

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.06.028

引用格式:郭志成,张博涵,吕世杰.荒漠草原植物群落状态转移随载畜率的变化规律[J].草地学报,2026,34(6):2261—2268
GUO Zhi-cheng, ZHANG Bo-han, LÜ Shi-jie. The State Transition of Plant Community with Grazing Intensity in Desert Steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(6):2261—2268

荒漠草原植物群落状态转移随载畜率的变化规律

郭志成,张博涵,吕世杰*

(内蒙古农业大学草业学院,内蒙古呼和浩特 010018)

摘要:为阐明载畜率升高对荒漠草原植物群落状态转移的多层级驱动机制,本研究依托内蒙古短花针茅荒漠草原长期放牧控制平台(2004—今),设置无牧(CK)、轻度放牧(LG, 0.91羊单位·hm⁻²·半年⁻¹)、中度放牧(MG, 1.82羊单位·hm⁻²·半年⁻¹)和重度放牧(HG, 2.71羊单位·hm⁻²·半年⁻¹)4个载畜率梯度,基于代表性样地145个监测样方数据构建状态转移概率矩阵,整合物种互作网络、功能群演替及植物科闭合性分析。结果表明:(1)LG→MG阶段植物种群网络复杂性达峰值(孤立物种仅4种),而HG阶段核心物种减少(如*Teloxys aristata*消失)、孤立物种激增至15种;(2)随载畜率升高,灌木半灌木(SS)和多年生杂类草(PF)向多年生禾草(PG)转移概率增加,而PG→一二年生植物(AB)转移概率在HG阶段增幅超30%;(3)禾本科(POA)接收能力随载畜率增大而增强,但菊科(AST)生物量占比下降。总之,载畜率>1.82羊单位·hm⁻²·半年⁻¹触发群落退化临界点,而适度放牧(LG~MG)通过物种冗余、功能群资源优化及植物科间转移闭环维持群落稳定性。本研究为荒漠草原退化预警和精准恢复提供了多维度理论依据。

关键词:荒漠草原;载畜率;状态转移;功能群演替;多稳态维持

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)06-2261-08

The State Transition of Plant Community with Grazing Intensity in Desert Steppe

GUO Zhi-cheng, ZHANG Bo-han, LÜ Shi-jie*

(College of Grassland Science, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010018, China)

Abstract: To elucidate the multilevel drivers of stocking rate increase on plant community state transition in desert steppe, this study was performed in a long-term grazing manipulation platform (2004-present) in *Stipa breviflora* desert steppe of Inner Mongolia. Four grazing intensity treatments were established: no grazing (CK), light grazing (LG, 0.91 sheep units·hm⁻²·half-year⁻¹), moderate grazing (MG, 1.82 sheep units·hm⁻²·half-year⁻¹), and heavy grazing (HG, 2.71 sheep units·hm⁻²·half-year⁻¹). Based on data from 145 monitored quadrats in representative plots, a state transition probability matrix was constructed, integrating species interaction networks, functional group succession, and plant family closure analysis. The results showed that: (1) Plant population network complexity peaked during the stage of LG transition to MG (with only 4 isolated species), whereas core species (e. g., the disappearance of *Teloxys aristata*) reduced and isolated species sharply increased to 15 at the HG stage; (2) As stocking rate increased, the transition probabilities from shrub-subshrub (SS) and perennial forbs (PF) to perennial grasses (PG) rose, while the transition probability from PG to annual-bien-nial plants (AB) increased by more than 30% under HG; (3) The receiving capacity of the Poaceae (POA) strengthened with increasing stocking rate, whereas the biomass proportion of Asteraceae (AST) declined. In summary, a stocking rate exceeding 1.82 sheep units·hm⁻²·half-year⁻¹ triggered the critical threshold for community degradation. In contrast, moderate grazing (LG-MG) maintained community stability through species

收稿日期:2025-09-03;修回日期:2025-10-13

基金项目:国家自然科学基金项目(32260352);林业科研能力提升项目(104004002);一流学科科研专项(YLXKZX-NND-032);创新平台载体(人才)计划项目“内蒙古自治区草地管理与利用重点实验室(2022PT0003)资助

作者简介:郭志成(1973-),男,汉族,内蒙古呼和浩特人,博士,讲师,主要从事草地保护研究, E-mail: guozhichengnmg@sina.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: lshj123@163.com

redundancy, optimized resource allocation among functional groups, and the formation of closed-loop transitions between plant families. This study provides a multidimensional theoretical foundation for early warning of desert steppe degradation and targeted restoration.

Key words: Desert steppe; Stocking rates; State transition; Functional group succession; Multistable maintenance

草原生态系统占全球陆地面积的40%以上,不仅是畜牧业生产的基础,还在碳汇形成、生物多样性维持及水土保持等方面发挥关键生态服务功能^[1-2]。然而,全球约50%的草地正经历不同程度的退化,其中过度放牧是核心驱动因子。尤其在干旱半干旱区的荒漠草原,如内蒙古短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原,其建群种短花针茅及优势种无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)对环境扰动极为敏感,载畜率超过生态阈值(如2.71羊单位·hm⁻²·半年⁻¹)易引发物种互作网络解体与群落退化^[3-4]。尽管已有研究揭示了放牧对生物量或多样性的静态影响^[5-6],但群落状态转化的动态过程及其多层级驱动机制仍缺乏系统解析,限制了退化草地的精准恢复。

植物群落的状态转移,是指生态系统在放牧等干扰下,其物种组成、功能群结构与分类群响应发生非线性的阶段性跃迁的过程。其研究范式已不再局限于传统依赖生产力或物种丰富度等单一指标^[7],而是发展为通过状态转移概率模型来量化物种存在概率时空变化的新途径。该模型为解析物种互作网络^[8]、功能群资源转移^[9]及植物科属闭合性机制提供了方法论支撑^[10]。其中,植物科属闭合性是表征特定植物科在资源流动中的稳定内部循环关系,其稳定性依赖于该科的资源接收能力。当放牧等干扰超过生态阈值时,接收能力衰退导致科间资源交换失衡、闭合性丧失,最终引发群落结构退化。有研究通过量化物种互作网络与功能群资源重组路径,发现当载畜率超越生态阈值导致植物科接收能力衰退与闭合性丧失时,群落的不可逆退化过程验证了“多样性-功能-稳定性”耦合理论的内在逻辑^[3]。通过系统辨识不同载畜率下的状态转移路径,该研究推动了生态修复理念从被动封育向主动调控的科学范式转变^[6]——借助关键物种植入与资源循环调控可引导系统规避退化陷阱并向高稳定性状态演替,为草地适应性管理及全球变化背景下的生态韧性维持提供了机制性解决方案。然而当前研究对物种、功能群与植物科如何协同驱动状态跃迁,以及不同载畜率下多层级状态转移路径的整合机制仍缺乏系统探索^[11],这已成为该领域未来

突破的关键方向。

本研究依托内蒙古四子王旗2004年建立的长期定位控制平台,采用完全随机区组设计,设置不放牧(CK)、轻度(LG)、中度(MG)、重度(HG)4个梯度载畜率(0,0.91,1.82,2.71羊单位·hm⁻²·半年⁻¹),克服了短期试验难以捕捉累积效应的缺陷^[12]。通过145个固定样方的系统监测,创新性构建状态转移概率矩阵,从而对载畜率状态量化、动态解析并实现网络动态可视化^[13]。该方法突破静态描述的局限,首次在荒漠草原实现载畜率-群落多维度响应-状态跃迁临界点的动态耦合分析^[14]。

为阐明载畜率升高如何通过物种互作、功能群替代、植物科接收能力演化驱动植物群落状态转移,本研究以内蒙古四子王旗短花针茅荒漠草原为研究对象,基于长期放牧试验平台,拟分析:(1)载畜率如何调控物种互作网络结构与复杂性?(2)功能群组成与资源分配策略怎样响应载畜率驱动的状态转移?(3)植物科在载畜率状态转移过程中如何平衡相互之间的关系;(4)多组织层次(种群-功能群-植物科)的响应模式对生态系统状态转变具有怎样的指示作用?相关问题的解决,旨在明确载畜率转化过程中植物群落的响应过程,进而为揭示植物群落多稳态的维持机制提供理论依据和数据支撑。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

研究区地理位置为111°53′41″E,41°46′43″N,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,该区域平均海拔为1450 m。研究区属于中温带典型的大陆性季风气候区,试验期间年平均气温3.7℃,最冷月份1月,最热月份7月,≥10℃的年积温为2200~2500℃;年平均降水为240 mm左右,降水主要集中在6—9月^[15]。该区域植被属短花针茅荒漠草原地带性植被,短花针茅(*Stipa breviflora*)为建群种,无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)和冷蒿(*Artemisia frigida*)为优势种,主要伴生种有银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)等。根据联合国粮食与农业组织

的土壤分类系统,该土壤类型是砂壤土质地的淡栗钙土^[16-17]。

1.2 试验设计

放牧试验采用完全随机区组试验设计,利用放牧围栏划分不同放牧试验小区,分成3个区组,即3次重复。自2004年开始,在每个区组中设置4个不同的放牧强度,分别为不放牧的对照(Control, CK)、轻度放牧(Light grazing, LG)、中度放牧(Moderate grazing, MG)和重度放牧(Heavy grazing, HG)。每年5—10月在对照、轻度放牧、中度放牧和重度放牧处理小区放牧2岁蒙古绵羯羊0, 4, 8和12只,实际载畜率分别为0羊单位·hm⁻²·半年⁻¹, 0.91羊单位·hm⁻²·半年⁻¹, 1.82羊单位·hm⁻²·半年⁻¹和2.71羊单位·hm⁻²·半年⁻¹。放牧强度根据卫智军等人^[3,18]提出的短花针茅荒漠草原的理论载畜量进行设置。在放牧期间,每天早晨6:00将绵羊驱赶至放牧区,18:00驱赶回畜圈休息,其余时间不放牧。

1.3 取样设计

在CK, LG, MG和HG处理的各个小区(12个小区)选取代表性样地,样地面积为40 m×40 m=1600 m²,其中西南角为坐标(0 m, 0 m),最远处坐标为(40 m, 40 m),然后由南向北设置17条样线,编号为0~16,编号为偶数的样线,取样点始于纵坐标0 m,而编号为奇数的样线,取样点始于纵坐标2.5 m处,每个区最终形成145个取样点(见图1)。在每个取样点,布设一个0.5 m×0.5 m样方,调查样方内植物种群的高度(cm)、盖度(%) and 密度(株·0.25 m⁻²)。根据调查的结果,统计不同处理区植物种群出现情况及其所属功能群、植物科分类见表1。

1.4 数据分析

1.4.1 计算重要值 依据调查样方内植物种群的高度(cm)、盖度(%)和密度(株·0.25 m⁻²),计算相对高度、相对盖度、相对密度,然后将其加和之后除以3乘100%得到植物种群的重要值(V₁),计算式如下:

$$V_1 = \left(\frac{H_i}{\sum_{i=1}^n H_i} + \frac{C_i}{\sum_{i=1}^n C_i} + \frac{D_i}{\sum_{i=1}^n D_i} \right) / 3 \times 100\%$$

式中, H_i 、 C_i 和 D_i 分别代表样方内第*i*个植物种群的高度、盖度和密度, $\sum_{i=1}^n H_i$, $\sum_{i=1}^n C_i$ 和

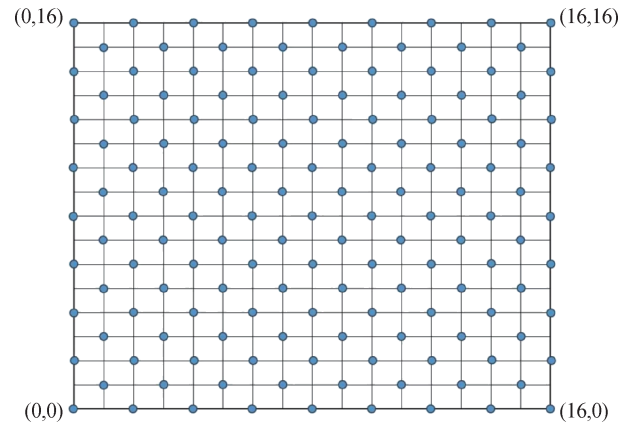


图1 各个小区代表性样地样方调查设计图

Fig. 1 Investigation and design drawings of representative plots for each residential area

$\sum_{i=1}^n D_i$ 分别代表样方内植物种群的总高度、总盖度和总密度。然后依据植物功能群和植物科分类进行重要值加和,得到各植物功能群和植物科分类下的重要值。

1.4.2 处理区内物种存在概率 处理区内物种存在概率计算式如下:

$$S_{d,s} = \sum_{k \in K_{d,s}} x_{d,s,k}$$

其中, $S_{d,s}$ 表示处理区*d*中物种*s*的存在概率, $x_{d,s,k}$ 表示在处理区*d*的第*k*个样本中物种*s*的存在状态, $K_{d,s}$ 为处理区*d*中物种*s*的非缺失样本集合。

1.4.3 计算状态转移概率矩阵 状态转移概率矩阵的每个元素 $T_{i,j}$ 的计算公式如下:

$$T_{i,j} = \begin{cases} \frac{t_j}{\sum_{k=1}^n t_k}, & \text{如果 } f_i > 0 \text{ 且 } \sum_{k=1}^n t_k > 0 \\ \frac{1}{n}, & \text{其他情况} \end{cases}$$

其中, f_i 来源处理区中物种*i*的存在概率, t_j 目标处理区中物种*j*的存在概率, n 为物种总数。行和为1,即每行满足 $\sum_{j=1}^n T_{i,j} = 1$ 。若来源物种*i*的存在概率 $f_i \leq 0$ 或目标区所有物种存在概率之和为0,则转移概率退化为均匀分布。

1.4.4 数据计算与可视化 在R软件(Version 4.5.0)中,调用“tidyverse”(Version 2.0.0),“dplyr”(Version 1.1.4),“tidyr”(Version 1.3.1)程序包,计算各处理区当前状态以及转换矩阵,调用“igraph”(Version 2.1.4)程序包绘制处理区状态转移热图和物种之间状态转移网络图。

表 1 各处理区植物种群出现情况及其归类

Table 1 Occurrence and classification of plant populations in each treatment area

物种 Species	缩写 Abbreviation	功能群 Functional group	科 Family	CK	LG	MG	HG
短花针茅 <i>Stipa breviflora</i>	S. bre	PG	POA	395	431	435	435
无芒隐子草 <i>Cleistogenes songorica</i>	C. son	PG	POA	395	356	405	409
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	A. fri	SS	AST	33	10	—	—
栉叶蒿 <i>Neopallasia pectinata</i>	N. pec	AB	AST	4	7	2	—
银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	C. amm	PF	OTH	173	179	142	165
细叶韭 <i>Allium tenuissimum</i>	A. ten	PF	OTH	4	1	—	—
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	A. sco	AB	AST	—	—	1	—
猪毛菜 <i>Kali collinum</i>	K. col	AB	CHE	105	19	2	47
平卧轴藜 <i>Bassia prostrata</i>	B. pro	SS	CHE	68	12	—	—
狭叶锦鸡儿 <i>Caragana stenophylla</i>	C. ste	SS	FAB	71	12	29	21
灰绿藜 <i>Oxybasis glauca</i>	O. gla	AB	CHE	55	112	—	—
刺藜 <i>Teloxys aristata</i>	T. ari	AB	CHE	194	360	407	233
小叶锦鸡儿 <i>Caragana microphylla</i>	C. mic	SS	FAB	12	5	9	2
寸草苔 <i>Carex duriuscula</i>	C. dur	PF	OTH	15	11	4	—
乳白黄耆 <i>Astragalus galactites</i>	A. gal	PF	FAB	1	—	—	—
冬青叶兔唇花 <i>Lagochilus ilicifolius</i>	L. ili	PF	OTH	5	2	—	—
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	L. chi	PG	POA	2	34	—	—
驼绒藜 <i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	K. cer	SS	CHE	25	4	—	—
曲枝天门冬 <i>Asparagus trichophyllus</i>	A. tri	PF	OTH	—	—	—	1
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	P. tan	PF	OTH	5	7	—	—
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	P. bif	PF	OTH	4	67	1	3
地锦 <i>Euphorbia humifusa</i>	E. hum	AB	OTH	2	21	100	84
鹤虱 <i>Lappula myosotis</i>	L. myo	AB	OTH	1	1	—	—
糙叶黄芪 <i>Astragalus scaberrimus</i>	A. sca	PF	FAB	—	5	1	—
牻牛儿苗 <i>Erodium stephanianum</i>	E. ste	AB	OTH	1	3	—	—
马蔺 <i>Iris lactea</i>	I. lac	PF	OTH	—	6	—	—
蒺藜 <i>Tribulus terrestris</i>	T. ter	AB	OTH	3	8	1	2
米口袋 <i>Gueldenstaedtia verna</i>	G. ver	PF	FAB	—	—	—	1
扁蓿豆 <i>Medicago ruthenica</i>	M. rut	PF	FAB	—	1	—	—

注:表中PG,PF,SS和AB分别代表多年生禾草、多年生杂类草、灌木半灌木、一二年生植物功能群,POA,AST,CHE,FAB和OTH分别代表禾本科、菊科、藜科、豆科和其他科,表中的数字代表出现的样方数,“—”表示测量过而未发现

Note: In the table, PG, PF, SS and AB respectively represent perennial grasses, perennial hybrid grasses, shrubs and semi-shrubs, and annual and biennial plant functional groups, while POA, AST, CHE, FAB and OTH respectively represent Poaceae, Asteraceae, Chenopodiaceae, Fabaceae and other families. The numbers in the table represent the number of sample squares that appear

2 结果与分析

2.1 基于物种的状态转移过程分析

在CK→LG的转化过程中(图2a),29个植物种群形成7个区域,其中米口袋(*Gueldenstaedtia verna*)、糙叶黄芪(*Astragalus scaberrimus*)、猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、曲枝天门冬(*Asparagus trichophyllus*)、扁蓿豆(*Medicago ruthenica*)、马蔺(*Iris lactea*)各自形成一个区域,结合表1可知,猪毛蒿(A. sco)、曲枝天门冬(A. tri)和米口袋(G. ver)在CK和LG处理区均未出现,而糙叶黄芪(A. sca)、马蔺(I. lac)和扁蓿豆(M. rut)在CK处理区未出现,而在LG处理区出现;所以6个独立区域可

以划分为两类。其余23种植物种群在一个区域,形成复杂的物种关系网,依据其在物种关系网中的位置可将23种植物种群划分为3类:第一类为短花针茅(S. bre)、无芒隐子草(C. son)和刺藜(T. ari),其居于网络中心,节点最多(与其他物种形成的物种关系最多),构成植物群落物种关系网的核心物种;第二类为银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、灰绿藜(*Oxybasis glauca*)、驼绒藜(*Krascheninnikovia ceratoides*)和二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*),其介于核心物种和边缘物种(归为第三类的物种)之间,在植物群落中的地位 and 作用仅次于核心物种,可称之为过渡物种;第三类为23个物种余下的16个物种,其位于植物群落物种关系网边缘,可称之为边缘

物种。LG→MG 和 MG→HG 转变过程中的物种变化详见图 2b-c。

综合来看,孤立物种在 CK→LG、LG→MG 和 MG→HG 转变过程分别为 6、4 和 15 种;LG→MG 转变过程孤立物种较少,原因是 LG 处理区出现的物种数较多(表 1);MG→HG 转变过程孤立物种较多,原因是 MG 和 HG 处理区均为出现的物种高达 13 种(表 1),再加上从无到有的两个物种(曲枝天门

冬和米口袋),形成 15 个孤立物种。从核心物种来看, LG→MG 这一转变过程与 CK→LG 一致,而 MG→HG 转变过程 3 个核心物种转变为 2 个,且一二年生核心物种刺藜消失,原因是重牧导致其出现频次急剧下降(表 1)。所以,重牧导致物种关系网趋于简单化,核心物种减少,孤立物种(或者说消失物种)较多;载畜率在 LG→MG 之间有利于植物群落物种关系网复杂和稳定。

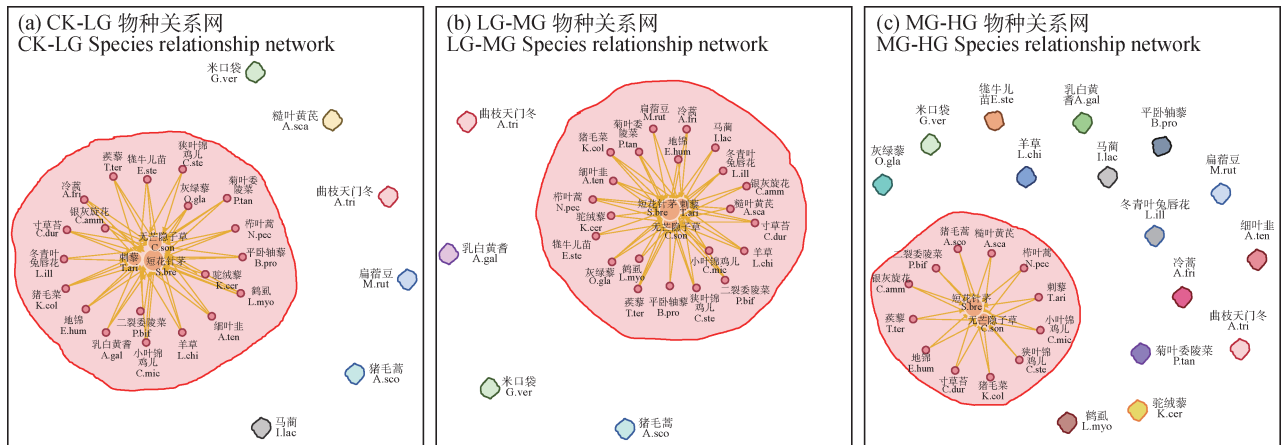


图 2 不同载畜率之间状态转换的物种关系网

Fig. 2 The species relationship network of state transitions between different stocking rates

2.2 基于功能群的状态转移过程分析

在 CK→LG 的转化过程中,4 个生活型功能群可以分为两类,即灌木半灌木功能群(SS)和多年生杂类草功能群(PF)为一类(转出功能群),二者均向多年生禾草功能群(PG)和一二年生植物功能群(AB)转化,所以多年生禾草功能群(PG)和一二年生植物功能群(AB)归为一类(转入功能群)。SS 倾向于转移到 PG, PF 倾向于转移到 PG, 而 PG 倾向

转移到 AB。LG→MG 和 MG→HG 转变过程功能群转移关系详见图 3。整体来看,伴随载畜率增大,灌木半灌木功能群(SS)和多年生杂类草功能群(PF)向多年生禾草功能群(PG)转移概率在增大,而 PG 倾向转移到 AB 的转移概率也在增大;这说明伴随载畜率增大,植物群落首先表现为多年生禾草主导的植物群落,当载畜率继续增大,植物群落将变为以一二年生植物为主的植物群落。

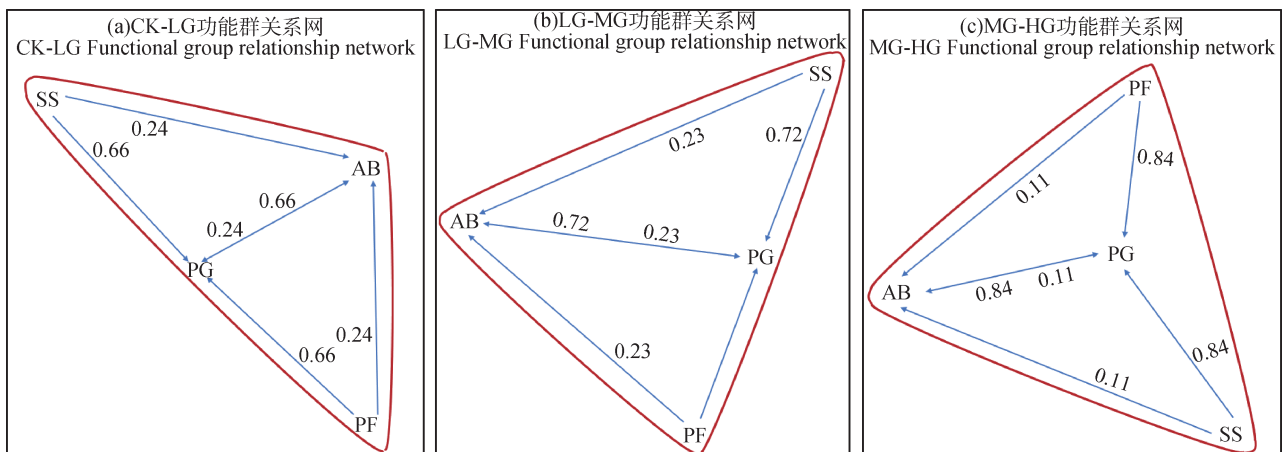


图 3 不同载畜率之间状态转换的功能群关系网

Fig. 3 The functional group relationship network of state transition between different stocking rates

2.3 基于植物科的状态转移过程分析

在CK→LG的转化过程中(图4a),禾本科植物(POA)能够接收菊科(AST)、豆科(FAB)、藜科(CHE)以及其他科(OTH)的转移过程,AST能够接收CHE、POA和OTH的转移过程,所以POA和AST可归并为一类,称之为状态转移接收植物科,其余科称之为状态转移转出植物科。LG→MG和MG→HG转变过程植物科转移关系详见图4b-c。基于CK→LG、LG→MG和MG→HG的3个转变过程来看,伴随载畜率增大,禾本科接收其他科的转

化概率从64%上升到84%(图4a和图4c)。从闭合关系来看,CK→LG转换过程,FAB难与其他植物科构成闭合关系;LG→MG转换过程,CHE难与其他植物科构成闭合关系;而MG→HG转换过程,OTH难与其他植物科构成闭合关系;这一变化过程正好体现了植物科的耐牧强度。值得注意的是,AST能够接收POA的状态转移且伴随载畜率增大而增大;然而在实际观测中发现,AST主要是菊科蒿属植物,其伴随载畜率增大在群落中的生物量占比呈现下降的变化趋势。

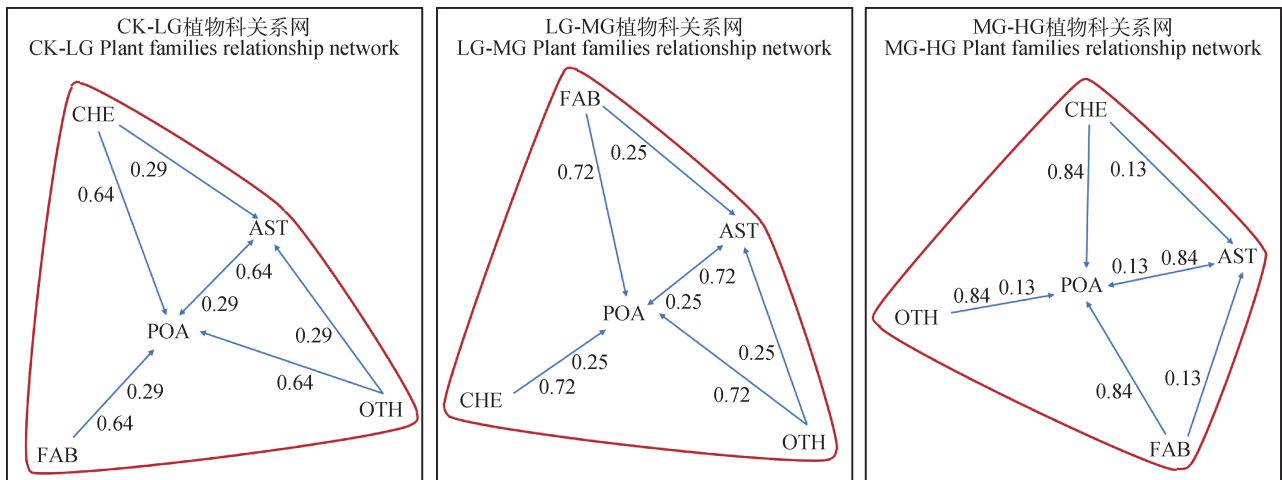


图4 不同载畜率之间状态转换的植物科关系网

Fig. 4 The relationship network of plant families in state transition between different stocking rates

3 讨论

3.1 物种、功能群和植物科对载畜率状态转移的响应

在轻度至中度放牧(LG→MG)下,适度的采食压力增加了生境异质性,促进了多年生禾草(如短花针茅)与杂类草的共存,符合中度干扰假说^[19],使核心物种维持稳定(孤立物种仅4种),网络复杂性达到峰值^[8]。然而重度放牧(HG)下,高强度干扰导致一二年生核心物种 *Teloxys aristata* 消失(表1),边缘物种大量灭绝(孤立物种达15种),这与过度放牧引发的“生态位挤压效应”一致,即优势种通过竞争排斥压缩边缘物种生存空间^[20]。这一过程验证了放牧干扰对物种互作的双刃剑作用——适度干扰促进多样性,而过度干扰引发网络解体^[21]。

功能群转移路径反映了植物对放牧胁迫的适应性资源再分配(图3)。根据Grime的CSR策略理论^[22],灌木半灌木(SS)作为竞争型(C-strategists)在无牧条件下主导资源,而载畜率升高后,多年生禾草(PG)通过地下器官储能和分蘖能力转变为胁迫耐受型(S-strategists),在LG→MG阶段成为优

势功能群。当载畜率增至HG时,一二年生植物(AB)作为杂草型(R-strategists)凭借短生命周期和种子扩散优势部分取代PG的功能(如PG→AB转移概率增加32%),这与资源可用性升高(如土壤裸露增加)驱动的杂草入侵机制相符^[23]。这一替代过程揭示了放牧梯度下“资源保守型→资源获取型”的功能群演替规律^[24]。

植物科的转移闭合性差异(如MG→HG阶段OTH闭合性丧失)体现了分类群层级的耐牧性层级(图4)。禾本科(POA)接收能力随载畜率升高(POA接收OTH概率从64%升至84%),源于其茎基分生组织受叶片保护及克隆繁殖特性^[25];而豆科(FAB)在CK→LG阶段即丧失闭合性,与其固氮菌共生系统对践踏敏感相关^[26]。值得注意的是,菊科(AST)虽能接收POA转移,但其生物量占比下降^[27],暗示蒿属植物通过化学防御(如萜烯类物质)维持存在概率而非生物量优势^[28]。这种“存在概率-生物量解耦”现象揭示了科属水平的功能冗余机制,为系统稳定性维持提供了缓冲^[29]。所以整体来看,在适度放牧下,网络复杂性(物种层)、资源分配

优化(功能群层)和转移闭合性(科属层)形成正反馈(如LG→MG阶段);而重牧导致物种互作简化,进而削弱功能群稳定性,同时植物科耐牧性差异放大系统脆弱性(图2-4)。这印证了层级理论(Hierarchy Theory)的核心观点——低层级过程变化通过跨尺度效应驱动系统状态跃迁^[30]。

3.2 载畜率状态转移过程如何驱动植物群落转变并维持稳定

MG→HG阶段出现的核心物种丧失和孤立物种激增(15种)符合突变理论(Catastrophe theory)的临界点特征^[31]。本研究发现,当载畜率 >1.82 羊单位 $\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{半年}^{-1}$ 时,PG→AB转移概率增幅超过30%(图2),且物种互作网络节点数锐减,这与草地退化“慢变量-快变量”转换模型一致,即多年生植物生物量(慢变量)的持续下降触发一年生植物暴发(快变量)^[32]。值得注意的是,转移概率矩阵中刺藜的消失(图2)可作为退化早期预警指标,其敏感性高于传统多样性指数(如Shannon指数),为荒漠草原管理提供了量化工具^[33]。这一过程揭示了荒漠草原状态转移的级联崩溃机制:放牧压力首先削弱多年生植物的定植能力,降低群落空间占有效率;当系统失去关键种构建的生态位框架后,一年生植物通过高繁殖策略快速填充空缺生态位,形成表现恢复实则功能简化的退化稳态。刺藜等敏感物种的消失标志着土壤种子库与微生境的双重退化,其早期预警价值源于其对资源循环路径断裂的快速响应。

PG功能群内短花针茅与无芒隐子草并存(表1),二者对采食的耐受性差异确保群落生产力稳定^[9];POA与AST形成双向转移闭环(图4),当单一科受损时另一科可补偿生态功能(如土壤固持)^[2]。功能群内物种冗余(α 冗余)与科属间转移闭环(β 冗余)的协同,才是抵御放牧干扰的核心。所以双重冗余机制是LG→MG阶段植物群落稳定性维持机制,符合“多样性-稳定性”假说^[34]。这种多层次冗余结构体现了系统应对干扰的“纵深防御”策略:功能群内物种间通过生态位分化实现即时补偿(如短花针茅的避食性与无芒隐子草的耐牧性),而科属间则通过资源转移路径重构实现中长期功能替代。当放牧强度突破1.82阈值时, α 冗余通过种间替代尚可维持部分功能,但 β 冗余所需的资源转移路径因关键植物科功能衰退而断裂,导致系统防御体系全面瓦解。

从CK→HG的群落转变轨迹可纳入适应性循环

理论(Adaptive cycle)框架^[35],重组期(r-phase)是系统在干扰后以高繁殖力、短生命周期物种为主导的快速拓殖阶段,在本研究中表现为HG阶段AB功能群主导,高繁殖力促进资源快速捕获;守恒期(K-phase)的判定基于系统达到最大生物量积累和结构稳定状态:CK阶段SS/PF功能群积累生物量,但系统刚性增强;释放期(Ω -phase)的标志是关键生态位持有者衰退引发的资源释放过程:MG→HG过渡期出现边缘物种灭绝,释放生态位;更新期(α -phase)则对应系统通过具有克隆整合能力的功能群实现重组的过程:LG阶段PG功能群通过克隆整合实现系统更新。所以CK→HG过程植物群落通过资源释放(如羊粪输入、生态位挤压、功能冗余)维持系统于 α -K循环,避免坠入退化陷阱(Ω -phase)^[36]。因此,荒漠草原植物群落的稳定性维持依赖于“阈值管控-冗余构建-循环调控”三位一体机制:阈值管控通过识别1.82载畜率临界点避免系统滑向 Ω 相;冗余构建通过强化 α - β 双层防御网络支撑 α 相更新能力;循环调控则通过引导资源分配维持K相弹性。这种三位一体机制的本质是通过调控系统记忆(种子库、克隆库)与创新(生态位重组)的平衡,使群落始终在恢复力阈值内循环而非坠入退化轨迹。

4 结论

(1)当载畜率超过1.82羊单位 $\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{半年}^{-1}$,物种互作网络简化,核心物种减少,群落退化风险显著增加。

(2)随载畜率升高,灌木半灌木(SS)和多年生杂类草(PF)向多年生禾草(PG)转移,最终演替为一二年生植物(AB)主导的“资源获取型”群落。

(3)禾本科(POA)随载畜率升高接收能力增强(转移概率64%→84%),通过功能冗余维持群落稳定性,但过度放牧导致其主导地位被削弱。

参考文献

- [1] O'MARA F P. The role of grasslands in food security and climate change[J]. *Annals of Botany*, 2012, 110(6): 1263-1270
- [2] BARDGETT R D, BULLOCK J M, LAVOREL S, et al. Combatting global grassland degradation[J]. *Nature Reviews Earth & Environment*, 2021, 2(10): 720-735
- [3] 卫智军,常秉文,孙启忠,等. 荒漠草原群落及主要植物种群特征对放牧制度的响应[J]. *干旱区资源与环境*, 2006(3): 188-191
WEI Z J, CHANG B W, SUN Q Z, et al. The response of community and population characteristics to the grazing systems in desert Steppe[J]. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2006(3): 188-191

- [4] 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 Total Environment*, 2020(730):138900
- [5] 杨利民, 韩梅, 李建东. 中国东北样带草地群落放牧干扰植物多样性的变化[J]. *植物生态学报*, 2001, 25(1):110-114
YANG L M, HAN M, LI J D. Plant diversity change in grassland communities along a grazing disturbance gradient in the Northeast China transect[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2001, 25(1):110-114
- [6] 张光波. 草地不同植物多样性背景下放牧对植物和土壤生态化学计量学特征的影响[D]. 长春: 东北师范大学, 2011:36-40
ZHANG G B. The effects of grazing on ecological stoichiometry characteristics of plant and soil linking to altered plant diversity in grassland[D]. Chang Chun: Northeast Normal University, 2011:36-40
- [7] 张英俊, 梁俊毅, 贺金生, 等. 草原生产力形成与调控机制研究展望[J]. *科学通报*, 2025, 70(11):1477-1485
ZHANG Y J, LIANG J Y, HE J S, et al. Formation and regulation mechanisms of grassland productivity: A review[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2025, 70(11):1477-1485
- [8] 刘文亨, 卫智军, 吕世杰, 等. 荒漠草地植物多样性对草食动物采食的响应机制[J]. *植物生态学报*, 2016, 40(6):564-573
LIU W T, WEI Z J, LÜ S J, et al. Response mechanism of plant diversity to herbivore foraging in desert grassland[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, 40(6):564-573
- [9] 杜岩功, 王云英. 适度放牧提高高寒草甸水分利用效率[J]. *生态学报*, 2021, 41(15):6102-6111
DU Y G, WANG Y Y. Moderate grazing improves the water use efficiency of alpine meadows[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(15):6102-6111
- [10] 盛芝露. 放牧对内蒙古呼伦贝尔草原生态系统多功能性的影响[C]//第九届青年地学论坛论文集. 西宁: 中国科学院西北高原生物研究所, 2024:45-52
SHENG Z L. The influence of grazing on the multifunctionality of the Hulun Buir grassland ecosystem in Inner Mongolia[C]//Proceedings of the 9th Youth Geoscience Forum. Xi Ning: Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, 2024:45-52
- [11] HE J, SHI X. Detection of social-ecological drivers and impact thresholds of ecological degradation and ecological restoration in the last three decades[J]. *Journal of Environmental Management*, 2022, 318:115513
- [12] 朱爱民, 韩国栋, 康静, 等. 长期放牧对短花针茅荒漠草原植物功能群特征的影响[J]. *草地学报*, 2019, 27(6):1459-1466
ZHU A M, HAN G D, KANG J, et al. Effects of long-term grazing on characteristics of plant functional groups in *Stipa Breviflora* desert steppe[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(6):1459-1466
- [13] VIRGILIO D A, LAMBERTUCCI A S, MORALES M J. Sustainable grazing management in rangelands: Over a century searching for a silver bullet[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2019, 28(3):106561
- [14] GUO T T. Trait-dependent shifts in plant community composition under defoliation[J]. *Oikos*, 2024, 133(2):e10432
- [15] ZHANG B H, LÜ S J, QÜ Z Q, et al. Effects of stocking rates on land surface characteristics and wind-blown sand fluxes during growing season in Desert Steppe[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2023, 45(4):33-41
- [16] ZHANG B H, QÜ Z Q, LÜ S J, et al. Grazing effects on total carbon and nitrogen content of wind-eroded soils in desert steppe[J]. *Land Degradation & Development*, 2023(10):1-15
- [17] DELSERONE L M. World reference base (WRB) for soil resources[J]. *Reference Reviews*, 2010, 24(2):50-51
- [18] WEI Z J, WU G L, LIU Y F, et al. Theoretical stocking rate models for *Stipa breviflora* desert steppe[J]. *Acta Prataculurae Sinica*, 2000, 9(4):35-41
- [19] CONNELL J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs[J]. *Science*, 1978, 199(4335):1302-1310
- [20] HUSTON M. A general hypothesis of species diversity[J]. *The American Naturalist*, 1979, 113(1):81-101
- [21] BOULANGER V, DUPOUEY J L, ARCHAUX F, et al. Ungulates increase forest plant species richness to the benefit of non-forest specialists[J]. *Global Change Biology*, 2017, 24(2):485-495
- [22] GRIME J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory[J]. *The American Naturalist*, 1977, 111(982):1169-1194
- [23] DOS SANTOS D, JONER F, SHIPLEY B, et al. Crop functional diversity drives multiple ecosystem functions during early agroforestry succession[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2021, 58(8):1718-1727
- [24] YUAN J H, LI H Y, YANG Y F. The compensatory tillering in the forage grass *Hordeum brevisubulatum* after simulated grazing of different severity[J]. *Front Plant Sciences*, 2020, 11(1):792
- [25] BRISKE D D. Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation[M]//HODGSON J, ILLIUS A W. *The Ecology and Management of Grazing Systems*. Wallingford: CABI, 1996:37-67
- [26] 李香真, 曲秋皓. 放牧对草原土壤微生物共生网络的影响[J]. *生态学报*, 2015, 35(18):6120-6128
LI X Z, QU Q H. The influence of grazing on the symbiotic network of soil microorganisms in grasslands[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(18):6120-6128
- [27] 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, 2020:45-65
LÜ S J. The influence of different stocking rates on plant community stability of *Stipa breviflora* desert steppe[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2020:45-65
- [28] 李雪枫, 王坚, 许文博, 等. 冷蒿对三种禾本科植物种子萌发和幼苗生长的化感作用[J]. *应用生态学报*, 2010, 21(7):1702-1708
LI X F, WANG J, XU W B, et al. Allelopathic effects of *Artemisia frigida* on three Poaceae plants seed germination and seedling growth[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2010, 21(7):1702-1708
- [29] ELMQVIST T, FOLKE C, NYSTROM M, et al. Response Diversity, Ecosystem Change, and Resilience[J]. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2003, 1(9):488-494
- [30] O'NEILL R V. *A Hierarchical Concept of Ecosystems*[M]. Princeton: Princeton University Press, 1986:36-42
- [31] SCHEFFER M, CARPENTER S, FOLEY J A, et al. Catastrophic shifts in ecosystems[J]. *Nature*, 2001, 413(6856):591-596
- [32] SINCLAIR S J, ZAMIN T, GIBSON-ROY P, et al. A state-and-transition model to guide grassland management[J]. *Australian Journal of Botany*, 2019, 67(5):437-453
- [33] KÉFI S, GUTTAL V, BROCK W A, et al. Early warning signals of ecological transitions: methods for spatial patterns[J]. *PloS one*, 2014, 9(3):e92097
- [34] TILMAN D. Biodiversity: population versus ecosystem stability[J]. *Ecology*, 1996, 77(2):350-363
- [35] HOLLING C S. Understanding the complexity of economic, ecological, and social systems[J]. *Ecosystems*, 2001, 4(5):390-405
- [36] ALLINGTON G R H, VALONE T J. Reversal of desertification: the role of physical and chemical soil properties[J]. *Journal of Arid Environments*, 2009, 74(8):973-977

(责任编辑 付 宸)