



放牧对草地生态系统影响的研究进展

张扬建^{1,2,3*} 朱军涛¹ 沈若楠^{1,4} 王 荔⁵

¹中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 拉萨高原生态试验站, 北京 100101; ²中国科学院青藏高原地球科学卓越创新中心, 北京 100101; ³中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100190; ⁴中国科学院大学, 北京 100190; ⁵北京大学深圳研究生院, 深圳 518055

摘 要 全球草地占据30%左右的陆地面积, 在全球气候变化、碳氮及养分循环、保持水土、调节畜牧业生产等方面具有重要的作用。目前草地的主要利用方式之一就是放牧, 不同的牲畜种类、放牧强度、年限、历史和制度等, 会影响草地植物群落、生物多样性及土壤微生物, 进而影响草地生态系统结构、功能和过程。该文围绕放牧对草地生态系统结构、功能和过程的影响, 1)回顾了20世纪50年代到现在各个历史阶段放牧对草地生态系统影响的研究; 2)利用文献计量分析的方法, 剖析了放牧对草地影响研究的热点内容、重要区域和关键词等; 3)阐明了放牧对草地植物生长、群落特征、碳氮及养分循环、生产力及土壤质量等的各方面影响的研究进展及国内相关研究的优势及存在的主要问题和不足; 4)基于上述分析, 从草地放牧精准管理、经典假说验证、放牧和全球变化研究相结合等方面, 提出未来研究的前沿方向和优先领域。该文在系统总结放牧对草地生态系统影响的研究进展、研究优势及存在问题的基础上, 提出未来的研究应与全球变化相结合, 为我国的草地放牧生态学研究、适应性管理和可持续利用等提供科学基础。

关键词 放牧; 草地生态系统; 生态系统结构; 生态系统功能; 碳循环; 氮循环; 全球变化

张扬建, 朱军涛, 沈若楠, 王荔 (2020). 放牧对草地生态系统影响的研究进展. 植物生态学报, 44, 553–564. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0314

Research progress on the effects of grazing on grassland ecosystem

ZHANG Yang-Jian^{1,2,3*}, ZHU Jun-Tao¹, SHEN Ruo-Nan^{1,4}, and WANG Li⁵

¹Lhasa Plateau Ecosystem Research Station, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²CAS Center for Excellence in Tibetan Plateau Earth Sciences, Beijing 100101, China; ³College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China; ⁴University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China; and ⁵Peking University Shenzhen Graduate School, Shenzhen 518055, China

Abstract

As an important component of terrestrial ecosystems, natural grasslands cover 30% of the global land. Thus, grasslands play a significant role in global carbon cycle, climate change, water retention, soil and water conservation, livestock production and so on. Grazing, as one common use of grasslands, brings fundamental impacts on plant individuals, populations, communities, biodiversity, soil quality and microbes, and then affects structural and functional processes of grassland ecosystems through different kinds of grazing livestock, grazing intensity, period, and system. We explored the effects of grazing on grassland ecosystem by using the methods of bibliometric analysis and literature review. To summarize the effects of grazing on grassland structure and functional processes, our study 1) reviewed the research stages on the impacts of grazing on grassland ecosystems since the 1950s; 2) extracted the hot topics, important research areas and keywords of previous research; 3) revealed the cutting-edge and limitations of domestic research on the effects of grazing on plants growth, community characteristics, carbon, nitrogen and nutrient cycling, productivity and soil quality; 4) proposed the future research directions and priority areas from the aspects of precise grazing management, validation of related hypothesis, and global change research. This study can provide scientific basis for grassland grazing ecology research, adaptive management and sustainable development in China.

Key words grazing; grassland ecosystem; ecosystem structure; ecosystem function; carbon cycle; nitrogen cycle; global change

Zhang YJ, Zhu JT, Shen RN, Wang L (2020). Research progress on the effects of grazing on grassland ecosystem. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 553–564. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0314

收稿日期Received: 2019-11-18 接受日期Accepted: 2020-04-19

基金项目: 国家自然科学基金(41725003)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (41725003).

* E-mail: zhangyj@igsrr.ac.cn

草地是地球表面重要的陆地生态系统,天然草地占全球陆地总面积的30%左右,疏林草地占16%左右(Mitchell *et al.*, 2004)。草地储存了陆地生态系统中近1/3的有机碳,维持着30%的净初级生产力,提供全球30%–50%的畜产品(陈佐忠和汪诗平, 2000),在全球气候变化、碳氮及养分循环、保持水土、调节畜牧业生产等方面具有重要的作用。放牧是目前全世界范围内公认的天然草地利用的最主要方式,全球大于1/2的陆地地为放牧地。放牧系统承担了人类食用肉类的1/2及1/3以上的奶类(Hodgson, 1990)。放牧可以拓展土地利用模式,合适的放牧强度有利于提高草地生产力,维持草地群落稳定,加速系统物质循环与能量流动。本文对放牧对草地生态系统的影响进行综述,回顾历史发展,分析目前国内的发展现状并指出问题,分别从草地植物生长发育、群落特征、生态系统结构与功能、碳氮及养分循环等方面,综述目前研究进展,提出未来的研究展望,促进草地生态学理论的发展。本文不仅对于探讨放牧对草地生态系统内在作用机制有重要意义,也可以为实现草地资源合理开发和可持续利用提供科学依据。

1 发展历程

1.1 历史发展

草地是地球上最大的被管理生态系统,受到频繁的人类活动和持续的全球气候变化的综合影响。近几十年来,人们通过放牧和割草对草地进行集约管理,这些人为活动使得土壤理化性质发生改变,进而影响了草地生态系统的过程和功能。近年来,放牧对草地生态系统生产力、群落物种组成和生物多样性的影响引起广泛关注,本文使用Scopus和中国知识资源整合数据库(China Knowledge Resource Integrated Database)进行检索,搜集了1985–2017年间发表的有关牲畜放牧影响的期刊文章。从1985到2017年,有关放牧对草地生态系统影响的文章数量直线上升(图1)。在这32年中,共计发表了1 704篇相关文章,其中包括1 023篇中文和681篇英文文章。涉及的内容包括放牧对植被、土壤、土壤微生物及昆虫、养分循环的影响。对放牧本身而言,包括放牧强度、放牧时间和季节、放牧历史、轮牧方式及放牧和其他要素的交互作用等。通过图1可以看出,有关放牧对生态系统影响的研究数量不断增加、内容

不断丰富,研究重点也从植被生产力转移到目前国际关注的热点问题,如固碳作用和养分循环。

回顾放牧对草地生态系统影响的研究进程,大致可以分为以下几个阶段(图2)。

在20世纪50年代初,草地生态学方面的研究主要集中在草地植被调查,关注与草地生产力相关的植物类型和分布模式等,较少关注土壤性状、气候变化等环境变量对草地的影响(Wang *et al.*, 2018)。

20世纪80年代以来,我国草地生态学得到了发展,最重要的是,草原科学家开始将草地作为一个功能系统(即生态系统)进行探索。放牧对草地生态系统影响方面的研究主要是研究不同放牧强度对草地群落组成和生物多样性的影响,结论都是过度放牧会对草地带来较大的负面影响,而适度放牧会提高物种多样性(Peng *et al.*, 2015)。

2000年以后,我国草地生态学快速发展,开始关注放牧对草地生态系统地下过程的影响,开始对土壤微生物进行研究(Ma *et al.*, 2015)。有研究发现放牧有利于促进微生物氮矿化基因的表达,从而影响土壤碳氮循环(Qi *et al.*, 2017)。此外,对草地昆虫的研究也得到了一定的关注。在20世纪90年代,关于放牧影响草地昆虫的研究得到了部分开展,多项研究均发现重度放牧会提高昆虫灾害的发生频率(Cease *et al.*, 2012)。

2010年以后,研究者更多地关注全球气候变化和人类活动对草地生态系统的影响。主要在不同草地类型上开展长期的人工控制实验,主要包括温度升高、CO₂浓度升高、氮沉积、降水变化和放牧。近年来这些研究变得更加普遍,分别从物种适应性和功能特性,相同或不同植被类型之间的相互关系,多生物水平(即植物-植物、动植物和动植物-微生物),生物多样性,生产力及其相互关系等方面分析草地生态系统的响应。很多研究揭示了放牧和全球变化因子的相互作用与草地结构特征、养分循环和水循环等功能密切联系,如碳固存、生物多样性和生态系统稳定性等(Wang *et al.*, 2010b; Yu *et al.*, 2010; Zhong *et al.*, 2017)。

1.2 国内研究现状

在过去30年中,放牧对草地生态影响的草地生态学有大量的研究和文献,揭示了经典生态学概念和改进理论,以及草地养护或管理的生态原则的适用性。对相关国内研究论文中的关键词进行基于共

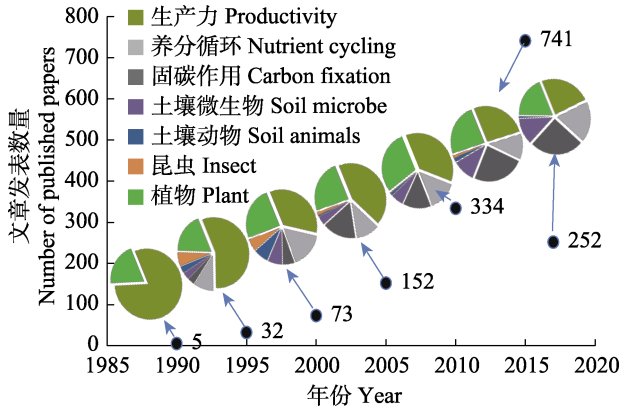


图1 放牧影响草地的不同关键词相关文章发表数。
Fig. 1 Number of articles published within different keywords related to the impact of grazing on grassland.

现词的统计排序，得到了关键词之间的关联可视化图(图3)。图中点代表关键词，圆点越大代表关键词出现的频率越高，点与点之间的连线及其距离代表了相互之间的关联程度，连线越粗，距离越近，代表相互之间的关联度越高。通过分析关系图我们发现，研究的放牧方式包括放牧强度、轻度放牧、自由放牧、放牧干扰、适度放牧、休牧、围封等；研究草地类型主要包括内蒙古典型草原、荒漠草原、高寒草甸、草甸草原等；研究内容主要包括放牧经

营管理措施的多样化对草地生态系统的物种多样性、群落结构、地上生物量、地下生物量、土壤养分、草地植被等的影响；放牧对生态系统的影响研究热点区域主要集中于青藏高原和内蒙古两个地区，研究的热点内容主要集中于不同的放牧经营管理对草地生态系统的影响。

根据上述文献计量学统计结果，现阶段我国对放牧对草地生态系统影响的研究主要集中在放牧(割草和家畜)对草地生态系统的结构和功能的影响，大型食草动物的觅食行为对草地生态系统的结构和功能的影响，草地生态系统结构和功能的调控机制等方面。国内有关放牧对草地生态系统影响的研究颇多，但与国外相比较，虽然存在一定的优势，但仍存在一定的差距和挑战。

目前国内研究放牧对生态系统影响的优势主要体现在：

(1)在全球变化和人为活动干扰方面，结合中国的区域特色，做出了一些重要成绩。例如草地退化的机制与管理经营研究、陆地生态系统碳循环研究、陆地生态系统对全球变化及人为活动的响应与反馈研究，都有一些重要成果。

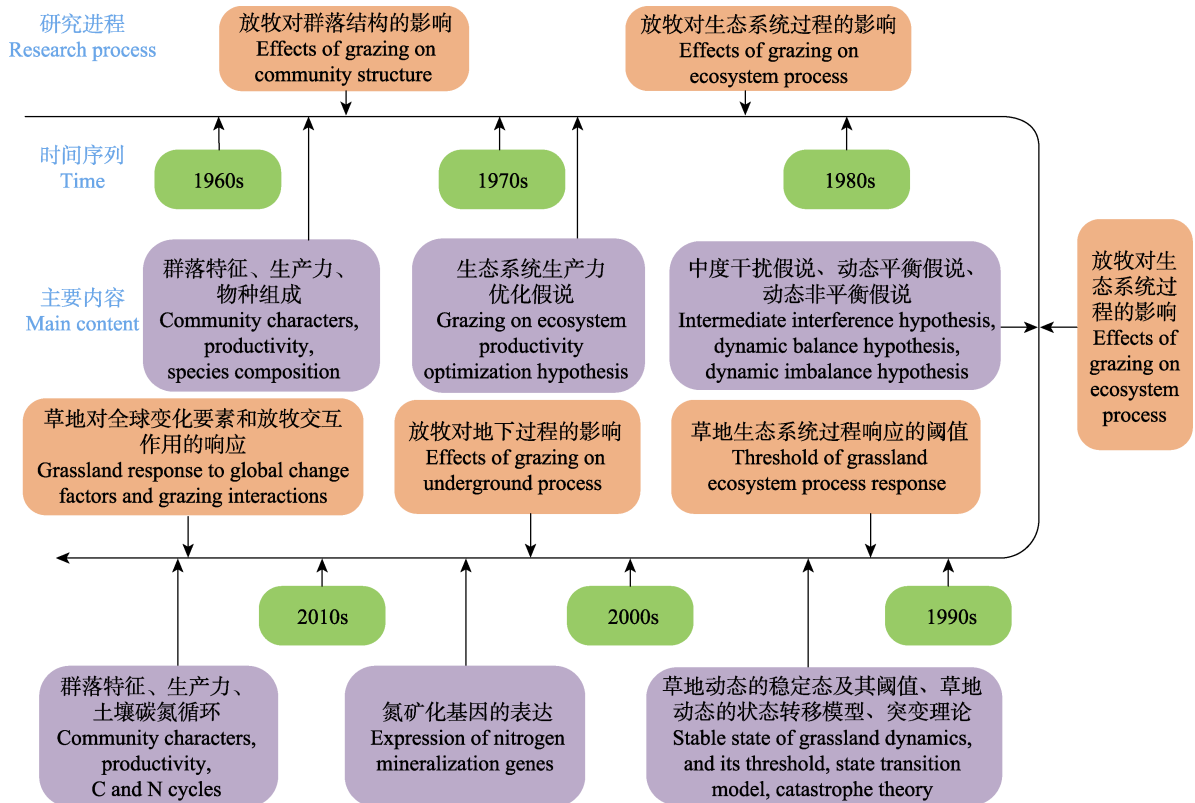


图2 放牧对草地生态系统的影响不同研究阶段概述。
Fig. 2 Overview of different research stages for the influence of grazing on grassland ecosystem.

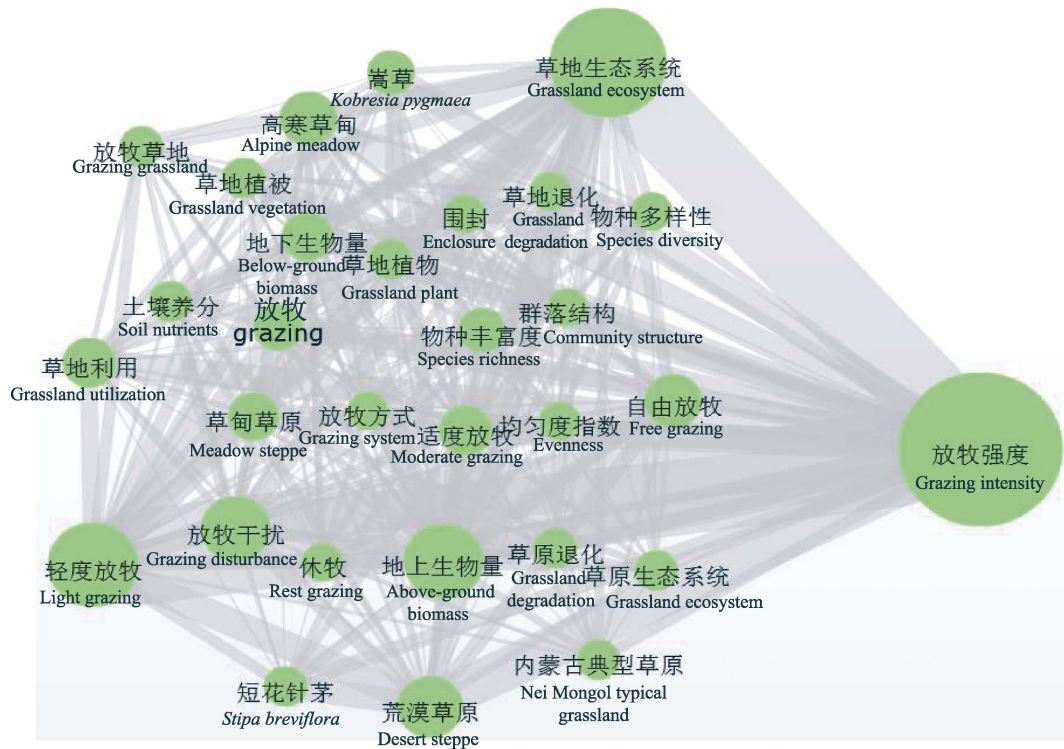


图3 放牧对生态系统影响的热点关键词关联可视化图。

Fig. 3 Correlation relationship of hot keywords for the influence of grazing on ecosystem.

(2) 在一些具有中国特色的生态系统和研究对象方面, 如青藏高原高寒生态系统、天山高寒草地系统、内蒙古半干旱生态系统等, 有出色的表现。

国内研究放牧对生态系统影响目前存在的不足主要表现在:

(1) 缺乏空间模式分析。未来需要加强全球变化和人为活动等多种因素对草原生态系统影响的基本生态理论研究。在探索草地生态系统特征和功能时, 分析与验证结果都应与空间模式或异质性联系在一起。此外, 由于越来越多的证据表明地上和地下之间的相互作用调节草地生态系统功能, 因此需要更加重视地上地下的联系。

(2) 缺少草地多功能分析。草原生态学家认为大型草食动物(家畜)对草地生态系统的影响是多样化的, 且与草地的多种功能密切相关。因此, 未来研究放牧对草地生态系统影响需要考虑草地结构对过程的影响, 并考虑多种功能, 以及家畜物种或组合, 这可能会改善草地的适宜性管理。

(3) 缺少多因子复合实验研究。应进行更多的气候变化和放牧等人为活动对草地生态系统影响的实验研究, 其中气候变化包括增温、降水的改变、CO₂ 浓度上升、生物多样性的改变或氮沉积等多个因子和放牧等人为活动相结合, 对草地生态系统的进程

及功能进行长期的观测, 探讨气候变化和人为干扰对草地生态系统影响的基础机制。

(4) 缺少准确的研究方法与手段。在研究放牧对生态系统的影响时, 使用的生态学方法和实验技术具有重要的影响。目前仍缺乏可靠的采样方法, 如植物根系测量, 以及具有高度异质性土壤的取样, 妨碍了准确数据的获取, 从而难以得出可靠的结论。

纵观放牧对草地生态系统影响的发展进程和研究现状, 可以发现中国的草地生态学研究虽然仍存在较多不足, 但是也有了很大的提高。当前我国关于草地生态学的许多研究都针对当今全球气候变化和人类活动的影响, 涉及在各种草原上进行的长期野外控制实验的研究, 包括气候变暖、氮沉降、降水改变等, 同时一些生态学假设或理论, 例如生物多样性-生产力-稳定性关系、最优觅食理论、生态化学计量学等, 经常被用于草原生态系统的评估和管理(Zhong *et al.*, 2017; Wang *et al.*, 2018), 表明我国草地科学家为生态学的发展也做出了巨大贡献。

2 放牧对草地生态系统的影响

放牧是草地的主要利用方式, 然而近年来, 随着全球气候变暖、人类活动加剧以及对草地的不合

理管理和利用等,草地生态系统的资源与环境问题凸显,草地退化问题严重,威胁当地的经济与生态安全。放牧可以通过改变草地群落的物种组成、生物多样性、改变生产力以及土壤的理化性质等,影响草地生态系统的结构和功能,作用效果也有正负两种情况。放牧的强度、持续年限以及环境的波动是放牧生态效应的主要影响因素,目前研究多分析探索合理的放牧强度、方式以及管理办法对主要生态系统建构要素的影响,从而实现草地资源可持续利用和经济环境协调发展。结合文献计量结果的热点内容,本文分别从草地植物生产力、群落特征、生态系统结构与功能、土壤理化特征和碳氮及养分循环等方面分析放牧对草地生态系统的影响。

2.1 放牧对草地植物生长发育的影响

草地生态系统生产力主要取决于植物的生长发育,放牧对植物的直接影响是通过采食植物的叶片、茎干等,对碳水化合物的合成、供给以及营养物的积累产生干扰,从而影响植物的正常生长发育。放牧牲畜对植物生长发育有促进和抑制两方面的作用。

在促进作用方面,由于牲畜的采食导致存留叶受光强度增加、存留叶水分养分供给提高、新生叶光合速率增加、增加分蘖及减少蒸腾面积,所以适度放牧可以通过促进牧草生长而提高净生产量、增加种群丰富度(Bullock *et al.*, 1994)。中度干扰假说认为,中等程度干扰有利于维持更高的群落生产力和多样性,适度放牧可以加快植被生长、减少冠层对辐射的遮挡、提高牧草光合能力、促进资源再分配,对牧草有补偿生长的作用。牧草的补偿生长源自于Ellison提出的“采食有益于牧草”,发展形成了“放牧优化假说”(grazing optimization hypothesis, Ellison, 1960)。放牧优化假说起源于牧草-动物间具有互为补偿性的观点,这一假说认为:初级生产力随放牧强度增加先增加后降低,在放牧强度中等时,初级生产力达到顶峰,此时放牧率为最佳值(McNaughton, 1979)。

在放牧过程中,动物排泄物在草地施肥、控制牧草生长、种子传播等方面都发挥着重要的作用,能够促进植物补偿生长。补偿生长是草地、牲畜和环境之间长时间相互适应、共同进化的结果,可以发生在器官、个体、种群和群落各个组织层次。生态系统对放牧的补偿生长主要基于以下几个方面:

1)减少地面凋落物覆盖,提高了光透射以及植物的光合产物再循环;2)清除了消耗资源的低效组织;3)牲畜唾液会刺激植物生长,动物取食也会降低衰老叶片的比例(Holechek, 1981)。

另一方面,放牧也会抑制草地植物的生长发育。放牧导致植物生理叶面积减少,新生枝条组织的顶端分生组织被取食和储存在枝条中养分的损失,以及植物的叶面积指数降低,特别是当放牧强度过大时,植物失去高光合作用的基础,并且会影响植物的早春生长、繁殖再生等过程。如果在植物的繁殖期对其过度利用,家畜过度采食会导致分蘖数、叶量、株高、生长速度及总生物量均下降。草地植物主要的繁殖方式是营养繁殖,植物的分蘖和再生能力决定草地的生产力,放牧导致植物的营养繁殖过程受影响,进而影响整个草地生态系统的生产力(李永宏和汪诗平, 1999)。

此外,放牧会改变牧草各器官之间的物质和能量分配。放牧一般会促进生物量向地下的分配(Pucheta *et al.*, 2004),促使根系向土壤上层集中(Greenwood & Hutchinson, 1998)及根冠比下降(Jatimiliansky *et al.*, 1997)。植物功能性状也是研究重点,因其与植物功能密切相关(Wilson *et al.*, 1999),最新的研究主要集中在叶水平性状和群落水平的性状,以预测物种水平对放牧的响应(Zheng *et al.*, 2010; Niu *et al.*, 2016)。

在放牧系统中,放牧家畜对草地植物的作用并非单向的,二者之间相互影响、相互制约。放牧对草地植物的影响结果随着放牧制度、放牧频率和放牧强度的变化而变化(董全民等, 2012)。牲畜通过采食牧草抑制其生长,牧草也由于家畜的采食、践踏、排泄等活动而改变生长,放牧优化假说等理论是否成立的关键就在于这两种作用的权衡。

2.2 放牧对草地群落特征的影响

放牧对植被特征的影响是放牧生态学研究的重点,尤其是在早期研究阶段,因为植被不仅是草地生态系统功能的基础,也是放牧最直接干扰的对象。

放牧会对草地植物群落的数量特征产生显著影响(王仁忠, 1996)。在不同放牧强度情况下,群落密度从轻牧区、中牧区、重牧区到过牧区逐渐降低(杨殿林等, 2006)。不同放牧方式如连续放牧、季节放牧、轮牧等在不同放牧时期对群落物种多度有显著

的影响, 初期不同放牧方式差异不显著, 中期表现为对照区大于轮牧区大于连续和季节放牧区, 末期对照区和轮牧区显著高于连续和季节放牧区(武新等, 2006)。放牧强度会影响植物群落物种组成, 随着放牧强度的增加, 群落优势种逐渐由比较耐牧的物种如小丛生禾草、旱生小落草、小灌木和灌木取代, 群落稳定性也逐渐降低(杨殿林等, 2006)。然而, 有研究表明, 建群种的综合优势比随放牧强度不断增加呈现非单调变化, 在中度放牧区达到最高值(段敏杰等, 2010)。综合研究结果表明轮牧是对草地利用较为合理的方式, 中等放牧强度使植物群落密度、物种多度、稳定性等达到最大值, 是实现草地资源可持续利用的有效途径。

放牧还会显著影响草地植物群落生产力。在放牧干扰下, 牲畜的取食直接影响草地植物的生长发育, 由于牲畜的采食方式和对不同物种的喜爱程度不同, 进而影响群落的物种组成、结构以及多样性, 最终表现为群落生物量的变化(江小蕾等, 2003)。目前关于放牧对地上生物量的影响存在两种结果, 一是草地植物地上生物量随着放牧强度增加而逐渐减少。由于牲畜采食还会对草地过度践踏, 群落呈现破碎化、小型化(杨殿林等, 2006), 所以随着放牧强度增加群落地上生物量迅速下降(杨殿林等, 2006; 董全民等, 2012); 汪诗平等(1998)在内蒙古典型草原的研究表明, 地上生物量随着绵羊放牧率的增大而呈下降趋势; 卫智军等(2000)在短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原的研究也表明, 随着载畜率的增加, 植物群落生物量现存量下降。另一方面, 也有研究表明草地生物量随放牧强度增加呈先增加后减少的单峰变化, 支持“中度干扰假说”。适度的放牧强度可促进牧草的生长, 提高地上净生产量, 提高共存物种多样性(Bullock *et al.*, 1994)。由于适度的放牧可以加速营养物质循环, 促进资源再分配, 而且牲畜的粪便作为肥料促进植物生长, 因此, 适度的放牧可以提高群落的生产力, 有利于维持生态系统稳定和发展。

草地物种丰富度和多样性一直是放牧对草地生态系统影响的研究重点(汪诗平等, 2001; Klein *et al.*, 2004, 2005)。植物群落的生物多样性是草地生态系统持续发展和生产力维持的基础(Tilman *et al.*, 1996; 杨利民等, 2002)。近30年来, 在国内有大量研究定量评价了不同放牧强度对草地群落组成和多样性的

影响, 极大地提高了我们对放牧效应的认识, 但不同放牧强度对植物多样性影响的结果不尽相同(汪诗平等, 2001)。有研究认为, 随着放牧强度的增加, 物种多样性不断升高(刘伟等, 1999), 如Lu等(2017)综述了青藏高原高寒草地放牧对植物多样性影响的61项研究, 认为放牧有助于植物物种多样性的提高, 但降低了地上生物量; 但也有研究认为随放牧强度增加植物多样性不断下降(朱绍宏等, 2006)。此外, 一项研究发现多样性与放牧强度之间存在U形关系(Wan *et al.*, 2015), 放牧对草地群落物种多样性的影响符合“中度干扰理论”(Connell, 1978; Sousa, 1984; 李永宏, 1993; Foster & Gross, 1998), 适度放牧有助于维持甚至改善物种多样性(段敏杰等, 2010; Li *et al.*, 2011; Peng *et al.*, 2015)。综合所有研究, 过度放牧一直被证明对所有草原类型的植物多样性产生负面影响(Yan *et al.*, 2015), 但是适度放牧对草地植物多样性是否有利仍存在争议。

2.3 放牧对草地生态系统结构和功能的影响

放牧牲畜的觅食行为对草地生态系统结构和功能具有显著的影响, 家畜觅食时间、行走时间、反刍活动和饮食偏好等决定了影响的性质和程度。另一方面, 生态系统的状态也会影响牲畜的取食行为。食草动物的采食量与植物结构、形态以及植物密度和高度等特征之间的关系已被很好的证实(王梦军等, 2001)。从2010年开始, 国内对草地生态系统中放牧动物的觅食策略与植被异质性之间的关系进行了综合研究。结果表明, 草地生态系统的物种丰富度通过改变营养平衡、毒素稀释和调味来增加食草动物的食物消耗, 增加养分的摄入(Wang *et al.*, 2010a)。较高的物种丰富度同时增强了食草动物的食物转换频率, 削弱了食草动物选择食物的能力, 从而增加了觅食成本, 干扰了食草动物对植被的选择(Wang *et al.*, 2010a)。空间邻域的高度复杂性也会导致食草动物被动地降低选择性, 从而降低群落中适口物种受损的可能性(Wang *et al.*, 2010b)。植物群落的物种丰富度与草食动物觅食之间可能存在较弱的正反馈, 增加植物多样性, 特别是植物功能群多样性, 可以降低草食动物的选择性, 促进不同植物物种在牧场中被更均匀地利用, 有利于维持生态系统结构和功能的稳定性(Wang *et al.*, 2011)。

放牧强度、放牧制度和草地类型影响草地结构和功能, 这些因素也受到气候因素的调控。例如, 在

一个典型的草原上, 在干旱年份轮牧的植被产量高于连续放牧, 而在正常年份, 两种放牧经营方式的植被产量无显著差异(卫智军等, 2005)。近30年来, 我国对放牧强度对草地结构和功能的影响进行了大量的研究。从各种放牧系统来看, 过度放牧会对植被群落结构、多样性和生态系统功能产生负面影响, 而轻度或中度放牧则会产生中性甚至积极的作用(Zhou *et al.*, 2017)。然而, 在适度放牧强度下, 如何进一步发展适应性放牧管理以维护和改善草地功能的研究较少。不同的食草动物物种具有不同的觅食行为和斑块偏好(Laca *et al.*, 2010), 即使在相同的放牧强度下, 它们对物种多样性和生态系统功能也有不同的影响(Socher *et al.*, 2013; van der Plas *et al.*, 2016; Charles *et al.*, 2017)。此外, 大多数天然草地都有一种以上的草食动物放牧, 食草动物群落中的食草动物物种可以相互竞争, 或者一个物种的存在可以促进另一个物种的生存(Arsenault & Owen-Smith, 2002)。在人为管理的生态系统中, 很少研究食草动物群落水平对生物多样性和生态系统功能的影响(van Klink *et al.*, 2016; Charles *et al.*, 2017)。草食动物组合(即不同的食草动物种类和组合)对草地生态系统结构和功能影响的研究显示, 放牧对草食动物群落的影响很大, 表明草地系统中的多物种放牧制度有利于维持生态系统的稳定性, 是放牧管理的最佳选择(Liu *et al.*, 2015, 2016)。

2.4 放牧对草地土壤理化特征的影响

放牧家畜通过排泄物、践踏等影响土壤理化性质, 如土壤容重和渗透阻力、孔隙度、土壤团聚体稳定性和渗透率, 同时改变土壤碳、氮储量。家畜粪便中的养分可以通过矿质淋溶和有机质分解与养分释放的途径回归到土壤中(Lovell & Jarvis, 1996; Moe & Wegge, 2008; Wachendorf *et al.*, 2008; Aarons *et al.*, 2009), 从而影响土壤pH、电导率、微生物量和酶活性(Williams & Haynes, 1995; Hatch *et al.*, 2000; Aarons *et al.*, 2009), 并且由于土壤磷和无机氮输入的提高, 使土壤肥力提升(杜子银等, 2019), 对草地生态系统产生积极的影响。氮作为粪便中的重要成分, 也是评价草地土壤肥力重要的指标。研究表明, 增加草地土壤氮含量的一个重要途径就是放牧牲畜粪便的输入(杜子银等, 2019), 且粪便氮返还在增加土壤矿化氮含量方面表现较为迅速和突出。总体上, 放牧牲畜通过粪便可以较为显著地增

加土壤肥力、改善土壤质量。然而, 也有研究表明, 放牧牦牛粪便堆积, 会显著降低土壤容重, 增加土壤含水量和土壤有机质含量(杜子银等, 2019), 并且随着活性基质的输入以及微生物活性的提高, 在短期内促进土壤碳的分解, 导致土壤碳损失, 进而加剧草地退化过程(Ma *et al.*, 2013)。对于粪便对土壤有机碳影响的过程和机制有待进一步研究。

另一方面, 草地系统是一种“有畜”农业, 放牧会对草地造成一定的危害。过度放牧会导致土壤侵蚀, 这种侵蚀与风蚀和水蚀有一定的区别, 所以研究放牧侵蚀对土壤质量的影响刻不容缓。草地生态系统是草-畜协同进化的矛盾统一体, 当放牧率超过阈值时, 家畜对植物地上部分的过度取食, 导致土壤侵蚀问题突出, 草地进入过度放牧的状态, 生草层斑秃出现, 也为鼠类等的侵入创造了条件(Evans, 2005; Zhao *et al.*, 2005), 所以放牧强度可能是土壤侵蚀的关键因素(Evans, 2005; Pietola *et al.*, 2005)。

此外, 放牧对草地生态系统土壤中化学元素的转移产生影响, 主要可以分为直接和间接影响。直接影响通过牲畜产品的贩卖和牲畜的排泄物等形式从草原区向非草原区、放牧区向非放牧区转移化学元素, 由于食草动物作为食物链上的一个重要环节, 可以通过自身的采食、生长和移动将化学元素进行固持、转移和空间上再分配。间接影响是通过牲畜的踩踏等行为, 导致凋落物层破碎, 土壤容重、表面温度增加, 有利于植物残体的分解, 加速了养分的循环过程。

2.5 放牧对草地碳氮及养分循环的影响

放牧会影响草地生态系统植物碳氮的再分配。在放牧结束后的早期, 地上部分合成的碳不足, 牧草再生需要的氮和碳主要由未采食的地上和根系提供, 之后地上部分固定的碳水化合物成为再生长的主要碳源, 根也逐渐恢复吸收氮的能力。放牧后牧草组织中的氮含量显著高于轻度放牧和不放牧的牧草。

放牧对草地生态系统土壤微生物有重要影响, 进而影响土壤养分循环(Bai *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2017)。随着分子技术的发展, 越来越多的学者开始研究放牧干扰后土壤微生物的变化(Ma *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2016)。Qi等(2017)深入分析了放牧对西藏高寒草地土壤微生物功能基因的影响, Yang等(2013)

发现放牧增加了土壤氮矿化和硝化基因的表达,减少了反硝化和氮还原基因的表达,对土壤碳、氮循环具有潜在的调节作用。此外,最近的研究也开始探索放牧影响土壤微生物群落的机制。

放牧会通过选择性的采食、粪便的输入等方式调控草地生态系统土壤碳氮循环(Schimel & Bennett, 2004; 张成霞和南志标, 2010)。重度放牧一般会导致土壤碳含量下降,导致下降的原因主要有以下几点: 1)放牧导致地上生物量下降,从而土壤碳的来源减少。2)牲畜一般都采食容易消化的植物,而这些植物一般养分含量都比较高,如果不被采食则都是高质量的凋落物。被采食后,就降低了凋落物的质量,从而降低了土壤碳含量(Sun *et al.*, 2011)。3)动物通过踩踏会破坏土壤结构,从而改变土壤碳含量(Wang *et al.*, 2012)。轻度放牧通过冠层呼吸的下降补偿因采食而损失的冠层部分,重度放牧情况下,由于对地上部分的过度采食,通过分解者返回系统的碳入不敷出,导致系统不可持续(Morris & Jensen, 1998)。同时,放牧也可以影响草地生态系统氮循环。由于家畜的踩踏、翻转、粪便作用,凋落物层厚度和土壤碳氮比降低,会加速微生物分解过程。此外排泄物可以直接返还土壤,加速氮循环(Le Roux *et al.*, 2003)。虽然磷也是植物生长必需的养分元素,但目前有关放牧对磷循环的研究还比较少。

综上所述,放牧对草地生态系统的影响有正和负两个方面,体现在草地植物生长发育、群落特征、生态系统结构与功能、碳氮及养分循环和土壤理化性状等方面的改变。大多数研究表明,放牧强度适中可以提高草地生产力、维持较高的生物多样性和生态系统稳定性,但放牧强度过大,会引起草地退化,对草地生产力、土壤性质、营养循环等产生负面影响。因此,控制适宜的放牧强度是实现草地畜牧业可持续发展的关键。

3 总结和展望

放牧是天然草地利用的主要方式,也是人类对草地生态系统最强烈的干扰途径。近年来针对不同放牧方式、放牧强度和不同草地类型开展了比较多的研究,并取得了一些阶段性的成果,但总体而言,在研究深度上仍相对比较薄弱。在研究草地生态系统时,由于不同草地类型间存在差异,应针对草地自身的条件和动态特征加以评价,选取包含尽可能

多的气候和草地类型,应用动态规划和系统优化模型,适应性管理,考虑长期可持续发展,建立草地放牧生态系统管理专家系统。另外,在放牧的草地生态系统中,植物-土壤、植被-家畜等界面的过程及机理研究应系统开展,从而为现存草场的维护、规划、退化草地修复提供理论依据。

目前对一些假说还存在较大的争论,比如放牧优化假说和生长冗余假说。这些假说的提出以前都是针对某个特定的生态系统,虽然在一些类似的生态系统中得到了论证,但在理论上还需要通过一些长时间尺度大型放牧实验的验证,同时也需要在各个典型的草地生态系统中进一步验证。开展放牧对生态系统影响方面的研究是为了更好经营及调节动物和草地之间的关系。在全球人口增长及对肉产品需求增加的背景下,只能提出适应全球变化和经济发展的模式,围绕中度干扰理论适度发展畜牧业和提高生态系统生产力,从而达到草地保护和发展经济的双赢局面。

不同牲畜对牧草种类及特定斑块的喜好都会有偏向,但目前大部分放牧方式都存在牲畜单一的特点。结合各地的具体情况,通过不同类型牲畜的有机组合能有效提高草地利用效率,也能改变草地的养分平衡,还能提高牲畜的总产量。此外,动物的偏食性采食策略意味着提高植物群落多样性会提高动物对食物的消化能力及养分吸收能力(Wang *et al.*, 2010a),降低动物对食物的选择性,从而可以对植物更为均匀地取食(Wang *et al.*, 2011)。

目前放牧和全球变化结合在一起的研究还是比较欠缺。在大部分全球变化研究平台,放牧的模拟都是通过割草来进行,但人工割草和牲畜啃食对草地生态系统的影响存在较大的差别。单一的放牧实验没有把其他全球变化要素综合考虑。有研究表明,生态系统生产力在轮牧和连续放牧草地之间的差别只在干旱年份比较明显,在正常年份不明显(卫智军等, 2005)。动物采食对植物的影响程度随着放牧方式、草地类型和气候要素而变化,因此如何综合考虑放牧和全球变化要素对生态系统的共同作用是未来研究工作的一个重点。

致谢 感谢课题组成员在工作中给予的帮助。

参考文献

Aarons SR, O'Connor CR, Hosseini HM, Gourley CJP (2009).

- Dung pads increase pasture production, soil nutrients and microbial biomass carbon in grazed dairy systems. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 84, 81–92.
- Arsenault R, Owen-Smith N (2002). Facilitation versus competition in grazing herbivore assemblages. *Oikos*, 97, 313–318.
- Bai WM, Fang Y, Zhou M, Xie T, Li LH, Zhang WH (2015). Heavily intensified grazing reduces root production in an Inner Mongolia temperate steppe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200, 143–150.
- Bullock JM, Hill BC, Dale MP, Silvertown J (1994). An experimental study of the effects of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment into gaps. *Journal of Applied Ecology*, 31, 493–507.
- Cease AJ, Elser JJ, Ford CF, Hao S, Kang L, Harrison JF (2012). Heavy livestock grazing promotes locust outbreaks by lowering plant nitrogen content. *Science*, 335, 467–469.
- Charles GK, Porensky LM, Riginos C, Veblen KE, Young TP (2017). Herbivore effects on productivity vary by guild: cattle increase mean productivity while wildlife reduce variability. *Ecological Applications*, 27, 143–155.
- Chen ZZ, Wang SP (2000). *Typical Grassland Ecosystem in China*. Science Press, Beijing. [陈佐忠, 汪诗平 (2000). 中国典型草原生态系统. 科学出版社, 北京.]
- Connell JH (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs—High diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science*, 199, 1302–1310.
- Dong QM, Zhao XQ, Ma YS, Shi JJ, Wang YL, Li SX, Yang SH, Wang LY, Sheng L (2012). Influence of grazing on biomass, growth ratio and compensatory effect of different plant groups in *Kobresia parva* meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 16–26. [董全民, 赵新全, 马玉寿, 施建军, 王彦龙, 李世雄, 杨时海, 王柳英, 盛丽 (2012). 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. 生态学报, 32, 16–26.]
- Du ZY, Cai YJ, Wang XD, Zhang B, Du Z (2019). Research progress on grazing livestock dung decomposition and its influence on the dynamics of grassland soil nutrients. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 4627–4637. [杜子银, 蔡延江, 王小丹, 张斌, 杜忠 (2019). 放牧牲畜粪便降解及其对草地土壤养分动态的影响研究进展. 生态学报, 39, 4627–4637.]
- Duan MJ, Gao QZ, Wan YF, Li YE, Guo YQ, Danjiu Luobu, Luosang Jiacao (2010). Effect of grazing on community characteristics and species diversity of *Stipa purpurea* alpine grassland in Northern Tibet. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 3892–3900. [段敏杰, 高清竹, 万运帆, 李玉娥, 郭亚奇, 旦久罗布, 洛桑加措 (2010). 放牧对藏北紫花针茅高寒草原植物群落特征的影响. 生态学报, 30, 3892–3900.]
- Ellison L (1960). Influence of grazing on plant succession of Rangelands. *The Botanical Review*, 26, 1–78.
- Evans R (2005). Curtailing grazing-induced erosion in a small catchment and its environs, the Peak District, Central England. *Applied Geography*, 25, 81–95.
- Foster BL, Gross KL (1998). Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, 79, 2593–2602.
- Greenwood KL, Hutchinson KJ (1998). Root characteristics of temperate pasture in New South Wales after grazing at three stocking rates for 30 years. *Grass and Forage Science*, 53, 120–128.
- Hatch DJ, Lovell RD, Antil RS, Jarvis SC, Owen PM (2000). Nitrogen mineralization and microbial activity in permanent pastures amended with nitrogen fertilizer or dung. *Biological and Fertility of Soils*, 30, 288–293.
- Hodgson J (1990). *Grazing Management: Science into Practice*. Longman Scientific & Technical, New York. 1–2.
- Holechek JL (1981). Livestock grazing impacts on public lands: a viewpoint. *Journal of Range Management*, 34, 251–254.
- Jatimiliansky JR, Gimenez DO, Bujan A (1997). Herbage yield, tiller number and root system activity after defoliation of prairie grass (*Bromus catharticus* Vahl). *Grass and Forage Science*, 52, 52–62.
- Jiang XL, Zhang WG, Yang ZY, Wang G (2003). The influence of disturbance on community structure and plant diversity of alpine meadow. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 23, 1479–1485. [江小蕾, 张卫国, 杨振宇, 王刚 (2003). 不同干扰类型对高寒草甸群落结构和植物多样性的影响. 西北植物学报, 23, 1479–1485.]
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ (2004). Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 7, 1170–1179.
- Klein JA, Harte J, Zhao XQ (2005). Dynamic and complex microclimate responses to warming and grazing manipulations. *Global Change Biology*, 11, 1440–1451.
- Laca EA, Sokolow S, Galli JR, Cangiano CA (2010). Allometry and spatial scales of foraging in mammalian herbivores. *Ecology Letters*, 13, 311–320.
- Le Roux X, Bardy M, Loiseau P, Louault F (2003). Stimulation of soil nitrification and denitrification by grazing in grasslands: Do changes in plant species composition matter? *Oecologia*, 137, 417–425.
- Li W, Wu GL, Zhang GF, Du GZ (2011). The maintenance of offspring diversity in response to land use: sexual and asexual recruitment in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Nordic Journal of Botany*, 29, 81–86.
- Li YH (1993). Grazing dynamics of the species diversity in a new *Rolepidium Chinese steppe* and *Stipa grandis* steppe. *Chinese Bulletin of Botany*, 35, 877–884. [李永宏 (1993). 放牧影响下羊草草原和大针茅草原植物多样性的变化. 植物学通报, 35, 877–884.]

- Li YH, Wang SP (1999). The effects of grazing on grassland plants. *Acta Pratacultural Science*, 3, 11–19. [李永宏, 汪诗平 (1999). 放牧对草原植物的影响. *中国草地学报*, 3, 11–19.]
- Li YM, Lin QY, Wang SP, Li XZ, Liu WT, Luo CY, Zhang ZH, Zhu XX, Jiang LL, Li XN (2016). Soil bacterial community responses to warming and grazing in a Tibetan alpine meadow. *FEMS Microbiology Ecology*, 92, 1–10.
- Liu C, Song XX, Wang L, Wang DL, Zhou XM, Liu J, Zhao X, Li J, Lin HJ (2016). Effects of grazing on soil nitrogen spatial heterogeneity depend on herbivore assemblage and pre-grazing plant diversity. *Journal of Applied Ecology*, 53, 242–250.
- Liu J, Feng C, Wang DL, Wang L, Wilsey BJ, Zhong ZW (2015). Impacts of grazing by different large herbivores in grassland depend on plant species diversity. *Journal of Applied Ecology*, 52, 1053–1062.
- Liu W, Zhou L, Wang X (1999). Responses of plant and rodents to different grazing intensity. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 376–382. [刘伟, 周立, 王溪 (1999). 不同放牧强度对植物及啮齿动物作用的研究. *生态学报*, 376–382.]
- Lovell RD, Jarvis SC (1996). Effect of cattle dung on soil microbial biomass C and N in a permanent pasture soil. *Soil Biology & Biochemistry*, 28, 291–299.
- Lu XY, Kelsey KC, Yan Y, Sun J, Wang XD, Cheng GW, Neff JC (2017). Effects of grazing on ecosystem structure and function of alpine grasslands in Qinghai-Tibetan Plateau: a synthesis. *Ecosphere*, 8, e01656. DOI: 10.1002/ecs2.1656.
- Ma L, Guo C, Lü X, Yuan S, Wang R (2015). Soil moisture and land use are major determinants of soil microbial community composition and biomass at a regional scale in north-eastern China. *Biogeosciences*, 12, 2585–2596.
- Ma XZ, Ambus P, Wang SP, Wang YF, Wang CJ (2013). Priming of soil carbon decomposition in two Inner Mongolia grassland soils following sheep dung addition: a study using ^{13}C natural abundance approach. *PLOS ONE*, 8, e78578. DOI: 10.1371/journal.pone.0078578.
- McNaughton SJ (1979). Grazing as an optimization process: grass ungulate relationships in the serengeti. *The American Naturalist*, 113, 691–703.
- Mitchell R, Allen V, Waller J, Ohlenbusch P (2004). A mobile classroom approach to graduate education in forage and range sciences. *Journal of Natural Resources and Life Sciences Education*, 33, 117–120.
- Moe SR, Wegge P (2008). Effects of deposition of deer dung on nutrient redistribution and on soil and plant nutrients on intensively grazed grasslands in lowland Nepal. *Ecological Research*, 23, 227–234.
- Morris JT, Jensen A (1998). The carbon balance of grazed and non-grazed *Spartina anglica* saltmarshes at Skallingen, Denmark. *Journal of Ecology*, 86, 229–242.
- Niu KC, He JS, Lechowicz MJ (2016). Grazing-induced shifts in community functional composition and soil nutrient availability in Tibetan alpine meadows. *Journal of Applied Ecology*, 53, 1554–1564.
- Peng JT, Liang CZ, Niu YM, Jiang W, Wang W, Wang LX (2015). Moderate grazing promotes genetic diversity of *Stipa* species in the Inner Mongolian steppe. *Landscape Ecology*, 30, 1783–1794.
- Pietola L, Horn R, Yli-Halla M (2005). Effects of trampling by cattle on the hydraulic and mechanical properties of soil. *Soil and Tillage Research*, 82, 99–108.
- Pucheta E, Bonamici I, Cabido M, Diaz S (2004). Below-ground biomass and productivity of a grazed site and a neighbouring ungrazed enclosure in a grassland in central Argentina. *Austral Ecology*, 29, 201–208.
- Qi Q, Zhao MX, Wang SP, Ma XY, Wang YX, Gao Y, Lin QY, Li XZ, Gu BH, Li GX, Zhou JZ, Yang YF (2017). The biogeographic pattern of microbial functional genes along an altitudinal gradient of the Tibetan pasture. *Frontiers in Microbiology*, 8, 976–988.
- Schimel JP, Bennett J (2004). Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 85, 591–602.
- Socher SA, Prati D, Boch S, Müller J, Baumbach H, Gockel S, Hemp A, Schöning I, Wells K, Buscot F, Kalko EKV, Linsenmair KE, Schulze ED, Weisser WW, Fischer M (2013). Interacting effects of fertilization, mowing and grazing on plant species diversity of 1500 grasslands in Germany differ between regions. *Basic and Applied Ecology*, 14, 126–136.
- Sousa WP (1984). The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15, 353–391.
- Sun DS, Wesche K, Chen DD, Zhang SH, Wu GL, Du GZ, Comerford NB (2011). Grazing depresses soil carbon storage through changing plant biomass and composition in a Tibetan alpine meadow. *Plant, Soil and Environment*, 57, 271–278.
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718–720.
- van der Plas F, Howison RA, Mpanza N, Croomsigt JPM, Olff H (2016). Different-sized grazers have distinctive effects on plant functional composition of an African savannah. *Journal of Ecology*, 104, 864–875.
- van Klink R, Nolte S, Mandema FS, Lagendijk DDG, Wallis-DeVries MF, Bakker JP, Esselink P, Smit C (2016). Effects of grazing management on biodiversity across trophic levels—The importance of livestock species and stocking density in salt marshes. *Agriculture Ecosystems Environment*, 235, 329–339.
- Wachendorf C, Lampe C, Taube F, Dittert K (2008). Nitrous oxide emissions and dynamics of soil nitrogen under ^{15}N -labeled cow urine and dung patches on a sandy

- grassland soil. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 171, 171–180.
- Wan HW, Bai YF, Hooper DU, Schönbach P, Gierus M, Schiborra A, Taube F (2015). Selective grazing and seasonal precipitation play key roles in shaping plant community structure of semi-arid grasslands. *Landscape Ecology*, 30, 1767–1782.
- Wang DL, Du J, Zhang BT, Ba L, Hodgkinson KC (2017). Grazing intensity and phenotypic plasticity in the clonal grass *Leymus chinensis*. *Rangeland Ecology Management*, 70, 740–747.
- Wang DL, Wang L, Liu JS, Zhu H, Zhong ZW (2018). Grassland ecology in China: perspectives and challenges. *Frontiers of Agricultural Science and Engineering*, 5, 24–43.
- Wang L, Wang DL, Bai YG, Huang Y, Fan M, Liu JS, Li YX (2010a). Spatially complex neighboring relationships among grassland plant species as an effective mechanism of defense against herbivory. *Oecologia*, 164, 193–200.
- Wang L, Wang DL, He ZB, Liu GF, Hodgkinson KC (2010b). Mechanisms linking plant species richness to foraging of a large herbivore. *Journal of Applied Ecology*, 47, 868–875.
- Wang L, Wang DL, Liu JS, Huang Y, Hodgkinson KC (2011). Diet selection variation of a large herbivore in a feeding experiment with increasing species numbers and different plant functional group combinations. *Acta Oecologica*, 37, 263–268.
- Wang MJ, Wan XR, Zhong WQ (2001). The interaction between the vegetarian and the plant. *Chinese Journal of Ecology*, 20, 39–43. [王梦军, 宛新荣, 钟文勤 (2001). 食草动物与植物的相互关系. 生态学杂志, 20, 39–43.]
- Wang RZ (1996). Effect of disturbances on species diversity in grassland ecosystems. *Journal of Northeast Normal University (Natural Science Edition)*, 3, 112–116. [王仁忠 (1996). 干扰对草地生态系统生物多样性的影响. 东北师大学报(自然科学版), 3, 112–116.]
- Wang SP, Li YH, Wang YF, Chen ZZ (2001). Influence of different stocking rates on plant diversity of *Artemisia frigida* community in Inner Mongolia steppe. *Acta Botanica Sinica*, 43, 89–96. [汪诗平, 李永宏, 王艳芬, 陈佐忠 (2001). 不同放牧率对内蒙古冷蒿草原植物多样性的影响. 植物学报, 43, 89–96.]
- Wang SP, Li YH, Wang YF, Han YH (1998). The succession of *Artemisia frigida* rangeland and multivariation analysis under different stocking rates in Inner Mongolia. *Acta Agrestia Sinica*, 6, 299–305. [汪诗平, 李永宏, 王艳芬, 韩苑鸿 (1998). 不同放牧率下冷蒿小禾草草原放牧演替规律与数量分析. 草地学报, 6, 299–305.]
- Wang XD, Yan Y, Cao YZ (2012). Impact of historic grazing on steppe soils on the northern Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 354, 173–183.
- Wei ZJ, Han GD, Yang J, Lü X (2000). The response of *Stipa breviflora* community to stocking rate. *Grassland of China*, (6), 2–6. [卫智军, 韩国栋, 杨静, 吕雄 (2000). 短花针茅荒漠草原植物群落特征对不同载畜率水平的响应. 中国草地, (6), 2–6.]
- Wei ZJ, Wu RT, Dabu X, Su JA, Yang SM (2005). The influence of different grazing systems on soil physical and chemical properties in desert steppe. *Grassland of China*, 27, 6–10. [卫智军, 乌日图, 达布希拉图, 苏吉安, 杨尚明 (2005). 荒漠草原不同放牧制度对土壤理化性质的影响. 中国草地, 27, 6–10.]
- Williams PH, Haynes RJ (1995). Effect of sheep, deer and cattle dung on herbage production and soil nutrient content. *Grass and Forage Science*, 50, 263–271.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.
- Wu X, Chen WM, Luo YC, Wu FM, Yu Z (2006). Research on the influence of different grazing system on vegetation characteristics in Ningxia typical grassland. *Pruataculture & Animal Husbandry*, (12), 5–7, 14. [武新, 陈卫民, 罗有仓, 武芳梅, 于钊 (2006). 宁夏干草原不同放牧方式对植被特征影响的研究. 草业与畜牧, (12), 5–7, 14.]
- Yan RR, Xin XP, Yan YC, Wang X, Zhang BH, Yang GX, Liu SM, Deng Y, Li LH (2015). Impacts of differing grazing rates on canopy structure and species composition in Hulunber Meadow Steppe. *Rangeland Ecology & Management*, 68, 54–64.
- Yang DL, Han GD, Hu YG, Wuyungerle (2006). Effects of grazing intensity on plant diversity and aboveground biomass of *Stipa baicalensis* grassland. *Chinese Journal of Ecology*, 25, 1470–1475. [杨殿林, 韩国栋, 胡跃高, 乌云格日勒 (2006). 放牧对贝加尔针茅草原群落植物多样性和生产力的影响. 生态学杂志, 25, 1470–1475.]
- Yang LM, Zhou GS, Li JD (2002). Relationship between productivity and plant species diversity of grassland communities in Songnen Plain of Northeast China. *Acta Phytocologica Sinica*, 26, 589–593. [杨利民, 周广胜, 李建东 (2002). 松嫩平原草地群落物种多样性与生产力关系的研究. 植物生态学报, 26, 589–593.]
- Yang YF, Wu LW, Lin QY, Yuan MT, Xu DP, Yu H, Hu YG, Duan JC, Li XZ, He ZL, Xue K, van Nostrand J, Wang SP, Zhou JZ (2013). Responses of the functional structure of soil microbial community to livestock grazing in the Tibetan alpine grassland. *Global Change Biology*, 19, 637–648.
- Yu Q, Chen QS, Elser JJ, He NP, Wu HH, Zhang GM, Wu JG, Bai YF, Han XG (2010). Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability. *Ecology Letters*, 13, 1390–1399.
- Zhang CX, Nan ZB (2010). Research progress on effects of grazing on physical and chemical characteristics of grassland soil. *Acta Prataculturae Sinica*, 19, 204–211. [张成霞, 南志标 (2010). 放牧对草地土壤理化特性影响的研究]

- 究进展. 草业学报, 19, 204–211.]
- Zhao HL, Zhao XY, Zhou RL, Zhang TH, Drake S (2005). Desertification processes due to heavy grazing in sandy rangeland, Inner Mongolia. *Journal of Arid Environment*, 62, 309–319.
- Zheng SX, Ren HY, Lan ZC, Li WH, Wang KB, Bai YF (2010). Effects of grazing on leaf traits and ecosystem functioning in Inner Mongolia grasslands: scaling from species to community. *Biogeosciences*, 7, 1117–1132..
- Zhong ZW, Li XF, Pearson D, Wang DL, Sanders D, Zhu Y, Wang L (2017). Ecosystem engineering strengthens bottom-up and weakens top-down effects via trait-mediated indirect interactions. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 284, 20170894. DOI: 10.1098/rspb.2017.0894.
- Zhou GY, Zhou XH, He YH, Shao JJ, Hu ZH, Liu RQ, Zhou HM, Hosseinibai S (2017). Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 23, 1167–1179.
- Zhu SH, Xu CL, Fang QE, Liu FY (2006). Effect of white yak grazing intensity on species diversity of plant communities in alpine grassland. *Journal of Gansu Agricultural University*, (4), 71–75. [朱绍宏, 徐长林, 方强恩, 刘发央 (2006). 白牦牛放牧强度对高寒草原植物群落物种多样性的影响. 甘肃农业大学学报, (4), 71–75.]

责任编辑: 陈保冬 责任编辑: 李 敏