



短花针茅荒漠草原物种多样性及生产力 对长期不同放牧强度的响应

韩梦琪,王忠武,靳宇曦,康 静,李江文,王悦华,王舒新,韩国栋*

(内蒙古农业大学 草原与资源环境学院草地资源教育部重点实验室 呼和浩特 010019)

摘要:以内蒙古四子王旗短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原为研究对象,从植物个体尺度入手,通过2016年野外群落调查试验,对荒漠草原不同放牧处理[载畜率分别为0(CK)、0.91(LG)、1.82(MG)、2.71(HG)羊/(hm²·a⁻¹)]下的物种组成、植物多样性与生产力的关系进行分析,以揭示荒漠草原群落中的物种组成、物种多样性及其功能群多样性对不同载畜率的响应机制。结果表明:(1)对照区的植物种类最多,有13科30种,轻度放牧区只比对照区少野韭(*Allium ramosum*)1种植物,而中度放牧区和重度放牧区的植物种类分别较对照区减少了30%和40%,其中减少的物种大多属于多年生杂类草与多年生根茎禾草两大功能群。(2)多年生丛生禾草在植物群落中占比始终最大(29%~78%),且随着载畜率的增加而增加,而其他功能群均随载畜率增加呈减小的趋势。(3)两种多样性指数中,除了功能群多样性的Margalef丰富度指数,其他多样性指数均在对照区达到最大值,且大小依次为对照>轻度>中度>重度放牧区。(4)物种多样性的3个 α 多样性指数与草地生产力存在显著正相关关系,功能群多样性指数则与生产力无相关关系。研究认为,长期放牧使得荒漠草原群落结构趋于简单化,使多年生丛生禾草形成优势单种;且载畜率的增加使得短花针茅荒漠草原植物的多样性及生产力均显著下降,高水平的多样性会导致高水平的草地生产力,比较2种多样性指数指标,物种多样性指标对荒漠草原生产力的贡献更大。

关键词:载畜率;物种组成;物种多样性;功能多样性;草地生产力

中图分类号:Q948.1

文献标志码:A

Response of Species Diversity and Productivity to Long-term Grazing in the *Stipa breviflora* Desert Steppe

HAN Mengqi, WANG Zhongwu, JING Yuxi, KANG Jing,
LI Jiangwen, WANG Yuehua, WANG Shuxin, HAN Guodong*

(Key Laboratory of Grassland Resources, Ministry of Education, College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China)

Abstract: The study site is located in Siziwang Banner of Inner Mongolia. Taking the *Stipa breviflora* desert steppe grassland as the research object, based on the individual scale of the plant, we analyzed the relationship between plant species diversity, plant diversity and productivity by field experiment of wild plants in 2016. The responses of the gradient [0 (CK), 0.91 (LG), 1.82 (MG), 2.71 (HG) sheep / (hm² · a⁻¹)] were studied. The results showed that: (1) there were 30 species of 13 families and 13 species in the control area, only one species of *Allium ramosum* in the light grazing area. Compared with the control area, the vegetation species in moderate and heavy grazing areas were reduced by 30% and 40%, respectively, among them, most of the reduced species belonged to perennial miscellaneous grasses and perennial rhi-

收稿日期:2017-07-05;修改稿收到日期:2017-10-17

基金项目:国家自然科学基金(31560140,31260124);内蒙古科技重大专项项目;“西部之光”人才培养计划;国家重点研发计划(2016YFC0500500)

作者简介:韩梦琪(1993—),女,硕士研究生,主要从事草地生态研究。E-mail: hanmengqi77@163.com

*通信作者:韩国栋,教授,博士生导师,主要从事草地生态研究。E-mail: nmghanguodong@163.com

zome grasses. (2) The functional group structure had different responses to the stocking rate, and the perennial clover had always dominated the desert steppe and increased with the increase of the stocking rate. The results showed that the other four functional groups showed a decreasing trend with the increase of the stocking rate. (3) In the two diversity indices, the other diversity indices were in addition to the Margalef index of the functional group diversity and the size of the control > light > moderate > heavy grazing area. (4) The results showed that there was a significant positive correlation between the three α diversity index and the grassland productivity ($P < 0.05$), and the functional diversity index had no correlation with the productivity ($P > 0.05$). In summary, the study shows that long-term grazing makes the desert grassland community structure tends to be simplified, so that perennial grassland formation advantages of a single species. In addition, the increase in stocking rate makes the diversity and productivity of *S. breviflora* desert steppe grassland plants significantly decrease, and high levels of diversity lead to high levels of grassland productivity. Comparing the two diversity index indicators, the species diversity index contributes more to the productivity of the desert grassland.

Key words: stocking rate; species composition; species diversity; functional diversity; grassland productivity

生物多样性早在 20 世纪 90 年代就成为了全球三大环境问题之一^[1]。近年来由于全球气候格局的变化以及生境遭受的过度破坏,地球上的物种数急速下降,这无疑为人类社会的持续发展带来严重的威胁^[2],人们为此逐渐增强对多样性的关注度。生产力既是评价生态系统功能结构健康的综合评价指标,同时又是研究生物多样性与生态系统功能关系的有效途径^[3]。因此,对植物多样性与生产力的关系进行深入探讨有利于维持整个生态系统的健康发展。随着人们对多样性与生产力研究的逐渐深入,研究者们发现,在多样性与生产力的关系中,功能多样性因其较强的操作能力与简化群落能力,受到人们的日益重视。国内外学者普遍认为,功能多样性对生产力具有显著影响,其影响程度甚至超过了物种多样性^[4],虽然此类研究很多,但因生态系统的不同以及功能群的划分标准不同,目前研究进展中对物种多样性及功能多样性两者中的哪一个与生产力的关系更为密切,尚未有统一论,仍需进一步研究。

草地生态系统占据陆地总面积的 45%^[5],除此之外,草地生态系统也是受人类影响最大的系统之一,放牧被认为是天然草地系统中的主要干扰驱动因子,其会通过对物种组成、多样性及生产力的格局改变,进而引起生态系统的^[6]变化。因此研究放牧草地生态系统中的多样性与生产力的关系维持机制对于维持草原的持续发展具有重要意义。尽管放牧对草地多样性与生产力的影响研究可以追溯至本世纪初期^[7],但国内外对此仍有争议,在多年的研究中,两者关系主要有以下几种主流说法:正相关、负相关、不相关与单峰型相关关系^[8-11]。造成结论不统一原因可能包括:1)不同的生态系统本身存在多

样性与复杂性,对外界干扰的应对能力不同。2)研究人员对于放牧的载畜率界定不清晰,不同的载畜率梯度影响机制并不相同。3)多样性与生产力的部分受控实验结果不能很好地解释自然条件下的群落状态。

荒漠草原作为天然草原中独特的一种类型,其处在一个对自然和人类活动的干扰较为敏感的地带,与其他草原类型相比,其状态转化的恢复力阈值很小^[12],具有常年干燥的气象特征,植被特征更是种类贫乏且结构简单。作为荒漠草原的典型代表,短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原在草地生态系统中占据着极特殊的位置^[13]。因此本研究以短花针茅荒漠草原为研究对象,在连续 12 年固定载畜率的样地上开展实验,以期回答以下的几个问题:1)荒漠草原群落中的物种组成对 4 种载畜率梯度如何响应?2)物种多样性与功能群多样性对载畜率的响应有何不同?3)从不同尺度,物种多样性与功能群多样性与生产力存在着怎样的关系?进一步阐释物种多样性和功能多样性与草地生产力的关系。揭示出荒漠草原物种组成、多样性与生产力的关系对不同载畜率的响应,从而丰富多样性与生产力关系的理论研究的同时,为科学、合理地利用干旱区荒漠草原提供一定的科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古农牧业科学院综合试验示范中心四子王基地(41°47'17"N, 111°53'46"E, 海拔 1 450 m)。该区属于典型中温带大陆性气候,春季干旱多风,夏季炎热,冬季寒冷而多风。年均降水量

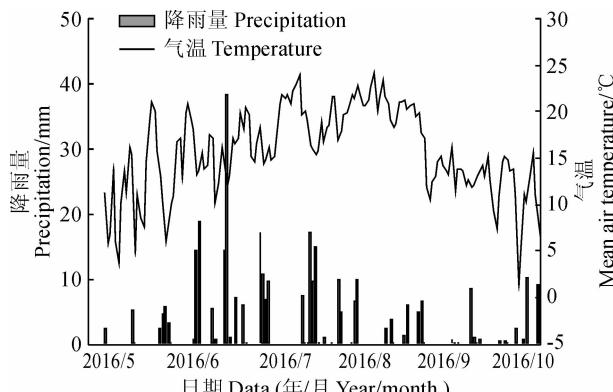
为 280 mm, 其中 80% 以上的降水量集中在 5~9 月份。年均温 3.4 ℃, 6、7 和 8 月平均气温最高, 分别为 21.5、24.0 和 23.5 ℃, ≥ 10 ℃积温 2 200~2 500 ℃, 无霜期 90~120 d。年蒸发量 2 300 mm, 年均风速 4~5 m/s, 年日照时数 3 117.7 h。土壤类型为淡栗钙土。

实验期间的降雨量高于多年平均降雨, 2016 年属于降水充足的一年, 其温度与降水的季节动态如图 1 所示。其中, 温度呈现单峰型曲线, 生长季的平均温度为 13.87 ℃, 最高温度集中在 7 月份; 2016 年降水充沛, 降水主要集中在 6~7 月, 6 月份的最大降雨量达到 38 mm。整个生长季的累积降水量为 332.9 mm, 高于多年平均降雨量, 植被生长情况极好。

研究区植被草层稀疏低矮, 种类匮乏, 属短花针茅荒漠草原地带。平均高度为 8 cm, 平均盖度为 12%~25%。建群种为短花针茅, 优势种为冷蒿 (*Artemisia frigida*) 和无芒隐子草 (*Cleistogenes songorica*)。主要伴生种有银灰旋花 (*Convolvulus ammannii*)、阿尔泰狗娃花 (*Heteropappus altaicus*)、柿叶蒿 (*Neopallasia pectinata*)、木地肤 (*Kochia prostrata*)、羊草 (*Leymus chinensis*) 和狭叶锦鸡儿 (*Caragana stenophylla*) 等。

1.2 试验设计

该试验为随机区组试验, 通过围封 12 年 (2004~2016), 约 50 hm² 天然草地, 试验小区分成 3 个区组, 每个区组内设 4 个处理样地, 分别为对照样地 (no



降雨量和气温数据来源于气象站 (Gro Weather software version

1.2, Davis Instruments Corporation, Vernon Hills, IL)

图 1 降水量和温度的月际动态变化

Rainfall and temperature data from the weather station (Gro Weather software version 1.2, Davis Instruments Corporation, Vernon Hills, IL)

Fig. 1 The monthly dynamic change of precipitation and temperature

grazing, CK)、轻度放牧 (light grazing, LG)、中度放牧 (moderate grazing, MG) 和重度放牧 (heavy grazing, HG), 每个处理 3 次重复, 每个试验小区面积为 4.4 hm²。各处理的载畜率分别为: 0 (CK)、0.91 (LG)、1.82 (MG)、2.71 (HG) 羊单位/(hm² · a⁻¹)。

试验选用四子王旗当地的成年 2 岁羯羊, 每年 6 至 11 月为放牧期。试验期间放牧小区的管理措施均一致, 每天早 6 点将羊赶入放牧区, 下午 6 点赶回棚圈, 期间羊自由采食。每日早晚 2 次饮水, 以盐砖定期补盐。

1.3 观测及取样方法

2016 年 8 月, 在各放牧小区随机布设 10 个样方, 样方面积为 0.5 m × 0.5 m, 记录样方内每种植物的高度、密度、盖度, 并取地上生物量, 带回室内置于 80 ℃ 的烘箱中烘干后称重, 用于后续植物多样性计算。

1.4 功能群的划分

按物种生活型差异, 将群落中出现的物种划分为 5 种功能群^[14]: 多年生根茎禾草、多年生杂类草、多年生丛生禾草、一二年生草本、灌木与半灌木。

1.5 多样性测度方法

采用了三类 α 多样性指数, 即丰富度指数 (richness index)、均匀度指数 (evenness index)、多样性指数 (diversity index)。其测度公式如下:

(1) Margalef 丰富度指数; $Ma = (S-1) / \ln N$

(2) Pielou 均匀度指数; $JP = -P_i \ln P_i / \ln S$

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

式中, S 代表物种数目, N 代表样方内所有物种的个体总数, P_i 可代表相对盖度、相对多度等, 本研究中用相对多度计算。功能群多样性参照物种多样性进行计算, 将物种的植被替换为功能群指标, 功能群数量由同一功能群物种个体数进行加和^[15]。

1.6 数据处理方法

采用 SAS 8.2 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) 统计分析软件中的单因素方差分析, 分析了载畜率对物种组成、物种多样性、功能群多样性、草地生产力的影响。运用线性回归分析了物种多样性、功能群多样性与生产力关系。利用 SigmaPlot 10 (SPSS Inc., Chicago, USA) 进行统计作图。

2 结果与分析

2.1 物种组成与功能群的动态变化

2016 年野外实验调查显示本试验地共有 30 种植物分属 13 科; 再对不同载畜率下的植物种分析 (表 1) 发现, 13 科中占比大小依次为禾本科 (23%)、

藜科(17%)、菊科(13%)、百合科(10%)及豆科(10%)。其中对照区(CK)的物种数最多(30种),轻度放牧(LG)为29种,中度放牧(MG)为21种,重度放牧(HG)处理18种。进一步分析得出,LG与CK的物种相比,少了野韭(*Allium ramosum*)这一家畜喜食的物种,而MG、HG与CK、LG处理之间物种的差异主要与小叶锦鸡儿(*C. macrophylla*)、羊

草(*Leymus chinensis*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)、鹤虱(*Lappula myosotis*)、草芸香(*Haplophyllum dauricum*)、宿根亚麻(*Linum perenne*)、达乌里芯芭(*Cymbalaria dahurica*)等物种的存在有关,这些物种大多属于多年生根茎禾草、多年生杂草这2个功能群。

对不同载畜率下荒漠草原功能群进行分析,结果

表1 短花针茅荒漠草地不同放牧处理下物种组成及其功能群成员

Table 1 Species composition and functional group members under different grazing treatments of *Stipa breviflora* desert steppe

功能群 Functional group	物种 Species	放牧处理 Grazing treatment			
		对照 CK	轻牧 LG	中牧 MG	重牧 HG
多年生禾草 Perennial grasses	短花针茅 <i>Stipa breviflora</i>	1	1	1	1
	克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	1	1	1	1
	无芒隐子草 <i>Cleistogenes songorica</i>	1	1	1	1
	糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	1	1	1	1
多年生根茎禾草 Perennial rhizome grasses	米氏冰草 <i>Agropyron michnoi</i>	1	1	0	0
	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	1	1	0	0
多年生杂类草 Perennial forbs	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	1	1	1	1
	细叶葱 <i>Allium tenuissimum</i>	1	1	1	1
	蒙古葱 <i>Allium mongolicum</i>	1	1	1	0
	乳白花黄芪 <i>Astragalus galactites</i>	1	1	1	1
	阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	1	1	1	1
	北点地梅 <i>Androsace septentrionalis</i>	1	1	1	0
	达乌里芯芭 <i>Cymbalaria dahurica</i>	1	1	0	0
	寸草苔 <i>Carex duriuscula</i>	1	1	1	1
	野韭 <i>Allium ramosum</i>	1	0	0	0
	地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	1	1	1	1
	宿根亚麻 <i>Linum perenne</i>	1	1	0	0
	兔唇花 <i>Lagochilus ilicifolius</i>	1	1	1	1
	二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	1	1	0	0
	草芸香 <i>Haplophyllum dauricum</i>	1	1	0	0
灌木和半灌木 Shrubs and semi-shrubs	狭叶锦鸡儿 <i>Caragana stenophylla</i>	1	1	1	1
	小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	1	1	0	0
	木地肤 <i>Kochia prostrata</i>	1	1	1	1
	驼绒藜 <i>Ceratoides latens</i>	1	1	1	0
一二年生植物 Annual and biennials	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	1	1	1	1
	栉叶蒿 <i>Neopallasia pectinata</i>	1	1	1	1
	猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	1	1	1	1
	灰绿藜 <i>Chenopodium glaucum</i>	1	1	1	1
	刺穗藜 <i>Chenopodium aristatum</i>	1	1	1	1
	鹤虱 <i>Lappula myosotis</i>	1	1	0	0

注:CK. 对照地;LG. 轻度放牧;MG. 中度放牧;HG. 重度放牧;CK、LG、MG、HG 放牧处理的载畜率依次分别为0、0.91、1.82、2.71羊单位/(hm²·a⁻¹),下同。“0”代表无相应物种,“1”代表有相应物种

Note: CK. Control; LG. Light grazing; MG. Moderate grazing; HG. Heavy grazing; CK, LG, MG, HG grazing treatment were 0, 0.91, 1.82, 2.71 sheep units / (hm² · a⁻¹), respectively; The same as below. “0” represents no corresponding species, “1” represents the corresponding species

(表 2)显示,多年生丛生禾草在植物群落中占比始终最大,占到 29%~78%,且随着载畜率的增加而增加,其他的功能群均显示在放牧情况下,随着载畜率的增加而减小的趋势;CK 区的灌木和半灌木显著大于其他处理($P<0.05$),多年生杂草和多年生根茎禾草在 LG 区显著高于 HG 区($P<0.05$),一年生草本显示出 CK 和 LG 处理水平下显著高于 HG 区($P<0.05$)。除多年生丛生杂草,其他功能群在 MG、HG 处理下的变异度都大于 CK 和 LG 处理。

2.2 不同载畜率对物种多样性及功能群多样性的影响

从图 2 可以看出,载畜率显著影响了 3 种多样性指数,且 3 种指数均在 CK 区达到最大。其中, Margalef 丰富度指数在 CK 区显著高于另 3 种处理($P<0.05$),LG、MG 又显著高于 HG($P<0.05$); Shannon-Wiener 多样性指数同丰富度指数相似, CK 区最高, HG 区最低,大小顺序为 CK>LG> MG>HG; Pielou 均匀度指数表现为 CK 区显著高于其他 3 个载畜率样地($P<0.05$)。上述结果表明,相对不放牧处理,放牧会显著降低植物群落多样性,且表现出随着载畜率的增加而降低的趋势。

功能群多样性对载畜率的响应结果(图 3)表明,载畜率因子对功能群的 Margalef 丰富度指数的影响不显著($P>0.05$);而 Shannon-Wiener 多样

性指数表现出随载畜率的增大而减小的趋势,且对照区的 Shannon-Wiener 指数显著地高于放牧处理($P<0.05$),大小依次为 CK>LG>MG>HG; 功能群的 Pielou 均匀度指数变化趋势与 Shannon-Wiener 指数大体相同,其中 CK 和 LG 区的均匀度显著高于 MG 及 HG($P<0.05$)。上述结果表明,功能群多样性及均匀度均受到放牧的显著影响,放牧使得功能群多样性及均匀度显著下降,而功能群丰富度则未受到放牧的显著影响。

2.3 不同载畜率对草地生产力的影响

草地生产力对载畜率存在不同程度响应,且表现出随着载畜率的增加而逐渐减低的趋势(表 3), CK 区的生产力显著高于其他处理($P<0.05$),放牧处理中 LG 和 MG 区生产力又显著高于 HG 区($P<0.05$)。整体分析数据后发现,与对照相比,放牧显著降低了生态系统的生产力,各放牧梯度间存在显著差异。

2.4 多样性与生产力的关系

将物种多样性以及功能多样性分别与生产力进行回归分析,结果(图 4)显示不同水平的多样性指标与生产力的显著性、相关性并不相同,物种水平上的 3 种 α 多样性指数与生产力均表现出显著正相关($P<0.05$),其中 Margalef 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数与生产力极显著相关($P<0.01$),

表 2 功能群所占比例及变异度

Table 2 The proportion of functional groups and variability

处理 Treatment	多年生禾草 Perennial grass		灌木、半灌木 shrubs and semi-shrub		多年生杂类草 Perennial forb		多年生根茎禾草 Perennial rhizome		一年生草本 Annual forb	
	比例 Ratio/%	变异度 CV	比例 Ratio/%	变异度 CV	比例 Ratio/%	变异度 CV	比例 Ratio/%	变异度 CV	比例 Ratio/%	变异度 CV
对照 CK	29±0.04c	0.72	29±0.04a	0.83	19±0.04ab	0.99	1±0.01ab	2.77	24±0.04a	0.99
轻牧 LG	50±0.06b	0.65	5±0.01b	1.27	20±0.06a	0.99	3±0.01a	2.59	23±0.06a	1.27
中牧 MG	66±0.04a	0.39	3±0.02b	2.71	18±0.04ab	1.84	1±0.01ab	3.89	12±0.04ab	1.86
重牧 HG	78±0.04a	0.3	2±0.01b	2.71	10±0.03b	1.85	0±0.01b	3.27	1±0.03b	1.86

注: 同列不同字母表示差异显著($P<0.05$),下同

Note: The treatments with different letters within same column indicate the difference is significant at 0.05 level, the same as below

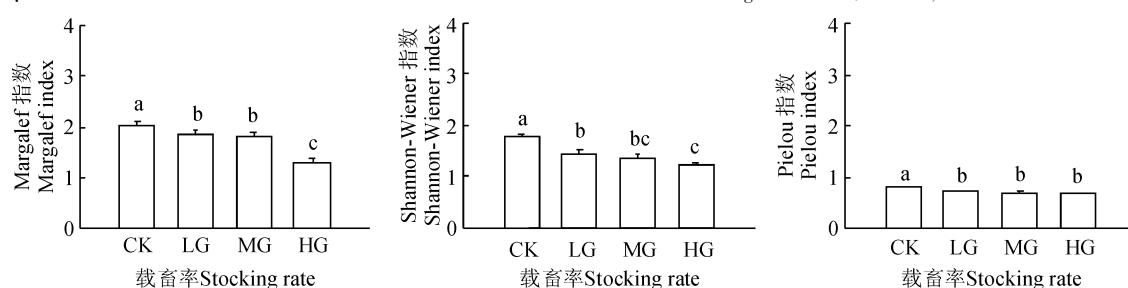


图 2 不同载畜率下物种多样性指数的变化

Fig. 2 Change of diversity index under different stocking rates

而功能群水平上的多样性指数与生产力均无显著相关性($P > 0.05$)。结果表明高的物种多样性会导致更高的群落生产力。同一群落中,物种间存在着生态

位的差异,因而物种数多的群落中生物所占据的“功能空间”范围更大。因此物种多样性越大的生态系统就更能有效地利用各种资源,系统的生产力就更高。

3 讨 论

3.1 物种组成与功能群对载畜率的响应

通过2016年的野外调查得出,在本样地共有13科30种植物,禾本科、藜科、菊科植物占据比例较大,其中多年生丛生禾草在各个载畜率梯度下都有重要地位,这说明了在短花针茅荒漠草原中,作为优势物种的多年生丛生禾草具有极为强大的适应能力,可以在所有植物种中始终保持强的竞争力,占有主要地位^[16],这便形成了荒漠草原中特有的以较矮小的禾草植物为优势种的植物地带特征。

此外,通过对植物组成的分析,在4种载畜率水

表3 不同载畜率对生产力的影响

Table 3 Effect of different stocking rates on productivity

处理 Treatment	生产力 Productivity(g/m ²)	变异度 CV
对照 CK	348±6.1a	0.38
轻牧 LG	248±4.4b	0.39
中牧 MG	192±4.3b	0.49
重牧 HG	136±2.7c	0.44

图3 不同载畜率下功能群多样性指数的变化

Fig. 3 Changes of functional group diversity index under different stocking rates

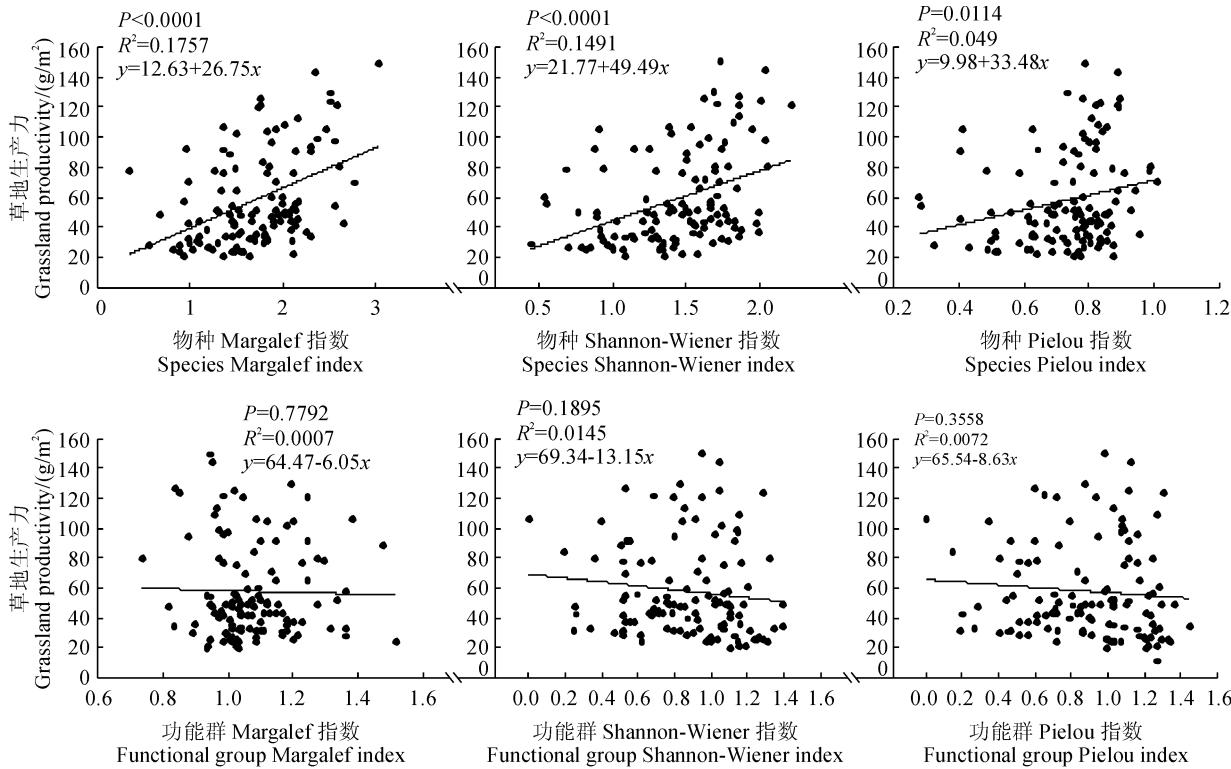


图4 物种多样性指数和功能群多样性指数与草地生产力的关系分析

Fig. 4 Analysis on the relationship between species diversity index and functional group diversity index and grassland productivity

平下,冷蒿、狭叶锦鸡儿、木地肤、柿叶蒿、猪毛菜、银灰旋花、乳白花黄芪等植物均有出现,这与刘文亭等^[17]在苏尼特右旗的研究结果相同,造成这样现象的原因可能是长期放牧情况下,这些植物逐渐适应具有了耐牧性,并且家畜在采食过程中,由于排泄以及家畜口液残留等行为,植物形成了补偿性生长^[18],故这些植物在各区均有出现。

本研究结果表明,多年生丛生禾草随载畜率的增加而减小,重度放牧中的多年生丛生禾草占比最大,而其他功能群则在重度处理下比例均最低,此结果与毕力格图等^[19]在本样地得出的结论不同,他们认为灌木类在草群中占有主体地位,短花针茅的比例低于冷蒿。这可能是经过长期放牧后,放牧年限逐渐延长,群落的组成与结构渐为简单化,家畜的选择性采食使以短花针茅为主的低矮多年丛生禾草形成优势单种,占比最高。这与张新杰^[20] 2015 年在本试验地得出的结论一致,这也验证了白永飞^[14]研究得出的群落更替与放牧之间关系的理论。

3.2 多样性、生产力对载畜率的响应

从较大尺度来讲,天然草地的植被状况变化取决于当地的地形、气候以及土壤质地等因子,而对于同一块草地,其立地条件相同,放牧则是影响草地植物群落的主要因子。生物多样性可以综合反映生态系统的服务功能,而草地生产力则反映天然草地的健康状况以及生产潜力的大小。本试验综合分析了载畜率对物种多样性、功能群多样性、草地生产力后发现,物种多样性指数均随着载畜率的增加而减小(图 1),生产力的变化与前者相同(表 3)。这可能解释为荒漠草原属于较为干旱的生态系统,其中的种间竞争主要为对水分的竞争^[21],随着载畜率的增加,家畜啃食作用会降低了牧草的生物量,造成群落中物种个体普遍减少。群落的地上生物量降低,地表裸露程度增大,土壤内水分大量散失,从而使主要受到水分胁迫的植物种类被抑制生长,因此物种多样性受到影响而随之下降。因实验年份 2016 年降水量很大,高于多年平均降水,为多年不遇的丰水年份,且在生长季早期大量降水,这便导致植物返青情况较往年更好,草地生产力变高。

另外,本研究得出对照处理的物种多样性指数均显著高于放牧处理,这与国内刘冬伟等^[22]、蒙旭辉等^[23]支持的中度干扰假说结果并不一致,其假说认为,适度的干扰会抑制固有优势种的生长竞争,为原本竞争力差的物种提供了竞争机会,得以在适度干扰下更好生存,从而致使此环境下植物群落保持

了较高的多样性。事实上,在草原生态系统中,家畜的采食作用是一个相对复杂的过程,家畜和植物会存在一种协同作用^[17],即家畜影响了植物群落多样性,植物也会以某些对应机制来限制家畜的行为,即与适口性较好的物种形成一种共存的邻居关系,家畜采食时会被适口性好的植物吸引,从而避免了该种被采食,这就造成了优势物种被适口性较差的物种替代,久而久之,载畜率越大,结构群落趋向简单化,群落的多样性逐渐下降^[24]。另一方面,载畜率对多样性的影响与植物群落地处的生态系统贫瘠或富有相关^[25],荒漠草原属于半干旱草地类型,气候干燥、植被生长环境严酷,多为荒漠草原地带性植物,种类贫乏、草层低矮且结构简单,因此处于这样贫瘠的系统中,放牧会减小物种的多样性。这也符合 Marc^[26]综述前人大量文章后提出的假说。最后,造成这样结果也可能与放牧历史的长短有关,不同于上述研究,本研究放牧试验已在荒漠草原开展了 12 年(2004 年至今),处于长时间放牧下,各个载畜率下都已存在着较为稳定的群落,即存在着各自的优势物种,这便会导致部分对放牧敏感的植物种类出现减少或者消失的情况,从而不符合中度干扰假说,使放牧区多样性降低,低于未放牧的对照处理。并且经过多年围封,对照处理中层片比例发展趋于不均衡化^[27],大量的凋落物累积于实验样地之中,这便引起了优势物种的比例下降,杂草类多种植物比例上升(表 2),从而增加了植物多样性。汪诗平^[28]开展于内蒙古草原的长期放牧试验得出的结果与本结果一致,这也证明了长期放牧会导致物种多样性随着载畜率的增加而降低。而功能多样性可以定性地描述功能群水平的差异,本研究得出功能多样性的丰富度指数对 4 个载畜率梯度无明显响应,这可能是由于短花针茅荒漠草原长期干旱,气候稳定,功能群格局已然固定形成。

3.3 草地生产力与多样性的关系

研究多样性和草地群落生产力的关系格局,对于正确理解草地生态系统的结构、功能具有重要意义^[29]。长期的实验得出多样性与生产力存在多种关系,但 Mittelbach 等认为,在地理尺度较小的情况下,物种多样性和生产力间更容易出现单峰型关系格局,随着尺度的增加,正线性关系出现频率逐渐增加。本试验中,分析载畜率对物种多样性及草地生产力的影响后发现两者变化趋势相似,都呈现出随着载畜率的增加而减少的趋势,且两者之间回归显示出线性正相关关系,这与 Tilman 和 Pac-

alade^[30]得出的结果相同。他们的实验指出,生产力与物种多样性之间存在正效应,随生产力的增加多样性也会增加,且他们预测认为随着放牧年限的增加,物种多样性高的混合群落会产生更高的生产力。

生态学中有多种假说用来解释多样性与生产力之间的这种正相关关系。首先,生态位互补原则认为不同群落的物种之间在资源配置利用上存在差异,物种多样性的大小与生态系统功能直接相关。其次,抽样效应体现出往往物种较为丰富的群落,可能也会是高产的群落。在物种多样性较大的区域,会存在物种间较强的竞争,竞争关系之下,各个物种会更加有效地利用环境资源良好生长,从而获得高产,这符合资源竞争模型及看护假说,即植物之间存在一种看护与被看护的关系,而高的资源供给对这种关系极其有利^[31],最终导致了植被组成优良的条件下,多样性与生产力之间产生正相关。张全国等^[32]得出的结论也进一步验证了上述观点,即植物的多样性越高,群落内生产力越高、生态系统的抗入侵能力及稳定性也越强。

最后,从功能群多样性的角度,许多学者对其进行研究,以期简单明了地说明多样性及生产力之间的关系。但长期以来科学家们对此并没有统一论,早在1997年Tilman等^[33]便指出功能多样性会显著影响生态系统的生产力,Hector等^[34]紧随其后的研究进一步证实了此观点。Kong等^[4]更是提出功能群多样性相比于物种多样性,更能决定生产力

水平。以上学者均认为功能多样性与生产力间关系密切,密切程度甚至超过了物种多样性,而本研究结果与其相悖,本研究得出物种多样性与生产力显著相关,而功能群多样性与生产力相关并不显著,物种多样性对生产力的贡献要大于功能群多样性,原因可能有以下两个方面;其一,本研究处于短花针茅荒漠草原,此环境长期稳定干旱,功能群是对环境变化长期适应下形成的格局,环境稳定致使功能群也相对稳定,而功能群内的物种对小环境的响应更为明显,群落层次特征变化会驱动生态系统功能汲取养分,因此,功能群内的物种变化会对生态系统的影响更大。其二,功能群的划分标准没有统一,不同标准下的植物功能群与生产力的影响存在差异。本研究中以生活型划分功能群,其与生产力之间无显著相关,这与马文静等^[15]得出的结论相一致。

4 结 论

1)放牧可显著减少荒漠草原的物种数,作为荒漠草原的主要功能群,除了多年生丛生禾草随载畜率的增加而逐渐增加,重度放牧使不同植物功能群占比降低。

2)放牧显著减少了物种多样性指数和草地生产力,两者均随着载畜率的增加而降低。

3)生产力与物种多样性显著正相关,与功能群多样性并无相关,物种多样性与草地生产力关系更为密切,较高的物种多样性会导致较高的草地生产力。

参考文献:

- ABRAMS, P. A. Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: What does competition theory predict? [J]. *Ecology*, 1995, 76(7): 2 019-2 027.
- 刘起. 保护草地资源刻不容缓. 北方经济[J], 1999, (3): 12-13.
- LIU Q. Protect grassland resources without delay [J]. *Northern Economy*, 1999, (3): 12-13.
- BAI Y F, HAN X G, WUJ G, et al. Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland [J]. *Nature*, 2005, 431: 181-184.
- KONG D L, WU H F, ZENG H, et al. Plant functional group removal alters root biomass and nutrient cycling in a typical steppe in Inner Mongolia, China[J]. *Plant and Soil*, 2011, 346: 133-144.
- WHITE R P, MURRAY S, ROHWEDER M. Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems[M]. World Resources Institute, Washington DC.
- LI W H, ZHENG S X, BAI Y F. Effects of grazing intensity and to pographyon species abundance distribution in a typical steppe of Inner Mongolia[J]. *Chinese Journal of Plant Ecololo*gy, 2014, 38(2) : 178-187. (in Chinese)
- LI Y H. Research on the grazing degradation model of the main steppe rangelands in Inner Mongolia and some considerations for the establishment of a computerized rangeland monitoring system [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 1994, 18: 68-79.
- TILMAN D, RRICH P B, et al. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment [J]. *Science*, 2001, 294: 843-845.
- THOMPSON K, ASKEW A P, GRIME J P, et al. Biodiversity, ecosystem function and plant traits in mature and immature plant communities[J]. *Functional Ecology*, 2005, 19: 355-358.
- WEIGELT A, SCHUMACHER J, ROSCHER C, et al. Does biodiversity increase spatial stability in plant community biomass? [J]. *Ecology Letters*, 2008, 11(4): 338-347.
- RASPON G L, THOMPSON K, HODGSON J G. The humped relationship between species richness and biomass testing its sensitivity to sample quadrat size[J]. *Journal of Ecology*, 1997, 85: 99-100.
- 李景平,刘桂香,马治华,等. 荒漠草原景观格局分析——以苏尼特右旗荒漠草原为例[J]. 中国草地学报, 2006, 28(5): 81-85.

- LI J P, LIU G X, MA Z H, et al. Analysis on landscape pattern of desert steppe: a case study on Suniteyou District [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2006, 28(5):81-85.
- [13] 王忠武. 载畜率对短花针茅荒漠草原生态系统稳定性的影响 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2009.
- [14] 白永飞, 张丽霞, 张焱, 等. 内蒙古锡林河流域草原群落植物功能群组成沿水热梯度变化的样带研究 [J]. 植物生态学报, 2002, (3):308-316.
- BAI Y F, ZHANG L X, ZHANG Y, et al. Study on the variation of the functional group of grassland community in the Xilin River Basin of Inner Mongolia [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, (3):308-316.
- [15] 马文静, 张庆, 牛建明, 等. 物种多样性和功能群多样性与生态系统生产力的关系——以内蒙古短花针茅草原为例 [J]. 植物生态学报, 2013, (7):620-630.
- MA W J, ZHANG Q, NIU J M, et al. Relationship of ecosystem primary productivity to species diversity and functional group diversity: evidence from *Stipa breviflora* grassland in Nei Mongol [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2013, (7):620-630.
- [16] 卫智军, 韩国栋, 赵钢, 等. 中国荒漠草原生态系统研究 [J]. 北京: 科学出版社, 2013.
- [17] 刘文亭, 卫智军, 吕世杰, 等. 放牧对短花针茅荒漠草原植物多样性的影响 [J]. 生态学报, 2017, (10):1-9.
- LIU W T, WEI Z J, LÜ S J, et al. The impacts of grazing on plant diversity in *Stipa breviflora* desert grassland [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, (10):1-9.
- [18] 王德利, 王岭. 草食动物与草地植物多样性的互作关系研究进展 [J]. 草地学报, 2011, (4):699-704.
- WANG D L, WANG L. Advances in the study on the interaction of plant animals and grassland [J]. *Journal of Grassland Science*, 2011, (4):699-704.
- [19] 毕力格图, 索培芬, 韩国栋, 等. 载畜率对短花针茅荒漠草原植物群落影响的研究 [J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2004, (4):30-33.
- BI L G T, SUO P F, HAN G D, et al. Influences of stocking rate on plant community in *Stipa breviflora* desert steppe [J]. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University*, 2004, (4):30-33.
- [20] 张新杰. 短花针茅荒漠草原生态系统碳交换对不同载畜率的响应 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2015.
- [21] ODUM E P. 生态学基础 [J]. 北京: 人民教育出版社, 1981: 144-149.
- [22] 刘冬伟, 张风承, 王明君, 等. 放牧强度对三江平原小叶章草甸群落特征及多样性的影响 [J]. 中国草地学报, 2012, (2):81-86.
- LIU D W, ZHANG F C, WANG M J, et al. The influence of grazing intensity on community characteristics and diversity of *Deyeuxia angustifolia* meadow in Sanjiang Plain [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2012, (2):81-86.
- [23] 蒙旭辉, 李向林, 辛晓平, 等. 不同放牧强度下羊草草甸草原群落特征及多样性分析 [J]. 草地学报, 2009, (2):239-244.
- MENG X H, LI X L, XIN X P, et al. Study on community characteristics and α diversity under different grazing intensity on *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. meadow steppe of Hulunbeier [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2009, (2):239-244.
- [24] 朱绍宏, 徐长林, 等. 白牦牛放牧强度对高寒草原植物群落物种多样性的影响 [J]. 甘肃农业大学学报, 2006, 41: 71-75.
- ZHU S H, XU C L, et al. Effect of white yak grazing intensity on species diversity of plant communities in alpine grassland [J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2006, 41: 71-75.
- [25] 王国杰, 汪诗平, 郝彦宾, 等. 水分梯度上放牧对内蒙古主要草原群落功能群多样性与生产力关系的影响 [J]. 生态学报, 2005, (7):1 649-1 656.
- WANG G J, WANG S P, HAO Y B, et al. Effect of grazing on the plant functional group diversity and community biomass and their relationship along a precipitation gradient in Inner Mongolia Steppe [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2005, (7):1 649-1 656.
- [26] MARC P, ASIT M. Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems [J]. *Ecology*, 1998, 79:2 581-2 592.
- [27] 杨浩, 白永飞, 李永宏, 等. 内蒙古典型草原物种组成和群落结构对长期放牧的响应 [J]. 植物生态学报, 2009, (3):499-507.
- YANG H, BAI Y F, LI Y H, et al. Response of species composition and community structure of typical grassland in Inner Mongolia to long-term grazing [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2009, (3):499-507.
- [28] 汪诗平, 李永宏, 王艳芬, 等. 不同放牧率对内蒙古冷蒿草原植物多样性的影响 [J]. 植物学报, 2001, 43: 89-96.
- WANG S P, LI Y H, WANG Y F, et al. Effects of different stocking rates on plant diversity of *Artemisia frigida* in Inner Mongolia Steppe [J]. *Journal of Botany*, 2001, 43: 89-96.
- [29] 杨利民, 韩梅, 周广胜, 等. 草地群落物种多样性维持机制的研究 Ⅲ. 物种分布格局 [J]. 吉林农业大学学报, 2002, (1):58-61.
- YANG L M, HAN M, ZHOU G S, et al. Study on the mechanism of species diversity in grassland community Ⅲ. distribution pattern of species [J]. *Journal of Jilin Agricultural University*, 2002, (1):58-61.
- [30] PACALA S, TILMAN D. The transition from sampling to complementary [C]//KINZIG A, eds. *The Functional Consequences of Biodiversity: Empirical Progress and Theoretical Extensions*. Princeton: Princeton University Press, 2002: 151-166.
- [31] 贺金生, 方精云, 马克平, 等. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? [J]. 植物生态学报, 2003, (6):835-843.
- HE J S, FANG J Y, MA K P, et al. Biodiversity and ecosystem productivity: why are field observations and controlled experimental results inconsistent? [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2003, (6):835-843.
- [32] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 最新的进展与动向 [J]. 生物多样性, 2003, 11(5): 351-363.
- ZHANG Q G, ZHANG D Y. Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and trends [J]. *Biodiversity Science*, 2003, 11(5): 351-363.
- [33] TILMAN D, KNOPS J, WEDIN D, et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes [J]. *Science*, 1997, 277:1 300-1 302.
- [34] HETOR A, SCHMID B, BEIERKUHNLEIN C, et al. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands [J]. *Science*, 2009, 286: 1 123-1 127.