

邮件已改

DOI: 10.5846/stxb202110072757

刘玉祯, 孙彩彩, 刘文亭, 杨晓霞, 冯斌, 时光, 张雪, 李彩弟, 杨增增, 高婕, 张小芳, 俞旻, 张春平, 董全民. 高寒草地植物群落关键种对不同放牧家畜组合放牧的响应. 生态学报, 2022, 42(18): 7529-7540.

Liu Y Z, Sun C C, Liu W T, Yang X X, Feng B, Shi G, Zhang X, Li C D, Yang Z Z, Gao J, Zhang X F, Yu Y, Zhang C P, Dong Q M. Response of keystone species changes in alpine grassland plant communities to different herbivore assemblage grazing. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(18): 7529-7540.

高寒草地植物群落关键种对不同放牧家畜组合放牧的响应

刘玉祯, 孙彩彩, 刘文亭, 杨晓霞, 冯斌, 时光, 张雪, 李彩弟, 杨增增, 高婕, 张小芳, 俞旻, 张春平, 董全民*

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

摘要: 如何通过合理的利用方式提高高寒草地管理水平, 实现其可持续利用一直是草地生态学领域的研究热点。为明确不同放牧家畜组合下高寒草地植物群落关键种的演替规律及其驱动因素, 基于中等放牧强度设置了不同放牧家畜组合放牧样地(牦牛单牧、藏羊单牧、牦牛藏羊 1:2 混牧、牦牛藏羊 1:4 混牧、牦牛藏羊 1:6 混牧)以及围封样地, 并在连续放牧处理 7 年后系统分析了不同放牧家畜组合下植物群落特征与土壤理化性质变化, 以期确定最优放牧组合。结果表明: (1) 不同放牧家畜组合均会显著降低高寒草地植物盖度, 但对其物种丰富度与多样性指数的影响并不显著。(2) 牦牛藏羊 1:2 混牧下植物群落特征与禁牧处理下植物群落特征较为相似, 且牦牛藏羊 1:2 混牧下的植物群落稳定性最强、组织水平最高。(3) 牦牛单牧与 1:2 混牧下关键种为矮生嵩草; 藏羊单牧下关键种为天山针茅; 1:4 混牧下关键种为星毛委陵菜; 1:6 混牧与围封下关键种为赖草。(4) 围封能够显著降低土壤容重, 藏羊单牧则会显著增加土壤容重与土壤速效氮、磷含量。(5) 土壤速效氮、容重与含水量是驱动不同放牧家畜组合下植物群落关键种演替的重要理化因子。综上所述, 中等放牧强度下, 牦牛藏羊 1:2 混牧是青藏高原高寒草地较为理想的利用方式。此外, 相较于单纯增加草地物种丰富度或多样性, 建立植物群落物种之间的有效关联是提高青藏高原高寒草地管理水平的另一关键途径。

关键词: 草食动物组合; 高寒草地; 网络分析; 群落稳定性; 关键种

Response of keystone species changes in alpine grassland plant communities to different herbivore assemblage grazing

LIU Yuzhen, SUN Caicai, LIU Wenting, YANG Xiaoxia, FENG Bin, SHI Guang, ZHANG Xue, LI Caidi, YANG Zengzeng, GAO Jie, ZHANG Xiaofang, YU Yang, ZHANG Chunping, DONG Quanmin*

Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai University, Qinghai Provincial Key Laboratory of Adaptive Management on Alpine Grassland, Xining 810016, China

Abstract: How to improve alpine grassland management level and achieve its sustainable use through reasonable utilization has been a hot research topic in the field of grassland ecology. In order to clarify the succession patterns of keystone species of alpine grassland plant communities under different herbivore assemblage grazing and their driving factors, this study set up grazing plots (Yak grazing alone, Tibetan sheep grazing alone, Yak and Tibetan sheep 1:2 mixed grazing, Yak and Tibetan sheep 1:4 mixed grazing, Yak and Tibetan sheep 1:6 mixed grazing) and enclosure plots with different herbivore assemblages based on moderate grazing intensity, then systematically analyzed the changes of plant community

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

收稿日期: 2021-10-07; **采用日期:** 2022-04-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: qmdong@qhu.edu.cn

<http://www.ecologica.cn>

characteristics and soil physicochemical properties under different herbivore assemblage after 8 years of continuous grazing treatment, hope to determine the optimal grazing combination. The results showed that: (1) Grazing significantly reduced plant coverage, but the effect of different herbivore assemblages on plant coverage and species richness was not significant. (2) The plant community characteristics during 1:2 mixed grazing were similar to those of plant communities with enclosure. At the same time, the plant community during 1:2 mixed grazing pocessed the highest community stability and organization level. (3) The keystone species showed obvious succession under different herbivore assemblages. The keystone species was *Kobresia humilis* under the treatments of yak only and yak:sheep as 1:2. The keystone species was *Leymus secalinus* under the treatments of enclosure and yak:sheep as 1:6. It was *Stipa sareptana* and *Potentilla acaulis* in sheep only and yak:sheep as 1:4, respectively. (4) Enclosure could significantly reduce soil bulk density, while Tibetan sheep grazing alone could significantly increase soil bulk density and soil available nitrogen and phosphorus content. (5) Soil available nitrogen, bulk density and water content were the key physical-chemical factors driving the changes of keystone species in plant communities under different herbivore assemblages. In summary, 1:2 mixed grazing of yak and Tibetan sheep under moderate grazing intensity is a best way to utilize alpine grasslands on the Tibetan Plateau. In addition, establishing effective associations between plant community species is another key way to improve the management level of alpine grasslands on the Tibetan Plateau compared to simply increasing the species richness or diversity of grasslands.

Key Words: herbivore assemblage; alpine grassland; network analysis; community stability; keystone species

作为陆地最大的生态系统之一^[1],草地不仅是畜牧业可持续发展的基础,同时也发挥着涵养水源、维持碳平衡和保护生物多样性等重要生态服务功能^[2]。青藏高原高寒草地分布广泛,由于其特殊的生态序列位置,使之成为我国重要生态安全屏障的同时,也使其对外界变化响应更为敏感^[3-4]。近几十年来,受气候变化与人为过度干扰双重因素的影响,高寒草地生态系统结构与功能变化明显^[5-8]。放牧作为青藏高原高寒草地最主要的利用方式之一,也是该系统所受干扰最主要的来源^[9]。相关研究表明,我国约 90% 的草地退化过程由过度放牧主导^[10]。草地在退化过程中会逐渐破碎化并形成退化斑块^[11],在退化斑块的介导下植被群落特征与土壤理化特征会在局部尺度下呈现出高度的空间变异性^[12],并进一步导致草地生产力降低、生物多样性下降甚至生态系统功能的丧失^[13]。因此,如何合理利用高寒草地、实现其生态系统的可持续发展、保障其生态系统安全是当前亟待解决的问题。

群落稳定性作为衡量草地生态系统功能与健康程度的重要指标,同时受诸多生物因素与非生物因素的共同调控^[14]。伴随空间尺度大小的改变,调节群落稳定性的关键指标亦随之变化,较大空间尺度下,温度、降水等气候因子是决定群落稳定性的关键因素^[15];较小空间尺度下,生物因素、土壤可利用资源等则会成为决定群落稳定性的关键因素^[16]。大型草食动物作为小空间尺度下放牧草地食物网的主要消费者,其长期选择性采食会在一定程度上改变相邻植被群落内物种间的竞争关系,进而导致群落内的物种发生变化^[17]。与此同时,大型草食动物的践踏、排泄物返还等生命活动不但会改变草地土壤物理性质,也会对一些土壤限制性资源如氮等起到调控作用,进而影响群落的稳定性^[18]。

1969 年,生态学家 Paine^[19]首次提出了关键种的概念。随着对关键种研究的逐渐深入,生态学家们发现,关键种在群落结构、功能与稳定性中发挥着重要的作用,且群落中的优势种并不一定是关键种^[20]。关键种的确定通常有 2 种方法^[21],即移除法与对比法。物种移除法破坏性较强,且需要一个先决条件,即需假设生态系统中有无限多物种,而真实的生态系统难以满足这一先决条件,另外,不同试验区域的空间异质性也会在一定程度上降低移除法的可靠性^[22];对比法实质上是利用空间替代时间的方法,在一定程度上克服了移除法的局限性,但是由于历史观测过程中的主观性太强且不同观测地点本底差异的存在,该方法的准确性依旧有待商榷^[23]。网络分析作为评价复杂群落稳定性的有力方法^[24],已经被广泛应用于微生物群落结构的评估以及关键种的识别中(在网络中具有最高的中心度)^[25]。Zhang 等^[26]应用网络分析系统分析了不同恢复年限高寒草地植物群落结构稳定性及关键种演替状况,明确了高寒草地最佳围封年限(7 年),并通过进一步分析发现基于物种重要值构建的贡献网络最具代表性。目前,网络分析在微生物群落结构特征研究方面应用已十分

广泛,但相比之下,将其应用于高寒草地植物群落结构特征研究的报道还较为少见。鉴于此,本研究选取青海省海北藏族自治州海晏县西海镇的高寒草地为研究对象,设置中等放牧强度下不同放牧家畜组合放牧(牦牛单牧、藏羊单牧、牦牛藏羊 1:2 混牧、牦牛藏羊 1:4 混牧、牦牛藏羊 1:6 混牧)以及围封试验,系统分析其植物群落特征、关键种演替特征与土壤理化性质,着重探讨以下 2 个科学问题:(1)高寒草地植物群落关键种对不同放牧家畜组合放牧的响应;(2)明确驱动不同放牧家畜组合放牧下关键种演替的关键理化因子,以期高寒草地的管理与可持续发展提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概括

研究区位于青海省海北藏族自治州海晏县西海镇(36°92' N,100°93' E),平均海拔 3100 m 以上。气候类型隶属于大陆高原寒温带季风气候,试验期间年均降水量为 424.82 mm,多为地形雨且集中于 5—9 月。全年无绝对无霜期,仅以冷热两季区分,年均温为 -1.69℃(图 1)。最冷月平均气温为 -24.8℃,最热月平均气温为 12.5℃。草地类型为草原化草甸,土壤类型为高山草甸土^[27]。主要植物有天山针茅(*Stipa tianschanica*)、矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)和赖草(*Leymus secalinus*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置

于 2014 年 6 月选取基况一致的冬春季放牧高寒草地建立放牧样地,样地小区设置采取完全随机区组设计,分别设置了牦牛单独放牧、藏羊单独放牧、牦牛和藏羊不同比例混合放牧以及围封对照,每个处理均设有 3 个重复,小区面积及放牧家畜比例详见表 1。自放牧样地建立之日起,于每年高寒草地生长季(6—10 月)进行放牧,放牧强度水平控制在中等放牧强度,以牧草利用率为 50%左右界定,每月放牧时间约为 10 d,其余时间将家畜转移至临近草地进行放牧^[28]。

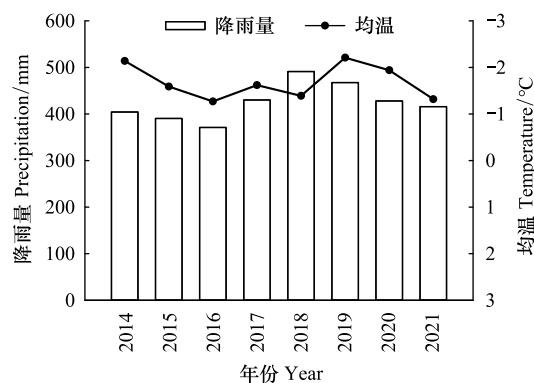


图 1 研究区近 8 年年均降雨量与年均温

Fig.1 Precipitation and temperature in the experimental area

表 1 放牧试验设计

Table 1 Grazing experiment design

处理 Treatment	牦牛数量/头 Number of yaks/head	藏羊数量/只 Number of sheep/head	小区面积/hm ² Area of plot/hm ²	小区数 Number of plots
YG	1	0	0.26	3
SG	0	2	0.17	3
MG1:2	1	2	0.43	3
MG1:4	1	4	0.60	3
MG1:6	1	6	0.77	3
NG	0	0	0.05	3

YG:牦牛单牧 Yak grazing alone;SG:藏羊单牧 Tibetan sheep grazing alone;MG1:2:牦牛、藏羊 1:2 混牧 Yak and Tibetan sheep 1:2 mixed grazing;MG1:4:牦牛、藏羊 1:4 混牧 Yak and Tibetan sheep 1:4 mixed grazing;MG1:6:牦牛、藏羊 1:6 混牧 Yak and Tibetan sheep 1:6 mixed grazing;NG:围封 No grazing

1.2.2 植物样品采集方法

植被调查工作于 2020 年 8 月 15 日进行,每个小区随机调查 3 个 50 cm×50 cm 的样方,分别记录每个样方中出现的物种种类、盖度(针刺法测定)、高度(每种植物测量 5 次求平均值作为原始数据)、地上生物量(齐地面分种刈割后在烘箱中 70℃下烘干至恒重,随后用精度为 0.001 g 的分析天平称量),每个处理合计调查 9 个样方,所有处理共计调查 54 个样方。

1.2.3 土壤样品采集方法

土壤样品采集工作于样方调查结束后进行,在刈割后的样方中,首先使用体积为 100 cm³ 的环刀采集 0—15 cm 土层土壤样品,用于土壤容重 (Bulk density, BD) 与土壤含水量 (Soil moisture, SM) 的测定;随后使用直径为 7 cm 的土钻采集 0—15 cm 土层土壤样品,每个样方中取 3 钻混合为一个样本。将采集好的样品置于阴凉通风处阴干后,剔除多余杂质并碾碎过不同孔径筛 (0.15、0.25、1.40 mm) 用于以下化学性质的测定:土壤全氮 (Total nitrogen, TN);土壤全磷 (Total phosphorus, TP);土壤全碳 (Total organic carbon, TOC);土壤速效氮 (Available nitrogen, AN);土壤速效磷 (Available phosphorus, AP);土壤速效钾 (Available potassium, AK);土壤 pH。所有指标测定均参照鲍士旦^[29]《土壤农化分析》中方法进行。

1.3 数据分析

首先,计算每个物种的重要值 (Important Value, IV) 大小,IV 采用如下公式计算^[30]:

$$IV = (RH_i + RC_i + RAB_i) / 3$$

式中, RH 为物种 i 在群落中的相对高度; RC 为物种 i 在群落中的相对盖度; RAB 为物种 i 在群落中的相对生物量。每个样方中所有物种的重要值和为 1, 因此, 具有较高重要值的物种会在群落中占据一定优势。与此同时, 还将每个样方的植被按照其经济型划分为禾本科 (Gramineae)、莎草科 (Cyperaceae)、豆科 (Leguminosae) 以及杂类草 (Forbs), 并分别计算各处理下各功能群的重要值。为进一步探讨植物群落变化特征, 基于物种重要值进行非度量多维尺度分析 (Non-metric multidimensional scaling, NMDS) 分析, NMDS 分析在 Vegan 包^[31]中进行。

随后, 对各处理下的植物群落进行网络分析。进行网络分析时, 将每个处理下出现的所有物种纳入, 用于构建该处理下网络图的节点; 基于物种重要值计算两两物种间的 spearman 相关性, 用于构建该处理下网络图的边^[32]。为了使构建的网络图清晰明了, 在进行边的构建时剔除显著性水平大于 0.05 且相关性系数绝对值小于 0.8 的边。基于上述的节点和边, 使用 Gephi 0.9.2 绘制各处理下的无向随机网络图。随机网络中, 特征向量中心度大小可以衡量节点在网络中的重要性^[33], 因此, 本研究中具有最高中心度的节点 (物种) 即为该处理下植被群落中的关键种。平均连通度大小能够衡量群落中物种的互作强度, 平均连通度越高说明植被群落复杂度越高、稳定性越强^[34]。平均聚类系数大小能够衡量群落组织水平, 平均聚类系数越大说明群落组织水平越高^[35]。

最后, 计算每个处理下关键种重要值与其土壤理化性质间的 Spearman 相关性, 通过 adespatial 包^[36]的 forward.sel() 函数执行前向选择以降低共线性, 使用 lm() 函数拟合环境变量与关键种重要值的多元线性回归以获取最优模型, 再使用 relaimpo 包^[37]的 calc.relimp() 函数进行方差分解, 求得各环境变量对关键种重要值变化的相对重要性, 随后使用 ggplot2 包^[38]进行绘图。对各处理间盖度、物种丰富度、地上生物量、功能群重要值、关键种重要值、土壤理化性质进行单因素方差分析。上述所有统计分析、绘图均在 R 4.0.3 (R Development Core Team, 2020) 中进行。

2 结果

2.1 不同放牧家畜组合下植物群落特征变化

不同放牧处理下, NG 的禾本科重要值显著高于其他的放牧处理 ($P < 0.05$); MG 1:6 的莎草科重要值显著高于 NG ($P < 0.05$), 但与其他放牧处理下的莎草科重要值差异不显著; 豆科与杂类草重要值在各放牧处理下差异均不显著 (表 2)。同一放牧处理下, YG、SG 的豆科重要值显著低于其他科重要值 ($P < 0.05$); MG1:2、MG1:4、MG1:6 的各功能群重要值大小排序为杂类草、莎草科 > 禾本科 > 豆科; NG 的各功能群重要值大小排序为禾本科 > 莎草科、杂类草 > 豆科 (表 2)。由此可以看出, 放牧会显著降低禾本科的重要值, 增加莎草科的重要值。

不同放牧处理下, NG 的盖度以及高度显著高于其它放牧处理 ($P < 0.05$); 物种丰富度以及多样性指数在各处理间差异均不显著; 地上生物量则沿着 YG、SG、MG1:2、MG1:4、MG1:6 的方向呈现出逐渐递减的趋势 (表 3)。

表 2 不同放牧家畜组合下功能群重要值大小

Table 2 The importance value of Gramineae, Cyperaceae, Leguminosae, and Forbs among different herbivore assemblage

处理 Treatment	功能群 Functional groups			
	禾本科 Gramineae	莎草科 Cyperaceae	豆科 Leguminosae	杂类草 Forbs
YG	0.278±0.026Ba	0.327±0.022ABa	0.057±0.007Ab	0.338±0.037Aa
SG	0.281±0.019Ba	0.317±0.023ABa	0.083±0.035Ab	0.320±0.034Aa
MG 1:2	0.212±0.031Bb	0.340±0.028ABa	0.068±0.010Ac	0.380±0.019Aa
MG 1:4	0.233±0.011Bb	0.348±0.094ABa	0.041±0.006Ac	0.377±0.027Aa
MG 1:6	0.277±0.018Bb	0.37±0.037Aa	0.034±0.004Ac	0.318±0.042Aa
NG	0.368±0.024Aa	0.267±0.023Bb	0.061±0.019Ac	0.304±0.018Ab

表中重要值数据为:平均值±标准误;不同大写字母表示同一功能群在不同处理间差异显著 ($P<0.05$);不同小写字母表示同一处理下,不同功能群之间差异显著 ($P<0.05$)

表 3 不同放牧家畜组合下高度、盖度、物种丰富度、地上生物量变化

Table 3 The Height, Coverage, Species richness and Aboveground biomass among different herbivore assemblage

植被特征指标 Plant characteristic index	处理 Treatment					
	YG	SG	MG 1:2	MG 1:4	MG 1:6	NG
高度 Height/cm	5.756±0.720b	4.952±0.219b	4.077±0.269b	4.325±0.231b	5.036±0.327b	8.273±0.711a
盖度 Coverage/%	81.889±2.781b	79.333±1.080b	76.222±2.976b	80.778±3.117b	76.778±4.284b	94.000±1.462a
丰富度指数 Richness index	14.556±0.444a	14.111±0.735a	14.501±0.043a	14.111±0.455a	14.333±1.027a	15.111±0.735a
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	2.233±0.030a	2.195±0.058a	2.133±0.047a	2.104±0.060a	2.035±0.065a	2.346±0.050a
Simpson 指数 Simpson index	0.768±0.031a	0.743±0.035a	0.725±0.035a	0.719±0.032a	0.721±0.036a	0.760±0.030a
Pielou 均匀度指数 Pielou evenness index	0.835±0.007a	0.832±0.011a	0.826±0.021a	0.8155±0.181a	0.8234±0.125a	0.868±0.016a
地上生物量/(g/m ²) Aboveground biomass	245.092±12.291a	231.330±16.509ab	185.957±19.338bc	168.460±14.729c	155.468±11.163c	213.473±10.579ab

表中植被特征指标数据为:平均值±标准误;不同小写字母表示同一植被特征指标在不同处理间差异显著 ($P<0.05$)

NMDS 结果分析表明,YG、SG、MG1:4、MG1:6 的植物群落结构特征较为相似,而 MG1:2 的植被群落结构则与 NG 的较为相似。相似的群落结构在一定程度上意味着,MG1:2 与 NG 这两个处理下的植被群落间互作强度、群落稳定性以及组织水平平均较为一致(图 2)。

2.2 不同放牧家畜组合下植物群落网络结构变化

通过网络分析发现(图 3),在不同放牧条件下,NG 的植被群落网络共有 28 个节点 91 条边,表现出较高水平的群落间关联性;MG1:2 的植被群落网络共有 19 个节点 65 条边,群落间关联性次之;YG、SG、MG1:6、MG1:4 的植被群落网络结构较为相似,群落间关联性也较为一致,分别拥有 19 个节点 28 条边、18 个节点 26 条边、17 个节点 32 条边、17 个节点 27 条边。

不同放牧家畜组合下群落间平均连通度与平均聚类系数如图 4 所示,MG1:2 拥有最高的平均连通度,表明其群落复杂度最高、稳定性最强;NG 的平均连通度次之,但依旧明显高于其它放牧处理下的平均连通度;YG、SG、MG1:4、MG1:6 的平均连通度大小差异不大。不同放牧处理下的平均聚类系数大小排序如下,MG1:2>MG1:6>MG1:4>NG>SG>YG,说明混牧能够明显提高植被群落的组织水平与群落稳定性,而围封相较于牛、羊单牧也能较好的提高植被群落的组织水平与群落稳定性。

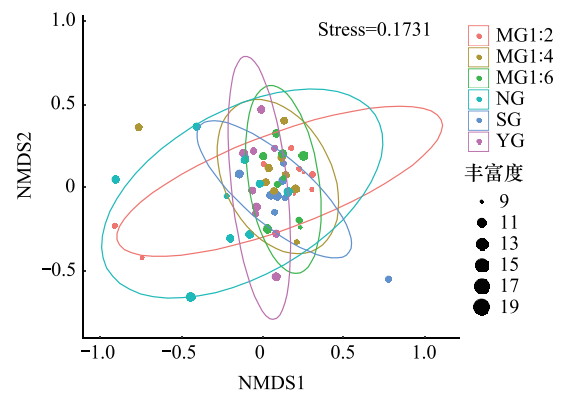


图 2 不同放牧家畜组合下植被群落非度量多维尺度(NMDS)分析

Fig.2 A non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of the plant community among different herbivore assemblage

YG:牦牛单牧 Yak grazing alone;SG:藏羊单牧 Tibetan sheep grazing alone;MG1:2:牦牛、藏羊 1:2 混牧 Yak and Tibetan sheep 1:2 mixed grazing;MG1:4:牦牛、藏羊 1:4 混牧 Yak and Tibetan sheep 1:4 mixed grazing;MG1:6:牦牛、藏羊 1:6 混牧 Yak and Tibetan sheep 1:6 mixed grazing;NG:围封 No grazing

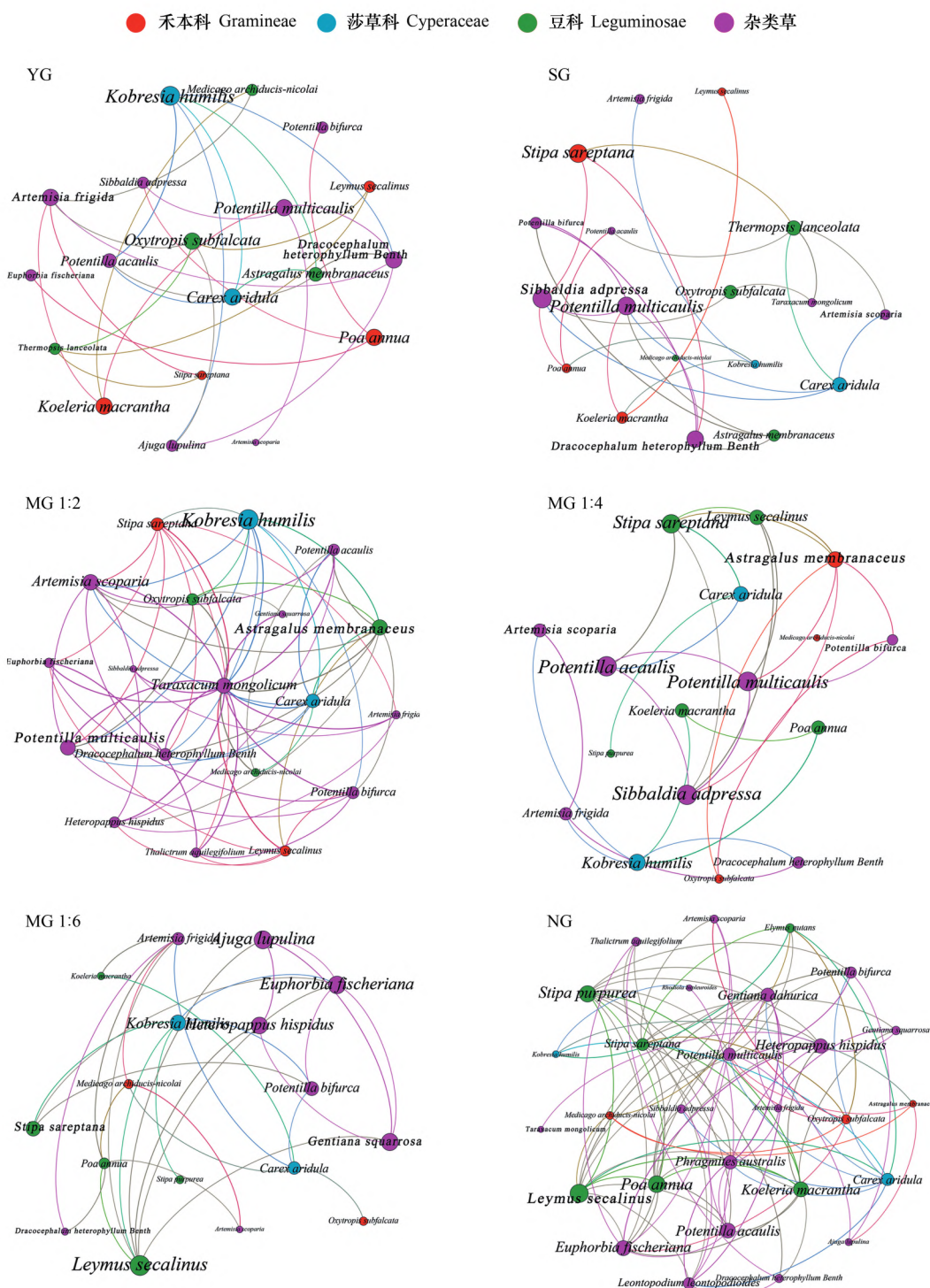


图3 不同放牧家畜组合下植被群落网络分析

Fig.3 The plant community networks under different herbivore assemblage

Stipa tianschanica: 天山针茅; *Stipa sareptana*: 紫花针茅; *Leymus secalinus*: 赖草; *Poa annua*: 早熟禾; *Koeleria macrantha*: 洽草; *Agropyron cristatum*: 扁穗冰草; *Elymus nutans*: 垂穗披碱草; *Kobresia humilis*: 矮生嵩草; *Carex aridula*: 干生藁草; *Oxytropis subfalcata*: 白花棘豆; *Astragalus membranaceus*: 斜茎黄芪; *Medicago archiducis-nicolai*: 青海苜蓿; *Thermopsis lanceolata*: 披针叶黄华; *Potentilla acaulis*: 星毛委陵菜; *Potentilla bifurca*: 二裂委陵菜; *Potentilla multicaulis*: 多茎委陵菜; *Dracocephalum heterophyllum Benth.*: 异叶青兰; *Artemisia scoparia*: 猪毛蒿; *Artemisia frigida*: 冷蒿; *Taraxacum mongolicum*: 蒲公英; *Sibbaldia adpressa*: 伏毛山莓草; *Ajuga lupulina*: 白苞筋骨草; *Plantago asiatica*: 车前; *Euphorbia fischeriana*: 狼毒; *Gentiana squarrosa*: 鳞叶龙胆; *Heteropappus hispidus*: 阿尔泰狗娃花; *Thalictrum aquilegifolium var. sibiricum*: 唐松草; *Gentianopsis paludosa*: 湿生扁蕾; *Geranium sibiricum*: 鼠掌老鹳草; *Achnatherum splendens*: 芨芨草; *Gentiana dahurica*: 达乌里秦艽; *Achnatherum inebrians*: 醉马草; *Rhodiola bupleuroides*: 柴胡; *Leontopodium leontopodioides*: 香芸火绒草

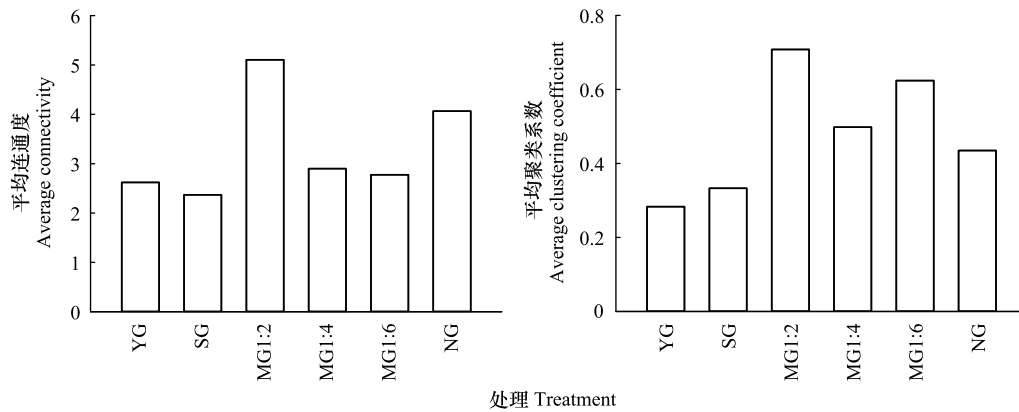


图 4 不同放牧家畜组合下植被群落平均连通度与平均聚类系数的变化

Fig.4 Changes of the average connectivity and average clustering coefficient of the plant community among different herbivore assemblage

2.3 不同放牧家畜组合下植物群落关键种变化

通过网络分析中各处理下物种中心度大小可得(图 3), YG 与 MG1:2 下的关键种为矮生嵩草; SG 下的关键种为天山针茅; MG1:4 下的关键种为星毛委陵菜; MG1:6 与 NG 下的关键种为赖草(图 5)。

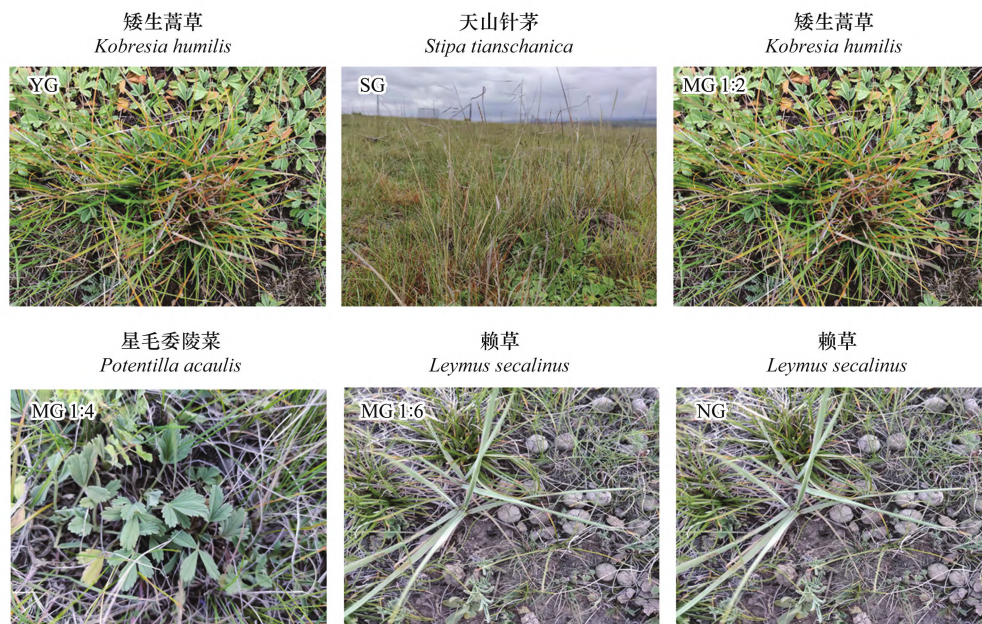


图 5 不同放牧家畜组合下的关键种变化

Fig.5 The shifting of keystone species among different herbivore assemblage

不同放牧处理下天山针茅与星毛委陵菜的重要值差异均不显著; NG 的矮生嵩草重要值显著低于 MG1:6 的重要值($P<0.05$), 但与其它放牧处理下的重要值差异均不显著; MG1:2 与 NG 的赖草重要值显著高于除 SG 外的其它放牧处理($P<0.05$), YG、SG、MG1:6 间赖草重要值差异不显著(表 4)。

2.4 不同放牧家畜组合下植物群落关键种变化的土壤理化驱动因子

各放牧处理下的土壤全氮含量与土壤 pH 值大小差异均不显著; SG 的土壤全磷含量显著高于 NG 和 MG1:4 下的土壤全磷含量($P<0.05$); MG1:4、NG 的土壤全碳含量显著高于 MG1:2 和 YG($P<0.05$); SG 的土壤速效氮含量显著高于其他放牧处理下的土壤速效氮含量($P<0.05$), YG、MG1:4 和 MG1:6 的土壤速效氮含量显著

高于 MG1:2 下的土壤速效氮含量,而 NG 的土壤速效氮含量则显著低于其他放牧处理下的土壤速效氮含量 ($P<0.05$);SG 的土壤速效磷含量显著高于其它放牧处理,而 MG1:4 和 NG 的土壤速效磷含量则显著低于其它放牧处理 ($P<0.05$);NG 的土壤速效钾含量显著高于其它放牧处理 ($P<0.05$);MG1:6 和 YG 的土壤含水量显著高于其它放牧处理 ($P<0.05$);除 MG1:4 外,SG 的土壤容重大小显著高于其它放牧处理,而 NG 的土壤容重大小则显著低于其它放牧处理 ($P<0.05$) (表 5)。

表 4 不同放牧家畜组合下关键种重要值大小

Table 4 The importance value of keystone species among different herbivore assemblage

处理 Treatment	天山针茅 <i>Stipa tianschanica</i>	矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	赖草 <i>Leymus secalinus</i>
YG	0.098±0.018a	0.236±0.024ab	0.163±0.038a	0.046±0.005bc
SG	0.109±0.018a	0.268±0.023ab	0.157±0.027a	0.062±0.006ab
MG1:2	0.132±0.030a	0.250±0.040ab	0.210±0.041a	0.080±0.009a
MG1:4	0.104±0.011a	0.261±0.039ab	0.205±0.043a	0.035±0.007c
MG1:6	0.115±0.015a	0.311±0.037a	0.203±0.036a	0.045±0.006bc
NG	0.128±0.166a	0.184±0.034b	0.115±0.029a	0.074±0.010a

表中重要值数据为:平均值±标准误;不同小写字母表示同一物种重要值在不同处理间差异显著 ($P<0.05$)

表 5 不同放牧家畜组合下土壤理化性质变化

Table 5 The change of soil physic-chemical properties among different herbivore assemblage

土壤理化指标 Soil physic-chemical index	处理 Treatment					
	YG	SG	MG1:2	MG1:4	MG1:6	NG
TN/(g/kg)	3.159±0.079a	3.382±0.097a	3.151±0.183a	3.260±0.051a	3.261±0.104a	3.110±0.152a
TP/(g/kg)	0.155±0.002abc	0.163±0.002a	0.158±0.004abc	0.150±0.003c	0.159±0.003ab	0.152±0.003bc
TOC/(g/kg)	39.778±0.666b	42.149±0.954ab	39.849±0.662b	42.653±0.553a	41.590±0.918ab	42.372±0.956a
AN/(mg/kg)	155.111±1.207b	166.222±2.727a	144.333±1.700c	155.556±1.425b	158.111±1.961b	135.667±1.374d
AP/(mg/kg)	3.703±0.049c	4.527±0.036a	4.278±0.022b	3.503±0.071d	4.246±0.029b	3.449±0.041d
AK/(mg/kg)	77.358±4.134d	81.886±5.027d	109.180±4.486b	96.867±5.501bc	86.396±4.641cd	124.677±5.364a
pH	8.026±0.027a	7.984±0.025a	8.002±0.013a	7.987±0.017a	8.071±0.044a	8.010±0.041a
SM/%	19.755±1.321a	16.978±0.366b	15.948±1.047b	16.031±0.289b	20.050±0.520a	15.763±0.131b
BD/(g/cm ³)	0.963±0.004d	1.127±0.01a	1.068±0.014bc	1.098±0.02ab	1.038±0.004c	0.909±0.015e

表中理化性质数据为:平均值±标准误;不同小写字母表示同一理化性质在不同处理间差异显著 ($P<0.05$); TN:全氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total phosphorus; TOC:全碳 Total organic carbon; AN:速效氮 Available nitrogen; AP:速效磷 Available phosphorus; AK:速效钾 Available potassium; pH:氢离子浓度指数 Hydrogen ion concentration; SM:土壤含水量 Soil moisture; BD:土壤容重 Bulk density

通过相关性分析、多元线性回归以及方差分解发现(图 6),土壤速效氮含量、土壤含水量以及土壤容重是驱动不同放牧家畜组合下关键种重要值变化的关键环境变量。SG 下土壤速效氮与土壤容重对关键种重要值变化的贡献尤为明显,且其关键种重要值大小与土壤速效氮含量呈正相关,与土壤容重大小呈负相关;而 NG 下土壤速效氮含量、土壤含水量以及土壤容重对关键种重要值变化的贡献均较低,且其关键种重要值大小与土壤速效氮含量呈负相关,与土壤含水量以及土壤容重近乎无相关关系。

3 讨论

3.1 植物群落特征变化与放牧家畜组合的联系

诸多研究表明,与围栏封育相比,中等强度放牧对物种丰富度的影响并不显著^[39—41]。本研究中,连续 7 年的不同放牧方式下,各放牧处理物种丰富度与禁牧处理相比较差异也不显著,说明在中等放牧强度下,不同放牧家畜组合对物种丰富度也不会造成显著影响。究其原因,不同放牧家畜组合下,植被群落长期受选择性采食的影响,其生活型与繁殖方式也会出现分异与权衡。Tilman^[42]提出的资源比率/异质性假说认为,相较于匀质环境的单一限制性资源,异质性环境中的多种限制性资源比率会使生态位分化更加丰富。相较于禁牧

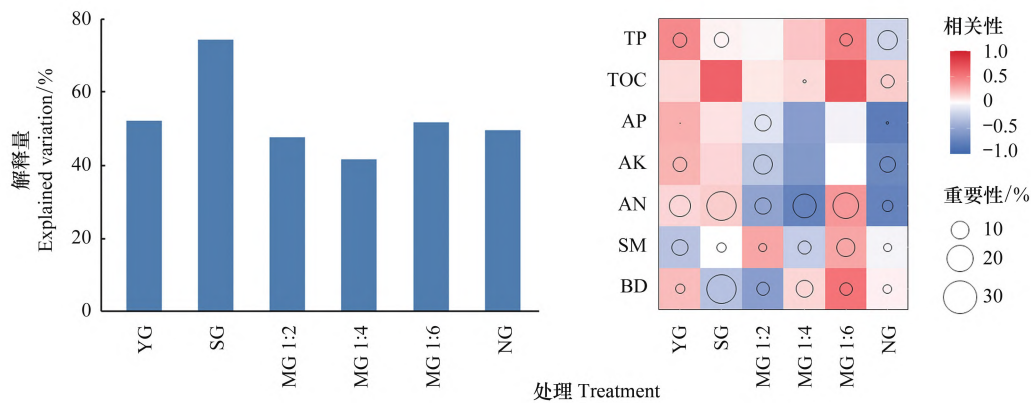


图 6 不同放牧家畜组合下土壤因子对关键种重要值变化的贡献

Fig.6 Contributions of soil physico-chemical properties to the keystone species important value among different herbivore assemblage

TN:全氮 Total nitrogen; TP:全磷 Total phosphorus; TOC:全碳 Total organic carbon; AN:速效氮 Available nitrogen; AP:速效磷 Available phosphorus; AK:速效钾 Available potassium; pH:氢离子浓度指数 Hydrogen ion concentration; SM:土壤含水量 Soil moisture; BD:土壤容重 Bulk density

单一的资源限制,放牧时家畜施加于草地的胁迫会提高资源比率/异质性,虽然会发生物种的更替,但是其总丰富度将保持在一个较为稳定的状态。此外,土壤种子库的存在也能够使群落组成变化应对外界干扰响应时起到有效的缓冲作用^[43]。物种丰富度的变化同时受到多种因素的共同调控,致使其在不同放牧家畜组合下并未呈现出显著差异。

不同家畜的长期选择性采食会改变物种间的竞争关系,进而改变植物群落组成^[9]。本研究中,NMDS 与网络分析均表明牦牛藏羊 1:2 混合放牧下的植物群落结构与围封处理下的植物群落结构有较高的相似性。Gao 等^[44]的研究表明,对于较为湿润的高寒草地而言,中等放牧强度能够有效增加植物群落间物种的互作强度,这与本研究结果一致。物种间互作强度的增大能够明显提高群落的稳定性^[45],而较为稳定的丰富度与相似的群落组织水平表明植被群落间的竞争状况也较为相似,因此,单从群落稳定性方面而言,牦牛藏羊 1:2 混合放牧是青藏高原高寒草地较为理想的利用方式。

3.2 驱动关键种变化的土壤理化因子与放牧家畜组合的联系

土壤理化性质作为调控高寒草地生态系统植被生长发育的关键生态因子,亦是维系其群落稳定性的重要因素之一^[3]。放牧过程中,家畜主要通过采食、践踏以及排泄物返还 3 个途径共同作用于草地生态系统。其中,选择性采食会改变群落物种间的竞争关系;践踏则能作用于草地多组分且效果持久,对土壤容重的作用尤为明显^[46];排泄物返还还会导致草地局部含水量与氮素的空间变异^[47]。本研究中,驱动不同放牧家畜组合下关键种变化的主要理化因子分别为土壤速效氮、含水量以及容重,这与放牧过程中家畜对草地的直接作用关系密切。相较于单独放牧,混合放牧能够显著降低牦牛和藏羊的采食口数与活动量^[9],而藏羊的活动量本就大于牦牛,因此,藏羊频繁的践踏活动导致藏羊单牧处理下的容重显著高于其它处理。另外,藏羊单牧的土壤速效氮含量之所以最高是因为藏羊排泄物氮含量本就较高,加之藏羊活动频繁,排泄物分布更加分散且更易分解,致使藏羊单牧处理下的土壤速效氮含量增加。柴锦隆等^[46]研究表明,家畜的践踏作用能够显著促进氮的矿化作用,这也是为什么速效氮对禁牧处理下关键种变化的贡献最低的原因。Ganjurjav 等^[48]研究表明,土壤水分是青藏高原中部高寒草地植被生长的限制性因素。本研究中,土壤水分在所有放牧处理下均是驱动关键种变化的物理因子。围封处理下,土壤水分对植被关键种变化的贡献最低,这是由于长期禁牧导致土壤容重降低,表层土壤变得疏松,从而导致蒸发强度的增加^[49]。同时,围封会导致禾本科植被增多,而禾本科植被相较于其它科植被而言水分利用量及利用效率更高^[50],进而导致围封处理下的土壤含水量低于其它放牧处理。

3.3 青藏高原高寒草地利用方式的综合考量

一直以来,青藏高原高寒草地的退化均被归因于过度放牧^[51],也正因为如此,围栏封育作为较为经济有效的恢复措施被广泛应用于青藏高原退化高寒草地的修复中^[52]。然而,许多研究结果表明,青藏高原高寒草地的恢复水平与围栏封育时间并非是线性关系^[53]。与此同时,也有研究表明,在关键期(如春季或秋季)进行临时禁牧或轮牧能够更加有效的促进植被生产力的恢复^[54]。因此,合理的利用方式能够保障且有利于维持高寒草地生态系统的健康。本研究中,不同放牧处理下,各处理的关键种重要值并非最高,这也说明优势种不一定是关键种。而矮生嵩草通常被认为是青藏高原高寒草地的关键种^[55],因此,从关键种演替角度出发,结合各处理下群落的稳定性与组织水平,牦牛藏羊 1:2 混合放牧依旧是青藏高原高寒草地较为有效的利用方式。此外,随着社会与经济的发展,虽然游牧这种青藏高原高寒草地传统且可持续放牧方式的生产效率已经大打折扣,但依旧有其借鉴意义^[56]。鉴于此,我们建议利用高寒草地时,将关键时期休牧或轮牧与最佳混牧比例相结合。

4 结论

(1) 中等放牧强度时,不同比例的牦牛、藏羊混牧组合均会显著降低植物的高度、盖度以及禾本科的重要值,显著增加莎草科的重要值,但对物种多样性并不会产生显著影响。

(2) 中等放牧强度时,从植物群落结构稳定性角度出发,NG 与 MG 1:2 下的植物群落组织水平与稳定性均最佳。因此,牦牛藏羊 1:2 混牧是青藏高原高寒草地中等放牧强度下较为理想的利用方式。

(3) 中等放牧强度时,随着牦牛、藏羊混牧比例的不同,植物群落关键种会发生明显演替。其中,YG 与 MG 1:2 下的关键种为矮生嵩草;SG 下的关键种为天山针茅;MG 1:4 下的关键种为星毛委陵菜;MG 1:6 与 NG 下的关键种为赖草。土壤速效氮、含水量、容重是驱动关键种演替的重要土壤理化因子。

参考文献 (References):

- [1] Hufkens K, Keenan T F, Flanagan L B, Scott R L, Bernacchi C J, Joo E, Brunsell N A, Verfaillie J, Richardson A D. Productivity of North American grasslands is increased under future climate scenarios despite rising aridity. *Nature Climate Change*, 2016, 6(7): 710-714.
- [2] 颜亮, 王金枝, 张骁栋, 陈槐, 李勇, 张克柔, 闫钟清, 李猛, 吴海东, 康恩泽, 康晓明. 草地生态系统植被变化的自然与人为因素定量区分方法. *生态学报*, 2022, 42(3): 1098-1107.
- [3] 刘玉祯, 曹文侠, 王金兰, 李文, 辛雨琼, 王世林, 王小军. 祁连山东段不同类型灌丛斑块土壤特征对围封的响应. *草业学报*, 2019, 28(11): 32-45.
- [4] 朴世龙, 张宪洲, 汪涛, 梁尔源, 汪诗平, 朱军涛, 牛犇. 青藏高原生态系统对气候变化的响应及其反馈. *科学通报*, 2019, 64(27): 2842-2855.
- [5] Esser G. Sensitivity of global carbon pools and fluxes to human and potential climatic impacts. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 1987, 39(3): 245-260.
- [6] Chen B X, Zhang X Z, Tao J, Wu J S, Wang J S, Shi P L, Zhang Y J, Yu C Q. The impact of climate change and anthropogenic activities on alpine grassland over the Qinghai-Tibet Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, 189/190: 11-18.
- [7] Liu J G, Diamond J. China's environment in a globalizing world. *Nature*, 2005, 435(7046): 1179-1186.
- [8] 张琴琴, 摆万奇, 张懿锂, 刘林山. 黄河源地区牧民对草地退化的感知——以达日县为例. *资源科学*, 2011, 33(5): 942-949.
- [9] 潘多锋. 青藏高原高寒草甸草食动物间的相互作用关系及机制[D]. 长春: 东北师范大学, 2019.
- [10] 樊江文, 钟华平, 梁飏, 石培礼, 于贵瑞. 草地生态系统碳储量及其影响因素. *中国草地*, 2003(6): 51-58.
- [11] Niu Y J, Zhu H M, Yang S W, Ma S J, Zhou J W, Chu B, Hua R, Hua L M. Overgrazing leads to soil cracking that later triggers the severe degradation of alpine meadows on the Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(10): 1243-1257.
- [12] Che R X, Wang Y F, Li K X, Xu Z H, Hu J M, Wang F, Rui Y C, Li L F, Pang Z, Cui X Y. Degraded patch formation significantly changed microbial community composition in alpine meadow soils. *Soil and Tillage Research*, 2019, 195: 104426.
- [13] 王欣禹. 草地管理驱动的生态系统多功能性与不同营养级功能多样性的动态关系研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2020.
- [14] Mazzochini G G, Fonseca C R, Costa G C, Santos R M, Oliveira-Filho A T, Ganade G. Plant phylogenetic diversity stabilizes large-scale ecosystem productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 2019, 28(10): 1430-1439.

- [15] Knapp A K, Smith M D. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science*, 2001, 291(5503): 481-484.
- [16] Yahdjian L, Sala O E. Vegetation structure constrains primary production response to water availability in the Patagonian steppe. *Ecology*, 2006, 87(4): 952-962.
- [17] der Plas F V. Biodiversity and ecosystem functioning in naturally assembled communities. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 2019, 94(4): 1220-1245.
- [18] Olofsson J, Kittl H, Rautiainen P, Stark S, Oksanen L. Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling. *Ecography*, 2001, 24(1): 13-24.
- [19] Paine R T. A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist*, 1969, 103(929): 91-93.
- [20] Hale S L, Koprowski J L. Ecosystem-level effects of keystone species reintroduction: a literature review. *Restoration Ecology*, 2018, 26(3): 439-445.
- [21] Power M E, Tilman D, Estes J A, Menge B A, Bond W J, Mills L S, Daily G, Castilla J C, Lubchenco J, Paine R T. Challenges in the Quest for Keystones: identifying keystone species is difficult—but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, 1996, 46(8): 609-620.
- [22] 王迎新. 草畜互作对高寒生态系统结构和功能的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2020.
- [23] 张浩. 短期休牧对无芒雀麦改良草地植被和家畜生产的影响机制[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2019.
- [24] Strogatz S H. Exploring complex networks. *Nature*, 2001, 410(6825): 268-276.
- [25] Banerjee S, Schlaeppi K, van der Heijden M G A. Keystone taxa as drivers of microbiome structure and functioning. *Nature Reviews Microbiology*, 2018, 16(9): 567-576.
- [26] Zhang Y, Gao Q Z, Ganjurjav H, Dong S K, Zheng Q Z, Ma Y D, Liang K M. Grazing exclusion changed the complexity and keystone species of alpine meadows on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2021, 9: 638157.
- [27] 冯斌, 杨晓霞, 董全民, 张春平, 刘文亭, 俞畅, 张小芳, 孙彩彩, 时光, 杨增增, 张艳芬. 高寒草地主要物种对放牧方式的响应. *草业科学*, 2021, 38(3): 531-543.
- [28] Yang X X, Dong Q M, Chu H, Ding C X, Yu Y, Zhang C P, Zhang Y F, Yang Z Z. 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*, 2019, 285: 106628.
- [29] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [30] Zhang Y, Dong S K, Gao Q Z, Liu S L, Liang Y, Cao X J. Responses of alpine vegetation and soils to the disturbance of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) at burrow level on the Qinghai-Tibetan Plateau of China. *Ecological Engineering*, 2016, 88: 232-236.
- [31] Dixon P. VEGAN, a package of R functions for community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 2003, 14(6): 927-930.
- [32] Deng Y, Jiang Y H, Yang Y F, He Z L, Luo F, Zhou J Z. Molecular ecological network analyses. *BMC Bioinformatics*, 2012, 13: 113.
- [33] Kleinberg J M. Authoritative sources in a hyperlinked environment. *Journal of the ACM*, 1999, 46(5): 604-632.
- [34] Watts D J, Strogatz S H. Collective dynamics of 'small-world' networks. *Nature*, 1998, 393(6684): 440-442.
- [35] Latapy M. Main-memory triangle computations for very large (sparse (power-law)) graphs. *Theoretical Computer Science*, 2008, 407(1/2/3): 458-473.
- [36] Dray S, Péliissier R, Couteron P, Fortin M J, Legendre P, Peres-Neto P R. *adespatial: Multivariate Multiscale Spatial Analysis*. 2017, 82(3): 257-275.
- [37] Grömping U. Relative importance for linear regression in R: the packagerelaimpo. *Journal of Statistical Software*, 2006, 17(1): 1-27.
- [38] Ginestet C. ggplot2: elegant graphics for data analysis. *Journal of the Royal Statistical Society: Series A: Statistics in Society*, 2011, 174(1): 245-246.
- [39] Mayer R, Kaufmann R, Vorhauser K, Erschbamer B. Effects of grazing exclusion on species composition in high-altitude grasslands of the Central Alps. *Basic and Applied Ecology*, 2009, 10(5): 447-455.
- [40] Rong Y P, Yuan F, Ma L. Effectiveness of exclosures for restoring soils and vegetation degraded by overgrazing in the Junggar Basin, China. *Grassland Science*, 2014, 60(2): 118-124.
- [41] 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.
- [42] Pimm S. TILMAN, D. 1982. resource competition and community structure. monogr. pop. biol. 17. princeton university press, princeton, N.J. 296 p. \$ 27.50. *Limnology and Oceanography*, 1983, 28: 1043-1045.
- [43] Plue J, van Calster H, Auestad I, Basto S, Bekker R M, Bruun H H, Chevalier R, Decocq G, Grandin U, Hermey M, Jacquemyn H, Jakobsson A, Jankowska-Błaszczuk M, Kalamees R, Koch M A, Marrs R H, Marteinsdóttir B, Milberg P, Mären I E, Pakeman R J, Phoenix G K,

- Thompson K, Vandvik V, Wagner M, Auffret A G. Buffering effects of soil seed banks on plant community composition in response to land use and climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2021, 30(1): 128-139.
- [44] Gao J J, Carmel Y. Can the intermediate disturbance hypothesis explain grazing-diversity relations at a global scale? *Oikos*, 2020, 129(4): 493-502.
- [45] Pimm S L. The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 1984, 307(5949): 321-326.
- [46] 柴锦隆, 徐长林, 张德罡, 肖红, 潘涛涛, 鱼小军. 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*, 2019, 39(1): 333-344.
- [47] Mikola J, Setälä H, Virkajärvi P, Saarijärvi K, Ilmarinen K, Voigt W, Vestberg M. Defoliation and patchy nutrient return drive grazing effects on plant and soil properties in a dairy cow pasture. *Ecological Monographs*, 2009, 79(2): 221-244.
- [48] Ganjurjav H, Gao Q, Schwartz M W, Zhu W, Liang Y, Li Y, Wan Y, Cao X, Williamson M A, Jiangcun W, Guo H, Lin E. Complex responses of spring vegetation growth to climate in a moisture-limited alpine meadow. *Scientific Reports*, 2016, 6: 23356.
- [49] Li W, Liu Y, Wang J, Shi S, Cao W. Six years of grazing exclusion is the optimum duration in the alpine meadow-steppe of the north-eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 2018, 8: 17269.
- [50] 任青吉, 李宏林, 卜海燕. 玛曲高寒沼泽化草甸 51 种植物光合生理和叶片形态特征的比较. *植物生态学报*, 2015, 39(6): 593-603.
- [51] Harris R B. Rangeland degradation on the Qinghai-Tibetan Plateau: a review of the evidence of its magnitude and causes. *Journal of Arid Environments*, 2010, 74(1): 1-12.
- [52] Bi X, Li B, Fu Q, Fan Y, Ma L X, Yang Z H, Nan B, Dai X H, Zhang X S. Effects of grazing exclusion on the grassland ecosystems of mountain meadows and temperate typical steppe in a mountain-basin system in Central Asia's arid regions, China. *Science of the Total Environment*, 2018, 630: 254-263.
- [53] Wu J, Feng Y, Zhang X, Wurst S, Tietjen B, Tarolli P, Song C. Grazing exclusion by fencing non-linearly restored the degraded alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 2017, 7: 15202.
- [54] Zhang T, Xu M J, Zhang Y J, Zhao T H, An T T, Li Y G, Sun Y, Chen N, Zhao T T, Zhu J T, Yu G R. Grazing-induced increases in soil moisture maintain higher productivity during droughts in alpine meadows on the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2019, 269/270: 249-256.
- [55] Wang Y, Heberling G, Görzen E, Miehe G, Seeber E, Wesche K. Combined effects of livestock grazing and abiotic environment on vegetation and soils of grasslands across Tibet. *Applied Vegetation Science*, 2017, 20(3): 327-339.
- [56] Zhang Y, Ganjurjav H, Dong S K, Gao Q Z. Excessive plant compensatory growth: a potential endogenous driver of meadow degradation on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecosystem Health and Sustainability*, 2020, 6(1): 1816500.