

DOI:10.11686/cyxb2025259

<http://cyxb.magtech.com.cn>

滕玉风, 马剑, 陈斌, 等. 祁连山北麓高山草甸高原鼠兔鼠丘退化区芽库特征研究. 草业学报, 2026, 35(8): 182—192.

TENG Yu-feng, MA Jian, CHEN Bin, *et al.* Characteristics of the bud bank in and around plateau pika mounds in the alpine meadow on the northern slopes of the Qilian Mountains. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(8): 182—192.

# 祁连山北麓高山草甸高原鼠兔鼠丘退化区芽库特征研究

滕玉风<sup>1,2</sup>, 马剑<sup>1,2</sup>, 陈斌<sup>1,2</sup>, 鲁延芳<sup>1,2</sup>, 李静<sup>1,2</sup>, 李星<sup>1,2</sup>, 李宁<sup>1,2</sup>, 李鸿儒<sup>1,2</sup>

(1. 张掖市林业科学研究院, 甘肃 张掖 734000; 2. 张掖市林业科学研究院协同创新基地, 甘肃 张掖 734000)

**摘要:**为探究祁连山北麓高山草甸不同恢复年限高原鼠兔鼠丘及其边缘区地上植被和地下芽库特征变化规律,以祁连山北麓高寒草甸高原鼠兔鼠丘为研究对象,设置新鼠丘、旧鼠丘、废弃鼠丘和原生植被(对照)4个恢复年限,结果表明:1)鼠丘地下芽库有分蘖芽、根茎芽、根蘖芽3种芽类型,主要以根茎芽和分蘖芽为主;2)随着鼠丘恢复年限的增加,在鼠丘空斑内定居的植物种逐渐增多,各恢复年限鼠丘地上植被的物种丰富度、植被盖度、植株密度和鼠丘地下芽库物种数、地下芽总密度变化趋势一致,均为新鼠丘<旧鼠丘<废弃鼠丘<原生植被(对照),且不同恢复年限的鼠丘之间存在极显著差异;3)不同恢复年限鼠丘边缘区地上植被的物种丰富度、植被盖度、植株密度和地下芽库物种数、地下芽总密度差异不显著,鼠丘边缘区植被特征和原生植被基本一致;4)鼠丘地下芽库物种数与鼠丘边缘区地下芽库物种数呈极显著正相关( $P<0.01$ ),鼠丘地上植被物种丰富度、植被盖度、植株密度与鼠丘地下芽库物种数、总芽密度、分蘖芽密度、根茎芽密度均呈极显著正相关,与鼠丘边缘区地下芽库总芽密度、分蘖芽密度呈正相关,但与鼠丘边缘区地下芽库根茎芽密度呈极显著负相关。祁连山北麓高寒草甸气温较低,雨水丰富,鼠丘出现后,改变了草地原有的竞争相对强度,使植被通过调控鼠丘及其边缘区地下芽库组成(比例)最终实现草地植被自然恢复更新,对草地植物群落结构与动态乃至生态系统功能产生了深远影响。

**关键词:**高山草甸;高原鼠兔;鼠丘退化区;芽库特征

## Characteristics of the bud bank in and around plateau pika mounds in the alpine meadow on the northern slopes of the Qilian Mountains

TENG Yu-feng<sup>1,2</sup>, MA Jian<sup>1,2</sup>, CHEN Bin<sup>1,2</sup>, LU Yan-fang<sup>1,2</sup>, LI Jing<sup>1,2</sup>, LI Xing<sup>1,2</sup>, LI Ning<sup>1,2</sup>, LI Hong-ru<sup>1,2</sup>

1. Zhangye Academy of Forestry, Zhangye 734000, China; 2. Collaborative Innovation Base of Zhangye Academy of Forestry, Zhangye 734000, China

**Abstract:** The aim of this work was to explore the pattern of changes in aboveground vegetation and the characteristics of the underground bud bank in plateau pika (*Ochotona curzoniae*) mounds and their peripheries after different restoration periods in the alpine meadow at the northern slope of the Qilian Mountains. Analyses of aboveground vegetation and the underground bud bank were conducted for plateau pika mounds at four stages of restoration; new mounds, old mounds, abandoned mounds, and native vegetation (as the control). The results show that: 1) The underground bud bank of the mounds included three types of buds, namely tiller buds, rhizome buds, and root sprout buds, with rhizome buds and tiller buds being the dominant types. 2) The number of plant species colonizing the bare patches of the mounds gradually increased as the restoration period for the mounds became

收稿日期:2025-06-26;改回日期:2025-10-13

基金项目:甘肃省科技计划(25JRRG043),甘肃省陇原青年英才项目,甘肃省林业和草原科技计划(2018kj019;2020kj005)资助。

作者简介:滕玉风(1973—),女,甘肃靖远人,正高级工程师。E-mail: lkytyf@126.com

longer. The species richness, vegetation cover, and plant density of the aboveground vegetation, as well as the number of species and total density of the underground bud bank in the mounds showed the same trends across different restoration stages; that is, new mounds < old mounds < abandoned mounds < native vegetation (control). Moreover, there were extremely significant differences in the values of those parameters among the mounds at different restoration stages; 3) For the peripheral areas of the mounds, there were no significant differences in the species richness, vegetation cover, or plant density of the aboveground vegetation, nor were there significant differences in the number of species and total density of the underground bud bank among mounds at different stages of restoration, and the vegetation characteristics of the mound edge areas were consistent with those of the native vegetation; 4) The number of species in the underground bud bank of the mounds was extremely significantly and positively correlated with that in the underground bud bank of the mound edge areas. The species richness, vegetation coverage, and plant density of the aboveground vegetation in the mounds were extremely significantly and positively correlated with the number of species, total bud density, number of tiller buds, and number of rhizome buds in the underground bud bank in the mounds; positively correlated with the total bud density and number of tiller buds of the underground bud bank in the mound edge areas; and extremely significantly and negatively correlated with the number of rhizome buds of the underground bud bank in the mound peripheries. The alpine meadow at the northern slope of the Qilian Mountains has relatively low temperatures and abundant precipitation. The presence of pika mounds alters the original relative competition intensity of the grassland, allowing for natural restoration of vegetation and renewal of grassland vegetation by regulating the composition (proportion) of the underground bud bank in the mounds and their peripheries. This has a profound impact on the structure and dynamics of grassland plant communities and on ecosystem functions.

**Key words:** alpine meadow; plateau pika; mound degraded area; bud bank characteristics

高寒草甸是祁连山高海拔地区主要的草地类型之一,主要由多年生耐寒且低矮的莎草科植物构成,其地表至土层 10 cm 左右有一层由致密的植物根系组成的草甸层,很难被自然侵蚀,除非受到家畜、啮齿动物和人为的物理破坏<sup>[1-4]</sup>。高原鼠兔(*Ochotona curzoniae*)是兔形目(Lagomorpha)鼠兔科(Ochotonidae)鼠兔属(*Ochotona*)的小型啮齿草食动物。主要分布于青海、西藏、甘肃、四川西北部、新疆南部等地,广泛栖息于海拔 3100~5200 m 的高山草原、草甸草原、高寒草甸及高寒荒漠等地带。高原鼠兔是高寒草甸生态系统的重要组成部分,主要通过采食、刈割、排泄、挖掘和造就裸斑等多种行为干扰高寒草甸<sup>[5]</sup>,形成大量镶嵌于高寒草甸内的特殊微斑块<sup>[6]</sup>——鼠丘,对草地生态系统产生了强烈的扰动作用,引起植物群落逆向或正向演变。诸多研究表明,高原鼠兔通过挖掘和堆积土壤,形成覆盖于地表的鼠丘,改变了土壤的理化性质和局部微地形<sup>[7-12]</sup>,在降水淋洗、雨滴打实和冻融等过程的影响下,鼠丘表面形成物理结皮,相对草地的高度逐渐降低,鼠丘表层植物生长也逐渐恢复,最终形成与原生草地植被盖度相近、物种类型多为杂草的次生草地<sup>[13-14]</sup>。

芽库是营养繁殖的潜在来源,是所有潜在用于营养繁殖的芽的集合<sup>[15-16]</sup>。芽库在草原植被的恢复演替中起着不可取代的作用。很多生态系统在受到破坏性干扰后,生物量的恢复与生态系统的重建主要依赖芽库<sup>[17]</sup>。北美高草草原经过火烧的干扰之后,99% 的植被更新来源于芽库,只有不到 1% 的植被更新来自种子库<sup>[17-18]</sup>。王俊炜<sup>[19]</sup>研究发现,在松嫩平原植被恢复更新及群落的自然恢复演替中,芽库有极其重要的作用和地位。Benson 等<sup>[20]</sup>、陶金等<sup>[21]</sup>指出,在以多年生草本植物为主的草地生态系统中,地下芽库是地上植被更新的主要繁殖体来源。天然草地植物的地下芽主要包括分蘖芽、根茎芽、根蘖芽和鳞茎芽等<sup>[5]</sup>。已有研究分析了高原鼠兔干扰对禾草类植物地下芽库的影响和高原鼠兔干扰生境内土壤种子库的异质性,研究了高原鼠兔不同程度干扰下植物地下芽库和土壤种子库特征对植物群落组分和生物量的贡献<sup>[22]</sup>,然而,关于高原鼠兔鼠丘退化区及鼠丘边缘区地下芽库变化特征以及地下芽库对鼠丘退化区植物种群更新的贡献尚不明确。

本研究以不同恢复年限高山草甸高原鼠兔鼠丘退化区地上植被及地下芽库动态变化为依据,探讨了鼠丘形成后植物地下芽库及地上再生植株数量特征、组成及变化规律,以期明确芽库在鼠丘退化区草地生态系统中的恢复再生机制,更好地促进退化草地科学管理,推进植被恢复重建。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于河西走廊中段、祁连山北麓甘肃省张掖市肃南裕固族自治县大河乡大岔村高寒草甸草原区,地理位置为 $99^{\circ}01' - 100^{\circ}03' E$ ,  $38^{\circ}03' - 38^{\circ}50' N$ ,海拔3690~3740 m。属半湿润山地草原气候区,年平均气温 $0 \sim 3^{\circ}C$ ,无霜期90~120 d,年日照时数2680 h,年降水量150~300 mm。植被类型为高寒草甸,植物优势种为高山嵩草(*Carex parvula*),次优势种为无穗柄藁草(*C. ivanoviae*),主要伴生种为高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)、丛生钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana* var. *caespitosa*)和小大黄(*Rheum pumilum*)等。

### 1.2 样地调查与取样

**1.2.1 试验设计** 高原鼠兔营家族式生活,具有一定的巢域面积,活动半径不超过25 m<sup>[23-24]</sup>。其栖息地在高寒草甸上呈片状分布<sup>[1]</sup>。本研究涉及的高原鼠兔危害区,具有相同的小气候、植被类型和地形地貌,没有家畜放牧,无其他掘洞式哺乳动物出现。为避免同一区域内不同家族的高原鼠兔相互干扰,样地间距设置为1000 m,样地面积50 m×50 m。在每个样地内选择与新鼠丘大小和面积接近的不同年限鼠丘各1个,新鼠丘大小为50 cm×50 cm。不同年限鼠丘分3种类型:新鼠丘(new mound, NM, 覆盖新鲜掘出的土)、旧鼠丘(old mound, OM, 没有新鲜掘出的土,有少量新生植被,洞口仍在利用)和废弃鼠丘(abandoned mound, AM, 洞口被废弃,裸斑上覆盖大量植被)<sup>[1-2]</sup>,以原生植被(native vegetation)为对照(CK)。

**1.2.2 芽库及地上植被调查** 2024年8月,采用单位面积挖掘取样法进行芽库调查。选定不同恢复年限的鼠丘,在上方用铁丝布设方形样方,大小与新鼠丘一致,均为50 cm×50 cm;在样方的旁边,以样方的一条边线作为鼠丘边缘区样方的一条边,向草地方向布设宽度30 cm、长度50 cm的样方,4个方位的鼠丘边缘区样方大小均为30 cm×50 cm。从鼠丘边缘开始手动翻挖,挖掘深度30 cm,分别调查鼠丘样方和鼠丘边缘区样方。采样时将地下部分和地上植株一并挖取,并保持连接完整,带回实验室用清水轻轻冲洗干净泥土后进行地下芽库鉴定与统计<sup>[4]</sup>,在每个类型鼠丘样方、鼠丘边缘区样方和对照样方内,记录地上植被所有植株种类、株数、高度、盖度;在解剖显微镜(尼康SMZ745,日本)下,根据芽形态和芽所附着根系的形态鉴定芽库类型,调查地下芽库植物构成、芽的类型及数量等指标。

单子叶植物株数以样方中出现的聚丛数计数,双子叶植物以样方中出现的总株数计数。根据地下芽着生的位置分类:植物分蘖芽为丛生植物和根茎植物地上枝条基部的腋芽,根茎芽为根茎植物根茎节上的腋芽或顶芽,根蘖芽为一年生植物和两年生植物根系上的不定芽<sup>[5,25]</sup>。分别统计每株植物的分蘖芽、根茎芽和根蘖芽数量。每个类型重复3次,即每个类型调查鼠丘样方3个、鼠丘边缘区样方12个,对照3个(对照与每个类型鼠丘样方大小一致)。

### 1.3 数据处理与分析

各植物种的中文名、拉丁学名、科、属等信息参考中国植物志(<https://www.plantplus.cn>)。

采用物种丰富度、植被盖度、植株密度反映地上植被特征。物种丰富度指样地内所有样方中累次出现的植物物种数;植被盖度指植物地上部分垂直投影的面积占地面的比率;植株密度指样方内单位面积上的植株个数,单位为个·m<sup>-2</sup>。

数据采用Microsoft Excel 2019整理后,计算平均值和标准误。草地的芽库数采用SPSS 27.0软件进行单因素方差分析(ANOVA),分析比较不同年限鼠丘地上植被物种丰富度、植被盖度、植株密度和鼠丘及其边缘区地下芽库的差异,用Duncan进行多重比较, $P < 0.01$ 表示差异极显著, $P < 0.05$ 表示差异显著;不同年限鼠丘地下芽库、地上植被与鼠丘边缘区地下芽库、地上植被的相互关系采用Pearson相关分析。

2 结果与分析

2.1 鼠丘地上植被组成及地下芽库类型

2024 年 8 月,对各年限鼠丘地上植被种类及地下芽库调查发现,鼠丘上生长的植物种较少,仅 14 种植物,隶属于 9 科 11 属。除刺芒龙胆(*Gentiana aristata*)为一年生草本植物外,其余均为多年生草本。草本植物的地下芽库组成主要有根茎芽、分蘖芽、根蘖芽 3 种类型,丛生钉柱委陵菜、小大黄、高山唐松草以根蘖芽为主,早熟禾(*Poa annua*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、密花棘豆(*Oxytropis imbricata*)、刺芒龙胆以分蘖芽为主,西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*)、米蒿(*Artemisia dalai-lamae*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)以根茎芽为主,只有无穗柄藁草、等齿委陵菜(*Potentilla simulatrix*)、肉果草(*Lancea tibetica*)既有分蘖芽又有根茎芽,说明祁连山北麓高寒草甸区草本植物以根茎、分蘖和根蘖方式繁殖扩展(表 1)。此外,调查发现,高山嵩草在 8 月份调查时只有地上部分,而地下部分只有根系却无地下芽出现。

表 1 鼠丘地上植被组成及其地下芽库类型

Table 1 Composition of aboveground vegetation and types of underground bud banks in the mound

| 序号<br>No. | 植物种<br>Plant species                                  | 科<br>Family          | 属<br>Genus               | 生活型<br>Life form | BBT   |
|-----------|-------------------------------------------------------|----------------------|--------------------------|------------------|-------|
| 1         | 无穗柄藁草 <i>C. ivanoviae</i>                             | 莎草科 Cyperaceae       | 藁草属 <i>Carex</i>         | PH               | RB、TB |
| 2         | 高山嵩草 <i>C. parvula</i>                                | 莎草科 Cyperaceae       | 藁草属 <i>Carex</i>         | PH               | —     |
| 3         | 等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i>                            | 蔷薇科 Rosaceae         | 委陵菜属 <i>Potentilla</i>   | PH               | RB、TB |
| 4         | 丛生钉柱委陵菜 <i>P. saundersiana</i> var. <i>caespitosa</i> | 蔷薇科 Rosaceae         | 委陵菜属 <i>Potentilla</i>   | PH               | RSB   |
| 5         | 早熟禾 <i>P. annua</i>                                   | 禾本科 Poaceae          | 早熟禾属 <i>Poa</i>          | PH               | TB    |
| 6         | 冰草 <i>A. cristatum</i>                                | 禾本科 Poaceae          | 冰草属 <i>Agropyron</i>     | PH               | TB    |
| 7         | 西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i>                             | 蓼科 Polygonaceae      | 蓼属 <i>Polygonum</i>      | PH               | RB    |
| 8         | 小大黄 <i>R. pumilum</i>                                 | 蓼科 Polygonaceae      | 大黄属 <i>Rheum</i>         | PH               | RSB   |
| 9         | 米蒿 <i>A. dalai-lamae</i>                              | 菊科 Asteraceae        | 蒿属 <i>Artemisia</i>      | PH               | RB    |
| 10        | 矮火绒草 <i>L. nanum</i>                                  | 菊科 Asteraceae        | 火绒草属 <i>Leontopodium</i> | PH               | RB    |
| 11        | 肉果草 <i>L. tibetica</i>                                | 玄参科 Scrophulariaceae | 肉果草属 <i>Lancea</i>       | PH               | RB、TB |
| 12        | 高山唐松草 <i>T. alpinum</i>                               | 毛茛科 Ranunculaceae    | 唐松草属 <i>Thalictrum</i>   | PH               | RSB   |
| 13        | 密花棘豆 <i>O. imbricata</i>                              | 豆科 Fabaceae          | 棘豆属 <i>Oxytropis</i>     | PH               | TB    |
| 14        | 刺芒龙胆 <i>G. aristata</i>                               | 龙胆科 Gentianaceae     | 龙胆属 <i>Gentiana</i>      | AH               | TB    |

PH: 多年生草本 Perennial herb; AH: 一年生草本 Annual herb; BBT: 芽库类型 Bud bank type; RB: 根茎芽 Rhizome bud; TB: 分蘖芽 Tiller bud; RSB: 根蘖芽 Root sucker bud.

2.2 不同年限鼠丘地上植被变化特征

不同年限之间鼠丘地上植被的物种丰富度、植被盖度、植株密度均存在差异,变化趋势(表 2 和 3)为:新鼠丘<旧鼠丘<废弃鼠丘<原生植被(对照)。在各年限鼠丘中新鼠丘的地上植被物种丰富度、植被盖度和植株密度最低,分别为 2、3、10% 和 104.00 个·m<sup>-2</sup>;而旧鼠丘均高于新鼠丘,与新鼠丘呈极显著差异( $P<0.01$ );废弃鼠丘与旧鼠丘相比,植被盖度、植株密度均极显著高于旧鼠丘( $P<0.01$ ),物种丰富度显著高于旧鼠丘( $P<0.05$ );原生植被(对照)的物种丰富度与废弃鼠丘差异不显著( $P>0.05$ ),植被盖度呈显著差异( $P<0.05$ ),植株密度呈极显著差异( $P<0.01$ )。

不同年限鼠丘样方地上植被物种丰富度、植被盖度、植株密度,鼠丘样方地下芽库物种数、总芽密度、根茎芽密度、分蘖芽密度、根蘖芽密度的方差值  $F$  均大于  $F_{0.01}$ (表 3),显示不同年限之间鼠丘地上植被及地下芽库差异极显著。

表2 不同年限鼠丘地上植被特征

Table 2 Characteristics of aboveground vegetation in mound of different ages

| 鼠丘<br>Mound | 植物种<br>Plant species                                                                                                                                                                                                              | SR           | VC<br>(%)    | PD<br>(No. · m <sup>-2</sup> ) |
|-------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------|--------------|--------------------------------|
| NM          | 无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i>                                                                                                                                                                             | 2.00±0.58aA  | 3.10±0.38aA  | 104.00±0.57aA                  |
| OM          | 无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i> 、高山嵩草 <i>C. parvula</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i>                                                                                                   | 5.00±0.58bB  | 65.30±0.35bB | 1501.00±3.06bB                 |
| AM          | 无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i> 、高山嵩草 <i>C. parvula</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、早熟禾 <i>P. annua</i>                                                     | 7.00±0.57cBC | 97.40±0.63cC | 4308.00±1.15cC                 |
| CK          | 无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、丛生钉柱委陵菜 <i>P. saundersiana</i> var. <i>caespitosa</i> 、高山嵩草 <i>C. parvula</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、早熟禾 <i>P. annua</i> 、刺芒龙胆 <i>G. aristata</i> | 8.00±0.57cC  | 99.80±0.11dC | 4672.00±34.06dD                |

NM: 新鼠丘 New mound; OM: 旧鼠丘 Old mound; AM: 废弃鼠丘 Abandoned mound; CK: 原生植被 Native vegetation; SR: 物种丰富度 Species richness; VC: 植被盖度 Vegetation coverage; PD: 植株密度 Plant density; 同列不同小写字母表示差异显著 ( $P<0.05$ ), 不同大写字母表示差异极显著 ( $P<0.01$ ) Different lowercase letters in the same column indicate significantly different ( $P<0.05$ ), and different uppercase letters indicate extremely significantly different ( $P<0.01$ ); 下同 The same below.

表3 不同年限鼠丘地上植被及地下芽库特征方差分析

Table 3 Analysis of variance for characteristics of aboveground vegetation and underground bud bank on mound of different ages

| 变异来源<br>SOV | 地上植被 The aboveground vegetation |         |            |            | 地下芽库 The underground bud bank |         |            |           |             |          | $F_{0.05}$ | $F_{0.01}$ |
|-------------|---------------------------------|---------|------------|------------|-------------------------------|---------|------------|-----------|-------------|----------|------------|------------|
|             | df                              | SR      | VC         | PD         | df                            | SN      | Total      | RBD       | TBD         | RSBD     |            |            |
| BG          | 3                               | 28.00** | 11907.19** | 16664.43** | 3                             | 99.00** | 34336.99** | 4912.07** | 216232.75** | 117.87** | 4.07       | 7.59       |
| WG          | 8                               |         |            |            | 8                             |         |            |           |             |          |            |            |
| 总和 Sum      | 11                              |         |            |            | 11                            |         |            |           |             |          |            |            |

SOV: Source of variation; SN: 物种数 Species number; Total: 总芽密度 Total bud density; RBD: 根茎芽密度 Rhizome bud density; TBD: 分蘖芽密度 Tiller bud density; RSBD: 根蘖芽密度 Root sucker bud density; BG: 组间 Between groups; WG: 组内 Within groups; \*:  $P<0.05$ ; \*\*:  $P<0.01$ ; 下同 The same below.

2.3 不同年限鼠丘地下芽库变化特征

不同年限鼠丘地下芽库物种数的变化趋势与地下芽总密度一致,均为新鼠丘<旧鼠丘<废弃鼠丘<原生植被(对照),且地下芽总密度存在极显著差异( $P<0.01$ ,表4)。新鼠丘地下总芽密度为1901.33个·m<sup>-2</sup>,旧鼠丘地下总芽密度为3653.33个·m<sup>-2</sup>,废弃鼠丘地下总芽密度为6127.00个·m<sup>-2</sup>,原生植被(对照)地下总芽密度为6612.00个·m<sup>-2</sup>;与新鼠丘相比,旧鼠丘、废弃鼠丘地下芽库总密度分别提高了92.1%和222.2%,同时地下芽库植物种数量随恢复年限增加也呈递增现象,地下芽库植物种数量由新鼠丘的2种植物增长到旧鼠丘的7种植物,再增长到废弃鼠丘的8种植物,而原生植被(对照)地下芽库物种数与废弃鼠丘一致。

研究区内的高原鼠兔鼠丘地下芽库中根茎芽占据优势地位(表4),其次为分蘖芽,根蘖芽密度最低。新鼠丘地下芽库由以根茎芽兼分蘖芽扩繁为主的无穗柄薹草、等齿委陵菜2种植物组成,且根茎芽密度远高于分蘖芽;旧鼠丘地下芽库有7种植物种,分别是以根茎芽兼分蘖芽扩繁为主的无穗柄薹草、等齿委陵菜,以分蘖芽扩繁为主的早熟禾、冰草,以根蘖芽扩繁为主的高山唐松草、小大黄,以及以根茎芽扩繁为主的西伯利亚蓼组成,且根茎芽占据优势地位,根茎芽密度是分蘖芽的2.38倍,是根蘖芽49.75倍;废弃鼠丘地下芽库共有8种植物种,分别是以根茎芽兼分蘖芽扩繁为主的无穗柄薹草、肉果草,以分蘖芽扩繁为主的早熟禾、冰草、密花棘豆,以根蘖芽扩繁为主的小大黄,以及以根茎芽扩繁为主的米蒿、西伯利亚蓼组成,且根茎芽占据优势地位,其次为分蘖芽,根茎芽密度是分蘖芽的1.18倍,根蘖芽密度最低,仅为3个·m<sup>-2</sup>;原生植被地下芽库有8种植物种,分别是以根茎芽兼分

表 4 不同年限鼠丘地下芽库特征

Table 4 Characteristics of underground bud bank in mound of different ages

| 鼠丘<br>Mound | 植物种<br>Plant species                                                                                                                                                                                                              | SN              | Total<br>(No. · m <sup>-2</sup> ) | RBD<br>(No. · m <sup>-2</sup> ) | TBD<br>(No. · m <sup>-2</sup> ) | RSBD<br>(No. · m <sup>-2</sup> ) |
|-------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------------|-----------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| NM          | 无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i>                                                                                                                                                                             | 2.00±<br>0.00aA | 1901.33±<br>0.88aA                | 1838.00±<br>2.08aA              | 63.33±<br>1.45aA                | 0.00±<br>0.00aA                  |
| OM          | 无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i> 、早熟禾 <i>P. annua</i> 、高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、冰草 <i>A. cristatum</i>                                                     | 7.00±<br>0.57bB | 3653.33±<br>7.22bB                | 2537.00±<br>3.21bB              | 1065.33±<br>1.76bB              | 51.00±<br>4.51cC                 |
| AM          | 无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、肉果草 <i>L. tibetica</i> 、米蒿 <i>A. dalai-lamae</i> 、密花棘豆 <i>O. imbricata</i> 、西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、冰草 <i>A. cristatum</i> 、早熟禾 <i>P. annua</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i>                              | 8.00±<br>0.57cB | 6127.00±<br>21.70cC               | 3321.00±<br>17.04dD             | 2803.00±<br>4.93cC              | 3.00±<br>0.58aA                  |
| CK          | 高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、丛生钉柱委陵菜 <i>P. saundersiana</i> var. <i>caespitosa</i> 、西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、刺芒龙胆 <i>G. aristata</i> 、早熟禾 <i>P. annua</i> 、肉果草 <i>L. tibetica</i> | 8.00±<br>0.58cB | 6612.00±<br>6.43dD                | 2965.00±<br>5.13cC              | 3629.00±<br>4.36dD              | 18.00±<br>1.00bB                 |

蘖芽扩繁为主的无穗柄薹草、肉果草,以分蘖芽扩繁为主的早熟禾、刺芒龙胆,以根蘖芽扩繁为主的高山唐松草、小大黄、丛生钉柱委陵菜,以及以根茎芽扩繁为主的西伯利亚蓼组成,且分蘖芽占据优势地位,次之为根茎芽,根蘖芽密度最低,分蘖芽密度是根茎芽的 1.22 倍,是根蘖芽的 201.6 倍。

2.4 不同年限鼠丘边缘区地上植被、地下芽库特征

不同鼠丘边缘区地上植被的物种丰富度、植被盖度、植株密度分别为 7.00~8.00、99.00%~99.67%、4673.00~4674.00 个·m<sup>-2</sup>(表 5),差异均不显著( $P>0.05$ )。

表 5 不同年限鼠丘边缘区地上植被特征

Table 5 Aboveground vegetation characteristics of mound edge area of different ages

| 鼠丘<br>Mound | 植物种<br>Plant species                                                                                                                                                                                                                   | SR             | VC<br>(%)       | PD (No. ·<br>m <sup>-2</sup> ) |
|-------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|-----------------|--------------------------------|
| NM          | 无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i> 、矮火绒草 <i>L. nanum</i> 、肉果草 <i>L. tibetica</i> 、高山嵩草 <i>C. parvula</i> 、高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、密花棘豆 <i>O. imbricata</i>                                                         | 7.00±<br>0.58a | 99.00±<br>0.58a | 4673.00±<br>6.35a              |
| OM          | 西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、肉果草 <i>L. tibetica</i> 、高山嵩草 <i>C. parvula</i> 、高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i> 、密花棘豆 <i>O. imbricata</i> 、无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i>                             | 8.00±<br>0.00a | 99.00±<br>0.00a | 4674.00±<br>42.44a             |
| AM          | 高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、高山嵩草 <i>C. parvula</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i> 、西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、刺芒龙胆 <i>G. aristata</i> 、密花棘豆 <i>O. imbricata</i>                            | 8.00±<br>0.57a | 99.67±<br>0.33a | 4674.00±<br>37.51a             |
| CK          | 高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、高山嵩草 <i>C. parvula</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、无穗柄薹草 <i>C. ivanoviae</i> 、西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、丛生钉柱委陵菜 <i>P. saundersiana</i> var. <i>caespitosa</i> 、刺芒龙胆 <i>G. aristata</i> 、密花棘豆 <i>O. imbricata</i> | 8.00±<br>0.57a | 99.67±<br>0.33a | 4673.33±<br>27.45a             |

不同年限鼠丘边缘区地下芽库物种数、地下芽总密度、根茎芽密度、分蘖芽密度、根蘖芽密度分别为 7.00~8.00、6619.34~6716.00 个·m<sup>-2</sup>、2004.67~2024.67 个·m<sup>-2</sup>、4675.67~4693.33 个·m<sup>-2</sup>、14.33~19.00 个·m<sup>-2</sup>,不同年限间差异不显著( $P>0.05$ ,表 6)。鼠丘边缘区地下芽库和地上植被的物种种类一致(表 5 和表 6)。

2.5 不同年限鼠丘地下芽库、地上植被与鼠丘边缘区地下芽库、地上植被的关系

不同年限鼠丘地下芽库、地上植被特征与鼠丘边缘区地下芽库、地上植被特征的相关分析表明(表 7):鼠丘地下芽库物种数与鼠丘边缘区地下芽库物种数呈极显著正相关( $P<0.01$ );鼠丘地下芽库总芽密度与鼠丘地下芽库分蘖芽密度、根茎芽密度呈极显著正相关( $P<0.01$ ),与鼠丘边缘区地下芽库分蘖芽密度呈极显著正相关( $P<0.01$ ),而与鼠丘边缘区地下芽库根茎芽密度呈极显著负相关( $P<0.01$ );鼠丘地上植被物种丰富度、植被盖

表6 不同年限鼠丘边缘区地下芽库特征

Table 6 Characteristics of the underground bud bank in mound adge area of different ages

| 鼠丘<br>Mound | 植物种<br>Plant species                                                                                                                                                                                                                                   | SN             | Total<br>(No. · m <sup>-2</sup> ) | RBD<br>(No. · m <sup>-2</sup> ) | TBD<br>(No. · m <sup>-2</sup> ) | RSBD<br>(No. · m <sup>-2</sup> ) |
|-------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|-----------------------------------|---------------------------------|---------------------------------|----------------------------------|
| NM          | 无穗柄藁草 <i>C. ivanoviae</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i> 、矮火绒草 <i>L. nanum</i> 、<br>肉果草 <i>L. tibetica</i> 、高山嵩草 <i>C. parvula</i> 、高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、密花棘<br>豆 <i>O. imbricata</i>                                                                 | 7.00±<br>0.58a | 6699.33±<br>9.94a                 | 2004.67±<br>6.69a               | 4680.33±<br>3.38a               | 14.33±<br>0.67a                  |
| OM          | 西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、肉果草 <i>L. tibetica</i> 、高山嵩<br>草 <i>C. parvula</i> 、高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i> 、密花棘<br>豆 <i>O. imbricata</i> 、无穗柄藁草 <i>C. ivanoviae</i>                                     | 8.00±<br>0.00a | 6707.67±<br>27.33a                | 2009.67±<br>28.71a              | 4682.33±<br>5.49a               | 15.67±<br>4.33a                  |
| AM          | 高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、高山嵩草 <i>C. parvula</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、无穗<br>柄藁草 <i>C. ivanoviae</i> 、等齿委陵菜 <i>P. simulatrix</i> 、西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、<br>刺芒龙胆 <i>G. aristata</i> 、密花棘豆 <i>O. imbricata</i>                                    | 8.00±<br>0.00a | 6716.00±<br>15.13a                | 2006.00±<br>10.26a              | 4693.33±<br>11.46a              | 16.67±<br>4.10a                  |
| CK          | 高山唐松草 <i>T. alpinum</i> 、高山嵩草 <i>C. parvula</i> 、小大黄 <i>R. pumilum</i> 、无穗<br>柄藁草 <i>C. ivanoviae</i> 、西伯利亚蓼 <i>P. sibiricum</i> 、丛生钉柱委陵菜 <i>P. saun-</i><br><i>dersiana</i> var. <i>caespitosa</i> 、刺芒龙胆 <i>G. aristata</i> 、密花棘豆 <i>O. imbricata</i> | 8.00±<br>0.00a | 6619.34±<br>5.46a                 | 2024.67±<br>12.02a              | 4675.67±<br>6.74a               | 19.00±<br>1.73a                  |

度、植株密度与鼠丘地下芽库物种数、总芽密度、分蘖芽密度、根茎芽密度均呈极显著正相关( $P<0.01$ ),与鼠丘边缘区地上植被物种丰富度、植被盖度、植株密度及地下芽库总芽密度呈正相关,但差异不显著( $P>0.05$ ),却与鼠丘边缘区地下芽库分蘖芽密度呈极显著正相关( $P<0.01$ ),与鼠丘边缘区地下芽库根茎芽呈极显著负相关( $P<0.01$ )。

### 3 讨论

#### 3.1 鼠丘及其边缘区地上植被及地下芽库特征

在祁连山北麓高寒草甸,以多年生牧草占优势。高寒草甸经高原鼠兔挖掘后,在地表出现直径50 cm左右的鼠丘空斑,空斑的出现使草地暂时或长时间出现了缺乏植物竞争的环境<sup>[26]</sup>,为草地植被的更新创造了较为适宜的生存条件,使得草地有机会恢复和重建。本研究发现,随着鼠丘恢复年限的增加,鼠丘地上植被、地下芽库的物种数逐步增多,鼠丘地上植被盖度、植株密度和地下芽库总芽密度逐渐增大,各恢复年限鼠丘地上植被的物种丰富度、植被盖度、植株密度和鼠丘地下芽库物种数、地下芽总密度变化趋势一致,均为新鼠丘<旧鼠丘<废弃鼠丘<原生植被(对照),且不同恢复年限的鼠丘之间存在极显著差异。这说明祁连山北麓高寒草甸经高原鼠兔扰动形成鼠丘后,为草地植被的更新创造了新的建植窗口,随着恢复年限的延长,鼠丘地下芽不断繁殖扩展,地下芽库的物种数量、芽密度日渐增多,并不断长出地上植株,使鼠丘地上植被逐步得以恢复重建,逐步向原生植被演替。不同年限之间鼠丘边缘区和原生植被地上植被的物种丰富度、植被盖度、植株密度和地下芽库物种数、地下芽总密度、根茎芽密度、分蘖芽密度、根蘖芽密度差异不显著,说明鼠丘边缘区植被特征和原生植被基本一致。

分析鼠丘及其边缘区的地下芽特征发现,祁连山北麓高寒草甸区草本植物地下芽库组成主要有根茎芽、分蘖芽、根蘖芽3种类型,不同年限鼠丘地下芽库芽类型变化规律为:新鼠丘地下芽库以根茎芽为主,分蘖芽为辅;旧鼠丘、废弃鼠丘以根茎芽、分蘖芽为主,根蘖芽较少;废弃鼠丘的芽类型、芽密度与原生植被芽库近乎一致,均以根茎芽、分蘖芽为主,根蘖芽极少。说明随着恢复年限的增加,高原鼠兔鼠丘地下芽库由无穗柄藁草、等齿委陵菜等以根茎芽、分蘖芽为主的植物种,逐渐增加了丛生钉柱委陵菜、小大黄、高山唐松草等以根蘖方式繁殖的植物种,从而导致芽类型、芽密度也随之发生变化。原生植被(对照)和鼠丘边缘区地下芽库中分蘖芽占优势地位,分蘖芽密度较高,高于根茎芽和根蘖芽的芽密度;而鼠丘地下芽库中却以根茎芽占优势地位,分蘖芽、根蘖芽密度相比于根茎芽较低。这是由于在植株密度较高的原生植被(对照)和鼠丘边缘区,地下芽库物种较为丰富,总芽密度已较高,植物根系错综盘绕、非常密集,根茎芽在这种环境下没有太大的扩展空间,为适应狭窄的生长空间,植物主要以分蘖芽方式小范围繁殖扩展。而鼠丘空斑出现后,生长空间突然变大,鼠丘边缘区的西伯利亚蓼、矮火绒草、米

蒿等杂类草通过产生根茎芽,无穗柄藁草、等齿委陵菜、肉果草通过产生根茎芽、分蘖芽,丛生钉柱委陵菜、小大黄、高山唐松草等杂类草通过产生根蘖芽,迅速占据地下生态位,尤其是无穗柄藁草等禾草类植物和西伯利亚蓼、矮火绒草、米蒿等杂类草植物通过产生根茎芽,不仅长出地上植株,而且通过根茎快速占据了地下空间,使植物自身得以更新恢复,而以分蘖芽、根蘖芽繁殖的植物虽然也在鼠丘上繁殖扩展,但扩展速度远不如根茎芽,最终根茎芽占据了鼠丘地下芽库的优势地位。

此外,在调查中发现,8月初在鼠丘及其边缘区样方内地上植被中均有高山嵩草,但在地下均未发现高山嵩草地下芽,说明高山嵩草地下芽已在调查之前萌发为地上植株,新的地下芽尚未形成,这与高山嵩草生长特性有关<sup>[27]</sup>。

### 3.2 鼠丘地上植被与地下芽库及鼠丘边缘区地下芽库、地上植被的相关性

通过分析鼠丘地下芽库与鼠丘边缘区地下芽库、地上植被特征相关性可知,鼠丘地下芽库物种数与鼠丘边缘区地上植物物种丰富度、地下芽库物种数均呈极显著正相关。说明鼠丘地下芽库植物种与边缘区已有的植物种具有高度相似性,且随恢复年限增加,在鼠丘空斑内定居的植物种增多,植物种数量增长到接近鼠丘边缘区植物种数量时,物种数不再增加。

鼠丘地下芽库总芽密度与鼠丘地下芽库分蘖芽密度、根茎芽密度呈极显著正相关,与鼠丘边缘区地下芽库分蘖芽密度呈极显著正相关,而与鼠丘边缘区地下芽库根茎芽密度呈极显著负相关。分析认为祁连山北麓高寒草甸鼠丘地下芽库有分蘖芽、根茎芽、根蘖芽3种芽类型,而根蘖芽数量极少,主要以根茎芽和分蘖芽为主,且鼠丘地下芽库总芽密度随单位面积内的分蘖芽、根茎芽数量不断增多而逐渐增大。鼠丘空斑出现后,原本在鼠丘边缘区地下芽库中以根茎繁殖为主的西伯利亚蓼、矮

表 7 鼠丘及鼠丘边缘区地上植被特征与地下芽库特征的 Pearson 相关系数

| 位置<br>Location                           | 项目<br>Item | 指标<br>Index | 鼠丘 Mound |          |          |          |          |          | 鼠丘边缘区 The edge zone of mound |         |         |          |       |         |          |     |     |  |
|------------------------------------------|------------|-------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|------------------------------|---------|---------|----------|-------|---------|----------|-----|-----|--|
|                                          |            |             | 地上植被 AV  |          |          | 地下芽库 UBB |          |          | 地上植被 AV                      |         |         | 地下芽库 UBB |       |         |          |     |     |  |
|                                          |            |             | SR       | VC       | PD       | SN       | Total    | TBD      | RBD                          | RSBD    | SR      | VC       | PD    | SN      | Total    | TBD | RBD |  |
| 鼠丘<br>Mound                              | AV         | VC          | 0.955**  |          |          |          |          |          |                              |         |         |          |       |         |          |     |     |  |
|                                          |            | PD          | 0.942**  | 0.943**  |          |          |          |          |                              |         |         |          |       |         |          |     |     |  |
|                                          | UBB        | SN          | 0.914**  | 0.981**  | 0.861**  |          |          |          |                              |         |         |          |       |         |          |     |     |  |
|                                          |            | Total       | 0.957**  | 0.962**  | 0.997**  | 0.893**  |          |          |                              |         |         |          |       |         |          |     |     |  |
|                                          |            | TBD         | 0.947**  | 0.954**  | 0.999**  | 0.879**  | 0.998**  |          |                              |         |         |          |       |         |          |     |     |  |
|                                          |            | RBD         | 0.964**  | 0.964**  | 0.990**  | 0.900**  | 0.997**  | 0.991**  |                              |         |         |          |       |         |          |     |     |  |
|                                          |            | RSBD        | 0.119    | 0.199    | -0.110   | 0.367    | -0.039   | -0.083   | 0.013                        |         |         |          |       |         |          |     |     |  |
| 鼠丘<br>边缘区<br>Edge<br>area<br>of<br>mound | AV         | SR          | 0.302    | 0.490    | 0.224    | 0.615*   | 0.281    | 0.252    | 0.308                        | 0.763** |         |          |       |         |          |     |     |  |
|                                          |            | VC          | 0.396    | 0.441    | 0.515    | 0.376    | 0.508    | 0.508    | 0.488                        | -0.190  | 0.164   |          |       |         |          |     |     |  |
|                                          |            | PD          | 0.089    | 0.007    | 0.008    | 0.007    | 0.009    | 0.004    | 0.008                        | 0.054   | 0.057   | 0.068    |       |         |          |     |     |  |
|                                          | UBB        | SN          | 0.504    | 0.685*   | 0.558    | 0.718**  | 0.589*   | 0.574    | 0.599*                       | 0.369   | 0.857** | 0.449    | 0.074 |         |          |     |     |  |
|                                          |            | Total       | 0.213    | 0.304    | 0.311    | 0.286    | 0.312    | 0.309    | 0.309                        | 0.128   | 0.214   | 0.484    | 0.343 | 0.344   |          |     |     |  |
|                                          |            | TBD         | 0.934**  | 0.948**  | 0.996**  | 0.872**  | 0.993**  | 0.998**  | 0.981**                      | -0.115  | 0.238   | 0.507    | 0.000 | 0.566   | 0.308    |     |     |  |
|                                          |            | RBD         | -0.938** | -0.955** | -0.995** | -0.883** | -0.994** | -0.998** | -0.983**                     | 0.096   | -0.258  | -0.504   | 0.002 | -0.579* | -1.000** |     |     |  |
| RSBD                                     | 0.054      | 0.156       | -0.176   | 0.337    | -0.107   | -0.143   | -0.068   | 0.968**  | 0.774**                      | -0.233  | 0.088   | 0.353    | 0.047 | -0.162  | 0.141    |     |     |  |

AV: 地上植被 Aboveground vegetation; UBB: 地下芽库 Underground bud banks; \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$ .

火绒草、米蒿等杂类草植物和以根茎兼分蘖繁殖为主的无穗柄薹草根茎芽数量虽然较少,但在有生长空间的条件下扩展能力很强,通过产生根茎芽,迅速占据鼠丘地下空间,使根茎芽密度迅速增大;而鼠丘边缘区数量较多且以分蘖繁殖为主的冰草、早熟禾等禾草类植物也随恢复年限的增加在鼠丘裸斑边缘处扩展,使其地下芽密度逐渐增大,地上植株数量逐步增多,但其扩展速度远不如根茎芽,呈现出鼠丘地上植被物种多为西伯利亚蓼、米蒿、矮火绒草、丛生钉柱委陵菜等杂草的现象。

### 3.3 高寒草甸植被对鼠丘退化草地植被恢复的作用机制分析

本研究发现,随着鼠丘恢复年限的增加,地下芽库中根茎芽、分蘖芽、根蘖芽的优势地位随恢复阶段发生了动态变化,这一现象本质是植物功能性状与繁殖策略对鼠丘微生境(如空间资源、竞争强度、环境稳定性)梯度变化的适应性响应。根茎是地下横向生长的克隆器官,具有节间长、延伸速度快、可在节上萌发新芽和不定根的特性,在生长空间资源充足、土壤结构疏松的新鼠丘裸斑生长环境下,根茎可横向延伸数十厘米,能快速扩展到新鼠丘的裸斑空间,从鼠丘边缘区向空斑中心扩散,根茎节上的不定根可快速扎入疏松土壤,在新鼠丘土壤稳定性较低的环境中,能更早获取水分和养分,避免芽体因土壤侵蚀而死亡;根茎芽萌发后迅速形成独立植株。而分蘖芽扩散范围仅围绕母株,半径通常小于10 cm,无法直接跨越延伸到裸斑的“空白区”。根蘖芽是依赖根系萌发的不定芽,萌发前根系需先在土壤中扩展,在新鼠丘中缺乏初始根系基础,无法与根茎芽竞争。新鼠丘阶段体现了植物“快速占据空斑”的扩散策略。

旧鼠丘阶段鼠丘空斑处已有植物定居(如无穗柄薹草、等齿委陵菜),空间竞争开始出现,但仍有未被占据的微生境。此阶段根茎芽植物的根茎不仅维持对剩余空斑的占据,还能通过根茎的“物理屏障”抑制其他植物入侵,此时根茎的节间缩短,主要在已占据区域萌发新芽,而非远距离扩散;分蘖芽具有“密集克隆”的性状特征,可在小范围内形成高密度种群,提高对光照、养分的竞争能力;旧鼠丘阶段部分植物已在鼠丘空斑内形成一定根系,为根蘖芽萌发创造了一定条件,促进极少根蘖芽新芽形成。该阶段体现了植物“占据+巩固”的竞争策略。

废弃鼠丘阶段,鼠丘植被盖度达97.4%,和原生植被相似。此时,根茎芽植物的性状从“扩散”转向“深层资源获取”,根茎可穿透密集的表层根系,在深层土壤中形成稳定的芽库,避免表层竞争压力;分蘖芽的“短节间”性状,在有限空间内可形成更多分枝,密集萌发形成丛生植株;由植物的根系不定芽萌发形成的根蘖芽,仅作为“补充繁殖方式”,无法与根茎芽、分蘖芽的“大规模克隆整合”策略竞争,始终处于劣势。此阶段体现了植物“稳定竞争+资源高效利用”的策略。

从不同恢复年限鼠丘特征看出,芽类型优势更替是“性状—策略—生境”协同进化的结果,今后在退化草地恢复中,可优先考虑种植根茎芽植物(如无穗柄薹草)加速新裸斑恢复,在恢复后期通过调控分蘖芽植物(如早熟禾)的密度,维持群落稳定性。

## 4 结论

祁连山北麓高寒草甸高原鼠兔掘洞形成鼠丘空斑后,鼠丘及其边缘区地上植被、地下芽库变化明显。结果如下:1)鼠丘地下芽库有分蘖芽、根茎芽、根蘖芽3种芽类型,而根蘖芽数量极少,主要以根茎芽和分蘖芽为主。2)随着鼠丘恢复年限的增加,在鼠丘空斑内定居的植物种逐渐增多,鼠丘地上植被及地下芽库植物种主要为边缘区已有植物种。各恢复年限鼠丘地上植被的物种丰富度、植被盖度、植株密度和鼠丘地下芽库物种数、地下芽总密度变化趋势一致,均为新鼠丘<旧鼠丘<废弃鼠丘<原生植被(对照),且不同恢复年限的鼠丘之间存在极显著差异。不同年限之间鼠丘边缘区和原生植被地上植被的物种丰富度、植被盖度、植株密度和地下芽库物种数、地下芽总密度、根茎芽密度、分蘖芽密度、根蘖芽密度差异不显著,鼠丘边缘区植被特征和原生植被一致。3)鼠丘地上植被与其地下芽库的关系,与鼠丘边缘区地上植被与边缘区地下芽库的相关关系一致,均为地上植被物种丰富度、植被盖度、植株密度与其地下芽库物种数、总芽密度、分蘖芽密度、根茎芽密度呈极显著正相关;鼠丘地上植被物种丰富度、植被盖度、植株密度与鼠丘边缘区地下芽库总芽密度、分蘖芽密度呈正相关,且与鼠丘边缘区地下芽库根茎芽密度呈极显著负相关。4)祁连山北麓高寒草甸气温较低,雨水丰富,鼠丘出现后,创造了不同于原始植被覆盖的斑块异质性,改变了草地原有的竞争相对强度,为草地物种提供了一个恢复再生的生境。植物通过调控

鼠丘及边缘区地下芽库组成(比例)最终实现草地植被自然恢复更新。5)不同恢复年限鼠丘芽类型优势更替是“性状—策略—生境”协同进化的结果,今后在退化草地恢复中,可优先考虑种植根茎芽植物(如无穗柄藁草)以加速新裸斑恢复,在恢复后期通过调控分蘖芽植物(如早熟禾)的密度,维持群落稳定性。

### 参考文献 References:

- [1] Duan Y Y, Wu T, Wang N, *et al.* Changes of soil carbon, nitrogen, and phosphorus storage of different years in a bare patch of plateau pika in eastern Qinghai Province. *Pratacultural Science*, 2024, 41(8): 1814—1823.  
段媛媛, 吴彤, 王妮, 等. 青海省东部高原鼠兔不同年限裸斑处土壤碳氮磷储量的变化. *草业科学*, 2024, 41(8): 1814—1823.
- [2] Chen J J, Yi S H, Qin Y. The contribution of plateau pika disturbance and erosion on patchy alpine grassland soil on the Qinghai—Tibetan Plateau: Implications for grassland restoration. *Geoderma*, 2017, 297: 1—9.
- [3] Pang X P, Yu C Q, Zhang J, *et al.* Effect of disturbance by plateau pika on soil nitrogen stocks in alpine meadows. *Geoderma*, 2020, 372: 114392.
- [4] Teniwu, Guo Z Y, Liu D, *et al.* Responses of belowground bud bank to simulated extreme drought in the meadow steppe of Inner Mongolia. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(3): 759—765.  
特尼乌, 郭子月, 刘丹, 等. 内蒙古草甸草原地下芽库对极端干旱的响应. *生态学杂志*, 2021, 40(3): 759—765.
- [5] Wang Q. Effect of disturbance by plateau pika on the characteristics of belowground bud bank and soil seed bank in alpine meadows. Lanzhou: Lanzhou University, 2022.  
王倩. 高原鼠兔干扰对高寒草甸植物地下芽库和土壤种子库特征的影响. 兰州: 兰州大学, 2022.
- [6] Liu W L, Ma Y J, Wu Y N, *et al.* Effects of plateau pika's disturbance on soil nutrients, microbial biomass C and N of different land surface types in Qinghai Lake watershed. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science)*, 2018, 54(2): 254—260.  
刘文玲, 马育军, 吴艺楠, 等. 青海湖流域高原鼠兔扰动对土壤养分及微生物量碳氮的影响. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2018, 54(2): 254—260.
- [7] Wilkinson M T, Richards P J, Humphreys G S. Breaking ground: Pedological, geological, and ecological implications of soil bioturbation. *Earth-Science Reviews*, 2009, 97(1): 257—271.
- [8] Zhang Y M, Liu J K. The biological characteristics of subterranean rodents and their roles in ecosystem. *Acta Theriologica Sinica*, 2002, 22(2): 144—154.  
张堰铭, 刘季科. 地下鼠生物学特征及其在生态系统中的作用. *兽类学报*, 2002, 22(2): 144—154.
- [9] Wei X H, Li S, Yang P, *et al.* Changes of soil physical and chemical property of alpine kobresia meadow around the plateau pika entrances in the process of erosion. *Chinese Journal of Grassland*, 2006, 28(4): 24—29.  
魏兴琥, 李森, 杨萍, 等. 高原鼠兔洞口区侵蚀过程高山草甸土壤的变化. *中国草地学报*, 2006, 28(4): 24—29.
- [10] Li W J, Zhang Y M. Impacts of plateau pikas on soil organic matter and moisture content in alpine meadow. *Acta Theriologica Sinica*, 2006, 26(4): 331—337.  
李文靖, 张堰铭. 高原鼠兔对高寒草甸土壤有机质及湿度的作用. *兽类学报*, 2006, 26(4): 331—337.
- [11] Inouye R S, Huntly N J, Tilman D, *et al.* Pocket gophers (*Geomys bursarius*), vegetation, and soil nitrogen along a successional sere in east central Minnesota. *Oecologia*, 1987, 72(2): 178—184.
- [12] Liu W L, Ma Y J, Wu Y N, *et al.* Effects of plateau pika's disturbance on soil moisture characteristics of different land surface types in Qinghai Lake watershed. *Science of Soil and Water Conservation*, 2017, 15(2): 62—69.  
刘文玲, 马育军, 吴艺楠, 等. 青海湖流域高原鼠兔扰动对不同地表类型土壤水分特征的影响. *中国水土保持科学*, 2017, 15(2): 62—69.
- [13] Liu W, Zhou H K, Zhou L. Biomass distribution pattern of degraded grassland in alpine meadow. *Grassland of China*, 2005, 27(2): 9—15.  
刘伟, 周华坤, 周立. 不同程度退化草地生物量的分布模式. *中国草地*, 2005, 27(2): 9—15.
- [14] Yang Y B, Xin X J, Aidexiecuo, *et al.* Plant diversity variations in zokor-mound communities along a successional stage in sub-alpine meadow. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, 19(1): 14—20.  
杨莹博, 辛小娟, 艾得协措, 等. 鼢鼠土丘植被恢复演替过程中的物种多样性变化. *草业学报*, 2010, 19(1): 14—20.
- [15] Klimešová J, Klimeš L. Bud banks and their role in vegetative regeneration—A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2007, 8(3): 115—129.

- [16] Cui W, Zhao L P, Zhao F R. Effects of fencing and grazing management on bud bank in a semiarid steppe on the Loess Plateau. *Pratacultural Science*, 2017, 34(1): 9–15.  
崔伟, 赵凌平, 赵芙蓉. 封育和放牧对黄土高原典型草原芽库的影响. *草业科学*, 2017, 34(1): 9–15.
- [17] Bai X. Effects of enclosure duration on offspring recruitment and bud bank in semiarid steppe on the Loess Plateau. Luoyang: Henan University of Science and Technology, 2017.  
白欣. 封育年限对繁殖更新与芽库的影响. 洛阳: 河南科技大学, 2017.
- [18] Hartnett D C, Setshogo M P, Dalgleish H J. Bud banks of perennial savanna grasses in Botswana. *African Journal of Ecology*, 2006, 44(2): 256–263.
- [19] Wang J W. Study on dynamics of bud bank in restoration succession series of degraded grassland in the Songnen Plain of China. Changchun: Northeast Normal University, 2005.  
王俊伟. 松嫩平原退化草地恢复演替系列芽库动态的研究. 长春: 东北师范大学, 2005.
- [20] Benson E J, Hartnett D C. The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tallgrass prairie. *Plant Ecology*, 2006, 187: 163–178.
- [21] Tao J, Tian J T, Li D M, *et al.* Effects of fertilization timing on belowground bud bank and its relationship with aboveground vegetation of degraded meadow steppe. *Chinese Journal of Ecology*, 2025, 44(3): 755–762.  
陶金, 田家泰, 李冬梅, 等. 不同施肥时间对退化草甸草原地下芽库及其与地上植被关系的影响. *生态学杂志*, 2025, 44(3): 755–762.
- [22] Chen Y Y, Li J, Zhou S, *et al.* Method for evaluating the effects of plateau pika disturbance on the value of alpine meadow ecosystem services. *Pratacultural Science*, 2022, 39(1): 187–201.  
陈莹莹, 李捷, 周俗, 等. 高原鼠兔影响高寒草甸生态系统服务价值的评价方法. *草业科学*, 2022, 39(1): 187–201.
- [23] Yao Z Y, Li X Y, Dong Z B. The role and mechanism of rodent infestation in the desertification process of the Ruoergai Grassland. *Journal of Desert Research*, 2017, 37(6): 1093–1101.  
姚正毅, 李晓英, 董治宝. 鼠害在若尔盖草原沙漠化进程中的作用与机理. *中国沙漠*, 2017, 37(6): 1093–1101.
- [24] Li C. Response of vegetation and soil in alpine meadow and alpine steppe to the change of effective burrow density of plateau pika in Tibet. China. Lhasa: Tibet Agricultural and Animal Husbandry University, 2023.  
李晨. 西藏高寒草甸及高寒草原植被及土壤对高原鼠兔有效洞穴密度变化的响应. 拉萨: 西藏农牧学院, 2023.
- [25] Wang S L. Study on the response mechanism of dominant shrubs to grazing prohibition in degraded alpine shrub grasslands of the East Qilian Mountains. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2023.  
王世林. 东祁连山退化高寒灌丛草地优势灌木对禁牧的响应机制研究. 兰州: 甘肃农业大学, 2023.
- [26] Kan H M. The role and mechanism of plant bud bank and gap disturbance in grassland vegetation restoration. Beijing: China Agricultural University, 2015.  
阚海明. 草地植被恢复中植物芽库和空斑干扰的作用机制研究. 北京: 中国农业大学, 2015.
- [27] Yang Y W, Li X L, Xie Y F. The growth characteristics and dynamic changes of population for *Kobresia pygmaea* in stocking condition. *Journal of Sichuan Grassland*, 2005(8): 15–17.  
杨元武, 李希来, 解永发. 放牧条件下高山嵩草生长特性及其群落的变化动态. *四川草原*, 2005(8): 15–17.