

doi: 10.11733/j.issn.1007-0435.2026.08.030

引用格式: 南彦斌, 张俊峰, 杨晓霞, 等. 基于植物功能性状与土壤因子的高寒草地生态系统多功能性对放牧强度的响应[J]. 草地学报, 2026, 34(8): 3081–3090

NAN Yan-bin, ZHANG Jun-feng, YANG Xiao-xia, et al. Response of the Multifunctionality of the Alpine Grassland Ecosystem to Grazing Intensity Based on Plant Functional Traits and Soil Factors[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(8): 3081–3090

基于植物功能性状与土壤因子的高寒草地生态系统多功能性对放牧强度的响应

南彦斌, 张俊峰, 杨晓霞, 李娜, 刘玉贞, 刘文亭, 董全民*

(青海大学畜牧兽医学院/青海省畜牧兽医学院/青海省高寒草地适应性管理重点实验室/青海大学三江源区高寒草地生态教育部重点实验室, 青海 西宁 810016)

摘要: 为揭示放牧强度对高寒草地生态系统多功能性(EMF)的影响机制, 本研究选取环青海湖高寒草地作为研究区, 设置围栏禁牧、轻度、中度和重度放牧4种处理, 分析不同放牧强度对高寒草地植物功能性状、土壤因子及生态系统多功能性(EMF)的影响, 结果表明: 不同放牧强度显著改变植物群落性状($P < 0.05$), 随放牧程度加剧, 群落加权株高、叶面积递减, 叶氮和叶磷含量递增, 重度放牧下地上和地下生物量显著下降($P < 0.05$); 土壤呈现氮磷解耦特征, 硝态氮、铵态氮含量降低而全磷、速效磷积累, 中度放牧对土壤湿度、pH值影响显著($P < 0.05$); 功能分散指数(FDis)随放牧强度升高而增加, EMF在中度放牧时达峰值; 结构方程模型显示, 放牧通过间接调控植物特征、功能分散指数和土壤质量指数(SQI)影响EMF, 土壤质量是关键驱动因子。本研究阐明了放牧强度通过协调植物功能策略与土壤养分格局影响EMF的内在机制, 为环青海湖高寒草地科学管理提供理论依据。

关键词: 放牧强度; 植物功能性状; 土壤因子; 环青海湖高寒草地; 生态系统多功能性

中图分类号: S812.6

文献标识码: A

文章编号: 1007-0435(2026)08-3081-10

Response of the Multifunctionality of the Alpine Grassland Ecosystem to Grazing Intensity Based on Plant Functional Traits and Soil Factors

NAN Yan-bin, ZHANG Jun-feng, YANG Xiao-xia, LI Na, LIU Yu-zhen, LIU Wen-ting, DONG Quan-min*
(Qinghai Academy of Animal and Veterinary Science, Qinghai University/Qinghai Provincial Key Laboratory of Adaptive Management on Alpine Grassland/Key Laboratory of Alpine Grassland Ecosystem in the Three-River-Source, Ministry of Education, Xining, Qinghai Province 810016, China)

Abstract: To elucidate the mechanism by which grazing intensity affects ecosystem multifunctionality (EMF) in alpine grasslands. In this study, the alpine grassland of Qinghai Lake was selected as the study area. Four treatments were set up, including grazing prohibition, light grazing, moderate grazing and heavy grazing. The effects of grazing intensity on plant functional traits, soil factors and ecosystem multifunctionality (EMF) were analyzed. The results showed that grazing intensity significantly changed plant community traits ($P < 0.05$). As grazing intensity increased, community-weighted height and leaf area decreased, while leaf nitrogen and phosphorus contents increased. Aboveground and belowground biomass significantly declined under heavy grazing ($P < 0.05$). The soil exhibited a decoupling character of nitrogen and phosphorus, with nitrate-nitrogen and ammonium-nitrogen decreasing while total phosphorus and available phosphorus accumulated. Moderate grazing had the most pronounced effects on soil moisture and pH ($P < 0.05$). The functional dispersion index increased with grazing intensity, and EMF peaked under moderate grazing. The structural equation model

收稿日期: 2026-01-08; 修回日期: 2026-04-08

基金项目: 青海大学研究生导师创新团队项目(qddt-2508)资助

作者简介: 南彦斌(1997-), 男, 汉族, 甘肃会宁人, 博士研究生, 主要从事放牧生态学方向研究, E-mail: 3028356591@qq.com; *通信作者
Author for correspondence, E-mail: qmdong@qhu.edu.cn

showed that grazing indirectly affected ecosystem multifunctionality (EMF) by regulating plant traits, functional dispersion index, and soil quality index (SQI), with soil quality being the key driving factor. This study elucidated the intrinsic mechanism by which grazing intensities influences EMF through the coordination of plant functional strategies and soil nutrient patterns, providing a theoretical basis for the scientific management of alpine grasslands around Qinghai Lake.

Key words: Grazing intensity, Plant functional traits, Soil factors, Functional diversity, Ecosystem multifunctionality

草地生态系统是全球最大的陆地生态系统,约占地球陆地面积的40%,在全球物质循环、能量流动、生态系统服务、产品供应、气候调节和水资源保护等方面扮演着不可替代的角色^[1-3]。然而,在全球气候变化和人类活动加剧的背景下,全球约49%的草原已出现不同程度的退化^[4-5]。青藏高原是全球最高、最大的高寒草地分布区,兼具“世界屋脊”和“亚洲水塔”的生态功能,支撑着500万牧民的生计,70%区域被高寒草地、草甸覆盖^[6]。然而,过去几十年由于过度放牧、过度开发和气候变化等干扰,青藏高原高寒草地出现了不同程度的退化^[6-7],导致高寒草原生物多样性降低、土壤质量下降,严重影响了高寒草原生态系统的安全与健康,也降低了高寒草原的生态和生产潜力^[8]。在此背景下,识别放牧如何对青藏高原高寒草地生态系统进行调控对于高寒草地的适应性管理至关重要,是有效缓解草地生态系统退化的关键。

放牧通过家畜的采食、践踏与排泄活动,塑造植物的功能性状,并成为群落构建与稳定性的决定性驱动因素^[9-11]。植物功能性状常被用于表征植物的资源利用策略,即保守型和获取型策略^[12]。研究发现,植物功能性状揭示了生态系统的功能,而放牧则通过改变植物功能性状,影响植物群落的功能组成^[13-14]。例如,植物地上功能性状对放牧的响应表明,长期过度放牧会导致群落优势种呈现避牧策略,这些策略与矮化株高、缩小叶面积和降低比叶面积等性状相关。此外,植物也可表现出耐牧策略,其特征为低矮株型配合较大叶面积与较高比叶面积^[14-15]。土壤是草地生态系统的基础,其性质的变化直接影响草地生态系统^[16]。研究表明,放牧通过减少植被与凋落物覆盖,加剧土壤暴露,从而加速活性磷向稳定形态转化,并改变土壤异质性以破坏养分分配,最终对植物功能性状产生负面影响^[17-18]。这种由放牧驱动的植被-土壤系统的耦合效应,并非简单的线性叠加,而是通过正负反馈循环,显著改变生态系统的能量流动与物质循环过程^[19]。例如,植物为适应放牧而调整性状(如矮化),会减少凋落物输入,进而削弱土壤有机质的来

源^[20];退化的土壤又反过来限制植物恢复高大株型的能力,形成一种生态系统的退化陷阱。因此,理解放牧压力下植物功能性状与土壤理化性质的协同变化,是揭示草地生态系统响应路径的关键,也为制定基于性状的适应性放牧管理策略提供了理论依据。

草地生态系统需要同时维持生产力、养分循环、水源涵养、碳固持等多种生态功能,这种同时提供多种生态系统功能的能力,即为生态系统多功能性(Ecosystem multifunctionality, EMF)^[21]。研究证实,高寒草地的生态系统多功能性受放牧方式的显著影响,其调控路径主要依赖于土壤理化性质与植物功能性状的共同作用^[13]。同时也证实,放牧显著降低植物多样性、单一生态系统功能及生态系统多功能性,且多功能性与植物多样性呈正相关^[22]。然而,传统研究多聚焦于单一生态系统功能或单一维度驱动因子,而从植物功能性状、土壤因子和功能多样性等多维度系统揭示放牧对生态系统多功能性影响机制的研究仍显不足^[23]。鉴于此,本研究以环青海湖高寒草地为研究对象,通过探究群落加权性状、土壤理化性质、功能多样性及生态系统多功能性对放牧强度的响应,揭示放牧强度对功能多样性、土壤健康指数和生态系统多功能性的作用机制,为环青海湖地区高寒草地制定科学合理的管理政策提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究样地位于青海湖流域的海北州海晏县西海镇(36°92'N, 100°93'E, 海拔3000~3100 m),属高寒草地,为典型高原大陆性气候,全年无明显四季,仅分冷、暖两季:冷季寒冷干燥、漫长,暖季凉爽湿润、短暂,无绝对无霜期。年均温约1.5℃,年降水量约400 mm,年日照时数2580~2750 h。牧草生长期短,5—6月初返青,7—8月底为生长盛期,9—10月进入枯黄期。土壤类型为高山草甸土,土壤质地为砂壤土,植被以紫花针茅(*Stipa purpurea*)、赖

草(*Leymus secalinus*)、矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、干生藁草(*Carex aridula*)、斜茎黄芪(*Astragalus laxmannii*)、白花棘豆(*Oxytropis coerulea f. albi-flora*)和星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)等为主^[24-25]。

1.2 试验设计

本研究依托“青海省高寒草地-家畜系统适应性管理技术平台”,自2018年起,采用随机区组设计试验,设4个放牧强度处理:围栏禁牧(No grazing, NG)、轻度放牧(Light grazing, LG)、中度放牧(Moderate grazing, MG)和重度放牧(Heavy grazing, HG),每个处理3个重复,共12个放牧小区,每个放牧小区均通过1.2 m高的铁丝网隔开。随放牧强度增加的小区面积依次为0.05, 0.66, 0.510.39 hm²。放牧家畜为青藏高原特有藏羊,选用体重(30±2)kg且体况一致的1岁公羊。全部处理下,每个小区放2只藏羊,放牧强度由小区的面积决定。每年6月初至10月中旬为放牧期,每月连续放牧10天,非试验期羊群转移至邻近草地。整个试验期间家畜仅饮水,不进行补饲^[25]。

1.3 植物和土壤样品的采集和测定

2025年8月进行植被与土壤样品采集。在每个试验样地内随机设置3个50 cm×50 cm的样方。记录每个样方内的物种组成、盖度(针刺法)、高度(直尺测量)、地上生物量(刈割后烘干称重)和地下生物量(使用直径7 cm根钻分别采集0~10 cm、10~20 cm和20~30 cm土层样品,冲洗后烘干称重)。测定6个优势物种紫花针茅、赖草、矮生嵩草、干生藁草、斜茎黄芪和星毛委陵菜的功能性状。功能性状包括株高(High, H)、叶厚(leaf thickness, LT)、叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC)、叶面积(Leaf area, LA)、比叶面积(Specific leaf area, SLA)、叶磷含量(Leaf phosphorus content, LP)和叶氮含量(Leaf nitrogen content, LN)等7个指标。叶面积用LI-3000C叶面积仪(LI-COR, Lincoln, USA)测量,叶厚用高精度电子螺旋测微仪测量。叶氮含量用元素分析仪测定,测定叶磷含量用酸熔-钼锑抗比色法^[2,13]。样品60℃烘干至恒重后称重,进行比叶面积和叶干物质含量的计算。比叶面积为叶面积与叶干重之比;叶干物质含量为叶干重与叶鲜重之比。

从各样方中分别采集土壤样品用于全碳(TC)、全氮(TN)、全磷(TP)、速效磷(AP)、氨态氮(NH₄⁺)、硝态氮(NO₃⁻)、土壤容重(BD)、土壤湿度(SM)和pH的测定。使用100 cm³不锈钢环刀采集0~10 cm原状土,经105℃烘干至恒重,测定土壤容重(BD)与土壤湿度(SM)。土壤湿度通过烘干法测定;土壤容重通过环刀法测定;土壤氨态氮与硝态氮采用连续流动分析仪测定;土壤全磷和速效磷含量分别用酸熔-钼锑抗比色法和碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法测定;土壤全碳和全氮通过元素分析仪测定;土壤pH值通过pH计测定^[25]。

1.4 数据计算和统计分析

1.4.1 群落加权性状和功能多样性量化 选取群落加权平均值(Community weighted mean, CWM)作为群落水平功能性状组成的量化指标。使用R v. 4.0.2中的‘FD’包进行计算^[13]。

$$CWM = \sum P_i \times \text{trait}_i$$

式中, P_i 为群落中物种*i*的相对重要值,trait_{*i*}为物种*i*的性状值,CWM表示所测物种*i*的功能性状的群落加权平均值。

为评估功能多样性,选取群落功能分散指数(Functional dispersion, FDis),使用R v. 4.0.2中的‘FD’包进行计算。公式:

$$FDis = \sum (P_i Z_i) / \sum P_i$$

式中, P_i 为物种*i*的相对重要值, Z_i 为物种*i*到加权质心的距离, $FDis$ 表示物种个体到群落中由所有物种组成空间中心点的平均距离。

1.4.2 土壤质量指数量化 土壤质量指数(Soil quality index, SQI)是评估土壤健康和质量的指标,通过量化土壤的各种特征和性质来评价其对生态系统功能的影响^[13]。公式:

$$SQI = \sum_i^n (W_i SI_i)$$

式中,SQI为土壤质量指数, n 为土壤理化参数数量, W_i 为第*i*个属性的权重(基于土壤理化性质主成分分析的载荷确定), SI_i 为第*i*个属性的标准化Z分数。

1.4.3 生态系统多功能性量化 本研究选取18个关键生态指标(9个植被和9个土壤指标)表征生态系统多功能性,采用均值法计算生态系统多功能性^[26-27]。公式:

$$EMF = (\sum_j^F Z_{ij}) / F$$

式中,EMF为生态系统多功能性指数, Z_{ij} 为处

理 i 下生态系统参数 j 的 Z 分数, j 为生态系统参数, F 为测定的生态系统参数数量。

1.4.4 统计分析 利用Excel 2021进行数据整理,SPSS 20.0与R 4.0.2开展统计分析与可视化。首先,通过Rstudio软件shapiro.test函数验证数据正态性,采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)分析不同放牧强度下群落加权性状、土壤理化性质、功能多样性和生态系统多功能性差异。其次,在Rstudio软件中分析植被与土壤之间的相关性。最后,在performance包构建贝叶斯结构方程模型,解析不同放牧强度、植物功能性状、土壤因子、功能多样性与土壤健康指数对生态系统多功能性的直接与间接效应。所有连续数值型变量均进行中心化与标准化处理(均值为0,标准差为1)。采用哈密顿蒙特卡罗洛(HMC)抽样方法探索模型后验分布,设置4条马尔可夫链,每条链抽取2000个后验样本。通过Gelman-Rubin统计量($R\text{-hat}$) <1.01 确认模型达到良好收敛。利用1000次后验抽样进行后验预测图形检验,评估模型拟合优度^[28]。

2 结果与分析

2.1 不同放牧强度对植被的影响

与围栏禁牧相比,放牧显著改变了植物群落的功能性态格局及生物量分配策略($P<0.05$,图1)。具体而言,放牧强度的增加驱动群落结构趋于矮化,群落加权株高显著降低($P<0.05$,图1a)。叶片性状方面,群落加权平均叶面积随放牧加剧而下降,轻度和重度放牧下显著下降($P<0.05$,图1b);群落加权平均比叶面积呈先降后升趋势,于中度放牧处理显著增加且达到峰值($P<0.05$,图1c);群落加权平均叶厚则随放牧强度增加持续增加,于中度放牧处理显著增厚且达到峰值($P<0.05$,图1d);群落加权平均叶干物质含量在重度放牧下显著降低($P<0.05$,图1e)。此外,放牧促进了叶片养分积累,群落加权叶氮和叶磷含量随放牧增强而增加,重度放牧处理下达到峰值(图1f-g)。在生物量分配上,地上生物量在轻度和中度放牧处理下呈增加趋势但变化不显著,在重度放牧时显著下降($P<0.05$,图1h);同样地下生物量在重度放牧时也显著下降($P<0.05$,图1i)。

2.2 不同放牧强度对土壤理化性质的影响

与围栏禁牧相比,放牧活动对土壤理化性质产

生了不同程度的影响,体现了放牧强度与土壤响应之间的非线性关系。整体来看,土壤湿度呈现下降趋势,中度放牧导致湿度显著降低($P<0.05$,图2a)。土壤硝态氮随放牧强度增加而显著降低($P<0.05$),各处理间差异明显(图2b)。氨态氮在中度和重度放牧下显著减少($P<0.05$),尤以中度放牧处理为最低(图2c)。全磷含量整体呈上升趋势,轻度放牧下显著增加($P<0.05$,图2d)。速效磷随放牧加剧呈上升趋势,中度放牧时显著上升并达到峰值($P<0.05$,图2e)。土壤pH在中度放牧条件下显著升高($P<0.05$,图2f)。值得注意的是,土壤容重、全碳与全氮在各处理间均未表现出显著变化(图2g-i)。

2.3 植被与土壤的相关性分析

植物功能性状、地上和地下生物量与土壤性质的相关性分析表明(图2),土壤湿度与群落加权比叶面积、叶厚和叶干物质含量呈显著负相关($P<0.05$)。土壤硝态氮与群落加权叶面积呈显著正相关($P<0.05$),而与地上生物量呈显著负相关($P<0.05$)。土壤氨态氮与群落加权比叶面积、叶厚和叶磷呈极显著负相关($P<0.01$)。土壤速效磷与群落加权比叶面积、叶厚和呈极显著正相关($P<0.001$)与叶磷显著正相关($P<0.05$)。土壤pH值则与群落加权干物质含量极显著正相关($P<0.01$),而与地上生物量和地下生物量均呈显著正相关($P<0.05$)。

2.4 不同放牧强度对功能分散指数、土壤质量指数及生态系统多功能性的影响

放牧强度对生态系统功能格局与系统稳定的深层调控具有重要作用(图4),与围栏禁牧相比功能分散指数随放牧强度增强而显著上升($P<0.05$),在重度放牧处理下达到峰值(图4a)。土壤质量指数在各处理间未表现出显著变化,但整体呈下降趋势(图4b)。生态系统多功能性则在中等放牧强度下显著增强并达到最高水平($P<0.05$),而在轻度与重度放牧下均显著降低($P<0.05$,图4c)。

2.5 放牧对生态系统多功能性的影响机制

基于贝叶斯结构方程模型分析,放牧通过影响植物功能性状、土壤因子、植物功能多样性(FDis)和土壤健康指数(SQI),间接驱动生态系统多功能性(EMF)(图5)。具体而言,放牧显著负向影响植物特征,并进而负向驱动FDis,但放牧对FDis的直

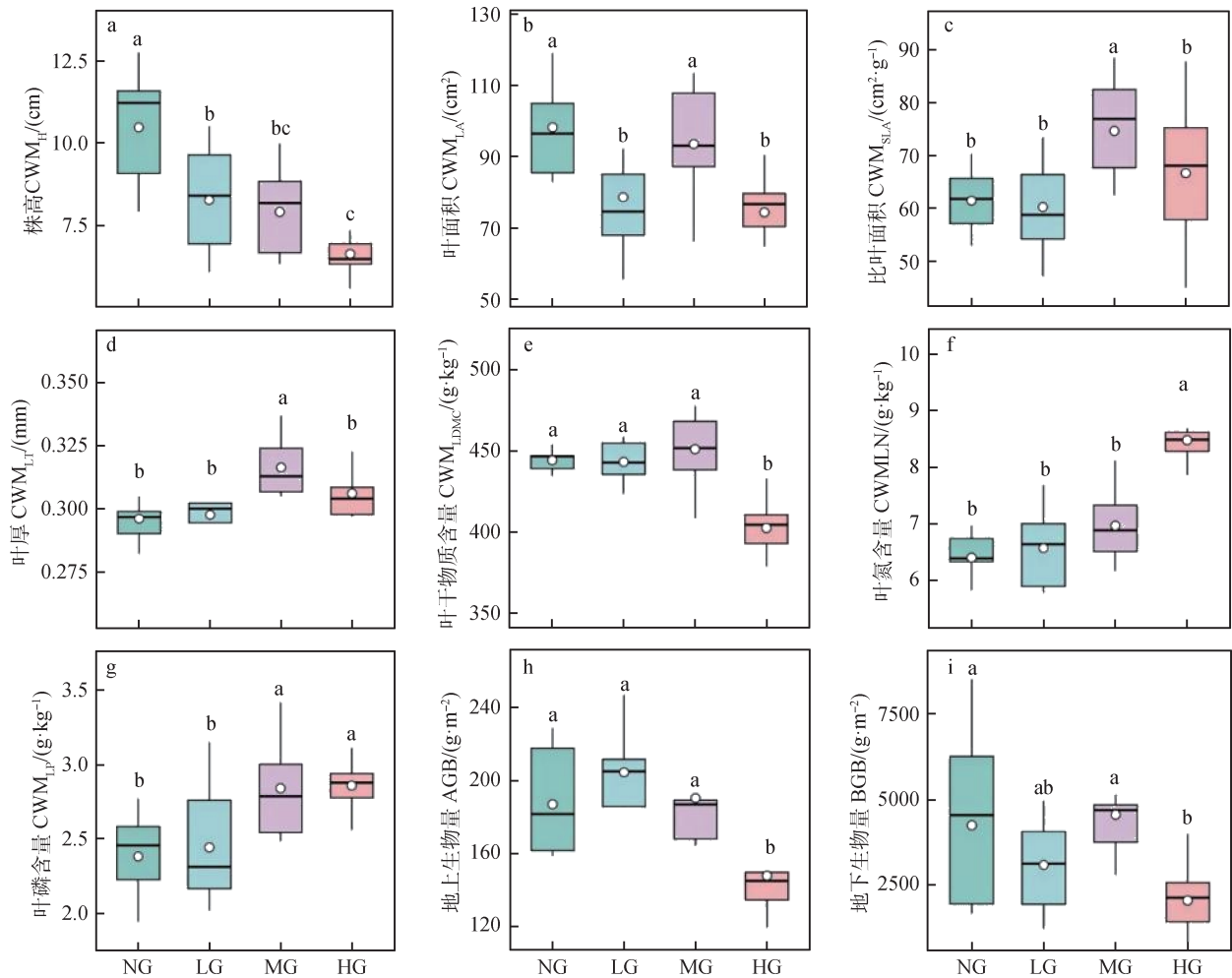


图1 不同放牧强度对植物群落加权平均性状及地上/地下生物量的影响

Fig. 1 Effects of different grazing intensities on community-weighted mean traits of plant communities and aboveground and belowground biomass

注:NG表示围栏禁牧;LG表示轻度放牧;MG表示中度放牧;HG表示重度放牧。箱内黑线代表中位数;箱体上下限分别表示第25百分位数和第75百分位数;须线的长度反映了数据在中间50%值之外的离散程度。不同小写字母表示不同放牧处理的差异显著($P < 0.05$),下同

Note: NG denotes no grazin; LG denotes light grazing; MG denotes moderate grazing; HG denotes heavy grazing. The black line inside the box represents the median; the upper and lower limits of the box indicate the 25th and 75th percentiles, respectively; the length of the whiskers reflects the degree of data dispersion outside the middle 50% values. Significant differences were observed among the various grazing treatments indicated by different lowercase letters ($P < 0.05$), the same applies below

接正向效应最强,成为FDis的核心正向驱动因子。放牧对SQI具有显著负向影响,而土壤因子则显著正向驱动SQI。EMF主要受SQI显著正向影响,模型解释力为47.3%。放牧对EMF的直接效应不显著,主要通过影响植物特征、FDis与SQI间接调控生态系统功能。

3 讨论

3.1 植物功能性状与生物量对放牧强度的响应

放牧通过选择性采食、践踏及排泄物输入影响

草地生态系统^[29]。本研究结果显示,放牧强度显著改变了植物群落的功能性状与生物量($P < 0.05$),这与Feng等^[13]和Zhu等^[30]在高寒草甸及荒漠草原的研究结论相吻合,进一步证实了放牧驱动的性状-生物量协同变化在多种草地类型中的普遍性。株高与叶面积随放牧加剧而降低的趋势,印证了Zhou等^[31]的结论,这种个体小型化通过增加采食难度减少单次采食量,是植物逃避放牧干扰的重要策略。比叶面积作为关键形态指标,反映叶片的光合资源获取策略,并直接关联光合等内在生理过程^[32-33]。本试验结果表明,放牧在中度放牧处理下显著增加

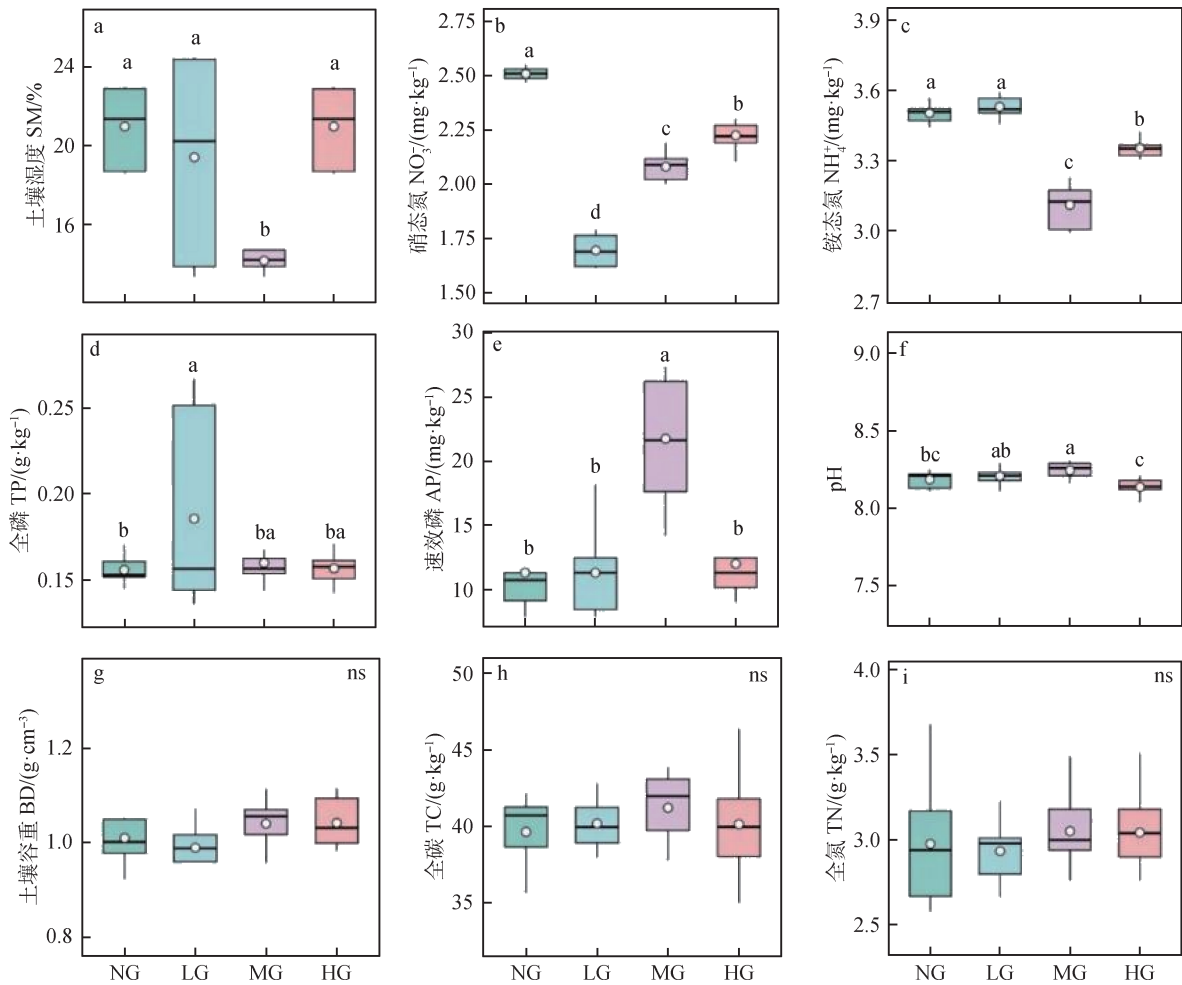


图 2 不同放牧强度对土壤理化性质的影响

Fig. 2 Effects of different grazing intensities on soil physicochemical properties

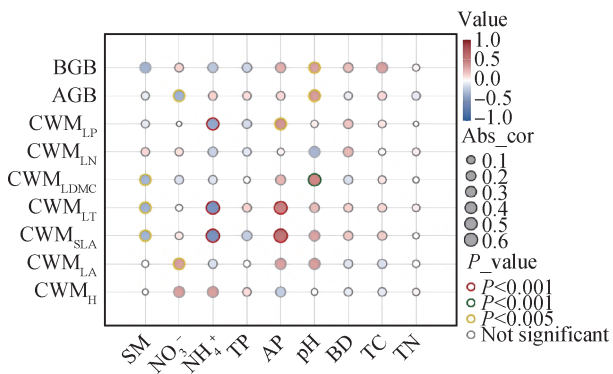


图 3 植物功能性状、地上和地下生物量与土壤理化性质的相关性分析

Fig. 3 Correlation analysis between plant functional traits, aboveground and belowground biomass, and soil physicochemical properties

了群落加权平均比叶面积,表明植物获取光合资源的能力增加,以此提高其耐牧性^[32]。不同于 Jiang 等^[34]关于放牧增加叶干物质含量的结论,本研究推测极端干扰促使植物策略从保守型(物理防御、组

织持久)转向获取型(快速生长、高代谢活性),从而解释了这一差异。本研究发现,随放牧强度增加,叶氮、叶磷含量升高并于重度放牧时达峰值,反映群落通过获取型策略提升光合与生长来补偿采食损失^[35];然而地上与地下生物量在重度放牧下显著降低,中度放牧则地下生物量最大,这与邓彤彤等^[36-37]研究结果一致。因此,高强度放牧直接导致植物地上部分器官萎缩,光合作用受到抑制,从而减少了向地下部分分配的光合同化物^[38]。

3.2 土壤理化性质对放牧强度的响应

放牧重构了土壤养分格局,表现为氮磷解耦:氨态氮、硝态氮普遍降低,而全磷与速效磷显著积累^[39],原因是氮更易通过挥发与反硝化损失,磷则因粪便集中返还而相对富集^[40-41]。与此同时,全碳、全氮随放牧强度增加,可能源于牲畜排泄物的有机质输入^[42]。此外,中度放牧下 pH 值升高,推测与踩踏及粪尿归还对养分的提升作用有关^[25]。本研究

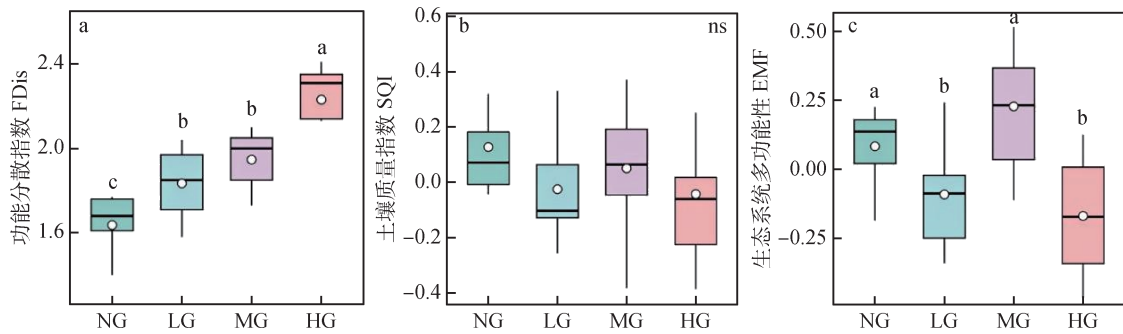


图4 不同放牧强度对功能分散指数、土壤质量指数和生态系统多功能性的影响

Fig. 4 Effects of grazing intensity on functional dispersion, soil quality index and ecosystem multifunctionality index

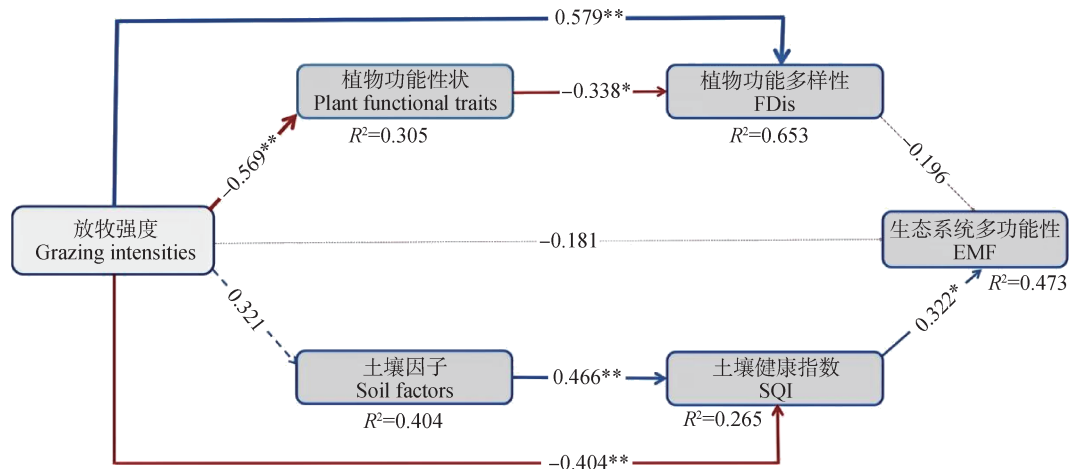


图5 放牧调控高寒草地生态系统多功能性的结构方程模型图

Fig. 5 Structural equation model of grazing regulation on the multifunctionality of the alpine grassland ecosystem

注:实线表示显著相关;虚线表示不显著相关;蓝色线条代表正相关,其95%可信区间(CrIs)大于零;红色线条代表负相关,其95% CrIs 小于零;线条粗细代表相关性的强弱。*代表 $P<0.05$; **代表 $P<0.01$

Note: Solid lines indicate significant correlation; dashed lines indicate non-significant correlation; blue lines represent positive correlation with 95% confidence intervals (CrIs) greater than zero; red lines represent negative correlation with 95% CrIs less than zero; line thickness indicates the strength of the correlation. * indicates $P<0.05$; ** indicates $P<0.01$

识别出土壤湿度、硝态氮、氨态氮、速效磷和pH是影响高寒草地优势植物功能性状与生物量的主要因子。其中,土壤湿度与氨态氮均与群落加权比叶面积、叶厚、叶干物质含量及叶磷含量呈显著负相关,这与Feng等^[13]的研究一致。这一关系印证了植物通过减小比叶面积、增厚叶片和提高叶干物质含量以增强资源利用效率的适应策略^[43]。土壤硝态氮对叶面积的促进与对地上生物量的抑制,该发现与马腾飞等^[44]的研究结果相反。推测氮素供应可能改变光合产物分配模式。而土壤pH值对生物量的显著正效应,则证实微碱性土壤更利于植物生长与物质累积。春风等^[45]的研究结果表明放牧降低了功能分散度指数,该结果与我们的研究发现相反。我们推测这可能与放牧干扰打破优势种竞争、增强了物种间生态位互补有关^[46]。然而,土壤质量

指数整体呈下降趋势,虽未达显著水平,但已预示过度放牧将破坏土壤结构与养分循环的潜在风险。

3.3 生态系统多功能性对放牧强度的响应机制

本研究中,生态系统多功能性在中等放牧强度下最高,说明适度放牧通过维持植被与土壤的平衡,促进了生态系统功能的协同优化^[47]。本研究的贝叶斯结构方程模型揭示了放牧影响生态系统多功能性(EMF)的间接驱动路径(图5),放牧对EMF的直接效应不显著,而是通过调控植物功能性状、功能多样性(FDis)及土壤健康指数(SQI)间接发挥作用,模型解释力为47.3%。这一发现表明,放牧干扰对生态系统功能的影响具有级联性和间接性,其效应需通过植被与土壤的协同响应得以传递。值得注意的是,放牧对FDis呈现出双重调控路径:

一方面通过负向影响植物性状间接抑制FDis;另一方面对FDis的直接正向效应最为显著,成为其核心正向驱动因子。这说明放牧可能通过打破优势种垄断、促进生态位分化,在一定程度上提升功能多样性^[46]。然而,FDis的提升并未有效转化为对EMF的正向贡献,可能因物种间功能互补不足,或其效应被土壤质量的下降所抵消。放牧对SQI具有显著负向影响,而SQI对EMF的正向效应极为显著,凸显了土壤健康在维持生态系统多功能性中的核心地位^[13]。这与江康威等^[48]的研究结果存在差异,可能源于研究区背景条件或放牧强度的不同。综上,适度放牧通过调控植被功能性状与多样性,并维护土壤健康,间接协同提升了生态系统多功能性。未来管理需注重保护土壤质量,以维持生态系统多功能性的稳定发挥。

4 结论

本研究通过分析不同放牧强度对高寒草地植被性状、土壤性质及生态系统多功能性的影响,揭示了放牧驱动生态系统变化的间接路径。主要结论如下:植物性状与生物量随放牧梯度重塑。放牧驱动群落矮小化、小叶化,植物策略由保守转为获取型。重度放牧显著降低地上/地下生物量,中度放牧则利于地下生物量积累。土壤养分呈现氮磷解耦响应。随放牧加剧,氮素普遍流失,磷素相对富集;土壤湿度降低,pH中度升高,土壤质量指数整体呈下降趋势,预示过度放牧存在潜在风险。中度放牧维持最高多功能性。贝叶斯模型显示,放牧通过调控植物性状、FDis及SQI间接驱动多功能性,其中SQI是核心驱动因子。放牧虽提升功能多样性,但未直接促进功能提升,强调土壤健康在生态系统管理中的关键地位。

参考文献

- [1] YAN L, KONG L, WANG L, et al. Grass-livestock balance under the joint influences of climate change, human activities and ecological protection on Tibetan Plateau [J]. *Ecological Indicators*, 2024, 162: 112040
- [2] LIU Y Z, LI C D, ZHAO X Q, et al. Fungal diversity shapes ecosystem multifunctionality in alpine grasslands under different herbivore assemblages: A case study from the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Catena*, 2025, 256: 109109
- [3] 闫钟清, 齐玉春, 董云社, 等. 草地生态系统氮循环关键过程对全球变化及人类活动的响应与机制 [J]. *草业学报*, 2014, 23

(6): 279-292

- YAN Z Q, QI Y C, DONG Y S, et al. Nitrogen cycling in grassland ecosystems in response to climate change and human activities [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23(6): 279-292
- [4] GAO X X, ZHANG D Y, PENG Y F, et al. Grassland degradation alters plant and soil biodiversity-multifunctionality relationships [J]. *Nature Plants*, 2025, 11(12): 1-11
- [5] BARDGETTA R D, BULLOCK J M, SANDRA L, et al. Combatting global grassland degradation [J]. *Nature Reviews Earth Environment*, 2021, 2(10): 720-735
- [6] ZHU Q, CHEN H, PENG C H, et al. An early warning signal for grassland degradation on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Nature Communications*, 2023, 14(1): 6406-6406
- [7] YAO W, WANG X, WANG X, et al. Grazing on the Tibetan plateau currently exceeds the safe boundary of its ecosystem services [J]. *Journal of Environmental Management*, 2025, 373: 123761
- [8] WANG Z, ZHANG J H, LI Z Y, et al. Single grazing is more detrimental to grasslands than mixed grazing: evidence from the response of functional traits of dominant plants to grazing systems [J]. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2021, 9: 682289
- [9] VEEN F G, VRIES D S, BAKKER S E, et al. Grazing-induced changes in plant-soil feedback alter plant biomass allocation [J]. *Oikos*, 2014, 123(7): 800-806
- [10] ZHONG Z W, WANG D L, ZHU H, et al. Positive interactions between large herbivores and grasshoppers, and their consequences for grassland plant diversity [J]. *Ecology*, 2014, 95(4): 1055-1064
- [11] LIU Y Z, ZHAO X Q, YANG X X, et al. Yak and Tibetan sheep mixed grazing enhances plant functional diversity in alpine grassland [J]. *Journal of Integrative Agriculture*, 2024, 24(3): 936-948
- [12] WEI B, ZHANG D Y, WANG G Q, et al. Experimental warming altered plant functional traits and their coordination in a permafrost ecosystem [J]. *The New Phytologist*, 2023, 240(5): 1802-1816
- [13] FENG B, LIU Y Z, LIU W T, et al. Soil physicochemical properties and plant functional traits regulate ecosystem multifunctionality of alpine grassland under different livestock grazing assemblages [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2024, 366: 108947
- [14] WANG C N, LI X, LU X M, et al. Intraspecific trait variation governs grazing-induced shifts in plant community above- and below-ground functional trait composition [J]. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 2023, 346: 108357
- [15] STREIT H, MENEZES L S, PILLAR V D, et al. Intraspecific trait variation of grassland species in response to grazing depends on resource acquisition strategy [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2022, 33(3): 1010-1019
- [16] FANG Y, LI J X, CHEN C C, et al. The Impact of Different Grazing Intensity on Topsoil Physical and Chemical Properties in Xilamuren Grassland [J]. *Applied Mechanics and Materials*,

- 2013, 2301(295-298):2090-2096
- [17] 姜海鑫,周瑶,胡科,等. 不同放牧时间对荒漠草原土壤颗粒组成及分形维数的影响[J]. 草业学报,2024,33(6):17-28
JIANG H X, ZHOU Y, HU K, et al. Effects of different grazing times on soil particle composition and fractal dimension in the desert steppe[J]. Acta Prataculturae Sinica, 2024, 33(6): 17-28
- [18] SUN Q, JIA R, TIAN J, et al. Interplay of grazing intensity and topography on soil phosphorus dynamics in semiarid grasslands[J]. Catena, 2025, 255: 109072
- [19] IQBAL M, TIAN Y, ZHANG Y, et al. Grazing directly drives shifts in species composition with minimal mediation by edaphic properties in a temperate grassland [J/OL]. <https://doi.org/10.1007/s11104-025-08114-x>, 2025-09-10/2026-04-08=2003.995064
- [20] LI Y, GONG J R, ZHANG Z H, et al. Grazing directly or indirectly affect shoot and root litter decomposition in different decomposition stage by changing soil properties[J]. Catena, 2022, 209(P1): 105803
- [21] WUY, DING M, ZHANG H, et al. Thresholds for the relationships between soil trace elements and ecosystem multifunctionality in degraded alpine meadows[J]. Agriculture, Ecosystems and Environment, 2025, 391: 109743
- [22] 雷蕾,张峰,郑佳华,等. 放牧强度对短花针茅荒漠草原生态系统多功能性的影响[J]. 草地学报,2024,32(1):275-283
LEI L, ZHANG F, ZHENG J H, et al. Effects of grazing intensities on ecosystem multifunctionality in a *Stipa breviflora* desert steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(1): 275-283
- [23] LAVOREL S, STORKEY J, BARDGETT D R, et al. A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services[J]. Journal of Vegetation Science, 2013, 24(5): 942-948
- [24] 冯斌,杨晓霞,刘文亭,等. 高寒草地牧草生长季放牧强度对藏系绵羊体增重的影响[J]. 草业科学,2024,41(5):1232-1240
FENG B, YANG X X, LIU W T, et al. Effect of different grazing intensities during the different stages of alpine grassland growth on the body weight gain of Tibetan sheep[J]. Pratacultural Science, 2024, 41(5): 1232-1240
- [25] 孙彩彩,安海涛,董全民,等. 放牧强度对环青海湖地区高寒草地土壤理化性质及土壤粒径分形特征的影响[J]. 中国草地学报,2024,46(8):88-96
SUN C C, AN H T, DONG Q M, et al. Effects of grazing intensity on soil physicochemical properties and soil particle size fractal characteristics of alpine grassland in the qinghai lake area [J]. Chinese Journal of Grassland, 2024, 46(8): 88-96
- [26] ENRIQUE V, MAESTRE F T, YOANN B L, et al. Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in *Mediterranean drylands* [J]. The New phytologist, 2015, 206(2): 660-671
- [27] MAESTRE T F, CASTILLO-MONROY P A, BOWKER A M, et al. Species richness effects on ecosystem multifunctionality depend on evenness, composition and spatial pattern[J]. Journal of Ecology, 2012, 100(2): 317-330
- [28] LEI Y, BAGCHI R, LIU J, et al. Insect herbivores and soil fertility drive variation in density dependent seedling dynamics across a fragmented landscape [J]. Journal of Ecology, 2025, 113(9): 2613-2624
- [29] ZHAO T, BISSELING T, YANG Y, et al. Soil carbon mineralization decreased in desert steppe by light grazing but not fencing management[J]. Catena, 2024, 245: 108321
- [30] ZHU A, WU Q, Han G, et al. Aboveground biomass and importance value of constructive species in desert steppe are co-regulated by grazing intensity and climate[J]. Ecology and Evolution, 2025, 15(10): e72243
- [31] ZHOU Y, MA H B, LU Q, et al. Different responses of leaf and root economics spectrum to grazing time at the community level in desert steppe, China [J]. The Science of the Total Environment, 2023, 909: 168547
- [32] 张琦,郭琛文,姚蒙蒙,等. 放牧强度对半干旱草地优势植物赖草功能性状的影响[J]. 草地学报,2022,30(8):2108-2117
ZHANG Q, GUO C W, YAO M M, et al. Effects of grazing intensities on functional traits of the dominant plant *Leymus secalinus* in semi-arid grassland [J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(8): 2108-2117
- [33] 胡梦瑶,张林,罗天祥,等. 西藏紫花针茅叶功能性状沿降水梯度的变化[J]. 植物生态学报,2012,36(2):136-143
HU M Y, ZHANG L, LUO T X, et al. Variations in leaf functional traits of *Stipa purpurea* along a rainfall gradient in Xizang, China[J]. Acta Botanica Sinica, 2012, 36(2): 136-143
- [34] JINAG S, ZHANG J H, TANG Y W, et al. Plant functional traits and biodiversity can reveal the response of ecosystem functions to grazing [J]. The Science of the Total Environment, 2023, 899: 165636
- [35] CHEN J, LI Y, XU H, et al. Plant functional traits define microbial response to nutrient availability in tropical rainforest soil [J]. Global Change Biology, 2025, 31(8): e70457
- [36] 邓彤彤,李长斌,李希来,等. 不同放牧强度对青藏高原高寒草甸物种多样性和生物量的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2025, 60(6): 246-254
DENG T T, LI C B, LI X L, et al. Effects of different grazing intensities on species diversity and biomass of alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Journal of Gansu Agricultural University, 2025, 60(6): 246-254
- [37] 武帅楷,郝杰,刁华杰,等. 晋北农牧交错带草地生物量对短期放牧强度的响应[J]. 草地学报,2023,31(8):2446-2454
WU S K, HAO J, DIAO H J, et al. Response of grassland biomass to short-term grazing intensities in the agro-pastoral ecotone in northern Shanxi[J]. Acta Agrestia Sinica, 2023, 31(8): 2446-2454
- [38] 刘丝雨,李晓兵,李梦圆,等. 内蒙古典型草原植被和土壤特性对放牧强度的响应[J]. 中国草地学报,2021,43(9):23-31
LIU S Y, LI X B, LI M Y, et al. The response of vegetation and soil properties to grazing intensity in typical steppe of Inner Mongolia[J]. Chinese Journal of Grassland, 2021, 43(9): 23-31
- [39] 孙彩彩,安海涛,董全民,等. 青藏高原高寒草地土壤微生物

- 活性对放牧强度的响应[J]. 生态学杂志, 2025, 44(9): 2930-2937
- SUN C C, AN H T, DONG Q M, et al. Response of soil microbial activity in alpine grasslands of the Qinghai-Tibet Plateau to grazing intensity[J]. Chinese Journal of Ecology, 2025, 44(9): 2930-2937
- [40] DEVAULT M, WOOLF D, LEHMANN J. Nutrient recycling potential of excreta for global crop and grassland production[J]. Nature Sustainability, 2024, 8(1): 1-13
- [41] SUN H, YU D, ZHOU J, et al. Large-scale experimental evidence of carbon-mediated N and P co-amplification in proglacial soils[J]. Nature Communications, 2025, 16(1): 7028-7028
- [42] ZHOU J, DING Y, TIAN Y, et al. Exploring grazing intensity effects: nitrogen uptake in grassland species and soil carbon allocation[J]. Plant and Soil, 2024, 504(1): 1-14
- [43] SONG G, WANG J, HAN T, et al. Changes in plant functional traits and their relationships with environmental factors along an urban-rural gradient in Guangzhou, China[J]. Ecological Indicators, 2019, 106: 105558
- [44] 马腾飞, 郝杰, 刁华杰, 等. 晋北农牧交错带草地土壤无机氮含量的季节变化及其对放牧强度的响应[J]. 植物生态学报, 2025, 49(6): 965-974
- MA T F, HAO J, DIAO H J, et al. Seasonal variations of soil inorganic nitrogen contents and their responses to changing grazing intensity in grasslands of an agro-pastoral ecotone in northern Shanxi, China[J]. Acta Botanica Sinica, 2025, 49(6): 965-974
- [45] 春风, 张峰, 吴永胜, 等. 不同放牧强度对短花针茅荒漠草原生物多样性的影响[J]. 草地学报, 2024, 32(3): 848-858
- CHONG F, ZHANG F, WU Y S, et al. Effects of different grazing intensities on biodiversity in the *Stipa breviflora* desert steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(3): 848-858
- [46] SEBASTIEN V, MASON W N, DAVID M. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology[J]. Ecology, 2008, 89(8): 2290-301
- [47] WU J, XI N, YANG G, et al. Soil legacy of grazing shapes current ecosystem multifunctionality in a temperate grassland[J]. Journal of Environmental Management, 2025, 395: 127922
- [48] 江康威, 张青青, 王亚菲, 等. 天山北坡中段草地生态系统多功能性对放牧的响应[J]. 生态学报, 2024, 44(8): 3440-3456
- JIANG K W, ZHANG Q Q, WANG Y F, et al. Response of grassland ecosystem multifunctionality to grazing in the middle part of the northern slope, Tianshan Mountain[J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(8): 3440-3456

(责任编辑 彭露茜)