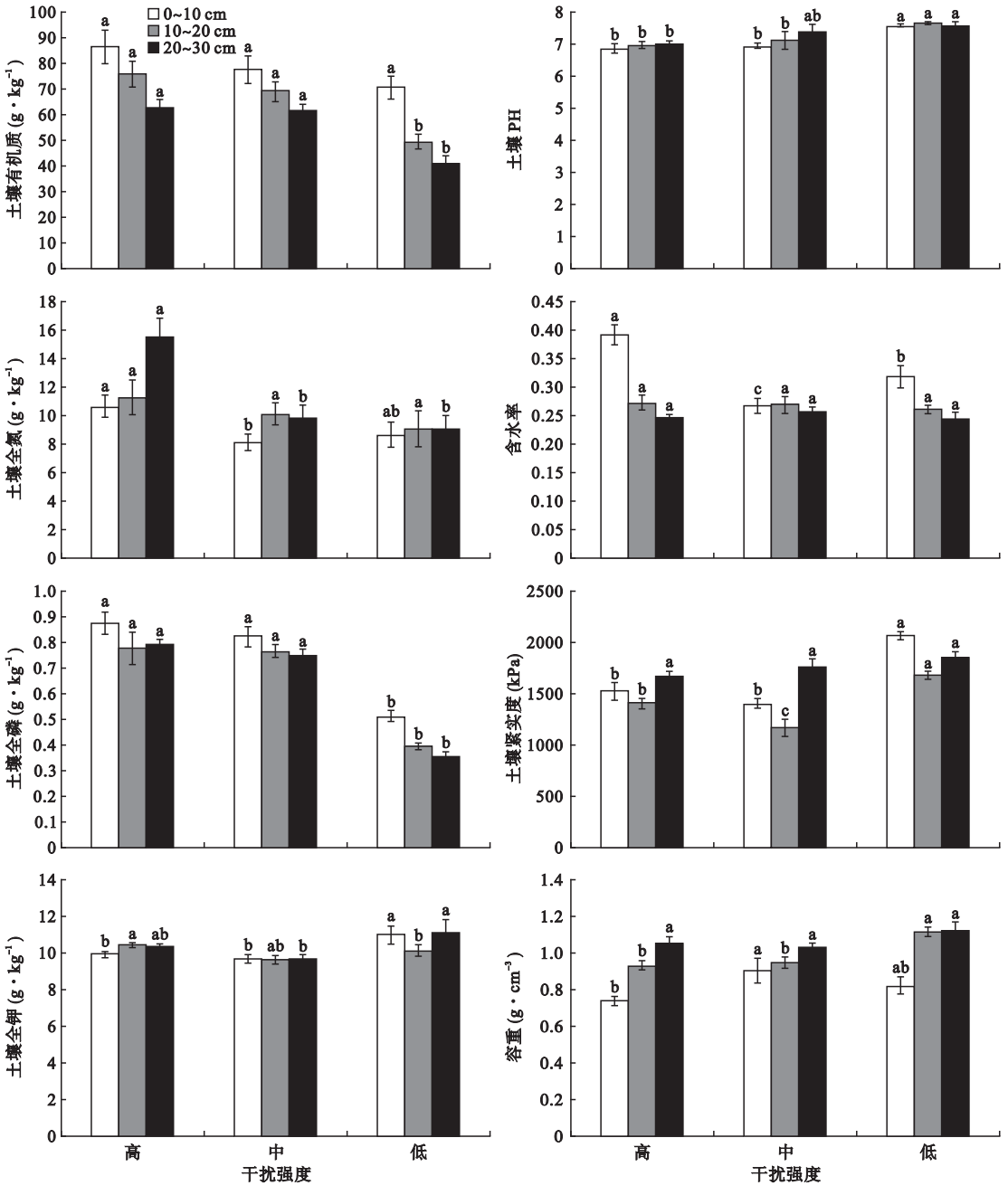


图 1 不同强度高原鼠兔干扰下土壤理化性状

Fig.1 Soil physical and chemistry properties in the plots under different pika disturbance intensities

较高。而莎草科(*Pr*1)排序轴与土壤全磷和有机质相关性较高,杂类草(*Pr*3)排序轴与土壤全钾相关性较高。RDA 排序图(图 2a)第一轴反映全磷含量变化,第二轴反映剩余土壤理化指标的综合变化。沿着轴 1 方向,表明高原鼠兔干扰下植物功能群分布主要受全磷含量的影响,其次,植物功能群分布受土壤有机质、全钾和 pH 影响。

经 Monte Carlo 随机置换检验(表 3),表明 8 个独立的环境解释变量中土壤全磷、有机质和土壤全

表 3 环境因子对功能群组成的总效应和净效应

Table 3 Gross and net effects of environmental variables on species composition

环境因子	总效应	*F*	净效应	*F*
土壤有机质(O)	0.36	10.66**	0.001	0.064
土壤全氮(TN)	0.04	0.71	0.006	0.724
土壤全钾(TK)	0.35	10.04**	0.079	9.720**
土壤全磷(TP)	0.61	29.61**	0.189	23.253**
土壤含水量(Wc)	0.01	0.26	0.001	0.086
土壤容重(Vw)	0.10	2.10	0.003	0.358
土壤紧实度(Sh)	0.07	1.46	0.021	2.524
土壤 pH(pH)	0.19	4.40*	0.011	1.343

* 表示在 0.05 水平(双侧)上显著相关,** 表示在 0.01 水平(双侧)上显著相关。

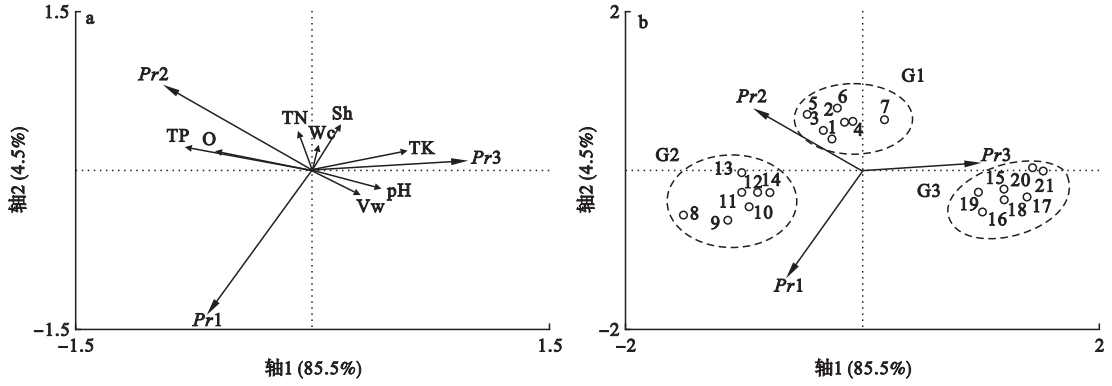


图2 植物功能群与土壤因子(a)及干扰区样方(b)的排序图

Fig.2 RDA biplot between plant communities and soil factors (a) and disturbance zone plots (b)

图2代码*Pr*1~*Pr*3(莎草科、禾本科、杂类草),数字1~7表示高干扰区样点样方,数字8~14表示中干扰区样点的样方,数字15~21表示低干扰区样点的样方。

钾对功能群空间分布解释的总效应达到极显著水平($P<0.01$),而土壤pH对物种空间分布解释的总效应仅达到显著水平。除去协同变量影响,土壤全磷和全钾对功能群空间分布解释的净效应达到极显著水平($P<0.01$)。其余土壤理化指标均无显著影响($P>0.05$)。

3 讨论与结论

高原鼠兔是青藏高原高寒草甸生态系统的关键物种,它的存在对其他物种多样性产生多重影响(Chien *et al.*,2006;王德利等,2016)。本研究发现,高原鼠兔干扰造成高寒草甸土壤理化性质和植物群落多样性发生改变,其中,高强度干扰下莎草科和杂类草功能群多样性指数显著下降。土壤有机质和全磷含量随干扰强度增加而明显升高,但土壤表层紧实度显著下降。冗余分析和偏冗余分析表明,高原鼠兔干扰下土壤化学因子(全磷和全钾)与植物群落空间分布显著相关。

3.1 高原鼠兔密度干扰对植物群落结构和功能群多样性的影响

高原鼠兔作为青藏高原高寒草地常见生物干扰源,一方面其挖洞推土活动可以改变土壤理化性状,另一方面高密度鼠兔种群采食大量禾草(任继周,2014),可以改变植物群落结构和草地生产力。高寒草地生态系统对高原鼠兔干扰响应与其干扰强度紧密相关。本研究表明,伴随高原鼠兔干扰强度增加,草地植被群落盖度显著下降,这是因为干扰强度增加,高寒草甸内洞口数量、鼠迹地增加,导致土壤裸斑增多、草地植被盖度降低,这项研究结果与严红宇等(2013)研究一致。但是,本研究发现高原鼠兔干扰对植物群落高度的影响与刘伟等(2014)研究结果不同,在高强度干扰区植物群落高度较中、低干扰区显著增高,而且高强度干扰区植物群落高度增加主要是由于莎草科和杂类草群落高度显著高于低强度样地。高原鼠兔干扰强度增加会加剧草地生境旱化(Guo *et al.*,2012),导致黄帚橐吾(*Ligularia virgaurea*)和秦艽(*Gentiana macrophylla*)等阔叶杂草生长,使得杂类草群落高度增加。其次,鼠兔掘洞推土形成草地裸斑生境窗的土壤速效养分含量较高(于成,2018),这为嵩草植物生长繁殖提供养分。Yurkewycz等(2014)研究发现,囊鼠(*Geomys bursarius*)活动强度增加会导致鼠丘有机质矿化,促进鼠丘边缘植被生长。高原鼠兔干扰形成的土壤裸斑,其生境窗边际效应也可以促进植物生长,因此高强度干扰区植物群落高度显著高于低干扰区。金樑等(2014)对高寒草原有毒植物分布与高原鼠兔相关性的研究表明,毒杂类草物种丰富度和多样性与高原鼠兔的种群密度之间存在显著的负相关。本研究也发现,伴随干扰强度增加杂类草功能群多样性显著下降,这是由于鼠兔干扰增加草地裸斑数量和面积,降低了草地植被群落调查中单位面积出现的物种数。虽然高原鼠兔干扰加大草地生境异质性,提高草地物种多样性,但高强度干扰下鼠兔采食推土活动降低原有植被盖度,因而两者作用可能会相互抵消。

本研究还发现,随鼠兔干扰强度增加禾本科优势度也显著增高。李叶等(2014)研究认为,高原鼠兔不喜欢栖息于高草的生境中,因为高草会影响其

观察天敌(潘璇等,2016),但是,由于高原鼠兔采食倾向于禾草(蒋志刚等,1985),本研究认为禾本科优势度较高可以保障高原鼠兔食物资源,有利于种群生存与繁殖,符合高原鼠兔对栖息生境的选择。

3.2 高原鼠兔干扰下土壤因子对植物群落空间分布差异的影响

高寒草甸植物群落的时空分布受多种因素长期共同影响,包括气候、土壤、水分、地形及植物本身的生物学特性等。土壤异质性可以对植物提供更多生态位资源,提高群落的物种多样性,同时植物对土壤养分条件的需求必然影响到个体或种群在群落中的分布。本研究选择同一放牧强度下的草地,分析高原鼠干扰对植物以及土壤理化性状的影响,结果表明,随高原鼠兔干扰强度增加草地土壤有机质和氮磷养分明显增加,这与于成(2018)研究高原鼠兔干扰对高寒草甸土壤养分含量影响结果相同。

高原鼠兔的干扰破坏嵩草草甸表层草毡层显著降低表层土壤紧实度,增加土壤湿度和氧气含量,有利于土壤微生物活动,加速矿化作用,从而增加土壤氮磷养分。尽管土壤全磷和全钾主要来源于成土母质(刘世全等,2005),但本研究发现鼠兔干扰增加土壤全磷含量,土壤全钾含量无显著变化。这可能因为高强度干扰区,高原鼠兔种群密度相对较高,挖掘洞道的数量也相对较多。在挖掘洞道时将成土母质破碎至洞内后推至洞外地表,导致高强度区土壤全磷含量增加。

此外,高强度干扰区土壤有机质含量高,这可能是高原鼠兔排泄物多造成。土壤有机质积累会产生有机酸(Cammeraat *et al.*,2008),而高强度区高有机质含量和低土壤紧实度有利于有机酸积累,因此,高强度鼠兔干扰区土壤 pH 相对低干扰区较低。

草地植物多样性与土壤环境因子间具有一定的相关性(Janssens *et al.*,1998),这是草地生态系统维持相对稳定的基础。在土壤养分影响植物多样性研究中,普遍认为氮元素限制植物群落发展(Bryan *et al.*,1998)。而在高寒草甸中发现 N、P 均是限制草地植物生长的因子(Fridley, 2002)。赵景学等(2011)研究发现,高寒草甸植物丰富度与土壤有机质、全氮、速效氮和全磷含量呈显著正相关。Janssens(1998)认为,土壤磷含量对草地生物多样性有影响,是因为:(1)土壤中有效磷改变可以增加豆科植物比例;(2)土壤有效磷的缺乏会限制土壤有机质的矿化;(3)磷元素缺乏限制微生物的活动。本研究发现,高原鼠兔干扰下高寒草甸植物功能群分布与土壤全磷含量相关性较高。冗余分析结果表明,高原鼠兔干扰下土壤全磷和全钾含量是造成植物群落空间分布差异的极显著因子。偏冗余分析结果表明,剔除协变量的影响高原鼠兔干扰下高寒草地植物差异分布受土壤全磷和全钾含量影响,因此,本研究认为,高原鼠兔干扰下高寒草地植物差异分布与土壤全磷和土壤全钾含量紧密相关。

高原鼠兔对草地生态系统的影响极其复杂。本研究仅设置了 3 个干扰强度,探讨了高原鼠兔干扰对植物功能群和土壤理化性质的影响。这些结果都是基于这些干扰强度下而得出。农业部在 1997 年修订的草原鼠虫害防治标准中,提出每公顷 200 个有效洞口为防治标准。本研究不同干扰区的有效洞口数均超过这个防治标准。从植物功能群和土壤理化性质来看,本研究下高密度种群可以增加土壤水分、降低土壤紧实度(图 2),中密度种群可以增加莎草科和禾本科多样性,然而,从系统的稳定性来讲,高强度高原鼠兔干扰会降低物种、功能群的多样性,增加了群落演替发生的概率。并且,高强度干扰会降低植被的总盖度(表 1),增加土壤的水蚀、风蚀,也就意味着草地生态功能的降低。

总之,高原鼠兔是高寒草地生态系统的重要组成成员,其种群动态变化对系统的影响是多方面的。因此,需要在不同时间和空间尺度上多方位研究,才能更加明晰高原鼠兔在高寒草地生态系统的功能和地位。

参考文献

贾 乐, 赵萌莉, 韩国栋, 等. 2011. 载畜率对荒漠草原植物群落影响的研究. 中国草地学报, **33**(4): 111-116.

蒋志刚, 夏武平. 1985. 高原鼠兔食物资源利用的研究. 兽类学报, **5**(4): 251-262.

金 樑, 孙 莉, 崔慧君, 等. 2014. 青藏高原东缘高寒原草有毒植物分布与高原鼠兔和高原鼢鼠的相关性. 生态学报, **34**(9): 2208-2215.

李 叶, 王振宇, 张 翔, 等. 2014. 阿尔金山自然保护区高原鼠兔夏季微生境选择的主导因子分析. 中国媒介生物学及控制杂志, **25**(1): 28-31.

刘 伟, 李 里, 严红宇, 等. 2012. 高原鼠兔挖掘活动对植物种的丰富度和地上生物量的影响. 兽类学报, **32**(3): 216-220.

刘 伟, 严红宇, 王 溪, 等. 2014. 高原鼠兔对退化草地植物群落结构及恢复演替的影响. 兽类学报, **34**(1): 54-61.

刘世全, 高丽丽, 蒲玉琳, 等. 2005. 西藏土壤磷素和钾素养

分状况及其影响因素. 水土保持学报, **19**(1): 75-78.
潘 璇, 米玛旺堆. 2016. 高原鼠兔生态学研究进展. 生态学杂志, **35**(9): 2537-2543.
任继周. 2014. 草业科学概论. 北京: 科学出版社.
孙飞达, 郭正刚, 尚占环, 等. 2010. 高原鼠兔洞穴密度对高寒草甸土壤理化性质的影响. 土壤学报, **47**(2): 378-383.
孙飞达, 龙瑞军, 郭正刚, 等. 2011. 鼠类活动对高寒草甸植物群落及土壤环境的影响. 草业科学, **28**(1): 146-151.
王 莹, 庞晓攀, 肖 玉, 等. 2016. 高原鼠兔干扰对高寒草甸植物多样性与土壤养分间关系的影响. 生态学报, **36**(17): 5485-5496.
王德利, 李心诚, 潘多峰, 等. 2016. 青藏高原草地鼠害的生态释义及控制. 西南民族大学学报: 自然科学版, **42**(3): 237-245.
徐广平, 张德罡, 徐长林, 等. 2006. 东祁连山高寒草地不同生境类型植物群落 α 及 β 多样性的初步研究. 草业科学, **23**(6): 1-5.
严红宇, 张 毓, 赵建中, 等. 2013. 高原鼠兔对高寒草甸植物群落生物量的影响. 兽类学报, **33**(4): 333-343.
于 成. 2018. 高原鼠兔干扰对高寒草甸土壤养分含量影响的空间多尺度分析(硕士学位论文). 兰州: 兰州大学.
臧润国, 张志东. 2010. 热带森林植物功能群及其动态研究进展. 生态学报, **30**(12): 3289-3296.
张龙生, 马立鹏. 2011. 黄河上游玛曲县土地沙漠化研究. 中国沙漠, **21**(1): 84-87.
赵景学, 曲广鹏, 尚占环, 等. 2011. 藏北高寒植被群落物种多样性与土壤环境因子的关系. 干旱区资源与环境, **25**(6): 105-108.
中国科学院南京土壤研究所. 1978. 土壤理化分析. 上海: 上海科学技术出版社.
Braak CJF ter, Smilauer P. 2002. Canoco reference manual and user's guide to Canoco for windows: Software for canonical community ordination (version 4.5). New York: Microcomputer Power, Ithaca.
Bryan LF, Katherine L. 1998. Gross species richness in a successional grassland: Effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, **79**: 2593-2602.
Cammeraat ELH, Risch AC. 2008. The impact of ants on mineral soil properties and processes at different spatial scales. *Journal of Applied Entomology*, **132**: 285-294.
Chien HL, Smith AT. 2006. Keystone status of plateau pikas (*Ochotona curzoniae*): Effect of control on biodiversity of native birds. *Biodiversity and Conservation*, **12**: 1901-1912.
Fridley JD. 2002. Resource availability dominates and alters relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities. *Oecologia*, **132**: 271-277.
Guo ZG, Zhou XR, Hou Y, *et al*. 2012. Effect of available burrow densities of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) on soil physicochemical property of the bareland and vegetation land in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, **32**: 104-110.
Huston MA. 1994. Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **191**: 127-128.
Janssens F, Peeters A, Tallowin JRB, *et al*. 1998. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil*, **202**: 69-78.
Lososova Z, Chytry M, Cimalova S, *et al*. 2010. Weed vegetation of arable land in central Europe: Gradients of diversity and species composition. *Journal of Vegetation Science*, **15**: 415-422.
McNaughton SJ. 1994. Biodiversity and Function of Grazing Ecosystems// Schulze ED, Mooney HA, eds. Biodiversity and Ecosystem Function. Berlin: Springer: 361-383.
Tilman D, Reich PB, Knops J, *et al*. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**: 843-845.
Tilman D, Reich PB, Knops JMH. 2006. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, **441**: 629-632.
Yurkewycz RP, Bishop JG, Crisafulli CM, *et al*. 2014. Gopher mounds decrease nutrient cycling rates and increase adjacent vegetation in volcanic primary succession. *Oecologia*, **176**: 1135-1150.

作者简介 叶国辉,男,1993年生,硕士研究生,主要从事草地生态学研究。E-mail: 18394002004@163.com
责任编辑 魏中青