

锁才序, 费璇, 刘银占, 向双, 孙书存. 不同放牧强度下川西北高寒草地植物功能群特征变化[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29 (1): 109-116

Suo CX, Fei X, Liu YZ, Xiang S, Sun SC. Functional group characteristics of plant community at different grazing intensities in alpine grassland of northwestern Sichuan [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2023, 29 (1): 109-116

不同放牧强度下川西北高寒草地植物功能群特征变化

锁才序^{1,2} 费璇^{1,2} 刘银占³ 向双^{1,2}✉ 孙书存⁴

¹中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 中国科学院成都生物研究所 成都 610041

²中国科学院大学 北京 100049

³河南大学生命科学学院 开封 475004

⁴南京大学生命科学学院 南京 210093

摘 要 放牧是川西北高寒草地最主要的生产方式, 过度放牧可能造成草地生态功能的严重退化, 但不同强度的放牧如何逐步引起草地植物群落演变与生态功能退化还未得到深入研究. 调查当地长期放牧形成的梯度(围栏禁牧: 长期围栏, NG; 轻牧: 1牛/hm², LG; 中牧: 2牛/hm², MG; 重牧: 3牛/hm², HG), 研究生长盛期不同放牧强度下植物群落与功能群组成、多样性、生物量及其分配的变化, 以理解放牧对草地植物的潜在影响和退化过程, 为高寒草地生产实践的适应性管理提供理论基础. 结果表明, 随着放牧强度增加, 群落高度出现显著下降; HG样地群落密度显著小于其他3个处理 ($P < 0.05$). 群落Margalef指数、Shannon-Wiener指数、Simpson指数、Pielou指数呈单峰变化, LG样地最大, HG样地最小. LG样地植物地上生物量显著大于NG、MG和HG样地 ($P < 0.05$); NG样地植物地下生物量显著小于LG样地, 但显著大于HG样地 ($P < 0.05$); 各处理间总生物量存在显著差异 ($P < 0.05$), LG样地总生物量最高, HG样地最低. NG样地禾本科生物量显著大于MG和HG样地; LG样地莎草科和杂类草生物量显著大于NG、MG和HG样地, HG样地莎草科、豆科和杂类草生物量均为最低. 禾本科相对生物量大小的样地顺序为HG > NG > LG > MG, NG样地中禾本科相对生物量高达57.85%, HG样地则达到了79.54%; MG样地莎草科相对生物量最高达93.36%, 其次是LG样地, 为54.94%, HG样地最低; LG样地杂类草相对生物量最高, 显著大于MG和HG样地. 上述结果说明, 过度放牧和围栏封育都会不同程度地降低植物群落多样性和生产力, 进而导致草地生态系统功能降低和退化. (图5 表2 参44)

关键词 放牧强度; 物种多样性; 功能群; 生物量; 青藏高原

Functional group characteristics of plant community at different grazing intensities in alpine grassland of northwestern Sichuan

SUO Caixu^{1,2}, FEI Xuan^{1,2}, LIU Yinzhan³, XIANG Shuang^{1,2}✉ & SUN Shucun⁴

¹CAS Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization, and Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 475004, China

³College of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 100049, China

⁴College of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China

Abstract Grazing is the main production measure for alpine grasslands in northwestern Sichuan, China. Overgrazing may degrade the ecological functions of grassland. However, how different grazing intensities gradually cause the evolution of grassland plant communities and the degradation of ecological functions has not been thoroughly studied. This study aims to investigate the effects of grazing on the structure and functional group composition, diversity, and biomass allocation of the alpine grassland community, and provide the theoretical basis for the adaptive management practices of the alpine grasslands. Four grazing plots with different grazing intensities were set up in the alpine grassland in the northwest of Sichuan Province as follows: no grazing by fence (NG), one yak per hectare as light grazing (LG), two yaks per hectare as middle grazing (MG), and more than three yaks per hectare as heavy grazing (HG). Results showed that community height significantly decreased with the increased grazing intensity, and the intensity of HG was least among the three plots ($P < 0.05$). The community Margalef index, Shannon-Wiener index, Simpson index, and Pielou index significantly changed with the increased grazing intensity ($P < 0.05$). The community Margalef index was highest under LG, whereas the community Pielou

收稿日期 Received: 2021-09-24 接受日期 Accepted: 2022-01-17

国家重点研发计划项目(2019YFC0507704)和国家自然科学基金项目(31870358)资助 Supported by the National Key R&D Program of China (2019YFC0507704) and National Natural Science Foundation of China (31870358)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: xiangshuang@cib.ac.cn)

index was lowest under HG. The aboveground biomass of LG was significantly higher than that of NG, MG, and HG ($P < 0.05$). The underground biomass of NG was significantly lower than that of LG but higher than that of HG ($P < 0.05$). There was a significant difference in total biomass among all the treatments ($P < 0.05$); total biomass was highest under LG but lowest under HG. Biomass of NG was significantly higher than that of MG and HG. Sedge family and hybrid grass biomass of LG was significantly higher than those of NG, MD, and HG, and sedge family, legumes, and hybrid grass biomass of HG was lowest. The relative biomass of Gramineae was of the following order: HG > ND > LG > MG. The relative biomass of Gramineae was 57.85% under NG and 79.54% under HG. The relative sedge biomass of MG was 93.36%, followed by LG (54.94%), with HG having the lowest relative biomass. The relative hybrid grass biomass of LG was higher than that of MG and HG. These results suggested that both overgrazing and fencing could decrease plant community diversity and productivity and even degrade the ecological function of the alpine grasslands.

Keywords grazing intensity; species diversity; functional group; biomass; Qinghai-Tibet Plateau

放牧作为草地利用和人为干扰的主要形式,对草地植物群落特征有很大的影响。放牧过程中家畜通过选择性采食改变群落物种组成,导致植物群落结构、功能以及群落物种多样性发生变化^[1];家畜的踩踏和排泄同样会对植物群落造成影响,使草地群落生物量降低和物种减少,进而导致草地退化^[2-4]。因此,探究不同放牧强度下草地植物群落特征、物种多样性及生产力的变化规律,对于揭示放牧草地退化过程机理具有重要意义。

通常人们对放牧强度的定义是以牛单位或者羊单位来表示,根据每公顷草地放牧家畜的数量(载畜量)来划分放牧强度等级,但因草地类型和所处地区生产力而不同。温带草甸草原^[5]以1.48只羊/hm²为轻度放牧,2.46只羊/hm²为中度放牧,2.46只羊/hm²为重度放牧;研究发现,轻度放牧下群落生产力最高,而中度放牧下群落中物种种数、物种丰富度指数、多样性指数、优势度指数及均匀度指数均为最高;随着放牧强度,群落中禾本科牧草重要值降低,莎草科和杂类草重要值增加,重度放牧显著降低了群落生产力及物种多样性。在短花针茅荒漠草原^[6]中以0只羊/hm²为未放牧,0.96只羊/hm²为适度放牧,1.54只羊/hm²为重度放牧;与未放牧和适度放牧相比,重度放牧降低了草地物种数,且未放牧区优势度指数、多样性指数和均匀度指数大于适度放牧区,显著大于重度放牧区,但适度放牧区稳定性却高于未放牧区和重度放牧区;而在沙质草地^[7]中以1头牛/hm²为中度放牧,以2头牛/hm²+6头羊/hm²为重度放牧,其中围封和中度放牧地多年生禾本科植物优势度高于重度放牧,而一年生在重度放牧草地中优势度最大,随着放牧强度的增加,植被盖度、地上和地下生物量及凋落物流量均降低。青藏高原地区有较长的牦牛放牧历史,该地区高寒草地放牧强度的划分大多使用牦牛单位表示,有研究以2.6头牛/hm²为轻度放牧,3.5头牛/hm²为中度放牧,6.5头牛/hm²为重度放牧^[8];在放牧压力为零的对照区植物地上生物量最大,高强度放牧干扰降低了地上生物量和植被物种丰富度,而地下生物量则随放牧强度的增加逐渐升高。围栏封育是对青藏高原及其他地区退化草地恢复的一种重要措施,但围栏封育时间的长短对退化草地的影响存在差异。研究发现,短期和中短期(0-8年)围栏封育可以提高草地物种多样性,同时增加了群落地上生物量和植被盖度;但长时间的围栏(>8年)导致群落中物种多样性和丰富度降低,群落根系生物量减少,其中包括豆科和莎草科,还会降低土壤有机碳、全氮浓度和土壤容重^[9-10]。过度放牧是导致草地退化的主要原因之一,影

响着草地生态系统的植被群落结构与功能。过度放牧不仅改变了植被群落的物种组成^[2],还会造成草地植被生产力、植被群落数量特征和生物多样性降低^[12-16];随着放牧强度增加,禾草、莎草等优良牧草重要值逐渐下降,杂类草重要值逐渐增加^[17]。重度放牧下土壤生境的恶化导致莎草科植物极大减少,杂草类植物中一些耐旱和具有强大根系的物种多度增加,甚至出现毒杂草。关于不同放牧强度对草地植被群落特征的影响还没有一致的结论,特别是不同功能群的物种如何响应不同强度放牧的潜在机理还没有得到深入的揭示。

高寒草地作为青藏高原最主要的生态系统,不仅是当地畜牧业和牧民生活的基础,同时也具有多种生态功能,是我国重要的生态安全屏障^[18]。川西北高寒草地是青藏高原草地生态系统的重要组成部分^[19],因受过度放牧的影响,该地区草地生物多样性减少,植物盖度、高度下降,草地生物量及优质牧草数量降低,水土流失严重,最终造成草地退化^[20-22]。川西北高寒草地的退化直接阻碍了该地区畜牧业和经济的可持续发展,威胁当地的经济与生态安全,并且可能进一步影响长江、黄河中下游的生态可持续发展^[23]。目前,放牧对青藏高原高寒草地的影响研究主要集中在放牧强度对植被群落特征的影响,也有一些研究比较了围栏和放牧以及不同模拟放牧条件对植物群落特征的效应,但基于连续天然放牧强度下的高寒草地植物功能群变化特征还有待进一步深入研究。鉴于此,我们以川西北高寒草地为研究对象,通过野外调查和室内分析试验,试图明晰不同天然放牧强度下植物功能群重要值、生物量及生物量分配和群落生物多样性的变化规律,以期高寒草地科学放牧及退化草地生态系统的恢复提供科学依据和理论指导。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝州红原县高寒草甸研究站(32°49'N, 102°35'E, 海拔为3 500 m)。该地区属于大陆性高原温带季风气候区,气候寒冷,日温差较大,无绝对无霜期。年均温1.1℃,最热月平均温度10.9℃,最冷月平均温度-10.3℃,≥10℃年积温322.0℃,年均日照5 417 h,平均年降水量752 mm,80%以上降水集中在5-9月,该地区的土壤类型为高寒草甸土,土层较为疏松、有机质分解缓慢,pH呈中性至弱酸性^[24]。该地区的草地类型为高寒草甸,植物主要包括禾本科、莎草科、豆科和杂类草四大功能群,其中禾本科主要物种包括短芒落草(*Koeleria litwinowii*)、发草(*Deschampsia*

caespitosa)、紫羊茅(*Festuca rubra*)和垂穗披碱草(*Elymus nutans*)；莎草科主要包括四川嵩草(*Kobresia setchwanensis*)、华扁穗草(*Blysmus sinocompressus*)、木里苔草(*Carex muliensis*)和高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)等；豆科则为异叶米口袋(*Gueldenstaedtia diversifolia*)和黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)等，杂类草主要有钝苞雪莲(*Saussurea nigrescens*)、条叶银莲花(*Anemone trullifolia* var. *linearis*)、小花草玉梅(*Anemone rivularis* var. *floreminore*)、翻白草(*Potentilla discolor*)、高山紫菀(*Aster alpinus*)、蓝翠雀花(*Delphinium caeruleum*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)等；总体放牧强度基本以中度和重度放牧为主，草地进行季节性轮牧，分夏季和冬季牧场；夏季牧场放牧时间为每年的5-10月，冬季牧场放牧时间为每年10月到第二年4月。

1.2 试验设计与方法

通过对当地牧区载畜量和退化情况进行实地调查和走访情况，结合相关文献^[25]，在红原县城附近的高原宽谷草地选取地势平整、地形一致、植被特征初始状况较为均一且采取固定放牧强度均为10年以上的草地试验样地，划分为3种放牧强度试验区：轻度放牧(light grazing, LG)样地，放牧强度为1头牦牛/hm²；中度放牧(moderate grazing, MG)样地，放牧强度为2头牦牛/hm²；重度放牧(heavy grazing, HG)，放牧强度为3头牦牛/hm²，且因常年高强度放牧，已出现沙化现象；并选用围栏禁牧(no grazing, NG)10年的草地作为本次试验的对照，该样地于2010年开始围封。选取的试验样地放牧家畜均为牦牛，每年5-10月进行放牧，每个放牧处理设置不相邻的3个重复样地，每块放牧样地面积均为3 hm²以上，围栏禁牧样地每块面积为1 hm²。

于2020年8月上旬植物生长高峰期，在各样地内随机选择3个50 cm × 50 cm的样方以百格样方框进行植被调查并记录。样方内植被群落总盖度、每个物种的分盖度以垂直投影面积估算；物种种类和密度采用目测计数与估算法；物种频度以物种在调查样方中出现的百分率计算；物种植株高度采用米尺测量，每个物种测量3株后取平均值^[26]。植被调查结束后，植被调查结束后，在样方内挖取一个物种分布均一规格为20 cm × 20 cm × 20 cm的土方，小心浸泡冲洗保持根系完整后，将植株按禾本科、莎草科、豆科和杂类草分为4种植物功能群，并将各功能群植株根部剪下，地上和地下部分分开装入信封中，在65 ℃烘箱中烘干48 h至恒重后称重，计算各功能群及群落地上与地下生物量之比。

1.3 数据处理

植物多样性的评估使用α多样性指数，包括Margalef丰富度指数、Shannon-wiener物种多样性指数、Simpson生态优势度指数和Pielou均匀度指数，其中优势度指数所反映的趋势与多样性指数和均匀度指数相反，即优势度指数越高，多样性指数和均匀度指数越低。通过已知相关值计算如下指标^[27]：

Margalef丰富度指数(M): $M = \frac{S - 1}{\ln N}$

Shannon-Wiener物种多样性指数(H): $H = - \sum (P_i \ln P_i)$

Simpson生态优势度指数(D): $D = 1 - \sum P_i^2$

Pielou均匀度指数(J): $J = \frac{H}{\ln S}$

物种重要值(IV): $IV = (\text{相对高度} + \text{相对多度} + \text{相对盖度}) / 3$

功能群重要值: $IV_g = \sum_{i=1}^S IV$

公式中，S是群落的总物种数，N是群落中所有物种的种数，P_i是物种i的相对重要值。

采用单因子方差分析(ANOVA)确定放牧是否显著影响草地群落组成、生物多样性以及地上生物量和地下生物量，并利用最小显著性差数法(LSD)多重比较区分不同放牧强度下草地各指标之间的显著(α = 0.05)。以上分析利用SPSS 20.0 (IBM, Inc.version 20.0) 进行。

2 结果与分析

2.1 不同放牧强度对高寒草地植物组成的影响

随着放牧强度的增加，放牧区群落植物物种数呈先增加后下降的趋势(表1)。LG样地中群落物种数显著大于NG、MG和HG样地(F = 90.32, P < 0.05)，HG中群落物种数显著低于NG。放牧导致群落组成发生变化，NG禾本科植物重要值显著大于LG和MG(F = 6.22, P < 0.01)，随放牧强度的增加禾本科植物重要值呈先降低后增加的趋势，与NG相比，LG、MG和HG分别下降了37.85%、40.18%、13.25%。LG和MG杂类草重要值显著大于NG，而HG则显著小于NG(F = 18.16, P < 0.05)；HG莎草科重要值显著大于NG，各放牧强度处理间豆科植物重要值差异不显著(P > 0.05)。不同放牧强度下优势种类有所不同，NG优势种以禾本科为主，包括紫羊茅、垂穗披碱草和发草，其次为杂草细裂亚菊(*Ajania przewalskii* Poljak.)；LG优势种包括紫羊茅、钝苞雪莲、高山唐松草(*Thalictrum aplinum*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)等，以杂类草为主；乳白香青(*Anaphalis lactea*)、翻白委陵菜、发草成为MG样地中的优势种；HG优势种包括垂穗披碱草、木里苔草、高山嵩草和灰绿藜(*Chenopodium glaucum*)。

2.2 不同放牧强度对植物群落高度和密度的影响

不同放牧强度下草地植物群落高度(图1a)、密度(图1b)各不相同。NG的群落高度显著大于LG、MG和HG(F = 5.34, P < 0.05)；植被随放牧强度的增加呈矮小化趋势，LG、MG和HG的群落高度与NG相比分别降低了17.96%、24.62%和76.28%。放牧对植物群落密度有显著性影响，群落密度随放牧强度程度的增加先增加后降低，HG的群落密度显

表1 不同放牧强度对高寒草地物种数及功能群重要值的影响(平均值±标准误)
Table 1 Effects of different grazing intensities on species number and functional group importance value of alpine grassland (mean ± SE)

放牧强度 Grazing intensity	总物种数 Total number of species	重要值 Important value			
		禾本科 Gramineae	莎草科 Sedge	杂类草 Forb	豆科 Legume
NG	15.3 ± 0.7 b	0.423 ± 0.04 c	0.043 ± 0.01 a	0.50 ± 0.02 b	0.034 ± 0.02 a
LG	23.7 ± 1.2 c	0.223 ± 0.05 ab	0.053 ± 0.01 a	0.67 ± 0.07 c	0.051 ± 0.02 a
MG	15.0 ± 0.6 b	0.203 ± 0.01 a	0.047 ± 0.01 a	0.66 ± 0.02 c	0.035 ± 0.01 a
HG	6.0 ± 0.0 a	0.359 ± 0.05 bc	0.234 ± 0.14 b	0.30 ± 0.07 a	0.040 ± 0.02 a

NG: 禁牧; LG: 轻度放牧; MG: 中度放牧; HG: 重度放牧(下同)。不同小写字母表示同一功能群不同放牧强度间差异显著(P < 0.05)。
NG: No grazing; LG: Light grazing; MG: Moderate grazing; HG: Heavy grazing (the same as below). Different letters indicate significant differences between different grazing intensities in the same functional groups (P < 0.05).

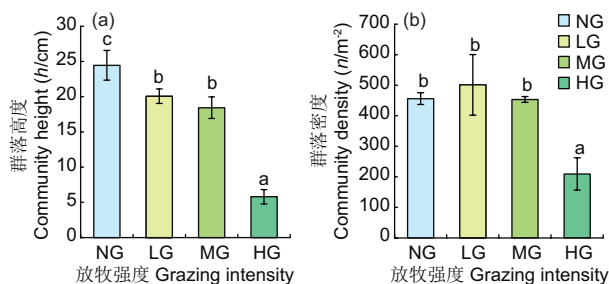


图1 不同放牧强度下植物群落高度和密度(平均值±标准误差)。不同小写字母表示不同处理间数据差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 1 Plant community height and intensity under different grazing intensities (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences between different treatments ($P < 0.05$).

著低于NG、LG和MG ($F = 28.90$, $P < 0.05$)。

2.3 不同放牧强度对草地植物群落多样性的影响

随着放牧强度的增加, MG的Margalef丰富度指数与NG没有显著差异, 但与NG相比, LG阶段的Margalef丰富度指数显著增加了55.3%, HG阶段显著降低了58.3% ($F = 41.23$, $P < 0.05$) (图2a)。NG的Shannon-wiener物种多样性指数与LG和HG之间存在显著差异, LG比NG显著增加了18.58%, HG相对NG显著降低了38.7% ($F = 80.75$, $P < 0.05$) (图2b); NG和LG的Simpson生态优势度指数没有显著变化, 但MG和HG相比NG分别显著降低了2.2%和20.2% ($F = 38.55$, $P < 0.05$) (图2c); NG与LG、MG和HG的Pielou均匀度指数没有显著差异 ($F = 1.74$, $P > 0.24$) (图2d)。LG的Margalef丰富度指数、Shannon-wiener物种多样性指数、Simpson生态优势度指数和Pielou均匀度指数都是最高, 而HG均为最低。总体可以看出, 植物群落多样性指数是随着放牧强度的增加呈现出先增大后降低的趋势。

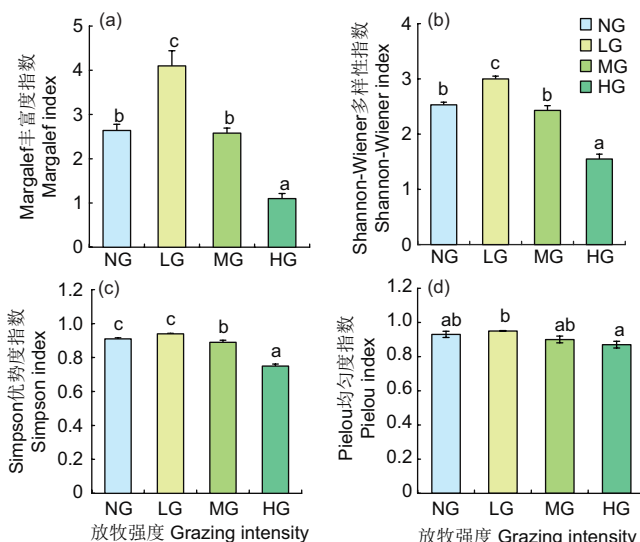


图2 不同放牧强度下植物群落多样性(平均值±标准误差)。不同字母表示不同放牧强度差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 2 Plant community diversity under different grazing intensities (mean ± SE). Different letters indicate significant differences between different grazing intensities ($P < 0.05$).

2.4 不同放牧强度对草地群落生物量及生物量分配的影响

随着放牧强度的增加, 植被群落地上、地下生物量和总生物量均出现显著性变化 (图3a、b、c)。LG地上生物量最高为346.75 g/m², 比NG显著增加了22.69%, MG和HG则比NG显著降低了70.26%、57.58% ($F = 69.75$, $P < 0.05$)。NG地下生物量与LG和HG存在显著差异 ($F = 293.30$, $P < 0.05$), 随放牧强度呈先增加后减少趋势; NG、LG、MG地下生物量分别

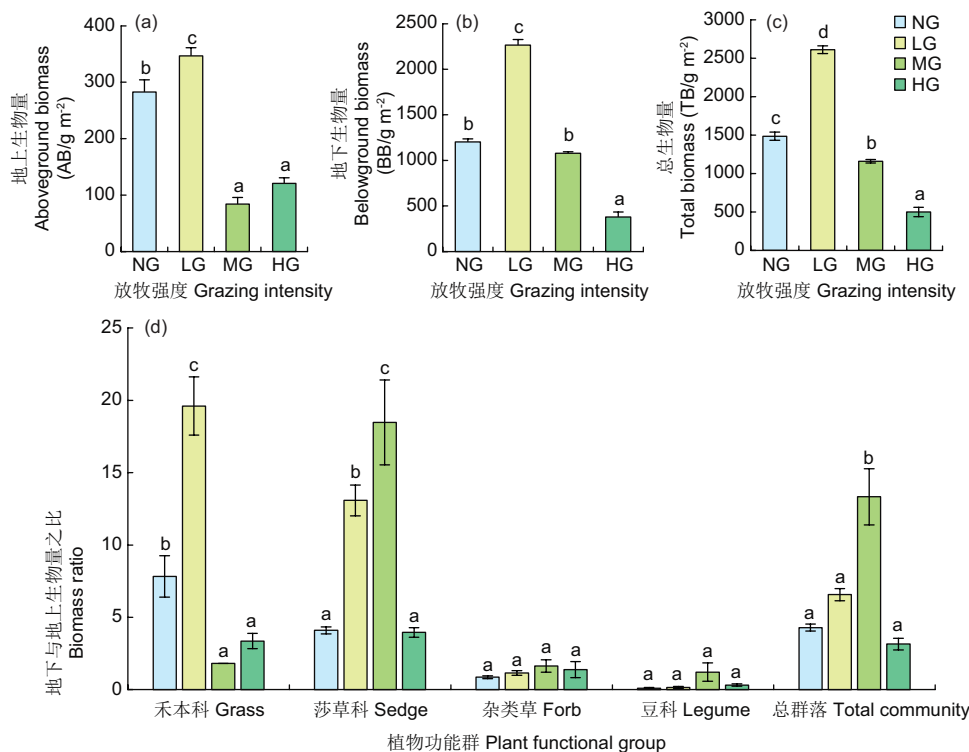


图3 不同放牧强度下群落生物量及分配比例(平均值±标准误差)。不同小写字母表示同一功能群不同放牧强度间差异显著 ($P < 0.05$)。

Fig. 3 Community biomass and allocation ratio under different grazing intensities (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences between different grazing intensities in the same functional groups ($P < 0.05$).

是1 233.28、2 265.11和378.62 g/m², LG的地下生物量比NG显著增加了88.24%, HG比NG显著降低了68.53%。群落总生物量随放牧强度增加先增加后降低, 各处理间存在显著差异 ($F = 326.84, P < 0.05$), 大小顺序为LG > NG > MG > HG。重度放牧导致群落地上、地下和总生物量均显著降低。

放牧显著影响各类植物地上、地下生物量分配比例(图3d)。随放牧强度的增加, 禾本科地下生物量/地上生物量之比呈先升高后下降趋势, LG显著大于其他3个处理 ($F = 40.73, P < 0.05$); 莎草科和总群落地下生物量/地上生物量之比变化规律一致, 均表现为MG显著大于其他3个处理 ($P < 0.05$), 大小顺序都为MG > LG > NG > HG; 豆科、杂类草地下生物量/地上生物量之比在MG时均为最大, 但各处理间无显著差异 ($P > 0.05$)。

2.5 不同放牧强度对植物功能群生物量的影响

研究表明, 放牧对功能群生物量有显著影响(图4)。NG禾本科生物量最高为859.62 g/m², MG和HG禾本科生物量随草地放牧强度的增加显著降低 ($F = 81.99, P < 0.05$), 与NG相比降低幅度分别为97.54%、53.41%。各处理间莎草科生物量存在显著差异 ($F = 345.61, P < 0.05$), 随放牧强度增加呈先增加后降低趋势, LG莎草科生物量显著高于其他3个处理, 大小顺序为LG > MG > NG > HG。LG杂类草生物量显著高于NG, MD和HG杂类草生物量则显著低于NG ($F = 31.91, P < 0.05$); 不同放牧强度下豆科生物量无显著差异。

功能群生物量比例在放牧过程中发生了变化(表2)。群落中禾本科生物量比例随放牧强度的增加呈先减少后增加趋势, HG禾本科生物量比例最高为79.54%且显著大于其他3个处理 ($F = 285.37, P < 0.05$); LG、MG比NG减少了29.65%和56.03%, HG则比NG增加了21.69%。莎草科生物量比例随放牧强度的增加先增加后减少, MG莎草科生物量例最高为93.93%, 显著大于其他3个处理 ($F = 379.65, P < 0.05$)。LG、MG和HG豆科生物量比例均比NG高, LG豆科生物量比例最高为0.54%, 比NG增加了0.39%, LG杂类草生物量比例最高为16.33%, 比NG增加了5.76%。NG和HG样地中禾本科生物量比例均为最高, 其次是莎草科, LG和MG样地中莎草科生物量比例均为最高。

3 讨论

3.1 放牧对植物功能群组成的影响

放牧导致草地植物群落发生替代作用, 进而影响草地植物群落物种组成、生物多样性以及生物量等特征^[28]。放牧过程中, 家畜通过对植被的啃食和踩踏来影响其盖度、高度、频度等植被数量特征^[29], 植物功能群生物量和占群落生物量的比例变化主要也受放牧家畜选择性采食的影响^[30]。研究结果表明, 不同放牧强度下植物功能群重要值发生显著变化, 围栏禁牧下禾本科植物重要值最高; 禾本科植物包含了绝大多

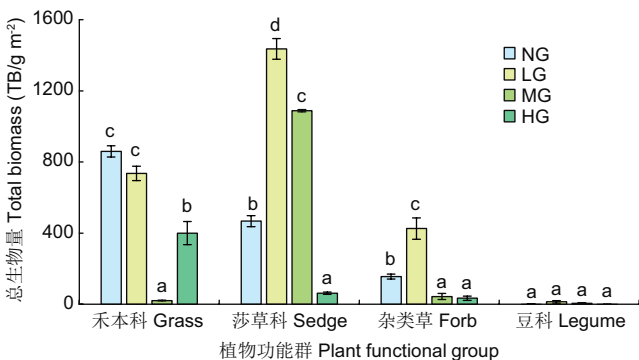


图4 不同放牧强度下植物功能群生物量(平均值±标准误)。不同小写字母表示同一功能群不同放牧强度间差异显著 ($P < 0.05$)。 Fig. 4 Total biomass of plant functional groups under different grazing intensities (mean ± SE). Different lowercase letters indicate significant differences between different grazing intensities in the same functional groups ($P < 0.05$).

数家畜喜食适口性好且营养较丰富的牧草, 放牧过程中, 家畜优先采食这些植物, 使禾本科植物重要值随放牧强度的增加逐渐降低, 这与张娜等对内蒙古典型草原的研究结果^[31]一致。轻度放牧下群落密度最大而高度却低于围栏禁牧, 这是因为家畜喜食植株顶端的鲜嫩枝叶, 迫使植物改变生长策略, 横向生长趋势增加, 使得群落盖度、密度增大^[32]; 杂类草和豆科植物重要值在轻度放牧下增加, 因为适度放牧刺激了植物的再生长产生补偿作用, 未采食植被的光合作用效率增大, 增强了植被的适应能力^[6]。中度放牧下群落禾本科植物重要值下降, 莎草科、杂类草植物重要值上升。重度放牧下群落莎草科植物重要值增加最大, 莎草科植物主要包括高山嵩草、蕹草等低矮的植物, 可能是家畜的选择性采食行为降低了上层优质牧草类物种的高度和盖度, 从而抑制了这些物种的生长, 使其丧失与其他物种竞争的能力。莎草科植物由于植株本身低矮, 分蘖能力强, 能很好地抵御放牧带来的干扰, 加上群落高度、高度降低后截留作用减弱, 使莎草科植物能接收更多的光照和水资源, 所以随放牧强度的增加莎草科植物在群落中的重要值逐渐上升^[33]。持续保持过度放牧, 群落中优良禾本科牧草将被莎草科及杂类草所取代, 群落结构发生改变, 最终导致草地发生退化(图5)。

3.2 放牧对草地植物群落多样性的影响

物种多样性是群落生物组成结构的重要指标, 物种多样性不仅可以反映群落组织化水平, 还可以通过结构与功能的关系间接反映群落功能的特征, 同时也能反映物种间通过竞争而产生的对群落的干扰程度^[34]。

放牧干扰影响群落物种多样性, 但不同放牧强度对物种多样性的影响程度不同; 适度放牧可以增加群落的多样性, 但过度放牧则会导致群落多样性降低^[30]。轻度放牧下, 家畜的采食过程抑制了群落中优势种的竞争能力, 使弱势物种的入侵、定居和生长提供了空间, 同时, 家畜不喜食和不采食的杂类草

表2 不同放牧强度下植物功能群生物量比例变化

Table 2 Biomass ratio changes of plant functional groups under different grazing intensities

放牧强度 Grazing intensity	禾本科 Grass	莎草科 Sedge	杂类草 Forb	豆科 Legume
NG	57.85 ± 0.08 Dc	31.43 ± 1.04 Cb	10.57 ± 1.16 Bbc	0.15 ± 0.09 Aa
LG	28.20 ± 1.60 Cb	54.94 ± 1.27 Dc	16.33 ± 2.36 Bc	0.54 ± 0.27 Aa
MG	1.82 ± 0.15 Aa	93.93 ± 1.71Bb	3.75 ± 1.36Aa	0.50 ± 0.25 Aa
HG	79.54 ± 3.70 Cd	13.17 ± 2.68 Ba	6.38 ± 2.49 ABab	0.41 ± 0.09 Aa

不同大写字母表示同一放牧强度不同功能群间差异显著 ($P < 0.05$); 不同小写字母表示同一功能群不同放牧强度间差异显著 ($P < 0.05$)。 Different capital letters indicate significant differences between different functional groups in the same grazing intensities ($P < 0.05$); different lowercase letters indicated significant differences between different grazing intensities in the same functional groups ($P < 0.05$).

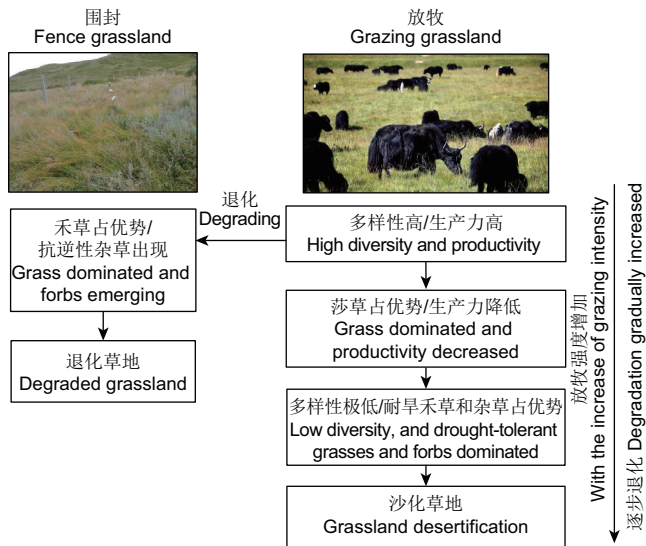


图5 不同管理措施对川西北高寒草地植物的影响。

Fig. 5 Effects of different management measures on alpine grassland plants in northwestern Sichuan.

数量开始增加,增加了群落结构的复杂性和物种多样性。研究表明,植物群落Margalef指数、Shannon-Wiener指数、Simpson指数以及Pielou指数均呈现出单峰变化,随放牧强度增加先增大后减小,即在轻度放牧强度下达最大,而在重度放牧下均为最小。该结果与王明君等对羊草草甸草原群落多样性的研究^[35]、张娜等对内蒙古典型草原群落多样性的研究^[31]以及江小蕾等对亚高山草甸植物群落物种多样性的研究^[36]结论一致,在一定程度上很好地支持了“中度干扰假说”^[37];该假说认为,适度干扰有利于物种共存,能增加群落和景观的多样性,如果物种受到的干扰超过一定的阈值后就会打破物种原有的平衡,导致物种多样性降低。草地放牧强度越大,对草地物种多样性影响越大,当持续过度放牧后就会对草地物种多样性和丰富度造成严重的危害,轻度和中度放牧能有效提高草地物种多样性和丰富度。但与杨晶晶等^[16]、刘娜等^[38]的研究结果不同,这可能是草地类型、气候条件以及当地放牧历史不同所造成的。

3.3 放牧对草地植物群落生物量的影响

草地群落中生物量的大小可以反映草地的分布格局,对草地的科学管理和可持续利用具有重要的指导意义,不同放牧强度下草地生物量的变化可作为判断草原状况、生产潜力、畜牧能力和演替趋势的指标^[39]。

放牧过程中,家畜的采食和践踏直接作用于草地,影响草地植物的生长发育;草地土壤因过度放牧发生碱性化,除了草地植被高度和盖度下降以外,草地植被的地上生物量也出现了大幅度的减少,其中优质牧草的生物量减少最为迅速^[40]。研究表明,轻度放牧下群落地上生物量较围栏禁牧有所提升,这与群落多样性指数对应,是植物补偿生长作用的结果,且放牧过程中家畜的排泄物增加了土壤养分,使地上生物量增加。中度和重度放牧下群落地上生物量比围栏禁牧都有下降,说明家畜的过量采食抑制了群落植物的生长。这与杨晨晨等对锡林郭勒草甸草原的研究结果^[5]一致,轻度放牧提高了群落地上生物量,而过度放牧则会降低群落地上生物量;与许宏斌等对呼伦贝尔羊草草甸草原的研究结果^[41]不同,其研究结果认为,植物地上生物量随着放牧强度的增加而逐渐降低,围栏禁牧显著高于其他处理。由于呼伦贝尔羊草草甸草原与高寒草地气温及降水条件相差较远,加上家畜对植物地上部

分的大量啃食,抑制了植物的光合作用,降低了地上生物量的补偿,最终导致生物量下降。

草地生态系统中群落地下生物量是群落生产力的重要组成部分,是群落生长的基础,是连接草地生态系统地上、地下部分的重要枢纽,同时也能反映外界环境对群落的影响状况^[5]。研究表明,轻度、中度放牧下群落地下生物量较围栏禁牧有所增加;适度放牧下家畜对植被的部分采食增加了植被可接受的光照面积,同时也增加了光合效率,所以适当放牧不仅增加群落地上生物量,也增加了群落地下生物量。重度放牧下,群落地下生物量降低;因为放牧过程中家畜的践踏行为降低了土壤孔隙度、土壤水分和土壤养分,增加了土壤容重,使群落地下部分生长阻力增大,造成地下生物量降低^[42],段敏杰等^[33]对高寒草地的研究也发现随着放牧强度的增加,植物的根系生物量和根系净初级生产力逐渐减少。不同放牧强度下植物群落地上、地下生物量的分配变化反映了植物群落对外界环境的适应特征。研究表明,随放牧强度的增加,禾本科地下生物量/地上生物量之比呈先增加后下降趋势,轻度放牧下最高;放牧过程中,家畜喜欢采食禾草类,使其改变自身生长策略,将更多营养物质运输到地下部分,轻度放牧下增加地下生物量/地上生物量之比,中度和重度放牧下禾本科地下生物量/地上生物量之比有所降低,可能与禾本科根系类型有关。莎草科、豆科杂类草及总群落地下生物量/地上生物量之比在中度放牧下均为最高,随放牧强度的增加植物地下生物量/地上生物量之比先增加后减低。当植物地上部分受到家畜啃食后,植物会改变了自身生物量的分配,使地上生物量分配比例降低,放牧导致植物更倾向于将生物量转移到地下根系部分,这是植物应对高强度放牧的一种有效的响应和应对策略^[43-44];而重度放牧强度时,植物地下生物量/地上生物量之比降低,是因为重度放牧下强度家畜频繁啃食和踩踏大幅度减少植物盖度、高度和密度,最终导致草地群落生物量降低,进而影响了植物地下生物量/地上生物量的比值。

植物功能群对放牧强度的响应存在差异。轻度放牧强度下群落中莎草科、杂类草和豆科生物量均为最高,而禾本科较围栏禁牧有所降低,是因为禾本科是家畜喜食牧草,随放牧强度的增大逐渐降低。莎草植物相对生物量在中度放牧下最高,其次是轻度放牧,轻度放牧下杂类草和豆科相比生物量为最高。试验结果也证明了“中度干扰假说”理论,认为适当放牧可以增加群落的生物量,有利于草原的可持续发展。重度放牧下禾本科相对生物量则大于围栏禁牧、轻度和重度放牧,其原因可能是重度放牧导致草地物种多样性和丰富度降低,为其他物种提供了生长空间和资源,加上禾本科作为旱生植物本身具有较强的能力来维持有活力的种子库以供其更新,禾本科种子萌发后占据大量生态位,加强了自身在群落中的竞争力,更好地利用特定资源创造更高的生产力^[44],故在重度放牧强度下,禾本科生物量比例增加。

4 结论

放牧改变了青藏高原高寒草地植物群落结构。围栏禁牧下禾本科植物的重要值最大,随放牧强度的增加逐渐降低。轻度和中度放牧强度下莎草科、豆科和杂类草的重要值增加,杂类草成为群落中的优势种;轻度放牧下,植物群落Margalef丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数、Simpson优势度指数及Pielou均匀度指数最高,群落多样性增加,符合“中度干扰假说”。中度放牧时,莎草重要值继续增加,杂类草重要值降低,群落物种多样性降低。随着放牧强度的增加,群落高度降

低;轻度放牧时群落密度最高。放牧改变了植物群落生物量的分配,轻度放牧强度下植物群落地上生物量最高;中度放牧强度下群落植物地下生物量与地上生物量之比最高,而重度放牧下最低。重度放牧强度下植物群落地下生物量和总生物量逐渐

降低,草地出现退化现象。综合青藏高原高寒草地群落特征和生产力,认为轻度放牧是适宜的放牧强度。

致谢 感谢解明达、郭京伟、孙文笑在野外采样中提供协助。

参考文献 [References]

- Eyal BH, Ronen k. Heterogeneity-diversity relationships in sessile organisms: a unified framework [J]. *Ecol Lett*, 2020, **23** (1): 193-207
- 秦洁, 韩国栋, 乔江, 武倩, 靳宇曦. 内蒙古不同草地类型中羊草地上生物量对放牧强度的响应[J]. 中国草地学报, 2016, **38** (4): 76-82 [Qin J, Han GD, Qiao J, Wu Q, JIN YX. Responses of aboveground biomass of *Leymus chinensis* to grazing intensity in different grassland types in Inner Mongolia [J]. *Chin J Grassl*, 2016, **38** (4): 76-82]
- 董全民, 马玉寿, 李青云, 施建军, 王启基. 牦牛放牧强度对高寒草甸暖季草场植被的影响[J]. 草业科学, 2004, **11** (2): 48-53 [Dong QM, Ma YS, LI QY, Shi JJ, Wang QJ. Effects of yak grazing intensity on grassland vegetation in alpine meadow in warm season [J]. *Pratacult Sci*, 2004, **11** (2): 48-53]
- Barger NN, Ojima DS, Belnap J, Wang SP, Wang YF, Chen ZZ. Changes in plant functional groups, litter quality, and soil carbon and nitrogen mineralization with sheep grazing in an Inner Mongolian Grassland [J]. *Rangeland Ecol Manag*, 2004, **57** (3): 613-619
- 杨晨晨, 陈宽, 周延林, 潮洛濛, 呼格吉勒图, 陈瑜. 放牧对锡林郭勒草甸草原群落特征及生产力的影响[J]. 中国草地学报, 2021, **43** (5): 58-66 [Yang CC, Chen K, Zhou YL, Chao LM, Huoge JLT, Chen Y. Effects of grazing on community characteristics and productivity of Xilingol meadow steppe [J]. *Chin J Grassl*, 2021, **43** (5): 58-66]
- 刘文亨, 卫智军, 吕世杰, 王天乐, 张爽. 放牧对短花针茅荒漠草原植物多样性的影响[J]. 生态学报, 2017, **37** (10): 3394-3402 [Liu WT, Wei ZJ, Lü SJ, Wang TL, Zhang S. The impacts of grazing on plant diversity in *Stipa breviflora* desert grassland [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37** (10): 3394-3402]
- 吕朋, 左小安, 张婧, 周欣, 连杰, 刘良旭. 放牧强度对科尔沁沙地沙质草地植被的影响[J]. 中国沙漠, 2016, **36** (1): 34-39 [Lü P, Zuo XA, Zhang J, Zhou X, Lian J, Liu LX. Effects of grazing intensity on vegetation in sandy grassland of Horqin [J]. *J Desert Res*, 2016, **36** (1): 34-39]
- 郑群英, 刘刚, 肖冰雪, 陈莉敏, 陈立坤, 张洪轩, 倪泽霖. 放牧对川西北高寒草甸植物物种丰富度和生物量的影响[J]. 草业科学, 2017, **34** (7): 1390-1396 [Zheng QY, Liu G, Xiao BX, Chen LM, Chen LK, Zhang HX, Ni ZL. Effects of grazing on plant species richness and biomass in an alpine meadow in Northwest Sichuan Province [J]. *Pratacult Sci*, 2017, **34** (7): 1390-1396]
- Sun J, Liu M, Fu BJ, Kemp D, Zhao WW, Liu GH, Han GD, Wilkes A, Lu XY, Chen YC, Cheng GW, Zhou TC, Hou G, Zhan TY, Peng F, Shang H, Xu M, Shi PL, Liu SL. Reconsidering the efficiency of grazing exclusion using fences on the Tibetan Plateau [J]. *Sci Bull*, 2020, **65** (15): 1405-1414
- Wu X, Wang Y, Sun S. Long-term fencing decreases plant diversity and soil organic carbon concentration of the Zoige alpine meadows on the eastern Tibetan Plateau [J]. *Plant Soil*, 2021, **458** (1): 191-200
- Deng L, Zhang Z, Zhouping SG. Long-term fencing effects on plant diversity and soil properties in China [J]. *Soil Till Res*, 2014, **137** (1): 7-15
- 周国利, 程云湘, 马青青, 申波, 曲久, 田富, 常生华. 牦牛放牧强度对青藏高原东缘高寒草甸群落结构与土壤理化性质的影响[J]. 草业科学, 2019, **36** (4): 1022-1031+918 [Zhou GL, Cheng YX, Ma QQ, Shen B, Qu J, Tian F, Chang SH. Effects of yak grazing intensity on alpine meadow community structure and soil physicochemical properties in the eastern Tibetan Plateau [J]. *Pratacult Sci*, 2019, **36** (4): 1022-1031+918]
- Zhu GY, Deng L, Zhang XB, Shangguan ZP. Effects of grazing exclusion on plant community and soil physicochemical properties in a desert steppe on the Loess Plateau, China [J]. *Ecol Eng*, 2016, **90** (1): 372-381
- 李怡, 韩国栋. 放牧强度对内蒙古大针茅典型草原地下生物量及其垂直分布的影响[J]. 内蒙古农业大学学报 (自然科学版), 2011, **32** (2): 89-92 [Li Y, Han GD. Effects of grazing intensity on underground biomass and vertical distribution of *Stipa grandis* steppe in Inner Mongolia [J]. *J Inner Mongolia Agricul univ (Nat Sci Edn)*, 2011, **32** (2): 89-92]
- 柴林荣, 孙义, 王宏, 常生华, 侯扶江, 程云湘. 牦牛放牧强度对甘南高寒草甸群落特征与牧草品质的影响[J]. 草业科学, 2018, **35** (1): 18-26 [Chai LR, Sun Y, Wang H, Chang SH, Hou FJ, Cheng YX. Effects of yak grazing intensity on community characteristics and forage quality in Gannan Alpine meadow [J]. *Pratacult Sci*, 2018, **35** (1): 18-26]
- 杨晶晶, 吐尔逊娜依·热依木, 张青青, 阿马努拉·依明尼亚孜, 雪热提江·麦提努日. 放牧强度对天山北坡中段山地草甸植被群落特征的影响[J]. 草业科学, 2019, **36** (8): 1953-1961 [Yang JJ, Turxunayi RYM, Zhang QQ, Amanula YMNZY, Xuertijiang MTNR. Effects of grazing intensity on community characteristics of mountain meadow in the middle part of north slope of Tianshan Mountains [J]. *Pratacult Sci*, 2019, **36** (8): 1953-1961]
- 牛钰杰, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 杜国祯, 花立民. 放牧强度对高寒草甸土壤理化性状和植物功能群的影响[J]. 生态学报, 2018, **38** (14): 5006-5016 [Niu YJ, Yang SW, Wang GZ, Liu L, Du GZ, Hua LM. Effects of grazing intensity on soil physicochemical properties and plant functional groups in alpine meadow [J]. *Acta Ecol Sin*, 2018, **38** (14): 5006-5016]
- 孙鸿烈, 郑度, 姚檀栋, 张镜铨. 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 [Sun HL, Zheng D, Yao TD, Zhang YL. Protection and construction of the national ecological security shelter zone on Tibet Plateau [J]. *Acta Geogr Sin*, 2012, **67** (1): 3-12]
- 陈晓霞, 石福孙, 孙飞达, 李飞. 川西北典型牧业县放牧家畜数量及结构的分布特征[J]. 应用与环境生物学报, 2019, **25** (1): 63-69 [Chen XX, Shi FS, Sun FD, Li F. Spatial distribution characteristics of livestock quantity and structure in typical counties of Northwest Sichuan Province [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2019, **25** (1): 63-69]
- 张中华, 周华坤, 赵新全, 姚步青, 马真, 董全民, 张振华, 王文颖, 杨元武. 青藏高原高寒草地生物多样性与生态系统功能的关系[J]. 生物多样性, 2018, **26** (2): 111-129 [Zhang ZH, Zhou HK, Zhao XQ, Yao BQ, Ma Z, Dong QM, Zhang ZH, Wang WY, Yang YW. Relationship between biodiversity and ecosystem function in alpine grassland of

- Tibetan plateau [J]. *Biodiv Sci*, 2018, **26** (2): 111-129]
- 21 Harris RB. Rangeland degradation on the Qinghai-Tibetan plateau: a review of the evidence of its magnitude and causes [J]. *J Arid Environ*, 2009, **74** (1): 1-12
 - 22 李其, 刘琳, 蔡义民, 裴姝婷, 罗英, 刘丽霞, 范慧, 孙飞达, 周春梅, 申旭东, 陈有军. 川西北高寒沙化草地治理恢复过程中CO₂通量变化[J]. 应用与环境生物学报, 2018, **24** (3): 441-449 [Li Q, Liu L, Cai YM, Pei ST, Luo Y, Liu LX, Fan H, Sun FD, Zhou CM, Shen XD, Chen YJ. Changes in CO₂ flux during alpine Desertification Grassland restoration in northwest Sichuan Province [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2018, **24** (3): 441-449]
 - 23 张扬建, 朱军涛, 沈若楠, 王荔. 放牧对草地生态系统影响的研究进展[J]. 植物生态学报, 2020, **44** (5): 553-564 [Zhang YJ, Zhu JT, Shen RN, Wang L. Research progress on effects of grazing on grassland ecosystem [J]. *Chin J Plant Ecol*, 2020, **44** (5): 553-564]
 - 24 蒙凤群, 高贤明, 孙书存. 川西北高寒草甸丘植物群落演替: 种类组成与物种多样性[J]. 植物分类与资源学报, 2011, **33** (2): 191-199 [Meng FQ, Gao XM, Sun SC. Species composition and diversity of anthill plant community succession in alpine meadow of Northwest Sichuan [J]. *Plant Diversity*, 2011, **33** (2): 191-199]
 - 25 Mipam TD, Zhong LL, Liu JQ, Mieke G, Tian LM. Productive overcompensation of alpine meadows in response to yak grazing in the eastern Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Front Plant Sci*, 2019, **10** (5): 925-933
 - 26 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J]. 生物多样性, 2009, **17** (6): 533-548 [Fang JY, Wang XG, Shen ZH, Tang ZY, He JS, Yu D, Jiang Y, Wang ZH, Zheng CY, Zhu JL, Guo ZD. Main contents, methods and technical specifications of plant community inventory [J]. *Biodiv Sci*, 2009, **17** (6): 533-548]
 - 27 马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法 I α 多样性的测度方法(下) [J]. 生物多样性, 1994, **2** (4): 231-239 [Ma KP, Liu YM. Biological community diversity measure I α diversity measure method (II) [J]. *Biodiv Sci*, 1994, **2** (4): 231-239]
 - 28 仁青吉, 武高林, 任国华. 放牧强度对青藏高原东部高寒草甸植物群落特征的影响[J]. 草业学报, 2009, **18** (5): 256-261 [Ren QJ, Wu GL, Ren GH. Effects of grazing intensity on plant community characteristics in alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau [J]. *Acta Pratacult Sin*, 2009, **18** (5): 256-261]
 - 29 Yang ZN, Xiong W, Xu YY, Jiang L, Zhu EX, Zhan W, He YX, Zhu D, Zhu Q, Peng CH, Chen H. Soil properties and species composition under different grazing intensity in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau, China [J]. *Environ Monit Assess*, 2016, **188** (12): 1-12
 - 30 郑伟, 董全民, 李世雄, 李红涛, 刘玉, 杨时海. 放牧强度对环青海湖高寒草原群落物种多样性和生产力的影响[J]. 草地学报, 2012, **20** (6): 1033-1038 [Zheng W, Dong QM, Li SX, Li HT, Liu Y, Yang SH. Effects of grazing intensity on species diversity and productivity of alpine steppe communities around Qinghai Lake [J]. *Acta Agrestia sin*, 2012, **20** (6): 1033-1038]
 - 31 张娜, 秦艳, 金珂, 纪磊, 崔志强. 放牧对典型草原群落特征及土壤物理性状的影响[J]. 中国草地学报, 2020, **42** (4): 91-100 [Zhang N, Qin Y, Jin K, Ji L, Cui ZQ. Effects of grazing on characteristics of typical grassland communities and soil physical properties [J]. *Chin J Grassl*, 2020, **42** (4): 91-100]
 - 32 Zhang RY, Wang ZW, Han GD, Schellenberg MP, Wu Q, Gu C. Grazing induced changes in plant diversity is a critical factor controlling grassland productivity in the desert steppe, northern China [J]. *Agric Ecosyst Environ*, 2018, **265** (1): 73-83
 - 33 段敏杰, 高清竹, 万运帆, 李玉娥, 郭亚奇, 旦久罗布, 洛桑加措. 放牧对藏北紫花针茅高寒草原植物群落特征的影响[J]. 生态学报, 2010, **30** (14): 3892-3900 [Duan MJ, Gao QZ, Wan YF, Li YE, Guo YQ, Danjiu LB, Luosang JC. Effects of grazing on community characteristics of *Stipa sinensis* in alpine steppe of northern Tibet [J]. *Acta Ecol Sin*, 2010, **30** (14): 3892-3900]
 - 34 Yao XX, Wu JP, Gong XY, Lang X, Wang CL, Song SZ, Ahmad AA. Effects of long term fencing on biomass, coverage, density, biodiversity and nutritional values of vegetation community in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Ecol Eng*, 2019, **130** (1): 80-93
 - 35 王明君, 韩国栋, 崔国文, 赵萌莉. 放牧强度对草甸草原生产力和多样性的影响[J]. 生态学杂志, 2010, **29** (5): 862-868 [Wang MJ, Han GD, Cui GW, Zhao ML. Effects of grazing intensity on productivity and diversity of meadow steppe [J]. *Chin J Ecol*, 2010, **29** (5): 862-868]
 - 36 江小蕾, 张卫国, 杨振宇, 王刚. 不同干扰类型对高寒草甸群落结构和植物多样性的影响[J]. 西北植物学报, 2003, **13** (9): 1479-1485 [Jiang XL, Zhang WG, Yang ZY, Wang G. Effects of different disturbance types on community structure and plant diversity in alpine meadow [J]. *Acta Bot Bor-Occid Sin*, 2003, **13** (9): 1479-1485]
 - 37 Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs-high diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state [J]. *Science*, 1978, **199** (1): 1302-1310
 - 38 刘娜, 白可喻, 杨云卉, 张睿洋, 韩国栋. 放牧对内蒙古荒漠草原草地植被及土壤养分的影响[J]. 草业科学, 2018, **35** (6): 1323-1331 [Liu N, Bai KY, Yang YH, Zhang RY, Han GD. Effects of grazing on vegetation and soil nutrients in desert steppe of Inner Mongolia [J]. *Pratacult Sci*, 2018, **35** (6): 1323-1331]
 - 39 张彩琴, 张军, 李茜若. 草地植被生物量动态研究视角与研究方法评述[J]. 生态学杂志, 2015, **34** (4): 1143-1151 [Zhang CQ, Zhang J, Li QR. Review on the research perspectives and methods of grassland vegetation biomass dynamics [J]. *Chin J Ecol*, 2015, **34** (4): 1143-1151]
 - 40 张伟华, 关世英, 李跃进. 不同牧压强度对草原土壤水分、养分及其地上生物量的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2005, **16** (4): 62-65 [Zhang WH, Guan SY, Li YJ. Effects of different grazing stress intensity on soil moisture, nutrient and aboveground biomass in grassland [J]. *J Arid Land Res Environ*, 2005, **16** (4): 62-65]
 - 41 许宏斌, 辛晓平, 宝音陶格涛, 闫瑞瑞, 王旭, 陈宝瑞, 金东艳, 姚静, 刘志英. 放牧对呼伦贝尔羊草草甸草原生物量分布的影响[J]. 草地学报, 2020, **28** (3): 768-774 [Xu HB, Xin XP, Baoyin TGT, Yan RR, Wang X, Chen BR, Jin DY, Yao J, Liu ZY. Effects of grazing on biomass distribution of *Leymus chinensis* meadow steppe in Hulun Buir [J]. *Acta Agres Sin*, 2020, **28** (3): 768-774]
 - 42 Zeng CX, Wu JS, Zhang XZ. Effects of Grazing on above- vs. below-ground biomass allocation of alpine grasslands on the northern Tibetan Plateau [J]. *PLoS ONE*, 2015, **10** (8): e0135173
 - 43 Derner JD, Boutton TW, Briske DD. Grazing and ecosystem carbon storage in the north American great plains [J]. *Plant Soil*, 2006, **280** (1-2): 77-90
 - 44 Deng L, Sweeney S, Shangguan ZP. Grassland responses to grazing disturbance: plant diversity changes with grazing intensity in a desert steppes [J]. *Grass Forag Sci*, 2014, **69** (3): 524-533