

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.06.030

引用格式:张慧,吕世杰,张帆,等.荒漠草原优势种与功能群的关联性对放牧强度的响应[J].草地学报,2026,34(6):2277—2286

ZHANG Hui, LÜ Shi-jie, ZHANG Fan, et al. Response of the Correlation between Dominant Species and Functional Groups to Grazing Intensity in Desert Steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(6):2277—2286

荒漠草原优势种与功能群的关联性对放牧强度的响应

张 慧¹, 吕世杰¹, 张 帆¹, 刘红梅², 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:放牧是影响荒漠草原生态系统结构与功能的关键人为干扰,目前研究多集中于物种或功能群单一层次的响应,缺乏对二者关联格局随干扰梯度变化的系统解析。本研究以内蒙古短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原为对象,设置4种载畜率梯度,通过测定植物种群特征并划分功能群,采用灰色关联度分析优势种[短花针茅、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)]与功能群(生活型、光合型、根系型)的关系。结果表明:(1)优势种对放牧响应各异,短花针茅和无芒隐子草耐牧性强,冷蒿随载畜率增加显著衰退;(2)多年生禾草(PG)在群落中始终占主导,C₄功能群在中度放牧时表现最优,主根系(ARS)对放牧敏感;(3)放牧强度调控优势种与功能群的关联格局:轻度放牧(LG)下二者关联最紧密,中度放牧(MG)下优势种贡献最大,重度放牧(HG)则导致功能群关联减弱、群落简化。本研究揭示了优势种与功能群对放牧的动态响应,为干旱区草地管理提供了科学依据。

关键词:荒漠草原;优势种群;功能群;关联度

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)06-2277-10

Response of the Correlation between Dominant Species and Functional Groups to Grazing Intensity in Desert Steppe

ZHANG Hui¹, LÜ Shi-jie¹, ZHANG Fan¹, LIU Hong-mei², LI Zhi-guo^{1*}, HAN Guo-dong¹

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

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

Abstract: Grazing is a key human disturbance affecting the structure and function of desert steppe ecosystem. Most of the current studies focus on the response of species or functional groups at a single level, and there is a lack of systematic analysis of the changing patterns of the correlation between the two with the change of disturbance gradient. In this study, *Stipa breviflora* desert steppe in Inner Mongolia was taken as the object, and four stocking rate gradients were set up. By measuring the characteristics of plant populations and dividing functional groups, the relationship between dominant species (*Stipa breviflora*, *Cleistogenes songorica*, *Artemisia frigida*) and functional groups (life form, photosynthetic type, root type) was analyzed by grey correlation degree. The results showed that: (1) The dominant species had different responses to grazing. *Stipa breviflora* and *Cleistogenes songorica* had strong grazing tolerance, and *Artemisia frigida* decreased significantly with the increase of stocking rate. (2) Perennial grass (PG) was always dominant in the community, C₄ functional group performed the best under moderate grazing, and the axis root system (ARS) was sensitive to grazing. (3) Grazing intensity regulated the association pattern of dominant species and functional groups: the two were the most closely related under light grazing (LG), the dominant species contributed the most under moderate

收稿日期:2025-10-09;修回日期:2025-12-03

基金项目:国家重点研发项目-基于生态和经济双赢的草地-家畜系统可持续管理研究(2024YFE0113100);国家自然科学基金项目(32260352);林业科研能力提升项目(104004002);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:张慧(2001-),女,汉族,内蒙古赤峰人,硕士研究生,主要从事草原管理与放牧生态研究,E-mail:zh010423@163.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail:nmndlgz@163.com

grazing (MG), and heavy grazing (HG) led to the weakening of functional group association and community simplification. This study revealed the dynamic response of dominant species and functional groups to grazing, and provided a scientific basis for grassland management in arid areas.

Key words: Desert grassland; Dominant populations; Function groups; Correlation degree

荒漠草原作为我国北方重要的生态系统类型,地处荒漠与草原的过渡地带,具有独特的生态功能和价值。然而,由于其生态环境的严酷性和气候的高度波动性,荒漠草原生态系统极为脆弱^[1-2]。近年来,在人类活动加剧的背景下,荒漠草原退化问题日益严重^[3-4],放牧作为该区域最主要的土地利用方式,直接驱动着植物群落的物种组成和结构动态。具体而言,放牧通过采食、践踏和排泄等行为,改变植物的竞争关系、更新机会和生存压力,从而影响不同物种的相对优势^[5]。在这一过程中,那些对放牧敏感或耐受的物种其地位会发生显著变化,进而导致群落整体结构的重组。因此,理解放牧如何影响植物群落的构建机制,需同时关注物种水平上关键类群的响应,以及功能性状层面上的群体调整。优势种在维持群落结构和功能稳定性方面起着核心作用^[6],而功能群则从资源利用策略和生态适应性的角度简化了复杂群落的分析框架^[7-9]。以往研究常将优势种动态与功能群变化分开探讨,未能充分揭示在放牧干扰下,优势种群变化与功能群变化之间的关联如何随干扰梯度发生系统性变化。这种关系对于理解群落构建机制、预测生态系统功能响应至关重要。明确不同放牧强度下优势种与功能群结构的关联模式,是厘清放牧生态系统响应机制、科学制定载畜率标准的关键。

近年来,草原生态学在功能群研究领域取得了显著进展。例如,丁婧祎等^[10]和吕广一等^[11]基于生活型功能群划分,探讨了草原灌木化对生态系统多功能性的影响;李斐等^[12]则依据光合类型功能群(C₃和C₄植物)研究了降水格局变化对草地植被的调控作用;吴爱姣^[13]则从根系类型功能群的角度揭示了植物对低磷胁迫的响应策略。然而,这些研究多集中于功能群自身的变化,或将功能群作为整体分析其与环境的关联,较少将具体的并对群落有支配作用的优势物种与多类功能群置于同一分析框架,探究它们在放牧梯度下的响应。物种与功能群关联分析有助于厘清优势物种的地位变化是否与其所属功能群的功能变化相耦合。不同功能群是否对同一放牧强度表现出相似或相异的响应模式。这种关联强度的变化如何影响群落整体稳定性?

基于上述背景,本研究以内蒙古短花针茅荒漠草原为研究对象,通过设置不同放牧强度梯度(对照CK、轻度LG、中度MG和重度HG),分析三种优势种群[短花针茅(*Stipa breviflora*)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)和冷蒿(*Artemisia frigida*)]与三类关键功能群(生活型功能群、光合类型功能群、根系类型功能群)之间的关联性。本研究旨在从物种与功能群两个维度,揭示放牧干扰下优势种与功能群关联强度的动态响应特征与调控机制,研究结果预期将为荒漠草原的科学管理和可持续利用提供重要的理论依据,同时也为深入理解生态系统稳定性与放牧干扰的关系提供新的视角。

1 材料与方法

1.1 研究区概括

试验区位于内蒙古农牧业科学院综合试验示范中心四子王旗基地,试验区于2004年进行围建,并设置4个放牧强度区,即对照区、轻度放牧区、中度放牧区和重度放牧区,各区面积均为4.4 hm²,经纬度为41°46′31″N,111°55′31″E,其海拔为1449 m。试验基地地势平坦,面积较大,为浅褐色钙质的土壤,常年降雨分布不均匀,年平均降水量约为299.4 mm,大多集中于7—9月份,草地蒸发量远超降水量,每年八级风天数达60 d左右,大风主要集中在春季,且沙尘会随风迁移,7月份左右为月平均最高温度,常年气温偏低,平均气温为3.5℃,地表温度达8.6℃。优势种的判定是根据草地类型及其群组型,试验地四子王旗为短花针茅荒漠草原地带性植被,试验地的建群种主要为短花针茅(*Stipa breviflora*, *S. bre*),优势种为无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*, *C. son*)和冷蒿(*Artemisia frigida*, *A. fri*),常见伴生种有银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、木地肤(*Kochia prostrata*)、小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)、狭叶锦鸡儿(*C. stenophylla*)和驼绒藜(*Ceratoides latens*),植物群落盖度较低,为17%~20%,预防水土流失功能较弱。试验点水土流失很严重,土壤类型主要为淡栗钙土,且质地松散^[14]。

1.2 试验设计和取样方法

本试验采用单因素随机区组设计,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,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,为期半年,载畜率分别为0, 0.91, 1.82, 2.71羊单位·[hm⁻²·(0.5a)]⁻¹,实际放养绵羊为0只、4只、8只和12只,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至18:00^[5]。

在2024年,分别于不同处理区选择一处具有代表性的地段,在此区域内选择地形接近、植被相似、间距相等的40 m×40 m样地,作为固定样地(图1),采用机械取样法进行取样试验,将样地边界中的西南交汇处定为取样坐标原点(0,0),每10 m设置一个1 m×1 m的样方,距离原点处最远的坐标为(16,16),并按照偶数行取5个样方,奇数行取4个样方的方法进行取样,因此每个样地的样方数为77个,测定每种植物的密度(株·m⁻²)、高度(cm)和盖度(%)。

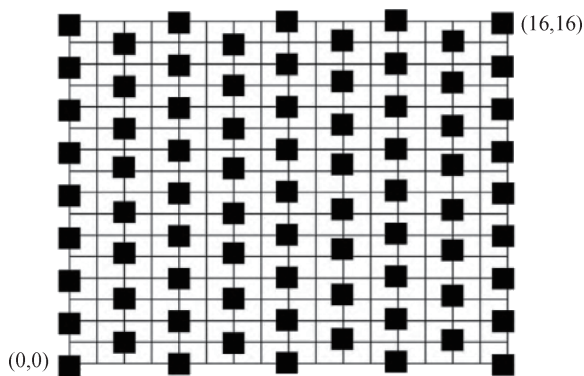


图1 固定样地取样样点分布

Fig. 1 Distribution of sampling points in fixed sites

1.3 植物功能群划分

本研究采用3种植物功能群的划分方法,依据植物的关键功能性状进行归类,以分别反映其对资源利用、环境适应和干扰响应的策略差异。划分如下:①生活型功能群:划分为多年生杂类草(PF)、多年生丛生禾草(PG)、灌木半灌木(SS)和一、二年生草本(AB)^[15]。②光合类型功能群:划分为C₃和C₄功能^[16]。③根系类型功能群:划分为主根系植物(ARS)与须根系植物(FRS)功能群^[17],对该样地所观测到的物种的分类详见表1。

1.4 数据整理与分析

数据统计分析过程在DPS(Data Processing System, version 18.5)(该软件是一款集成了多种统计与数学模型的综合性数据分析平台)和Excel 2019中进行,对植物群落优势种及各功能群(将属于同一功能群的所有物种的重要值相加,得到该功能群在样方水平的重要值,以此量化该功能群在群落中的相对作用)的高度、盖度和密度进行初步的数据整理,并计算重要值[重要值=100×(相对高度+相对密度+相对盖度)/3],通过重要值,在DPS内进行灰色关联分析,其中优势种群、生活型功能群、光合类型功能群和根系类型功能群自身分别构造母序列,来分析不同放牧强度下,优势种与各功能群以及各功能群之间的关联变化趋势。采用Origin 2022绘制3D散点图、热图、平行坐标图和气泡图。

最优母序列关联分析如下:

(1)确定母序列

优势种与功能群自身构造母序列,寻找每一指标或每一中间变量的最大值,序列构造方式如下。其中m,n分别代表行和列,max一行即为所求的最优母序列^[18]。

1	x_{11}	x_{12}	...	x_{1m}
2	x_{21}	x_{22}	...	x_{2m}
3	x_{31}	x_{32}	...	x_{3m}
...	...	...	...	...
n	x_{n1}	x_{n2}	...	x_{nm}
max	$\max(x_{n1})$	$\max(x_{n2})$	...	$\max(x_{nm})$

(2)序列均值化,均值化公式为:

$$x_{ij}^* = \frac{x_{ij}}{\frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^m x_{ij}}$$

式中 x_{ij}^* 代表数据均值化后形成了一个新的数据序列。

(3)计算关联系数:

$$\Delta_{0r}(k) = \frac{\Delta_{\min} + \rho \Delta_{\max}}{\Delta_{0r}(k) + \rho \Delta_{\max}}$$

式中 $\Delta_{0r}(k)$ 表示k时刻(本研究为样方或处理区编号)两比较序列的绝对差, $\Delta_{\max}$ 和 $\Delta_{\min}$ 分别表示所有比较序列各个时刻绝对差中的最大值与最小值。因为比较序列相交,故一般取 $\Delta_{\min}=0$; ρ 称为分辨系数,取值范围为, $\rho \in (0, 1)$,一般情况下可取0.1~

表 1 植物功能性状划分

Table 1 Division of plant functional traits

序号 No.	植物名称 Plant names	学名 Scientific names	生活型功能群 Life-form functional groups	光合类型功能群 Photosynthetic type functional groups	根系类型功能群 Root type functional groups	优势种 Dominant species
1	短花针茅	<i>Stipa breviflorab</i>	PG	C ₃	FRS	Yes
2	无芒隐子草	<i>Cleistogenes songorica</i>	PG	C ₄	FRS	Yes
3	冷蒿	<i>Artemisia frigida</i>	SS	C ₃	ARS	Yes
4	栉叶蒿	<i>Neopallasia pectinata</i>	AB	C ₃	ARS	No
5	银灰旋花	<i>Convolvulus ammannii</i>	PF	C ₃	FRS	No
6	细叶葱	<i>Allium tenuissimum</i>	PF	C ₃	FRS	No
7	猪毛蒿	<i>Artemisia scoparia</i>	PF	C ₃	ARS	No
8	猪毛菜	<i>Salsola collina</i>	AB	C ₄	ARS	No
9	木地肤	<i>Kochia prostrata</i>	SS	C ₄	ARS	No
10	狭叶锦鸡儿	<i>Caragana stenophylla</i>	SS	C ₃	ARS	No
11	阿尔泰狗娃花	<i>Heteropappus altaicus</i>	PF	C ₃	ARS	No
12	小叶锦鸡儿	<i>Caragana microphylla</i>	SS	C ₃	ARS	No
13	黄囊苔草	<i>Carex korshinskyi</i> Kom	PF	C ₃	FRS	No
14	糙隐子草	<i>Cleistogenes squarrosa</i>	PG	C ₄	FRS	No
15	乳白花黄芪	<i>Astragalus galactites</i>	PF	C ₃	ARS	No
16	克氏针茅	<i>Stipa krylovii</i>	PG	C ₃	FRS	No
17	蒙古葱	<i>Allium mongolicum</i>	PG	C ₃	FRS	No
18	冬青叶兔唇	<i>Lagochilus ilicifolius</i>	PF	C ₃	ARS	No
19	冰草	<i>Agropyron cristatum</i>	PG	C ₃	FRS	No
20	羊草	<i>Leymus chinensis</i>	PG	C ₃	FRS	No
21	驼绒藜	<i>Krascheninnikovia ceratoides</i>	SS	C ₃	ARS	No
22	曲枝天门冬	<i>Asparagus trichophyllus</i>	AB	C ₃	ARS	No
23	二裂委陵菜	<i>Potentilla bifurca</i>	PF	C ₃	ARS	No
24	刺藜	<i>Tribulus terrestris</i>	AB	C ₄	ARS	No
25	地锦	<i>Euphorbia humifusa</i>	AB	C ₄	ARS	No
26	鹤虱	<i>Lappula myosotis</i>	AB	C ₃	ARS	No
27	灰绿藜	<i>Chenopodium glaucum</i>	AB	C ₄	ARS	No
28	反枝苋	<i>Amaranthus retroflexus</i>	AB	C ₄	ARS	No
29	展枝唐松草	<i>Thalictrum squarrosom</i>	PG	C ₃	FRS	No
30	草芸香	<i>Haplophyllum dauricum</i>	PF	C ₃	ARS	No
31	细叶鸢尾	<i>Iris tenuifolia</i>	PG	C ₃	FRS	No
32	达乌里芯芭	<i>Cymbaria daurica</i>	PF	C ₃	ARS	No

0.5, 本研究中选取 $\rho=0.5$, 该值为灰色关联分析常用值, 能在保证区分度的同时降低极端值的影响。

(4) 求关联度: 关联度公式如下:

$$r_{0i} = \frac{1}{n} \sum_{k=1}^n r_{0i}(k)$$

(5) 将 77 个观测与最优母序列计算所得的关联度作为母序列, 然后将各个优势种群或功能群重要值序列分别与母序列计算关联度。

(6) 排关联序: “优劣”关系比较, 若 $r_{0i}=r_{00}$, 则称 X 序列 $\{X_i\}$ 对于母序列 $\{X_0\}$ 等价, 若有 $r_{0i}<r_{00}$, 则称序列 $\{X_i\}$ 劣于序列 $\{X_0\}$ 。

放牧强度对各优势种群或各功能群的影响强度排序采用 (1)~(5) 计算过程计算; 不同放牧强度

下优势种群与不同功能群之间的关联度计算过程采用 (2), (3), (4), (6), 优势种群与各功能群之间及各功能群之间的关联度采用母序列直接分析, 计算过程为 (1)~(6)。

2 结果与分析

2.1 放牧强度对优势种群和功能群的影响

优势种群 (短花针茅 *S. bre*、无芒隐子草 *C. son* 和冷蒿 *A. fri*) 与自身构造的母序列关联度显示 (图 2A), CK、MG 和 HG 处理区均呈现出短花针茅 (*S. bre*) > 无芒隐子草 (*C. son*) > 冷蒿 (*A. fri*), 这说明短花针茅、无芒隐子草和冷蒿在植物群落中的地位

和作用依次降低;LG处理区无芒隐子草(*C. son*)在群落中的地位和作用最大,其次为短花针茅(*S. bre*),冷蒿(*A. fri*)最小。因此,轻度放牧改变了优势种群在群落中的地位和作用。同时可以看出, MG处理区短花针茅(*S. bre*)、无芒隐子草(*C. son*)

和冷蒿(*A. fri*)与自身母序列的关联度均较其他处理区大,说明中度放牧条件下优势种群对植物群落的影响能力较大。生活型功能群、光合类型功能群以及根系类型功能群的分析方法与优势种群的分析方法相似,详见图2B-2D。

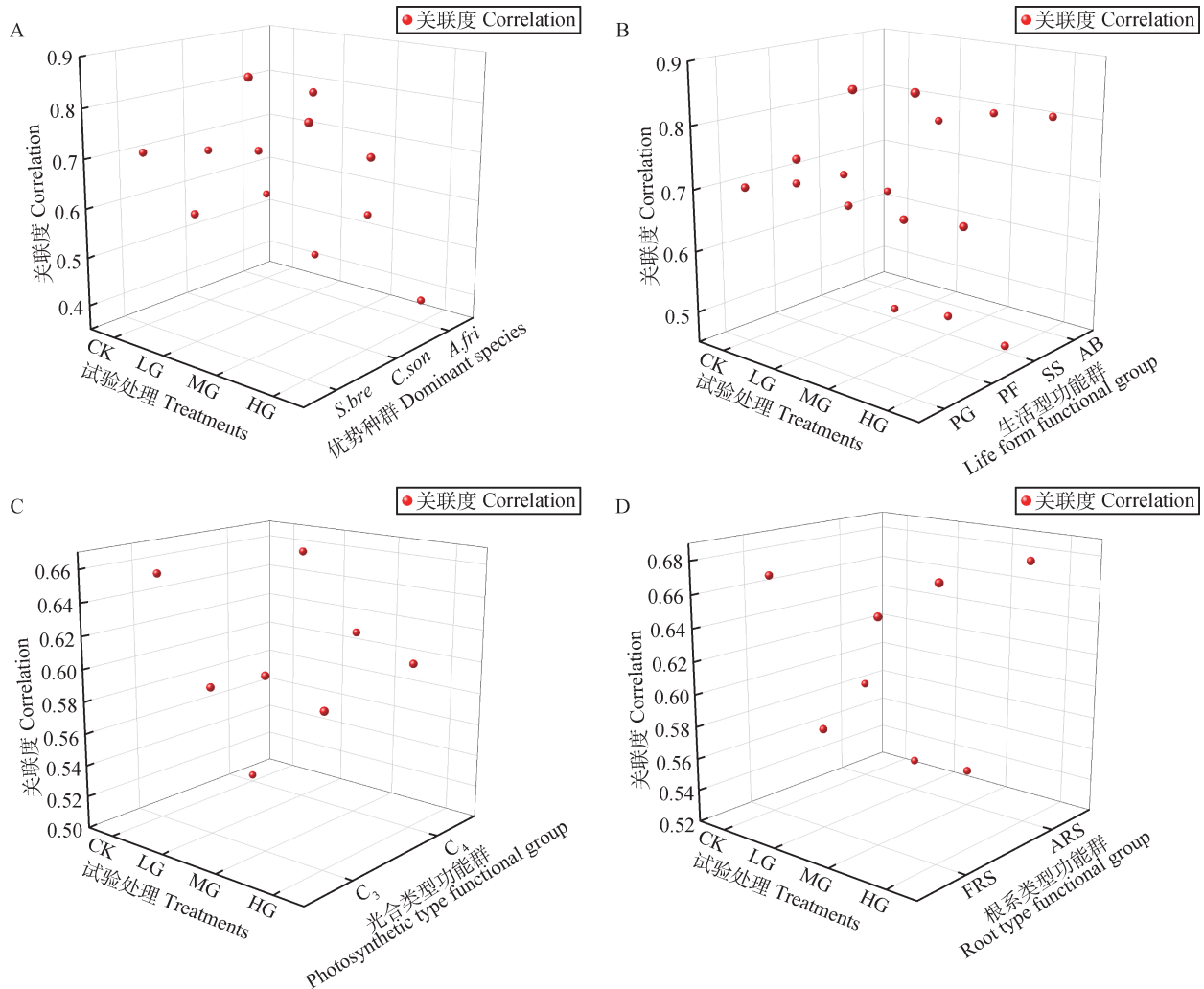


图2 放牧强度对优势种群和各功能群的关联

Fig. 2 Association of grazing intensity with dominant populations and functional groups

注:图A~D分别代表优势种群、生活型功能群、光合类型功能群和根系类型功能群与放牧强度之间的关联,优势种群:*S. bre*、*C. son*和*A. fri*分别代表短花针茅、无芒隐子草和冷蒿;生活型功能群:PG、PF、SS、AB分别代表多年生禾草、多年生杂类草、灌木及半灌木、一、二年生草本;光合类型功能群:*C*₃、*C*₄;根系类型功能群:FRS、ARS分别代表须根系、主根系;CK、LG、MG、HG分别代表对照区、轻度放牧、中度放牧、重度放牧;红点所在位置y轴数值的大小,代表关联度的大小。下同

Note: Figs. A-D represent the association between dominant population, life form functional group, photosynthetic type functional group, root type functional group and grazing intensity, respectively. Dominant populations: *S. bre*, *C. son* and *A. fri* represent *Stipa breviflora*, *Cleistogenes songorica* and *Artemisia frigida*, respectively. Life form functional groups: PG, PF, SS, AB represent perennial grasses, perennial forbs, shrubs and semi-shrubs, one-year-old and two-year-old herbs. Photosynthetic type functional groups: *C*₃, *C*₄. Root type functional group: FRS and ARS represent fibrous root and main root. CK, LG, MG and HG represented the control area, light grazing, moderate grazing and heavy grazing, respectively. The size of the y-axis value of the location of the red point represents the size of the correlation degree. The same as below

综合来看,对于优势种群而言,载畜率变化对优势种群关联度的影响不大,即主要表现为短花针茅(*S. bre*)>无芒隐子草(*C. son*)>冷蒿(*A. fri*)。

多年生禾草对植物群落作用最大,其次为一二年生植物,杂类草功能群具有较强的稳定性,灌木半灌木功能群对放牧与否响应敏感,但是对放牧强度响

应不敏感。 C_3 植物功能群关联度伴随载畜率增大呈现下降的变化趋势,在CK处理区,关联度最大;而 C_4 功能群关联度伴随载畜率增大呈现单峰曲线的变化趋势,在MG处理区,关联度最大。须根系(FRS)和主根系(ARS)功能群伴随载畜率增大,主根系降低的幅度最大,即主根系功能群对放牧的响应较须根系敏感。

2.2 优势种群与生活型功能群之间的关系

无论载畜率如何变化,短花针茅(*S. bre*)和无芒隐子草(*C. son*)与多年生禾草功能群(PG)均存在强关联性(图3),其次与一、二年生草本(AB)也存在较强的关联性,整体随载畜率的增大而增强,冷蒿(*A. fri*)仅与灌木、半灌木功能群存在较强的关联,且随载畜率的增加,关联度急剧下降,与其他三类功能群均呈弱相关。

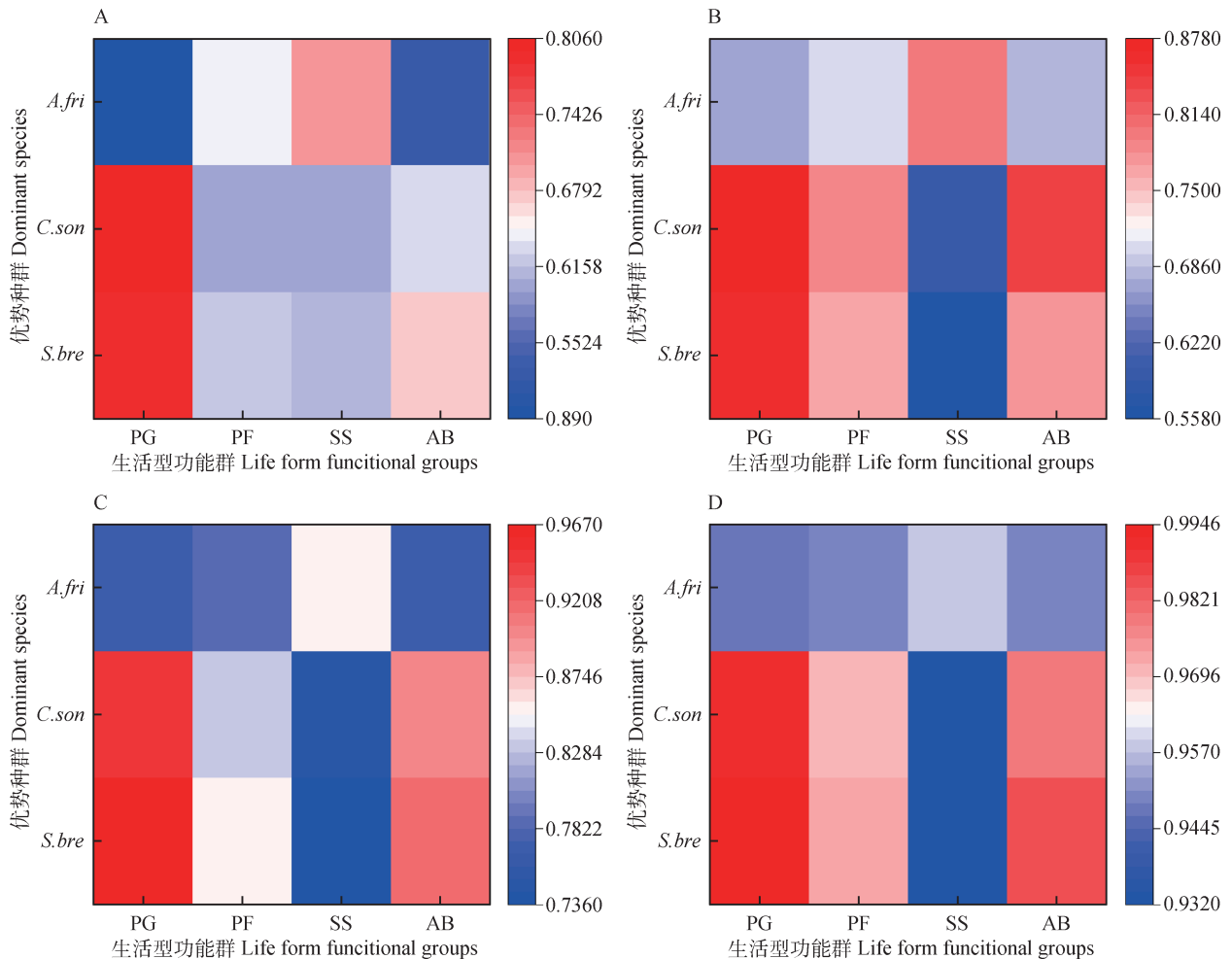


图3 优势种群与生活型功能群的关联

Fig. 3 Association between dominant populations and life form functional groups

注:图A~D分别代表对照组、轻度放牧、中度放牧、重度放牧;图中关联度大小区分见右侧颜色注释

Note: Figs. A-D represent the control group, light grazing, moderate grazing, and heavy grazing, respectively. The correlation degree in the diagram is distinguished by the color annotation on the right side

2.3 优势种与光合类型功能群之间的关系

首先,伴随放牧强度增大,光合型功能群与优势种群之间的关联度逐渐趋于两极分化模式,但关联度变动幅度在减小(图4)。在这一变化过程中,冷蒿(*A. fri*)与 C_3 和 C_4 功能群的关联度始终呈现较小的特点,且关联度趋同;同时可以看到,在CK和

LG处理区,无芒隐子草(*C. son*)与 C_4 功能群的关联度最大,而MG和HG处理区短花针茅(*S. bre*)与 C_3 功能群的关联度最大;结合载畜率增加过程,短花针茅与 C_3 功能群的关联度随载畜率增大在持续增加,且增加幅度较无芒隐子草与 C_4 功能群增加的幅度大。

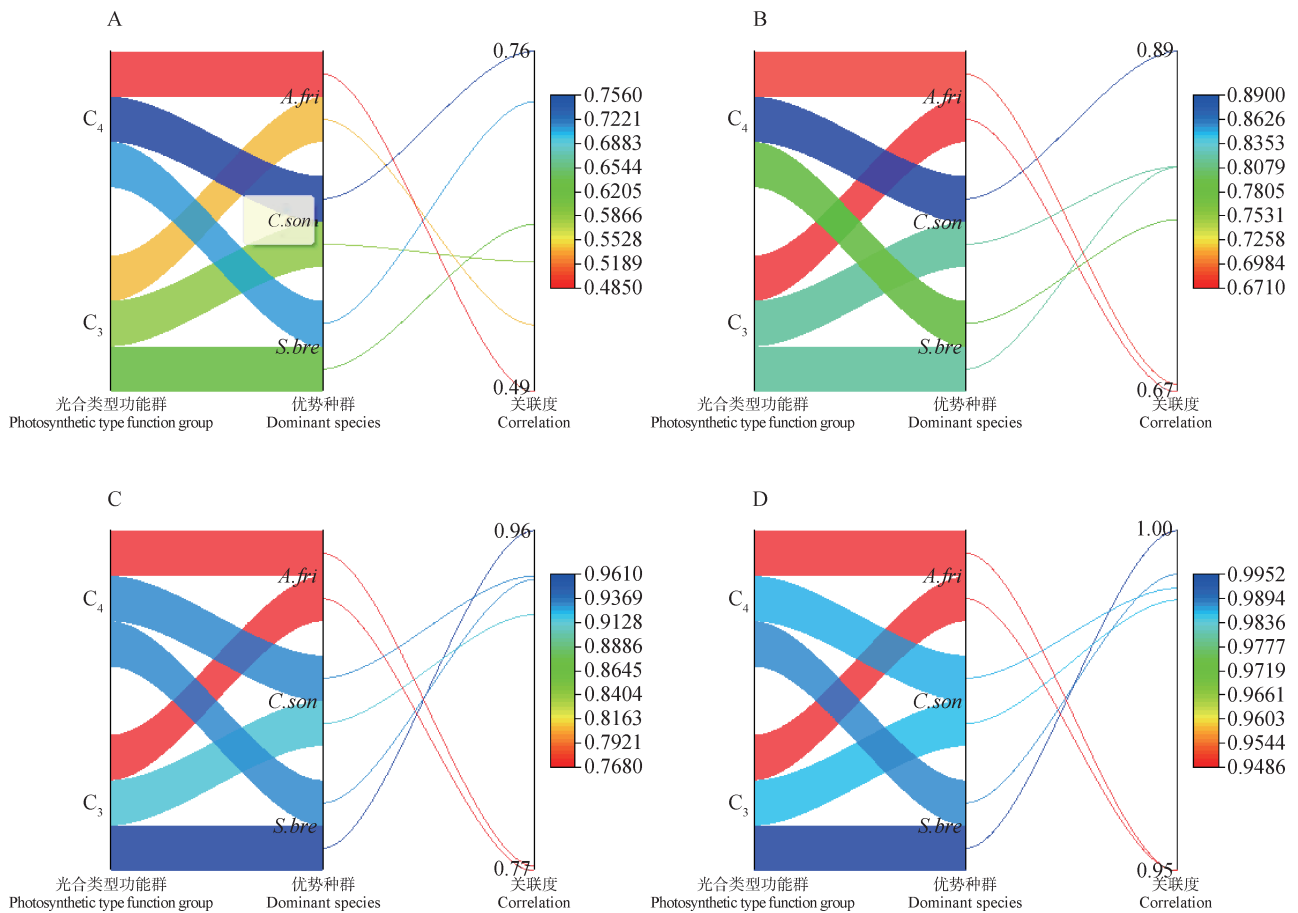


图4 优势种群与光合类型功能群的关联

Fig. 4 Association between dominant populations and photosynthetic type functional groups

注:图A~D分别代表对照组、轻度放牧、中度放牧、重度放牧;图中关联度大小区分见线条所连接的位置

Note: Figs. A-D represent the control group, light grazing, moderate grazing, and heavy grazing, respectively. The size of the correlation in the figure is distinguished by the position connected by the line

2.4 优势种与根系类型功能群之间的关系

如图5所示,气泡面积越大代表关联度越大,所以优势种与根系功能群的关联度随载畜率的增大整体呈增大趋势。对于优势种冷蒿(*A. fri*)而言,其与根系类型功能群(含FRS和ARS)关联度的增幅最大。无芒隐子草(*C. son*)和短花针茅(*S. bre*)与须根系(FRS)在不同处理区之间始终保持着高关联性,是由于短花针茅与无芒隐子草具有较高的耐牧性。于根系类型功能群而言,主根系功能群(ARS)与优势种群关联度的增幅最大,且须根系与优势种的关联度要普遍高于主根系与优势种的关联度。

2.5 优势种群与各功能群之间相互关系

由图6所示,随载畜率的增大,整体关联度呈下降的趋势,越接近于1表示两序列关联程度越大,在对照组中(CK),与优势种(DS)关联度最大的为光合类型功能群(PFG),关联度为0.6819,最小的为生活型功能群(LFG),关联度为0.6626;在三类功能群的

相互关联中,最大的为生活型功能群与光合类型功能群,关联度为0.7447,最小的为光合类型功能群与根系类型功能群(RFG),关联度为0.6598,另外三个处理区的关联度数值如图6所示;优势种与各功能群的关联度显示,CK区呈PFG>LFG>RFG, LG、MG区均呈现LFG>PFG>RFG, HG区反之,呈RFG>PFG>LFG,在三类功能群中,生活型功能群对优势种群的关联性更为紧密,光合类型功能群对放牧与否响应敏感,但对放牧强度反映不敏感。

各功能群之间的相互关联度显示,随放牧强度的增强,关联度整体呈上升的趋势,轻度放牧下的关联度最大;4个区关联度最大的是生活型功能群与光合类型功能群的关联,在CK和LG处理区关联度最小的是光合类型功能群与根系类型功能群, MG和HG区关联度最小的为生活型功能群与根系类型功能群,总体而言,各功能群之间的相互关联度强度最大的为生活型功能群与光合类型功能群,过度放牧对生活型功能群与根系类型功能群有抑制作用。

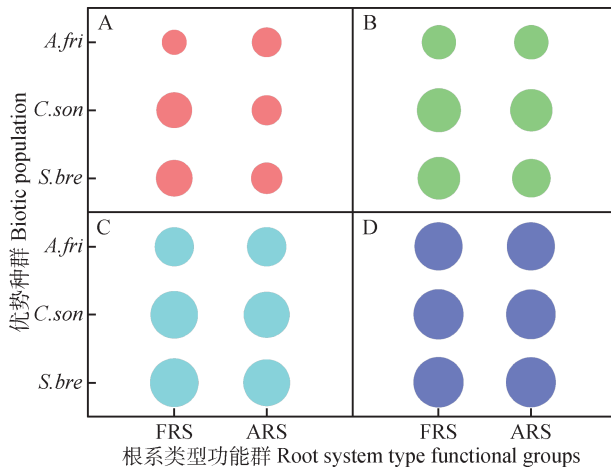


图5 优势种群与根系类型功能群的关联

Fig. 5 Association between dominant populations and root system type functional groups

注:图A~D分别代表对照组、轻度放牧、中度放牧、重度放牧;图中气泡越大,关联度越大,反之相同

Note: Figs. A-D represent the control group, light grazing, moderate grazing, and heavy grazing, respectively. The larger the bubble in the figure, the greater the correlation degree, and vice versa

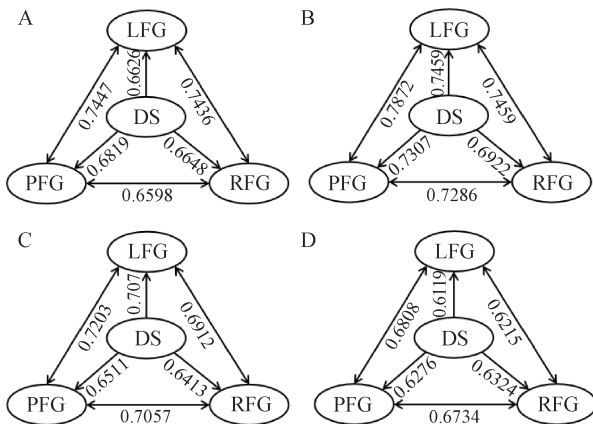


图6 优势种群与功能群之间的关系

Fig. 6 The relationship between dominant populations and functional groups

注:图A~D分别代表对照组、轻度放牧、中度放牧、重度放牧;DS代表优势种群,LFG代表生活型功能群,PFG代表光合类型功能群,RFG代表根系类型功能群

Note: Figs. A-D represent the control group, light grazing, moderate grazing, and heavy grazing, respectively. DS represents the dominant population, LFG represents the functional group of life form, PFG represents the functional group of photosynthetic type, and RFG represents the functional group of root type

3 讨论

3.1 优势种和功能群对载畜率的响应

本研究通过分析不同放牧强度下优势种和功能群的关联性变化,发现优势种方面,短花针茅(*S.*

bre)和无芒隐子草(*C. son*)表现出较强的耐牧性^[19-20],而冷蒿(*A. fri*)对放牧敏感,其种群作用随放牧强度增加显著降低,这一结果与吕世杰等^[18]的研究结果一致,此外他们还发现短花针茅和无芒隐子草在放牧干扰下能够通过分蘖和无性繁殖维持种群稳定性。然而,与王梓晗^[21]的研究相比,本研究中冷蒿的敏感性更为显著,这可能与研究区域的土壤条件和气候差异有关^[22]。

功能群方面,多年生禾草功能群(PG)在群落中整体作用最显著, C_4 功能群在适度放牧下表现最优。这与韩梅等^[23]的研究结果一致,他们发现 C_4 植物在干旱环境中具有更高的水分利用效率,因此在放牧干扰下更具竞争优势。然而,与李斐等^[12]的研究相比,本研究中 C_3 功能群的响应较弱,这可能是由于荒漠草原的 C_3 植物对水分胁迫更为敏感^[12,16],而 C_4 植物则能更好地适应放牧和干旱的双重压力。此外须根系与优势种的关联度要普遍高于主根系与优势种,由于荒漠草原的优势物种以须根系为主,而以须根系为代表的短花针茅和无芒隐子草又具有较强的抗干扰能力,这与吴爱姣^[13]的研究结果一致,且她指出须根系植物在资源竞争和抗干扰能力上具有优势,但在高强度放牧下仍会受到影响。此外,灌木半灌木功能群(SS)对放牧与否反应强烈,但对放牧强度响应不敏感^[21],表明灌木半灌木植物在放牧初期即快速衰退,导致关联度迅速下降。本研究还发现,中度放牧(MG)条件下优势种群对植物群落的影响最大(图2),这一现象与“中度干扰假说”的预测方向一致^[24]。中度干扰假说认为,中等程度的干扰能够最大化物种多样性和群落功能,因为其既能排除竞争劣势种,又不至于破坏生境稳定性^[22],且群落出现了重度放牧下的明显简化趋势^[25-27],这些观察结果均与该假说的理论预期相吻合。

3.2 优势种与功能群的关系对载畜率的响应

本研究通过灰色关联分析揭示了放牧梯度下优势种与功能群之间关联度的系统性变化(图3-6)。这些变化并非随机,而是受到放牧强度调控的生态过程驱动。首先,轻度放牧(LG)下优势种(如短花针茅、无芒隐子草与多年生禾草功能群)关联最为紧密,由优势物种主导功能群。随着放牧强度增加至中度(MG), C_4 功能群在MG时表现最优,而 C_3 功能群在CK处理下表现最优,当在未受到放牧干扰的情况下, C_3 对植物群落的关联度高于 C_4 ,但随着

放牧强度的增加, C_4 功能群的耐牧性与利用效率均高于 C_3 ^[16], 因此MG时 C_4 功能群的表现优于 C_3 功能群。然而, 重度放牧(HG)导致关联强度显著降低, 功能群间关联减弱, 尤其是生活型与根系功能群(LFG-RFG)的关联受到明显的抑制作用, 这表明放牧压力已超过系统弹性阈值, 致使群落结构简化^[28-29], 进而削弱了生态系统的稳定性与恢复力^[30]。过度放牧对敏感种的影响极大, 本研究中, 冷蒿(*A. fri*)作为放牧敏感物种, 其与灌木半灌木功能群(SS)的关联度随放牧增强急剧下降(图3), 而耐牧物种短花针茅和无芒隐子草与须根系功能群(FRS)的关联始终维持相对较高水平(图5)。这种差异揭示了物种敏感性在关联格局中的筛选作用, 放牧通过选择性压力, 首先剔除敏感物种及其所属功能群。当敏感物种衰退后, 其原有的生态功能(如凋落物输入、土壤固持)可能出现缺失, 但耐牧物种及其功能群通过功能补偿机制部分弥补这些功能损失^[31], 例如须根系植物通过增强地下碳分配维持土壤稳定性^[32]。然而, 重度放牧下, 功能补偿机制因功能群简化而受阻, 进而导致生态系统多功能性整体下降。这一过程体现了放牧强度通过调控关联格局, 改变物种组成与功能群的联系, 最终驱动生态系统功能变化。

4 结论

(1)就优势种而言, 优势种对放牧的响应策略存在显著差异, 短花针茅(*S. bre*)和无芒隐子草(*C. son*)具有较强的耐牧性, 其种群重要值在适度放牧下保持稳定甚至有所提升, 属于胁迫耐受型物种; 冷蒿(*A. fri*)则对放牧极为敏感, 随载畜率增加其种群地位显著下降, 表现出典型的竞争型物种特征。中度放牧(MG, $1.82 \text{ 羊单位} \cdot [\text{hm}^{-2} \cdot (0.5a)]^{-1}$)最有利于维持优势种群的整体功能及其对群落结构的贡献。

(2)就功能群而言, 多年生禾草(PG)作为关键功能群主导群落结构, 是维持群落结构与功能稳定的关键组分; C_3 植物功能群在对照(CK)下资源利用效率最优, C_4 植物功能群在适度放牧(MG)下资源利用效率最优; 主根系(ARS)对放牧反映敏感, 呈现早期衰退的现象。

(3)就放牧强度而言, 放牧强度通过调控“物种-功能群”关联模式显著影响群落稳定性, 轻度放牧(LG)下, 优势种与其所属功能群之间关联紧密; 中

度放牧(MG)下群落结构与功能得到优化; 重度放牧(HG)则导致功能群间关联减弱, 群落结构趋于简化, 系统弹性下降, 放牧压力已超过该生态系统的退化阈值。

参考文献

- [1] 朱小华, 杨倩, 丁子筱, 等. 荒漠草原生态系统景观格局变化及其对气候的响应[J]. 生态学杂志, 2023, 42(3): 748-758
ZHU X H, YANG Q, DING Z X, et al. Ecosystem landscape pattern change and its response to climate in desert steppe of Inner Mongolia[J]. Chinese Journal of Ecology, 2023, 42(3): 748-758
- [2] 慕宗杰, 蒙荣, 韩国栋, 等. 短花针茅荒漠草原不同载畜率植物群落优势种群空间分布格局的研究[J]. 畜牧与饲料科学, 2008, 29(6): 17-20
MU Z J, MENG R, HAN G D, et al. Study on spatial distribution pattern of dominant populations in plant community with different stocking rates in *Stipa breviflora* desert steppe [J]. Animal Husbandry and Feed Science, 2008, 29(6): 17-20
- [3] KANG L, HAN X G, ZHANG Z B, et al. Grassland ecosystems in China: review of current knowledge and research advancement [J]. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2007, 362(1482): 997-1008
- [4] 马子元, 钱志豪, 马红彬, 等. 宁夏荒漠草原乡土植物的抗旱性评价[J]. 中国草地学报, 2022, 44(4): 67-75
MA Z Y, QIAN Z H, MA H B, et al. Evaluation of drought resistance of native plants in Ningxia Desert steppe [J]. Chinese Journal of Grassland, 2022, 44(4): 67-75
- [5] 张慧, 吕世杰, 刘红梅, 等. 放牧对短花针茅个体形态特征及个体多样性的影响[J]. 草地学报, 2025, 33(12): 4072-4080
ZHANG H, LYU S J, LIU H M, et al. Effects of grazing on the individual morphological characteristics and individual diversity of *Stipa breviflora* [J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(12): 4072-4080
- [6] COTTINGHAM K L, BROWN B L, LENNON J T. Biodiversity may regulate the temporal variability of ecological systems [J]. Ecology Letters, 2001, 4(1): 72-85
- [7] 刘娜. 喀斯特高原石漠化区植被恢复过程中群落功能群结构与养分特征研究[D]. 贵阳: 贵州大学, 2020: 3-9
LIU N. Plant functional groups structure and nutrient characteristics in the process of vegetation restoration in the karst plateau rocky desertification [D]. Guiyang: Guizhou University, 2020: 3-9
- [8] DIAZ S, CABIDO M. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change [J]. Journal of Vegetation Science, 1997, 8(4): 463-474
- [9] PARUELO J M, LAUENROTH W K. Relative abundance of plant functional types in grasslands and shrublands of North America [J]. Ecological Applications, 1996, 6(4): 1212-1224
- [10] 丁婧祎, 尹彩春, 韩逸, 等. 草原灌丛化对生态系统多功能性的影响[J]. 生态学报, 2023, 43(20): 8257-8267
DING J Y, YIN C C, HAN Y, et al. Research progress and perspectives on the impact of shrub encroachment on ecosystem multifunctionality [J]. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(20): 8257-8267
- [11] LÜ G Y, HE M T, WANG C J, et al. The stability of perennial grasses mediates the negative impacts of long-term warming and increasing precipitation on community stability in a desert steppe [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1235510

- [12] 李斐,孙明伟,钟尚志,等. 不同光合类型牧草对干旱-复水的光合生理响应及生长适应策略[J]. 植物生态学报,2022,46(1):74-87
LI F, SUN M W, ZHONG S Z, et al. Photosynthetic physiology and growth adaptation of herbages with different photosynthetic pathways in response to drought-rehydration[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2022, 46(1): 74-87
- [13] 吴爱姣. 不同根系类型作物/品种的根系对低磷胁迫的响应机制[D]. 北京:中国科学院大学(中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心), 2021:93-94, 72-74
WU A J. Mechanisms of root responses to low phosphorus stress in different crop species/genotypes with contrasting root systems[D]. Beijing: Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, 2021: 93-94, 72-74
- [14] 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 J, LIU W T, 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
- [15] 白永飞,陈佐忠. 锡林河流域羊草草原植物种群和功能群的长期变异性及其对群落稳定性的影响[J]. 植物生态学报, 2000, 24(6): 641-647
BAI Y F, CHEN Z Z. Effects of long-term variability of plant species and functional groups on stability of a *Leymus chinensis* community in the Xilin river basin, Inner Mongolia[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2000, 24(6): 641-647
- [16] 钟尚志. 松嫩草地主要C3和C4植物对降水变异的光合生理响应及生长适应对策[D]. 长春:东北师范大学, 2020:1-2
ZHONG S Z. Photosynthetic physiological response and growth adaptation of major C3 and C4 plants in Songnen grassland to variation in precipitation pattern[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2020: 1-2
- [17] 臧娇娇,孙艺春,石兆勇,等. 系统发育和菌根特性调控草本植物种子重量及其与叶片性状的关系[J/OL]. 草业科学, <https://link.cnki.net/urlid/62.1069.S.20251016.1736.008>, 2025-10-17/2026-01-20
ZANG J J, SUN Y C, SHI Z Y, et al. Phylogeny and mycorrhizal traits regulate seed mass of herbaceous plants and its relationship with leaf traits[J/OL]. Pratacultural Science, <https://link.cnki.net/urlid/62.1069.S.20251016.1736.008>, 2025-10-17/2026-01-20
- [18] 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, 2020:17-19, 133-137
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: 17-19, 133-137
- [19] 王梓晗,吕世杰,刘红梅,等. 重度放牧导致荒漠草原丛生禾草优势种群间竞争强度下降[J]. 草地学报,2024,32(9):2824-2832
WANG Z H, LÜ S J, LIU H M, et al. Heavy grazing led to the decrease of competitive intensity relationships among dominant populations of clustered grasses in desert steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(9): 2824-2832
- [20] 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 plant functional traits to stocking rates in the *Stipa breviflora* desert steppe[J]. Chinese Journal of Grassland, 2025, 47(1): 27-36
- [21] 王梓晗. 不同载畜率下短花针茅荒漠草原灌木及半灌木的空间分布特征[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2023:60-62
WANG Z H. Different stocking rates on spatial distribution characteristics of shrubs and semi-shrubs in *Stipa breviflora* desert steppe[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2023: 60-62
- [22] 刘永志. 短花针茅草原绵羊放牧生态系统研究[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学, 2005:1, 122
LIU Y Z. Study on sheep grazing system of *Stipa breviflora* desert steppe[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2005: 1, 122
- [23] 韩梅,杨利民,张永刚,等. 中国东北样带羊草群落C₃和C₄植物功能群生物量及其对环境变化的响应[J]. 生态学报,2006, 26(6):1825-1832
HAN M, YANG L M, ZHANG Y G, et al. The biomass of C3 and C4 plant function groups in *Leymus chinensis* communities and theirs response to environmental change along Northeast China transect[J]. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(6): 1825-1832
- [24] MCNAUGHTON S J. Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing[J]. Science, 1976, 191(4222): 92-94
- [25] 王榛. 放牧和氮添加对典型草原植物群落结构与功能的作用[D]. 兰州:兰州大学, 2023:89-92
WANG Z. Effects of grazing and nitrogen addition on structure and function of plant community in a typical steppe[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2023: 89-92
- [26] 马银山,张世挺. 植物从个体到群落水平对放牧的响应[J]. 生态学杂志,2009,28(1):113-121
MA Y S, ZHANG S T. Responses of plant from individual to community level to grazing: A review[J]. Chinese Journal of Ecology, 2009, 28(1): 113-121
- [27] 李君勇. 青藏高原高寒草甸群落结构和功能对环境干扰的响应[D]. 兰州:兰州大学, 2016:64-69
LI J Y. Response of community structure and function to environmental disturbance in the Alpine meadow of Tibetan plateau[D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2016: 64-69
- [28] JU X, WANG Y, SHEN T, et al. Grazing intensity affects the composition and spatial heterogeneity of plant functional groups in a desert steppe[J]. Global Ecology and Conservation, 2025, 62e03852-e03852
- [29] WANG L, DU X Y, LIU J H, et al. Effects of grazing on plant functional groups across spatial scales in *Stipa breviflora* desert steppe[J]. Frontiers in Plant Science, 2025, 16: 1643655
- [30] 陈佐忠,汪诗平,王艳芬,等. 中国典型草原生态系统[M]. 北京:科学出版社, 2000:46-55
CHEN Z Z, WANG S P, WANG Y F, et al. Typical grassland ecosystem in China[M]. Beijing: Science Press, 2000: 46-55
- [31] 古琛,赵天启,王亚婷,等. 短花针茅生长和繁殖策略对载畜率的响应[J]. 生态环境学报,2017,26(1):36-42
GU C, ZHAO T Q, WANG Y T, et al. The response of growth and reproduction for *Stipa breviflora* to different stocking rates[J]. Ecology and Environmental Sciences, 2017, 26(1): 36-42
- [32] 闫宝龙,吕世杰,王忠武,等. 草地灌丛化成因及其对生态系统的影响研究进展[J]. 中国草地学报,2019,41(2):95-101
YAN B L, LÜ S J, WANG Z W, et al. The advance of shrub encroachment in grassland and its impact on ecosystem[J]. Chinese Journal of Grassland, 2019, 41(2): 95-101

(责任编辑 刘婷婷)