

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.05.024

引用格式:彭白青,桑亚转,宁娇,等.放牧和地形对祁连山高寒灌丛主要种群及种群-群落关系的影响[J].草地学报,2026,34(5):1827-1840

PENG Bai-qing, SANG Ya-zhuan, NING Jiao, et al. The Influence of Grazing and Topography on the Main Populations and Population-Community Relationship of Alpine Shrublands in the Qilian Mountains[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(5):1827-1840

放牧和地形对祁连山高寒灌丛主要种群 及种群-群落关系的影响

彭白青,桑亚转,宁娇,侯扶江*

(中国-哈萨克斯坦草原生态修复“一带一路”联合实验室/农业农村部草牧业创新重点实验室/国家林业草原局西北退化草原生态修复与利用工程技术研究中心/兰州大学草地农业科技学院,甘肃兰州730020)

摘要:放牧和地形是影响高寒灌丛生态系统结构与功能的关键因素,但二者对灌丛种群及群落的作用尚不清楚。为此,本研究在祁连山草地农业示范区探究地形(3种坡位)与放牧(3个畜圈距离)对高寒灌丛优势种鬼箭锦鸡儿 *Caragana jubata* 和伴生种高山唐松草 *Thalictrum alpinum* 的影响,结果表明:(1)畜圈距离解释鬼箭锦鸡儿株高和株高冠幅比 45.10% 和 46.80% ($P<0.01$),解释高山唐松草株高、株高冠幅比和密度 46.50%, 40.60% ($P<0.01$) 和 55.30% ($P<0.001$);地形仅影响鬼箭锦鸡儿种群盖度,可解释鬼箭锦鸡儿盖度 22.30% ($P<0.05$);(2)鬼箭锦鸡儿和高山唐松草生态位重叠度在畜圈距离 400 m 时最低,1200 m 时最高;(3)高山唐松草的种群的株高、冠幅和密度显著影响群落盖度,解释率为 35.3% ($P<0.05$);群落盖度显著影响高山唐松草种群密度,解释率为 25.1% ($P<0.01$),鬼箭锦鸡儿种群的株高、密度和重要值显著影响群落盖度,解释率为 57.6% ($P<0.01$)。本研究揭示了放牧和地形通过调控种群生长及其种群-群落关系,影响高寒灌丛中灌木-草本竞争平衡的作用,为复杂地形下的放牧提供科学依据。

关键词:种群;群落;株高;冠幅;伴生种

中图分类号:S812.6

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)05-1827-14

The Influence of Grazing and Topography on the Main Populations and Population-Community Relationship of Alpine Shrublands in the Qilian Mountains

PENG Bai-qing, SANG Ya-zhuan, NING Jiao, HOU Fu-jiang*

(China-Kazakhstan Belt and Road Joint Laboratory on Grassland Ecological Restoration, Key Laboratory of Grassland Livestock Industry Innovation, Ministry of Agriculture and Rural Affairs, Engineering Technology Research Center for Ecological Restoration and Utilization of Degraded Grassland in Northwest China, National Forestry and Grassland Administration, College of Grassland Agricultural Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou, Gansu Province 730020, China)

Abstract: Grazing and topography are key factors influencing the structure and function of alpine shrub ecosystems, but their effects on shrub populations and communities remain unclear. For this purpose, this study explored the effects of topography (three types of slope positions) and grazing (three distances from livestock enclosure) on the dominant species of alpine shrubland *Caragana jubata* and the companion species *Thalictrum alpinum* in the Qilian Mountain Grassland Agricultural Demonstration Area. The results showed that: 1) The distance from livestock enclosure explained the plant height and height-to-crown ratio of the *Caragana jubata* as 45.10% and 46.80% ($P<0.01$), and the plant height, height-to-crown ratio and density of the *Thalictrum alpinum* as 46.50%, 40.60% ($P<0.01$) and 55.30% ($P<0.001$). The topography only affects the popula-

收稿日期:2025-08-31;修回日期:2025-12-24

基金项目:国家重点研发计划(2025YFE0212000);甘肃省拔尖领军人才(GSBJLJ-2022-20);甘肃省创新平台计划项目(26JDWA001)资助

作者简介:彭白青(2002-),女,汉族,甘肃永登人,硕士研究生,主要从事草地生态方向研究,E-mail:pengbq2024@lzu.edu.cn;*通信作者 Author for correspondence, E-mail:cyhoufj@lzu.edu.cn

tion coverage of the *Caragana jubata*, which can explain that the coverage of the *Caragana jubata* is 22.30% ($P < 0.05$). 2) The overlap degree of the ecological niches of the *Caragana jubata* and the *Thalictrum alpinum* is the lowest at a distance of 400 meters between the livestock enclosure and the highest at 1200 meters. 3) The plant height, crown breadth and density of the population of *Thalictrum alpinum* significantly affected the community coverage, with an interpretation rate of 35.3% ($P < 0.05$). The community coverage significantly affected the population density of *Thalictrum alpinum*, with an interpretation rate of 25.1% ($P < 0.01$). The plant height, density and importance value of the population of *Caragana jubata* significantly affected the community coverage, with an interpretation rate of 57.6% ($P < 0.01$). This study reveals the role of grazing and topography in influencing the shrub-herbaceous competitive balance in alpine shrublands by regulating population growth and its population-community relationship, providing a scientific basis for grazing in complex topography.

Key words: Population; Community; Height; Crown breadth; Companion species

放牧是草地生态系统最主要的利用方式之一^[1]。放牧家畜的采食、排泄、践踏等行为会诱导植物补偿性生长^[2-3],改变种间和种内关系,引起物种迁移^[4],影响草地物种多样性^[5]。放牧较重的区域一般分布在人类聚居点、牧场出入口、饮水点、家畜宿营地及附近^[6],而以此为中心植物群落和土壤形成梯度变化(Piosphere),通常表现距离畜圈愈远,家畜对草地的放牧压力一般愈小^[7]。在坡地,放牧的踩踏作用会加剧土壤侵蚀,造成水土流失^[8],养分向灌木斑块汇集,形成“资源岛”^[9]。而放牧家畜的选择性采食导致禾草减少而灌木增加^[10],在宁夏盐池退化荒漠草原,围封5年后多年生草本的优势地位大于灌木^[11],而围封15年后,草本植物糙隐子草等消失,灌木的重要值反而增加^[12],反映出草本与灌木在干扰解除后的竞争与演替动态。

生态位理论为理解物种在群落中共存与竞争提供了核心框架,强调物种通过利用不同的资源或占据不同的微环境(即生态位分化)减少竞争,实现共存。灌木与草本植物在养分资源利用上存在差异,形成不同的生态位策略^[13]。在放牧或资源异质性的环境中,生态位分化更趋明显,灌木在贫瘠、干燥的土壤中更具竞争优势,草本植物在水分和养分较为充足的条件下占据优势,灌草竞争与共存机制进一步揭示植物互作用对环境变化的响应^[14]。在干旱、半干旱区,灌木可通过深层土壤水分的吸收形成“水文提升”效应,改善表层土壤水分条件,为草本植物创造有利生境,表现为促进作用;而在资源受限的条件下,二者则围绕水分和养分展开激烈竞争,呈现竞争排斥格局^[15]。因此,生态位分化与竞争-促进权衡共同塑造了灌草群落的组成与动态。

地形作为家畜活动和植物生长的载体,其自然状态影响着热量、辐射、降水等气候资源再分配和土壤侵蚀与沉积^[16]。有研究表明,坡地土壤养分、

水分、温度等随坡度降低而递增,导致植被垂直分布^[17-19],灌木在粗质贫瘠土壤中比草本更具有竞争力,这与水分利用水平相关^[20],例如在内蒙古荒漠草原,草本植物在水分充足的情况下生物量增加大于灌木^[21];而在黄土高原的荒漠草原,灌木相比草本植物在水分减少的条件下表现出积极的响应^[22],由于地形变化导致环境水热条件的差异,进一步塑造灌丛-草地系统植物的分布格局^[23]。地形通过植被和气候间接影响放牧家畜活动,进而调节植被-家畜反馈机制^[24]。例如,在青藏高原,牦牛放牧和地形显著影响高寒草甸的植物多样性和土壤理化性质^[25];在内蒙古草原,不同地形下的放牧对土壤微生物活化磷的影响存在差异^[26]。尽管地形和放牧对生态系统的单独影响已得到广泛研究,但两者之间的交互作用对种群生长、种间关系和种群-群落关系的影响缺乏深入理解,制约了高寒灌丛的生态修复和可持续管理。基于此,我们提出以下假设:(1)放牧是驱动高寒灌丛种群-群落关系的限制因子;(2)地形调控高寒灌丛草甸的资源分配格局;(3)放牧和地形会共同塑造高寒灌草平衡新格局。

祁连山地处青藏高原、内蒙古高原、西北内陆干旱区、黄土高原、秦巴山区交汇处,高寒灌丛地处祁连山人类农业活动的边缘^[27]。鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)是豆科锦鸡儿属灌木,是高寒灌丛建群种;高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)是毛茛科唐松草属草本植物,是高寒灌丛常见的伴生种;两者是高寒灌丛响应气候、地形等自然因素与放牧等人类活动的指示种。为了检验地形与放牧的耦合效应如何调控灌草系统,本研究在祁连山高寒灌丛以鬼箭锦鸡儿和高山唐松草为研究对象,主要探究地形和放牧压力:(1)对种群生长的影响;(2)对种间关系的影响;(3)对种群-群落关系的影响;(4)以及种群-群落之间的作用机制。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于祁连山草地农业示范区甘肃省肃南裕固族自治县甘肃马鹿养殖场,地理坐标 33.8°N, 99.6°E, 海拔 3000 m 以上。年平均气温 3.6°C, 年降水量 253 mm, 降水主要集中在 6—9 月。根据草原综合顺序分类法, 草原属寒温湿润山地草甸

类^[28], 草地农业系统为天然草地-家畜生产系统^[29], 主要植物有金露梅 (*Potentilla fruticosa*)、鬼箭锦鸡儿 (*Caragana jubata*)、紫花针茅 (*Stipa purpure*)、高山唐松草 (*Thalictrum alpinum*)、波伐早熟禾 (*Poa poophagorum*)、珠芽蓼 (*Bistorta vivipara*)、鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina*) 等。4 月下旬牧草开始返青, 7 月上旬进入生长旺盛期, 8 月中旬开始枯黄。

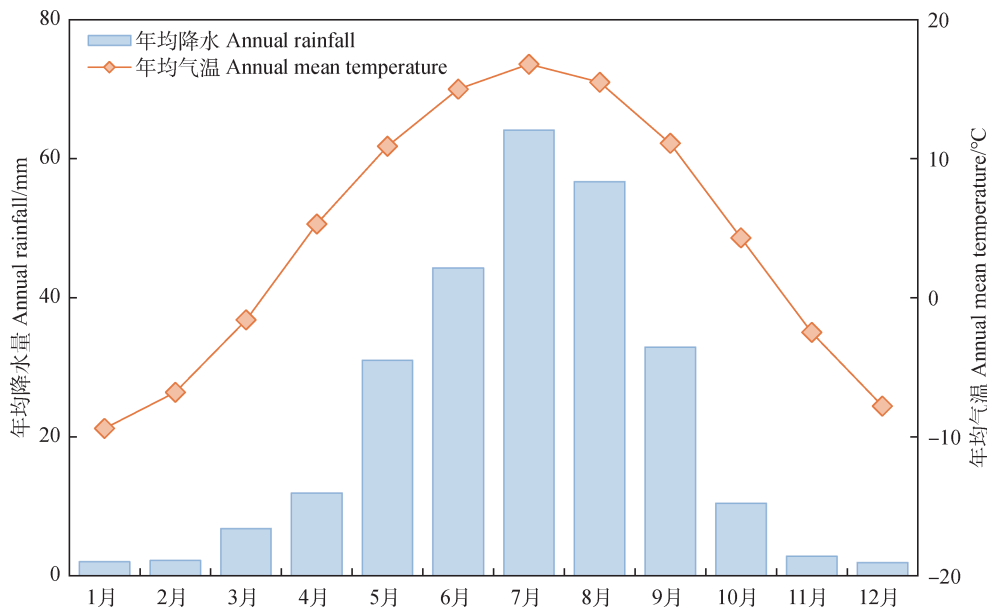


图1 肃南裕固族自治县甘肃马鹿养殖场年均温度和年均降水量分布

Fig. 1 Distribution of average annual temperature and average annual precipitation in Gansu Red Deer Farms in Sunan Yugur Autonomous County

1.2 样地设置

夏季牧场总面积约 585 hm², 甘肃马鹿每年 7—9 月上旬放牧。夏季牧场地形由两座小山和中间的谷地组成, 畜圈位于牧场中央, 距畜圈越远代表放牧强度越小, 马鹿常沿周围缓坡向上觅食, 可上到中上坡位^[30]。根据地形、甘肃马鹿的采食情况及放牧强度, 设置坡上、坡中和坡下 3 种地形区域, 在每个地形区域内根据家畜的放牧路线 (Grazing route) 分别设置 400, 800 和 1200 m 的 3 个不同距离的样带, 放牧强度随着样带的拉长而逐渐减小, 每条样带下随机设置 5 个 1 m × 1 m 的样方进行植物群落结构调查, 整体共计 45 个重复 (3 个地形 × 3 条样带 × 5 个样方)。在此基础上, 本研究针对含有优势种鬼箭锦鸡儿 (*Caragana jubata*) 和伴生种高山唐松草 (*Thalictrum alpinum*) 的样方展开深入分析。

1.3 植被调查

调查样方中的植物种类, 并测定每种植物的高度、冠幅、植物盖度和植物密度, 计算重要值。

群落高度是样方中存在的所有植物物种高度的平均值; 群落冠幅是样方中所有植物冠幅的平均值; 群落盖度为样方中存在的所有植物种覆盖面积的百分比; 群落密度为样方中总的株丛数。

1.4 植物重要值计算方法

重要值 (Importance value, IV) = (相对高度 + 相对盖度 + 相对密度) / 3;

相对高度 (Relative height, RHI) = (某一植物种的高度 / 各植物种高度之和) × 100%;

相对盖度 (Relative coverage, RCD) = (某一植物种的盖度 / 各植物种盖度之和) × 100%;

相对密度 (Relative density, RDE) = (某一种植

物的密度/各植物种密度之和)×100%。

1.5 种间竞争强度计算方法

竞争强度:采用 Pianka 生态位重叠指数(O_{ik})来衡量两个物种间的竞争程度。

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^r P_{ij} P_{kj}}{\sqrt{\sum_{j=1}^r P_{ij}^2 \sum_{j=1}^r P_{kj}^2}}$$

式中: O_{ik} 为物种*i*和物种*k*的生态位重叠; P_{ij} 和 P_{kj} 为物种*i*与物种*k*在资源*j*上的重要值占该物种在所有资源水平上的重要值的比例; r 为样方总数。

1.6 种群-群落关系计算方法

将植被数据代入预测模型,首先通过方差膨胀因子(VIF)进行多重共线性检验,若 $VIF > 5$ 则剔除,以消除共线性影响^[31],本文对植被的株高、冠幅、密度、盖度和重要值检验后,其VIF均小于5,随后采用决定系数(R^2)、显著性水平(P 值)和赤池信息量准则(AIC)等指标综合评估模型的拟合优度、统计显著性与泛化能力。其中, R^2 用于量化模型对植被变异的解释程度,同时计算标准化回归系数以比较各自变量对预测结果的相对贡献大小,从而确保模型兼具普适性与稳定性。结构方程模型分析,探究放牧和地形及其交互对植物种群-群落直接和间接的影响。通过逐次剔除不显著路径,反复简化模型,最终根据 Shipley^[32]的判定方法选择最终最优模型。

1.7 数据分析

试验数据采用 SPSS 27.0 统计软件中的双因素方差分析,为确保后续方差分析等参数统计方法的有效性,对所有连续型变量进行了正态性与方差齐性检验,探究地形、畜圈距离及其交互作用对高山唐松草和鬼箭锦鸡儿种群的株高、冠幅、密度、盖度的影响,并通过 Duncan 多重比较法进行显著性检验($P < 0.05$),采用一般线性模型分析放牧(畜圈距离)、地形(坡位)及其交互作用对植物种群特征的贡献率,通过 AmosGraphics 拟合结构方程模型(Structural Equation Model, SEM)确定放牧管理和地形对种群和群落关系,采用多元线性回归模型中的逐步回归分析种群-群落相互关系。所有图表均用 Origin 2021 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 放牧和地形对鬼箭锦鸡儿和高山唐松草种群株高和冠幅的影响

畜圈距离显著影响鬼箭锦鸡儿和高山唐松草种群株高($P < 0.05$),贡献率分别为 45.1% 和 46.5%(图 2a,d,g)。畜圈距离显著影响鬼箭锦鸡儿和高山唐松草株高冠幅比($P < 0.05$),分别贡献 46.8% 和 40.6% 的变化(图 2c,f,i)。其中,与距畜圈 400 m 和 1200 m 相比,800 m 的高山唐松草和鬼箭锦鸡儿种群的株高、冠幅和株高/冠幅比最高。坡位及其与畜圈距离的交互作用对高山唐松草和鬼箭锦鸡儿种群的株高、冠幅和株高/冠幅比无显著影响。

2.2 放牧和地形对鬼箭锦鸡儿和高山唐松草种群密度的影响

畜圈距离显著影响高山唐松草种群密度($P < 0.001$),贡献率为 55.3%(图 3a,d),与距畜圈 400 m 和 800 m 相比,1200 m 的高山唐松草种群密度达到最高。密度比本质上反映种间动态平衡和在资源梯度下植物群落的转换过程,高山唐松草和鬼箭锦鸡儿种群密度比在距畜圈 1200 m 时显著高于 400 m 和 800 m($P < 0.05$)。地形及其与畜圈距离的交互作用对鬼箭锦鸡儿和高山唐松草种群密度无显著影响。

2.3 放牧和地形对鬼箭锦鸡儿和高山唐松草种群盖度的影响

畜圈距离和坡位分别显著影响鬼箭锦鸡儿种群盖度($P < 0.05$)。高山唐松草种群盖度在距畜圈 1200 m 时显著高于 400 m 和 800 m($P < 0.05$),而鬼箭锦鸡儿种群盖度在距畜圈 800 m 时显著高于 400 m 和 1200 m($P < 0.05$),同时鬼箭锦鸡儿种群盖度与环境变化显著相关,坡下的鬼箭锦鸡儿种群盖度显著高于坡中和坡上($P < 0.05$),说明鬼箭锦鸡儿存在一定的环境依赖。盖度比体现植被的空间占据能力和种间关系,在距畜圈 1200 m 时盖度比显著高于 400 m 和 800 m($P < 0.05$)。

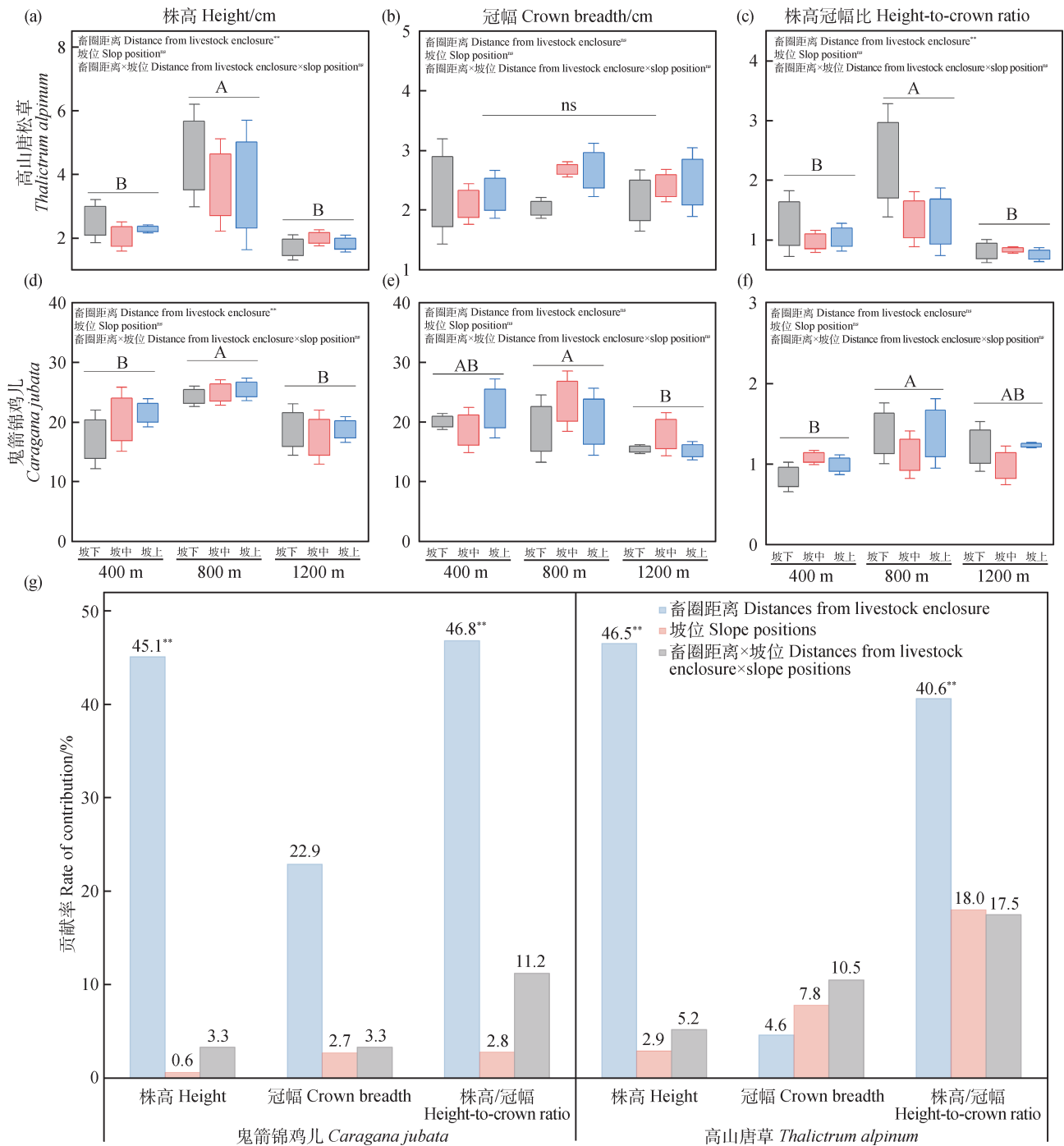


图2 放牧和地形对鬼箭锦鸡儿和高山唐松草株高、冠幅和株高冠幅比影响(a-f);放牧和地形及其交互作用对鬼箭锦鸡儿和高山唐松草株高、冠幅和株高冠幅比的贡献率(g-i)

Fig. 2 The influence of grazing and topography on the plant height, crown breadth and height-to-crown ratio of *Caragana jubata* and *Thalictum alpinum* (a-f); The contribution rate (g-i) of grazing and topography and their interaction to the plant height, crown width and height-to-crown ratio of *Caragana jubata* and *Thalictum alpinum*

注:大写字母代表不同畜圈距离下差异显著($P < 0.05$);不同小写字母代表不同坡位差异显著($P < 0.05$);误差线为标准差($n = 27$)。下同
 Note: Capital letters indicate significant differences ($P < 0.05$) under different distance from livestock enclosure; different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among different slope positions. Error bars represent standard deviation ($n = 27$ quadrats). The same as below

2.4 放牧和地形对两种植物竞争强度的影响

Pianka 指数范围在 0 到 1 之间,值越高表示生态位重叠程度越大,根据 Pianka 生态位重叠指数分

析,鬼箭锦鸡儿与高山唐松草的生态位重叠程度受到地形位置与距畜圈距离的共同影响。坡下与坡上在距畜圈 800 m 和 1200 m 处重叠程度较高,而坡

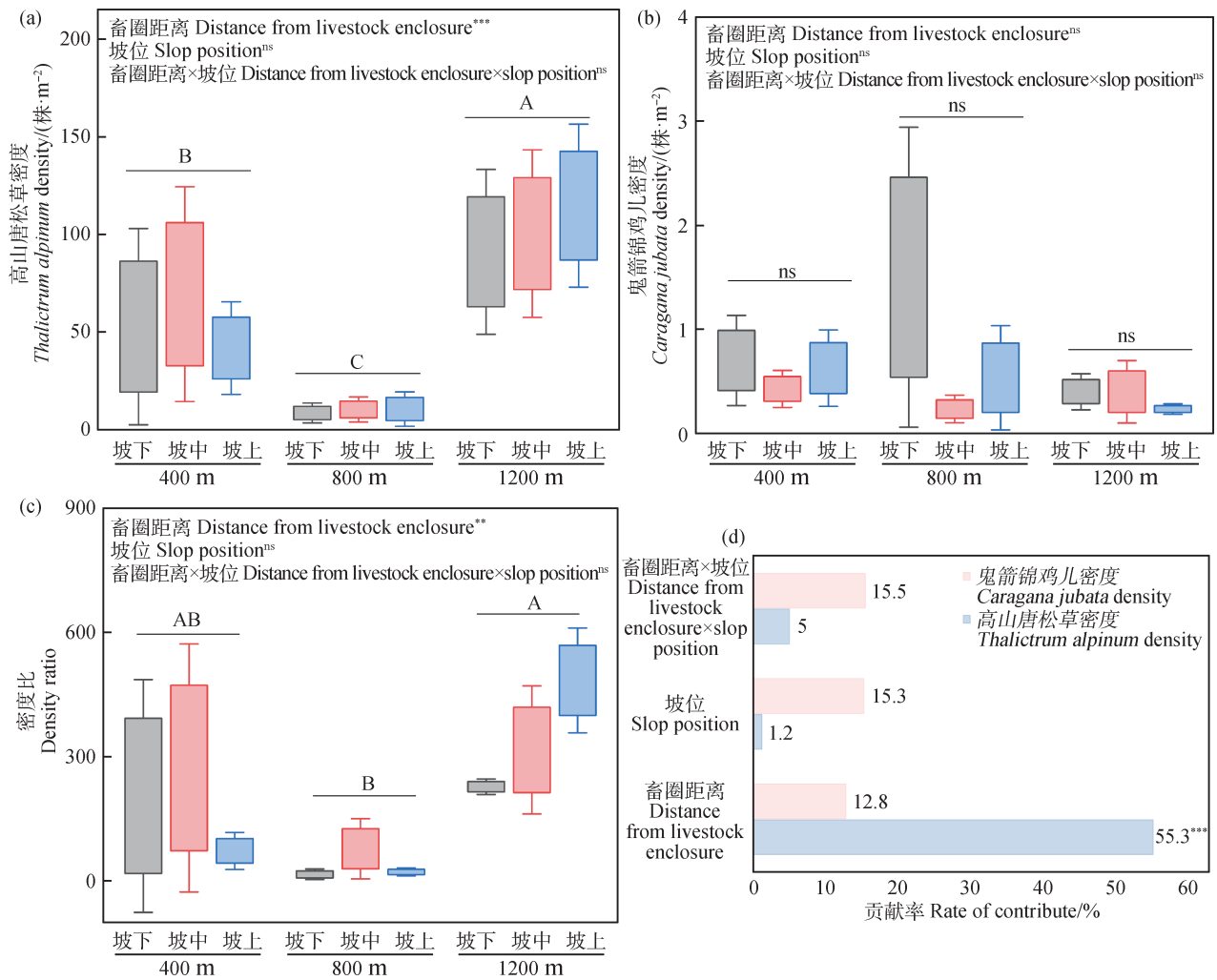


图 3 放牧和地形对鬼箭锦鸡儿和高山唐松草种群密度及其密度比影响(a-c);放牧和地形及其交互作用对鬼箭锦鸡儿和高山唐松草密度的贡献率(d)

Fig. 3 The influence of grazing and topography on the density and density ratio of *Caragana jubata* and *Thalictum alpinum* (a-c); The contribution rate of grazing and topography and their interaction to the density of *Caragana jubata* and *Thalictum alpinum* (d)

中在距畜圈 1200 m 时重叠最大。株高重叠度在坡下与坡上随畜圈距离增加趋于上升,坡中则在距畜圈 1200 m 时较低;冠幅重叠度在坡下与坡上在距畜圈 800 m 最大;密度重叠度在坡下呈“高-低-高”波动,坡中在距畜圈 1200 m 时最大,坡上在距畜圈 800 m 时最高;盖度重叠度在坡下距畜圈 800 m 处最高,坡中和坡上在距畜圈 1200 m 处最大,反映高山唐松草和鬼箭锦鸡儿种群在不同坡位和畜圈距离下表现出具有差异的生态位重叠格局。

2.5 放牧和地形对种群-群落关系的影响

高山唐松草和鬼箭锦鸡儿的种群株高、冠幅、密度对群落盖度均有显著影响,但鬼箭锦鸡儿的解释度为比高山唐松草的解释度高 22.3%(表 1,表 2,

$P < 0.05$)。高山唐松草的群落盖度($P < 0.05$)和种群密度($P < 0.01$)达到显著水平,其中群落盖度的模型解释度为 35.3%,种群密度的解释度为 25.1%,表明群落盖度受高山唐松草种群特征的影响较为明显。而鬼箭锦鸡儿群落盖度的解释度为 57.6%($P < 0.01$),鬼箭锦鸡儿种群的株高、密度和重要值的解释度为 15.5%($P < 0.05$)、15.9%($P < 0.05$)和 47%($P < 0.001$)。表明高山唐松草种群和鬼箭锦鸡儿种群的生长会影响群落盖度,而其种群密度受群落盖度的影响较大;而鬼箭锦鸡儿种群的株高、密度和重要值均显著受群落盖度的影响,反映出两种植物在群落结构中的生态作用存在差异。

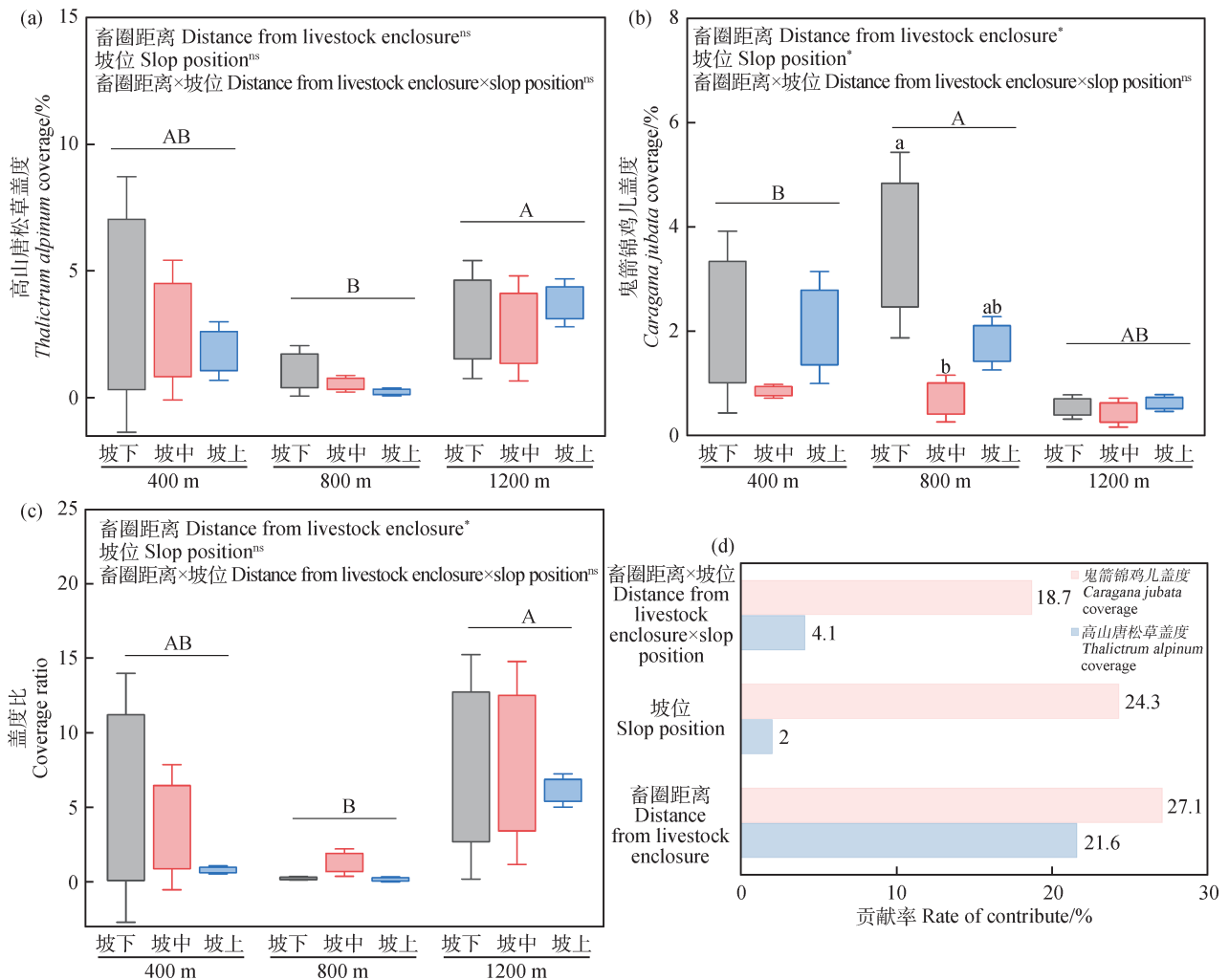


图4 放牧和地形对鬼箭锦鸡儿和高山唐松草盖度及其盖度比影响(a-c);放牧和地形及其交互作用对鬼箭锦鸡儿和高山唐松草盖度的贡献率(d)

Fig. 4 The influence of grazing and topography on the coverage and coverage ratio of *Caragana jubata* and *Thalictum alpinum* (a-c); The contribution rate of grazing and topography and their interaction to the grass coverage of *Caragana jubata* and *Thalictum alpinum* (d)

2.6 放牧和地形对高山唐松草和鬼箭锦鸡儿的作用机制

结构方程模型结果显示,放牧和地形因子分别解释了高山唐松草和鬼箭锦鸡儿种群重要值变异的84%和7.6%(图6)。对于高山唐松草,畜圈距离与植株密度呈显著正相关(路径系数=0.325, $P<0.01$),但与种群重要值呈显著负相关(路径系数=-0.183, $P<0.05$);坡位对其生长无显著影响。群落总盖度受高山唐松草重要值(路径系数=0.361, $P<0.05$)和密度(路径系数=0.415, $P<0.01$)的直接正向调控。对于鬼箭锦鸡儿,畜圈距

离与种群冠幅(路径系数=-0.367, $P<0.05$)和盖度(路径系数=-0.233, $P<0.05$)均呈显著负相关;冠幅与株高呈显著正相关(路径系数=0.368, $P<0.05$),密度对盖度具有极显著的正向效应(路径系数=0.820, $P<0.001$)。群落总盖度受鬼箭锦鸡儿重要值(路径系数=0.602, $P<0.001$)和株高(路径系数=0.269, $P<0.05$)的直接影响。综上,两种植物对放牧干扰的响应策略存在显著差异:高山唐松草依赖密度补偿维持种群,而鬼箭锦鸡儿在近畜圈处表现出更强的生长优势。



图 5 放牧和地形干扰下鬼箭锦鸡儿和高山唐松草种群的 **Pianka** 生态位重叠指数

Fig. 5 The Pianka ecological niche overlap index of *Caragana jubata* and *Thalicttrum alpinum* populations under grazing and topography disturbance

注: O_{PH} 、 O_{CD} 、 O_{PD} 、 O_{PC} , 分别为以株高、冠幅、密度、盖度为生态位资源维度得到的 **Pianka** 生态位重叠指数。 O , O_{PH} 、 O_{CD} 、 O_{PD} 和 O_{PC} 的均值
Note: O_{PH} , O_{CD} , O_{PD} , and O_{PC} , These are the Pianka niche overlap indices obtained from the ecological niche resource dimensions of plant height, crown width, density, and coverage, respectively. O , The average values of O_{PH} , O_{CD} , O_{PD} and O_{PC}

表 1 高山唐松草种群-群落关系

Table 1 Population-community relationship of *Thalicttrum alpinum*

指标 Indicator	方程 Equation	P	R ²
群落盖度 Community coverage	0.345IV+0.423P-0.071D-0.082H	0.041	0.40
株高 Height	-0.164G	0.413	0.027
冠幅 Crown Breadth	-0.047G	0.817	0.002
密度 Density	-0.501G	0.008	0.251
重要值 Importance value	0.361G	0.064	0.130

注: 变量已标准化, 表中系数为标准化回归系数(β)。H, D, P, IV, G 分别代表株高、冠幅、密度、种群重要值和群落盖度 (* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$)
Note: Variables have been standardized, and the coefficients in the table are standardized regression coefficients (β). H, D, P, IV, G. They respectively represent plant height, crown breadth, density, important value and community coverage (* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$)

表 2 鬼箭锦鸡儿种群-群落关系

Table 2 Population-community relationship of *Caragana jubata*

指标 Indicator	方程 Equation	P	R ²
群落盖度 Community Coverage	0.301H-0.096D+0.137P+0.588IV	0.001	0.576
株高 Height	0.394G	0.042	0.155
冠幅 Crown Breadth	0.006G	0.976	0.000
密度 Density	0.398G	0.04	0.159
重要值 Importance value	0.685G	0.000	0.470

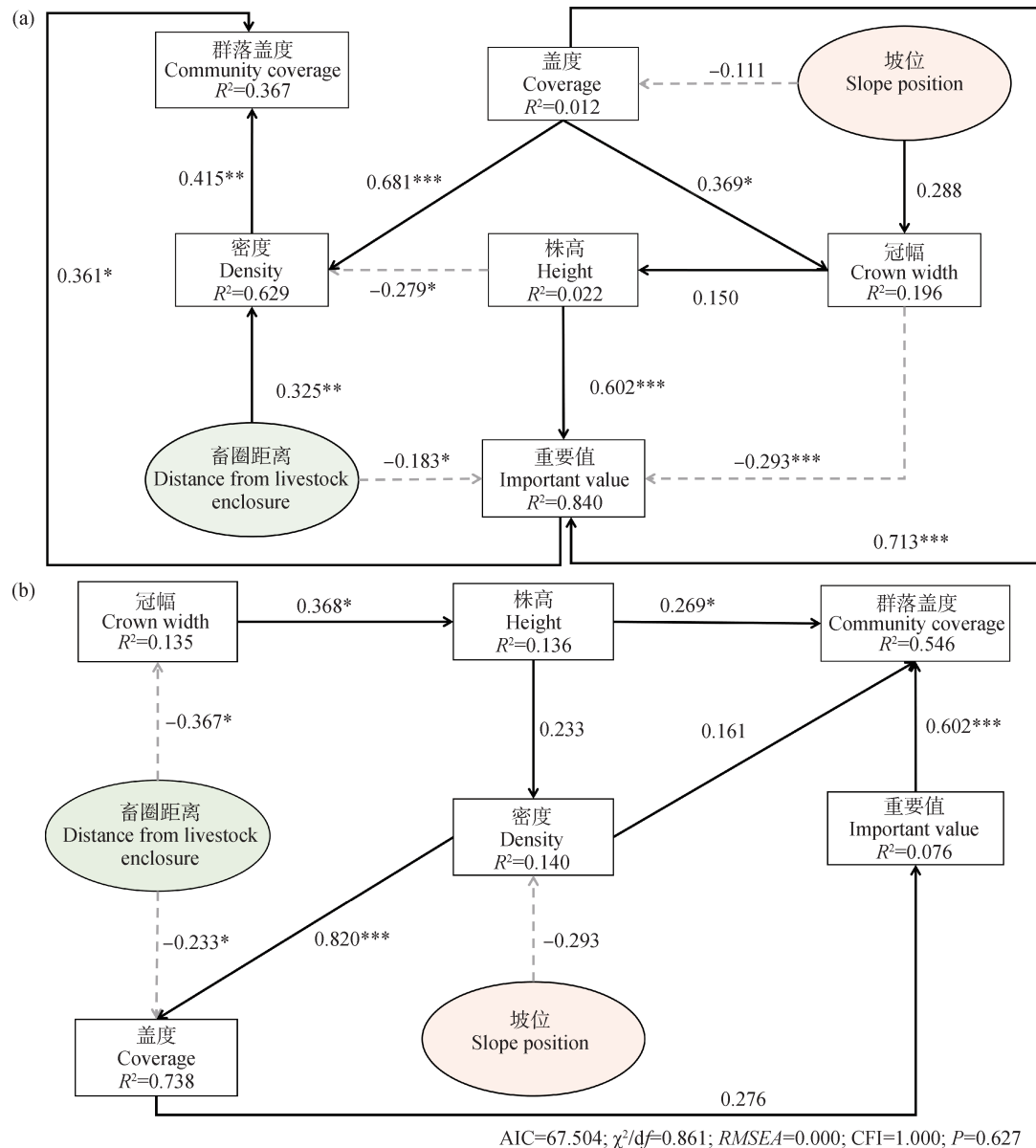


图6 放牧和地形对高山唐松草(a)和鬼箭锦鸡儿(b)作用的结构方程模型(黑色实线和灰色虚线表示正路径和负路径(* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$),与箭头相关的值表示标准化路径系数, R^2 表示模型解释的方差)

Fig. 6 Structural equation models of the effects of grazing and topography on *Thalictrum alpinum* (a) and *Caragana jubata* (b) (black solid lines and gray dotted lines represent positive paths and negative paths (* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$), values related to the arrows represent standardized path coefficients, and R^2 represents the variance of model interpretation)

3 讨论

3.1 放牧和地形对种群生长的影响

放牧促进植物形成空间异质性^[33],地形直接影响植物生长条件而影响其分布格局^[34],两者共同塑造了高寒灌丛种群生长差异。放牧直接影响植被的株高、冠幅、密度和盖度,在畜圈距离梯度下,鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)与高山唐松草(*Thalictrum alpinum*)的功能性状(株高、冠幅)及株高冠幅比均在800 m处呈现峰值,这一空间格局证实中度干扰假

说^[35],家畜采食削弱高山唐松草对资源的竞争压力,为耐牧灌木-鬼箭锦鸡儿提供了生态位释放的空间,在坡位塑造的微气候梯度下,灌木得益于比草本更长的物候期,进而在生长季初期与末期形成物候间隙,从而在这些关键阶段分配到更多资源^[36]。鬼箭锦鸡儿作为豆科灌木,其强大的固氮功能会提高高寒草原土壤养分^[37],家畜活动进一步促进了灌丛的聚集生长,从而在一定程度上改变了群落的物种组成和结构,同时改变土壤的空间资源分布格局^[38],形成“沃岛效应”^[39],促进灌木的生长和扩张^[40]。在

400 m放牧区可能通过匍匐生长避免被家畜采食,在800 m通过可能高度生长获取更多光资源,而1200 m可能转向水平扩展;鬼箭锦鸡儿株高冠幅比随畜圈距离扩大持续上升,体现耐受策略,可能主要依赖物理防御降低采食代价。地形因子又进一步调控资源分配策略,鬼箭锦鸡儿通常具深根系,与浅根的高山唐松草形成垂直生态位分离,从而减少水分竞争,增强共存可能性。草本植物主要依赖浅层土壤水,而灌木凭借发达根系在水分获取上更具灵活性^[41],随着坡位的不断提高,相关性状呈现下降趋势^[42],这是由于坡位作为地形因子,影响着植被所必须的生长条件,而降雨等自然因素,在坡位不断提高的情况下,土壤养分在雨水的冲刷下难以积累^[43],导致位于下坡位的土壤养分、水分要高于上坡位^[44],更加有利于喜湿、喜肥、耐阴的浅根草本生长,而上坡位相比较下坡位,其温度高、水分低、养分低,更适合根系深、耐旱、耐瘠薄的灌木生长。坡位的改变也与植物生活型的转变息息相关^[45],不同坡位所对应植物生长的水养条件也有所差异,草本植物的生活周期短,扩散力和适应能力相对较高,而灌丛的更多受物种和生境多方面的影响^[46]。

3.2 放牧和地形对种群-群落关系的影响

草地植被的相关功能性状与草地的利用方式密切相关,家畜的选择性采食和践踏改变了植物的生长繁殖和分布^[47],在家畜活动密集的区域,家畜的采食践踏行为明显影响植物群落结构,降低了植被的盖度,密度和株高^[48]。在距畜圈400 m处是家畜活动密集区,家畜通过采食践踏等降低高山唐松草高度,打破了植物顶端生长优势而刺激次生生^[49],同时家畜排泄的粪尿在草地对植被形成遮蔽,故而草本植物为了抵御放牧干扰和资源相对缺少的情况,植物的生长趋势更倾向于矮小化的避牧响应策略来进行超补偿性生长^[50],从而增加群落盖度,减少草地的裸露度,有助于养分和水分的储存;灌木鬼箭锦鸡儿凭借物理防御(枝刺、木质化)受采食影响较小,随干扰减弱其生长潜力逐步释放^[51]。放牧活动通过家畜采食、践踏等行为重构环境资源分配格局,而地形梯度则调控资源可利用性与微生境异质性,本研究表明,高山唐松草与鬼箭锦鸡儿的生态位重叠动态呈现多维度分异,在400 m放牧距离下,两物种密度和冠幅生态位重叠度达最低值,反映适度干扰促进种群更新空间分化,而在

1200 m放牧距离下,其生态位重叠度均提高;两物种生态位沿坡位上升,坡下以盖度生态位分化为主,坡中表现为密度生态位分离,坡上则突出冠幅生态位,放牧干扰会创造短暂的“生态位空缺”,而地形异质性(如坡位)则进一步细化了这些空缺资源的空间分布,鬼箭锦鸡儿与高山唐松草通过差异化的资源利用策略来重塑群落的生长格局^[52],揭示地形-放牧交互作用通过资源竞争轴筛选机制诱导多维生态位分化。

放牧对植物群落的影响可以通过生态位重叠指数来衡量^[53],这些由放牧驱动的种群结构和种间关系变化,深刻影响了群落水平的多样性格局,且这种影响具有尺度依赖性和物种特异性^[54];坡位进一步强化了这种物种特异性作用,坡下湿润肥沃区的环境极大地增强了浅根性的高山唐松草对水分养分的获取能力及其竞争势,从而放大了其对群落多样性的影响力^[55];坡上干旱瘠薄区的环境恰恰更有利于深根性的鬼箭锦鸡儿发挥其适应性优势,其深根系能有效利用深层水分养分,冠层能高效截获光照,枝条能截留降水^[56],这些使灌木下方形成的不仅聚集养分水分,更调控了光资源分布,在灌丛冠层下创造了相对荫蔽湿润的微生境,显著促进了特定耐阴物种的生存,从而增加了微生境多样性,对整体群落多样性有积极贡献^[57]。放牧会在一定程度上改变土壤各种组分^[58-59],而地形影响着土壤的发育和养分的重新分配,同时家畜对草原植物的采食和践踏,破坏了坡地的保护层并且加剧了土壤结构的变化^[60],坡地还影响家畜的排泄和放牧行为^[61],进而影响草地种群的变化^[62]。放牧作为草原主要利用方式之一,引发生态位重组^[63],这一过程体现了植被-家畜反馈循环,即家畜通过选择性采食改变了植物性状与竞争平衡,进而反馈于群落结构^[64],而坡位作为地形因子会间接使群落发育结构出现上升、下降和无明显作用等^[65],结构方程模型进一步量化了这种关系,明确显示放牧对种群特征的解释率远高于地形,确立了放牧在调控“种群-群落”关系中的主导地位。

4 结论

本研究通过畜圈距离代表放牧强度,探讨了放牧干扰和地形变化对祁连山高寒灌丛草甸指示种高山唐松草和鬼箭锦鸡儿的影响,阐明了高寒灌丛

优势物种对干扰的响应规律。放牧是改变灌丛植物形态与种群格局形成的关键;地形(坡位)通过将资源再分配形成小生境差异,进一步强化放牧对种群-群落之间格局转变;放牧和地形两者在高寒灌丛格局形成中缺一不可,放牧通过改变灌木和草本生长性状促使二者形成不同策略。因此,控制放牧强度是维持平衡的关键,为畜圈空间布局优化及放牧生态系统监测提供了科学依据。

参考文献

- [1] 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
- [2] 宋伟江,苏纪帅,张梦迪,等. 中国北方草地植物补偿性生长与合理放牧强度:基于放牧实验的整合分析[J]. 科学通报,2023,68(11):1330-1342
SONG W J, SU J S, ZHANG M D, et al. Plant compensatory growth and optimal grazing intensity of grasslands in northern China: A meta-analysis of grazing experiments [J]. Chinese Science Bulletin, 2023, 68(11): 1330-1342
- [3] JAMES M B, JOE F, MARK J S, et al. A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment [J]. Journal of Applied ecology, 2001, 38(2): 253-267
- [4] 费璇,锁才序,向双,等. 青藏东缘高寒草甸植物群落结构及功能群特征对长期季节放牧的响应[J]. 草地学报,2022,30(8):1954-1963
FEI X, SUO C X, XIANG S, et al. Responses of plant community structure and functional group characteristics to long-term seasonal grazing in an alpine meadow on eastern Qinghai-Tibet Plateau[J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(8): 1954-1963
- [5] DUAN H C, QI Y, KANG W P, et al. Seasonal variation of vegetation and its spatiotemporal response to climatic factors in the Qilian Mountains, China[J]. Sustainability, 2022, 14(9): 4926
- [6] 景媛媛,徐长林,鱼小军. 牦牛放牧活动范围对高寒草甸冷季牧场植被群落结构和土壤理化性质的影响[J]. 草原与草坪,2024,44(4):54-63
JING Y Y, XU C L, YU X J. The effect of grazing yak's activity range on vegetation community structure and soil physicochemical characteristics in cold season pasture of alpine meadow [J]. Grassland and Turf, 2024, 44(4): 54-63
- [7] 边金霞,牛小霞,陈娟,等. 窝圈距离影响高寒草甸植物群落结构和土壤养分空间分布[J]. 草业科学,2024,41(9):2003-2011
BIAN J X, NIU X X, CHEN J, et al. Nest circle distance affects plant community structure and spatial distribution of soil nutrients in alpine meadows[J]. Pratacultural Science, 2024, 41(9): 2003-2011
- [8] 孙会,赵允格,刘广亮,等. 放牧强度对黄土丘陵区草地植物群落特征的影响[J]. 草地学报,2022,30(4):810-817
SUN H, ZHAO Y G, LIU G L, et al. Effects of grazing intensity on the grassland vegetation community characteristics in the hilly Loess Plateau Region [J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(4): 810-817
- [9] WANG R H, PENG Q, ZHANG W D, et al. Ecohydrological service characteristics of Qilian Mountain ecosystem in the next 30 years based on scenario simulation[J]. Sustainability, 2022, 14(3): 1819
- [10] 赵凌平,白欣,谭世图,等. 不同年限封育对黄土高原典型草原地上植被的影响[J]. 草业科学,2018,35(1):27-35
ZHAO L P, BAI X, TAN S T, et al. Effect of different enclosure durations on aboveground vegetation in typical steppe on Loess Plateau [J]. Pratacultural Science, 2018, 35(1): 27-35
- [11] 王蕾,许冬梅,张晶晶. 封育对荒漠草原植物群落组成和物种多样性的影响[J]. 草业科学,2012,29(10):1512-1516
WANG L, XU D M, ZHANG J J. Effects of enclosure on composition of plant community and species diversity of desert steppe [J]. Pratacultural Science, 2012, 29(10): 1512-1516
- [12] 潘笑笑,刘秉儒,牛宋芳,等. 围封年限对荒漠草原群落结构及物种多样性的影响[J]. 贵州农业科学,2018,46(7):95-99
PAN X X, LIU B R, NIU S F, et al. Effects of enclosure years on community structure and species diversity of desert grassland [J]. Guizhou Agricultural Sciences, 2018(7): 95-99
- [13] XU H W, WANG X K, QU Q, et al. Variations and factors characterizing ecological niches of species in a stable grassland plant community [J]. Ecological Indicators, 2021, 128: 107846
- [14] ZHANG F, BENNETT J A, ZHANG B, et al. Cessation of grazing stabilizes productivity through effects on species asynchrony and stability of shrub/semi-shrub plants in arid grasslands [J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2023 (348): 108411
- [15] WANG W, KANG Y, LIU M, et al. Shrub encroachment in alpine meadows facilitates soil carbon and nitrogen storage by redistributing soil water [J]. Catena, 2025(256): 109061
- [16] 王乐,牟溥,王天明. 地形对温带密林下灌草层地上生物量分异的影响——以东北虎豹国家公园为例[J]. 广西植物,2024,44(8):1512-1523
WANG L, MOU P, WANG T M. Impacts of topography on spatial variability of temperate understory biomass in closed forest: a case study of Northeast China Tiger and Leopard National Park [J]. Guihaia, 2024, 44(8): 1512-1523
- [17] 吕自立,刘彬,常凤,等. 巴音布鲁克高寒草甸植物功能多样性与生态系统多功能性关系沿海拔梯度的变化[J]. 植物生态学报,2023,47(6):822-832
LÜ Z L, LIU B, CHANG F, et al. Relationship between plant functional diversity and ecosystem multifunctionality in Bayanbulak alpine meadow along an altitude gradient [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2023, 47(6): 822-832
- [18] 李芹,容丽,王敏. 地形对喀斯特山地植物物种多样性及分布格局的影响[J]. 水土保持通报,2019,39(6):27-34
LI Q, RONG L, WANG M. Effects of topography on diversity

- and distribution pattern of plant species in karst mountains area[J]. Bulletin of Soil and Water Conservation, 2019, 39(6): 27-34
- [19] MA Y R, GUAN Q Y, SUN Y F, et al. Three-dimensional dynamic characteristics of vegetation and its response to climatic factors in the Qilian Mountains[J]. Catena, 2022, 208: 105694
- [20] 冯星星, 陈清. 草原生态系统影响草本-灌木竞争的主要因素[J]. 中国草地学报, 2024, 46(8): 137-148
- FENG X X, CHEN Q. Drivers grass-shrub competition in grassland ecosystems[J]. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(8): 137-148
- [21] 张璞进, 黄建辉, 木兰, 等. 氨水添加对放牧背景下荒漠草原生产力的影响[J]. 生态学报, 2022, 42(13): 5458-5470
- ZHANG P J, HUANG J H, MU L, et al. Influence of nitrogen and water addition on the primary productivity of *Stipa breviflora* in a desert steppe under different grazing intensities[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(13): 5458-5470
- [22] 王军锋, 张丽华, 赵锐锋, 等. 荒漠草原区不同生活型植物生长对降水变化的响应[J]. 应用生态学报, 2020, 31(3): 778-786
- WANG J F, ZHANG L H, ZHAO R F, et al. Responses of plant growth of different life-forms to precipitation changes in desert steppe[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(3): 778-786
- [23] 高璐鑫, 兰天元, 赵志霞, 等. 中国中亚热带北部灌丛群落植物空间周转及其驱动因素[J]. 植物生态学报, 2022, 46(11): 1411-1421
- GAO L X, LAN T Y, ZHAO Z X, et al. Spatial turnover of shrubland communities and underlying factors in northern mid-subtropical China[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(11): 1411-1421
- [24] 王贝贝, 周淑琴, 荆耀栋, 等. 山西省植被物候时空变化以及地形对物候的影响[J]. 生态学杂志, 2021, 40(6): 1839-1848
- WANG B B, ZHOU S Q, JING Y D, et al. Temporal-spatial variations of vegetation phenology and the influence of topography on phenology in Shanxi Province[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(6): 1839-1848
- [25] 肖翔, 格日才旦, 侯扶江. 青藏高原放牧和地形对高寒草甸群落 α 多样性和土壤物理性质的影响[J]. 草业科学, 2019, 36(12): 3041-3051
- XIAO X, GE R, HOU F J. Effects of grazing and topography on α diversity and physical properties of the soil of alpine meadow communities in the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Pratacultural Science, 2019, 36(12): 3041-3051
- [26] 李营, 赵小蓉, 李贵桐, 等. 内蒙古典型草原不同地形单元放牧对土壤微生物量磷及磷酸酶活性的影响[J]. 生态学报, 2022, 42(10): 4137-4149
- LI Y, ZHAO X R, LI G T, et al. Effect of grazing on soil microbial biomass phosphorus and phosphatase activities on different topographic unit of a typical steppe[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(10): 4137-4149
- [27] HOWISON R A, OLFF H, VAN DE KOPPEL J, et al. Biotically driven vegetation mosaics in grazing ecosystems: the battle between bioturbation and biocompaction[J]. Ecological Monographs, 2017, 87(3): 363-378
- [28] 侯帅君, 王迎新. 马鹿夏季放牧对祁连山草原群落多样性的影响[J]. 草业学报, 2020, 29(10): 206-210
- HOU S J, WANG Y X. Summer grazing of red deer effects on plant diversity of alpine grassland on Qilian Mountain[J]. Acta Pratacultural Sinica, 2020, 29(10): 206-210
- [29] 任继周. 草地农业生态学[M]. 北京: 中国农业出版社, 1995: 51-84
- REN J Z. Grassland Agroecology[M]. Beijing: China Agriculture Press, 1995: 51-84
- [30] 刘金鑫, 宫渊波, 左琴, 等. 山地牧道与植被空间异质性研究评述[J]. 草业学报, 2012, 21(1): 254-261
- LIU J X, GONG Y B, ZUO Q, et al. A review of mountain grazing-paths and vegetationspatial heterogeneity [J]. Acta Pratacultural Sinica, 2012, 21(1): 254-261
- [31] 卢纹岱, 朱红兵. SPSS统计分析[M]. 5版. 北京: 电子工业出版社, 2015: 286-301
- LU W D, ZHU H B. SPSS Statistical Analysis[M]. 5th ed. Beijing: Publishing House of Electronics Industry, 2015: 286-301
- [32] SHIPLEY B. The AIC model selection method applied to path analytic models compared using a d-separation test[J]. Ecology, 2013, 94(3): 560-564
- [33] 张荣, 余飞燕, 周润惠, 等. 坡向和坡位对四川夹金山灌丛群落结构与物种多样性特征的影响[J]. 应用生态学报, 2020, 31(8): 2507-2514
- ZHANG R, YU F Y, ZHOU R H, et al. Effects of slope position and aspect on structure and species diversity of shrub community in the Jiajin Mountains, Sichuan Province, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(8): 2507-2514
- [34] 王梓晗, 吕世杰, 王忠武, 等. 荒漠草原春季休牧后优势种群重要值与物种多样性的关联性分析[J]. 中国草地学报, 2025, 47(1): 45-53
- WANG Z H, LYU S J, WANG Z W, et al. Correlation analysis between the important value of dominant population and species diversity after spring rest grazing in desert steppe[J]. Chinese Journal of Grassland, 2025, 47(1): 45-53
- [35] 秦浩, 李蒙爱, 高劲, 等. 芦芽山不同海拔灌丛土壤细菌群落组成和多样性研究[J]. 生态环境学报, 2023, 32(3): 459-468
- QIN H, LI M G, GAO J, et al. Composition and diversity of soil bacterial communities in shrub at different altitudes in luya mountain[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2023, 32(3): 459-468
- [36] FAN Y, LI X Y, HUANG H, et al. Does phenology play a role in the feedbacks underlying shrub encroachment?[J]. Science of The Total Environment, 2018, 657(20): 1064-1073
- [37] YANG W, QU G, KELLY A R, et al. Positive effects of leguminous shrub encroachment on multiple ecosystem functions of alpine meadows and steppes greatly depended on increasing soil nutrient[J]. Catena, 2024(236): 107745
- [38] 李月飞, 陈林, 李学斌, 等. 荒漠草原灌丛沃岛的结构特征和生态效应[J]. 草业科学, 2018, 35(10): 2327-2335

- LI Y F, CHEN L, LI X B, et al. Structural characteristics and ecological effects of a shrub-fertile island in a desert steppe[J]. *Pratacultural Science*, 2018, 35(10): 2327-2335
- [39] 刘奕吟, 丁婧祎. 中国草地灌丛化研究进展[J]. *中国草地学报*, 2025, 47(4): 127-141
- LIU Y Y, DING J Y. Research progress on shrub encroachment in China[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2025, 47(4): 127-141
- [40] 张西, 叶茂, 陈维龙, 等. 地形对阿尔泰山草地植物群落物种多样性的影响[J]. *中国草地学报*, 2024, 46(7): 57-71
- ZHANG X, YE M, CHEN W L, et al. Influence of topography on species diversity of grassland plant communities in the Altai Mountains[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2024, 46(7): 57-71
- [41] AKASH TARIQ, GAOY J, ZENG F J, et al. Guardians of arid lands: deep-rooted defense against desertification and climate change[J]. *Trends in Plant Science*, 2026, 31(3): 295-312
- [42] 乔欧盟, 陈璋. 矿区不同类型生态护坡工程植物多样性对环境因子的响应[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(3): 742-748
- QIAO O M, CHEN Z. Plant diversity on different types of slope ecological engineering and its responses to environmental factors in mining areas[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(3): 742-748
- [43] 王文虎, 王世林, 梁国玲, 等. 坡向和坡位对祁连山高寒灌丛植物群落多样性的影响[J]. *草业学报*, 2025, 34(1): 17-28
- WANG W H, WANG S L, LIANG G L, et al. Effects of slope categories of differing aspect and position on plant community diversity in alpine shrubland in the Qilian Mountains[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(1): 17-28
- [44] 孙岩, 何明珠, 王立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(7): 2425-2433
- SUN Y, HE M Z, WANG L. Effects of precipitation control on plant diversity and biomass in a desert region[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(7): 2425-2433
- [45] 肖元明, 杨路存, 聂秀青, 等. 坡位对高寒灌丛群落谱系多样性和谱系结构的影响[J]. *生态学报*, 2019, 38(6): 1611-1619
- XIAO Y M, YANG L C, NIE X Q, et al. Effects of slope position on phylogenetic diversity and structure of alpine shrub community[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(6): 1611-1619
- [46] 曹嘉瑜, 刘建峰, 袁泉, 等. 森林与灌丛的灌木性状揭示不同的生活策略[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(7): 715-729
- CAO J Y, LIU J F, YUAN Q, et al. Traits of shrubs in forests and bushes reveal different life strategies[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(7): 715-729
- [47] 刘玉祯, 孙彩彩, 刘文亭, 等. 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[J]. *生态学报*, 2022, 42(18): 7529-7540
- LIU Y Z, SUN C C, LIU W T, et al. Response of keystone species changes in alpine grassland plant communities to different herbivore assemblage grazing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(18): 7529-7540
- [48] 江康威, 张青青, 王亚菲, 等. 放牧干扰下天山北坡中段植物功能群特征及其与土壤环境因子的关系[J]. *植物生态学报*, 2024, 48(6): 701-718
- JIANG K W, ZHANG Q Q, WANG Y F, et al. Characteristics of plant functional groups and the relationships with soil environmental factors in middle part of northern slope of Tianshan Mountains under different grazing intensities[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2024, 48(6): 701-718
- [49] 韩大勇, 杨允菲, 张维, 等. 刈割强度与频率模拟大型草食动物采食对披碱草补偿生长的影响[J]. *生态学报*, 2026, 46(1): 582-592
- HAN D Y, YANG Y F, ZHANG W, et al. Impact of cutting time and intensity simulating large herbivore grazing on compensatory growth of *Elymus dahuricus*[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2026, 46(1): 582-592
- [50] 张艳芬, 杨晓霞, 董全民, 等. 牦牛和藏羊混合放牧对放牧家畜采食量和植物补偿性生长的影响[J]. *草地学报*, 2019, 27(6): 1607-1614
- ZHANG Y F, YANG X X, DONG Q M, et al. Effects of Mixed Grazing of Yak and Tibetan Sheep on Feed Intake of Grazing Livestock and Plant Compensation Growth[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(6): 1607-1614
- [51] 杨勇, 刘爱军, 李兰花, 等. 不同干扰方式对内蒙古典型草原植物种组成和功能群特征的影响[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(3): 794-802
- YANG Y, LIU A J, LI L H, et al. Effects of different disturbance types on plant species composition and functional group characteristics of typical steppe in Inner Mongolia, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2016, 27(3): 794-802
- [52] CANALS R M, MÚGICA L, DURÁN M, et al. Restorative pyric herbivory practices in shrub-encroached grasslands enhance nutrient resource availability and spatial heterogeneity[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2024 (372): 109072
- [53] 米雨晴, 许宏斌, 张雷, 等. 围封对内蒙古荒漠草原植被生态位及种间联结性的影响[J]. *草地学报*, 2026, 34(3): 1007-1016
- MI Y Q, XU H B, ZHANG L, et al. The impact of enclosure on vegetation ecological niche and interspecific linkage in Inner Mongolian desert steppe[J]. *Acta Agrestia Sinica* 2026, 34(3): 1007-1016
- [54] 李黎, 李丹, Johannes MHKNOPS, 等. 牧场与样方尺度下放牧强度测量及其对青藏高原可持续畜牧业发展的影响[J]. *生态学报*, 2025, 45(10): 4952-4962
- LI L, LI D, MHKNOPS J, et al. Assessing grazing intensity at pasture and quadrat scales for sustainable pastoralism on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(10): 4952-4962
- [55] 李庆, 高素改, 张春来, 等. 内蒙古草地变化过程中气候变化和人类活动的相对作用评估[J]. *地理与地理信息科学*, 2019, 35(3): 99-104

- LI Q, GAO S G, ZHANG C L, et al. Assessment of the impacts of climate change and human activities on the dynamic grassland change in Inner Mongolia[J]. Geography and Geo-Information Science, 2019, 35(3):99-104
- [56] 王甜甜, 赵学琳, 兰艳, 等. 毛乌素沙地西南缘典型灌丛降雨截留特征[J]. 中国草地学报, 2021, 43(5):82-89
- WANG T T, ZHAO X L, LAN Y, et al. Rainfall interception characteristics of typical shrubs in the southwestern edge of maowusu desert[J]. Chinese Journal of Grassland, 2021, 43(5):82-89
- [57] 侯慧扬, 周建伟, 刘慧娟, 等. 草原灌丛化过程灌木-草本植物相互作用研究进展[J]. 中国草地学报, 2024, 46(5):132-141
- HOU H Y, ZHOU J W, LIU H J, et al. Advances in the study of shrub-herbs interaction of shrub encroachment in grassland[J]. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(5):132-141
- [58] 赵坤, 朱毅, 哈洁, 等. 放牧强度和地形对荒漠草原碳交换量的影响[J]. 中国草地学报, 2021, 43(12):40-46, 65
- ZHAO K, ZHU Y, HA J, et al. Effects of grazing intensity and topography on carbon exchange in desert grassland[J]. Chinese Journal of Grassland, 2021, 43(12):40-46, 65
- [59] SUN Q, JIA R, TIAN J, et al. Interplay of grazing intensity and topography on soil phosphorus dynamics in semiarid grasslands[J]. Catena, 2025(255):109072
- [60] 乌力吉. 放牧对内蒙古典型草原生态系统磷平衡的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2020:25-26
- WU L J. Effects of grazing on phosphorus balance in a typical steppe of Inner Mongolia[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2020:25-26
- [61] HOFFMANN C, FUNK R, WIELAND R, et al. Effects of grazing and topography on dust flux and deposition in the Xilingele grassland, Inner Mongolia[J]. Journal of Arid Environments, 2008, 72(5):792-807
- [62] 李文怀, 郑淑霞, 白永飞. 放牧强度和地形对内蒙古典型草原物种多度分布的影响[J]. 植物生态学报, 2014, 38(2):178-187
- LI W H, ZHENG S X, BAI Y F. Effects of grazing intensity and topography on species abundance distribution in a typical steppe of Inner Mongolia[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(2):178-187
- [63] 毕鑫, 俞天琦, 侍梦圆, 等. 放牧强度对羊草草甸草原植物群落组成及生态位的影响[J]. 草地学报, 2026, 34(2):403-414
- BI X, YU T Q, SHI M Y, et al. The influence of grazing intensity on the composition of plant communities and ecological niches in the *Leymus chinensis* meadow steppe[J]. Acta Agrestia Scinca, 2026, 34(2):403-414
- [64] GUO T T, GUO M Q, PANG Y, et al. Ungulate herbivores promote beta diversity and drive stochastic plant community assembly by selective defoliation and trampling: from a four-year simulation experiment[J]. Journal of Ecology, 2024, 112(9):1992-2006
- [65] 金一兰, 朱羚, 燕亚媛, 等. 坡位对群落系统发育多样性的影响——以锡林郭勒典型草原为例[J]. 干旱区研究, 2018, 35(2):363-369
- JIN Y L, ZHU L, YAN Y Y, et al. Effect of slope position on phylogenetic diversity of plant community a case study in the xilingol typical steppe[J]. Arid Zone Research, 2018, 35(2):363-369

(责任编辑 彭露茜)