



不同类型草原重度放牧对土壤微生物多样性的影响及其驱动因素

陈焘^{1,2,3†}, 巴德木其其格^{4,5†}, 董鑫^{1,2,3}, 张英俊^{4*}

1. 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 730020

2. 兰州大学草地微生物研究中心, 兰州 730020

3. 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020

4. 中国农业大学草业科学与技术学院, 北京 100193

5. 中国地质调查局自然资源综合调查指挥中心, 北京 100055

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: zhangyj@cau.edu.cn

2024-03-28 收稿, 2024-05-12 修回, 2024-07-30 接受, 2024-09-04 网络版发表

国家自然科学基金(32192462)资助

摘要 微生物是土壤中最活跃的组分, 对外界干扰响应敏感, 因此常作为评价土壤生态系统功能和健康的重要指标. 尽管国内外已有不少研究探讨了放牧对土壤微生物的影响, 但是其影响在不同草原类型如何变化及其变化机制尚不清楚. 本研究以中国北方草甸草原、典型草原、高寒草甸以及荒漠草原为研究对象, 比较了不同类型草原重度放牧对土壤微生物群落组成和多样性的影响及驱动因素. 结果表明, 在同一草原类型下, 与对照相比重度放牧对土壤细菌和真菌群落 α 多样性和 β 多样性影响均不显著, 但是不同草原类型之间细菌和真菌 α 多样性和 β 多样性存在显著差异. 其中, 草甸草原土壤细菌ASV丰富度和香农多样性均显著高于其他三种草原类型. 高寒草甸的土壤真菌 α 多样性最高, 其真菌ASV丰富度显著高于草甸草原和荒漠草原, 其真菌香农多样性显著高于典型草原. 典型草原和草甸草原的细菌和真菌群落结构相似, 与荒漠草原和高寒草甸差异较大. 不同草原类型土壤细菌和真菌 α 多样性和 β 多样性的关键驱动因子不同. 土壤有机碳、碳氮比、速效磷、硝态氮以及地下生物量是影响草原土壤细菌 α 多样性的重要驱动因子. 土壤硝态氮、总氮、pH、速效磷, 以及地上生物量是影响草原土壤真菌 α 多样性的重要驱动因子. 土壤有机碳、地下生物量和总氮是影响草原土壤细菌 β 多样性的重要驱动因子. 土壤有机碳和速效氮是影响草原土壤真菌 β 多样性的重要驱动因子. 本研究比较了不同类型草原重度放牧对土壤微生物群落多样性的影响, 揭示了不同类型草原土壤微生物多样性的关键驱动因素, 为天然草原的管理以及退化草地的恢复提供了理论依据.

关键词 草原类型, 放牧, 土壤微生物, α 多样性, β 多样性

草原是地球上分布最广泛也是最大的陆地生态系统. 据统计, 全球草原面积为 $5.25 \times 10^9 \text{ km}^2$, 约占全球陆地总面积的41%(不包括格陵兰岛和南极). 第三次全国国土调查数据显示, 中国草原面积39.7亿亩(1亩

$=0.0666667 \text{ hm}^2$), 约占国土面积的27.5%. 草原不仅为人类提供了丰富多样的畜产品, 同时具有多种生态功能, 在碳固持、气候调节、水土保持、防风固沙等方面发挥着重要作用. 然而2005年出版的《中国环境状

引用格式: 陈焘, 巴德木其其格, 董鑫, 等. 不同类型草原重度放牧对土壤微生物多样性的影响及其驱动因素. 科学通报, 2025, 70: 1601–1611

Chen T, Bademu Q, Dong X, et al. Effects of heavy grazing on soil microbial diversity and its drivers in different types of grasslands (in Chinese). Chin Sci Bull, 2025, 70: 1601–1611, doi: [10.1360/TB-2024-0330](https://doi.org/10.1360/TB-2024-0330)

况公报》报告指出,由于长期过度放牧,中国90%以上的草原发生了不同程度退化^[1,2]。近些年,随着国家草原生态保护补助奖励机制等政策的实施,中国草原持续恶化的状况得到初步遏制,但是整体上草原退化问题依然严峻,局部甚至有恶化的态势^[3]。

微生物是土壤中最活跃的组分,在土壤形成、有机质分解、养分循环、气候调节、植物多样性和生产力维持等方面发挥着重要作用^[4-7]。同时,土壤微生物对外界干扰响应十分敏感,因此常作为评价土壤生态系统功能和健康的重要指标^[8,9]。全球气候变化和人类活动给草原生态系统造成了日趋严重的影响,并且不可避免地影响了土壤微生物群落结构和功能,进而增加了生态系统的复杂性和不确定性。因此,探讨人类活动和气候变化背景下土壤微生物群落结构和功能的变化对于天然草原的可持续发展具有重要意义。

放牧是草原最主要也是最直接的利用方式,家畜通过采食、践踏和排泄物返还等方式影响植被群落特征和土壤特性,从而直接或间接影响土壤微生物群落的结构和功能^[10,11]。近年来,国内外学者关于放牧对土壤微生物的影响进行了大量研究,主要涉及不同放牧强度、不同家畜组合、放牧季节以及持续时间等方面^[12-14]。然而,不同气候条件下形成的草地类型其植物组成、土壤理化性质均有差异,因此对于外界环境的响应也不同^[15,16]。如草甸草原通常位于湿润地区,常年水分充足,植被茂盛;典型草原分布在干旱至半干旱地区,降水较少,植被以矮小的草本植物为主;荒漠草原位于干旱地区,降水量极少,仅一些耐旱的植物能够存活;高寒草甸位于高海拔地区,夏季短暂,冬季漫长,植被以适应高寒环境为主^[1,17]。因此,放牧对土壤微生物群落的影响在不同草原类型如何变化及其驱动机制,有待进一步研究。

本研究以中国北方草甸草原、典型草原、高寒草甸以及荒漠草原为研究对象,比较了不同草原类型放牧对土壤微生物群落多样性的影响及驱动因素,从而为不同类型草原的管理以及退化草地的恢复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究依据降水梯度,选取中国北方4种典型的草原类型进行研究,包括草甸草原、高寒草甸、典型草

原以及荒漠草原。草甸草原试验样地位于中国农业科学院呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站谢尔塔拉牧场(49°19'N, 120°03'E),海拔628 m,年均降水量为420 mm,年均温为-5~-1°C;高寒草甸试验样地位于青海省海北藏族自治州海晏县(36°92'N, 100°93'E),海拔3100 m以上,年均降水量为400 mm,年均温为1.4°C;典型草原试验样地位于中国北方内蒙古锡林浩特市毛登牧场境内(44°15'N, 116°32'E),海拔1111 m,年均降雨量约为350 mm;荒漠草原试验样地位于内蒙古自治区锡林郭勒盟苏尼特温带荒漠资源与环境野外科学观测试验站(41°55'~43°39'N, 111°03'N~114°16'E),年平均降水量为160 mm,年均温度为6.4°C。

1.2 试验设计

本研究选取草甸草原、高寒草甸、典型草原和荒漠草原中的对照和重度放牧样地进行研究,对照处理为完全禁牧草地,重度放牧处理概况如表所示(表1),放牧强度根据当地草原实际载畜量和牧草采食率计算。各草原类型的放牧强度试验均采用完全随机区组设计。

1.3 植被特征调查

2019年8月中旬,在四个试验样地的对照和重度放牧小区分别随机设置3个1 m×1 m的样方,调查植物群落高度、盖度、密度、频度及地上生物量。盖度采用针刺法,高度采用测量法测量植物自然高度;密度用直接计数法;频度为单位样方内各物种出现次数。生物量采用0.5×1 m²样方,分种采集植物并齐地刈割生物量,植物鲜样采用105°C杀青30 min,然后在65°C条件下烘干至恒重。植物群落中每种植物的干重采用地上生物量/m²表示。计算植被群落的Patrick丰富度指数、Shannon-Wiener指数、均匀度指数,计算公式如下:

$$\text{Patrick丰富度指数 } Pa = S; \quad (1)$$

$$\text{Shannon-Wiener指数} = -\sum P \ln(pi); \quad (2)$$

$$\text{均匀度指数} = \sum P \ln(pi) / \ln(S); \quad (3)$$

式中, S 为样方内总的植物物种数目; P_i 为物 i 占总物种数目的比例。

1.4 土壤样品采集

植被特征调查后,在每个样方内,收集3钻0~10 cm混合土壤(土钻直径7 cm),过孔径为2 mm筛,去除石子和凋落物,并分成两部分,一部分带回室内自然风干进

表 1 本研究中各草原类型所选取的重度放牧试验概况

Table 1 Summary of the heavy grazing intensity in different types of grassland

草原类型	草甸草原	高寒草甸	典型草原	荒漠草原
放牧强度	1.67只/hm ²	6只/hm ²	12只/hm ²	0.5只/hm ²
家畜种类	牛	羊	羊	羊
放牧时间	6~9月	6~9月	6~9月	6~9月

行土壤理化性质的测定,另一部分鲜土用于干冰保存,带回实验室立即储存于-80℃冰箱,用于微生物测序测定。

1.5 土壤理化性质测定

土壤含水量通过105℃下烘干24 h烘干称重法测定。土壤电导率采用电导率仪测量(水土比为2.5:1)。土壤pH使用pH计测定^[18]。土壤硝态氮和铵态氮含量使用流动分析仪(Flowsys; Ecotech, Germany)测定^[19]。土壤总碳和总氮使用TC仪(Elementar vario TC cube, Germany)测定^[20]。土壤有机碳使用Elemental rapid CS cube元素分析仪测定^[21]。土壤速效磷采用碳酸氢钠(NaHCO₃)浸提-钼锑抗比色法测定^[22]。

1.6 微生物高通量测序

使用E.Z.N.A.® soil DNA kit试剂盒提取土壤样品DNA,采用NanoDrop2000 超微量分光光度计(Thermo Scientific, Inc, USA)对其纯度和浓度进行检测。提取DNA后,采用聚合酶链式反应(PCR)前端引物B341F(CCTACGGGNGGCWGCAG)和后端引物B785R(GACTACHVGGGTATCTAATCC)对细菌16SrRNA基因的V3-V4可变区进行扩增,片段大小为450 bp;采用聚合酶链式反应(PCR)前端引物ITS-3(CTTGGTCATTGAGGAAGTAA)和后端引物ITS-4(GCTGCGT-TCTTCATCGATGC)对真菌ITS rRNA基因的ITS2可变区进行扩增,片段大小为350 bp。细菌扩增反应条件为:94℃变性5 min, 94℃变性30 s, 55℃退火30 s, 72℃延伸30 s, 72℃最终延伸8 min,并在12℃下保存。真菌扩增反应条件为:95℃变性3 min, 95℃变性20 s, 53℃退火20 s, 72℃延伸30 s,最后在72℃下延伸5 min。PCR完成后用1.5%的琼脂糖凝胶电泳检测产物的完整性和片段大小是否正确,对条带不清晰的样品重新进行PCR扩增。将每个样品的3个重复混合后用1.5%琼脂糖凝胶电泳检测,用AxyPreDNA凝胶回收试剂盒(Axygen Scientific, Inc. USA)切胶回收PCR产物。采用QuantiFluorTM-ST荧光定量系统,用Picogreen®dsDNA定量试剂盒(Pico-

Green®dsDNA Quantitation Reagent)进行检测。采用PCR-Free的方式建库,构建好的文库经过文库检验合格后,使用Illumina Miseq平台PE300模式(广东美格基因科技有限公司)进行测序。

1.7 生物信息学分析

测序完成后,去除引物序列,并根据barcode为每个样品分配对应的原始序列。使用FLASH V1.2.5合并DNA片段双端序列,去除barcode标签。之后,对序列进行质量控制以去除低质量的扩增子序列:使用Mothur v.1.34.4移除短序列和同源多聚物从而过滤序列并去除冗余序列。然后使用USEARCH v.11.0.中的-unoise3,以97%的序列相似性将干净的序列聚类成可操作分类单元(ASV),并去除嵌合序列。通过量化每个样本中特征序列的频率,获得ASV特征表,然后采用0.8的置信度阈值去除质体和非细菌或真菌,并使用vegan软件包对ASV按子样本进行了均等重抽平。根据SILVA数据库(<http://www.arb-silva.de>)和RDP分类器进行细菌的物种注释,根据UNITE数据库(<https://unite.ut.ee/>)、BLAST工具和QIIME软件(<http://qiime.org/index.html>)进行真菌的物种注释。以上过程均在R v.4.1.2中进行。

1.8 数据统计与分析

采用ASV丰富度(ASV richness)和香农多样性(Shannon diversity)来表征细菌和真菌群落的α多样性,使用布雷-柯蒂斯相异系数(Bray-Curtis dissimilarity)作为群落β多样性指标。使用Turkey HSD多重比较法检验α多样性指标在各处理之间的差异。为了研究不同类型草原和放牧对细菌和真菌群落的α多样性的影响,本研究使用LME4软件包中的“lmer”函数建立线性混合效应模型,将ASV丰富度和香农多样性作为函数,草原类型、放牧及其交互作用作为固定效应,此外,为了考虑同一处理不同小区之间的差异,将小区作为随机效应。使用CAR软件包中的“Anova”函数检验显著性,使用MUMIN软件包中的“r.squaredGLMM”函数计算R²。对

于 β 多样性,本研究使用布雷-柯蒂斯距离的主坐标分析(PCoAs)以直观显示不同草原类型下对照和放牧处理对细菌和真菌群落结构的影响.进一步使用VEGAN软件包中的函数“adonis2”进行PERMANOVA分析并提取了 R^2 值.为了探究不同草原类型中环境因子与细菌和真菌群落 α 多样性的关系,首先以各环境因子为自变量,以细菌和真菌群落ASV丰富度和均匀度为因变量在4个草原类型中分别进行了线性回归分析,选取解释度(R^2)最高的前6个环境因子进行进一步分析.之后采用随机森林模型分析环境因子对土壤细菌和真菌 α 多样性变异的贡献程度,以“Increase in MSE(%)”作为衡量预测变量的重要性,该值越大,说明变量的重要性越大.此外,PERMANOVA分析中的 R^2 可以用来反映环境因子对细菌和真菌群落 β 多样性的影响权重大小.本研究的数据统计与分析过程均在R v.4.1.2中进行.

2 结果与分析

2.1 土壤微生物群落 α 多样性

在同一草原类型下,与对照相比,重度放牧对土壤细菌和真菌群落 α 多样性影响均不显著,但是不同草原类型之间细菌和真菌 α 多样性存在显著差异(表2).其中,草甸草原的土壤细菌ASV丰富度和香农多样性均显著高于其他三种草原类型.高寒草甸的土壤真菌 α 多样性最高,其真菌ASV丰富度显著高于草甸草原和荒漠草原,其真菌香农多样性显著高于典型草原(图1).

2.2 土壤微生物群落 β 多样性

使用Bray-Curtis距离衡量样品间的相异系数,距离越小说明样品间的微生物群落结构差异性越小.由置

换多元方差分析(PERMANOVA)可知,草原类型是影响土壤细菌和真菌群落结构唯一显著因素(表2).基于Bray-Curtis距离的PCoA分析所显示的结果进一步证实了这一结果,不同草原类型的细菌和真菌群落在图中显著分离,其中最为相近的坐标点是草甸草原和典型草原,说明二者的群落结构最相似,而同一草原类型下的对照和重度放牧处理在图中并不能彼此分开(图2),说明在同一草原类型下,重度放牧并没有显著改变土壤细菌和真菌群落结构.

2.3 环境因子对土壤微生物群落 α 多样性的贡献度

不同草原类型土壤细菌和真菌 α 多样性的关键驱动因子不同.土壤碳氮比、植被丰富度、地下生物量和速效磷是影响草甸草原细菌ASV丰富度指数最主要的驱动因子(图3(a)),植被地下生物量和均匀度指数是影响细菌香农多样性最主要的驱动因子(图3(e)).土壤有机碳、植被地上生物量和丰富度是高寒草甸细菌ASV丰富度指数最主要的驱动因子(图3(b)),土壤碳氮比、硝态氮和植被丰富度是细菌香农多样性最主要的驱动因子(图3(f)).植被香农多样性、丰富度、土壤pH和有机碳是典型草原细菌ASV丰富度指数最主要的驱动因子(图3(c)),土壤速效磷、有机碳和植被香农多样性是细菌香农多样性最主要的驱动因子(图3(g)).土壤速效磷、含水量、pH和植被丰富度是荒漠草原细菌ASV丰富度指数最主要的驱动因子(图3(d)),土壤速效磷是影响细菌香农多样性最主要的环境因子(图3(h)).

土壤硝态氮、碳氮比和植被地上生物量是草甸草原真菌ASV丰富度指数最主要的驱动因子(图4(a)),土壤pH、植被香农多样性和植被均匀度是真菌香农多样

表 2 草原类型、重度放牧以及二者交互作用对细菌和真菌群落 α 多样性指数影响的线性混合效应模型

Table 2 Summary of the results for grassland types, heavy grazing and their interactions on bacterial and fungal community as modelled using linear mixed models for α diversity (ASV richness and Shannon diversity)

多样性指数		草原类型				重度放牧				草原类型×重度放牧			
		df	P值	R ²	F值	df	P值	R ²	F值	df	P值	R ²	F值
细菌	ASV丰富度	3	<0.001	0.652	46.833	1	0.514	0.006	0.425	3	0.150	0.696	5.322
	香农多样性	3	<0.001	0.792	87.077	1	0.310	0.009	1.033	3	0.431	0.798	2.753
	Bray-Curtis距离	3	0.001	0.651	13.087	1	0.379	0.017	1.051	3	0.186	0.067	1.339
真菌	ASV丰富度	3	<0.001	0.575	29.339	1	0.615	0.005	0.253	3	0.450	0.584	2.641
	香农多样性	3	<0.001	0.500	19.572	1	0.805	0.002	0.061	3	0.803	0.473	0.994
	Bray-Curtis距离	3	0.001	0.552	8.632	1	0.186	0.029	1.360	3	0.197	0.079	1.231

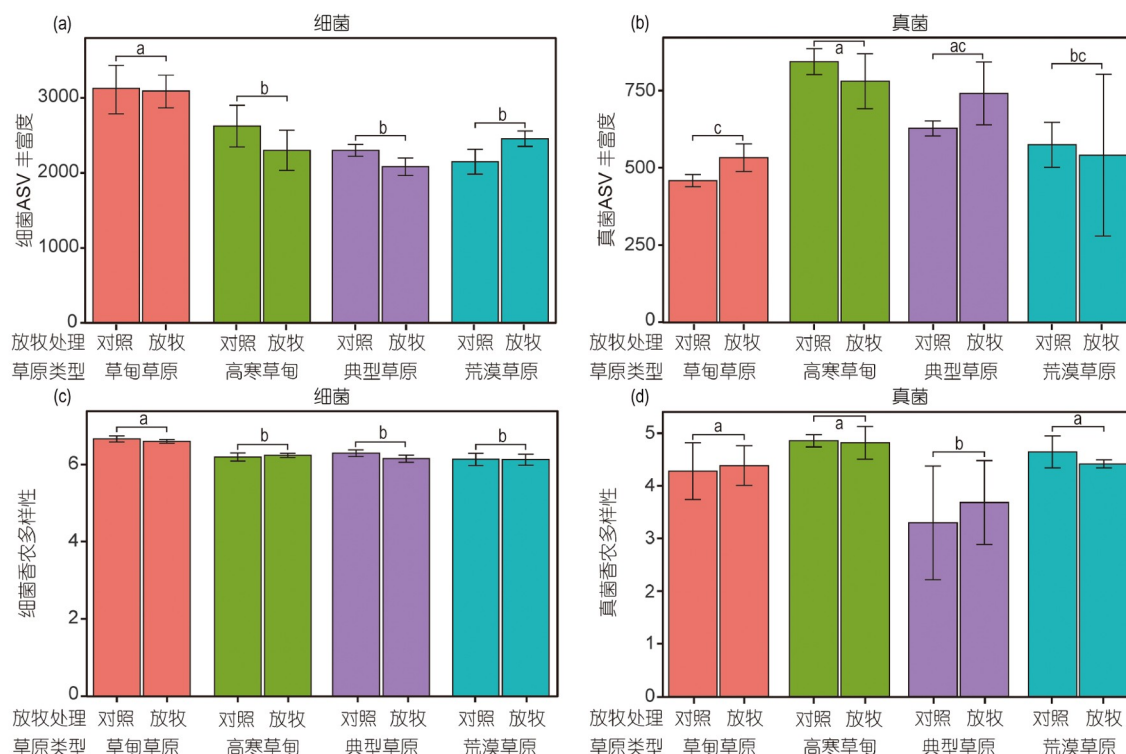


图 1 不同类型草原土壤细菌(a, c)和真菌(b, d)在对照和重度放牧处理下的ASV丰富度和香农多样性. 不同小写字母表示差异显著($P < 0.05$, Tukey's HSD)

Figure 1 ASV richness and Shannon diversity of soil bacteria (a, b) and fungi (c, d) in different types of grassland under control and grazing treatments. Different lowercase letters indicate significant differences at $P < 0.05$

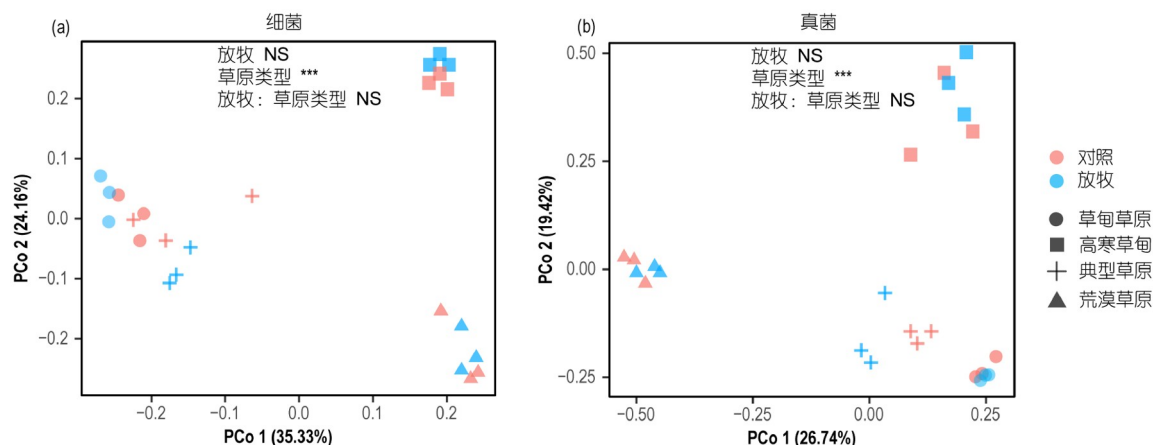


图 2 不同类型草原土壤细菌(a)和真菌(b)群落对照和重度放牧处理下的主坐标分析(PCoA). 使用多因素方差分析(PERMANOVA)评价放牧、草原类型及其交互作用对细菌和真菌群落结构的影响. ***, $P < 0.001$; NS代表无显著影响

Figure 2 Principal Co-ordinates Analysis (PCoA) of community composition of soil bacteria (a) and fungi (b) in different types of grassland under control and grazing treatments. The effects of grazing, grassland types, and their interactions on bacterial and fungal community composition were assessed using permutational multivariate analysis of variance. ***, $P < 0.001$; NS, no significant effect

性最主要的驱动因子(图4(e)); 土壤硝态氮、总氮、碳氮比和有机碳是影响高寒草甸真菌ASV丰富度指数最主要的环境因子(图4(b)), 植物群落均匀度、香浓多样

性、土壤碳氮比和总氮是影响香农多样性最主要的环境因子(图4(f)). 土壤总氮、碳氮比、有机碳和植被地下生物量是影响典型草原真菌ASV丰富度指数最主要

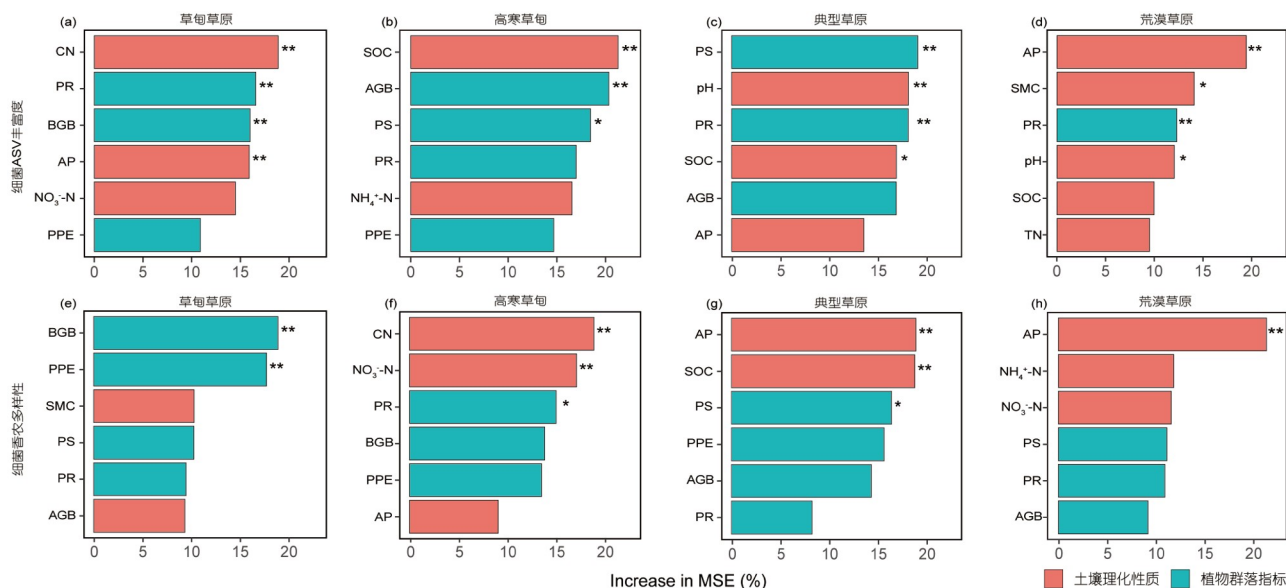


图 3 环境因子对不同类型草原土壤细菌ASV丰富度(a~d)和香农多样性(e~h)的贡献度。SMC: 土壤含水量; pH: 土壤pH; NH₄⁺-N: 土壤铵态氮; NO₃⁻-N: 土壤硝态氮; SOC: 土壤有机碳; TN: 土壤总氮; CN: 土壤碳氮比; AP: 土壤速效磷; AGB: 植物地上生物量; BGB: 植物地下生物量; PS: 植被香农多样性; PR: 植被丰富度; PPE: 植被均匀度指数。*, $P<0.05$; **, $P<0.01$; 下同

Figure 3 Contribution of environmental factors to ASV richness (a~d) and Shannon diversity (e~h) of soil bacteria in different types of grassland. SMC: Soil water content; pH: The pH value of soil; NH₄⁺-N: Soil ammonium nitrogen; NO₃⁻-N: Soil nitrate nitrogen; SOC: Soil organic carbon; TN: Soil total nitrogen; CN: Soil carbon/nitrogen ratio; AP: Soil available phosphorus; AGB: Plant aboveground biomass; BGB: Plant belowground biomass; PS: Plant Shannon diversity; PR: Plant species richness; PPE: Plant evenness index. *, $P<0.05$; **, $P<0.01$; The same below

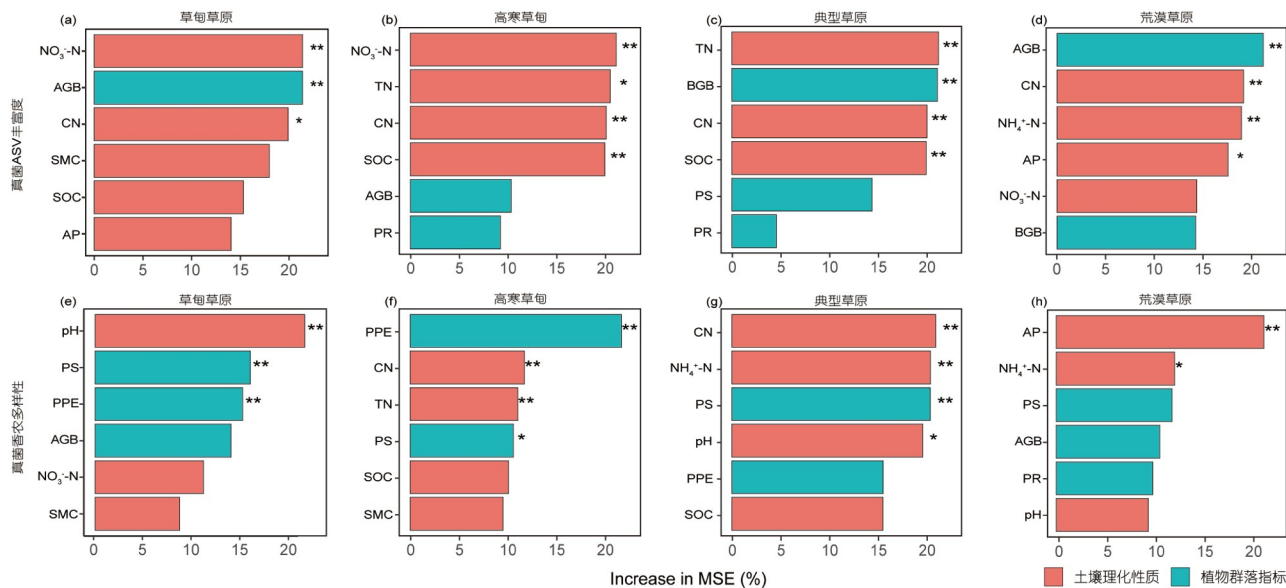


图 4 环境因子对不同类型草原土壤真菌ASV丰富度(a~d)和香农多样性(e~h)的贡献度

Figure 4 Contribution of environmental factors to ASV richness (a~d) and Shannon diversity (e~h) of soil fungi in different types of grassland

的环境因子(图4(c)), 土壤碳氮比、铵态氮、pH和植物群落香农是影响香农多样性最主要的环境因子(图4(g)). 植被地上生物量、土壤碳氮比、铵态氮和速效磷

是影响荒漠草原真菌ASV丰富度指数最主要的环境因子(图4(d)), 土壤速效磷和铵态氮是影响香农多样性最主要的环境因子(图4(h)).

2.4 环境因子对土壤微生物群落β多样性的贡献度

对Bray-Cruttis距离进行置换多因素方差分析(PERMANOVA), 用 R^2 表示各环境因子对细菌和真菌群落结构的影响权重. 结果表明, 仅有土壤有机碳是显著影响草甸草原土壤细菌β多样性的环境因子(图5), 高寒草甸、典型草原和荒漠草原中均不存在显著影响其细菌β多样性的环境因子. 有机碳、硝态氮和地上生物量是显著影响草甸草原土壤真菌β多样性的环境因子, 铵态氮是显著影响高寒草甸土壤真菌β多样性的环境因子, 铵态氮、有机碳、pH、植物香农指数和碳氮比是显著影响典型草原土壤真菌β多样性的环境因子, 硝态氮是显著影响荒漠草原土壤真菌β多样性的环境因子(图6).

3 讨论

国内外关于放牧对土壤微生物多样性的影响研究很多, 但是结果不尽相同. 一些研究表明, 放牧对土壤微生物多样性的影响遵循“中度干扰”假说, 即适度放

牧增加土壤微生物多样性, 而重度放牧降低其多样性^[23-25]. 例如, Xun等人^[26]在草甸草原研究发现, 重度放牧显著降低了土壤微生物多样性. Hu等人^[27]在典型草原中也得到了类似结果, 研究发现不放牧对照和轻度放牧样地中的土壤细菌多样性显著高于重度放牧样地. 然而, 也有一些研究结果并不支持“中度干扰”假说. 例如, Gou等人^[28]发现细菌的多样性随着放牧强度的增加而增加, 而非先上升后下降, Fan等人^[29]研究发现, 重度放牧并不会显著改变土壤微生物多样性. 本研究发现四种草地类型重度放牧对土壤真菌和细菌多样性均没有显著影响. 一方面, 相比于放牧, 气候因素也强烈影响着天然草原土壤微生物群落多样性的变化, 因此有可能在取样季节草原受到气候因子(如极端干旱)的影响较大, 从而削弱了放牧的影响^[30]. 另一方面, 放牧通过采食、践踏以及排泄物返还等多种途径直接或间接地影响土壤微生物群落, 不同作用途径对土壤真菌和细菌群落正负效应可能会相互抵消, 从而导致多样性不变^[25].

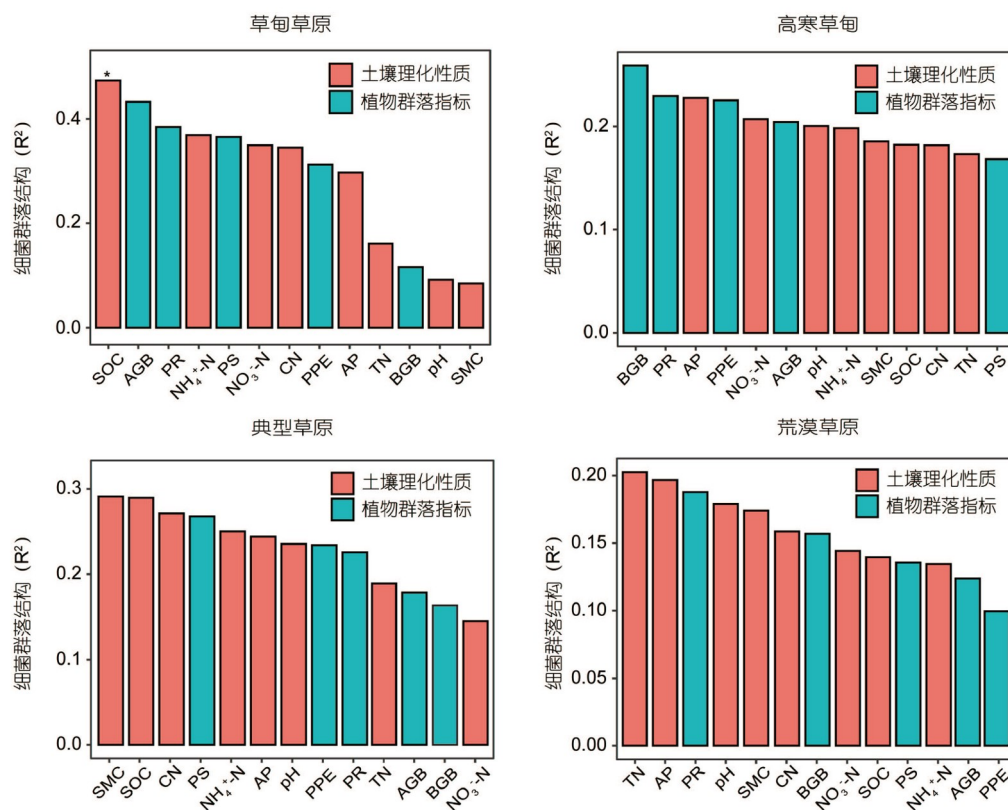


图5 环境因子对不同草原下土壤细菌β多样性的贡献度. *, $P < 0.05$

Figure 5 Contribution of environmental factors to the beta diversity of soil bacteria in different types of grassland. *, $P < 0.05$

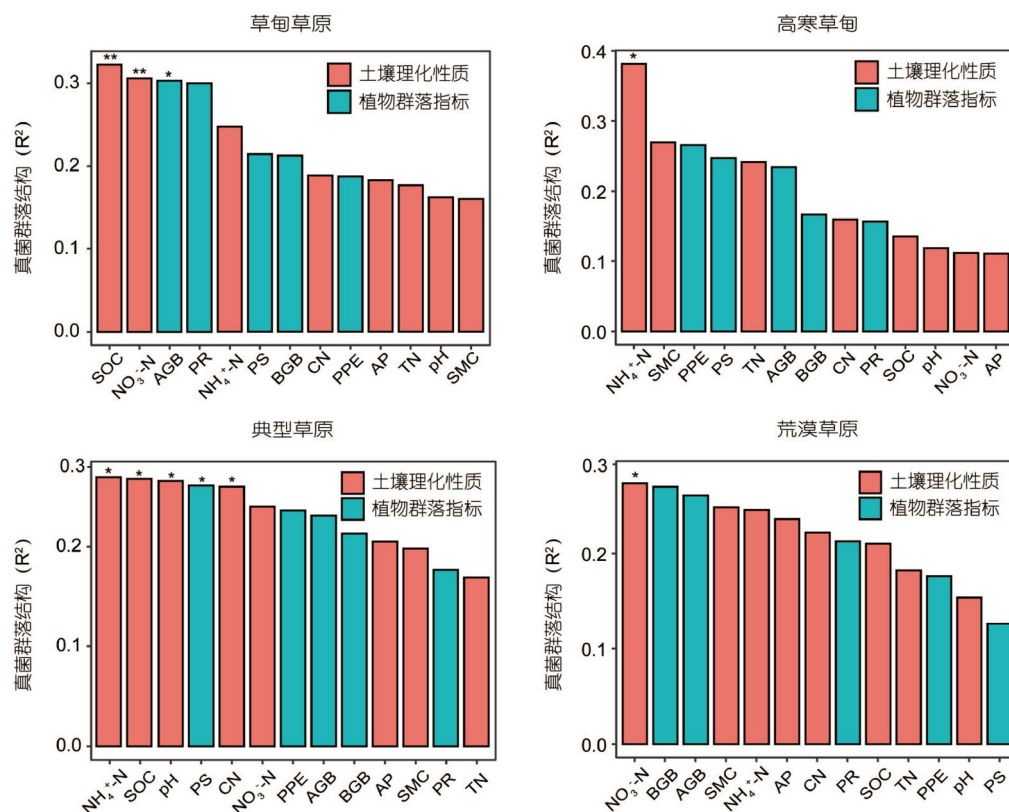


图 6 环境因子对不同类型草原土壤真菌 β 多样性的贡献度. *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$

Figure 6 Contribution of environmental factors to the beta diversity of soil fungi in different types of grassland. *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$

不同草原类型其气候条件、植被组成以及土壤特性等方面的明显差别,造就了当地独特的土壤微生物群落结构和多样性^[31]. 本研究结果表明,草甸草原的细菌 α 多样性显著高于典型草原、荒漠草原和高寒草甸,而真菌 α 多样性则较低. 有研究指出,在资源短缺或干旱的条件下,真菌的比例往往会上升,而细菌则在资源充足的环境下占据主导地位. 相比于其他3种草原类型,草甸草原降水充沛、资源丰富,因此其细菌与真菌 α 多样性高于其他三种草原类型^[32,33]. 此外,本研究还发现典型草原和草甸草原的细菌和真菌群落结构相似,但与荒漠草原和高寒草甸差异较大. 相较于荒漠草原,草甸草原和典型草原资源丰富,因此二者土壤细菌和真菌群落结构相似,与荒漠草原差异较大. 本研究发现土壤有机碳是驱动草甸草原和典型草原细菌和真菌群落结构的重要因素,再一次佐证了上述推测. 高寒草甸则由于位于高海拔地区,气候寒冷,土壤微生物群落受温度影响较大,因此其群落结构与草甸草原和典型草原差异较大.

植被群落特征和土壤特性是塑造土壤微生物群落结构和多样性最重要的两大因素. 大量关于土壤微生物群落对环境因子响应策略研究发现,不同地区之间微生物多样性和群落结构的驱动因素往往并不一致. 本研究也发现了类似结果,土壤真菌和细菌 α 多样性和群落结构的关键驱动因素在四种草原类型均不同. 在草甸草原和高寒草甸,除了土壤有机碳和土壤养分外,植被生物量和物种丰富度也是影响真菌和细菌多样性的重要因素,高的植物物种丰富度和生物量可以为土壤微生物提供更多种类的枯落物,并为微生物提供多样化食物资源-碳,导致高的微生物多样性^[34,35]. 在典型草原,土壤真菌和细菌的多样性和群落结构主要受土壤特性驱动. 相较于高寒草甸和草甸草原,典型草原植被多样性较低,因此土壤有机碳和养分成为驱动真菌和细菌群落组成和多样性最重要的因素^[36,37]. 值得一提的是,在荒漠草原,土壤速效磷在驱动土壤真菌和细菌多样性均发挥着重要作用. 这可能是因为在荒漠草原营养匮乏的环境下,土壤养分

尤其是磷的供给成为控制细菌和真菌多样性的主导因素^[38]。

4 结论

本研究在草甸草原、高寒草甸、典型草原和荒漠草原探究了不同草原类型土壤微生物群落多样性对重度放牧的响应及驱动因素, 获得以下主要结论: (1) 在

同一草原类型中, 重度放牧并没有显著影响土壤微生物的 α 多样性和 β 多样性, 但在不同草原类型之间, 其差异显著; (2) 不同草原类型土壤微生物多样性和群落结构的关键驱动因子不同。在草甸草原和高寒草甸, 土壤微生物多样性受植被群落特征和土壤特性共同驱动, 在典型草原和荒漠草原, 土壤微生物多样性主要受土壤特性驱动。

致谢 感谢中国农业科学院呼伦贝尔草原生态系统国家野外科学观测研究站、中国农业科学院草原研究所草原生态保护和可持续利用研究与示范基地、青海省海北藏族自治州海晏县放牧综合试验站、内蒙古锡林浩特市中国农业科学院草原研究所草原生态保护和可持续利用研究与示范基地提供的平台支持。

参考文献

- Bai Y F, Zhao Y J, Wang Y, et al. Assessment of ecosystem services and ecological regionalization of grasslands support establishment of ecological security barriers in northern China (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2020, 35: 675–689 [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. *中国科学院院刊*, 2020, 35: 675–689]
- Han J. Survey on Ecological Issues of China's Grasslands (in Chinese). Shanghai: Shanghai Far East Publishers, 2011 [韩俊. 中国草原生态问题调查. 上海: 上海远东出版社, 2011]
- Shen H H, Zhu Y K, Zhao X, et al. Analysis of current grassland resources in China (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2016, 61: 139–154 [沈海花, 朱言坤, 赵霞, 等. 中国草地资源的现状分析. *科学通报*, 2016, 61: 139–154]
- Banerjee S, van der Heijden M G A. Soil microbiomes and one health. *Nat Rev Microbiol*, 2023, 21: 6–20
- Otto G. Changing soil microbiomes. *Nat Rev Microbiol*, 2021, 19: 283
- Dubey A, Malla M A, Khan F, et al. Soil microbiome: A key player for conservation of soil health under changing climate. *Biodiv Conserv*, 2019, 28: 2405–2429
- Tiedje J. Ecology of Denitrification and Dissimilatory Nitrate Reduction to Ammonium. Hoboken: John Wiley & Sons, 1988
- Ma X, Zhang Q, Zheng M, et al. Microbial functional traits are sensitive indicators of mild disturbance by lamb grazing. *ISME J*, 2019, 13: 1370–1373
- Fierer N. Embracing the unknown: Disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nat Rev Microbiol*, 2017, 15: 579–590
- Andrés P, Moore J C, Cotrufo F, et al. Grazing and edaphic properties mediate soil biotic response to altered precipitation patterns in a semiarid prairie. *Soil Biol Biochem*, 2017, 113: 263–274
- Barthelemy H, Stark S, Michelsen A, et al. Urine is an important nitrogen source for plants irrespective of vegetation composition in an Arctic tundra: Insights from a ¹⁵N-enriched urea tracer experiment. *J Ecol*, 2018, 106: 367–378
- Bardgett R D, Wardle D A. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 2003, 84: 2258–2268
- Wang L, Delgado-Baquerizo M, Wang D, et al. Diversifying livestock promotes multidiversity and multifunctionality in managed grasslands. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2019, 116: 6187–6192
- Teague W R, Dowhower S L, Baker S A, et al. Grazing management impacts on vegetation, soil biota and soil chemical, physical and hydrological properties in tall grass prairie. *Agr EcoSyst Environ*, 2011, 141: 310–322
- Zhong Z, Li X, Smit C, et al. Large herbivores facilitate a dominant grassland forb via multiple indirect effects. *Ecology*, 2022, 103: e3635
- 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
- Liu Z L. The Current Situation and Regional Analysis of Grassland Resources in China (in Chinese). Beijing: Science Press, 2017 [刘钟龄. 中国草地资源现状与区域分析. 北京: 科学出版社, 2017]
- Chevallier T. Standard soil methods for long-term ecological research. *Geoderma*, 2001, 104: 182–183
- Pansu M, Gautheyrou J. Handbook of Soil Analysis. Berlin: Springer-Verlag, 2006
- De Caro C. Nitrogen Determination by Kjeldahl Titration. Zurich: Mettler-Toledo, 2004
- Nelson D W, Sommers L E. Methods of Soil Analysis. Ludhiana: Kalyani Publishers, 2018
- Chien S H, Austin E R, Calvo C G. Underestimation of available phosphorus by resin-bicarbonate and olsen tests in calcareous soils treated with

- gypsum. *Commun Soil Sci Plant Anal*, 2009, 40: 1924–1936
- 23 McNaughton S J. Ecology of a grazing ecosystem: The serengeti. *Ecol Monogr*, 1985, 55: 259–294
- 24 Connell J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199: 1302–1310
- 25 Zhu Q, Chen H, Peng C, et al. An early warning signal for grassland degradation on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Nat Commun*, 2023, 14: 6406
- 26 Xun W, Yan R, Ren Y, et al. Grazing-induced microbiome alterations drive soil organic carbon turnover and productivity in meadow steppe. *Microbiome*, 2018, 6: 170
- 27 Huhe, Chen X, Hou F, et al. Bacterial and fungal community structures in loess plateau grasslands with different grazing intensities. *Front Microbiol*, 2017, 8: 606
- 28 Gou Y N, Nan Z B, Hou F J. Diversity and structure of a bacterial community in grassland soils disturbed by sheep grazing, in the Loess Plateau of northwestern China. *Genet Mol Res*, 2015, 14: 16987–16999
- 29 Fan J, Zhang C, Jin H, et al. Grazing accelerates labile and recalcitrant soil carbon loss driving by rare microbial taxa in a desert steppe. *Land Degrad Dev*, 2021, 32: 4241–4253
- 30 Yao Z, Shi L, He Y, et al. Grazing intensity, duration, and grassland type determine the relationship between soil microbial diversity and ecosystem multifunctionality in Chinese grasslands: A meta-analysis. *Ecol Indicators*, 2023, 154: 110801
- 31 Paquette A, Messier C. The effect of biodiversity on tree productivity: From temperate to boreal forests. *Glob Ecol Biogeogr*, 2011, 20: 170–180
- 32 Liu N, Kan H M, Yang G W, 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
- 33 Clemmensen K E, Finlay R D, Dahlberg A, et al. Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytol*, 2015, 205: 1525–1536
- 34 Chen C, Chen H Y H, Chen X, et al. Meta-analysis shows positive effects of plant diversity on microbial biomass and respiration. *Nat Commun*, 2019, 10: 1332
- 35 Lange M, Eisenhauer N, Sierra C A, et al. Plant diversity increases soil microbial activity and soil carbon storage. *Nat Commun*, 2015, 6: 6707
- 36 Delgado-Baquerizo M, Fry E L, Eldridge D J, et al. Plant attributes explain the distribution of soil microbial communities in two contrasting regions of the globe. *New Phytol*, 2018, 219: 574–587
- 37 Porazinska D L, Farrer E C, Spasojevic M J, et al. Plant diversity and density predict belowground diversity and function in an early successional alpine ecosystem. *Ecology*, 2018, 99: 1942–1952
- 38 Feng J, Zhu B. A global meta-analysis of soil respiration and its components in response to phosphorus addition. *Soil Biol Biochem*, 2019, 135: 38–47

Summary for “不同类型草原重度放牧对土壤微生物多样性的影响及其驱动因素”

Effects of heavy grazing on soil microbial diversity and its drivers in different types of grasslands

Tao Chen^{1,2,3†}, Qiqige Bademu^{4,5†}, Xin Dong^{1,2,3} & Yingjun Zhang^{4*}

¹ State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-Ecosystems, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

² Center for Grassland Microbiome, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

³ College of Pastoral Agricultural Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

⁴ College of Grassland Science and Technology, China Agricultural University, Beijing 100193, China

⁵ Command Center of Integrated Natural Resources Survey Center, China Geological Survey, Beijing 100055, China

† Equally contributed to this work

* Corresponding author, E-mail: zhangyj@cau.edu.cn

Microorganisms are the most active components of soil and are very sensitive to external disturbances, so they are often used as an important indicator for evaluating the function and health of soil ecosystems. Many studies have investigated the effects of grazing on soil microorganisms, however, how the grazing effects on soil microbes vary among different grassland types and the underlying mechanism are still largely unexplored. In this study, we selected four different types of grasslands in northern China, i.e., meadow steppe, typical steppe, desert steppe and alpine meadow and compared the variation of heavy-grazing effects on soil microbial community composition and diversity and explored the potential drivers of soil microbial community composition and diversity in each grassland type. The results showed that within the same grassland type, the effects of heavy grazing on the α diversity of soil bacterial and fungal communities were not significant compared with those of the control. Similarly, we found that the β diversity of soil bacterial and fungal communities from the heavy-grazing plots was not significantly different from those from the control plots. However, we found that the α diversity and β diversity of soil fungal and bacterial communities varied significantly among the four grassland types. The ASV richness and Shannon diversity of soil bacterial community in meadow steppe was consistently higher than those of the other three grassland types. In contrast, alpine meadow generally had the highest fungal α -diversity. The fungal ASV richness in alpine meadow was significantly higher than that of meadow steppe and desert steppe and the fungal Shannon diversity in alpine meadow was significantly higher than that of typical steppe. The bacterial and fungal community structures of typical steppe and meadow steppe were similar, and differed significantly from those of desert steppe and alpine meadow. The random forest results showed that the key drivers of soil bacterial and fungal α -diversity and β -diversity differed among the different grassland types. Soil organic carbon, C:N ratio, available phosphorus, nitrate nitrogen and plant belowground biomass were the most important predictors driving the α diversity of soil bacterial communities. Soil available nitrogen, total nitrogen, available phosphorus, pH and plant aboveground biomass were the most important predictors driving the α diversity of soil fungal communities. Soil organic carbon, plant belowground biomass and total nitrogen were the most important predictors driving the β diversity of soil bacterial communities. Soil organic carbon and available nitrogen were the most important predictors driving the β diversity of soil fungal communities. This study compared the difference of heavy grazing on soil microbial community diversity in different grassland types, revealed the key drivers of soil microbial diversity in different types of grasslands, and provided a theoretical basis for the management of natural grasslands as well as the restoration of degraded grasslands.

grassland type, grazing, soil microbes, alpha diversity, beta diversity

doi: [10.1360/TB-2024-0330](https://doi.org/10.1360/TB-2024-0330)