科学通报 2025 年 第 70 卷 第 11 期: 1551 ~ 1565
草原生产力形成与调控机制专辑 论 文
《中国科学》杂志社 SCIENCE CHINA PRESS

中国北方草地植被空间异质性对放牧强度的不同响应规律

康萨如拉[1], 闫瑞瑞[2], 字洪标[3], 赵玉金[4], 张霞[1], 辛晓平[2], 赵萌莉[1], 韩国栋[1*]

1. 内蒙古农业大学草业学院, 植物学国家级实验教学示范中心, 草地资源教育部重点实验室, 呼和浩特 010020
2. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081
3. 兰州大学草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020
4. 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093
* 联系人, E-mail: hanguodong@imau.edu.cn

2024-03-13 收稿, 2024-07-13 修回, 2024-09-03 接受, 2024-10-15 网络版发表
国家自然科学基金重大项目(32192463)、内蒙古自治区自然科学基金项目(2021MS03043)和国家留学基金资助

摘要 植被空间格局的变化影响植物群落斑块内的小气候条件, 并影响其生物和非生物过程. 本研究采用长期控制性放牧强度试验, 利用高分辨率无人机图像及机器学习技术, 探讨不同放牧强度对中国北方荒漠草原、典型草原、草甸草原和高寒草甸的4种代表性草地植物斑块空间格局和响应特征的影响. 研究结果表明: (1) 从类型水平上看, 随着放牧强度增大, 荒漠草原始终由多年生丛生禾草占优势, 裸露土壤斑块逐渐增大, 两者连通性增加; 典型草原羊草(*Leymus chinensis*)斑块逐渐失去优势性, 连通性降低, 由针茅属植物和苔草斑块占优势, 连通性增加; 草甸草原羊草斑块逐渐失去优势性, 连通性降低, 由退化的杂类草斑块占优势, 连通性增加; 高寒草甸异针茅(*Stipa aliena*)斑块逐渐失去优势, 连通性降低, 由矮蒿草(*Kobresia humilis*)斑块占优势, 连通性增加. (2) 从景观水平可看出, 随着放牧强度增大, 荒漠草原植被空间异质性减弱, 典型草原植被在轻度放牧空间异质性达到峰值, 草甸草原植被异质性趋于增大, 而高寒草甸植被空间异质性随放牧强度的变化而保持相对稳定, 这表明不同气候条件下草地类型之间对放牧强度存在差异性响应. 本文明确了基于高分辨率无人机遥感和机器学习技术在分析放牧强度对草地空间异质性影响方面的有效性, 强调了精细的植物斑块分类系统有助于了解放牧活动对植被空间格局的决定性重塑作用.

关键词 北方草地, 连续放牧, 放牧强度, 空间异质性, 斑块连通性, 斑块化

中国北方草地是我国传统的畜牧业基地和重要生态屏障[1]. 从东北平原经内蒙古高原、黄土高原, 延伸至青藏高原以及新疆山地. 中国北方草地总面积约3×10^8 hm^2, 不仅是我国主要的畜牧业基地, 也有调节气候、维持生物多样性、涵养水源、固碳、防风固沙等重要的生态功能[1,2]. 特定的干旱、半干旱气候, 北方草地所能承受的扰动强度和响应调节能力是有限的. 近年来, 由于家畜载畜率的不断上升及全球气候变化的影响, 北方草地正在面临不同程度的退化、沙化和盐渍化[1,3], 导致草地生态系统功能下降. 草地植被空间异质性的变化是草地退化、沙化的早期指示[4]. 因此, 在长期不同放牧强度实验条件下, 研究中国北方不同草地植被在面临不同强度干扰时的空间异质性特征, 对于确定不同草地的适宜放牧强度、科学配置草地生

引用格式: 康萨如拉, 闫瑞瑞, 字洪标, 等. 中国北方草地植被空间异质性对放牧强度的不同响应规律. 科学通报, 2025, 70: 1551–1565
Kang S, Yan R, Zi H, et al. Different responses of spatial heterogeneity of grassland vegetation to grazing intensity in northern China (in Chinese). Chin Sci Bull, 2025, 70: 1551–1565, doi: 10.1360/TB-2024-0274

© 2024《中国科学》杂志社

产-利用模式、制定退化草地恢复措施及提升草地生态系统服务，保障我国北方生态安全屏障具有重要意义.

放牧活动是草地植物群落空间异质性形成的主要原因[5,6]. 关于放牧背景下植被空间异质性的研究结论主要分为两种，一种是认为空间异质性的增加对生态系统结构和功能的发展是不利的，另一种是认为有益的. 如有研究认为, 放牧利用下的草地空间异质性是放牧压力的变化导致不同植被斑块在景观中镶嵌的结果, 有时会形成在空间上被划分为更小、更孤立破碎化的植物种群斑块[7]，破坏生态系统的连通性和完整性，影响动植物种群迁徙、传播种子和维持多样性的能力[8], 引起植被结构、物种组成和整体生物多样性的变化, 导致生产力下降, 破坏生态系统的自然平衡, 使其更容易受到侵蚀、物种入侵[6]. 尤其过度放牧导致的植被斑块的退化和破碎化会引起被喜食物种丧失，留下不喜食或入侵的物种，最终引起生物多样性和生态系统功能下降[9,10]. 植被斑块破碎还会破坏生态过程，如种子传播、授粉和基因流动，进一步影响种群动态、遗传多样性和物种间的相互作用[11]. 破碎化产生的小而孤立的种群更容易受到遗传漂变、近亲繁殖和适应潜力降低的影响，还面临着当地物种灭绝和重新定居能力下降的风险[12]. 另一部分研究认为, 斑块内创造的微生境可以为不同生态需求的物种提供生态位，多样化的植物群落还增加了资源的可用性、养分循环和土壤肥力[13,14]，从而增强了整体生态系统的功能和稳定性[15~17]，还可以通过在植被中创造生态位来促进新物种的建立, 进而允许定植和演替[18].

长期放牧后，不同草地植被的变化反映了不同草地生态系统面临干扰时的不同响应. 海拔较高的高寒草原由于生态系统脆弱, 通常对放牧更为敏感[19]. 长期放牧导致高寒草原植被丧失、土壤退化和侵蚀加剧, 使植被空间异质性增加[2,20]. 温带草原东西跨度较大, 西部草原较干旱, 长期放牧会加剧荒漠化进程, 导致贫瘠地区扩大和植被覆盖率下降. 东部草原气候温和、降雨量较多，长期放牧可能会导致植被的组成和结构发生变化, 向更有弹性或耐放牧的物种转变[12]. 从物种组成的角度来看，荒漠草原经历长期放牧之后会失去原有的物种，群落组成变得单一, 分布变得均匀[21]; 而中部的典型草原会出现灌丛化、沙化的现象，导致空间异质性增加[22,23]. 因此，由于自然条件不同，不同草地类型对长期放牧的响应不同. 但即使是这样，任何一种草地类型, 如果载畜率超过生态系统的承载能力, 则都有可能经历严重的退化和植被空间格局的显著改变[3]. 放牧强度低的草地, 通过管理家畜载畜率的大小, 以维持生态平衡，植被空间格局可能表现出较小的变化. 然而，即使是低强度放牧，随着时间的推移，仍然会导致物种组成和分布的变化[14]. 总体而言, 长期放牧下不同草地植被空间格局的变化取决于多种因素，包括气候、土地利用方式和放牧压力[12]. 因此, 探讨长期不同放牧强度下中国不同草地类型的空间格局变化, 不仅有助于理解不同气候条件下植被的放牧响应机制, 还为界定各类草地的适宜放牧强度及其可持续利用提供有效的科学建议.

国内外学者基于地面数据的空间分析和遥感手段对草地植被空间格局及其变化进行了诸多研究[24~26]. 基于地面数据的空间分析是量化和表征植被空间异质性和种群斑块破碎化的重要手段. 通常采用空间自相关和空间插值等方法对斑块大小、形状和空间关系进行定量分析，提供了景观结构和破碎性的定量测量[24]. 而遥感技术能够在更大尺度上评估植被空间异质性和斑块化. 到目前为止，两种方法均有各自的优缺点，如基于地面的空间分析通常是基于地面调查的生态因子开展，如生物量[25]、高度、盖度等，其数据翔实，能够反映该生态因子真实的空间分布特征[24]. 但是一方面由于受实地调查的空间限制(采样面积大小通常在50 m×50 m以下)，无法实现植被整体空间上的展现[26]; 另一方面, 空间分析对调查样本的数量要求较高, 较低的数量样本无法呈现植被真实的空间格局. 而传统遥感手段的优点在于能够反映大尺度、高时间分辨率的动态[27]，但是受到遥感图像空间分辨率和光谱分辨率的限制，图像的可解译性无法达到精确的种群或功能群层次, 甚至无法刻画精确的群落边界, 这种研究通常仅限于某一个植被或群落特征的空间格局，如生产力、植被覆盖度或裸土壤的空间异质性[28]. 而近年来不断发展起来的高空间分辨率无人机遥感和机器学习技术[29]能够在人力无法实现的较大范围内对特定植物种群(如建群种或优势种)、功能群甚至对某一个植物物种进行空间格局及其变化的精确刻画[25,30~32]，使得精细刻画较大范围的空间格局及其空间异质性的变化研究成为可能.

本文以我国荒漠草原、典型草原、草甸草原和高寒草甸4个多年长期放牧试验样地为研究区，结合高分辨率无人机遥感和机器学习(machine learning, ML)技

术，获取我国北方4种草地类型在长期控制性放牧试验条件下的植物优势种群或功能群斑块的空间格局，旨在揭示长期不同放牧强度下不同草地类型空间异质性的空间变化规律.

1 研究方法

1.1 研究区概况

本文选取我国北方温带荒漠草原、典型草原、草甸草原和高寒草甸长期控制性放牧样地为研究区(图1)，分别为内蒙古四子王旗短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原站(41.78°N，112.02°E)、内蒙古草原生态系统国家野外观测研究站(锡林浩特典型草原站，44.65°N，116.70°E)、内蒙古呼伦贝尔草甸草原站(49.55°N，120.02°E)、青海省海北高寒草甸站(37.61°N，101.31°E). 4种草地类型年平均降水180~497 mm，年平均气温−0.15~3.4℃. 其中，高寒草甸湿润度最高，年均温次之，草甸草原湿润度次之，年均温最低，荒漠草原湿润度最低，年均温最高. 样地信息见表1.

在试验设计上，四子王旗荒漠草原站和海北高寒草甸站设计4种放牧强度，分别为对照(control，CK)、轻度放牧(lightly grazing，LG)、中度放牧(moderately grazing，MG)和重度放牧(heavily grazing，HG). 四子王旗荒漠草原每个放牧强度3个区组(重复)设计，共12个小区；而海北高寒草甸站每个放牧强度区组数量不同，划分A、B两个样地，共30个小区(对照10个、轻度放牧5个，中度放牧9个、重度放牧6个)；呼伦贝尔草甸草原站除了上述4种放牧强度外，还有中轻度和超重度，共6种放牧强度，3个区组设计，共18个小区；锡林郭勒典型草原站2种放牧管理方式，7种放牧强度，56个小区. 为了研究样本统一，本文在每个研究样地分别选取对照(CK)、轻度(LG)、中度(MG)、重度(HG)4种放牧强度小区.

1.2 实地调查

植被调查时间与无人机图像获取时间保持一致或相近，用于无人机图像的识别参考(ground truth). 样地信息、调查指标及调查样方数量见表1. 主要调查每种草地类型不同放牧强度试验区的植物群落物种组成及生物量. 记录每个样方中出现的物种名称，并分物种齐地面剪取，称取鲜重. 之后带回实验室65℃烘箱内烘干至恒重，获取干重.

在所有现场采样活动期间，在每个样方正上方固定一部数码相机拍摄样方正射照片，以记录植被状况；这些照片也被用作图像解释过程中的额外信息源，用于训练和验证数据生成.

1.3 图像分类及空间格局计算

1.3.1 无人机图像获取及处理

采用无人机高空间分辨率(0.03 m)图像进行不同优势物种和功能群斑块的分类. 挑选天气晴朗的日子，于白天10：00~14：00点之间，利用无人机(大疆精灵4 RTK)搭载的多光谱传感器(蓝、绿、红、红边、近红外1、近红外2)获取4种草地的无人机图像. 无人机飞行高度80 m，航向重叠率80%，侧向重叠率60%. 大疆精灵4 RTK无人机自身携带网络RTK，获取图像的几何误差远小于卫星定位成像的误差，数据获取之后无须进行几何校正. 首先，每次飞行时，地面铺设3个漫反射版(反射率分别25%、50%、75%)作为辐射定标. 采用大疆智图DJI Terra软件通过光谱重建任务，同时对获取图像进行辐射校正和图像拼接，获得整景多光谱图像，用于最终的植被斑块(种群斑块)分类和空间格局分析. 表2列出了无人机飞行时间、图像空间分辨率所含波段等信息.

1.3.2 图像分类

采用ArcGIS Pro 3.0对无人机图像进行经典机器学习分类(classic learning). 植物种群或功能群斑块的分类是一个迭代过程，流程包括图像分割、训练、分类和精度评价. 这些过程一直循环持续到精度无法进一步提高为止. 采用面向对象(object based)的监督分类方案，以人工目视辅助方式对每种目标植被斑块提供不少于50个多边形训练样本(training samples)，每个多边形大于20个像元，具有明显空间斑块的优势物种的空间位置被描绘为训练样本多边形. 之后进行面向对象(object-based)多尺度分割(multiresolution segmentation)、训练(training)，训练完之后采用随机森林(random forest)算法将对象分类为不同的种群或功能群斑块. 参与分类的参数包括表2当中列出的所含光谱波段及面向对象分类所包含所有空间及几何信息. 最后、利用分类后的图像，再次随机选取对应的50个参照样本(test samples)，并对每种类型创建列联矩阵(混淆矩阵)计算Kappa系数来评估最终分类的解译总精度(表3).

随着放牧强度的增加，不同草地的退化演替过程

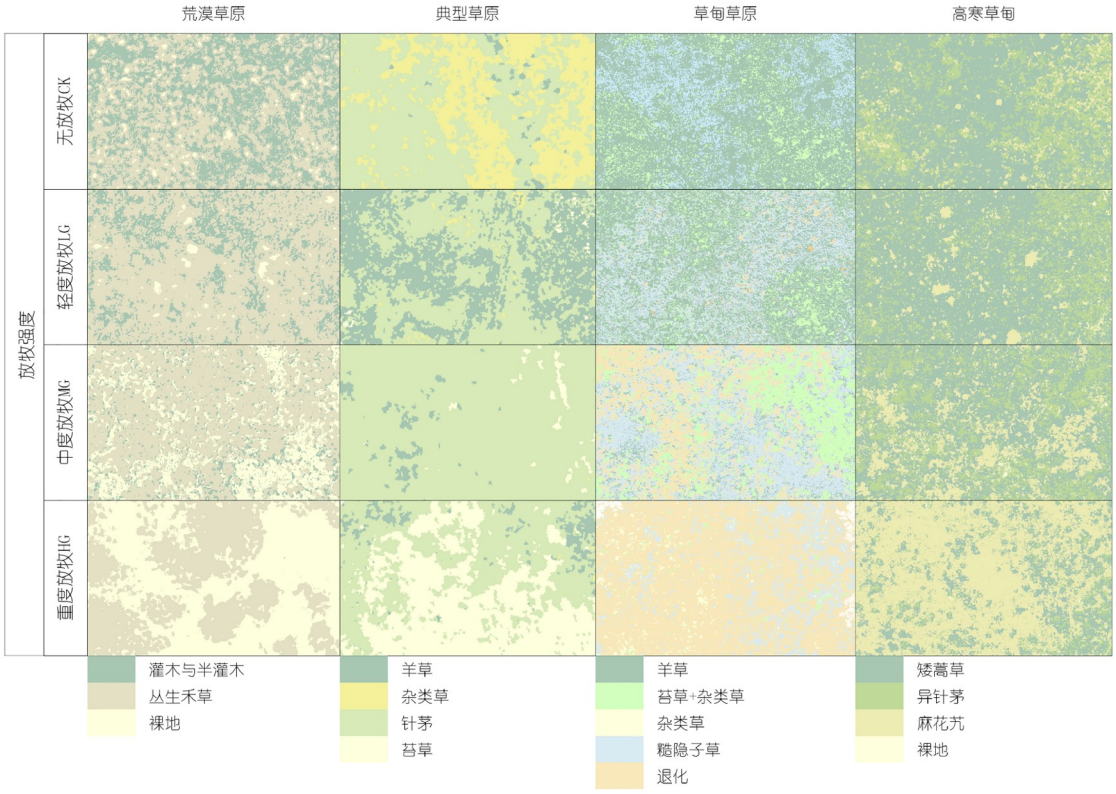


图 1 (网络版彩色)四种草地不同放牧强度下的植物斑块分布. 图中展示了4种草地类型不同放牧强度下的一块典型区域, 面积大小约40 m×50 m. 展示区域为研究区中的一部分典型区域, 目的在于展示不同植被斑块的空间分布格局, 并不代表各植物斑块在整体植被中的分布优势度

Figure 1 (Color online) Distribution of plant patches under different grazing intensities in four grasslands. Pictures showed typical areas under different grazing intensities in four grassland types, with an area of about 40 m×50 m.The typical areas in each entire study area were showed in the figures. The purpose is to show the spatial distribution pattern of different vegetation patches. It does not represent the distribution dominance of each plant patch in the overall vegetation

表 1 样地信息及地面数据调查情况

Table 1 Information of four grassland sites

样地名称及草地类型	地理位置(经纬度)	气候条件MAT (℃), MAP(mm)	放牧类型及年限(a)	选取放牧强度及重复, 羊或牛单位(只 hm^{-2} 半年$^{-1}$)	小区面积(hm^2)	植被调查时间	调查指标	样方大小及重复(m)
四子王旗荒漠草原站	41.79°N, 111.89°E	3.4℃, 199.4 mm	放牧羊, 2004年~	4种: 0、0.91、1.82、2.71羊单位	~4.4 hm^2	2023年7月30~8月3日	物种组成及分种生物量	1 m×1 m, 10~15
锡林郭勒典型草原站	43.56°N, 116.67°E	2.24℃, 256 mm	放牧羊, 2004年~	4种: 0、3、6、9羊单位	2.0~3.89 hm^2	2023年8月15~18日	物种组成及分种生物量	1 m×1 m, 10
呼伦贝尔草甸草原站	49.33°N, 119.95°E	−1.54℃, 348 mm	放牧牛, 2009年~	4种: 0、0.23、0.46、0.92牛单位	~5 hm^2	2023年7月23日、8月23日	物种组成及分种生物量	1 m×1 m, 10
海北高寒草甸站	37.61°N, 101.31°E	−0.15℃, 497 mm	放牧牛, 2018年~	4种: 0、0.5、1、2牛单位	0.2 hm^2	2023年9月3~4日	物种组成及分种生物量	0.5 m×0.5 m, 4

不同, 各自有其独特的演替阶段. 根据每个样地植物斑块实际分布情况及图像的可识别性, 对4种草地不同放牧强度下的植物斑块进行分类并归为图1所示几种类型. 荒漠草原划分了‘丛生禾草’、‘灌木与半灌木’、‘裸地’3种斑块. ‘丛生禾草’主要包含短花针茅(*S. brevi-flora*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)斑块, ‘灌木与半灌木’主要包括识别性较高的冷蒿(*Artimisia frigida*)、木地肤(*Kochia prostrata*)、驼绒藜(*Krascheninnikovia arborescens*)斑块, ‘裸地’斑块包括无放牧区的裸土壤和放牧区退化近似裸地的斑块, 这些退化斑块往

表 2　无人机图像获取信息

Table 2　Information of drone images acquisition

样地	飞行时间	空间分辨率(m)	波段信息
四子王旗荒漠草原站	2023年8月19日	0.03	蓝、绿、红、红边、近红外、全色
锡林郭勒典型草原站	2023年7月25日	0.10	蓝、绿、红
呼伦贝尔草甸草原站	2023年7月31日、2023年9月25日	0.03	蓝、绿、红、红边、近红外、全色
海北高寒草甸站	2023年9月3日	0.03	蓝、绿、红、红边、近红外、全色

表 3　四种草地无人机遥感解译精度信息

Table 3　Interpretation accuracy information of for four types of grassland

草地类型	Kappa系数	斑块类型	用户精度	制图精度
荒漠草原	0.84	丛生禾草	0.86	0.91
		灌木与半灌木	0.90	0.86
		裸地	0.91	0.91
典型草原	0.82	羊草	0.78	0.90
		针茅	0.90	0.90
		杂类草	0.88	0.80
		苔草	0.93	0.86
草甸草原	0.74	羊草	0.89	0.90
		苔草+杂类草	0.79	0.77
		杂类草	0.80	0.67
		糙隐子草	0.77	0.83
		退化	0.73	0.76
高寒草甸	0.81	矮蒿草	0.78	0.93
		异针茅	0.92	0.88
		麻花艽	0.90	0.80
		裸地	0.83	0.91

往生长着3~4 cm高度的多年生矮小植物和一些一二年生植物, 此类斑块在图像上的反射信息近似裸地, 因此和裸地归为一类; 典型草原划分为‘羊草’、‘针茅’、‘杂类草’和‘苔草’4类斑块类型. ‘羊草’为羊草重要值80%以上的纯羊草(*Leymus chinensis*)斑块. 大针茅(*Stipa grandis*)和克氏针茅(*Stipa krylovii*)为主的斑块归为一类, 定为“针茅”. ‘杂类草’指的是以多年生杂类草为主, 伴有羊草的斑块. ‘苔草’指的是伴有克氏针茅的苔草斑块, 属于退化的斑块, 往往有较多的一二年生植物分布, 如黄蒿(*Artemisia scoparia*); 草甸草原的划分较为复杂, 分为‘羊草’、‘苔草+杂类草’、‘杂类草’、‘糙隐子草’(*Cleistogenes squarrosa*)、‘退化’等5类, 这里‘羊草’包含了该区域原始群落中的纯羊草斑块和羊草+杂类草形成的斑块, ‘苔草+杂类草’往往与‘羊草’斑块共同出现, 两者之间的镶嵌分布由微地形决定. 而‘杂类草’是指放牧退化产生的多年生杂类草斑块, 与羊草+杂类草斑块有实质性的区别, 以委陵菜属(*Potentilla* sp.)植物和一二年生杂类草为主, 如蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)、车前(*Plantago asiatica*)、裂叶蒿(*Artemisia tanacetifolia*)、细叶白头翁(*Pulsatilla turczaninovii*)等组成的斑块. ‘退化’指的是极度放牧干扰下产生的近似裸地的斑块, 草群由低矮的黄囊苔草(*Carex korshinskyi*)占优势. 高寒草甸则分为‘矮蒿草’(*Kobresia humilis*)、‘异针茅’(*Stipa aliena*)以及退化的‘麻花艽’(*Gentiana straminea*)和‘裸地’4种.

1.4　空间格局分析

4种草地的植被类型、景观格局及研究样地的试验设计和面积大小都截然不同, 且各自具有典型的自然和人为形成的空间格局. 为了最大限度地减少这些

干扰斑块, 尤其是人为干扰引起的格局对放牧本身对植被空间格局影响产生的效应. 因此, 一方面剔除了任何具有人为干扰产生的格局, 例如车道、离门口较近的小径、人为设置的试验设备与装置等. 另一方面, 每种放牧强度处理小区会被单独切割出来分析其空间格局, 以此来消除小区边缘围栏及小区中间通道等对植被格局产生的影响.

对分类矢量进行每个种群或功能群斑块之间的连通性和空间分布格局(景观指数)计算. 首先通过一系列数据准备过程, 如空间切割(clip)、消除(eliminate)最小分类单元斑块(0.02 m^2以下)、合并相邻斑块(dissolve)等. 在景观水平上, 计算了分散度、镶嵌度、分维度和多样性(表4). 量化分散度和镶嵌度方面, 本文选择了2个景观指标: 蔓延度指数(contagion index, CI)和聚集指数(aggregation index, AI). 分维度量化了某种斑块被分割成多个斑块的程度. 这里选择了DIVISION和SPLIT指数, 这2个指数通常用于测量景观破碎化程度, 对微小斑块敏感性较低, 适用于所有破碎阶段. 多样性指标衡量丰富度、均匀度或多样性的组成和结构. 本文选取香农多样性(SHDI)和景观均匀度指数(SHEI). 在物种和功能群类型水平上, 本文选取了最大斑块指数(largest patch index, LPI)和综合连接度指数(integral index of connectivity, IIC)2种指数.

在4种草地类型中, 每个试验小区选取了3个小样地(受限于小区面积, 高寒草甸只选取1个小样地), 每种放牧强度下小样地的重复数量为: 荒漠草原站各9个、典型草原站各6个、草甸草原站各9个, 高寒草甸站对照9个、轻度放牧6个, 中度放牧9个、重度放牧6个. 在每个小样地设置1个长宽各50 m(高寒草甸40 m)的正方形计算景观指数.

利用Conefor 2.6对植物种群或功能群斑块连通性(综合连接度)进行计算; 利用Fragstats对其他景观格局指数进行计算. 采用Sigmaplot 12.5和Origin Pro 2021b对不同放牧强度、不同空间尺度及不同草地类型之间进行种群或功能群斑块的空间格局差异分析及作图.

2 研究结果

2.1 植物物种或功能群最大斑块指数

在草地类型水平上, 本文只选取了最大斑块指数, 该指数的降低, 可在一定程度上反映某种植被失去大而连续的斑块, 趋于破碎化. 从图2可见, 荒漠草原多年生丛生禾草始终占据优势斑块, 该指数呈现先增加后减小的趋势. 值得注意的是灌木与半灌木的最大斑块指数逐渐减低, 而裸地与退化近裸地形成大而连续的斑块; 典型草原的羊草和杂类草的斑块面积逐渐下降,

表 4 景观指数的选取及生态学含义

Table 4 The landscape indices selected and their ecological meanings

分类水平	景观属性	景观指数	英文名称及缩写	生态学含义[33,34]
景观水平	分散度和镶嵌度	蔓延度	Contagion index, CI	从物种的空间分布和不同物种的混合程度度量空间格局, 是基于像元计算的, 它是对整体景观聚合的衡量
		聚集度	Aggregation index, AI	基于斑块(相似像元群)计算的, 它独立于景观组成和地图单元. 可以在来自相同或不同景观的类别之间进行比较
	分维度	分散度	Division, DIVISION	景观中两个随机选择的像素不位于同一斑块中的概率, 增加表明景观破碎程度越高, 景观被划分为更小的斑块. 较低则表明景观中的碎片减少和更多连续的斑块
		分离度	Split, SPLIT	增加反映出景观中小斑块数量的增加, 破碎化程度提高, 可能导致植物斑块丧失、孤立和物种多样性减少. 减少则表明景观中的斑块更少、面积更大且连续, 可以支持更多的种群和更多样化的生态群落
	多样性	多样性	Shannon-weaver diversity, SHDI	值越高通常被认为系统较复杂且不确定性越高. 增加表明景观多样性高, 不同斑块类型的分布更均匀, 反映了更健康、生态更多样化的景观, 支持更广泛的物种和生态过程. 减少则表明景观多样性降低, 少数斑块类型占主导地位, 表明栖息地退化、物种丰富度降低和生态系统简化
		均匀度	Shannon-weaver evenness, SHEI	比较不同景观或某一景观不同时期多样性变化的手段. 其大小反映景观斑块类型在空间上分布的均匀程度
类型水平	优势度	最大斑块指数	Largest patch index, LPI	某一斑块类型中的最大斑块占据整个景观面积的比例. 可度量景观优势度, 常常确定景观中优势类型
	斑块连通性	综合连接度	Integral index of connectivity, IIC	*IIC*取值范围为[0~1]. 当*IIC*趋于0时, 表示某物种斑块之间不存在连接; 当*IIC*=1时, 表示某物种连接成一个斑块

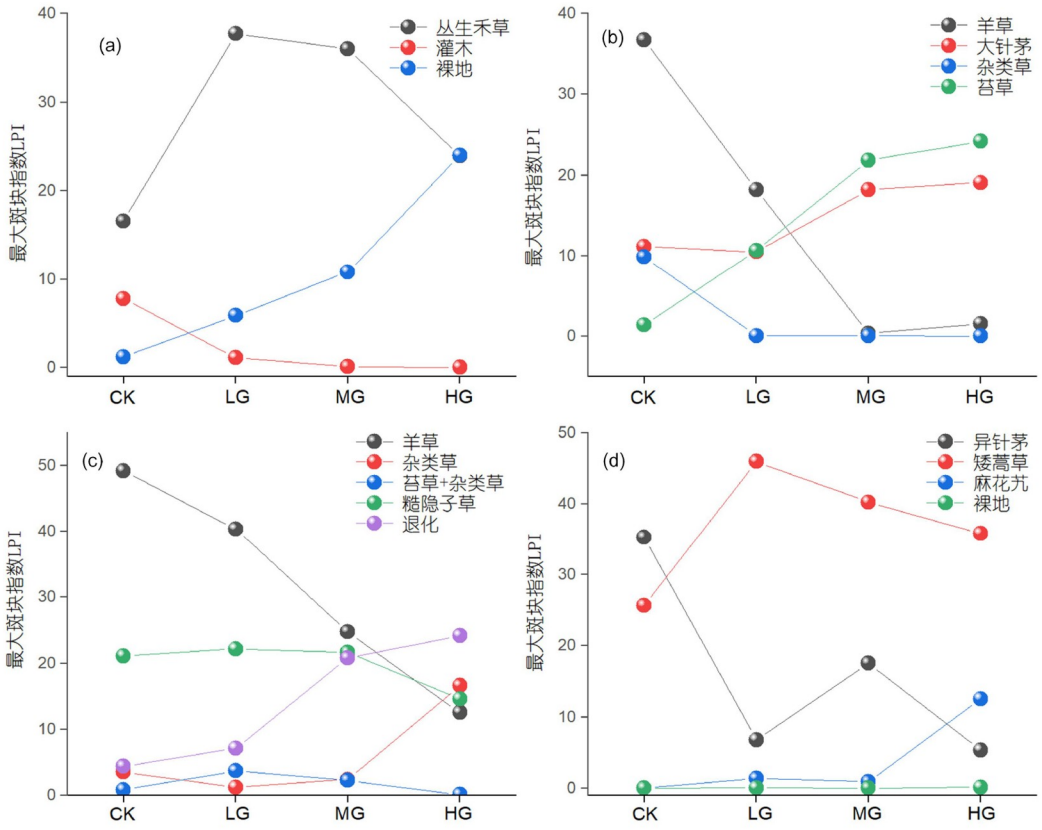


图 2 (网络版彩色)植物斑块类型的最大斑块指数(LPI)随放牧强度的变化. (a) 荒漠草原; (b) 典型草原; (c) 草甸草原; (d) 高寒草甸

Figure 2 (Color online) Changes in the maximum patch index (LPI) of patch types with grazing intensity. (a) Desert steppe; (b) typical steppe; (c) meadow steppe; and (d) alpine meadow

而针茅和苔草斑块则逐渐增大; 随着放牧强度增加, 草甸草原中的羊草及羊草+杂类草的植物斑块明显失去优势和连续性, 而退化的杂类草和苔草为主退化斑块形成越来越优势的大斑块; 高寒草甸当中, 矮蒿草始终占据大斑块优势, 而异针茅(*S. aliena*)逐渐失去大斑块优势, 麻花艽的最大斑块指数有所增加.

2.2 植物种群或功能群斑块连通性

从4种草地优势斑块的斑块连通性分析发现(图3), 荒漠草原多年生丛生禾草的斑块联通性随着放牧强度逐渐增加, 到中度放牧达到峰值. 灌木与半灌木斑块连通性逐渐降低, 到重度放牧无限接近于零, 即斑块之间完全隔离, 同时, 裸地与退化近裸地斑块的连通性逐渐升高; 在典型草原, 随着放牧强度的增加, 羊草和杂类草两种斑块的连通性逐渐降低, 相反, 大针茅(*S. grandis*)和苔草斑块的连通性逐渐增加; 草甸草原中, 随着放牧强度的增大, 原始的植被如羊草斑块的连通性逐渐降低, 而代表退化的退化斑块和糙隐子草斑块的连通性逐渐增加, 且退化的杂类草虽然景观优势度不断在增加, 但是由于其分布的分散性, 连通性在整体放牧梯度上均较低, 且没有显著的变化; 高寒草甸除了矮蒿草的斑块连通性呈现单峰趋势之外, 其余3种斑块均有明显的线性变化趋势, 随放牧强度的增大, 异针茅(*S. aliena*)斑块连通性显著降低, 麻花艽和裸地斑块的连通性则逐渐增加.

2.3 整体景观指数变化

图4展示了4种草地不同放牧强度下的景观水平指数, 即在不考虑不同种群或功能群斑块的情况下基于整体景观计算的指数. 可见, 4种草地类型有各自的景观水平指数变化趋势. 高寒草甸的CI指数随着放牧强度的增大呈现了逐渐降低的趋势, 没有达到显著性水平, 但该指数在温带3种草原类型随放牧强度显著增加; AI指数在荒漠草原随放牧强度增大显著增加, 并且显著高于其他草地类型; DIVISION指数在荒漠草原随放牧强度增大逐渐降低, 典型草原呈现单峰变化趋势,

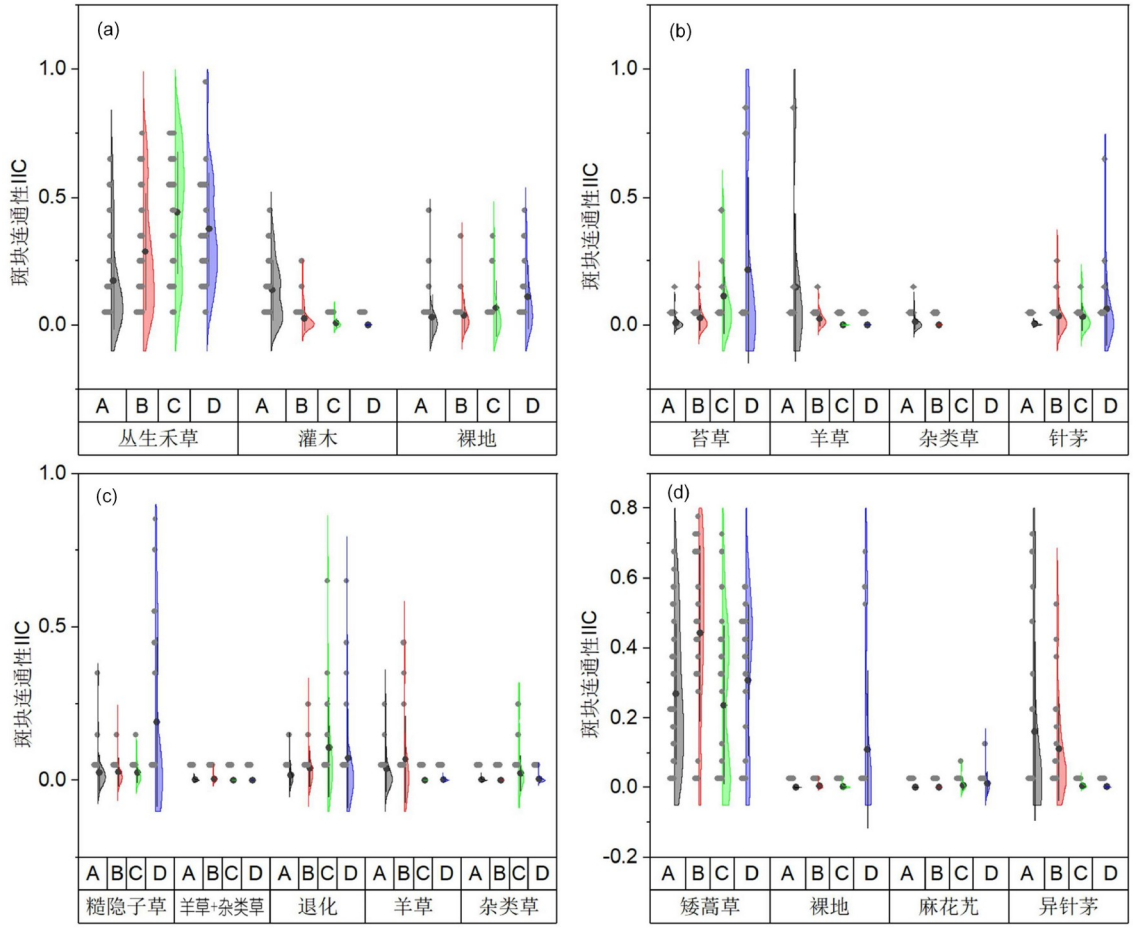


图 3 (网络版彩色)四种草地植物斑块连通性随放牧强度的变化. (a) 荒漠草原; (b) 典型草原; (c) 草甸草原; (d) 高寒草甸. A、B、C、D分别表示CK、LG、MG、HG; 该琵琶图中右侧阴影区宽度和左侧横线长度表示某个取值点分布的数量, 某个取值点琵琶图越宽或横向线越长表示该取值点数据分布越多

Figure 3 (Color online) Variation of patch connectivity with grazing intensity of four grassland plant patches. (a) Desert steppe; (b) typical steppe; (c) meadow steppe; and (d) alpine meadow. A, B, C, and D represent CK, LG, MG, HG, respectively. The width of the shaded area on the right side and the length of the horizontal line on the left side of the Pipa chart represent the number of distributions of a certain value point. The wider the Pipa diagram or the longer the horizontal line of a certain value point, the more data is distributed at that value point

轻度放牧区达到最大值, 而草甸草原和高寒草甸的变化不显著; SPLIT指数在荒漠草原随放牧强度增大逐渐降低, 但并没有达到显著水平. 但有趣的是, 荒漠草原SPLIT指数的标准误差逐渐减小, 表明随着放牧强度增加, 景观异质性在减小. 高寒草甸则相反, SPLIT指数呈现逐渐增加的趋势, 且标准误差逐渐增加. 典型草原和草甸草原没有呈现线性变化趋势, 但是不同放牧强度之间呈现显著差异; 再从SHDI和SHEI的变化来看, 除了高寒草甸, 其他3种草原类型的变化均显著, 尤其荒漠草原变化最明显. 对4种草地之间进行比较发现, 高寒草甸整体CI指数最低, 与荒漠草原和典型草原之间呈显著差异; 荒漠草原AI指数最高, 且与其他草地之间呈现显著差异; 草甸草原DIVISION和SHDI指数最高, 与典型草原和高寒草甸呈现显著差异.

3 讨论

据我们所知, 本文是首次在0.10和0.03 m的精细分辨率上, 利用4种中国北方草地控制性试验样地, 结合地面调查、高分辨率、多光谱无人机图像和机器学习技术, 研究不同放牧强度如何影响草地植物物种或功能群的空间分布格局. 根据分类结果及精度评价表明, 无人机捕获的高分辨率多光谱图像可以用于中国北方草地优势物种及功能群的准确定位, 可对后续生态学研究提供可靠的空间数据. 本文发现分类精度在2种不

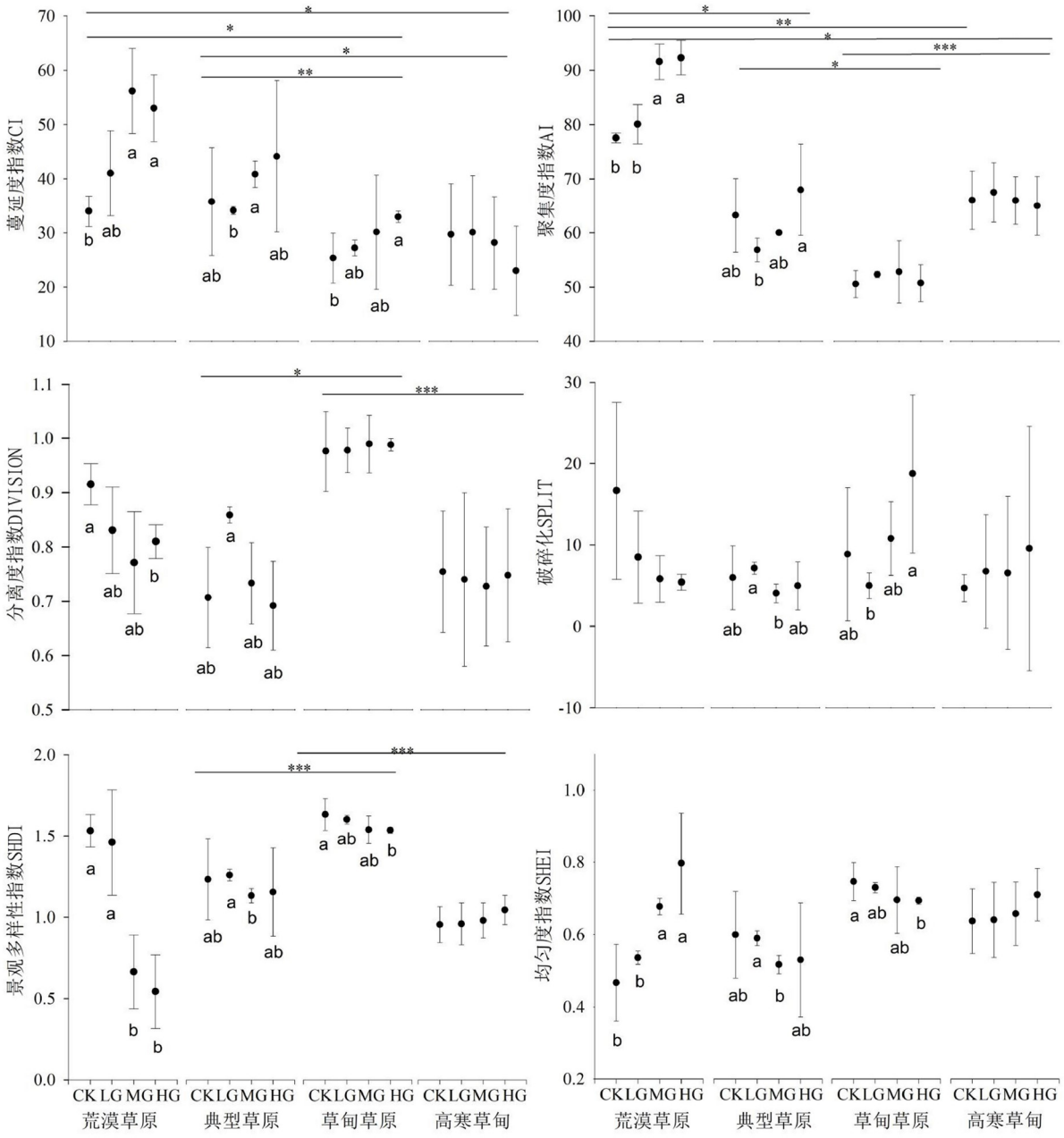


图 4 四种草地景观水平指数随放牧强度的变化. 图上方横线表示不同草地之间的差异性: *, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$; 不同字母表示同种草地不同放牧强度之间的差异($P<0.05$)

Figure 4 Variation of landscape level indices with grazing intensity of four grasslands. The horizontal lines at the top of the figure represent the differences between different grassland types: *, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$, and different letters indicate the differences between different grazing intensities of the same grassland ($P<0.05$)

同图像分辨率(0.10和0.03 m)上没有明显差异，这可能和不同草地的植被覆盖度有关，如植被覆盖度最低的荒漠草原分类精度最高，草甸草原分类精度最低，而典型草原的图像分辨率虽然最低，但是分类精度仅次于荒漠草原. 我们发现4种草地的植被空间异质性在不同放牧强度下呈现不同的变化趋势. 随着放牧强度的增大，干旱的温带荒漠草原(降水小于200 mm)植被空间异质性趋于降低，半干旱的温带典型草原(年均降水量256 mm)植被空间异质性呈轻度放牧区最高的单峰趋势，较湿润的温带草甸草原(年均降水量348 mm)植被

空间异质性逐渐增加, 而高寒草甸的植被空间异质性变化则不明显. 当然, 植被空间异质性的差异并不仅仅是由气候条件引起, 而是由4种草地本身的环境条件和放牧管理差异共同驱动, 包括气候特征、地形、土壤、放牧强度和持续时间、牲畜类型及采食行为等[32].

与其他3种草地类型相比较, 荒漠草原呈现了较高的斑块聚集度和斑块连通性, 且随着放牧强度的增加展现出逐渐增加的趋势. 景观中斑块的聚集程度越大, 植物斑块越巩固, 提高植物斑块质量并促进物种相互作用. 较低则表明景观中聚集较少且斑块更加分散, 植物斑块破碎和隔离, 导致生物多样性丧失和生态破坏[32]. 对于纯粹的植被斑块来说, 这种解释是合理的, 但是对于荒漠草原来说, 景观格局的变化及其生态学含义恰恰是相反的[24]. 首先, 荒漠草原景观中除了植被斑块, 还需考虑草地放牧退化过程中出现的裸土壤斑块, 而荒漠草原降水条件的匮乏, 无法使退化斑块得到及时有效的恢复, 越来越大而连续的裸地斑块使草地空间更加均匀, 总体景观的聚集度和连通性增加; 其次, 荒漠草原在退化过程中, 建群种的优势地位变化逐渐增加, 植物群落逐渐单一化, 形成连续的建群种斑块[21]; 再者, 以分蘖为主的无性生殖方式及耐受性, 加上牲畜的频繁践踏, 导致多年生丛生禾草的斑块大而连续[32]. 因此景观生态学中对特定指数的传统生态学释义并不能够解释荒漠草原的情况.

典型草原在轻度放牧条件下空间异质性最高, 斑块分布更加分散和独立. 这和典型草原植被建群种和优势种对践踏的耐受性和新苗的建立有关[32]. 以羊草为建群种的典型草原在无放牧条件下往往形成纯羊草群落, 植被均匀度较高而异质性低. 在轻度放牧条件下往往形成各物种的斑块状分布, 其中羊草形成的物种斑块最为明显, 空间异质性最大. 但是到了中度放牧强度, 羊草失去其优势地位, 大针茅(*S. grandis*)或克氏针茅(*S. krylovii*)占据优势. 再到重度放牧, 低矮、适口性低且对生产力贡献极低的黄囊苔草在空间分布上占据优势, 出现了以黄蒿(*Artemisia scoparia*)等一二年生植物形成的大斑块[35,36], 使景观格局再次变得均匀. 以针茅属植物建群的典型草原也同样具有这种趋势, 在轻度放牧条件下往往形成不同植物斑块分明的现象, 如针茅属植物和糙隐子草斑块镶嵌分布, 使空间异质性增加. 随着典型草原的进一步退化或放牧强度的进一步增加, 植被变得低矮、密集, 多年生禾草的分蘖程度增加[36], 空间异质性则再次降低. 相比荒漠草原, 典型草原较湿润的环境能够使退化斑块在短时间内得到一定的恢复, 或经过长期的驯化, 退化斑块往往生长耐牧性较高且适口性低的物种, 如苔草, 因此不会形成大面积的裸露斑块[36].

草甸草原植被随着放牧强度的增大, 其景观多样性减少, 但同时均匀度也在下降. 说明草甸草原逐渐向破碎化发展, 出现了大量小且不连续的独立斑块, 这种撒珍珠似的小斑块分散式分布格局使每个独立斑块内不能够支持更多的植物种群和更多样化的物种组成[6]. 从单独的物种斑块的连通性可看出, 随着放牧强度的增大, 草甸草原原始植被斑块联通性逐渐降低, 而指示退化的植被斑块连通性逐渐增加. 值得一提的是, 杂类草斑块在草甸草原中度和重度放牧强度下空间占比较高, 但这些斑块几乎都是分散的独立斑块, 因此连通性较低, 空间异质性较大. 相比荒漠草原和典型草原, 草甸草原更加湿润和寒冷, 加上高植物多样性的种库, 对退化斑块的快速修复演替和低适口性物种斑块快速形成提供了更有利的条件[32,37]. 这些新斑块的形成是草甸草原空间异质性增加的主要原因.

高寒草甸通常含有适应极端寒冷、高海拔和营养贫乏土壤的特殊植物物种. 与温带草原的物种相比, 这些物种的生长速度可能较慢[38,39]. 由于高寒草甸物种对干扰的敏感性以及植被在恶劣环境条件下恢复能力的有限性, 放牧对高寒草甸植被的影响可能更为明显[19,20]. 但是本文高寒草甸4种放牧强度下的空间异质性无显著差异. 可能原因是, 一方面, 这和矮蒿草始终维持在高寒草甸中的优势斑块有关, 并且由于放牧年限较短(2018年开始, 连续5年), 前人研究中的重度退化使植被斑块化的现象还未出现[39], 如黑土滩秃斑块还未出现[38]. 另一方面, 高寒草甸由于其降水条件的优越性, 各放牧强度植被覆盖度均较高. 从单独的物种斑块的分布来看, 矮蒿草的斑块变化不明显, 而异针茅(*S. aliena*)显著丢失连续的大斑块, 并且连通性降低. 而随着放牧强度的加大, 裸地和麻花艽斑块连通性逐渐增加. 可见高寒草甸空间格局的变化主要体现在内部结构组成, 在整体植被景观上还未发生显著改变. 除了放牧年限和气候条件以外, 放牧样地大小也是导致不同放牧强度植被空间格局无差异的另一个关键因素[32]. 温带3种草地类型的放牧样地每个处理下的面积均较大, 无论是放牧羊还是放牧牛, 两类牲畜在较大范围区域内可以选择性地采食植物, 这导致了不同放牧强度

下植被空间异质性的差异. 而在高寒草甸, 牛群被限制在一个非常小的区域内, 从而最大的限度地减少了选择性采食的概率[6], 因此, 即使随着放牧强度增大群落物种组成在发生变化, 但是对于每个小区域来说, 物种的空间分布是均匀的[8]. 导致不同放牧强度之间的植被空间异质性无显著差异.

草地放牧退化和植被破碎化是相互的过程, 牲畜的游走践踏和选择性采食可导致植被空间异质性的改变, 而植被的空间变化同样影响被喜食植物的去除、动物的游走路线. 因此两者往往相互加剧, 形成恶性循环, 并最终影响生态系统的功能和服务[40,41]. 景观指数的变化为我们提供了生态过程的变化信息, 例如种群动态、群落结构和生态系统功能的丧失、破碎化和连通性降低等[42]. 空间异质性量化景观元素的多样性、复杂性及其空间分布特征及其空间关系和生态系统功能之间的联系[43]. 高度异质性支持多样化的生态位、物种关系和生态系统功能[14]. 同质景观可能缺乏关键资源和生态位多样性, 限制了物种丰富度和生态系统稳定性[44]. 因此, 了解空间格局变化对于评估草地质量、健康状况、识别潜在的保护问题以及为土地管理和保护策略提供信息至关重要[33]. 可以看到, 不同草地类型在面临长期不同放牧强度时, 植被空间格局的变化是不同的. 如, 荒漠草原的空间格局和前人研究, 即随放牧强度增大, 草地植被趋于退化并空间异质性增加的结论不同[4], 荒漠草原的空间异质性随放牧强度增大反而减小, 植被斑块的分布变得更加均匀. 这些研究结果不仅为我们展示了每种草地面对不同放牧强度时的空间格局变化, 还为我们展示了不同草地对放牧强度的不同响应特征及特定指数生态学含义的非普适性.

再者, 景观指数所给我们展示的空间格局及其变化往往是表型的, 其内部的驱动机理及形成原因才是需要深入探讨的. 由于环境条件、物种组成和放牧管理方式的差异, 不同类型草地植被空间格局呈现的响应规律不同. 首先气候条件, 高寒草甸气温寒冷、生长季节短和养分供应有限[17,19], 相比之下温带草原气候温和、降雨量适中和生长季节较长. 这些差异会影响植被对放牧压力的响应及草地退化后的恢复能力[45]; 其次土地利用方式、牲畜管理系统和文化传统的差异, 如高寒草甸和温带草原的放牧强度、持续时间和草食动物均不同. 草食动物种类(羊、牛)及其行为的差异会影响放牧对植被的影响[37,46]. 在同种草地类型下比较放牧羊和放牧牛对草地植被空间异质性的影响即可判断. 如中国北方草甸草原在羊放牧和牛放牧两种情况下的空间异质性有所不同, 羊放牧会显著降低空间异质性, 而牛放牧会提高植物群落空间异质性, 主要原因在于牛放牧显著提高氮素的利用效率[37]. 养分的不均匀返还(牲畜排泄物堆积)导致的土壤养分差异与小气候也会创造独特的植被斑块和植物土壤互作模式[47,48], 并支持适应当前土壤条件的特定植物物种[47,49]. 不同植物的繁殖方式和扩散机制也在决定植物物种的空间分布方面发挥着重要作用. 如无放牧区植物空间分布的复杂性主要由母株繁殖能力、扩散能力和种群竞争能力决定, 而重度放牧区的空间复杂性主要和家畜选择性采食、随机游走践踏和种群本身的耐牧性相关[15,50,51]. 综上, 植被在局地尺度上的空间格局是受到随机和非随机多种因素的共同影响形成的, 这些因素相互作用形成植物群落的组成、结构和空间排列[49].

4 结论

在草地生态系统中, 放牧方式的变化, 包括利用方式、强度、持续时间和频率, 是植被空间格局变化的关键驱动因素, 从而影响植被结构、物种组成和整体生物多样性. 本研究利用高分辨率多光谱无人机图像和机器学习技术, 准确识别和描绘了中国北方4种草地的主要种群或功能群斑块. 明确了高分辨率无人机遥感和机器学习在辨别放牧对草地植被空间异质性的细微影响方面的有效性. 虽然长期连续的放牧会减少4种草地景观要素的多样性和丰富度, 但它对这些要素的空间配置的影响各不相同. 值得注意的是, 温带草地的景观异质性受到放牧强度的显著影响. 随着放牧强度的增大, 荒漠草原的空间异质性减弱, 而典型草原在适度放牧水平下异质性达到峰值, 草甸草原的异质性趋于增加. 而高寒草甸的空间异质性随着放牧强度的变化相对稳定, 这表明不同生态系统本身对放牧利用差异性响应. 本文研究结果还为我们展示了随着放牧强度增大, 不同草地类型中一些重要物种的逐渐消退、物种之间相互替代及相关的空间变化过程. 这种空间变化还在一定程度上体现了重要物种之间在空间上的此消彼长的关系, 恰恰削弱了内部结构的变化在整体景观上的体现. 本研究指出以更精细的植物斑块分类系统分析空间异质性可以全面理解放牧过程的空间变化.

致谢 感谢内蒙古哈立斯环境科技有限公司在无人机图像获取、处理及分类工作上的帮助.

参考文献

1 Pan Q M, Xue J G, Tao J, et al. Current status of grassland degradation and measures for grassland restoration in northern China (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 1642–1650 [潘庆民, 薛建国, 陶金, 等. 中国北方草地退化现状与恢复技术. 科学通报, 2018, 63: 1642–1650]

2 Song W J, Su J S, Zhang M D, et al. Plant compensatory growth and optimal grazing intensity of grasslands in northern China: A meta-analysis of grazing experiments (in Chinese). Chin Sci Bull, 2023, 68: 1330–1342 [宋伟江, 苏纪帅, 张梦迪, 等. 中国北方草地植物补偿性生长与合理放牧强度: 基于放牧实验的整合分析. 科学通报, 2023, 68: 1330–1342]

3 Wang X T, Wang W, Liang C Z, et al. Using positive interaction ecology to explain grassland degradation induced by overgrazing (in Chinese). Chin Sci Bull, 2015, 60: 2794–2799 [王鑫厅, 王炜, 梁存柱, 等. 从正相互作用角度诠释过度放牧引起的草原退化. 科学通报, 2015, 60: 2794–2799]

4 Lin Y, Han G, Zhao M, et al. Spatial vegetation patterns as early signs of desertification: A case study of a desert steppe in Inner Mongolia, China. Landscape Ecol, 2010, 25: 1519–1527

5 Howison R A, Olff H, van de Koppel J, et al. Biotically driven vegetation mosaics in grazing ecosystems: The battle between bioturbation and biocompaction. Ecol Monogr, 2017, 87: 363–378

6 Adler P, Raff D, Lauenroth W. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. Oecologia, 2001, 128: 465–479

7 Augustine D J. Spatial heterogeneity in the herbaceous layer of a semi-arid savanna ecosystem. Plant Ecol, 2003, 167: 319–332

8 Virk R, Mitchell S W. Effect of different grazing intensities on the spatial-temporal variability in above-ground live plant biomass in north American Mixed Grasslands. Can J Remote Sens, 2014, 40: 423–439

9 WallisDeVries M F, Laca E A, Demment M W. The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. Oecologia, 1999, 121: 355–363

10 Dumont B, Rook A J, Coran C, et al. Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 2. Diet selection. Grass Forage Sci, 2007, 62: 159–171

11 Deléglise C, Loucougaray G, Alard D. Spatial patterns of species and plant traits in response to 20 years of grazing exclusion in subalpine grassland communities. J Vegetation Sci, 2011, 22: 402–413

12 Song G B, Li Z H, Bao Y J, et al. Spatial distribution regularity and influence factors of population density in the LRGR. Chin Sci Bull, 2007, 52: 90–97

13 Abalori T A, Cao W, Atogi-Akwoa Weobong C, et al. Effects of vegetation patchiness on ecosystem carbon and nitrogen storage in the alpine grassland of the Qilian Mountains. Front Environ Sci, 2022, 10: 879717

14 Marcos M S, Carrera A L, Bertiller M B, et al. Grazing enhanced spatial heterogeneity of soil dehydrogenase activity in arid shrublands of Patagonia, Argentina. J Soils Sediments, 2020, 20: 883–888

15 Rossignol N, Bonis A, Bouzillé J B. Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. Appl Soil Ecol, 2006, 31: 62–72

16 Dumont B, Rossignol N, Loucougaray G, et al. When does grazing generate stable vegetation patterns in temperate pastures? Agr Ecosyst Environ, 2012, 153: 50–56

17 Wang L, Zhang M N, Xu M, et al. A scientific basis for promoting grassland ecosystemmultifunctionality by diversifying grazing livestock: A review (in Chinese). Chin Sci Bull, 2021, 66: 3791–3798 [王岭, 张敏娜, 徐曼, 等. 草地多功能提升的多样化家畜放牧理论及应用. 科学通报, 2021, 66: 3791–3798]

18 Browning D M, Franklin J, Archer S R, et al. Spatial patterns of grassland–shrubland state transitions: A 74-year record on grazed and protected areas. Ecol Appl, 2014, 24: 1421–1433

19 Wu J, Zhang X, Shen Z, et al. Effects of livestock exclusion and climate change on aboveground biomass accumulation in alpine pastures across the Northern Tibetan Plateau. Chin Sci Bull, 2014, 59: 4332–4340

20 Lin L, Li Y K, Zhang F W, et al. Principal component analysis on alpine *Kobresia humilis* meadow degradation succession in Qinghai-Tibetan Plateau (in Chinese). Chin J Grassland, 2012, 34: 24–31 [林丽, 李以康, 张法伟, 等. 青藏高原高寒矮嵩草草甸退化演替主成分分析. 中国草地学报, 2012, 34: 24–31]

21 Kang S, Han G D, Zhao M L, et al. Research progress on *Stipa breviflora* desert steppe under grazing (in Chinese). Acta Agrest Sin, 2023, 31: 3587–3596 [康萨如拉, 韩国栋, 赵萌莉, 等. 放牧背景下短花针茅荒漠草原研究进展. 草地学报, 2023, 31: 3587–3596]

22 Du Y F. Effects of grazing intensity on community characteristics and spatial distribution of *S. breviflora* desert steppe (in Chinese). Doctor

Dissertation. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2017 [杜宇凡. 放牧强度对短花针茅荒漠草原群落特征及空间分布的影响. 博士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2017]
23 Liu X H, Han Y H. Effect of grazing rate on the spatial heterogeneity of species distribution in typical grasslands of Inner Mongolia (in Chinese). Acta Agrest Sin, 1998, 6: 293–298 [刘先华, 韩苑鸿. 放牧率对内蒙古典型草原物种分布空间异质性的影响. 草地学报, 1998, 6: 293–298]
24 Wang Z, Lv S, Han G, et al. Heavy grazing reduced the spatial heterogeneity of *Artemisia frigida* in desert steppe. BMC Plant Biol, 2022, 22: 337
25 Jansen B V S, Kolden C A, Greaves H E, et al. Lidar provides novel insights into the effect of pixel size and grazing intensity on measures of spatial heterogeneity in a native bunchgrass ecosystem. Remote Sens Environ, 2019, 235: 111432
26 Zhang F, Sun J W, Sun Y, et al. Responses of the spatial distribution of *Stipa breviflora* to atocking rate at different scales (in Chinese). Chin J Appl Ecol, 2021, 32: 1735–1743 [张峰, 孙嘉伟, 孙宇, 等. 不同尺度下荒漠草原建群种短花针茅的空间分布对载畜率的响应. 应用生态学报, 2021, 32: 1735–1743]
27 Blanco L J, Ferrando C A, Biurrun F N. Remote sensing of spatial and temporal vegetation patterns in two grazing systems. Rangeland Ecol Manage, 2009, 62: 445–451
28 Augustine D J, Te Booth D, Cox S E, et al. Grazing intensity and spatial heterogeneity in bare soil in a grazing-resistant grassland. Rangeland Ecol Manage, 2012, 65: 39–46
29 Han W, Zhang X, Wang Y, et al. A survey of machine learning and deep learning in remote sensing of geological environment: Challenges, advances, and opportunities. ISPRS J Photogrammetry Remote Sens, 2023, 202: 87–113
30 Awuah K T, Aplin P, Marston C G, et al. Probabilistic mapping and spatial pattern analysis of grazing lawns in southern African Savannahs using WorldView-3 imagery and machine learning techniques. Remote Sens, 2020, 12: 3357
31 Ogliari D G P, Zanotta D C, Fontana D C, et al. Airborne cameras for natural grassland classification in the Pampa biome. Cienc Rural, 2023, 53: e20210765
32 Wang F, Apfelbaum S I, Thompson R L, et al. Effects of adaptive multiple paddock and continuous grazing on fine-scale spatial patterns of vegetation species and biomass in commercial ranches. Landscape Ecol, 2021, 36: 2725–2741
33 Mcgarigal K S, Cushman S A, Neel M C, et al. FRAGSTATS: Spatial pattern analysis program for categorical maps. www.umass.edu/landeco/research/fragstats/fragstats.html, 2002
34 Shannon C E. A 3lmunication. Bell Syst Technical J, 1948, 27: 623–656
35 Kang S, Niu J M, Zhang Q, et al. State and transition in the process of grazing-driven degradation of *Leymus chinensis* grassland (in Chinese). Chin J Ecol, 2020, 39: 3147–3154 [康萨如拉, 牛建明, 张庆, 等. 羊草草原退化演替中的状态转变和可持续性. 生态学杂志, 2020, 39: 3147–3154]
36 Liu Z L, Wang W, Hao G Y, et al. Probes on the degeneration and recovery succession mechanisms of Inner Mongolia steppe (in Chinese). J Arid Land Resour Environ, 2002, 1: 84–91 [刘钟龄, 王炜, 郝敦元, 等. 内蒙古草原退化与恢复演替机理的探讨. 干旱区资源与环境, 2002, 1: 84–91]
37 Liu C. The mechanisms by grazing on grassland plant and soil spatial heterogeneity and their correlation (in Chinese). Doctor Dissertation. Changchun: Northeast Normal University, 2015 [刘晨. 放牧对草地植被、土壤空间异质性及其相互关系的调控机制. 博士学位论文. 长春: 东北师范大学, 2015]
38 Pan Q M, Yang Y H, Huang J H. Limiting factors of degraded grassland restoration in China and related basic scientific issues (in Chinese). Sci Found China, 2023, 37: 571–579 [潘庆民, 杨元合, 黄建辉. 我国退化草原恢复的限制因子及需要解决的基础科学问题. 中国科学基金, 2023, 37: 571–579]
39 Sun H Q. Studies on the degradation succession of *Kobresia pymaea* and *K. humilis* alpine meadow (in Chinese). Heilongjiang Anim Husbandry Veter Med, 2002, 1: 1–3 [孙海群. 小蒿草和矮蒿草高寒草甸退化演替研究. 黑龙江畜牧兽医, 2002, 1: 1–3]
40 Plue J, Aavik T, Cousins S A O, et al. Grazing networks promote plant functional connectivity among isolated grassland communities. Divers Distrib, 2018, 25: 102–115
41 McGranahan D A, Hovick T J, Elmore R D, et al. Moderate patchiness optimizes heterogeneity, stability, and beta diversity in mesic grassland. Ecol Evol, 2018, 8: 5008–5015
42 Oñatibia G R, Aguiar M R. Paddock size mediates the heterogeneity of grazing impacts on vegetation. Rangeland Ecol Manage, 2018, 71: 470–480
43 Shiyomi M, Takahashi S, Yoshimura J, et al. Spatial heterogeneity in a grassland community: Use of power law. Ecol Res, 2001, 16: 487–495
44 Gandini M L, Lara B D, Moreno L B, et al. Trends in fragmentation and connectivity of *Paspalum quadrifarium* grasslands in the Buenos Aires province, Argentina. PeerJ, 2019, 7: e6450
45 Wang Y Y, Pei W W, Xin Y, et al. Effects of grazing on water-use efficiency of grassland ecosystem in northern China (in Chinese). Grassl Turf, 2021, 41: 49–55 [王云英, 裴薇薇, 辛莹, 等. 放牧对中国北方草地生态系统水分利用效率的影响. 草原与草坪, 2021, 41: 49–55]
46 Kuang W H, Yan H M, Zhang S W, et al. Forage-livestock status in farms and ranches of ecological grass-animal husbandry construction and allocation model of grain-warp-feed in Hulunbuir Agricultural Reclamation Group (in Chinese). Chin Sci Bull, 2018, 63: 1711–1721 [匡文慧, 闫慧敏, 张树文, 等. 呼伦贝尔农垦集团草畜平衡状况与粮经饲配置模式. 科学通报, 2018, 63: 1711–1721]
47 Wang X, Liang C, Wang W. Balance between facilitation and competition determines spatial patterns in a plant population. Chin Sci Bull, 2014, 59:

1405–1415

48 Cáceres-Mago K, Llambí L D, Cáceres A. Positive community effects of nurse-plant shrubs along a tropical alpine elevation gradient: Are they linked with plant water relations? Plant Ecol, 2023, 224: 137–155

49 Wu J H, Zhang Q. The role of intransitive competition in species coexistence (in Chinese). Chin Sci Bull, 2022, 67: 2749–2761 [吴家昊, 张强. 非传递性竞争在物种共存中的作用. 科学通报, 2022, 67: 2749–2761]

50 Wang Z H, Wang Z W, Lv S J, et al. Effects of stocking rate on population density and spatial distribution of *Artimisia frigida* in desert steppe (in Chinese). Acta Ecol Sin, 2022, 42: 3420–3428 [王梓晗, 王忠武, 吕世杰, 等. 载畜率对荒漠草原冷蒿植物种群密度及其空间分布的影响. 生态学报, 2022, 42: 3420–3428]

51 Yin G M, Lv S J, Liu H M, et al. Effects of grazing intensity on the spatial distribution anisotropy of *S. breviflora* in desert steppe building populations (in Chinese). Chin J Grassl, 2016, 38: 71–77 [殷国梅, 吕世杰, 刘红梅, 等. 放牧强度对荒漠草原建群种短花针茅空间分布异向性的影响. 中国草地学报, 2016, 38: 71–77]

Summary for “中国北方草地植被空间异质性对放牧强度的不同响应规律”

Different responses of spatial heterogeneity of grassland vegetation to grazing intensity in northern China

Saruul Kang[1], Ruirui Yan[2], Hongbiao Zi[3], Yujin Zhao[4], Xia Zhang[1], Xiaoping Xin[2], Mengli Zhao[1] & Guodong Han[1*]

[1] *National Experimental Teaching Demonstration Center of Botany, Key Laboratory of Grassland Resources, Ministry of Education, College of Grassland Science, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010020, China*
[2] *Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China*
[3] *State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-Ecosystems, College of Pastoral Agricultural Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China*
[4] *State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*
* Corresponding author, E-mail: hanguodong@imau.edu.cn

The northern Chinese grasslands, serving as the cradle of traditional animal husbandry and pivotal ecological bulwarks, performing crucial ecological roles, including climate regulation, biodiversity conservation, hydrological replenishment, carbon sequestration, and amelioration of wind and sand erosion. The arid and semi-arid climatic conditions of the northern grasslands impose inherent limitations on their resilience to disturbances and their capacity for regulatory response. In recent decades, the escalating livestock load, compounded by the ramifications of global climate change, has precipitated varying levels of degradation, desertification, and salinization, thereby diminishing the ecosystemic functionality of these grasslands. The spatial heterogeneity of the grassland flora is a precursory indicator of grassland degradation and desertification. Consequently, the investigation of the spatial heterogeneity patterns of various grassland vegetation under the influence of long-term experimental grazing intensities is of paramount importance. Such research is instrumental in delineating the optimal grazing intensities for diverse grassland types, in the scientific delineation of grassland production and utilization paradigms, in the formulation of rehabilitation strategies for degraded grasslands, and in the enhancement of grassland ecosystem services. This, in turn, is essential for safeguarding the ecological security of China’s northern frontier.

The transformation of vegetation spatial patterns profoundly impacts the microclimatic conditions within plant community patches, affecting both biotic and abiotic processes. This study leverages a long-term controlled grazing experiment to investigate how varying grazing intensities influence the spatial configuration and response traits of four distinct types of grassland plant patches in northern China: desert steppe, typical steppe, meadow steppe, and alpine meadow. High-resolution drone imagery and advanced machine learning algorithms were employed for this analysis.

The findings reveal a two-tiered impact based on the type of grassland and the level of grazing intensity. At the species level, increased grazing intensity leads to the consistent dominance of perennial tufted grasses in desert steppes, along with an expansion of bare soil patches and enhanced connectivity between these two elements. In typical steppes, the formerly dominant *Leymus chinensis* patches wane in both dominance and connectivity, while perennial bunchgrass and subshrub patches increase in connectivity. Similarly, in meadow steppes, *Leymus chinensis* loses dominance, with degenerated forb patches gaining prominence and connectivity. In alpine meadows, *Stipa aliena* patches gradually cede dominance to *Kobresia humilis*, which also shows increased connectivity.

From a landscape perspective, desert steppe vegetation exhibits diminished spatial heterogeneity with increased grazing intensity. In contrast, typical steppe vegetation reaches peak spatial heterogeneity under light grazing. Meadow steppe vegetation heterogeneity tends to increase, while alpine meadow vegetation maintains relatively stable spatial heterogeneity regardless of grazing intensity. These observations suggest that different grassland types respond variably to grazing pressures under diverse climatic conditions.

This study underscores the efficacy of high-resolution drone remote sensing and machine learning technologies in assessing the impact of grazing intensity on grassland spatial heterogeneity. It also highlights the importance of a detailed plant patch classification system in understanding the pivotal role of grazing in reshaping vegetation spatial patterns. The insights gained contribute to a better understanding of the complex dynamics between grazing practices and grassland ecosystems, offering valuable information for developing sustainable grazing management strategies.

grassland in northern China, long-term continuous grazing, grazing intensity, spatial heterogeneity, patch connectivity, patchness

doi: 10.1360/TB-2024-0274