

曾芳, 王根绪, 张莉, 杨凯, 唐川川, 赵小祥, 吕雅琼, 段宝利, 冉飞, 张社梅, 杨阳, 杨燕. 川西亚高山-高山草甸植物群落多样性及其放牧强度的海拔梯度特征[J]. 应用与环境生物学报, 2022, 28 (3): 720-726

Zeng F, Wang GX, Zhang L, Yang K, Tang CC, Zhao XX, Lü YQ, Duan BL, Ran F, Zhang SM, Yang Y, Yang Y. The altitudinal patterns of plant diversity and grazing intensity in subalpine-alpine meadow of western Sichuan, China [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2022, 28 (3): 720-726

# 川西亚高山-高山草甸植物群落多样性及其放牧强度的海拔梯度特征

曾芳<sup>1,4</sup> 王根绪<sup>1</sup> 张莉<sup>2</sup> 杨凯<sup>1</sup> 唐川川<sup>1</sup> 赵小祥<sup>1</sup> 吕雅琼<sup>1</sup> 段宝利<sup>1</sup> 冉飞<sup>1</sup>  
张社梅<sup>3</sup> 杨阳<sup>1</sup> 杨燕<sup>1</sup>✉

<sup>1</sup>中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所 成都 610041

<sup>2</sup>甘孜州海螺沟景区森林保护站 泸定 626102

<sup>3</sup>四川农业大学管理学院 成都 611130

<sup>4</sup>中国科学院大学 北京 100049

**摘要** 为明确川西高山-高山草甸植物多样性和放牧强度随海拔梯度的变化特征及其主要影响因素, 进一步为该区域经济发展和生态保护政策的制定提供科学依据, 在川西地区贡嘎山东北坡雅加埂峡谷地带, 沿海拔3 000-4 400 m范围内设置7个亚高山-高山草甸研究样地作为研究对象, 以铁丝笼模拟围栏放牧, 调查其笼内外植物群落物种组成和结构, 获取逐月地上生物量, 采集土壤样品并分析土壤有机质(SOM)、总氮(TN)、总磷(TP)、有效氮(AN)和有效磷(AP)含量. 结果显示: 香农-维纳(Shannon-Wiener)多样性指数随着海拔的增加而增加, 均匀度指数随海拔的升高逐渐降低, 丰富度指数在海拔梯度上呈明显单峰曲线, 峰值出现在海拔3 850 m样地; 放牧强度随着海拔升高整体呈下降趋势, 且草地实际载畜量并未超过理论载畜量; 冗余分析结果显示表层土壤有效氮和总磷含量是影响亚高山-高山草甸植物群落多样性的主要非生物因子, 放牧干扰对该区域植物群落多样性没有影响. 上述结果表明增加表层土壤中的氮含量有助于维持山区草地的多样性, 同时盈余的载畜量允许当地扩大发展畜牧业, 以增加当地牧民的经济收入. (图4 表1 参46)

**关键词** 放牧强度; 海拔梯度; 多样性; 畜牧承载力; 土壤养分

## The altitudinal patterns of plant diversity and grazing intensity in subalpine-alpine meadow of western Sichuan, China

ZENG Fang<sup>1,4</sup>, WANG Genxu<sup>1</sup>, ZHANG Li<sup>2</sup>, YANG Kai<sup>1</sup>, TANG Chuanchuan<sup>1</sup>, ZHAO Xiaoxiang<sup>1</sup>, LÜ Yaqiong<sup>1</sup>, DUAN Baoli<sup>1</sup>, RAN Fei<sup>1</sup>, ZHANG Shemei<sup>3</sup>, YANG Yang<sup>1</sup> & YANG Yan<sup>1</sup>✉

<sup>1</sup>Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Conservancy, Chengdu 610041, China

<sup>2</sup>Ganzi Hailuoguo Scenic Spot Forest Protection Station, Luding 626102, China

<sup>3</sup>College of Management, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China

<sup>4</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract** This study aimed to clarify altitudinal patterns of plant diversity and grazing intensity, as well as the key influencing factors in the subalpine - alpine meadow of western Sichuan Province, and to further provide a scientific basis to formulate policies for regional economic development and ecological protection. The study was set up in Yajiageng valley, northeastern slope of Mt. Gongga, western Sichuan Province. Seven subalpine-and alpine meadow sites spanning 3 000 m to 4 400 m a.s.l. were selected as the research target, wire cages were employed to simulate fences to exclude grazing, and unfenced areas were used as the control. Plant species composition and structure were surveyed and above-ground biomass was harvested monthly at the species level. Soil samples were collected to measure soil properties including soil organic matter (SOM), total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), available nitrogen (AN), and available phosphorus (AP) concentrations. Results showed that the Shannon-Wiener diversity index increased but the Pielou evenness index decreased with elevation, and species richness index presented an obvious unimodal pattern with the peak at 3 850 m a.s.l. Grazing intensity decreased with elevation, and actual carrying capacity in the study area was greatly lower than the theoretical carrying capacity. In the study region, AN and TP concentrations in the top soil (as abiotic factors), and not grazing disturbance, may mainly affect plant diversity patterns along elevation gradients. These

收稿日期 Received: 2020-12-17 接受日期 Accepted: 2021-02-01

国家自然科学基金委员会中挪国际合作项目(41861134039)资助 Supported by the NSFC China-Norway International Cooperation Project (41861134039)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: [yyang@imde.ac.cn](mailto:yyang@imde.ac.cn))

results suggest that additional nitrogen input in surface soils could be helpful to maintain plant diversity in the subalpine- and alpine meadows, and the surplus carrying will capacity allow the expansion and development of animal husbandry, which can improve the income of local herdsmen.

**Keywords** grazing intensity; elevation gradient; diversity; carrying capacity; soil nutrient

物种多样性作为物种丰富度和均匀度的综合反映,不仅体现群落组成、结构及功能上的异质性,更反映了不同自然地理条件和群落的相互关系<sup>[1]</sup>。海拔作为综合了温湿度等多种环境因子的地理条件,被认为是影响物种多样性格局的决定因素之一,植物群落多样性沿海拔梯度的变化格局多年来一直是植物生态学家关注的前沿问题。迄今为止,植物群落物种多样性随海拔梯度变化模型主要有单峰<sup>[2]</sup>、负相关<sup>[3]</sup>、凹型<sup>[4]</sup>、正相关<sup>[4]</sup>以及无关<sup>[5]</sup>曲线,其中单峰曲线报道约占已有报道的50%<sup>[6]</sup>,负相关格局约占已有报道的25%<sup>[6]</sup>。新西兰Red Mountain等地观测到了海拔升高导致环境异质性增强<sup>[4]</sup>,从而显示出物种多样性随海拔梯度的“正相关”格局。而在美国洛基山国家公园Front Range山脉东坡观测到植物多样性随海拔增加呈现的“凹型”格局<sup>[4]</sup>。秦岭地区的落叶阔叶林和长白山北坡亚高山冷杉林(*Abies faxoniana* Rehde)草本层物种丰富度均显示出与海拔梯度的“无关”格局<sup>[5,7]</sup>。可见,海拔梯度上多样性分布格局异同是多生态环境因子综合作用的结果,研究地形、降水、光照和土壤属性等环境因子与海拔梯度上物种多样性格局之间的关系,以此揭示驱动山地生态系统植物多样性变化的关键环境因子,是山地生态系统应对全球变化研究的重要内容<sup>[8-11]</sup>,可为山区生态环境的保护与管理提供理论依据。

放牧作为陆地生态系统最重要的管理方式之一,其强度随时间和空间的变化而变化,冬季较夏季偏高。在中国滇西北的香格里拉3个不同海拔的牧场,较低海拔的牧场在冬春放牧强度最大,退化最为严重<sup>[12]</sup>。放牧对植被的影响因强度而异。重牧情况下,物种丰富度下降,植株趋于低矮<sup>[13]</sup>;适度放牧对草地造成的干扰和养分胁迫<sup>[14]</sup>,既能增加草地植物多样性<sup>[15]</sup>,又能使草本植物通过自身调节机制引发补偿甚至超补偿生长<sup>[16]</sup>。然而,放牧强度在海拔梯度上的变化特征因具体研究地点而异,目前尚不清楚川西地区放牧利用情况随海拔梯度的变化特征及其对草地多样性影响的贡献率大小。

川西高山草地作为青藏高原草地生态系统重要组成部分,不仅是长江、黄河上游的重要生态屏障,更是我国五大牧区之一,囊括了甘孜和阿坝州在内的31个县,草地面积占四川省可利用草地的65%,是保护山区生态环境和民族地区经济发展叠加的重要区域。目前川西草地的研究多集中在阿坝州红原、若尔盖区域,甘孜州分布的高山草甸的研究受到关注较少<sup>[17-18]</sup>。海拔梯度上高山草甸的多样性、生产力现状和载畜量等研究鲜见报道,极大地制约了当地生态保护与民族经济发展政策的制定和发展规划。因此,弄清川西地区广泛分布的亚高山-高山草甸植物多样性和放牧强度的海拔分布特征及其影响因子的研究势在必行。

本研究以横断山区贡嘎山东北坡雅家埂峡谷的亚高山-高山草甸为研究对象,研究区域草地垂直海拔分布跨越近1 400 m,覆盖范围从低海拔的人为干扰剧烈区到高海拔的自然植被区,是研究自然和人为因素影响草地结构和功能的天然试验场。旨在明确以下科学问题:(1)植物群落组成以及放牧利用情况随海拔梯度的变化特征如何?(2)影响植物多样性

在海拔梯度上变化的主要因子有哪些?本研究结果可为保护和管理民族地区自然资源提供理论依据和政策制定的数据支撑,同时海拔梯度的特征可为山区植被遥感研究结果的验证和模型的多参数化提供实测数据。

## 1 材料与方

### 1.1 研究区域概况

研究样地位于横断山脉贡嘎山(29.33°-30.33°N, 101.50°-102.25°E),属于亚热带温暖湿润季风区与青藏高原东部高原温带半湿润区的过渡带,年平均气温大约4℃左右;干湿季明显,雨季(5-10月)的降水量超过全年降水量的80%,11月-翌年4月为旱季;年平均空气湿度约为90%。实验样地具体位于贡嘎山东坡雅家埂峡谷,横跨1 400 m海拔梯度(3 000-4 400 m),年降水量约为1 100 mm。植物群落物种组成以多年生草本为主,优势种为银叶委陵菜(*Potentilla leuconota*)、伴生藁草属(*Carex*)以及风毛菊属(*Saussurea*)植物,土壤为典型高山草甸土。

### 1.2 实验设计

于2019和2020年6月中旬,沿着东坡雅家埂峡谷海拔3 000-4 400 m设置7个实验样地(表1),每个实验样地选择在地势平坦且异质性低的草甸(面积10 m × 10 m)。在每个实验样地内,随机设置6个面积为2 m × 2 m小区,每个小区随机布设4个面积为25 cm × 25 cm的样方,将其分别设置为短期对照(短期自然放牧)、一个月禁牧处理、长期对照(长期自然放牧)以及3个月禁牧处理。因此,每个试验样地共计24个25 cm × 25 cm调查样方,整个海拔梯度上的实验总共168个样方。禁牧处理是将长宽高25 cm × 25 cm × 30 cm的铁丝笼罩在25 cm × 25 cm草地样方上,使用铁钩子固定于地面。笼子的网眼直径不超过2 cm,以避免小型啮齿动物进入。与之对应的自然放牧对照样方用不锈钢钎(高度约30 cm,钎子上方涂成绿色)插在25 cm × 25 cm样方四角。短期实验组自然放牧和禁牧样方草地的地上生物量每个月定期收获,随后将样方在同一小区内不同位置重新放置;长期实验组放置3个月,在每年度草地生长季节结束时(9月下旬)一次性收割样方内的地上生物量。

### 1.3 数据收集

**1.3.1 生物量收集** 短期实验组分别在7月中旬、8月中旬、9月中旬收集控制与处理样方生物量,齐地面收割,装袋密封放进恒温箱带回实验室,按照禾本科、莎草科、杂类草功能群分类,65℃烘干至恒重。长期实验组在9月中旬收割,其余操作同短期实验组。

**1.3.2 植被样方调查** 对7个实验样地内控制和处理样方均进行植被清查。将25 cm × 25 cm样方框置于被调查样方上,记录样方编号,辨认样方框内物种并记录植被总盖度、群落高度,记录出现的物种数量、物种盖度和高度,植被调查在7月下旬完成。

**1.3.3 土壤样品采集** 在每个实验样地内,随机选取3个地

表1 实验样地位置分布

Table 1 Location of the experimental sample points

| 样地海拔<br>Site altitude | 经纬度<br>Coordinate                  | 土壤总氮<br>TN (w/g kg <sup>-1</sup> ) | 土壤总磷<br>TP (w/mg kg <sup>-1</sup> ) |
|-----------------------|------------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|
| 3000                  | N 29°50'27.46",<br>E 102°02'36.92" | 5.250                              | 1229.549                            |
| 3500                  | N 29°51'51.92",<br>E 102°02'02.82" | 10.113                             | 1428.251                            |
| 3850                  | N 29°53'24.67",<br>E 102°00'58.87" | 10.640                             | 778.749                             |
| 3959                  | N 29°53'52.92",<br>E 102°00'55.40" | 26.000                             | 223.283                             |
| 4166                  | N 29°54'47.01",<br>E 102°00'37.65" | 15.390                             | 298.340                             |
| 4300                  | N 29°55'22.00",<br>E 102°00'14.28" | 10.700                             | 282.293                             |
| 4400                  | N 29°55'26.40",<br>E 102°00'15.56" | 8.933                              | 2362.626                            |

TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus.

形条件一致的土壤样方, 挖取土壤剖面, 每个剖面上用无菌铲分别采集0-10 cm和10-20 cm土壤样品, 每层重复3次采样, 采样时去除土壤表面动植物残体。共获得126个土样。所有土样密封装袋带回实验室自然风干后过100目筛测定土壤理化性质。

**1.3.4 土壤样品测定** 土壤有机质 (soil organic matter, SOM) 用重铬酸钾容量法—外加加热法 (g/kg); 有效磷 (available phosphorus, AP) 采用 NaHCO<sub>3</sub>浸提—钼锑抗比色法测定 (mg/kg); 有效氮 (available nitrogen, AN) 采用 NaOH-H<sub>3</sub>BO<sub>3</sub> 法测定 (mg/kg); 全氮 (total nitrogen, TN) 含量用高氯酸-硫酸消化法, 全磷 (total phosphorus, TP) 含量用酸溶—钼锑抗比色法。

## 1.4 数据分析

**1.4.1 放牧强度** 放牧强度为禁牧样方收割的地上生物量减去自然放牧样方的地上生物量。短期放牧强度为每月收割生物量计算的放牧强度的总和, 长期放牧强度为9月末收割的生物量总和。

**1.4.2 植被多样性指数** 根据植被调查结果计算多样性指数<sup>[19]</sup>。

$$\text{Richness指数: } R = S \quad (1)$$

$$\text{Shannon-Wiener指数: } H' = -\sum P_i \ln P_i \quad (2)$$

$$\text{Pielou evenness指数: } J = H'/\ln S \quad (3)$$

其中,  $P_i$ 为物种*i*的相对覆盖度,  $S$ 为样本中*i*的总种数。

**1.4.3 理论畜牧承载力** 根据农业农村部在2015发布的《天然草地合理载畜量计算》, 理论畜牧承载力计算公式如下:

$$A = \frac{Y \times H \times U \times S}{I \times D}$$

式中,  $A$ 为载畜能力,  $Y$ 为单位面积草地牧草产量 (kg/hm<sup>2</sup>),  $H$ 为标准干草折算系数,  $U$ 为全年放牧草地利用率,  $S$ 为草地面积,  $I$ 为羊单位日食量,  $D$ 为放牧天数。根据农业农村部标准, 高寒草甸和山地草甸标准干草折算系数均为1, 羊单位日食量为1.8 kg, 高寒草地全年利用率为50%。

实际载畜量 (actual carrying capacity) 根据年终存栏数计算, 折算成羊单位后与理论载畜量 (theoretical carrying capacity) 进行对比。一头牛等于5个绵羊单位, 一头驴等于3个绵羊单位, 一头马等于6个绵羊单位, 一头骡等于6个绵羊单位。

**1.4.4 冗余分析** 多样性指数RDA分析采用Canoco (5.0) 软件, 并绘制二维排序图。先对多样性-环境数据进行PCA分析, 如果分析结果中第一轴的值大于4.0, 选择单峰模型; 如果值在3.0-4.0, 选择单峰或线性模型; 值小于3.0, 选择线性模型。运用Monte-Carlo test方法检验多样性与各因子之间的相关性, 置换检验全模型显著性, 前向选择减少解释变量数量, 简约模型。

所有数据用Excel软件整理, R (3.6.3) 软件方差分析各指标间的显著性差异 ( $P = 0.05$ ), Canoco (5.0) 分析土壤因子和放牧强度对群落多样性的响应, Origin (9.1) 软件画图。

## 2 结果与分析

### 2.1 海拔梯度上草地群落多样性变化特征

群落均匀度指数随海拔的升高显著降低, 香农-维纳指数变化趋势则恰好相反, 其随着海拔的升高逐渐增加 ( $P < 0.05$ , 图1)。物种丰富度指数随着海拔梯度增加呈明显单峰曲线, 峰值在海拔3 850 m附近 ( $P < 0.05$ , 图1)。

### 2.2 海拔梯度上短期放牧强度特征

2019和2020年的调查结果 (图2) 显示, 草地植物群落和莎草科植物被啃食的生物量均为正值, 年际间差异不显著 ( $P > 0.05$ ), 表明当地放牧活动一直存在, 且莎草科植物是当地牲畜主要的啃食类型。禾本科和杂类草被啃食的生物量在部分海拔样地为负值 (图2B、C), 表明这些海拔样地的放牧活动对植被生长有促进作用。整体来看, 群落尺度上, 两年内放牧强度随着海拔的升高均呈下降趋势, 最低点海拔3 000 m样地放牧强度最大, 在2019和2020年分别为0.093、0.143 kg/m<sup>2</sup>。两年放牧强度在中间海拔3 900 m处均有所升高, 之后随着海拔的升高, 第一年放牧强度持续回落, 在4 400 m处降至0.029 kg/m<sup>2</sup>, 而第二年放牧强度在海拔4 300 m处增加至0.102 kg/m<sup>2</sup>。莎草科植物的放牧强度随海拔梯度变化的特征基本相似于群落尺度, 即总体上随着海拔梯度的升高而放缓, 在海拔3 900 m、4 300 m样地放牧强度明显高于其邻近海拔

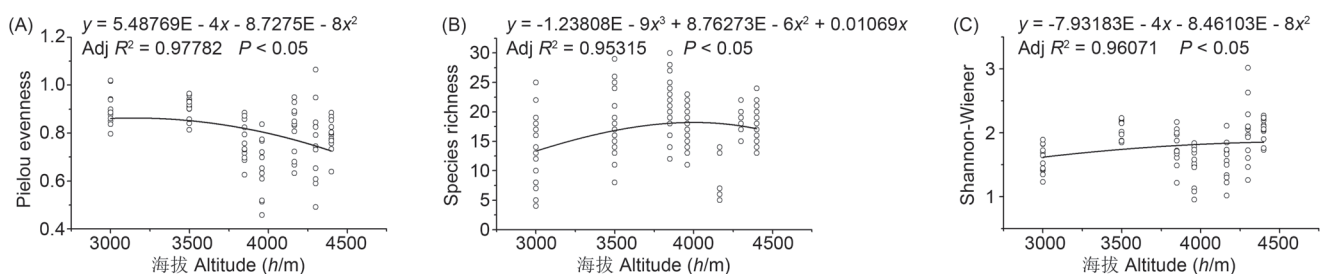


图1 海拔3 000-4 400 m多样性指数变化特征。

Fig. 1 The characteristics of diversity index from altitude 3 000 m to 4 400 m.



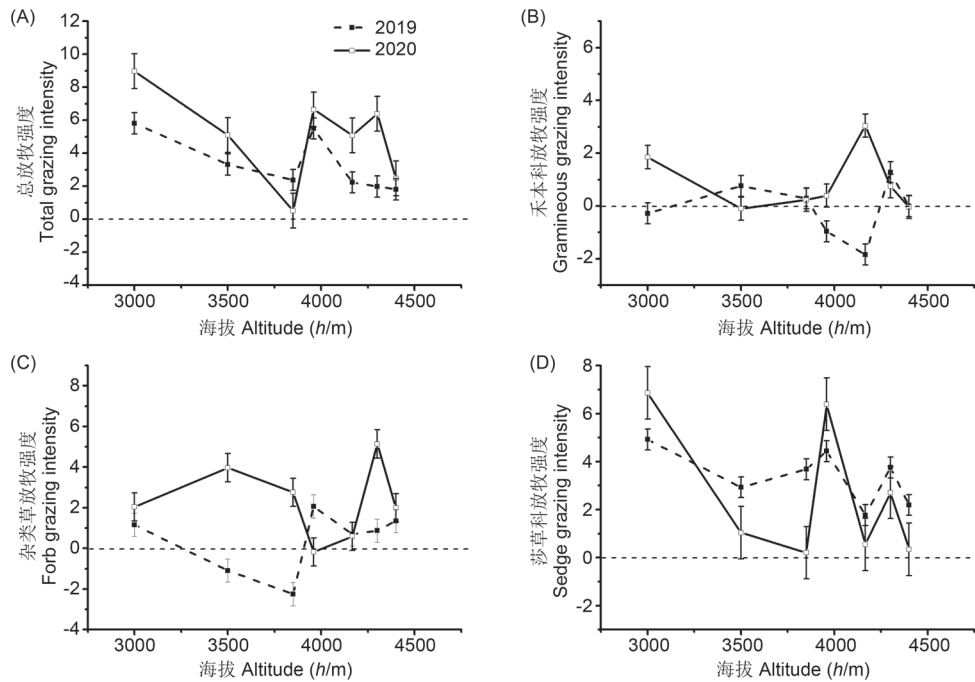


图2 短期放牧强度特征.

Fig. 2 The characteristics of short term grazing intensity.

(图2D). 禾本科和杂类草植物的放牧强度随着海拔的增加整体呈上升趋势(图2B、C), 个别海拔存在显著的年际间差异. 2019年禾本科在林线(3 850 m)以上海拔样地附近均出现负值, 显示出放牧对草地生长的促进效应, 2020年则转为正值, 表明该年放牧降低了草本生物量. 杂类草则在林线以下海拔呈现出相似的变化趋势, 即2019年放牧强度促进杂类草生长, 第二年则表现为抑制作用.

### 2.3 畜牧承载情况

研究区域所在县2019年的实际载畜量为8.022万绵羊单位(甘孜州2019年统计年鉴). 整体上, 研究区域的理论载畜量均高于实际载畜量, 显示出畜牧合理未超载的现状(表2), 海拔3 500 m样地理论载畜量最大, 约为39万绵羊单位, 尚有79%剩余承载空间. 海拔4 300 m和4 400 m样地理论载畜量相对较低, 分别为22.1万、19.1万绵羊单位, 约有60%承载量剩余.

### 2.4 群落多样性与土壤、放牧因子相关性排序

PCA分析结果第一轴的值为0.17(小于3.0), 因此选择线性RDA模型. 前向选择剔除多余解释因子后重新分析, 置换检

验显示RDA全模型显著( $P < 0.05$ ), 约束轴检验显著( $P < 0.05$ ). 图4结果显示, 海拔梯度上草地香农-维纳指数、均匀度指数与浅层0-10 cm土壤的有效氮浓度显著相关, 物种丰富度指数与深层10-20 cm土层的总磷浓度显著相关( $P < 0.05$ , 图4).

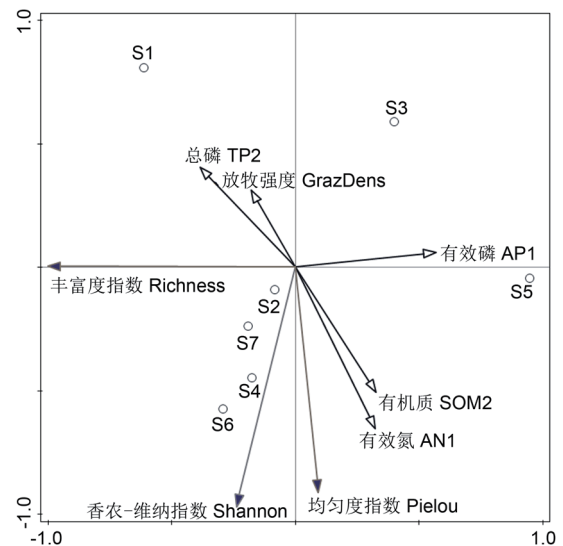


图4 海拔梯度上群落多样性与土壤、放牧因子的RDA排序. TP2: 10-20 cm总磷浓度; GrazDens: 放牧强度; AP1: 0-10 cm有效磷浓度; AN1: 0-10 cm有效氮浓度; SOM2: 10-20 cm有机质浓度; s1-s7: 3 000-4 000 m海拔梯度上群落样方编号.

Fig. 4 RDA ordination of community diversity and soil and grazing factors in elevation gradient. TP2: Total phosphorus concentration from 10 cm to 20 cm; GrazDens: Grazing intensity; AP1: Available phosphorus concentration from 0 cm to 10 cm; AN1: Available nitrogen concentration from 0 cm to 10 cm; SOM2: Soil organic matter concentration from 0 cm to 20 cm; Shannon: Shannon Wiener's diversity index; Richness: Species richness index; Pielou: Species evenness index; s1-s7: The plot on an elevation gradient of 3 000 m to 4 000 m.

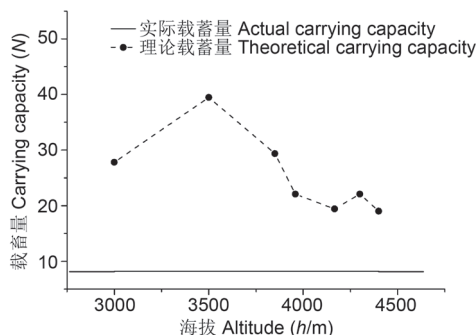


图3 实际载畜与理论载畜量比较.

Fig. 3 The comparison between actual stocking capacity and theoretical stocking capacity.

### 3 讨论

#### 3.1 海拔梯度上群落多样性变化

本研究跨越3 000-4 400 m海拔梯度,均匀度指数随着海拔的升高总体呈下降趋势,以3 850 m样地为分界点,其以下海拔均匀度指数大致不变,说明本研究区域低海拔物种分布较为均匀,而高海拔区域群落常见种与稀有种之间的差距逐渐变大,群落朝着非均匀化的方向发展(马克平等,1995)<sup>[20]</sup>。群落调查数据也显示海拔4 200 m和4 400 m样地的莎草科盖度分别占总群落盖度的42%和51.6%,表明物种分布极度不均。这可能是因为海拔4 000 m以上高寒草原的建群植物以早熟禾属(*Poa*)、披碱草属(*Elymus*)、针茅属(*Stipa*)为主,海拔越高,水热条件受制约,植株逐渐趋于低矮<sup>[21]</sup>,小嵩草等典型高寒草甸物种开始占据主要优势。

本研究结果显示,丰富度指数呈单峰曲线,其峰值大约出现在山体中部的海拔3 850 m附近,这与Shukor等在马来西亚Kinabalu山的研究结果<sup>[22]</sup>一致,符合“中域效应”假说<sup>[23]</sup>,这可能是因为中间海拔水热条件更有利于植被生长。同时中间海拔植物群落的变异系数为0.12,显示出最高的稳定性<sup>[24]</sup>。这可能是由于本研究区域中间海拔正处于干旱到湿润的过渡性环境,且人为活动在此区域造成各种次生环境与演替阶段,造就了更为丰富的生态位供植物生长<sup>[25]</sup>。而香农-维纳指数作为综合了物种丰富度和均匀度的指标,在海拔梯度上呈轻微增加趋势。这可能是因为低海拔区域物种数目少但分布均匀,而高海拔物种数相对较高但分布极度不均导致的。类似的研究结果在挪威的草地群落<sup>[26]</sup>和高海拔的矮丛生草甸<sup>[27]</sup>中均有发现,即多样性指数随海拔的升高而增加,而物种丰富度呈明显单峰曲线。

#### 3.2 海拔梯度上植被群落及功能群放牧强度特征

植被群落和莎草科牧草群的放牧强度随着海拔的升高整体呈下降趋势,这与本研究区域位于混合放牧区有关。马和羊等牲畜大多集中在海拔约为3 700-3 800 m以下的亚高山草甸,适合长期放牧,因而放牧压力较高;而海拔3 900 m以上的高寒草甸放牧对象以牦牛为主,多为夏季牧场,放牧时间较短,压力较小。莎草科植物的放牧强度随海拔梯度变化趋势与植物群落的被啃食程度一致,说明莎草科植物是当地所有牧群偏爱的牧草类型。在较高海拔样地(3 900 m及以上海拔)莎草科植物比其他功能群植物被啃食的数量更大,一方面可能是由于该海拔区域分布着以典型的莎草科植物为优势种的高寒草甸,莎草科植物在高海拔群落中(> 40%)占比高于低海拔样地(< 30%)。另一方面,莎草科植物适口性好,可能更受牦牛的偏好,因此被啃食的程度高<sup>[28]</sup>。

禾本科功能群的放牧强度在个别海拔存在年际间差异,这可能与当地的载畜量年际波动导致的放牧强度变化有关。2019年,放牧促进了较高海拔(4 000 m往上)样地中禾本科生物量积累,这可能是放牧刺激了禾本科中某些物种,引起植物群落发生补偿甚至超补偿生长<sup>[29]</sup>,这种自我调节机制能降低食草动物对植物的不利影响,增加禾本科功能群生物量。而2020年未观察到相似的放牧促进效应,这可能是因为该年放牧强度(0.08 kg/m<sup>2</sup>)超出了促进植物补偿生长的放牧强度阈值。根据Belsky提出的补偿指数 $G_i/C_i$ <sup>[29]</sup>计算得,2019年的补偿指数均大于1,为超补偿,而2020年各月补偿指数均小于0,这表明2020年的放牧强度并未刺激植物生长,反而对其有害。

杂类草功能群放牧强度在低海拔呈现较大年际波动。

2019年放牧增加了较低海拔(3 500 m、3 850 m)样地杂类草的生物量,这可能与低海拔区域是以杂类草为优势种的群落组成有关。较低海拔植物群落以蔷薇科委陵菜属(*Potentilla spp.*)为优势物种,其地上生物量分别占两个样地群落总生物量的37%和32%,且属于绵羊采食比例偏低的牧草<sup>[30]</sup>,因此受啃食干扰影响较小。而禾本科和莎草科作为牲畜食性偏好牧草,放牧活动去除了样方中的禾本科和莎草科植物郁闭度,减少了对光资源的竞争,从而释放了其杂类草的竞争压力,促进了杂类草生长<sup>[31-32]</sup>。2020年放牧强度则没有类似的促进效应,这可能是因为2020年在较低海拔处莎草科群落的放牧强度(0.017 kg/m<sup>2</sup>、0.003 kg/m<sup>2</sup>)明显低于2019年(0.047 kg/m<sup>2</sup>、0.059 kg/m<sup>2</sup>),同时2020年(0.029 kg/m<sup>2</sup>)的草地生产力较2019年低(0.048 kg/m<sup>2</sup>),野马等动物食性选择性减弱,表现出泛食者的特点<sup>[33]</sup>。

#### 3.3 畜牧承载力现状

草地的理论载畜量是指在一定放牧时间及一定草地面积上,保证家畜及草地植被正常生长的前提下所能容纳的牲畜数量<sup>[34]</sup>。畜牧业是青藏高原的支柱产业,不止能带动本区经济发展,在我国畜牧产业结构中也发挥着不可替代的作用<sup>[35]</sup>。近年来人口激增导致的超载放牧是青藏高原草地生态系统中退化最重要的原因之一<sup>[36]</sup>。本研究结果显示研究区域的畜牧承载力目前并未饱和,载畜量尚有剩余,剩余量最高达31万羊单位,最低10万羊单位,这表明当地畜牧产业目前处于可持续发展状态。

#### 3.4 植被多样性与环境、放牧因子的排序分析

山地由于其复杂且多样的生态环境,成为多种生物生存、繁衍和保存下来的种子库,其多样性一直受到生态学家的关注<sup>[37]</sup>。而海拔综合了温湿度等多种生态因子,其梯度上植物多样性格局及其影响因素也一直是植物生态学家的重要研究内容<sup>[38]</sup>。结合生物及非生物因子对川西贡嘎山海拔梯度上多样性格局分析可知,放牧因子对研究区域植被多样性影响并不显著,杨立美等的研究也发现影响贵州山区植被多样性最为显著的是环境因子,人为干扰影响并不显著<sup>[39]</sup>。氮和磷作为限制植物生长最普遍的因素,其在数量和组成上的变化,都将对植物群落丰富度、组成及生物量造成影响<sup>[40]</sup>。而土壤有效氮对植被多样性的影响尚无一致结论。Zou的研究结果<sup>[41]</sup>显示,有效氮通过支持亲氮植物的生长来减缓物种流失的速度。而陈新闻的研究结果<sup>[42]</sup>则完全相反,其认为土壤养分有效性增高会降低草本植物多样性。本研究结果显示,贡嘎山东坡海拔梯度上Shannon和Pielou均匀度指数与土壤0-10 cm有效氮呈正相关关系,这可能是因为高海拔的矿化作用速率比较低,使得高山生态系统中土壤受氮含量限制<sup>[43]</sup>。本结果同样揭示了该区域群落丰富度与土壤10-20 cm磷浓度呈显著正相关关系,这可能是因为物种丰富度在短期内由土壤氮含量控制,长期则由土壤磷含量控制<sup>[44]</sup>,磷对物种丰富度的显著影响这一点也在Arnesen<sup>[45]</sup>和Anic<sup>[46]</sup>的研究中得到了证实。

### 4 结论

川西高山-亚高山草甸香农-维纳多样性指数随着海拔的增加而增加,均匀度指数随海拔的升高逐渐降低,丰富度指数则呈明显单峰曲线,符合“中域效应”假说,且海拔3 850 m林线附近的植物群落最为稳定。研究区域亚高山-高山草甸植物群落多样性主要受浅层土壤有效氮(AN)和总磷(TP)含量影响,这表明增加当地土壤表层氮含量有利于稳定当地植被

多样性. 放牧干扰尚未对该区域草地群落多样性造成影响, 其畜牧承载力尚有盈余, 可适当发展畜牧业为当地牧民创造经济收入, 进一步为当地生态保护与民族经济发展政策的制定提供了科学依据.

同时本研究尚存在一些不足, 其一, 因条件有限, 仅调查了贡嘎山东坡雅家埂峡谷海拔梯度上植被多样性情况, 这可

能导致对整个川西高山-亚高山海拔梯度上草甸多样性现状认识不全面. 其二、研究样地实际载畜量受牲畜活动影响, 无法获取准确数据, 因此用研究区域所在县实际载畜量近似替代.

**致谢** 感谢中国科学院贡嘎山高山生态系统观测试验站为本研究提供实验条件.

## 参考文献 [References]

- 茹文明, 张金屯, 张峰, 张桂萍, 刘瑞祥. 历山森林群落物种多样性与群落结构研究[J]. 应用生态学报, 2006, **17** (3): 561-566 [Ru WM, Zhang JT, Zhang F, Zhang GP, Liu RX. Species diversity and community structure of forest communities in Lishan Mountain [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2006, **17** (3): 561-566]
- Daubenmire R, Daubenmire JB. Forest vegetation of eastern washington and northern idaho [J]. *Techn Bull 60 Pullman*, 1968, **10** (6): 104-127
- Ohsawa M. Latitudinal comparison of altitudinal changes in forest structure, leaf-type, and species richness in Humid Monsoon Asia [J]. *Vegetatio*, 1995, **121** (6): 3-10
- Peet RK. Forest vegetation of the colorado front range: patterns of species diversity [J]. *Vegetatio*, 1978, **37** (2): 65-78
- 邵彬. 长白山北坡亚高山云冷杉林的物种多样性[J]. 植物生态学报, 1999, **23** (1): 47-57 [Shao B. Species diversity in the sub-alpine spruce-fir forest communities on the North Slope of Mt. Changbai [J]. *Chi J Plant Eco*, 1999, **23** (10): 47-57]
- Rahbek C. The role of spatial scale and the perception of large-scale species-richness patterns [J]. *Ecol Lett*, 2005, **8** (3): 224-239
- 黄建辉, 高贤明. 地带性森林群落物种多样性的比较研究[J]. 生态学报, 1997, **17** (2): 611-618 [Huang JH, Gao SM. A comparative study on species diversity in zonal forest communities [J]. *Acta Ecol Sin*, 1997, **17** (2): 611-618]
- Gaylor MO, Mears GL, Harvey E, Guardia MJL, Hale RC. Polybrominated diphenyl ether accumulation in an agricultural soil ecosystem receiving wastewater sludge amendments [J]. *Environ Sci Technol*, 2014, **48** (3): 7034-7043
- Pauli H, Gottfried M, Dullinger S, Abdaladze O, Grabherr G. Recent plant diversity changes on europe's mountain summits [J]. *Science*, 2012, **336** (5): 353-355
- Bagchi R, Gallery RE, Gripenberg S, Gurr SJ, Narayan L, Addis CE, Freckleton RP, Lewis OT. Pathogens and insect herbivores drive rainforest plant diversity and composition [J]. *Nature*, 2014, **506** (11): 85-88
- Collins SL, Knapp AK, Briggs JM, Blair JM, Steinauer EM. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie [J]. *Science*, 1998, **280** (13): 745-747
- 王向东, 简方全. 香格里拉县三个草地放牧功能区植被特征及生产力现状调查[J]. 中国草食动物科学, 2014, **34** (6): 38-40 [Wang XD, Jian FQ. Vegetation characteristics and productivity of three grassland grazing functional areas in Shangri-La County [J]. *Chi Her Sci*, 2014, **34** (6): 38-40]
- 向明学, 郭应杰, 古桑群宗, 张晓庆, 潘影, 武俊喜, 拉多. 不同放牧强度对拉萨河谷温性草原植物群落和物种多样性的影响[J]. 草地学报, 2019, **27** (3): 668-674 [Xiang MX, Guo YJ, Gu SQZ, Zhang XQ, Pan Y, Wu JX, La D. Effects of grazing intensity on plant community and species diversity of temperate steppe in Lhasa River Valley [J]. *Acta Agrestia Sin*, 2019, **27** (3): 668-674]
- Socher SA, Prati D, Boch S, Müller J, Fischer M. Direct and productivity-mediated indirect effects of fertilization, mowing and grazing on grassland species richness [J]. *J Ecol*, 2012, **100** (12): 1391-1399
- Hickman KR, Hartnett DC, Cochran RC, Owensby CE. Grazing management effects on plant species diversity in Tallgrass Prairie [J]. *Rangeland Ecol Manag*, 2004, **57** (5): 58-65
- 胡艳丽, 王宁, 谢应忠, 代红军. 放牧对草地生理补偿作用的研究进展[J]. 当代畜牧, 2007, **17** (5): 42-44 [Hu YL, Wang N, Xie YZ, Dai HJ. Research progress on physiological compensation of grazing on grassland [J]. *Con An Hus*, 2007, **17** (5): 42-44]
- 高永恒 陈, 罗鹏, 吴宁, 王根绪. 放牧强度对川西北高寒草甸植物生物量及其分配的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2008, **26** (3): 26-32 [Gao YH, Chen H, Luo P, Wu N, Wang GX. Effect of grazing intensity on biomass of alpine meadow and its allocation in the Northwestern Sichuan [J]. *J Ecol Rur Environ*, 2008, **26** (3): 26-32]
- 李珂, 杨永兴, 杨杨, 韩大勇. 放牧胁迫下若尔盖高原沼泽退化特征及其影响因子[J]. 生态学报, 2011, **31** (20): 5956-5969 [Li K, Yang YX, Yang Y, Han DY. Characteristics and influence factors of the swamp degradation under the stress of grazing in the Zoige Plateau [J]. *Acta Ecol Sin*, 2011, **31** (20): 5956-5969]
- Sa WJ, An LZ, Sa W. Changes in plant community diversity and aboveground biomass along with altitude within an alpine meadow on the Three-River Source Region [J]. *Chinese Sci Bul*, 2012, **57** (27): 3573-3577
- 马克平, 黄建辉, 于顺利, 陈灵芝. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究: II 丰富度, 均匀度和物种多样性[J]. 生态学报, 1995, **15** (2): 268-277 [Ma KP, Huang JH, Yu SL, Chen LZ. Plant community diversity in dongling mountain, Beijing, China: II species richness, evenness and species diversities. [J]. *Acta Ecol Sin*, 1995, **15** (2): 268-277]
- 宋璐璐, 樊江文, 钟华平, 王宁. 重庆红池坝地区草地群落生物量及物种丰富度沿海拔梯度格局变化[J]. 草地学报, 2010, **18** (1): 160-166 [Song LL, Fan JW, Zhong JH, Wang N. Changes of biomass and species richness of grassland community along an altitude gradient in Hongchiba, Chongqing [J]. *Acta Agrestia Sin*, 2010, **18** (1): 160-166]
- Shukor Md. Elevational eiversity patterns of small mammals on mount kinabalu, Sabah, Malaysia [J]. *GEB*, 2001, **10** (3): 41-62
- Colwell RK, Lees DC. The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness [J]. *Trends Ecol Evol*, 2000, **15** (2): 70-76
- Pimm SL. The complexity and stability of ecosystems [J]. *Nature*, 1984, **307** (6): 321-326
- 沈泽昊, 方精云, 刘增力, 伍杰. 贡嘎山东坡植被垂直带谱的物种多样性格局分析[J]. 植物生态学报, 2004, **25** (6): 721-32 [Shen ZH, Fang JY, Liu ZL, Wu J. Patterns of biodiversity along the vertical



- vegetation spectrum of the east aspect of Gongga Mountain [J]. *Chi Plant Ecol*, 2004, **25** (6): 721-731]
- 26 Austrheim G. Plant diversity patterns in semi-natural grasslands along an elevational gradient in southern norway [J]. *Plant Ecol*, 2002, **161** (10): 193-205
  - 27 Sklenár P, Ramsay PM. Diversity of zonal páramo plant communities in ecuador [J]. *Divers & Distrib*, 2010, **7** (1): 113-124
  - 28 宋仁德, 长谷川信美, 李国梅, 徐宁, 才尕, 张青兰. 天然草地放牧牦牛采食行为及食性选择的研究[J]. 家畜生态学报, 2008, **29** (5): 31-35[Song RD, Chang GCXM, Li MG, Xu N, Cai G, Zhang QL. Botanical composition and grazing behaviour of qinghai yaks of plateau type in the natural rangeland [J]. *J Dom An Ecol*, 2008, **29** (5): 31-35]
  - 29 Belsky AJ. Does herbivory benefit plants? a review of the evidence [J]. *The Am Nat*, 1986, **127** (6): 870-892
  - 30 金昆, 武玉龙. 呼伦贝尔草原放牧绵羊食性的初步研究[J]. 草与畜杂志, 1998, **1** (2): 10-11 [Jin K, Wu YL. A preliminary study on feeding habits of grazing sheep in hulunbuir grassland [J]. *Chi herb sci*, 1998, **1** (2): 10-11]
  - 31 仁青吉, 崔现亮, 赵彬彬. 放牧对高寒草甸植物群落结构及生产力的影响[J]. 草业学报, 2008, **17**: 134-140 [Ren QJ, Cui XL, Zhao BB. Effects of grazing on plant community structure and productivity in alpine meadow [J]. *Acta Pratac Sin*, 2008, **17** (4): 134-140]
  - 32 Fahnestock JT KAK. Plant responses to selective grazing by bison: interactions between light, herbivory and water stress [J]. *Plant Ecol*, 1994, **115** (2): 1231
  - 33 孟玉萍. 放归普氏野马食源植物, 食性选择及采食对策的研究[D]. 北京: 北京林业大学, 2007 [Meng YP. Study on feeding source plants, feeding habits selection and feeding strategies of Przewalskii's wild horse [D]. Beijing: Beijing Forestry University, 2007]:
  - 34 林波, 谭支良, 汤少勋, 孙志洪, 王敏. 草地生态系统载畜量与合理放牧率研究方法进展[J]. 草业科学, 2008, **25** (3): 91-99 [Lin B, Tan ZL, Tang SX, Sun ZH, Wang M. Research progress in methodologies for carrying capacity and proper stocking rate in grassland ecological system [J]. *Pratac Sci*, 2008, **25** (3): 91-99]
  - 35 于海. 青藏高原载畜能力及草畜平衡状况研究[J]. 中国农业信息, 2015, **14** (5): 67-68 [Yu H. Study on storage capacity and balance of grass on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Chi Agric Inf*, 2015, **14** (5): 67-68]
  - 36 王根绪, 邓伟, 杨燕, 程根伟. 山地生态学的研究进展、重点领域与趋势[J]. 山地学报, 2011, **29** (2): 129-140 [Wang GX, Deng W, Yang Y, Chen GW. The advances, priority and developing trend of alpine ecology [J]. *J Mount Sci*, 2011, **29** (2): 129-140]
  - 37 武高林, 杜国祯. 青藏高原退化高寒草地生态系统恢复和可持续发展探讨[J]. 自然杂志, 2007, **29** (3): 159-64 [Wu GL, Du GZ. Discussion on ecological construction and sustainable development of degraded Alpine grassland ecosystem of the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *J Chin Nat*, 2007, **29** (3): 159-164]
  - 38 Steinauer K, Tilman D, Wragg PD, Cesarz S, Cowles JM, Pritsch K, Reich PB, Weisser WW, Eisenhauer N. Plant diversity effects on soil microbial functions and enzymes are stronger than warming in a grassland experiment [J]. *Ecology*, 2015, **96** (6): 99-112
  - 39 杨立美. 贵州喀斯特灌丛植物多样性及其对影响因子的响应[D]. 贵阳: 贵州大学, 2008 [Yang LM. Plant diversity and its response to influencing factors in karst shrubs in Guizhou [D]. Guiyang: Guizhou University, 2008]
  - 40 Bedford BL, Walbridge MR, Aldous A. Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American Wetlands [J]. *Ecology*, 1999, **80** (1): 2151-2169
  - 41 Zou J, Luo C, Xu X, Zhao N, Zhao L, Zhao X. Relationship of plant diversity with litter and soil available nitrogen in an alpine meadow under a 9-year grazing exclusion [J]. *Ecol Res*, 2016, **31** (2): 841-851
  - 42 陈新闻, 郭建英, 董智, 李红丽, 李锦荣, 王合云. 乌兰布和沙漠沿黄段不同土地利用类型对土壤分形特征的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2015, **29** (3): 169-73[Chen XC, Guo JY, Dong Z, Li HL, Li JR, Wang HY. Effects of different land use types on fractal characteristics of soil in Ulan buh desert along the Yellow River [J]. *Arid Land Res and Env*, 2015, **29** (3): 169-173]
  - 43 Korner, C. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems [M]. Springer, 2001
  - 44 Marini L, Scotton M, Klimek S, Isselstein J, Pecile A. Effects of local factors on plant species richness and composition of alpine meadows [J]. *Agric Ecosyst Environ*, 2007, **119** (1): 281-88
  - 45 Arnesen G, Beck PSA, Engelskjøn T. Soil acidity, content of carbonates, and available phosphorus are the soil factors best correlated with alpine vegetation: evidence from Troms, North Norway [J]. *Arct Antarct Alp Res*, 2007, **39** (6): 189-199
  - 46 Anic V, Felipe Hinojosa L, Diaz-Forester J, Bustamante E, Maria de la Fuente L, Francois Casale J, Paul de la Harpe J, Montenegro G, Ginocchio R. Influence of soil chemical variables and altitude on the distribution of high-alpine plants: the case of the Andes of Central Chile [J]. *Arct Antarct Alp Res*, 2010, **42** (2): 152-163