

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.06.004

引用格式:高瑾安,王佳敏,时光,等.不同放牧方式对高寒草地土壤养分及酶活性的影响[J].草地学报,2026,34(6):2001—2011

GAO Jin-an, WANG Jia-min, SHI Guang, et al. Effects of Different Grazing Patterns on Soil Nutrients and Enzyme Activities in Alpine Grassland[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(6):2001—2011

不同放牧方式对高寒草地土壤养分及酶活性的影响

高瑾安^{1,2}, 王佳敏¹, 时光², 刘文涛¹, 刘玉楨², 刘文亭², 杨晓霞²,
董全民², 孙盛楠^{1,2*}

(1. 扬州大学动物科学与技术学院, 江苏 扬州 225000;

2. 三江源区高寒草地生态教育部重点实验室, 青海 西宁 810000)

摘要:放牧是草地主要利用方式之一,合理的放牧方式能够实现草地可持续利用。但是现有研究多是对单一畜种放牧或者固定比例混合放牧进行研究,缺乏对不同混合比例放牧方式对草地生态系统影响的探讨。为此,本研究以青藏高原高寒草地为研究对象,探究牦牛与藏系绵羊不同比例混合放牧对土壤养分及酶活性的影响。试验设置对照(CK)、牦牛单牧(YG)、藏羊单牧(SG)及牦牛藏羊混合放牧(MG1:2、MG1:4、MG1:6)六种处理,分析放牧第6年至第8年的地上生物量、土壤全效养分(全碳、全氮、全磷)及碳氮循环相关酶(硝酸还原酶、亚硝酸还原酶、脲酶、羟胺还原酶、淀粉酶、中性蛋白酶)活性变化。结果表明:放牧方式和放牧年份对地上生物量、土壤碳氮循环相关酶活性均有显著交互作用,土壤养分和酶活性有显著的年际动态特征,呈波动变化。混合放牧对土壤养分和酶活性的影响与单牧有明显差异,随着放牧年份增加,牦牛藏羊1:2或1:4混合放牧方式对高寒草地土壤养分和酶活性的扰动逐渐趋近于天然草地,说明不同畜种组合的放牧方式更有助于维持草地生态系统功能稳定。

关键词:混合放牧;土壤生态化学计量比;放牧管理;土壤酶活性

中图分类号:S812.2

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)06-2001-11

Effects of Different Grazing Patterns on Soil Nutrients and Enzyme Activities in Alpine Grassland

GAO Jin-an^{1,2}, WANG Jia-min¹, SHI Guang², LIU Wen-tao¹, LIU Yu-zhen², LIU Wen-ting²,
YANG Xiao-xia², DONG Quan-min², SUN Sheng-nan^{1,2*}

(1. College of Animal Science and Technology, Yangzhou University, Yangzhou, Jiangsu Province 225009, China;

2. Key Laboratory of Alpine Grassland Ecosystem in the Three-River-Source, Ministry of Education, Xining, Qinghai Province 810016, China)

Abstract: Grazing is one of the main ways to utilize grassland. A reasonable grazing method can achieve sustainable utilization of grassland. However, most studies focus on grazing of a single livestock species or fixed-proportion mixed grazing, lacking exploration of the impact of different proportion mixed grazing on grassland ecosystem. This study investigated the effects of different herbivore assemblage grazing on soil nutrients and enzyme activities based on the alpine grasslands of the Qinghai-Tibet Plateau. The experiment was established including a control (CK), yak-only grazing (YG), Tibetan sheep-only grazing (SG), and mixed grazing of yaks and Tibetan sheep (MG1:2, MG1:4, MG1:6). Plant and soil samples were collected from the experimental plots from the 6th to the 8th year of grazing to analyze changes in grassland plant biomass, soil total nutrients (total carbon, total nitrogen, total phosphorus), and the activities of enzymes related to carbon and

收稿日期:2025-07-14;修回日期:2025-09-11

基金项目:三江源区高寒草地生态教育部重点实验室开放基金课题(2023-SJY-KF-02)资助

作者简介:高瑾安(2004-),女,汉族,江苏徐州人,本科生,主要从事草地生态学研究,E-mail: 221901126@stu.yzu.edu.cn; *通信作者
Author for correspondence, E-mail: snsun@yzu.edu.cn

nitrogen cycles (nitrate reductase, nitrite reductase, urease, hydroxylamine reductase, amylase, and neutral protease). The results showed that both grazing patterns and experimental year had significant interactive effects on the activities of carbon- and nitrogen cycle-related soil enzymes. Soil nutrients and enzyme activities exhibited significant interannual dynamic characteristics. Mixed grazing had distinct effects on soil nutrients and enzyme activity compared to single-species grazing. As the grazing duration increases, the mixed grazing system with a yak-to-Tibetan sheep ratio of 1:2 or 1:4 gradually restores the soil nutrients and enzyme activity of alpine grasslands to levels closer to those of natural grasslands. The results suggest that grazing with different livestock combinations is more conducive to maintaining the stability of grassland ecosystem functions.

Key words: Herbivore assemblage grazing; Soil ecological stoichiometry; Grazing management; Soil enzyme activity

在高原草地放牧系统中,适宜的放牧强度既能保障家畜生产效益,还能兼顾草场的生态恢复与生物多样性保护^[1]。基于“中度干扰理论”和“优化放牧假设”等科学假说,中等放牧强度有助于维持草地的健康状态,促进植被生长与生物多样性保护。然而,实际情况常常更为复杂。例如,在相同的放牧强度条件下,牦牛与藏羊因其体型大小、采食习性、践踏力度以及对环境的适应能力等方面的显著差异,对草地生态系统产生截然不同的影响^[2]。已有研究普遍认为放牧活动会对土壤中的碳、氮、磷含量及微量元素产生显著影响,但这种影响存在差异性^[3-5]。一方面,放牧通常会改变植物群落的组成结构,导致植物生产力的下降,进而减少向土壤的碳输入^[6-7]。这种减少的碳输入可能会对土壤的碳储量和质量产生不利影响,进而影响到整个生态系统的稳定性和功能。另一方面,家畜的排泄物作为重要的有机物质来源,能够增加土壤有机质的可获得性,促进微生物活性的提升,并加速土壤有机质的分解过程。有研究表明,放牧能够提高土壤氮含量,促进植物对氮的吸收并提高光合效率,这种正面效应有助于改善土壤结构,提高土壤的肥力和生产力^[8]。由于土壤中各种养分之间存在着复杂的耦合关系^[9],碳作为微生物生存和繁殖的重要“生活物资”,其有效性和含量变化对微生物矿化过程具有至关重要的控制作用。同时,土壤碳含量和组分的变化又会进一步影响土壤氮循环过程,包括氮的固定、硝化和反硝化等关键环节。这种复杂的相互作用机制使得关于放牧对土壤养分影响的研究结果常常存在分歧和争议。这些分歧和争议与草地类型、土层深度、放牧管理方式、放牧年份以及季节动态等有关。如在混合放牧模式下,牦牛与藏羊的行为和资源利用方式通过不同碳氮输入途径改变了土壤微环境,从而改变微生物群落功能多样性,并进一步影响土壤酶活性及养分循环过程,改变草地

的整体利用效率^[10]。

土壤酶对环境的变化高度敏感,其活性水平的波动能够深刻揭示土壤内部养分转化的动态以及土壤整体肥力的状况^[11]。表层土壤优越的物理和化学条件,良好的透气性、适宜的温度以及丰富的植物根系分泌物等,共同促进了土壤生物的活跃性,进而增加了酶类的分泌量,使表层土壤酶活性最强^[12-13]。放牧活动伴随着家畜的采食、践踏和排泄等行为,特别是在它们偏好的采食区域内,排泄量的增加显著改变了土壤养分环境。混合放牧通过家畜间不同的营养生态位,能更有效地利用草地资源,减轻对某一种植物的过度采食,从而维持较高的植被多样性和生产力。同时,地上植被的演替不仅改变了碳氮输入形式和通量,还能通过调节土壤微环境和微生物活性,进而影响土壤酶促反应过程与养分转化路径^[14-15]。其中,土壤尿素氮的转化过程尤为复杂,它受到多种关键酶,如脲酶、硝酸还原酶、亚硝酸还原酶和羟胺还原酶的调控^[16]。过往研究表明,随着放牧强度的增加和放牧时间的延长,土壤酶活性普遍呈现下降趋势^[17-18]。然而,一项短期放牧实验结果表明,高原草甸草原表层土壤蛋白酶活性随着放牧强度的增加先升后降,并且放牧区域的酶活性始终高于未放牧的对照区^[19]。同时,放牧活动还通过向土壤中输入大量有机质,为土壤酶促反应提供了丰富的底物。因此在土壤养分均衡且有机质来源稳定的情况下,土壤脲酶和中性蛋白酶的活性均有所提升^[20]。此外,土壤纤维素酶、蔗糖酶和淀粉酶在有机质矿化过程中扮演着重要角色,它们与土壤有机碳含量密切相关,对土壤碳、氮循环具有深远的影响^[21-22]。值得注意的是,土壤酶活性对外界干扰极为敏感,且对土壤养分限制的响应存在时间上的差异,可能提前或延迟^[23]。因此,通过定位观测放牧系统土壤酶活性的动态变化,能够更准确地评估放牧管理方式对草地土壤养

分转化的影响。

目前,关于牦牛和藏羊的放牧管理研究主要聚焦于其放牧强度对草地生态系统的影响,而对于牦牛和藏羊不同比例混合放牧如何影响土壤酶促反应与养分转化过程的相关研究则相对缺乏。现有研究大多关注不同畜种各自对地上植物多样性和补偿性生长的影响,但对于混合放牧是否以及如何改变高寒草地土壤养分和酶活性的问题尚缺乏明确的认识^[24-25]。因此,深入研究不同放牧年份下混合放牧对高寒草地土壤养分和酶活性的影响,对于制定合理的放牧制度、探索最优放牧方案、提升草地生产力以及实现高寒草地保护与利用的平衡具有重要意义。这不仅有助于更好地理解放牧活动对草地生态系统的影响机制,还能为草地资源的可持续利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

放牧试验区位于青海省海北州西海镇高寒草地-家畜系统适应性管理技术平台(36°92'N,100°83'E),属高原大陆性气候,平均海拔3000~3100 m,年均温1.5℃,年日照时数为2580~2750 h,年平均降水量为400 mm左右,降水多集中在5—9月,约占全年降水量的80%以上。土壤类型为高山草甸土,草地植物群落总盖度在85%以上,植物群落以矮生嵩草(*Kobresia humilis*)和紫花针茅(*Stipa purpurea*)为主要优势种,次优势种主要为干生薹草(*Carex aridula*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、早熟禾(*Poa annua*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)等^[26]。

1.2 放牧实验设计

本研究的试验样地选取一块地势相对平坦、环境相对均匀连续草地,最大限度控制了本底和空间异质性。放牧试验于2014年开始,每年的放牧时间为6月1日—10月31日,24小时放牧,不放牧期草地的管理采用完全封育的形式。放牧试验采用随机区组试验设计,以牧草利用率50%~55%为基准,所有放牧处理的放牧强度均为中等放牧强度(11.6羊单位·km⁻²)。设不放牧处理(对照,CK)、牦牛单牧(YG)、藏羊单牧(SG)、牦牛藏羊混牧(MG1:2、MG1:4和MG1:6),每个处理3个重复,共18个试验小区,每个小区均由1.2 m高的围栏分隔。放

牧期间不进行补饲,每2天添加一次饮用水。

为保证试验的一致性,选择1.5岁的公牦牛[体重(100±5) kg],每头牦牛相当于3个羊单位,和1岁的公藏羊[体重(30±2) kg],每只藏羊为1个羊单位。根据羊单位计算每个处理所需的草地面积,以此保证所有处理的放牧强度是一致的。放牧前对家畜进行了投药驱虫等健康管理,确保家畜在放牧期间的正常采食和代谢活动,试验细节参见以往研究^[27]。

1.3 样品采集与指标测定

本研究分别于放牧第6年(2019年)、第7年(2020年)、第8年(2021年)8月下旬进行土壤样品的采集。每年植物群落调查完成后,在每个试验小区采用五点法随机采集土壤样品。用直径5 cm土钻获取0~10 cm深度的土壤样品,将每个试验小区中同一深度土层的样品混合后置于干净的密封袋中。将土样一部分过2 mm筛,4℃保存,用于土壤酶活性和部分土壤养分指标测定;一部分室温风干,用于常规土壤养分测定。

1.3.1 土壤养分测定 有机碳含量的测定采用重铬酸钾容量法-稀释热法。利用凯氏定氮仪分析全氮含量。土壤硝态氮和铵态氮含量分别采用酚二磺酸比色法和靛酚蓝比色法进行测定。土壤全磷含量采用NaOH熔融法测定。

1.3.2 土壤酶活性测定 本研究用试剂盒(苏州科铭生物技术有限公司)测定了脲酶、中性蛋白酶、淀粉酶、硝酸还原酶、亚硝酸还原酶和羟胺还原酶的酶活性。根据试剂盒所配试剂,所有酶活性均采用分光光度计微量法测定。

1.4 统计分析

在所有数据分析前,先进行正态性和方差齐性检验,对不符合正态分布的数据进行对数转化。各指标在各处理之间的差异性检验,根据分析目的采用T检验或者方差分析(ANOVA)方法进行检验;所测指标之间的关系用相关分析或者回归分析进行检验。以 $P<0.05$ 作为差异显著性的阈值。所有统计分析均在SPSS 21.0(SPSS Inc., Chicago, IL, USA)进行,使用Origin 8.5作图。

2 结果与分析

2.1 放牧方式对高寒草地地上生物量和土壤生态化学计量特征的影响

如图1所示,植物地上生物量的动态变化受到放牧时间与处理方式的显著影响。SG处理中的植物地上生物量仅在放牧第7年出现显著变化($P < 0.001$),其余观测年份中与其他处理均无显著差异。

YG处理中的植物地上生物量在各年度间波动较大,呈现出先降后增的趋势。混合放牧处理中,MG1:2和MG1:6在放牧第6(2019),7(2020),8(2021)年期间显著降低了地上生物量($P < 0.05$),表现出较强的干扰效应。而MG1:4处理虽在三年间的生物量有所下降,但其效应在放牧第8年并不显著。

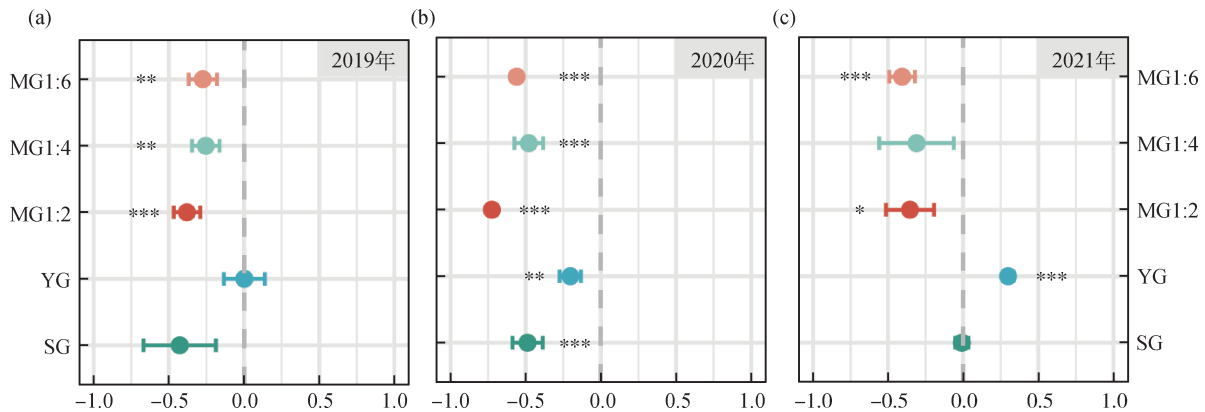


图1 不同放牧年份下放牧方式对植物地上生物量的影响

Fig. 1 Effects of grazing treatments on plant aboveground biomass in different grazing years

注:SG为藏羊单牧处理,YG为牦牛单牧处理,MG1:2、MG1:4、MG1:6分别为牛羊比例1:2、1:4、1:6处理。ns表示差异不显著($P > 0.05$), $* P < 0.05$, $** P < 0.01$, $*** P < 0.001$

Note: SG denotes Tibetan sheep single grazing treatment, YG denotes yak single grazing treatment, and MG1:2, MG1:4, and MG1:6 denote mixed grazing treatments with cattle-to-sheep ratios of 1:2, 1:4, and 1:6, respectively. "ns" indicates no significant difference ($P > 0.05$), $* P < 0.05$, $** P < 0.01$, and $*** P < 0.001$

由图2可知,土壤全碳、全氮和全磷均具有显著的年际和处理间交互效应($P < 0.05$)。放牧第6年,与CK处理相比,土壤全碳和全磷含量在SG处理下显著增加($P < 0.05$)(图2a,c),但全氮含量在各放牧处理下差异不显著(图2b)。与放牧第6年相比,第7年和第8年三种混牧处理下的土壤全碳含量有所降低,总体呈现下降趋势。放牧第7年,土壤全碳含量在MG1:2处理下显著低于CK($P < 0.05$)。但在放牧第8年,三种混牧处理下的土壤全碳含量均呈下降趋势,尤其与YG处理相比,混牧处理下的土壤全碳含量均显著下降($P < 0.05$)。与SG处理相比,土壤全氮含量在YG和MG1:2处理下显著降低($P < 0.05$)。此外,与放牧第6年和放牧第7年相比,土壤全磷含量在放牧第8年显著增加($P < 0.05$)。

放牧方式及放牧时间对土壤碳氮磷化学计量比均具有显著交互作用($P < 0.05$)(图2d-f)。CK和YG处理后的土壤N:P在放牧第6年和放牧第7年显著高于放牧第8年($P < 0.05$),此外,YG处理在放牧第8年的土壤C:N显著高于放牧第6年($P < 0.001$),其余观测年份中与其他处理均无显著差异。

SG处理下第8年的土壤C:N显著低于放牧第6年($P < 0.05$),但与放牧第7年无显著差异。SG和混牧处理下的土壤N:P年际间差异不显著($P < 0.05$)。MG1:4和MG1:6的土壤N:P和土壤C:P在放牧第8年相较于放牧前两年显著降低($P < 0.05$)。而MG1:2处理下的土壤C:N年际间变化幅度不大($P < 0.05$)。

2.2 放牧方式对高寒草地土壤碳氮循环相关酶活性的影响

由图3可知,放牧时间和放牧方式对硝酸还原酶、亚硝酸还原酶、羟胺还原酶、淀粉酶和中性蛋白酶均存在极显著影响($P < 0.001$),放牧时间和放牧方式对土壤酶活性有极显著交互作用($P < 0.001$)。硝酸还原酶活性在混牧处理下第6年显著高于第7年与第8年($P < 0.05$)(图3a),而混牧处理至第8年时,亚硝酸还原酶与脲酶活性则显著高于第6年与第7年($P < 0.05$)(图3b,f)。放牧第6年,单牧与混牧处理下的土壤羟胺还原酶活性及淀粉酶活性均显著高于第7年与第8年($P < 0.05$)。

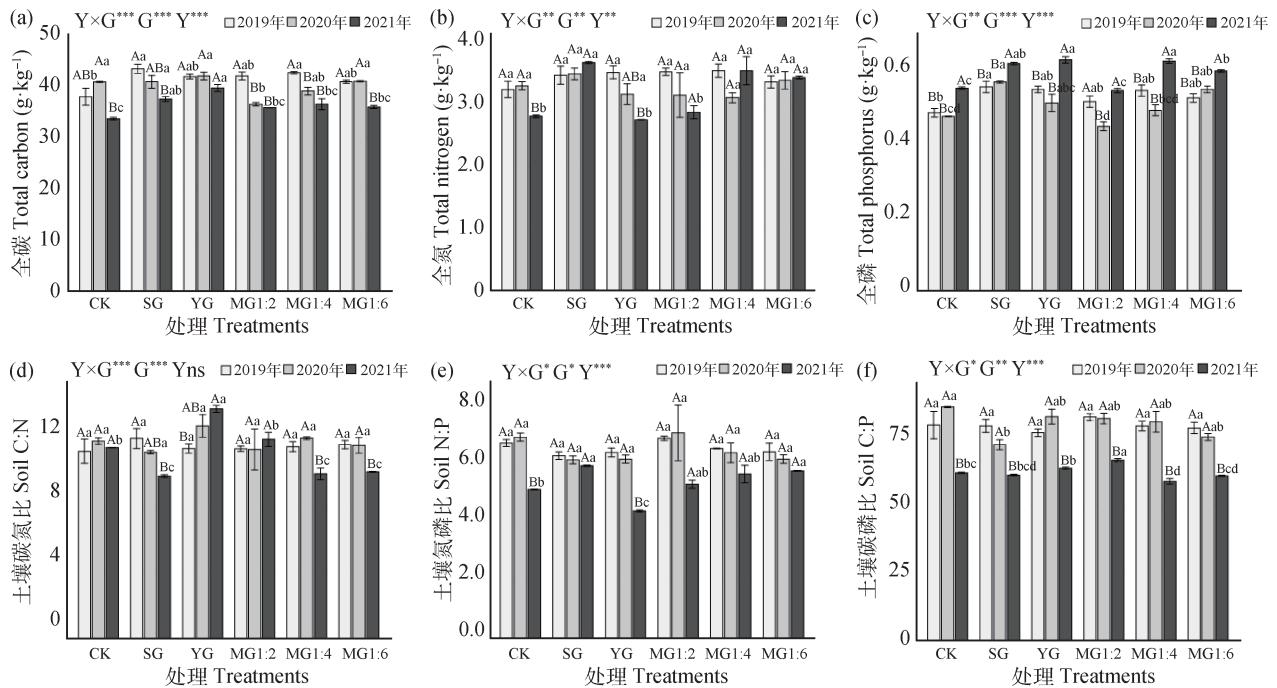


图2 放牧方式对土壤全养分含量及其比值的影响

Fig. 2 Effects of grazing treatments on soil total nutrient contents and their ratios

注:CK为对照处理,SG为藏羊单牧处理,YG为牦牛单牧处理,MG1:2,MG1:4,MG1:6分别为牛羊比例1:2,1:4,1:6处理。不同大写字母表示同一处理不同年份间差异显著($P < 0.05$),不同小写字母表示同一年份不同处理间差异显著($P < 0.05$)

Note: CK denotes the control treatment, SG denotes Tibetan sheep single grazing treatment, YG denotes yak single grazing treatment, and MG1:2, MG1:4, and MG1:6 denote mixed grazing treatments with cattle-to-sheep ratios of 1:2, 1:4, and 1:6, respectively. Different upper-case letters indicate significant differences among different years for the same treatment ($P < 0.05$), while different lower-case letters indicate significant differences among different treatments in the same year ($P < 0.05$)

(图3c,d)。但放牧方式对土壤脲酶活性的影响并不显著,而放牧时间对脲酶活性具有极其显著影响($P < 0.001$)。此外,在混牧处理下,中性蛋白酶活性在放牧第7年时显著高于放牧第6年与放牧第8年($P < 0.05$),在放牧第8年时,中性蛋白酶活性在各放牧处理下均显著低于第6年与第7年($P < 0.05$)(图3e)。

2.3 不同放牧方式下植物地上生物量、土壤养分和土壤酶活性相关性分析

如图4所示,通过三年(2019,2020和2021年)的主成分分析(PCA),揭示了不同年份放牧条件下土壤养分、土壤酶活性与植物地上生物量之间的相关性特征。放牧第6年,不同的处理组(尤其是混牧处理MG1:2,MG1:4和MG1:6)与对照组(CK)在土壤酶活性和土壤养分特征上存在显著差异($P < 0.05$)。植物地上生物量与脲酶活性呈正相关,与土壤养分和其他酶活性均表现为负相关。放牧第7年,CK处理和两种单牧(SG和YG)处理间差异不显著,但仍与三种混牧(MG1:2,MG1:4

和MG1:6)处理具有显著差异($P < 0.05$)。其中,脲酶、淀粉酶、中性蛋白酶活性与土壤养分、硝酸还原酶、羟胺还原酶活性和植物地上生物量之间存在显著的负相关关系($P < 0.05$)。放牧第8年,YG处理与其他放牧处理间具有显著差异($P < 0.05$)。在混牧处理下,MG1:6处理与CK处理间存在显著差异($P < 0.05$),但另外两种混牧(MG1:2,MG1:4)处理与CK处理间的差异减小。淀粉酶与植物地上生物量、土壤养分和其他酶活性均表现为负相关。

2.4 不同放牧方式下放牧年份与植物地上生物量、土壤养分和土壤酶活性结构方程模型

结构方程模型分析显示,放牧年份对生态系统各组分的影响因放牧处理方式的不同而呈现显著差异。除MG1:2处理中放牧年份对土壤养分呈不显著正效应以及MG1:6处理中放牧年份对土壤养分呈极显著正效应外,其余处理均呈现显著的直接负效应($P < 0.05$)(图5)。同时,放牧年份对土壤酶活性仅在CK和MG1:2处理中表现出显著直接负

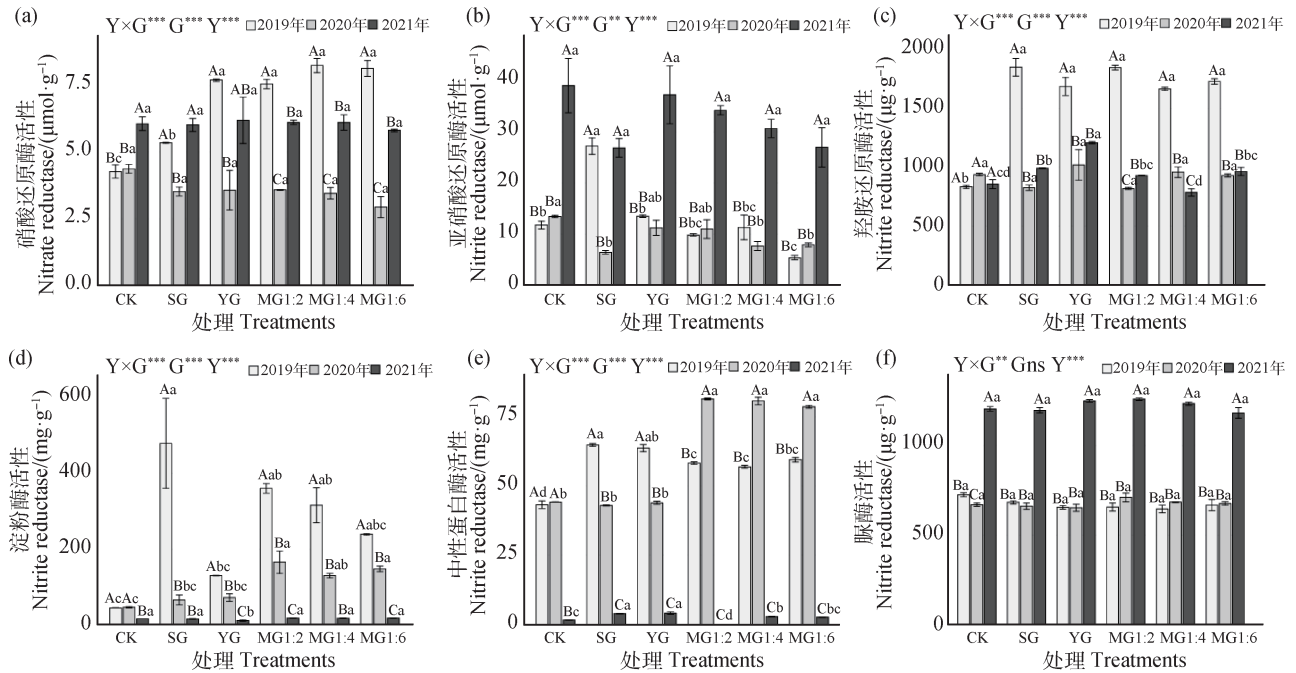


图3 放牧方式对氮循环相关酶活性的影响

Fig. 3 Effects of grazing treatments on nitrogen cycle-related enzyme activities

注:CK为空白对照,SG为藏羊单牧处理,YG为牦牛单牧处理,MG1:2,MG1:4,MG1:6分别为牛羊比例1:2,1:4,1:6处理。不同大写字母表示同一处理不同年份间差异显著($P<0.05$),不同小写字母表示同一年份不同处理间差异显著($P<0.05$)

Note: CK denotes the control treatment, SG denotes Tibetan sheep single grazing treatment, YG denotes yak single grazing treatment, and MG1:2, MG1:4, and MG1:6 denote mixed grazing treatments with cattle-to-sheep ratios of 1:2, 1:4, and 1:6, respectively. Different uppercase letters indicate significant differences among different years for the same treatment ($P<0.05$), while different lowercase letters indicate significant differences among different treatments in the same year ($P<0.05$)

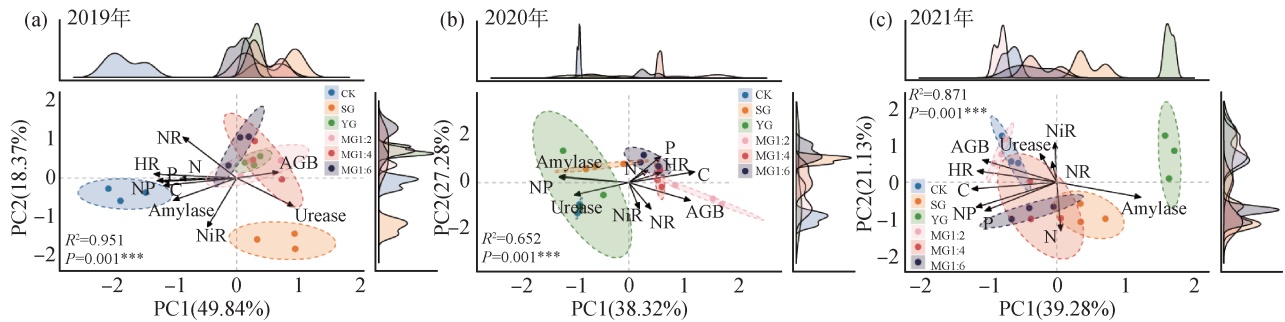


图4 不同放牧年份下放牧处理与土壤养分及土壤酶活性的关系

Fig. 4 Relationships between grazing treatments and soil nutrients as well as soil enzyme activities in different grazing years

注:(a)2019(放牧第6年),(b)2020(放牧第7年),(c)2021年(放牧第8年)。C为土壤全碳,N为土壤全氮,P为土壤全磷,NR为硝酸还原酶,NiR为亚硝酸还原酶,Urease为脲酶,HR为羟胺还原酶,Amylase为淀粉酶,NP为中性蛋白酶,AGB为地上生物量

Note: (a) 2019 (the 6th year of grazing); (b) 2020 (the 7th year of grazing); (c) 2021 (the 8th year of grazing). C, soil total carbon; N, soil total nitrogen; P, soil total phosphorus; NR, nitrate reductase; NiR, nitrite reductase; Urease, urease; HR, hydroxylamine reductase; Amylase, amylase; NP, neutral protease; AGB, aboveground biomass.

效应($P<0.05$) (图5a,d)。此外,放牧年份通过间接路径在CK和SG处理中对植物生物量表现为负效应(图5a,b),而在YG、MG1:2、MG1:4和MG1:6处理中则表现为正效应(图5c,d,e,f)。此外,YG处理中土壤C:P对植物生物量具有显著直接负效应($P<0.05$)。

3 讨论

3.1 不同放牧方式对高寒草地植物地上生物量和土壤养分的影响

作为高寒草甸生态系统的主要干扰源,放牧活动通过家畜的采食、践踏和排泄行为,深刻影响着

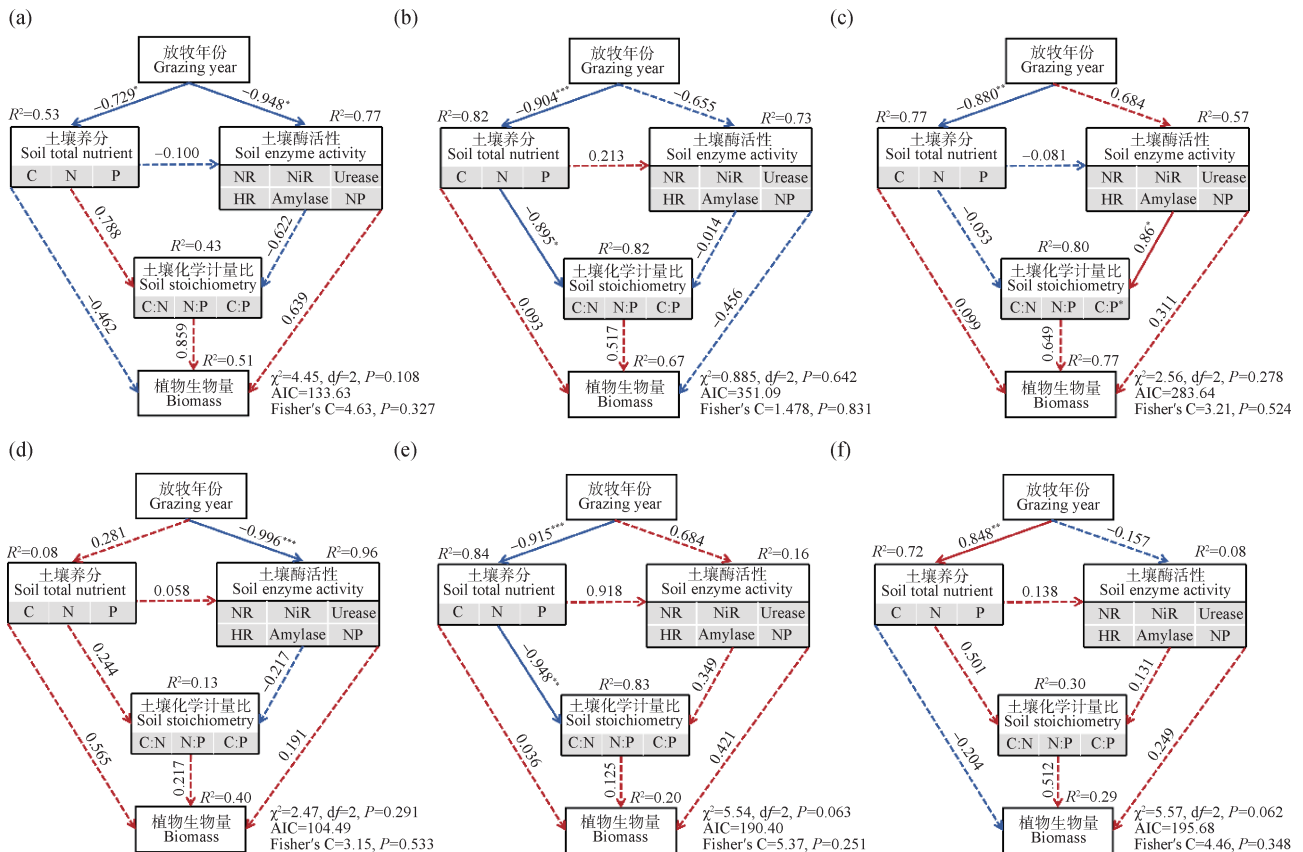


图5 不同放牧处理下放牧时间与土壤-植物指标的结构方程模型

Fig. 5 Structural equation modeling of grazing duration and soil-plant indicators under different grazing treatments

注: (a) CK, 空白对照; (b) SG, 藏羊单牧处理; (c) YG, 牦牛单牧处理; (d) MG1:2 处理; (e) MG1:4 处理; (f) MG1:6 处理。红线表示显著正向关系 ($P < 0.05$), 蓝线表示显著负向关系 ($P < 0.05$)。* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$ 。C 为土壤全碳, N 为土壤全氮, P 为土壤全磷, NR 为硝酸还原酶, NiR 为亚硝酸还原酶, Urease 为脲酶, HR 为羟胺还原酶, Amylase 为淀粉酶, NP 为中性蛋白酶, AGB 为地上生物量

Note: (a) CK, blank control; (b) SG, Tibetan sheep single grazing treatment; (c) YG, yak single grazing treatment; (d) MG1:2 treatment; (e) MG1:4 treatment; (f) MG1:6 treatment. Red lines indicate significant positive relationships ($P < 0.05$), and blue lines indicate significant negative relationships ($P < 0.05$). * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$. C, soil total carbon; N, soil total nitrogen; P, soil total phosphorus; NR, nitrate reductase; NiR, nitrite reductase; Urease, urease; HR, hydroxylamine reductase; Amylase, amylase; NP, neutral protease. AGB, aboveground biomass

该区域的植被物种组成、凋落物分解与积累动态、土壤物理结构以及养分循环过程^[28]。植物的地上生物量被认为是评估草地生态系统健康和放牧系统稳定性的关键指标之一^[29]。目前有学者认为,适度放牧可以减轻家畜对草地植被的破坏^[30],混合放牧对地上生物量的影响因畜种比例而异。本研究中,混合放牧较单牧降低了地上生物量,这是由于牦牛和藏羊的差异化采食增加了对地上植被的消耗。由于体型等因素,牦牛对于草地植被展现出较强的干扰,牦牛单牧处理下的植物地上生物量年际波动较大,表现出先下降后上升的趋势,这与植被的自恢复力有关,也与其他学者的研究结果相似^[31]。结构方程模型进一步表明,放牧处理能够通过调节土壤养分含量与土壤酶活性,间接调控放牧

年份对地上生物量的影响程度。

随着放牧年份增加,土壤养分含量也呈现出波动变化,具有显著的年际特征。土壤全碳,全氮和全磷均具有显著的年际和处理间交互效应,这与其他学者研究成果一致^[32]。土壤有机碳的输入来源主要受地上生物量、枯落物分解以及根系周转三个关键过程调控^[33],放牧主要通过改变高寒草地地上生物量和根系周转来影响土壤有机碳含量。尽管放牧可以通过家畜践踏加速凋落物的破碎,以及增加草地植物根冠比,促进碳元素向土壤中的转移^[2,34]。但随着放牧年份增长,家畜对草地植物的采食等因素使得草地全碳含量逐渐减少。放牧方式对土壤含碳量和含氮量的影响随着时间推移逐渐趋于分化。有研究发现,高比例牦牛的放牧作用

可以加速土壤表层有机质的分解与迁移,进而导致土壤全碳含量显著下降^[35]。该研究结果在本研究中体现的并不明显,与Xu等^[35]的研究存在差异,原因可能在于不同高寒草地系统中土壤有机碳分布格局存在内在差异^[36]。此外,随着放牧牲畜牦牛藏羊比例的增加,家畜践踏将大量植物枯落物带入土壤中形成有机质,使可溶性碳、氮含量增加,具体而言,放牧第6年,藏羊单牧显著提升了土壤全碳和全磷含量,这可能由于放牧家畜的排泄物,尤其是牛羊混牧中藏羊比例的增加,可增加土壤中的速效养分,进而为植被生长提供支持,然而,这种提升效应并未持续^[37]。至放牧第7年,牦牛与藏羊以1:2比例混合放牧下的土壤全碳含量已显著低于对照区。到放牧第8年,三种混合放牧处理的土壤全碳含量均呈现下降趋势,且显著低于牦牛单牧处理。这表明,在长期放牧下,混合放牧,尤其是高比例牦牛的混牧方式,可能通过家畜更强的践踏与采食干扰,加速了表层土壤有机质的迁移与微生物矿化,从而导致土壤碳库的净损失^[35]。同时,不同种类家畜在采食过程中也会间接对植物物种组成造成不同的改变,诱导植物组织内的氮浓度变化,最终导致植物枯落物降解速率或微生物活动改变而间接影响土壤氮矿化。因此,放牧活动对土壤碳、氮的影响具有联动效应,二者含量的变化会进一步调控土壤动物、微生物活动及相关酶活性,并最终反馈于地上植物的物种组成与生长动态。

土壤中磷的形态包括无机磷和有机磷,在草地生态系统中,有机磷占主导地位,大部分温带草原土壤有效磷含量处于较低或极低水平^[38]。在青藏高原高寒草甸土壤有机磷含量能达到 300 mg kg^{-1} ,占土壤全磷的50%以上,而速效磷较为缺乏^[39]。本研究表明,放牧第6年藏羊单牧显著提高了土壤全磷含量,至第8年,多个放牧处理下土壤全磷含量较前两年显著增加。这一发现和以往研究有所不同,部分传统认知认为除围栏封育能在一定程度上提高土壤全磷、速效磷含量外,其他草地利用措施,如放牧、割草都会降低土壤全磷含量,因为没有外源磷输入,放牧将使磷的输出大于输入,从而引起磷的亏缺^[40]。但是,土壤有机质在矿化过程中也会释放一部分磷到土壤中,高有机质环境能够提高参与磷素固持和矿化等循环过程微生物的活性,对提高磷的有效性和利用率有促进作用。与吴佳芯等的研究结果不同^[41],本研究中放牧处理下的土壤

全磷含量呈现升高趋势,这主要是由于高寒草地在特定放牧比例下表层土壤磷更容易富集,且该现象与草原类型密切相关^[42]。藏羊和牦牛的排泄物存在差异,藏羊排泄物中的磷含量显著高于牦牛;牦牛排泄物中的磷更易被植物吸收和淋失^[43-44]。说明中等强度的不同放牧方式都能使磷的输入大于输出,畜种不同是引起磷输入量差异的原因。此外,土壤养分化学计量关系亦在植物生长调控中发挥重要作用,结构方程模型表明,在YG处理(牦牛单牧)中,土壤C:P对植物生物量表现出显著直接负效应。这一结果表明,在牦牛单牧(YG)生态系统中,土壤磷有效性是制约植物生长的关键因子。

3.2 不同放牧方式对高寒草地土壤酶活性的影响

放牧会改变土壤物理结构,减少腐殖质归还,降低土壤有机质含量,并改变环境因子,从而影响土壤酶活性^[45]。本研究表明不同放牧方式和放牧年份均显著改变了土壤关键酶的活性,这些酶在土壤氮循环、有机物质分解以及养分转化等方面发挥着至关重要的作用^[46-47]。与王启兰研究结果相似,随着放牧年份的增加,土壤亚硝酸还原酶和脲酶活性总体呈现先降低后升高的趋势^[48]。硝酸还原酶能催化土壤中的硝态氮还原成氨,亚硝酸还原酶催化土壤中的亚硝酸盐经由羟氨转化为氢氧化铵,它们共同参与土壤氮循环过程,其活性强弱影响氮代谢过程中氮素的气态损失。不同畜种组合的采食差异改变了植物物种组成,进而影响了土壤中参与氮循环的微生物群落,使脲酶和亚硝酸还原酶活性升高^[48]。本研究结果与上述机制一致,随着放牧年份增加,土壤脲酶和亚硝酸还原酶的活性逐渐升高。中性蛋白酶通过将蛋白质水解成多肽和氨基酸参与土壤氮循环。土壤中氮代谢过程中形成的中间产物通过羟胺还原酶还原为氨,羟胺还原酶活性的高低会影响土壤氮代谢过程中氮的氨挥发损失。本研究发现,在放牧第6年,各放牧处理均显著提高了土壤中羟胺还原酶和中性蛋白酶的活性,说明在放牧活动干扰下,参与土壤有机质分解、氮循环过程的土壤酶会随放牧方式的不同发生年际波动变化,牦牛与藏羊的混合放牧通过调整植物残体输入、排泄物分布及微生物底物利用效率等,改变了氮素转化方向。此外,混合放牧下不同畜种的采食偏好可能间接影响土壤碳氮比和土壤干湿交替过程,进而调控土壤中微生物的资源分配策略^[49-50]。

这也解释了长期放牧处理下土壤养分、植物群落组成发生明显变化的原因。

土壤中的淀粉酶能够有效地催化水解土壤中存在的淀粉大分子,使之降解成还原糖,最终成为植物根系和土壤微生物可以直接吸收利用的速效碳源和能量物质,为植物的生长发育持续提供必需的营养供给^[51]。已有研究表明,动物排泄物中的可溶性有机物可直接刺激土壤微生物代谢,促进酶合成^[52],这一过程在放牧初期尤为显著,因为家畜的踩踏、排泄等行为能够加速植物残体的腐化,提高土壤有机质含量。本研究发现,由于家畜排泄物输入的有机质为微生物活动提供了丰富的底物,各类放牧处理在放牧第6年均显著提升了土壤淀粉酶活性,此后逐年下降。这一现象说明放牧活动对草地土壤的有机质输入是持续和不均衡的,而随放牧时间延长,有机质的输入与分解通过引发底物竞争或驱动微生物群落演替,导致土壤淀粉酶活性下降。

3.3 不同放牧方式下地上生物量、土壤养分与土壤酶活性的关系

不同放牧方式下土壤养分与酶活性相关性的年际动态特征表明,放牧干扰显著改变了高寒草地生态系统地上-地下互作的关系模式。与对照区相比,放牧处理导致了土壤酶活性、养分含量与植物生物量之间关系格局的重组,这种重组表现为在主成分分析中放牧样本与对照样本的分离,说明放牧行为干扰了土壤微生物功能与养分循环之间的内在联系。已有研究证实,动物排泄物中的氮素与可溶性碳源可通过直接刺激微生物活性或改变群落结构,产生的高碳环境可以通过提供底物和能量促进了土壤氮循环相关酶的活性,进而增强氮代谢相关酶的合成效率^[53]。土壤养分与酶活性的相关性分析表明,二者关系受放牧方式、年份的影响。在放牧第7年,土壤全碳与羟胺还原酶活性呈显著正相关,而与脲酶、淀粉酶和中性蛋白酶活性呈显著负相关,这一现象反映了碳素的双重作用。一方面,碳作为微生物代谢的关键底物,可通过增强能量供应直接促进羟胺还原酶等氮转化酶的合成;另一方面,碳积累可能通过改变土壤理化性质或改变微生物群落功能,间接抑制其他酶类的活性。表层土壤因植物根系分泌物和凋落物输入活跃,微生物群落对底物变化的响应更为敏感。牦牛践踏导致的土壤压实可以减少孔隙连通性,限制氧气扩散和微

生物迁移,进而削弱养分与酶的接触效率^[54]。高寒草地生态系统对放牧干扰的响应具有显著的时间依赖性,这体现为年际间不同放牧处理下土壤酶与养分间相关关系的动态变化。随着放牧年份的延长以及植物与微生物群落的演替,不同酶促反应与土壤养分之间的关系随之改变,导致放牧方式对土壤养分和酶活性的影响出现显著的年际差异。

4 结论

本研究评估了中等强度放牧下,不同放牧方式在不同放牧年份中对高寒草地地上生物量、土壤养分及参与碳氮循环的酶活性的影响。结果表明,放牧方式与放牧年份对高寒草地土壤养分及酶活性具有显著的交互作用,各项指标均表现出明显的年际波动特征。主成分分析显示,随着放牧年份增加,牦牛与藏羊以1:2或1:4比例混合放牧(MG1:2, MG1:4)逐渐趋近于未放牧的天然草地(CK)。因此,采用牦牛与藏羊以1:2或1:4比例进行组合放牧,相较于单一畜种放牧或其他比例,更有助于高寒草地接近自然状态,维持生态平衡。

参考文献

- [1] 詹天宇,侯阁,刘苗,等. 青藏高原不同退化梯度高寒草地植被与土壤属性分异特征[J]. 草业科学,2019,36(4):1010-1021
ZHAN T Y, HOU G, LIU M, et al. Different characteristics of vegetation and soil properties along degraded gradients of alpine grasslands in the Qinghai-Tibet Plateau[J]. Pratacultural Science, 2019, 36(4): 1010-1021
- [2] FAN J L, JIN H, ZHANG C H, et al. Grazing intensity induced alternations of soil microbial community composition in aggregates drive soil organic carbon turnover in a desert steppe[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2021, 313: 107387
- [3] GUO Y Q, HOU L J, ZHANG Z Y, et al. Soil microbial diversity during 30 years of grassland restoration on the Loess Plateau, China: tight linkages with plant diversity[J]. Land Degradation and Development, 2019, 30(10): 1172-1182
- [4] YANG W H, RYALS R A, CUSACK D F, et al. Cross-biome assessment of gross soil nitrogen cycling in California ecosystems[J]. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 107: 144-155
- [5] 潘森,卜嘉玮,甘安琪,等. 放牧强度对高寒草地土壤微生物胞外酶化学计量的影响[J]. 草地学报, 2023, 31(6): 1780-1787
PAN S, BU J W, GAN A Q, et al. Effect of grazing intensities on extracellular enzyme stoichiometry of soil microorganisms in alpine grassland[J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(6): 1780-1787
- [6] SUN Z, MOU X, LI X. Application of stable isotope techniques in studies of carbon and nitrogen biogeochemical cycles of ecosystem[J]. Chinese Geographical Science, 2011, 21: 129-148
- [7] MA W, DING K, LI Z, et al. Comparison of soil carbon and

- nitrogen stocks at grazing-excluded and yak grazed alpine meadow sites in Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Ecological Engineering*, 2016, 87: 203-211
- [8] SHEN H, DONG S K, LI S, et al. Grazing enhances plant photosynthetic capacity by altering soil nitrogen in alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan plateau[J]. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2019, 280: 161-168
- [9] TANG Z, XU W, ZHOU G, et al. Patterns of plant carbon, nitrogen, and phosphorus concentration in relation to productivity in China's terrestrial ecosystems[J]. 2018, 115: 4033-4038
- [10] 李宜浓. 中国北方主要草地的土壤微生物群落构建及其对家畜放牧的响应[D]. 长春: 东北师范大学, 2021: 109-164
- LI Y N. The community assembly processes and their responses to livestock grazing in major grasslands in China[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2021: 109-164
- [11] LIU G M, ZHANG X C, WANG X P, et al. Soil enzymes as indicators of saline soil fertility under various soil amendments[J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2017, 237: 274-279
- [12] 吴旭东, 张晓娟, 谢应忠, 等. 不同种植年限紫花苜蓿人工草地土壤有机碳及土壤酶活性垂直分布特征[J]. *草业学报*, 2013, 23(1): 245-251
- WU X D, ZHANG X J, XIE Y Z, et al. Vertical distribution characters of soil organic carbon and soil enzyme activity in alfalfa field with different growing years[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2013, 23(1): 245-251
- [13] HECHMI S, HAMDI H, MOKNI-TLILI S, et al. Variation of soil properties with sampling depth in two different light-textured soils after repeated applications of urban sewage sludge[J]. *Journal of Environmental Management*, 2021, 297(20): 113355
- [14] WANG L, LIU C, ALVES D G, et al. Plant diversity is associated with the amount and spatial structure of soil heterogeneity in meadow steppe of China[J]. *Landscape Ecology*, 2015, 30(9): 1713-1721
- [15] ZHOU Z Y, SUN O J, LUO Z K, et al. Variation in small-scale spatial heterogeneity of soil properties and vegetation with different land use in semiarid grassland ecosystem[J]. *Plant and Soil*, 2008, 310: 103-112
- [16] 陈利军, 武志杰, 姜勇, 等. 与氮转化有关的土壤酶活性对抑制剂施用的响应[J]. *应用生态学报*, 2002, 13(9): 1099-1103
- CHEN L J, WU Z J, JIANG Y, et al. Response of N transformation related soil enzyme activities to inhibitor applications[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(9): 1099-1103
- [17] FTERICH A, MAHDHI M, MARS M. Impact of grazing on soil microbial communities along a chronosequence of *Acacia tortilis* subsp. *raddiana* in arid soils in Tunisia[J]. *European Journal of Soil Biology*, 2012, 50(1): 56-63
- [18] MONOKROUSOS N, BOUTSIS G, DIAMANTOPOULOS J D. Development of soil chemical and biological properties in the initial stages of post-mining deposition sites[J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2014, 86(12): 9065-9074
- [19] 曹淑宝, 刘全伟, 王立群, 等. 短期放牧对草甸草原土壤微生物与土壤酶活性的影响[J]. *微生物学通报*, 2012, 39(6): 741-748
- CAO S B, LIU Q W, WANG L Q, et al. Effect of short-term grazing on soil microorganisms and soil enzyme activities in Meadow Steppe[J]. *Microbiology*, 2012, 39(6): 741-748
- [20] 孙萌, 刘洋, 李寒, 等. 有机物覆盖对核桃园土壤有机碳库及酶活性的影响[J]. *植物营养与肥料学报*, 2018, 24(1): 270-278
- SUN M, LIU Y, LI H, et al. Effects of organic mulching on soil organic carbon pool and soil enzyme activity in walnut orchard[J]. *Journal of Plant Nutrition and Fertilizers*, 2018, 24(1): 270-278
- [21] 关松荫, 孟昭鹏. 不同垦殖年限黑土农化性状与酶活性的变化[J]. *土壤通报*, 1986, 17(4): 157-159
- GUAN S Y, MENG Z P. Changes in agrochemical properties and enzyme activities of black soil with different cultivation durations[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 1986, 17(4): 157-159
- [22] 邹红岩, 吴天, 张百慧, 等. 季节冻融对湿地土壤有机碳矿化速率及酶活性的影响[J]. *现代农业研究*, 2024, 30: 37-45
- ZOU H Y, WU T, ZHANG B H, et al. Effects of seasonal freezing-thawing on soil organic carbon mineralization rate and enzymatic activity under different disturbance intensities[J]. *Modern Agriculture Research*, 2024, 30: 37-45
- [23] BURNS R G, DEFOREST J L, MARXSEN J, et al. Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 58: 216-234
- [24] 刘玉祯, 刘文亭, 杨晓霞, 等. 放牧家畜组合对高寒草地植物群落特征及生产力的影响[J]. *生态学杂志*, 2024, 43(1): 57-65
- LIU Y Z, LIU W T, YANG X X, et al. The effect of livestock assemblage on plant community and productivity in alpine grassland[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(1): 57-65
- [25] 吕卫东, 董全民, 孙彩彩, 等. 牦牛和藏羊暖季放牧对青藏高原高寒草地不同组分碳、氮的影响[J]. *草地学报*, 2025, 33(1): 125-135
- LV W D, DONG Q M, SUN C C, et al. Effects of warm-season grazing by yak and Tibetan sheep on different fractions of carbon and nitrogen in alpine grassland of the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2025, 33(1): 125-135
- [26] 刘文亭, 王芳草, 杨晓霞, 等. 混合放牧对高寒草地矮生嵩草生殖枝与营养枝性状的影响[J]. *草地学报*, 2022, 30(9): 2231-2238
- LIU W T, WANG F C, YANG X X, et al. Effects of the traits of reproductive and vegetative branches of *Kobresia humilis* under different herbivore assemblage grazing in alpine grassland[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(9): 2231-2238
- [27] 王芳草, 董全民, 冯斌, 等. 牦牛和藏羊单牧、混牧对高寒草地星毛委陵菜营养与生殖生长权衡的影响[J]. *草业科学*, 2023, 40(7): 1866-1874
- WANG F C, DONG Q M, FENG B, et al. Effects of single and mixed grazing of yak and Tibetan sheep on the balance between vegetative and reproductive growth of *Potentilla acaulis* in alpine grassland[J]. *Pratacultural Science*, 2023, 40(7): 1866-1874
- [28] 冯斌, 杨晓霞, 董全民, 等. 高寒草地主要物种对放牧方式的响应[J]. *草业科学*, 2021, 38(3): 531-543
- FENG B, YANG X X, DONG Q M, et al. Response of major species to grazing mode in an alpine grassland[J]. *Pratacultural Science*, 2021, 38(3): 531-543
- [29] BAI W M, WANG Z W, CHEN Q S, et al. Spatial and temporal effects of nitrogen addition on root life span of *Leymus chinensis* in a typical steppe of Inner Mongolia[J]. *Functional Ecology*, 2008, 22(4): 583-591
- [30] LÓPEZ-MÁRSICOL, ALTESOR A, OYARZABAL M, et al. Grazing increases below-ground biomass and net primary production in a temperate grassland[J]. *Plant and Soil*, 2015, 392(1/2): 155-162
- [31] CHAI J L, YU X J, XU C L, et al. Effects of yak and Tibetan sheep trampling on soil properties in the northeastern Qinghai-

- Tibetan Plateau[J]. *Applied Soil Ecology*, 2019, 144: 147-154
- [32] CHEN J, SONG M H, LI Y K. ¹³C pulse labeling reveals the effects of grazing on partitioning of assimilated carbon in an alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, 43(7): 576-584
- [33] 何亚婷, 董云社, 齐玉春, 等. 草地生态系统土壤微生物量及其影响因子研究进展[J]. *地理科学进展*, 2010, 29(11): 1350-1359
HE Y T, DONG Y S, QI Y C, et al. Advances in researches on soil microbial biomass of grassland ecosystems and its influencing factors[J]. *Progress in Geography*, 2010, 29(11): 1350-1359
- [34] 杜凯, 康宇坤, 张德罡, 等. 放牧模式对祁连山东缘高寒草甸植被特征的影响[J]. *草原与草坪*, 2021, 41(3): 9-18, 25
DU K, KANG Y K, ZHANG D G, et al. Effects of different grazing patterns to vegetation characteristics in an alpine meadow on the eastern edge of Qilian Mountains[J]. *Grassland and Turf*, 2021, 41(3): 9-18, 25
- [35] XU H W, YOU C M, TAN B, et al. Effects of livestock grazing on the relationships between soil microbial community and soil carbon in grassland ecosystems[J]. *Science of the Total Environment*, 2023, 881: 163416
- [36] CUI X Y, WANG Y F, NIU H S, et al. Effect of long-term grazing on soil organic carbon content in semiarid steppes in Inner Mongolia[J]. *Ecological Research*, 2005, 20(5): 519-527
- [37] OLOFSSON J. Effects of simulated reindeer grazing, trampling, and waste products on nitrogen mineralization and primary production[J]. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2009, 41(3): 330-338
- [38] YAN R, YANG G, CHEN B, et al. Effects of livestock grazing on soil nitrogen mineralization on Hulunber meadow steppe[J]. *Plant, Soil and Environment*, 2016, 62: 202-209
- [39] 谭鑫, 张宏. 我国高寒草甸土壤磷素研究进展[J]. *草业与畜牧*, 2009(3): 1-5
TAN X, ZHANG H. Perspectives on the soil phosphorus of alpine meadow in China[J]. *Prataculture Animal Husbandry*, 2009(3): 1-5
- [40] 张梅. 放牧和刘割对内蒙古草原土壤磷库和磷转化相关功能菌群的影响[D]. 乌鲁木齐: 新疆农业大学, 2022: 21-28
ZHANG M. The effects of grazing and mowing on soil phosphorus pools and microbes related to phosphorus transformation in Inner Mongolia grassland[D]. Urumqi: Xinjiang Agricultural University, 2022: 21-28
- [41] 吴佳芯, 张育涵, 李邵宇, 等. 长期放牧对内蒙古荒漠草原土壤不同组分有机磷含量的影响[J]. *草地学报*, 2024, 32(5): 1479-1488
WU J X, ZHANG Y H, LI S Y, et al. Effects of long-term grazing on different fractions of organic phosphorus content in desert grassland in Inner Mongolia[J]. *Acta Agrestia Sinic*, 2024, 32(5): 1479-1488
- [42] LI C, HAO X, ELLERT B H, et al. Changes in soil C, N, and P with long term (58 years) cattle grazing on rough fescue grassland[J]. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 2012, 175(3): 339-344
- [43] LI L, LIANG X, YE Y, et al. Effects of repeated swine manure applications on legacy phosphorus and phosphomonoesterase activities in a paddy soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2014, 51(2): 167-181
- [44] CHENG Y, CAI Y, WANG S Q. Yak and Tibetan sheep dung return enhance soil N supply and retention in two alpine grasslands in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2016, 52(3): 413-422
- [45] MCDOWELL R W, STEWART I. Phosphorus in fresh and dry dung of grazing dairy cattle, deer, and sheep: sequential fraction and phosphorus-31 nuclear magnetic resonance analyses [J]. *Journal of Environmental Quality*, 2005, 34(2): 598-607
- [46] 顿沙沙, 曹继容, 贾秀, 等. 放牧和刘割对内蒙古典型草原土壤可提取碳和氮的影响[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(10): 3235-3242
DUN S S, CAO J R, JIA X, et al. Effects of grazing and mowing on extractable carbon and nitrogen in typical grassland of Inner Mongolia, China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, 28(10): 3235-3242
- [47] SETIÉN I, VEGA-MAS I, CELESTINO N, et al. Root phosphoenolpyruvate carboxylase and NAD-malic enzymes activity increase the ammonium-assimilating capacity in tomato [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2014, 171(5): 49-63
- [48] 王启兰, 王溪, 王长庭, 等. 高寒矮嵩草草甸土壤酶活性与土壤性质关系的研究[J]. *中国草地学报*, 2010, 32(3): 51-56
WANG Q L, WANG X, WANG C T, et al. The relationships between soil enzyme activities in *Kobresia humilis* alpine meadow and soil properties[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2010, 32(3): 51-56
- [49] 郑莹莹. 干湿交替对土壤氮素转化及生物学特性的影响[D]. 上海: 东华大学, 2013: 53-55
ZHENG Y Y. Effects of drying-rewetting on soil nitrogen transformation and biological characteristics [D]. Shanghai: Donghua University, 2013: 53-55
- [50] 潘多锋. 青藏高原高寒草甸草食动物间的相互作用关系及机制[D]. 长春: 东北师范大学, 2019: 33-45
PAN D F. Interactions and mechanisms among herbivores in an alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau[D]. Changchun: Northeast Normal University, 2019: 33-45
- [51] WU J Q, WANG H Y, LI G, et al. Effects of nitrogen forms on soil enzyme activities in a saline-alkaline grassland[J]. *Ecology and Evolution*, 2024, 14(10): e70501
- [52] 柴瑜, 李希来, 马盼盼, 等. 施肥和控鼠对退化高寒草甸植物-土壤-微生物碳氮磷化学计量特征的影响[J]. *中国草地学报*, 2023, 45(1): 12-22
CHAI Y, LI X L, MA P P, et al. Effects of fertilization and rodent control on plant, soil and microorganism carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry characteristics in degraded alpine meadows[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2023, 45(1): 12-22
- [53] PAN H, XIE K X, ZHANG Q C, et al. Archaea and bacteria respectively dominate nitrification in lightly and heavily grazed soil in a grassland system[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, 54: 41-54
- [54] 王岭, 张敏娜, 徐曼, 等. 草地多功能提升的多样化家畜放牧理论及应用[J]. *科学通报*, 2021, 66(30): 3791-3798
WANG L, ZHANG M N, XU M, et al. A scientific basis for promoting grassland ecosystem multifunctionality by diversifying grazing livestock: A review[J]. *Chinese Science Bulletin*, 2021, 66(30): 3791-3798