

放牧家畜组合对环青海湖高寒草地优势种空间格局的影响

许蔚，董全民，王芳草，周沁苑，孙彩彩，吕卫东，杨晓霞，刘玉祯，刘文亭*

青海大学畜牧兽医学院/青海省高寒草地适应性管理重点实验室，青海 西宁 810016

摘要：研究放牧家畜组合对高寒草地优势种空间格局的影响有助于对草地的管理。依托 2014 年建成的高寒草地-家畜系统适应性管理技术平台，利用空间点格局分析方法，系统分析了中等放牧强度放牧家畜组合对优势种矮生嵩草 (*Carex alatauensis*) 与星毛委陵菜 (*Potentilla acaulis*) 空间格局的影响。结果显示，1) 基于完全空间随机模型，各处理矮生嵩草与星毛委陵菜均表现为集群分布，且集群程度随尺度增加而降低。不同放牧处理下矮生嵩草与星毛委陵菜的局部邻域密度，较随机分布预期的提升程度低于 CK 处理。2) 基于托马斯模型与异质托马斯模型，不放牧处理 (CK) 矮生嵩草呈集群分布，牦牛单独放牧 (YG)、藏羊单独放牧 (SG)、牦牛藏羊个体数量 1:6 混合放牧 (MG1:6) 处理表现为嵌套双集群空间格局。CK 处理星毛委陵菜表现为嵌套双集群空间分布格局，YG、MG1:6 处理在大尺度集群中不存在小尺度集群信号。与 CK 处理相比，放牧导致矮生嵩草与星毛委陵菜种群空间格局的集群半径降低和集群数量增加，且两个物种的种群空间格局在小尺度上表现出异质性。3) 基于环形位移零模型，两个物种种间关联表现为小尺度上的显著负关联，并随着尺度的增加转变为显著无关联。放牧导致两个优势种的种间空间关联在小尺度上呈现负关联的尺度范围增大，其中藏羊对种间关系的影响高于牦牛。结果表明，放牧通过改变矮生嵩草与星毛委陵菜个体的空间分布来调控种内、种间邻体的竞争强度，其中牦牛藏羊 1:2 混牧能够更好地维持优势种群与放牧压力之间的相对平衡。

关键词：矮生嵩草；星毛委陵菜；放牧家畜组合；空间点格局分析；空间格局；种间空间关联

DOI: 10.16258/j.cnki.1674-5906.2024.09.007

中图分类号：S812.29; X171.1

文献标志码：A

文章编号：1674-5906 (2024) 09-1397-09

引用格式：许蔚，董全民，王芳草，周沁苑，孙彩彩，吕卫东，杨晓霞，刘玉祯，刘文亭，2024. 放牧家畜组合对环青海湖高寒草地优势种空间格局的影响[J]. 生态环境学报, 33(9): 1397-1405.

XU Wei, DONG Quanmin, WANG Fangcao, ZHOU Qinyuan, SUN Caicai, LÜ Weidong, YANG Xiaoxia, LIU Yuzhen, LIU Wenting, 2024. Effects of grazing livestock combination on spatial pattern of dominant species in alpine grassland around Qinghai Lake [J]. Ecology and Environmental Sciences, 33(9): 1397-1405.

植物种群生态过程与空间格局是生态学领域的热点问题（马志波等，2017），可有效描述、解析生态系统植物空间格局的潜在过程，评估研究对象在不同尺度的分布类型、空间格局对生态过程的影响（Martínez et al., 2010）。但直到 20 世纪 80 年代中期，多数生态学理论都避免考虑空间问题，其中一个原因是，基于微分方程和差分方程考虑到空间格局，无计算机辅助下计算空间格局工作量之巨大、计算过程之庞杂很快使得研究人员望而却步。随着计算机和空间格局理论方法的发展与创新，空间点格局分析是目前主流的空间格局分析法，其优势可通过比较观测格局与零模型模拟产生的格局，准确描述植物种群的空间格局，并得出产生该格局的潜在过程（Illian et al., 2008）。

现有研究认为种群空间格局的形成与变化是物

种的生物学特性、种内种间关系、种子扩散方式、生境因子、人为活动及历史因素等相互作用的结果（Su et al., 2022; Zhang et al., 2022）。研究发现，自然条件下常见植物种群受周围生物和非生物条件的直接影响，多呈现集群分布（刘佳佳，2012）。而种子作为植物唯一的扩散生活阶段，种子的扩散策略往往被认为是影响种群空间格局的重要因素（Muller-Landau et al., 2008; Wiegand et al., 2009）。Rodríguez-Pérez et al. (2012) 研究表明无助力扩散、动物扩散及风扩散等不同的种子扩散策略能够引起年幼植物强烈的空间集群，并可能演变成整个种群的分布格局。同时诸多研究发现，种子扩散策略还是决定植物种群的集群大小的关键因子（Wiegand et al., 2009），对植物群落的种间关系具有重要影响（杨鹏等，2023），且能够引起植物种群空间格局在小尺

基金项目：国家自然科学基金项目 (32160340); 青海省科协中青年科技人才托举工程 (2022QHSKXRCTJ15)

作者简介：许蔚 (1999 年生)，男，硕士研究生，研究方向为高寒草地放牧管理。E-mail: xuweideyouxiang7@163.com

*通讯作者：刘文亭。E-mail: qhdxlwt@163.com

收稿日期：2024-06-25

度上产生异质性 (Getzin et al., 2008)。因此, 探索种子扩散对植物种群空间格局中的影响具有十分重要的意义。

目前高寒草地的植物种群空间格局研究较多, 但在放牧对高寒草地中植物种群空间格局的影响方面仍具有较大的研究潜力。放牧作为草地最基本利用方式, 也是当前高寒草地最重要的利用方式之一 (冯斌等, 2023)。已有研究表明牦牛与藏羊会优先采食草地上呈现集群分布的喜好植物 (Shroff et al., 2008), 在混合放牧时因采食习性不同能够更加充分的利用牧草 (Fraser, 2018), 且牦牛与藏羊的排泄习惯对粪种子库中萌发的子代植株生长位点起决定作用 (王旭丽, 2018), 故放牧家畜的采食、排泄等行为对高寒草地植物种群的空间格局存在重要影响。本文以环青海湖高寒草地优势种矮生嵩草 (*Carex alatauensis*) 与星毛委陵菜 (*Potentilla acaulis*) 为研究对象, 测定并分析比较中等放牧强度下不同放牧家畜组合对种群空间格局及种间空间关联性的影响, 以期回答 3 个假设: 1) 放牧对矮生嵩草与星毛委陵菜的种群空间格局造成改变; 2) 种子扩散策略可能在小尺度上对矮生嵩草与星毛委陵菜的种群空间格局产生异质性影响; 3) 放牧使得矮生嵩草与星毛委陵菜的种间空间关联性产生变化。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

放牧试验区位于青海省海北州海晏县西海镇高寒草地—家畜系统适应性管理技术平台, 地处 $36^{\circ}92'N$, $100^{\circ}93'E$, 平均海拔 3 050 m; 属高原大陆性气候, 暖季短暂而凉爽湿润, 冷季漫长而寒冷干燥, 年均温为 1.5 ℃左右; 年日照时数为 $2.58 \times 10^3 - 2.75 \times 10^3$ h; 多年平均降水量为 400 mm 左右, 降水多集中在 5—9 月, 约占全年降水量的 80% 以上。研究样地属于高寒草甸草原, 土壤为高山草甸土, 群落总盖度较高 (85% 以上)、群落结构简单, 一般为单层结构, 初级生产力较高。植物群落的优势种为矮生嵩草和星毛委陵菜, 次优势种主要是干生薹草 (*Carex aridula*)、紫花针茅 (*Stipa purpurea*), 主要伴生种包括垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、赖草 (*Leymus secalinus*) 和白苞筋骨草 (*Ajuga lupulina*) 等 (王芳草等, 2023)。

1.2 研究物种

矮生嵩草是构成嵩草草甸的主要建群种, 属寒冷中生短根茎地下芽多年生莎草科嵩草属草本植物, 植株矮小, 营养成分含量较为丰富, 耐践踏, 耐牧, 是高寒草甸地区生态和经济价值兼优的牧草 (刘文亭等, 2022)。星毛委陵菜大多生长于北半球

温带、寒带及高山地带, 是多年生、贴地表生长型草本, 能够适应高强度的放牧, 是草地生态系统退化的指示性物种 (王芳草等, 2023)。

1.3 试验设计

本研究试验样地为一块地势相对平坦, 均质环境的草地, 有效控制各试验小区的空间异质性差异。自 2014 年高寒草地—家畜系统适应性管理技术平台建成, 一直按设计进行连续放牧实验, 每年的放牧时间为高寒草地植物生长季 (6—10 月), 每月放牧时间约为 10 d, 其余时间将家畜转移至临近草地进行放牧。放牧试验采用随机区组试验设计, 所有放牧处理的放牧强度均为中等放牧强度 (载畜量约为 $11.6 \text{ DSE} \cdot \text{km}^{-2}$), 牧草利用率为 50%—55%; 中等放牧强度下牛羊的采食行为不会完全消灭优势种个体, 且家畜采食会优先采食营养枝、种子等器官, 不影响个体的识别; 中等放牧强度下不同放牧家畜组合试验设有 6 个处理, 即牦牛单牧 (YG)、藏羊单牧 (SG)、牦牛藏羊 1:2 混牧 (MG1:2)、牦牛藏羊 1:4 混牧 (MG1:4)、牦牛藏羊 1:6 混牧 (MG1:6)、不放牧 (对照) 处理 (CK), 具体见表 1。每个处理设有 3 个重复, 共有 18 个试验小区, 每个放牧小区间均由 1.20 m 高的网围栏分隔。放牧期间不进行补饲, 每 2 天添加一次饮用水。

表 1 放牧实验设计

Table 1 Grazing experiment design

处理 ¹⁾	牦牛头数	藏羊只数	小区面积/ hm^2	小区数
YG	1	0	0.26	3
SG	0	2	0.17	3
MG1:2	1	2	0.43	3
MG1:4	1	4	0.6	3
MG1:6	1	6	0.76	3
CK	0	0	0.05	3

1) CK: 不放牧处理; SG: 藏羊单牧处理; YG: 牦牛单牧处理; MG1:2: 牦牛藏羊 1:2 混合放牧处理; MG1:4: 牦牛藏羊 1:4 混牧处理; MG1:6: 牦牛藏羊 1:6 混牧处理

为保证试验的一致性, 选择同龄的公牦牛和公藏羊, 牦牛年龄为 1.5 a, 质量为 (100 ± 5) kg, 每头牦牛为 3 个羊单位 (DSE); 藏羊年龄为 1 a, 质量为 (30 ± 2) kg, 每只藏羊为 1 个羊单位, 每个处理所需的草地面积根据羊单位进行计算, 以保证所有处理的放牧强度是一致的。放牧前对家畜进行了投药驱虫, 以确保家畜在放牧期间的正常采食和代谢活动。

1.4 取样方法

采样时间为 2023 年 8 月 1 日, 在每个放牧处理内随机选择一个 $300 \text{ cm} \times 300 \text{ cm}$ 的调查样方, 以样方的一个顶点为坐标原点 $(0, 0)$, 依次记录样方中矮生嵩草与星毛委陵菜的相对空间位置。

1.5 数据分析方法

本研究利用空间点格局分析技术，对研究样地的两个优势种——矮生嵩草与星毛委陵菜的种群空间格局及种间空间关联性进行分析。研究采用 Monte-Carlo 拟合检验，随机拟合 199 次，使用模拟的第 5 个最高和最低值作为上下模拟包迹线。如果观测汇总统计值超出模拟包迹线，则会出现偏离零模型的情况。本研究中数据计算分析在软件 Programita 2018 内进行 (Wiegand et al., 2004, 2009, 2013)。

1.5.1 矮生嵩草与星毛委陵菜的种群空间格局分析

为了量化两个物种的种群空间分布格局，我们采用了具有非累积效应、更具平滑性的 O-Ring 函数对矮生嵩草与星毛委陵菜的种群空间格局进行分析，见公式 (3)：

$$K(r) = \frac{A}{n^2} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{l_r(d_{ij})}{w_{ij}} (i \neq j) \quad (1)$$

$$g(r) = \frac{dK(r)}{dr} / 2\pi r \quad (2)$$

$$O(r) = \lambda g(r) \quad (3)$$

式中：

r ——空间尺度；

A ——研究样地的面积；

n ——物种总数；

λ ——强度函数；

d_{ij} ——点 i 和其他点 j 之间的距离；

l_r ——指标函数，如果 $d_{ij} < r$, $l_r(d_{ij})=1$, 否则 $l_r(d_{ij})=0$ ；

w_{ij} ——校正边缘效应的加权因子。

1.5.2 矮生嵩草与星毛委陵菜的种间空间关联性分析

针对两个物种的种间空间关联性研究，使用具有非累积效应的成对关联函数 $g_{12}(r)$ 作为汇总统计量来量化双变量模式的空间结构，以反应各尺度上的空间分布关系，见公式 (4)：

$$g_{12}(r) = \frac{dK_{12}(r)}{dr g} / 2\pi r \quad (4)$$

1.6 零模型的选择

应用点格局分析植物种群空间格局的关键在于根据研究目标选择合适的零模型，并能够合理的介绍实测数据与零模型的偏离。一个格局的产生往往是多个过程的共同影响，植物种群的空间格局是多种因素共同造就。在单变量格局研究中，结合物种分布特点选择完全空间随机模型、托马斯模型以及异质托马斯模型等 3 个零模型来进行检验。在双变

量格局分析中，采用环形移位作为零模型。

1.6.1 完全空间随机模型

完全随机空间模型 (CSR) 是最简单、最常用的零模型，也称为均质泊松模型。一般通过完全空间随机模型所确定的模拟包迹线来检验目标种群的格局类型 (Jácome-Flores et al., 2016)。其中总体点密度 λ (强度)，即点的总数除以面积，是完全空间随机模型拟合下的期望值。由于空间格局的复杂性，仅通过完全空间随机模型的检验来分析特征格局时难以阐述复杂的生态过程。

1.6.2 托马斯模型

托马斯模型是一类相对简单的点过程模型，模型描述的是母体繁殖子代的过程所引起的集群分布，被证明适用于描述自然植物种群中的集群 (Jacquemyn et al., 2009)。托马斯模型的参数可以拟合到数据中，从而提供对观察到的模式特征的简洁描述，给出良好的拟合，并允许深入了解构成种群的过程。将异质托马斯模型与托马斯模型的拟合进行比较，可以分析与了解植物种群的空间格局是否存在异质性影响 (王皓等, 2023)。

1.6.3 环形位移

环形位移是在格局中每个点的坐标上添加一个固定的随机向量，然后将移位后的格局在一个环形上重新组装，进而使一个分量格局整体移位，保持两个物种的空间格局基本不变，但打破了它们的潜在联系 (Perea et al., 2021)。环形位移保留了移位格局内大部分的点间距离，重新组装的格局近似于观测到的单变量空间结构。

2 结果

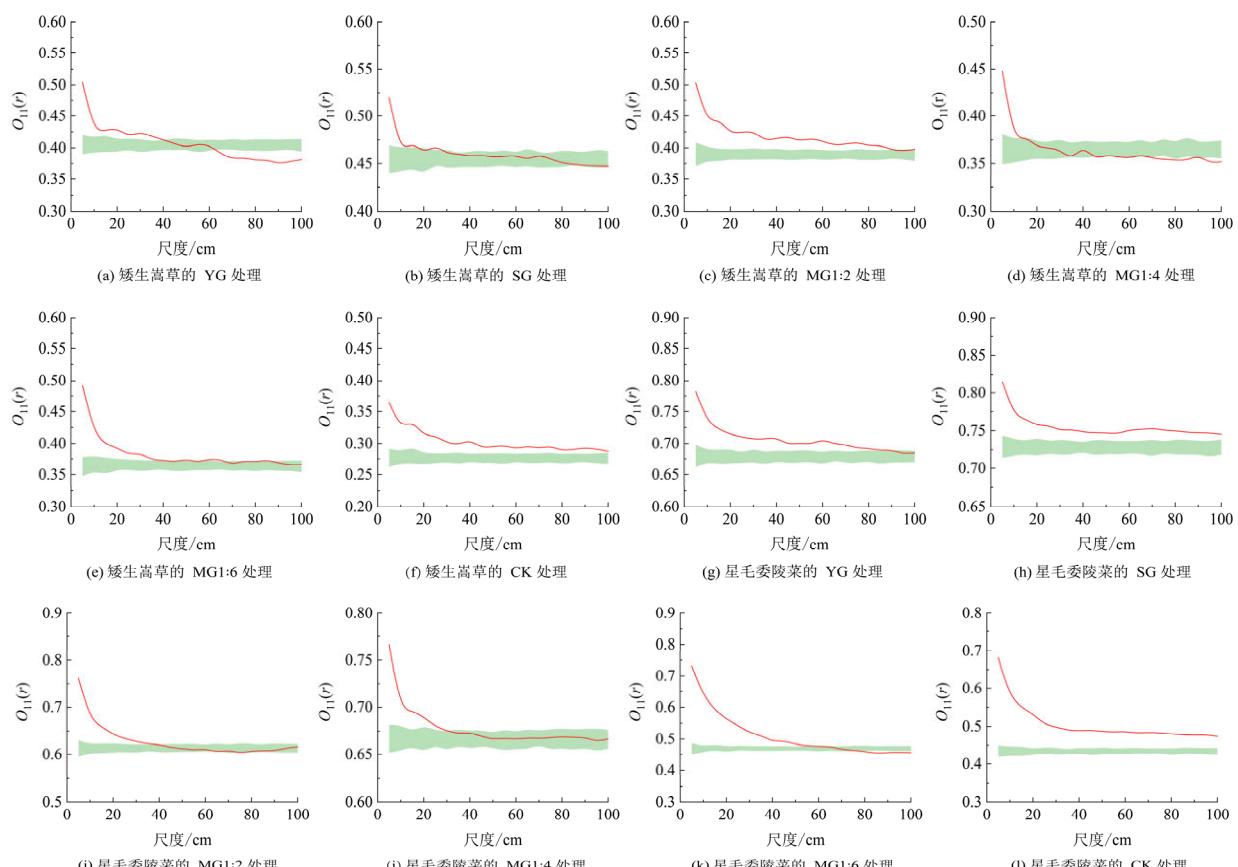
2.1 矮生嵩草的种群空间格局特征

基于完全空间随机模型的拟合分析发现，6 个处理中矮生嵩草种群的局部邻域密度比随机分布预期的高出 1.14—1.35 倍，其中 SG 处理 (0.52) 的局部邻域密度较随机分布预期提高最少，CK (0.36) 与 MG1:6 (0.49) 处理提高最多 (表 2, 图 1)。不同处理的 $O_{11}(r)$ 函数曲线随着尺度的增大，整体呈现下降趋势，并且强烈的集群在尺度 20—35 cm 时 $O_{11}(r)$ 函数曲线趋近于平缓，接近随机格局的预期，而 YG 处理在 15 cm 尺度时就趋近于平缓 (图 1)。6 个处理的矮生嵩草种群空间格局以集群分布为主，部分处理存在一定尺度范围的随机分布 (图 1)。通过对托马斯模型的拟合发现，除 MG1:4 外的其他处理在大尺度集群中都存在高密度的小尺度集群，属于嵌套双集群空间格局 (图 2)。只有 YG 与 MG1:4 等 2 个处理在大尺度上出现偏离模拟包迹线下限的情况。除 CK 处理外，MG1:2 处理中矮生嵩草种群

表2 基于完全空间随机模型、托马斯模型和异质托马斯模型的单变量分析
Table 2 Univariate analysis based on CSR, Thomas process and Inhomogeneous Thomas process

处理 ¹⁾	株数	完全空间随机模型				托马斯模型			
		λ ²⁾		Σ ³⁾		2σ ⁴⁾		ρA ⁵⁾	
		矮生嵩草	星毛委陵菜	矮生嵩草	星毛委陵菜	矮生嵩草	星毛委陵菜	矮生嵩草	星毛委陵菜
YG	1 457	2 444	0.40	0.68	3.14	2.77	6.27	5.53	320.54
SG	1 638	2 621	0.46	0.73	3.46	6.21	6.93	12.42	606.06
MG1:2	1 404	2 207	0.39	0.61	6.41	2.18	12.82	4.37	60.53
MG1:4	1 316	2 401	0.37	0.67	0.85	2.37	1.70	4.75	1 250.20
MG1:6	1 313	1 689	0.36	0.47	2.64	2.63	5.28	5.25	720.30
CK	995	1 561	0.28	0.43	9.43	6.47	18.86	12.94	101.34

1) 处理符号含义见表1。2) λ : 总体点密度, 即强度。3) σ : 集群尺度参数 (单位: cm)。4) 2σ : 典型集群的近似半径 (单位: cm)。5) A : 样方面积 (300 cm×300 cm); ρA : 集群的数量 (单位: 个)



处理符号含义见表1。图中红色实线表示实测数据, 绿色阴影表示模拟包迹线, 下同

图1 基于完全空间随机模型的点格局分析

Figure 1 Point-pattern analysis based on CSR

的集群半径 (12.82) 最大, 集群数量 (60.53) 最少 (表2)。当使用异质托马斯模型进行拟合时, 所有处理均未偏离模拟包迹线下限, 仅有 YG、SG 与 MG1:6 等3个处理还显示在大尺度集群中存在明显的小尺度集群信号 (图3)。

2.2 星毛委陵菜的种群空间格局特征

基于完全空间随机模型的拟合分析发现, 6个处理中星毛委陵菜种群的局部邻域密度比随机分布预期的高出 1.12—1.57 倍, 其中 SG 处理 (0.82) 的

局部邻域密度较随机分布预期提高最少, CK (0.68) 与 MG1:6 (0.73) 等 2 个处理提高最多 (表2, 图1)。不同处理的 $O_{11}(r)$ 函数曲线随着尺度的增大, 整体亦呈现下降趋势, 强烈集群在尺度 25—35 cm 时趋近于平缓, 接近随机格局的预期, 而 MG1:6 处理在 55 cm 尺度时才趋近于平缓 (图1)。6个处理的矮生嵩草种群空间格局亦是以集群分布为主, 部分处理存在随机分布 (图1)。通过对托马斯模型的拟合发现, 除 MG1:6 外的其他处理大尺度集群中都

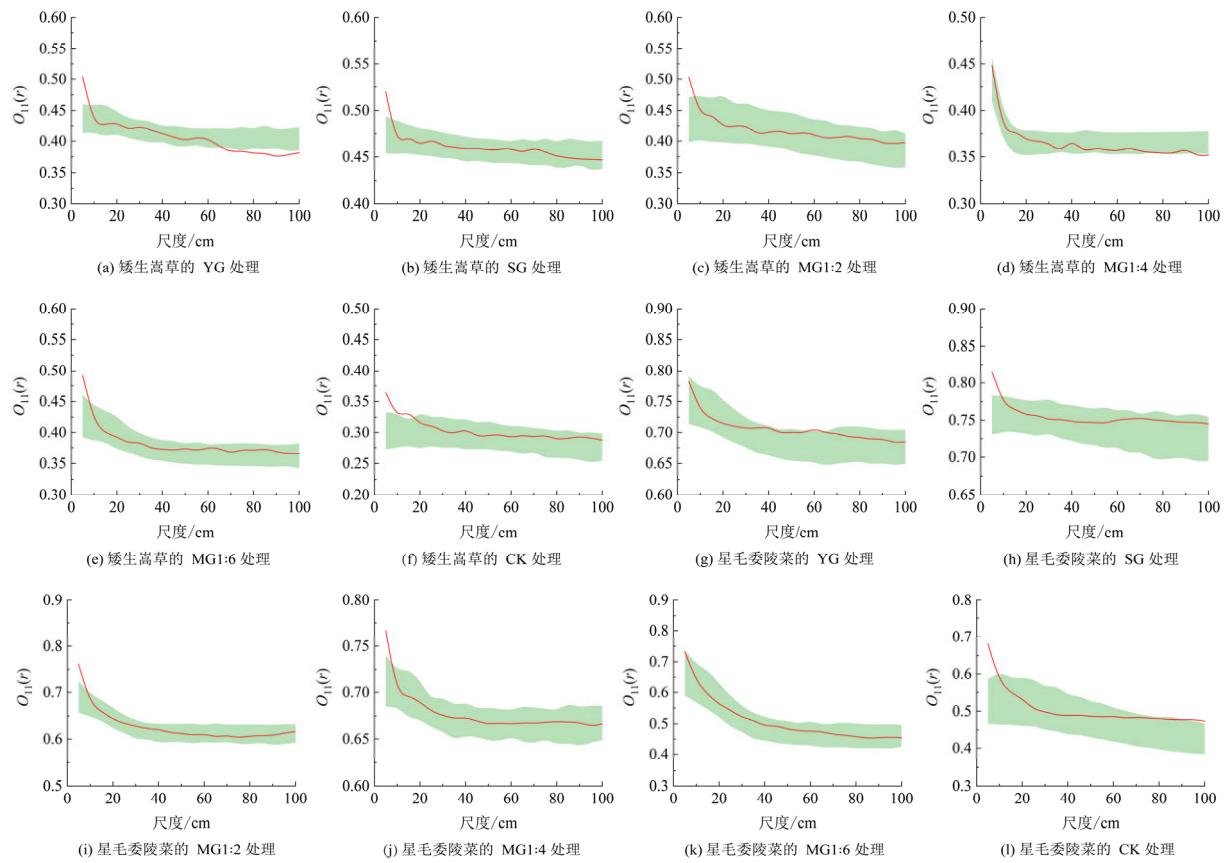


图 2 基于托马斯模型的点格局分析

Figure 2 Point-pattern analysis based on Thomas process

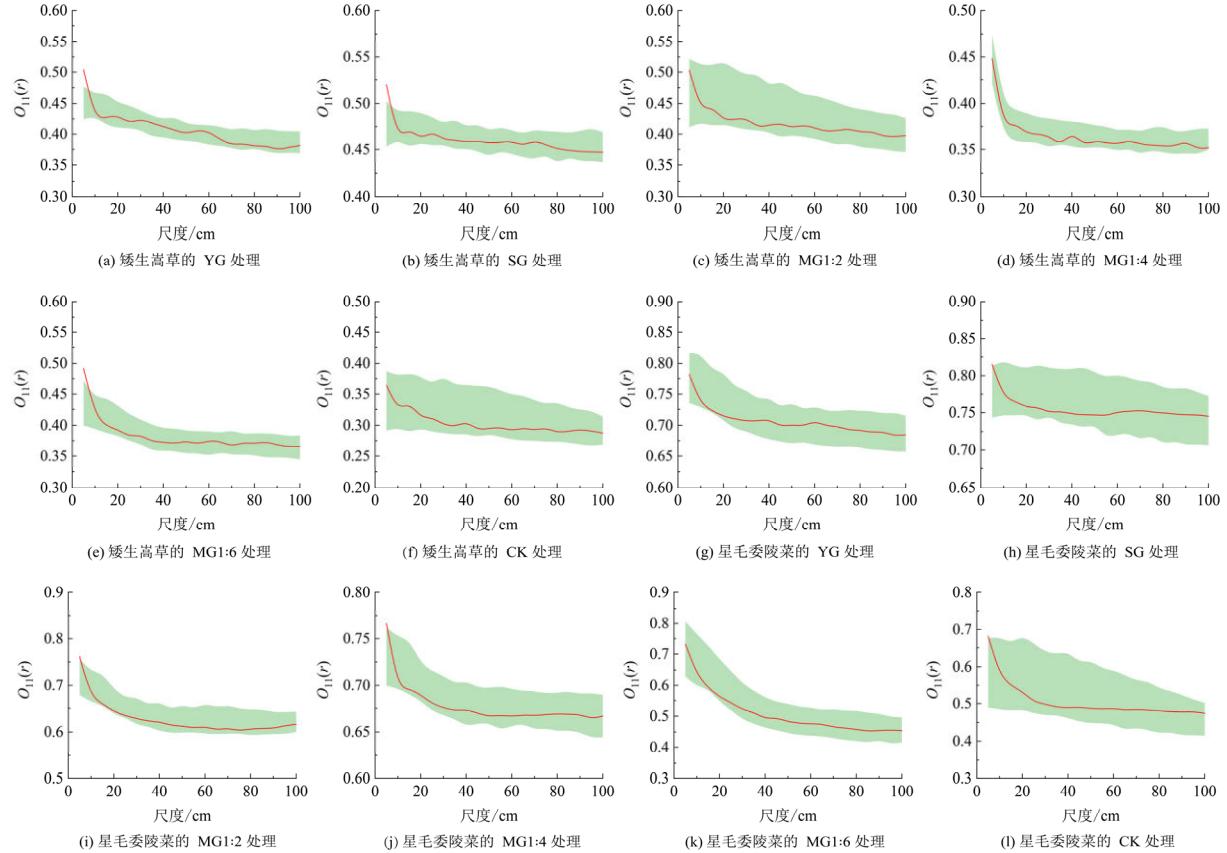


图 3 基于异质托马斯模型的点格局分析

Figure 3 Point-pattern analysis based on Inhomogeneous Thomas process

存在明显的小尺度集群信号，属于嵌套双集群空间格局（图2）。CK处理中星毛委陵菜具有最大的集群半径（12.42）与集群数量（157.26），其次是SG处理（表2）。而异质托马斯模型进行拟合时，仅YG与MG1:6等2个处理不存在小尺度的集群情况，但相比于托马斯模型的拟合，小尺度集群的尺度范围明显缩小（图3）。基于托马斯模型与异质托马斯模型下的所有处理都未出现偏离模拟包迹线下限的情况（图2，图3）。

2.3 矮生嵩草与星毛委陵菜的种间空间关联性

基于环形位移零模型，对中等放牧强度下不同放牧家畜组合的6个处理中矮生嵩草与星毛委陵菜的种间空间关联性进行点格局分析（图4）。在YG样地中，在2.5—11.1、60—100cm范围内偏离模拟包迹线下限呈现显著负关联，存在负相互作用。在11.1—60cm范围内处于模拟包迹线内呈现无关联，在22.6—60cm范围内几乎接近模拟包迹线下限。在SG样地中，在2.5—17.5cm范围内偏离模拟包迹线下限呈现显著负关联，存在负相互作用。在17.5—100cm范围内处于模拟包迹线内呈现无关联，在17.5—32.5cm范围内几乎接近模拟包迹线下限。在MG1:2样地中，在2.5—8.1cm范围内偏离模拟包迹线下限呈现显著负关联，存在负相互作用。在8.1—100cm范围内处于模拟包迹线内呈现无关联。在MG1:4样地中，在2.5—16.6cm范围内偏离模拟包迹线下限呈现显著负关联，存在负相互作用。在16.6

—100cm范围内处于模拟包迹线内呈现无关联，在16.6—32.3cm范围内几乎接近模拟包迹线下限。在MG1:6样地中，在2.5—14.8cm范围内偏离模拟包迹线下限呈现显著负关联，在52.5—62.6cm范围内偏离模拟包迹线上限呈现显著正关联，存在正相互作用。在14.8—52.5、62.6—100cm范围内处于模拟包迹线内呈现无关联，在42.4—52.5、62.6—72.4cm范围内几乎接近模拟包迹线上限。在CK样地中，在2.5—6.9cm范围内偏离模拟包迹线下限呈现显著负关联，存在负相互作用。在6.9—100cm范围内处于模拟包迹线内呈现无关联。

3 讨论

基于完全空间随机模型的拟合结果显示（图1），两个优势种的空间格局在小尺度上均表现为集群分布，且集群的强烈程度随尺度的增大呈下降趋势，这与刘明伟等（2024）的结果一致。物种在小尺度的集群分布受植物种群种子扩散策略的制约，本研究中种子扩散策略主要有以下两种：1) 无助力扩散（郭志文等，2017）。种子在母体上受重力影响自然脱落，分散于母体周围。同时，母体周边的微生境有助于新生个体的生长。2) 动物扩散（Chang et al., 2016）。家畜在采食植物的同时将植物种子吞食，经排泄形成粪种子库，具有活力的种子集中分布在粪便所在位点，借助粪便中的养分萌发生长。当扩散的种子萌发，在一定的尺度范围内呈现强烈

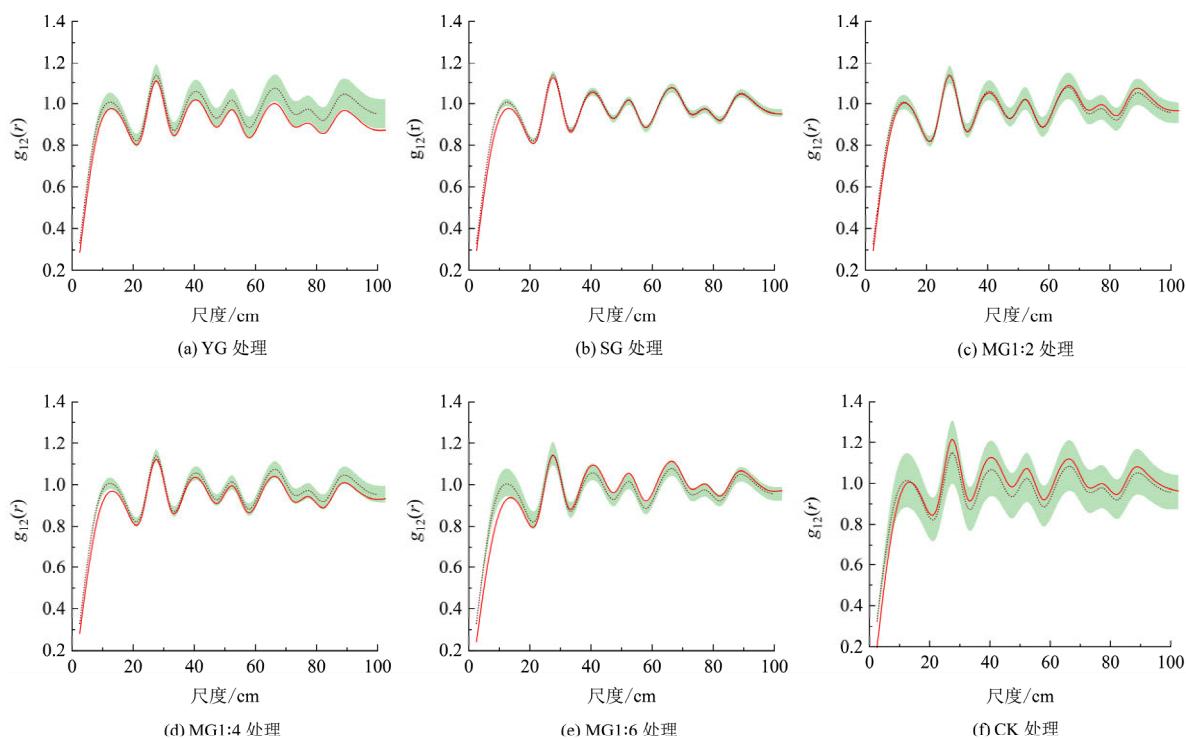


图4 基于环形移位零模型的种间空间关联性分析

Figure 4 Analysis of interspecific spatial correlation based on Toroidal-shift

的集群分布。而在种子域以外的尺度上新生植株减少，集群程度降低。两个物种种群的空间格局以集群分布为主，部分处理存在一定尺度范围的随机分布。除 CK 处理外，MG1:6 处理中矮生嵩草和星毛委陵菜的局部邻域密度较随机分布预期提升最多，密度效应较强，种内邻体竞争程度较其他处理更大（林华等，2017），相对不利于两个物种的生长繁殖。

选择托马斯模型与异质托马斯模型来进一步揭示集群分布的特征（图 2，图 3），结果显示两个优势种在整个研究尺度上均表现为集群分布，这与刘佳佳（2012）研究结果相一致。然而，矮生嵩草与星毛委陵菜的种内集群情况在不同处理之间存在差异。CK 处理中矮生嵩草的种群空间格局在研究尺度内整体符合异质托马斯模型呈集群分布，而 YG、SG、MG1:6 处理表现出嵌套双集群空间格局。CK 处理中星毛委陵菜的种群空间格局在研究尺度内表现为嵌套双集群空间分布格局，但 YG、MG1:6 处理在大尺度集群中不存在小尺度集群信号。与 CK 处理相比，放牧导致矮生嵩草与星毛委陵菜种群空间格局的集群半径降低、集群数量增加。这可能由于种群对放牧压力的适应性变化（王鑫厅等，2011；Wang et al., 2022），家畜会优先采食喜好植物有价值的幼嫩组织、果实、种子等部位（Shroff et al., 2008），通过排泄的粪种子库形成分散的小集群，并且倾向于采食呈集群分布的植物个体，对大集群的扩张产生制约作用。除 CK 处理外，MG1:2 处理的矮生嵩草种群与 SG 处理的星毛委陵菜的集群半径最大、集群数量最少（表 2）。种群的集群分布可以更好的适应环境并促进种间共存（张继义等，2004），有利于物种的生长繁殖。MG1:2 对矮生嵩草种群空间格局的影响程度低于其他放牧处理，而 YG 和 MG1:6 对星毛委陵菜种群空间格局的影响程度高于其他处理。除生境异质性外，由种子扩散引起的种群动态的空间效应也可能产生异质性格局（Wiegand et al., 2012；Shen et al., 2013）。排除生境异质性后，通过比较两个物种在托马斯模型与异质托马斯模型下空间格局的拟合情况发现，各处理在小尺度上仍存在异质性。因此，两个优势种在小尺度上的异质性主要源于其种子扩散导致的遗留效应。

种间空间关联在群落生态学中占有重要位置，群落各物种间的相互作用可以分为负关联、无关联和正关联（韩安霞等，2022）。基于环形移位零模型（图 4），矮生嵩草与星毛委陵菜种间在小尺度上表现为显著负关联，并随着尺度的增加转变为显著无关联，这与杨春亮等（2023）的研究结果相一致。物种间由于空间排挤、竞争、他感作用或不同的环境要求可能会导致负关联（张金屯，1995）。由于研

究地区为均质环境，故两个物种在小尺度上的负关联可能主要由以下两种机制共同作用：1) 种间竞争。由于矮生嵩草与星毛委陵菜在小尺度均呈强烈集群分布，植物个体间距较小，种间邻体竞争较强，对有限资源的竞争激烈，种间在小尺度上存在竞争关系（张世航等，2021）。2) 化感效应。星毛委陵菜是一种化感植物，对相邻植物种子萌发有显著的抑制作用，为其占据草地群落的优势地位起到了关键的控制作用（平晓燕等，2018）。随着尺度的增加，其种间空间关联由负关联转变为无关联，则是因为两个物种的分布随尺度增加而分离，降低了种群的相遇几率，表现为相互独立。同时种间对生存所需的空间和资源的竞争减弱，促使两个物种稳定共存，群落稳定性也会逐渐提升（胡刚等，2024）。与 CK 处理相比，两个物种种间关联在不同放牧处理中表现为负关联的尺度范围增大，其中 SG、MG1:4 和 MG1:6 尤为突出。此外，YG、SG 和 MG1:4 中表示矮生嵩草与星毛委陵菜种间关系的 $g_{12}(r)$ 函数曲线，在一定尺度范围上接近模拟包迹线下限，趋近于存在负关联。作为植物群落更新与发展重要资源的放牧家畜粪种子库（王树林等，2023），是导致两个物种之间的种间竞争在尺度上的延长的主要原因。由于藏羊排泄粪便呈散状分布，且粪便分布的范围大于牦牛，粪种子库分布的区域面积也更大。因此，与牦牛放牧相比，藏羊放牧时矮生嵩草与星毛委陵菜种间表现为负关联的尺度范围更大。MG1:6 处理在 52.5–62.6 cm 范围内存在正关联，且在 42.4–52.5 cm、62.6–72.4 cm 范围内也接近模拟包迹线上限，可能是由于混合放牧中藏羊数量过多产生的胁迫，两个物种在该尺度范围内存在正相互作用，产生了一定的互补性来增强群落的稳定性（王鑫厅，2014）。

4 结论

通过对中等放牧强度下不同放牧处理的矮生嵩草与星毛委陵菜的种群空间格局与种间空间关联性的分析发现，1) 各处理中两个优势种的种群空间格局受种子扩散策略的影响，均呈现小尺度的强烈集群，且随着尺度的增加，集群程度呈现下降趋势。2) 放牧改变了优势种的种群空间格局，使其小尺度上的集群程度降低，且优势种的种子扩散限制使其种群空间格局在小尺度上产生了异质性。3) 矮生嵩草与星毛委陵菜的种间空间关联性在小尺度上均存在显著负关联，随着尺度的增大，两个物种表现为相互独立。放牧导致两个优势种的种间空间关联性呈负关联的尺度范围增大，其中藏羊的影响高于牦牛。综上，矮生嵩草与星毛委陵菜的空间格局在放

牧下产生了适应性变化，其中牦牛藏羊 1:2 混牧处理是相对较好的放牧家畜组合，建议控制混合放牧中牦牛与藏羊的比例，减少混合放牧中藏羊的数目。

参考文献：

- CHANG N C, SU H H, LEE L L, 2016. Effects of dietary fiber on gut retention time in captive *Macaca cyclopis*, *Macaca fascicularis*, *Hylobates lar*, and *Pongo pygmaeus* and the germination of ingested seeds [J]. International Journal of Primatology, 37(6): 671-687.
- FRASER M D, 2018. Mixed-species grazing management to improve sustainability and biodiversity [J]. Revue Scientifique Et Technique (International Office of Epizootics), 37(1): 247-257.
- GETZIN S, WIEGAND T, WIEGAND K, et al., 2008. Heterogeneity influences spatial patterns and demographics in forest stands [J]. Journal of Ecology, 96(4): 807-820.
- ILLIAN J, PENTTINEN A, STOYAN H, et al., 2008. Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns[M]. Hoboken: John Wiley & Sons.
- JACQUEMYN H, WIEGAND T, VANDEPITTE K, et al., 2009. Multigenerational analysis of spatial structure in the terrestrial, food-deceptive orchid *Orchis mascula* [J]. Journal of Ecology, 97(2): 206-216.
- JÁCOME-FLORES M E, DELIBES M, WIEGAND T, et al., 2016. Spatial patterns of an endemic Mediterranean palm recolonizing old fields [J]. Ecology and Evolution, 6(23): 8556-8568.
- MULLER-LANDAU H C, WRIGHT S J, CALDERÓN O, et al., 2008. Interspecific variation in primary seed dispersal in a tropical forest [J]. Journal of Ecology, 96(4): 653-667.
- MARTÍNEZ I, WIEGAND T, GONZÁLEZ-TABOADA F, et al., 2010. Spatial associations among tree species in a temperate forest community in North-western Spain [J]. Forest Ecology and Management, 260(4): 456-465.
- PEREA A J, WIEGAND T, GARRIDO J L, et al., 2021. Legacy effects of seed dispersal mechanisms shape the spatial interaction network of plant species in Mediterranean forests [J]. Journal of Ecology, 109(10): 3670-3684.
- RODRÍGUEZ-PÉREZ J, WIEGAND T, TRAVESET A, 2012. Adult proximity and frugivore's activity structure the spatial pattern in an endangered plant [J]. Functional Ecology, 26(5): 1221-1229.
- SHROFF R, VERGARA F, MUCK A, et al., 2008. Nonuniform distribution of glucosinolates in *Arabidopsis thaliana* leaves has important consequences for plant defense [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 105(16): 6196-6201.
- SHEN G, HE F, WAAGEPETERSEN R, et al., 2013. Quantifying effects of habitat heterogeneity and other clustering processes on spatial distributions of tree species [J]. Ecology, 94(11): 2436-2443.
- SU Y J, GUO Q H, GUAN H C, et al., 2022. Human-climate coupled changes in vegetation community complexity of China since 1980s [J]. Earth's Future, 10(7): e2021EF002553.
- WIEGAND T, MOLONEY K, 2004. Rings, circles, and null-models for point-pattern analysis in ecology [J]. Oikos, 104(2): 209-229.
- WIEGAND T, MARTÍNEZ I, HUTH A, 2009. Recruitment in tropical tree species: Revealing complex spatial patterns [J]. The American Naturalist, 174(4): E106-E140.
- WIEGAND T, MOLONEY K A, 2013. Handbook of spatial point-pattern analysis in ecology [M]. Boca Raton: CRC Press.
- WANG Z, TOWNSEND P A, KRUGER E L, 2022. Leaf spectroscopy reveals divergent inter-and intra-species foliar trait covariation and trait-environment relationships across NEON domains [J]. New Phytologist, 235(3): 923-938.
- WIEGAND T, HUTH A, GETZIN S, et al., 2012. Testing the independent species' arrangement assertion made by theories of stochastic geometry of biodiversity [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 279(1741): 3312-3320.
- ZHANG L, GAO Y, LI J, et al., 2022. Effects of grazing disturbance of spatial distribution pattern and interspecies relationship of two desert shrubs [J]. Journal of Forestry Research, 33(2): 507-518.
- 冯斌, 杨晓霞, 刘文亭, 等, 2023. 暖季草场不同放牧方式对牦牛藏羊生产力的影响[J]. 草业学报, 32(12): 58-67.
- FENG B, YANG X X, LIU W T, et al., 2023. Effects of different livestock assembly on the productivity of yak and Tibetan sheep in warm-season pastures [J]. Acta Prataculturae Sinica, 32(12): 58-67.
- 郭志文, 郑景明, 2017. 用植物生活史性状预测种子扩散方式[J]. 生物多样性, 25(9): 966-971.
- GUO Z W, ZHENG J M, 2017. Predicting modes of seed dispersal using plant life history traits [J]. Biological Diversity, 25(9): 966-971.
- 韩安霞, 邱婧, 何春梅, 等, 2022. 秦岭皇冠优势灌木苦糖果的空间分布格局及种内种间关联[J]. 应用生态学报, 33(8): 2027-2034.
- HAN A X, QIU J, HE C M, et al., 2022. Spatial distribution patterns and intraspecific and interspecific associations of dominant shrub species *Lonicera fragrantissima* var. *lancifolia* in Huangguan of Qinling Mountains, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 33(8): 2027-2034.
- 胡刚, 庞庆玲, 胡聪, 等, 2024. 中亚热带喀斯特森林树木功能型的生态位特征[J]. 林业科学, 60(1): 1-11.
- HU G, PANG Q L, HU C, et al., 2024. Niche characterization of tree functional types in a central subtropical karst forest [J]. Scientia Silvae Sinicae, 60(1): 1-11.
- 刘佳佳, 2012. 青藏高原高寒草甸草本植物的空间格局及其形成机制[D]. 兰州: 兰州大学: 6-7.
- LIU J J, 2012. Spatial distribution patterns and the underlying mechanisms of the alpine meadow vegetation in Tibetan Plateau [D]. Lanzhou: Lanzhou University: 6-7.
- 林华, 陈双林, 郭子武, 等, 2017. 苦竹叶片性状及其异速生长关系的密度效应[J]. 林业科学研究, 30(4): 617-623.
- LIN H, CHEN S L, GUO Z W, et al., 2017. Allometric relationship among leaf traits in different stand density of *Pleioblastus amarus* [J]. Forest Research, 30(4): 617-623.
- 刘佳佳, 王芳草, 杨晓霞, 等, 2022. 混合放牧对高寒草地矮生嵩草生殖枝与营养枝性状的影响[J]. 草地学报, 30(9): 2231-2238.
- LIU W T, WANG F C, YANG X X, et al., 2022. Effects of the traits of reproductive and vegetative branches of *Kobresia humilis* under different herbivore assemblage grazing in alpine grassland [J]. Acta Agrestia Sinica, 30(9): 2231-2238.
- 刘明伟, 赵常明, 陈璐琳, 等, 2024. 神农架小叶青冈种群的空间分布格局及种内种间空间关联[J]. 应用生态学报, 35(4): 1033-1043.
- LIU M W, ZHAO C M, CHEN C L, et al., 2024. Spatial distribution patterns and intraspecific and interspecific spatial associations of *Quercus myrsinifolia* population in Shennongjia, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 35(4): 1033-1043.
- 马志波, 肖文发, 黄清麟, 等, 2017. 生态学中的点格局研究概况及其在国内的应用[J]. 生态学报, 37(19): 6624-6632.
- MAZ B, XIAO W F, HUANG Q L, et al., 2017. A review of point-pattern analysis in ecology and its application in China [J]. Acta Ecologica Sinica, 37(19): 6624-6632.
- 平晓燕, 王铁梅, 2018. 植物化感作用的生态学意义及在草地生态系统中的研究进展[J]. 草业学报, 27(8): 175-184.
- PING X Y, WANG T M, 2018. Ecological significance of plant allelopathy and progress in allelopathy research in grassland ecosystems [J]. Acta Prataculturae Sinica, 27(8): 175-184.
- 王鑫厅, 侯亚丽, 刘芳, 等, 2011. 羊草+大针茅草原退化群落优势种群空间点格局分析[J]. 植物生态学报, 35(12): 1281-1289.
- WANG X T, HOU Y L, LIU F, et al., 2011. Point-pattern analysis of dominant populations in a degraded community in *Leymus chinensis*+*Stipa grandis* steppe in Inner Mongolia, China [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 35(12): 1281-1289.
- 王鑫厅, 2014. 放牧胁迫下植物间的正相互作用及其与植物个体小型化和种群空间格局的关系[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学: 85-86.
- WANG X T, 2014. Effects of positive interactions on individual plant

- miniaturization and population spatial patterns under grazing stress among plants [D]. Hohhot: Inner Mongolia University: 85-86.
- 王旭丽, 2018. 家畜粪种子库特征及牦牛粪存留时间对高寒草地植被变化的作用[D]. 兰州: 兰州大学: 34-39.
- WANG X L, 2018. Characteristics of livestock dung seed bank and the effect of yak dung retention time on vegetation variation in alpine grassland [D]. Lanzhou: Lanzhou University: 34-39.
- 王芳草, 董全民, 冯斌, 等, 2023. 牦牛和藏羊单牧、混牧对高寒草地星毛委陵菜营养与生殖生长权衡的影响[J]. 草业科学, 40(7): 1866-1874.
- WANG F C, DONG Q M, FENG B, et al., 2023. Effects of single and mixed grazing of yak and Tibetan sheep on the balance between vegetative and reproductive growth of *Potentilla acaulis* in alpine grassland [J]. Pratacultural Science, 40(7): 1866-1874.
- 王皓, 梁钰, 周利杰, 等, 2023. 极小种群黄花绿绒蒿点格局分析[J]. 北京师范大学学报(自然科学版), 59(4): 637-643.
- WANG H, LAING Y, ZHOU L J, et al., 2023. Analysis of spot pattern of *Mecconopsis flavaescens* in very small population [J]. Journal of Beijing Normal University (Natural Science), 59(4): 637-643.
- 王树林, 侯扶江, 2023. 粪种子库的理论基础、影响因素和生态意义[J]. 生态学报, 43(11): 4369-4389.
- WANG S L, HOU F J, 2023. Theoretical basis, influencing factors and ecological significance of dung seedbank [J]. Acta Ecologica Sinica, 43(11): 4369-4389.
- 杨鹏, 何志, 胡军, 等, 2023. 种子传播提高生物多样性的机制[J]. 植物保护学报, 50(5): 1244-1253.
- YANG P, HE Z, HU J, et al., 2023. The mechanisms of seed dispersal in improving biodiversity [J]. Journal of Plant Protection, 50(5): 1244-1253.
- 杨春亮, 刘曼霞, 王千月, 等, 2023. 单户与联户放牧经营下草玉梅与嵩草种群空间格局及其关联性[J]. 生态环境学报, 32(4): 651-659.
- YANG C L, LIU M X, WANG Q Y, et al., 2023. Spatial pattern and correlation of populations of *Anemone rivularis* and *Kobresia myosuroides* under single-household management and multi-household management grazing patterns [J]. Ecology and Environmental Sciences, 32(4): 651-659.
- 张金屯, 1995. 植被数量生态学方法[M]. 北京: 中国科学技术出版社: 79-87.
- ZHANG J T, 1995. Quantitative ecological methods of vegetation [M]. Beijing: China Science and Technology Press: 79-87.
- 张继义, 赵哈林, 2004. 科尔沁沙地草地植被恢复演替进程中群落优势种群空间分布格局研究[J]. 生态学杂志, 23(2): 1-6.
- ZHANG J Y, ZHAO H L, 2004. Spatial patterns of main species of the grassland community in the recovering succession in Horqin sandy land [J]. Journal of Ecology, 23(2): 1-6.
- 张世航, 龚莉, 戈玉莹, 等, 2021. 不同密度下入侵植物北美车前生物量分配与异速生长关系[J]. 草业科学, 38(10): 1938-1949.
- ZHANG S H, GONG L, GE Y Y, et al., 2021. Biomass allocation and allometric relationships of the invasive plant species *Plantago virginica* grown at different densities [J]. Pratacultural Science, 38(10): 1938-1949.

Effects of Grazing Livestock Combination on Spatial Pattern of Dominant Species in Alpine Grassland around Qinghai Lake

XU Wei, DONG Quanmin, WANG Fangcao, ZHOU Qinyuan, SUN Caicai, LÜ Weidong, YANG Xiaoxia,
LIU Yuzhen, LIU Wenting*

Academy of Animal Husbandry and Veterinary Sciences, Qinghai University, Xining 810016, P. R. China

Abstract: The spatial patterns of plant communities are a prominent ecological research area. This study utilizes the adaptive management technology platform for the alpine grassland-livestock system established in 2014 to systematically analyze the effects of moderate grazing intensity livestock assemblages on the spatial patterns of the dominant species *Carex alatauensis* and *Potentilla acaulis* using spatial point pattern analysis methods. The results indicate the following, 1) Based on the complete spatial randomness model, both *Carex alatauensis* and *Potentilla acaulis* exhibited clumped distributions across all treatments, with the degree of clustering decreasing with scale. Under different grazing treatments, the local neighborhood density of *Carex alatauensis* and *Potentilla acaulis* increased compared to the expected random distribution, but to a lesser extent than that in CK (enclosure). 2) According to the Thomas and heterogeneous Thomas models, *Carex alatauensis* under the CK treatment exhibited a clumped distribution, whereas treatments with yak grazing (YG), sheep grazing (SG), and mixed grazing of yaks and sheep at a ratio of 1:6 (MG1:6) demonstrated a nested double-clump spatial pattern. For *Potentilla acaulis*, the CK treatment showed a nested double-clump spatial distribution pattern, whereas the YG and MG1:6 treatments did not exhibit small-scale signals within large-scale clusters. Compared with the CK treatment, grazing led to a reduction in clump radius and an increase in the number of clumps for the spatial patterns of both species, with heterogeneity observed at small scales. 3) Based on the ring displacement null model, the interspecific association between the two species showed a significant negative association at small scales, which transitioned to a significant nonassociation with increasing scales. Grazing increased the range of the negative association between the two dominant species at small scales, with sheep having a greater impact on the interspecific relationship than yaks. These results suggest that grazing regulates the intensity of intraspecific and interspecific neighbor competition by altering the spatial distribution of *Carex alatauensis* and *Potentilla acaulis* individuals, with mixed grazing of yaks and sheep at a 1:2 ratio to maintain the relative balance between dominant populations and grazing pressure.

Keywords: *Carex alatauensis*; *Potentilla acaulis*; combination of grazing livestock; point-pattern analysis; spatial pattern; interspecific spatial association