

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2024.06.027

引用格式:安海涛,孙彩彩,董全民,等.青藏高原土壤微生物生物量对放牧强度响应的Meta分析[J].草地学报,2024,32(6):1913-1922

AN Hai-tao, SUN Cai-cai, DONG Quan-min, et al. Meta-analysis of Soil Microbial Biomass Response to Grazing Intensity in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(6): 1913-1922

青藏高原土壤微生物生物量对放牧强度响应的 Meta分析

安海涛, 孙彩彩, 董全民, 杨晓霞, 张春辉, 赵新全*

(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, 青海 西宁 810016)

摘要:家畜放牧是青藏高原高寒草地最主要的利用方式,对草地生态系统具有重要影响。然而青藏高原微生物生物量对放牧强度的综合响应模式仍不清楚。因此,本文采用Meta分析方法,对青藏高原高寒草地不同放牧强度表层土壤(0~10 cm)有机碳、全氮含量及微生物生物量变化进行了定量分析。结果表明,重度放牧显著降低了土壤有机碳、全氮、微生物生物量碳和微生物生物量氮含量,降幅分别为24.5%,16.0%,29.3%和24.7%;且重度放牧降低了细菌、真菌和放线菌的生物量。此外,线性混合效应模型分析表明,土壤微生物生物量碳和土壤微生物生物量氮含量在重度放牧强度下与土壤有机碳和全氮含量呈正相关关系。综上,重度放牧对青藏高原高寒草地土壤养分和微生物生物量具有显著的负效应,为维持草地植物多样性和生态系统功能,应保持较低的放牧压力。

关键词:青藏高原;放牧强度;土壤微生物生物量;Meta分析

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2024)06-1913-10

Meta-analysis of Soil Microbial Biomass Response to Grazing Intensity in the Qinghai-Tibetan Plateau

AN Hai-tao, SUN Cai-cai, DONG Quan-min, YANG Xiao-xia, ZHANG Chun-hui, ZHAO Xin-quan*

(State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University/Academy of Animal Science and Veterinary Medicine, Qinghai University/Qinghai Provincial Key Laboratory of Adaptive Management on Alpine Grassland, Xining, Qinghai Province 810016, China)

Abstract: Livestock grazing is the dominant use way of alpine grasslands in the Tibetan Plateau, and has important impact on grassland ecosystems. However, the integrated response patterns of microbial biomass to grazing intensity in the Tibetan Plateau remains unclear. Therefore, this paper quantified the changes of organic carbon, total nitrogen content and microbial biomass in the surface soil (0~10 cm) of alpine grasslands in the Tibetan Plateau with different grazing intensities using Meta-analysis. The results showed that heavy grazing significantly reduced soil organic carbon, total nitrogen, microbial biomass carbon and microbial biomass nitrogen contents by 24.5%, 16.0%, 29.3% and 24.7%, respectively; and heavy grazing reduced the biomass of bacteria, fungi and actinomycetes. In addition, linear mixed-effects model analysis showed that soil microbial biomass carbon and soil microbial biomass nitrogen content were positively correlated with soil organic carbon and total nitrogen content under heavy grazing intensity. In conclusion, heavy grazing had significant negative effects on soil nutrients and microbial biomass in alpine grasslands of the Tibetan Plateau, and low grazing pressure should be adopted in order to maintain grassland plant diversity and ecosystem function.

收稿日期:2023-12-21;修回日期:2024-01-15

基金项目:国家自然科学基金联合基金项目(U20A2007);青海省“帅才科学家负责制”项目(2024-SF-102)共同资助

作者简介:安海涛(1995-),男,裕固族,甘肃肃南人,博士研究生,主要从事草地生态研究, E-mail: 528900242@qq.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: xqzhao@nwpb.cas.cn

Key words: Qinghai-Tibetan Plateau; Grazing intensity; Soil microbial biomass; Meta-analysis

放牧是全球草地生态系统最重要的利用方式之一^[1-2]。放牧主要是通过影响植物碳分配模式和牲畜践踏造成的土壤板结对土壤养分的可用性来影响草地的有机碳变化动态^[3]。放牧对草地碳(Carbon, C)、氮(Nitrogen, N)的影响是非常复杂的过程,受一系列环境因素(如草地生态类型、降水和温度)和管理措施(如放牧强度和持续时间)的调节^[4]。研究表明,放牧显著影响土壤有机质的输入和氮循环^[5-6],改变土壤容重、稳定团聚体比例、入渗速率、土壤含水量和土壤温度,并改变土壤微生物群落结构^[7-9]。且中度干扰假说认为,适度放牧对牧场生态系统的可持续性有积极影响^[10]。此外,轻度放牧可有效增加微生物 α 多样性,而重度放牧则有降低微生物 α 多样性的趋势^[11]。同时,重度放牧可以使微生物群落的优势微生物类型由生长缓慢的真菌转变为生长迅速的细菌,抑制真菌定植的同时,提高细菌/真菌比率^[12-13]。放牧对草地生态系统具有滞后效应,只有在较长的时间尺度上才能充分体现放牧的生态效应^[14]。因此,制定长时间尺度的可持续放牧管理策略,特别是优化放牧强度,增加植被多样性和生产力,增强生态系统功能和服务,正成为全球关注的问题^[15-16]。

青藏高原(Qinghai-Tibetan Plateau, QTP)是欧亚大陆最大的高原,也是世界上拥有最低纬度冻土层的重要生态区域^[17-18]。青藏高原总面积约 250 万 km^2 ,有近 60 % 面积被高寒草地所覆盖,具有重要的生态与生产功能,也是我国重要生态安全屏障区和全球生物多样性保护热点区域。然而,青藏高原的恶劣条件(如低温、低降水量和植物生长期短)使草原对环境变化和人为干扰非常敏感^[20]。因此,在青藏高原区域尺度上评估高寒草地的放牧强度及阈值,为气候变化下的可持续放牧划定强度红线,是实现草地保护与高质量发展的基础^[21]。然而,关于放牧强度、土壤养分与土壤微生物变化的研究仅限于局部试验地区,对区域尺度下放牧强度对土壤养分和微生物生物量的影响研究仍然缺乏。

基于此,本文对青藏高原高寒草地生态系统对放牧强度的响应进行了 meta 分析。设置了轻度放牧(Light grazing, LG)、中度放牧(Moderate grazing, MG)和重度放牧(Heavy grazing, HG)三个亚组,不放牧为对照,分析了植物生产力、土壤养分和微生物生

物量对不同放牧强度的响应程度,探究各指标间的相互关系。主要的研究目的是:(1)量化放牧后土壤碳、氮和微生物生物量的变化;(2)阐明不同放牧强度下土壤碳、氮存量与土壤微生物生物量的关系;(3)为青藏高原高寒草地放牧管理提供建议。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

青藏高原位于中国西南部($26^{\circ}00' \sim 39^{\circ}47' \text{N}$, $73^{\circ}19' \sim 104^{\circ}47' \text{E}$),南起喜马拉雅山脉南缘,北至昆仑山、阿尔金山脉和祁连山北缘,西部为帕米尔高原和喀喇昆仑山脉,东与秦岭山脉西段和黄土高原相接,东西长约 2 800 km,南北宽约 300~1 500 km,平均海拔 4 000 m,地势由西北向东南倾斜。该地区属于典型的高原气候,具有太阳辐射强、日照时间长、气温较低、气压较低、云量较少、降水空间不均匀等诸多特点。该高原上其他的重要植被类型为森林和灌木林,主体土壤类型为亚高山草甸土,植被类型以莎草科、禾本科、菊科为主,主要为多年生草本植物。畜牧业是青藏高原的支柱产业,放牧是当地牧民的主要收入来源^[22-23]。

1.2 数据采集

本研究选择中国知网文献数据库(CNKI)和 Web of Science 数据库为数据采集来源,英文数据库中文献检索的关键词组合为:(grazing OR live-stock OR stocking rate) & (microbial OR microbe) & (Qinghai-Tibetan Plateau);中文数据库中检索的关键词组合为:(土壤微生物或细菌或真菌或放线菌) & (放牧或家畜活动) & (青藏高原),检索日期截至 2022 年 12 月 31 日。为了避免选择偏倚,根据以下标准对检索的文献进行了筛选:1)试验数据基于青藏高原生态系统放牧条件的野外试验;2)文章中应设置对照和放牧强度处理,且对放牧强度具有相关描述,排除其他试验因素;3)至少放牧 2 年以上;4)可直接从表、文本、数字化数字和附录中提取变量的平均值(Mean, M)、样本量(Number of samples, n)、标准误差(Standard error, SE)或标准偏差(Standard deviation, SD)。最终共收集 30 篇有效文献,文献相关信息见表 1。

表 1 文献相关数据统计
Table 1 Literature-related statistics

文献题目 Title of literature	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude/m	年平均气温 Mean annual temperature/℃	年均降雨 Mean annual precipitation/mm	年份 Year
放牧干扰对高寒金露梅灌丛草甸群落和土壤因子影响的研究 Effect of grazing disturbance on plant community and soil index of alpine meadow dominated by <i>Potentilla fruticosa</i> shrub	101°23'E	37°45'N	3 600	−1.7	580	2008
放牧对青藏高原东缘高寒草甸土壤微生物特征的影响 Effect of grazing intensity on soil microbial characteristics of an alpine meadow on the Tibetan Plateau	101°53'E	35°58'N	3 570	1.2	620	2011
青藏高原东北缘高寒草甸土壤酶活性及土壤养分的研究 Research on the soil enzyme activities and soil nutrients in the alpine meadow of the northeast Qinghai-Ti-bet Plateau	101°53'E	35°58'N	3 570	1.2	620	2012
当雄高寒草甸草原土壤生物学特性对不同放牧措施响应 Responses of soil biological properties to different grazing managements in Damxung alpine meadow	91°04'E	30°30'N	4 333	1.7	459.6	2013
短期放牧对高寒草甸土壤水稳性团聚体构成及稳定性的影响 Effects of short-term grazing on constitution and stability of soil water-stable aggregates in alpine meadow	102°33'E	37°12'N	2 878~3 425	−2	400	2014
短期放牧对青藏高原东北边缘高寒草甸土壤及微生物碳氮含量的影响 Effects of short-term grazing on C and N content in soil and soil microbe in alpine meadow in the north-eastern edge of the Qinghai-Tibetan Plateau	102°49'E	37°10'N	2 900~3 100	−0.2	416	2013
青藏高原东缘草地类型、放牧干扰对土壤微生物的影响 The impact of grassland-grazing on soil microbial biomass on the eastern Tibetan Plateau	101°53'E	35°58'N	3 500	1.2	620	2012
藏羊夏季和冬季轮牧对高寒生态系统植被、土壤和家畜的作用 Effects of summer and winter rotational grazing of Tibetan sheep on plant, soil and livestock of alpine eco-system	101°53'E	34°30'N	3 600	1.2	620	2016
青藏高原东北边缘地区高寒草甸土壤养分特征对放牧利用的响应 Response of soil nutrients characteristics of alpine meadow to grazing density in the northeastern edge of Qinghai-Tibetan Plateau	102°44'E	37°10'N	3 100	1.3	416	2014
东祁连山灌丛草地土壤微生物量及群落结构对放牧和围封的响应 Response of soil microbial biomass and community structure to grazing and fencing in shrub grassland in eastern Qilian Mountains	102°47'E	37°11'N	3 200	−0.1	416	2018
放牧强度对环青海湖地区高寒草原土壤微生物群落碳代谢特征的影响 Effect of grazing intensity on carbon metabolic characteristics of soil microbial communities in an alpine steppe in the regions around Qinghai Lake	100°4'E	37°21'N	3 343	−0.5	607.4	2017
青藏高原高寒草甸植被土壤系统对放牧和氮添加的响应研究 Response of vegetation-soil system to grazing and nitrogen addition in alpine meadows on the Tibetan Plateau	102°06'E	32°54'N	3 480	0.9	690	2017
短期牦牛放牧强度对川西北高原高寒草甸土壤细菌群落的影响 Effects of short-term yak grazing intensity on soil bacterial communities in an alpine meadow of the Northwest Sichuan Plateau	102°33'E	32°48'N	3 504	1.5	747	2022
高寒草甸土壤线虫对放牧强度的响应及机制 Response and mechanism of soil nematodes in alpine meadow to grazing intensity	101°53'E	35°38'N	3 500	2.2	620	2017
放牧强度对高寒草地土壤微生物胞外酶化学计量的影响 Effect of grazing intensities on extracellular enzyme stoichiometry of soil microorganisms in alpine grass-land	100°56'9"E	36°55'10"N	3 000~3 100	1.5	400	2023
放牧强度对若尔盖高寒草甸土壤有机质和微生物的影响 Effects of grazing intensity on soil organic matter and microorganisms in the Zoige alpine meadow	102°08'~ 103°39'E	32°56' ~34°19'N	3 500	0.7	656.8	2018
牧压梯度下高寒草甸植被生物量与土壤理化性质变化特征及相互关系 Characteristics and interrelationship of vegetation biomass and soil properties in alpine meadow under grazing gradients	101°12'~ 101°23'E	37°29'~ 37°45'N	3 200~3 600	−1.7	480	2023
不同强度牦牛放牧对青藏高原高寒草地土壤和植物生物量的影响 Effects of different yak grazing intensities on soil and plant biomass in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau	102°33'E	32°48'N	3 504	1.5	749.1	2021
不同放牧强度下川西北高寒草地植物功能群特征变化 Functional group characteristics of plant community at different grazing intensities in alpine grassland of northwestern Sichuan	102°35'E	32°49'N	3 500	1.1	752	2023

续表 1

文献题目 Title of literature	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude/m	年平均气温 Mean annual temperature/℃	年均降雨 Mean annual precipitation/mm	年份 Year
放牧强度对川西北高寒草甸植物生物量及其分配的影响 Effects of grazing intensity on plant biomass and its allocation in alpine meadows of Northwest Sichuan, China	102°36'E	33°03'N	3 500	1.1	752.4	2008
青藏高原高寒草甸土壤理化性质及微生物量对放牧强度的响应 The response of soil physico-chemical property and microbial biomass to grazing on Tibetan Plateau	105°53'E	35°58'N	3 500	1.2	620	2013
青藏高原高山嵩草草甸植物多样性和土壤养分对放牧的响应机制 Response of plant diversity and soil nutrient to grazing intensity in <i>Kobresia pygmaea</i> Meadow of Qinghai-Tibet Plateau	93°38'E	29°87'N	4 450	3.8	550	2012
不同放牧强度下高寒草甸植被特征和土壤养分变化研究 The effects of natural grazing intensity on plant community and soil nutrients in alpine meadow	101°53'E	34°30'N	3 500	1.2	620	2010
Grazing intensity has more effect on the potential nitrification activity than the potential denitrification activity in an alpine meadow	102°33'E	32°48'N	3 500	1.5	747	2022
Soil bacterial and fungal communities are linked with plant functional types and soil properties under different grazing intensities	102°06'E	32°54'N	3 760	0.4	286	2021
Grassland grazing management altered soil properties and microbial β -diversity but not α -diversity on the Qinghai-Tibetan Plateau	91°~93'E	30°~31'N	4 500	-1.5	407	2021
Impacts of short-term grazing intensity on the plant diversity and ecosystem function of alpine steppe on the Qinghai-Tibetan Plateau	99°36'E	37°02'N	3 270	0	377	2022
Effect of grazing intensity on alpine meadow soil quality in the eastern Qinghai-Tibet Plateau, China	100°23'~ 101°20'E	36°44'~ 37°39'N	—	0.2~3.4	330~370	2022
Different responses of soil C:N:P stoichiometry to stocking rate and nitrogen addition level in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau	101°52'20"E	33°40' 29"N	3 700	2	528	2021
Effects of different intensities of long-term grazing on plant diversity, biomass and carbon stock in alpine shrubland on the Qinghai-Tibetan Plateau	102°47' 17, 31"E	37°10' 16.98"N	3 050	0.16	415	2022

收集文献中不同放牧强度影响下,青藏高原草地生态系统中植物群落地上生物量(Above-ground biomass, AGB)、地下生物量(Below-ground biomass, BGB)、土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)、土壤全氮(Total nitrogen, TN)、土壤全磷(Total phosphorus, TP)、土壤微生物生物量碳(Microbial biomass carbon, MBC)、微生物生物量氮(Microbial biomass nitrogen, MBN)、细菌数量、真菌数量、放线菌数量(表层土 0~10 cm)等数据。并参照 Zhou 等人^[24]研究结果,以草地利用率为基础,将放牧强度划分为 3 个等级,依次为轻度放牧(LG)、中度放牧(MG)和重度放牧(HG),当草地利用率小于 20% 时,界定其为轻度放牧处理;当草地利用率为 20%~50% 时,界定其为中度放牧处理;当草地利用率大于 50% 时,界定其为重度放牧处理。所提取文献中放牧强度划分均按照以上标准。

直接收集表格数据,利用 GetData 软件从数字化的图形中提取数据(GetData GRAPH DIGITIZER v. 2. 24),包括不同处理的平均值、标准偏差或标准误差以及样本量。此外,从选定的研究中直接获得各试验点的年平均气温(Mean annual temperature, MAT)和年平均降水量(Mean annual precipitation, MAP)。对于未报告标准差或者标准误的研究,标准差估计为平均值的 0.1 倍^[25],标准误差和标准偏差转换公式如下所示:

$$SD = SE \sqrt{n}$$

式中: n 为试验的重复次数。

1.3 数据分析

利用自然对数转化响应比(RR)作为效应量,量化研究中相关参数对放牧强度的响应效应。

响应比 RR 计算公式为:

$$RR = (\ln \frac{X_G}{X_{UG}}) = \ln(\bar{X}_G) - \ln(\bar{X}_{UG})$$

式中 $\bar{X}_G$ 和 $\bar{X}_{UG}$ 分别为放牧处理和未放牧处理的平均值。

在 Meta 分析中,个体观测的权重对效应量计算和后续研究至关重要,虽然部分研究没有报道采样方差,但基于方差的权重函数也可以对少数个体观测值赋予极端权重^[26]。与其他研究相似,本研究中采用重复数来衡量效应量:

$$W = n_G \times n_{UG} / n_G + n_{UG}$$

式中 W 为每个观测值的权重, n_G 和 n_{UG} 分别表示放牧处理和非放牧处理的重复数。

利用效应量的均值和 95% 置信区间(CIs)评估各变量对放牧强度的响应。将平均效应量换算成百分比变化率,表示不同放牧强度下变量的变化^[27]。正值表示该变量增加,负值表示该变量减少。

加权平均效应值 RR_{++} 的 95% 的置信区间

(CI)计算公式为:

$$CI = RR_{++} \pm 1.96 \times S(RR_{++})$$

式中 CI 为变化百分数。

百分比变化率计算公式为:

$$P = (e^{RR} - 1) \times 100\%$$

式中 P 为百分比变化率。

采用 R v. 4.0.3 中的 meta 软件包对所有数据进行 meta 分析^[28]。在分析之前,对效应值进行了异质性检验,结果表明,数据总体存在较强的异质性,这表明所纳入放牧数据的平均值间存在很大差异,而研究间的差异是由随机误差造成的,因此采用随机效应模型进行 Meta 分析。另外,采用线性混合效应模型,探究不同放牧强度下土壤碳、氮、磷含量与微生物生物量碳和微生物生物量氮含量的互作关系。

2 结果与分析

2.1 青藏高原植物群落生物量对放牧强度的响应

青藏高原植物群落生物量对放牧强度的响应模式不同(图 1),轻度和中度放牧显著增加了地上生物量($P < 0.001$),对地下生物量响应不显著;表明适度放牧下,青藏高原植物群落生物量表现为补偿生长。重度放牧显著降低了地上生物量和地下生物量,降幅分别为 97.9% 和 38.9%,青藏高原植物群落生物量变化随放牧强度的增加表现为补偿生长转为欠补偿生长。

2.2 青藏高原土壤特征对放牧强度的响应

青藏高原土壤特征对放牧强度的响应模式也不

同(图 2),与禁牧样地土壤相比,轻度放牧对土壤有机碳、全氮和全磷含量的影响较小,中度放牧对其产生的影响不显著;而重度放牧显著降低了土壤有机碳(24.5%)、全氮(16.0%)和全磷(16.7%)含量。此外,随着放牧强度的增加,土壤有机碳、全氮和全磷含量变化趋势逐渐由正效应转变为负效应。

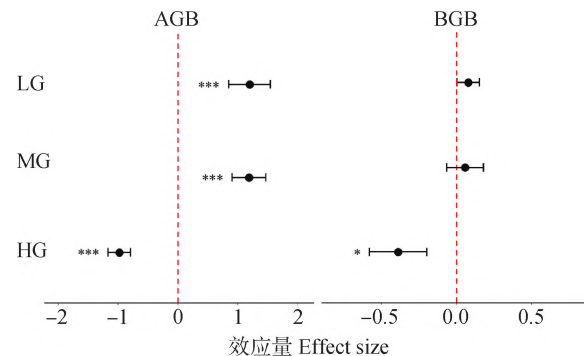


图 1 青藏高原植物群落生物量对放牧的响应

Fig. 1 Response of plant community biomass to grazing in the Tibetan Plateau

注:AGB 表示地上生物量;BGB 表示地下生物量;LG 表示轻度放牧;MG 表示中度放牧;HG 表示重度放牧。圆圈代表平均加权反应比(RR),横条代表 95% 置信区间(95% CI)。* 代表该处理和对照差异显著,* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$ 。下同

Note: AGB represents Above-ground biomass; BGB represents Below-ground biomass; LG represents Light grazing; MG represents Moderate grazing; HG represents Heavy grazing. Circles represent mean weighted response ratios (RR) and horizontal bars represent 95% confidence intervals (95% CI). * Represents a significant difference between this treatment and the control, * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$. The same as below

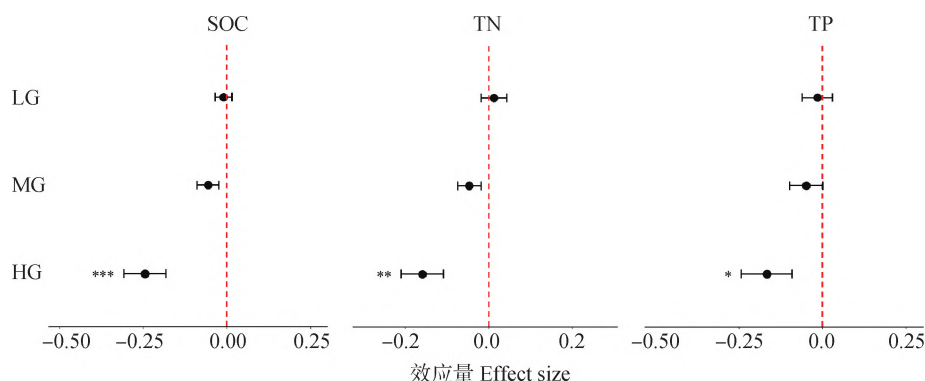


图 2 青藏高原土壤特征对放牧强度的响应

Fig. 2 Response of soil characteristics to grazing intensity in the Tibetan Plateau

注:SOC 表示土壤有机碳;TP 表示土壤全磷;TN 表示土壤全氮

Note: SOC represents soil organic carbon; TP represents total phosphorus; TN represents total nitrogen

2.3 青藏高原土壤微生物对放牧强度的响应

如图 3a 所示,与禁牧样地相比,微生物生物量碳含量对轻度放牧呈正响应(+8.75%),对重度放牧呈负

效应(-29.3%)。微生物生物量氮与微生物生物量碳含量变化趋势一致,轻度放牧处理下,微生物生物量氮增加了 11.4%,重度放牧降低了 24.7%(图 3b)。

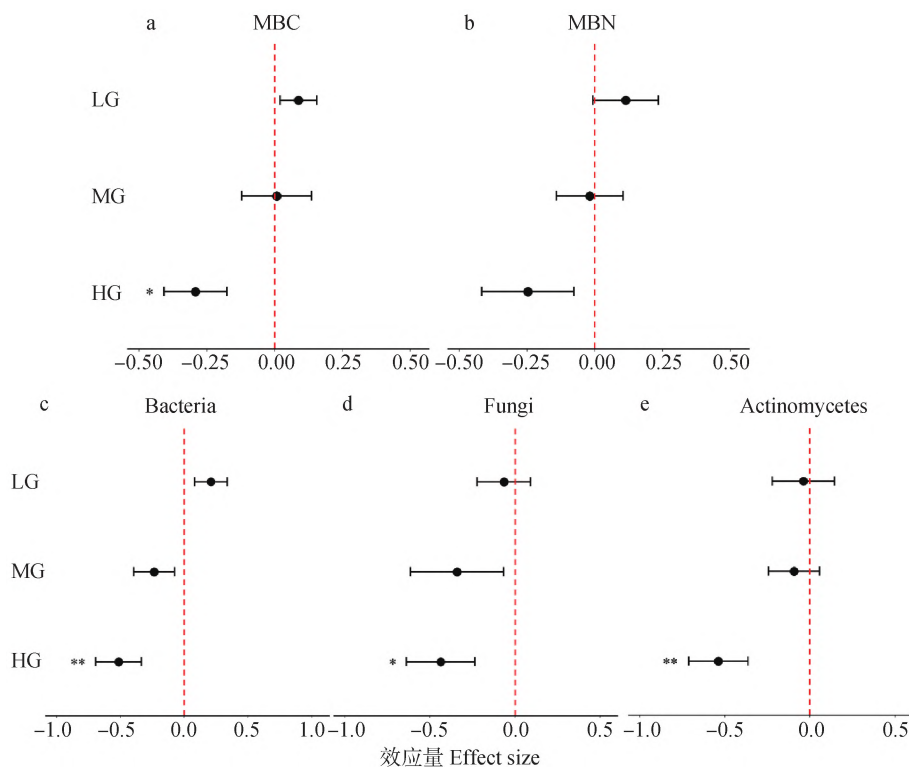


图 3 青藏高原土壤微生物对放牧强度的响应

Fig. 3 Response of soil microorganisms to grazing intensity in the Tibetan Plateau

注: MBC 表示微生物生物量碳; MBN 表示微生物生物量氮; Bacteria 表示细菌; Fungi 表示真菌; Actinomycetes 表示放线菌。LG 表示轻度放牧; MG 表示中度放牧; HG 表示重度放牧

Note: MBC represents microbial biomass carbon; MBN represents microbial biomass nitrogen; LG represents light grazing; MG represents moderate grazing; HG represents heavy grazing

此外,研究结果表明,土壤细菌、真菌和放线菌数量均随放牧强度的增加而降低(图 3c-e)。特别是重度放牧对土壤细菌、真菌和放线菌数量呈现出显著的抑制作用($P < 0.05$),抑制率分别为 51.3%, 43.7% 和 53.7%,而轻度放牧对此无明显影响。

2.4 土壤微生物生物量与土壤碳、氮、磷对放牧强度的响应关系

线性混合效应模型分析表明,在不同放牧强度

下,青藏高原土壤微生物生物量与土壤碳、氮、磷的响应关系不同(图 4)。土壤微生物生物量碳在中度和重度放牧强度下与土壤有机碳和全氮含量呈正相关关系($P < 0.05$),在轻度放牧强度下无显著相关关系;土壤微生物生物量碳在轻度放牧强度下与土壤全磷含量呈正相关关系($P < 0.05$),在中度和重度放牧强度下无显著相关关系。土壤微生物生物量氮含量在重度放牧强度下与土壤有机碳和土壤全氮含量呈正相关关系($P < 0.05$),在中度和重度放牧强度下无显著相关关系。

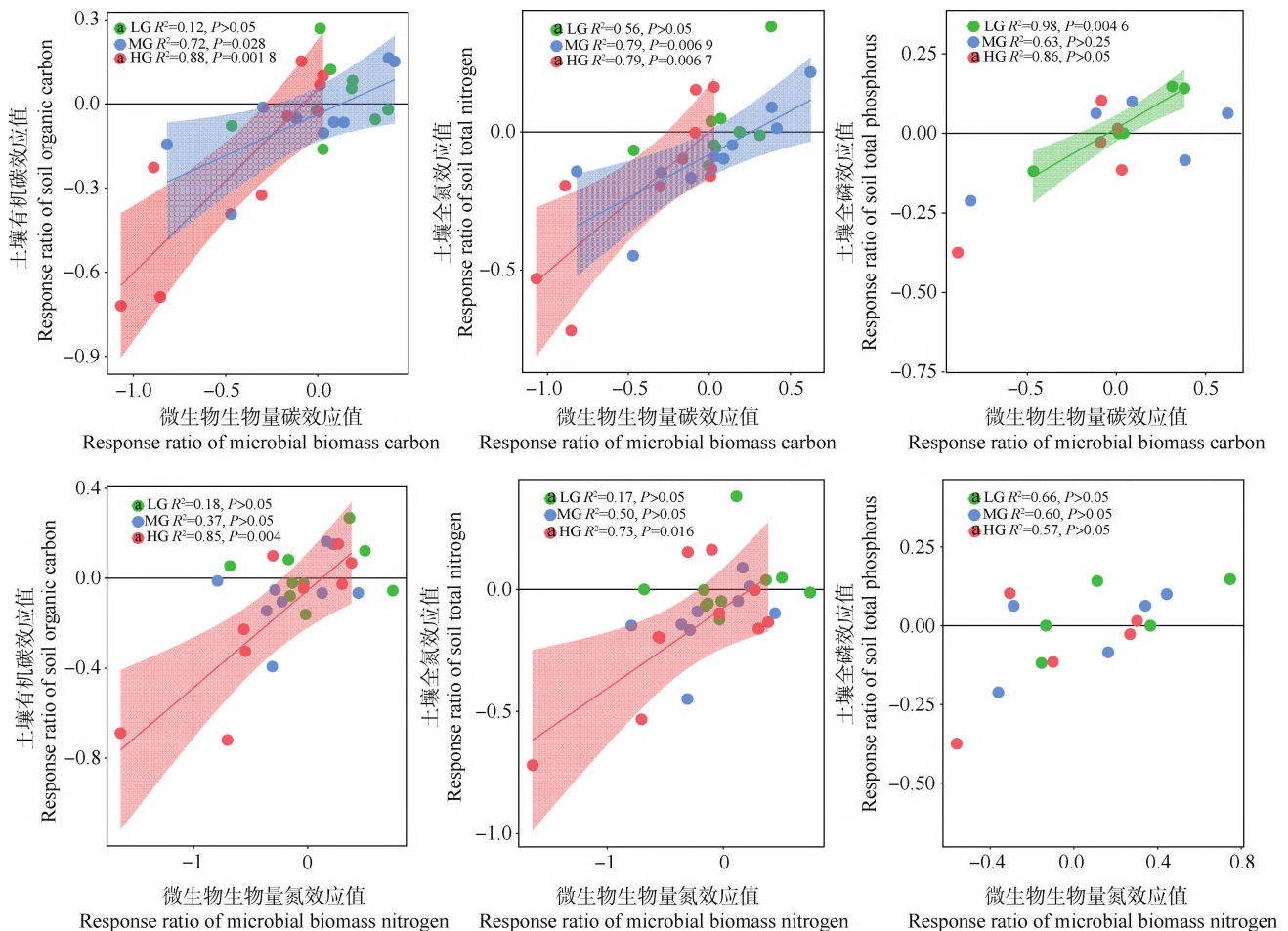


图4 不同放牧强度下土壤微生物生物量与土壤碳、氮、磷的关系

Fig. 4 Relationship between soil microbial biomass and soil carbon, nitrogen and phosphorus under different grazing intensities

3 讨论

3.1 植物群落生产力对放牧强度的响应

土壤资源的可利用性支持植物生长^[29], 改变植物群落生产力^[30], 影响植物群落组成^[31]。而生物量分配是确定群落结构和功能、理解生态系统服务功能动态的关键指标^[32-33], 由当地气候和地形条件、土壤特征和放牧管理策略决定^[34]。放牧强度, 特别是在长时间尺度上, 是改变草地植被群落生物量的主要因素之一^[35]。本研究结果表明, 与未放牧处理相比, 轻度放牧和中度放牧的地上生物量显著增加, 地下生物量则无明显变化(图1)。该结果符合中度干扰假说^[36], 即在低强度放牧的情况下, 家畜采食有助于去除植物衰老组织, 缓解草地群落优势物种间的竞争排斥作用。此外, 家畜排泄物可以提高草地土壤养分含量^[37], 同时其唾液也有利于刺激植物的补偿性生长^[38], 从而对草地生态系统产生一定积极影响, 提高生物多样性和生产力, 并有助于维持群落

的稳定性^[39]。由此也可看出, 轻度和中度放牧处理下植物生长状态最佳, 是青藏高原草地生态系统持续发展和自我恢复最合理的放牧管理措施。

分析发现, 在重度放牧处理下, 植物地上生物量和地下生物量均表现为显著降低趋势(图1)。这与大部分研究结果相一致, 在长时间高强度放牧过程中, 植物物种受光有效性的限制作用逐渐消失, 对土壤资源的限制作用增大, 导致家畜放牧对植物生长的抑制作用大于促进作用^[40]。同时, 放牧降低了根系生物量, 且在重度放牧处理下最为明显。这主要是因为牲畜的践踏压实了土壤, 创造了一个厌氧环境, 限制了植物的生长, 特别是根系的生长^[41]。此外, 草地类型不同时, 适度放牧对植物群落生物量的影响也存在差异, 其中典型草原和高寒草原表现为等补偿生长, 荒漠草原表现为补偿或超补偿生长^[40], 而高寒草甸表现为欠补偿生长^[42]。

3.2 土壤碳、氮、磷对放牧强度的响应

在1982年至2018年期间, 高寒草地的碳封存

量范围从 26.39 增加到 73.01 Tg C · a⁻¹,并以每年 1.14 Tg C · a⁻¹ 的增长速率增加。高寒草原区域净生态系统碳交换(Net ecosystem carbon exchange, NEE)的变化趋势倾向于由降水量来主导,而高寒草甸区域则倾向于由温度来调控。在气候暖湿化的背景下,青藏高原高寒草地的碳封存能力在持续增强^[43]。然而,本研究发现,在中度和重度放牧处理下,土壤有机碳含量呈负响应(图 2),且重度放牧时土壤有机碳显著降低了 24.5%。与土壤有机碳相比,土壤全氮和全磷具有相一致的变化趋势,均为随放牧强度的增大而降低,特别是重度放牧处理下,全氮和全磷显著降低 16.0%和 16.7%,表明青藏高原高寒草地高强度放牧导致了土壤养分的协同流失。重度放牧后土壤有机碳和全氮含量的下降可以通过以下机制来解释:首先,放牧可以通过牲畜的采食直接减少植物地上生物量,啮齿动物(如鼠兔)活动、土壤压实和毒草(如狼毒)的扩张会阻碍牧草的生长^[44],导致植物群落地上和地下生产力下降,植物对有机质和全氮的输入将会减少;其次,家畜践踏可能会破坏土壤团聚体,从而从物理上保护土壤有机碳不被土壤微生物分解,例如 Wang 等人^[45]发现,与未放牧相比,重度放牧显著降低了青藏高原东部高寒沼泽草甸土壤团聚体的稳定性,且有机碳含量与土壤团聚体稳定性之间存在正相关关系;此外,放牧引起的植被覆盖度降低不仅会增加土壤温度,还会加剧土壤侵蚀,在这种情况下,由于有机碳分解的加速和土壤侵蚀,其含量也会减少^[46]。

3.3 土壤微生物生物量对放牧强度的响应

放牧强度对地下碳氮库有较大影响^[47],但放牧强度对土壤微生物影响的报道结果并不一致^[48]。现有研究发现,土壤微生物生物量的响应与放牧强度密切相关。高强度放牧显著降低了微生物、细菌、真菌、革兰氏阳性菌和革兰氏阴性菌的 MBC, MBN 和生物量水平,而低强度放牧对这些微生物变量的影响相对较小^[49]。分析发现,重度放牧抑制了细菌、真菌和放线菌的生物量,且细菌和放线菌相比真菌更为敏感。高强度放牧导致了青藏高原生态系统中微生物、细菌、真菌和放线菌数量的急剧下降,这也验证了随放牧强度的增加,微生物的数量会减少的观点^[50]。此外, Sun 等人研究发现荒漠草原微生物生物量在轻度放牧处理下显著增加,而在高寒草地却影响不显著,原因可能是基于最优分配理论,植物通过提高生长速率来适应环境胁迫^[51]。例如,在

干旱和贫瘠的条件下,植物会减少地上生物量,并将更多的光合产物分配到地下,从深层土壤中吸收水分和养分^[52]。作为草地有机质的主要来源,根系生物量的增加能够促进 C 和 N 养分的增加。另一个原因可能是根系生物量的增加提高了根系分泌物量,从而促进了根际微生物活动^[41,53]。

线性混合效应模型分析表明,土壤微生物生物量碳和土壤微生物生物量氮在重度放牧强度下与土壤有机碳和全氮呈正相关关系,在轻度放牧强度下无显著相关关系(图 4)。该结果进一步证实了重度放牧会导致表层土壤有机碳和全氮的流失,主要原因是家畜(如牦牛、藏羊)对土壤施加机械效应,导致土壤结构坍塌,地上生物量降低,限制了根系的发育,最终导致植物对有机质的输入(如植物残体和根系分泌物)减少^[54]。且有机质是一种松散和多孔的材料,不仅是土壤的主要成分,也在土壤团聚体的形成中发挥重要作用^[55]。另外,过度放牧降低了土壤阳离子交换能力,也就是土壤中黏性物质和有机质含量的降低以及土壤 pH 值的增加^[56],在这种条件下,土壤养分(如 NO₃⁻ 和 NH₄⁺)很容易通过淋溶流失^[20]。

4 结论

综合分析结果,本研究主要得出以下结论:重度放牧显著降低了土壤有机碳、全氮、全磷、微生物生物量碳和微生物生物量氮含量,重度放牧对土壤细菌、真菌和放线菌数量呈现出显著的抑制作用,且细菌和放线菌比真菌更为敏感;土壤微生物生物量碳和土壤微生物生物量氮含量在重度放牧强度下与土壤有机碳和全氮含量呈正相关关系,表明重度放牧导致了青藏高原草地表层土壤养分的同时流失。综上所述,重度放牧降低了青藏高原植物生产力,限制了土壤养分循环,抑制了土壤微生物生物量,不利于该地区的持续发展。因此,本研究认为青藏高原高寒草原应降低放牧压力,促进草地休养生息,实现高寒草地的科学保护与适度利用。

参考文献

- [1] 徐田伟,赵新全,张晓玲,等. 青藏高原高寒地区生态草牧业可持续发展:原理、技术与实践[J]. 生态学报,2020,40(18): 6324-6337
- [2] ZHOU G, ZHOU X, HE Y, et al. Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: a meta-analysis[J]. Global Change Biology, 2017, 23(3): 1167-1179

- [3] WILSON C H, STRICKLAND M S, HUTCHINGS J A, et al. Grazing enhances belowground carbon allocation, microbial biomass, and soil carbon in a subtropical grassland[J]. *Global Change Biology*, 2018, 24(7): 2997-3009
- [4] JIANG Z, HU Z, LAI D, et al. Light grazing facilitates carbon accumulation in subsoil in Chinese grasslands: a meta-analysis[J]. *Global Change Biology*, 2020, 26: 7186-7097
- [5] SUN J, LIU M, FU B J, et al. Reconsidering the efficiency of grazing exclusion using fences on the Tibetan plateau[J]. *Science Bulletin*, 2020, 65(16): 1405-1414
- [6] HEWINS D B, LYSENG M P, SCHODERBEK D F, et al. Grazing and climate effects on soil organic carbon concentration and particle-size association in northern grasslands[J]. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): 1336
- [7] DONG L, MARTINSEN V, WU Y, et al. Effect of grazing exclusion and rotational grazing on labile soil organic carbon in north China[J]. *European Journal of Soil Science*, 2020, 71(1): 1-13
- [8] WEI Y, ZHANG Y, WILLOON G, et al. Transformation of litter carbon to stable soil organic matter is facilitated by ungulate trampling[J]. *Geoderma*, 2021, 385: 114828
- [9] LIU C, LU W, XU J, et al. Response of soil nutrients and stoichiometry to grazing management in alpine grassland on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Soil and Tillage Research*, 2021, 206: 104822
- [10] FAN J, JIN H, ZHANG C, et al. Grazing intensity induced alternations of soil microbial community composition in aggregates drive soil organic carbon turnover in a desert steppe[J]. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 2021, 313: 107387
- [11] XUN W, YAN R, REN Y, et al. Grazing-induced microbiome alterations drive soil organic carbon turnover and productivity in meadow steppe[J]. *Microbiome*, 2018, 6: 170
- [12] YANG X, SHEN Y, BADGERY W B, et al. Arbuscular mycorrhizal fungi alter plant community composition along a grazing gradient in Inner Mongolia steppe[J]. *Basic Applied Ecology*, 2018a, 32: 53-65
- [13] YANG X, SHEN Y, LIU N, et al. Defoliation and arbuscular mycorrhizal fungi shape plant communities in overgrazed semi-arid grasslands[J]. *Ecology*, 2018b, 99: 1847-1856
- [14] YANG Q, HE G Y, SUN H Z, et al. The response of soil physico-chemical property and microbial biomass to grazing on Tibetan Plateau[J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2013, 48(4): 76-81
- [15] 董全民, 赵新全, 徐世晓, 等. 畜牧业可持续发展理论与三江源区生态畜牧业优化经营模式[J]. *农业现代化研究*, 2011, 32(4): 436-439
- [16] PAKEMAN R J, FIELDING D A, EVERTS L, et al. Long-term impacts of changed grazing regimes on the vegetation of heterogeneous upland grasslands[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2019, 56: 1794-1805
- [17] DONG S, ZHANG J, LI Y, et al. Effect of grassland degradation on aggregate-associated soil organic carbon of alpine grassland ecosystems in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *European Journal of Soil Science*, 2020, 71(1): 69-79
- [18] LI Y, DONG S, LIU S, et al. The interaction between poisonous plants and soil quality in response to grassland degradation in the alpine region of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Plant Ecology*, 2014, 215(8): 809-819
- [19] 杨晓霞, 赵新全, 董全民, 等. 青藏高原高寒草地适应性管理释义: 概念及实现途径[J]. *科学通报*, 2023, 68(19): 2526-2536
- [20] LIU S, ZAMANIAN K, SCHLEUSS P, et al. Degradation of Tibetan grasslands: Consequences for carbon and nutrient cycles[J]. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 2018, 252: 93-104
- [21] 夏树森, 蔚恒瑞, 郑伟, 等. 不同放牧方式对山地草甸生产与生态功能及其权衡关系的影响[J]. *草地学报*, 2022, 30(8): 1972-1981
- [22] YANG J, DING Y, CHEN R. Spatial and temporal variations of alpine vegetation cover in the source regions of the Yangtze and Yellow Rivers of the Tibetan Plateau from 1982 to 2001[J]. *Environmental Geology*, 2006, 50(3): 313-322
- [23] WANG C, GUO H, ZHANG L, et al. Improved alpine grassland mapping in the Tibetan Plateau with MODIS time series: A phenology perspective[J]. *International Journal of Biometeorology*, 2015, 8: 133-152
- [24] ZHU Q A, CHEN H, PENG C H, et al. An early warning signal for grassland degradation on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Nature Communications*, 2023, 14: 6406
- [25] MA Z, CHEN H Y H, BORK E W, et al. Carbon accumulation in agroforestry systems is affected by tree species diversity, age and regional climate: A global meta-analysis[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29: 1817-1828
- [26] PITTELKOW C M, LIANG X, LINQUIST B A, et al. Productivity limits and potentials of the principles of conservation agriculture[J]. *Nature*, 2015, 517: 365-368
- [27] BAX L, YU L M, IKEDA N, et al. Development and validation of MIX: comprehensive free software for meta-analysis of causal research data[J]. *Bmc Medical Research Methodology*, 2006, 6(1): 50
- [28] R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing; R Foundation for Statistical Computing[D]. Vienna: Austria, 2020: 4-5
- [29] XU H, ZHANG J, PANG X, et al. Responses of plant productivity and soil nutrient concentrations to different alpine grassland degradation levels[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2019, 191: 678
- [30] XIANG M, WU J, WU J, et al. Heavy grazing altered the biodiversity-productivity relationship of alpine grasslands in Lhasa River Valley, Tibet[J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2021, 9: 698-707
- [31] 王新, 王云英, 裴薇薇, 等. Meta 分析放牧对中国草地土壤氮素矿化和硝化作用的影响[J]. *草地学报*, 2023, 31(8): 2490-2495
- [32] LI W, CAO W X, WANG J L, et al. Effects of grazing regime

- on vegetation structure, productivity, soil quality, carbon and nitrogen storage of alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Ecological Engineering*, 2017, 98: 123-133
- [33] 李昕珂, 杨鹤明, 王常慧, 等. 晋北赖草草地生态系统碳通量对不同放牧强度的响应[J]. *草地学报*, 2023, 31(3): 819-826
- [34] SINGH N R, ARUNACHALAM A, PATEL D P, et al. Research journal of soil biology research article response of soil microbial populations and biomass under five agroforestry systems in the sub-humid tropics[J]. *Research Journal of Soil Biology*, 2020, 12: 9-17
- [35] FREITAG M, KAMP J, DARA A, et al. Post-Soviet shifts in grazing and fire regimes changed the functional plant community composition on the Eurasian steppe[J]. *Global Change Biology*, 2021, 27(2): 388-401
- [36] 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[J]. *科学通报*, 2023, 68(11): 1330-1342
- [37] 萨其拉, 张霞, 朱琳, 等. 长期不同放牧强度下荒漠草原建群种短花针茅(*Stipa breviflora*)叶片解剖结构变化[J]. *生态学报*, 2023, 43(14): 6005-6014
- [38] 杨雅楠, 杨振奇, 郭建英. 放牧强度对荒漠草原植被、土壤及其侵蚀特征的影响[J]. *水土保持通报*, 2022, 42(4): 66-73
- [39] LI W, LIU C, WANG W, et al. Effects of different grazing disturbances on the plant diversity and ecological functions of alpine grassland ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Front Plant Science*, 2021, 12: 765070
- [40] 马红彬, 谢应忠. 不同放牧强度下荒漠草原植物的补偿性生长[J]. *中国农业科学*, 2008, 41: 3645-3650
- [41] LASKAR S Y, SILESHI G W, NATH A J, et al. Allometric models for above and belowground biomass of wild Musa stands in tropical semi evergreen forests[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24: e01208
- [42] 董全民, 赵新全, 马玉寿, 等. 放牧对小嵩草草甸生物量及不同植物类群生长率和补偿效应的影响[J]. *生态学报*, 2012, 32: 2640-2650
- [43] WANG Y Y, XIAO J F, MA Y M, et al. Persistent and enhanced carbon sequestration capacity of alpine grasslands on Earth's Third Pole[J]. *Science Advances*, 2023, 9: eade6875
- [44] LI Y Y, DONG S K, LIU S, et al. The interaction between poisonous plants and soil quality in response to grassland degradation in the alpine region of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Plant Ecology*, 2014, 215: 809-819
- [45] WANG J, ZHAO C, ZHAO L, et al. Effects of grazing on the allocation of mass of soil aggregates and aggregate-associated organic carbon in an alpine meadow[J]. *Plos One*, 2020, 15: e0234477
- [46] FAN J, JIN H, ZHANG C, et al. Grazing intensity induced alternations of soil microbial community composition in aggregates drive soil organic carbon turnover in a desert steppe[J]. *Agriculture Ecosystems and Environment*, 2021, 313: 107387
- [47] CHANG Q, WANG L, WANG D L, et al. Herbivore Assemblage as an Important Factor Modulating Grazing Effects on Ecosystem Carbon Fluxes in a Meadow Steppe in Northeast China[J]. *Journal of Geophysical Research*, 2020, 125: 9
- [48] 沈婷婷, 谭瑶, 王悦骅, 等. 荒漠草原植物和土壤碳氮养分含量对不同载畜率的响应[J]. *草地学报*, 2023, 31(2): 441-447
- [49] ZHAN T, ZHANG Z, SUN J, et al. Meta-analysis demonstrating that moderate grazing can improve the soil quality across China's grassland ecosystems[J]. *Applied Soil Ecology*, 2020, 147: 103438
- [50] ZHOU G, LUO Q, CHEN Y, et al. Effects of livestock grazing on grassland carbon storage and release override impacts associated with global climate change[J]. *Global Change Biology*, 2019, 25: 1119-1132
- [51] SUN J, WANG H. Soil nitrogen and carbon determine the trade-off of the above and below-ground biomass across alpine grasslands, Tibetan Plateau[J]. *Ecological Indicators*, 2016, 60: 1070-1076
- [52] ZHOU H, YANG G, LIU N, et al. Plant community and soil microbial characteristics in typical grasslands of different degradation degrees[J]. *Pratacultural Science*, 2014, 31: 30-38
- [53] 莫兴国, 刘文, 孟铖铖, 等. 青藏高原草地产量与草畜平衡变化[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(7): 2415-2425
- [54] DONG S, ZHANG J, LI Y, et al. Effect of grassland degradation on aggregate-associated soil organic carbon of alpine grassland ecosystems in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *European Journal of Soil Science*, 2020, 71(1): 69-79
- [55] WANG Z, DENG X, SONG W, et al. What is the main cause of grassland degradation? A case study of grassland ecosystem service in the middle-south Inner Mongolia[J]. *Catena*, 2017, 150: 100-107
- [56] 张文娟, 叶丽珠, 马秉云, 等. 三江源草地总生物量对未来气候变化的响应[J]. *草业科学*, 2021, 38(5): 835-847

(责任编辑 闵芝智)