

放牧对草地群落与土壤特征的影响

刘 玉¹, 常小峰¹, 田福平², 刘振恒³, 党志强¹, 武高林^{1*}

(1 中国科学院 水利部水土保持研究所, 西北农林科技大学, 黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 陕西杨陵 712100; 2 中国农业科学院 兰州畜牧与兽药研究所, 农业部兰州黄土高原生态环境重点野外科学观测试验站, 兰州 730050; 3 甘肃省玛曲县草原工作站, 甘肃玛曲 747300)

摘 要: 针对放牧干扰对草地生态系统的影响, 采用回归分析和典型对应分析(CCA)方法, 研究放牧对草地植物群落物种多样性与生产力、土壤碳氮含量与生物量关系的影响。结果表明: (1) 与休牧草地相比, 放牧草地的地上生物量降低 31.63%, 凋落物生物量降低 134.29%; 放牧草地的禾草类生物量提高 19.77%, 而杂草类生物量和豆科类生物量分别降低 31.09% 和 23.42%。(2) 当物种多样性指数小于 1.3 时, 休牧草地的生产力明显高于放牧草地; 当物种多样性指数大于 1.3 时, 放牧草地的生产力高于休牧草地。(3) CCA 分析显示, 家畜主要通过影响群落地上生物量、凋落物质量和土壤容重进而影响土壤的碳氮含量。(4) 当群落地上生物量小于 $100 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 时, 休牧草地的土壤有机碳和全氮含量高于放牧草地, 当群落地上生物量大于 $100 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 时, 放牧草地则略高于休牧草地。(5) 当群落地下生物量小于 $1200 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 时, 放牧草地土壤有机碳、全氮含量高于休牧草地; 当地下生物量大于 $1200 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 时, 放牧草地则略低于休牧草地。

关键词: 物种多样性; 土壤特征; 放牧生态系统; 草地生产力; 多样性与生产力

中图分类号: Q948.112⁺9

文献标志码: A

Effects of Grazing on Community and Soil Characteristics in the Semi-arid Grassland

LIU Yu¹, CHANG Xiaofeng¹, TIAN Fuping², LIU Zhenheng³,
DANG Zhiqiang¹, WU Gaolin^{1*}

(1 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi 712100, China; 2 Lanzhou Institute of Husbandry and Pharmaceutical Sciences of CAAS, Lanzhou Scientific Observation and Experiment Field Station of Ministry of Agriculture for Ecological System in Loess Plateau Areas, Lanzhou 730050, China; 3 Maqu Grassland Working Station of Gannan State, Maqu, Gansu 747300, China)

Abstract: To explore how grazing affects grassland ecosystem, we studied the relationship of grassland community and soil characteristics in both grazing and rest-grazing grasslands. The object of this study was to determine the changes of the relationships between species diversity and productivity, soil characteristics (soil organic carbon, nitrogen contents) and biomass in the grazing grassland. The results showed that: (1) the above biomass and litter biomass were decreased significantly by livestock ingestion. From the perspective of functional groups, the biomass of grasses in grazing grassland was 19.77% more than in rest-

收稿日期: 2016-10-29; 修改稿收到日期: 2016-12-20

基金项目: 中国科学院“西部之光”项目(XAB2015A04); 中国科学院青年创新促进会项目(2011288); 陕西省科技计划(2014KJXX-15)

作者简介: 刘 玉(1988—), 男, 博士研究生, 主要从事草地植被恢复与水土保持方面的研究。E-mail: kingliuyu@126.com

* 通信作者: 武高林, 博士, 副研究员, 硕士生导师, 主要从事草地生态与水土保持方面的研究。E-mail: gaolinwu@gmail.com

grazing grassland. However, the biomass of forbs and legumes in grazing grassland were 31.09% and 23.42% less than in rest-grazing grassland. The ingested strategies of livestock were changed in the communities with different species diversity. Community productivity was decreased significantly by ingesting enormous grasses, which is the dominant species in community, in the communities with lower species diversity. (2) When diversity was less than 1.3, the productivity of rest-grazing grassland is higher than that of grazing grassland, but when diversity was more than 1.3, community productivity showed a contrary trend. (3) Results from Canonical Correlation Analysis (CCA) showed that livestock influenced soil carbon and nitrogen contents through changing above-ground biomass, litter biomass and soil bulk density. (4) Above-biomass was significantly influenced by livestock in the lower above-ground biomass community ($<100 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$), so the soil organic carbon and total nitrogen contents responding to the same above-ground biomass were higher in rest-grazing grassland than that in grazing grassland. However, there was a contrary trend in the high above-biomass grassland ($>100 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$). (5) When below-ground biomass was less than $1\,200 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, soil organic carbon and total nitrogen contents were higher in grazing grassland than that in rest-grazing grassland, but when below-ground biomass was more than $1\,200 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$, soil organic carbon and total nitrogen contents showed a contrary trend. We suggested that the scientific and reasonable grazing and management strategies should be conducted to coordinate livestock and plant community. Both economic benefits and ecological benefits should be considered, when achieving sustainable development in grassland grazing ecosystem.

Key words: species diversity; soil properties; grazing; grassland productivity; diversity-productivity

放牧是陆地生态系统最重要的利用与管理方式之一,直接关系到全球自然生态系统和人类社会的健康发展^[1-2]。在草地生态系统中,放牧家畜与植物之间的相互作用很大程度上决定草地植物群落的结构组成、物种多样性、群落生产力及整个系统的稳定性^[3]。家畜通过直接或间接作用影响植物种群分布和动态,而草地植物群落特征的变化反过来又会影响家畜的采食特性、种群分布大小及动态。一方面,草地植物为家畜提供大量物质和能源基础;另一方面,放牧家畜在很大程度上决定植物群落的动态及演替过程^[2,4]。作为主要的生物干扰因素,放牧家畜主要通过对植株的采食、践踏等途径影响草地群落与土壤结构,同时通过排泄物归还等方式影响草地中营养物质的循环和养分的利用效率^[1,5]。因此,维持草地生态系统功能和结构的可持续性,就需要保持草地放牧生态系统中动物与植物两者间的协调发展。

草地群落物种多样性是评价草地生态系统的主要指标,物种多样性在草地生态系统应对各种干扰过程中发挥重要作用^[6]。放牧家畜是影响草地植物组成和多样性的决定因素,影响植物群落结构和生态系统功能^[7]。大多数的研究均通过多样性、丰富度、均匀度等指数共同说明群落物种多样性的变化^[8]。放牧家畜在时间上和空间上对植物资源的不同利用模式,导致了植物群落的异质性^[9]。一般认为家畜能够通过消耗群落中的优势种而间接影响群

落中物种间竞争,进而提高群落物种多样性^[10]。然而,还有一些研究认为,家畜的采食也会削弱植物多样性,甚至产生负面效应^[11-12]。但是,无论哪种结论中,物种多样性均缓冲了动植物界面的强烈相互影响过程,进而调节草地生态系统对放牧干扰的响应^[13]。通常认为当群落生产力维持在中等水平时,植物群落的物种多样性达到最大,这一模式又恰好符合重度竞争和中度干扰理论^[12]。基于这种模式,放牧家畜能够通过改变群落生产力来影响群落的物种多样性。在草地生态系统中,有关放牧如何影响植物多样性的讨论并没有统一的观点和结论,然而这一争论可能被更好地通过探讨多样性与生产力的关系来实现^[14]。由于不同的植物群落所处生境有着很大差异,因此,植物群落物种多样性与生产力间的相互关系也呈现多样化,如单峰曲线、正相关、负相关等^[15]。放牧干扰对草地植物群落物种多样性与生产力关系的影响是复杂的,阐释三者间的相互关系及其作用机制不仅有利于理解放牧生态系统的运行规律,还有利于制定合理的草地管理策略^[16]。

植被-土壤相关依赖、相互依存,放牧导致植物群落的变化必然会引起土壤环境的变化^[17]。一般认为,植被和土壤间的相互关系是影响植物群落多样性和生态系统功能发挥的主要影响因子^[18-19]。而放牧家畜则通过践踏直接作用于土壤,践踏主要表现为改变的物理结构,如紧实度、渗透率等,而且家畜的排泄物对土壤化学特征也产生直接影响^[1-2]。

放牧调节植物群落组成改变植物群落的冠层结构,改变群落中凋落物的组成,使土壤碳氮的输入改变^[20]。放牧使输入到土壤中的排泄物增加诱导植物产生化学防御物质,引起植物根系分泌物的变化进而影响到土壤的养分含量^[21]。可见,研究放牧对植物群落与土壤特征的影响具有重要意义。众多关于放牧的研究主要集中在放牧强度、放牧制度、放牧时间对草地群落或土壤特征的影响,忽视了放牧本身的影响以及地上植物群落与土壤特征的相互关系的变化。本研究从植物群落与土壤特征的关系入手,研究放牧对草地植被和土壤特性关系的影响,探讨在放牧与休牧条件下植物群落物种多样性与生产力、土壤碳氮含量与生物量关系的变化规律,拟为区域草地放牧生态系统的可持续发展和草地的科学管理提供指导。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于甘肃中部的黄土丘陵沟壑区(图1),地理位置 103°49'~104°34'E,35°34'~36°26'N,海拔分布为 1 452~2 523 m。由于受季风影响,该区雨季、旱季气候差异明显,雨热同期属于半干旱地区。该区年降雨量为 185~350 mm,年间 50%~80%的降雨集中在 7~9 月的雨季,而 10 月至翌年 6 月降雨分配较少为明显的旱季。年均温为 7~10℃间,最低气温约-11.04℃出现在 1 月,最高气温约 26.02℃出现在 7 月。天然草地面积占到该区的 77.2%,但受自然因素和人为干扰已有不同程度的破坏。区内植被类型以温性草原为主,主要物种为有长芒草(*Stipa bungeana*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、大针茅(*Stipa grandis*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)等。土壤主要以棕钙土、栗钙土为主。

1.2 研究方法

经过预期调查,在研究区内同一草地类型中选择已经休牧 5 年的围封草地与连续轻度放牧 5 年的草地(草地利用率约为 30%)为试验样地,设置休牧和放牧两个处理进行研究。休牧草地选取 13 个样点,放牧草地选取 7 个样点进行群落调查。在每个样点随机设置 1 个 60 m×80 m 样地,在样地的对角线上随机布设 5 个 1 m×1 m 的样方。2011 年 8 月在草地群落地上生物量高峰期进行群落调查。调查各样方内的植物种类,植株多度等,将样方内植物分种齐地面剪下,并收集样方内的凋落物,所有样品分装信封然后带回实验室,65℃下烘至恒重称量干重。

地下生物量采样用直径 9 cm 的根钻在做完植被调查的样方内采集 0~100 cm 土层的地下生物量,分 5 层每层 20 cm 进行取样。每个样方沿对角线随机取 5 钻,混合后过筛,根系再用清水反复漂洗后装入信封,在 65℃下烘至恒重后称量干重。土壤样品用直径为 3.8 cm 的土钻在取完地下生物量的样方内随机取 5 钻,取 0~100 cm 深,分 5 层,每层 20 cm,同层样品进行混合。

土壤含水量采用烘干法测定;土壤容重采用环刀法;土壤 pH 采用电位法;土壤有机碳含量采用重铬酸钾法测定;土壤全氮采用凯氏定氮法测定^[22]。

1.3 数值计算

α多样性表示群落中所含物种的多少,即物种丰富度,及群落中各个种的相对密度,即物种均匀度。多样性计算公式如下^[23]:

Rick 丰富度指数: $R = S$

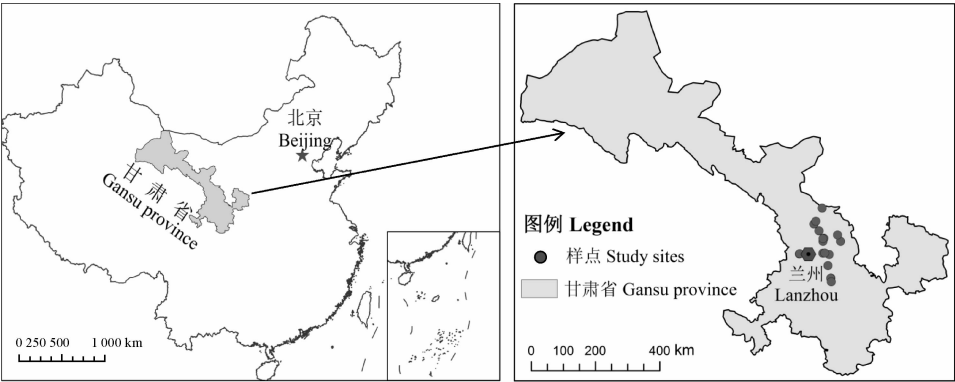


图 1 试验中研究的样点分布图

Fig. 1 The location of field survey sites in the study

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

Pielou 均匀度指数: $E = H / \ln S$

式中, S 为每个采样点所有样方中的物种总数目, P_i 为样方中第 i 种个体数占样方总个体数的比例。

1.4 数据分析

依据调查结果,在放牧样地内选择 17 种主要植物的多度和 10 个群落及土壤变量进行植被-土壤的典范对应分析(CCA)。以相关性最高的第一、第二轴做样地-土壤因子二维排序图,反映放牧草地物种多度分布沿土壤因子梯度的变化情况。采用 R 软件(3.3.2 版本)的“vegan”包进行植被-土壤的 CCA 分析,采用 Microsoft Excel 2013 对数据进行基本统计分析及多样性计算,数据方差分析及回归分析采用 SPSS 18.0 完成。在进行回归分析时对数据进行对数转换以确保数据的方差齐性及正态性。

2 结果与分析

2.1 放牧和休牧草地群落特征

根据研究区 20 个样地的研究结果可以看出,放牧草地中由于家畜的干扰使草地群落的地上生物量显著小于休牧草地($P < 0.05$),放牧草地地上生物量是休牧草地的 69.37%(表 1)。放牧家畜对草地植物的采食改变植物各器官间固有的物质与能量分配模式,地上生物量减少进一步导致群落中凋落物的显著降低($P < 0.01$),试验中休牧草地凋落物生物量比放牧草地的高出 134.29%。放牧家畜的干扰下草地群落植物的生长发育受到影响,光合产物

的减少影响地下生物量的生长,试验结果为放牧草地地下生物量相比休牧草地下下降 10.85%。

家畜的选择性采食改变群落中不同物种的竞争能力与群落的微环境,引起群落功能群的变化。放牧草地的禾草生物量比休牧草地上升 19.77%,而杂类草生物量和豆科生物量则分别降低 31.09%和 23.42%(图 2)。放牧过程中群落组成等一系列的变化引起群落中物种的侵入或者迁出进而导致群落物种多样性的变化。该研究结果可以看出,放牧草地的 Shannon-Wiener 指数在放牧草地和休牧草地中并无明显变化(均为 1.07),放牧草地群落的均匀度指数为 0.56 略高于休牧草地群落的 0.53,但放牧草地的丰富度指数为 5.40 显著小于休牧草地的 6.77($P < 0.01$)。

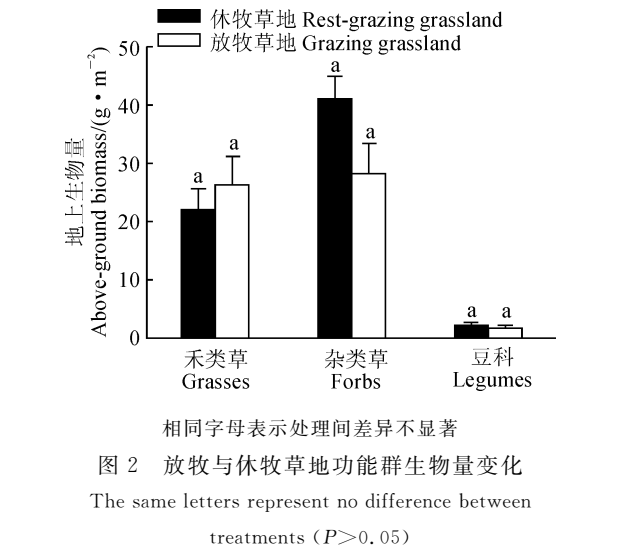


Fig. 2 Changes of functional group biomass between grazing and rest-grazing grasslands

表 1 放牧和休牧草地群落土壤特征比较

指标 Index	休牧草地 Rest-grazing grassland	放牧草地 Grazing grassland	t	P
地上生物量 Above-ground biomass/(g · m ⁻²)	238.85 ± 20.70	165.7 ± 22.85	2.19	0.031
凋落物 Litter biomass/(g · m ⁻²)	23.54 ± 3.37	10.05 ± 2.00	2.79	0.001
地下生物量 Below-ground biomass/(g · m ⁻²)	1056.08 ± 77.42	941.54 ± 99.04	0.91	0.367
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	1.07 ± 0.06	1.07 ± 0.07	0.01	0.990
均匀度指数 Evenness	0.53 ± 0.02	0.56 ± 0.03	-0.62	0.536
物种丰富度 Species richness	6.77 ± 0.39	5.40 ± 0.31	2.73	0.008
土壤含水量 Soil water content/%	7.36 ± 0.29	8.57 ± 0.47	0.91	0.032
土壤容重 Bulk density/(g · cm ⁻³)	1.22 ± 0.02	1.27 ± 0.02	-1.90	0.060
土壤 pH Soil pH	8.33 ± 0.05	8.56 ± 0.04	-3.77	0.001
土壤碳含量 Soil carbon content/%	0.89 ± 0.08	0.66 ± 0.03	2.66	0.009
土壤氮含量 Soil total nitrogen content/%	0.09 ± 0.01	0.07 ± 0.01	2.64	0.010

2.2 放牧对草地群落生产力与多样性关系的影响

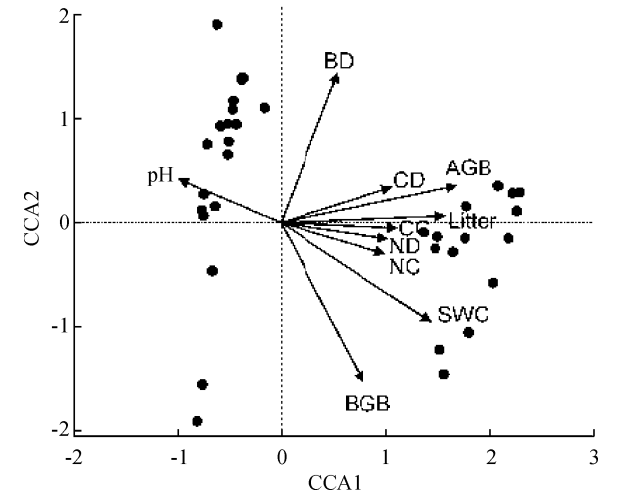
从 CCA 排序结果看,第一、二排序轴的特征值分别为 0.817 5 和 0.563 2,其解释率分别为 27.25%和 18.77%(表 2)。地上生物量,凋落物质量及土壤碳氮含量与第一排序轴显著正相关,土壤容重与第二排序轴显著正相关(图 3)。可见在放牧草地中,放牧家畜主要通过改变群落的地上生物量和凋落物质量及土壤容重影响草地土壤碳氮含量。

放牧与休牧草地群落多样性与生产力的关系表现出明显差异。回归分析结果表明,放牧、休牧草地群落生产力与 Shannon-Wiener 指数呈正相关关系,而且放牧草地的直线斜率为 855.80 明显高于休牧草地的 365.35(图 4,A)。在低多样性草地中(多样性指数<1.3),休牧草地群落生产力明显高于放牧草地,在较高多样性草地中(多样性指数>1.3),放牧草地群落生产力略高于休牧草地。放牧、休牧草地群落生产力与物种丰富度均呈显著正相关($P<0.01$),休牧草地的直线斜率为 114.64 明显大于放牧草地的 82.85(图 4,B)。

2.3 放牧对草地群落生产力与土壤特征关系的影响

放牧生态系统中,放牧对土壤的作用较为复杂,放牧中各个因素都有可能对土壤效应产生直接或间接的影响。该试验中放牧草地土壤含水量为8.57%显著高于休牧草地的 7.36%($P<0.05$);家畜的践踏作用使得放牧草地土壤容重(1.27)高于休牧草地 (1.22);放牧草地的土壤 pH 为 8.56 也显著大于休

牧草地的 8.33($P<0.05$)。放牧导致草地群落结构的变化,进而引起土壤碳、氮含量的变化,放牧草地的土壤碳、氮含量分别为 0.66%和 0.07%均显著小于休牧草地的 0.89%和 0.09%($P<0.05$;表 1)。



BGB, 地下生物量;SWC, 土壤含水量;NC, 土壤氮含量;ND, 土壤氮储量;CC, 土壤有机碳含量;CD, 土壤有机碳储量;Litter, 凋落物质量;AGB, 地上生物量;BD, 土壤容重;pH, 土壤 pH

图 3 放牧草地群落样方与环境因子的 CCA 排序图

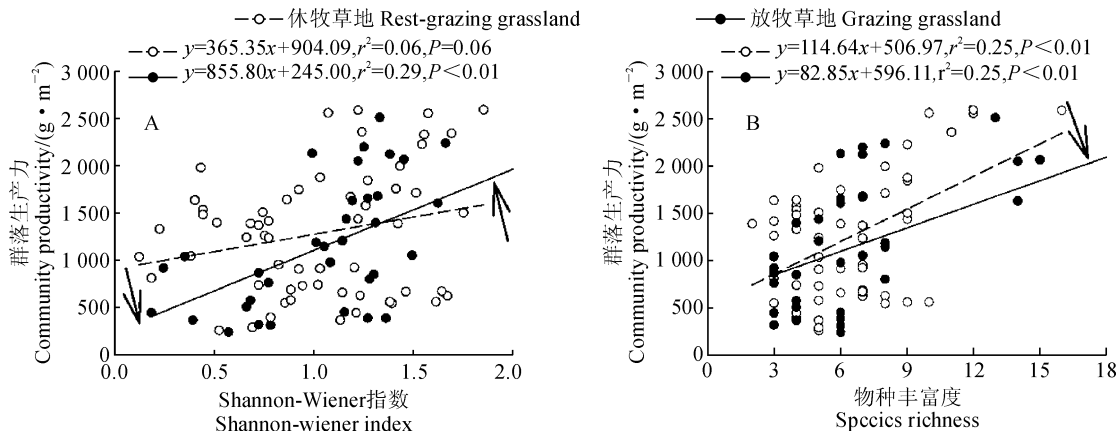
BGB, Below-ground biomass; SWC, Soil water content; NC, Soil nitrogen content; ND, Soil nitrogen stock; CC, Soil organic carbon content; CD, Soil organic carbon stock; Litter, Litter biomass; AGB, Above-ground biomass; BD, Soil bulk density; pH, Soil pH

Fig. 3 CCA ordination plot between quadrats and soil factors in grazing grassland

表 2 放牧草地植物群落 CCA 排序轴与环境因子的相关系数

Table 2 The correlation coefficient between the first three axis of CCA ordination and environmental factors for grazing grassland

项目 Item	第一轴 Axis 1	第二轴 Axis 2	R ²	P
地上生物量 Above-ground biomass/(g·m ⁻²)	0.9825	0.1863	0.6052	0.001
凋落物 Litter biomass/(g·m ⁻²)	0.9999	0.0056	-0.4977	0.005
地下生物量 Below-ground biomass/(g·m ⁻²)	0.4523	-0.8919	0.5828	0.001
土壤含水量 Soil water co ntent/%	0.8682	-0.4962	0.5662	0.001
土壤容重 Bulk density/(g·cm ⁻³)	0.4356	0.9001	0.4097	0.012
土壤 pH soil pH	-0.9132	0.4075	0.2436	0.070
土壤碳含量 Soil carbon content/%	0.9943	-0.1058	0.2636	0.024
土壤氮含量 Soil total nitrogen content/%	0.9397	-0.3419	0.2336	0.043
土壤碳储量 Soil carbon stock/(kg·m ⁻²)	0.9420	0.2389	0.2714	0.036
土壤氮储量 Soil nitrogen stock/(kg·m ⁻²)	0.9761	-0.2173	0.2403	0.053
排序轴累积贡献率 Cumulative percentage	0.2725	0.4602		



箭头方向表示休牧草地到放牧草地的斜率变化;下同
图4 放牧对草地群落生产力与多样性关系的影响

Arrows represent the trend of slope from rest-grazing grassland to grazing grassland; The same as below
Fig. 4 Effects of grazing on the relationship of grassland community productivity-diversity

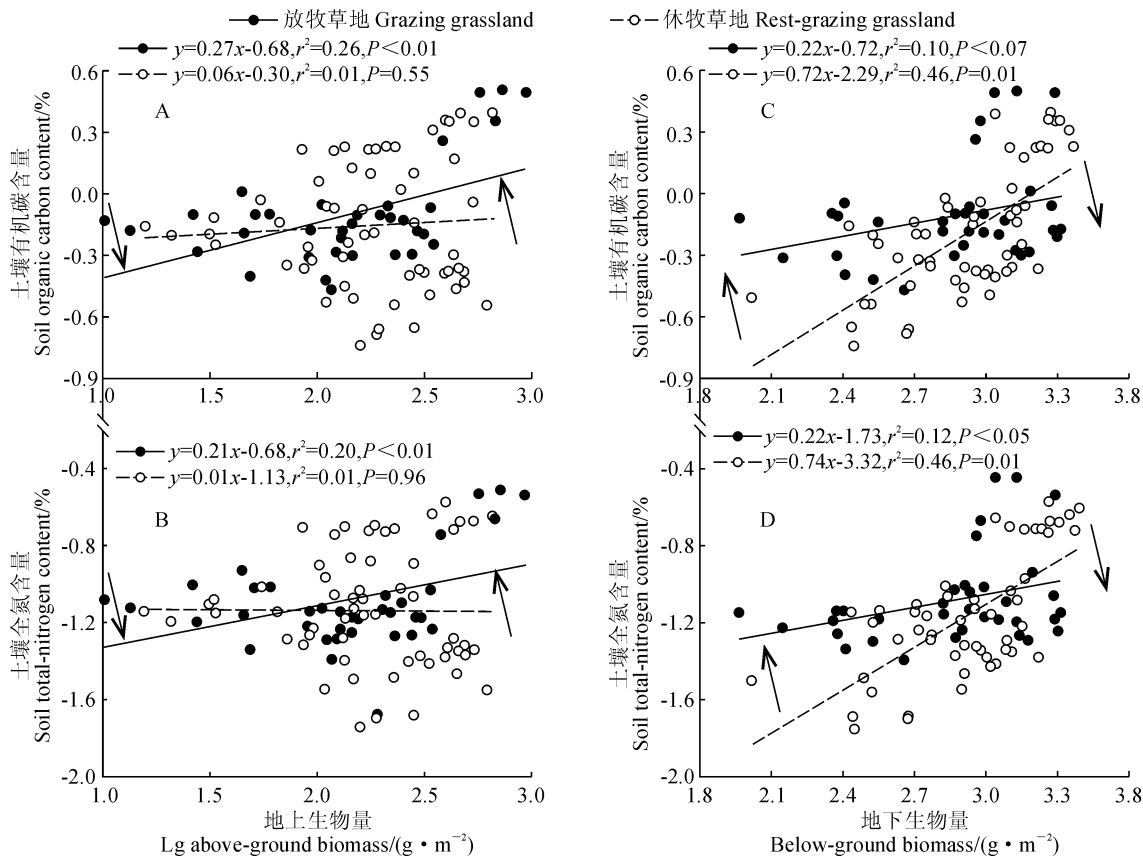


图5 放牧对生物量与土壤碳、氮含量关系的影响

Fig. 5 Effects of grazing on the relationship between biomass and soil organic carbon, total nitrogen in grassland

回归分析的结果表明,土壤有机碳、全氮含量均与地上生物量和地下生物量的呈正相关(图5)。休牧草地群落中地上生物量与土壤有机碳含量、土壤全氮含量的回归直线斜率分别为0.06, -0.01明显小于放牧草地的0.27和0.21(图5, A、B);而休牧草地群落的地下生物量与土壤有机碳含量、土壤全

氮含量的回归直线斜率为0.72, 0.74明显高于放牧草地的0.22(图5, C、D)。在较低的地上生物量草地群落中(约 $<100\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$),同一水平下休牧草地土壤有机碳和全氮含量高于放牧草地;在地上生物量较高时(约 $>100\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$),同一水平下放牧草地土壤有机碳和全氮含量略高于休牧草地。在较低地

下生物量群落中(约 $<1\,200\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$),同一水平下放牧草地土壤有机碳、全氮含量高于休牧草地;在地下生物量较高时(约 $>1\,200\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$),同一水平下放牧草地土壤有机碳、全氮含量略低于休牧草地。

3 讨 论

3.1 放牧对群落生产力与物种多样性的影响

放牧家畜的采食不仅消耗草地群落净初级生产力,而且可能有利于植物个体、种群和群落的进化^[14]。众多研究表明,放牧能够使植物群落产生补偿生长或者超补偿生长^[24-25]。本试验中,放牧显著降低草地地上、地下生物量。这一研究结果与李洋等在青海湖流域高寒草甸的研究结果一致^[26]。从功能群角度,放牧增加了禾草生物量而降低了杂草类和豆科类植物生物量。一方面,家畜通过对植物的采食加速和调节植物的营养循环进一步刺激植株生长,造成部分植物的超补偿现象^[24]。另一方面,家畜喜食的一些适口性好及营养含量高的植物常常是植物群落中的非优势的豆科和可食杂类草,导致杂类草和豆科植物的生物量相对下降^[14]。

放牧家畜通过采食行为直接消耗植物群落地上生物量,间接影响到植物的种间关系和土壤环境,进一步影响植物物种多样性与生产力的关系^[17]。有研究表明,在半干旱区具有较长放牧历史的草地,随放牧强度的提高,由于植物补偿生长,植物多样性会展现出缓慢下降趋势;而在大多数具有较短放牧历史且过度放牧的干旱区,物种多样性会迅速下降^[27]。试验中,绵羊作为体型较小的放牧家畜其对植物的采食偏向于适口性较好、营养含量较高的植物^[28]。因此,放牧过程中,家畜更多的采食植物高营养含量的部分,以及大量新生的幼株也被采食,而这样的采食模式对群落物种多样性产生显著影响,降低群落中物种丰富度。

高物种多样性群落中,家畜的这种采食模式对群落生产力的作用并不明显,这主要是由于放牧家畜对喜食植物物种具有极高的选择性和高物种多样性群落中多样化的食物资源间的互补效应。一些非优势种的但营养含量较高的植物,如一些豆科牧草家畜比较喜食,而生物量较大的优势种并没有被大量采食。部分优势种在受到一定刺激后发生补偿性生长甚至超补偿生长。因此,较高的物种多样性的群落对家畜的采食起到了更好的缓冲作用,群落中物种多样性指数大于1.3时,放牧草地群落生产力甚至还略高于休牧草地。然而,在低物种多样性群

落中(<1.3),植物种类的限制不能满足这种采食模式的需求,放牧家畜不得不大量采食一些群落中的优势禾草类植物。此种采食模式明显降低了群落的生产力。同时,禾本科的减少同时也降低了土壤的养分含量,进而影响到群落生产力^[29]。这两种采食模式也很好地解释了本试验中功能群生物量变化的结果。无论哪种采食模式,均对一些家畜喜欢采食的非优势物种产生明显影响,尤其是在低群落多样性群落中更容易造成群落物种丰富度的降低。可见,高物种多样性的草地群落对放牧干扰的抵抗能力更强,能够更好地维持草地群落物种多样性。

3.2 放牧对地上、地下生物量与土壤碳氮关系的影响

放牧生态系统的能量流动和营养循环过程均与植物群落组成的改变密切相关^[30]。在放牧草地中,草地植物群落组成的改变会间接影响土壤特征,土壤特征的变化又会反馈到植物演替中,并影响动植物间的相互关系,形成动物-植物-土壤的连续系统^[31]。

放牧家畜主要是通过对地上生物量,凋落物质量和土壤容重的影响而影响土壤的碳氮含量。休牧草地群落中地上生物量、地下生物量与土壤有机碳含量、土壤全氮含量的回归直线斜率明显小于放牧草地。在较低的地上生物量草地群落中(约 $<100\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$),同一水平下休牧草地土壤有机碳和全氮含量高于放牧草地。在低地上生物量群落中,植被群落很容易受到放牧家畜的影响,家畜采食部分在群落地上生物量中占据主要地位,对凋落物及植物盖度等都有很大影响。植物地上部分的大量减少,使得草地的枯落物质量降低,进而影响到土壤中碳的输入量。而且这种情况下,家畜的践踏作用促进土壤的侵蚀作用,引起土壤表层结皮的破碎及植被盖度的降低,导致表层疏松的土壤易遭受水蚀和风蚀侵害,进一步造成土壤中养分的流失^[32]。放牧由于影响地上部分物质生产和叶面积指数进而影响到植物地下生物量的积累^[33]。地下生物量本身在生长过程中对土壤碳氮产生影响,而且根系分泌物及其影响的根际微生物均对土壤碳氮产生影响^[34]。在低地下生物量群落中,地下根系一般分布较浅,土壤中碳氮的含量受家畜排泄物和凋落物分解的影响较大。因此,出现放牧草地高于休牧草地。

地上生物量较高时(约 $>100\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$),同一水平下放牧草地土壤有机碳和全氮含量略高于休牧草地。试验中平均的牧草利用率大约为30%,但在较

高地上生物量群落中,牧草的实际利用率小于 30%,因此,家畜采食对地上植被群落的影响相对较小。放牧过程中家畜排泄物可为土壤提供有机质和氮素,同时践踏作用使植物凋落物更容易进入土壤,促进凋落物的分解和转化。适当的采食作用也刺激了植物的补偿性生长及群落中的养分循环,改变了生物量与土壤养分的关系。在高地下生物量草地中,大量死亡的植物根系分解及转化土壤碳氮,而且根系分泌物为土壤微生物大量提供了营养和能源物质,进而加快土壤养分的分解及其它矿质元素的活化^[35]。

4 结 论

放牧家畜的影响显著降低植物群落的地上生物量,同时导致群落中凋落物数量的显著降低。放牧家畜在不同物种多样性群落中,选择性采食的模式的变化,导致其对植物群落的不同影响。物种多样

性较高时(>1.3),群落对家畜干扰有更好的缓冲作用,放牧草地生产力略高于休牧草地;物种多样性较低时(<1.3),放牧家畜大量采食群落中优势禾草类植物明显降低了群落生产力。放牧家畜引起植被变化的同时也时刻改变着土壤特征。家畜主要通过影响群落地上生物量、凋落物质量和土壤容重来影响土壤的碳氮含量。群落中地上生物量较低时(<100 g·m⁻²),休牧草地土壤有机碳和全氮含量高于放牧草地;地上生物量较高时(>100 g·m⁻²),放牧草地土壤有机碳和全氮含量略高于休牧草地。群落中地下生物量较小时(<1 200 g·m⁻²),放牧草地土壤有机碳、全氮含量高于休牧草地;地下生物量较大(>1 200 g·m⁻²)时,放牧草地土壤有机碳、全氮含量略低于休牧草地。针对放牧家畜和植物群落的协调关系,科学制定合理的放牧管理策略,兼顾放牧生态系统的经济效益和生态效益的同时,实现草地放牧生态系统的长期可持续发展。

参考文献:

[1] 侯扶江,常生华,于应文,等.放牧家畜的践踏作用研究评述[J].生态学报,2004,**24**(4): 784-789.
HOU F J, CHANG S H, YU Y W, *et al.* A review on trampling by grazed livestock[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, **24** (4): 784-789.

[2] 侯扶江,杨中艺.放牧对草地的作用[J].生态学报,2006,**26** (1): 244-264.
HOU F J, YANG Z Y. Effects of grazing of livestock on grassland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26** (1): 244-264.

[3] 王德利,王 岭.草食动物与草地植物多样性互作关系研究进展[J].草地学报,2011,**19**(4): 699-704.
WANG D L, WANG L. Interactions between herbivores and plant diversity (Review)[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2011, **19** (4): 699-704.

[4] GIBSON D J. The relationship of sheep grazing and soil heterogeneity to plant spatial patterns in dune grassland[J]. *Journal of Ecology*, 1988, **76**(1): 233-252.

[5] 何贵永,孙浩智,史小明,等.青藏高原高寒湿地不同季节土壤理化性质对放牧模式的响应[J].草业学报,2015,**24**(4): 12-20.
HE G Y, SUN H Z, SHI X M, *et al.* Soil properties of Tibetan Plateau alpine wetland affected by grazing and season[J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2015, **24**(4): 12-20.

[6] 白可喻,戎郁萍,杨云卉,等.北方农牧交错带草地生物多样性与草地生产力和土壤状况的关系[J].生态学杂志,2013,**32** (1): 22-26.
BAI K Y, RONG Y P, YANG Y H, *et al.* Relationships between grassland biodiversity and primary productivity and soil condition in farming-pastoral regions of northern China[J]. *Chinese Journal of Ecology* 2013, **32**(1): 22-26.

[7] MCNAUGHTON S J, OESTERHELD M, FRANK D A, *et al.* Ecosystem-level patterns of primary productivity and herbivory in terrestrial habitats[J]. *Nature*, 1989, **341**(6 238): 142-144.

[8] KINDT R, van DAMME P, SIMONS A J. Tree diversity in western Kenya: using profiles to characterize richness and evenness[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2006, **15**: 1 253-1 270.

[9] HIROBE M, KONDO J, ENKHBAATAR A, *et al.* Effects of livestock grazing on the spatial heterogeneity of net soil nitrogen mineralization in three types of Mongolian grasslands[J]. *Journal of Soils and Sediments*, 2013, **13**(7): 1 123-1 132.

[10] MANIER D J, HOBBS N T. Large herbivores in sagebrush steppe ecosystems: livestock and wild ungulates influence structure and function[J]. *Oecologia*, 2007, **152**(152): 739-750.

[11] GUO Z G, LONG R J, NIU F J, *et al.* Effect of highway construction on plant diversity of grassland communities in the permafrost regions of the Qinghai-Tibet plateau[J]. *The Rangeland Journal*. 2007, **29**(2): 161-167.

[12] 苗福泓,薛 冉,郭正刚,等.青藏高原东北边缘高寒草甸植物种群生态位特征对牦牛放牧的响应[J].草业学报,2016,**25** (1): 88-97.
MIAO F H, XUE R, GUO Z G, *et al.* Influence of yak grazing on plant niche characteristics in alpine meadow communi-

ties at the northeastern edge of the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2016,**25**(1): 88-97.

[13] THEBAULT E, LOREAU M. Trophic interactions and the relationship between species diversity and ecosystem stability [J]. *American Naturalist*, 2005,**166**(4): E95-E114.

[14] 刘 军.放牧对松嫩草地植物多样性生产力的作用及机制 [D].长春:东北师范大学, 2015.

[15] 杨 阳,刘秉儒.宁夏荒漠草原不同群落生物多样性与生物量关系及影响因子分析[J]. 草业学报, 2015,**24**(10): 48-57. YANG Y, LIU B R. Impact factors and relationships between biodiversity and biomass of different communities in the desert steppe of Ningxia, China[J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2015,**24**(10): 48-57.

[16] MACKEY R L, CURRIE D J. The diversity-disturbance relationship: is it generally strong and peaked[J]. *Ecology*, 2001,**82**(12): 3 479-3 492.

[17] NEILSON R, ROBINSON D, MARRIOTT C A, *et al.* Above-ground grazing affects floristic composition and modifies soil trophic interactions[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2002,**34**(10):1 507-1 512.

[18] BEVER J D. Soil community feedback and the coexistence of competitors: conceptual frameworks and empirical tests[J]. *New Phytologist*, 2003,**157**(3): 465-473.

[19] REYNOLDS H L, PACKER A, BEVER J D, *et al.* Grass-roots ecology: Plant-microbe-soil interactions as drivers of plant community structure and dynamics[J]. *Ecology*, 2003, **84**(9): 2 281-2 291.

[20] WILSEY B J, PARENT G, ROULET N T, *et al.* Tropical pasture carbon cycling: relationships between C source/sink strength, above-ground biomass and grazing [J]. *Ecology Letters*, 2002,**5**(3):367-376.

[21] BARDGETT R D, WARDLE D A, YEATES G W. Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 1999,**30**(14):1 867-1 878.

[22] 鲍士旦.土壤农化分析(第3版)[M].北京:中国农业出版社, 2000.

[23] 马克平.生物群落多样性的测度方法[M].北京:中国科学技术出版社,1994: 141-165.

[24] 董全民,赵新全,马玉寿,等.放牧对小嵩草草甸生物量及不同植物类群生长率和补偿效应的影响[J].生态学报, 2012, **32**(9): 2 640-2 650. DONG Q M, ZHAO X Q, MA Y S, *et al.* Influence of grazing on biomass, growth ratio and compensatory effect of different plant groups in *Kobresia parva* meadow[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012,**32**(9): 2 640-2 650.

[25] EJB M, HIK D S. Grazing history versus current grazing: leaf demography and compensatory growth of three alpine plants in response to a native herbivore (*Ochotona collaris*) [J]. *Journal of Ecology*, 2002,**90**(2): 348-359.

[26] 李 洋,严振英,郭 丁,等.围封对青海湖流域高寒草甸植被特征和土壤理化性质的影响[J].草业学报, 2015,**24**(10): 33-39. LI Y, YAN Z Y, GUO D, *et al.* Effects of fencing and grazing on vegetation and soil physical and chemical properties in an alpine meadow in the Qinghai Lake Basin[J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2015,**24**(10): 33-39.

[27] OBA G, VETAAS O R, STENSETH N C. Relationships between biomass and plant species richness in arid-zone grazing lands[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2001,**38**(4): 836-845.

[28] OLOFSSON J, HULME P E, OKSANEN L, *et al.* Importance of large and small mammalian herbivores for the plant community structure in the forest tundra ecotone[J]. *Oikos*, 2004,**106**(2): 324-334.

[29] WU G L, LI W, SHI Z H, *et al.* Aboveground dominant functional group predicts belowground properties in an alpine grassland community of western China[J]. *Journal of Soils Sediments*, 2011,**11**(6): 1 011-1 019.

[30] OLOFSSON J, KITTI H, RAUTIAINEN P, *et al.* Effects of summer grazing by reindeer on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling[J]. *Ecography*, 2001, **24** (1):13-24.

[31] 石红霄,侯向阳,师尚礼,等.高山嵩草草甸初级生产力、多样性与土壤因子的关系[J].草业学报, 2015,**24**(10): 40-47. SHI H X, HOU X Y, SHI S L, *et al.* Relationships between plant diversity, soil property and productivity in an alpine meadow [J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2005, **24** (10): 40-47.

[32] 滕 星.羊草草地放牧绵羊的采食与践踏作用研究[D].长春:东北师范大学, 2010.

[33] PUCHETA E, BONAMICI I, CABIDO M, *et al.* Below-ground biomass and productivity of grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina[J]. *Austral Ecology*, 2004,**29**(2): 201-208.

[34] 王长庭,王启兰,景增春,等.不同放牧梯度下高寒小嵩草草甸植被根系和土壤理化性质特征的变化[J].草业学报, 2008,**17**(5): 9-15. WANG C T, WANG Q L, JING Z C, *et al.* Vegetation roots and soil physical and chemical characteristic changes in *Kobresia pygmaca* meadow under different grazing gradients [J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2008,**17**(5): 9-15.

[35] ROSSIGNOL N, BONIS A, BOUZILLE J B. Grazing-induced vegetation patchiness controls net N mineralization rate in a semi-natural grassland[J]. *Acta Oecologica*, 2011, **37** (3): 290-297.

(编辑:潘新社)