

# 草地植物多样性对人类干扰的多尺度响应

郑伟<sup>1,2</sup>, 朱进忠<sup>1,2</sup>, 潘存德<sup>3</sup>

(1. 新疆农业大学草业与环境科学学院, 新疆 乌鲁木齐 830052;

2. 新疆维吾尔自治区草地资源与生态重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830052;

3. 新疆农业大学林学院, 新疆 乌鲁木齐 830052)

**摘要:**人类干扰是草地生态系统植物多样性变化的主要导因之一。植物多样性的形成依赖于一定空间和时间尺度上的生态系统结构与过程,只有在特定的时空尺度上才能充分表达其主导作用与效应。植物多样性的尺度特征和人类干扰的大尺度效应决定了草地植物多样性保护的复杂性和艰巨性。论述了不同尺度的草地植物多样性对放牧、旅游、刈割、施肥及开垦等各种人类干扰响应的方式、过程与生态后果,明确了尺度问题在研究中的重要作用,探讨了草地植物多样性在人类干扰下的变化导因与响应机制,以期对草地植物多样性的保护、合理利用及草地生态系统的可持续发展提供科学依据。

**关键词:**植物多样性;人类干扰;多尺度;响应;草地生态系统

**中图分类号:** Q948.12<sup>+</sup>3

**文献标识码:** A

**文章编号:** 1001-0629(2009)08-0072-09

<sup>\*1</sup> 生物多样性(biodiversity)是人类赖以生存的物质基础,是社会经济的根本保障,对于全球生态平衡维持和人类的可持续发展具有重大意义<sup>[1]</sup>。人类不断地将自然生态系统转化成可供人类利用的农业和工业生产系统,并最终导致土地退化和对生物多样性构成极大威胁<sup>[2]</sup>。以草地生态系统为例,放牧、刈割、开垦、滥采滥挖、旅游开发、气候变化、火烧、生物入侵、生境破碎化等都会对生物多样性产生有利或不利的影 响<sup>[3-11]</sup>,其中人类干扰(anthropogenic disturbance)及其造成的生境改变是主要影响因素<sup>[12]</sup>。长期人类干扰改变了草地生态系统的环境和生物资源的质量及其所占空间大小、形态和分布<sup>[13]</sup>,最终改变了草地生物多样性,并使草地面积不断缩小。因此,人类干扰对保持草地生态系统稳定性及其可持续发展有重要影响。

植物多样性(plant diversity)是生物多样性的重要研究内容,植物多样性的保护和利用也一直是生态学家研究的核心问题<sup>[14]</sup>。植物多样性是生物多样性的基础,是受环境中各种干扰影响的最直观表征,也是抵抗各种干扰首当其冲者<sup>[15]</sup>。但一直以来,有关植物多样性对人类干扰响应的研究主要集中在植物物种多样性(plant species diversity)上,对其他植物多样性类型的响

应过程与结果关注较少,特别是在研究中忽视研究对象——植物多样性的尺度问题,使得植物多样性在生态系统功能与过程中的作用一直存在巨大的争论<sup>[16]</sup>。所以,诠释各种人类干扰对不同尺度的草地植物多样性的影响,探讨多尺度的草地植物多样性对人类干扰的响应机制,对退化草地的生态恢复及生物多样性保育具有重要的理论与实践意义。

## 1 干扰与尺度

**1.1 干扰与人类干扰** 干扰(disturbance)是自然界中无时无处不在的一种现象,是在不同时空尺度上偶然发生的不可预见的事件,直接影响着生态系统的结构和功能演替<sup>[17]</sup>。干扰也是阻断生态系统中生态过程的非连续性事件<sup>[18]</sup>。它改变或破坏生态系统、群落或种群的组成和结构,改变生态系统的资源基础和环境状况<sup>[19-21]</sup>。干扰的特征通常可用干扰的分布范围、干扰的频率与周期、干扰的规模和强度、干扰的影响度及恢复力

。收稿日期:2008-10-01

基金项目:国家自然科学基金资助项目(30560124);新疆维吾尔自治区高校科研计划青年教师科研启动基金(XJEDU2007S15)

作者简介:郑伟(1978-),男,湖北武汉人,在读博士生,研究方向为草地生态及植物生态。

E-mail:zw065@126.com

通信作者:朱进忠

等特征因子来描述<sup>[22-23]</sup>。

人类干扰是在人类有目的行为指导下,对自然进行的改造或生态建设,如烧荒种地、森林砍伐、放牧、农田施肥、修建大坝、道路、土地利用结构改变等<sup>[24-26]</sup>。从人类角度出发,人类活动是一种生产活动,一般不称为干扰,但对自然生态系统来说,人类的所作所为均是一种干扰<sup>[17]</sup>。人类干扰不同于其他任何自然干扰,它具有非常突出的特点,即具有干扰方式的相似性与作用时间的同步性,干扰历时的长期性与作用程度的深刻性,干扰范围的广泛性与作用方式的多样性,干扰活动的小尺度与作用后果的大尺度<sup>[26]</sup>。人类干扰的特点决定了其对各种生态学过程与生态格局往往具有极大的破坏性,产生的生态后果也最为严重<sup>[27]</sup>。

**1.2 尺度的概念及特征** 尺度(scale)一般指观察或研究对象(物体或过程)在空间上或时间上的量度,即空间尺度和时间尺度<sup>[28]</sup>。尺度还可以指研究对象或过程的时间或空间维,或用于信息收集和处理的时空单位,以及由时间或空间范围决定的一种格局变化等<sup>[29]</sup>。由于生态系统格局和过程在不同尺度上会表现出不同的特征,尺度对于认识生态系统的格局(pattern)和过程(process)非常重要<sup>[30]</sup>。观察的尺度和模式都是基于对研究对象的先验性描述预先设定的,然而在进行尺度上推(scaling-up or upscaling)和下推(scaling-down or downscaling)时,组织的主导格局和过程以及等级(hierarchy)都会发生变化。因此,具有等级特征的组织,需要通过跨尺度的观察数据来分析,不一定能和预先设定的水平吻合。预先设定的观察或者模式的尺度,极为可能忽略所研究系统的一些重要方面,并且对具有等级特征组织的结果描述是不适当的<sup>[31]</sup>。如果通过跨尺度的观察和模拟,对某个水平上的组织进行其水平以上及以下的观察,则能够更好地理解和描述等级性组织的过程和格局。然而,这种数据收集工作一般费用极为昂贵并需耗费大量的时间,所以对人类干扰与植物多样性的尺度特征进行深入研究和分析是揭示植物多样性对人类干扰响应机制的关键。

**1.3 人类干扰与尺度的关系** 干扰具有明显的尺度性。在自然条件下,生态系统内的中小尺度干扰可以被大尺度下的系统所消化。如生态系统内部病虫害或火烧的发生,可能会影响到物种结构的变异,导致某些物种的消失或泛滥,对于种群来说,是一种严重的干扰行为,但由于对整个群落的生态特征没有产生影响,从生态系统的尺度,病虫害或火烧则不是干扰而是一种正常的生态行为。同理,对于生态系统成为干扰的事件,在景观尺度上可能是一种正常的波动<sup>[17,26]</sup>。但是,这种自然干扰所产生的尺度性发生是有前提的,即:中小尺度干扰的发生在空间位置上必须是离散的;在时间上必须是错开的,不能同步发生。人类干扰则极少符合上述前提条件,往往是以同样的干扰方式、同等的干扰规模同时发生。人类干扰的这种尺度特性使得其中小尺度干扰能在大尺度下被放大或集中体现,而不是被大尺度下的系统所消化。由于人类干扰所特有的属性及尺度特征,使得人类干扰(包括每个人的活动)已不再具有中小尺度干扰的特性,而具有大尺度效应(large scale effect)<sup>[22,26]</sup>。

## 2 植物多样性的尺度

**2.1 概念** 一般认为生物多样性包括:特定生态系统中基因型、物种、功能群、生物群落和景观单元的数量及其组成。然而在当前的研究中生物多样性常常等同于物种多样性,其他生物多样性组成部分往往被忽略<sup>[32]</sup>。这种问题在植物多样性研究中也同样大量存在<sup>[3,33-34]</sup>,并且等级组织的尺度推绎(scaling)在理论与实践遇到了种种问题与障碍<sup>[34-36]</sup>。对植物多样性尺度的忽视造成的结果是植物多样性在生态系统功能与过程中的作用一直存在巨大的争论<sup>[16]</sup>。

植物多样性是在不同空间和时间尺度上的生态与地理系统过程,包括遗传水平上的基因漂流,物种水平上的植物个体竞争,功能群水平上的种间竞争,群落水平上的生境变化及群落更替,以及更大的空间和时间尺度上的植被景观单元的异质化及动态<sup>[37-44]</sup>(见表1)。植物多样性发生在所有生态尺度上,例如放牧干扰可使目标植物形态发生趋向于“小的、蔓生的、具基茎的”转变<sup>[45]</sup>,也能

表 1 植物多样性的尺度

植物多样性的组成	植物多样性的表征指标	植物多样性的尺度特征	
		空间尺度	时间尺度
遗传多样性 (基因多样性)	Nei 基因多样性指数、遗传分化系数、基因流、遗传距离、多态位点比率等	单个基因片断至生态型(或基因型)	遗传分化的时间间隔(1 个生长季)
物种多样性	种群数量特征、生活史对策、繁殖对策、生态位、形态可塑性	单个物种个体、种群至整个物种	物种替代的时间间隔(1 个生长季以上)
功能群多样性	功能群的数量特征(丰富度、包含物种数、生产力)、生理生态特性(利用光、水的生理生态能力和特点)	具有确定的植物功能特征的一系列植物种的组合	功能群替代的时间间隔(2 年以上,10 年以内)
群落多样性 (生态系统多样性)	$\alpha$ 多样性、 $\beta$ 多样性、生态系统内部生境的异质性	植物群落及其生境的组合	群落演替的时间间隔(10 年以上)
景观多样性	生态系统异质性、景观多样性、景观格局、景观动态	相似生态系统的组合、区域乃至全球	景观格局变化的时间间隔(几十年以上)

限制其种群基因交流,影响遗传分化<sup>[37]</sup>,还能改变草地景观的格局与动态<sup>[44]</sup>。总的来说,大尺度的、长期的现象约束着小尺度、短时间的现象<sup>[46]</sup>。然而,大尺度的过程可能由小尺度的联合作用驱动<sup>[47]</sup>。例如,草地植被景观格局的形成,是由人类干扰与自然干扰驱动下,小尺度下个体及生境变化的累积行为决定的。

## 2.2 植物多样性的尺度特征

### 2.2.1 同一尺度上植物多样性的矛盾

首先,过分强调植物多样性变化和某一生态过程或功能的相互关系与兼顾其他生态过程或功能的相互关系之间会产生矛盾。植物多样性与生态系统的许多生态过程和生态功能密切相关,决定着生态系统的结构,影响着生态系统服务功能的实现<sup>[48-49]</sup>。在同一尺度上,植物多样性发展与变更和多种生态过程与功能相联系,同一生态过程或功能也会影响多种尺度上的植物多样性,过分强调一个尺度上的植物多样性变化与某一生态过程或功能的相互关系会削弱和损害植物多样性与其他生态过程或功能的相互关系,并可能导致生态环境出现一系列问题与挑战。植物多样性为人类生存与发展提供了食物、产品以及一系列生态调节与支持功能,但是人类干扰使得植物多样性快速丧失,已经危及到各类生态系统服务功能的提供。例如,

人类通过开发利用药用植物资源、野生食用植物资源、工业用植物资源等方式,取得了植物多样性的经济功能,但也因此改变了植物多样性的组成与结构,导致植物多样性在维持生态系统稳定、为生态系统提供多样化的生境与食物以及景观美学等其他生态过程与功能的能力降低。

另外,同时维持植物多样性与多种生态过程与功能相互关系的措施之间也会产生矛盾。多样性的植物为生态系统其他生物组分提供了更加丰富的物质、能量及栖息环境,也对调节气候、涵养水源、防风固沙、休闲旅游、释放氧气及经济产品等生态系统服务功能的实现提供了支持。然而,要维持和实现这些生态过程与功能,其措施是各不相同的,甚至是相互矛盾的<sup>[30]</sup>。围栏封育使草地植物多样性增加,草地植被恢复了调节气候、涵养水源、防风固沙等生态功能;而另一方面,为了获得更多的直接经济效益,则需要放牧更多的牲畜,以便获得更多的产品,导致草地退化,植物多样性下降。围栏封育与过度放牧是 2 种截然不同的方式,其产生的结果也是背道而驰的。

### 2.2.2 不同尺度上植物多样性的矛盾

各种尺度上的植物多样性组分只有在特定的时空尺度上才能充分表达其主导作用与效应,而且最容易观测。在不同的尺度,植物多样性与生态过程和功能的

相互关系侧重点是不同的。在遗传水平上,各种群内的基因型构成了植物多样性的主体;在物种水平上,群落内的各植物种构成了植物多样性的主体;在功能群水平上,功能群内包含的物种数量及功能群丰富度构成了植物多样性的主体;在群落(生态系统)水平上,群落间的物种替代及断层(gap)演替构成了植物多样性的主体;在景观水平上,植被景观单元及其格局、动态构成了植物多样性的主体。人们对某一尺度植物多样性的过度强调,可能会导致其他尺度植物多样性丧失或保护不力,如对濒危植物物种过度重视,导致忽视对整个生态系统尺度上植物多样性的保护,个别物种得到保护是牺牲了整个生态系统其他植物种的生存发展,造成生态系统多样性的下降,进而造成新的物种出现濒危甚至灭绝。在中小空间范围,个别物种和物种丰富度的作用是非常重要的,而在区域尺度生态系统过程的预测上,这类生物因素的作用甚微,而环境异质性的影响更重要<sup>[50]</sup>。

### 3 草地植物多样性对人类干扰的多尺度响应

**3.1 对放牧干扰的响应** 有人类历史以来,放牧就成为一种重要的人类干扰,是草地生态系统植物多样性变化的重要原因之一<sup>[27,51]</sup>。放牧过程通过牲畜的啃食、践踏作用干扰草地环境,使草地群落的结构发生改变<sup>[27,39,52-54]</sup>。大部分研究针对的是群落内部物种多样性对放牧干扰方式、时间(季节)及强度的响应<sup>[55-56]</sup>,将植物物种多样性等同于植物多样性,仅有部分研究注意到尺度之间植物多样性对放牧干扰的响应的差异<sup>[40,44,57]</sup>。

从表 2 可以看出,不合理的放牧方式和时间,再加上放牧强度高,使得草地植物遗传多样性、物种多样性、功能群多样性和群落(生态系统)多样性这类中小尺度植物多样性降低,而使景观多样性这种大尺度多样性增加<sup>[4,37-40,44,52-53,55-63]</sup>;放牧时间、放牧方式较合理及放牧强度适中时,物种多样性、功能群多样性和群落(生态系统)多样性往往达到最高,符合中度干扰假说(intermediate disturbance hypothesis)<sup>[64]</sup>;放牧时间、放牧方式合理及放牧强度较轻时,遗传多样性达到最高,而

景观多样性最低。

从不同尺度的植物多样性来说,其对放牧干扰的响应过程及生态后果是不同的。就遗传多样性来说,繁育系统的变化是影响种下水平遗传多样性的最重要因素<sup>[65-66]</sup>,过度放牧往往使物种繁育系统发育受阻(生殖枝数量减少、结实几率减少或植株还未开花就被啃食),最严重时只能以营养繁殖来延续种群。随着有性生殖的减少,个体间、种群间基因交流减少,因此种群的遗传多样性降低。而不放牧、轻度放牧或开花结实后适当放牧,基本不妨碍高水平的基因流,居群的分化减少,种群的遗传多样性较高。

对物种多样性来说,放牧采食或践踏降低了优势种的优势度,为竞争力较弱物种(非优势种)的生存拓宽了空间,使物种在种类和数量配置上发生变化,导致物种多样性发生变化。还有,家畜的活动可以帮助某些种子或繁殖体的传播,扩大了一些植物种类的分布面积。

对功能群多样性来说,家畜的活动改变了植物赖以生存的环境(如沙化、盐碱化等),其结果使功能群组间发生强烈的生态替代作用,但不同的群落生态替代模式不同<sup>[67-68]</sup>。另外,功能群对干扰造成生境异质性在生态适应性上表现出多样化,不仅在各功能群之间产生生态补偿作用,而且在功能群内部也存在组分种间的补偿作用<sup>[58,69]</sup>。

就群落(生态系统)多样性来说,一定程度的放牧干扰能产生断层,增加环境的异质性,使在受干扰之前未能侵入的物种侵入,并定居生长;放牧干扰使优势种的竞争能力被抑制,这就为其他种提供了生存空间,一些外来物种或一年生植物未完全发育便又受到干扰,优势种始终不能形成,所以群落会保持较高的多样性<sup>[70]</sup>。另外,中度干扰断层维持在演替中期阶段,那么群落将允许更多物种入侵和定居,群落也能保持较高的多样性。

对景观多样性来说,长期(时间尺度跨越大)的以过度放牧干扰为主的人类干扰使得草地景观多样性和均匀度都有所增加,草地内部优势景观不明显,各类型草地景观破碎化程度增加,草地景观斑块形状简化<sup>[5,44,71]</sup>。

表2 草地植物多样性对放牧干扰的多尺度响应

放牧干扰时间、 方式及强度	小尺度植物多样性		中尺度植物多样性		大尺度植物 多样性
	遗传 多样性	物种 多样性	功能群 多样性	群落(生态系统) 多样性	景观多样性
放牧时间、放牧方式 不合理,放牧强度高	降低 <sup>[37-38]</sup>	降低 <sup>[52-53,55-58,62-63]</sup>	降低 <sup>[58-60]</sup>	降低 <sup>[4,39,57,61-63]</sup>	增加 <sup>[5,40,44,64-65]</sup>
放牧时间、放牧方式 较合理,放牧强度适中	中等 <sup>[37-38]</sup>	最高 <sup>[52-53,55-58,62-63]</sup>	最高 <sup>[58,60]</sup> ,中等 <sup>[59]</sup>	最高 <sup>[4,39,57,61-63]</sup>	中等 <sup>[5,40,44,64-65]</sup>
放牧时间、放牧方式 合理,放牧强度较轻	最高 <sup>[37-38]</sup>	中等 <sup>[52-53,55-58,62-63]</sup>	中等 <sup>[58]</sup> ,最高 <sup>[59]</sup>	中等 <sup>[4,39,57,61-63]</sup>	降低 <sup>[5,40,44,64-65]</sup>

注:数字序号表示文献资料来源。

**3.2 对旅游干扰的响应** 近年来基于自然资源的旅游(nature-based tourism)快速发展,已成为世界范围内最主要的旅游形式,并有效促进了地区经济发展与人们生活质量的提高<sup>[72-74]</sup>。草地景观和文化旅游已成为草地生态系统重要的人类干扰方式之一,且揭示旅游干扰对生态系统与生物多样性的影响成为对旅游区生态系统有效保护的必要前提<sup>[75]</sup>。国内外学者就旅游干扰下植物多样性的响应开展了大量研究<sup>[76-79]</sup>。然而,大部分研究针对群落内部物种组成和多样性对旅游干扰响应这种中小尺度上<sup>[11,80-82]</sup>,对功能群多样性、群落(生态系统)多样性及景观多样性等较大尺度的研究较少<sup>[83-85]</sup>,也缺乏对遗传多样性研究。

旅游干扰通过选择性的采摘、挖掘、游客及作为旅游工具的马匹等牲畜的践踏作用干扰草地环境,使植被的群落结构及多样性受到不同程度的影响;另外,大量旅游设施建设、交通工具的碾轧等活动也破坏了植被的景观、群落结构及多样性<sup>[74,79]</sup>。就中小尺度植物多样性而言,旅游干扰使抗干扰能力较弱的敏感物种数量减少,乃至逐渐被抗干扰能力强的物种取代,而且植物种类组成趋于简单化;适度的旅游干扰会使群落的植物种类多样性增大,因为适度干扰既不对植物造成极大损伤,也抑制群落中优势种的生长<sup>[74,86]</sup>。而对大尺度植物多样性来说,不同植被类型的景观单元受旅游干扰强度与范围不同,往往离著名景点较近的植被景观受影响较大,而远离景点的植被景观受影响较小<sup>[84-85]</sup>;离著名景点较近的植被景观单元景观破碎度及景观多样性均增加<sup>[84]</sup>。

**3.3 对其他人类干扰的响应** 除放牧和旅游干扰外,草地生态系统还经常受到刈割、开垦及施肥等多种人类干扰的影响。刈割使草地植物个体生长形态、地上和地下生物量分布、营养物质含量发生改变;刈割还可改变物种在群落中的地位,使优势种比例减少,耐刈割种类比例增加,群落结构及多样性发生变化<sup>[87]</sup>。刈割时间、强度及频率的不同,使得各个物种的繁殖能力和繁殖机会发生改变,牧草往往在高强度(留茬低)、高频率及过早(植株还未结实)的刈割干扰下失去有性繁殖机会,以有性繁殖为主的物种逐渐消失,而以营养繁殖为主的物种逐渐占据优势地位<sup>[88-89]</sup>。长期既不刈割,也不放牧的草地会因凋落物的积累而形成一层厚厚的死地被物,死地被物阻碍了种子与土壤接触,使之不能萌发,从而使一些植物种类不能得以更新,导致物种数量下降;适当刈割会增加草地植物种类和数量,增加群落多样性<sup>[27]</sup>。

草地施肥通过补充土壤营养物质,不仅能显著增加草地初级生产力,而且能改善草地植物的营养品质,加快退化草地恢复<sup>[90-91]</sup>。施肥的作用主要是增加了土壤的有效资源,改变了植物地上、地下的竞争强度,进而引起植物群落多样性格局的变化。然而,草地持续施肥往往引起群落植物种丰富度减少,从而降低植物多样性,且不同功能群及多样性对施肥量的响应也有差异<sup>[92-94]</sup>。

草地开垦虽然在一定程度上缓解了我国人多地少的矛盾,但依然弥补不了由于弃耕、占用、退化和水土流失等造成农耕地损失的数量<sup>[95]</sup>。不适宜的草地开垦使草地退化、沙漠化,沙尘暴迭

起,还加剧了土地盐碱化、水土流失。草地开垦的对象往往是水热条件较好的、植物多样性较高的割草地和春秋草地,过度的毁草开垦致使被垦草地自然植被消失,整个草地植被结构和功能发生本质改变,草地植物多样性急剧下降<sup>[96-97]</sup>。

#### 4 结语

干扰是草地生态系统生物多样性改变的主要原因<sup>[27]</sup>。由于人类干扰已不再具有自然干扰下中小尺度干扰的特性,而具有大尺度效应,再加上植物多样性本身的尺度性,使得在研究草地植物多样性对人类干扰响应时,明确植物多样性在干扰生态系统中的作用及生态过程十分困难<sup>[98]</sup>。现有的研究往往将植物物种多样性等同于各个尺度上的植物多样性,以植物物种多样性的生态过程和功能作用来片面反映整个植物多样性的生态过程和功能作用。对草地植物多样性的科学管理与利用,进行正确的保护,是建立在对草地植物多样性变化机制全面了解的基础之上。这就要求对草地植物多样性的尺度特征进行深入研究,要求对不同尺度上草地植物多样性对人类干扰的响应机制进行深入分析。加强不同尺度上草地植物多样性变化机制的研究,将草地植物多样性的尺度特征、人类干扰的区域特性及不同尺度植物多样性对人类干扰的响应机制应用于草地植物多样性保护与可持续利用中,可为草地植物多样性的保护和利用积累丰富的经验,为草地生态系统的可持续发展提供科学支撑。

#### 参考文献

- [1] 马克平,黄建辉,于顺利,等.北京东灵山地区植物群落多样性的研究——丰富度、均匀度和物种多样性指数[J].生态学报,1995,15(3):268-277.
- [2] 刘昊,赵宁,曹喆,等.干扰对草地植被与土壤的影响之研究进展[J].中国农学通报,2008,24(5):8-16.
- [3] 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.
- [4] 李建平,赵江洪,张柏.松嫩平原草地时空动态与景观空间格局变化研究[J].中国草地学报,2006,28(6):7-12.
- [5] 郭涿,夏北成,余世孝,等.人为干扰对泰山景观格局时空变化的影响[J].中国生态农业学报,2006,14(4):235-239.
- [6] 李政海,鲍雅静,寇香玉.不同人为干扰对草原植物与群落净初级生产力的影响[J].内蒙古大学学报(自然科学版),1999,30:745-750.
- [7] Middleton B. Hydrochory, seed banks, and regeneration dynamics along the landscape boundaries of a forested wetland[J]. Plant Ecology,2000,146:169-184.
- [8] Schenk H J. Clonal splitting in desert shrubs[J]. Plant Ecology,1999,141:41-52.
- [9] 李锋瑞.刈割频率与品种对混播草地白三叶叶片出生率及扩展期的影响[J].草业学报,2000,9(4):74-79.
- [10] 吴甘霖,黄敏毅,段仁燕,等.不同强度旅游干扰对黄山松群落物种多样性的影响格局影响的分形分析[J].生态学报,2006,26(12):3924-3930.
- [11] Foster B L, Smith V H, Dickson T L, et al. Invasibility and compositional stability in a grassland community: Relationship to diversity and extrinsic factors[J]. Oikos,2002,99:300-307.
- [12] Phillips O L. The changing ecology of tropical forests [J]. Biodiversity Conservation,1997(6):291-311.
- [13] Sprugel D G, Bormann F H. Natural disturbance and the steady state in high-altitude balsam fir forests[J]. Science,1981,211:390-393.
- [14] 高俊峰,马克明,冯宗炜.景观组成、结构和梯度格局对植物多样性的影响[J].生态学杂志,2006,25(9):1087-1094.
- [15] White P S. Pattern, process and natural disturbance in vegetation[J]. Bot. Rev.,1979,45:229-299.
- [16] Lawton J H. Biodiversity and ecosystem function: getting the Ecotron experiment in its correct context[J]. Functional Ecology.,1998(12):848-852.
- [17] 陈利顶,傅伯杰.干扰的类型、特征及其生态学意义[J].生态学报,2000,20(4):581-586.
- [18] Forman R T. Land Mosaic[M]. Cambridge: Cambridge University Press,1995.
- [19] 郭勤峰.物种多样性研究的现状及趋势[A].李博主编.现代生态学讲座[C].北京:科学技术出版社,1995:89-107.
- [20] Chapin F S, Walker B H, Hobbs R J, et al. Biotic control over the functioning of ecosystems[J]. Science,1997,277: 500-509.
- [21] 刘艳红,赵惠勋.小尺度干扰与资源总量对植物多样性的影响研究[J].北京林业大学学报,2001,23

- (3):73-76.
- [22] 李迈和, Norbert Kruchi, 杨健. 生态干扰度: 一种评价植被天然性程度的方法[J]. 地理科学进展, 2002, 9(5): 252-257.
- [23] Li Jin, Duggin J A, Loneragan W A, *et al.* Grassland responses to multiple disturbances on the New England Tablelands in NSW, Australia[J]. *Plant Ecology*, 2007, 193: 39-57.
- [24] Barbaro L, Dutoit T, Cozic P. A six-year experimental restoration of biodiversity by shrub-clearing and grazing in calcareous grasslands of the French Prealps [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2001 (10): 19-135.
- [25] Vos C C, Chardon J P. Effect of habitat fragmentation and road density on the distribution pattern of the moor frag *Ranaarvalis* [J]. *Journal of Applied Ecology*, 1998, 35(1): 44-46.
- [26] 王广慧, 乌兰, 于军. 干扰与生态系统的关系[J]. 内蒙古草业, 2007, 19(1): 15-18.
- [27] 王仁忠. 干扰对草地生态系统生物多样性的影响[J]. 东北师大学报(自然科学版), 1996(3): 112-116.
- [28] 邬建国. 景观生态学——概念与理论[J]. 生态学杂志, 2000, 19(1): 42-52.
- [29] Farina A. Principles and Methods in Landscape Ecology[M]. London: Chapman & Hal, 1998: 35-49.
- [30] 张宏锋, 欧阳志云, 郑华. 生态系统服务功能的尺度特征[J]. 生态学杂志, 2007, 26(9): 1432-1437.
- [31] Peterson D L, Parker V T. Ecological Scale: Theory and Applications [M]. New York: Columbia University Press, 1998: 5-16.
- [32] Tilman D. Functional diversity[A]. *Encyclopedia of Biodiversity*, 3th [C]. Princeton: Academic Press, 2001: 109-120.
- [33] 贾亚娟, 韩国栋, 王明君, 等. 内蒙古羊草草原生物多样性探讨[J]. 干旱区资源与环境, 2007, 21(7): 142-145.
- [34] 张步翀, 李凤民. 生物多样性与种群数量动态研究中的几个问题探讨[J]. 中国生态农业学报, 2005, 13(1): 32-34.
- [35] 吕一河, 傅伯杰. 生态学中的尺度及尺度推绎方法[J]. 生态学报, 2001, 21(12): 2096-2105.
- [36] Wu J. Hierarchy and scaling: extrapolating information along a scaling ladder[J]. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 1999, 25(4): 367-380.
- [37] 王静, 杨持, 尹俊, 等. 冷蒿种群在放牧干扰下遗传多样性的变化[J]. 生态学报, 2004, 24(11): 2465-2471.
- [38] 张颖娟, 高瑞霞, 李青丰. 不同干扰生境中荒漠小灌木红砂种群遗传多样性研究[J]. 干旱区资源与环境, 2008, 22(3): 147-151.
- [39] 杨利民, 李建东, 杨允菲. 草地群落放牧干扰梯度  $\beta$  多样性研究[J]. *应用生态学报*, 1999, 10(4): 442-446.
- [40] 辛晓平, 高琼, 李宜垠, 等. 放牧和水淹干扰对松嫩平原碱化草地空间格局影响的分形分析[J]. *植物学报*, 1999, 41(3): 307-313.
- [41] 包国章, 康春莉, 郭平. 放牧对亚热带人工草地牧草构型及小格局的影响[J]. *应用生态学报*, 2004, 15(12): 2267-2271.
- [42] Hart R H. Plant biodiversity on short-grass steppe after 55 years of zero, light, moderate or heavy cattle grazing[J]. *Plant Ecology*, 2001, 155: 111-118.
- [43] Krauss J, Klein A M. Effects of habitat area, isolation and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands Netherlands [J]. *Biodiversity and Conservation*, 2004, 13: 1427-1439.
- [44] 李建平, 赵江洪, 张柏, 等. 吉林省西部草地动态变化研究[J]. *水土保持学报*, 2006, 20(1): 126-130.
- [45] Landsberg J, Lavorel S, Stol J. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands[J]. *Journal of Vegetation Sciences*, 1999(10): 683-696.
- [46] Limburg K E, O'Neill R V, Costanza R, *et al.* Complex systems and valuation[J]. *Ecological Economics*, 2002, 41: 409-420.
- [47] Levin S A. The problem of pattern and scale in ecology[J]. *Ecology*, 1992, 73: 1943-1967.
- [48] 张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能: 最新的进展与动向[J]. *生物多样性*, 2003(11): 351-363.
- [49] Crawley M J, Harral J E. Scale dependence in plant biodiversity[J]. *Science*, 2001, 291: 864-868.
- [50] Loreau M, Naeem S, Inchausti P, *et al.* Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges[J]. *Science*, 2001, 294: 804-808.
- [51] 刘志民, 赵晓英, 刘新民. 干扰与植被的关系[J]. *草业学报*, 2002, 11(4): 1-9.
- [52] 袁建立, 江小蕾, 黄文冰, 等. 放牧季节及放牧强度对高寒草地植物多样性的影响[J]. *草业学报*, 2004, 13(3): 16-21.

- [53] 闫瑞瑞,卫智军,韩国栋,等. 荒漠草原不同放牧制度群落多样性研究[J]. 干旱区资源与环境, 2007, 21(7):111-115.
- [54] 王元素,洪绂曾,蒋文兰,等. 喀斯特地区红三叶混播草地群落对长期适度放牧的响应[J]. 生态环境, 2007, 16(1):117-124.
- [55] 徐广平,张德罡,徐长林,等. 放牧干扰对东祁连山高寒草地植物群落物种多样性的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2005, 40(6):789-796.
- [56] 刘振国,李镇清. 退化草原冷蒿群落 13 年不同放牧强度后的植物多样性[J]. 生态学报, 2006, 26(2): 475-482.
- [57] 王国宏,任继周,张自和. 河西山地绿洲荒漠植物群落多样性研究——Ⅱ放牧扰动下草地多样性的变化特征[J]. 草业学报, 2002, 11(1):31-37.
- [58] 江小蕾,张卫国,杨振宇,等. 不同干扰类型对高寒草甸群落结构和植物多样性的影响[J]. 西北植物学报, 2003, 23(9):1479-1485.
- [59] 赵玉晶,白云鹏,韩大勇,等. 松嫩平原环境破碎化后羊草斑块植物组成多样性的空间变化[J]. 草地学报, 2008, 16(2):158-163.
- [60] Biondini M E, Patton B D, Nyren P E. Grazing intensity and ecosystem processes in a northern mixed-grass prairie, USA[J]. *Apply Ecology*, 1998 (8):469-479.
- [61] Pither R, Kellman M. Tree species diversity in small, tropical riparian forest fragments in Belize, Central America[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2002 (11): 623-1636.
- [62] 乌云娜,李政海. 锡林郭勒草原景观多样性的时间变化[J]. 植物生态学报, 2000, 24(1):58-63.
- [63] 王辉,袁宏波,徐向宏,等. 黄河源区沙化草地区域景观特征[J]. 应用生态学报, 2006, 17(9):1665-1670.
- [64] Hobbs R J, Huenneke L F. Disturbance, diversity and invasion: Implication for conservation [J]. *Conservation Biology*, 1992(6):324-337.
- [65] 葛颂. 遗传多样性及其检查方法[A]. 生物多样性研究的原理与方法[C]. 北京: 中国科学技术出版社, 1994:123-140.
- [66] 胡志昂,王洪新. 分子生态学研究进展[J]. 生态学报, 1998, 18(6):565-574.
- [67] 王国杰,汪诗平,郝彦宾,等. 水分梯度上放牧对内蒙古主要草原群落功能群多样性与生产力关系的影响[J]. 生态学报, 2005, 25(7):1649-1656.
- [68] 焦树英,韩国栋,赵萌莉,等. 荒漠草原地区不同载畜率对功能群特征及其多样性的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2006, 20(1):161-165.
- [69] 王正文,邢福,祝廷成,等. 松嫩平原羊草草地植物功能群组成及多样性特征对水淹干扰的响应[J]. 植物生态学报, 2002, 26(6):708-716.
- [70] 李凯辉,胡玉昆,阿德里·麦地,等. 草地植物群落多样性研究进展[J]. 干旱区研究, 2005, 22(4): 581-585.
- [71] 高梅,周华荣,张江英,等. 塔里木河干流典型区草地资源动态变化及其景观生态意义[J]. 干旱区研究, 2007, 24(3):392-398.
- [72] 石强,钟林生,汪晓菲. 旅游活动对张家界国家森林公园植物的影响[J]. 植物生态学报, 2004, 28(1): 107-113.
- [73] Buultjens J, Ratnayake I, Gnanapala A, *et al.* Tourism and its implications for management in Ruhuna National Park (Yala), Sri Lanka[J]. *Tourism Management*, 2005, 26:733-742.
- [74] 刘巧玲,管东生. 旅游活动对自然景区的非污染生态影响[J]. 生态学杂志, 2005, 24(4): 443-447.
- [75] vander Duim R, Caalders J. Biodiversity and tourism: impacts and interventions[J]. *Annals of Tourism Research*, 2002, 29:743-761.
- [76] 张桂萍,张峰,茹文明. 旅游干扰对历山亚高山草甸优势种群种间相关性的影响[J]. 生态学报, 2005, 25(11):2868-2874.
- [77] 朱珠,包维楷,庞学勇,等. 旅游干扰对九寨沟冷杉林下植物种类组成及多样性的影响[J]. 生物多样性, 2006, 14(4):284-291.
- [78] Carter T S. Wildlife tourism: impacts, management, and planning[J]. *Wildlife Society Bulletin*, 2005, 33(3):1183-1189.
- [79] 高贤明,马克平,陈灵芝,等. 旅游对北京东灵山亚高山草甸物种多样性影响的初步研究[J]. 生物多样性, 2002, 10(2):189-195.
- [80] 包维楷,陈庆恒,刘照光. 退化植物群落结构及其物种组成在人为干扰梯度上的响应[J]. 云南植物研究, 2000, 22(3):307-316.
- [81] Kelly C L, Pickering C M, Buckley R C. Impacts of tourism on threatened plant taxa and communities in Australia [J]. *Ecological Management & Restoration*, 2003(4):37-44.
- [82] Cole D N, Trull S J. Quantifying vegetation response



- to recreational disturbance in the north Cascades[J]. Northwest Science, 1992, 66: 229-236.
- [83] 张桂萍, 张峰, 茹文明. 旅游干扰对历山亚高山草甸植物多样性的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(1): 407-415.
- [84] 徐颂军, 邱彭华, 谢跟踪, 等. 广东省古兜山自然保护区生态旅游开发的多尺度影响[J]. 生态学报, 2007, 27(10): 4045-4056.
- [85] 李炜民. 风景名胜植被景观现状与恢复研究——以北京东灵山、百花山风景名胜区为例[J]. 科学技术与工程, 2006, 24(6): 3881-3887.
- [86] 杨旭, 向昌国, 刘志霄. 旅游活动对自然生态环境的影响[J]. 现代农业科技, 2008(10): 179-181.
- [87] 李文建, 韩国栋. 草地刈割及其对草地生态系统影响的研究[J]. 内蒙古草业, 1999(4): 1-3.
- [88] 霍成君, 韩建国, 洪绂曾, 等. 刈割期和留茬高度对混播草地产草量及品质的影响[J]. 草地学报, 2001, 9(4): 257-264.
- [89] 李荣平, 闫巧玲. 放牧与刈割对科尔沁草甸植被演替的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2006, 20(2): 180-184.
- [90] 张铜会, 赵哈林, 李玉霖, 等. 科尔沁沙地灌溉与施肥对退化草地生产力的影响[J]. 草业学报, 2008, 17(1): 36-42.
- [91] 郑华平, 陈子萱, 王生荣等. 施肥对玛曲高寒沙化草地植物多样性和生产力的影响[J]. 草业学报, 2008, 16(5): 34-39.
- [92] Fridley J D. Resource availability dominates and alters relationship between species diversity and ecosystem productivity in experimental plant communities[J]. Oecologia, 2002, 132: 271-277.
- [93] Rajaniemi T K. Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing competition-based hypotheses[J]. Journal of Ecology, 2002, 90: 316-323.
- [94] 陈亚明, 李自珍, 杜国祯. 施肥对高寒草甸植物多样性和经济类群的影响[J]. 西北植物学报, 2004, 24(3): 424-429.
- [95] 樊江文, 钟华平, 负旭疆. 50年来我国草地开垦状况及其生态影响[J]. 中国草地, 2002, 24(5): 69-72.
- [96] 李建廷, 曹润霞. 甘肃天然草原开垦状况及诱因透析[J]. 甘肃农业, 2006(5): 99.
- [97] 辛有俊, 严振英, 尚永成. 青海省天然草地开垦与草地退化[J]. 四川草原, 2005(4): 38-40.
- [98] 王长庭, 龙瑞军, 丁路明, 等. 草地生态系统中物种多样性、群落稳定性和生态系统功能的关系[J]. 草业科学, 2005, 22(6): 1-7.

### Multi-scale response of plant diversity in grassland ecosystem to anthropogenic disturbances

ZHENG Wei<sup>1,2</sup>, ZHU Jin-zhong<sup>1,2</sup>, PAN Cun-de<sup>3</sup>

(1. College of Pratacultural and Environmental Science, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China;

2. Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology, Urumqi 830052, China;

3. College of Forestry, Xinjiang Agricultural University, Urumqi 830052, China)

**Abstract:** Anthropogenic disturbances are one of the important factors which cause the variations of plant diversity in grassland ecosystems. Plant diversity depends on the ecosystem structures and processes taking place over a range of spatial-temporal scale. The significant dominant effect of plant diversity can only be expressed in particular spatial-temporal scale. The scale features of plant diversity and the large-scale effect of anthropogenic disturbances determine the complexity and arduousness of plant diversity conservation in grassland ecosystem. This paper discussed the response patterns, processes and ecological consequences of plant diversity to various anthropogenic disturbances at different spatial-temporal scales, confirmed the important role of scale issues in the research of plant diversity, and probed into the causes of plant diversity changes and its related response mechanism under anthropogenic disturbances in grassland ecosystem, as well as their implications in the conservation and rational utilization of plant diversity, and grassland ecosystem sustainable development.

**Key words:** plant diversity; anthropogenic disturbance; multi-scale; response; grassland ecosystem