

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.05.018

引用格式:赵佳乐,王梓晗,王忠武,等.放牧对荒漠草原优势植物叶功能性状和植物群落地上生物量的影响[J].草地学报,2026,34(5):1764—1775

ZHAO Jia-le, WANG Zi-han, WANG Zhong-wu, et al. Effects of Grazing on Leaf Functional Traits of Dominant Plants and Aboveground Biomass of Community in Desert Steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(5):1764—1775

放牧对荒漠草原优势植物叶功能性状和植物群落地上生物量的影响

赵佳乐¹, 王梓晗¹, 王忠武^{1*}, 吕世杰¹, 张兴夫²

(1. 内蒙古农业大学草业学院, 内蒙古 呼和浩特 010018; 2. 内蒙古自治区农牧业科学院, 内蒙古 呼和浩特 010020)

摘要:为探讨不同放牧强度对优势植物短花针茅(*Stipa breviflora*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)叶功能性状及地上生物量的影响,依托长期放牧平台,设置对照(CK)、轻度放牧(LG)、中度放牧(MG)和重度放牧(HG)处理。分析探究植物群落地上生物量与优势植物数量特征及叶功能性状的关系。结果表明:随放牧强度增加,植物群落平均高度、盖度和地上生物量显著降低($P<0.05$);密度在MG区最高。短花针茅的叶功能性状随放牧强度增加呈下降趋势,但无芒隐子草的叶干物质含量显著升高。植物群落地上生物量与两种优势植物的高度呈显著正相关,与密度呈负相关。无芒隐子草比叶面积的降低与叶片干物质含量的升高共同抑制了植物群落地上生物量的积累。因此,适度放牧,优势植物通过调整叶功能性状和种群结构维持草地生产力与生态系统的稳定;而重度放牧导致生态系统功能退化。

关键词:放牧强度;荒漠草原;叶功能性状;地上生物量;优势种群

中图分类号:S812.6

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)05-1764-12

Effects of Grazing on Leaf Functional Traits of Dominant Plants and Aboveground Biomass of Community in Desert Steppe

ZHAO Jia-le¹, WANG Zi-han¹, WANG Zhong-wu^{1*}, LÜ Shi-jie¹, ZHANG Xing-fu²

(1. College of Grassland Science and Technology, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010018, China;
2. Inner Mongolia Agricultural and Animal Husbandry Academy, Hohhot, Inner Mongolia 010020, China)

Abstract: This study investigated the effects of different grazing intensities on leaf functional traits and aboveground biomass of *Stipa breviflora* and *Cleistogenes songorica* in desert steppe of Inner Mongolia. Based on the long-term grazing platform, no grazing (CK), light grazing (LG), moderate grazing (MG) and heavy grazing (HG) treatments were set up. The relationships between aboveground biomass of plant community and the quantitative characteristics of dominant plants and leaf functional traits were analyzed. The results showed that with the increase of grazing intensity, the average height, total coverage and aboveground biomass of plant communities decreased significantly ($P<0.05$). The density was the highest in MG treatment. The leaf functional traits of *S. breviflora* decreased with the increase of grazing intensity, but the leaf dry matter content of *C. songorica* increased significantly. The aboveground biomass of plant community was significantly positively correlated with the height of two dominant plants and negatively correlated with the density. The decrease of specific leaf area and the increase of leaf dry matter content of *C. songorica* inhibited the accumulation of aboveground biomass of plant community. Therefore, under moderate grazing, dominant plants adjusted leaf functional traits

收稿日期:2025-07-31;修回日期:2025-12-19

基金项目:内蒙古农业大学一流学科科研专项(YLXKZX-NND-002);内蒙古科技重大专项(2024JBGS0011);国家自然科学基金(32460353)资助

作者简介:赵佳乐(2000-),女,内蒙古巴彦淖尔人,汉族,硕士研究生,主要从事草地资源生态与管理研究, E-mail: 15147410857@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: wangzhongwu@imau.edu.cn

and population structure to maintain grassland productivity and ecosystem stability; heavy grazing led to the degradation of ecosystem function.

Key words: Grazing intensity; Desert steppe; Leaf functional traits; Aboveground biomass; Dominant plants

草原是陆地生态系统的关键组成部分,在维持区域生态安全方面发挥着极为重要的作用^[1-2]。内蒙古草原是我国草原主要分布区之一,整体呈现水资源匮乏的现象,且区域间分布不均匀,表现为由东向西逐渐减少的空间分布特点^[3]。其中,东部主要为草甸草原和典型草原,这些地区降水量相对较高,草原植被茂盛,物种多样性丰富;而西部则主要为荒漠草原、草原化荒漠乃至沙漠,降水量少,植被稀疏低矮,生态环境相对脆弱^[4]。放牧是草地利用主要方式之一,不同的放牧方式、强度、时限和制度等因素都会对草地植物群落生物量、生物多样性产生影响,继而对草地生态系统的结构和功能产生一定的影响^[5]。

植物的功能性状是指植物与其生存环境密切相关的核心特征,这些特征的改变是植物表型性状对于外界环境的响应^[6]。植物的功能性状可塑性变化能够反映出其对外部生态因素的综合适应能力。不同性状的组合对应不同的生态适应,在不同环境干扰强度下形成了生态策略,展示了植物的生态适应状态^[7]。因此,放牧干扰会显著改变荒漠草原优势植物的形态和生物量分配。例如,短花针茅(*Stipa breviflora*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)的高度、生物量、叶重及单叶面积等指标普遍随放牧强度增加而呈现降低趋势^[8]。这被认为是植物的一种重要的适应策略,尤其是通过降低高度来避免被采食的“避牧机制”^[9]。值得注意的是,这种响应并非简单的线性下降,在安慧^[10]的研究中发现短花针茅在轻度放牧下表现出补偿性生长的潜力。这从生理生态学角度证实,适度干扰可消除其顶端优势、刺激分蘖,从而在一定阈值内提升其生长指标。只有当放牧强度超过其生理补偿能力(如达到MG或HG)时,各项指标才呈现下降趋势,从而构成了一个完整的非线性响应曲线。

地上生物量是植物获取光照、水分、土壤养分等资源的结果,也是植物生产力和生态系统健康的重要指标^[11]。在荒漠草原生态系统中,地上生物量的变化不仅反映了植物群落的生长状况,还直接关系到生态系统的稳定性和生产力^[12]。前人研究已就放牧对植物基础数量特征的影响形成了普遍共识。在荒漠草原^[13]、青藏高原高寒草甸草原^[14]以及

克氏针茅草原^[15]中,随放牧强度增加,植物群落高度、盖度及地上生物量普遍降低,而密度则可能因补偿机制而上升。尽管这些研究揭示了植物在种群与群落层面的响应规律,但多局限于单一维度,未能将植物的叶功能性状与基本数量特征进行关联分析。因此,揭示二者在放牧干扰下的协同变化关系,特别是荒漠草原中的相关机制,成为需要深入探索的关键科学问题,对于理解荒漠草原生态系统的响应机制和制定科学的放牧管理策略具有重要意义。

植物地上生物量的积累与其叶功能性状密切相关。叶功能性状如叶面积、比叶面积和叶干物质含量等直接影响植物的光合效率、资源分配策略及环境适应能力。Cruz等^[16]的研究表明,较高的叶干物质含量和较低的比叶面积常与资源限制环境中植物的保守型生存策略相关,这类性状通过减少水分流失和提高组织抗性来应对胁迫。同时Garnier等^[17]也发现,干旱环境下植物倾向于降低比叶面积以提高水分利用效率,但这也可能限制光合面积,进而影响生物量积累。综上,不同草原生态系统对放牧的响应既存在共性(如生物量、高度、盖度的普遍降低趋势),也存在特性(如密度与盖度响应模式的差异)。这些差异可能源于草地类型、优势种生活型及放牧历史的共同作用。然而,关于放牧干扰下叶功能性状如何动态调控地上生物量,尤其是在荒漠草原生态系统中的研究仍较为有限。放牧通过改变叶片形态和化学计量特征间接影响植物生产力,但不同物种的响应模式存在显著差异^[18]。因此,揭示叶功能性状与地上生物量的关系,对理解放牧干扰下植物-环境互作机制具有重要意义。

荒漠草原物种组成相对简单,被视为“生态脆弱带”,却承担着中国北方生态安全屏障和北疆安全稳定屏障的重要生态系统功能^[19]。当前研究多集中于放牧对植物单一性状或生物量的影响,而对叶功能性状如何响应放牧强度,并进一步与植物群落生产力(如地上生物量)相联系的研究相对缺乏。因此,为进一步研究放牧强度对荒漠草原优势物种叶功能性状和植物群落地上生物量的响应规律以及其相互关系。本试验依托于内蒙古四子王旗荒漠草原长期放牧实验平台,选取短花针茅与无芒隐

子草两个优势物种,探究其基本数量特征和叶功能性状对放牧强度的响应,明确优势植物叶功能性状受放牧强度干扰的变化规律及其对植物群落地上生物量的影响,以期为荒漠草原适应性管理提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区位于内蒙古自治区四子王旗(41°47'17"N,111°53'46"E),海拔1450 m。该地区属温带大陆性季风气候,年均气温3.4℃,年降水量约280 mm。土壤为淡栗钙土。建群种为短花针茅(*S. breviflora*),优势种为冷蒿(*Artemisia frigida*)、无芒隐子草(*C. songorica*)。主要伴生种有银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、木地肤(*Kochia prostrata*)、狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)、羊草(*Leymus chinensis*)等,物种组成相对简单,群落盖度较低。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计 试验采用完全随机区组设计,共设置4个载畜率处理:对照(CK,0 sheep·hm⁻²·(0.5a)⁻¹)、轻度放牧(LG,0.91 sheep·hm⁻²·(0.5a)⁻¹)、中度放牧(MG,1.82 sheep·hm⁻²·(0.5a)⁻¹)和重度放牧(HG,2.71 sheep·hm⁻²·(0.5a)⁻¹)。实际放养绵羊为0,4,8和12只。每个处理设3个重复,共12个小区,小区面积4.4 hm²。放牧试验自2004年持续至今,放牧期为每年6月至11月,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至18:00。

1.2.2 试验方法 于2024年8月生物量高峰期,在每个小区内随机设置3个1 m×1 m样方,记录样方内物种组成、高度、密度及盖度,采用刈割法收集其地上生物量,选取生长良好、无病虫害的短花针茅和无芒隐子草植株且重复数不少于6株,测定短花针茅和无芒隐子草的高度、地上生物量,同步用剪刀齐叶鞘处剪取最新完全展开的短花针茅和无芒隐子草健康叶,迅速放入带冰盒的密封袋中,带回实验室用于测定叶功能性状。使用电子天平测定叶鲜重,叶面积仪(Yaxin-1241)测定叶面积。随后,将叶片置于105℃烘箱中杀青30分钟,然后于

80℃下烘干至恒重,称量得到叶干重。基于以上测量值,计算以下叶功能性状:

$$\text{比叶面积} = \text{叶面积} / \text{叶干重}$$

$$\text{叶干物质含量} = \text{叶干重} / \text{叶鲜重}$$

1.2.3 数据分析 首先,为了探究不同放牧强度(CK、LG、MG、HG)对荒漠草原优势物种(短花针茅、无芒隐子草)叶功能性状和种群基本数量特征及地上生物量的影响,采用SAS 9.4软件对其进行方差分析,方差分析和均值检验调用ANOVA过程,采用Duncan法进行均值的多重比较,用于检验数据结果以均值±标准误表示,显著性水平设定为 $P < 0.05$ 。其次,为了探究不同放牧强度下植物群落地上生物量与优势物种的基本数量特征和叶功能性状的关系,使用Origin 2022软件将其绘制成散点图,并进行线性回归拟合分析。

2 结果与分析

2.1 植物群落基本数量特征分析

不同放牧强度下的植物群落基本数量特征之间表现出显著变化(表1)。伴随放牧强度增加,植物群落平均高度、总盖度和总地上生物量均呈下降趋势,且在各个放牧处理下均存在显著性差异(CK与LG区除外)($P < 0.05$)。植物群落总密度在MG区下值最高,其次是HG和LG区,在CK区下值最低,且MG区下的植物群落总密度显著高于CK区。

伴随放牧强度增加,短花针茅的高度和盖度在LG区下最高,且显著高于HG区($P < 0.05$);短花针茅密度呈上升趋势,在HG区下值最高,且显著高于CK和LG区;短花针茅的地上生物量LG和MG区的值较高,显著高于CK和HG区(表2)。综合来看,HG区下存在低高度、低盖度、低地上生物量且高密度的短花针茅。

随放牧强度增加,无芒隐子草的高度、盖度以及地上生物量均呈下降趋势,其高度在CK区下最高,其次是LG和MG区,在HG区下值最低;CK区下无芒隐子草盖度和地上生物量显著高于LG、MG和HG区。无芒隐子草的密度在各个处理下均不存在显著差异(表3)。因此,放牧强度增加会降低无芒隐子草的高度、盖度和地上生物量,密度有升高的趋势但差异不显著。

表 1 不同放牧强度下植物群落基本数量特征变化

Table 1 Changes in basic quantitative characteristics of plant community under different grazing intensities

放牧强度 Grazing intensity	植物群落平均高度 The average height of plant community/cm	植物群落总盖度 The total coverage of plant community/%	植物群落总密度 The total density of plant community/(Cluster·m ⁻²)	植物群落总地上生物量 Total aboveground biomass of plant community/(g·m ⁻²)
CK	17.012±1.077 ^A	55.222±2.058 ^A	38.333±4.177 ^C	304.468±33.881 ^A
LG	12.248±0.543 ^B	53.778±2.422 ^A	46.222±1.736 ^{AB}	227.046±15.102 ^B
MG	8.830±0.921 ^C	26.000±1.072 ^B	64.444±3.950 ^A	158.398±15.706 ^C
HG	4.817±0.720 ^D	17.444±1.556 ^C	58.667±11.834 ^{AB}	81.451±10.114 ^D

注:CK,不放牧;LG,轻度放牧;MG,中度放牧;HG,重度放牧。不同大写字母代表差异显著($P<0.05$)。下同

Note: CK, No grazing; LG, Light grazing; MG, Moderate grazing; HG, Heavy grazing. Different capital letters represent significant differences at the 0.05 level. The same as below

表 2 不同放牧强度下短花针茅基本数量特征的变化

Table 2 Changes in the basic quantitative characteristics of *Stipa breviflora* under different grazing intensities

放牧强度 Grazing intensity	高度 Height/cm	盖度 Coverage/%	密度 Density/(Cluster·m ⁻²)	地上生物量 Aboveground Biomass/(g·m ⁻²)
CK	19.667±2.887 ^A	14.889±1.352 ^{AB}	9.889±1.060 ^B	67.266±18.136 ^B
LG	21.111±1.365 ^A	21.556±3.508 ^A	14.889±1.237 ^B	124.063±17.674 ^A
MG	16.889±2.231 ^A	14.000±1.072 ^B	19.000±0.509 ^{AB}	129.156±22.743 ^A
HG	8.000±0.839 ^B	7.889±0.444 ^B	25.444±5.951 ^A	53.868±7.636 ^B

表 3 不同放牧强度下无芒隐子草基本数量特征的变化

Table 3 Changes in the basic quantitative characteristics of *Cleistogenes songorica* under different grazing intensities

放牧强度 Grazing intensity	高度 Height/cm	盖度 Coverage/%	密度 Density/(Cluster·m ⁻²)	地上生物量 Aboveground Biomass/(g·m ⁻²)
CK	16.556±1.788 ^A	14.667±0.770 ^A	9.778±0.729 ^A	84.187±9.824 ^A
LG	9.500±2.529 ^B	7.444±0.868 ^B	12.444±1.788 ^A	29.29±4.568 ^B
MG	3.556±0.484 ^C	6.444±1.849 ^B	13.333±5.364 ^A	20.724±6.303 ^B
HG	2.556±0.444 ^C	5.333±0.962 ^B	14.111±1.966 ^A	19.237±3.571 ^B

2.2 优势植物种群功能性状的对比分析

不同放牧强度下,短花针茅功能性状总体上均呈下降趋势。短花针茅叶鲜重、叶干重和叶干物质含量在不同放牧强度下均存在显著性差异($P<0.05$)。伴随放牧强度增加,短花针茅叶鲜重呈显著下降趋势。短花针茅叶干重和叶干物质含量均呈现出一致的趋势,均在 LG 区存在最大值,在 HG 区存在最小值。CK 和 LG 区下短花针茅单叶面积显著高于 MG 和 HG 区。LG 区下短花针茅比叶面积显著高于 MG 和 HG 区(图 1)。

不同放牧强度下,无芒隐子草叶鲜重、叶干重、单叶面积均呈下降趋势,且均在 CK 区存在最大值,在 HG 区存在最小值。随着放牧强度增加,无芒隐

子草叶干物质含量呈上升趋势,CK 区值最低,HG 区值最高。无芒隐子草比叶面积在各个放牧强度下无显著性差异(图 2)。

2.3 植物群落地上生物量与优势植物基本数量特征的关系

不同放牧强度下植物群落地上生物量与短花针茅和无芒隐子草的密度、高度、盖度、地上生物量均呈线性相关关系(图 3,图 4)。植物群落地上生物量与短花针茅和无芒隐子草的密度呈负线性相关关系,植物群落地上生物量与短花针茅和无芒隐子草的高度、盖度以及地上生物量呈正线性相关关系,且植物群落地上生物量与短花针茅和无芒隐子草高度的相关性更强。

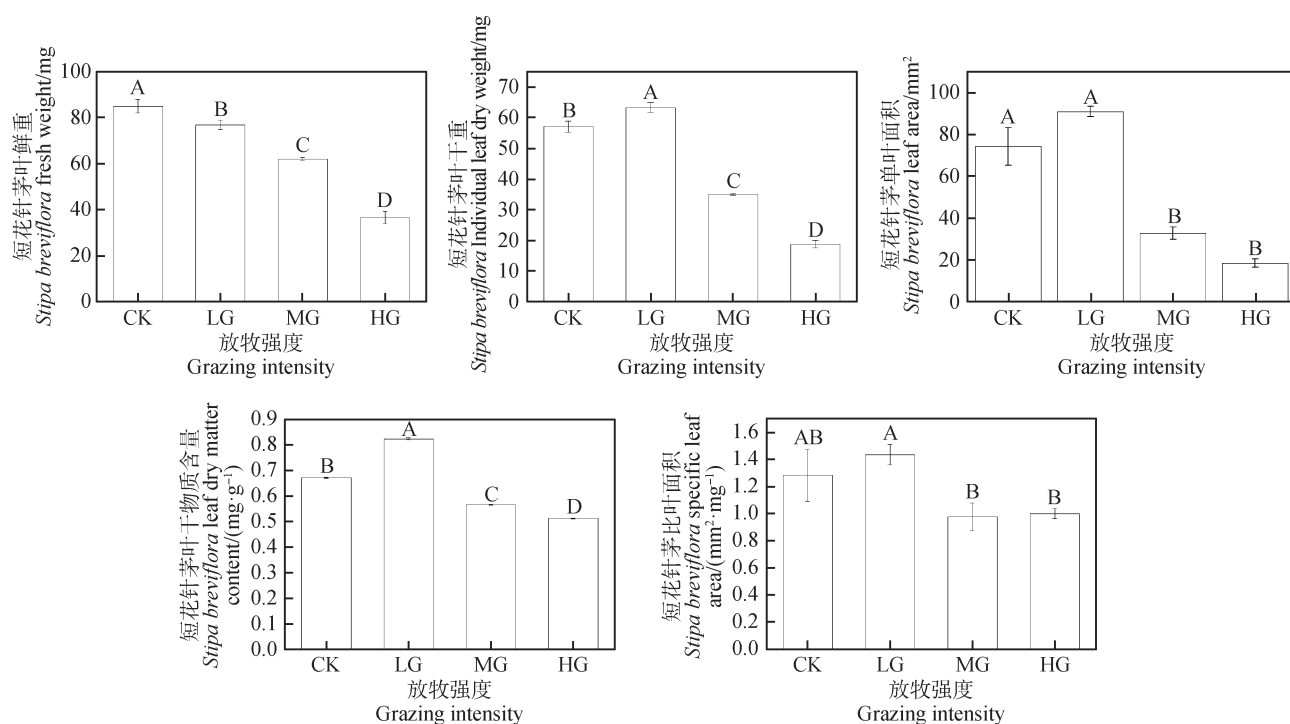


图 1 不同放牧强度对短花针茅叶功能性状的影响

Fig. 1 The effects of different grazing intensities on functional traits of *Stipa breviflora*

注：图中数据均为单叶水平的测量值，表示为均值±标准误。不同大写字母表示处理间在 ($P < 0.05$)。水平存在显著差异。下同

Note: The data in the figure are all measured values at the single leaf level, expressed as mean±standard error. Different capital letters represent significant differences at the 0.05 level. The same as below

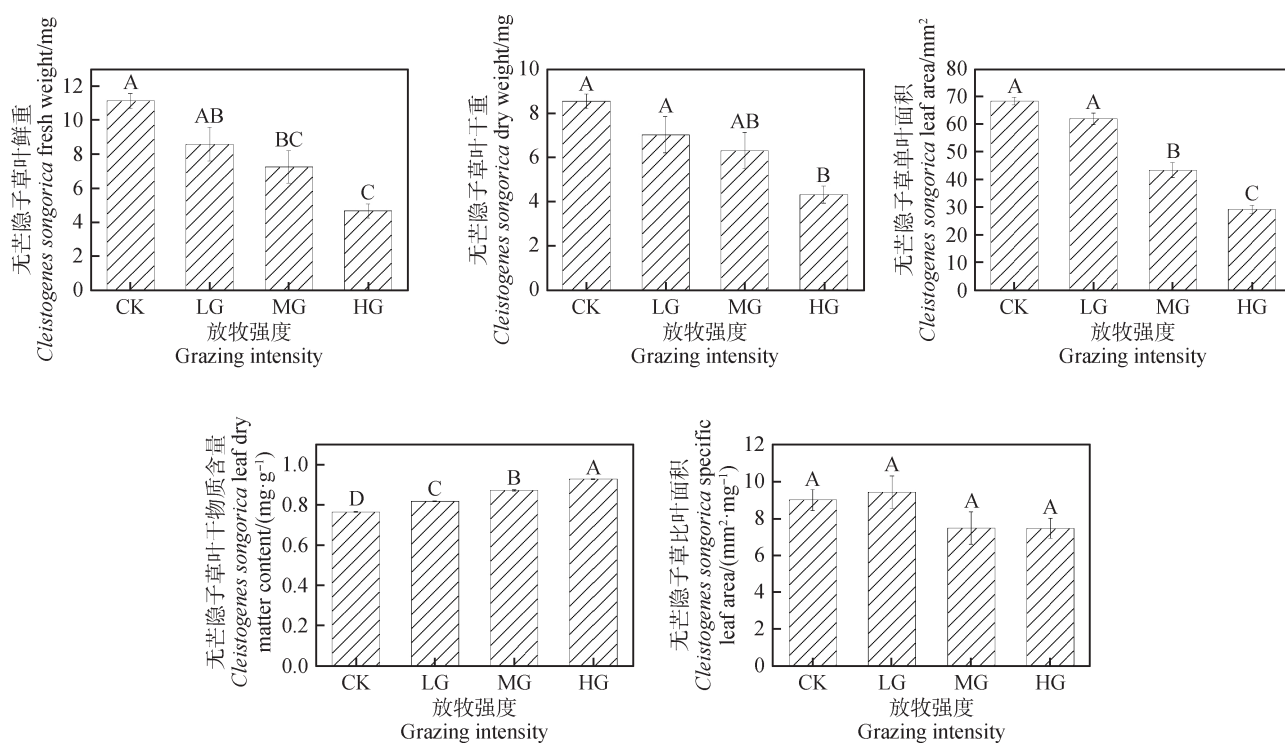


图 2 不同放牧强度对无芒隐子草叶功能性状的影响

Fig. 2 The effects of different grazing intensities on functional traits of *Cleistogenes songorica*

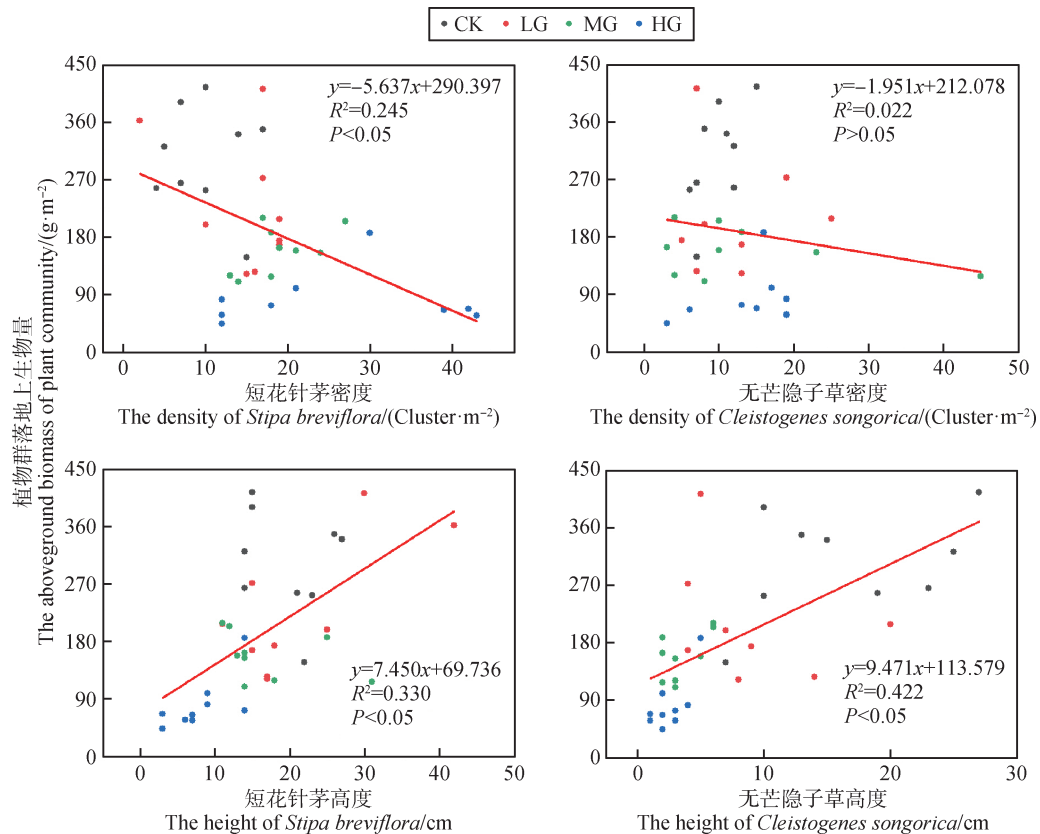


图3 不同放牧强度下植物群落地上生物量与短花针茅和无芒隐子草高度和密度的相关关系

Fig. 3 Correlation between aboveground biomass of plant community, height and density of *Stipa breviflora* and *Cleistogenes songorica* under different grazing intensities

2.4 植物群落地上生物量与优势植物叶功能性状的关系

不同放牧强度下,植物群落地上生物量与短花针茅和无芒隐子草的叶功能性状的线性回归分析表明,植物群落地上生物量与无芒隐子草比叶面积呈现出显著正相关关系,与叶干物质含量呈现出显著负相关关系($P < 0.05$)。植物群落地上生物量与短花针茅比叶面积呈正相关关系,与叶干物质含量呈显著正相关关系(图5)。因此,植物群落的地上生物量伴随优势植物比叶面积的增加而增加,低比叶面积和高叶干物质含量会抑制无芒隐子草生物量的积累。短花针茅叶干物质含量与群落生物量间的正相关关系存在更为复杂的生态适应策略。

3 讨论

3.1 放牧对植物基本数量特征的影响

植物群落基本数量特征是衡量植物生态系统功能的可靠性指标^[20]。其中,地上生物量是表征植被生命活动的重要指示因子,植物高度直接影响

植物生产有机质的增碳能力^[21]。植物群落密度和盖度是反映植物群落结构及其数量特征的主要指标,能反映植被的茂密程度和植物进行光合作用面积的大小^[22]。因此,植被群落数量特征的动态变化是反映草地生态系统结构与功能的重要内容。闫瑞瑞等^[23]研究结果认为,放牧强度与呼伦贝尔草原植物群落盖度呈显著负相关关系。张伟华等^[24]在锡林郭勒草甸草原研究认为,随着放牧强度的增加,相比较于植物群落高度和盖度,其地上生物量的下降幅度更大。汪诗平等^[25-29]的研究认为地上生物量随着放牧强度增加而减少,Hickman等^[30]认为堪萨斯高草草原植物群落的地上生物量和高度随着放牧强度的增加而降低;以上研究结果均与本文研究的结果一致。放牧强度对草原生态系统的影响是一个普遍存在的现象,不同学者在不同地区、不同草原类型上的研究结果均支持了本文的结论,即植物群落高度、盖度、地上生物量呈现出随放牧强度的增加而降低的趋势;而植物群落密度呈现先升高后降低的趋势,并在中度放牧处理区达到最高值。

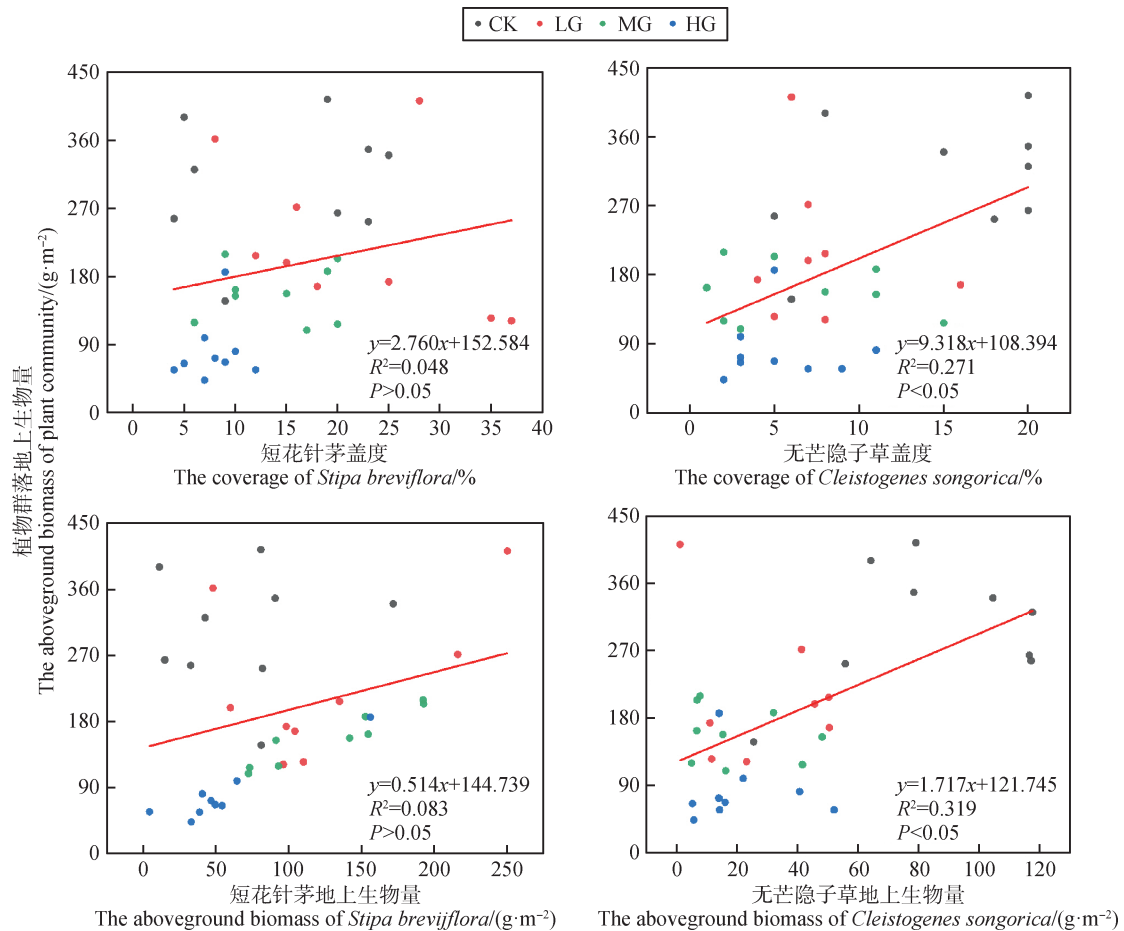


图 4 不同放牧强度下植物群落地上生物量与短花针茅和无芒隐子草盖度和地上生物量的相关关系

Fig. 4 Correlation between aboveground biomass of plant community, coverage and aboveground biomass of *Stipa breviflora* and *Cleistogenes songorica* under different grazing intensities

结合试验样地的情况,在对照区内,植物所保留的根茎和叶片增强了植物的光合作用,加强了地上部分的生物量累积,对植被的生长有一定的促进作用,所以对照处理区下地上生物量值最高,并且重度放牧条件下地上生物量最低,其原因是大量放牧家畜造成了地上部器官的萎缩,抑制植物的光合作用,从而降低了地下光合产物的分配,并且严重的家畜踩踏还会使土壤容重增大,从而降低了土壤中的含水量和营养物质,降低了地上的生物量^[31]。本研究结果表明,虽然地上生物量总体呈现下降趋势,但在中度放牧条件下,植物地上生物量稍有增加,这与刘丝雨等^[32]研究结果一致。究其原因可分为以下三点:(1)适度放牧家畜通过取食衰老、低光合效率的叶片,扩大残叶面积,提高了光合效率;(2)中度放牧消除了植株的顶部优势,促使茎基部多出分蘖和分枝,在一定程度上维持甚至提高了草地的生产力;(3)家畜在进食过程中,唾液会释放出一些化学物质(如氮肥、磷肥等),进而促进植物的

生长^[33]。然而,随着放牧强度的进一步增加,植物的生长受到严重抑制,导致地上生物量大幅下降。并且在重度放牧条件下植物群落的密度有所增加,这与银灰旋花等杂类草的种群增加有关,银灰旋花作为退化指示种,由于过度放牧导致的退化生境更适宜其生长^[34]。

本研究中的优势植物短花针茅和无芒隐子草表现出避牧性,其高度盖度以及地上生物量随放牧强度的增加而降低。这与卫智军等^[35-36]在荒漠草原的研究结果一致,原因是超过适宜的放牧强度后,家畜对植株的采食与践踏破坏了植物的营养器官,促使光合作用速率降低,植物不能及时产生营养物质来维持自身生长的需求,进而影响植株的高度、生物量等^[37]。短花针茅和无芒隐子草密度的变化趋势基本一致,均是随放牧强度的增加而升高,这与单玉梅等^[38]在荒漠草原的研究结果一致,其峰值均出现在重度放牧处理区,主要是因为重度放牧处理区下的家畜数量较多,家畜的连续采食和践

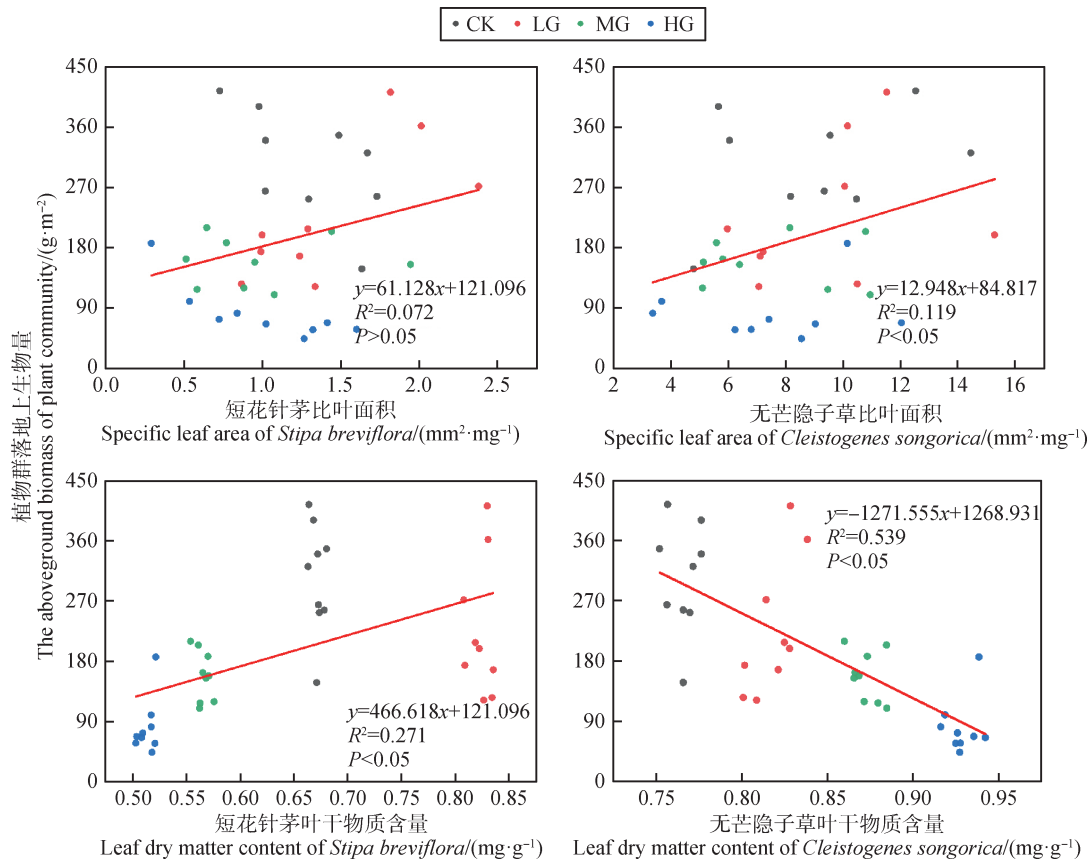


图5 不同放牧强度下植物群落地上生物量与短花针茅和无芒隐子草叶功能性状的相关关系

Fig. 5 Correlation between aboveground biomass of plant communities and leaf functional traits of *Stipa breviflora* and *Cleistogenes songorica* under different grazing intensities

踏,导致了短花针茅和无芒隐子草大多数植株来不及抽穗、开花至结实,使开花结实的株丛相应减少,出现株丛破碎化现象,也就是株丛脱离母株进行营养繁殖,从而刺激了植物种群的营养繁殖和生长,并且随着放牧强度的增加和放牧时间的持续,“分丛”现象也会更明显,这也体现了植物对环境压力的适应性和生存策略,使种群得以维系,这与白永飞等^[39-40]的研究结果相一致。

3.2 放牧对优势植物功能性状的影响

植物功能性状是指在长期的进化过程中植物为了减少环境的刺激并与环境相互作用逐渐形成的形态和生理适应策略^[41-44]。本研究结果表明,短花针茅与无芒隐子草的叶鲜重、叶干重均随放牧强度增加呈现下降趋势,这一结果与李江文^[45]的研究结果一致。这表明了光合作用为植物自身提供必要的能量,光合叶面积的降低减少了碳水化合物的生成同时植物在受到放牧影响下碳储备消耗,因此,植物光合面积的缩减与碳同化能力的降低存在直接的关联性。另一方面,放牧通过家畜踩踏导致

的土壤紧实化,进一步抑制根系水分吸收,加剧了叶片水分的亏缺^[46]。本研究中,短花针茅比叶面积随放牧强度的增大呈现下降趋势,无芒隐子草叶干物质含量随放牧强度的增大而上升,主要是因为叶干物质含量越大的叶片组织密度越高,光和二氧化碳在叶组织中的传导受到限制,导致光合速率降低的同时比叶面积变小^[47]。这两种叶性状的协同变化共同导致了群落地上生物量的下降。这些表型特征并非孤立现象,而是植物在“采食-践踏-粪尿归还”这一复合干扰梯度下采取的生态策略的具体体现。家畜的采食直接去除植物光合组织,而践踏则造成物理损伤并压实土壤。为应对这些胁迫,植物倾向于采取保守的资源投资策略。比叶面积的降低通常意味着单位质量的叶片构建成本更高、寿命更长,这有助于在反复受损的环境中保存已获取的资源;而叶干物质含量的升高则反映了叶片结构的紧实化,增强了组织的抗逆性和耐践踏能力。这些性状转变是植物从快速资源获取向资源保存与防御策略偏移的典型特征,虽有助于个体在胁迫中存活,却也因其降低了光合碳同化效率而限制了群体

水平的地上生物量积累。

短花针茅单叶面积在轻度放牧下的先升高后降低的现象与其补偿生长能力相关^[48],放牧可抑制植物的生长,也可以促进植物的生长^[49]。McNaughton^[50]在1979年提出放牧优化假说表明,适度放牧干扰下植物会出现超补偿效应。目前关于放牧补偿生长有3种解释,其一是家畜采食有利于植物的生长,植物表现为超补偿生长;其二是家畜采食不利于植物的生长,植物表现为欠补偿生长;其三是家畜采食对植物影响较小,表现为等补偿性生长^[51]。在适度采食导致植物顶端优势被消除后,植物通过激活侧芽分蘖基因以及增加细胞扩张素的表达,促进了剩余叶片的扩展。然而,在重度放牧条件下,由于资源的过度损耗,叶片的发育受到了限制。

3.3 放牧对植物群落地上生物量和优势植物叶功能性状的综合影响

放牧过程直接影响植物群落的高度、生物量、密度,植物通过调节高度(垂直资源竞争)和密度(水平空间竞争)来优化光、水、养分等资源利用,分析二者与生物量的关联可揭示物种的生存策略及群落动态规律^[52]。刘正恩等^[53-54]的研究均发现,种群地上生物量与种群高度呈线性递增关系。本文对短花针茅荒漠草原植物群落地上生物量和优势种群高度和密度的关系研究得出,无论放牧与否,均呈现出显著的线性相关关系,其不同的是,植物群落地上生物量均与优势植物高度呈显著正相关,而与密度呈显著负相关,且相比较于密度,植物群落地上生物量与高度的相关关系对放牧的响应更加敏感。在植物群落中,植物通过增高快速抢占上层空间以获取更多光照,可以直接促进光合作用与生物量积累。而密度增加虽提高群落整体叶面积,但过度密集会导致底层光照不足,加剧了植物种群间的竞争^[55-56]。本研究发现,植物群落地上生物量与短花针茅的叶干物质含量呈正相关,这与通常认为的高叶干物质含量会限制光合作用并抑制生长的观点不同^[16]。在适度放牧下,短花针茅通过提高叶干物质含量来增强组织的抗逆性和耐践踏能力,这种防御性投资所带来的生存优势,超过了其对瞬时光合速率的负面影响,从而在群体水平上支持了生物量的相对维持。然而,在重度放牧下,这种保护机制达到极限,导致生物量急剧下降。这表明,

短花针茅的叶干物质含量对群落生产力的影响并非线性,其存在一个最优区间,反映了其在应对放牧干扰时权衡生存与生长的复杂策略。综上,叶功能性状的权衡策略是植物响应放牧的核心机制,同时,放牧对植物种群和植物群落的影响机制比较复杂,植物群落地上生物量与优势植物叶功能性状之间的关系除了受放牧强度影响以外,还受放牧历史、研究年份的气候条件、植被类型以及土壤属性的影响。本研究主要集中于地上部分的响应,缺乏对地下生物量及根系结构的关键分析。植物的适应策略是一个整体的资源再分配过程,例如,它们可能通过增加向地下的碳分配来规避地上部分的干扰,从而维系个体的存活与再生潜力。因此,当前关于植物应对策略的解读是不完整的。未来的研究应着重于整合地上与地下生产力的同步监测,在“采食-践踏-粪尿归还-资源分配”的完整框架内,更系统地揭示荒漠草原植物对放牧干扰的适应机制,从而为本区域的放牧管理提供更为坚实的理论基础。

4 结论

荒漠草原优势植物对放牧干扰采取了不同的适应策略。适度放牧可激活植物的补偿与适应机制,短花针茅通过维持较高生物量与高度、调整叶性状维持生产力;无芒隐子草则表现出胁迫响应,随放牧强度不断增加叶干物质含量升高。植物群落地上生物量与优势植物高度呈显著正相关,表明植物垂直生长是驱动群落生产力的关键因子;而密度补偿效应仅在群落层面显著,未在物种层面完全体现。重度放牧下,两物种叶片性状均趋于保守(短花针茅降低比叶面积、无芒隐子草高叶干物质含量),共同抑制光合碳同化,导致系统功能退化。因此,适度放牧有利于维持荒漠草原生态系统结构与功能的稳定,而重度放牧则显著抑制植物生长,导致草地退化。

参考文献

- [1] 贺金生,韩兴国.生态化学计量学:探索从个体到生态系统的统一化理论[J].植物生态学报,2010,34(1):2-6
HE J S, HAN X G. Ecological stoichiometry: searching for unifying principles from individuals to ecosystems [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2010, 34(1): 2-6
- [2] 李博.我国草地资源现状、问题及对策[J].中国科学院院刊,

- 1997, 12(1):49-51
- LI B. Present situation, problems and countermeasures of grassland resources in China[J]. Bulletin of the Chinese Academy of Sciences, 1997, 12(1):49-51
- [3] 刘德福, 席锁柱, 刘永志. 内蒙古草地资源评价[J]. 内蒙古草业, 1990, 2(1):1-7
- LIU D F, XI S Z, LIU Y Z. Evaluation of grassland resources in Inner Mongolia[J]. Inner Mongolia Prataculture, 1990, 2(1):1-7
- [4] 乐荣武, 张娜, 王晶杰, 等. 2000—2019年内蒙古草地地上生物量的时空变化特征[J]. 中国科学院大学学报, 2022, 39(1):21-33
- YUE R W, ZHANG N, WANG J J, et al. Spatiotemporal variation of grassland aboveground biomass in Inner Mongolia from 2000 to 2019[J]. Journal of University of Chinese Academy of Sciences, 2022, 39(1):21-33
- [5] 张扬建, 朱军涛, 沈若楠, 等. 放牧对草地生态系统影响的研究进展[J]. 植物生态学报, 2020, 44(5):553-564
- ZHANG Y J, ZHU J T, SHEN R N, et al. Research progress on the effects of grazing on grassland ecosystem[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(5):553-564
- [6] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学:生命科学, 2015, 45(4):325-339
- LIU X J, MA K P. Plant functional traits—concepts, applications and future directions[J]. Scientia Sinica (Vitae), 2015, 45(4):325-339
- [7] 赵娜, 赵新全, 赵亮, 等. 植物功能性状对放牧干扰的响应[J]. 生态学杂志, 2016, 35(7):1916-1926
- ZHAO N, ZHAO X Q, ZHAO L, et al. Progress in researches of the response of plant functional traits to grazing disturbance[J]. Chinese Journal of Ecology, 2016, 35(7):1916-1926
- [8] 李江文, 韩国栋, 李治国, 等. 无芒隐子草地上部分功能性状对长期放牧的变异性响应[J]. 草业科学, 2018, 35(5):1179-1187
- LI J W, HAN G D, LI Z G, et al. Variation of response in *Cleistogenes songorica* above-ground part functional traits to long-term grazing in a desert steppe[J]. Pratacultural Science, 2018, 35(5):1179-1187
- [9] 裴婧宏, 李江文, 韩国栋, 等. 短花针茅荒漠草原植物功能性状对载畜率的响应[J]. 中国草地学报, 2025, 47(1):27-36
- PEI J H, LI J W, HAN G D, et al. Response of functional characters of *Stipa breviflora* desert grassland plants to stocking rate[J]. Chinese Journal of Grassland, 2025, 47(1):27-36
- [10] 安慧. 放牧干扰对荒漠草原优势植物形态可塑性及生物量分配的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2014, 28(11):116-121
- AN H. Effect of grazing on morphological plasticity and biomass allocation of dominant species in desert steppe[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2014, 28(11):116-121
- [11] 陈懂懂, 李奇, 贺福全, 等. 2017年三江源及其周边区域植被地上生物量、养分及土壤理化性质数据集[J]. 中国科学数据, 2025, 10(1):283-293
- CHEN D D, LI Q, HE F Q, et al. A dataset of vegetation aboveground biomass, nutrients, and soil physicochemical properties in Sanjiangyuan and its surrounding areas in 2017[J]. China Scientific Data, 2025, 10(1):283-293
- [12] TILMAN D, DOWNING J A. Biodiversity and stability in grasslands[J]. Nature, 1994, 367:363-365
- [13] 张彬, 李邵宇, 古琛, 等. 内蒙古荒漠草原4种优势植物生物量分配对不同放牧强度的响应[J]. 草地学报, 2022, 30(12):3355-3363
- ZHANG B, LI S Y, GU C, et al. Biomass allocation of four dominant plant species in Inner Mongolia Desert grasslands in response to different grazing intensities[J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(12):3355-3363
- [14] 邓彤彤, 李长斌, 李希来, 等. 不同放牧强度对青藏高原高寒草甸物种多样性和生物量的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2025, 60(6):246-254
- DENG T T, LI C B, LI X L, et al. Effects of different grazing intensities on species diversity and biomass of alpine meadows on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2025, 60(6):246-254
- [15] 高苏日固嘎, 斯琴朝克图, 乌兰图雅, 等. 克氏针茅草原群落物种多样性与生物量关系对放牧强度的响应[J]. 生态学报, 2022, 42(23):9736-9746
- GAO S, SIQIN C, WU L, et al. Relationship between species diversity and biomass of *Stipa krylovii* steppe community and its responses to grazing intensity[J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(23):9736-9746
- [16] CRUZ P, DE QUADROS F L F, THEAU J P, et al. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil[J]. Range-land Ecology & Management, 2010, 63(3):350-358
- [17] GARNIER E, SHIPLEY B, ROUMET C, et al. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content[J]. Functional Ecology, 2001, 15(5):688-695
- [18] 安慧. 放牧干扰对荒漠草原植物叶性状及其相互关系的影响[J]. 应用生态学报, 2012, 23(11):2991-2996
- AN H. Effects of grazing disturbance on leaf traits and their interrelationships of plants in desert steppe[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2012, 23(11):2991-2996
- [19] 张晓雪, 左小安, 岳平, 等. 内蒙古荒漠草原优势植物叶形态性状与地上生物量对多资源协同的响应[J]. 生态学报, 2025, 45(6):2811-2820
- ZHANG X X, ZUO X A, YUE P, et al. Response of leaf morphological traits and aboveground biomass of dominant plants to multi-resource synergies in desert steppe of Inner Mongolia[J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(6):2811-2820
- [20] 张军. 放牧和水热条件对短花针茅荒漠草原植物群落数量特征的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2019:3-13
- ZHANG J. Effects of grazing and hydrothermal condition on quantitative characteristics of plant community in *Stipa breviflora* desert steppe [D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2019:3-13
- [21] 刘文亭. 荒漠草原短花针茅种群对放牧强度的响应机制[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2018:5-6

- LIU W T. Response mechanism of *Stipa breviflora* to grazing in desert steppe[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2018:5-6
- [22] 李博. 生态学[M]. 北京: 高等教育出版社, 2000:40-50
- LI B. Ecology[M]. Beijing: Higher Education Press, 2000: 40-50
- [23] 闫瑞瑞, 辛晓平, 张保辉, 等. 肉牛放牧梯度对呼伦贝尔草原植物群落特征的影响[J]. 中国草地学报, 2010, 32(3): 62-67
- YAN R R, XIN X P, ZHANG B H, et al. Influence of cattle grazing gradient on plant community characteristics in Hulunber meadow steppe[J]. Chinese Journal of Grassland, 2010, 32(3): 62-67
- [24] 张伟华, 关世英, 李跃进. 不同牧压强度对草原土壤水分、养分及其地上生物量的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2000, 14(4):62-65
- ZHANG W H, GUAN S Y, LI Y J. Effect of graxing capacity on water content, nutrient and biomass of steppe soil[J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2000, 14(4): 62-65
- [25] 汪诗平, 王艳芬, 李永宏, 等. 不同放牧率对草原牧草再生性能和地上净初级生产力的影响[J]. 草地学报, 1998, 6(4): 275-281
- WANG S P, WANG Y F, LI Y H, et al. The influence of different stocking rates on herbage regrowth and aboveground net primary production [J]. Acta Agrestia Sinica, 1998, 6(4): 275-281
- [26] NOY-MEIR I. Compensating growth of grazed plants and its relevance to the use of rangelands[J]. Ecological Applications, 1993, 3(1):32-34
- [27] CHRISTIANSEN S, SVEJCAR T. Grazing effects on shoot and root dynamics and above- and below-ground non-structural carbohydrate in Caucasian bluestem[J]. Grass and Forage Science, 1988, 43(2):111-119
- [28] BELSKY A J. Does herbivory benefit plants: a review of the evidence[J]. The American Naturalist, 1986, 127(6):870-892
- [29] 刘伟, 周立, 王溪. 不同放牧强度对植物及啮齿动物作用的研究[J]. 生态学报, 1999, 19(3):376-382
- LIU W, ZHOU L, WANG X. Responses of plant and rodents to different grazing intensity[J]. Acta Ecologica Sinica, 1999, 19(3):376-382
- [30] HICKMAN K R, HARTNETT D C. Effects of grazing intensity on growth, reproduction, and abundance of three palatable forbs in Kansas tallgrass prairie[J]. Plant Ecology, 2002, 159(1):23-33
- [31] 郭建英, 董智, 李锦荣, 等. 放牧强度对荒漠草原土壤物理性质及其侵蚀产沙的影响[J]. 中国草地学报, 2019, 41(3): 74-82
- GUO J Y, DONG Z, LI J R, et al. Effects of grazing intensity on soil physical properties and soil erosion and sediment yield in desert steppe[J]. Chinese Journal of Grassland, 2019, 41(3): 74-82
- [32] 刘丝雨, 李晓兵, 李梦圆, 等. 内蒙古典型草原植被和土壤特性对放牧强度的响应[J]. 中国草地学报, 2021, 43(9):23-31
- LIU S Y, LI X B, LI M Y, et al. The response of vegetation and soil properties to grazing intensity in typical steppe of Inner Mongolia[J]. Chinese Journal of Grassland, 2021, 43(9):23-31
- [33] 刘发央, 徐长林, 龙瑞军. 牦牛放牧强度对金露梅灌丛草地群落物种多样性的影响[J]. 草地学报, 2008, 16(6):613-618
- LIU F Y, XU C L, LONG R J. Effect of yak grazing intensity on species diversity of *Dasiphora fruticosa* shrub grassland communities[J]. Acta Agrestia Sinica, 2008, 16(6):613-618
- [34] 薛昌琳, 董瑞, 吕世杰, 等. 荒漠草原中不同放牧强度下植物群落的相似性研究[J]. 草原与草业, 2024, 36(4):22-27
- XUE C L, DONG R, LV S J, et al. Study on the similarity of plant communities in desert steppe under different grazing intensities[J]. Grassland and Prataculture, 2024, 36(4):22-27
- [35] 卫智军, 刘文亨, 吕世杰, 等. 短花针茅种群高度对放牧调控的响应[J]. 生态学杂志, 2017, 36(4):885-891
- WEI Z J, LIU W T, LV S J, et al. Response of *Stipa breviflora* height to grazing in a desert grassland[J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(4):885-891
- [36] 马少薇, 郭建英, 李锦荣, 等. 放牧强度对短花针茅群落特征及冠层截留的影响[J]. 中国草地学报, 2016, 38(5):66-70
- MA S W, GUO J Y, LI J R, et al. Effect of grazing intensity on *Stipa breviflora* communities and canopy interception[J]. Chinese Journal of Grassland, 2016, 38(5):66-70
- [37] 王合云, 郭建英, 李红丽, 等. 短花针茅荒漠草原不同退化程度的植被特征[J]. 中国草地学报, 2015, 37(3):74-79
- WANG H Y, GUO J Y, LI H L, et al. Vegetation characteristics of *Stipa breviflora* desert steppe in different degradation degree[J]. Chinese Journal of Grassland, 2015, 37(3):74-79
- [38] 单玉梅, 温超, 陈海军, 等. 不同放牧强度下植物种群密度的季节性变化[J]. 生态科学, 2017, 36(6):125-129
- SHAN Y M, WEN C, CHEN H J, et al. The seasonal variation of population density under different grazing intensities[J]. Ecological Science, 2017, 36(6):125-129
- [39] 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
- [40] 屈志强, 孙雪岩, 杨子琼, 等. 不同放牧强度对荒漠草原草地微斑块特征的影响[J]. 草地学报, 2024, 32(5):1558-1571
- QU Z Q, SUN X Y, YANG Z Q, et al. Effects of different grazing intensities on the characteristics of micro-patch of desert grassland meadows [J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(5): 1558-1571
- [41] S MCINTYRE S L. Disturbance response in vegetation: towards a global perspective on functional traits[J]. Journal of Vegetation Science, 1999, 10(5):621-630
- [42] CYRILLE VIOLLE M N. Let the concept of trait be functional![J]. Oikos, 2007, 116(5):882-892
- [43] ADLER P B, SALGUERO-GÓMEZ R, COMPAGNONI A,

- et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies[J]. PNAS, 2014, 111(2): 740-745
- [44] SALGADO-NEGRET B, CANESSA R, VALLADARES F, et al. Functional traits variation explains the distribution of *Aextoxicon Punctatum* (Aextoxicaceae) in pronounced moisture gradients within fog-dependent forest fragments[J]. Frontiers in Plant Science, 2015, 6: 511
- [45] 李江文. 长期不同载畜率下短花针茅荒漠草原植物功能性状与功能多样性的关系[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018: 37-39
- LI J W. Relationship between plant functional traits and functional diversity in a *Stipa breviflora* desert steppe under long-term grazing with different stocking rates[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2018: 37-39
- [46] 王宁. 暖温带四种木本植物对模拟叶受损的生理生态学响应机制[D]. 济南: 山东大学, 2021: 23-37
- WANG N. Physio-ecological response mechanisms to simulating leaf damage in four warm-temperate woody species[D]. Jinan: Shandong University, 2021: 23-37
- [47] 洪陈洁, 林晗, 洪伟, 等. 不同品系福建山樱花叶功能性状研究[J]. 热带亚热带植物学报, 2015, 23(2): 191-196
- HONG C J, LIN H, HONG W, et al. Leaf functional characteristics in different strains of *Prunus campanulata*[J]. Journal of Tropical and Subtropical Botany, 2015, 23(2): 191-196
- [48] 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
- [49] 董全民, 马玉寿, 李青云, 等. 牦牛放牧强度对高寒草甸暖季草场植被的影响[J]. 草业科学, 2004, 21(2): 48-53
- DONG Q M, MA Y S, LI Q Y, et al. Effects of yaks stocking pates on aboveground and belowground biomass in kobrecia parva alpine meadow[J]. Pratacultural Science, 2004, 21(2): 48-53
- [50] MCNAUGHTON S J. Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the serengeti[J]. The American Naturalist, 1979, 113(5): 691-703
- [51] TRILICA M J, RITTENHOUSE L R. Grazing and plant performance[J]. Ecological Applications, 1993, 3(1): 21-23
- [52] 古琛. 载畜率对短花针茅荒漠草原植被生物量及其分配的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2019: 45-46
- GU C. Effects of stocking rate on the biomass and its allocation of vegetation in the *stipa breviflora* desert steppe[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2019: 45-46
- [53] 刘正恩, 王昱生, 潘介正, 等. 羊草草原地上生物量的预测[J]. 生态学杂志, 2004, 23(4): 179-183
- LIU Z E, WANG Y S, PAN J Z, et al. Prediction of aboveground biomass of *Leymus chinensis* grassland[J]. Chinese Journal of Ecology, 2004, 23(4): 179-183
- [54] 康博文. 几种冰草属披碱草属牧草种群地上生物量形成规律的研究[J]. 应用生态学报, 1992, 3(1): 56-61
- KANG B W. Formative regularity of aboveground biomass of *Agropyron* and *Elymus* species[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 1992, 3(1): 56-61
- [55] 张睿洋. 放牧对短花针茅荒漠草原生物多样性和生态系统功能的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2018: 45-46
- ZHANG R Y. Effects of grazing on biodiversity and ecosystem function of *Stipa breviflora* desert grassland[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2018: 45-46
- [56] POSTMA J A, HECHT V L, HIKOSAKA K, et al. Dividing the pie: A quantitative review on plant density responses[J]. Plant, Cell & Environment, 2021, 44(4): 1072-1094

(责任编辑 彭露茜)