



生态学杂志

Chinese Journal of Ecology

ISSN 1000-4890, CN 21-1148/Q

《生态学杂志》网络首发论文

题目：放牧家畜组合对高寒草地植物群落特征及生产力的影响
作者：刘玉祯，刘文亨，杨晓霞，冯斌，孙彩彩，李彩弟，赵新全，董全民
收稿日期：2022-05-18
网络首发日期：2022-09-23
引用格式：刘玉祯，刘文亨，杨晓霞，冯斌，孙彩彩，李彩弟，赵新全，董全民. 放牧家畜组合对高寒草地植物群落特征及生产力的影响[J/OL]. 生态学杂志. <https://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20220922.1415.022.html>



网络首发：在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

出版确认：纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

放牧家畜组合对高寒草地植物群落特征及生产力的影响

刘玉贞¹ 刘文亭¹ 杨晓霞¹ 冯 斌¹ 孙彩彩¹ 李彩弟¹
赵新全^{1,2*} 董全民^{1,2*}

(¹ 青海大学畜牧兽医科学院, 青海省高寒草地适应性管理重点实验室, 西宁 810016; ² 青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 西宁 810018)

摘 要 为明晰中等放牧强度下不同放牧家畜组合如何调控高寒草地地上净初级生产力变化, 进而提高高寒草地管理水平, 本研究以青藏高原东端高寒草地为对象, 设置中等放牧强度下不同放牧家畜组合样地(牦牛、藏羊单独放牧及 1:2 混合放牧)和不放牧样地, 分析了不同放牧家畜组合下高寒草地植物群落特征、土壤理化性质及地上净初级生产力变化。结果表明: 不同放牧家畜组合对物种丰富度与多样性指数无显著影响, 但显著降低高寒草地植物群落的高度与盖度, 并改变功能群重要值占比; 藏羊单独放牧显著增加高寒草地土壤速效氮、磷含量以及土壤容重; 放牧弱化高寒草地植被多样性对地上净初级生产力的调控作用并加强土壤环境因子的作用强度; 牦牛、藏羊混合放牧时高寒草地地上净初级生产力、家畜采食量均最高。为提升高寒草地管理水平, 建议基于中等放牧强度进行牦牛、藏羊适宜比例的混合放牧, 采用植被家畜土壤耦合管理方式以实现高寒草地生态功能维持与可持续利用。

关键词 草食动物组合; 高寒草地; 地上净初级生产力; 中度放牧; 植物群落组成

The effect of herbivore assemblage on plant community characteristics and aboveground net primary productivity in alpine grasslands. LIU Yu-zhen¹, LIU Wen-ting¹, YANG Xiao-xia¹, FENG Bin¹, SUN Cai-cai¹, LI Cai-di¹, ZHAO Xin-quan^{1,2*}, DONG Quan-min^{1,2*} (¹Academy of Animal Science and Veterinary Medicine of Qinghai University, Xining 810016, China; ²State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture in the Three River Head Waters Region, Qinghai University, Xining 810018, China).

Abstract: In order to understand how herbivore assemblage regulate the changes of aboveground net primary productivity in alpine grasslands under moderate grazing intensity and raise the standard of alpine grasslands management, this study was conducted in alpine grasslands at the eastern end of the Qinghai-Tibet Plateau. We set up different herbivore assemblages (yak and Tibetan sheep grazing alone and 1:2 mixed grazing) and no grazing plots under moderate grazing intensity. The plant community characteristics, soil physicochemical properties and changes in aboveground net primary productivity of alpine grassland under different herbivore assemblages were analyzed. The results showed that different herbivore assemblages had no significant effects on species richness and diversity index, but significantly reduced the height, coverage and percentage of importance values for functional groups of alpine grassland plant community. Tibetan sheep grazing alone significantly increased soil available N and P content and soil bulk density of alpine grassland. Grazing weakened the regulation of alpine grassland vegetation diversity on aboveground net primary productivity but strengthened the effect of soil environmental factors. Alpine grassland aboveground net primary productivity and livestock intake were the highest when yak and Tibetan sheep mixed grazing. Therefore, in order to raise the standard of alpine grasslands management, it is recommended to carry out mixed grazing of yaks and Tibetan sheep in appropriate proportions based on moderate grazing intensity and to adopt coupled vegetation-livestock-soil management to achieve sustainable use and maintain ecological function of alpine grassland ecosystems.

Key words: herbivore assemblage; alpine grassland; aboveground net primary productivity; moderate grazing; plant community composition.

青藏高原高寒草地分布广泛, 不仅是我国畜牧业可持续发展的重要保障, 也发挥着诸如

基金项目: 省、部研究计划基金(2020-ZJ-T07, 2019-KF-004)和国家自然科学基金项目(31772655, U20A2007)资助。

收稿日期: 2022-05-18 接受日期: 2022-09-12

*通讯作者 E-mail: qzhaoy@nwipb.cas.cn; qmdong@qhu.edu.cn

水源涵养、气候调节、生物多样性保护及碳固存等重要生态安全屏障作用(Wang *et al.*, 2020)。高寒草地地理位置及气候特殊,导致其对外界干扰的响应更加敏感,因此常被作为高寒草地生态系统响应气候变化或人类活动干扰产生突变的“指示器”(Rietkerk, 2004)。近年来,气候变化、人为过度干扰等因素,导致高寒草地生态系统退化,生物多样性及生产力下降明显,严重威胁了高寒草地生态系统功能稳定性(Liet *et al.*, 2020)。为防止高寒草地生态系统进一步退化,政府出台了一系列保护政策。其中,围栏封育作为较经济有效的方式被广泛推广(Sun *et al.*, 2020)。在政府政策的引导下,牧民们通过围栏划分属于自己的草地,进而逐渐形成了其独特的放牧体系。每户牧民都有属于自己的草场且有着不同的家畜养殖偏好,因此在高寒草地常可以看见牦牛单独放牧、藏羊单独放牧以及二者混合放牧的现象。鉴于此,如何在多元的草地利用形式下,维持、提高草地物种多样性与生产力,实现高寒草地生态系统的可持续利用与发展,是当前草地管理亟待解决的问题。

草地净初级生产力(Aboveground net primary productivity, ANPP)能够最直观地反映草地生长状况,也是衡量草地生态系统功能稳定性与健康程度的重要指标(Dieleman *et al.*, 2020)。在放牧草地生态系统中,受放牧家畜采食、践踏及排泄物返还等因素影响,草地 ANPP 会同时受到上行、下行调控作用的共同调控(Chen *et al.*, 2020)。下行调控作用主要通过改变植物群落特征调控 ANPP,而上行调控作用则主要通过土壤环境的变化影响植被生长,进而调控 ANPP(Peng *et al.*, 2021)。在下行调控作用中,学者们普遍认为放牧引起的物种多样性变化是调节草地生态系统 ANPP 的关键因子(Knapp *et al.*, 2012)。Hautier 等(2015)通过研究证实,放牧引起的物种多样性变化是影响草地生态系统稳定性和生产力的关键因素,但并未详细阐述其相关机制。放牧对物种多样性的影响也受诸多因素的共同调控,如草地类型、放牧制度、放牧强度以及放牧家畜种类等(Luo *et al.*, 2012)。在较为干旱的草地生态系统中,物种多样性与放牧强度呈负相关关系;在较为湿润的草地生态系统中,物种多样性则与放牧强度呈单峰函数关系;在中等放牧强度时,物种多样性则会保持在一个较高的水平(Gao *et al.*, 2020)。因此,在研究放牧对草地生态系统 ANPP 影响时,仅从多样性角度出发并不能完全解释其变化机制。在上行调控作用中,学者们普遍认为放牧引起的土壤资源浓度及其异质性的变化是调节草地生态系统 ANPP 的关键因子(Mikola *et al.*, 2009)。Olofsson(2009)通过研究发现,放牧家畜的排泄物返还还会增加土壤中速效养分,尤其是速效氮的含量,进而促进植被生长;Gillet 等(2010)也通过研究证实,草地中粪斑周围植被显著高于其他区域植被。此外,放牧家畜的频繁践踏也会改变土壤结构,例如,增加土壤容重、减小土壤孔隙度等,从而限制植被根系对养分的吸收利用,进而影响 ANPP。综上所述,在研究放牧对 ANPP 的调控机制时,结合下行调控与上行调控的耦合作用,将除多样性以外的其余植被群落特征及土壤环境因子的影响也纳入其中便显得尤为重要。

草地管理时,管理者常以小空间尺度下的草地作为主要管理目标。较小空间尺度下,生物因素、土壤可利用资源、植被群落结构特征等则会成为决定 ANPP 的关键因素(Knapp, 2001; Laura *et al.*, 2006)。鉴于此,本研究以青海省海晏县西海镇(6°44'N—37°39'N, 100°23'E—101°20'E),属于环青海湖地区,海拔为 3054 m。气候类型隶属于高原山地气候,年均降水量为 330~370 mm,主要集中于生长季(5—9 月)。全年无绝对无霜期,仅以生长季、非生长季区分,年均温为 1.4 °C,非生长季最冷月平均气温为-24.8 °C,生长季最热月平均气温为 12.5 °C。土壤类型为高山草甸土(Yang *et al.*, 2019)。试验地主要分布的植物有矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、西北针茅(*Stipa sareptana*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、早熟禾(*Poa annua*)、赖草(*Leymus secalinus*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)等。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验样地位于青海省海晏县西海镇(6°44'N—37°39'N, 100°23'E—101°20'E),属于环青海湖地区,海拔为 3054 m。气候类型隶属于高原山地气候,年均降水量为 330~370 mm,主要集中于生长季(5—9 月)。全年无绝对无霜期,仅以生长季、非生长季区分,年均温为 1.4 °C,非生长季最冷月平均气温为-24.8 °C,生长季最热月平均气温为 12.5 °C。土壤类型为高山草甸土(Yang *et al.*, 2019)。试验地主要分布的植物有矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、西北针茅(*Stipa sareptana*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、早熟禾(*Poa annua*)、赖草(*Leymus secalinus*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)等。

1.2 试验设计

前期研究发现,中等放牧强度下高寒草地物种多样性及地上生物量均表现最佳(董全民,

2020)。因此,于2014年6月在青海省海晏县西海镇选择基况(地势平坦、环境相对均匀)一致的高寒草地设置中等放牧强度下不同家畜组合放牧样地。样地采用完全随机区组试验设计,分别设置了牦牛单独放牧(Yak grazing, YG, 0.26 hm²)、藏羊单独放牧(Sheep grazing, SG, 0.17 hm²)、牦牛藏羊 1:2 混合放牧(Yak: sheep as 1:2 Mixed grazing, MG, 0.43 hm²)以及不放牧(No Grazing, NG, 0.05 hm²)处理,每个处理 3 个重复,共 12 个试验小区。自样地设立之日起,于每年 6—10 月(高寒草地植物生长季)进行放牧,除不放牧对照外其余放牧小区载畜率均控制在 12 羊·hm⁻²(中等放牧强度),放牧小区牧草利用率为 50%~55%,放牧期间不进行补饲,每 2 天添加一次饮用水。为保证试验可靠性,放牧家畜均选择 1.5 岁雄性牦牛与 1 岁雄性藏羊,牦牛驱虫后体重为(100±5)kg,藏羊驱虫后体重为(30±2)kg。每只藏羊为 1 个羊单位,每头牦牛为 3 个羊单位,放牧小区面积依据羊单位进行换算,以保证所有放牧处理下的放牧强度一致(Yang *et al.*, 2019)。

1.3 植物群落结构调查

植物群落调查工作于 2020 年 6—10 月进行,在 8 月份进行分种样方的监测,每个小区随机调查 3 个 50 cm×50 cm 的样方,样方间距大小为 4 m,分别记录每个样方中出现的物种种类,用针刺法测定物种盖度、每种植物测定 5 株株高求其平均值作为研究的原始高度,若不足 5 株则以全部株数记,随后齐地面分种刈割,在烘箱中 70 °C 下烘干至恒重,用精度为 0.001 g 的分析天平称量以测定其地上生物量,每个处理合计调查 9 个样方。其余月份的样方调查以植物功能群(禾本科、莎草科、豆科、杂类草)为基础进行,样方调查数量与 8 月份一致,并采用移动扣笼法(每个试验小区放置 3 个扣笼)进行家畜采食量的测定(Scurlock *et al.*, 2002)。

1.4 土壤样品采集

土壤样品采集工作于 2020 年 8 月 15 日进行,植物群落调查结束后用土钻(直径 7 cm)采集 0~10 cm 土层土壤,每个样方中取 3 钻混合为一份作为一个样品。随后,使用环刀(100 cm³)采集 0~10 cm 土层土壤,用于测定容重(BD)和含水量(SM)。最后,将采集好的土壤样品分为 2 份,一份鲜样用于土壤速效氮(AN)的测定;另一份样品置于自封袋保存后带回实验室阴干,并碾碎、过筛,用于测定全碳(TOC)、全氮(TN)、全磷(TP)、速效磷(AP)、速效钾(AK),以及土壤 pH,测定方法参考《土壤农化分析》一书(鲍士旦, 2000)。

1.5 物种多样性计算方法

物种多样性采用以下公式进行计算(聂莹莹等, 2021):

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

$$\text{Simpson 指数: } D = 1 - \sum(P_i^2)$$

$$\text{Pielou 均匀度指数: } J = \frac{H}{\ln S}$$

式中, P_i 为样方中物种 i 的相对重要值, $P_i = N_i/N$, N_i 为样方中物种 i 的绝对重要值, N 为物种 i 所处样方中所有物种绝对重要值的和, S 为物种丰富度,重要值(IV)的计算公式为: $IV = (RC + RH)/2$, 式中, RC 为相对盖度, RH 为相对高度。

1.6 ANPP 计算方法

ANPP 的计算公式如下(Baoyin *et al.*, 2015):

$$\text{家畜采食量} = (c-f)[(\log d - \log f)/(\log c - \log f)]$$

$$\text{ANPP} = \text{家畜采食量} + \text{放牧末期草地植被地上现存量}$$

式中, c 为放牧前扣笼外地上生物量, d 为放牧后扣笼内地上生物量, f 为放牧后扣笼外地上生物量。

1.7 数据分析

首先,对植物群落数据、土壤理化性质数据以及 ANPP 数据进行单因素方差(one-way ANOVA)分析,并用 Duncan 检验进行均值间的多重比较。随后,使用 Vegan 包进行非度量多维尺度分析(non-metric multidimensional scaling, NMDS);使用 randomForest 包进行植物特征因子与土壤理化因子对 ANPP 变化相对重要性大小的排序,并标记对 ANPP 变化贡献显著的因子(Jiao *et al.*, 2018);使用 MuMIn 包进行方差分解探讨主要植物群落特征因子、土壤理化因子在不同处理下对 ANPP 相对贡献率的变化,并使用 piecewiseSEM 包构建分段结构方程模型探讨 ANPP 对不同放牧家畜组合的响应机制。上述所有绘图及数据分析均在 R

4.0.2(R Development Core Team, 2020)中进行。

2 结果与分析

2.1 不同放牧家畜组合下植物群落特征变化

中等放牧强度被普遍认为是草地较为适宜的利用强度。本研究中，在中等放牧强度下，与不放牧对照相比，不同放牧家畜组合均会显著降低植物群落的高度与盖度，但是在不同放牧家畜组合间对比时，植物群落的高度、盖度并没有显著差异；物种丰富度、Shannon 指数、Simpson 指数、Pielou 均匀度指数在各处理间均无显著差异(表 1)。

表 1 不同放牧家畜组合下植物群落特征变化

Table 1 Changes of plant community characteristics among different herbivore assemblage

处理 Treatm ent	高度 Height (cm)	盖度 Coverage (%)	丰富度 Richness	Shannon 指数 Shannon index	Simpson 指数 Simpson index	Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index
YG	5.75±0.72b	81.8±2.7b	14.556±0.444a	2.233±0.030a	0.768±0.031a	0.835±0.007a
SG	4.95±0.21b	79.3±1.0b	14.111±0.735a	2.195±0.058a	0.743±0.035a	0.832±0.011a
MG	4.07±0.26b	76.2±2.9b	13.556±0.176a	2.133±0.047a	0.725±0.035a	0.826±0.021a
NG	8.27±0.71a	94.0±1.4a	15.111±0.735a	2.346±0.050a	0.760±0.030a	0.868±0.016a

注：不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。YG: 牦牛单牧；SG: 藏羊单牧；MG: 混合放牧；NG: 不放牧。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). YG: Yak grazing; SG: Sheep grazing; MG: Mixed grazing; NG: No grazing. The same below.

NMDS 分析结果表明，不同放牧处理下植物群落无明显差异(图 1A)，但是其功能群重要值占比却发生了明显变化(图 1B)，这与放牧家畜的选择性采食密切相关。NG 时禾本科植物占比最高，其次为 YG、MG，SG 时禾本科占比最低，也说明了藏羊会偏向于采食禾本科植物。值得注意的是，混牧时杂类草的占比明显降低，说明混牧时由于牦牛、藏羊采食植被的重叠，致使其会采食一部分杂类草，从而降低了杂类草占比。

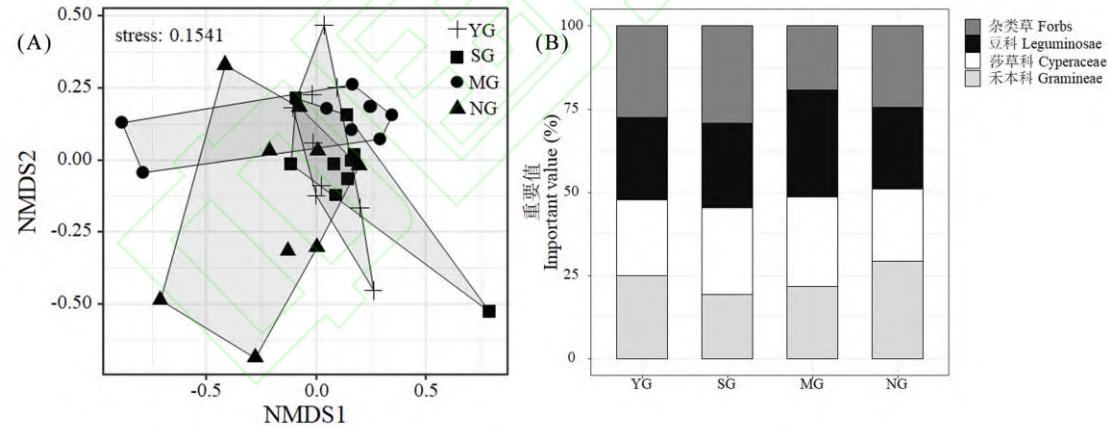


图 1 不同放牧家畜组合下植物群落 NMDS 分析(A)及功能群重要值占比变化(B)

Fig.1 NMDS analysis of plant communities under different herbivore assemblage (A) and changes in the proportion of important values of functional groups (B)

YG: 牦牛单牧；SG: 藏羊单牧；MG: 混合放牧；NG: 不放牧。下同。

YG: Yak grazing; SG: Sheep grazing; MG: Mixed grazing; NG: No grazing. The same below.

2.2 不同放牧家畜组合下土壤理化特征变化

放牧家畜主要通过选择性采食、践踏及排泄物返还途径影响草地。其中，践踏与排泄物返还还会直接作用于土壤，进而改变其理化性质。本研究中，土壤全氮含量在各处理间均无显著差异；SG 的土壤全磷含量显著高于 NG；SG 的土壤全碳含量显著高于 YG；土壤速效氮含量大小排序为 SG>YG>MG>NG 且差异显著；土壤速效磷含量大小排序为 SG>MG>YG>NG 且差异显著；土壤速效钾含量大小排序为 NG>MG>SG、YG 且差异显著；

YG 的土壤含水量显著高于其他处理；土壤容重的大小排序为 SG>MG>YG>NG 且差异显著 (表 2)。

表 2 不同放牧家畜组合下土壤理化特征变化
Table 2 The change of soil physicochemical properties among different herbivore assemblage

处理 Treatment	全氮 Total nitrogen (g kg ⁻¹)	全磷 Total phosphorus (g kg ⁻¹)	全碳 Total organic carbon (g kg ⁻¹)	速效氮 Available nitrogen (mg kg ⁻¹)	速效磷 Available phosphorus (mg kg ⁻¹)	速效钾 Available potassium (mg kg ⁻¹)	含水量 Moisture (%)	容重 Bulk density (g cm ⁻³)
YG	3.223±0.061a	0.155±0.001ab	39.968±0.602b	157.167±0.683b	3.783±0.312c	83.859±2.830c	19.75±1.07a	0.96±0.00c
SG	3.473±0.088a	0.162±0.001a	42.813±0.880a	171.000±1.434a	4.587±0.022a	89.390±2.870c	16.97±0.29b	1.13±0.00a
MG	3.240±0.032a	0.154±0.003ab	40.922±0.386ab	147.167±1.020c	4.305±0.160b	116.255±2.781b	15.94±0.85b	1.06±0.11b
NG	3.317±0.097a	0.153±0.003b	42.033±0.791ab	138.167±0.616d	3.522±0.020d	131.297±4.270a	15.76±0.10b	0.90±0.00d

2.3 不同放牧家畜组合下 ANPP 变化及其关键影响因子

ANPP 是衡量草地功能稳定性与健康程度的重要指标。本研究中，MG 处理下的 ANPP 显著高于其他放牧处理且家畜采食量也最高，表明该处理下高寒草地植被补偿性生长较强 (图 2)。因此，仅从放牧家畜采食量与 ANPP 角度而言，混合放牧是研究区较为高效、合理的草地利用方式。

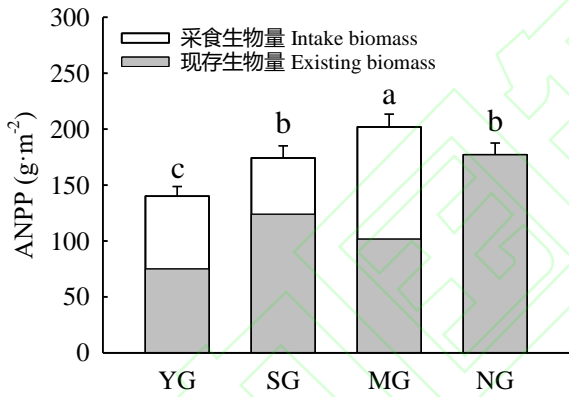


图 2 不同放牧家畜组合下 ANPP 变化

Fig.2 Aboveground net primary production among different herbivore assemblage

注：不同小写字母表示不同处理间差异显著 ($P<0.05$)。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same below.

为了进一步探讨植物群落特征因子与土壤理化因子对 ANPP 的相对贡献在不同放牧组合间如何变化，我们利用随机森林分析对影响 ANPP 的因子进行了相对重要性排序。排序结果表明，土壤速效氮、全氮、含水量、速效磷、容重以及速效钾是土壤理化因子中对 ANPP 变化贡献较高的因子；植物群落高度、Pielou 均匀度指数、Simpson 指数以及盖度是植物群落特征因子中对 ANPP 变化贡献较高的因子 (图 3)。

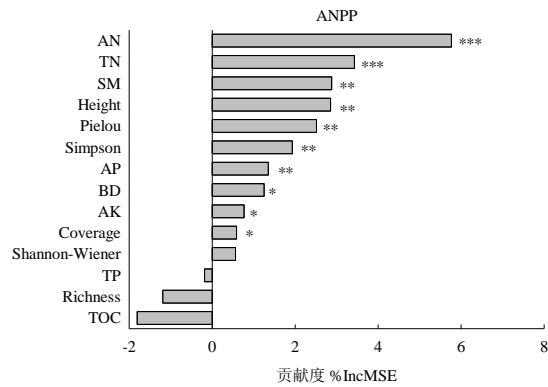


图 3 不同植被、土壤因子对 ANPP 变化相对重要性排序

Fig.3 Ranking of the relative importance of different plant and soil factors to changes in ANPP

*: $P < 0.05$; **: $P < 0.01$; ***: $P < 0.001$. ANPP: 地上净初级生产力; BD: 容重; SM: 土壤含水量; TOC: 全碳; TN: 全氮; TP: 全磷; AN: 速效氮; AP: 速效磷; AK: 速效钾; Height: 高度; Coverage: 盖度; Richness: 丰富度; Shannon: Shannon 指数; Simpson: Simpson 指数; Pielou: Pielou 均匀度指数。下同。ANPP: Aboveground net primary productivity; BD: Bulk density; SM: Soil moisture; TOC: Total organic carbon; TN: Total nitrogen; TP: Total phosphorus; AN: Available nitrogen; AP: Available phosphorus; AK: Available potassium; Height: Height; Coverage: Coverage; Richness: Richness index; Shannon: Shannon index; Simpson: Simpson index; Pielou: Pielou evenness index. The same below.

2.4 不同放牧家畜组合下植被、土壤因子对 ANPP 的相对贡献率变化

ANPP 会同时受下行调控与上行调控作用的共同调控,为进一步探讨植物群落特征因子与土壤环境因子在不同放牧处理下对 ANPP 的相对贡献度如何变化,本研究选取随机森林分析重要性排序结果中对 ANPP 变化贡献显著的因子进行方差分解。结果表明,牦牛单独放牧时,植物群落特征因子对 ANPP 变化贡献了 39%,土壤环境因子对 ANPP 变化贡献了 61%,植物群落高度、Simpson 指数、Pielou 均匀度指数以及土壤速效氮含量对 ANPP 变化呈现出显著正效应;藏羊单独放牧时,植物群落特征因子对 ANPP 变化贡献了 42%,土壤环境因子对 ANPP 变化贡献了 58%,植物群落高度、Pielou 均匀度指数、盖度以及土壤含水量对 ANPP 变化呈现出显著正效应;牦牛、藏羊混合放牧时,植被特征因子对 ANPP 变化贡献了 54%,土壤环境因子对 ANPP 变化贡献了 46%,植物群落高度、Simpson 指数、Pielou 均匀度指数、盖度以及土壤含水量对 ANPP 变化呈现出显著正效应;不放牧时,植物群落特征因子对 ANPP 变化贡献了 62%,土壤环境因子对 ANPP 变化贡献了 38%,Simpson 指数、Pielou 均匀度指数、盖度以及土壤速效磷、含水量对 ANPP 变化呈现出显著正效应(图 4)。

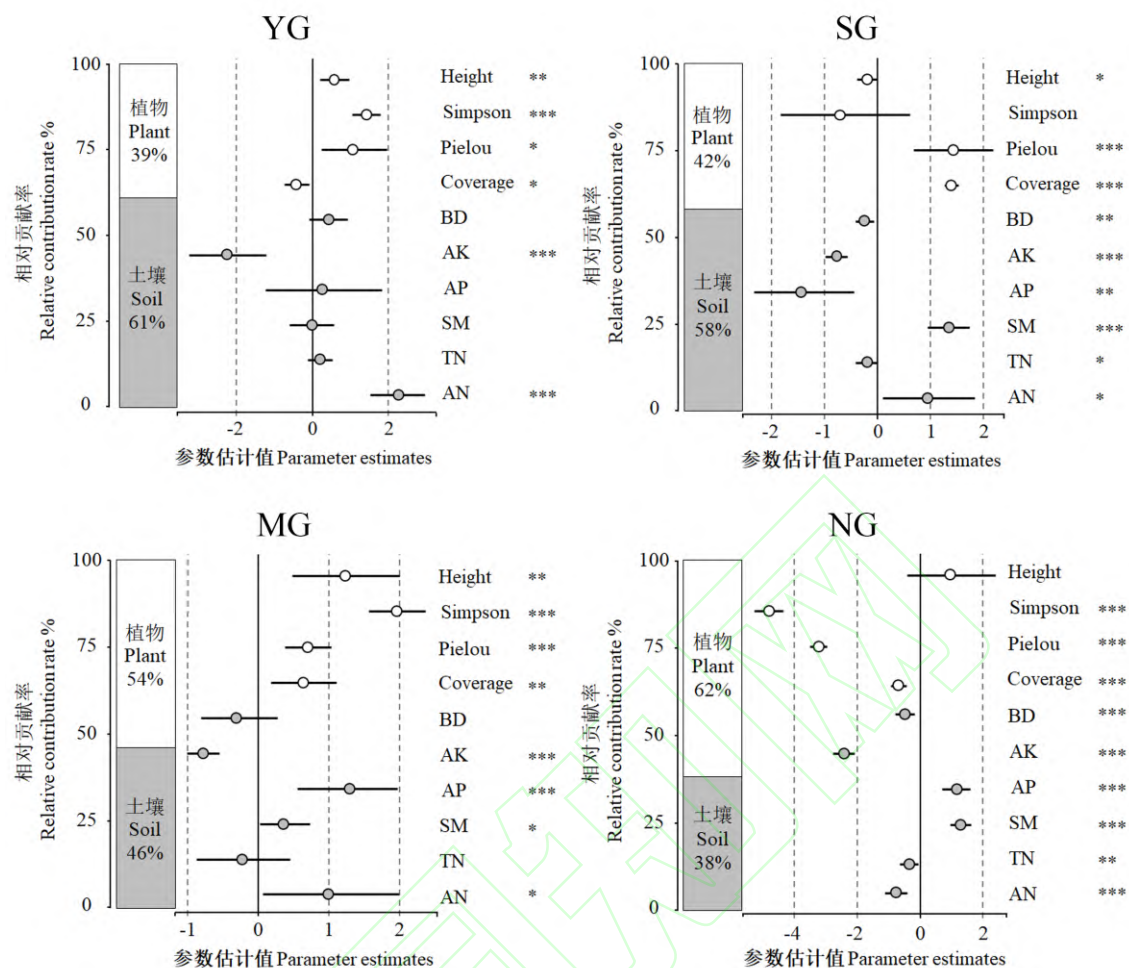


图 4 不同放牧家畜组合下植被因子与土壤因子对 ANPP 贡献的相对变化

Fig.4 The relative contribution rate changes of plant factors and soil factors to ANPP among different herbivore assemblage

2.5 不同放牧家畜组合对 ANPP 的影响机制

进一步通过结构方程模型可知，中等放牧强度下，混合放牧虽然会显著降低植物群落的高度与盖度，但却能够显著提高高寒草地 ANPP(直接效应值大小为 0.746，间接效应值大小为 0.633)；藏羊单独放牧会显著提高高寒草地土壤速效氮含量，且对 ANPP 的间接效应值大小为 0.592；牦牛单独放牧虽然会显著增加高寒草地土壤含水量，但却会显著降低其 ANPP(直接效应值大小为 0.503)，植物群落高度、盖度以及土壤速效氮含量均对高寒草地 ANPP 呈现出显著正效应(图 5)。

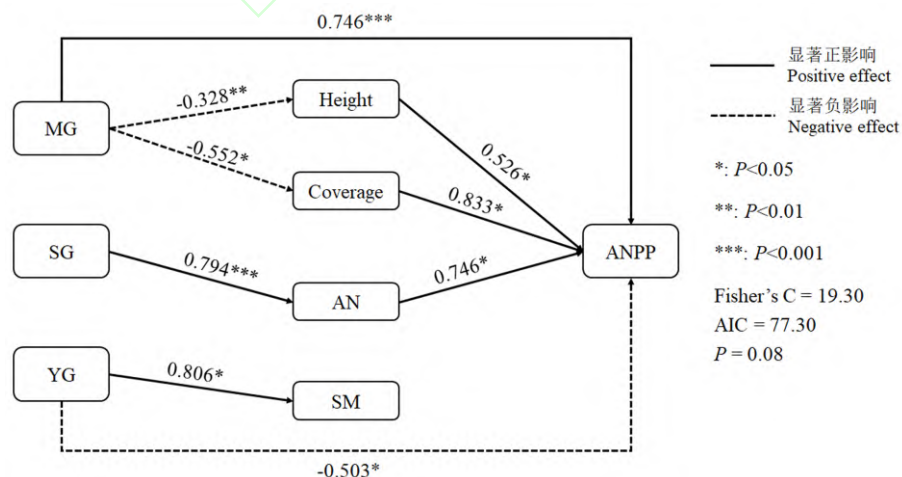


图5 不同放牧家畜组合中等放牧强度下植被因子与土壤因子对 ANPP 的调控机制结构方程模型

Fig.5 Piecewise structural equation model of the regulation mechanism of plant and soil factors on ANPP under moderate grazing intensity in different herbivore assemblage

3 讨论

3.1 植物群落特征变化与放牧家畜组合的联系

下行调控作用是草地植物群落组成、物种多样性以及 ANPP 等因子变化的关键驱动力之一,下行调控作用对这些因子的相对影响会因生态系统类型、空间尺度大小而异(Bakker *et al.*, 2010)。本研究结果表明,中等强度放牧会显著降低植物群落的高度、盖度,但对物种丰富度以及多样性指数并不会产生显著影响,且不同放牧家畜组合间所有植物群落特征均无显著差异。说明中等放牧强度条件下,不同放牧家畜组合处理虽然会导致选择性采食等差异化因素的存在,但植被群落依旧能够保持在一个较为稳定的状态,这种稳定状态与下行调控作用、上行调控作用间的耦合密不可分。避免少数物种占据绝对优势是维持植物群落结构稳定性的关键(Huisman *et al.*, 2010),下行调控作用会通过选择性采食等方式限制或促进优势种的增长,上行调控作用则会通过调节土壤养分供应限制或促进潜在优势种的相对增长速率(Marini *et al.*, 2007)。放牧家畜的排泄物返还会增加土壤的氮素含量,而禾本科植被相较于莎草科植被具有更高的养分利用效率(Zhang *et al.*, 2022),因此,相同资源条件下禾本科植被更能占据优势。通常情况下,小体尺食草动物通常需要维持高能量的采食活动,所以会倾向于采食营养物质含量高的禾本科植被且采食频率较高,而大体尺食草动物则能够在营养物质含量较低的植被,例如莎草科植被中获取足够的能量(Soest, 1985)。因此,藏羊偏向于采食禾本科植被和杂类草,而牦牛则偏向于采食莎草科植被,当牦牛、藏羊混合放牧时,二者的采食频率都会明显下降(Pan *et al.*, 2019)。通过这种方式的耦合调控,使不同放牧方式下的植被群落维持在了一个相对稳定的状态,从而表现为物种丰富度、多样性指数在各放牧方式间无显著差异。

3.2 土壤特征变化与放牧家畜组合的联系

中等放牧强度下,不同放牧家畜组合会对速效养分产生显著影响,但对全效养分的影响则不显著。说明中等放牧强度下,不同放牧家畜组合对 ANPP 的上行调控作用中,主要通过速效养分变化进行调控。植被的生长主要依赖于对速效养分的有效吸收(王邵军, 2020),所以速效养分是上行调控作用中调控 ANPP 变化的主要驱动力。土壤速效氮含量在藏羊单牧时最高、不放牧时最低,这是由于小体尺动物的粪便氮含量本就高于大体尺动物的粪便氮含量(Zhang *et al.*, 2020),加之藏羊粪便体积小、易分解,所以藏羊单独放牧时土壤速效氮含量最高;牦牛粪便体积大、不易分解,所以牦牛单牧时土壤速效氮含量会低于藏羊单牧;不放牧时虽然有植被凋落物的返还,但是凋落物氮含量及分解速率远不及家畜粪便(Ma *et al.*, 2021),所以不放牧时土壤速效氮含量最低。土壤速效磷含量在藏羊单牧时最高、不放牧时最低,这是由于自然状态下土壤速效磷主要来源于矿化、生物迁出以及淋溶等作用(Walker *et al.*, 1976),藏羊较高的活动频率会在一定程度上降低植被盖度、破坏生物土壤结皮(Gao *et al.*, 2008),进而导致矿化和淋溶作用增强,所以藏羊单牧时土壤速效磷含量最高;牦牛活动频率较低,且由于蹄表面积的原因,致使其对草地的影响程度没有藏羊高(柴锦隆等, 2019),所以牦牛单牧时土壤速效磷含量会低于藏羊单牧;不放牧时,草地植被盖度高且生物土壤结皮结构完好,所以不放牧时土壤磷的矿化、淋溶效率远不及有放牧干扰时的效率,所以不放牧时土壤速效磷含量最低。土壤速效钾含量在不放牧时最高,牦牛、藏羊单独放牧时最低,这是由于土壤中速效钾主要来源于土壤母质成土过程中的释放,拥有较强的可溶性且易受外界干扰而流失(王淑平等, 2002),牦牛、藏羊单独放牧时活动量较大,混合放牧时二者活动量均会降低,因此,单独放牧时草地受到的扰动较强,混合放牧时受到的扰动次之,不放牧时受到的扰动最低,从而导致不放牧时速效钾含量最高,单独放牧时最低。

3.3 不同放牧家畜组合下植被、土壤因子对 ANPP 的调控作用

下行调控作用与上行调控作用的耦合效应共同驱动着 ANPP 的变化。本研究结果表明,中等放牧强度下,不同放牧家畜会改变植物群落特征因子与土壤理化特征因子对生产力的相对贡献,牦牛、藏羊 1:2 混牧和不放牧时,植被因子对 ANPP 变化的贡献高于土壤因子,其余处理则反之。Gross(2016)验证了自然生态系统中大尺度下植被因子与环境因子对 ANPP 的调控作用,并发现二者作用强度相近。本研究发现,在中等放牧强度下的小尺度放牧生态系统中,二者对 ANPP 的相对贡献有明显的环境依赖性,放牧家畜组合是调节其相对作用

强度的关键因素。有放牧干扰时,除牦牛、藏羊 1:2 混合放牧外,其余处理均表现为土壤因子对 ANPP 变化的贡献高于植被因子,这可能是由于放牧干扰导致土壤速效养分含量的增高,进而弱化了植物群落特征因子,尤其是多样性对 ANPP 的调控能力,Luo 等(2017)认为这是由于在较高的土壤营养环境下,土壤生物的活动会在一定程度上抑制群落中的生态位互补效应所致。无放牧干扰时,植被群落特征因子对 ANPP 变化的贡献远高于土壤因子,这可能是由于在不受外界干扰时,自然状态下的草地植物群落功能多样性会显著提高(Zhang *et al.*, 2022),Gross 等(2017)通过研究证明,随着群落功能多样性的提升,不同性状物种能够更加有效地利用差异化资源,进而提高群落的资源利用率,这也是不放牧时土壤速效氮含量低的另一个原因。较高的植物群落高度、盖度,较低的速度氮含量分布格局,奠定了植被因子在不放牧时对 ANPP 变化的主导地位。牦牛、藏羊混合放牧时,ANPP、采食生物量均最高,表现出了极佳的补偿生长效应,说明该处理下植被的养分利用效率也最佳,所以导致牦牛、藏羊混合放牧处理下植被因子对 ANPP 变化的贡献高于土壤因子。中等强度的放牧虽然会降低植物群落的高度、盖度,但并不会对物种多样性指数产生显著影响,这也说明了中等放牧强度下的放牧活动会在一定程度上弱化多样性对 ANPP 的调控作用。

4 结 论

中等放牧强度下,植物群落特征因子与土壤环境因子对高寒草地 ANPP 的相对贡献变化受放牧家畜组合的调控,牦牛、藏羊单独放牧时,土壤环境因子对高寒草地 ANPP 变化的贡献较高;牦牛、藏羊混合放牧及不放牧时,植物群落特征因子对高寒草地 ANPP 变化的贡献较高。中等放牧强度下,不论何种家畜组合的放牧活动均会弱化高寒草地植被物种多样性对 ANPP 的调控作用并加强土壤因子的作用强度。中等放牧强度下,牦牛、藏羊混合放牧能够显著提高高寒草地 ANPP。

在进行高寒草地放牧管理、利用时,需考虑植物群落特征因子、土壤环境因子以及放牧家畜对 ANPP 的耦合调控作用,基于中等放牧强度进行牦牛、藏羊混合放牧,采取植被-家畜-土壤耦合管理方式以实现高寒草地生态系统的可持续利用与发展,而牦牛、藏羊的最佳混牧比例还需进一步研究确定。

参考文献

- 鲍士旦. 2000. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社.
- 柴锦隆, 徐长林, 张德罡, 等. 2019. 模拟践踏和降水对高寒草甸土壤养分和酶活性的影响. *生态学报*, **39**(1): 333-344.
- 董全民. 2020. 高山嵩草草甸-牦牛放牧生态系统研究. 北京: 科学出版社.
- 聂莹莹, 陈金强, 辛晓平, 等. 2021. 呼伦贝尔草甸草原区主要植被种群生态位特征与物种多样性对封育年限响应. *草业学报*, **30**(10): 15-25.
- 王邵军. 2020. “植被-土壤”相互反馈的关键生态学问题: 格局、过程与机制. *南京林业大学学报(自然科学版)*, **44**(2): 1-9.
- 王淑平, 周广胜, 吕育财, 等. 2002. 中国东北样带(NECT)土壤碳、氮、磷的梯度分布及其与气候因子的关系. *植物生态学报*, **26**(5): 513-517.
- Bakker ES, Ritchie ME, Han O, *et al.* 2010. Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, **9**: 780-788.
- Baoyin T, Li FY, Minggagud H, *et al.* 2015. Mowing succession of species composition is determined by plant growth forms, not photosynthetic pathways in *Leymus chinensis* grassland of Inner Mongolia. *Landscape Ecology*, **30**: 1795-1803.
- Chen H, Zhao X, Lin Q, *et al.* 2020. Spring watering interactively improves aboveground net primary productivity and soil microbial biomass in a semi-arid grassland of China. *Catena*, **189**: 104478.
- Dieleman W, Vicca S, Dijkstra FA, *et al.* 2012. Simple additive effects are rare: A quantitative review of plant biomass and soil process responses to combined manipulations of CO₂ and temperature. *Global Change Biology*, **18**: 2681-2693.
- Gao JJ, Carmel Y. 2020. Can the intermediate disturbance hypothesis explain grazing-diversity relations at a global scale? *Oikos*, **129**: 493-502.
- Gao Y, Schumann M, Chen H, *et al.* 2008. Impacts of grazing intensity on soil carbon and nitrogen in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau. *Applied Ecology & Environmental Research*, **6**: 69-79.
- Gillet F, Kohler F, Vandenbergh C, *et al.* 2010. Effect of dung deposition on small-scale patch structure and seasonal vegetation dynamics in mountain pastures. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **135**: 34-41.
- Gross K. 2016. Biodiversity and productivity entwined. *Nature*, **529**: 293-294.
- Gross N, Bagousse YL, Liancourt P, *et al.* 2017. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, **1**: 132.
- Hautier Y, Tilman D, Isbell F, *et al.* 2015. Anthropogenic environmental changes affect ecosystem stability via biodiversity. *Science*, **348**: 336-340.

- Huisman J, Olff H. 2010. Competition and facilitation in multispecies plant-herbivore systems of productive environments. *Ecology Letters*, **1**: 25-29.
- Jiao S, Chen W, Wang J, *et al.* 2018. Soil microbiomes with distinct assemblies through vertical soil profiles drive the cycling of multiple nutrients in reforested ecosystems. *Microbiome*, **6**: 1-13.
- Knapp AK, Hoover DL, Blair JM, *et al.* 2012. A test of two mechanisms proposed to optimize grassland aboveground primary productivity in response to grazing. *Journal of Plant Ecology*, **5**: 357-365.
- Knapp AK. 2001. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, **291**: 481-484.
- Laura Y, Osvaldo ES. 2006. Vegetation structure constrains primary production response to water availability the Patagonian steppe. *Ecology*, **87**: 952-962.
- Li C, Jong RD, Schmid B, *et al.* 2020. Changes in grassland cover and in its spatial heterogeneity indicate degradation on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecological Indicators*, **119**: 106641.
- Luo G, Han Q, Zhou D, *et al.* 2012. Moderate grazing can promote aboveground primary production of grassland under water stress. *Ecological Complexity*, **11**: 126-136.
- Luo S, De DGB, Jiang B, *et al.* 2017. Soil biota suppress positive plant diversity effects on productivity at high but not low soil fertility. *Journal of Ecology*, **105**: 1766-1774.
- Ma ZW, Zeng YF, Wu J, *et al.* 2021. Plant litter influences the temporal stability of plant community biomass in an alpine meadow by altering the stability and asynchrony of plant functional groups. *Functional Ecology*, **36**: 148-158.
- Marini LA, Scotton MA, Kilmek SB, *et al.* 2007. Effects of local factors on plant species richness and composition of alpine meadows. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **119**: 281-288.
- Mikola J, Setälä H, Virkajärvi P, *et al.* 2009. Defoliation and patchy nutrient return drive grazing effects on plant and soil properties in a dairy cow pasture. *Ecological Monographs*, **79**: 221-244.
- Olofsson J. 2009. Effects of simulated reindeer grazing, trampling, and waste products on nitrogen mineralization and primary production. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **41**: 330-338.
- Pan DF, Li XC, De KJ, *et al.* 2019. Food and habitat provisions jointly determine competitive and facilitative interactions among distantly related herbivores. *Functional Ecology*, **33**: 2381-2390.
- Peng Z, Liu H, Jiang L, *et al.* 2021. Effect paths of environmental factors and community attributes on aboveground net primary productivity of a temperate grassland. *Land Degradation & Development*, **32**: 3823-3832.
- Rietkerk M. 2004. Self-organized patchiness and catastrophic shifts in ecosystems. *Science*, **305**: 1926-1929.
- Scurlock JMO, Johnson K, Olson RJ. 2002. Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology*, **8**: 736-753.
- Soest D. 1985. A nutritional explanation for body-size patterns of ruminant and nonruminant herbivores. *American Naturalist*, **125**: 641-672.
- Sun J, Liu M, Fu B, *et al.* 2020. Reconsidering the efficiency of grazing exclusion using fences on the Tibetan Plateau. *Science Bulletin*, **65**: 1405-1414.
- Walker TW, Syers JK. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, **15**: 1-19.
- Wang Y, Cui H, Su X, *et al.* 2020. Diversity and distribution of methanogenic community between two typical alpine ecosystems on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Current Microbiology*, **77**: 1061-1069.
- Yang XX, Dong QM, Chu H, *et al.* 2019. Different responses of soil element contents and their stoichiometry (C:N:P) to yak grazing and Tibetan sheep grazing in an alpine grassland on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **285**: 106628.
- Zhang MN, Li GY, Liu B, *et al.* 2020. Effects of herbivore assemblage on the spatial heterogeneity of soil nitrogen in eastern Eurasian steppe. *Journal of Applied Ecology*, **57**: 1551-1560.
- Zhang MN, Liu B, Li GY, *et al.* 2022. The relative and combined effects of herbivore assemblage and soil nitrogen on plant diversity. *Science China Life Sciences*, **65**: 830-837.

作者简介 刘玉祯, 男, 1996年生, 博士研究生, 主要研究方向为草地资源与生态保护。

E-mail: 1451547382@qq.com

责任编辑 魏中青