



草地学报

Acta Agrestia Sinica

ISSN 1007-0435, CN 11-3362/S

## 《草地学报》网络首发论文

题目：放牧对草地生态系统结构与功能影响的研究进展  
作者：刘玉祯, 赵新全, 董全民, 刘文昌, 杨晓霞, 俞旸, 张春平, 曹铨  
收稿日期：2022-12-21  
网络首发日期：2023-05-25  
引用格式：刘玉祯, 赵新全, 董全民, 刘文昌, 杨晓霞, 俞旸, 张春平, 曹铨. 放牧对草地生态系统结构与功能影响的研究进展[J/OL]. 草地学报.  
<https://kns.cnki.net/kcms2/detail/11.3362.S.20230524.1349.004.html>



**网络首发：**在编辑部工作流程中，稿件从录用到出版要经历录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿等阶段。录用定稿指内容已经确定，且通过同行评议、主编终审同意刊用的稿件。排版定稿指录用定稿按照期刊特定版式（包括网络呈现版式）排版后的稿件，可暂不确定出版年、卷、期和页码。整期汇编定稿指出版年、卷、期、页码均已确定的印刷或数字出版的整期汇编稿件。录用定稿网络首发稿件内容必须符合《出版管理条例》和《期刊出版管理规定》的有关规定；学术研究成果具有创新性、科学性和先进性，符合编辑部对刊文的录用要求，不存在学术不端行为及其他侵权行为；稿件内容应基本符合国家有关书刊编辑、出版的技术标准，正确使用和统一规范语言文字、符号、数字、外文字母、法定计量单位及地图标注等。为确保录用定稿网络首发的严肃性，录用定稿一经发布，不得修改论文题目、作者、机构名称和学术内容，只可基于编辑规范进行少量文字的修改。

**出版确认：**纸质期刊编辑部通过与《中国学术期刊（光盘版）》电子杂志社有限公司签约，在《中国学术期刊（网络版）》出版传播平台上创办与纸质期刊内容一致的网络版，以单篇或整期出版形式，在印刷出版之前刊发论文的录用定稿、排版定稿、整期汇编定稿。因为《中国学术期刊（网络版）》是国家新闻出版广电总局批准的网络连续型出版物（ISSN 2096-4188，CN 11-6037/Z），所以签约期刊的网络版上网络首发论文视为正式出版。

# 放牧对草地生态系统结构与功能影响的研究进展

刘玉祯<sup>1,2</sup>, 赵新全<sup>1,2</sup>, 董全民<sup>1,2\*</sup>, 刘文昌<sup>1</sup>, 杨晓霞<sup>1</sup>, 俞旻<sup>1</sup>, 张春平<sup>1</sup>, 曹铨<sup>1</sup>

(1.青海大学畜牧兽医科学院, 青海省高寒草地适应性管理重点实验室, 三江源区高寒草地生态教育部重点实验室, 青海 西宁 810016; 2.青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 青海 西宁 810018)

**摘要：**放牧是草地生态系统最主要的利用方式之一，不同的草地类型、放牧强度、放牧家畜种类、草地利用方式以及气候变化等因素均会影响草地生态系统结构与功能。深入揭示放牧活动及气候变化对草地生态系统的影响机制对其可持续发展具有重要意义。本文系统综述了放牧对草地生态系统结构与功能的影响机制，并对该领域几个重要研究方向进行了展望，未来相关研究需重点关注的问题包括：（1）提升放牧草地生态系统中的空间耦合分析；（2）注重草地生态系统多功能性研究；（3）完善全球变化背景下的放牧地多因素嵌套试验；（4）开展不同种类放牧家畜混牧试验；（5）规范草地生态试验方法。以期为草地生态系统的适应性管理和可持续发展提供理论参考依据。

**关键词：**放牧生态系统；生态系统结构；生态系统功能；文献计量

## Research Progress on the Effects of Grazing on Grassland Ecosystem Structure and Function

LIU Yu-zhen<sup>1,2</sup>, ZHAO Xin-quan<sup>1,2</sup>, DONG Quan-min<sup>1,2\*</sup>, LIU Wen-ting<sup>1</sup>, YANG Xiao-xia<sup>1</sup>, YU Yang<sup>1</sup>,  
ZHANG Chun-ping<sup>1</sup>, CAO Quan<sup>1</sup>

(1. Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai University, Qinghai Provincial Key Laboratory of Adaptive Management on Alpine Grassland, Key Laboratory of Alpine Grassland Ecosystem in the Three-River-Source (Qinghai University), Ministry of Education, Xining, Qinghai Province 810016, China; 2. State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture in the Three River Head Waters Region, Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810018, China)

收稿日期：2022-12-21；修回日期：2023-02-20

基金项目：高寒草地-家畜系统适应性管理技术平台（2021-ZJ-901）；国家自然科学基金项目（U20A2007）；国家重点研发计划项目（2021YFD1300504）资助

作者简介：刘玉祯（1996—），男，汉族，甘肃天祝人，博士研究生，主要从事草地资源与生态保护研究，E-mail: 1451547382@qq.com；\*通信作者 Author for correspondence, E-mail: qmdong@qhu.edu.cn

**Abstract:** Grazing is one of the most important uses of grassland ecosystems, and different grassland types, grazing intensities, herbivore assemblages, grassland use types and climate change all influence the structure and function of grassland ecosystems. It is very important to understand the mechanisms of grazing and climate change in grassland ecosystems for their sustainable development. This paper provides a systematic review of the mechanisms by which grazing affects the structure and function of grassland ecosystems, and provides an outlook on several important research directions in this area, with future research focusing on the following issues: (1) improve spatial coupling analysis in grazing grassland ecosystems; (2) focus on multifunctionality studies of grassland ecosystems; (3) improve multi-factorial nested experiments on rangelands in the context of global change; (4) conduct mixed grazing experiments with different herbivore assemblages; and (5) standardise methods of grassland ecological experiments. In order to provide a theoretical reference for the adaptive management and sustainable development of grassland ecosystems.

**Key words:** Grazing ecosystem; Ecosystem structure; Ecosystem function; Bibliometric analysis

草地生态系统作为陆地最大的生态系统之一，其面积约为全球陆地总面积的24%。我国草地分布广泛，其面积约为 $4.0 \times 10^6 \text{ km}^2$ ，占国土总面积的41%<sup>[1]</sup>。草地生态系统作为一个复杂的综合系统，由非生物因素、生产者、消费者与分解者构成，集生态、生产、生活功能为一体，肩负着生态系统安全屏障、草原文化传承以及牧区经济可持续发展等重要职责<sup>[2]</sup>。草地生态系统结构组成中，非生物因素主要由光照、温度、水分和养分构成；生产者则主要由草本植物构成；消费者组成复杂，主要由放牧家畜、啮齿动物、鸟类、植食性昆虫等初级消费者构成；分解者则由细菌、真菌等腐生性微生物、原生动物和腐生性土壤动物构成<sup>[3]</sup>。草地生态系统的生态功能主要指其地上、地下生态过程变化时所提供的功能，如水源涵养、气候调节、碳氮固持、养分循环、沙尘滞留及生物多样性维持等<sup>[3]</sup>；草地生态系统的生产功能主要是为不同系统提供各种消费资源，如提供畜牧业生产场地、草产品、畜产品、药材等，生产功能是我国畜牧业发展及牧区经济发展的重要支柱，但过度开发生产功能也是导致草地生态系统退化的主要原因之一；草地生态系统的生活功能则是生态功能与生产功能耦合后的综合体现，是“人居-草地-家畜-生态-文化”的有机载体，不但能够为牧区经济提供有效保障，也是草原文化传承的重要载体<sup>[4]</sup>。放牧作为草地生态系统最主要的利用方式之一，对其生态、社会及经济功能均有着重要的调节作用<sup>[5]</sup>。合理的草地利用方式能够有效提升草地生产力并维系其生态系统功能的稳定<sup>[6]</sup>。但近年来，由于气候变化以及人为过度干扰等因素，

导致我国草地生态系统发生明显退化。据相关统计，近30年来我国约有90%的草地发生了不同程度的退化，其中重度退化的草地占比甚至达到60%<sup>[7]</sup>。因此，如何在全球变化以及人为干扰背景下保障草地生态系统健康，并提高其利用效率是亟待解决的问题。

放牧主要通过采食、践踏以及排泄物返还等途径影响草地生态系统结构与功能（图1）<sup>[8-10]</sup>。放牧家畜的采食活动会直接影响草地生产力及其植被群落结构组成与稳定性；此外，也会导致植物群落生物量向地下分配，进而增加或降低土壤中根系分泌物含量（如酶、有机质以及多糖等），在改变土壤理化性质的同时也会间接影响土壤动物及微生物群落<sup>[11-14]</sup>。放牧家畜的践踏以及排泄物返还则能够直接改变土壤理化性质，并对土壤动物及微生物群落产生直接影响<sup>[10]</sup>。其中，践踏会显著改变土壤紧实度、土壤通气状况、氧化还原条件以及持水能力等<sup>[15]</sup>，而排泄物返还则能够明显增加土壤氮素可利用性，并加速土壤氮素循环<sup>[16]</sup>。这些变化在相互影响的同时，也会通过一定的耦合方式共同影响草地生态系统。目前已有的研究主要集中在放牧对各个子系统的影响，且研究结果会因放牧家畜组合、放牧强度、放牧制度以及草地类型等因素而异，所以放牧对草地生态系统结构与功能的具体影响机制尚不明晰。鉴于此，本研究基于放牧对草地生态系统结构与功能的影响进行综述，在查阅相关文献的基础上，详细梳理相关研究进展，提出未来重点研究方向，以期为实现草地适应性管理与可持续发展提供科学依据。

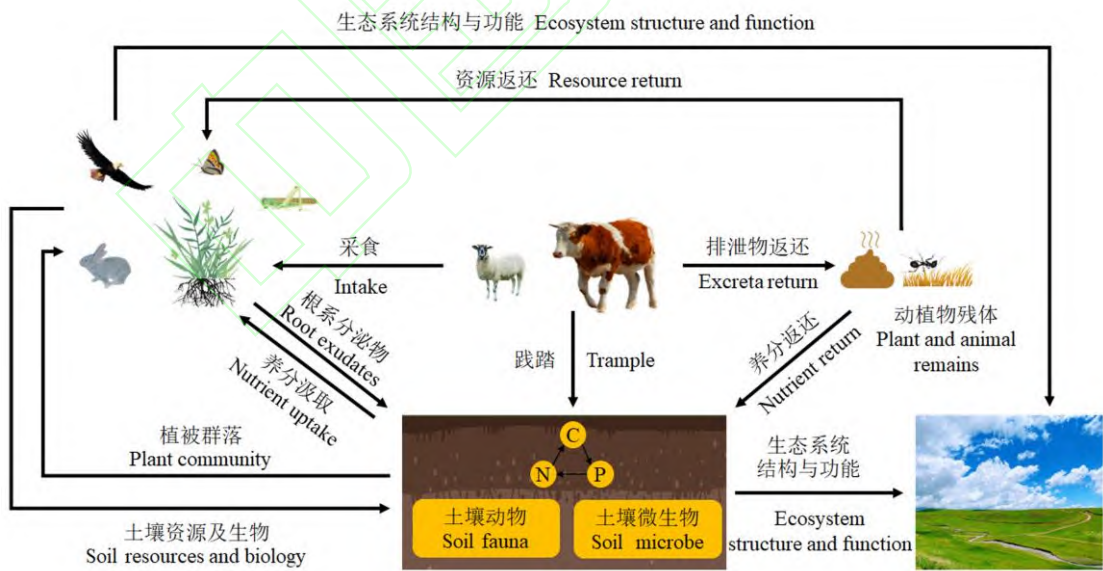


图1 放牧对草地生态系统结构与功能影响的主要途径

Fig. 1 Main pathways of grazing impact on grassland ecosystem structure and function

1 放牧对草地生态系统结构与功能影响研究的发展历史

回顾放牧对草地生态系统影响相关研究的进程，可依据研究时期将其大致划分为以下6

个阶段。第一阶段：1960—1970年间，放牧对草地生态系统结构与功能影响的研究主要集中在土壤关键养分含量、基础理化性质的变化以及草地植物群落的调查（植物区系、分布、生产力及群落组成）方面。但相关研究中，研究人员更多的是关注可食牧草及其生产力变化，且并未将土壤理化性质及外界环境因子的变化与草地生产力的变化系统的结合<sup>[17]</sup>。第二阶段：1970—1980年间，大多数研究依旧局限于放牧对草地植被群落以及土壤理化性质的单一影响，但随着放牧草地生产力优化假说的提出，研究人员们逐渐意识到需要将放牧草地系统视为功能系统进行研究，并开始注重影响功能系统变化的关键因子间的交互作用<sup>[18]</sup>。第三阶段：1980—1990年间，研究人员开始探讨放牧活动对草地生态系统植被、土壤及两者间交互过程的影响，并提出了草地生态系统的“中度干扰”假说，这一时期的大多研究均集中于放牧强度对草地生态系统的影响，且大多研究结果均验证了“中度干扰”假说的普适性，但对于荒漠草原等较为干旱、脆弱的草地生态系统而言，“中度干扰”假说的适用性依旧存在一定争议<sup>[19]</sup>。第四阶段：1990—2000年间，研究人员逐渐开始关注生态系统关键阈值的变化，如草地生态系统稳定状态的转移，并提出了草地动态状态转移模型、突变理论等<sup>[20-21]</sup>。第五阶段：2000—2010年间，研究人员的视角逐渐转移至地下并开始关注放牧活动对草地生态系统土壤养分循环、土壤动物群落特征、土壤微生物群落特征以及土壤种子库特征等的影响。此外，也开始关注地上、地下生态过程的协同变化<sup>[22-25]</sup>。第六阶段：2010年以后，研究人员的关注点逐渐转移至气候变化关键因子与放牧的多因子交互作用对草地生态系统的影响，如增温、增雨、氮沉降等因子与放牧的交互作用<sup>[26-27]</sup>。此外，也开始关注跨营养级间的交互作用，并提出了基于适度放牧的多样化家畜放牧理论<sup>[28]</sup>（图2）。



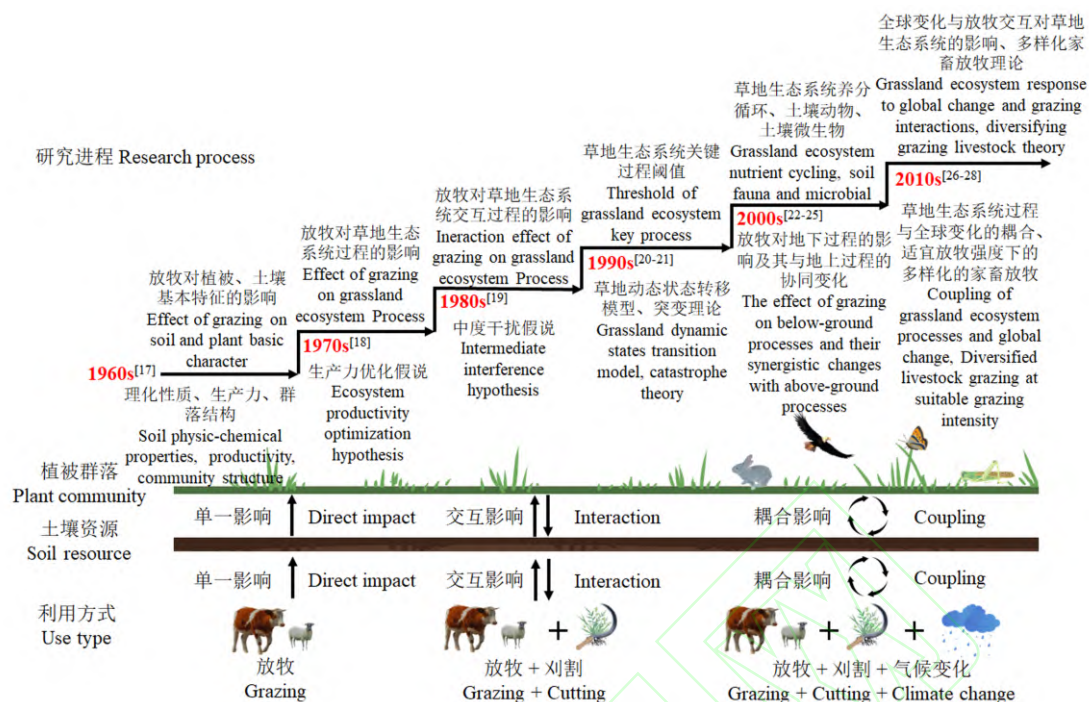


图2 放牧对草地生态系统结构与功能影响的研究阶段概述

Fig. 2 Overview of different research stages for the influence of grazing on grassland ecosystem structure and function

## 2 放牧对草地生态系统结构与功能的影响

近 40 年来，相关学者基于放牧对草地生态系统结构与功能的影响进行了大量研究。本研究以目前常用的学术期刊数据库中国知网（China national knowledge infrastructure, CNKI）和 ISI Web of Science 核心合集为基础，为保证检索的全面性，首先分别以“放牧”和“草地”以及“grazing”和“grassland”为主题词进行检索，随后筛选有关放牧对草地生态系统结构与功能影响的文献。剔除综述以及不相关文献后，共筛选出 1960 年 1 月 1 日至 2022 年 12 月 31 日间关于放牧对草地生态系统结构与功能影响的相关中英文文献 15 278 篇，其中中文文献为 4 650 篇，英文文献为 10 628 篇（中国学者发表 1 899 篇）。按全球每年发文量统计，放牧对草地生态系统结构与功能影响的研究论文呈现出快速增长的趋势，且中国学者发表的研究论文数量增加明显（图 3）。

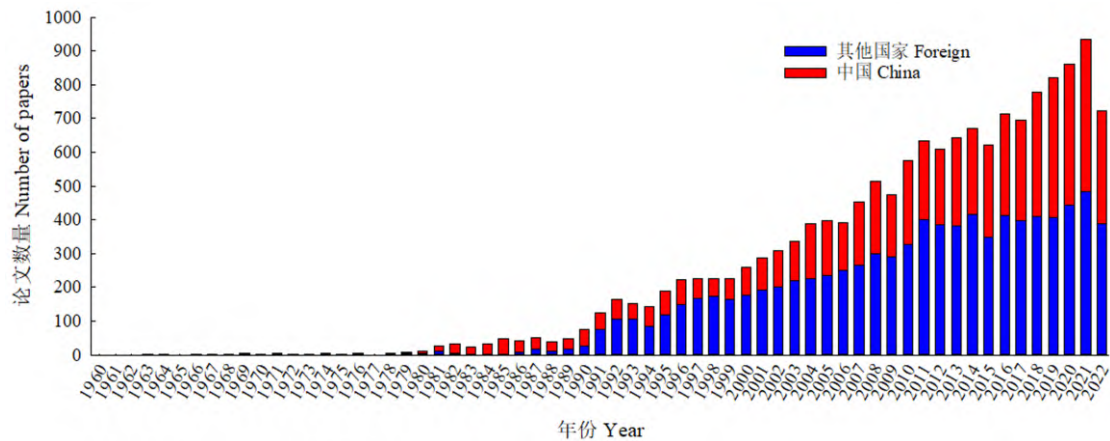


图3 放牧对草地生态系统结构与功能影响的文章发表数

Fig. 3 Number of articles published on the effects of grazing on grassland ecosystem structure and function

以关键词为核心进行分析时发现,不同阶段草地的生产力及其群落结构特征一直是研究核心(图4 a)。自1980年开始,研究人员已经开始关注全球变化因子(如:增温、增雨、增氮)与放牧对草地生态系统的共同影响;自1990年以后,放牧对草地生态系统结构与功能影响的研究进入快速发展阶段,研究内容呈现出多元化,相关研究主要涉及放牧引起的植物群落特征变化、土壤理化特征变化、土壤微生物及土壤动物群落特征变化。此外,也开始关注放牧活动对草地生产力特征、养分循环特征以及碳固持能力影响的研究(图4a)。此外,相关研究也考虑了放牧强度、放牧制度、放牧家畜组合以及放牧与其他因子的交互作用对草地生态系统结构与功能的影响。其中,以放牧强度为主的研究数量较多,其次为放牧制度的相关研究,而关于放牧家畜组合的相关研究占比最小(图4 b)。

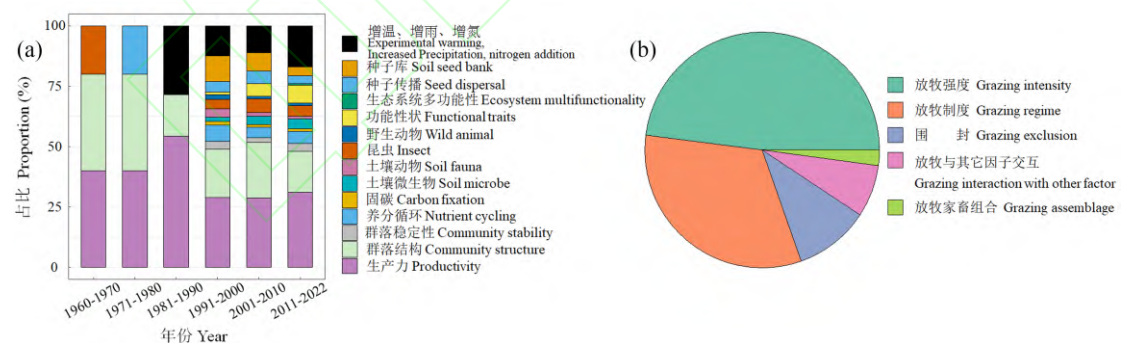


图4 放牧对草地生态系统结构与功能影响的不同关键词相关文章发表数 (a) 及不同放牧处理占比 (b)

Fig. 4 Number of articles published with different keywords related to the effects of grazing on grassland ecosystem structure and function (a) and percentage of different grazing treatments (b)

## 2.1 放牧对草地生态系统结构的影响

植物作为草地生态系统结构的基础以及被家畜放牧活动直接影响的组分,其特征变化一直是放牧生态学的研究热点。自1990年以来,相关研究人员评估了不同草地类型下不同放牧强度对草地植被群落组成及多样性的影响,极大地提升了我们对放牧状态下草地生态系统

的认知。大量相关研究均发现,不论何种草地类型,过度放牧均会对植被多样性及生产力产生显著的负面影响<sup>[29-30]</sup>;而适度放牧(中度干扰)则能够有效维持甚至改善草地生态系统的植被多样性<sup>[31-32]</sup>。然而,Gao等<sup>[33]</sup>通过研究发现,对于高寒草甸等较为湿润的草地生态系统,中等强度放牧时其多样性最高;对于荒漠草原等较为干旱的草地生态系统,随着放牧强度的递增物种多样性下降明显。因此,关于中度干扰理论是否完全适用于草地生态系统依旧存在一定的争议。此外,有关草地植物群落的研究大多局限于优势种,而草地植物群落中的关键种也在草地生态系统结构与功能中扮演着重要的角色。董全民等<sup>[34]</sup>研究发现,中等放牧条件下,不同放牧方式会导致青藏高原高寒草甸植物群落的关键种发生明显演替,且相较于单纯增加草地植物群落的多样性,通过关键种建立植物群落间的有效关联是提高高寒草地管理水平的另一关键途径。与此同时,研究人员们也逐渐将视角转移至植物功能性状对放牧的响应,并发现植物功能性状与植物功能以及草地生态系统的稳定性密切相关<sup>[35]</sup>。但目前有关植物功能性状的研究主要集中在叶片功能性状及其群落的加权性状上,其前瞻性较为滞后,若能将根系性状与叶性状有机的结合,以整株植物为出发点并结合分子方面的研究将会成为放牧条件下植物功能性状研究的重要途径<sup>[36]</sup>。

放牧也对草地植被的地下生物量以及土壤微生物和土壤动物产生了显著的影响<sup>[37-38]</sup>。崔猛等<sup>[39]</sup>研究发现,相较于牛、羊单独放牧,混合放牧能够显著促进植被生物量向地下分配。许宏斌等<sup>[40]</sup>研究发现,轻度放牧时,羊草草甸植被地下生物量最低。因此,放牧对草地地下生物量的影响依旧会因草地类型、放牧强度以及家畜种类而异。自2000年以后,随着高通量测序技术的快速发展,越来越多的研究人员开始关注放牧对土壤微生物及土壤动物的影响<sup>[41-42]</sup>。微生物及土壤动物的群落变化依旧与草地类型、放牧强度以及家畜种类密切相关<sup>[43-46]</sup>。随着对土壤微生物研究的深入,研究人员们逐渐发现微生物的相关功能基因是草地生态系统元素循环的重要桥梁<sup>[47]</sup>,且发现放牧会促进草地生态系统氮矿化和硝化基因的表达,这对于草地生态系统的碳、氮循环有着重要的意义,微生物在草地生态系统中的重要作用也得到了广泛认可。而关于土壤动物群落对放牧响应的相关研究较少,因此,未来需要着重关注并探讨在放牧条件下土壤动物的群落变化及其在草地生态系统中扮演的角色。

放牧也会影响草地生态系统中昆虫以及野生动物的分布,但关于二者的相关研究较为匮乏。我国关于放牧生态系统中昆虫的研究主要集中在草地蝗虫和草原毛虫<sup>[48-49]</sup>,而有关放牧活动对野生动物群落影响的相关研究却鲜有报道,这与放牧试验的空间尺度大小密切相关。Cease等<sup>[50]</sup>研究发现,家畜的过度放牧会显著降低内蒙古草原的植被氮含量,进而促进蝗灾的爆发。Zhong等人<sup>[51]</sup>也研究发现,东北松嫩草原上绵羊放牧强度与蝗虫之间存在显著的正向交互作用。此外,也有相关研究表明大型食草动物会改变植被群落结构的时空异质性,进而影响昆虫的多样性<sup>[52]</sup>。潘多峰等<sup>[49]</sup>研究发现,高寒草地中放牧家畜、高原鼠兔以及草原毛虫三者间存在着明显的互作关系。近年来,随着野外定点监测技术的逐渐成熟,研究人员们开始关注全球变化因子(如降水)等与放牧、草地类型的多因子交互作用共同影响昆虫群落



[53]。综上所述,合理的草地管理措施能够有效保障草地的生产力及结构稳定性,因此,草地管理人员需因地制宜,综合考虑不同草地类型、草地植被群落结构特征、草地微生物群落特征、土壤动物群落特征以及昆虫和全球变化因子等采取不同的管理措施,从而进一步提升草地生态系统管理水平。

## 2.2 放牧对草地生态系统功能的影响

草地生产力是衡量草地生态系统功能的重要指标。诸多研究表明,全年连续放牧会显著降低草地地上、地下生物量及其净初级生产力,且其降低作用会随着放牧强度的增加愈发显著<sup>[54-56]</sup>。李勤奋等<sup>[57]</sup>研究发现,相较于连续放牧,轮牧可以显著提高草地的地上、地下生物量及净初级生产力。诸多证据均表明放牧对草地生产力有着显著的影响,而生产力的变化则与碳、氮、磷等养分的循环密切相关,碳、氮、磷等养分循环决定了草地植被群落的组成、生产力及多样性等<sup>[58]</sup>。放牧家畜会通过采食植被、践踏以及粪便返还途径影响养分循环,也会通过影响微生物相关功能基因的表达影响养分循环。对于土壤氮素而言,Bai等<sup>[59]</sup>通过研究发现,长期放牧会增加植被的氮储量并降低碳氮比,这说明放牧显著促进了氮素的循环;Shan等人<sup>[60]</sup>研究发现,放牧强度会显著影响氮的净矿化速率,且有着显著的季节依赖性,并发现中高强度的放牧会减缓氮素的循环速率;Liu等<sup>[61]</sup>的研究发现,中等放牧强度下放牧家畜的排泄物返还途径能够显著促进氮素的循环。对于土壤磷素而言,相关研究较少,由于全磷主要来源于磷的矿化、生物迁出及淋溶作用,所以大多研究均集中于土壤速效磷,刘玉祯等<sup>[62]</sup>通过一项全球性的Meta分析发现,相较于土壤氮素而言,土壤磷素也是草地植被生长的限制性因子;对于土壤碳素而言,相关研究主要集中在草地的固碳功能,Wang等<sup>[63]</sup>研究发现,对于中国的草地生态系统而言,放牧会显著降低土壤有机碳含量,但也有研究表明,对于典型草原以及高寒草甸而言,适度放牧会显著增加土壤有机碳的含量<sup>[64-65]</sup>。由此可见,由于测定方法的局限性以及普遍存在的空间异质性,放牧对草地生态系统的地下碳储量的具体影响依旧不明晰。

## 2.3 放牧家畜组合在草地生态系统中扮演的角色

放牧是草地最主要的利用方式之一,明确草地植被与放牧家畜间的相互作用对于理解草地生态系统的变化过程具有重要意义。放牧家畜主要通过采食、践踏以及排泄物返还影响草地植被群落以及土壤的变化,进而调控草地生态系统功能。目前大多数的研究主要探讨单一畜种放牧对草地生态系统过程的影响,而有关家畜混合放牧对草地生态系统影响的研究较少。由于放牧家畜偏食性的存在,放牧家畜会优先采食喜食牧草,因此,不同的放牧家畜组合必定会对草地生态系统产生不同的影响,且由于家畜混牧时耦合效应的存在,也会迫使家畜改变采食食谱<sup>[49]</sup>。因此,明确放牧家畜单独及混牧时的采食选择以及摄入量,降低家畜的选择性采食频率,将会对草地管理水平的提升大有裨益。Wang等<sup>[66]</sup>通过研究发现,较高的物种丰富度会显著提升家畜采食物种的转换频率,增加家畜的觅食成本,进而降低放牧家畜的偏

食性。此外，斑块间植被的异质性也会导致家畜被动降低偏食性<sup>[67]</sup>。上述证据表明，草地生态系统植被的多样性与放牧家畜的偏食性有着明显的负相关关系。因此，在未来的草地管理中，提升草地植被的多样性以及考虑不同放牧家畜组合十分有必要。

## 2.4 气候变化在放牧草地生态系统中扮演的角色

近年来，全球变化对陆地生态系统的影响愈发显著，而草地生态系统作为气候变化的“指示器”响应更为明显<sup>[2]</sup>。对于植物个体而言，全球变暖会对其产生显著影响，例如  $C_3$  及  $C_4$  植物会对全球变暖产生不对称的响应，改变其光合作用，进而影响植物的碳积累<sup>[68]</sup>。除了光合作用的改变，植物的呼吸作用也是决定植物与生态系统碳交换的关键因子，因此，在研究全球变暖背景下的碳循环时有必要考虑植物叶片呼吸作用的热适应性<sup>[69]</sup>。全球变暖也会明显改变植被的物候，进而在一定程度上影响草地植被群落变化以及家畜的采食。此外，氮沉降也是受气候变化影响较为显著的指标之一。增温主要通过改变水分的可用性介导植被群落的变化<sup>[70]</sup>，而氮添加则主要通过改变植被功能性状等间接影响植被群落的变化<sup>[71]</sup>。全球变暖也会影响植被生长速率与生物量的积累<sup>[72]</sup>，Lin 等<sup>[73]</sup>通过研究发现，变暖会显著增加植被的生物量，且木本植物的增加效应显著高于草本植物。植被群落稳定性也是衡量生态系统功能的关键指标之一，Xu 等<sup>[74]</sup>通过研究发现，植物群落的时间稳定性会明显受到可利用氮及可利用水分的调节。此外，土壤微生物也会受到气候变暖的明显影响，Zhang 等<sup>[75]</sup>通过研究发现，降水、增温以及氮添加的耦合作用调控着土壤微生物的变化，且水分是微生物变化的主要调控因子，只有水分充足时，氮添加和变暖才会对土壤微生物产生积极影响。对于土壤动物而言，降水会显著提高螨虫类的丰度<sup>[76]</sup>，而施氮则会显著降低线虫类的丰度<sup>[77]</sup>。对于昆虫而言，其作为变温动物对气候变暖的响应也极为明显，由于植物与昆虫关系密切，气候变暖下植被群落的改变也会显著改变昆虫群落。Zhu 等<sup>[78]</sup>研究表明，气候变暖背景下植被群落的多样性与昆虫群落的多样性呈现出显著的正相关关系。综上所述，气候变暖以及氮沉降等全球变化因子也在放牧草地生态系统中扮演着重要的角色，因此，有必要在将来的研究中考虑全球变化的关键因子与放牧的多因子交互作用对草地生态系统功能的影响。

## 3 问题及展望

在过去的几十年中，草地放牧生态学发展迅速，我国在相关领域的科研论文数量也越来越多，在草地生态系统碳循环、草地群落稳定性的生态化学计量机制、多样化家畜放牧理论等方面均做出了重要贡献。尽管如此，我国放牧草地相关研究依旧面临着以下问题（图 5）。

### 3.1 空间耦合分析匮乏

目前，大多研究主要集中于地上、地下某单一系统或局部空间尺度下。放牧试验的核心意义在于能否将放牧试验尺度（小尺度）下发现的规律作为普适性规律，进而推广到生态系统管理尺度中（大尺度），以保障生态系统的可持续发展。因此，未来研究中，随着研究尺度的变化，我们需要更加注重地上、地下的联系，并将其与空间尺度相结合<sup>[79-80]</sup>。

### 3.2 草地生态系统多功能性研究匮乏

草地生态系统作为一个多因子耦合的调控系统,其变化受多因素的共同调控。如若仅根据生产力或多样性指数等单一指标的优劣制定草地管理策略,可能会在无意间降低其他生态系统功能,而草地生态系统多功能性作为一个能够综合衡量生态系统功能的指标则能够有效缓解上述矛盾,将会在未来的研究中逐渐受到重视<sup>[81]</sup>。

### 3.3 多因素嵌套试验匮乏

目前,大多研究主要集中于增温、降水及氮添加等单一全球变化因子与放牧的交互作用对草地生态系统的影响。然而,这些变化的影响并非独立发生,而是同时发生进而通过其耦合作用影响草地生态系统。因此,在全球变化背景下,提取全球变化的关键因子设计嵌套试验将会是未来研究的主流方向,有助于探讨气候变化背景下放牧等多因素对草地生态系统的影响机制<sup>[82]</sup>。

### 3.4 多样化的放牧家畜组合试验匮乏

目前,大多研究主要集中单一放牧家畜对草地生态系统的影响,而不同放牧家畜会对草地生态系统产生不同影响。因此,考虑放牧家畜之间的耦合效应,探讨不同放牧家畜组合(尤其是牛、羊混牧)对草地生态系统的影响,将对草地管理水平的提升大有裨益<sup>[83]</sup>。

### 3.5 缺乏准确且规范的研究手段

准确的试验方法及规范的试验操作是验证猜想的重要工具,就目前情况而言,我们依旧缺乏相对准确且统一的试验方法或标准,这在一定程度上阻碍了准确数据的获取,从而无法在小样本试验中获得可靠的结论<sup>[17]</sup>。

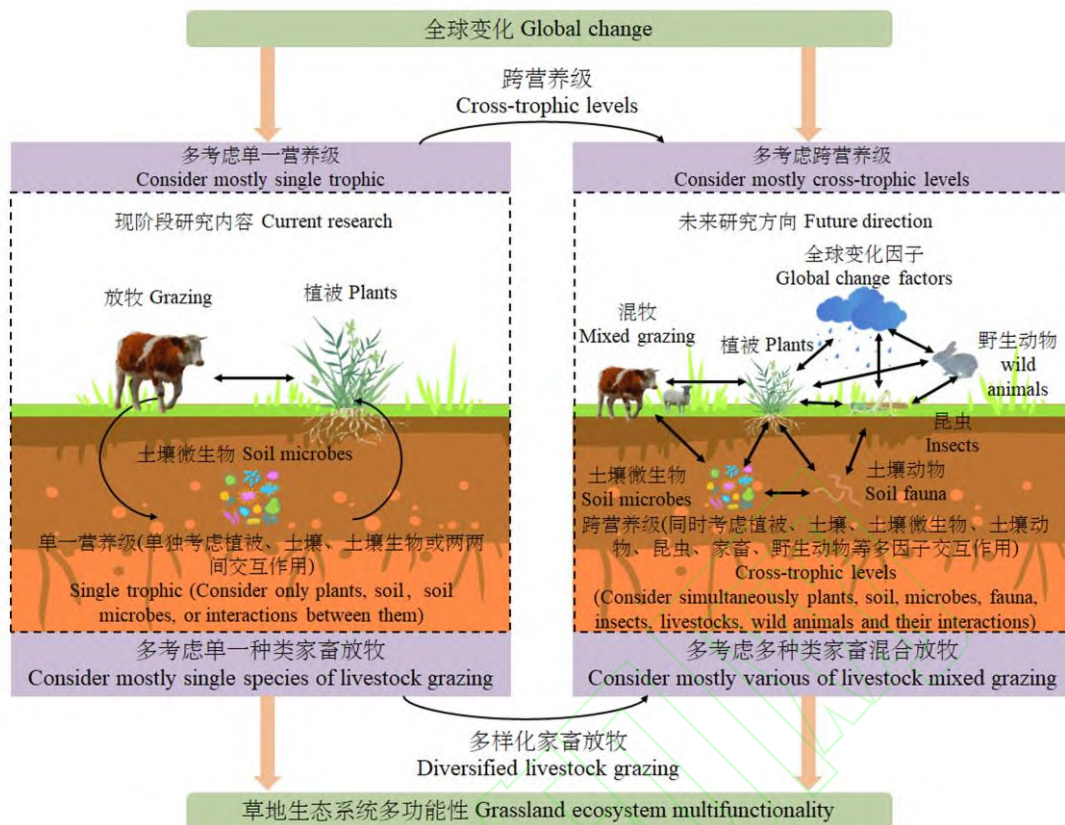


图5 放牧对草地生态系统功能影响的研究趋势

Fig. 5 Research trends on the effects of grazing on grassland ecosystem functions



## 参考文献 References:

- [1] 李建东,方精云. 中国草地生态保障与粮食安全战略研究(第三卷)[M]. 北京:科学出版社,2017:1-62
- [2] 刘兴元,龙瑞军,尚占环. 青藏高原高寒草地生态系统服务功能的互作机制[J]. 生态学报,2012,32(24):7688-7697
- [3] 白永飞,赵玉金,王扬,等. 中国北方草地生态系统服务评估和功能分区助力生态安全屏障建设[J]. 中国科学院院刊,2020,35(6):675-689
- [4] 李通,崔丽珍,朱佳佩,等. 草地生态系统多功能性与可持续发展目标的实现[J]. 自然杂志,2021,43(2):149-156
- [5] ASNER G P,ELMORE A J,OLANDER L P,et al. Grazing systems, ecosystem responses, and global change[J]. *Annual Review of Environment & Resources*,2004,29(1):261-299
- [6] 张扬建,朱军涛,沈若楠,等. 放牧对草地生态系统影响的研究进展[J]. 植物生态学报,2020,44(5):553-564
- [7] 周宸宇,杨晓渊,邵新庆,等. 不同退化程度高寒草甸植物物种多样性与生态系统多功能性关系[J]. 草地学报,2022,30(12):3410-3422
- [8] LIU N,KAN H M,YANG G M,et al. Changes in plant, soil, and microbes in a typical steppe from simulated grazing: explaining potential change in soil C[J]. *Ecological Monographs*,2015,85(2):269-286
- [9] MCNAUGHTON S J,BANYIKWA F F,MCNAUGHTON M M. Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers[J]. *Science*,1998,278(5344):1798-1800
- [10] YANG Y F,WU L W,LIN Q Y,et al. Responses of the functional structure of soil microbial community to livestock grazing in the Tibetan alpine grassland[J]. *Global Change Biology*,2013,19(2):637-648
- [11] MUELLER P,GRANSE D,NOLTE S,et al. Top-down control of carbon sequestration: grazing affects microbial structure and function in salt marsh soils[J]. *Ecological Applications*,2017,27(5):1435-1450
- [12] BARDGETT R D,WARDLE D A,YEATES G W. Linking above-ground and below-ground interactions: How plant responses to foliar herbivory influence soil organisms[J]. *Soil Biology & Biochemistry*,1998,30(14):1867-1878
- [13] HAMILTON E W,FRANK D A. Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from a grazing tolerant grass[J]. *Ecology*,2001,82(9):2397-2402
- [14] 贾涛涛,廖李容,王杰,等. 基于Meta分析的放牧对黄土高原草地生态系统的影响[J]. 草地学报,2022,30(10):2772-2781
- [15] KAUFFMAN J B,THORPE A S,BROOKSHIRE E. Livestock exclusion and belowground ecosystem responses in riparian meadows of eastern Oregon[J]. *Ecological Applications*,2004,14(6):1671-1679
- [16] KOHLER F,HAMELIN J,GILLET F G,et al. Soil microbial community changes in wooded mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing[J]. *Plant and Soil*,2005,278(1):327-340
- [17] WANG D L,WANG L,LIU J S,et al. Grassland ecology in China: perspectives and challenges[J]. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*,2018,5(1):24-43
- [18] MCINTIRE C D,COLBY J A. A Hierarchical Model of Lotic Ecosystems[J]. *Ecological Monographs*,1978,48(2):167-190
- [19] MCNAUGHTON S J. Ecology of a grazing ecosystem:The Serengeti[J]. *Ecological Monographs*,1985,55(3):259-294
- [20] AUGUSTINE D J,FRELICH L E,JORDAN P A. Evidence for two alternate stable states in an ungulate grazing system[J]. *Ecological Applications*,1998,8(4):1260-1269
- [21] MILCHUNAS D G,LAUENROTH W K. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments[J]. *Ecological Monographs*,1993,63(4):327-366
- [22] NIKLAUS P A,ALPHEI J,KAMPICHLER C,et al. Interactive effects of plant species diversity and elevated CO<sub>2</sub> on soil biota and nutrient cycling[J]. *Ecology*,2007,88(12):3153-3163
- [23] BAKONYI G,NAGY P. Temperature-and moisture-induced changes in the structure of the nematode fauna of a semiarid grassland-patterns and mechanisms[J]. *Global Change Biology*,2010,6(6):697-707
- [24] COLE L,STANDDON P L,SLEEP D,et al. Soil animals influence microbial abundance, but not plant-microbial competition for soil organic nitrogen[J]. *Functional Ecology*,2004,18(5):631-640

- [25] AKINOLA M O, BUCKLAND T S M. Soil seed bank of an upland calcareous grassland after 6 years of climate and management manipulations[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1998, 35(4): 544-552
- [26] LI J J, HUANG Y, XU F W, et al. Responses of growing-season soil respiration to water and nitrogen addition as affected by grazing intensity[J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(7): 1890-1901
- [27] WANG C L, ZHANG R, VILONEN L, et al. Grazing and nitrogen addition restructure the spatial heterogeneity of soil microbial community structure and enzymatic activities[J]. *Functional Ecology*, 2021, 35(12): 2763-2777
- [28] 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[J]. *科学通报*, 2021, 66(30): 3791-3798
- [29] 杨殿林, 韩国栋, 胡跃高, 等. 放牧对贝加尔针茅草原群落植物多样性和生产力的影响[J]. *生态学报*, 2006(12): 1470-1475
- [30] YAN R R, XIN X P, YAN Y C, et al. Impacts of differing grazing rates on canopy structure and species composition in hulanber meadow steppe[J]. *Rangeland Ecology & Management*, 2015, 68(1): 54-64
- [31] LI W, WU G L, ZHANG G F, et al. The maintenance of offspring diversity in response to land use: sexual and asexual recruitment in an alpine meadow on the Tibetan Plateau[J]. *Nordic Journal of Botany*, 2011, 29(1): 81-86
- [32] PENG J T, LIANG C Z, NIU Y M, et al. Moderate grazing promotes genetic diversity of *Stipa* species in the Inner Mongolian steppe[J]. *Landscape Ecology*, 2015, 30(9): 1783-1794
- [33] GAO J J, CARMEL Y. Can the intermediate disturbance hypothesis explain grazing-diversity relations at a global scale?[J]. *Oikos*, 2020, 129(4): 493-502
- [34] 刘玉祯, 孙彩彩, 刘文亨, 等. 高寒草地植物群落关键种对不同放牧家畜组合放牧的响应[J]. *生态学报*, 2022, 42(18): 7529-7540
- [35] WILSON P J, THOMPSON K, HODGSON J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. *New Phytologist*, 2010, 143(1): 155-162
- [36] 王晓芳, 马红彬, 刘杰, 等. 放牧对草原植物功能性状影响研究进展[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(2): 569-576
- [37] WANG D L, DU J, ZHANG B T, et al. Grazing intensity and phenotypic plasticity in the clonal grass *Leymus chinensis*[J]. *Rangeland Ecology & Management*, 2017, 70(6): 740-747
- [38] BAI W M, FANG Y, ZHOU M, et al. Heavily intensified grazing reduces root production in an Inner Mongolia temperate steppe[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2015, 1(200): 143-150
- [39] 崔猛, 冯媛媛, 王新宇, 等. 不同放牧方式对松嫩草地地下、地上生物量及其分配比例的影响[J]. *东北师大学报(自然科学版)*, 2021, 53(4): 144-150
- [40] 许宏斌, 辛晓平, 宝音陶格涛, 等. 放牧对呼伦贝尔羊草草甸草原生物量分布的影响[J]. *草地学报*, 2020, 28(3): 768-774
- [41] MA L, GUO C, LU X, et al. Soil moisture and land use are major determinants of soil microbial community composition and biomass at a regional scale in northeastern China[J]. *Biogeosciences*, 2015, 12(8): 2585-2596
- [42] 吴东辉, 尹文英, 卜照义. 松嫩草原中度退化草地不同植被恢复方式下土壤线虫的群落特征[J]. *生态学报*, 2008, 28(1): 1-12
- [43] 王永宏, 田黎明, 艾鹭, 等. 短期牦牛放牧对青藏高原高寒草地土壤真菌群落的影响[J]. *草业学报*, 2022, 31(10): 41-52
- [44] 郑佳华, 赵萌莉, 王琪, 等. 放牧和刈割对大针茅草原土壤微生物群落结构及多样性的影响[J]. *生态学报*, 2022, 42(12): 4998-5008
- [45] 赵熠. 不同放牧强度对短花针茅荒漠草原土壤线虫群落组成及多样性的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2021: 1-42
- [46] 王亚东. 放牧家畜类型和强度对内蒙古典型草原地表节肢动物群落的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2021: 1-36
- [47] QI Q, ZHAO M X, WANG S P, et al. The biogeographic pattern of microbial functional genes along an altitudinal gradient of the Tibetan Pasture[J]. *Frontiers in Microbiology*, 2017, 13(8): 976
- [48] 胡靖, 钱秀娟, 刘长仲. 放牧模式对高山草地蝗虫群落生物多样性的影响及其作用机制[J]. *植物保护学报*, 2021, 48(1): 212-220
- [49] 潘多锋. 青藏高原高寒草甸草食动物间的相互作用关系及机制[D]. 长春: 东北师范大学, 2019: 26-53
- [50] ARIANNE J C, JAMES J E, COLLEEN F F, et al. Heavy Livestock Grazing Promotes Locust Outbreaks by Lowering Plant Nitrogen Content[J]. *Science*, 2012, 335(6067): 467-469
- [51] ZHONG Z W, WANG D L, ZHU H, et al. Positive interactions between large herbivores and grasshoppers, and their consequences for grassland plant diversity[J]. *Ecology*, 2016, 95(4): 1055-1064

- [52] ZHU H,WANG D L,WANG L,et al. The effects of large herbivore grazing on meadow steppe plant and insect diversity[J]. *Journal of Applied Ecology*,2012,49(5):1075-1083
- [53] ZHU H,QU Y K,ZHANG D,et al. Impacts of grazing intensity and increased precipitation on a grasshopper assemblage (Orthoptera: Acrididae) in a meadow steppe[J]. *Ecological Entomology*,2017,42(4):458-468
- [54] LI W H,ZHAN S X,LAN Z C,et al. Scale-dependent patterns and mechanisms of grazing-induced biodiversity loss: evidence from a field manipulation experiment in semiarid steppe[J]. *Landscape Ecology*,2015,30(9):1751-1765
- [55] 姚国征,高永,杨婷婷,等. 放牧对小针茅荒漠草原枯落物及植被生产力的影响[J]. *干旱区资源与环境*,2016,30(10):93-97
- [56] YAN L,ZHOU G S,ZHANG F. Effects of Different Grazing Intensities on Grassland Production in China: A Meta-Analysis[J]. *Plos One*,2013,8(12):e81446
- [57] 李勤奋,韩国栋,卫智军,等. 放牧制度对短花针茅草原植物群落的影响[J]. *农业现代化研究*,2002,89(3):192-196
- [58] SCHIMEL J P,BENNETT J. Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm[J]. *Ecology*,2004,85(3):591-602
- [59] BAI Y F,WU J G,CLARK M C,et al. Grazing alters ecosystem functioning and C:N:P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient[J]. *Journal of Applied Ecology*,2012,49(6):1204-1215
- [60] SHAN Y M,CHEN D M,GUAN X X,et al. Seasonally dependent impacts of grazing on soil nitrogen mineralization and linkages to ecosystem functioning in Inner Mongolia grassland[J]. *Soil Biology and Biochemistry*,2011,43(9):1943-1954
- [61] LIU C,WANG L,SONG X X,et al. Towards a mechanistic understanding of the effect that different species of large grazers have on grassland soil N availability[J]. *Journal of Ecology*,2017,106(1):357-366
- [62] 刘玉祯,刘文亭,杨晓霞,等. 放牧对全球草地生态系统碳氮磷化学计量特征影响的Meta分析[J]. *应用生态学报*,2022,33(5):1251-1259
- [63] WANG S P,ANDREAS W,ZHANG Z C,et al. Management and land use change effects on soil carbon in northern China's grasslands: a synthesis[J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*,2011,142(3-4):329-340
- [64] LI C L,HAO X Y,ZHAO M L,et al. Influence of historic sheep grazing on vegetation and soil properties of a Desert Steppe in Inner Mongolia[J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*,2008,128(2):109-116
- [65] WANG J L,LIU Y Z,CAO W X,et al. Effects of grazing exclusion on soil respiration components in an alpine meadow on the north-eastern Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Catena*,2020,194(7):104750
- [66] WANG L,WANG D L,HE Z B,et al. Mechanisms linking plant species richness to foraging of a large herbivore[J]. *Journal of Applied Ecology*,2010,47(4):868-875
- [67] WANG L,WANG D L,BAI Y G,et al. Spatially complex neighboring relationships among grassland plant species as an effective mechanism of defense against herbivory[J]. *Oecologia*,2010,164(1):193-200
- [68] NIU S L,LI Z X,XIA J Y,et al. Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China[J]. *Environmental & Experimental Botany*,2008,63(1-3):91-101
- [69] CHI Y G,XU M,SHEN R C,et al. Acclimation of Foliar Respiration and Photosynthesis in Response to Experimental Warming in a Temperate Steppe in Northern China[J]. *Plos One*,2013,8(2):e56482
- [70] YANG H J,WU M G,LIU W X,et al. Community structure and composition in response to climate change in a temperate steppe[J]. *Global Change Biology*,2015,17(1):452-465
- [71] YANG H J,LI Y,WU M Y,et al. Plant community responses to nitrogen addition and increased precipitation: the importance of water availability and species traits[J]. *Global Change Biology*,2011,17(9):2936-2944
- [72] BAI W M,WANG Z W,CHEN Q S,et al. Spatial and temporal effects of nitrogen addition on root life span of *Leymus chinensis* in a typical steppe of Inner Mongolia[J]. *Functional Ecology*,2008,22(4):583-591
- [73] LIN D L,XIA J Y,WAN S Q. Climate warming and biomass accumulation of terrestrial plants: A meta-analysis[J]. *New Phytologist*,2010,188(1):187-198
- [74] XU Z W,REN H Y,LI M H,et al. Environmental changes drive the temporal stability of semi-arid natural grasslands through altering species asynchrony[J]. *Journal of Ecology*,2015,103(5):1308-1316

- [75] ZHANG N L, WAN S Q, GUO J X, et al. Precipitation modifies the effects of warming and nitrogen addition on soil microbial communities in northern Chinese grasslands[J]. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 89(10):12-23
- [76] WU T J, SU F L, HAN H Y, et al. Responses of soil microarthropods to warming and increased precipitation in a semiarid temperate steppe[J]. *Applied Soil Ecology*, 2014, 84(12):200-207
- [77] SONG M, JING S S, ZHOU Y Q, et al. Dynamics of soil nematode communities in wheat fields under different nitrogen management in Northern China Plain[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2015, 71(11-12):13-20
- [78] ZHU H, ZOU X H, WANG D L, et al. Responses of community-level plant-insect interactions to climate warming in a meadow steppe[J]. *Scientific Reports*, 2015, 5:18654
- [79] LIU H Y, Wang H, Li N, et al. Phenological mismatches between above- and belowground plant responses to climate warming[J]. *Nature Climate Change*, 2022, 12:97-102
- [80] LIANG M W, LIANG C, HAUTIER Y, et al. Grazing-induced biodiversity loss impairs grassland ecosystem stability at multiple scales [J]. *Ecology Letters*, 2021, 24(10):2054-2064
- [81] REN H, EVINER V T, GUI W, et al. Livestock grazing regulates ecosystem multifunctionality in semi-arid grassland[J]. *Functional Ecology*, 2018, 32(12):2790-2800
- [82] 徐万玲. 氮沉降、放牧和极端降水对羊草草地N<sub>2</sub>O排放的影响机制研究[D]. 长春:东北师范大学, 2021:21-45
- [83] WANG L, DELGADO-BAQUERIZO M, WANG D L, et al. Diversifying livestock promotes multidiversity and multifunctionality in managed grasslands[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2019, 116(13):6187-6192