

doi: 10.11733/j.issn.1007-0435.2026.03.023

引用格式: 吕世杰, 张帆, 刘红梅, 等. 载畜率对短花针茅种群年龄结构及生态位的影响[J]. 草地学报, 2026, 34(3): 998–1006
LÜ Shi-jie, ZHANG Fan, LIU Hong-mei, et al. The Impacts of Stocking Rate on the Age-Structure and Ecological Niche of *Stipa Breviflora* Population[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(3): 998–1006

载畜率对短花针茅种群年龄结构及生态位的影响

吕世杰¹, 张帆¹, 刘红梅^{2*}, 王静¹, 刘菊红¹, 李治国¹, 韩国栋^{1*}

(1. 内蒙古农业大学, 内蒙古呼和浩特 010018; 2. 内蒙古自治区林业科学研究院, 内蒙古呼和浩特 010010)

摘要:为探讨不同载畜率对短花针茅(*Stipa breviflora*)种群年龄结构及其生态位的影响, 研究以内蒙古乌兰察布市四子王旗短花针茅草原为研究对象, 采用单因素随机区组试验设计, 结合静态生命表、生态位宽度和生态位重叠指数进行对比分析, 得到初步结论如下: 短花针茅种群年龄结构会因载畜率变化而变化。伴随载畜率增大(适度放牧载畜率水平以下), 短花针茅种群个体由C03级(株丛径1.1~2.1 cm)向C08级(株丛径6.1~7.1 cm)方向增加, 进而保证个体达到生理寿命预期; 重度放牧导致短花针茅个体出现“破碎化”和“幼龄化”, 短花针茅各龄级死亡率均摊。适度放牧载畜率水平以下, 短花针茅中老年级生态位宽度较小, 个体间竞争强度较小; 青壮年龄级生态位重叠程度较大, 个体间竞争强度较大; 但重牧导致短花针茅个体破碎化和幼龄化的同时, 也导致其个体间竞争强度较大, 致使幼龄个体与青壮年个体竞争强度加剧。总之, 短花针茅在适度放牧载畜率水平以下, 其可通过高个体龄级(青壮龄级)向中老年级过渡来抵御放牧干扰, 但是重牧则通过中老年级个体破碎化和幼龄化来抵御放牧干扰, 进而保证种群在群落中处于绝对优势地位。

关键词: 载畜率; 短花针茅; 年龄结构; 生态位

中图分类号: S812

文献标识码: A

文章编号: 1007-0435(2026)03-0998-09

The Impacts of Stocking Rate on the Age-Structure and Ecological Niche of *Stipa Breviflora* Population

LÜ Shi-jie¹, ZHANG Fan¹, LIU Hong-mei^{2*}, WANG Jing¹, LIU Ju-hong¹, LI Zhi-guo¹, HAN Guo-dong^{1*}

(1. Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010018, China;

2. Inner Mongolia Academy of Forestry Science, Hohhot, Inner Mongolia 010010, China)

Abstract: In order to research the effects of different stocking rates on the age-structure and ecological niche of *Stipa breviflora* population, the study was conducted on the *Stipa breviflora* steppe desert in Siziwang Banner, Ulanqab City, Inner Mongolia, China. A single factor random complete block design was adopted, and a comparative analysis was conducted using static life tables, ecology niche width, and ecology niche overlap index. The results showed that the age-structure of the population of *Stipa breviflora* changed with changing in stocking rate. With an increase in stocking rate (below the level of moderate grazing stocking rate), individuals in the *Stipa breviflora* population increased from C03 level (diameter of bunch 1.1-2.1 cm) to C08 level (diameter of bunch 6.1-7.1 cm), thereby ensuring that individuals achieve their expected physiological lifespan; Heavy grazing led to “fragmentation” and “juvenilization” of individuals of *Stipa breviflora*, and the mortality rate of *Stipa breviflora* was evenly distributed among all age groups. Below the level of moderate grazing stocking rate, the ecological niche width of the middle and elderly age groups of *Stipa breviflora* was relatively small, and the competition intensity among individuals was relatively weakness; The ecological niche overlap among young and middle-aged individuals was relatively high, and there was intense competition among individuals; However, heavy grazing not only led to “aggregation” and “juvenile” of *Stipa breviflora* individuals,

收稿日期: 2025-04-10; 修回日期: 2025-07-26

基金项目: 国家自然科学基金项目(32460423, 32260352, 32160258); 林业科研能力提升项目(104004002)资助

作者简介: 吕世杰(1978-), 男, 汉族, 内蒙古赤峰人, 讲师, 主要从事应用统计及数量生态方面研究, E-mail: lshj123@163.com; *通信作者
Author for correspondence, E-mail: nmghanguodong@163.com

but also increased the intensity of competition among individuals, resulting in intensified competition between young and middle-aged individuals. In summary, *Stipa breviflora* resisted grazing disturbance by transitioning from high individual age groups (young and middle-aged) to middle and elderly groups below moderate grazing stocking rate, but heavy grazing resisted grazing disturbance by “aggregation” and “juvenile” of middle and elderly individuals, thereby ensuring that the population is in an absolute dominant position in the community.

Key words: Stocking rate; *Stipa breviflora*; Age-structure; Ecology niche

短花针茅(*Stipa breviflora*)作为典型草原向荒漠过渡的第一个荒漠草原类型的建群种,其不仅主导着植物群落的稳定性^[1],也决定着荒漠草原在放牧条件下的生产力^[2-3]。在短花针茅草原,放牧几乎是草地的唯一利用方式^[4-6],受放牧影响,密丛型禾草短花针茅株丛容易发生破碎化^[7-8];这必然导致短花针茅个体和种群结构发生变化,已有研究者认为丛生型禾草个体年龄差异主要体现在株丛大小之上^[9-10],这意味着放牧不仅改变了短花针茅个体差异,而且改变了短花针茅种群的年龄结构。

对于草地植物种群,其年龄结构能够直接反映该种群繁殖、生存和竞争能力,也反映植物种群的适应能力和稳定性^[11-12]。然而,多年生草本植物个体年龄的界定相对较难,假定短花针茅种群个体年龄差异体现在株丛大小之上^[9-10];那么较大的种群个体,其一般应该具有较强的适应能力和竞争能力,进而其会拥有较宽的生态位,这样才能保证种群个体呈现较大的株丛径;另外,重牧(或者放牧)既然能够导致株丛破碎化^[7-8],其破碎化程度或者破碎后的株丛应该划归哪一龄级结构鲜有报道,且放牧条件下的丛生禾草个体年龄差异并不与株丛大小构成联系。因此,放牧条件下短花针茅个体年龄差异是否与株丛大小相关,以及破碎化个体归属哪一龄级结构需要明确。对于丛生禾草年龄结构的划分,目前主要采用三类方法:(1)形态指标法(如株丛基径、分蘖节层数),适用于无法直接测定年龄的多年生草本,如针茅属植物常以株丛径作为年龄代用指标^[9-10];(2)分蘖结构分析法,通过追踪分蘖枝的产生顺序确定个体发育阶段^[19];(3)物候期关联法,将营养生长与生殖生长阶段转化为龄级^[11]。其中株丛径法因操作简便且在放牧研究中具有稳定性,被广泛应用于荒漠草原研究^[13]。

放牧强度显著影响丛生禾草种群年龄结构。适度放牧可促进营养更新,使种群呈“纺锤型”健康结构;而过度放牧通过物理践踏和选择性采食导致株丛破碎化,迫使种群向“幼龄化”转变,表现为幼龄个体比例激增、高龄级个体缺失^[7-8,22]。这种结构性变化可能进一步通过资源竞争影响种群生态位配置^[14]。

综上,研究以内蒙古乌兰察布市四子王旗短花针茅草原为研究对象,在放牧强度随机区组试验设计平台上,采用代表性样地取样法调查短花针茅每一个个体株丛径,结合静态生命表部分参数、生态位宽度和生态位重叠指数等研究方法,拟揭示以下几个问题:(1)载畜率变化是否导致短花针茅株年龄结构发生变化;(2)年龄较大的株丛是否具有较宽的生态位宽度;(3)短花针茅个体年龄差异是否与株丛大小构成联系,各破碎化个体归属哪一龄级。相关问题的解决,不仅可进一步明确放牧对短花针茅种群的影响,也可为荒漠草原植物群落稳定性维持和草地畜牧业可持续发展提供理论基础和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

试验区地理坐标41°47′17″N,111°53′46″E,海拔高度1450 m,行政区划属于内蒙古自治区乌兰察布市四子王旗王府一队。试验区地处中温带大陆性季风气候区,全年主要风向为北风和西北风,多年平均风速4~5 m·s⁻¹。多年平均气温3.4℃,月平均温度最高月为6—8月份,≥10℃的年积温为2200~2500℃,无霜期90~120 d。多年平均降水量299.4 mm,降水量主要集中在每年的5—9月份,占全年总降水总量的80%以上。年蒸发量约2300 mm,因此境内雨季短暂,降水稀少,空气干燥,干旱严重^[13]。

试验区属于短花针茅(*Stipa breviflora*)中温性荒漠草原,其中短花针茅为建群种,无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)和冷蒿(*Artemisia frigida*)为优势种。3个植物种群受年度和季节降水差异影响,在时间和空间分布上形成特有的自然植被景观。植被草层低矮,一般为8~15 cm,且植被较稀疏,盖度为15%~20%,种类组成较贫乏,平常年份1 m²内物种数为10种左右,雨量充沛的年份物种数可高达30余种,干旱年份物种数仅为8种左右。土壤为淡栗钙土^[13]。

1.2 试验设计

试验于2018年6月开始,采用随机区组设计,每一区组设置围封不放牧区(CK)、轻度放牧区(LG)、中度放牧区(MG)和重度放牧区(HG)4个试验处理,载畜率分别为0,0.91,1.82,2.71羊单位·[(hm²·0.5a)]⁻¹,实际放养绵羊为0只、4只、8只和12只。3个区组(block)共12个小区(plot,每个小区面积为4.4 hm²)。每年6—11月放牧,放牧管理措施为每天将家畜赶入放牧区让其自由采食,傍晚赶回畜圈饮水、补盐,放牧时间自6:00—18:00^[13]。短花针茅种群调查于2022年8月(放牧季中期)进行。在各处理区选定代表性样地(5 m×5 m),逐株测定基径(含实生苗与破碎化分株),记录平面坐标($x, y \in [0, 500]$ cm)。

1.3 取样设计

分别在不放牧区(CK)、轻度放牧区(LG)、中度放牧区(MG)和重度放牧区(HG)4个试验处理选择一个代表性重复区,然后在各代表性重复区内选择一个5 m×5 m代表性样地,在代表性样地内,测定每一株短花针茅基径(或称为株丛径,并记录相对位置,相对位置采用 x, y 平面直角坐标系进行定位, x 和 y 的取值范围均为 $[0, 500]$,单位为cm),经核算,CK、LG、MG和HG处理区分别存在970株、1365株、1491株和1699株短花针茅。

1.4 数据整理

将各处理区短花针茅株丛按照基径(株丛径)0~0.4 cm(C01),0.4~1.1 cm(C02),1.1~2.1 cm(C03),2.1~3.1 cm(C04),3.1~4.1 cm(C05),4.1~5.1 cm(C06),5.1~6.1 cm(C07),6.1~7.1 cm(C08),7.1~8.1 cm(C09),8.1~9.1 cm(C10),9.1~10.1 cm(C11),10.1~11.1 cm(C12),>11.1 cm(C13)进行划分,形成13个龄级,并统计每一个龄级内个体数,为静态生命绘制做准备^[11]。同时,将C01-C03龄级定义为幼龄龄级,将C04-C07龄级定义为青壮龄级,大于C08龄级的各个龄级,定义为中老年龄级。

将5 m×5 m代表性样地划分为25个1 m×1 m的样方,统计每一样方内各龄级短花针茅的个体数,为计算生态位宽度和生态位重叠指数做准备。

由于低龄级和高龄级个体数较少,所以进行合并,其中C01和C02龄级合并为C02龄级,C08-C13龄级合并为C08龄级,合并后的龄级为C02-C08。

1.5 数据分析

1.5.1 静态生命表参数计算 生命表相关参数如下^[12]: A_x 为 x 龄级内存活个体数; a_x 为累加后的存活数; A_{1x} (过度列,不在计算式内)为总株丛数加一后减去 a_x ; l_x 为标准化存活数, $\ln(l_x)$ 为标准化存活数的对数; d_x 为龄级间隔期内标准化死亡数; q_x 为死亡率; L_x 为 x 龄级到 $x+1$ 龄级内存活个体数; T_x 为从 x 龄级到超过 x 龄级的存活个体总数; e_x 为生命期望值; K_x 为致死率或消失率(损失度); S_x 为种群存活率; S_i 为生存率, F_i 为累积死亡率。其关系是:

$$l_x = a_x / a_0 \times 1000$$

$$d_x = l_x - l_{x+1}$$

$$q_x = d_x / l_x \times 1000$$

$$L_x = (l_x + l_{x+1}) / 2$$

$$T_x = \sum L_x$$

$$e_x = T_x / l_x$$

$$K_x = \ln(l_x) - \ln(l_{x+1})$$

$$S_x = l_{x+1} / l_x$$

$$S_i = S_{x+1} S_x$$

$$F_i = 1 - S_i$$

1.5.2 生态位宽度指数 生态位宽度指数采用Levins生态位宽度指数^[14-15],这里 B_i 为种 i 的生态位宽度; $P_{ij} = n_{ij} / N_i$,它代表短花针茅龄级 i 在第 j 个资源状态下的个体数占短花针茅所有个体数的比例, r 为样方数($r=25$)。

$$BL_i = 1 / (r \sum P_{ij}^2)$$

$$P_{ij} = n_{ij} / N_i$$

Levins生态位总宽度^[14,16]:

$$BL_i = \left(\sum (BL_i)^2 \right)^{1/2}$$

1.5.3 生态位重叠指数 生态位重叠指数计算采用简化的Morisita指数,这一指数是Horn于1966年提出的,故也称为Morisita-Horn指数^[17-18],计算式如下:

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

2 结果与分析

2.1 不同载畜率下短花针茅龄级个体以及生命期望

在不同载畜率水平下,CK处理区C04龄级(基

茎 2.1~3.1 cm)现存个体数最多,达到 509 株,占总株数(970 株)的比例高达 52.47%;在 LG 处理区 C05 龄级(基茎 3.1~4.1 cm)现存个体数最多,达到 568 株,占总株数(1365 株)的比例高达 41.61%,同时也可以看到,C04 龄级个体数仅次于 C05 龄级,二者个体数占总株数的比例达到了 82.05%;在 MG 处理区 C04 龄级现存个体数最多,达到 460 株,占总株数(1491 株)的比例高达 33.70%,同时也可以看到,C05 龄级个体数仅次于 C04 龄级,二者个体数占总株数的比例达到了 64.32%;在 HG 处理区 C03 龄级(基茎 1.1~2.1 cm)现存个体数最多,达到 979 株,占总株数(1699 株)的比例高达 57.62%。结合现存个体出现的最高龄级以及所有现存个体在龄级的分布可知,在适度放牧条件以下,短花针茅现存个体出现的龄级主要集中在 C04 龄级,且伴随放

牧载畜率增加,短花针茅各龄级现存个体数分散程度增加(集中程度减弱);重度放牧导致短花针茅现存个体数集中的龄级减小,且集中程度增加。

从生命期望来看,较高个体数的龄级生命期望均比较低,在适度放牧载畜率水平以下,C01 和 C02 龄级的生命期望较高,表明株丛径 1.1 cm 以内的短花针茅无论在放牧条件下,还是在不同放牧的 CK 处理区,均面临着严峻的存活挑战;但是伴随载畜率增加,短花针茅生命期望较高的龄级由 C06 龄级变化到 C08 龄级,表明适度放牧和轻度放牧可以增加较大龄级在种群中的作用。然而,重牧却导致短花针茅株丛径小于 1.1 cm 的龄级生命期望变小,后续生命期望较高的龄级变为 C05 龄级,相对于其他处理区变化较大;这说明重牧导致短花针茅“幼龄化”,较大龄级短花针茅在种群中的作用减小。

表 1 不同载畜率下短花针茅在各龄级的个体数分布及生命期望值

Table 1 The distribution of individuals and life expectancy of *Stipa breviflora* at all age-classes under different stocking rates

处理区 Treatment	基本参数 Base parameter	龄级 Age-class												
		C01	C02	C03	C04	C05	C06	C07	C08	C09	C10	C11	C12	C13
CK	A_x	2	10	133	509	256	40	11	3	2	0	1	1	2
	a_x	2	12	145	654	910	950	961	964	966	966	967	968	970
	A_{1x}	969	959	826	317	61	21	10	7	5	5	4	3	1
	e_x	2.79	2.31	1.52	1.37	1.90	2.59	3.50	3.57	3.60	2.60	2.00	1.33	1.00
LG	A_x	0	5	134	552	568	90	14	2	0	0	0	0	0
	a_x	0	5	139	691	1259	1349	1363	1365	1365	1365	1365	1365	1365
	A_{1x}	1366	1361	1227	675	107	17	3	1	1	1	1	1	1
	e_x	2.99	2.50	1.66	1.20	1.26	1.67	4.00	6.00	5.00	4.00	3.00	2.00	1.00
MG	A_x	0	12	223	460	418	261	94	23	0	0	0	0	0
	a_x	0	12	235	695	1113	1374	1468	1491	1491	1491	1491	1491	1491
	A_{1x}	1492	1480	1257	797	379	118	24	1	1	1	1	1	1
	e_x	3.22	2.74	2.06	1.66	1.40	1.28	1.38	6.00	5.00	4.00	3.00	2.00	1.00
HG	A_x	8	448	979	244	13	6	1	0	0	0	0	0	0
	a_x	8	456	1435	1679	1692	1698	1699	1699	1699	1699	1699	1699	1699
	A_{1x}	1692	1244	265	21	8	2	1	1	1	1	1	1	1
	e_x	1.42	1.25	1.16	2.08	2.60	8.00	7.00	6.00	5.00	4.00	3.00	2.00	1.00

注:拟合方程基于 13 个龄级数据($n=13$), R^2 为决定系数

Note: The fitting equation is based on 13 age-class data ($n=13$), with R^2 as the coefficient of determination

2.2 短花针茅在不同载畜率下的存活情况

短花针茅在不同载畜率下的存活曲线见图 1A,经指数模型、线性模型和幂指数模型拟合发现(表 2),CK, LG, MG 处理区短花针茅存活曲线均属于“Deevey- I 型”(拟合率最高),即符合“凸曲线型”。这意味着适度放牧载畜率水平以下,短花针茅种群幼龄龄级区域变化缓慢,存活率水平接近一致,但是在中老年龄级处,短花针茅存活率会急剧下降;也意味着经过幼龄存活下来的短花针茅个体一般

能够达到预期生理寿命。由图 1A 还可以看出,CK 处理区存在两个类似于“凸曲线型”区域,说明其在整个龄级结构中,短花针茅幼苗(拐点位于 C03-C04 之间)难以成长为成年植株;而抛开 C013 级,第二个“凸曲线形”将变为直线型,说明成年植株的死亡率或者消失率相对接近。重度放牧的 HG 处理区,其存活曲线属于“Deevey- II 型”,即符合“直线型”(表 2)。说明,重度放牧导致各龄级的存活率趋于一致。

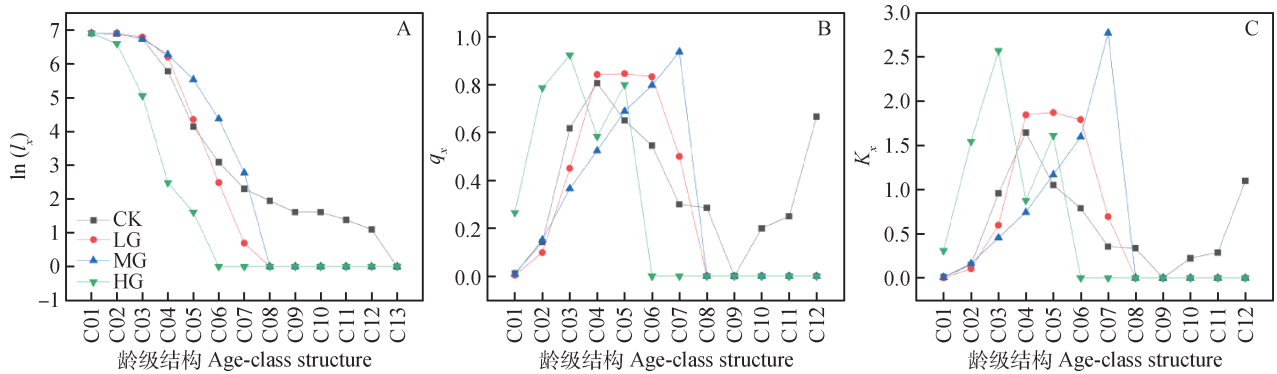


图 1 短花针茅在不同载畜率存活情况

Fig. 1 The survival of *Stipa breviflora* under different stocking rates

注:图 1A 为存活曲线、图 1B 为死亡率,图 1C 为消失率

Note: The figure 1A shows the survival curve, the figure 1B shows the mortality rate, and the figure 1C shows the disappearance rate

由死亡率可以看到(图 1B),在适度放牧载畜率水平以下,伴随载畜率增加,死亡率的峰值后移,但是重度放牧导致死亡率峰值提前。其中消失率曲线(图 1C)与死亡率曲线变化规律比较接近。同时也发现,短花针茅消失率与死亡率差值的峰值伴随载畜率增加(适度放牧载畜率水平)而后移,重牧导致差值峰值提前(结合图 1B 和图 1C);这意味短花针茅死亡率较高的龄级还存在其他因素影响短花针茅个体数变化。

表 2 短花针茅存活曲线的拟合结果

Table 2 The fitting results of survival curve of *Stipa breviflora*

处理区 Treatment	模型类型 Model type	拟合方程 Fitting equation	拟合率 R^2	曲线类型 Curve type
CK	指数模型	$y=9.6129e^{-0.1784x}$	0.9762	Deevey-I 型
	直线模型	$y=7.6046-0.6079x$	0.9248	
	幂指数模型	$y=8.5521x^{-0.5813}$	0.9071	
LG	指数模型	$y=10.2670e^{-0.2133x}$	0.9315	Deevey-I 型
	直线模型	$y=9.3400-1.1217x$	0.9068	
	幂指数模型	$y=8.3470x^{-0.5358}$	0.8697	
MG	指数模型	$y=9.4371e^{-0.1549x}$	0.9453	Deevey-I 型
	直线模型	$y=9.0568-0.9151x$	0.8265	
	幂指数模型	$y=8.1691x^{-0.4006}$	0.9070	
HG	指数模型	$y=11.0167e^{-0.3449x}$	0.9562	Deevey-II 型
	直线模型	$y=8.9867-1.4886x$	0.9676	
	幂指数模型	$y=7.8282x^{-0.7360}$	0.9037	

2.3 短花针茅在不同载畜率下的生存分析

短花针茅累积死亡率和累积生存率伴随载畜率增加(适度放牧载畜率水平以下),累积死亡率和累积存活率的交点向高龄级移动,尽管移动范围相对较小,但是这说明载畜率增加导致短花针茅龄级结构将会发生改变,这与表 1 的结果相对应。但是,

重度放牧的载畜率将导致短花针茅幼龄株丛更加难以存活。

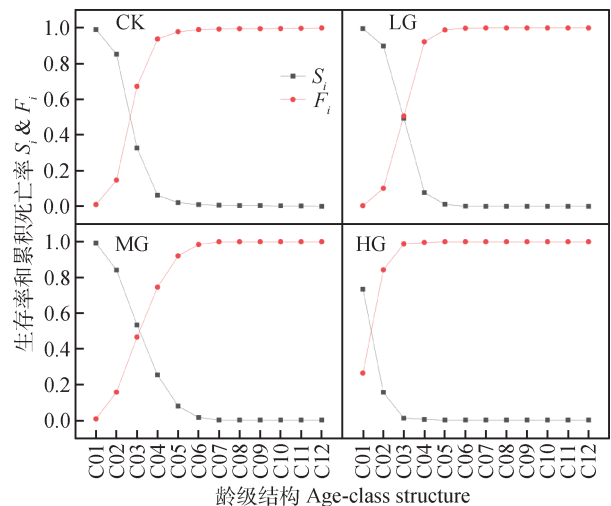


图 2 短花针茅在不同载畜率下累积存活率和累积死亡率曲线

Fig. 2 The cumulative survival and mortality curves of *Stipa breviflora* under different stocking rates

2.4 短花针茅在不同载畜率下各龄级的生态位宽度

不同载畜率下各龄级短花针茅生态位宽度差别较大(表 3),在 CK 处理区,短花针茅生态位较宽的龄级分别为 C03-C05,生态位宽度指数依次为 16.99, 17.18 和 17.99;在 LG 处理区,短花针茅生态位较宽的龄级主要为 C04 和 C05,生态位宽度指数分别为 20.76 和 20.23;在 MG 处理区,短花针茅生态位较宽的龄级主要为 C04-C06,生态位宽度指数依次为 22.23, 23.57 和 21.59;在 HG 处理区,短花针茅生态位较宽的龄级主要为 C02 和 C03,生态位宽度指数分别为 20.63 和 24.44。由此可见,伴随载

畜率增加,短花针茅生态位较宽的龄级后延(适度放牧载畜率水平以下),但是重牧导致短花针茅生态位较宽的龄级区域幼龄化。

通过整体分析短花针茅生态位总宽度可知,不同载畜率水平下,MG 处理区短花针茅生态位宽度最宽,CK 和 LG 处理区短花针茅生态位宽度相差不

大,且低于 MG 和 HG;说明当载畜率大于适度放牧水平,短花针茅生态位宽度会变大,但是增幅与载畜率无关。在不同龄级下,短花针茅生态位宽度在 C03-C05 级表现较宽且以 C04 级最宽。说明 C04 龄级的短花针茅对载畜率的响应最不敏感,具有较强的耐受力。

表 3 不同载畜率下短花针茅各龄级生态位宽度

Table 3 Ecotope widths of short-flowered needle fescue at various age classes of *Stipa breviflora* under different stocking rates

处理	C02	C03	C04	C05	C06	C07	C08	总宽度
CK	3.43	16.99	17.18	17.99	12.90	5.26	2.61	33.47
LG	2.27	4.67	20.76	20.23	13.97	6.10	—	33.16
MG	3.27	17.30	22.23	23.57	21.59	10.42	4.04	44.17
HG	20.63	24.44	15.70	4.83	3.27	—	—	36.10
总宽度	21.29	34.74	38.30	36.22	28.95	13.17	4.81	—

2.5 短花针茅在不同载畜率下各龄级的生态位重叠

短花针茅不同龄级间生态位重叠程度因载畜率不同而存在差异(表 4),在 CK 处理区,C03-C05 龄级生态位重叠指数较大,变化范围为 0.7777~0.9111;在 LG 处理区,C04-C06 龄级生态位重叠指数较大,变化范围为 0.6848~0.9587,同时 C02 和 C03 龄级生态位指数也比较大,为 0.7668;在 MG 处理区,C03-C06 龄级生态位重叠指数比较大,变化范围为 0.6485~0.9200;在 HG 处理区,C02-C04 龄级生态位重叠指数比较大,变化范围为 0.6009~0.8830。综合来看,放牧导致短花针茅各龄级生态位重叠程度较大的龄级集中在 C02-C06 龄级,在适度放牧载畜率水平以下,C04,C05 和 C06 龄级之间的生态位重叠程度加剧,说明 3 个龄级短花针茅个体间的竞争强度加剧;重牧却导致 C02,C03 和 C04 龄级间的竞争强度加剧(生态位重叠指数较大),这意味着重牧导致个体间的竞争强度由青壮龄转为幼龄,因荒漠草原生境严酷,幼龄个体间竞争强度增加将进一步不利于幼龄成活为青壮龄。

在 LG 处理区,我们还发现,C02 和 C03 级较高的生态位重叠与 C03 和 C04 龄级间的较低生态位重叠形成强烈对比,且 C04-C06 龄级之间的生态位重叠指数较大;两处较高的生态位重叠区域,预示着轻度放牧下,短花针茅幼龄个体间和青壮龄个体间的适应策略存在差异。综合各放牧处理区可知,相近龄级之间的生态位重叠指数比较大(表 4 中对角线数据,LG 处理区 C02 和 C03 龄级重叠指数除外),这也意味着相近龄级之间的个体竞争强度较大。

结合生态位宽度(表 3)可知,除了 LG 处理区的 C02 和 C03 龄级,均遵循生态位较宽的龄级之间往

往存在较大的生态位重叠,因此再结合个体数(表 1)可知,个体数较多的龄级预示着该龄级具有较宽的生态位,生态位较宽的龄级之间生态位重叠程度较大,致使该相关龄级之间的个体竞争强度加剧。

表 4 不同载畜率下短花针茅各龄级生态位重叠

Table 4 The ecological niche overlap of different age-classes of *Stipa breviflora* under different stocking rates

放牧处理	龄级	C02	C03	C04	C05	C06	C07
CK	C03	0.0858					
	C04	0.0889	0.8675				
	C05	0.1106	0.7777	0.9111			
	C06	0.1919	0.5983	0.6161	0.6898		
	C07	0.1258	0.3460	0.1309	0.1648	0.3058	
	C08	0.3570	0.0908	0.0733	0.0673	0.1569	0.4938
LG	C03	0.7668					
	C04	0.0995	0.2430				
	C05	0.0891	0.1753	0.9587			
	C06	0.0174	0.0389	0.6846	0.7921		
	C07	0.0000	0.0123	0.3553	0.4569	0.6424	
	C08	0.1310	0.3064	0.2765	0.2682	0.2335	0.6111
MG	C03	0.4936					
	C04	0.3235	0.8351				
	C05	0.1948	0.7528	0.9200			
	C06	0.1198	0.6485	0.8574	0.9173		
	C07	0.1766	0.4926	0.5103	0.5712	0.5678	
	C08	0.1310	0.3064	0.2765	0.2682	0.2335	0.6111
HG	C03	0.8830					
	C04	0.6009	0.7986				
	C05	0.2495	0.3396	0.4214			
	C06	0.3198	0.2178	0.2090	0.3854		

3 讨论

3.1 放牧对短花针茅龄级结构的影响

草地植物种群受放牧影响,植物种群存活受两

方面因素控制。首先是放牧导致植物种群个体被采食,种群个体表现出存活或者死亡状态^[10-11,19];其次是植物种群本身的适应策略,即对放牧条件下短花针茅对家畜采食践踏的抵抗能力^[20-21]。二者相互作用形成放牧过程中草地植物种群特有的结构状态。

在放牧草地生态系统中,家畜对短花针茅的影响主要分为两个方面,一方面是受采食影响导致短花针茅株高和地上生物量下降^[1,3];另一方面受采食和践踏影响,导致短花针茅发生株丛破碎化^[7-8]。前者对种群年龄结构影响不大,后者将会产生重要影响。本研究结果显示,重牧导致短花针茅种群C02龄级个体数增幅较大,结合载畜率增大过程,认为放牧会导致短花针茅株丛破碎化,且重牧改变了短花针茅年龄结构趋于“幼龄化”。C02龄级属于幼龄级,这一龄级个体数增幅较大,似乎有利于短花针茅种群发展与稳定(幼龄较高的物种往往种群呈增长的发展趋势),然而事实并非如此,这一龄级个体数的剧增是以C05以后龄级(含C05龄级)个体数消失为代价。这一放牧导致的下行作用(Top-down)导致短花针茅年龄结构发生改变,这既体现了放牧的影响强度,也反映了短花针茅种群自身的适应策略^[19-20]。

受放牧家畜采食践踏影响,短花针茅株丛发生破碎化,破碎化后的个体存在两方面的适应角度。一方面个体数增加,缓解了家畜进一步采食践踏导致的伤害,在重牧条件下可以保证短花针茅种群相对稳定^[8,22];另一方面,破碎化株丛导致幼龄个体数增加,抑或是放牧导致短花针茅龄级结构趋于幼龄化。结合本研究结果,幼龄化和中老年的株丛生命期望比较高,意味着其死亡率比较高(表1的CK、LG和MG处理区),破碎化后的“幼龄个体”是否存活率下降,已有的研究结果给予了否定^[2-3],这说明“幼龄化”个体不遵循幼龄个体死亡率偏高这一特点(但是图2却显示重牧导致幼龄级个体更难以存活,主要指C01龄级),那么这一破碎化过程势必增加短花针茅单位面积的密度^[8],进而增加个体间的竞争强度。

3.2 不同龄级短花针茅生态位变化

短花针茅作为建群种,决定植物群落的结构和功能^[23]。同时,短花针茅在植物群落中的地位和作用较高,意味着短花针茅植物种群适应能力较强,种群具有较为宽泛的生态位,个体间的竞争强度比较大^[3,14]。当考虑短花针茅种群龄级结构的时候,

不同龄级对放牧的响应将会体现在生态位变化上,进而推断种群个体间的竞争强度^[24]。

本研究结果显示,在适度放牧载畜率水平以下,短花针茅生态位宽度指数逐渐向中老龄级延伸,这表明短花针茅具有较强的适应能力,适度放牧载畜率水平对短花针茅生长发育影响较小,能够接近或达到株丛个体生理寿命,这一点也可从图1A的生存曲线得到证实。但是,在不同载畜率下,CK和LG处理区生态位宽度相差不大,而适度放牧下短花针茅生态位宽度急剧增大,重牧导致短花针茅生态位宽度相对CK增大,相对MG减小。这说明两个问题,即一方面短花针茅可以通过调整龄级结构来保证种群生态位相对稳定,这一研究结果与卫智军等研究结果基本一致^[11];另一方面短花针茅调整能力会因载畜率大于适度放牧时发生改变,卫智军等^[11]认为重牧下短花针茅通过株丛破碎化,保护幼龄株丛;本研究结果认为尽管存在保护幼龄株丛作用,但并不是主要适应策略,其破碎化株丛通过密度增加和株丛减小来规避家畜采食践踏影响,同时补充幼龄个体进而保证种群相对稳定才是主要适应策略^[25-26]。这两点均可从各龄级生态位总宽度得到体现(表3)。

种群较宽的生态位预示着其具有较强的适应能力,较宽的生态位重叠也意味着种群个体间可能会存在较强的竞争性^[24]。然而,受年龄结构影响,短花针茅近邻2个龄级的生态位重叠指数较大,这说明近邻两个龄级的个体间竞争强度较大(表4);这也说明,幼龄个体难以存活不仅仅是因为生境严酷^[21],幼龄个体较弱的竞争能力以及高一龄级较强的资源获取能力都是限制幼龄个体存活的主要因素^[11]。在适度放牧条件下,短花针茅通过分派扩展各龄级个体数来抵御放牧采食的影响,这一分派结果尽管使得高个体数龄级之间生态位重叠程度较大,但是弱化了单一龄级个体间的竞争强度,进而使种群整体处于竞争平衡状态,为短花针茅种群在放牧条件下的延续提供了有利条件^[11,14,27]。当达到重牧条件时,短花针茅通过株丛个体破碎化、幼龄化来抵御放牧采食影响,使种群整体仍然稳定且处于绝对优势。

4 结论

(1)适度放牧条件下,伴随载畜率增大,短花针

茅种群个体由C03级向C08级方向增加;重度放牧导致短花针茅个体出现破碎化和幼龄化。

(2)适度放牧条件以下,短花针茅个体度过幼龄一般可以通过调整年龄结构达到生理寿命,但是重牧导致短花针茅各龄级死亡率均摊。

(3)短花针茅中老年级生态位宽度较小,种群生态位主要受青壮年龄级影响,且青壮年龄级生态位重叠程度较大,个体间竞争强度较大;但重牧导致短花针茅个体破碎化和幼龄化的同时,也导致其个体间竞争强度较大,致使幼龄个体与青壮年个体竞争强度加剧。

(4)总之,短花针茅在适度放牧载畜率水平以下,其可通过高个体龄级(青壮龄级)向中老龄级过渡来抵御放牧干扰,但是重牧则通过中老龄级个体破碎化和幼龄化来抵御放牧干扰,进而保证种群在群落中处于绝对优势地位。

参考文献

- [1] LÜ S J, YAN B L, WANG Z W, et al. Dominant species' dominant role and spatial stability are enhanced with increasing stocking rate[J]. Science of the Total Environment, 2020, 730: 138900
- [2] 刘红梅,郭淑晶,卫智军,等. 荒漠草原主导种群与植物群落地上现存量的关系[J]. 中国草地学报, 2021, 43(3): 44-51
LIU H M, GUO S J, WEI Z J, et al. Relationship between dominant population and above-ground standing crop of the plant communities in the desert steppe[J]. Chinese Journal of Grassland, 2021, 43(3): 44-51
- [3] 张爽,卫智军,吕世杰,等. 放牧对短花针茅荒漠草原主要植物种群及群落地上现存量稳定性的影响[J]. 中国草地学报, 2017, 39(6): 26-32
ZHANG S, WEI Z J, LÜ S J, et al. Study on aboveground biomass and vegetation stability of main plant populations and community in *Stipa breviflora* desert steppe[J]. Chinese Journal of Grassland, 2017, 39(6): 26-32
- [4] 王金梅,王振南,吕慎金. 放牧对草地生产力及物种多样性的影响[J]. 草原与草业, 2017, 29(4): 11-15
WANG J M, WANG Z N, LÜ S J. The effect of grazing on grassland productivity and species diversity[J]. Grassland and Prataculture, 2017, 29(4): 11-15
- [5] 任继周. 放牧,草原生态系统存在的基本方式——兼论放牧的转型[J]. 自然资源学报, 2012, 27(8): 1259-1275
REN J Z. Grazing, the basic form of grassland ecosystem and its transformation[J]. Journal of Natural Resources, 2012, 27(8): 1259-1275
- [6] 周道玮,孙海霞,钟荣珍,等. 草地畜牧理论与实践[J]. 草地学报, 2016, 24(4): 718-725
ZHOU D W, SUN H X, ZHONG R Z, et al. Principles and practice of grassland farming[J]. Acta Agrestia Sinica, 2016, 24(4): 718-725
- [7] 侯牡丹,王明玖,李志强,等. 放牧强度对短花针茅草原3种主要植物营养繁殖性能的影响[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2009, 30(1): 71-75
HOU M D, WANG M J, LI Z Q, et al. Effect of grazing intensity on characteristics of vegetative propagation of three plants in the *Stipa breviflora* steppe[J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition), 2009, 30(1): 71-75
- [8] LÜ S J, YAN B L, WANG Z W, et al. Grazing intensity enhances spatial aggregation of dominant species in a desert steppe[J]. Ecology and Evolution, 2019, 9(10): 6138-6147
- [9] 白永飞,李德新,许志信,等. 牧压梯度对克氏针茅生长和繁殖的影响[J]. 生态学报, 1999, 19(4): 479-484
BAI Y F, LI D X, XU Z X, et al. Growth and reproduction of *Stipa krylovii* population on a grazing gradient[J]. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(4): 479-484
- [10] 刘文亨,卫智军,吕世杰,等. 内蒙古荒漠草原短花针茅叶片功能性状对不同草地经营方式的响应[J]. 生态环境学报, 2016, 25(3): 385-392
LIU W T, WEI Z J, LÜ S J, et al. Response of grassland using modes to leaf trait of *Stipa breviflora* in desert steppe of Inner Mongolia[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2016, 25(3): 385-392
- [11] 卫智军,刘文亨,吕世杰,等. 荒漠草地短花针茅种群年龄对放牧调控的响应机制[J]. 生态环境学报, 2016, 25(12): 1922-1928
WEI Z, LIU W, LÜ S J, et al. Response mechanism of *Stipa breviflora* age to graze in desert grassland[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2016, 25(12): 1922-1928
- [12] 毛毛,蒙仲举,党晓宏,等. 巴丹吉林沙漠东缘天然梭梭种群结构与动态特征[J]. 干旱区研究, 2023, 40(6): 971-978
MAO M, MENG Z J, DANG X H, et al. Population dynamics of natural *Haloxylon ammodendron* in the eastern margin of Badain Jaran Desert[J]. Arid Zone Research, 2023, 40(6): 971-978
- [13] 吕世杰. 不同载畜率对短花针茅荒漠草原植物群落稳定性的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2020: 6-9
LÜ S J. The influence of different stocking rates on plant community stability of *Stipa breviflora* desert steppe[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2020: 6-9
- [14] 吕世杰,刘红梅,吴艳玲,等. 放牧对荒漠草原建群种和优势种生态位的影响[J]. 生态环境学报, 2014, 23(10): 1600-1609
LÜ S J, LIU H M, WU Y L, et al. Effect of grazing on niche of constructive and dominant species in the desert steppe[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2014, 23(10): 1600-1609
- [15] 付为国,李萍萍,卞新民,等. 镇江内江湿地植物群落演替进程中种群生态位动态[J]. 生态环境, 2008, 17(1): 278-284
FU W G, LI P P, BIAN X M, et al. Niche dynamics of populations of vegetation community in succession process in Zhenjiang Inner-river wetland[J]. Ecology and Environment, 2008, 17(1): 278-284

- [16] 牛克昌, 刘恽宁, 沈泽昊, 等. 群落构建的中性理论和生态位理论[J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 579-593
NIU K C, LIU Y N, SHEN Z H, et al. Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory[J]. Biodiversity Science, 2009, 17(6): 579-593
- [17] HORN H S. Measurement of "overlap" in comparative ecological studies [J]. The American Naturalist, 1966, 100 (914): 419-424
- [18] 张金屯. 数量生态学[M]. 第2版. 北京: 科学出版社, 2011: 159-178
ZHANG J T. Quantitative ecology[M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2011: 159-178
- [19] OLFF H, RITCHIE M E. Effects of herbivores on grassland plant diversity[J]. Trends in Ecology & Evolution, 1998, 13 (7): 261-265
- [20] CHAPIN III F S, ZAVALA E S, EVINER V T, et al. Consequences of changing biodiversity[J]. Nature, 2000, 405 (6783): 234-242
- [21] BECK J J, HERNÁNDEZ D L, PASARI J R, et al. Grazing maintains native plant diversity and promotes community stability in an annual grassland[J]. Ecological Applications, 2015, 25 (5): 1259-1270
- [22] 赵敏, 吕世杰, 殷国梅, 等. 短花针茅叶片水分利用效率对放牧强度的响应及其影响因素[J]. 西北植物学报, 2023, 43(6): 968-978
ZHAO M, LÜ S J, YIN G M, et al. Response of leaf water use efficiency to grazing intensity of *Stipa breviflora* and its influencing factors [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2023, 43(6): 968-978
- [23] 吕世杰, 刘红梅, 吴艳玲, 等. 放牧对短花针茅荒漠草原建群种与优势种空间分布关系的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25 (12): 3469-3474
LÜ S J, LIU H M, WU Y L, et al. Effects of grazing on spatial distribution relationships between constructive and dominant species in *Stipa breviflora* desert steppe[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(12): 3469-3474
- [24] 毛毛. 巴丹吉林沙漠东缘天然灌丛群落优势种群结构与动态规律研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2023: 39-41
MAO M. Study on the dominant population structure and dynamics rules of nature shrub community in the eastern margin of badain jaran desert [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2023: 39-41
- [25] HANLEY M E. Seedling herbivory, community composition and plant life history traits[J]. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 1998, 1(2): 191-205
- [26] 董鸣. 克隆植物生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2011: 5-34
DONG M. Ecology of clonal plants [M]. Beijing: Science Press, 2011: 5-34
- [27] 李治国, 吕世杰, 闫宝龙, 等. 放牧强度对短花针茅植物种群空间分布的影响[J]. 草业科学, 2021, 38(6): 1060-1068
LI Z G, LÜ S J, YAN B L, et al. Effects of grazing intensity on the spatial distribution of *Stipa breviflora* population[J]. Prata-cultural Science, 2021, 38(6): 1060-1068

(责任编辑 刘婷婷)