



不同类型退化草地植被与土壤恢复的协同性

苏纪帅^{1,2}, 许丰伟³, 王扬¹, 赵玉金¹, 白永飞^{1,4*}

1. 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

2. 河北大学生命科学学院, 保定 071002

3. 中国林业科学研究院生态保护与修复研究所草原研究中心, 北京 100091

4. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

* 联系人, E-mail: yfbai@ibcas.ac.cn

2024-04-22 收稿, 2024-06-13 修回, 2024-08-05 接受, 2024-09-05 网络版发表

国家重点研发计划(2023YFF1304105)和国家自然科学基金(32192464)资助

摘要 受人类活动和气候变化共同影响, 中国约90%的草地发生不同程度的退化. 近年来, 中国已采取多种生态恢复措施对退化草地进行恢复, 然而同未退化的天然草地相比, 不同草地类型的恢复程度及其相关驱动因子尚不清楚. 本研究基于380篇已发表文献, 选择高寒草甸、草甸草原、典型草原和荒漠草原4种代表性草地类型, 构建了由18个植被和土壤指标组成的退化草地恢复数据库和天然草地数据库, 采用Meta分析方法, 系统分析了草地恢复过程中植被与土壤要素的协同性及其驱动因子. 结果表明: (1) 生态恢复措施对不同类型退化草地初级生产力和植物群落结构的改善作用大于其对植物多样性和土壤性质的促进作用, 植被恢复进程总体快于土壤, 多数生态系统功能指标尚未完全恢复到天然草地水平; (2) 表层土壤水分、有机碳和全氮的恢复程度大于深层土壤; (3) 人工辅助恢复与自然恢复对各草地类型植被与土壤的影响整体相似; (4) 不同草地类型恢复状况受气候、土壤条件和恢复年限的调控. 草地初级生产力、土壤水分和养分总体上呈协同恢复, 且较好的土壤养分更有利于典型草原和荒漠草原植物多样性的恢复. 本研究对于指导中国草地初级生产力、群落结构和多样性的恢复, 提升土壤碳汇功能, 促进生态系统的近自然恢复具有重要理论和实践意义.

关键词 退化草地, 天然草地, 草地类型, 自然恢复, 人工辅助恢复, 植被-土壤协同恢复

中国是世界草地资源大国, 草地面积约占中国国土总面积的40%^[1,2]. 由于受气候变化和人类活动(如气候变暖、过度放牧、开垦农田、矿产开采)的影响, 中国约90%的草地发生了不同程度的退化^[3], 并造成了严重的环境、社会和经济影响^[4,5]. 在过去20年间, 中国政府启动了若干生态修复工程, 如退耕还林还草工程^[6]和退牧还草工程^[7]. 大量研究表明, 以围栏封育为主的自然恢复在退化草地恢复过程中发挥了重要作用^[8-10]. 最近一项研究发现, 生态恢复使中国草原和森林的碳储量每年增加74 Tg C^[11]. 联合国生态系统恢复10年

(2021~2030年)计划呼吁各国制定包括草原在内的退化生态系统恢复战略^[12]. 生态恢复最终目标是将退化生态系统恢复到未退化或原真生态系统, 即完整和未受干扰的生态系统^[13]. 已有大量研究证实生态恢复措施可有效地改善退化草地的植被和土壤性质, 但相对于未退化草地, 目前尚缺乏有关植被和土壤的恢复程度差异及其协同性方面的研究.

生态恢复措施可以分为自然恢复和人工辅助恢复^[14]. 自然恢复是指在干扰停止后生态系统的自我恢复过程, 其恢复状况在很大程度上依赖于恢复地点的

引用格式: 苏纪帅, 许丰伟, 王扬, 等. 不同类型退化草地植被与土壤恢复的协同性. 科学通报, 2025, 70: 1519–1536

Su J, Xu F, Wang Y, et al. Collaborative restoration between vegetation and soil attributes in degraded grassland of different grassland types (in Chinese). Chin Sci Bull, 2025, 70: 1519–1536, doi: 10.1360/TB-2024-0442

景观背景和植物繁殖体有效性^[15]。人工辅助恢复是指采取人为干预措施加速退化生态系统的恢复过程^[13]。一些研究表明,人工辅助恢复下的植被恢复速度更快^[16,17],但自然恢复可能更有利于生物多样性的恢复^[18,19]。但也有研究表明,人工辅助恢复和自然恢复的效果无显著差异^[20]。上述研究结论的不一致性可能源自各研究点环境条件、生态系统类型和恢复时间等方面的差异。例如,与自然恢复相比,人工恢复通常在受损严重的草地开展,并且其恢复时间相对较短^[21],这可能在一定程度上影响人工恢复的效果。目前,已有不少学者评估自然恢复(如围栏封育)对中国草地恢复效果的影响^[8,22];相比之下,尚不清楚人工辅助恢复的影响及其与自然恢复效果的差异。

不同草地类型因其气候和土壤条件的差异,可能会进一步调控植被与土壤性质对恢复措施的响应。例如,在围栏封育措施下,湿润地区草地初级生产力、土壤有机碳和肥力的恢复速度普遍快于干旱地区,其中荒漠草原土壤碳储量受恢复措施影响较小^[8]。高寒地区的低温环境也可能在一定程度上限制草地植物和土壤的恢复进程^[23]。同时,处于不同退化程度的草地间土壤肥力和微生物活性的差异也会影响其恢复进程^[24]。此外,生态恢复措施对土壤碳储量的促进作用可能主要体现在表层土壤,对深层土壤影响相对较小^[22]。虽然草地恢复效果总体随恢复时间增加而增加,但长期围栏封育导致的凋落物累积可能不利于维持植物多样性^[9],且对土壤碳固持的促进作用也会随时间延长而逐渐减弱^[8]。由此可见,不同研究间结果和结论的不一致性可能与草地类型、气候和土壤条件、土层深度、恢复时间等因素有关。同时,生态恢复措施对生态系统各组分的影响可能存在差异,且不同生态系统组分的恢复过程相互依赖^[25]。例如,植被通过植物-土壤反馈过程影响土壤物理、化学和生物特性^[26],这使得土壤恢复可能慢于植被,因为土壤恢复在很大程度上取决于植物凋落物的输入^[27]。研究表明,尽管生态恢复总体上提高草地初级生产力,但对植物多样性影响较小^[9,28],且其对土壤碳动态表现出正效应^[29]、负效应^[30]或无显著影响^[31]。目前,中国尚缺乏针对不同草地类型恢复状况的系统评估及植物与土壤恢复协同性的研究。

基于此,本研究以中国广泛分布的草甸草原、典型草原、荒漠草原和高寒草甸为研究对象,通过收集已发表的退化草地恢复实验研究文献和相应研究地点的天然草地研究文献,采用Meta分析手段,系统评估草

地植被和土壤性质分别同退化草地和天然草地相比的恢复效果。同时,提取各研究点的气候和土壤要素、恢复措施和时间与土层深度信息,分析植被与土壤恢复之间的协同性关系,以及气候、土壤条件和恢复时间等因素对生态恢复效果的影响。旨在解决以下3个科学问题: (1) 同退化草地和未退化天然草地相比,不同草地类型植物和土壤性质的恢复效果如何? (2) 退化草地恢复效果在多大程度上受恢复措施、土层深度、气候和土壤条件及恢复时长的影响? (3) 不同草地类型植被与土壤性质之间的恢复协同性关系有何差异?

1 材料与方法

1.1 文献选择与数据库建立

1.1.1 退化草地恢复研究文献检索与数据库建立

2022年4月,我们以“TS=(grassland OR steppe OR meadow OR pasture OR rangeland) AND (restor* OR rehabilitat* OR regenerat* OR establish*) AND (China)”和“SU=(‘草地’+‘草原’+‘草甸’+‘草场’)*(‘恢复’+‘重建’+‘治理’)”为检索式,分别在Web of Science和中国知网数据库检索与中国退化草地生态恢复相关的研究文献。采用以下5个标准对研究文献进行筛选: (1) 草地恢复研究为野外实验,排除室内培养、遥感及模型模拟等研究; (2) 研究地点为受人类活动或气候变化发生退化的草地,且草地类型为高寒草甸、草甸草原、典型草原和荒漠草原中的一种类型; (3) 文献明确报道退化草地具体恢复措施及时间; (4) 研究包含退化草地和恢复草地各指标变量的均值和样本量等信息; (5) 研究至少包含以下一项指标: 草地植物群落高度、多度、生物量、物种丰富度、土壤物理、化学和微生物指标。

本研究共计筛选得到223篇相关研究文献,分布在140个退化草地样点(表S1, 附录S1)。我们系统收集了18个相关指标,其中8个植物指标具体包括植物高度、多度、物种丰富度、群落地上生物量(aboveground biomass, AGB)、群落地下生物量(belowground biomass, BGB)、禾草生物量、杂类草生物量和豆科植物生物量,10个土壤指标具体包括土壤pH、含水量(soil moisture, SM)、有机碳含量(soil organic carbon, SOC)、全氮含量(total nitrogen, TN)、全磷含量(total phosphorus, TP)、有机碳储量(soil organic carbon storage, SOCS)、微生物生物量碳含量(microbial biomass carbon, MBC)、微生物生物量氮含量(microbial biomass nitro-

gen, MBN)、细菌和真菌数量. 在获取研究文献表格形式数据后, 使用WebPlotDigitizer 4.1软件提取图片形式的数据库. 同时, 我们记录了研究地点的详细名称、经纬度、年平均气温(mean annual temperature, MAT)、年平均降水量(mean annual precipitation, MAP)、草地类型、草地恢复措施、恢复时间以及地下生物量和土壤指标的土壤深度等信息. 当文献未提供气象数据时, 根据研究地点经纬度坐标在全球气象数据库(<http://www.worldclim.org>)获取.

1.1.2 天然草地研究文献检索与数据库建立

在构建完成退化草地恢复数据库后, 我们以各草地恢复研究地点的具体名称和草地类型为检索词, 在Web of Science和中国知网数据库中检索相应研究地点的天然草地相关研究文献. 文献检索收集过程中, 天然草地类型主要分为3类, 分别为未受干扰和相对完整的草地、用于退化研究的参考样地和作为全球变化(氮沉降、全球变暖、降水变化)控制实验的参考样地. 我们采用如下3个标准对天然草地研究文献进行筛选: (1) 研究基于野外实验开展; (2) 研究文献包含相关上述指标; (3) 天然草地类型与退化草地类型相同. 最终筛选得到157篇天然草地研究文献(附录S2). 我们提取与上述指标相关的数据, 同时收集草地类型、采样面积、土壤深度等信息, 旨在更好地匹配同一地点草地恢复研究的观测结果. 考虑到天然草地各项植物和土壤指标具有时空变异性, 我们仅把同一地点同一草地类型包含至少5个观测值的指标纳入后续分析, 通过计算其均值作为天然草地该指标的值. 鉴于有些恢复研究文献同时报道天然草地相关数据, 我们分别采用文献报道值与上述均值计算恢复效果并进行对比, 发现两种数据来源的结果无明显差异(图S1), 表明本研究所采用的天然草地数据获取方法具有较强可行性.

1.2 数据分析

我们采用自然对数转换的效应值(response ratio, RR)表征各研究指标的恢复效果, 并根据样本量计算其相应的权重(weight). RR 和weight的计算公式如下

$$RR = \ln \frac{X_t}{X_c}, \quad (1)$$

$$weight = \frac{N_t \cdot N_c}{N_t + N_c}. \quad (2)$$

式中, X 和 N 分别表示各指标的均值和样本量, t 和 c 分别代表恢复草地和对照草地. 当对照草地为退化草地时,

恢复草地与退化草地之间的效应值表示为 $\ln(\text{Res/Deg})$; 当对照草地为天然草地时, 恢复草地与天然草地之间的效应值表示为 $\ln(\text{Res/Nat})$.

各指标的累积效应值(RR_{++})采用“rma.mv”进行分析^[32]. 针对同一指标, 由于很多个案研究包含不止一个效应值, 我们将“个案研究”视作随机因子纳入分析. 如果 RR_{++} 的95%置信区间不与0重叠, 则认为草地恢复措施具有显著影响.

各指标变化的百分比计算公式如下:

$$(e^{RR_{++}} - 1) \times 100\%. \quad (3)$$

由于不同研究在草地类型、生态恢复措施、土层深度、气候条件和恢复时间等方面存在差异, 我们把草地类型、恢复类型和土壤深度作为分类因子, 评估其对各指标恢复效果的影响. 采用 Q_M 检验估计不同分类水平效应值间的差异. 草地类型包括高寒草甸、草甸草原、典型草原和荒漠草原, 生态恢复措施分为自然恢复和人工辅助恢复. 考虑到不同研究地点所采用的恢复措施可能存在差异, 我们从恢复研究文献库中筛选出在同一地点同时开展自然恢复和人工辅助恢复的27篇研究文献. 当文献报道多种自然恢复或人工辅助恢复的影响结果时, 通过计算两类恢复措施的平均值以更好匹配性分析同一地点自然恢复和人工辅助恢复措施的影响差异(图S2和S3). 土层深度分为0~10、10~20、20~40和>40 cm共4层. 针对每种草地类型, 我们进一步评估了恢复措施和土层深度对各指标恢复效果的影响. 此外, 采用Meta回归分析各指标变化受气候条件(MAT和MAP)、退化草地背景土壤资源状况(土壤含水量、有机碳和全氮含量)和恢复时长的影响, 并定性评估草地植被与土壤恢复之间的协同性关系. 如果草地植被与土壤指标两者间变化呈显著正相关性, 则认为植被恢复与土壤恢复存在协同性关系. 上述整合分析和绘图均借助R 4.0.3软件完成.

2 结果

2.1 不同草地类型植物群落和土壤性质的总体恢复状况

与退化草地相比, 除土壤pH外, 生态恢复措施显著改善草地植物和土壤性质, 且对植物指标的促进作用更大(图S2(a)). 例如, 生态恢复措施显著提高植物群落高度(70.7%~121.1%)、地上生物量(91.2%~125.1%)、

地下生物量(123.0%~186.6%)、土壤有机碳含量(31.0%~49.8%)及储量(34.5%~63.5%)、全氮(19.4%~53.2%)和全磷含量(11.6%~44.0%), 且其影响在不同草地类型间无显著差异(图1(a)和图2(a)). 相比之下, 生态恢复措施对典型草原和荒漠草原植物群落多度、物种丰富度、

杂类草和豆科植物生物量的促进作用高于高寒草甸和草甸草原(图1(a)), 但对荒漠草原土壤MBC和细菌数量的促进作用低于其他草地类型(图2(a)).

在生态恢复措施影响下, 多数草地植物和土壤指标未恢复到天然草地水平(图S2(b)), 且其在不同草地

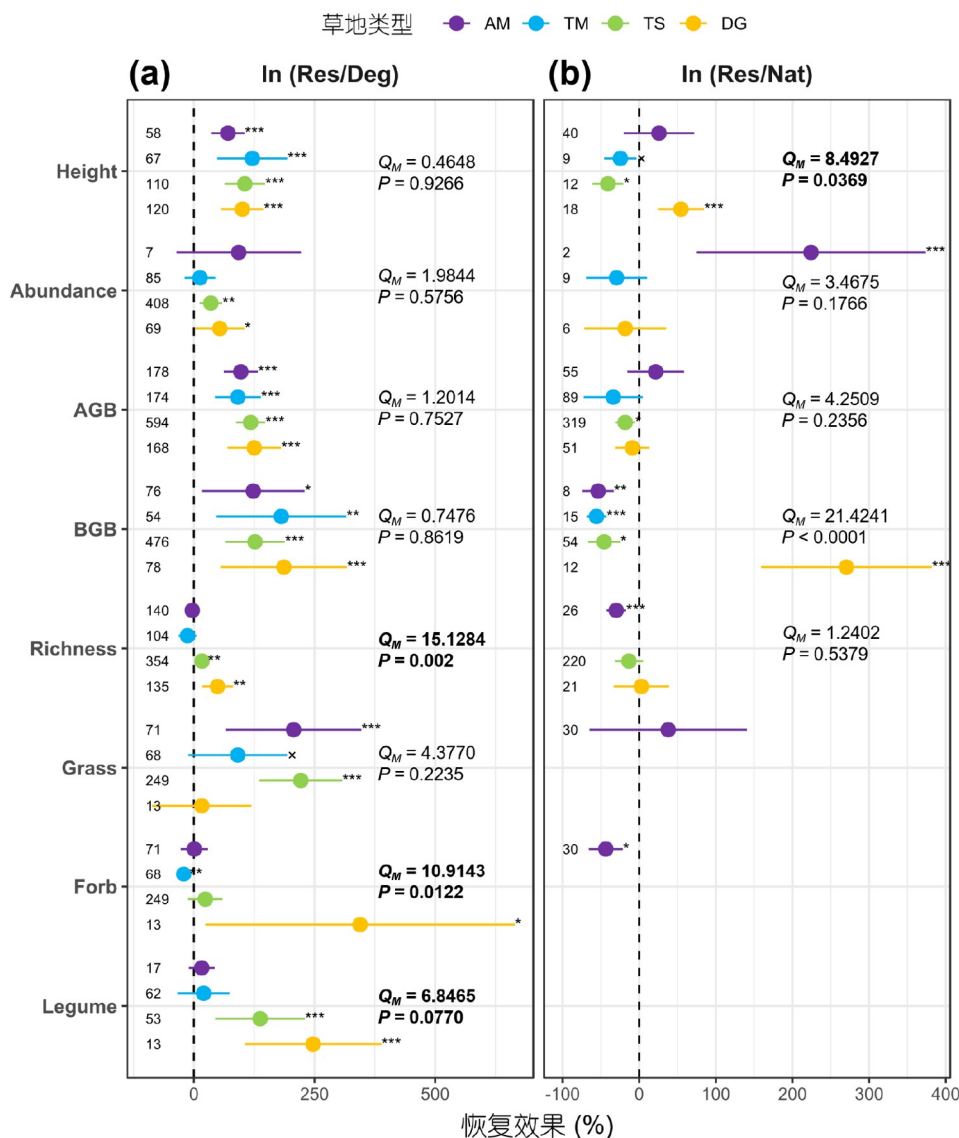


图 1 (网络版彩色)生态恢复对不同草地类型植物生物量和多样性的影响。误差棒代表95%置信区间。 Q_M 和 P 值表示不同草地类型间的差异显著性,加粗表示存在显著差异($P < 0.1$)。各指标研究数量位于左侧。 $\times$, $P < 0.1$; $*$, $P < 0.05$; $**$, $P < 0.01$; $***$, $P < 0.001$ 。ln(Res/Deg)(a)和ln(Res/Nat)(b)分别表示恢复草地与退化草地、天然草地之间的差异。AGB, 地上生物量; BGB, 地下生物量; AM, 高寒草甸; TM, 草甸草原; TS, 典型草原; DG, 荒漠草原

Figure 1 (Color online) Effects of restoration on plant biomass and diversity of different grassland types. Error bars represent the 95% confidence intervals. Q_M and P values indicate the statistical significance among grassland types, and the statistically significant values ($P < 0.1$) are highlighted in bold. The number of observations for each variable is shown on the left. $\times$, $*$, $**$, and $***$ denote significant differences from zero at $P < 0.1$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively. ln(Res/Deg)(a) and ln(Res/Nat)(b) indicate the differences in restored grasslands compared with degraded and natural reference grasslands, respectively. AGB, aboveground biomass; BGB, belowground biomass; AM, alpine meadow; TM, temperate meadow; TS, typical steppe; DG, desert grassland

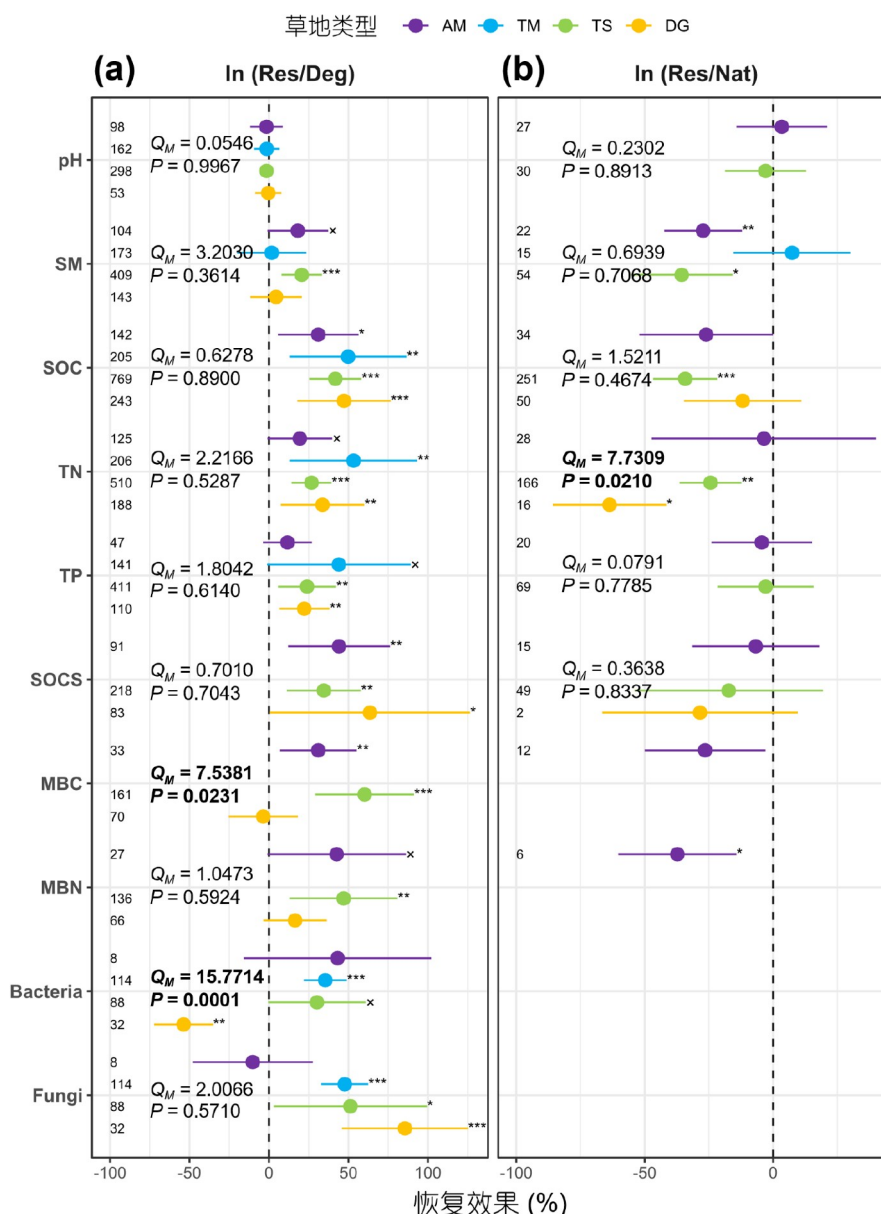


图 2 (网络版彩色)生态恢复对不同草地类型土壤物理、化学和生物特性的影响。误差棒代表95%置信区间。 Q_M 和 P 值表示不同草地类型间的差异显著性,加粗表示存在显著差异($P < 0.1$)。各指标研究数量位于左侧。×, $P < 0.1$; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$ 。lnRes/Deg(a)和ln(Res/Nat)(b)分别表示恢复草地与退化草地、天然草地之间的差异。SM, 土壤含水量; SOC, 土壤有机碳含量; TN, 土壤全氮含量; TP, 土壤全磷含量; SOCS, 土壤有机碳储量; MBC, 土壤微生物生物量碳; MBN, 土壤微生物生物量氮; AM, 高寒草甸; TM, 草甸草原; TS, 典型草原; DG, 荒漠草原

Figure 2 (Color online) Effects of restoration on soil physical, chemical and biological properties of different grassland types. Error bars represent the 95% confidence intervals. Q_M and P values indicate the statistical significance among grassland types, and the statistically significant values ($P < 0.1$) are highlighted in bold. The number of observations for each variable is shown on the left. ×, *, **, and *** denote significant differences from zero at $P < 0.1$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively. ln(Res/Deg)(a) and ln(Res/Nat)(b) indicate the differences in restored grasslands compared with degraded and natural reference grasslands, respectively. SM, soil moisture; SOC, soil organic carbon content; TN, soil total nitrogen content; TP, soil total phosphorus content; SOCS, soil organic carbon storage; MBC, microbial biomass carbon content; MBN, microbial biomass nitrogen content. AM, alpine meadow; TM, temperate meadow; TS, typical steppe; DG, desert grassland

类型间存在较大差异(图1(b)和图2(b))。相比于天然草地,高寒草甸地下生物量、物种丰富度、杂类草生物量、土壤含水量和MBN分别低53.7%、30.0%、

43.6%、27.2%和37.3%;草甸草原植物群落高度和地下生物量分别低24.6%和55.8%;典型草原植物群落高度、地上和地下生物量、土壤含水量、有机碳和全氮

含量分别低40.9%、18.3%、45.7%、35.6%、34.2%和24.4%；荒漠草原土壤全氮含量低63.7%。然而，高寒草甸植物群落多度在生态恢复后比天然草地高224.2%，荒漠草原植物群落高度和地下生物量则比天然草地分别高54.5%和270.4%(图1(b))。

2.2 生态恢复措施和土层深度对草地植物和土壤恢复效果的影响

基于整体数据库以及同一地点不同生态恢复措施匹配性数据库分析结果，我们发现人工辅助恢复和自然恢复对多数草地植物和土壤指标的影响无显著差异(图S3和S4)，但仍有少数指标受到生态恢复措施的调控，且在不同草地类型间存在差异(表1)。具体而言，人工辅助恢复对高寒草甸植物群落地上生物量和禾草生物量、草甸草原植物群落多度、荒漠草原地下生物量和土壤碳氮含量的促进作用更大；自然恢复对高寒草甸杂类草生物量、典型草原植物群落、禾草类和杂类草生物量的促进作用更大。此外，自然恢复更有利于典型草原土壤有机碳和全氮含量以及荒漠草原植物群落多度恢复到天然草地水平(表1)。不同草地类型植物地下生物量和土壤指标随土层深度增加的变化规律存在差异(表1)。随着土层深度增加，生态恢复措施对高寒草甸MBN、典型草原地下生物量和土壤含水量的促进作用逐渐降低，但两种草地土壤有机碳含量相比于天然草地的恢复程度逐渐增加；生态恢复措施对荒漠草原地下生物量和土壤细菌数量的促进作用随土层深度增加而增加，且其土壤有机碳含量相比于天然草地的恢复程度也逐渐增加；相比之下，草甸草原植物地下生物量和土壤指标恢复程度受土层深度的影响相对较小(表1)。

2.3 气候、土壤和恢复时长对草地植物和土壤恢复效果的调控

气候条件、退化草地背景土壤资源状况和恢复时长进一步调控草地植物和土壤性质对生态恢复措施的响应过程，且其影响在不同草地类型间存在差异(图3~5)。

与退化草地相比，高寒草甸植物群落多度、禾草类生物量和MBN的效应值随MAT增加而降低，杂类草生物量和土壤氮磷含量的效应值随MAT增加而增加(图3(a))，植物群落多度和土壤有机碳储量的效应值随MAP增加而增加，但豆科植物生物量和土壤碳氮磷含

量的效应值随MAP增加而降低(图3(c))；草甸草原和典型草原植物群落生物量和物种丰富度的效应值均随MAT和MAP增加而增加，但草甸草原土壤水分和养分含量的效应值随MAT增加而降低，并随MAP增加而增加，同时典型草原土壤细菌、真菌数量效应值均随MAT和MAP增加而降低(图3(a,c))；荒漠草原多数植物和土壤指标的恢复效果随MAP增加而增加，但随MAT增加而降低(图3(a,c))。

与天然草地相比，高寒草甸地上生物量和土壤全氮含量的恢复效果随MAT增加而降低，但地下生物量和土壤有机碳含量的恢复效果随MAT增加而增加(图3(b))；草甸草原植物群落多度和地上生物量的恢复效果均随MAT和MAP增加而增加(图3(b,d))；典型草原物种丰富度、土壤碳氮含量和荒漠草原植物群落多度的恢复效果均随MAT和MAP增加而降低(图3(b,d))；荒漠草原植物群落物种丰富度和地上生物量的恢复效果分别随MAT和MAP增加而降低，但其地上生物量恢复效果随MAT增加而增加(图3(b,d))。

相比于退化草地，草地植被与土壤性质恢复效果总体随退化草地背景土壤含水量、有机碳和全氮含量增加而降低，但具体影响指标在不同草地类型间存在差异(图4(a,c,e))。其中，高寒草甸地下生物量和物种丰富度变化分别主要受背景土壤含水量和全氮含量的影响(图4(a,e))，土壤含水量、MBC和MBN变化主要受背景土壤有机碳含量的影响(图4(c))，其他草地类型植被和土壤的恢复效果则均受三种背景土壤指标初始状态的影响(图4(a,c,e))。相比于天然草地，除草甸草原外，其他三种草地类型的土壤含水量和碳氮含量及高寒草甸地上生物量的恢复程度均随草地背景土壤水分和养分含量增加而增加(图4(b,d,f))，但高寒草甸和典型草原物种丰富度、草甸草原土壤含水量的恢复程度随背景土壤含水量增加而降低(图4(b))，荒漠草原地上与地下生物量的恢复程度随背景土壤有机碳含量增加而降低(图4(d))。

不同草地类型植被与土壤性质恢复效果受恢复时长的调控作用存在较大差异(图5)。随着恢复时间增加，生态恢复措施对高寒草甸物种丰富度、土壤有机碳含量及储量和全磷含量的促进作用逐渐增加(图5(a))，但其植物群落高度、地上生物量和土壤全氮含量相比于天然草地的恢复程度逐渐降低(图5(b))；草甸草原和典型草原多数植物和土壤指标的恢复效果逐渐增加(图5)，但草甸草原植物群落多度、杂类草和豆科植物生物

表 1 恢复措施大类和土层深度对不同草地类型恢复效果的影响^{a)}

Table 1 The effects of ecological restoration type and soil depth on recovery of vegetation and soil attributes of different grassland types

类型	指标	恢复措施 Q_M				土层深度 Q_M			
		高寒草甸	草甸草原	典型草原	荒漠草原	高寒草甸	草甸草原	典型草原	荒漠草原
恢复草地 vs 退化草地	Height	0.021	0.338	2.037	0.406	—	—	—	—
	Density	—	6.892^{**}	1.849	1.985	—	—	—	—
	AGB	7.186^{**}	0.132	12.327^{***}	0.223	—	—	—	—
	BGB	1.191	0.184	0.108	5.835[*]	4.040	6.713	11.573[*]	11.770[*]
	Richness	1.762	1.329	0.722	1.037	—	—	—	—
	Grass	25.104^{***}	0.07	16.902^{***}	—	—	—	—	—
	Forb	14.133^{***}	0.765	16.734^{***}	—	—	—	—	—
	Legume	0.628	0.117	—	—	—	—	—	—
	pH	0.064	0.198	0.032	0.045	0.004	0.410	0.136	0.171
	SWC	0.001	0.760	0.950	2.182	0.254	0.360	25.265^{***}	2.303
	SOC	0.106	0.125	1.032	16.511^{***}	1.049	0.128	2.942	1.304
	TN	1.615	0.001	0.053	5.312[*]	0.808	0.215	4.728	1.410
	TP	1.607	0.041	0.082	1.182	1.271	0.385	6.493	1.571
	SOCS	0.001	—	0.763	5.482[*]	4.358	—	0.986	5.954
	MBC	0.865	—	0.129	0.050	1.019	—	10.086[*]	8.618[*]
	MBN	0.548	—	0.627	0.009	7.465[*]	—	0.037	0.691
	Bacteria	—	—	1.502	—	6.702[*]	0.502	4.559	30.166^{***}
	Fungi	—	—	0.119	—	1.607	0.001	4.391	2.344
恢复草地 vs 天然草地	Height	0.652	—	0.258	0.264	—	—	—	—
	Density	—	—	—	6.969^{**}	—	—	—	—
	AGB	3.843[*]	0.002	0.218	0.024	—	—	—	—
	BGB	0.161	—	—	—	—	—	—	—
	Richness	0.854	—	0.002	—	—	—	—	—
	Grass	2.444	—	—	—	—	—	—	—
	Forb	0.424	—	—	—	—	—	—	—
	Legume	—	—	—	—	—	—	—	—
	pH	0.002	—	0.012	—	0.055	—	0.036	—
	SWC	0.007	—	1.701	—	0.466	1.335	3.584	—
	SOC	1.956	—	5.106[*]	0.548	10.270^{**}	—	11.968^{**}	69.628^{***}
	TN	0.031	—	5.690[*]	0.006	1.847	—	1.096	—
	TP	1.197	—	0.339	—	0.060	—	—	—
	SOCS	0.002	—	—	—	0.005	—	0.075	—
	MBC	0.008	—	—	—	4.518	—	—	—
	MBN	0.008	—	—	—	0.211	—	—	—

a) Q_M 表示恢复措施大类和土层深度间的差异显著性, 加粗表示存在显著影响($P<0.05$). *, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$. 指标缩写同图1和图2. “—”表示没有足够样本量用于分析

量的恢复效果逐渐降低(图5(a)); 荒漠草原土壤碳氮恢复效果逐渐增加, 禾草类生物量恢复效果逐渐降低(图5(a)), 且其物种丰富度相比于天然草地的恢复程度逐渐降低(图5(b)). 回归分析进一步显示, 草地地下生物量、土壤有机碳和全氮含量恢复至天然草地水平所需

的时间总体均远高于地上生物量(图S5).

2.4 草地植物与土壤恢复协同性关系

草地植物群落地上与地下生物量总体表现为协同恢复, 并均随物种丰富度增加而增加, 但植物多样性-生

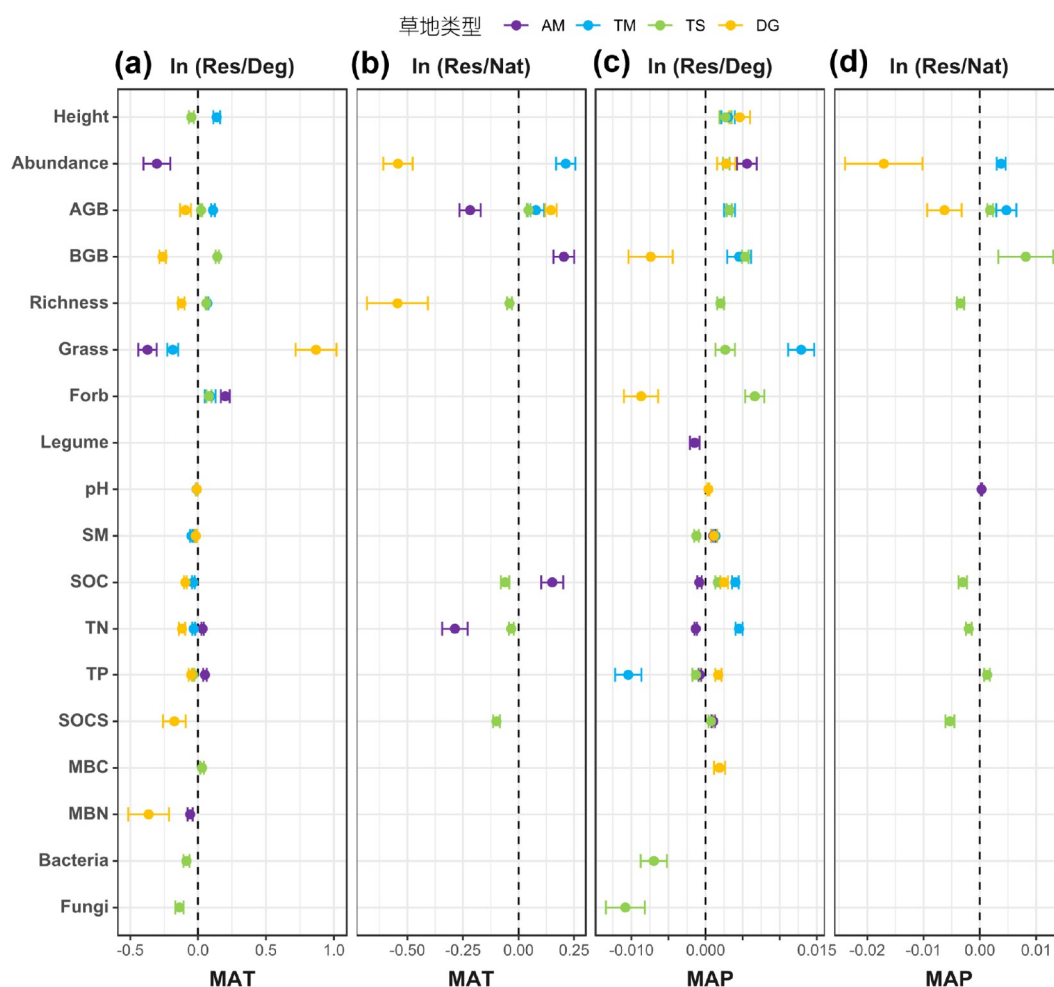


图3 (网络版彩色)生态恢复影响下,不同草地类型植物和土壤性质变化与气候条件的关系。误差棒代表95%置信区间。 $\ln(\text{Res/Deg})$ (a,c)和 $\ln(\text{Res/Nat})$ (b,d)分别表示恢复草地与退化草地、天然草地之间的差异。AM, 高寒草甸; TM, 草甸草原; TS, 典型草原; DG, 荒漠草原; MAT, 年平均气温; MAP, 年平均降水量, RR, 效应值。仅保留具有显著相关关系的回归系数($P < 0.05$)。指标缩写同图1和2

Figure 3 (Color online) The relationship of changes in vegetation and soil variables with climate conditions under different grassland types. Error bars represent the 95% confidence intervals. $\ln(\text{Res/Deg})$ (a,c) and $\ln(\text{Res/Nat})$ (b,d) indicate the differences in restored grasslands compared with degraded and natural reference grasslands, respectively. AM, alpine meadow; TM, temperate meadow; TS, typical steppe; DG, desert grassland; MAT, mean annual temperature; MAP, mean annual precipitation; RR, response ratio. Only the significant fitted regression ($P < 0.05$) is presented. Abbreviations for variables are same as in Figures 1 and 2

物量具体关系因草地类型而异(图6)。例如,高寒草甸地上生物量和草甸草原地下生物量的恢复效果与物种丰富度变化呈负相关性(图6)。草地群落地上生物量变化主要受禾草类生物量变化的驱动(图6),且其与植株群落高度的相关性程度高于植物多度(图6);相比之下,草地群落物种丰富度变化主要受非禾草类植物变化的驱动,并在草甸草原和典型草原表现尤为明显(图6)。

Meta回归分析进一步表明,草地植物群落地上、地下生物量和物种丰富度变化与土壤水分、有机碳和

全氮含量变化之间存在紧密关联,但其关系在不同草地类型间亦存在差异(图7)。各草地类型地上生物量均与土壤有机碳和全氮含量表现为协同恢复,但草甸草原地上生物量变化与土壤含水量变化呈负相关性(图7)。对地下生物量而言,其在高寒草甸和典型草原中与土壤含水量表现协同恢复,在草甸草原中与土壤有机碳和全氮含量表现为协同恢复,并在荒漠草原中与土壤水分、养分含量表现为协同恢复(图7)。各草地类型物种丰富度变化均与土壤含水量变化呈负相关,但与土壤有机碳和全氮含量变化总体呈正相关(图7)。其中,

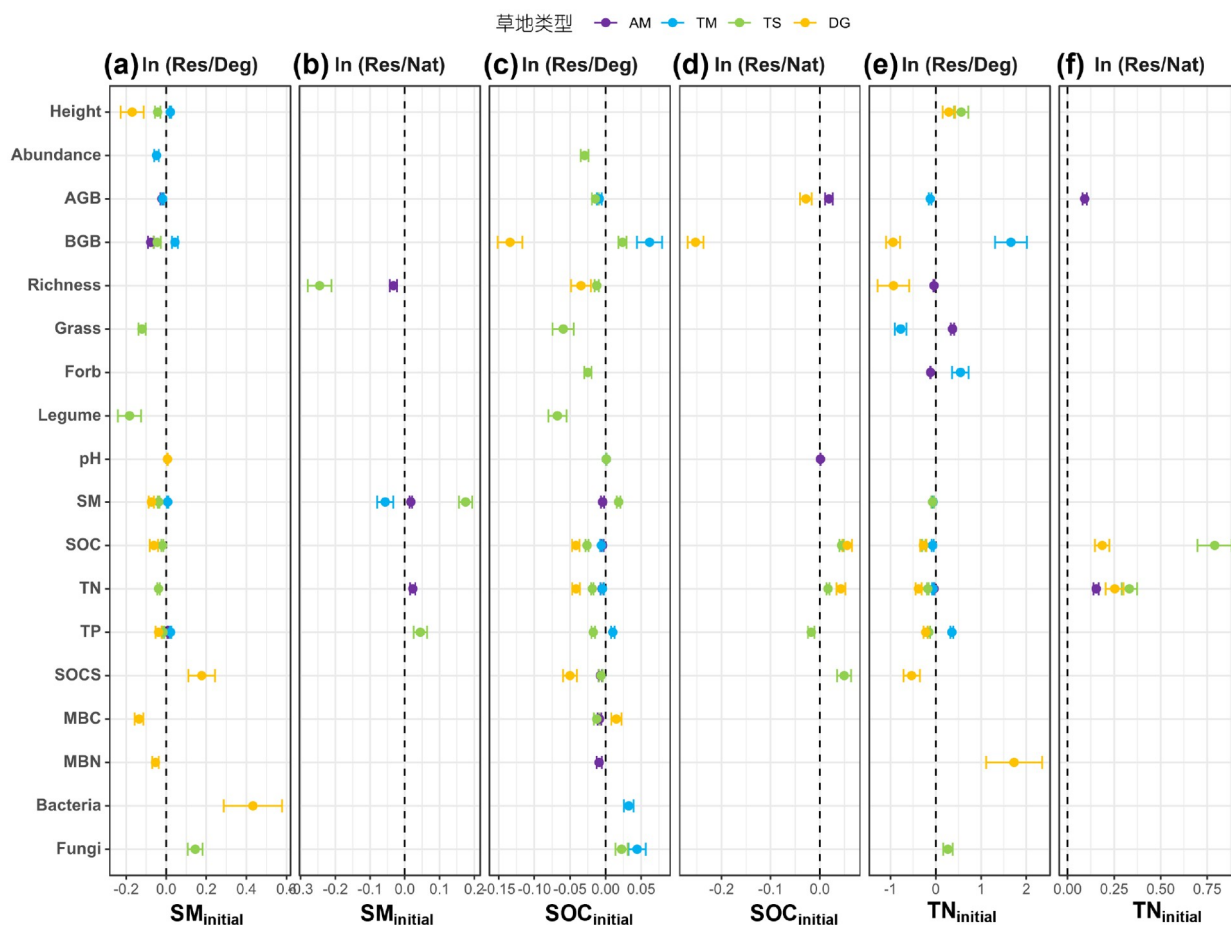


图 4 (网络版彩色)生态恢复影响下,不同草地类型植物和土壤性质变化与恢复初始土壤性质的关系。误差棒代表95%置信区间。 $\ln(\text{Res/Deg})$ (a,c,e)和 $\ln(\text{Res/Nat})$ (b,d,f)分别表示恢复草地与退化草地、天然草地之间的差异。AM, 高寒草甸; TM, 草甸草原; TS, 典型草原; DG, 荒漠草原; $\text{SM}_{\text{initial}}$, 恢复初始土壤含水量; $\text{SOC}_{\text{initial}}$, 恢复初始土壤有机碳含量; $\text{TN}_{\text{initial}}$, 恢复初始土壤全氮含量; RR, 效应值。仅保留具有显著相关关系的回归系数 ($P < 0.05$)。指标缩写同图1和2

Figure 4 (Color online) The relationship of changes in vegetation and soil variables with initial soil properties under different grassland types. Error bars represent the 95% confidence intervals. $\ln(\text{Res/Deg})$ (a,c,e) and $\ln(\text{Res/Nat})$ (b,d,f) indicate the differences in restored grasslands compared with degraded and natural reference grasslands, respectively. AM, alpine meadow; TM, temperate meadow; TS, typical steppe; DG, desert grassland; $\text{SM}_{\text{initial}}$, initial soil moisture; $\text{SOC}_{\text{initial}}$, initial soil organic carbon content; $\text{TN}_{\text{initial}}$, initial soil total nitrogen content; RR, response ratio. Only the significant regression coefficients ($P < 0.05$) are presented. Abbreviations for variables are same as in Figures 1 and 2

典型草原和荒漠草原物种丰富度随土壤肥力增加而增加,但高寒草甸和草甸草原物种丰富度随土壤肥力增加而降低(图7)。

3 讨论

3.1 中国退化草地植被与土壤性质恢复效果间的差异

本研究结果表明,生态恢复措施使得各草地类型退化草地植物和土壤性质发生不同程度的改善,但多数指标未达到天然草地水平。因此,为实现草地初级生

产力、生物多样性和土壤碳储量等生态系统功能的完全恢复仍需更多努力和更长的恢复时间^[8,23,33]。不同草地指标的恢复速度存在较大差异,其中与生产力相关植物指标的恢复快于植物多样性和土壤性质。此外,恢复草地群落地上生物量变化主要受禾草类植物影响,这是因为禾草类植物占草地群落生物量的比例较高,符合“质量比假说”^[34]。相比之下,草地群落植物物种丰富度的变化在很大程度上取决于非禾草类植物,这可能源于该类植物具有较高的系统发育多样性和功能多样性^[35]。与之前研究结果相一致^[10,33],生态恢复提高了草地土壤碳固持能力,这可能归因于植物生产力的提



图 5 (网络版彩色)生态恢复影响下,不同草地类型植物和土壤性质变化与恢复时间的关系.误差棒代表95%置信区间. $\ln(\text{Res}/\text{Deg})$ (a)和 $\ln(\text{Res}/\text{Nat})$ (b)分别表示恢复草地与退化草地、天然草地之间的差异. AM, 高寒草甸; TM, 草甸草原; TS, 典型草原; DG, 荒漠草原; RR, 效应值. 仅保留具有显著相关关系的回归系数($P < 0.05$). 指标缩写同图1和2

Figure 5 (Color online) The relationship of changes in vegetation and soil variables with restoration duration under different grassland types. Error bars represent the 95% confidence intervals. $\ln(\text{Res}/\text{Deg})$ (a) and $\ln(\text{Res}/\text{Nat})$ (b) indicate the differences in restored grasslands compared with degraded and natural reference grasslands, respectively. AM, alpine meadow; TM, temperate meadow; TS, typical steppe; DG, desert grassland; RR, response ratio. Only the significant regression coefficients ($P < 0.05$) are presented. Abbreviations for variables are same as in Figures 1 and 2

高会进一步增加向土壤的碳输入,同时减少了侵蚀造成的碳损失^[8].在生态恢复后,草地土壤养分的增加可能是由豆科植物比例的增加^[36]、侵蚀的减少^[29]和土壤微生物量的增加所引起^[37].此外,生态恢复措施通过刺激草地植物根系生长,降低土壤容重,增加土壤入渗过程^[38],并通过土壤有机质积累进一步提高土壤保水能力^[39],最终改善土壤水分状况.

3.2 自然恢复和人工辅助恢复措施的差异

除少量指标外,自然恢复和人工辅助恢复措施对退化草地植物和土壤性质的影响总体类似,这与之前一项全球尺度的整合分析结果相一致^[21],可能主要有如下两个方面的原因.首先,人工辅助恢复措施通常应用于无法实现自然恢复的退化草地,导致草地初始恢

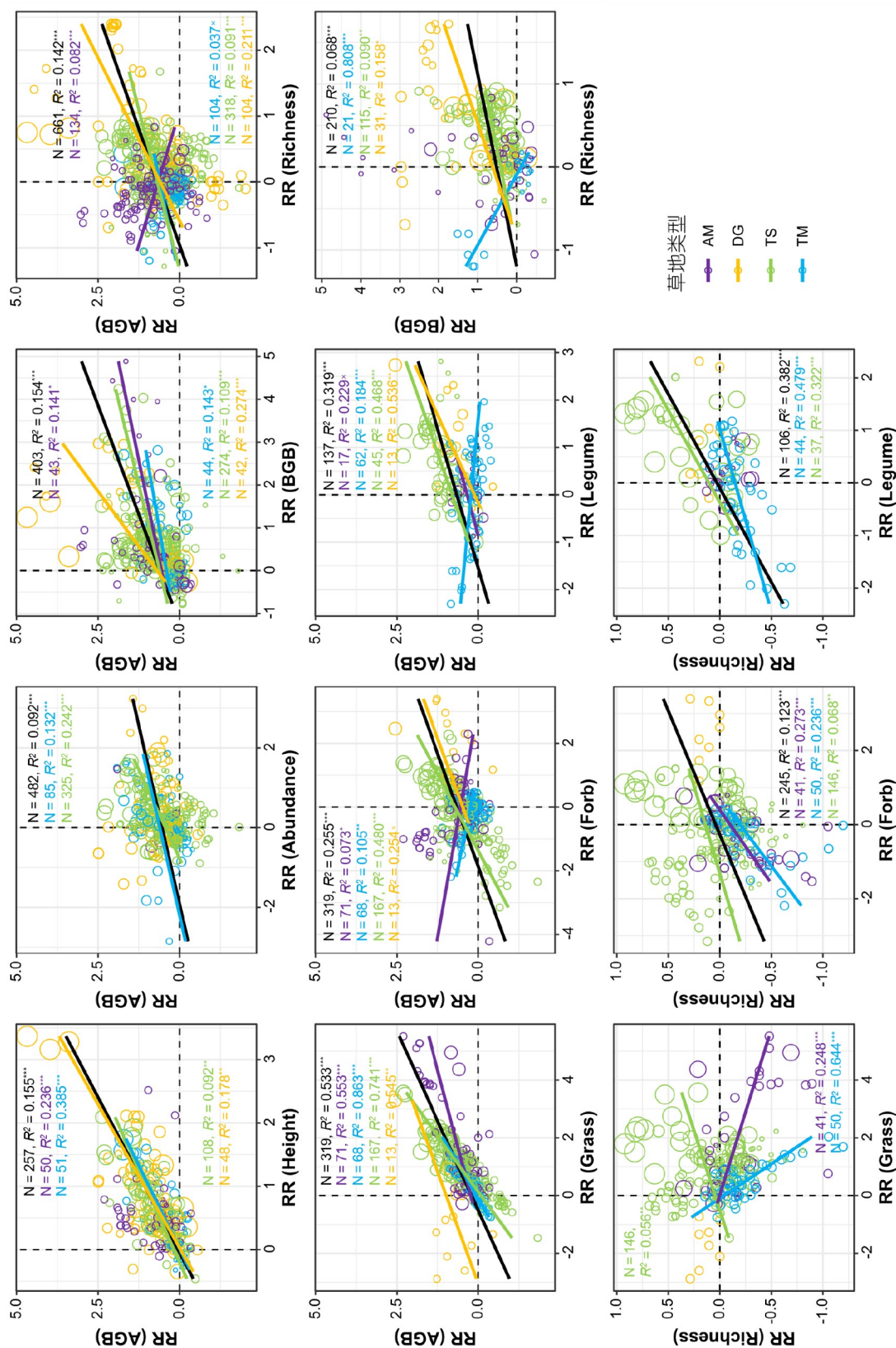


图 6 (网络版彩色) 不同草地类型植物群落和功能群生物量变化与多样性变化之间的关系。圆圈大小代表权重的回归线 ($P < 0.1$)。不同颜色代表不同草地类型, 黑色回归线为各草地类型的综合结果。×, $P < 0.1$; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$ 。AM, 高寒草甸; TM, 草甸草原; TS, 典型草原; DG, 荒漠草原。指标缩写同图 1

Figure 6 (Color online) The relationships among changes in biomass of plant functional group and community, and plant diversity under different grassland types. Circle size represents the weight of variables, and only the significant fitted regression ($P < 0.1$) is presented. The colours of circles and lines correspond to the grassland types, and the black lines indicate the regressions across all grassland types. ×, *, **, and *** denote significant relationship at $P < 0.1$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively. AM, alpine meadow; TS, typical steppe; DG, desert grassland. Abbreviations for variables are same as in Figure 1

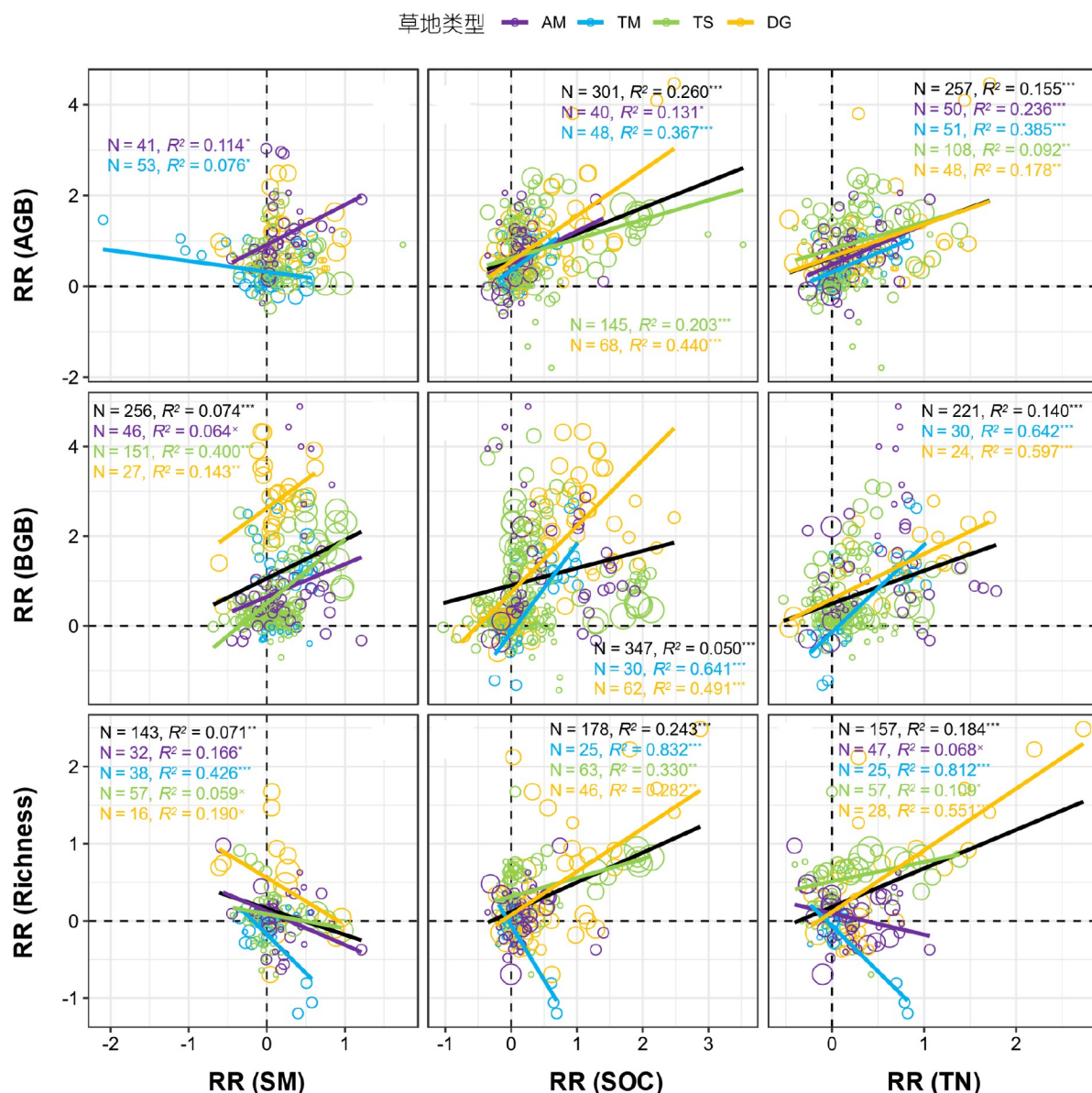


图 7 (网络版彩色)不同草地类型植物生物量和多样性变化与土壤性质变化之间的关系. 圆圈大小代表权重, 仅保留拟合显著的回归线($P < 0.1$). 不同颜色代表不同草地类型, 黑色回归线为各草地类型的综合结果. ×, $P < 0.1$; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$. AM, 高寒草甸; TM, 草甸草原; TS, 典型草原; DG, 荒漠草原. 指标缩写同图1和2

Figure 7 (Color online) The relationships of changes in plant biomass and diversity with that of soil properties. Circle size represents the weight of variables, and only the significant fitted regression ($P < 0.1$) is presented. The colours of circles and lines correspond to the grassland types, and the black lines indicate the regressions across all grassland types. ×, *, **, and *** denote significant relationship at $P < 0.1$, $P < 0.05$, $P < 0.01$, and $P < 0.001$, respectively. AM, alpine meadow; TM, temperate meadow; TS, typical steppe; DG, desert grassland. Abbreviations for variables are same as in Figures 1 and 2

复速度较慢^[21]. 其次, 本研究中人工辅助恢复措施的持续时间少于自然恢复措施, 这可能会低估人工辅助恢复的效果. 人工辅助恢复措施通常能加速草地植被群落结构和土壤养分的恢复. 例如, 施肥、灌溉等人工辅助措施, 可有效缓解草地土壤养分和水分限制^[40], 显著

促进植物地上部分生长, 进而使得地下生物量得到充分恢复, 这一点在荒漠草原中表现最为明显. 植物地下部分在扰动结束后的恢复是草地恢复过程的重要驱动力^[41]. 由于该类研究样本量较小, 其结果存在较大不确定性, 未来需要更多研究来评估人工恢复措施下的草

地地下生物量的恢复程度。然而,人工辅助恢复措施,如氮肥添加虽然可有效提升土壤可利用氮水平,但也可能导致植物多样性的降低^[42]。值得注意的是,本研究发现自然恢复措施在恢复草地植物多样性和土壤碳方面表现更好^[18]。

目前,中国生态恢复技术以免耕补播、草地翻耕和减畜为主,不同生态恢复技术对不同生态恢复目标的影响也存在差异^[43]。在恢复实践中,采用自然恢复还是人工干预恢复,应根据草地退化程度与特点决定^[44]。“状态-转变”模型认为,当生态系统无法自我恢复时,需要采取人工干预突破生态阈值以促进群落恢复^[45]。人工干预恢复措施,如植物移栽和土壤接种,通过打破严重退化生态系统因历史土地利用方式造成的非生物和生物障碍因子,可更高效地恢复生态系统的功能与服务^[46,47]。近年来,近自然恢复日益受到重视,其作为基于自然的解决方案(nature-based solutions, NbS)的核心理念,强调在生态修复中,坚持“基于自然”和“回归自然”的原则,充分发挥乡土物种的“生物种库”功能,引导退化生态系统重新组织,通过自我调节,实现可持续恢复^[48,49]。传统上,退化草地人工恢复多采用施肥或建立植物多样性较低的人工草地,来快速恢复植被盖度与生产力,但其存在生物多样性低和生态系统固碳能力低等问题^[50];相比之下,近自然恢复后的生态系统拥有更高的生物多样性和稳定性,能够提供更丰富的生态系统功能和服务^[51,52]。因此,在突破草地恢复障碍后,建议让生态系统依靠自我更新能力进行自然恢复,以获得更好的生物多样性和土壤固碳恢复效应。

3.3 草地植被与土壤恢复受气候、土壤条件和恢复时长的影响

我们通过对不同草地类型的恢复状况,发现退化高寒草甸的地下生物量、植物多样性和土壤碳的恢复速度较慢,这是因为高寒草甸主要分布在青藏高原。虽然减牧或禁牧以及草地适应性管理可以有效恢复退化草地^[53],但寒冷、紫外线强、昼夜温差大等恶劣环境条件可能限制草地恢复过程^[23]。气候条件可进一步调控生态系统属性对恢复措施的响应,其中降水量的调控作用大于温度。例如,湿润地区退化草地植物群落结构、多样性和土壤微生物恢复效果较好。然而,随着MAP增加,恢复草地地下生物量、植物物种丰富度、土壤碳氮含量与天然草地的差距逐渐增大,这表明湿润地区实现草地完全恢复的难度也可能更大。我们发

现,与退化草地相比,多数草地植被和土壤指标的变化与恢复初始阶段的土壤含水量、有机碳和全氮含量呈负相关。这是因为恢复初始期的土壤水分和养分含量可在一定程度上表征草地退化状况。退化草地恢复初期土壤水分和养分含量越高,表明其退化程度越轻,恢复至未退化草地水平的难度越低。同理,这一点也体现在退化草地相比于未天然草地的恢复效果与其初始土壤水分和养分含量呈正相关性。此外,我们发现生态恢复对草地表层土壤含水量、有机碳和全氮含量的促进作用高于深层土壤,但生态恢复对土壤养分有效性的促进作用随着土层深度增加而增加,这主要与深层土壤根系和微生物生物量的增加有关^[8,54]。考虑到草地生态恢复效果因草地类型和气候条件而异,可参考北美地区的RestoreNet^[55],在中国沿环境梯度建立国家尺度草地恢复网络,将有助于明确高效的草地生态恢复措施,以更好促进多种生态系统功能和服务的恢复。

不同于气候和土壤条件对草地恢复效应的调控作用,本研究发现生态恢复措施对草地各项指标的促进作用普遍随恢复时长增加而增加,这与前人研究结果相一致^[10,33]。然而,草甸草原植物群落多度和非禾草类植物的恢复效果随恢复时间增加而逐渐降低,推测是由于禾草植物在群落内的优势度不断增加,加剧不同植物功能群间的竞争^[56]。然而,与未退化天然草地相比时,草地生物多样性与恢复时长关系尚不明晰,这可能是因为恢复草地生物多样性相比于天然草地始终处于较低水平,同时具有较高的变异性^[57]。生物多样性对于维持和稳定生态系统多功能性与多服务性至关重要^[58,59]。目前中国开展的退化草地生态恢复研究多数不足10年^[60],了解生物多样性的恢复轨迹对于制定草地恢复目标和优化管理决策至关重要,因此亟需对恢复草地的生物多样性开展长期动态研究。

3.4 不同草地类型植物恢复与土壤恢复的协同性关系

根据“环境胁迫梯度假说”,植物种间关系在较好环境中以负相互作用为主,在胁迫环境中以正相互作用为主^[61]。例如,高寒草甸植物群落以资源获取型、低温忍耐型植物为主,并表现出较强的种间正相互作用^[62],而荒漠草原以资源保守型、干旱忍耐型植物为主^[48]。因此,充分利用物种间正相互作用可能是退化生态系统恢复的有效手段^[63]。生态系统地上与地下组分存在密切相互作用,植物、土壤和微生物三者相互依

存,共同维持着生态系统结构和功能的完整性^[64].本研究发现,初级生产力和多样性的恢复过程与土壤性质变化密切相关,且在不同草地类型间存在差异.草地恢复后,土壤肥力的改善普遍对草地植物地上和地下生物量产生促进作用,但由于典型草原和荒漠草原资源匮乏程度相对较高,这两类草地物种丰富度受土壤肥力改善的约束相对较强.我们发现,现有草地恢复研究较多关注植被盖度和生产力的恢复,对植物-土壤-微生物群落的整体性修复重视不够.草原退化导致植物多样性和土壤养分供给能力降低,植物和微生物群落的相互作用解耦,核心功能微生物类群丧失,从而削弱了其所介导的生态系统功能^[65].然而,由于微生物群落的自然恢复通常滞后于植物群落,制约着生态系统整体恢复进程^[66].因此,通过土壤微生物接种等途径重新引入本土功能微生物^[67],实现植物-土壤-微生物的协同恢复,对于提高草地恢复质量至关重要.然而,Meta分析方法的局限性使得本研究仅对某些草地植被与土壤指标的恢复协同性关系开展了定性分析.未来学者可通过构建联网性草地恢复实验,规范化收集植被与土壤指标,建立植被-土壤协同演替模型^[68,69],量化评估退化草地植被与土壤恢复的整体协同性关系及其沿水热梯度的变化规律.

4 结论

本研究基于中国退化草地恢复数据,整合分析不同草地类型相比于退化草地和天然草地的恢复效果及其生物和非生物驱动因子,为各草地类型制定适宜的恢复措施,实现退化草地群落结构、生物多样性和碳汇功能恢复提供了科学依据.本研究得出的主要结论包括:(1)在实施生态恢复措施后,不同草地类型植被恢复速度普遍快于土壤,虽然其相比于退化草地均有不同程度改善,但多数未恢复到天然草地水平.(2)不同草地类型的恢复效果总体无显著差异,受生态恢复措施类型的影响相对较小,但受气候、土壤条件和恢复时间的调控方向和强度均存在较大差异.其中,草地群落地上生产力恢复主要受禾草驱动,植物多样性的恢复主要受非禾草植物驱动.(3)草地植物生物量与土壤水分和养分表现为协同性恢复,但植物多样性变化与土壤水分变化显著负相关.较高的土壤养分有助于典型草原和荒漠草原植物多样性的恢复,但不利于高寒草甸和草甸草原植物多样性的恢复.因此,在恢复实践中应综合考虑草地退化现状和程度、气候和土壤条件,制定适宜生态恢复措施,以“植物-土壤-微生物协同恢复”为着力点,加速退化草地多种生态系统功能和服务的恢复.

参考文献

- 1 Department of Animal Husbandry and Veterinary and the General Station of Animal Husbandry and Veterinary Science, the Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Rangeland Resources of China (in Chinese). Beijing: China Science and Technology Press, 1996 [中华人民共和国农业部畜牧兽医司,全国畜牧兽医总站.中国草地资源.北京:中国科学技术出版社,1996]
- 2 Song W J, Su J S, Zhang M D, et al. Plant compensatory growth and optimal grazing intensity of grasslands in northern China: A meta-analysis of grazing experiments (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2023, 68: 1330–1342 [宋伟江,苏纪帅,张梦迪,等.中国北方草地植物补偿性生长与合理放牧强度:基于放牧实验的整合分析.科学通报,2023,68:1330–1342]
- 3 Han J G, Zhang Y J, Wang C J, et al. Rangeland degradation and restoration management in China. *Rangel J*, 2008, 30: 233–239
- 4 Li F R, Zhao L Y, Zhang H, et al. Wind erosion and airborne dust deposition in farmland during spring in the Horqin Sandy Land of eastern Inner Mongolia, China. *Soil Till Res*, 2004, 75: 121–130
- 5 Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 486: 59–67
- 6 Liu J, Li S, Ouyang Z, et al. Ecological and socioeconomic effects of China's policies for ecosystem services. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105: 9477–9482
- 7 Jiang G, Han X, Wu J. Restoration and management of the Inner Mongolia grassland require a sustainable strategy. *AMBIO-J Hum Environ*, 2006, 35: 269–270
- 8 Hu Z, Li S, Guo Q, et al. A synthesis of the effect of grazing exclusion on carbon dynamics in grasslands in China. *Glob Change Biol*, 2016, 22: 1385–1393
- 9 Xiong D, Shi P, Zhang X, et al. Effects of grazing exclusion on carbon sequestration and plant diversity in grasslands of China—A meta-analysis. *Ecol Eng*, 2016, 94: 647–655
- 10 Deng L, Shangguan Z P, Wu G L, et al. Effects of grazing exclusion on carbon sequestration in China's grassland. *Earth-Sci Rev*, 2017, 173: 84–95
- 11 Lu F, Hu H, Sun W, et al. Effects of national ecological restoration projects on carbon sequestration in China from 2001 to 2010. *Proc Natl Acad*

- [Sci USA](#), 2018, 115: 4039–4044
- 12 Bardgett R D, Bullock J M, Lavorel S, et al. Combatting global grassland degradation. [Nat Rev Earth Environ](#), 2021, 2: 720–735
- 13 Benayas J M R, Newton A C, Diaz A, et al. Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: A meta-analysis. [Science](#), 2009, 325: 1121–1124
- 14 Atkinson J, Bonser S P. “Active” and “passive” ecological restoration strategies in meta-analysis. [Restor Ecol](#), 2020, 28: 1032–1035
- 15 Holl K D, Aide T M. When and where to actively restore ecosystems? [For Ecol Manage](#), 2011, 261: 1558–1563
- 16 Cao S, Chen L, Shankman D, et al. Excessive reliance on afforestation in China’s arid and semi-arid regions: Lessons in ecological restoration. [Earth-Sci Rev](#), 2011, 104: 240–245
- 17 Huang C, Zhou Z, Peng C, et al. How is biodiversity changing in response to ecological restoration in terrestrial ecosystems? A meta-analysis in China. [Sci Total Environ](#), 2019, 650: 1–9
- 18 Crouzeilles R, Ferreira M S, Chazdon R L, et al. Ecological restoration success is higher for natural regeneration than for active restoration in tropical forests. [Sci Adv](#), 2017, 3: e1701345
- 19 Ren Y, Lü Y, Fu B, et al. Biodiversity and ecosystem functional enhancement by forest restoration: A meta-analysis in China. [Land Degrad Dev](#), 2017, 28: 2062–2073
- 20 Meli P, Holl K D, Rey Benayas J M, et al. A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. [PLoS One](#), 2017, 12: e0171368
- 21 Jones H P, Jones P C, Barbier E B, et al. Restoration and repair of Earth’s damaged ecosystems. [Proc R Soc B](#), 2018, 285: 20172577
- 22 Yu L, Sun W, Huang Y. Grazing exclusion enhances plant and topsoil carbon stocks in arid and semiarid grasslands. [Agr Ecosyst Environ](#), 2021, 320: 107605
- 23 Dong S, Shang Z, Gao J, et al. Enhancing sustainability of grassland ecosystems through ecological restoration and grazing management in an era of climate change on Qinghai-Tibetan Plateau. [Agr Ecosyst Environ](#), 2020, 287: 106684
- 24 Liu Y, Dong J, Ren S, et al. Differential impacts of degradation on grassland ecosystems in the Tibetan Plateau and the Northern agro-pastoral ecotone: A meta-analysis. [Plant Soil](#), 2024, 496: 677–696
- 25 Poorter L, Craven D, Jakovac C C, et al. Multidimensional tropical forest recovery. [Science](#), 2021, 374: 1370–1376
- 26 van der Putten W H, Bardgett R D, Bever J D, et al. Plant–soil feedbacks: The past, the present and future challenges. [J Ecol](#), 2013, 101: 265–276
- 27 Parkhurst T, Prober S M, Hobbs R J, et al. Global meta-analysis reveals incomplete recovery of soil conditions and invertebrate assemblages after ecological restoration in agricultural landscapes. [J Appl Ecol](#), 2022, 59: 358–372
- 28 Wang D, Wu G L, Zhu Y J, et al. Grazing exclusion effects on above- and below-ground C and N pools of typical grassland on the Loess Plateau (China). [Catena](#), 2014, 123: 113–120
- 29 Mekuria W, Veldkamp E, Haile M, et al. Effectiveness of exclosures to restore degraded soils as a result of overgrazing in Tigray, Ethiopia. [J Arid Environ](#), 2007, 69: 270–284
- 30 Raiesi F, Riahi M. The influence of grazing exclosure on soil C stocks and dynamics, and ecological indicators in upland arid and semi-arid rangelands. [Ecol Indic](#), 2014, 41: 145–154
- 31 Feyisa K, Beyene S, Angassa A, et al. Effects of enclosure management on carbon sequestration, soil properties and vegetation attributes in East African rangelands. [Catena](#), 2017, 159: 9–19
- 32 Viechtbauer W. Conducting Meta-Analyses in R with the metafor Package. [J Stat Soft](#), 2010, 36: 1–48
- 33 Song X, Peng C, Zhou G, et al. Chinese Grain for Green Program led to highly increased soil organic carbon levels: A meta-analysis. [Sci Rep](#), 2014, 4: 4460
- 34 DeMalach N, Zaady E, Kadmon R. Contrasting effects of water and nutrient additions on grassland communities: A global meta-analysis. [Glob Ecol Biogeogr](#), 2017, 26: 983–992
- 35 Cadotte M W, Cardinale B J, Oakley T H. Evolutionary history and the effect of biodiversity on plant productivity. [Proc Natl Acad Sci USA](#), 2008, 105: 17012–17017
- 36 Wu G L, Du G Z, Liu Z H, et al. Effect of fencing and grazing on a *Kobresia*-dominated meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau. [Plant Soil](#), 2009, 319: 115–126
- 37 Van Der Heijden M G A, Bardgett R D, Van Straalen N M. The unseen majority: Soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. [Ecol Lett](#), 2008, 11: 296–310
- 38 Cui Z, Wu G L, Huang Z, et al. Fine roots determine soil infiltration potential than soil water content in semi-arid grassland soils. [J Hydrol](#), 2019, 578: 124023
- 39 Yang F, Zhang G L, Yang J L, et al. Organic matter controls of soil water retention in an alpine grassland and its significance for hydrological processes. [J Hydrol](#), 2014, 519: 3086–3093
- 40 Li J, Lin S, Taube F, et al. Above and belowground net primary productivity of grassland influenced by supplemental water and nitrogen in Inner

- Mongolia. *Plant Soil*, 2011, 340: 253–264
- 41 Buisson E, Archibald S, Fidelis A, et al. Ancient grasslands guide ambitious goals in grassland restoration. *Science*, 2022, 377: 594–598
- 42 De Schrijver A, De Frenne P, Ampoorter E, et al. Cumulative nitrogen input drives species loss in terrestrial ecosystems. *Glob Ecol Biogeogr*, 2011, 20: 803–816
- 43 Jiang S J, Feng T J, Liu G H, et al. A bibliometric analysis of the application of grassland ecological restoration technology (in Chinese). *Pratac Sci*, 2020, 37: 685–702 [蒋胜竞, 冯天骄, 刘国华, 等. 草地生态修复技术应用的文献计量分析. 草业科学, 2020, 37: 685–702]
- 44 Wang D, Wang L. A new perspective on the concept of grassland management (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2019, 64: 1106–1113 [王德利, 王岭. 草地管理概念的新释义. 科学通报, 2019, 64: 1106–1113]
- 45 SER. Society for Ecological Restoration (SER) International Science & Policy Working Group. The SER Primer on Ecological Restoration, 2004, <http://www.ser.org/page/SERDocuments>
- 46 Wubs E R J, van der Putten W H, Bosch M, et al. Soil inoculation steers restoration of terrestrial ecosystems. *Nat Plants*, 2016, 2: 16107
- 47 Pilon N A L, Assis G B, Souza F M, et al. Native remnants can be sources of plants and topsoil to restore dry and wet cerrado grasslands. *Restor Ecol*, 2019, 27: 569–580
- 48 He J, Bu H, Hu X, et al. Close-to-nature restoration of degraded alpine grasslands: Theoretical basis and technical approach (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2020, 65: 3898–3908 [贺金生, 卜海燕, 胡小文, 等. 退化高寒草地的近自然恢复: 理论基础与技术途径. 科学通报, 2020, 65: 3898–3908]
- 49 Seddon N. Harnessing the potential of nature-based solutions for mitigating and adapting to climate change. *Science*, 2022, 376: 1410–1416
- 50 Shang Z H, Ma Y S, Long R J, et al. Effect of fencing, artificial seeding and abandonment on vegetation composition and dynamics of ‘black soil land’ in the headwaters of the Yangtze and the Yellow Rivers of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Land Degrad Dev*, 2008, 19: 554–563
- 51 Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations. *Proc Natl Acad Sci USA*, 1997, 94: 1857–1861
- 52 Ives A R, Carpenter S R. Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 2007, 317: 58–62
- 53 Wang Y F, Lv W W, Xue K, et al. Grassland changes and adaptive management on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Nat Rev Earth Environ*, 2022, 3: 1–16
- 54 Knops J M H, Tilman D. Dynamics of soil nitrogen and carbon accumulation for 61 years after agricultural abandonment. *Ecology*, 2000, 81: 88–98
- 55 Havrilla C A, Munson S M, McCormick M L, et al. RestoreNet: An emerging restoration network reveals controls on seeding success across dryland ecosystems. *J Appl Ecol*, 2020, 57: 2191–2202
- 56 McCain K N S, Baer S G, Blair J M, et al. Dominant grasses suppress local diversity in restored tallgrass prairie. *Restor Ecol*, 2010, 18: 40–49
- 57 Atkinson J, Brudvig L A, Mallen-Cooper M, et al. Terrestrial ecosystem restoration increases biodiversity and reduces its variability, but not to reference levels: A global meta-analysis. *Ecol Lett*, 2022, 25: 1725–1737
- 58 Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos*, 2000, 91: 3–17
- 59 Liu L L, Jing X, Ren H Y, et al. Grassland biodiversity, stability, and implications for grassland conservation and restoration (in Chinese). *Fundam Res*, 2023, 37: 560–570 [刘玲玲, 井新, 任海燕, 等. 草地生物多样性与稳定性及对草地保护与修复的启示. 中国科学基金, 2023, 37: 560–570]
- 60 Shang Z H, Dong S K, Zhou H K, et al. Synthesis-review for research cases of grassland ecological restoration: Years, effect and method (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2017, 37: 8148–8160 [尚占环, 董世魁, 周华坤, 等. 退化草地生态恢复研究案例综合分析: 年限、效果和方法. 生态学报, 2017, 37: 8148–8160]
- 61 Bertness M D, Callaway R. Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol*, 1994, 9: 191–193
- 62 Chu C J, Weiner J, Maestre F T, et al. Positive interactions can increase size inequality in plant populations. *J Ecol*, 2009, 97: 1401–1407
- 63 Brooker R W, Maestre F T, Callaway R M, et al. Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *J Ecol*, 2008, 96: 18–34
- 64 Trivedi P, Leach J E, Tringe S G, et al. Plant-microbiome interactions: From community assembly to plant health. *Nat Rev Microbiol*, 2020, 18: 607–621
- 65 Coban O, De Deyn G B, van der Ploeg M. Soil microbiota as game-changers in restoration of degraded lands. *Science*, 2022, 375: abe0725
- 66 Grman E, Allen J, Galloway E, et al. Inoculation with remnant prairie soils increased the growth of three native prairie legumes but not necessarily their associations with beneficial soil microbes. *Restor Ecol*, 2020, 28: S393
- 67 Han X, Li Y, Li Y, et al. Soil inoculum identity and rate jointly steer microbiomes and plant communities in the field. *ISME Commun*, 2022, 2: 59
- 68 Meng M. The collaborative mechanism of vegetation-soil restoration in burned area of Daxing’anling (in Chinese). Doctor Dissertation. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2020 [孟勐. 大兴安岭火烧迹地植被-土壤协同恢复机制. 博士学位论文. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2020]
- 69 Yan D F. Collaborative mechanisms of vegetation and soil successin of different vegetation restoration measures in hill areas of the Taihang Mountains (in Chinese). Doctor Dissertation. Zhengzhou: Henan Agricultural University, 2012 [闫东锋. 太行山低山丘陵区不同植被恢复措施下植被与土壤协同演替机制. 博士学位论文. 郑州: 河南农业大学, 2012]

补充材料

图S1 基于文献中天然草地原始值和计算平均值的草地恢复成效对比分析

图S2 生态恢复措施对草地植被与土壤特性的影响

图S3 不同生态恢复措施对草地植物生物量和多样性的影响

图S4 不同生态恢复措施对草地土壤物理、化学和生物特性的影响

图S5 相比于天然草地, 草地植物和土壤属性恢复成效与恢复时间的关系

表S1 中国退化草地生态修复研究样点信息表

附录S1 223篇退化草地生态恢复研究文献

附录S2 157篇天然草地研究文献

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “不同类型退化草地植被与土壤恢复的协同性”

Collaborative restoration between vegetation and soil attributes in degraded grassland of different grassland types

Jishuai Su^{1,2}, Fengwei Xu³, Yang Wang¹, Yujin Zhao¹ & Yongfei Bai^{1,4*}¹ State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;² College of Life Sciences, Hebei University, Baoding 071002, China;³ Grassland Research Center of National Forestry and Grassland Administration, Institute of Ecological Conservation and Restoration, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China;⁴ College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China* Corresponding author, E-mail: yfbai@ibcas.ac.cn

Grasslands cover approximately 40% of the land in China and provide numerous ecosystem services, such as forage and food production, water supply and regulation, erosion control, carbon sequestration, and climate mitigation. However, over 90% of grasslands have been degraded due to overgrazing, reclamation to cropland, mineral exploration, and climate change. This degradation of grasslands has resulted in serious environmental, social, and economic impacts. Over the past two decades, a variety of restoration approaches have been underscored to restore biodiversity, ecosystem functioning, and services of degraded grasslands in China. Several syntheses have documented the restoration outcomes of grazing exclusion and land abandonment referring to degraded grasslands in China. However, the factors controlling the recovery of ecosystem attributes and the overall effectiveness of these restoration actions compared to native grasslands remain poorly documented. The natural and undisturbed grasslands assemble with high species diversity, long-lived perennial plants, and well-developed belowground structures, hence they can be used as references for grassland restoration. Based on data from 380 publications regarding ecological restoration experiments at 140 sites, we constructed a restoration database of degraded grasslands and a natural grassland database for four grassland types in China: alpine meadow, meadow steppe, typical steppe, and desert grassland. We performed a meta-analysis to evaluate the effectiveness of ecological restorations relative to degraded and natural reference grasslands for 18 vegetation and soil variables. Vegetation variables included plant height, abundance, species richness, aboveground biomass, belowground biomass, and the biomasses of grass, forb and legume plants. Soil variables included soil pH, moisture content, the contents of soil organic carbon, total nitrogen and phosphorus, microbial biomass carbon and nitrogen, bacteria and fungi, and soil organic carbon storage. We further explored the influence of restoration approach, climatic conditions, soil properties, and the duration of restoration programs on the recovery of ecosystem attributes. Overall, our results demonstrated that the recovery of biodiversity and soil properties was substantially slower than that of biomass production and plant community structure across different grassland types. Ecological restorations showed larger enhancements in plant community structure and biomass production compared with plant diversity and soil properties. Specifically, aboveground biomass recovered faster than belowground biomass. However, most plant and soil attributes did not fully recover to the levels observed in the natural reference grasslands. Soil moisture, organic carbon, and total nitrogen contents improved to a greater extent in topsoil than in subsoil. Passive and active restorations generally yielded similar outcomes across different grassland types. Moreover, the effectiveness of grassland restoration can be substantially modulated by climatic conditions, soil properties, and the duration of restoration programs. There was collaborative restoration between plant productivity, soil moisture, and soil nutrient contents. The restoration of plant diversity in typical steppe and desert grassland benefited more from the improved soil nutrient contents compared to alpine meadow and meadow steppe. Our findings have important implications for the restoration of plant productivity, community structure, diversity, and ecosystem carbon sink function of degraded grassland ecosystems in China.

degraded grassland, natural reference grassland, grassland type, passive restoration, active restoration, vegetation-soil collaborative restoration

doi: [10.1360/TB-2024-0442](https://doi.org/10.1360/TB-2024-0442)