

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.05.027

引用格式:李奥, 谢凯丽, 宁娇, 等. 放牧和地形对祁连山高寒灌丛种群的影响[J]. 草地学报, 2026, 34(5):1867—1877

LI Ao, XIE Kai-li, NING Jiao, et al. Effects of Grazing and Topography on Alpine Shrub Populations in the Qilian Mountains[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(5):1867—1877

放牧和地形对祁连山高寒灌丛种群的影响

李奥, 谢凯丽, 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:为探究放牧和地形对高寒灌丛种群的影响,以祁连山高寒灌丛的鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)和散穗早熟禾(*Poa subfastigiata*)种群为研究对象,通过设置谷地、阴坡、阳坡3种地形及每种地形5个不同距畜圈距离的牧压梯度样地,分析放牧和地形对种群生长、种间关系的影响。结果表明:放牧与地形共同调控2种植物种群的生长,牧压梯度上升(距畜圈距离减少)抑制两种植物纵向(株高)和横向(冠幅)生长,降低种群密度与植被盖度;谷地水热资源均衡,两种植物共存且密度最高,阴坡因湿度条件更优,水分供应稳定,利于喜湿的鹅绒委陵菜种群生长和繁殖,阳坡光照充足,热量条件适宜,更适于散穗早熟禾种群占据优势生态位。地形通过改变微生境异质性间接影响种群关系,放牧则直接通过践踏与采食影响种群动态;地形与放牧通过改变喜湿-耐旱物种的竞争格局进而影响其在群落中的地位。本研究量化了地形-放牧共同作用对高寒灌丛植物种群生长、种间关系的调控路径,可为高寒生态屏障的可持续利用提供科学依据。

关键词:高寒灌丛;放牧;地形;鹅绒委陵菜;散穗早熟禾;种群动态

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)05-1867-11

Effects of Grazing and Topography on Alpine Shrub Populations in the Qilian Mountains

LI Ao, XIE Kai-li, 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 Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou, Gansu Province 730020, China)

Abstract: To investigate the effects of grazing and topography on alpine shrub populations, in this study the effects of topography and grazing on population growth, inter-species relationships in alpine scrub in the Qilian Mountains were analyzed by using the populations of *Potentilla anserina* and *Poa subfastigiata* as the research objects, through setting up three kinds of terrain, namely, valley, shady slopes, and sunny slopes and five different distances from livestock pens for each terrain type as grazing plots. The results showed that grazing and topography jointly regulated the growth of two plant populations. The increase in grazing pressure gradient (reduced distance from the livestock pens) inhibited the vertical (plant height) and horizontal (crown width) growth of the two species, and increased the population density and vegetation cover. The valley was characterized by a balance of water and heat resources, and the two species coexisted in the highest density, with shady slope has better humidity conditions and stable water supply, which was conducive to the growth and reproduction of moisture-loving *Potentilla anserina*. The sunny slope had ample sunlight and suitable thermal conditions, favoring the dominance of *Poa subfastigiata* in their ecological niche. The topography indirectly influ-

收稿日期:2025-05-18;修回日期:2025-08-04

基金项目:国家重点研发计划(2025YFE0212000);国家自然科学基金国际合作项目(32161143028);甘肃省创新平台计划项目(26JDWA001)资助

作者简介:李奥(2001-),男,汉族,黑龙江齐齐哈尔人,硕士研究生,主要从事草地生态研究, E-mail: lia2024@lzu.edu.cn; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: cyhoufj@lzu.edu.cn

enced the competition of the populations by altering the heterogeneity of microhabitats, while grazing directly influenced the competition through trampling. Topography indirectly affected population competition by altering microhabitat heterogeneity, grazing directly affects population dynamics through trampling and foraging. Topography and grazing influenced the competitive landscape of moisture-loving and drought-tolerant species, thereby affecting their status in the community. This study quantified the pathways of topography and grazing on the growth and interspecific relationships of alpine shrub populations, which can provide a scientific basis for the sustainable utilization of the alpine ecological barriers.

Key words: Alpine scrub; Grazing; Topography; *Potentilla anserina*; *Poa subfastigiata*; Population dynamics

放牧是草地最经济、最普遍且最合理的管理方式^[1],不仅能保育全球10%~15%的植物物种,还能生产30%~50%的畜产品,支撑全球20%~30%人口的生计^[2-3]。种群作为生态系统结构与功能的物质基础,其动态变化会通过生态位互补或资源竞争效应,提升或降低草地生产力^[4],进而影响草地在保障国家食品安全与生态安全中的作用。地形在多个时空尺度改变水热等资源再分配^[5],制约放牧对种群的作用^[6]。目前,放牧和地形及其交互作用对种群生长、种群关系影响的研究较少,这在很大程度上阻碍了对草地多因素协同调控机制的深入理解,也制约了地形复杂区域适应性放牧的管理。

放牧对种群的影响具有双重性,一定程度的放牧干扰可通过调控鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)和散穗早熟禾(*Poa subfastigiata*)的生长策略与资源分配,刺激其补偿性生长,进而促进种群更新^[7-8]。但家畜频繁的采食和践踏会破坏植物的生长点和叶片组织,抑制光合作用和营养物质积累^[9],最终导致种群数量减少、分布范围缩小^[10]。同时,放牧还能改变高寒灌丛的土壤理化性质及微生物群落结构^[11-12],间接影响植物对土壤养分的吸收与利用效率^[13-14]。地形则通过塑造微生境异质性,调节放牧草地的土壤养分循环及微生物功能群空间分布^[15-16],进而影响植物种群对土壤资源的竞争策略与适应能力。例如耐旱植物多分布于阳坡,喜湿植物常生长于阴坡和谷地^[17]。目前国内外相关研究多聚焦于地形或放牧的单一效应,如已有研究证实适度放牧有益于种群高度和密度的维持与提高^[18],但对于地形-放牧共同作用对种群生长、种群关系影响的研究较少。因此,提出假设:(1)谷地因资源均衡,牧压梯度上升对两种植物的抑制作用最强,阴坡牧压梯度上升对喜湿的鹅绒委陵菜的抑制作用强于散穗早熟禾,而阳坡光照条件加剧牧压梯度上升对散穗早熟禾的负面效应;(2)地形-放牧通过改变喜湿物种、耐旱物种的竞争、共存关系影响其群落地位(图1)。

祁连山高寒灌丛是保护冰川和冻土边缘的生态屏障,也是黄河和诸多内陆河的水源补给区,重要而脆弱。高寒灌丛下部的鹅绒委陵菜和散穗早熟禾是主要伴生种,均具有无性生殖能力,鹅绒委陵菜喜湿,散穗早熟禾耐旱,两者都是响应自然资源变化和人类活动的敏感物种。为了验证以上假设,我们在祁连山高寒灌丛设置地形和牧压梯度样地,研究地形和放牧对两种植物种群生长的影响,并揭示其对种群关系的作用机制。研究结果有望揭示地形、放牧及其共同作用对高寒灌丛植物种群的调控机制,为改进重要生态功能区脆弱生态系统放牧管理提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于甘肃省肃南县裕固族自治县鹿场,祁连山北坡,地理坐标为北纬38.8°、东经99.6°,海拔3000 m以上。年均降水量253.0 mm,且降水集中分布于6—9月,年均气温3.6℃。根据草原综合顺序分类法^[19],草原属于寒温湿润山地草甸类。土壤属于高山灌丛草甸土^[20-21]。植物主要有鬼箭锦鸡儿(*Caragana jubata*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)、波伐早熟禾(*Poa poophagorum*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、散穗早熟禾、鹅绒委陵菜、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)等。牧草通常5月上旬开始返青,8月下旬开始枯黄。

1.2 试验设计

1.2.1 样地设置 放牧家畜为甘肃马鹿(*Cervus elaphus kansuensis*),放牧时间为7—8月。作为大型食草动物,相较于传统牲畜,马鹿更为耐粗饲^[22],主要活动在海拔2800~3400 m地带,常沿缓坡向上觅食,可上到中上坡位^[23],主要采食早熟禾(*Poa annua*)、草玉梅(*Anemone rivularis*)、褐背柳(*Salix daltoniana* Andersson)等植物^[24]。试验样地由南北

向的两座小山及其间谷地组成,根据坡向分为阳坡和阴坡,坡长约800~1200 m,南北坡度约15°。依据地形以及马鹿活动,以畜圈为起点沿东西向分别设置200 m,400 m,600 m,800 m,1000 m 5个距离的样带,向外呈放射状形成由高到低的牧压梯度,每种地形样带长约200 m,采用牧压梯度来分析放牧影响。即以距畜圈距离作为放牧干扰的代理变量,距畜圈越近牧压梯度越高^[25-27],放牧干扰越强。干扰强度的计算参照王化等^[28]和Yuan等^[29]的方法,将畜圈向外延伸的5个样带的放牧干扰强度分别设置为4.85,3.65,2.45,1.75,1 AUM·hm⁻²。AUM(Animal unit month)为家畜单位·月⁻¹,其中,一个家畜单位(Animal unit, AU)定义为一头成年甘肃马鹿母鹿(活体重200 kg左右),并带一只哺乳期的小鹿。每种地形不同距离样带分别设置四个重复,共计3种地形×5个距离×4个重复=60个样方。

1.2.2 植被测定 在每种地形(谷地、阴坡、阳坡)

下各牧压梯度样地分别随机设置4个1 m×1 m的样方,放牧前,在每个样方中随机选取散穗早熟禾与鹅绒委陵菜各5株,测定株高、冠幅,并记录两种目标研究植物的种群密度、分盖度及样方植被总盖度,按照重要值=(相对高度+相对密度+相对盖度)/3分别计算两种植物的重要值。

1.2.3 数据统计分析 采用Excel 2021进行数据整理与计算,采用SPSS 27.0进行双因素方差分析研究放牧和地形对株高、冠幅、种群密度、植被盖度、重要值的影响,利用单变量方差分析计算放牧、地形及其交互作用对散穗早熟禾与鹅绒委陵菜各性状的贡献率,用SPSS线性混合模型拟合散穗早熟禾、鹅绒委陵菜各性状与放牧和地形之间的关系,用IBM SPSS Amos 28.0软件构建结构方程模型(SEM)探究放牧和地形影响散穗早熟禾与鹅绒委陵菜种群的作用机制。用Origin 2024进行绘图。

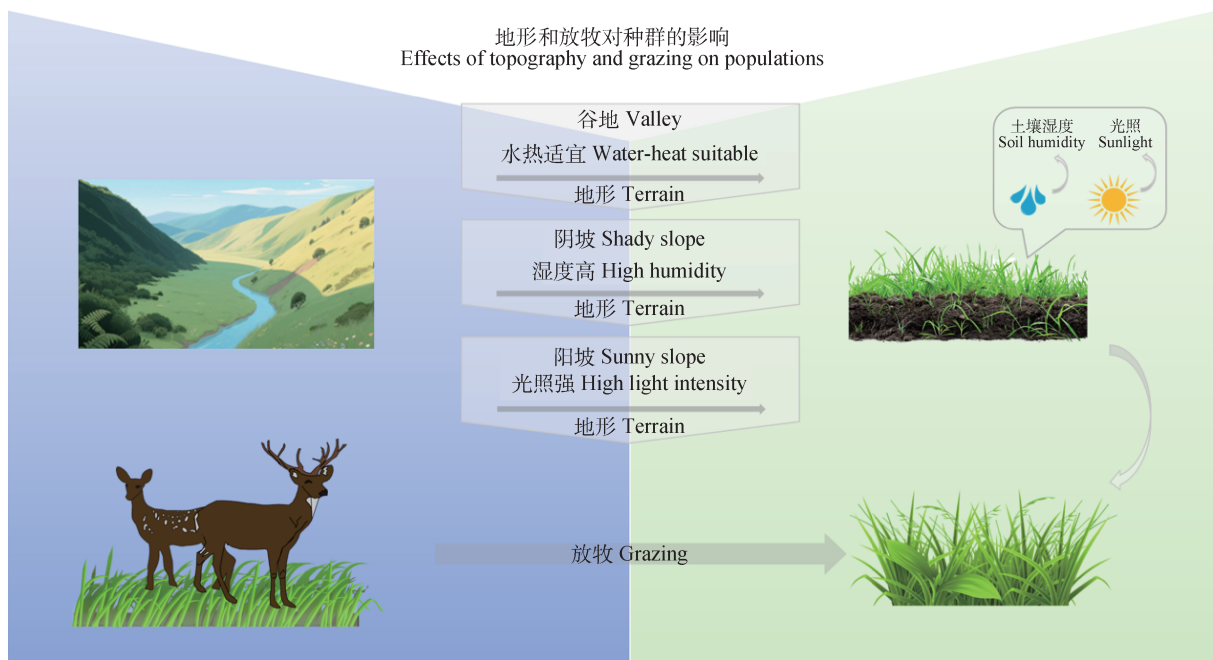


图1 地形和放牧对种群的影响假设图

Fig. 1 Hypothetical plot of grazing and terrain effects on populations

2 结果与分析

2.1 放牧和地形对种群株高和冠幅的影响

株高和冠幅直径及其关系分别表征植物纵向和横向的生长,指示植物地上生物量的垂直分配和水平分配格局,反映植物的形态特征和生长策略。放牧、地形及其交互作用分别解释散穗早熟禾和鹅绒委陵菜株高变化的89%,88%,81%和59%,

56%,32%(图2),三者对散穗早熟禾株高均有极显著影响($P<0.001$),放牧和地形对鹅绒委陵菜株高具有极显著影响($P<0.001$),二者交互作用对鹅绒委陵菜株高具有显著影响($P<0.05$)。散穗早熟禾和鹅绒委陵菜株高分别为谷地>阳坡>阴坡($P<0.05$)、谷地>阴坡>阳坡($P<0.05$)。在3种地形中,散穗早熟禾和鹅绒委陵菜株高随牧压梯度上升(距畜圈距离减少)均呈下降趋势,距畜圈距离减少

100 m, 2种植物种群株高平均分别下降1.49 cm和0.31 cm(图3), 且地形条件显著调节放牧对株高的影响。散穗早熟禾株高随牧压梯度上升, 下降幅度分别为谷地 $3.04 \text{ cm} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ 、阴坡 $0.46 \text{ cm} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ 和阳坡 $0.98 \text{ cm} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ (图3a), 放牧对谷地散穗早熟禾株高的影响强于阳坡和阴坡。鹅绒委陵菜株高随牧压梯度上升, 下降幅度分别为谷地 $0.52 \text{ cm} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ 、阴坡 $0.26 \text{ cm} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ 和阳坡 $0.15 \text{ cm} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ (图3d), 其中谷地受放牧影响最大, 阳坡最小。

放牧和地形分别解释散穗早熟禾和鹅绒委陵菜冠幅变化的83%, 97%和35%, 57%, 两者交互作用解释散穗早熟禾冠幅变化的79%(图2)。放牧和地形对散穗早熟禾及鹅绒委陵菜冠幅均具有极显著影响($P < 0.001$), 而交互作用极显著影响散穗早熟禾冠幅($P < 0.001$), 对鹅绒委陵菜冠幅无显著影响。散穗早熟禾和鹅绒委陵菜冠幅随牧压梯度上升均呈下降趋势, 距畜圈距离减少100 m, 散穗早熟

禾和鹅绒委陵菜的冠幅平均分别下降0.65 cm和0.24 cm(图3)。散穗早熟禾冠幅为谷地>阳坡>阴坡($P < 0.05$)(图3b), 其冠幅在谷地的下降幅度分别是阴坡和阳坡的6.8倍和5.5倍($P < 0.05$)(图3b), 谷地冠幅受放牧影响强于阳坡和阴坡。鹅绒委陵菜冠幅为谷地>阴坡>阳坡, 其冠幅在谷地的下降幅度分别是阴坡和阳坡的1.3倍和3.9倍(图3e), 随着牧压梯度的上升, 谷地受放牧影响最大, 阳坡最小。

放牧、地形及其交互作用分别解释散穗早熟禾株高/冠幅变化的96%, 75%, 74%(图2), 均具有极显著影响($P < 0.001$), 对鹅绒委陵菜株高/冠幅则均无显著影响。随着牧压梯度的上升, 散穗早熟禾的株高/冠幅在3种地形均呈下降趋势。其中, 在谷地和阳坡的降幅分别比阴坡高73%和70%(图3c)。放牧对谷地和阳坡株高/冠幅的影响大于阴坡, 说明散穗早熟禾在谷地和阳坡更倾向于纵向生长, 随着牧压梯度的上升, 株高下降快于冠幅。

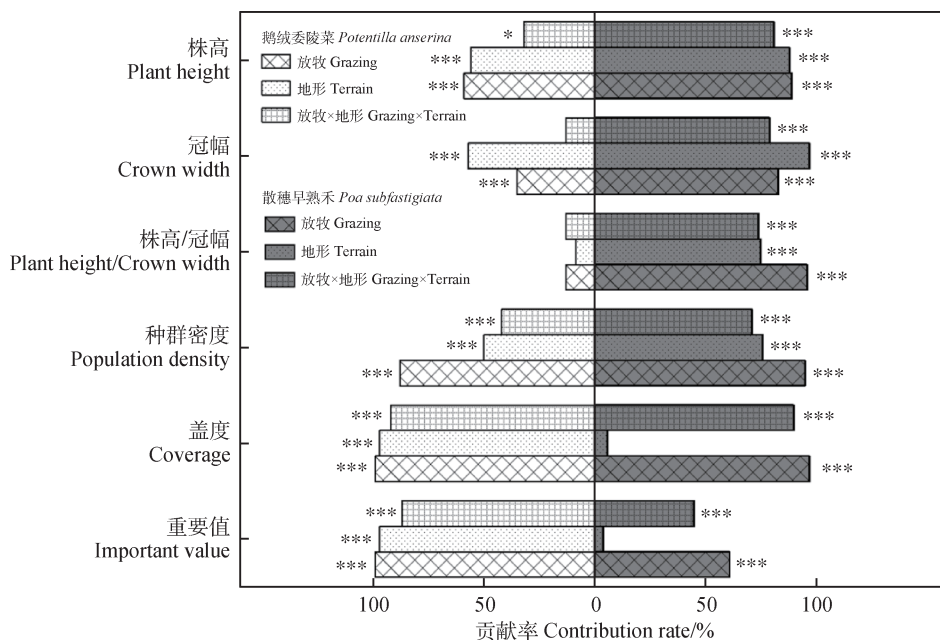


图2 放牧、地形及其交互作用对散穗早熟禾和鹅绒委陵菜生长指标的贡献率

Fig. 2 The contribution rates of terrain, grazing, and their interaction to the growth indicators of *Poa subfastigiata* and *Potentilla anserina*

注: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$

Note: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$

2.2 放牧和地形对种群密度的影响

放牧、地形及其交互作用分别解释散穗早熟禾和鹅绒委陵菜种群密度变化的95%, 76%, 71%和88%, 50%, 42%(图2), 均具有极显著影响($P < 0.001$)。随着牧压梯度的上升, 散穗早熟禾和鹅绒委陵菜的种群密度在3种地形均表现为下降。距畜圈距离减少

100 m, 2种植物种群密度平均分别下降 $4.58 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $2.75 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2}$ (图4)。散穗早熟禾和鹅绒委陵菜的种群密度分别为谷地>阳坡>阴坡($P < 0.05$)、谷地>阴坡>阳坡($P < 0.05$)(图4)。散穗早熟禾种群密度随牧压梯度的上升, 下降幅度分别为阳坡 $5.41 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ 、谷地 $4.44 \text{ 株} \cdot \text{m}^{-2} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ 和阴

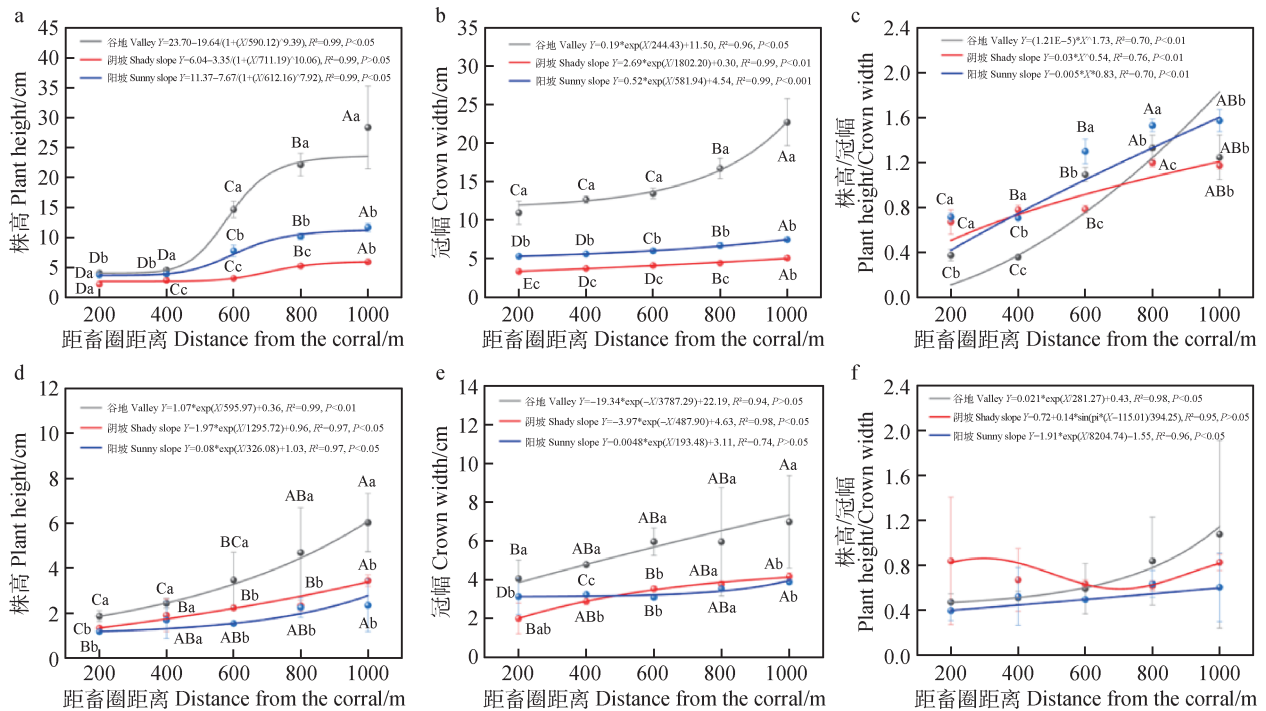


图3 放牧和地形对散穗早熟禾(a,b,c)和鹅绒委陵菜(d,e,f)株高和冠幅直径的影响(平均值±标准误)

Fig. 3 Effects of grazing and terrain on plant height and crown width of *Poa subfastigiata* (a,b,c) and *Potentilla anserina* (d,e,f) (mean±SE)

注:不同小写字母表示同一距畜圈距离条件下不同地形间差异显著($P<0.05$),不同大写字母表示同一地形条件下不同距畜圈距离间差异显著($P<0.05$)。下同

Note: Different lowercase letters indicate significant differences between different terrains under the same grazing pressures ($P<0.05$), while different uppercase letters indicate significant differences between different grazing pressure under the same terrain conditions ($P<0.05$). The same as below

坡 $3.91 \text{株} \cdot \text{m}^{-2} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$,不同地形受放牧的影响程度不同,表现为阳坡>谷地>阴坡。鹅绒委陵菜种群密度随牧压梯度的上升,降幅分别为谷地 $3.34 \text{株} \cdot \text{m}^{-2} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ 、阴坡 $2.66 \text{株} \cdot \text{m}^{-2} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ 和阳

坡 $2.25 \text{株} \cdot \text{m}^{-2} \cdot (100 \text{ m})^{-1}$ 谷地受放牧影响最大,阳坡最小。谷地兼具适宜水分和光照条件,两种植物均有较高的种群密度,鹅绒委陵菜在阴坡和阳坡则因受水分胁迫,种群密度低于谷地。

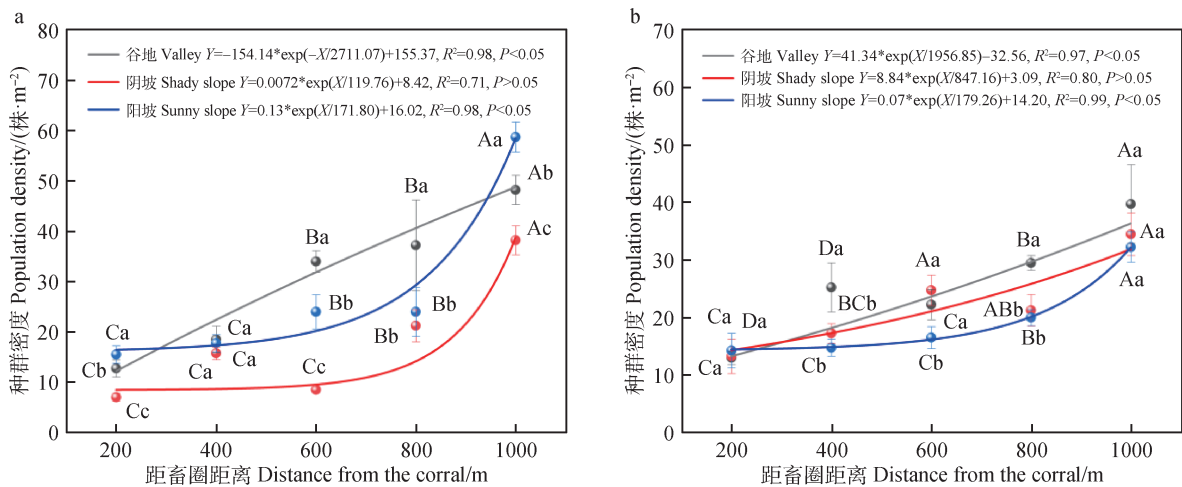


图4 放牧和地形对散穗早熟禾(a)和鹅绒委陵菜(b)种群密度的影响(平均值±标准误)

Fig. 4 Effects of grazing and terrain on population density of *Poa subfastigiata*(a) and *Potentilla anserina*(b) (mean±SE)

2.3 放牧和地形对植被盖度的影响

放牧及其与地形的交互作用分别能解释散穗早熟禾和鹅绒委陵菜植被盖度变化的97%,90%和99%,92%(图2),对2种植物种群盖度均有极显著影响($P<0.001$),地形解释鹅绒委陵菜植被盖度变化97%,对散穗早熟禾植被盖度无显著影响。随着牧压梯度的上升,散穗早熟禾和鹅绒委陵菜植被盖度均呈下降趋势。距畜圈距离减少100 m,散穗早熟禾和鹅绒委陵菜的植被盖度平均分别下降0.79%和1.62%(图5)。散穗早熟禾和鹅绒委陵

菜植被盖度分别为阳坡>谷地>阴坡($P<0.05$)、谷地>阴坡>阳坡($P<0.05$)(图5)。放牧是影响散穗早熟禾植被盖度的主要因素,随着牧压梯度的上升,散穗早熟禾在谷地的降幅最大,分别是阴坡和阳坡的1.4倍和1.6倍,而不同地形之间差异较小。鹅绒委陵菜植被盖度随着牧压梯度的上升,在谷地的降幅分别是阴坡和阳坡的1.2倍和2.6倍,谷地受放牧影响最大,阳坡最小。谷地的综合水热条件适宜两种植物的生长,两种植物均有较高的植被盖度。

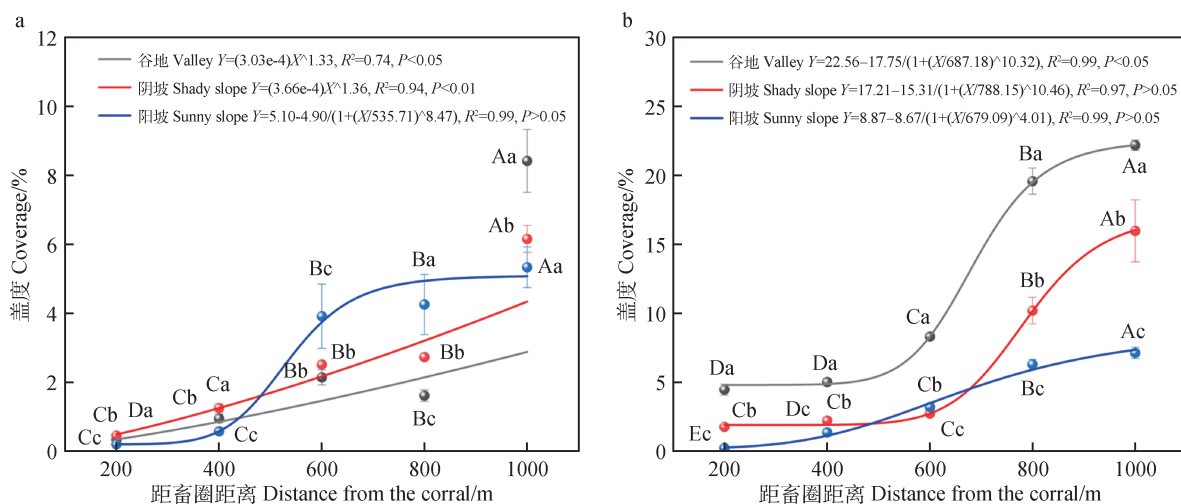


图5 放牧和地形对散穗早熟禾(a)和鹅绒委陵菜(b)植被盖度的影响(平均值±标准误)

Fig. 5 Effects of grazing and terrain on vegetation coverage of *Poa subfastigiata*(a) and *Potentilla anserina*(b)(mean ± SE)

2.4 放牧和地形对植被种间关系的影响

2.4.1 放牧和地形对重要值的影响 放牧及其与地形的交互作用分别解释散穗早熟禾和鹅绒委陵菜重要值变化的61%,45%和99%,87%(图2),对2种植物种群重要值均有极显著影响($P<0.001$),地形能解释鹅绒委陵菜重要值变化的97%,对散穗早熟禾重要值无显著影响。散穗早熟禾和鹅绒委陵菜的重要值分别为阳坡>阴坡>谷地、谷地>阴坡>阳坡($P<0.05$)(图6)。随着牧压梯度的上升,2种植物种群重要值均呈下降趋势。距畜圈距离减少100m,散穗早熟禾和鹅绒委陵菜的重要值平均分别下降0.025和0.032(图6)。随着牧压梯度的上升,散穗早熟禾重要值降幅表现为阳坡>谷地>阴坡。鹅绒委陵菜随牧压梯度上升,降幅为谷地>阴坡>阳坡,谷地受放牧影响最大,阳坡最小。可见,散穗早熟禾在光照充足、距畜圈距离较远时竞争能力较强,而鹅绒委陵菜更偏好湿润环境,谷地适宜的光照和湿度使其在群落中的优势度提高。

2.4.2 种群生长指标的相关性分析 种群生长性

状之间的相互关系体现了种群生长繁殖对资源的获取与分配,鹅绒委陵菜的株高、冠幅、种群密度、植被盖度、重要值之间均呈极显著正相关($P<0.001$)(图7),表明鹅绒委陵菜倾向于采取“协同增长”的策略,株高的增长可同步促进冠幅横向扩展与种群个体聚集,而种群密度的提升与冠幅的扩大又能显著增加植被盖度,个体生长与种群繁荣紧密耦合,共同强化其在群落中的优势地位。散穗早熟禾株高与冠幅、种群密度、植被盖度均呈极显著正相关($P<0.001$),与重要值呈显著正相关($P<0.05$)。冠幅与种群密度呈极显著正相关($P<0.001$),与盖度呈显著正相关($P<0.01$),与重要值无显著相关性。种群密度、盖度、重要值之间均呈极显著正相关($P<0.001$),说明散穗早熟禾在水平扩展上的资源分配相对较少,其重要值并非由单一生长性状或植被盖度主导,可能受群落中其他物种竞争、资源利用效率等多重因素影响,资源分配模式同样更侧重个体生长与种群聚集的协同,而非通过单一性状提升群落优势度。

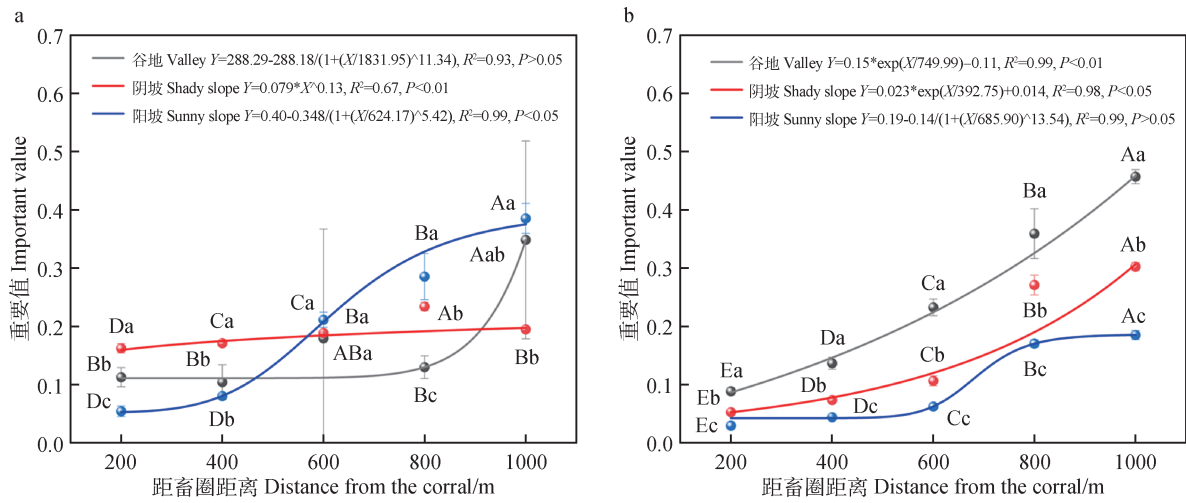


图 6 放牧和地形对散穗早熟禾(a)和鹅绒委陵菜(b)种群重要值的影响(平均值±标准误)

Fig. 6 Effects of grazing and terrain on the importance values of *Poa subfastigiata* (a) and *Potentilla anserina* (b) (mean ± SE)

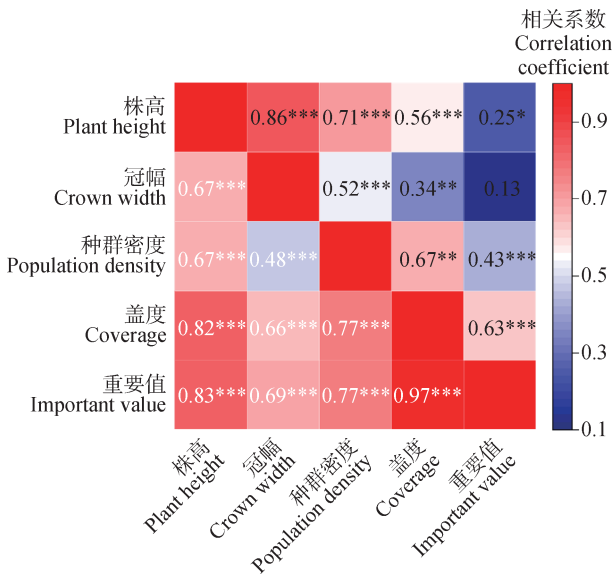


图 7 散穗早熟禾和鹅绒委陵菜生长指标的相关性分析

Fig. 7 Correlation analysis of growth indicators between *Poa subfastigiata* and *Potentilla anserina*

注:黑色字体代表散穗早熟禾,白色字体代表鹅绒委陵菜。*, $P<0.05$;**, $P<0.01$;***, $P<0.001$

Note: The black font represents *Poa subfastigiata*, The white font represents *Potentilla anserina*. *, $P<0.05$;**, $P<0.01$;***, $P<0.001$

2.5 放牧的作用机制

为说明地形、放牧与2种植物株高、冠幅、种群密度、盖度和重要值之间的关系,以及这些生长指标之间的相互关系,使用结构方程模型对它们之间的作用效应进行分析,对它们之间的总效应予以解释。

散穗早熟禾生长指标主要受到牧压梯度(距畜圈距离)及地形的影响,其中地形对散穗早熟禾的株高和冠幅存在极显著影响($P<0.001$)(图8a)。牧压梯度对重要值有显著影响($P<0.05$),对株高、种群密度和盖度均有极显著影响($P<0.001$);冠幅对株

高、盖度对冠幅均呈极显著正效应($P<0.001$);放牧和地形对物种丰富度无显著影响。

地形对鹅绒委陵菜株高具有极显著影响($P<0.001$),对物种丰富度无显著影响(图8b)。牧压梯度对鹅绒委陵菜的株高、种群密度和盖度均有极显著影响($P<0.001$),离畜圈越近,受放牧干扰越强。鹅绒委陵菜生长指标间相互关联,盖度对冠幅和重要值均呈极显著正效应($P<0.001$),冠幅对重要值有显著正效应($P<0.05$)。地形、放牧通过直接或间接途径作用于散穗早熟禾和鹅绒委陵菜的株高、冠幅、盖度、种群密度和重要值等指标,同时,各生长指标之间相互影响,共同构成了放牧和地形对种群的影响机制。

3 讨论

3.1 放牧和地形对种群密度的影响

随着牧压梯度的上升,2种植物种群密度显著下降,可能主要归因于家畜过度采食和频繁践踏^[30]。鹅绒委陵菜主要通过匍匐茎进行无性繁殖,同时存在小部分种子繁殖。家畜过度采食,直接减少了光合器官,削弱了植株碳同化能力,影响植株的物质积累^[31],而践踏则破坏了地下的匍匐茎,降低了核心繁殖途径的效率,从而抑制了其营养生长、繁殖和种群更新能力^[32]。散穗早熟禾作为优良牧草,频繁的采食使植株无法积累足够的光合产物用于生长和繁殖^[33],同时践踏还导致土壤紧实度增加^[34],通气性和透水性变差,影响植物根系生长和对养分、水分的吸收^[35],抑制种群发展。

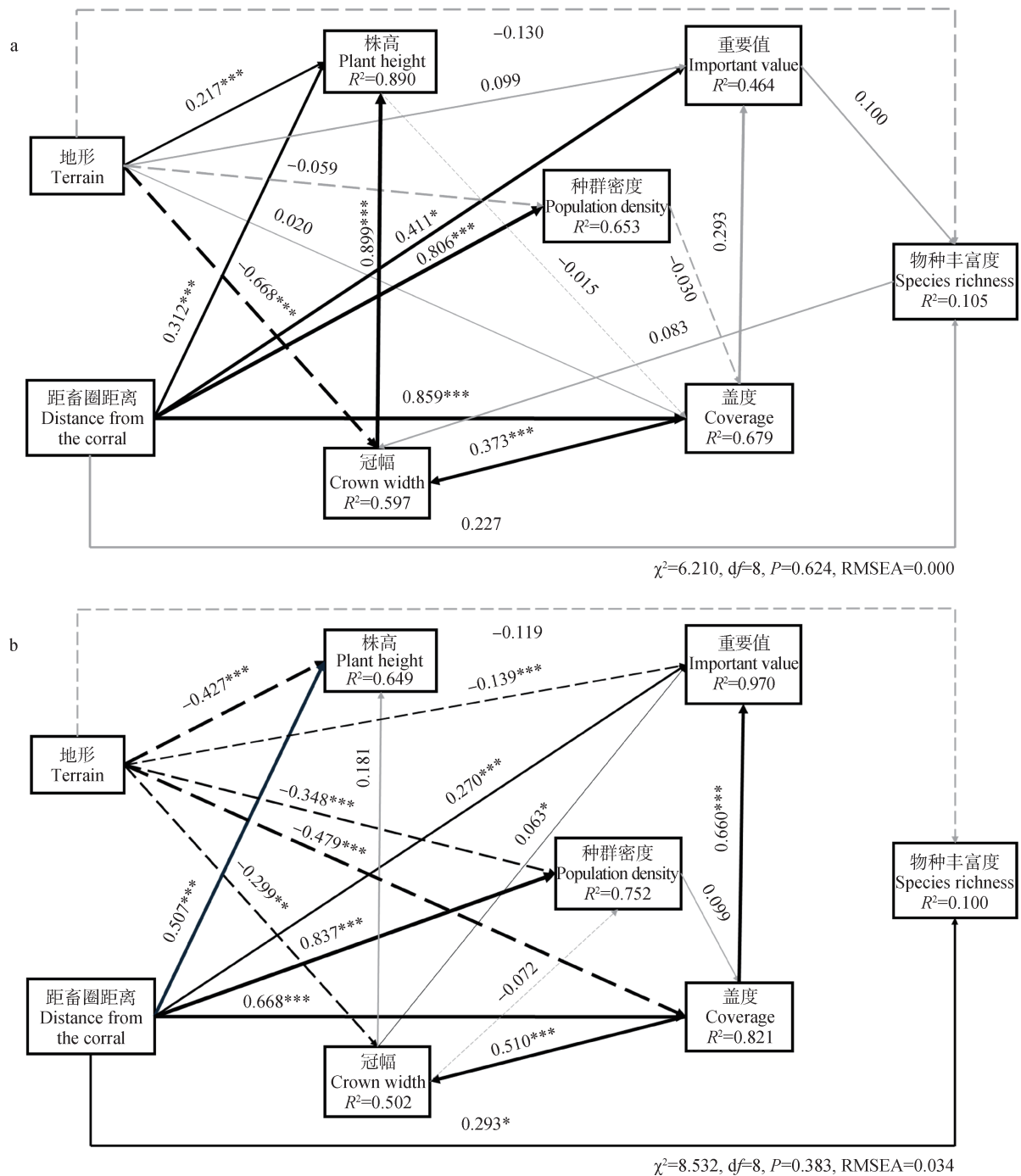


图 8 放牧和地形对散穗早熟禾(a)和鹅绒委陵菜(b)种群的影响

Fig. 8 The effect of grazing and terrain on populations of *Poa subfastigiata*(a) and *Potentilla anserina*(b) populations

注:图中线条表示路径,黑色线条表示路径显著($P<0.05$),灰色线条表示路径不显著($P>0.05$)。线条粗细表示效应大小,实线表示正效应,虚线表示负效应,线条处的数字为标准化路径系数, R^2 表示解释率*, $P<0.05$;**, $P<0.01$;***, $P<0.001$ 。RMSEA,近似误差均方根

Note: The lines in the figure represent paths, with black lines indicating significant paths ($p<0.05$) and gray lines indicating insignificant paths ($P>0.05$). The thickness of the line indicates the size of the effect, the solid line represents the positive effect, the dashed line represents the negative effect, the number at the lines represents the standardized path coefficient, and R^2 represents the explanatory power *, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$. RMSEA, Root mean square of approximation error

3.2 放牧和地形对种群生长的影响

牧压梯度上降低鹅绒委陵菜株高,这可能是由于距畜圈较近,家畜频繁采食直接破坏植物顶端分生组织^[36],抑制纵向生长^[37];同时,植物将更多资

源向地下分配^[38],增强抗牧性,但地上部受到限制。2种植物生长指标随牧压梯度上升(距畜圈距离减少)而显著下降,与不同牧压梯度下环境因子变化密切相关,距畜圈较近区域土壤紧实度高且养分受排

泄物影响^[39],根系扩展受阻,养分吸收效率降低,而距畜圈较远区域放牧干扰降低,土壤结构疏松、养分空间异质性降低,更利于植物根系扩展与地上部资源积累。不同地形因光照、水分和养分条件差异^[40-41]形成微生境异质性,影响种群的资源获取策略,阳坡光照强但水分易失,阴坡水分保持较好,谷地兼具水分与养分积累优势,影响种群的适应性生长。表明种群生长响应是放牧干扰和地形共同作用的结果。

3.3 放牧和地形对种群的影响机制

放牧和地形通过多种途径影响鹅绒委陵菜和散穗早熟禾种群,核心机制体现在资源获取与分配的关键生理过程受到干扰。牧压梯度上升导致光合色素含量降低、光合效率下降,这可能是因为过度采食使得叶片面积减少及土壤理化性质改变导致的根系吸收受限^[42],光合作用的减弱直接限制了植物的碳同化能力^[43-44]。放牧对养分吸收的影响呈现矛盾效应,放牧家畜排泄物虽然增加了土壤养分输入^[45],但土壤紧实度升高使得根系生长受限^[46],减少了根系与土壤的接触面积,导致养分吸收效率降低。放牧和地形直接或间接作用于两种植物的生长指标,影响其形态变化,形态变化又与光合作用、养分吸收等生理过程相互关联^[47],株高的变化会影响叶片接受光照的面积和角度,进而影响光合作用效率;而根系的生长和分布受地形和放牧的影响,又会影响养分吸收能力,多种因素综合作用于植物种群^[48],影响种群的发展。

3.4 放牧对群落结构与生态功能的影响

放牧引起的鹅绒委陵菜和散穗早熟禾种群变化对高寒灌丛群落结构产生了深远的影响。牧压梯度上升导致两者优势度的降低使得耐牧性植物占据原有生态位,杂草比例增加,改变了群落的物种多样性^[49]。鹅绒委陵菜具有发达的根系,而发达根系能够有效固持土壤^[50],鹅绒委陵菜种群数量的下降将会增加水土流失的风险;散穗早熟禾作为重要的牧草资源,其种群的衰退直接影响了高寒灌丛的初级生产力,进而影响到整个生态系统的能量流动和物质循环过程^[51]。高寒灌丛独特的气候和土壤条件导致两种植物对于放牧的响应程度和生态策略更为特殊,高寒环境下植物的生长周期较短、生长速度较慢,使得它们在遭受放牧干扰后的恢复能力相对较弱^[52],导致植物无法正常完成生活史,进而影响种群的发展和生态系统的稳定性。

4 结论

放牧通过采食与践踏直接调控种群生长,牧压梯度上升(距畜圈距离减少)显著影响散穗早熟禾和鹅绒委陵菜种群数量与分布,表现为株高降低、冠幅缩小、密度与盖度下降。地形通过改变光照、水分和土壤养分分配,影响种群分布格局,谷地水热均衡使两种植物种群均有较高密度,阴坡因湿度条件更优,水分供应稳定,利于喜湿的鹅绒委陵菜种群生长和繁殖,阳坡光照充足,热量条件适宜,更适于散穗早熟禾种群占据优势生态位。放牧与地形交互作用对株高、种群密度等指标具有协同调控作用,表现为地形调节放牧效应。未来研究可以聚焦长期放牧制度下种群动态与生态功能的耦合机制,为高寒灌丛可持续利用与生态保护提供精准调控方案。

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] CHEN Y Z, FENG X M, FU B J, et al. Maps with 1 km resolution reveal increases in above- and belowground forest biomass carbon pools in China over the past 20 years[J]. Earth System Science Data, 2023, 15(2): 897-910
- [3] 侯扶江,黄小娟,常生华,等. 草地培育的内涵和方法[J]. 生态学报,2024,44(19):8897-8913
HOU F J, HUANG X J, CHANG S H, et al. Concepts and approaches of grassland improvement[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(19): 8897-8913
- [4] SONG Q, WANG T M. Effects of shrub encroachment in the Inner Mongolia ecotones between forest and grassland on the species diversity and interspecific associations[J]. Agronomy, 2022, 12(10): 2575
- [5] 肖翔,李多才,安玉峰,等. 甘肃马鹿夏季牧场草地植物群落特征[J]. 草业科学,2019,36(7):1693-1705
XIAO X, LI D C, AN Y F, et al. Plant community characteristics of grazing grassland in a deer farm in summer[J]. Pratacutural Science, 2019, 36(7): 1693-1705
- [6] 杨婧,褚鹏飞,陈迪马,等. 放牧对内蒙古典型草原 α 、 β 和 γ 多样性的影响机制[J]. 植物生态学报,2014,38(2):188-200
YANG J, CHU P F, CHEN D M, et al. Mechanisms underlying the impacts of grazing on plant α , β and γ diversity in a typical steppe of the Inner Mongolia grassland[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2014, 38(2): 188-200
- [7] 姚喜喜,肖锋,祁守忠,等. 高寒草甸植被群落特征及其营养品质对围栏封育的响应[J]. 草地学报,2021,29(S1):208-217
YAO X X, XIAO F, QI S Z, et al. Responses of plant functional group traits and nutritional quality to fencing in an alpine meadow[J]. Acta Agrestia Sinica, 2021, 29(S1): 208-217
- [8] XIE L N, GUO H Y, CHEN W Z, et al. Effects of grazing on population growth characteristics of *Caragana stenophylla*

- along a climatic aridity gradient[J]. *Rangeland Ecology & Management*, 2018, 71(1): 98-105
- [9] VARGA K, CSIZI I, MONORI I, et al. Threats and challenges related to grazing paddocks: recovery of extremely overgrazed grassland after grazing exclusion[J]. *Arid Land Research and Management*, 2021, 35(3): 346-357
- [10] 马周文, 王宏, 于应文, 等. 甘肃马鹿冬季牧场牧草再生性对刈割的短期响应[J]. *草业科学*, 2018, 35(1): 157-164
MA Z W, WANG H, YU Y W, et al. Short-term effect of mowing winter pastures of Gansu wapiti on forage regeneration[J]. *Pratacultural Science*, 2018, 35(1): 157-164
- [11] TU X J, STRUIK P C, SUN S X, et al. Responses of fungal communities at different soil depths to grazing intensity in a desert steppe[J]. *PeerJ*, 2025, 13: e18791
- [12] DU Z Y, CAI Y J, WANG X D, et al. Research progress on grazing livestock dung decomposition and its influence on the dynamics of grassland soil nutrients[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(13): stxb201806211368
- [13] 周慧敏, 高志伟, 张晓嘉, 等. 不同放牧强度对内蒙古荒漠草原土壤细菌群落的影响[J]. *草地学报*, 2025, 33(6): 1764-1770
ZHOU H M, GAO Z W, ZHANG X J, et al. Effects of different grazing intensity on soil bacterial community in Inner Mongolian Desert grasslands [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(6): 1764-1770
- [14] 林丽, 李本措, 樊博, 等. 高寒嵩草草甸植物群落对牧场主“控制放牧”分异的响应与适应[J]. *中国草地学报*, 2022, 44(9): 19-30
LIN L, LI B C, FAN B, et al. Response and adaptation of plant community in alpine *Kobresia meadow* to different grazing intensities[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2022, 44(9): 19-30
- [15] 郝倩, 刘鸿雁, 程颖, 等. 中国落叶栎类末次冰盛期避难所及冰后期分布变化[J]. *中国科学: 地球科学*, 2023, 53(1): 82-95
HAO Q, LIU H Y, CHENG Y, et al. The LGM refugia of deciduous oak and distribution development since the LGM in China[J]. *Scientia Sinica (Terrae)*, 2023, 53(1): 82-95
- [16] USMAN M, LI L, WANG M Y, et al. Response of microbial communities to the changes in grazing intensity and season in a typical steppe[J]. *Environmental Research*, 2024, 246: 118126
- [17] 陈倩, 陈杰, 钟娇娇, 等. 秦岭山地油松天然次生林灌木层主要种群间联结性与功能群划分[J]. *应用生态学报*, 2018, 29(6): 1736-1744
CHEN Q, CHEN J, ZHONG J J, et al. Interspecific association and functional group classification of the dominant populations in shrub layer in secondary forest of *Pinus tabulaeformis* in Qinling Mountain, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(6): 1736-1744
- [18] 冯秀, 李元恒, 李芳, 等. 典型草原合理放牧强度阈值研究[J]. *中国草地学报*, 2019, 41(5): 120-127
FENG X, LI Y H, LI F, et al. Threshold of rational grazing intensity in typical grassland[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2019, 41(5): 120-127
- [19] 任继周, 胡自治, 牟新待, 等. 草原的综合顺序分类法及其草原发生学意义[J]. *中国草原*, 1980, 2(1): 12-24, 38
REN J Z, HU Z Z, MOU X D, et al. Comprehensive sequential classification of grassland and its genetic significance in grassland[J]. *Chinese Grassland*, 1980, 2(1): 12-24, 38
- [20] 侯扶江, 南志标, 肖金玉, 等. 重牧退化草地的植被、土壤及其耦合特征[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(8): 915-922
HOU F J, NAN Z B, XIAO J Y, et al. Characteristics of vegetation, soil, and their coupling of degraded grasslands[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(8): 915-922
- [21] 郭雅蓉, 侯扶江, 于应文. 祁连山北坡3个季节性牧场夏季的土壤呼吸[J]. *草业科学*, 2017, 34(8): 1561-1570
GUO Y R, HOU F J, YU Y W. Soil respiration in three types of seasonal pastures in summer on the northern slope of Qilian Mountains[J]. *Pratacultural Science*, 2017, 34(8): 1561-1570
- [22] 拓行行. 马鹿放牧干扰下黄土高原典型草原生态系统多功能性评估[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2024: 5-24
TUO X X. Multifunctional evaluation of typical grassland ecosystem in Loess Plateau under the disturbance of red deer grazing[D]. Yangling: Northwest A&F University, 2024: 5-24
- [23] 杨忠庆, 谢建荣, 顾生贵. 祁连山寺大隆林区甘肃马鹿夏季生境选择及垂直分布的研究[J]. *河西学院学报*, 2004, 20(5): 46-48
YANG Z Q, XIE J R, GU S G. Study on habitat selection and vertical distribution of Gansu red deer in sidalong forest region of Qilian Mountain in summer[J]. *Journal of Hexi University*, 2004, 20(5): 46-48
- [24] 魏楷丽. 西藏马鹿草枯期和草青期营养策略比较研究[D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2023: 8-20
WEI K L. Comparison of nutritional strategies of Tibetan red deer during withered grass period and green grass period[D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2023: 8-20
- [25] 王树林. 牦牛放牧对粪种子库结构和功能的作用[D]. 兰州: 兰州大学, 2024: 72-99
WANG S L. Effect of yak grazing on the structure and function of dung seed bank[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2024: 72-99
- [26] 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 vegetation spatial heterogeneity [J]. *Acta Pratacultural Sinica*, 2012, 21(1): 254-261
- [27] SMART A J, DERNER J D, HENDRICKSON J R, et al. Effects of Grazing pressure on efficiency of grazing on North American Great Plains rangelands[J]. *Rangeland Ecology & Management*, 2010, 63(4): 397-406
- [28] 王化, 侯扶江, 袁航, 等. 高山草原放牧率与群落物种丰富度[J]. *草业科学*, 2013, 30(3): 328-333
WANG H, HOU F J, YUAN H, et al. Relationships between stocking rate and species richness on alpine steppe[J]. *Pratacultural Science*, 2013, 30(3): 328-333
- [29] YUAN H, HOU F J. Grazing intensity and soil depth effects on soil properties in alpine meadow pastures of Qilian Mountain in northwest China[J]. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B — Soil & Plant Science*, 2015, 65(3): 222-232
- [30] 许蔚, 董全民, 王芳草, 等. 放牧家畜组合对环青海湖高寒草地优势种空间格局的影响[J]. *生态环境学报*, 2024, 33(9): 1397-1405
XU W, DONG Q M, WANG F C, et al. Effects of grazing livestock combination on spatial pattern of dominant species in alpine grassland around Qinghai Lake[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2024, 33(9): 1397-1405
- [31] 杨思维. 高寒草甸植物群落与土壤对短期放牧的响应研究[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2017: 4-19
YANG S W. Studies on the effects of short-term grazing on

- plant community and soil of alpine meadows [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2017:4-19
- [32] 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
- [33] 张育涵,王赞博,韩国栋. 荒漠草原土壤有机磷组分及其矿化对放牧强度的响应[J]. 中国草地学报, 2023,45(7):60-70
ZHANG Y H, WANG Y B, HAN G D. Response of soil organic phosphorus and mineralization to grazing intensity in desert steppe[J]. Chinese Journal of Grassland, 2023,45(7):60-70
- [34] 姜沈毅,张文博,穆怀彬,等. 管理方式对典型草原植物和土壤理化特征的影响[J]. 中国草地学报, 2022,44(9):83-89
JIANG S Y, ZHANG W B, MU H B, et al. Effects of management on plant and soil physicochemical characteristics of typical steppe[J]. Chinese Journal of Grassland, 2022,44(9):83-89
- [35] 王若冰,王永慧,赵宏宇,等. 优势物种对内蒙古典型草原营养物质生产的决定性影响[J]. 草业科学, 2024,41(9):2012-2024
WANG R B, WANG Y H, ZHAO H Y, et al. Dominant species determined forage quantity and quality in a typical Inner Mongolia steppe[J]. Pratacultural Science, 2024,41(9):2012-2024
- [36] 周雪燕. 长白落叶松短枝簇生芽变枝的变异机理研究[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2021:12-30
ZHOU X Y. Study on the variation mechanism of short-branch cluster buds of *Larix olgensis* [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2021:12-30
- [37] LIU Z M, SUN P Y, LI X M, et al. BIG coordinates auxin and SHORT ROOT to promote asymmetric stem cell divisions in *Arabidopsis* roots[J]. Plant Cell Reports, 2024,43(7):188
- [38] 火久艳,尹亚丽,赵文,等. 放牧通过增强草地植被种间关联性维持系统稳定[J]. 草业科学, 2025,42(4):894-906
HUO J Y, YIN Y L, ZHAO W, et al. Grazing maintains ecosystem stability by enhancing interspecific correlations in grassland vegetation[J]. Pratacultural Science, 2025,42(4):894-906
- [39] 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
- [40] XING J, LIU G J, ZHAI W B, et al. Optimized fertilizer management strategy based on ridge-furrow planting pattern enhances dryland wheat yield and water utilization on the Loess Plateau[J]. Agricultural Water Management, 2025,311:109391
- [41] 王纯纯,于婉婉,邢华,等. 浙江百山祖亚热带常绿阔叶林土壤细菌 α 多样性和功能基因空间分布及影响因素[J]. 应用与环境生物学报, 2025,31(10):1549-1562
WANG C C, YU W W, XING H, et al. Spatial distribution and influencing factors of soil bacteria α diversity and functional genes in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Baishanzu, Zhejiang Province[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2025,31(10):1549-1562
- [42] 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, 2018:37-53
LI J W. Relationships 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, 2018:37-53
- [43] HAIDER Z, YANG C Y, AHMAD I, et al. Bioderived carbon quantum dots boost maize growth and photosynthesis by augmenting UV spectrum absorption and carbon assimilation regulatory genes[J]. Journal of Environmental Chemical Engineering, 2024,12(6):114396
- [44] LEI S H, ROSSIS, YANG Z M, et al. Metabolic regulation of 5-oxoproline for enhanced heat tolerance in perennial ryegrass[J]. Stress Biology, 2024,4(1):46
- [45] 王军邦,欧阳熙煌,赵新全. 高寒放牧草地碳循环研究进展[J]. 生态学报, 2024,44(22):10119-10132
WANG J B, OUYANG X H, ZHAO X Q. Review of grazing effect on carbon cycling in alpine grasslands[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024,44(22):10119-10132
- [46] 秦嘉晨,王欢,朱江,等. 基于种内与种间性状变异的放牧过滤作用及其尺度效应[J]. 植物生态学报, 2024,48(7):858-871
QIN J C, WANG H, ZHU J, et al. Grazing filtering effect based on intraspecific and interspecific trait variation and its scale effects[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2024,48(7):858-871
- [47] 杜海燕. 不同铵硝配施下橡胶树幼苗对氮素的吸收、利用和分配[D]. 海口:海南大学, 2015:2-13
DU H Y. Absorption, utilization and distribution of nitrogen by rubber tree seedlings under different ammonium nitrate combinations [D]. Haikou: Hainan University, 2015:2-13
- [48] 郭书娟. 黄土高原退耕地典型人工林对不同降雨条件的适应策略[D]. 杨凌:西北农林科技大学, 2020:95-113
GUO S J. The adaptation strategy for typical artificial forests to different rainfall conditions on the abandoned farmland in the Loess Plateau [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2020:95-113
- [49] 王梓晗,吕世杰,杨溢文,等. 放牧强度对短花针茅荒漠草原优势种群和物种多样性的影响[J]. 草业科学, 2025,42(3):591-600
WANG Z H, LYU S J, YANG Y W, et al. Effects of grazing intensity on dominant populations and species diversity in a *Stipa breviflora* desert steppe[J]. Pratacultural Science, 2025,42(3):591-600
- [50] 段景章,赵海东,张建伟,等. 不同紫花苜蓿品种对土壤理化性质的影响[J]. 中国草地学报, 2025,47(2):104-114
DUAN J Z, ZHAO H D, ZHANG J W, et al. Effect of different alfalfa cultivars on soil physicochemical properties[J]. Chinese Journal of Grassland, 2025,47(2):104-114
- [51] ZHANG F Y, ZHANG Z X, KONG R, et al. Changes in forest net primary productivity in the Yangtze River Basin and its relationship with climate change and human activities[J]. Remote Sensing, 2019,11(12):1451
- [52] LI X L, GAO J, ZHANG J, et al. Adaptive strategies to overcome challenges in vegetation restoration to coalmine wasteland in a frigid alpine setting[J]. Catena, 2019,182:104142