

DOI: 10.5846/stxb202108112219

李江文, 何邦印, 张晓曦, 回虹燕, 李彩, 韩国栋. 荒漠草原异常降水对不同载畜率植物群落物种组成及多样性的影响. 生态学报, 2023, 43(15): 6433-6442.

Li J W, He B Y, Zhang X X, Hui H Y, Li C, Han G D. Effects on plant species composition and diversity of community under different stocking rates by abnormal precipitations in the desert steppe. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(15): 6433-6442.

荒漠草原异常降水对不同载畜率植物群落物种组成及多样性的影响

李江文^{1,2}, 何邦印^{1,2}, 张晓曦^{1,2}, 回虹燕^{1,2}, 李彩¹, 韩国栋^{3,*}

1 延安大学生命科学学院, 延安 716000

2 陕西省红枣重点实验室(延安大学), 延安 716000

3 草地资源教育部重点实验室, 呼和浩特 010020

摘要:放牧和异常降水对荒漠草原生态系统产生了显著的影响, 群落物种组成及多样性因降水和载畜率的改变而变化。然而不同载畜率下荒漠草原植物群落物种组成及多样性对异常降水的响应尚不明晰。本研究以内蒙古短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原为研究对象, 调查并分析不同载畜率(绵羊, CK: 不放牧, LG: 0.93, MG: 1.82 和 HG: 2.71 羊单位 hm^{-2} 半年⁻¹)放牧区植物群落物种组成及其数量特征。结果表明: 降水增加对群落数量特征和物种多样性促进作用显著, 但对群落物种优势度指数有显著抑制作用; 降水增加使得不同功能属性物种数目增多, 引起建群种物种综合优势度降低, 从而改变群落物种组成及多样性; 不同功能属性物种对载畜率的响应存在差异, 群落物种组成及多样性在响应异常降水变化时, 降水与载畜率之间协同变化和相互制约, 但直根系 C3 植物和群落总密度的变化主要受载畜率影响。异常降水可影响长期过度放牧引起的生态系统过程, 对草地生态系统恢复有积极作用。

关键词:异常降水; 荒漠草原; 载畜率; 群落; 物种多样性

Effects on plant species composition and diversity of community under different stocking rates by abnormal precipitations in the desert steppe

LI Jiangwen^{1,2}, HE Bangyin^{1,2}, ZHANG Xiaoxi^{1,2}, HUI Hongyan^{1,2}, LI Cai¹, HAN Guodong^{3,*}

1 College of Life Sciences, Yan'an University, Yan'an 716000, China

2 Shaanxi Key Laboratory of Chinese Jujube (Yan'an University), Yan'an 716000, China

3 Key Laboratory of Grassland Resources of the Ministry of Education of China, Hohhot 010020, China

Abstract: Desert grassland ecosystem was significantly effected by the grazing and abnormal precipitation, resulting in the composition and diversity of plants posed changes under the variation of precipitation and stocking rates. However, the response mechanism of species is not yet clear in the desert steppe. In this study, the composition and diversity of plants were investigated in the *Stipa breviflora* desert steppe of Inner Mongolia under different stocking rates (CK, without grazing, light grazing [LG, 0.93 sheep unit hm^{-2} half $\cdot$ a⁻¹], moderate grazing [MG, 1.82 sheep unit hm^{-2} half $\cdot$ a⁻¹], heavy grazing [HG, 2.71 sheep unit hm^{-2} half $\cdot$ a⁻¹]) to reveal the effects of precipitation and grazing on plant communities. The results indicated that (1) the increase of precipitation significant improved the community quantitative and diversity of species, but has a greatly inhibitory effect on the species dominance index, (2) it also enhanced the number of species with

基金项目:国家自然科学基金项目(31770500); 草地资源可持续利用教育部科技创新团队(IRT_17R59); 陕西省自然科学基金基础研究项目(2021JQ-623); 延安大学科研计划资助项目(YDBK2019-18)

收稿日期:2021-08-11; **采用日期:**2022-12-02

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hanguodong@imau.edu.cn

different functional attributes, but reduced the *Stipa breviflora* summed dominance ratio (SDR) and lead to the variation of composition and diversity of community species, and (3) the synergistic and mutually restrictive changes were found between precipitation and stocking rates and the C3 plants and total density were major affected by the stocking rates, which indicated the responses to stocking rates varied among species under different functional attributes. The abnormal precipitation can affect the ecosystem process that influenced by a long-term overgrazing and has a positive effect on the restoration of the grassland ecosystems.

Key Words: abnormal precipitation; desert steppe; stocking rate; community; species diversity

放牧和气候变化是影响草地生态系统结构和功能的两个最关键的驱动力^[1]。草食家畜与植物间的相互作用受气候环境变化的影响^[2-3]。载畜率的提高导致草地生产力及植物多样性降低,引起草原植物群落物种组成及结构发生改变,这些负面报道已被多数学者认可^[4-5]。由于荒漠草原干旱少雨,干旱加剧了放牧对草地的影响,降水变化成为影响家畜与植物之间相互作用的关键因素^[6]。随着极端气候出现的频率日益增加,对于干旱少雨的荒漠草原而言,异常降水可能影响到载畜率对草地群落物种组成及多样性的变化,这样的影响可能导致荒漠草原生态系统功能及结构的改变。近年来,利用模拟增减雨的方式研究放牧对草地生态系统的影响日益受到重视,然而,对于在自然状态下发生的异常降水,在与载畜率之间相互作用时,是如何影响荒漠草原植物群落物种组成及多样性的变化尚需讨论。

水分是限制草地生态系统植物生存、繁殖和扩散最重要的生态因子,植物通过多样的水分适应策略适应干旱环境^[7]。然而有学者则指出,与放牧比较,水分并非草地植物群落结构和生态系统过程的主要驱动因子^[1],并在此基础上提出,适度放牧可提高草地净初级生产力及植物多样性(放牧优化假说)^[8]。不同功能属性物种对载畜率的响应可能存在差异,加之异常降水的影响,目前尚难以指出异常降水对不同载畜率下群落物种组成及多样性的变化规律。植物群落物种组成和多样性受环境干扰而发生变化,一方面是由于家畜的选择性采食,例如,食草动物始终青睐多年生非禾本科草本植物(归因于其良好的适口性和丰富的营养价值),因此放牧使可食性物种的相对丰度降低,不可食性和抗牧性物种的比例增加^[9-10]。大型草食动物更喜欢多年生、高大和直立型植物,而不喜欢一、二年生、低矮和匍匐茎型植物^[11-12]。另一方面是由于不同植物种或功能组植物具有独特的耐受性和逃避策略^[13-15]。降水与载畜率共同影响草地植物群落物种组成及多样性^[16],两者之间看似矛盾的发现需要通过合理的试验,通过定量分析进一步研究气候和放牧之间的复杂驱动机制。

尽管已有很多学者指出放牧和降水变化对草地植物群落产生影响,但尚不清楚降水变化如何影响植物群落物种组成、物种优势度以及植物多样性与载畜率之间的关系。因此我们假设降水变化是影响荒漠草原植物群落物种组成及多样性变化的主因。为验证上述假设,本研究以内蒙古短花针茅荒漠草原为研究对象,基于多年控制性放牧试验平台,通过设置不同梯度绵羊载畜率放牧区,调查丰水年及干旱年不同载畜率放牧区草地植物群落数量特征,分析荒漠草原异常降水对不同载畜率下植物群落物种组成及 α 多样性的影响,为维持荒漠草原植物多样性和可持续性提供理论依据。

1 试验样地

试验地位于内蒙古自治区中部地区,地理坐标 41°47'17" N, 111°53'46" E。该地区属温带大陆性季风气候区。平均海拔 1450 m,年平均降水量 221.7 mm,年平均气温 3.7 °C, ≥ 10 °C 的年积温为 2200—2500 °C,无霜期 108 d。土壤类型以淡栗钙土为主。试验区属短花针茅荒漠草原地带性植被,草地类型为短花针茅+冷蒿+无芒隐子草。主要由近 30 种植物种组成。建群种为短花针茅(*Stipa breviflora*),优势种为冷蒿(*Artemisia frigida*)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)。主要伴生种有银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、木地肤(*Kochia prostrata*)、狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)、栉叶蒿(*Neopallasia pectinata*)、羊草(*Leymus chinensis*)等^[17-19]。

2 研究方法

2.1 实验设计

放牧样地面积约 50 hm², 植被、土壤类型基本一致。放牧试验 2004 年开始, 采用完全随机区组设计。设置 4 种放牧梯度, 分别为不放牧的对照 (CK, 常年围封不放牧)、轻度放牧 (Lightly grazing, LG, 0.93 羊单位 hm⁻² 半年⁻¹)、中度放牧 (Moderately grazing, MG, 1.82 羊单位 hm⁻² 半年⁻¹) 和重度放牧 (Heavy grazing, HG, 2.71 羊单位 hm⁻² 半年⁻¹), 3 个重复, 共 12 个小区, 每个放牧小区面积约 4.4 hm²。放牧时间为每年 6—12 月。放牧开始前, 在每个放牧小区内设置 10 个 1.5 m×1.5 m 大小的可移动围笼 (每年移动一次, 地点不重复, 对照区不设置围笼), 防止家畜采食, 围笼内设置 1 m×1 m 大小样方, 其中, 丰水年不同载畜率下已累计控制性放牧 12 年, 干旱年已累计控制性放牧 13 年。

CK1	LG1	HG1	MG1	HG2	CK2	MG2	LG2	LG3	CK3	MG3	HG3
-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----

图 1 试验样地设计示意图

Fig.1 The schematic diagram of experiential site

CK: 对照区, 常年围封不放牧; LG: 轻度放牧区; MG: 中度放牧区; HG: 重度放牧区; 1、2、3 表示三个重复

2.2 数据采集与分析

利用试验区气象站 (CR1000) 提供气象数据, 主要收集月降水量和月平均温度 (图 2)。经计算, 2004—2020 年多年平均降水量为 221.7 mm, 而 2016 年的年降水量达到 337 mm (丰水年), 2017 年的年降水量为 185.2 mm (干旱年)。

丰水年和干旱年数据采集独立, 分别于 2016 和 2017 年 8 月份生物量高峰期时, 在 10 个围笼内设置 1 m×1 m 样方观测群落数量特征指标 (生物量、平均高度、总盖度、密度) 及物种组成。查阅资料确定试验区群落物种组成及功能属性。

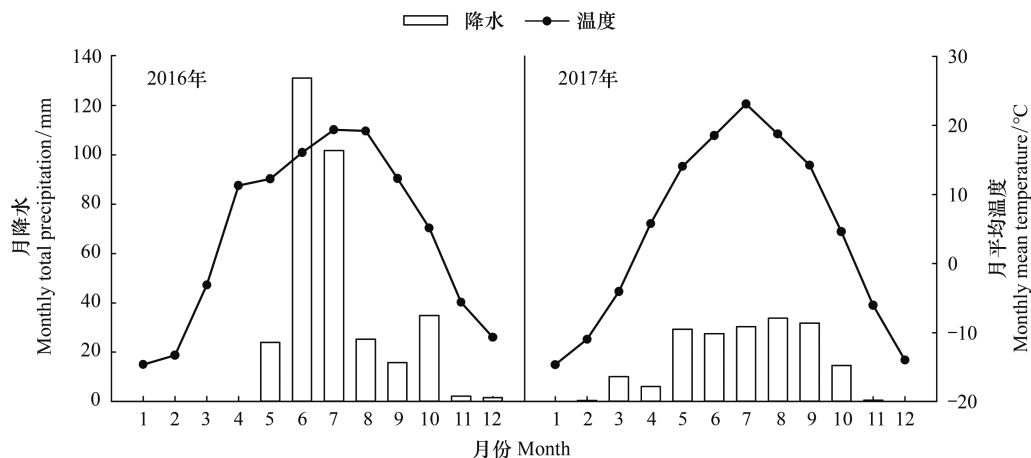


图 2 2016—2017 试验地降水及温度月动态变化图

Fig.2 Temporal variations of precipitation and temperature in 2016 and 2017

物种综合优势度 (Summed dominance ratio, SDR) 用来反映物种在群落中的地位及优势程度 (也有采用重要值计算, 作用等同), 其计算公式如下:

$$SDR_5 = \frac{C' + F' + H' + D' + W'}{5}$$

式中, C' 表示群落中物种相对盖度; F' 表示相对频度; H' 表示相对高度; D' 表示相对密度; W' 则表示群落中物种相对生物量。

物种多样性是反应群落特性的重要指标, 其中, α 多样性是指由种间生态位分化而造成的群落内物种多样性, 常用来反映群落内物种组织化水平, α 多样性指数计算公式见表 1。

表 1 α 多样性指标相关计算公式表
Table 1 The α diversity index and calculation formula

多样性指标 Diversity index	计算公式 Computational formula	说明 explanation	指数意义 Index meaning
物种丰富度 Species richness index	$S' = S$	S 为群落中的物种数	反映群落物种丰富度, 值越大, 丰富度越高
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	$H' = - \sum_{i=1}^N \left[\left(\frac{N_i}{N} \right) \times \ln \left(\frac{N_i}{N} \right) \right]$	N_i 为第 i 个物种的个体数, N 为所有物种个体数	基于物种数量反映群落种类多样性, 值越大, 群落所含的信息量愈大
均匀度指数 Evenness index	$E = \frac{H'}{H_{\max}}$	H' 为 Shannon-Wiener 指数, $H_{\max}$ 为最大的物种多样性指数, S 为群落中的物种数。 $H_{\max} = \ln S$	描述物种中的个体的相对丰富度或所占比例, 反映群落均匀度, 值在 0—1 之间, 越接近 1, 均匀度越高
优势度指数 Dominance index	$D = 1 - \sum_{i=1}^N \left(\frac{N_i}{N} \right)^2$	N_i 为第 i 个物种的个体数, N 为所有物种个体数	随即抽取的两个个体属于不同种的概率, 值越小, 多样性越高

统计分析软件采用 SPSS 20.0 (SPSS, Chicago, IL, USA), 对数据进行双因素和单因素方差分析, 并在 0.05 水平条件下做显著性检验, 使用 SigmaPlot 12.5 作图。

3 结果与分析

3.1 草地群落数量特征对载畜率及异常降水的响应

群落数量特征差异性结果显示 (图 3 和表 2), 降水量、载畜率以及两者的交互作用普遍显著影响草地群落的数量特征, 降水量和载畜率的交互作用仅对单位面积总密度无显著影响。进一步的单因素方差分析结果表明, 丰水年群落总盖度、总密度、平均高度和地上净初级生产力显著高于干旱年份 ($P < 0.05$)。丰水年群落

表 2 2016—2017 不同载畜率群落数量特征双因素方差分析结果

Table 2 Results of two-way ANOVA of community quantitative characteristics of four stocking rates in 2016 and 2017

指标 Indicators	方差来源 Sources of variance	III 类平方和 Type III quadratic sum	F	显著性 Significance
单位面积总密度 Total density	降水量	928483.904	236.535	<0.001
	处理	125524.253	10.659	<0.001
	P×T	25449.599	2.161	0.093
单位面积总盖度 Total cover/%	降水量	45730.582	339.077	<0.001
	处理	10116.843	25.004	<0.001
	P×T	4367.766	10.795	<0.001
群落平均高度 Average height/cm	降水量	8125.682	779.512	<0.001
	处理	1049.921	33.574	<0.001
	P×T	195.411	6.249	<0.001
地上净初级生产力 ANPP (g/cm ²)	降水量	1887370.135	370.593	<0.001
	处理	282614.980	18.498	<0.001
	P×T	204223.545	13.367	<0.001

P: 降水量; T: 处理

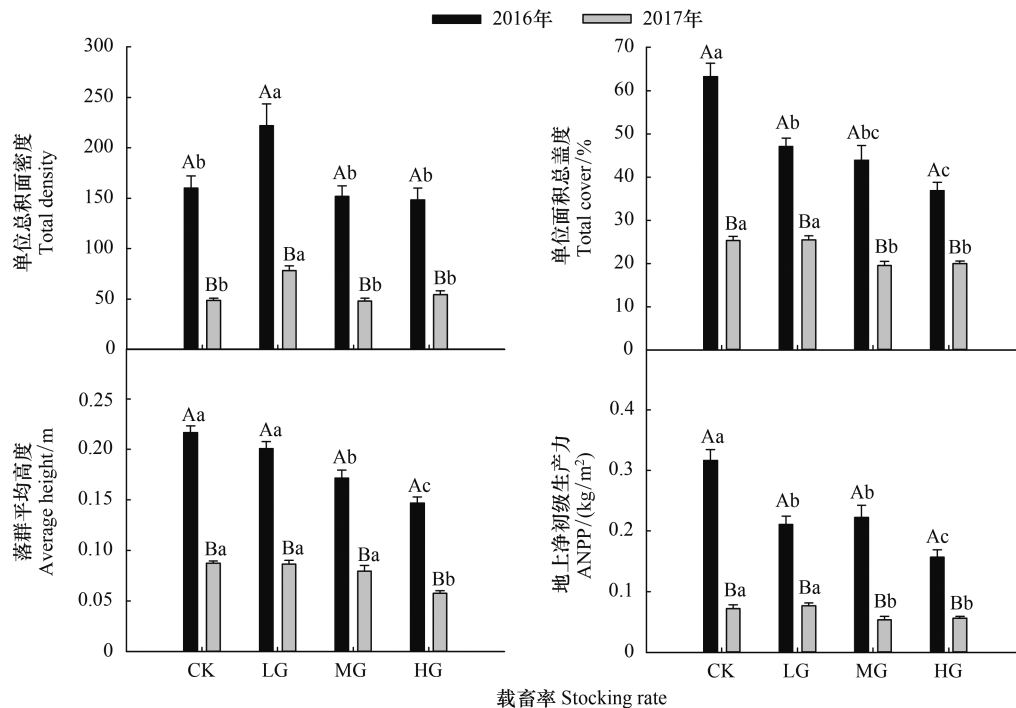


图3 2016—2017 不同载畜率群落数量特征差异性分析

Fig.3 The variance analysis of communities quantitative characteristics of four stocking rates in 2016 and 2017

大写字母不同表示年际间差异性显著,小写字母不同表示不同载畜率差异性显著

平均高度随着放牧强度的增加而显著降低($P<0.05$),放牧导致放牧区丰水年群落总盖度和地上净初级生产力显著降低,且HG总盖度显著低于LG,HG地上净初级生产力显著低于LG和MG($P<0.05$),丰水年群落总密度在LG最高,且显著高于其他三个处理区($P<0.05$)。而干旱年份MG和HG群落总盖度和地上净初级生产力显著低于CK和LG($P<0.05$),HG群落平均高度显著低于其他三个处理区($P<0.05$),干旱年群落总密度差异性分析结果与丰水年分析结果一致。

3.2 草地群落物种组成对载畜率及异常降水的响应

依据植物光合途径分析可知(图4),试验地中C3植物数目多于C4植物,同类光合途径的物种,丰水年C3植物物种数目随载畜率增加逐渐降低,干旱年LG中C3植物数目最多。依据植物根系类型分析物种数目变化,从图4分析可知,直根系植物在丰水年和干旱年物种数目变化规律与C3植物一致。依据生活型不同分析群落物种数目变化,丰水年MG区多年生禾草禾杂类草数目最少,干旱年LG区多年生禾草和杂类草数目最多,丰水年和干旱年,灌木和半灌木数量较接近,均随载畜率的增加而逐渐较少,丰水年一、二年生草本植物数目显著多于干旱年,且LG和MG增量高于CK和HG。

总体而言,丰水年物种数目多于干旱年,丰水年CK区以C3、直根系和灌木和半灌木为类型的植物物种数目最多,数量随载畜率的增加而逐渐减少,而干旱年份LG区以C3、多年生禾草和杂类草为主的植物数目最多,且数量随载畜率的增加而逐渐减少。另外,丰水年HG区以C4、须根系、多年生禾草和杂类草为主的植物物种数目增多。

3.3 草地群落物种多样性及综合优势度对载畜率及异常降水的响应

不同载畜率下物种 α 多样性及短花针茅综合优势度差异性分析结果显示(图5和表3),降水量、放牧处理以及两者的交互作用均显著影响草地群落物种多样性以及建群种短花针茅的综合优势度。进一步的单因素方差分析结果表明,短花针茅的综合优势度在丰水年显著地于干旱年($P<0.05$),丰水年短花针茅综合优势度随载畜率增加而显著增加($P<0.05$),干旱年HG短花针茅综合优势度显著高于其他处理区($P<0.05$)。丰

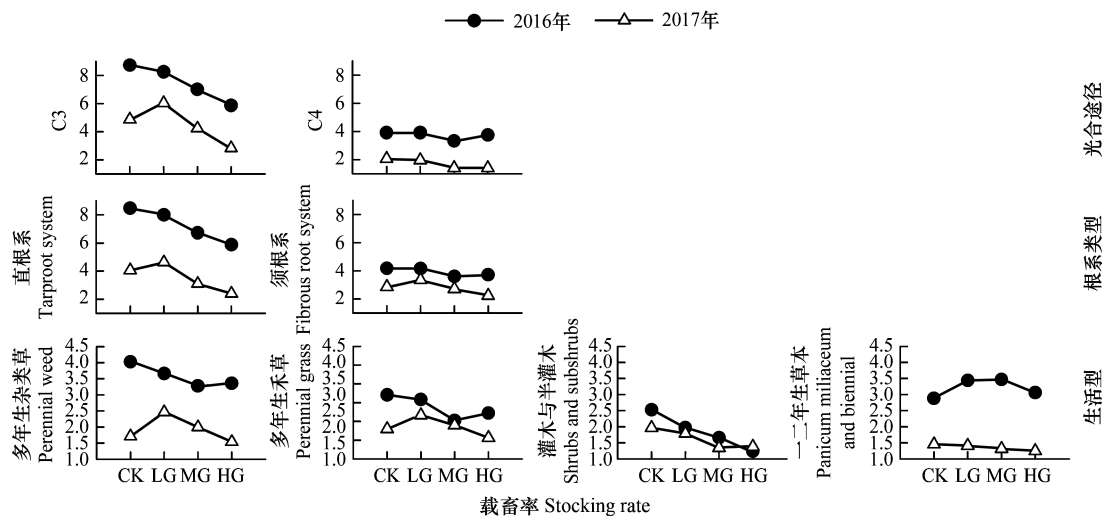


图 4 2016—2017 年试验地物种数目变化图

Fig.4 Changes of species number of four stocking rates in 2016 and 2017

依据光合途径分为: C3 植物、C4 植物; 依据根系类型分为: 直根系植物、须根系植物; 依据生活型分为: 多年生杂类草、多年生禾草、灌木与半灌木、一二年生草本

水年物种丰富度指数、Shannon-Wiener 指数和均匀度指数显著高于干旱年, 但物种优势度指数显著低于干旱年 ($P<0.05$)。丰水年物种丰富度指数在 MG 和 HG 显著低于 CK 和 LG, Shannon-Wiener 指数和均匀度指数随载畜率的增加而显著降低, 物种优势度指数随载畜率的增加而显著升高 ($P<0.05$)。而干旱年物种丰富度指数随载畜率的增加而显著降低, LG 最高, 且显著高于其他三个处理区 ($P<0.05$), LG 区 Shannon-Wiener 指数和均匀度指数最高, 且显著高于其他三个处理区 ($P<0.05$), 干旱年物种均匀度指数和优势度指数随载畜率的变化规律与丰水年相同。

表 3 2016—2017 试验地物种丰富度与建群种短花针茅综合优势度双因素方差分析结果

指标 Indicators	方差来源 Sources of variance	III 类平方和 Type III quadratic sum	F	显著性 Significance
物种丰富度 Species richness index	降水量 处理 P×T	1488.595 372.795 46.622	412.482 34.433 4.306	<0.001 <0.001 <0.001
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	降水量 处理 P×T	35.249 18.689 2.324	343.689 60.740 7.553	<0.001 <0.001 <0.001
均匀度指数 Evenness index	降水量 处理 P×T	3.327 2.522 0.368	161.251 40.742 5.949	<0.001 <0.001 <0.001
优势度指数 Dominance index	降水量 处理 P×T	6.825 3.470 0.480	309.846 52.516 7.257	<0.001 <0.001 <0.001
短花针茅综合优势度 SDR of <i>Stipa breviflora</i>	降水量 处理 P×T	6.555 3.282 0.467	503.902 84.094 11.956	<0.001 <0.001 <0.001

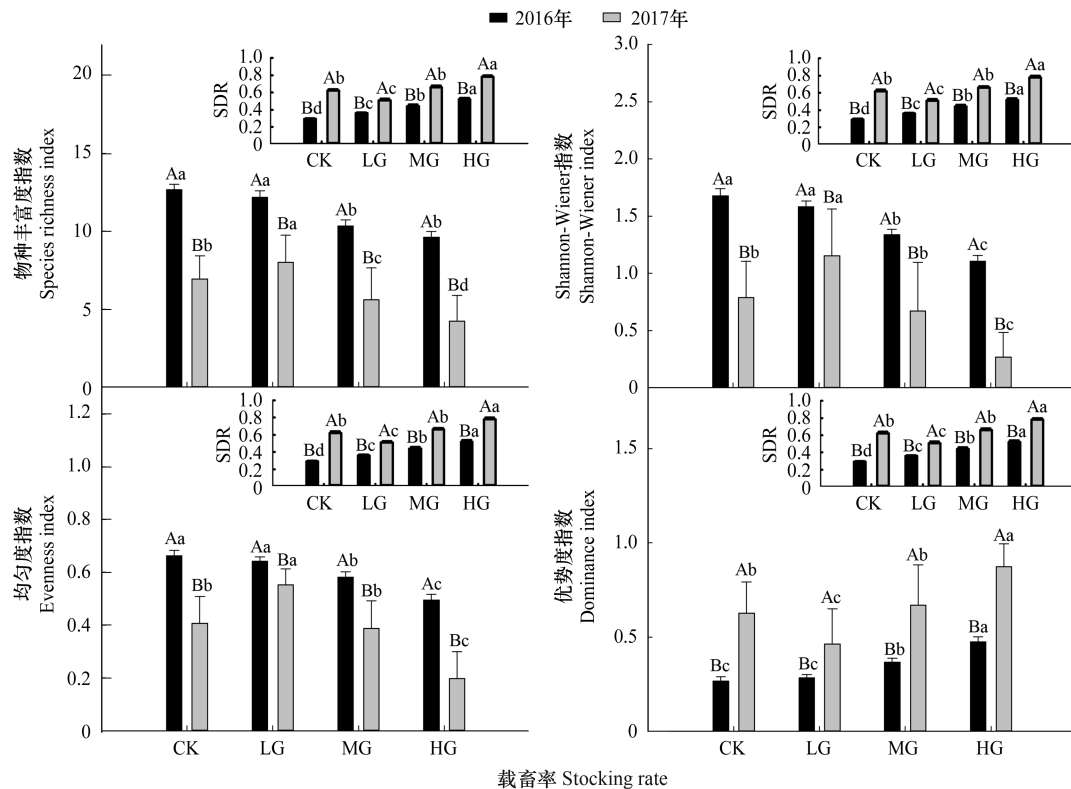


图5 2016—2017 试验地物种丰富度与建群种短花针茅综合优势度差异性分析

Fig.5 The variance analysis of species diversity and *Stipa breviflora* summed dominance ratio of four stocking rates in 2016 and 2017

SDR:物种综合优势度,上图中特指短花针茅的综合优势度

4 讨论

4.1 植物群落数量特征对异常降水及载畜率的响应

群落数量特征直接反映草地物种组成及多样性的变化。本研究分析指出,丰水年群落数量特征均显著高于干旱年份,说明降水对群落特性的影响作用较大。丰水年和干旱年不同载畜率之间群落总密度差异性分析结果一致,且轻度放牧区群落总密度显著高于其他三个放牧区,这一变化规律与干旱年物种多样性的变化规律基本一致,符合中度干扰假说,说明群落总密度变化主要受载畜率的影响。这一结果与高寒草甸植物群落特征对不同放牧强度下的响应规律基本保持一致^[20]。但是,无论是丰水年还是干旱年,重度放牧区群落总盖度、平均高度和地上净初级生产力均显著低于对照区,说明重度放牧是导致群落总盖度、平均高度和地上净初级生产力显著减低的主因,这与 White 和 Schönbach 等研究所得结论基本一致^[21-22]。与对照区比较,丰水年轻度放牧区群落总盖度和地上净初级生产力显著降低,干旱年轻度放牧区群落总盖度和地上净初级生产力则不显著,轻度放牧区丰水年和干旱年之间群落总盖度和地上净初级生产力在轻度放牧区的表现出现不一致的结果。在干旱、生产力低的草地生态系统中,物种对载畜率的最大负面反应要比在半湿润和潮湿的生态系统中大^[23-24],干旱加剧了放牧的影响,放牧则极大地改变了植物群落物种组成^[25]。另外,丰水年中度放牧区群落平均高度显著低于对照区,但干旱年结果不显著。不同载畜率下,群落总盖度、平均高度和地上净初级生产力在丰水年和干旱年份变化规律的不一致性说明,降水可能引起轻度和中度放牧区物种组成发生改变,即丰水年轻度放牧区个体小、生物量低的物种数目占比增加,中度放牧区高度低的物种占比增多导致,主要原因在于不同功能属性物种对降水和载畜率的响应程度不同,需进一步讨论。

4.2 不同功能属性物种对异常降水及载畜率的协同响应及相互制约

物种个体因形态、结构和性状的差异,在外界环境干扰下会朝向有利于自身生长的方向转化,这是植物体适应环境改变的一种策略^[26]。不同功能属性物种因其在光获取、养分吸收方式及生活型的不同,造成其应对环境变化而表现出不同的适应策略。本研究依据植物光合途径、根系类型和生活型不同,将群落物种分为不同类别,讨论其在丰水年和干旱年份,不同载畜率下物种数目的变化,结果显示丰水年物种数目多于干旱年,进一步印证了丰水年群落数量特征显著高于干旱年。降水变化可能改变不同植物的竞争能力,从而改变群落组成^[27],降水通过影响植物适应策略,进而改变植物群落结构和物种组成^[28]。降水增加会导致群落中一年生草本植物的数量增多^[29],即丰水年一、二年生草本植物数目显著多于干旱年,而轻度和中度放牧区增量高于对照区和重度放牧区,则源于载畜率的影响效应。

环境改变(如气候、放牧等因素的干扰)会导致植物个体性状及群落物种间的共生关系发生改变,当植物生存空间受限时,适应能力和耐受性较高的物种将慢慢成为优势种^[30]。不同功能属性物种在丰水年和干旱年对载畜率的响应无一致性规律,草地群落物种个体的变化可引起群落数量特征的改变,放牧会影响群落功能群发生改变,导致有些功能群物种减少或消失^[31]。如本文分析指出,丰水年以 C3、直根系和灌木和半灌木为类型的植物物种数目变化规律与群落物种多样性保持一致,说明群落中此类植物物种的数目是影响丰水年物种多样性改变的主因。而以 C3、多年生禾草和杂类草为主的植物是影响干旱年物种多样性改变的主因。另外,丰水年重度放牧区以 C4、须根系、多年生禾草和杂类草为主的植物物种数目增多,特指无芒隐子草和糙隐子草数目的增多,但这并未影响群落物种多样性的变化趋势,只是造成中度和重度放牧区之间物种丰富度差异性不显著。以上分析结果说明,不同功能属性物种对降水和载畜率变化的响应程度不一致,在物种自身适应策略及群落环境的共同影响下,群落中不同功能属性物种出现增加、减少,甚至消亡,造成草地植物群落物种组成及多样性发生改变。如有研究已经指出,多年生杂草对放牧较为敏感,禾本科植物的平均盖度对重牧敏感,多年生牧草的高度对放牧强度最敏感^[32]。低载畜率使直立型和匍匐型草本植物的相对覆盖率保持相对恒定,而中高载畜率使得匍匐型草本和非禾草本植物持续丰富^[33]。不同放牧强度导致物种之间的竞争、互利共生关系对于群落物种组成起到至关重要的作用,从而引起不同功能属性物种数量发生改变。

4.3 群落物种优势度与多样性变化的相互关系

建群种短花针茅的综合优势度在丰水年显著低于干旱年,但其他多数物种的综合优势度在丰水年低于干旱年。干旱胁迫导致试验地中部分物种消亡(主要包含一、二年生植物、部分多年生杂类草,主要根系类型为直根系),而这类消亡的物种,主要出现在丰水年对照区,在放牧区却很少出现,这也是导致丰水年对照区物种丰富度最高的主要原因,进一步验证了年际间物种丰富度的差异性与植物的生活型和根系类型关系密切。重度载畜率下短花针茅综合优势度升高,可能源于建群种短花针茅具有更强的耐牧性^[34]。而有研究就指出,长期围封与放牧对群落优势物种的变化相对较小,大多数变化发生在次优势物种内^[35]。建群种短花针茅的综合优势度与群落物种丰富度的变化规律正好相反,而多数物种的综合优势度与物种多样性呈相同变化规律。即丰水年物种综合优势度和多样性指标高于干旱年,物种综合优势度和多样性指标随载畜率的增加而降低。食草动物会抑制繁殖率较高的优势物种,从而导致劣势物种共存^[36],即物种综合优势度的与多样性之间的关系受食草动物的干扰,而出现协同变化。

群落物种 α 多样性分析结果显示,丰水年物种丰富度、Shannon-Wiener 指数和均匀度指数显著大于干旱年,而优势度指数结果正好相反,异常降水对物种多样性的变化产生显著影响,降水是植物多样性的重要调节因子^[37]。降水增多对物种多样性的增加起到积极的作用,降水量的增加有利于一、二年生植物及休眠的种子恢复活力,使得杂类草植物多度增加,有利于植物群落中物种多样性升高。禁牧可使植物群落免受外界影响,引起优势物种地位增加,非优势物种生存受限,而长期作用可导致草原植物群落结构及多样性降低。丰水年对照区物种丰富度最大,虽然有分析指出禁牧对恢复中国草原植物的多样性影响不大^[38]。但也有指出,在干旱多变的干旱地区,降水比放牧压力对植被变化的影响更为重要^[39]。物种丰富度和多样性主要受生长季降

水驱动,超过 87%的变异可由生长季降水来解释^[40]。非禾本草植物的丰富度和覆盖度与整个季节的降水量呈显着正相关^[41]。降水加剧了禁牧对草地恢复的影响^[42]。因此,在长期围封的对照区,丰水年物种丰富度最大,且大于轻度放牧区。而轻度载畜率下物种多样性的提高和重度载畜率下物种多样性显著降低符合中度干扰假说^[43],即中度干扰条件下的多样性高于高频度的干扰^[44],适度放牧有利于草地植物物种多样性的提高。群落物种多样性的提高限制了建群种的生长,导致其综合优势度降低。随载畜率的增加,一些耐牧性低、适口性好的非优势物种因家畜采食而较少,造成该功能属性的物种逐渐从群落中消失。而群落中建群种往往具有较强的耐受性和适应性,当群落非优势物种数量下降时,建群种在群落中的生存空间将显著增加,并且在降水增加的影响下,其在群落中的优势地位将逐渐提高。

5 结论

降水变化对群落数量特征、物种组成及多样性有显著影响。降水增加和载畜率降低可引起群落数量特征及物种多样性显著增加,但建群种物种优势度指数则显著降低,降水和载畜率改变了群落物种间的相互作用关系,从而改变群落物种组成及多样性,进而导致各功能属性物种数目发生改变。

不同功能属性物种对降水和载畜率变化的响应程度存在差异。直根系 C3 植物和群落总密度的变化主要受载畜率影响,长期过度放牧在降水增多的情况下将导致 C4 植物及多年生禾草数目增多,异常降水可影响长期过度放牧引起的生态系统过程,对草地生态系统恢复有积极作用。

参考文献 (References):

- [1] Koerner S E, Collins S L. Interactive effects of grazing, drought, and fire on grassland plant communities in North America and South Africa. *Ecology*, 2014, 95(1): 98-109.
- [2] Stein C, Harpole W S, Suding K N. Transitions and invasion along a grazing gradient in experimental California grasslands. *Ecology*, 2016, 97(9): 2319-2330.
- [3] Borer E T, Grace J B, Harpole W S, Macdougall A S, Seabloom E W. A decade of insights into grassland ecosystem responses to global environmental change. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1(5): 0118.
- [4] 张宇, 阿斯娅·曼力克, 辛晓平, 张荟荟, 热娜·阿布都克力木, 闫瑞瑞, 郭美兰. 禁牧与放牧对新疆温性草原群落结构、生物量及牧草品质的影响. *草地学报*, 2020, 28(3): 815-821.
- [5] Fetzel T, Havlik P, Herrero M, Erb K H. Seasonality constraints to livestock grazing intensity. *Global Change Biology*, 2017, 23(4): 1636-1647.
- [6] Liang M W, Chen J Q, Gornish E S, Bai X, Li Z Y, Liang C Z. Grazing effect on grasslands escalated by abnormal precipitations in Inner Mongolia. *Ecology and Evolution*, 2018, 8(16): 8187-8196.
- [7] 侯东杰, 刘长成, 乔鲜果, 陆帅志, 郭柯. 基于叶片水势的内蒙古典型草原植物水分适应特征研究. *生态学报*, 2020, 40(8): 2763-2774.
- [8] Mcnaughton S J. Grazing as an optimization process: Grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, 1979, 113(5): 691-703.
- [9] Cuchillo-Hilario M, Wrage-Mönnig N, Isselstein J. Forage selectivity by cattle and sheep co-grazing swards differing in plant species diversity. *Grass and Forage Science*, 2018, 73(2): 320-329.
- [10] Hickman K R, Hartnett D C. Effects of grazing intensity on growth, reproduction, and abundance of three palatable forbs in Kansas Tallgrass Prairie. *Plant Ecology*, 2002, 159(1): 23-33.
- [11] Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas D G, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell B D. Plant trait responses to grazing-A global synthesis. *Global Change Biology*, 2007, 13(2): 313-341.
- [12] McIntyre S, Lavorel S. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. *Journal of Ecology*, 2001, 89(2): 209-226.
- [13] Pérez-Camacho L, Rebollo S, Hernández-Santana V, García-Salgado G, Pavón-García J, Gómez-Sal A. Plant functional trait responses to interannual rainfall variability, summer drought and seasonal grazing in Mediterranean herbaceous communities. *Functional Ecology*, 2012, 26(3): 740-749.
- [14] Su R N, Cheng J H, Chen D M, Bai Y F, Jin H, Chao L, Wang Z J, Li J Q. Effects of grazing on spatiotemporal variations in community structure and ecosystem function on the grasslands of Inner Mongolia, China. *Scientific Reports*, 2017, 7(1): 40.
- [15] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Pan Q M, Zhang L X, Chen S P, Wang Q B, Han X G. Grazing alters ecosystem functioning and C:N:P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient. *Journal of Applied Ecology*, 2012, 49(6): 1204-1215.
- [16] Li Z Y, Ma W H, Liang C Z, Liu Z L, Wang W, Wang L X. Long-term vegetation dynamics driven by climatic variations in the Inner Mongolia grassland: findings from 30-year monitoring. *Landscape Ecology*, 2015, 30(9): 1701-1711.

- [17] 张新杰, 韩国栋, 王忠武. 短花针茅荒漠草原不同载畜率对土壤的影响. 生态环境学报, 2014, 23(5): 743-748.
- [18] 田磊, 朱毅, 李欣, 韩国栋, 任海燕. 不同降水条件下内蒙古荒漠草原植物物候对长期增温和氮添加的响应. 植物生态学报, 2022, 46(3): 290-299.
- [19] 赵坤, 朱毅, 哈洁, 康萨如拉, 韩国栋. 放牧强度和地形对荒漠草原碳交换量的影响. 中国草地学报, 2021, 43(12): 40-46, 65.
- [20] Du Y G, Ke X, Guo X W, Cao G M, Zhou H K. Soil and plant community characteristics under long-term continuous grazing of different intensities in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Biochemical Systematics and Ecology*, 2019, 85: 72-75.
- [21] White R P, Murray S, Rohweder M. Pilot analysis of global ecosystems: grassland ecosystems. Washington, DC: World Resources Institute, 2000.
- [22] Schönbach P, Wan H W, Gierus M, Bai Y F, Müller K, Lin L J, Susenbeth A, Taube F. Grassland responses to grazing: effects of grazing intensity and management system in an Inner Mongolian steppe ecosystem. *Plant and Soil*, 2011, 340(1/2): 103-115.
- [23] Eldridge D J, Poore A G B, Ruiz-Colmenero M, Letnic M, Soliveres S. Ecosystem structure, function, and composition in rangelands are negatively affected by livestock grazing. *Ecological Applications*, 2016, 26(4): 1273-1283.
- [24] Dangal S R S, Tian H Q, Lu C Q, Pan S F, Pederson, N, Hessel A. Synergistic effects of climate change and grazing on net primary production of Mongolian grasslands. *Ecosphere*, 2016, 7(5): e01274.
- [25] Herrero-júregui C, Oesterheld M. Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: a meta-analysis. *Oikos*, 2018, 127(6): 757-766.
- [26] 肖集芳, 王金凤. 植物的自我调控. 生物学教学, 1994, (2): 1-3.
- [27] 王常顺, 吕汪汪, 孙建平, 周阳, 姜丽丽, 李博文, 阿旺, 张苏人, 夏露, 王奇, 斯确多吉, 贺金生, 汪诗平. 高寒植物叶片性状对模拟降水变化的响应. 生态学报, 2021, 41(24): 9760-9772.
- [28] Wilcox K R, Blair J M, Smith M D, Knapp A K. Does ecosystem sensitivity to precipitation at the site-level conform to regional-scale predictions?. *Ecology*, 2016, 97(3): 561-568.
- [29] Sun S S, Liu X P, He Y H, Wei S L, Zhang L M, Lv P, Bao C, Wang M M, Cheng L. Responses of annual herb plant community characteristics to increased precipitation and reduced wind velocity in semiarid sandy grassland. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(18): 10654-10664.
- [30] 李江文. 长期不同载畜率下短花针茅荒漠草原植物功能性状与功能多样性的关系. 内蒙古农业大学, 2018.
- [31] 古琛, 杜宇凡, 乌力吉, 陈万杰, 薛文杰, 赵萌莉. 载畜率对荒漠草原群落及植物功能群生物量的影响. 生态环境学报, 2015, 24(12): 1962-1968.
- [32] 道日娜, 宋彦涛, 乌云娜, 霍光伟, 王晓朦, 徐志超. 克氏针茅草原植物叶片性状对放牧强度的响应. 应用生态学报, 2016, 27(7): 2231-2238.
- [33] Pizzio R, Herrero-júregui C, Pizzio M, Oesterheld M. Impact of stocking rate on species diversity and composition of a subtropical grassland in Argentina. *Applied Vegetation Science*, 2016, 19(3): 454-461.
- [34] 张庆, 牛建明, 丁勇, 康萨如拉, 董建军. 短花针茅生物学与生态学研究现状与展望. 中国草地学报, 2010, 32(3): 93-101.
- [35] Alday J, O'reilly J, Rose R J, Marrs R H. Effects of long-term removal of sheep-grazing in a series of British upland plant communities: Insights from plant species composition and traits. *Science of The Total Environment*, 2021, 759: 143508.
- [36] Pulungan M A, Suzuki S, Gavina M K A, Tubay J M, Ito H, Nii M, Ichinose G, Okabe T, Ishida A, Shiyomi M, Togashi T, Yoshimura J, Morita S. Grazing enhances species diversity in grassland communities. *Scientific Reports*, 2019, 9(1): 11201.
- [37] Zhang C H, Zhou H K, Ma Z. Phylogenetic structure of alpine steppe plant communities along a precipitation and temperature gradient on the Tibetan plateau. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01379.
- [38] Xiong D P, Shi P L, Zhang X Z, Zou C B. Effects of grazing exclusion on carbon sequestration and plant diversity in grasslands of China-A meta-analysis. *Ecological Engineering*, 2016, 94: 647-655.
- [39] Cheng Y, Tsubo M, Ito T Y, Nishihara E, Shinoda M. Impact of rainfall variability and grazing pressure on plant diversity in Mongolian grasslands. *Journal of Arid Environments*, 2011, 75(5): 471-476.
- [40] Wu J S, Zhang X Z, Shen Z X, Shi P L, Yu C Q, Song M H, Li X J. Species richness and diversity of alpine grasslands on the northern tibetan plateau: effects of grazing exclusion and growing season precipitation. *Journal of Resources and Ecology*, 2012, 3(3): 236-242.
- [41] Mulhouse J M, Hallett L M, Collins S L. The influence of seasonal precipitation and grass competition on 20 years of forb dynamics in northern Chihuahuan desert grassland. *Journal of Vegetation Science*, 2017, 28(2): 250-259.
- [42] Hao L, Sun G, Liu Y Q, Gao Z Q, He J J, Shi T T, Wu B J. Effects of precipitation on grassland ecosystem restoration under grazing exclusion in Inner Mongolia, China. *Landscape Ecology*, 2014, 29(10): 1657-1673.
- [43] Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199(4335): 1302-1310.
- [44] Huston M. A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 1979, 113(1): 81-101.