科学通报 2025 年 第 70 卷 第 11 期: 1566 ~ 1576
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

放牧对草地生态系统C:N:P的影响

张艺馨[1], 何超迈[1], 岳白[1], 张英俊[2], 刘楠[2], 白永飞[3], 鲁小名[3], 韩国栋[4], 武倩[4], 鞠馨[4], 贺金生[1], 赵宁[1*]

1. 兰州大学草地农业科技学院, 草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室, 兰州 730020
2. 中国农业大学草业科学与技术学院, 北京 100193
3. 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
4. 内蒙古农业大学草原与资源环境学院, 呼和浩特 010011
* 联系人, E-mail: zhaon@lzu.edu.cn

2024-03-19 收稿, 2024-04-26 修回, 2024-08-27 接受, 2024-09-20 网络版发表
国家自然科学基金(32192461, 32271619)资助

摘要 放牧影响草地生态系统植物-微生物-土壤连续体中的碳(C)、氮(N)、磷(P)循环. 放牧对生态系统各组分C、N、P含量影响的不一致性, 可能引起生态系统C:N:P计量关系的错配和失衡. 明确生态系统各组分C:N:P化学计量特征对放牧的响应, 对评估人类活动对草地生态系统功能的影响至关重要. 本文利用长期放牧联网实验平台的生态系统叶、根、凋落物、土壤微生物生物量和土壤C、N、P含量整合数据库, 分析地上和地下组分间C:N:P联系对放牧的响应及其区域差异. 结果表明, 放牧降低了生态系统中叶、根、凋落物和土壤的C:N:P, 各组分C:N:P的改变在不同生态系统类型间存在差异. 生态系统各组分C:N:P对放牧的响应取决于放牧强度, 与轻度和中度放牧相比, 重度放牧显著影响了叶、根、土壤微生物和土壤的C:N:P. 随着放牧强度的增加, 生态系统中叶、根和土壤的C:N下降, 叶和凋落物的C:P下降, 土壤微生物生物量C:P(除高寒草甸)和N:P升高. 放牧强度对生态系统各组分C:N:P的影响与草地类型和气候因素密切相关, 当控制草地类型和气候因子的影响后, 放牧强度的独立效应对生态系统各组分C:N:P变异的解释率仅为0.4%~3.7%. 放牧改变了叶与根、根与土壤间C:N:P化学计量关系, 荒漠草原叶和根C:N响应比间的正相关关系、根和土壤N:P响应比间的负相关关系对放牧的响应更强烈. 放牧系统中地上和地下组分间C:N:P关系的改变提示我们草地可持续管理不能忽视生态系统C:N:P化学计量关系间的平衡.

关键词 放牧强度, 草甸草原, 典型草原, 荒漠草原, 高寒草甸, 地上地下C:N:P关系

放牧是世界范围内草地生态系统最主要和最直接的利用方式, 对生物多样性、生态系统功能和稳定性的维持具有重要调控作用[1,2]. 放牧会改变群落物种组成[3,4]、植物养分利用效率和碳固存[5,6]、根系生物量和根系渗出物产量[7,8]、凋落物质量和分解[9]、土壤微生物组成和活动[10], 以及土壤养分可利用性[11,12], 从而影响草地生态系统植物-微生物-土壤连续体中的碳(C)、氮(N)、磷(P)循环. 生态化学计量学从元素的计量关系和元素平衡的角度将生态系统各组分间的元素循环有机联系起来[13], 提供了理解生态系统功能变化的新思路. 因此, 明确生态系统各组分C:N:P化学计量特征对放牧的响应, 对于评估人类活动对草地生态系统功能的影响和制定可持续的草地管理策略至关重要.

放牧对生态系统各组分C、N、P 含量的影响不一致, 可能引起生态系统C:N:P计量关系的错配和失衡. 就生态系统地上组分而言, 放牧降低了典型草原、草甸草原和荒漠草原中叶片和凋落物中的C、N和P库[14], 增加了叶片的N、P浓度和N:P; 全球范围放牧实验的

引用格式: 张艺馨, 何超迈, 岳白, 等. 放牧对草地生态系统C:N:P的影响. 科学通报, 2025, 70: 1566–1576
Zhang Y, He C, Yue B, et al. The influence of grazing on grassland ecosystem C:N:P stoichiometry (in Chinese). Chin Sci Bull, 2025, 70: 1566–1576, doi: 10.1360/TB-2024-0304

© 2024《中国科学》杂志社

meta分析表明，对于生态系统地下组分，放牧降低了10%的土壤N库，增加了3.6%的土壤P库[15]，降低了土壤的N、P浓度和N:P，降低了根系的N:P[16]，同时在高寒草甸，放牧也降低了土壤微生物生物量C和N，增加了土壤微生物生物量C:N[10]．生态系统各组分C:N:P变化的不一致性表明，放牧对生态系统地上和地下过程中C、N、P循环的影响机制存在差异．然而，目前大多数研究仅关注了生态系统中的某几个组分、地上或者地下过程，而地上和地下组分间C:N:P联系对放牧的响应如何仍有待明确．

放牧对生态系统C:N:P的影响受到放牧强度、草地类型和环境因子的调控，从而造成放牧影响的区域差异性．全球放牧实验的meta分析表明，放牧对C:N:P的影响随放牧强度的变化而变化，轻度放牧增加了凋落物的C:N，重度放牧降低了叶片、土壤和土壤微生物生物量的C:N:P，轻度和中度放牧对三者C:N:P的影响较小[15]，而根系C:N对放牧强度的响应并不显著[17]．放牧对生态系统C:N:P的影响也随草地类型和环境因子的不同发生改变．如重度放牧降低了草甸草原土壤中C和N含量，但在典型草原和荒漠草原中均无显著影响[14]．放牧对生态系统中植物、土壤和土壤微生物生物量的C和N含量的影响与降水有关，生态系统的干旱程度越高，放牧对其养分循环相关功能的负面影响越大，而对干旱度相对较低的草地影响较小[1]．目前放牧对生态系统C:N:P 影响的实验多局限于单一站点，区域性多站点放牧联网实验亟待开展，这对明确地上和地下组分间C:N:P联系对放牧响应的区域差异至关重要．

针对以上研究不足，本文依托国家自然科学基金重大项目“草原生产力形成与调控机制”在草甸草原、典型草原、荒漠草原和高寒草甸建立的长期放牧联网实验平台，利用其构建的生态系统叶、根、凋落物、土壤微生物生物量和土壤C、N、P含量整合数据库，通过阐明放牧强度对生态系统各组分C:N:P的影响，草地类型、气候和放牧强度对生态系统各组分C:N:P的影响，以及生态系统各组分间C:N:P的关系对放牧的响应，以期回答地上和地下组分间C:N:P联系对放牧的响应及其区域差异．

1 材料和方法

1.1 平台概况

长期放牧联网实验平台包含4个区域的4种草地类型：草甸草原(呼伦贝尔)、典型草原(锡林郭勒)、荒漠草原 (四子王旗)和高寒草甸(青海海北)，每个研究站点均设置4个放牧梯度，即对照 (CK，不放牧)，轻度放牧(LG，采食率25%~35%)，中度放牧(MG，采食率45%~55%)和重度放牧(HG，采食率65%~75%)．各放牧站点的优势物种、土壤类型、气候类型等基本信息如表1所示．

1.2 数据获取

每年6~8月，在每个放牧研究站点的对照、轻度放牧、中度放牧和重度放牧小区内随机选择5个1 m×1 m (呼伦贝尔和锡林郭勒)或者0.5 m×0.5 m(四子王旗和海北)的样方进行植物群落调查．完成植物群落调查后，将植被齐地面刈割，取其地上部分收集，使用根钻取0~20 cm土层土壤中的根系，筛选清洗后制备为根系样品．在每个放牧小区选取5~10个取样点，使用土钻取0~20 cm土层的土壤混合并分成两份样本，其中一份土壤样品放入冰盒中，带回实验室–20℃冰箱保存，供土壤微生物测定(采集土壤时戴一次性橡胶手套，每个小区取完样品后需要更换手套)．每年秋季用铁耙搂取凋落物并收集．

表 1　长期放牧联网实验平台信息及实验设计

Table 1　Information of long-term grazing network experimental platform

研究站点	草地类型	放牧家畜种类	处理时间	优势物种	年均温 (MAT, ℃)	年降水 (MAP, mm)	土壤类型
呼伦贝尔	草甸草原	肉牛	2009年	羊草(*Leymus chinensis*) 贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)	–3~0	385	黑钙土
锡林郭勒	典型草原	绵羊	2005年	羊草(*Leymus chinensis*) 大针茅(*Stipa grandis*)	2.3	350	栗钙土
四子王旗	荒漠草原	绵羊	2004年	短花针茅(*Stipa breviflora*) 冷蒿(*Artemisia frigida*) 无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)	3.6	280	淡栗钙土
青海海北	高寒草甸	牦牛	2018年	嵩草属(*Kobresia*)	–1.7	582	高山草甸土

野外采集的植物样品，在实验室选取叶片并清理，根系彻底清洗掉根系上的泥土，凋落物去筛除土壤等杂质，装入信封，65℃烘干．土壤样品剔除非土壤成分(植物残茬、石块等)后过2 mm土壤筛，室温下风干．植物和土壤样品用球磨仪研磨，装入自封袋中供化学测试使用.

植物和土壤样品的C、N浓度使用元素分析仪测定，P浓度使用钼锑抗比色法测定．土壤微生物生物量C、N、P含量(microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus; MBC, MBN, MBP)采用氯仿熏蒸法测定.

本研究所用数据为长期放牧联网实验平台各站点开展放牧实验处理后至今的多年平均数据(呼伦贝尔，2009~2023年；锡林郭勒，2005~2023年；四子王旗，2004~2023年; 青海海北, 2018~2023年). 但由于平台中每个站点数据采集情况存在差异，导致草甸草原凋落物和高寒草甸根系数据的缺失.

1.3 统计分析

利用4个研究站点对照组叶、根、凋落物、土壤微生物生物量和土壤C:N:P的均值进行ANOVA单因素方差分析和Tukey检验，分析不同生态系统组分间C:N:P是否存在显著差异．为了分析放牧对生态系统各组分C:N:P的影响，将数据分为对照组和放牧组进行t检验，检验二者之间是否存在显著差异．为了说明放牧强度对生态系统各组分C:N:P的影响，使用ANOVA单因素方差分析和Tukey检验，分析不同放牧强度间(CK、LG、MG和HG)的差异显著性.

用线性混合模型(Linear mixed model)分析草地类型、气候和放牧强度对生态系统各组分C:N:P的影响，其中随机因子为样地(site)．首先，利用逐步多元回归(Stepwise multiple regression)挑选出气候(MAP和MAT)中对生态系统组分C:N:P产生显著影响的因子(P<0.01)，结果MAP和MAT均对因变量有显著影响．然后建立线性混合模型，得到草地类型、气候和放牧强度对因变量的单独作用和交互作用[18].

利用自然对数转换响应比(The natural log-transformed response ratio, LRR)[19]量化生态系统各组分C:N:P对放牧的响应，LRR为某元素计量比的放牧均值($\overline{X}_t$)与对照均值($\overline{X}_c$)之比的自然对数．随后利用线性回归分析地上和地下各组分C:N:P的LRR间的关系，分析生态系统各组分间C:N:P的关系对放牧响应的区域差异.

所有统计分析使用SPSS 27.0完成, 画图使用Origin 2022完成.

2 结果

2.1 生态系统各组分C:N:P特征

生态系统不同组分间C:N:P差异显著，4个研究站点叶、根、凋落物、土壤微生物生物量和土壤C:N:P的均值分别为269.8:12.1:1、509.2:12.1:1、642.2:58.7:1、23.9:5.6:1和48.8:4.6:1．从荒漠草原到草甸草原，叶C含量、根N含量、根C:P以及根N:P呈现下降趋势(图1(a, b, e, f))，根C:N呈现上升趋势(图1(d))．高寒草甸生态系统不同组分的C:N:P与其他三个草地类型差异显著，土壤微生物生物量和土壤C、N含量显著高于其他三个草地生态系统(图1(a, b))，这使得高寒草甸具有最高的土壤C:N及土壤微生物生物量C:P和N:P(图1(d~f)).

2.2 放牧对生态系统各组分C:N:P的影响

放牧降低了生态系统中叶、根、凋落物和土壤的C:N:P，各组分C:N:P的改变在不同生态系统类型间存在差异．放牧显著降低了典型草原和草甸草原叶的C:N(图2(a))，荒漠草原叶的C:P和N:P以及草甸草原叶的C:P(图2(b, c))．放牧显著降低了草甸草原根的C:N(图2(d))，而其他类型草地根的C:N:P没有发生显著变化．放牧降低了凋落物的C:N:P，但仅有典型草原凋落物的C:P和N:P下降显著(图2(h, i))．同时，放牧显著降低了高寒草甸土壤C:N(图2(m))，而草甸草原土壤的C:P和N:P发生显著增加(图2(n, o))．土壤微生物的C:N:P对放牧的响应与上述生态系统组成存在差异，放牧显著增加了高寒草甸和荒漠草原土壤微生物的C:N(图2(j))，显著降低了高寒草甸土壤微生物的C:P(图2(k))，而土壤微生物的N:P未发生显著变化(图2(l)).

2.3 放牧强度对生态系统各组分C:N:P的影响

生态系统各组分C:N:P对放牧的响应很大程度上取决于放牧强度，与轻度和中度放牧相比，重度放牧显著影响了叶、根、土壤微生物和土壤的C:N:P(图3)．整体而言，随着放牧强度的增加，生态系统中叶、根和土壤的C:N下降，叶和凋落物的C:P下降，土壤微生物的C:P(除高寒草甸)和N:P升高．生态系统各组分的N:P对放牧的响应在不同草地生态系统类型中具有特异性，放

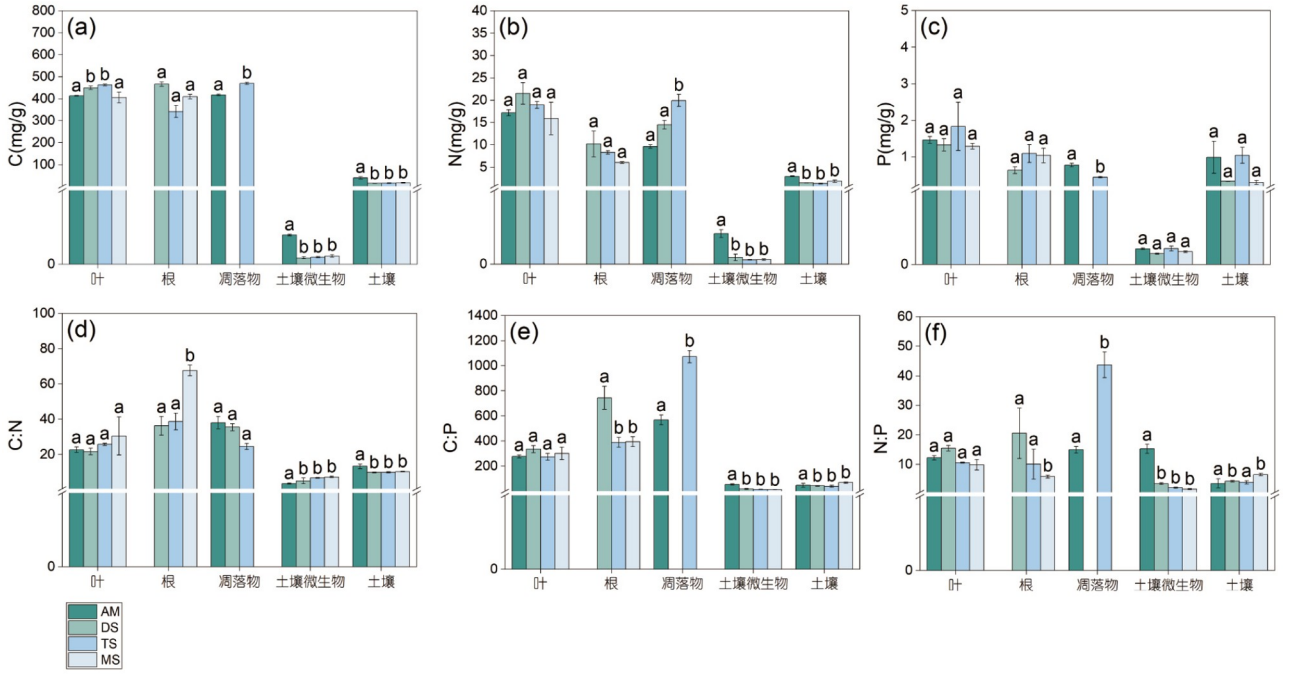


图 1 (网络版彩色)生态系统各组分(叶、根、凋落物、土壤微生物和土壤)的C(a)、N(b)、P(c)含量及C:N(d)、C:P(e)和N:P(f). 不同生态系统中相同组分的C:N:P若差异显著(P<0.05)则用不同字母标注. AM, 高寒草甸; DS, 荒漠草原; TS, 典型草原; MS, 草甸草原

Figure1 (Color online) The C (a), N (b), P (c) content and C:N (d), C:P (e), N:P (f) ratio of leaf, root, litter, soil microorganism and soil in different ecosystem types. It was marked with different letters, if the C:N:P of the same ecosystem component was significantly different with each other in different ecosystem types (P<0.05). AM, alpine meadow; DS, desert steppe; TS, typical steppe; MS, meadow steppe

牧后荒漠草原叶的N:P呈下降趋势, 而草甸草原叶的N:P呈上升趋势(图3(c)); 荒漠草原和草甸草原根的N:P随放牧强度增加而升高, 而在典型草原中随放牧强度增加而下降; 放牧后高寒草甸土壤微生物的N:P呈下降趋势, 在草甸草原中呈上升趋势, 而在典型草原中轻度放牧下土壤微生物N:P最高(图3(l)).

2.4 草地类型、气候和放牧强度对生态系统各组分C:N:P的影响

草地类型、气候和放牧强度共同解释了生态系统组分C:N:P变异的4%至42.2%(图4). 在3个因素的独立效应中, 气候的独立效应对叶、土壤微生物生物量和土壤C:N:P变异的解释率最大, 分别为32.7%、29.1%和28.4%. 在3个因素的两两交互作用中, 放牧强度和气候对叶C:N:P(-13.0%)和土壤微生物生物量C:N:P变异(-14.3%)的贡献较大, 放牧强度和草地类型的交互作用对土壤C:N:P变异的解释率较大(2.9%). 3个因素的共同交互作用对叶C:N:P(13.3%)和土壤微生物生物量C:N:P(15.5%)的变异有较高的解释率. 如图4所示, 当控制草地类型和气候因子的影响后, 放牧强度的独立效应对生态系统各组分C:N:P变异的解释率仅为3.7%~0.4%. 因此, 放牧强度对生态系统各组分C:N:P的影响与草地类型和气候因素密切相关.

2.5 生态系统各组分间C:N:P的关系对放牧的响应及其区域差异

放牧也影响生态系统各组分间C:N:P化学计量关系. 放牧引起的叶C:N的变化(LRR of leaf C:N)与根C:N的变化显著正相关(图5(a)), 根C:N的变化与土壤C:N的变化显著正相关(图5(g)), 根N:P的变化与土壤N:P的变化显著负相关(图5(i)). 放牧引起的地上和地下组分间C:N:P化学计量关系的变化在一些区域存在差异, 如草甸草原叶C:P的变化与土壤C:P的变化正相关(图5(e)), 荒漠草原土壤微生物生物量C:P的变化与土壤C:P的变化显著正相关(图5(k)), 而其他区域并未呈现此种关系. 同时, 荒漠草原叶和根C:N关系的变化对放牧的响应更为强烈, 即响应比间正相关关系的斜率更大(图5(a)), 荒漠草原根和土壤N:P响应比间的负相关关系更强烈(图5(i)). 总体而言, 放牧改变了叶与根、根与土壤间C:N:P化学计量关系, 而荒漠草原叶和根C:N响应比间的正相

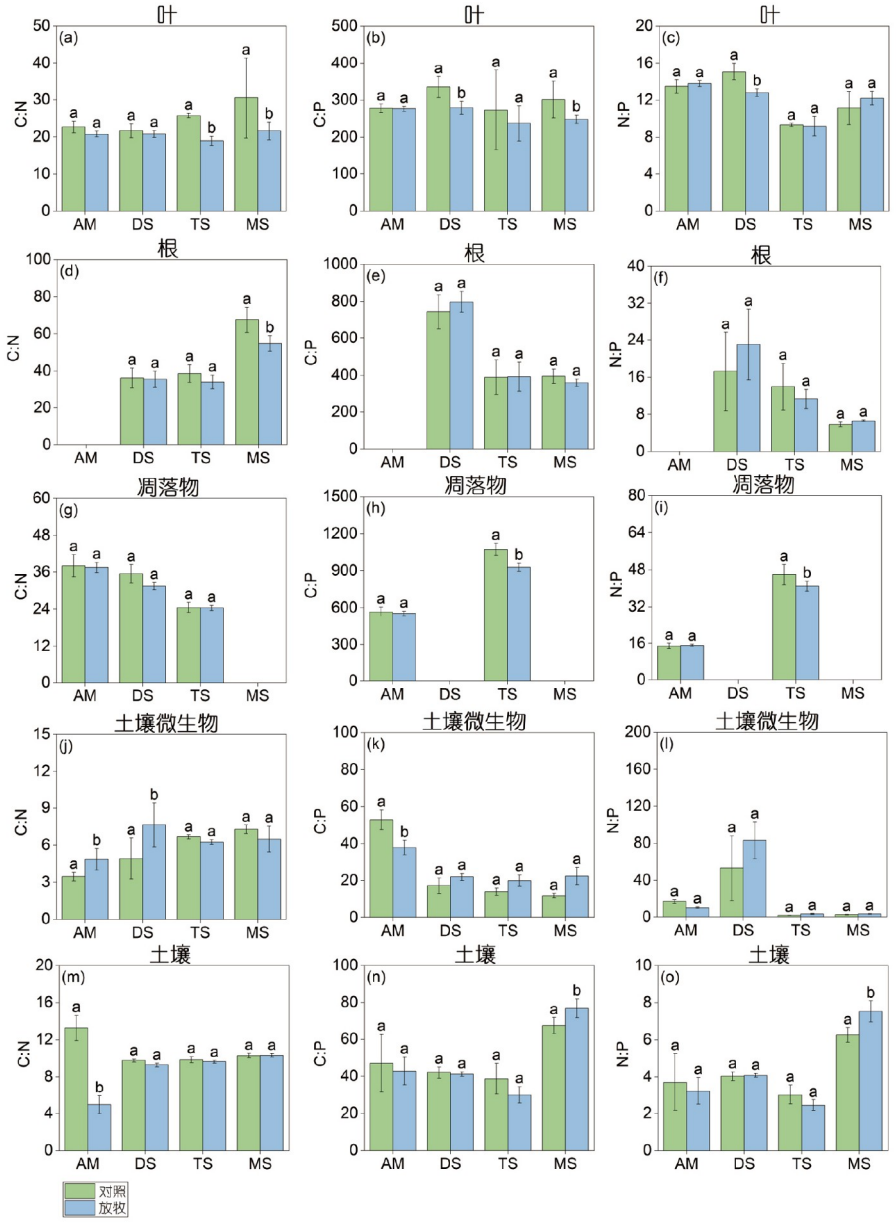


图 2 (网络版彩色)放牧对叶(a~c)、根(d~f)、凋落物(g~i)、土壤微生物(j~l)和土壤(m~o)C:N:P的影响. 不同字母表示放牧和对照间C:N:P差异显著(P<0.05). AM, 高寒草甸; DS, 荒漠草原; TS, 典型草原; MS, 草甸草原

Figure 2 (Color online) Effects of grazing on C:N:P of leaf (a–c), root (d–f), litter (g–i), soil microorganism (j–l) and soil (m–o) in different ecosystem types. Different letters indicated significant differences of C:N:P between grazing and CK (P<0.05). AM, alpine meadow; DS, desert steppe; TS, typical steppe; MS, meadow steppe

关关系、根和土壤N:P响应比间的负相关关系更强烈.

3 讨论

3.1 放牧对生态系统地上部分C:N:P的影响

放牧增加了叶N和P的含量, 四个研究区域对照和放牧后的叶N 含量分别为15.9~21.5和19.1~25.1 mg/g, 叶P含量分别为1.3~1.8和1.4~2.1 mg/g, 均在放牧后显著上升. 叶片养分浓度的增加与植物对食草动物啃食的补偿性生长反应有关[20~22]. 由于家畜在放牧过程中的啃食行为移除了部分叶片, 刺激植物改变叶片的生长速率, 增加叶片的数量和大小, 提高光合作用效率, 尽可能恢复到正常状态下的生物量积累. 与此同时, 植物也会提高根冠比, 导致植物营养浓度的提高. 例如,

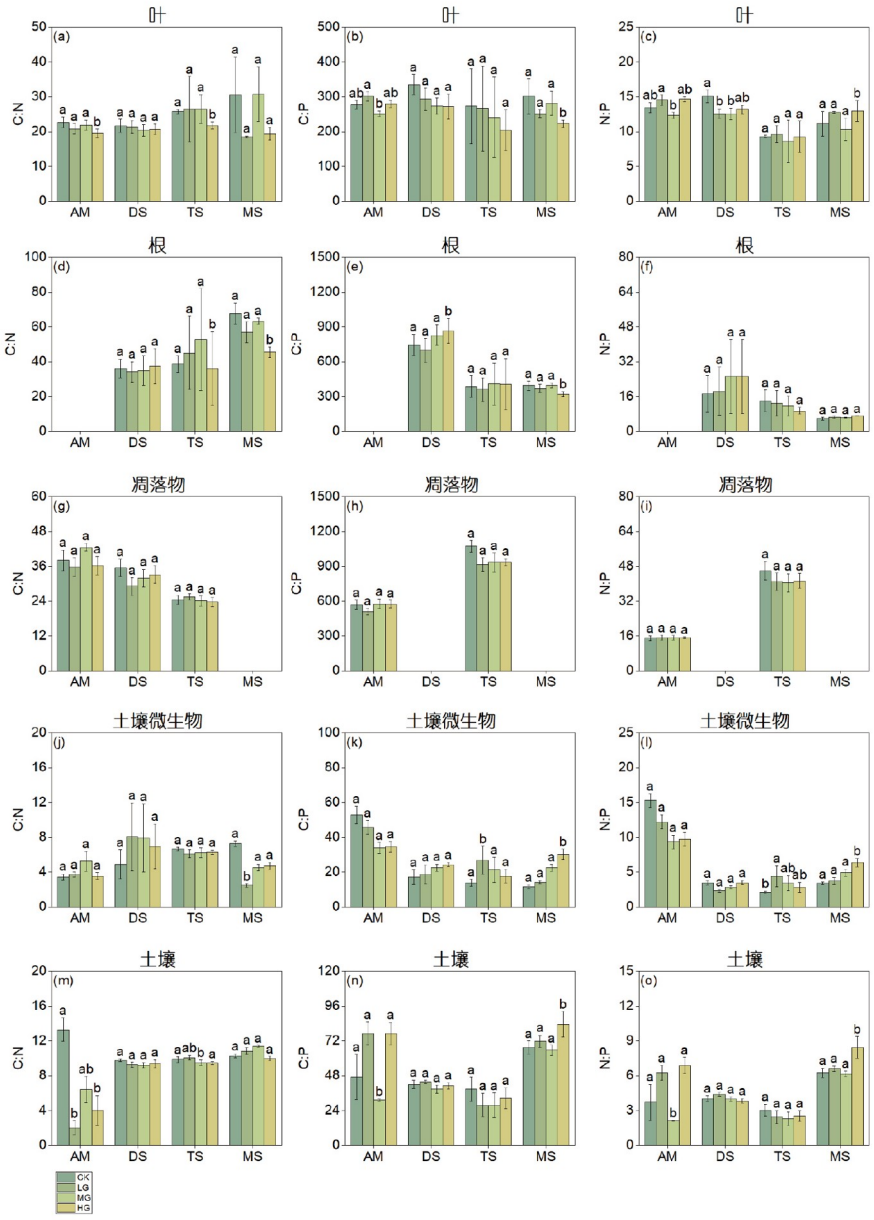


图 3 (网络版彩色)放牧强度对叶(a~c)、根(d~f)、凋落物(g~i)、土壤微生物(j~l)和土壤(m~o)C:N:P的影响. 不同字母表示放牧强度间C:N:P差异显著(P<0.05). AM, 高寒草甸; DS, 荒漠草原; TS, 典型草原; MS, 草甸草原

Figure 3 (Color online) Effects of grazing intensity on C:N:P of leaf (a–c), root (d–f), litter (g–i), soil microorganism (j–l) and soil (m–o) in different ecosystem types. Different letters indicated significant differences of C:N:P among grazing intensity (P<0.05). AM, alpine meadow; DS, desert steppe; TS, typical steppe; MS, meadow steppe

增加向根系分配的碳可以改善植物的水分状况和气孔导度, 从而支持光合速率并维持叶片和根系中相对较高的营养浓度[20,23].

放牧显著降低了典型草原和草甸草原叶C:N, 荒漠草原和草甸草原叶C:P, 以及典型草原凋落物的C:P. 叶片和凋落物中C:N和C:P的降低可能是由于牲畜粪便和尿液诱导的营养循环加速或营养有效性增加所致. 英国Silwood Park的长期放牧试验认为放牧通过促进植物的养分归还(主要是N), 加速了植物和土壤间的养分循环, 从而促进了植物对N、P的吸收, 增加群落的N和P含量, 相应地降低了C:N, C:P[24]. 在美国黄石公园草地近半个世纪的连续放牧研究发现, 放牧增加了群落叶片N含量, 但是对P含量没有明显影响, 认为放牧加速了N循环, 降低了N限制而相对提高了P限制[25].

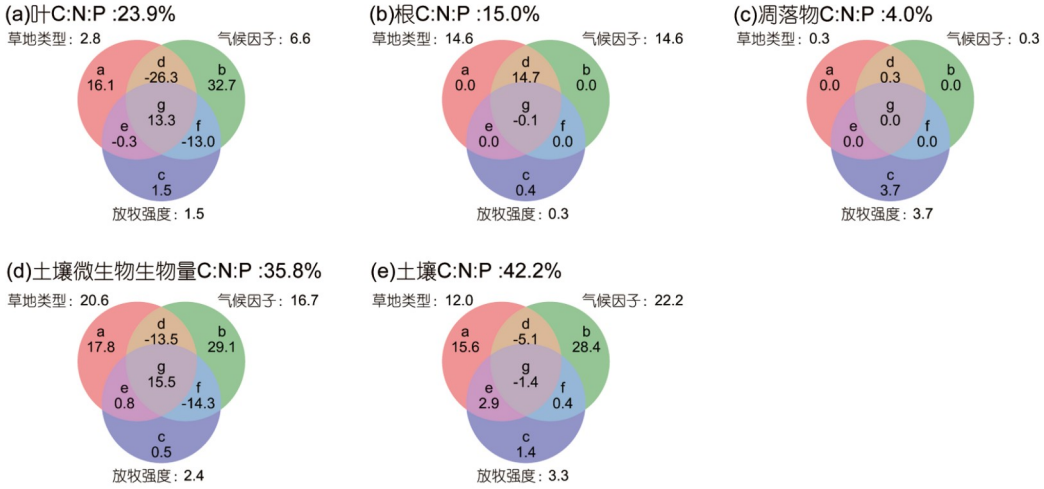


图 4 (网络版彩色)草地类型、气候和放牧强度对叶(a)、根(b)、凋落物(c)、土壤微生物(d)和土壤(e)C:N:P变异的解释率. a~c分别表示草地类型、气候和放牧强度的独立影响; d~f分别表示草地类型与气候、草地类型与放牧强度、气候与放牧强度的交互作用; g表示3个因素之间的交互作用

Figure 4 (Color online) Variation partitioning (R^2, %) of grassland type, climate and grazing intensity in accounting for the variations in of leaf (a), root (b), litter (c), soil microorganism (d) and soil (e) C:N:P ratios. a, b, and c denote the independent effect of grassland type, climate and grazing intensity, respectively; d, e, and f are the interactive effect between grassland type and climate, grassland type and grazing intensity, climate and grazing intensity, respectively; g denotes the interactive effect among the three factors

3.2 放牧对生态系统地下部分C:N:P的影响

本研究中, 放牧增加了草甸草原土壤的C:P和N:P. 这可能与放牧条件下, 土壤总N、有效N和有效P的减少有关[16,26]. 首先, 由于N循环与C循环密切相关, 在食草动物去除地上生物量后, 植物凋落物输入的减少(即土壤C输入减少)会造成土壤总N的减少[27]. 牲畜活动可能通过破坏团聚体和表层结皮来改变土壤结构, 导致土壤对水蚀和风蚀的敏感性增加, 并刺激土壤C和N的损失[26,28]. 其次, 食草动物的践踏会压实土壤, 从而抑制微生物活动和土壤呼吸, 减少释放到土壤中的有效养分数量, 导致土壤养分下降[29~31]. 同时, 食草动物压实土壤并降低土壤含水量时, P的流动性也会降低[26], 从而降低土壤P的有效性. 另外, 放牧引起的物种组成变化可以改变凋落物分解, 进一步减少养分释放到土壤中[32]. 整体而言, 与凋落物和根系相比, 放牧对土壤C:N:P的影响更倾向于负面效应.

土壤微生物生物量和活性对环境条件变化非常敏感[33,34], 放牧可以通过改变土壤体积、土壤pH值和土壤养分有效性直接改变周围环境条件, 同时也可以通过改变植物物种组成和根系渗出物, 影响土壤有机碳输入, 间接改变周围环境条件[35]. 这些直接和间接因素不仅会影响土壤微生物生物量, 而且会改变土壤微生物群落[34]. 在我们的研究中, 放牧显著增加了高寒草甸和荒漠草原土壤微生物生物量C:N. 土壤微生物生物量C:N比值是真菌与细菌相对比例的一个重要指标[36], 真菌和细菌的C:N分别为4.5~15和3~5[37], 因此土壤微生物生物量C:N的增加可能是真菌与细菌生物量比值增加的结果, 这反映了放牧增加了土壤真菌数量, 可能进一步促进土壤有机质分解速度[38].

3.3 放牧对地上和地下部分C:N:P关系的影响

放牧改变了生态系统地上和地下组分间C:N:P化学计量特征的关系. 我们的研究结果表明, 放牧引起的叶C:N的变化与根C:N的变化正相关, 根C:N的变化与土壤C:N的变化正相关, 而根N:P的变化与土壤N:P的变化呈负相关. 放牧引起的补偿性生长, 增加了叶片的光合作用以及分配给根系的C[39], 造成叶片和根系养分的协同变化. 同时, 植物叶片和根系中的养分与土壤养分之间存在紧密联系, 轻度和中度放牧会刺激根系分泌物增加, 从而造成植物对养分尤其是P的吸收和根系P含量的级联效应[14,40,41], 根系对P的过量吸收会对土壤P产生负向影响, 从而引起根系和土壤N:P的负向变化.

放牧引起的地上和地下组分间C:N:P关系的变化在一些区域存在差异, 如荒漠草原叶和根C:N响应比间的正相关关系、根和土壤N:P响应比间的负相关关系

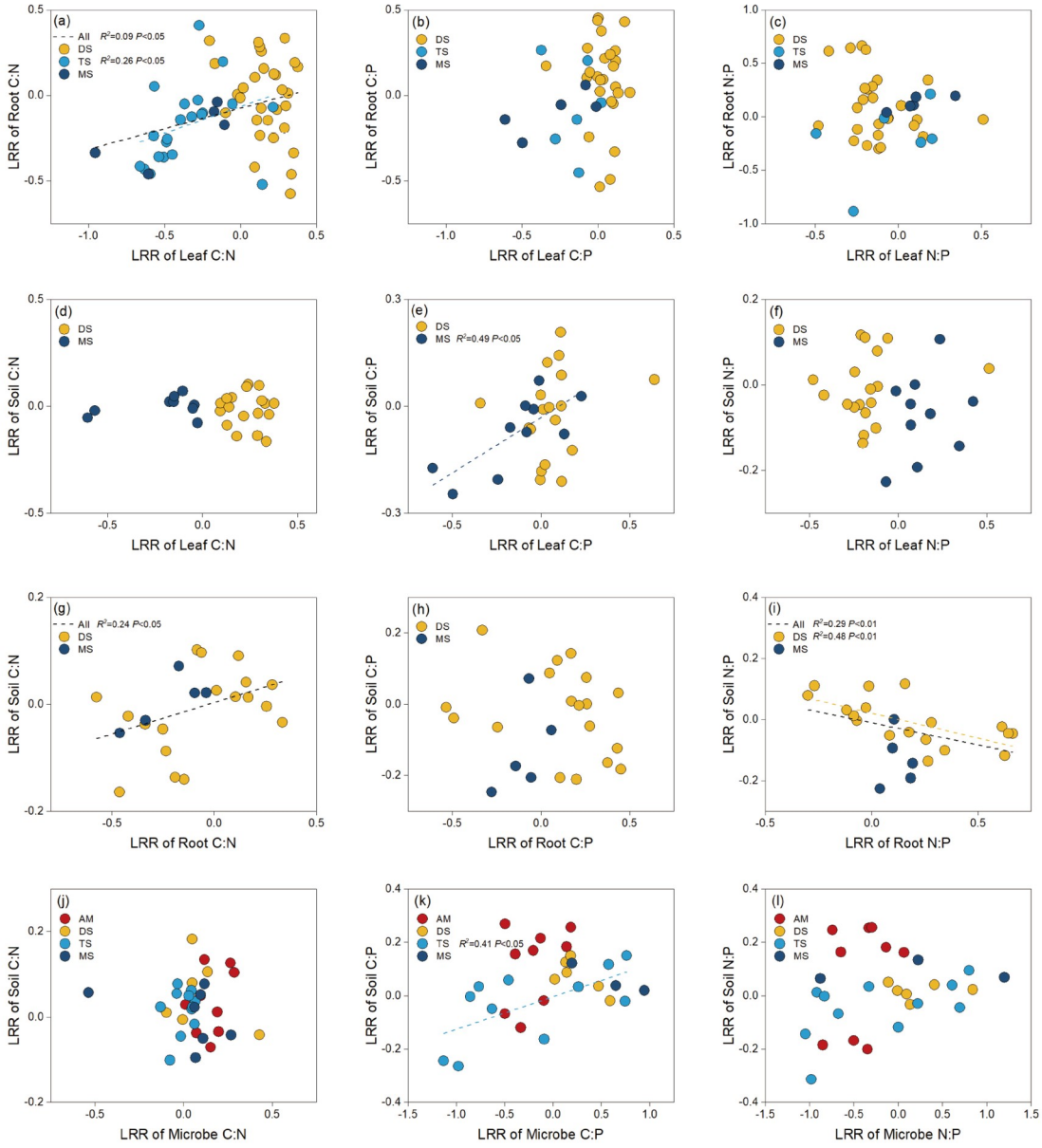


图 5 (网络版彩色)不同放牧区域叶和根(a~c)、叶和土壤(d~f)、根和土壤(g~i)及微生物和土壤(j~l)之间C:N:P一般对数响应比(LRR)的关系. DS, 荒漠草原; TS, 典型草原; MS, 草甸草原

Figure 5 (Color online) Relationships between the natural log–transformed response ratio (LRR) of C:N:P in leaf vs. root (a–c), leaf vs. soil (d–f), root vs. soil (g–i), and microbe vs soil (j–l) across different grazing sites. AM, alpine meadow; DS, desert steppe; TS, typical steppe; MS, meadow steppe

更强烈, 说明荒漠草原地上和地下一些组分的C:N:P关系的变化对放牧更为敏感. 对中国北方三大草原类型(草甸草原、典型草原和荒漠草原)长期放牧实验的研究表明, 与干旱度较低的草原相比, 放牧大大降低了干旱度较高的草原的生物多样性以及养分循环和养分库积累等生态系统多功能性[1]. 荒漠草原生态系统相对脆弱, 其表层土壤通常遭受严重的风蚀, 特别是当它们经历放牧等外部干扰时, 其维持和恢复正常生态系统功能的能力下降, 使生态系统各组分间C:N:P关系的变化更容易受到牲畜放牧的影响. 放牧对生态系统地上和地下过程中C、N、P循环更大可能产生负面影响. 放牧干扰通常会降低土壤养分有效性, 产生负反馈[42]. 尤其是与P循环相比, 放牧更大程度地加速了N循环, 这可能造成P限制加剧, 进一步改变草地生态系统养分限制

状况[43], 从而降低土壤缓冲能力和恢复能力, 影响草地生态系统功能[26,29].

4 结论

放牧降低了生态系统中叶、根、凋落物和土壤的C:N:P, 与轻度和中度放牧相比, 重度放牧对生态系统地上和地下组分C:N:P的影响更为显著. 同时, 生态系统地上和地下组分间C:N:P关系对放牧的响应存在区域差异性, 与草甸草原、典型草原和高寒草甸相比, 荒漠草原叶和根C:N以及根和土壤N:P间的关系对放牧的响应更强烈, 说明荒漠草原地上和地下组分间C:N:P关系的变化对放牧更为敏感. 以上结果提示我们可持续的放牧系统应基于养分资源的有效性, 因地制宜地制定放牧管理策略, 在更干旱的草原上, 应该更加谨慎地放牧牲畜. 草地可持续管理必须维持动物生产和生态系统的碳氮磷化学计量关系间的平衡.

参考文献

1 Zhang M, Delgado-Baquerizo M, Li G, et al. Experimental impacts of grazing on grassland biodiversity and function are explained by aridity. Nat Commun, 2023, 14: 5040
2 Liang M, Liang C, Hautier Y, et al. Grazing-induced biodiversity loss impairs grassland ecosystem stability at multiple scales. Ecol Lett, 2021, 24: 2054–2064
3 Zhang R, Tian D, Chen H Y H, et al. Biodiversity alleviates the decrease of grassland multifunctionality under grazing disturbance: A global meta-analysis. Glob Ecol Biogeogr, 2022, 31: 155–167
4 Eskelinen A, Harpole W S, Jessen M T, et al. Light competition drives herbivore and nutrient effects on plant diversity. Nature, 2022, 611: 301–305
5 Guo Y, Liu L, Zheng L, et al. Long-term grazing affects relationships between nitrogen form uptake and biomass of alpine meadow plants. Plant Ecol, 2017, 218: 1035–1045
6 Chen H, Hou X, Ubugunov L, et al. Carbon storage under different grazing management in the typical steppe. Eurasian Soil Sc, 2014, 47: 1152–1160
7 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. Glob Change Biol, 2018, 24: 2997–3009
8 Bai W, Fang Y, Zhou M, et al. Heavily intensified grazing reduces root production in an Inner Mongolia temperate steppe. Agr EcoSyst Environ, 2015, 200: 143–150
9 Luo C, Xu G, Chao Z, et al. Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan plateau. Glob Change Biol, 2010, 16: 1606–1617
10 Yang Z, Zhu Q, Zhan W, et al. The linkage between vegetation and soil nutrients and their variation under different grazing intensities in an alpine meadow on the eastern Qinghai-Tibetan Plateau. Ecol Eng, 2018, 110: 128–136
11 Yang Z, Baoyin T, Minggagud H, et al. Recovery succession drives the convergence, and grazing versus fencing drives the divergence of plant and soil N/P stoichiometry in a semiarid steppe of Inner Mongolia. Plant Soil, 2017, 420: 303–314
12 Wu L J, Li X, Zhao M L, et al. Grazing regulation of phosphorus cycling in grassland ecosystems: Advances and prospects (in Chinese). Chin Sci Bull, 2020, 65: 2469–2482 [乌力吉, 李响, 赵萌莉, 等. 放牧对草地生态系统磷循环调控机制的研究进展与展望. 科学通报, 2020, 65: 2469–2482]
13 Elser J J, Sterner R W, Gorokhova E, et al. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. Ecol Lett, 2000, 3: 540–550
14 Bai Y, Wu J, Clark C M, et al. Grazing alters ecosystem functioning and C:N:P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient. J Appl Ecol, 2012, 49: 1204–1215
15 He M, Zhou G, Yuan T, et al. Grazing intensity significantly changes the C:N:P stoichiometry in grassland ecosystems. Glob Ecol Biogeogr, 2020, 29: 355–369
16 Yu R, Zhang W, Fornara D A, et al. Contrasting responses of nitrogen: Phosphorus stoichiometry in plants and soils under grazing: A global meta-analysis. J Appl Ecol, 2021, 58: 964–975
17 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. Glob Change Biol, 2019, 25: 1119–1132
18 Heikkinen R K, Luoto M, Kuussaari M, et al. New insights into butterfly–environment relationships using partitioning methods. Proc R Soc B, 2005, 272: 2203–2210
19 Luo Y, Hui D, Zhang D. Elevated CO_2 stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: A meta-analysis. Ecology, 2006, 87: 53–63

20 McNaughton S. Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory. Oikos, 1983. 329–336

21 Milchunas D G, Lauenroth W K. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. Ecol Monogr, 1993, 63: 327–366

22 Xue R, Zheng S X, Bai Y F. Impacts of grazing intensity and management regimes on aboveground primary productivity and compensatory growth of grassland ecosystems in Inner Mongolia (in Chinese). Biodiv Sci, 2010, 18: 300–311 [薛睿, 郑淑霞, 白永飞. 不同利用方式和载畜率对内蒙古典型草原群落初级生产力和植物补偿性生长的影响. 生物多样性, 2010, 18: 300–311]

23 Chaneton E J, Lemcoff J H, Lavado R S. Nitrogen and phosphorus cycling in grazed and ungrazed plots in a temperate subhumid grassland in Argentina. J Appl Ecol, 1996, 33: 291–302

24 Heyburn J, McKenzie P, Crawley M J, et al. Effects of grassland management on plant C:N:P stoichiometry: Implications for soil element cycling and storage. Ecosphere, 2017, 8: e01963

25 Frank D A. Ungulate and topographic control of nitrogen: Phosphorus stoichiometry in a temperate grassland; soils, plants and mineralization rates. Oikos, 2008, 117: 591–601

26 Hao Y, He Z, Islam R. Effects of grazing patterns on grassland biomass and soil environments in China: A meta-analysis. PLoS ONE, 2019, 14: e0215223

27 Zhou G, Zhou X, He Y, et al. Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: A meta-analysis. Glob Change Biol, 2017, 23: 1167–1179

28 Neff J C, Reynolds R L, Belnap J, et al. Multi-decadal impacts of grazing on soil physical and biogeochemical properties in southeast Utah. Ecol Appl, 2005, 15: 87–95

29 Raiesi F, Asadi E. Soil microbial activity and litter turnover in native grazed and ungrazed rangelands in a semiarid ecosystem. Biol Fertil Soils, 2006, 43: 76–82

30 Zhao F, Ren C, Shelton S, et al. Grazing intensity influence soil microbial communities and their implications for soil respiration. Agr EcoSyst Environ, 2017, 249: 50–56

31 Zhou G, Luo Q, Chen Y, et al. Interactive effects of grazing and global change factors on soil and ecosystem respiration in grassland ecosystems: A global synthesis. J Appl Ecol, 2019, 56: 2007–2019

32 Garibaldi L A, Semmartin M, Chaneton E J. Grazing-induced changes in plant composition affect litter quality and nutrient cycling in flooding Pampa grasslands. Oecologia, 2007, 151: 650–662

33 Sánchez-Monedero M A, Mondini C, Cayuela M L, et al. Fluorescein diacetate hydrolysis, respiration and microbial biomass in freshly amended soils. Biol Fertil Soils, 2008, 44: 885–890

34 Liu S, Li Y, Wu J, et al. Spatial variability of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in a hilly red soil landscape in subtropical China. Soil Sci Plant Nutr, 2010, 56: 693–704

35 Attard E, Degrange V, Klumpp K, et al. How do grassland management history and bacterial micro-localisation affect the response of bacterial community structure to changes in aboveground grazing regime? Soil Biol Biochem, 2008, 40: 1244–1252

36 Balota E L, Colozzi-Filho A, Andrade D S, et al. Microbial biomass in soils under different tillage and crop rotation systems. Biol Fertility Soils, 2003, 38: 15–20

37 Heuck C, Weig A, Spohn M. Soil microbial biomass C:N:P stoichiometry and microbial use of organic phosphorus. Soil Biol Biochem, 2015, 85: 119–129

38 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. Soil Biol Biochem, 1998, 30: 1867–1878

39 Klumpp K, Fontaine S, Attard E, et al. Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. J Ecol, 2009, 97: 876–885

40 Bagchi S, Ritchie M E. Introduced grazers can restrict potential soil carbon sequestration through impacts on plant community composition. Ecol Lett, 2010, 13: 959–968

41 Liu N, Kan H, Yang G, et al. Changes in plant, soil, and microbes in a typical steppe from simulated grazing: Explaining potential change in soil C. Ecol Monogr, 2015, 85: 269–286

42 Ritchie M E, Tilman D, Knops J M H. Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. Ecology, 1998, 79: 165–177

43 Fujita Y, Venterink H O, van Bodegom P M, et al. Low investment in sexual reproduction threatens plants adapted to phosphorus limitation. Nature, 2014, 505: 82–86

Summary for “放牧对草地生态系统C:N:P的影响”

The influence of grazing on grassland ecosystem C:N:P stoichiometry

Yixin Zhang[1], Chaomai He[1], Bai Yue[1], Yingjun Zhang[2], Nan Liu[2], Yongfei Bai[3], Xiaoming Lu[3], Guodong Han[4], Qian Wu[4], Xin Ju[4], Jin-Sheng He[1] & Ning Zhao[1*]

[1] *State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agricultural Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China*
[2] *College of Grassland Science and Technology, China Agriculture University, Beijing 100193, China*
[3] *State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*
[4] *College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011, China*
* Corresponding author, E-mail: zhaon@lzu.edu.cn

Grazing alters carbon (C), nitrogen (N) and phosphorus (P) cycles in the plant-microbial-soil continuum of grassland ecosystems. The inconsistent regulation of grazing on the C, N, and P contents of each ecosystem component may lead to the mismatch and imbalance of ecosystem C:N:P stoichiometry. Understanding the response of ecosystem C:N:P stoichiometry to grazing is critical for assessing the impact of human activities on grassland ecosystem functioning and developing sustainable grassland management strategies. However, most recent studies focused either on the aboveground or the belowground ecosystem component in response to grazing. The effects of grazing intensity on C:N:P stoichiometry of different ecosystem components and the linkage between above- and belowground components remain unclear. Furthermore, most grazing experiments are limited to a single site, a regional scale distributed grazing experimental network can lead to high-impact advances that would otherwise be unachievable. Therefore, in this study, based on the integrated database of C, N, and P contents in leaf, root, litter, soil microbial biomass, and soil of the long-term grazing network experimental platform, we analyzed the response of above- and belowground C:N:P relationship to grazing and their regional differences. Specifically, our objectives were: (a) to examine the effects of grazing intensity on C:N:P stoichiometry in each ecosystem component, (b) to quantify the effects of grassland type, climate and grazing intensity on C:N:P stoichiometry in each ecosystem component, (c) to explore the links between grazing effects on above- and belowground C:N:P stoichiometry and its regional differences. The results showed that grazing decreased the C:N:P stoichiometry of leaf, root, litter and soil. The changes of C:N:P stoichiometry in each ecosystem component were different among different grassland types. Grazing effects on C:N:P stoichiometry varied strongly with grazing intensity. Specifically, leaf C:N, root C:N, soil C:N, leaf C:P and litter C:P decreased with increased grazing intensity, whereas microbial biomass C:P (except for alpine meadow) and N:P increased. The effects of grazing intensity on ecosystem C:N:P were related to grassland type and climate. When the influences of grassland type and climate were controlled, the independent effect of grazing intensity on the variations of ecosystem C:N:P were only from 0.4% to 3.7%. Meanwhile, grazing also changed the C:N:P stoichiometric relationships of leaf vs. root and root vs. soil. Positive correlation between the natural log-transformed response ratio (LRR) of leaf C:N and LRR (root C:N) and the negative correlation between LRR (root N:P) and LRR (soil N:P) were more significant in desert steppe. Grazing has changed C:N:P linkages between above-ground and below-ground components, which suggest that the balance of C:N:P stoichiometric relationship in grazing ecosystem should be considered in sustainable grassland management.

grazing intensity, meadow steppe, typical steppe, desert steppe, alpine meadow, above- and belowground C:N:P relationship

doi: 10.1360/TB-2024-0304