

调节机制,对探讨高寒草地生态系统演化过程、系统稳定性维持机制具有重要的理论指导意义,对受损高寒草地恢复研究提供技术支撑。

1 微斑块是放牧生态系统构件特征的赋存和组织形式

对放牧型生态系统微斑块属性特征的研究首先应该确定微斑块类型。目前对微斑块类型的划分还没有十分明确的标准,一般研究人员可以按照研究目的,结合植物特征和地表特征定义和划分^[12-14],常见的划分标准包括4种:1)以生活型划分,如直根型植物斑块、根茎疏丛型植物斑块、根茎密丛型植物斑块、密丛型植物斑块;2)以植物群落特征划分,如高草型(如早熟禾斑块、针茅斑块、羊茅型斑块)、低草型(如矮嵩草斑块、小嵩草斑块)、伏地型(如地衣斑块、苔藓斑块、藻类斑块);3)以经济类群划分,如禾本科斑块、莎草科斑块、杂类草斑块、豆科斑块;4)以牧用价值划分,如可食性牧草斑块、不可食性牧草斑块等^[15-29]。

当代的高寒草地生态系统属于人类干扰条件下的特殊自然生态系统,具有开放性、连续性、自组织性等自然生态系统的固有属性特征,而这些特性主要是以微斑块为赋存载体和组织形式。

首先,高寒草地生态系统具有一定的等级特征,可以将其分解成若干有序的离散等级层次(discrete hierarchical level),且不同等级单元均具有一定的结构、功能和动态变化规律^[12-14],微斑块则可以作为基本研究载体,根据研究需要以不同时空尺度反映生态系统等级结构和组织形式。高寒草地生态系统斑块研究单元大致可以划分成5个时空尺度水平,包括巨大尺度(megascale)、大尺度(macroscale)、中尺度(mesoscale)、小尺度(microscale)^[12,15]和微尺度(miniscale),而微斑块的研究多集中在微尺度(空间范围小于1 m²,时间范围小于1年)和小尺度(空间范围1~1×10⁶ m²,时间范围1~500年)范围内。

微(小)尺度斑块研究可以根据研究需要选择不同研究方法。1)数学模型法。此方法以微(小)尺度斑块属性特征为实体,通过尺度维绎转换探讨斑块彼此之间属性特征及其变化过程。其缺点是在尺度的转换过程中基础数据的代表性决定了模型的适用性^[16-18]。2)数量统计法。应用经典数量生态学统计方法对微斑

块属性进行统计分析(如概率分布统计、排序等)以探讨生态系统斑块特征的分异和变化^[19],较适用于不同尺度斑块属性特征的空间配置分析。3)遥感技术。应用遥感照片对斑块镶嵌体进行分割,通过野外实地抽样或图件信息获得斑块的属性信息,利用适宜的模型完成斑块属性的空间格局图像,此方法像元的精确度决定了其研究结果的精度,其缺点为属性数据的获取与遥感影像资料需要高度匹配,地物矫正数据的获取及高分辨率影像资料的获取需要消耗大量的人力物力^[20]。4)地理信息系统(GIS)。地理信息系统中的栅格数据可以实现对微(小)尺度时域数据和属性数据的格局特征分析,其缺点同遥感技术相似,高分辨率属性数据比较适用于微(小)尺度斑块特征研究,但如果推广到较大尺度,则可能受到诸多因素的限制^[21-22]。

第二,高寒草地生态系统不同微斑块属性特征在空间上相互隔离,功能上彼此联系,具有一定的自组织能力,即在一定程度上可以实现生态系统局部易变而整体稳定的特征。高寒草地生态系统植物群落具有群聚效应,加之所处区域地形地貌复杂、气候多变,容易形成不同分布格局的植物镶嵌体斑块。根据岛屿生物地理学理论(island biogeography theory),可以将植物镶嵌体微斑块视为岛屿,其周围基质视为大陆,植物镶嵌体斑块物种丰富度的稳定性取决于物种周转率、斑块面积和植物镶嵌体斑块彼此之间的距离。对于同一植物镶嵌体斑块,当物种周转率为零时,物种的数目相对稳定,达到动态平衡^[23]。放牧是高寒草地生态系统的固有干扰因素。放牧家畜对草地植物镶嵌体斑块的作用强度具有非匀质性,极易导致生境破碎化,当生境破碎后,空间上容易形成具有一定距离的生境斑块(habitat patch)或小的局部种群镶嵌结构体斑块(local population)^[24],这种种群镶嵌结构体斑块在一定程度上保有了不同退化演替阶段的植物群落特征,成为生态系统草地资源的保存形式之一;同时草地生态系统种群镶嵌结构体斑块之间的关联性、渗透性客观上促进了高寒草地生态系统微斑块特征的易变性,区域整体特征的稳定性,是高寒草地系统稳定性维持的原因之一。

第三,高寒草地生态系统微斑块具有一定的连续性,构件属性在一定阈值范围内可以彼此渗透和转化。高寒草地微斑块系统是一个开放系统,对外界干扰具有一定程度的自我调节能力,且自我调节能力一般表

现在不同子系统对外界干扰反馈的非线性叠加效应上,这种非线性叠加效应容易造成高寒草地生态系统对干扰反应的滞后性和生态系统在平衡点周围的震荡(波动)性。此外,在放牧干扰条件下,当微斑块之间的基质媒介物密度达到临界值时,可以实现微斑块属性特征的渗透和转化,从而实现降低生境破碎化对种群动态影响的目的^[25]。目前高寒草地生态系统微斑块属性特征研究多集中在生态系统构件特征与干扰因子之间的耦合关系及生态系统自组织能力维持的阈值区间上,而对系统自组织能力维持的时效性研究较为薄弱。

2 放牧对生态系统微斑块构件特征的影响

2.1 土壤构件特征

天然放牧草地的微斑块特性与其成因和过程表现在多重时间尺度上^[26-27]。地形、地貌以及由此造成的水热资源的差异决定了微斑块土壤养分的基本特征,环境变化或放牧干扰导致草地生态系统景观破碎化,形成不同形态及大小的植物-土体微斑块复合体^[28],引起草地土壤养分的异质化^[9,29]。因此,土壤构建特征是草地微斑块的重要构件特征。与生命活动密切相关的土壤养分(土壤全碳、全氮、速效氮、速效磷)空间分布同植物群落的微斑块特征密切相关^[30]。微斑块土壤资源的有效性及其转移过程强烈地受制于微斑块植物群落特征,微斑块土壤养分(如可溶性有机碳、无机氮等)的积累同植物群落对养分的拦截具有明显关联性^[31-32],因此,微斑块土壤养分含量(如土壤交换性离子含量)、养分供给能力(如土壤水分渗透速率)、土壤微生物活性(提高土壤呼吸速率)均受制于植物群落特征。放牧干扰强度不同亦会改变土壤微斑块对养分的富集能力、效率及在系统中的分配比例^[33-35]。土壤理化特性的变化可以反作用于微斑块植物群落的生长、组成结构的改变、多样性的维持、群落的演替及地表特征的塑造^[36-38]。

2.2 植物构件特征

2.2.1 植物群落数量特征 放牧对高寒草地不同微斑块植物群落的干扰强度可以影响整个草地生态系统的植物群落特征^[39]。随着放牧强度的增加,植被微斑块的组成、盖度、高度和地上生物量等性状总体呈现下

降趋势,微斑块群落内植物种类组成趋于简单化,放牧敏感物种消失,不可食性植物、先锋种及R对策植物所在斑块比例和面积显著增加。但不同类型的斑块在变化时段、幅度和格局上存在较大差异。微斑块植物群落的多样性指数、均匀度指数与退化程度呈正相关关系,而优势度表现为负相关关系。在外界干扰下破碎化程度较低的草地易于形成较大的植被斑块,边缘效应的影响会促使物种多样性增加;反之,在破碎化程度较高的草地,物种多样性会急剧下降^[40]。天然草地一定程度的植物群落微斑块破碎度伴随着植被微斑块边缘数量的增加而增加^[41-44],因此,随放牧强度增高,植物群落多样性特征出现降低—增加—降低的趋势,而微斑块格局表现为匀质性—非匀质性—匀质性的趋势^[29-30]。

2.2.2 植物根系分泌物特征 根系分泌物是保持根际微生态系统活力的关键,也是根际微生态系统中物质迁移和调节的内驱力^[45]。研究植物根系分泌物,对人类认识植物生长发育规律,揭示植物与环境互作关系,调控和评价植物种群及群落的生长状态、明晰植被群落演化机理,提高草地健康管理能力具有重要意义^[46]。广义的根系分泌物主要包括渗出物、分泌物、粘胶质和裂解物质^[47];狭义的根系分泌物仅包括植物通过溢泌作用进入土壤的可溶性有机物。

根系分泌物对放牧行为的响应可以在一定程度上反映植物体或微斑块植物群落应对干扰的生理生化过程,主要表现在:1)当草地处于适度放牧条件下,微斑块植物群落健康指数高,根系新陈代谢旺盛,根细胞的膜透性增强,一方面可以促进根系向环境中释放更多代谢产物(如氨基酸、糖等),吸引有益土壤微生物聚集,改善根际营养环境^[49];另一方面可以增加土壤矿物质养分的溶解度,促进根系对营养元素的吸收;2)过度放牧可以引起根系释放根系分泌物用以干扰土壤微生物群体感应信号分子(quorum sensing signal)信息的传导,控制土壤微生物的种群密度^[50]、诱发土壤微生物生物膜(biofilm)的形成和有毒物质基因的表达、吸引有害生物天敌,控制有害病原体^[51],优化植物生长环境^[50],进而影响微斑块土壤微生物的组分、活性、代谢产物及生态系统整体物质能量代谢速率与健康^[52-53];3)不合理的放牧管理,可以引发根系分泌物代谢产物组分,增加化感物质和自毒素分泌,进而控制植物群落种群结构和密度,实现系统资源最大限度的

可持续利用^[54]。

2.3 土壤微生物构件特征

土壤微生物是土壤中最活跃的组分之一,它广泛地参与成土过程,是土壤中物质和能量积累、循环、转化等过程中的重要媒介和载体^[55-57],是生物多样性构建及系统稳定性维持的核心^[58],是土壤肥力形成的基础^[59],是生态系统应对干扰的启动因子^[60],对评估土壤健康状况和土体生物因子活力具有重要意义^[61]。

青藏高原地域广阔,生境复杂,气候独特,土壤微生物种类丰富^[62],且土壤微生物组成、结构和分布特征同植物群落和土壤关系更为密切^[63-64]。放牧对生态系统微斑块土壤微生物组成、结构和分布特征的影响主要表现为改变土壤可利用养分、土壤微环境以及寄主的健康状况。首先,放牧可以直接改变土壤养分浓度和土壤酶活性,进而影响土壤微生物组成和结构。如过度放牧可以显著增加高寒小嵩草微斑块真菌多样性,降低土壤微生物总生物量^[65-66]、土壤微生物活性^[67]、生态系统物质能量的循环速率和系统的恢复性^[65-66]。其次,放牧可以改变土壤养分配比,进而改变微生物的组成、结构和活性。根据最小限制因子定律,环境中的限制因子可以同时影响微斑块土壤微生物活性和数量,进而对土壤微生物的组成、结构和分布产生影响^[68-69]。第三,放牧可以改变微斑块土壤微生物作用底物的品质,进而改变土壤微生物组成、结构和分布特征^[70]。第四,放牧可以改变植物群落特征,直接改变微斑块植物根系分泌物,间接改变土壤微生物特征^[71-74]。第五,放牧强度和利用方式的改变可以直接影响生态系统微斑块土壤微生物组成结构特征。由于土壤微生物群落的世代交替速度快于植物,因此土壤微生物类群对外界干扰更为敏感,同时土壤微生物对逆境环境的调节能力有限,在不同生态系统、不同演替过程会出现不同反应结果。如对高寒小嵩草进行短期禁牧对相同微斑块细菌多样性无显著影响,而长期禁牧(如高于7年)则将显著增加细菌生物量^[75-76]。第六,土壤微生物自身对放牧干扰的敏感性决定了其在微斑块中的组成和结构。如不同真菌对放牧干扰强度的调节能力不同,丛枝菌根真菌(AMF)与植物具有互利共生的作用,其多样性与植物(根系生物量、地上部分的磷含量)数量特征、土壤养分储量和结构(碳、氮、磷含量,化学计量等)密切相关^[77],地上生物量的移除(采食、刈割等)对微斑块植物群落生长造成威胁

时,AMF的多样性也将随着微斑块多样性的降低而降低^[74,78-79]。

此外,土壤微生物同微斑块之间存在着相互“营养供应”关系,土壤微生物量的增加可以直接增加其所在微斑块土壤有机质、有效磷等养分的含量和储量,间接增加速效氮等养分含量,改善土壤根土比、土壤容重等理化性质,改善土壤环境,维持微斑块土壤微生物系统多样性,防治土源性病虫害威胁,促进植物健康生长,维持一定程度的植物群落生产能力^[80-82],且上述调控结果可以对土壤微生物量的形成产生正反馈效应^[83](图1)。

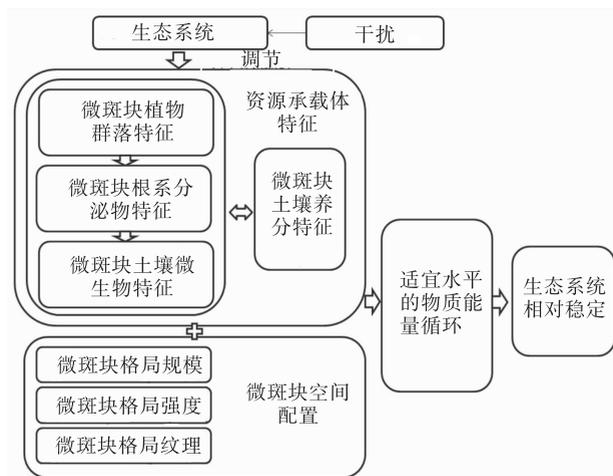


图1 生态系统微斑块同系统稳定性关系

Fig. 1 The relationship between the mini-patch and the ecosystem stabilization

3 放牧对生态系统微斑块动态特征的影响

影响微斑块配置格局、空间异质性及演化行为的主要驱动因子包括:1)非生物因子(气候、土壤、地形地貌等)。微斑块的资源异质性是决定微斑块空间分布格局动态的首要因子^[84-93],天然草地土壤养分和水分等分布的异质性是导致植被斑块状分布的先决条件^[94]。如在干旱半干旱条件下,水分是草地生长的限制性因子,当天然草地处于长期低降水量时,微斑块外围生长的植被可以起到拦截地表径流的作用,从而使其内层植物由于缺水而死亡,进而造成草地环状植被微斑块的形成^[95]。2)生物因子。植物的生物学特性是微斑块格局动态变化的决定性因素^[96-97]。草地植被斑块的形成受植物繁殖方式的影响^[97]。3)管理因

子。人类活动对草地植被微斑块分布格局的控制主要体现在草地的放牧管理上(禁牧、放牧强度等)^[98]。不同植物对放牧强度的响应具有差异,高强度放牧可限制天然草地不耐牧植物斑块的生长发育甚至导致其死亡而变为裸地,从而形成由草地植被和土壤裸地镶嵌分布的微斑块,最终形成耐牧程度不同微斑块系统复合体^[99]。

微斑块的形成与草地演化过程有着相同的驱动力,这种驱动力对草地不同微斑块的作用强度不同,导致微尺度斑块分布格局的改变,进而影响生态系统整体特征的改变^[29]。放牧对草地植物群落微斑块格局分布驱动力主要包括 3 个方面:1)家畜的选择性采食是影响放牧生态系统植物群落微斑块格局动态变化的重要因子^[100-101]。天然草地植物群落的营养价值和能值是影响有蹄类家畜是否优先采食的重要衡量标准,能为家畜提供丰富能量和营养的植物群落斑块(如禾本科植物和莎草科植物斑块)被采食的频度和强度显著高于其他斑块^[100-101];喜食性牧草的分布特性是影响家畜采食的重要因子^[102-103]。具有相同营养价值和能值的植物群落斑块,集群分布的植物群落斑块被家畜采食的频度和强度高于随机分布和均匀分布的植物群落斑块,宏观尺度表现为根茎密丛型、密丛型植物较根茎型植物群落斑块被采食的几率高^[104-105]。此外,植物斑块可食性牧草的多样性决定该微斑块是否能被家畜优先采食,因为多种植物比一种植物更能满足家畜对营养需求和对毒素的排解^[106],以上多种原因形成高寒草地生态系统微斑块动态变化的原动力。2)放牧家畜排泄物通过覆盖草地对植物起到窒息和灼烧的作用,导致天然草地中出现小裸斑;排泄物污染及异味,造成家畜对粪尿斑及其周围区域的植被弃食,从而放大了家畜对排泄物斑块弃食的空间尺度,客观上造成不同微斑块的动态转移和渗透。3)粪尿斑的养分输入造成斑块土壤养分的沃岛效应,成为导致放牧生态系统植被斑块形成和分布的另一重要原因。非生物因子和人为因子可以在多种尺度上对微斑块格局形成和动态变化产生作用,而生物因子(如捕食、竞争、植物-土壤相互作用等)主要在微(小)尺度斑块格局的形成和变化中起主要作用^[107-108]。

4 展望

土壤和植物是生态系统微斑块物质能量运转的载

体和基础,土壤养分、植物群落、植物代谢产物及其组合方式可以从不同角度描述微斑块物质、能量代谢行为及变化^[109-110],因此被广泛的应用于生态系统稳定性的评价体系中。

理论认为具有高抵抗力的生态系统,受到干扰后不易偏离稳态结构,而一旦原有稳态结构被破坏,其恢复亦困难^[111],其原因是,生态系统对其内部构件产生不同程度自适应调节作用,以达到干扰状态下的最优组合^[112],但这种调节能力有限,超过阈值,系统就很难再恢复为原状态。生态系统自适应调控就是系统为达到最优状态而进行的物质能量的调节和优化,是系统稳定性维持的基础^[113]。高寒草地生态系统是青藏高原可利用草地的主体,受到自然生态系统空间异质性、干扰源复杂性、生态系统构件耦合性、生态系统对干扰因子反应的异步性等因素的影响,传统的随机采样方法获得的生态系统构件特征对高空间异质性系统的表征能力有限,研究结果彼此之间差异大,对生态系统演化本质的描述显得力不从心。因此,如何在高空间异质性条件下研究不同干扰源对高寒草地生态系统构件特征的影响,如何利用微斑块格局及其构件特征评估生态系统整体应对干扰的响应过程和调节机制的研究目前比较薄弱,限制了研究人员对生态系统稳定性维持过程的全面认识。

青藏高原是世界上海拔最高、环境最为恶劣的放牧型生态系统,过度放牧导致生态系统养分输入和输出的逆差,干扰了系统固有的养分积累和循环过程。同时,牧民由游牧转变为定居的时间不足 70 年,这对于适应了长时间游牧利用方式的草地生态系统如何在短期内迅速调整系统构件,以适应干扰形式的改变是一个挑战。而近 30-40 年草地的退化,草地一定程度的空间格局的破碎化,有助于保持生态系统资源斑块多样性、生物多样性,本质上很可能是草地对放牧管理模式、放牧强度改变的适应性调节^[114-116]。天然植物群落成分复杂,以放牧草地生态系统微斑块为研究媒介,确定草地生态系统中可辨识粒度和研究尺度,有助于研究人员从不同层次认识高寒草地生态系统属性变化的过程和特征,但如何规范草地微斑块类型和等级,以保证研究实体兼顾表观特征与内在特征的关联性、试验布置的可行性和研究尺度的精准性,是评判微斑块构件是否能够作为生态系统研究单元的重要标准。但该项工作的研究涉及学科复杂,领域广泛,中间未知

因素过多也成为限制其研究深入的重要因素。

草地植物群落斑块源于生境的异质性及植物间生物学与生态学特征的差异^[117-118]。根据等级斑块动态兼容机制理论(imcorporation)和复合稳定性理论(metastability)^[119], 斑块镶嵌体是连续植物群落不同路径或起始点的演替结果, 其在生态系统中配置格局的变化使天然草地无时不处于变化之中, 其变化强度同干扰强度密切相关, 即在一定干扰强度下, 系统在大尺度斑块中表现为相对稳定, 在小尺度下斑块表现为相对多变, 即天然草地在一定时间范围内表现出总体稳定而局部变化的特点^[120]; 但随着干扰强度的加剧, 微斑块格局发生变化, 空间异质性增强, 景观破碎度加剧^[120-123], 系统恢复力变弱, 植被群落整体特征改变, 植被发生演替^[70], 导致青藏高原高寒草地出现多稳态共存现象, 草地微斑块的存在某种程度体现了其演化历史, 更反映了生态系统稳定性的维持策略。研究带有不同历史时期微斑块的空间配置格局, 分析生态系统构件物质能量滞留、循环和转化过程, 有助于研究人员深刻认识生态系统系统自组织过程。但相关研究仍缺乏理论、方法和技术的支撑^[124-126]。

基于草地生态系统的复杂性, 微斑块构件特征的研究需要借鉴景观生态学、动物学、植物学、微生物学、系统论、机械工程等多种学科的方法、理念、手段, 才能全面的认识生态系统, 才能更好的为退化生态系统恢复提供理论支撑。

参考文献:

- [1] 孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 等. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设[J]. 地理学报, 2012, 67(1): 3-12.
- [2] 谢高地, 鲁春霞, 肖玉, 等. 青藏高原高寒草地生态系统服务价值评估[J]. 山地学报, 2003, 21(1): 50-55.
- [3] 刘兴元, 冯琦胜. 藏北高寒草地生态系统服务价值评估[J]. 环境科学学报, 2012, 32(12): 3152-3160.
- [4] 龙瑞军. 青藏高原草地生态系统之服务功能[J]. 科技导报, 2007, 25(9): 26-28
- [5] 张金霞, 曹广民, 周党卫, 等. 高寒矮嵩草草甸大气-土壤-植被-动物系统碳素储量及碳素循环[J]. 生态学报, 2003, 23(3): 627-634.
- [6] 杨元合, 朴世龙. 青藏高原草地植被覆盖变化及其与气候因子的关系[J]. 植物生态学报, 2006, 30(1): 1-8.
- [7] 孟凡栋, 汪诗平, 白玲. 青藏高原气候变化与高寒草地[J]. 广西植物, 2014, 34(2): 269-275.
- [8] 曹广民, 杜岩功, 梁东营, 等. 高寒嵩草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理[J]. 山地学报, 2007, 25(6): 641-648.
- [9] 郭建国. 生态学范式变迁综论[J]. 生态学报, 1996, 16(5): 453-460.
- [10] INÉS I, DANIEL S W K, DREW P, *et al.* Assessing the integrated effects of landscape fragmentation on plants and plant communities; the challenge of multiprocess multiresponse dynamics[J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(4): 882-895.
- [11] MAHAUT L, FRIED G, GABA S. Patch dynamics and temporal dispersal partly shape annual plant communities in ephemeral habitat patches[J]. *Oikos*, 2018, 127(1): 147-159.
- [12] 孙丹丹. 羊草种群空间分布微格局对刈割干扰的响应[D]. 长春: 东北师范大学, 2006.
- [13] JØRGENSEN E S, NIELSEN N S, FATH D B. Recent progress in systems ecology[J]. *Ecological Modelling*, 2016, 319(2): 112-118.
- [14] WELLEMAYER C J, PERKIN S J, JAMESON L M, *et al.* Hierarchy theory reveals multiscale predictors of Arkansas darter(*Etheostoma cragini*) abundance in a Great Plains riverscape[J]. *Freshwater Biology*, 2019, 64(4): 659-670.
- [15] DELCOURT H R, DELCOURT P A. Quaternary landscape ecology: relevant scales in space and time[J]. *Landscape Ecology*, 1988, 2(1): 23-44.
- [16] TORRENS M P. Slipstreaming human geosimulation in virtual geographic environments[J]. *Annals of GIS*, 2015, 21(4): 325-344.
- [17] DENG J, WANG W, LU L J, *et al.* A two-dimensional simulation model of the bicoid gradient in drosophila[J]. *PLoS ONE*, 2010, 5(4): e10275.
- [18] MARTIN G M, RINGER M A, POPE V D, *et al.* The physical properties of the atmosphere in the new hadley centre global environmental model(HadGEM1). Part I: Model description and global climatology[J]. *Journal of Climate*, 2006, 19(7): 1274-1301.
- [19] MUNDRA S, HALVORSEN R, KAUSERUD A H, *et al.* Arctic fungal communities associated with roots of *Bistorta vivipara* do not respond to the same fine-scale edaphic gradients as the aboveground vegetation[J]. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1587-1597.
- [20] ZHANG X, ZHANG F, WANG D, *et al.* Effects of vegetation, terrain and soil layer depth on eight soil chemical

- properties and soil fertility based on hybrid methods at urban forest scale in a typical loess hilly region of China [J]. *PLoS ONE*, 2018, 13(10): e0205661.
- [21] MC-CRORIE R W P, FENTON C. Combining GPS, GIS, and accelerometry to explore the physical activity and environment relationship in children and young people—a review[J]. *International Journal of Behavioral Nutrition and Physical Activity*, 2014, 11.
- [22] LIN X Q, WANG Y, WANG S J, *et al.* Spatial differences and driving forces of land urbanization in China [J]. *J Geogr Sci*, 2015, 25(5): 545—558.
- [23] BUENO S A, PERES A C. Patch-scale biodiversity retention in fragmented landscapes: Reconciling the habitat amount hypothesis with the land biogeography theory [J]. *Journal of Biogeography*, 2019, 46(3): 621—632.
- [24] JESSICA Z M, RUSS R G, ABESAMIS A R, *et al.* Network theory and metapopulation persistence: incorporating node self-connections[J]. *Ecology Letters*, 2017, 20(7): 815—831.
- [25] OBORNY B, HUBAI G A. Patch size and distance: modelling habitat structure from the perspective of clonal growth[J]. *Annals of Botany*, 2014, 114(2): 389—398.
- [26] NICOLA K, KRISTIN E M, DARCY C H. Recent declines in northern tall-grass prairies and effects of patch structure on community persistence[J]. *Biological Conservation*, 2010, 143(1): 220—229.
- [27] 贾甜华. 三江源区退化高寒草地毒杂草植物根际微生物与根系分泌物的变化及相关性分析[D]. 兰州: 兰州大学, 2019.
- [28] GONZALEZ M, LADET S, DECONCHAT M, *et al.* Relative contribution of edge and interior zones to patch size effect on species richness: An example for woody plants[J]. *Forest Ecology and Management*, 2010, 259(3): 266—274.
- [29] 张卫国, 黄文冰, 杨振宇. 草地微斑块与草地退化关系的研究[J]. *生态学报*, 2003, 12(3): 44—50.
- [30] 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.
- [31] 李小军, 汪君, 高永平. 荒漠化草原植被斑块分布对地表径流, 侵蚀及养分流失的影响[J]. *中国沙漠*, 2011, 31(5): 1112—1118.
- [32] TONGWAY D J, LUDWIG J A. Rehabilitation of semi-arid landscapes in Australia. I. Restoring productive soil patches[J]. *Restoration Ecology*, 1996, 4(4): 388—397.
- [33] 乌云娜, 雒文涛, 霍光伟, 等. 草原群落退化演替过程中微斑块土壤碳氮的空间异质动态[J]. *生态学报*, 2014, 34(19): 5549—5557.
- [34] 皮伟强, 杜建民, 陈程, 等. 基于高光谱 SMPI 法的草原地表微斑块识别与分类[J]. *电子激光*, 2018, 29(11): 1237—1242.
- [35] 张凤杰, 乌云娜, 宋彦涛, 等. 放牧对典型草原羊草微斑块优势种和土壤中微量元素的影响[J]. *大连民族大学学报*, 2018, 20(1): 8—20.
- [36] WEDIN D A, TILMAN D. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands[J]. *Science*, 1996, 274(5293): 1720—1723.
- [37] KLINEROV T, DOSTAL P. Nutrient-demanding species face less negative competition and plant soil feedback effects in a nutrient-rich environment[J]. *New Phytologist*, 2020, 225(3): 1343—1354.
- [38] LAUREN M S R. Predators in the plant soil feedback loop: aboveground plant associated predators may alter the outcome of plant soil interactions[J]. *Ecology Letters*, 2018, 21(5): 646—654.
- [39] 胡艳宇, 乌云娜, 霍光伟, 等. 不同放牧强度下羊草草原群落斑块植被—土壤特征[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(1): 9—16.
- [40] 肖笃宁. 景观生态学研究进展[M]. 长沙: 湖南科学技术出版社, 1999.
- [41] ZHOU T, PENG S. Spatial scale types and measurement of edge effects in ecology [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(7): 3322—3333.
- [42] JACOT K, EENSCHWILER L, BEERLI C, *et al.* Significance of different types of meadow edges for plant diversity in the Swiss Alps[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2012, 153(10): 75—81.
- [43] AMARASEKARE P. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis[J]. *Ecology Letters*, 2003, 6(12): 1109—112.
- [44] 杜建会, 严平, 董玉祥. 干旱地区斑块状植被格局形成的水分驱动机制及其研究进展[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(8): 2137—2144.
- [45] MOREAU D, BARDGETT D R, FINLAY D R, *et al.* A plant perspective on nitrogen cycling in the rhizosphere [J]. *Functional Ecology*, 2019, 33(4): 540—552.
- [46] JACQUELINE M C, AMY M S, DANIEL K M, *et al.* Manipulating the soil microbiome to increase soil health

- and plant fertility[J]. *Biol Fertil Soils*, 2012, 48(5): 489–499.
- [47] OBURGERA JONES L D. Sampling root exudates - Mission impossible? [J]. *Rhizosphere*, 2018, 6: 116–133.
- [48] 袁仁文, 刘琳, 张蕊, 等. 植物根际分泌物与土壤微生物互作关系的机制研究进展[J]. *中国农学通报*, 2020, 36(2): 26–35.
- [49] SCHONWITZR H. Exudation of water-soluble vitamins and of some carbohydrates by intact roots of maize seedlings (*Zea mays* L.) into a mineral nutrient solution[J]. *Zeitschrift für Pflanzenphysiologie*, 1982, 107(1): 7–14.
- [50] CORAL-LUGO A, DADDAOUA A, ORTEGA A, *et al.* Rosmarinic acid is a homoserine lactone mimic produced by plants that activates a bacterial quorum-sensing regulator[J]. *Sci Signal*, 2016, 9(409): 1–11.
- [51] POPPY G M. Tritrophic interactions: improving ecological understanding and biological control[J]. *Endeavour*, 1997, 21(2): 61–65.
- [52] 王敬国. 微生物与根际中物质的循环[J]. *北京农业大学学报*, 1993, 19(4): 98–105
- [53] BERTIN C, YANG X H, WESTON A L. The role of root exudates and allelochemicals in the rhizosphere[J]. *Plant and Soil*, 2003, 256(1): 67–83.
- [54] YANG M, ZHANG X, XU Y, *et al.* Autotoxic ginsenosides in the rhizosphere contribute to the replant failure of *Panax notoginseng* [J]. *PLoS One*, 2015, 10(2): e0118555, doi: 10.1371/journal.pone.0118555.
- [55] VAN DER HEIJDEN MGA, KLIRONOMOS JN, UR-SIC M. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity[J]. *Nature*, 1998, 396(6708): 69–72.
- [56] VAN DER HEIJDEN MGA, BARDGETT RD, VAN STRAALEN NM. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296–310.
- [57] WARDLE D A, BARDGETT R D, KLIRONOMOS J N. Ecological linkages between aboveground and belowground biota[J]. *Science*, 2004, 304(5677): 1629–1633.
- [58] SRIVASTAVA S C, SINGH J S. Microbial C, N and P in dry tropic forest soils: effect of alternate Land-uses and nutrient flux[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1991, 23(2): 117–124.
- [59] FEENEY D S, CRAWFORD J W, DANIELL T. Three-dimensional microorganization of the soil-root-microbe system[J]. *Microbial Ecology*, 2006, 52(1): 151–158.
- [60] 宇万太, 姜子绍, 周桦, 等. 不同土地利用方式对潮棕壤微生物量碳及其周转率的影响[J]. *生态学杂志*, 2008, 27(8): 1302–1306.
- [61] OEIO J A, BROOKES P C. An evaluation of methods for measuring microbial biomass in soils following recent additions of wheat straw and the characterization of the biomass that develops[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1990, 22(5): 685–694.
- [62] 孔维栋. 极地陆域微生物多样性研究进展[J]. *生物多样性*, 2013, 21(4): 456–467.
- [63] ZHANG Y, DONG S, GAO Q. Climate change and human activities altered the diversity and composition of soil microbial community in alpine grasslands of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Science of the Total Environment*, 2016, 562: 353–363.
- [64] YANG T, ADAMS J M, SHI Y. Soil fungal diversity in natural grasslands of the Tibetan Plateau: Associations with plant diversity and productivity[J]. *New Phytologist*, 2017, 215(2): 756–765.
- [65] 王启兰, 王溪, 王长庭, 等. 高寒矮嵩草草甸土壤酶活性与土壤性质关系的研究[J]. *中国草地学报*, 2010, 32(3): 51–56.
- [66] 王启兰, 曹广民, 王长庭. 高寒草甸不同植被土壤微生物数量及微生物生物量的特征[J]. *生态学杂志*, 2007, 26(7): 1002–1008.
- [67] JEFFRIES P, GIANINAZZI S, PEROTTO S. The contribution of arbuscular mycorrhizal fungi in sustainable maintenance of plant health and soil fertility[J]. *Biol Fertil Soils*, 2003, 37: 1–16.
- [68] HOBBIE S E, VITOUSEK P M. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests[J]. *Ecology*, 2000, 81(7): 1867–1877.
- [69] BERG B. Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soil[J]. *Forest Ecology and Management*, 2000, 133(1/2): 13–22.
- [70] KELLEY A M, FAY P A, POLLEY H W. Atmospheric CO₂ and soil extracellular enzyme activity: A meta-analysis and CO₂ gradient experiment[J]. *Ecosphere*, 2011, 2(8): 1–20.
- [71] CHAUBOU D A. Isolation, purification and chemical composition of maize root caps[J]. *Plant and Soil*,

- 1983,73(3):395—402.
- [72] CORONADO C,ZUANAZZI J,SALLAUD C,*et al.* Alfalfa root ? avonoid production is nitrogen regulated[J]. *Plant Physiol*,1995,108(2):533—542.
- [73] MORRIS P F,WARD E W B. Chemoattraction of zoospores of the soybean pathogen, *Phytophthora sojae*, by isoflavones[J]. *Physiol Mol Plant Pathol*,1992,40(1):17—22.
- [74] ZHANG Y,DONG S,GAO Q. Climate change and human activities altered the diversity and composition of soil microbial community in alpine grasslands of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Science of the Total Environment*,2016,562:353—363.
- [75] 斯贵才,袁艳丽,王建,等. 围封对当雄县高寒草原土壤微生物和酶活性的影响[J]. *草业科学*,2015,32(1):1—10.
- [76] 高凤,王斌,石玉祥,等. 藏北古露高寒草地生态系统对短期围封的响应[J]. *生态学报*,2017,37:4366—4374.
- [77] JING X,SANDERS N J,SHI Y. The links between ecosystem multifunctionality and above-and belowground biodiversity are mediated by climate[J]. *Nature Communications*,2015,6(6):8159.
- [78] SHI G,YAO B,LIU Y. The phylogenetic structure of AMF communities shifts in response to gradient warming with and without winter grazing on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Applied Soil Ecology*,2017,121:31—40.
- [79] LI Y,WANG S,JIANG L. Changes of soil microbial community under different degraded gradients of alpine meadow[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*,2016,222:213—222.
- [80] MEENA V S,MEENA S K,VERMA J P. The needs of nutrient use efficiency for sustainable agriculture[J]. *J Clean Prod*,2015,102:562—563.
- [82] SINGH J S,PANDEY V C,SINGH D P. Efficient soil microorganisms:a new dimension for sustainable agriculture and environmental development[J]. *Agric Ecosyst Environ*,2011,140(3):339—353.
- [83] 王启兰,王长庭,杜岩功,等. 放牧对高寒嵩草草甸土壤微生物量碳的影响及其与土壤环境的关系[J]. *草业学报*,2008,17(2):39—46
- [84] TREKELS H,DRIESEN M,VANSCHOENWINKE B. How do patch quality and spatial context affect invertebrate communities in a natural moss micro-landscape[J]. *Acta Oecologica*,2017,85():126—135.
- [85] Maarel E,Palme N. Variation in species richness on small grassland quadrates: niche structure or small-scale plant mobility[J]. *Journal of Vegetation Science*,2010,6(5):741—752.
- [86] 江小蕾. 植被均匀度与高原鼠兔种群数量相关性研究[J]. *草业学报*,1998,7(1):60—64
- [87] 韩天虎,张卫国,丁连生. 高原鼯鼠栖息地的植被特征[J]. *草业学报*,1999,9(2):43—49.
- [88] PETER A H,BRIAN D,INOUYE,*et al.* Effects of plant neighborhoods on plant-herbivore interactions: resource dilution and associational effects[J]. *Ecology*,2014,95(5):1370—1383.
- [89] 李以康,林丽,张法伟,等. 小嵩草群落——高寒草甸地带性植被放牧压力下的偏途顶极群落[J]. *山地学报*,2010,28(3):257—265.
- [90] 林丽. 高寒草甸不同演替状态下植物、土壤对放牧强度的响应与适应[D]. 兰州:甘肃农业大学,2017.
- [91] WANG X T,JIANG C H. Spatial point pattern analysis in typical steppe under grazing disturbance[M]. Beijing: Science Press,2018.
- [92] ANGELA J. BRANDT,HANS D K,*et al.* Soil heterogeneity generated by plant soil feedbacks has implications for species recruitment and coexistence[J]. *Journal of Ecology*,2013,101(2):277—286.
- [93] ZAHRA K,OLE S J,KIM H E. Soil heterogeneity characterization using PCA(Xvariogram)-multivariate analysis of spatial signatures for optimal sampling purposes [J]. *Chemometrics and Intelligent Laboratory Systems*,2014,136(7):24—35.
- [94] SU F,ZHANG L,OU T,*et al.* Hydrological response to future climate changes for the major upstream river basins in the Tibetan Plateau[J]. *Global and Planetary Change*,2016,136(2):82—95.
- [95] SHEFFER E,YIZHAQ H,SHACHAK M,*et al.* Mechanisms of vegetation-ring formation in water-limited systems[J]. *Journal of theoretical biology*,2011,273(1):138—146.
- [96] WUBS J E R,BEZEMER T M. Plant community evenness responds to spatial plant soil feedback heterogeneity primarily through the diversity of soil conditioning[J]. *Functional Ecology*,2018,32(2):509—521.
- [97] VASL A,SCHINDLER Y B,KADAS J G,*et al.* Fine-scale substrate heterogeneity in green roof plant commu-

- nities; The constraint of size[J]. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(20): 11557–11568.
- [98] ROSSIGNOL N, CHADOEUF J, CARR RE P, *et al.* A hierarchical model for analysing the stability of vegetation patterns created by grazing in temperate pastures [J]. *Applied Vegetation Science*, 2015, 14(2): 189–199.
- [99] SHANG ZH H, DENG B, DING L M, *et al.* The effects of three years of fencing enclosure on soil seed banks and the relationship with above-ground vegetation of degraded alpine grasslands of the Tibetan plateau[J]. *Plant and Soil*, 2013, 364(1/2): 229–244.
- [100] HEWITSON L, DUMONT B, GORDON I J. Response of foraging sheep to variability in the spatial distribution of resources[J]. *Animal Behaviour*, 2005, 69(5): 1069–1076.
- [101] WANG L, WANG D, HE Z B, *et al.*, Hodgkinson C K. Mechanisms linking plant species richness to foraging of a large herbivore [J]. *Journal of Applied Ecology*, 2010, 47(4): 868–875.
- [102] SEARLE K R, THOMPSON H N, SHIPLEY L A. Should I stay or should I go? Patch departure decisions by herbivores at multiple scales [J]. *Oikos*, 2005, 111(3): 417–424.
- [103] GRACE B J, ANDERSON T M, SEABLOOM W E, *et al.* Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness [J]. *Nature*, 2016, 529(7586): 390–393.
- [104] KOTLIAR N B, WIENS J A. Multiple scales of patchiness and patch structure; A hierarchical framework for the study of heterogeneity [J]. *Oikos*, 1990, 59(2): 253–260.
- [105] HOBBS N T. Responses of large herbivores to spatial heterogeneity in ecosystems // Nutritional ecology of herbivores; Proceedings of the Vth international symposium on the nutrition of herbivores [J]. *American Society of Animal Science, Savory*, 1999, 101: 97–129.
- [106] DOMANSKI G, KUZYAKOV Y, SINIAKINA S V, *et al.* Carbon flows in the rhizosphere of ryegrass (*Lolium perenne*) [J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2015, 164(4): 381–387.
- [107] LEVIN S A. Pattern formation in ecological communities [M]. New York: springer US, 1978: 433–465.
- [108] G TZENBERGER L, DE BELLO F, BR THEN A K, *et al.* Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects [J]. *Biol Rev*, 2012, 87(1): 111–127.
- [109] LIN L, CAO G M, ZHANG F W, *et al.* Spatial and temporal variations in available soil nitrogen—A case study in Kobresia Alpine Meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Journal of Geoscience and Environment Protection*, 2019(7): 177–189.
- [110] LIN L, LI Y K, XU X L, *et al.* Predicting parameters of degradation succession processes of Tibetan Kobresia grasslands [J]. *Solid Earth*, 2015, 6: 1237–1246.
- [111] 李全胜, 王兆. 熵理论在生态系统稳定性研究中的应用 [J]. *生物数学学报*, 1994, 9(3): 234–241
- [112] 陈家庆. 干扰系统的自适应管理 [J]. *电子对抗技术*, 1994, 8(15): 1–7.
- [113] 许建强. 不确定时滞系统与非线性系统的自适应控制 [D]. 上海: 华东师范大学, 2008.
- [114] GRIGULIS K, LAVOREL S, KRAINER U, *et al.* Relative contributions of plant traits and soil microbial properties to mountain grassland ecosystem services [J]. *Journal of Ecology*, 2013, 101(1): 47–57.
- [115] KATHERINE H B M, KREMER T C, ERNEST S K M, *et al.* Integrating community assembly and biodiversity to better understand ecosystem function; the community assembly and the functioning of ecosystems (CAFE) approach [J]. *Ecology Letters*, 2018, 21(2): 167–180.
- [116] EISENHAUER N, SCHIELZETH H, BARNES D A, *et al.* A multitrophic perspective on biodiversity ecosystem functioning research [J]. *Advances in Ecological Research*, 2019, 61: 1–54.
- [117] OREAGAIN P J. Plant structure and the acceptability of different grasses to sheep [J]. *Journal of Range Management*, 1993, 46(3): 118–123.
- [118] JABBAR M, ONDREJ M, JAROSLAV K, *et al.* Variations in soil chemical properties, microbial biomass, and faunal populations as related to plant functional traits, patch types, and successional stages at Sokolov post-mining site—A case study [J]. *European Journal of Soil Biology*, 2017, 83: 58–64.
- [119] LEVIN S A. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 1992, 73(6): 1943–1967
- [120] FRANCOIS M, DOMINIQUE, NICOLAS M, *et al.* Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology [J]. *Ecology Letters*, 2011, 14(3): 313

- 323.

- [121] 叶万辉. 物种多样性与植物群落的维持机制[J]. 生物多样性, 2000, 8(1): 17-24.
- [122] 刘振国, 李镇清. 植物群落中物种小尺度空间结构研究[J]. 植物生态学报, 2006, 29(6): 1020-1028.
- [123] ALEJANDRO R, ORJAN F, TORD S. A model for non-equilibrium metapopulation dynamics utilizing data on species occupancy, patch ages and landscape history [J]. *Journal of Ecology*, 2014, 102(3): 678-689.

- [124] MIEHE G, MIEHE S, KAISER K, *et al.* Status and dynamics of the *Kobresia pygmaea* ecosystem on the Tibetan plateau[J]. *Ambio*, 2008, 37(4): 272-279.
- [125] 王建兵, 张德罡, 曹广民, 等. 青藏高原高寒草甸退化演替的分区特征[J]. 草业学报, 2013, 22(2): 1-10.
- [126] 欧阳经政, 李以康, 林丽, 等. 不同牧压梯度下高寒草甸演替及植物物种多样性分异特征[J]. 草地学报, 2015, 23(5): 944-950.

Effects of grazing on mini-patch and their component characteristics in alpine grassland

LIN Li^{1,2}, CAO Guang-min¹, FAN Bo¹, KE Xun^{1,2}, LI Qian¹, LAN Yu-ting¹,
PENG Cuo-ji^{1,2}, DAI Li-cong^{1,2}, LI Yi-kang¹, ZHOU Chun-li^{1,2}

(1. *Northwest Institution of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining, 810008, China;*
2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: The alpine grassland is the main pasture on the Qinghai-Tibetan Plateau, with the worst climatic environment to plant communities and a long history of livestock grazing. In the recent years, the alpine grasslands have been disturbed due to overgrazing and climate change, which damaged the function of ecosystem, influenced soil nutrients, water conservation and threatened the living condition of the herdsmen. Mini-patches are the basic material for carrying out research on the structural characteristics of ecosystems, the function of components of ecosystems, and the organizational pattern of alpine grassland. Meanwhile it provides useful tool in understanding the mechanisms of ecosystem succession and stability. In this article we used mini-patches as tool to understand the succession process of alpine grassland ecosystem, organizational pattern and mechanisms of ecosystems for maintaining stability. It would provide guidelines on understanding the processes and mechanisms of the alpine grassland associated with degradation process. More researches would be required using mini-patch as a tool on the assessment of ecosystem health and the restoration of damaged ecosystems.

Key words: mini-patch; root exudate; plant community feature; soil nutrients feature; eco-system stabilization