



放牧家畜类型对内蒙古典型草原植物多样性和群落结构的影响

王姝文 李文怀* 李艳龙 严 慧 李永宏

内蒙古大学生态与环境学院, 蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室, 内蒙古草地生态学重点实验室, 呼和浩特 010021

摘 要 放牧家畜是调控草原植物多样性的重要因素, 探究不同家畜类型及其放牧行为下植物多样性的响应, 有助于全面理解草原植物多样性维持机制。该研究以内蒙古大学野外实验基地放牧控制实验为平台, 研究了中等放牧强度下不同家畜类型(牛、山羊、绵羊)及其选择性采食和聚集性放牧行为对植物 α 、 β 和 γ 多样性以及群落结构的影响。结果表明: (1)中等强度放牧牛、山羊和绵羊均在一定程度上提高了植物 α 、 β 和 γ 多样性。其中, 牛对植物多样性的提升作用最大且具有显著性。(2) 3种家畜放牧均显著改变了植物群落结构。绵羊的选择性采食导致下层优势物种糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)的相对多度显著降低, 使其与牛或山羊放牧导致的群落结构变化趋势相反。(3) 3种家畜具有不同的牧草选择和放牧聚集行为。牛和山羊放牧使上层优势种羊草(*Leymus chinensis*)和大针茅(*Stipa grandis*)以及下层优势种糙隐子草地上生物量均显著降低, 而绵羊放牧仅使糙隐子草地上生物量显著降低。此外, 牛的采食空间聚集性显著低于山羊和绵羊。(4)植物多样性随上层或下层优势种地上生物量增加而显著降低或呈下降趋势, 表明放牧家畜能够通过抑制优势种生物量来提高植物多样性。(5)植物多样性随家畜采食空间聚集程度增加而显著降低或表现出下降趋势, 说明较低的放牧聚集性有利于植物多样性的维持。该研究表明, 内蒙古典型草原植物多样性保护和持续管理体系需要同时考虑放牧强度和家畜类型的影响。

关键词 植物多样性; 物种组成; 选择性采食; 空间聚集性; 家畜轨迹定位

王姝文, 李文怀, 李艳龙, 严慧, 李永宏 (2022). 放牧家畜类型对内蒙古典型草原植物多样性和群落结构的影响. 植物生态学报, 46, 941-950. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0017

Effects of different livestock types on plant diversity and community structure of a typical steppe in Nei Mongol, China

WANG Shu-Wen, LI Wen-Huai*, LI Yan-Long, YAN Hui, and LI Yong-Hong

Ministry of Education Key Laboratory of Ecology and Resource Use of the Mongolian Plateau, Inner Mongolia Key Laboratory of Grassland Ecology, School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China

Abstract

Aims Livestock grazing is one of the most important factors affecting grassland plant diversity. However, the information on the effects of different livestock types and their grazing behaviors on grassland plant diversity and community composition are less available. A better understanding of the changes in plant diversity and community composition in response to the grazing of various livestock types is essential to the management and preservation of grassland biodiversity.

Methods We conducted a grazing experiment in a typical steppe of Nei Mongol to examine the effects of different livestock species (cattle, goat, sheep) and their behaviors (forage selection and grazing aggregation) on plant diversity (i.e., α , β and γ diversity) and community composition.

Important findings Our results showed that: (1) cattle, goat, and sheep grazing all increased plant α , β , and γ diversity at moderate grazing intensity, and the increase was the largest and significant under cattle grazing. (2) Three livestock species all changed community structure; sheep grazing reduced the relative abundance of dominant short grass *Cleistogenes squarrosa*, which is in contrary to the changes in community structure induced by cattle and goat grazing. (3) Cattle and goat grazing significantly reduced the aboveground biomass of dominant species, including tall grasses *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* and short grass *C. squarrosa*, while sheep

收稿日期Received: 2022-01-11 接受日期Accepted: 2022-02-23

基金项目: 国家自然科学基金(32071883)、内蒙古自治区科技重大专项(2021ZD0011)和中国国家留学基金(202006810005)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (32071883), the Science and Technology Major Project of Nei Mongol (2021ZD0011), and the China Scholarship Council (202006810005).

* 通信作者Corresponding author (wenhuai.li@imu.edu.cn)

grazing only decreased that of short grass *C. squarrosa*. Cattle grazing also had a lower spatial aggregation than that of goat and sheep. (4) Plant diversity decreased with the increase of the aboveground biomass of either tall or short dominant species, indicating that livestock grazing promoted plant species diversity by reducing plant aboveground biomass of dominant species. (5) Plant diversity decreased with the increase in spatial aggregation of livestock grazing, indicating a lower aggregation benefiting plant diversity maintenance. Overall, our study suggests that grazing animal types should be considered along with grazing intensity in the development of grazing management regime for better conservation and sustainable use of the grassland resources.

Key words plant diversity; species composition; selective foraging; spatial aggregation; livestock tracking

Wang SW, Li WH, Li YL, Yan H, Li YH (2022). Effects of different livestock types on plant diversity and community structure of a typical steppe in Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 941-950. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0017

我国草地资源丰富, 总面积约为293万km² (方精云等, 2018)。其中, 内蒙古温带典型草原是我国北方草原的主体和重要生态屏障, 以放牧作为主要管理利用方式。大量研究表明, 轻度或中度放牧能够维持或增加草原植物多样性, 而长期过度放牧导致植物多样性丧失、生态系统功能和稳定性降低, 从而危及人类生存与发展(李博, 1997; Tilman *et al.*, 2014; 杨婧等, 2014; Li *et al.*, 2015; Zhang *et al.*, 2022)。毫无疑问, 设置合理的放牧强度对于草原植物多样性保护具有重要意义。但是, 选择性采食现象是放牧过程中十分常见的现象(Ren *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2021), 大多数研究没有考虑家畜选择性采食对植物多样性的潜在影响。然而, 最近在欧洲草地的研究发现, 放牧选择性采食产生的斑块效应可能比放牧强度本身对于植物多样性的改变有更重要的作用(Tonn *et al.*, 2019)。因此, 即使草地放牧强度相同, 放牧家畜类型及其采食行为的差异也可能对植物多样性和物种组成产生截然不同的影响。

目前关于放牧对植物多样性影响的研究已有很多。通常认为食草动物通过直接采食竞争力强的优势物种, 间接地弱化竞争排斥作用从而能够提高植物多样性(Olff & Ritchie, 1998)。但是这种关系会随着食草动物种类、环境条件以及空间尺度的改变而发生变化。例如, 在北美和欧洲草地的研究中发现体型较大(>30 kg)的食草动物(牛、羊、鹿等)在高生产力草地中能够增加植物多样性, 在低生产力草地中会降低植物多样性, 而体型较小(<10 kg)的食草动物(野兔、啮齿类等)对植物多样性的影响则无明显规律(Bakker *et al.*, 2006)。不过, 该研究中每个样地均是多种食草动物的混合放牧效应, 尚未区分牛羊等各自的影响。房健(2013)在松嫩草地的研究进一步表明, 尽管牛和羊均属于大型食草动物, 体尺较大的牛放牧提高了植物多样性, 而体尺较小的羊

放牧却降低了植物多样性。此外, 放牧对植物多样性的影响具有尺度效应。研究表明, 放牧绵羊在较大空间尺度上比较小空间尺度上引起的物种丧失比例更高(Li *et al.*, 2015)。因此, 不同放牧家畜如何在多个尺度上影响植物多样性仍需要深入研究。

放牧选择性采食是不同家畜影响植物多样性的关键过程和重要机制(王德利和王岭, 2011)。不同放牧家畜对植物的选择性与其消化系统功能、唇齿结构、体型大小、空间活动行为等多种因素密切相关(Vallentine, 1990; Rook *et al.*, 2004)。内蒙古典型草原常见的放牧家畜包括牛、马、羊等。其中, 牛和羊的消化系统均能够进行反刍活动, 但是马的消化系统没有反刍功能, 所以马主要通过快速且大量采食来满足其能量需求, 对植物的选择性相对更低(Hanley, 1982)。然而, 尽管牛和羊均属于反刍动物, 但是不同的唇齿结构导致它们对植物的选择性存在差异。牛的嘴部较大且主要通过舌头卷起植物个体进行采食, 通常选择距离地面5 cm以上的植物; 而绵羊和山羊的嘴部较小且能够通过开裂的上唇对植物不同部位进行更多的选择采食, 还可以更加贴近地面采食下层植物(Vallentine, 1990; 房健, 2013)。此外, 牛和羊之间的体型大小存在差异, 对食物的摄入量不同也会影响它们对植物的选择(Clauss *et al.*, 2013)。体型相对较大的食草动物需要采食较高的上层植物来满足其能量需求, 而体型相对较小的食草动物更加易于依靠低矮的植物维持生存(Illius & Gordon, 1987)。另外, 牛和羊在空间上的活动范围不同。牛在较大斑块采食且空间异质性较低, 而羊在较小斑块采食且空间异质性较高(李静, 2014)。放牧家畜对不同高度植物的采食及其空间采食聚集程度如何影响植物多样性仍需进一步研究。

为此, 本研究依托内蒙古大学典型草原放牧实验平台, 通过野外植物群落调查与家畜放牧轨迹定

位相结合的方法,旨在探索中等放牧强度下:(1)放牧家畜类型(牛、山羊、绵羊)如何影响不同空间尺度植物多样性指数(α 、 β 、 γ 多样性)和群落结构?(2)放牧家畜对植物的选择性采食和聚集性采食如何影响 α 、 β 和 γ 多样性?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古自治区锡林浩特市朝克乌拉苏木内蒙古大学典型草原示范牧场(116.52°–116.54° E, 44.26°–44.27° N, 海拔1 146 m)。研究区属于温带大陆性气候,夏季炎热多雨,冬季寒冷干燥,年平均气温2.4 °C,年降水量281 mm,主要集中在生长季(5–9月),约占全年降水量80%以上(张景慧等, 2021)。土壤为栗钙土。植物群落主要优势种包括羊草(*Leymus chinensis*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、大针茅(*Stipa grandis*)和黄囊薹草(*Carex korshinskyi*),其地上生物量分别占群落地上生物量的36%、20%、17%、8%,总计81%(李艳龙等, 2018)。

1.2 实验设计及取样方法

研究区域于2012年围封禁牧,2016年在地势平坦、土壤和植物群落均匀的区域建立放牧实验平台。本研究涉及4个实验处理,即中等强度放牧牛、山羊、绵羊以及不放牧对照,每个处理4个重复,共计16个实验小区。实验小区采用完全随机区组设计,各小区面积为50 m × 50 m。每个小区在每年6、7、8月放牧3次,保持相同放牧强度。具体地,当优势种留茬高度约6 cm时将家畜移出小区,此时每个放牧小区的“羊单位×放牧天数”一致,达到中等放牧强度。

2020年7月对不同处理下植物群落组成和地上生物量进行调查取样。首先,每个小区内间隔5 m均匀布设7条样线,样线上间隔5 m设置7个1 m × 0.25 m的样方。其次,记录样方内出现的植物物种名称、每个物种的个体数,同一物种随机选取3个个体测量植株高度。最后,每个小区在放牧后随机设置8个1 m × 0.25 m的样方,采用齐地刈割法收集地上剩余植物,样品经65 °C烘干48 h后称质量,获得地上生物量干质量数据。此外,7月放牧期间,在不影响家畜日常行为的前提下,每个小区选取3只家畜佩戴高精度定位跟踪项圈(UbiTraq UT100-TB, 北京全迹科技有限公司, 北京),项圈每秒记录一次位置信息,连续定位3天,定位空间精度可达10 cm (Li

et al., 2021)。

1.3 数据计算和统计分析

通过植物群落组成数据计算 α 、 β 和 γ 多样性。其中, α 和 γ 多样性分别对应样方和小区尺度物种丰富度, β 多样性基于物种丰富度计算: $\beta = 1 - \bar{\alpha} / \gamma$,其中 $\bar{\alpha}$ 为小区内 α 多样性指数平均值(Whittaker, 1960; Kraft *et al.*, 2011)。通过物种相对多度数据进行非度量多维尺度排序(NMDS)来反映群落结构变化。

通过生物量比值法计算家畜对4个优势植物的选择性采食指数(SI), $SI = \frac{(i - o)/(Ti - To)}{i/Ti}$ 。其中, i 和 o 分别为围封处理和放牧处理中该植物平均生物量, Ti 和 To 分别为围封处理和放牧处理中样方平均生物量(汪诗平, 2000)。根据SI将家畜对植物的偏食程度划为4个等级:嗜食($SI > 1.5$)、喜食(1–1.5)、可食(0.5–1)和少食($SI \leq 0.5$)。通过群落中植物平均高度将4个优势种进一步划分为上层优势种大针茅(株高33.3 cm)和羊草(株高26.7 cm)、下层优势种糙隐子草(株高10.3 cm)和黄囊薹草(株高14.1 cm)。比较不同高度和偏食程度的物种地上生物量变化及其对植物多样性和群落结构的影响。

通过轨迹定位数据分析家畜采食的空间聚集行为。首先,选取单日内家畜定位点记录时间较为连续且相邻定位点时间间隔小于30 s的数值。其次,根据坐标位置信息,计算相邻两次记录的家畜位移距离(D), $D = \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2}$ 。其中(x_1, y_1)和(x_2, y_2)分别为相邻两个定位点的坐标。位移距离除以时间间隔得到家畜运动速度 $V = D/\Delta t$, Δt 为相邻两点间的时间间隔。之后,将同种家畜所有速度数据整合后进行k-means迭代分类(侯路路, 2020)。根据前人研究中划分家畜行为特征的方法(Kilgour *et al.*, 2012; Augustine & Derner, 2013),将家畜行为模式划分为休息、采食和游走,并考虑离群值对迭代分类结果的影响(González *et al.*, 2015),计算不同行为中休息、采食和游走分类结果的百分位数,取各分组数据的上四分位数(75%)作为家畜行为模式划分的速度阈值(表1)。最后,利用网格法将整个研究区用1 m × 1 m的网格覆盖,统计每个网格内采食点数量,通过计算网格内家畜采食点数量的全局莫兰指数(Global Moran's I)(Griffith, 1987)分析家畜采

表1 根据速度阈值对内蒙古典型草原不同放牧家畜行为的划分
Table 1 Different livestock behaviors distinguished using their moving speed as thresholds in a typical steppe in Nei Mongol

家畜类型	休息	采食	游走
Livestock type	Resting ($m \cdot s^{-1}$)	Feeding ($m \cdot s^{-1}$)	Wandering ($m \cdot s^{-1}$)
牛 Cattle	0–0.05	0.05–0.26	>0.26
山羊 Goat	0–0.03	0.03–0.16	>0.16
绵羊 Sheep	0–0.05	0.05–0.20	>0.20

食行为在空间上的聚集程度。比较不同采食聚集性对植物多样性的影响。

数据统计分析均在R 4.0.5中完成。数据符合正态分布且各变量不存在空间自相关。利用“stats”包进行单因素方差分析、使用“multcomp”包进行Dunnett多重比较和 p 值校正, 对比放牧家畜与对照之间植物多样性和地上生物量的响应变化。通过“vegan”包进行多元方差分析, 反映放牧家畜对群落物种组成的影响。通过“stats”包进行Pearson相关性分析, 探索植物多样性对家畜选择性采食和聚集性采食的响应。家畜轨迹数据处理和采食聚集性分析在ArcGIS 10.2软件中完成。数据绘图在GraphPad Prism 8软件中完成。

2 结果

2.1 植物 α 、 β 和 γ 多样性对不同放牧家畜的响应

中等放牧强度下, 放牧牛比对照处理显著增加了植物群落的 α 、 β 和 γ 多样性, 而放牧山羊和绵羊的增加作用不显著(图1)。其中, 放牧牛使 α 、 β 和 γ 多样性分别提高了15.6%、17.5%、60.0%, 放牧山羊使 α 、 β 和 γ 多样性分别提高了7.7%、2.4%、12.5%, 放牧绵羊使 α 、 β 和 γ 多样性分别提高了12.2%、9.3%、30.0% (图1)。

2.2 群落结构对不同放牧家畜的响应

放牧牛、山羊、绵羊均使群落结构发生显著改

变($p < 0.001$, 应力系数为0.121 4, 图2)。图中群落结构变化主要表现在NMDS排序纵轴方向上。根据物种水平的分析, 羊草和大针茅的相对多度与NMDS纵轴显著正相关, 糙隐子草、矮韭(*Allium anisopodium*)、黄囊薹草、冰草(*Agropyron cristatum*)的相对多度与NMDS纵轴显著负相关, 且糙隐子草的相关系数高达-0.79 (图2)。相应地, 放牧绵羊的群落中糙隐子草相对多度较低而放牧牛或山羊的群落中糙隐子草相对多度较高。

2.3 放牧家畜对优势种的选择性采食及其对多样性影响

牛和山羊对上层优势种的选择性采食指数均大于1, 属于喜食类型; 对下层优势种的选择性采食指数介于0.5和1之间, 属于可食类型(表2)。与之不同, 绵羊对上层优势种的选择性采食指数小于0.5, 属于少食类型; 而对下层优势种的选择性采食指数大于1.5, 属于嗜食类型(表2)。物种水平上, 牛和山羊对羊草、大针茅和糙隐子草的选择性采食指数都在1左右; 而绵羊对糙隐子草和黄囊薹草的选择性采食指数分别为3.583和3.309, 属于嗜食类型, 对大针茅的选择性采食指数仅为0.576, 接近少食类型(表2)。

放牧牛小区中, 上层优势种地上生物量比对照显著降低了69.0% (图3A), 其中羊草和大针茅地上生物量分别降低了60.9%和70.1% (图3B、3C)。同时, 下层优势种地上生物量比对照显著降低了41.0% (图3D), 其中糙隐子草生物量显著降低了50.0% (图3E)。

放牧山羊小区中, 上层优势种地上生物量比对照显著降低了62.3% (图3A), 其中大针茅地上生物量显著降低了81.0% (图3C)。同时, 下层优势种地上生物量比对照显著降低了33.9% (图3D), 其中糙隐子草地上生物量显著降低了46.3% (图3E)。

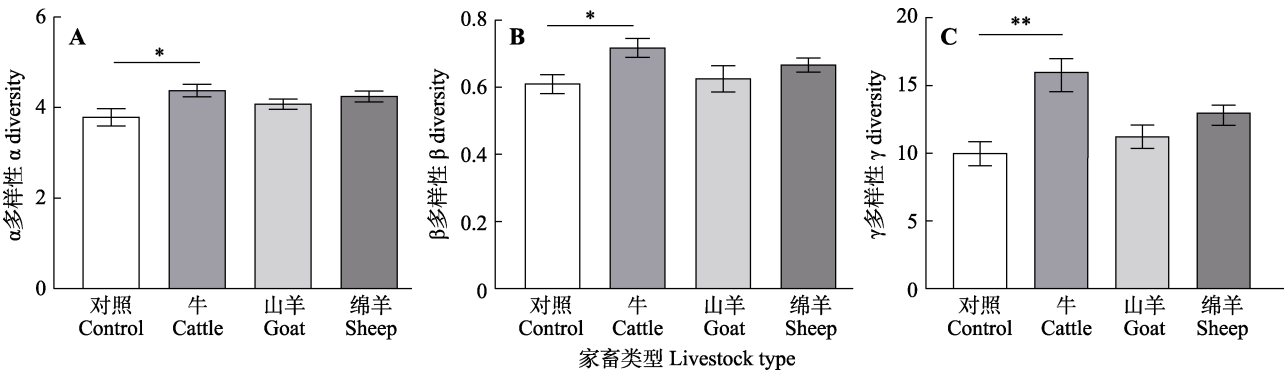


图1 不同家畜中等强度放牧下内蒙古典型草原植物多样性(平均值±标准误)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。
Fig. 1 Plant species diversity under moderate grazing of different livestock species in a typical steppe in Nei Mongol (mean ± SE). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

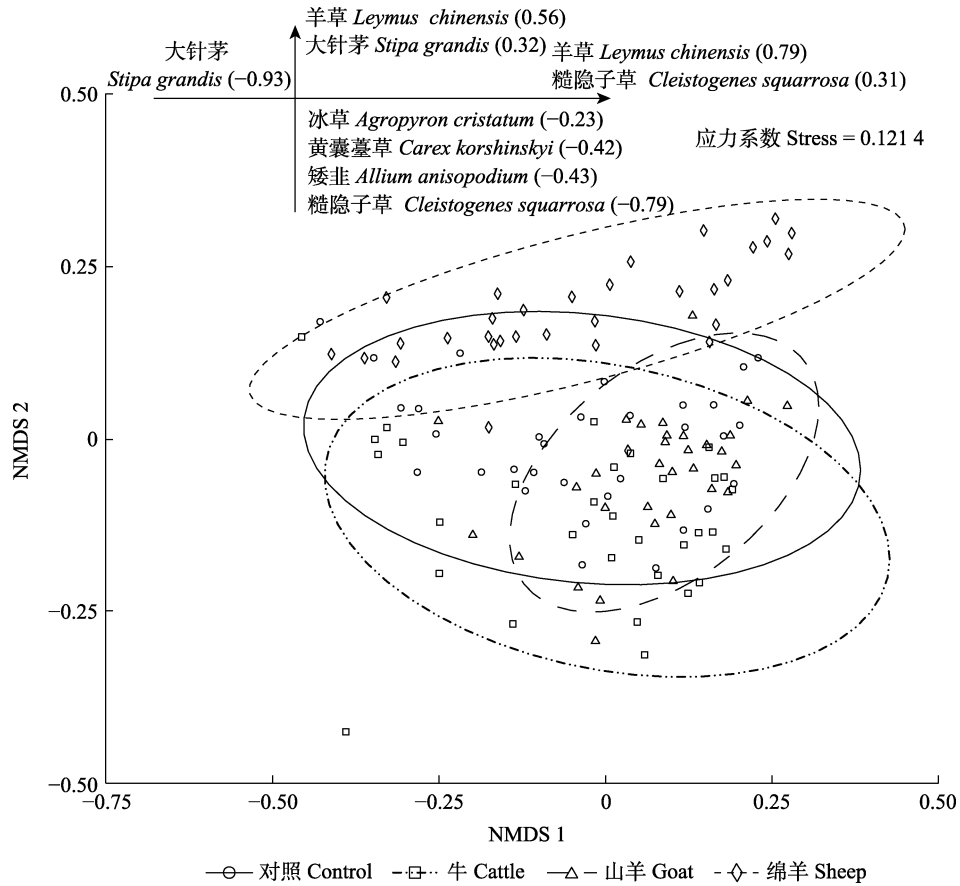


图2 不同家畜放牧下内蒙古典型草原植物群落组成非度量多维尺(NMDS)度排序, 椭圆置信区间为95%。图中所列植物相对多度与其在横轴和纵轴的数值显著相关($p < 0.05$), 括号内的数字表示相关系数。

Fig. 2 Ordination of plant communities in a typical steppe in Nei Mongol under different livestock grazing treatments by non-metric multidimensional scaling (NMDS), with an elliptical confidence interval of 95%. The relative abundance of different species is significantly related to the axis 1 and axis 2 scores ($p < 0.05$). The numbers in parentheses indicate the correlation coefficients.

表2 不同放牧家畜对内蒙古典型草原4个优势种的选择性采食指数

Table 2 Selective index of different livestock types to four dominant plant species in a typical steppe in Nei Mongol

家畜类型 Livestock type	上层优势种 Tall dominant species	下层优势种 Short dominant species	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	大针茅 <i>Stipa grandis</i>	糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	黄囊薹草 <i>Carex korshinskyi</i>
牛 Cattle	1.148	0.713	1.113	1.253	0.918	1.673
山羊 Goat	1.224	0.652	0.881	1.592	0.950	2.585
绵羊 Sheep	0.277	3.029	1.072	0.576	3.583	3.309

放牧绵羊小区中, 上层优势种地上生物量与对照没有显著差异(图3A)。与之不同, 下层优势种地上生物量比对照显著降低了70.3%(图3D)。其中糙隐子草生物量显著降低了78.8%(图3E)。

植物 α 、 β 和 γ 多样性随上层和下层优势种地上生物量的增加均显著降低或呈下降趋势(图4)。其中, 上层优势种对 γ 多样性有显著负效应(图4C), 而下层优势种对 α 多样性有显著负效应(图4A)。

2.4 放牧家畜采食空间聚集性及其对多样性的影响

放牧牛的采食空间聚集性显著低于放牧山羊和

绵羊($p < 0.05$), 放牧山羊和绵羊的采食空间聚集性之间没有显著差异(图5A)。家畜采食空间聚集性与植物 α 和 γ 多样性显著负相关(图5B、5D), 与 β 多样性负相关(图5C)。

3 讨论

3.1 放牧家畜类型对植物多样性和群落结构的影响

本研究中, 我们使用了多种放牧家畜来检验植物多样性在中度放牧时的响应。一方面, 我们发现不同放牧家畜在中等放牧强度下均能够提高植物 α 、 β 和 γ 多样性, 与中度干扰假说的预测(Connell,

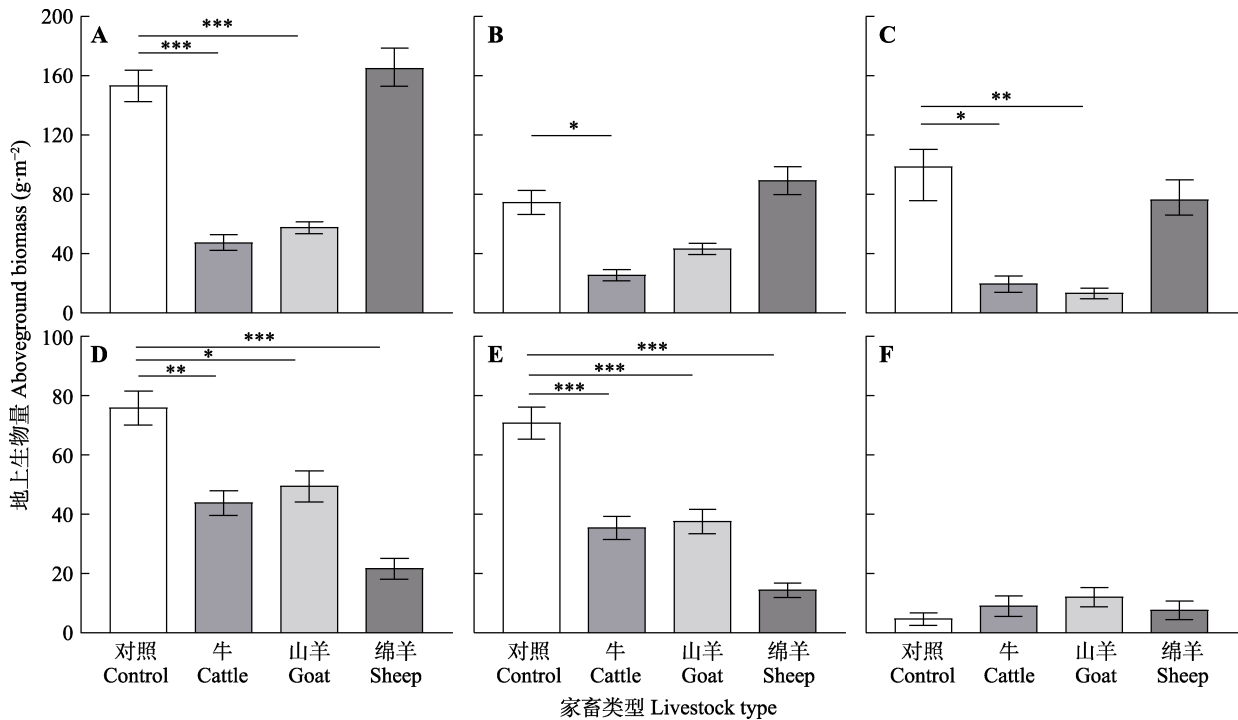


图3 不同家畜中等放牧强度下植物地上生物量(平均值±标准误)。A, 上层优势种。B, 羊草。C, 大针茅。D, 下层优势种。E, 糙隐子草。F, 黄囊薹草。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 3 Plant aboveground biomass under the grazing of different livestock types at moderate intensity (mean \pm SE). A, Tall dominant species. B, *Leymus chinensis*. C, *Stipa grandis*. D, Short dominant species. E, *Cleistogenes squarrosa*. F, *Carex korshinskyi*. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

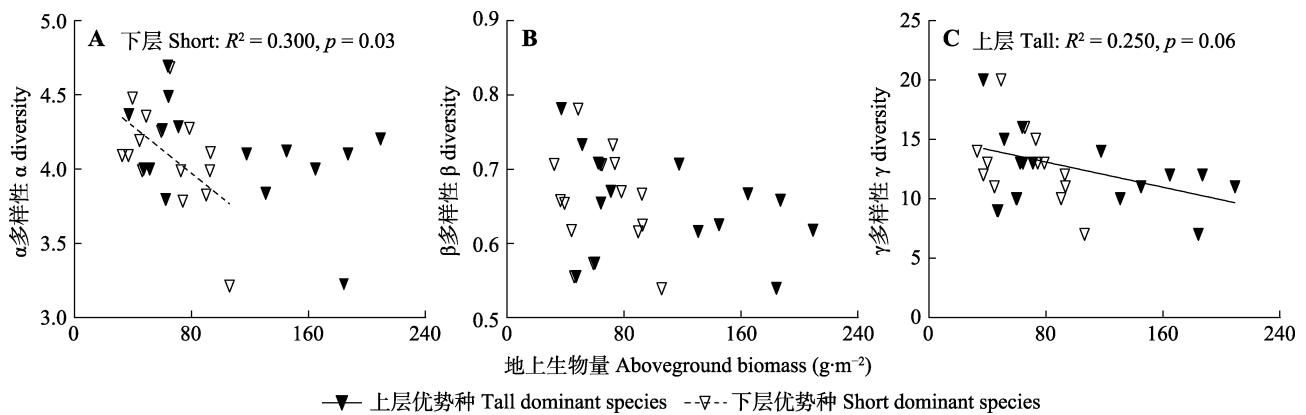


图4 不同家畜中等放牧强度下内蒙古典型草原上层和下层优势种地上生物量与植物多样性关系。

Fig. 4 Relationship between the aboveground biomass of tall and short dominant species in typical steppe in Nei Mongol and plant diversity under the grazing of different livestock types at moderate intensity.

1978)一致, 表明适度放牧有利于维持草原植物多样性。国内外开展的草地放牧实验研究大多数也支持该结果, 当然, 不同放牧实验所处的气候条件、植被类型、放牧历史等多种因素的差异都可能导致多样性产生不同甚至相反响应(Herrero-Jáuregui & Oesterheld, 2018; Gao & Carmel, 2020), 本研究不再展开进行探讨。本研究中, 除放牧强度之外, 多样性的增加还与放牧家畜类型有关。例如, Bakker等(2006)研究指出, 大型食草动物(>30 kg)对多样性通

常具有促进作用, 而小型食草动物(<10 kg)对多样性的影响无明显规律。另一方面, 我们发现虽然牛和羊均属于大型食草动物, 但是体尺更大的牛对多样性有更大的提升, 表明不同家畜种类对草原植物多样性的影响不一致。例如, 苏日古嘎(2020)基于相同研究区域不同年份的实验也发现放牧牛比放牧山羊和绵羊能够显著提高植物物种丰富度和Shannon-Wiener多样性指数。此外, 不同家畜对多样性的影响还受到植物群落初始多样性的影响。例如, 基于

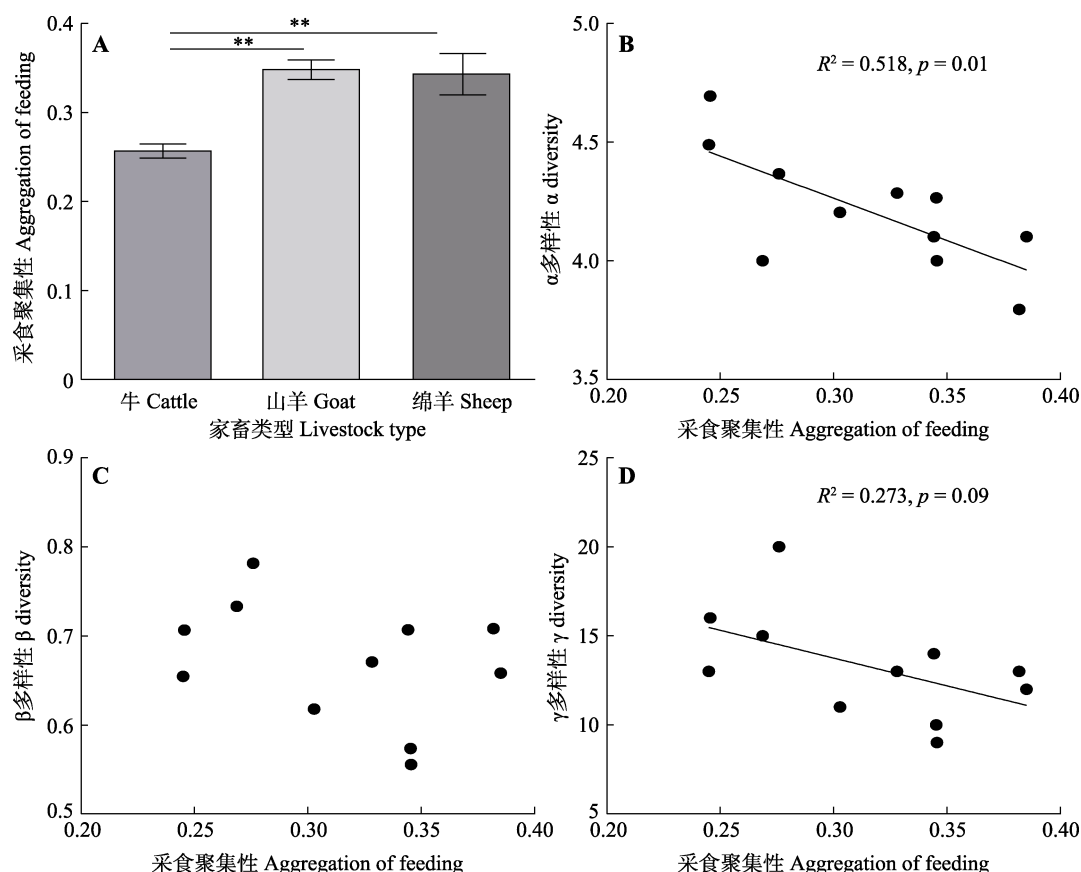


图5 家畜采食聚集性(平均值±标准误)及其与植物多样性关系。**, $p < 0.01$ 。

Fig. 5 Aggregation degrees of the feeding behavior of different livestock species (mean \pm SE) and their relationships with plant diversity. **, $p < 0.01$.

东北松嫩草地中度放牧实验发现体尺较小的山羊和绵羊在低植物多样性群落放牧甚至会降低植物群落多样性(房健, 2013; Liu *et al.*, 2015)。

本研究中, 放牧家畜不仅改变了植物多样性, 同时也对群落结构产生显著影响。其中, 绵羊放牧后的群落结构与牛放牧后的群落结构表现出相反的变化趋势。导致这种差异的主要原因可能是绵羊比牛有更高的选择性采食作用(Grant *et al.*, 1985; Laca *et al.*, 2010; Cuchillo-Hilario *et al.*, 2018)。一方面, 绵羊放牧后的群落中糙隐子草的相对生物量较低(9.2%)。尽管绵羊对优势种糙隐子草和黄囊薹草的选择性都达到了嗜食程度($SI > 1.5$), 但是本研究中糙隐子草相对多度的高低在更大程度上影响了群落结构的变化方向。这主要是由于我们的研究区域内糙隐子草在未放牧群落中占到下层优势种地上生物量的93.4%。因此, 绵羊为了满足自身能量需求会优先采食地上生物量更高的糙隐子草, 使其相对多度发生显著降低。另一方面, 绵羊放牧后的群落中稀有种矮韭的相对多度较低(0.3%)。研究表明, 我们的

实验区域内大多数稀有种是杂类草, 其叶片柔软多汁、氮含量高(Li *et al.*, 2015), 绵羊在中度放牧时对矮韭的选择性可达到嗜食程度(Wan *et al.*, 2015)。

3.2 放牧家畜选择性和聚集性采食对植物多样性的影响

本研究表明, 不同家畜对植物多样性的影响与其选择性采食行为密切相关, 与王德利和王岭(2011)的研究结果一致。一方面, 放牧家畜对优势种的采食作用有利于多样性增加。导致这种结果的原因可能是本研究中的优势种适口性较高, 家畜优先采食, 降低了对其他物种的竞争排斥作用。例如, Koerner等(2018)基于全球多个放牧实验meta分析表明, 大型食草动物通过抑制优势种的优势度, 释放的资源可以被新的物种利用从而增加植物多样性。另一方面, 虽然3种家畜对多样性都是促进作用, 但是它们形成的机制有所不同。牛和山羊通过采食抑制上层优势种羊草、大针茅和下层优势种糙隐子草形成促进作用, 而绵羊则主要是通过采食抑制下层优势种糙隐子草产生促进作用。植物选择性采食指

数也表明, 绵羊对上层优势种大针茅的选择性接近少食类型。与本研究7月下旬所得到的结果不同, 苏日古嘎(2020)在8月下旬开展的研究发现绵羊放牧不仅显著降低了糙隐子草地上生物量, 还显著降低了大针茅地上生物量。导致结果不同的原因可能主要是绵羊的食性存在明显的季节性变化(汪诗平, 2000)。此外, 我们发现家畜可能通过对上层或下层优势种的影响进而改变不同尺度的植物多样性。例如, α 和 γ 多样性分别随下层优势种和上层优势种生物量增加而显著降低。这可能是由于上层优势种在群落中的生物量占50%以上, 其生物量减少更加有利于其他物种获得释放的养分和光资源(Borer *et al.*, 2014)。

近年来, 随着全球定位技术的发展, 越来越多的研究将其应用于放牧家畜行为研究(侯路路, 2020; Li *et al.*, 2021)。本研究表明, 不同家畜对植物多样性的影响还与其聚集性采食行为密切相关。一方面, 放牧家畜的采食空间聚集性增加会导致植物多样性降低。这主要是由于食物充足时放牧家畜会优先采食适口性高的植物所在的区域, 并且重复对该区域内再生形成的营养价值高的幼嫩植物进行采食(Coughenour, 1991; Briske *et al.*, 2008), 进而形成重度采食斑块。只有当食物严重短缺时, 家畜才会对之前避开的区域进行采食(Putfarken *et al.*, 2008)。因此, 重度采食斑块内的植物需要承受比中度放牧更高的放牧压力, 从而更加容易丧失物种, 导致多样性降低(Li *et al.*, 2021)。另一方面, 本研究中牛的空间采食聚集程度显著低于绵羊和山羊, 这可能是因为动物活动范围的选择与体型有关(Fisher *et al.*, 2011), 而牛的活动范围相对较大。山羊和绵羊之间的聚集性并无显著差异, 可能是山羊和绵羊体型相近所致, 也可能是本实验中相对较小的小区面积(0.25 hm^2)在一定程度上弱化了它们聚集性之间的差异, 需要后续在较大区域内进行比较来验证。此外, 本研究并未开展混合家畜放牧及其空间聚集性实验。已有研究表明, 牛羊混合放牧的采食互补效应更加有利于草甸草原植物多样性维持(Liu *et al.*, 2015; 钟志伟等, 2021)。同时, 这也可能是由于牛和羊在草地资源的空间利用上有很大的空间互补性(Putfarken *et al.*, 2008; 李静, 2014; Cuchillo-Hilario *et al.*, 2017), 需要后续通过同时定位跟踪多种放牧家畜来进一步验证。

放牧是草原不可缺少的生产方式, 适度放牧有利于维持草原生物多样性和生态系统功能。本研究表明, 尽管中等放牧强度能够增加草原植物 α 、 β 和 γ 多样性, 但由于不同放牧家畜选择性和聚集性采食行为存在差异, 其对植物多样性和群落结构的影响不同。因此, 我们在制定草地长期放牧管理体系时既要设置适宜的放牧强度, 也要配置合理的放牧家畜种类, 才能使草地资源得以有效利用。

致谢 本研究得到内蒙古大学人才引进项目(12000-15031907)的资助。感谢内蒙古大学草地生态学研究基地所有老师和工作人员在野外实验中给予的帮助。

参考文献

- Augustine DJ, Derner JD (2013). Assessing herbivore foraging behavior with GPS collars in a semiarid grassland. *Sensors*, 13, 3711-3723.
- Bakker ES, Ritchie ME, Olff H, Milchunas DG, Knops JMH (2006). Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size. *Ecology Letters*, 9, 780-788.
- Borer ET, Seabloom EW, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Lind EM, Adler PB, Alberti J, Anderson TM, Bakker JD, Biederman L, Blumenthal D, Brown CS, Brudvig LA, Buckley YM, *et al.* (2014). Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, 508, 517-520.
- Briske DD, Derner JD, Brown JR, Fuhlendorf SD, Teague WR, Havstad KM, Gillen RL, Ash AJ, Willms WD (2008). Rotational grazing on rangelands: reconciliation of perception and experimental evidence. *Rangeland Ecology & Management*, 61, 3-17.
- Clauss M, Steuer P, Müller DWH, Codron D, Hummel J (2013). Herbivory and body size: allometries of diet quality and gastrointestinal physiology, and implications for herbivore ecology and dinosaur gigantism. *PLOS ONE*, 8, e68714. DOI: 10.1371/journal.pone.0068714.
- Connell JH (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310.
- Coughenour MB (1991). Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management*, 44, 530-542.
- Cuchillo-Hilario M, Wrage-Mönnig N, Isselstein J (2017). Behavioral patterns of (co-)grazing cattle and sheep on swards differing in plant diversity. *Applied Animal Behaviour Science*, 191, 17-23.
- Cuchillo-Hilario M, Wrage-Mönnig N, Isselstein J (2018). Forage selectivity by cattle and sheep co-grazing swards

- differing in plant species diversity. *Grass and Forage Science*, 73, 320-329.
- Fang J (2013). *The Interactions Between Foraging of Large Herbivore with Different Body Size and Songnen Grassland Vegetation Characteristics*. PhD dissertation, Northeast Normal University, Changchun. 1-90. [房健 (2013). 不同体尺大型草食动物采食对松嫩草地植被特征响应及作用研究. 博士学位论文, 东北师范大学, 长春. 1-90.]
- Fang JY, Geng XQ, Zhao X, Shen HH, Hu HF (2018). How many areas of grasslands are there in China? *Chinese Science Bulletin*, 63, 1731-1739. [方精云, 耿晓庆, 赵霞, 沈海花, 胡会峰 (2018). 我国草地面积有多大? 科学通报, 63, 1731-1739.]
- Fisher JT, Anholt B, Volpe JP (2011). Body mass explains characteristic scales of habitat selection in terrestrial mammals. *Ecology and Evolution*, 1, 517-528.
- Gao JJ, Carmel Y (2020). A global meta-analysis of grazing effects on plant richness. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 302, 107072. DOI: 10.1016/j.agee.2020.107072.
- González LA, Bishop-Hurley GJ, Handcock RN, Crossman C (2015). Behavioral classification of data from collars containing motion sensors in grazing cattle. *Computers and Electronics in Agriculture*, 110, 91-102.
- Grant SA, Suckling DE, Smith HK, Torvell L, Forbes TDA, Hodgson J (1985). Comparative studies of diet selection by sheep and cattle: the hill grasslands. *Journal of Ecology*, 73, 987-1004.
- Griffith DA (1987). *Spatial Autocorrelation*. Association of American Geographers, Washington D.C.
- Hanley TA (1982). The nutritional basis for food selection by ungulates. *Journal of Range Management*, 35, 146-151.
- Herrero-Jáuregui C, Oesterheld M (2018). Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: a meta-analysis. *Oikos*, 127, 757-766.
- Hou LL (2020). *Effects of Grazing on Livestock Foraging Behaviors*. Master degree dissertation, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing. 1-52. [侯路路 (2020). 放牧对家畜牧食行为的影响. 硕士学位论文, 中国农业科学院, 北京. 1-52.]
- Illius AW, Gordon IJ (1987). The allometry of food intake in grazing ruminants. *Journal of Animal Ecology*, 56, 989-999.
- Kilgour RJ, Uetake K, Ishiwata T, Melville GJ (2012). The behaviour of beef cattle at pasture. *Applied Animal Behaviour Science*, 138, 12-17.
- Koerner SE, Smith MD, Burkepile DE, Hanan NP, Avolio ML, Collins SL, Knapp AK, Lemoine NP, Forrester EJ, Eby S, Thompson DI, Aguado-Santacruz GA, Anderson JP, Anderson TM, Angassa A, et al. (2018). Change in dominance determines herbivore effects on plant biodiversity. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1925-1932.
- Kraft NJB, Comita LS, Chase JM, Sanders NJ, Swenson NG, Crist TO, Stegen JC, Vellend M, Boyle B, Anderson MJ, Cornell HV, Davies KF, Freestone AL, Inouye BD, Harrison SP, Myers JA (2011). Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. *Science*, 333, 1755-1758.
- Laca EA, Sokolow S, Galli JR, Cangiano CA (2010). Allometry and spatial scales of foraging in mammalian herbivores. *Ecology Letters*, 13, 311-320.
- Li B (1997). The rangeland degradation in North China and its preventive strategy. *Scientia Agricultura Sinica*, 30(6), 1-9. [李博 (1997). 中国北方草地退化及其防治对策. 中国农业科学, 30(6), 1-9.]
- Li J (2014). *A Primary Study on Foraging Spatial Heterogeneity of Large Herbivore*. Master degree dissertation, Northeast Normal University, Changchun. 1-60. [李静 (2014). 大型草食动物采食空间异质性的初步研究. 硕士学位论文, 东北师范大学, 长春. 1-60.]
- Li WH, Bakker JD, Li YL, Zheng SX, Li FY (2021). Applying a high-precision tracking system to distinguish the spatio-temporal patterns of animal movement in grassland ecology. *Biological Conservation*, 255, 109016. DOI: 10.1016/j.biocon.2021.109016.
- Li WH, Hooper DU, Wu LJ, Bakker JD, Gianuca AT, Wu XB, Taube F, Wang CN, Bai YF (2021). Grazing regime alters plant community structure via patch-scale diversity in semiarid grasslands. *Ecosphere*, 12, e03547. DOI: 10.1002/ecs2.3547.
- Li WH, Zhan SX, Lan ZC, Wu XB, Bai YF (2015). Scale-dependent patterns and mechanisms of grazing-induced biodiversity loss: evidence from a field manipulation experiment in semiarid steppe. *Landscape Ecology*, 30, 1751-1765.
- Li YL, Shi CJ, Cheng JW, Guo XD, Zhang TR, Li YH (2018). The daily intake and forage species selection of three types of grazing livestock on a typical steppe in Inner Mongolia. *Acta Agrestia Sinica*, 26, 1091-1096. [李艳龙, 石椿珺, 程建伟, 郭旭东, 张桐瑞, 李永宏 (2018). 内蒙古典型草原三种家畜采食量和食性选择的研究. 草地学报, 26, 1091-1096.]
- Liu J, Feng C, Wang DL, Wang L, Wilsey BJ, Zhong ZW (2015). Impacts of grazing by different large herbivores in grassland depend on plant species diversity. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1053-1062.
- Olf H, Ritchie ME (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 261-265.
- Putfarken D, Dengler J, Lehmann S, Härdtle W (2008). Site use of grazing cattle and sheep in a large-scale pasture landscape: a GPS/GIS assessment. *Applied Animal Behaviour Science*, 111, 54-67.
- Ren HY, Han GD, Ohm M, Schönbach P, Gierus M, Taube F

DOI: 10.17521/cjpe.2022.0017

- (2015). Do sheep grazing patterns affect ecosystem functioning in steppe grassland ecosystems in Inner Mongolia? *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 213, 1-10.
- Rook AJ, Dumont B, Isselstein J, Osoro K, Wallisdevries MF, Parente G, Mills J (2004). Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures—A review. *Biological Conservation*, 119, 137-150.
- Suriguga (2020). *Effects of Different Livestock Grazing on Plant Community Structure in the Typical Steppe of Inner Mongolia*. Master degree dissertation, Inner Mongolia University, Hohhot. 1-47. [苏日古嘎 (2020). 不同放牧家畜对内蒙古典型草原植物群落结构的影响. 硕士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特. 1-47.]
- Tilman D, Isbell F, Cowles JM (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45, 471-493.
- Tonn B, Densing EM, Gabler J, Isselstein J (2019). Grazing-induced patchiness, not grazing intensity, drives plant diversity in European low-input pastures. *Journal of Applied Ecology*, 56, 1624-1636.
- Vallentine JF (1990). *Grazing Management*. Academic Press, Pittsburgh, USA.
- Wan HW, Bai YF, Hooper DU, Schönbach P, Gierus M, Schiborra A, Taube F (2015). Selective grazing and seasonal precipitation play key roles in shaping plant community structure of semi-arid grasslands. *Landscape Ecology*, 30, 1767-1782.
- Wang DL, Wang L (2011). Interactions between herbivores and plant diversity. *Acta Agrestia Sinica*, 19, 699-704. [王德利, 王岭 (2011). 草食动物与草地植物多样性的互作关系研究进展. 草地学报, 19, 699-704.]
- Wang SP (2000). The dietary composition of fine wool sheep and plant diversity in Inner Mongolia steppe. *Acta Ecologica Sinica*, 20, 951-957. [汪诗平 (2000). 不同放牧季节绵羊的食性及食物多样性与草地植物多样性间的关系. 生态学报, 20, 951-957.]
- Whittaker RH (1960). Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30, 279-338.
- Yang J, Chu PF, Chen DM, Wang MJ, Bai YF (2014). Mechanisms underlying the impacts of grazing on plant α , β and γ diversity in a typical steppe of the Inner Mongolia grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 188-200. [杨婧, 褚鹏飞, 陈迪马, 王明玖, 白永飞 (2014). 放牧对内蒙古典型草原 α 、 β 和 γ 多样性的影响机制. 植物生态学报, 38, 188-200.]
- Zhang RY, Tian DS, Chen HYH, Seabloom EW, Han GD, Wang SP, Yu GR, Li ZL, Niu SL (2022). Biodiversity alleviates the decrease of grassland multifunctionality under grazing disturbance: a global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 31, 155-167.
- Zhang JH, Wang Z, Huang YM, Chen HY, Li ZY, Liang CZ (2021). Effects of grassland utilization on the functional traits of dominant plants in a temperate typical steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 818-833. [张景慧, 王铮, 黄永梅, 陈慧颖, 李智勇, 梁存柱 (2021). 草地利用方式对温性典型草原优势种植物功能性状的影响. 植物生态学报, 45, 818-833.]
- Zhong ZW, Li XF, Wang DL (2021). Research progresses of plant-herbivore interactions. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1036-1048. [钟志伟, 李晓菲, 王德利 (2021). 植物-植食性动物相互关系研究进展. 植物生态学报, 45, 1036-1048.]

特邀编委: 汪诗平 编辑: 乔鲜果