

放牧对草地土壤氮素循环关键过程的影响与机制研究进展

王芳芳^{1,2} 徐欢^{1,2} 李婷^{1,2} 伍星^{1*}

(¹中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室,北京 100085; ²中国科学院大学,北京 100049)

摘要 放牧是人类管理利用草地生态系统的最主要途径之一。食草动物的采食、践踏、卧息和排泄物归还等干扰不仅会改变草地地上植物群落,也会对土壤养分循环产生显著的影响。随着人类活动的加剧,放牧强度和频率也在逐渐增加,从而对草地土壤氮素循环关键过程产生重要影响。放牧主要通过改变土壤的物理性质、土壤氮库以及微生物的组成和结构,进而影响氮素在土壤中的迁移与转化。适度放牧会促进土壤氮素的矿化过程和硝化过程,加快氮素的周转,有利于植物吸收可利用氮素,而对于反硝化的影响与草地的水热条件和土壤类型等密切相关。目前,关于放牧强度对土壤氮素循环关键过程影响的研究结果不一致,其影响机制尚不明晰,尤其对于不同类型的草原仍存在较大的差异。本研究在大量查阅国内外已有研究结果的基础上,论述了放牧对土壤氮素循环关键过程的影响效应,总结了放牧对土壤氮素循环的影响机制,指出了目前研究过程中存在的不足,并对未来研究中值得重点关注和深入研究的科学问题进行了探讨与展望,为进一步理解放牧对草地土壤氮素循环的影响提供参考。

关键词 放牧; 土壤; 氮循环

Effects and mechanisms of grazing on key processes of soil nitrogen cycling in grassland: A review. WANG Fang-fang^{1,2}, XU Huan^{1,2}, LI Ting^{1,2}, WU Xing^{1*} (¹State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

Abstract: Grazing is one of the most important practices for humans to manage grassland ecosystems. The disturbances of feeding, trampling, resting and excreta returning by herbivores will change plant communities and soil nutrient cycling. With the intensification of human activities, the intensity and frequency of grazing were also increased, which would have important impacts on the key processes of soil nitrogen (N) cycling in grassland. Grazing mainly affects the migration and transformation of N in soils by changing soil physical properties, soil N pool size, as well as the composition and structure of soil microbial community. Generally, moderate grazing could enhance soil N mineralization and nitrification, accelerate soil N turnover, and facilitate plant N use. The effects of grazing on denitrification are closely related to the hydrothermal conditions and soil types. Current results on the effects of grazing intensity on various key processes of soil N cycling remain inconsistent, with underlying mechanism being not clear. Based on extensive review of literature, we summarized the research progresses and the underlying mechanisms of the effects of grazing on key processes of soil N cycling. Some deficiencies in current research were pointed out. Possible key topics in the future study were proposed to provide a reference for further understanding the impacts of grazing on soil N cycling in grasslands.

Key words: grazing; soil; nitrogen cycling.

本文由国家自然科学基金项目(41773070)、中国科学院科技服务网络计划项目(KFJ-STZ-ZDTP-036)和中国科学院青年创新促进会项目(2018056)资助 This work was supported by the Natural Science Foundation of China (41773070), the Science and Technology Service Network Initiative of Chinese Academy of Sciences (KFJ-STZ-ZDTP-036) and the Youth Innovation Promotion Association of the Chinese Academy of Sciences (2018056).

2019-04-01 Received, 2019-08-15 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xingwu@rcees.ac.cn

草地是陆地生态系统的重要组成部分,全球草地总面积约为 35 亿 hm^2 ,占世界陆地总面积的 26%,同时也是对全球气候变化响应最敏感的生态系统之一^[1].草地不仅能够提供净初级物质生产、碳蓄积与碳汇和气候调节等重要的生态系统服务,还对维系生态平衡、地区经济、人文历史具有重要价值^[2-3].放牧是人类管理利用草地生态系统的最主要途径之一,既能通过生产畜牧业产品提供经济价值,同时又能够通过合理地放牧提高草地净初级生产力.然而,随着人类活动的加剧,放牧强度和频率也在逐渐增加,不合理的放牧活动不仅会严重影响到草地生态系统的多样性和稳定性,同时还会改变草地生态系统的结构和功能^[4].氮素作为生态系统初级生产力的限制性营养元素,是植物不可缺少的组分^[5].氮素在草地生态系统中通过氮输入和输出等外循环过程和土壤中氮素的固持、矿化作用、硝化作用、反硝化作用以及淋溶等内循环过程进行迁移转化.氮循环对于全球变化和人类活动有着极强的响应,对温室气体排放、养分循环调控以及草地生态系统生产力的提高起着重要作用^[6].目前,有研究分析了放牧对草地土壤氮素循环关键过程的影响,表明适度放牧会促进土壤有机氮的矿化,提高土壤中可利用氮素的含量^[7],并且由于放牧会间接地促进土壤微生物的活性和代谢,从而加快了土壤氮循环的周转速率^[8].但是也有研究表明,放牧对草地土壤氮素循环没有显著影响^[9],另有研究指出,放牧会抑制草地土壤氮素循环^[10-11].造成以上差异的原因可能是放牧对草地土壤氮素循环关键过程的影响程度在不同放牧强度、草地类型和气候条件下的差异较大.

放牧对草地土壤的直接影响在于动物的踩踏压实会影响到土壤通气、氧化还原状态和土壤持水能力;其次,动物采食牧草会减少植物的地上生物量,改变植物的群落组成,减少植被覆盖率,从而影响草地土壤的能量平衡和物质循环;并且,动物粪便和尿液的归还还会改变土壤有机质和矿质氮的含量^[12-13].因此,目前的研究主要从土壤物理性质、土壤氮库以及微生物群落和活性等 3 个方面探讨了放牧影响草地土壤氮素循环的机制.首先,由于草食动物的踩踏、卧息等活动会增加土壤容重,土壤更容易形成厌氧环境,因此使反硝化作用增强^[14-15].同时,放牧造成土壤团粒结构的破坏会使有机质更容易分解,导致氮素矿化速率加快.其次,由于草食动物对植物地上部分的采食,以及重度放牧会降低进入土壤的凋落物质量,从而会降低土壤氮库^[16].然而也有研究

表明,由于放牧时动物的粪便和尿液为土壤输入了大量氮素,因而会增加土壤氮素储量,从而加快了氮素循环^[12].虽然氮素是草地的限制性营养元素,但是当其超过了植物和微生物所需时,就会造成氮素的淋溶和大气氮的损失,从而加剧硝酸盐淋失引起的环境污染问题和含氮气体过度排放引起的温室气体问题^[5].除此之外,有研究表明,放牧会改变土壤微生物生物量和微生物群落多样性.Xavier 等^[17]发现,放牧草地土壤硝化微生物的活性和氨氧化细菌、氨氧化古菌的丰度显著高于不放牧草地,从而使得硝化作用增强.Zhou 等^[18]通过整合分析发现,放牧使得微生物生物量降低,并且硝化作用和矿化作用显著降低.由此可见,尽管全球范围内已开展了大量关于放牧对草地土壤氮素循环影响的研究,但结果不尽一致,影响机制尚不明晰.并且大多数研究主要关注放牧对土壤氮素含量的影响,而关于放牧对草地土壤氮素循环关键过程影响及其机制的研究仍较为缺乏,亟待开展进一步的研究.因此,本研究在大量查阅国内外已有研究成果的基础上,论述了放牧对草地土壤氮素循环关键过程的影响,分析了不同研究结果产生差异的主要原因,总结了放牧对草地土壤氮素循环的影响机制,不仅对探讨其内在作用机制以及对未来人类活动的响应有重要意义,也为合理开发和持续利用草地资源提供科学依据.

1 放牧对草地土壤氮素固持和氮矿化的影响

1.1 放牧对草地土壤氮素固持的影响

氮素的生物固持,是指微生物在氧化含碳底物获取能量生长的过程中,从土壤环境中吸收 NH_4^+ 、 NO_3^- 和简单的含氮化合物,将其同化为细胞内生物大分子的过程.氮素的生物固持一方面会降低土壤中无机氮的含量,加剧微生物和植物根系竞争无机氮,不利于植物吸收氮素,另一方面有利于降低土壤 NH_3 的挥发、反硝化和 NO_3^- 淋溶造成的氮损失.放牧活动会显著影响土壤氮素的固持,大部分研究表明,放牧强度的增加会显著减弱土壤氮素固持作用^[19-21].闫瑞瑞等^[19]在呼伦贝尔草甸草原进行不同放牧梯度的研究表明,土壤氮素固持潜力随着放牧梯度增加而呈逐渐降低的趋势,轻度放牧有利于土壤碳氮的固持,但是随着放牧强度逐渐增大,重度放牧会使得碳氮固持潜力降低,碳氮流失.生物结皮对于干旱半干旱草原氮素的固持和水分的渗透起着非常重要的作用,Holst 等^[11]在内蒙古典型草原进行的放牧强度试验表明,重度放牧会显著降低生物结

皮中氮素固持的功能,从而降低了氮素的输入,抑制土壤氮素固持过程。李建平等^[22]对放牧草地和封育草地的研究表明,封育后土壤总氮固持量显著增加。Hu 等^[23]对禁牧管理下土壤氮动态的综合分析表明,由于植被的恢复,植物深层土壤根系发育增加,因而能够吸收更多营养成分;其次,豆科固氮植物组成增加,能够固定更多的氮,因此土壤中氮素的含量将增加。然而也有研究表明,短期重度放牧会增加土壤碳氮固存量。刘楠等^[24]对内蒙古荒漠草原进行的放牧强度试验表明,短期重度放牧下土壤碳氮固存量高于中度放牧和轻度放牧。这些研究结果的不一致性可能是由于研究区本身存在气候、土壤理化性质和微生物组成的差异,另一方面可能是由于放牧导致植物和微生物群落发生改变,因而产生不同程度的响应^[25]。

由此可见,放牧活动主要通过改变土壤无机氮来源、水热条件和微生物活性来影响氮素的固持。首先,轻度放牧时动物的采食作用会促进植物根系分泌物产生,为根系微生物提供丰富的有机碳源,促进微生物的生长繁殖,使得氮素的固持增加^[19]。而重度放牧会破坏土壤原本的物理结构和生物结皮,减少植物向地下输送有机质,从而减少氮素的固持。其次,草地氮素固持存在季节性的差异,当处于秋季时,温度适宜且水分充足,并且由于放牧加快了凋落物进入土壤以及根系的周转,易分解碳的输入刺激了微生物的快速生长,使得微生物同化固定更多的无机氮积累生物量^[26]。而在短期重度放牧下,由于动物所摄入的氮素会以粪尿的形式归还到土壤中,为微生物提供了丰富的有机质和可利用氮素,使得氮素固持量增加。重度放牧是否会增加土壤氮素的固持取决于对微生物活性和数量的改变以及底物增加程度的综合影响^[27-28]。

1.2 放牧对草地土壤氮矿化的影响

氮素的矿化作用,是指土壤中的有机氮在微生物的作用下分解为无机氮的过程。由于土壤总氮含量中超过 90%是有机氮,因此矿化作用决定了土壤中可利用氮素的含量。关于放牧对氮矿化速率的影响,大部分研究表明,放牧会促进氮素的矿化,增加土壤中氮素的可利用性,使氮素循环速率加快^[29-31]。但是关于放牧强度大小对于氮矿化速率影响存在一定的争议,一种是适度干扰假说,认为适度放牧即轻度和中度放牧管理下氮矿化速率最高,重度放牧下氮矿化速率会减小^[29];另一种说法认为,氮矿化速率随放牧强度的增大而增大,即重度放牧

下氮矿化速率最高^[30]。赵宁等^[31]对青藏高原高寒草甸草地的研究表明,放牧增加了土壤净氮矿化速率,轻度放牧下氮素矿化速率最高,重度放牧较低;并且结合室内培养试验表明,温度升高会显著增加净氮矿化速率,重度放牧下土壤具有最高的氮矿化温度敏感性,表明在未来增温的趋势下重度放牧可能使得土壤氮以更快的速率矿化,加快土壤氮的流失。这与韩梦琪等^[7]的研究结果一致,放牧增加了短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原的净氮矿化速率,中度放牧处理在各载畜率梯度下具有最高的土壤氮矿化速率,重度放牧的氮矿化速率均低于其他放牧处理。而 Wu 等^[30]对内蒙古半干旱草原的研究表明,重度放牧处理下氮素矿化速率最快,因此使得土壤中硝酸盐含量积累,从而加速草地土壤氮素的流失。然而,也有研究表明,放牧会降低土壤氮矿化速率。Reeder 等^[27]对北科罗拉多矮草草原进行为期 56 年的放牧试验发现,重度放牧会逐渐使得 C4 植物取代 C3 植物成为优势种(超过总生物量的 75%),且放牧草原的土壤净矿化氮与总有机氮的比值显著低于不放牧草原,表明长期放牧不利于土壤有机氮的矿化。这可能是由于不同类型草原的水热条件、土壤理化性质、植被群落和微生物群落等因素的差异,使得氮矿化对放牧活动的响应不同。对于中湿生植物群落占主导的草原,放牧会使多年生植物群落逐渐被一年生植物取代,导致凋落物含量增加和分解速率加快,从而提高了氮循环速率;而对于中生植物群落,由于放牧不会影响多年生植物的优势地位,因此放牧对净氮矿化速率的影响较小^[32]。

放牧主要通过改变土壤有机氮的含量、微生物活性和土壤水热条件来影响氮素的矿化过程。放牧对土壤有机氮输入的影响可分为 3 个层面,即在植物个体水平、对排泄物和凋落物输入以及对植物群落的改变。首先,草食动物的采食作用会影响植物个体的生理活动从而改变进入土壤的有机质含量,包括分配到根系的碳含量和根系分泌物^[33-34]。适度放牧时在动物的刺激下,植物会将同化的碳更多地分配给根系分泌物,能够刺激根际微生物的生长,从而促进矿化作用^[8]。但是,重度放牧时由于动物过度地啃食植物,使得植物的地上生物量大大降低,会减少根系分泌物的产生,因而会降低氮素的矿化。其次,放牧会通过草食动物排泄物的归还和凋落物的分解改变进入土壤的有机氮含量^[35]。一方面,对于土壤肥沃且载畜量高的草地,由于草食动物的粪便和尿液中含有大量未消化的营养物质,为土壤微生物输

入了大量有机质,增加了微生物的生物量和活性,因此促进了氮素的矿化^[36-37]。但是由于动物排泄物只会影响到局部区域的土壤,并且粪便的分解速率比较慢,因此对草地土壤整体的影响存在一定的局限性。并且, Frank等^[38]发现,动物排泄物输入引起土壤可利用碳的增加同样会促进异养微生物对氮素的固持,从而会抑制矿化作用。两者间的平衡决定了放牧是否会促进氮素的净矿化,这也可能是导致不同研究产生差异的原因。另一方面,由于草食动物采食、踩踏、卧息等影响,能够使凋落物更易进入土壤而加速其分解,并且会加速植物根系的周转,从而增加土壤有机氮的含量,使得矿化速率加快^[39]。此外,在长期放牧的影响下,草食动物可能通过改变植物群落从而影响到进入土壤的有机质含量^[35]。禁牧草地由于去除了放牧的干扰作用,使得植物的枯枝落叶更易累积,有利于单一功能群占优势(例如:幼苗喜阴的植物在凋落物的覆盖下更易存活而成为优势种),从而使得其他植物的生长繁殖受到抑制。因此,适度放牧通过去除凋落物有利于草地植物多样性的维持和生产力提高,有利于土壤氮库的增加,从而促进氮素的矿化。长期过度放牧会导致植物群落从适口性好的植物占优势转变为耐牧植物占优势,而耐牧植物通常凋落物的C/N较高,因此不仅减少了进入土壤的凋落物数量,而且增加了难分解凋落物的比例。这使得在长期放牧下,进入土壤的有机质含量降低,从而降低了氮素的矿化^[40]。此外,温度和水分对草地土壤氮矿化也有显著影响,主要表现在季节性的变化上。夏季温度高且水分充足,微生物活性最高,放牧活动会进一步促进微生物的活性,因此氮矿化速率达到一年的最高峰。冬季时温度低,抑制了微生物对氮素的矿化。而在长期放牧下,由于植物群落的适应性使得氮矿化的规律与短期效应存在一定的差异^[32]。

2 放牧对草地土壤硝化和反硝化作用的影响

2.1 放牧对草地土壤硝化作用的影响

硝化作用主要分为2个阶段,第一阶段是微生物将铵态氮氧化为亚硝态氮的氨氧化过程,第二阶段是将亚硝态氮氧化为硝态氮的亚硝酸盐氧化过程。氨氧化过程是硝化作用的第一步,也是限速步骤,主要是由氨氧化细菌和氨氧化古菌完成^[41]。亚硝酸盐氧化过程是由硝化细菌完成。硝化作用在自然环境中广泛发生,是全球氮循环的中心环节,同时也是造成铵态氮肥损失、硝酸盐淋溶和径流导致的

水体污染的重要原因。目前,室内试验主要通过测定硝态氮含量的变化来计算氮素净硝化速率,野外原位试验主要通过封顶埋管培养法和树脂芯培养法来测定一定时间内单位面积土壤氮素的净硝化速率。

大部分研究表明,放牧会促进土壤氮素的硝化作用,但是在不同的放牧强度间存在一定的差异^[39]。Pan等^[42]利用基于DNA的稳定性同位素探针技术发现,轻度放牧会促进硝化作用,而重度放牧会使硝化作用显著降低。然而也有研究表明,重度放牧时硝化速率更高。Roux等^[43]研究表明,放牧会增强硝化作用,且密集放牧下硝化酶的活性比轻度放牧更高。Liu等^[44]发现,放牧会使土壤中可培养的氨氧化细菌丰度增加,且硝化潜势随着放牧强度的增加而升高。周贵尧^[45]利用整合分析研究放牧对氮循环过程的结果表明,轻度放牧对土壤净氮硝化速率影响不明显,而中度和重度放牧显著降低了土壤净氮硝化速率。由于硝化作用会显著地受到土壤氧分压的影响,根系和土壤微生物的呼吸作用会使得氧分压降低,而不同类型的草原其水分条件、土壤类型也会影响到土壤氧分压,这可能是导致以上研究结果出现差异的原因。此外,由于土壤 NO_3^- 含量还会受到植物吸收、反硝化损失和土壤结构的影响,硝化作用并不是影响 NO_3^- 含量的唯一因素,因此根据 NO_3^- 含量的变化反映硝化速率的方法在以后的研究中还需要进一步改进。

放牧使得硝化作用增强的原因主要有以下几点。首先,草食动物摄取的氮素有60%~75%会以排泄物的形式归还到土壤中,尿液中的氮大部分会以铵态氮的形式进入土壤,从而为硝化作用提供大量可利用的底物^[46]。其次,当放牧强度超过一定的阈值时,动物的采食会降低植物的地上生物量,因而植物会减少对土壤中 NH_4^+ 的吸收,有利于硝化微生物获取氮素。此外,重度放牧会使得土壤中可利用的碳源显著减少,导致异养微生物的氮素固持作用减弱,使得 NH_4^+ 竞争平衡发生改变,有利于自养硝化微生物获取 NH_4^+ ,因而加强了硝化作用^[47]。此外,由于氨氧化古菌比氨氧化细菌能够利用更低浓度的 NH_4^+ ,轻度放牧作用下土壤中 NH_4^+ 的浓度较低,此时氨氧化古菌对氨的氧化起主要作用;而重度放牧会使得氨氧化细菌占优势,但是由于重度放牧会降低有活性的氨氧化细菌的丰度,因而使得硝化作用会降低。由此可见,放牧会通过改变铵态氮的供应和

硝化微生物的组成和丰度来影响硝化作用。

2.2 放牧对草地土壤反硝化作用的影响

反硝化作用是指在反硝化细菌的作用下,将 NO_3^- 或 NO_2^- 还原为气态 NO 、 N_2O 和 N_2 的过程。目前,已知的反硝化细菌几乎都是化能有机营养型,利用有机碳作为碳源,在无氧条件下还原硝酸盐。当反硝化作用进行不完全时,其中间产物 N_2O 会释放到土壤中进而进入大气。 N_2O 是一种强效温室气体,会加剧温室效应。目前,测定土壤反硝化速率的方法主要有乙炔抑制法、 ^{15}N 示踪法和直接测定 N_2 法。

目前,关于放牧对反硝化作用影响的研究仍存在一定的争议,Chroňáková 等^[48] 研究表明,由于草食动物的影响,土壤的反硝化作用显著高于对照草地,并且放牧会增加反硝化过程功能基因的数量,包括亚硝酸盐还原酶(*nirK*、*nirS*) 和一氧化二氮还原酶(*nosZ*)。放牧强度越高,对反硝化作用的影响越大。Luo 等^[49] 在新西兰牧场的放牧试验发现,放牧对反硝化的影响在不同季节间存在一定的差异。在寒冷而湿润的冬季,重度放牧会显著地增强土壤反硝化作用,但是由放牧导致的反硝化作用损失的氮素只占到很小的比例,不到动物归还尿素总量的 1%。而在温暖干旱的夏季,放牧并没有引起反硝化作用的变化。然而也有研究表明,放牧会降低反硝化作用,Wu 等^[30] 对内蒙古典型草原的放牧试验发现,重度放牧时虽然增加了土壤中 NO_3^- 的含量,但是由于土壤水分含量显著降低,因此使得反硝化作用降低。造成这些研究结果出现差异,一方面可能是由于研究区域土壤的水热条件不同,另一方面是放牧时间的长短会影响到观测结果。

由此可见,反硝化作用会受到土壤 NO_3^- 含量、土壤水分、氧气浓度和可降解碳组分等多种因素的影响。由于草食动物粪便和尿液的归还给土壤提供了大量的速效碳、氮底物,以及由于动物的践踏作用使得表层土壤容重增大^[16],从而造成土壤通气性、渗透性降低,更易形成厌氧环境,这些条件都有利于反硝化作用的发生。其次,由于放牧过程对土壤物理结构的破坏,使得土壤更容易遭受风蚀、水蚀,从而增强反硝化过程^[23]。此外,反硝化作用还会受到草原水分条件的影响,对于湿润的草原或者降雨较多的季节,土壤更容易形成厌氧环境,以及土壤频繁的干湿交替都有利于反硝化过程的发生,而对于干旱半干旱草原,放牧加剧了土壤水分的减少,不利于反硝化过程。然而,由于长期放牧会显著降低土壤中碳氮储量,不利于异养反硝化微生物的生存,也在一定

程度上降低了反硝化速率^[50]。目前,由于准确测定反硝化速率仍存在一定的困难,以及反硝化作用的空间异质性较大等原因,因此关于放牧对反硝化的影响机制仍存在一些争议。

3 放牧对草地土壤气态氮排放和氮素淋溶的影响

3.1 放牧对草地土壤气态氮排放的影响

气态氮主要包括 NH_3 、 N_2O 、 NO 和 N_2 ,可由微生物的硝化作用、反硝化作用、厌氧氨氧化和异化还原成铵作用排放到大气中。 NH_3 的挥发发生在土壤 pH 大于 7.5 的条件下,尤其是在草食动物尿液沉积时氨氧化的初始阶段。 NH_3 的挥发速率会受到放牧强度的影响,不放牧条件下氨气挥发量较低,中度放牧和重度放牧条件下较高。 NO 可在反硝化过程中被还原为 N_2 之前排放到大气中, NO 是一种重要的污染气体,会破坏平流层中的臭氧以及造成对流层的辐射效应^[51]。 N_2O 可在厌氧条件下经反硝化过程排放,也可在氨氧化微生物氧化 NH_3 至 NH_2OH (氨氧化细菌产生)或 HNO (氨氧化古菌产生)的过程中, N_2O 作为 NH_2OH 或 HNO 化学分解的副产物排放,或在缺氧条件下由氨氧化微生物将氨氧化的产物 NO_2^- 还原为 NO ,并进一步还原为 N_2O ,此外,厌氧氨氧化、异化还原成铵作用的中间过程也是 N_2O 产生的途径之一。大部分研究表明,反硝化过程是导致 N_2O 排放的主要因素,并且占全球 N_2O 排放量的 60%^[52]。

目前大多数研究表明,由于放牧导致反硝化作用增强,因而会引起 N_2O 排放增加^[13,53]。然而,也有研究表明,放牧会降低草地的 N_2O 排放。Wolf 等^[10] 对内蒙古典型草原进行为期一年的野外原位观测试验表明,在春季土壤冻融期间观测到 N_2O “脉冲”式排放,且未放牧草地 N_2O 总排放量高于放牧样地,表明放牧降低了 N_2O 的排放。Zhong 等^[9] 对内蒙古草甸草原的研究发现,为期 5 年的适度放牧对 N_2O 的排放没有显著影响,并且发现水分是影响草甸草原 N_2O 排放的最重要的因素。Xu 等^[50] 对内蒙古典型草原进行为期 16 年的放牧强度试验表明,反硝化速率和 N_2O 排放速率低,整体表现为不放牧比放牧条件下高,且高于重度放牧,主要归因于土壤总氮量随着放牧压力的增加而降低。Wang 等^[54] 对中国干旱半干旱草原长达 3200 km 的样带进行研究发现,在干旱的草地生态系统中土壤气态氮损失高于植物净积累的氮(氮损失),并且非生物因素(如土壤水分、土壤结构)是导致氮损失的主要原因,而在比较

湿润的草地生态系统 植物净积累氮大于氮损失.

总之,众多关于 N_2O 排放的研究表明, N_2O 的产生会受到土壤水分含量、草原类型以及放牧时间长短的综合影响.对于湿润的草原,短期可能由于动物粪便输入了充足的底物造成反硝化速率升高, N_2O 排放增加;而长期在非生物因素以及微生物和植物的交互作用下草地表现为氮素的净吸收,并且放牧会降低土壤中总的氮素来源,因此放牧管理下 N_2O 排放低于不放牧草地.对于干旱和半干旱草原,放牧会加剧土壤缺水状态,不利于植物与微生物竞争有效氮素,使得无机氮通过硝化作用和反硝化作用损失, N_2O 排放增加.

3.2 放牧对草地土壤氮素淋溶的影响

在草地生态系统中,土壤淋溶液是造成可溶性氮素(铵态氮、硝态氮、可溶性有机氮)淋失的主要途径.目前,测定氮素淋溶的方法主要有陶瓷杯和蒸渗仪法.放牧是造成草原土壤氮素淋失的主要途径,当草食动物粪便和尿液中的尿素输入超过了植物需要的量和微生物所能固持的量时,就会导致氮素的淋失.由于土壤胶体带负电荷,对同样带负电荷的硝态氮的吸附能力较弱,而带正电荷的铵态氮则不容易淋失,因此导致硝态氮的淋失占的比例最大.Klein等^[55]发现,放牧造成的草地土壤硝态氮淋溶主要发生在湿润的秋季和冬季,因此通过限制秋季放牧的时间,可以减少11%的 N_2O 的排放,并使得硝态氮的淋溶从 $15\sim 21\text{ kg N}\cdot\text{h}^{-1}$ 降到 $6\sim 12\text{ kg N}\cdot\text{h}^{-1}$.而对于干旱半干旱草原,硝态氮的淋溶损失量较小.另一方面,由于放牧减少了土壤有机质,并且土壤的物理结构被破坏,造成硝酸盐更易淋失^[53].因此,应当加强放牧对硝态氮淋失影响机制的研究,以减少氮素淋溶造成的环境污染问题和提高草地氮素利用率.

4 研究展望

本文综合已有关于放牧对草地土壤氮素循环影响的研究发现,对于土壤肥沃、水热条件良好的草原,适度放牧有利于土壤氮素的净积累,硝化作用和反硝化作用速率保持在较低的水平,硝酸盐的淋溶较低;对于土壤贫瘠、生产力低的草原,长期过度放牧会加剧草地的缺水状态,加快有机氮矿化速率,降低土壤可利用氮的稳定性,使得氮素更容易通过硝化作用和反硝化作用损失,造成草原的氮素净损失,不利于草地生态系统结构和功能的维持.因此,需要针对不同类型的草地,设计一个合理的放牧强度,既保证草地生态系统结构和功能的稳定,同时又产出

经济价值,提升草地生态系统的服务.

目前,由于放牧强度的不同以及草地类型的多样性和土壤理化性质的差异,使得放牧对草地土壤氮循环关键过程的影响和机理研究仍然缺乏一致的结论,仍存在一些有待进一步研究和解决的问题:

1) 对草地土壤氮素循环的研究方法需要进一步改进,应当从关注氮素含量的变化转变为对氮素循环关键过程的研究.可利用同位素和分子生物学相结合的方法(如核酸-稳定性同位素探针)将土壤氮素动态和微生物转化过程联系起来,从而为放牧干扰下氮素动态变化提供更为可靠的依据.

2) 应当关注草食动物干扰下植物的根系活动以及土壤微生物的互作机制如何影响氮素循环的关键过程.目前,对于植物根系分泌物有一定的研究,但是放牧如何影响根系的周转,进而影响根系微生物的活动有待进一步研究.同时,植物和微生物之间不仅存在合作关系,而且还会竞争土壤中的可利用氮素,这种合作-竞争关系的平衡是否会受到放牧的影响,以及放牧是如何影响植物-土壤-微生物之间的相互作用关系等问题均有待进一步的研究.

3) 目前,关于草食动物的排泄物归还对草地土壤氮素循环的影响机制仍存在很大的不确定性.由于排泄物的输入时空差异较大,并且只会影响土壤的局部区域,存在“热点”效应.排泄物中氮素的归还对草地生态系统整体的影响效应仍需要用新的技术和方法去评价.

4) 在全球气候变化的背景下,应当关注放牧和其他干扰因子(比如增温、降雨模式改变、氮沉降等)的协同影响,并加强放牧对我国不同草地功能区氮素循环关键过程的影响研究,从而能够更好地为合理开发和持续利用草地资源提供科学依据.

参考文献

- [1] Andresen LC, Yuan NM, Seibert R, et al. Biomass responses in a temperate European grassland through 17 years of elevated CO_2 . *Global Change Biology*, 2018, **24**: 3875-3885
- [2] Yan R, Yang G, Chen B, et al. Effects of livestock grazing on soil nitrogen mineralization on Hulunber meadow steppe, China. *Plant, Soil and Environment*, 2016, **62**: 202-209
- [3] Chen BX, Zhang XZ, Tao J, et al. The impact of climate change and anthropogenic activities on alpine grassland over the Qinghai-Tibet Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2014, **189**: 11-18
- [4] Liu N, Kan HM, Yang GW, et al. Changes in plant, soil, and microbes in a typical steppe from simulated

- grazing: Explaining potential change in soil C. *Ecological Monographs*, 2015, **85**: 269–286
- [5] Fay PA, Prober SM, Harpole WS, et al. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 2015, **1**: 15080
- [6] Wang C-H (王常慧), Xing X-R (邢雪荣), Han X-G (韩兴国). Advances in research on factors affecting soil nitrogen mineralization in grassland ecosystem. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2004, **15** (11): 2184–2188 (in Chinese)
- [7] Han M-Q (韩梦琪), Pan Z-L (潘占磊), Jin Y-X (靳宇曦), et al. Response of soil nitrogen mineralization to different stocking rates on the *Stipa breviflora* desert steppe. *Acta Pratacuhurae Sinica (草业学报)*, 2017, **26**(9): 27–35 (in Chinese)
- [8] Tracy BF, Frank DA. Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem: Yellowstone National Park. *Oecologia*, 1998, **114**: 556–562
- [9] Zhong L, Du R, Ding K, et al. Effects of grazing on N₂O production potential and abundance of nitrifying and denitrifying microbial communities in meadow-steppe grassland in northern China. *Soil Biology & Biochemistry*, 2014, **69**: 1–10
- [10] Wolf B, Zheng XH, Nicolas B, et al. Grazing-induced reduction of natural nitrous oxide release from continental steppe. *Nature*, 2010, **464**: 881–884
- [11] Holst J, Butterbach-Bahl K, Liu C, et al. Dinitrogen fixation by biological soil crusts in an Inner Mongolian steppe. *Biology and Fertility of Soils*, 2009, **45**: 679–690
- [12] Oenema O, Oudendag D, Velthof GL. Nutrient losses from manure management in the European Union. *Livestock Science*, 2007, **112**: 261–272
- [13] Bolan NS, Saggarr S, Luo JF, et al. Gaseous emissions of nitrogen from grazed pastures: Processes, measurements and modelling, environmental implications, and mitigation. *Advances in Agronomy*, 2004, **84**: 37–120
- [14] Wallenstein MD, Myrold DD, Firestone M, et al. Environmental controls on denitrifying communities and denitrification rates: Insights from molecular methods. *Ecological Applications*, 2006, **16**: 2143–2152
- [15] Villamil MB, Amiotti NM, Peinemann N. Soil degradation related to overgrazing in the semi-arid southern Candel area of Argentina. *Soil Science*, 2001, **166**: 441–452
- [16] Barger NN, Ojima DS, Belnap J, et al. Changes in plant functional groups, litter quality, and soil carbon and nitrogen mineralization with sheep grazing in an Inner Mongolian Grassland. *Journal of Range Management*, 2004, **57**: 613–619
- [17] Xavier RL, Franck P, Pauline C, et al. Effects of aboveground grazing on coupling among nitrifier activity, abundance and community structure. *ISME Journal*, 2008, **2**: 221–232
- [18] Zhou GY, Zhou XH, He YH, et al. Grazing intensity significantly affects belowground carbon and nitrogen cycling in grassland ecosystems: A meta-analysis. *Global Change Biology*, 2017, **23**: 1167–1179
- [19] Yan R-R (闫瑞瑞), Xin X-P (辛晓平), Wang X (王旭), et al. The change of soil carbon and nitrogen under different grazing gradients in Hulunber meadow steppe. *Acta Pratacuhurae Sinica (草业学报)*, 2014, **34**(6): 1587–1595 (in Chinese)
- [20] Wang S-S (王闪闪), Zhao Y-G (赵允格), Shi Y-F (石亚芳), et al. Impact of short-term grazing disturbance on nitrogen accumulation of biological soil crusts in the hilly Loess Plateau region, China. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2017, **28**(12): 3848–3854 (in Chinese)
- [21] Dun S-S (顿沙沙), Cao J-R (曹继容), Jia X (贾秀), et al. Effects of grazing and mowing on extractable carbon and nitrogen in typical grassland of Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2017, **28**(10): 3235–3242 (in Chinese)
- [22] Li J-P (李建平), Chen J (陈婧), Xie Y-Z (谢应忠), et al. Dynamics of carbon storage and its sequestration rates in deeper soil layers following long-term fenced grasslands. *Research of Soil and Water Conservation (水土保持研究)*, 2016, **23**(6): 1–8 (in Chinese)
- [23] Hu Z, Li S, Guo Q, et al. A synthesis of the effect of grazing exclusion on carbon dynamics in grasslands in China. *Global Change Biology*, 2016, **22**: 1385–1393
- [24] Liu N (刘楠), Zhang Y-J (张英俊). Effects of grazing on soil organic carbon and total nitrogen in typical steppe. *Pratacultural Science (草业科学)*, 2010, **27**(4): 11–14 (in Chinese)
- [25] Niu L (牛磊), Liu Y-H (刘颖慧), Li Y (李悦), et al. Microbial community structure of the alpine meadow under different grazing styles in Naqu prefecture of Tibet. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2015, **26**(8): 2298–2306 (in Chinese)
- [26] Xu Y, Li L, Wang Q, et al. The pattern between nitrogen mineralization and grazing intensities in an Inner Mongolian typical steppe. *Plant and Soil*, 2007, **300**: 289–300
- [27] Reeder JD, Schuman GE, Morgan JA, et al. Response of organic and inorganic carbon and nitrogen to long-term grazing of the shortgrass steppe. *Environmental Management*, 2004, **33**: 485–495
- [28] Liu N, Zhang YJ, Chang SJ, et al. Impact of grazing on soil carbon and microbial biomass in typical steppe and desert steppe of Inner Mongolia. *PLoS One*, 2012, **7** (5): e36434
- [29] Holland JN, Cheng W, Crossley DA. Herbivore-induced changes in plant carbon allocation: Assessment of below-ground C fluxes using carbon-14. *Oecologia*, 1996, **107**: 87–94
- [30] Wu H, Dannemann M, Fanselow N, et al. Feedback of grazing on gross rates of N mineralization and inorganic N partitioning in steppe soils of Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 2011, **340**: 127–139
- [31] Zhao N (赵宁), Zhang H-X (张洪轩), Wang R-M

- (王若梦), *et al.* Effect of grazing intensity on temperature sensitivity of soil nitrogen mineralization in Zoigé alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2014, **34**(15): 4234–4241 (in Chinese)
- [32] Rossignol N, Bonis A, Bouzii JB. Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. *Applied Soil Ecology*, 2006, **31**: 62–72
- [33] Bardgett RD, Denton CS, Cook R. Below-ground herbivory promotes soil nutrient transfer and root growth in grassland. *Ecology Letters*, 1999, **2**: 357–360
- [34] Hamilton EW, Frank DA. Can plants stimulate soil microbes and their own nutrient supply? Evidence from a grazing tolerant grass. *Ecology*, 2001, **82**: 2397–2402
- [35] Bardgett RD, Wardle DA. Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*, 2003, **84**: 2258–2268
- [36] Frank DA, Groffman PM. Ungulate vs. landscape control of soil C and N processes in grasslands of Yellowstone National Park. *Ecology*, 1998, **79**: 2229–2241
- [37] Bardgett RD, Jones AC, Jones DL, *et al.* Soil microbial community patterns related to the history and intensity of grazing in sub-montane ecosystems. *Soil Biology & Biochemistry*, 2001, **33**: 1653–1664
- [38] Frank DA, Groffman PM, Evans RD, *et al.* Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia*, 2000, **123**: 116–121
- [39] Zhang J-W (张建文), Xu C-L (徐长林), Yang H-L (杨海磊), *et al.* Effect of grazing on chemical characteristics of litter in alpine grassland during the cold season. *Pratacultural Science* (草业科学), 2017, **34**(10): 2009–2015 (in Chinese)
- [40] Grime JP, Cornelissen JHC, Thompson K, *et al.* Evidence of a causal connection between anti-herbivore defence and the decomposition rate of leaves. *Oikos*, 1996, **77**: 489–494
- [41] He J-Z (贺纪正), Zhang L-M (张丽梅). Key processes and microbial mechanisms of soil nitrogen transformation. *Microbiology China* (微生物学通报), 2013, **40**(1): 98–108 (in Chinese)
- [42] Pan H, Xie KX, Zhang QC, *et al.* Archaea and bacteria respectively dominate nitrification in lightly and heavily grazed soil in a grassland system. *Biology and Fertility of Soils*, 2018, **54**: 41–54
- [43] Roux XL, Bardy M, Loiseau P, *et al.* Stimulation of soil nitrification and denitrification by grazing in grasslands: Do changes in plant species composition matter? *Oecologia*, 2003, **137**: 417–425
- [44] Liu TZ, Nan ZB, Fou HJ. Culturable autotrophic ammonia-oxidizing bacteria population and nitrification potential in a sheep grazing intensity gradient in a grassland on the Loess Plateau of Northwest China. *Canadian Journal of Soil Science*, 2011, **91**: 925–934
- [45] Zhou G-Y (周贵尧). Effect of Grazing on Carbon and Nitrogen Cycles in Grassland Ecosystem: A Meta Analysis. Master Thesis. Jiangsu: Jiangsu University, 2016 (in Chinese)
- [46] Di HJ, Cameron KC. Nitrate leaching in temperate agroecosystems: Sources, factors and mitigating strategies. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2002, **64**: 237–256
- [47] Dannenmann M, Gasche R, Ledebuhr A, *et al.* Effects of forest management on soil N cycling in beech forests stocking on calcareous soils. *Plant and Soil*, 2006, **287**: 279–300
- [48] Chroňáková A, Radl V, Cuhel J, *et al.* Overwintering management on upland pasture causes shifts in an abundance of denitrifying microbial communities, their activity and N₂O-reducing ability. *Soil Biology & Biochemistry*, 2009, **41**: 1132–1138
- [49] Luo J, Tillman RW, Ball PR. Grazing effects on denitrification in a soil under pasture during two contrasting seasons. *Soil Biology & Biochemistry*, 1999, **31**: 903–912
- [50] Xu YQ, Wan S, Cheng W, *et al.* Impacts of grazing intensity on denitrification and N₂O production in a semi-arid grassland ecosystem. *Biogeochemistry*, 2008, **88**: 103–115
- [51] Richardson D, Felgate H, Watmough N, *et al.* Mitigating release of the potent greenhouse gas N₂O from the nitrogen cycle—could enzymic regulation hold the key? *Trends in Biotechnology*, 2009, **27**: 388–397
- [52] Kroeze C, Mosier A, Bouwman L. Closing the global N₂O budget: A retrospective analysis 1500–1994. *Global Biogeochemical Cycles*, 1999, **13**: 1–8
- [53] Pal P, Clough TJ, Kelliher FM, *et al.* Nitrous oxide emissions from in situ deposition of N-15-labeled ryegrass litter in a pasture soil. *Journal of Environmental Quality*, 2013, **42**: 323–331
- [54] Wang C, Wang XB, Liu DW, *et al.* Aridity threshold in controlling ecosystem nitrogen cycling in arid and semi-arid grasslands. *Nature Communications*, 2014, **5**: 4799
- [55] Klein C, Smith LC, Monaghan RM. Restricted autumn grazing to reduce nitrous oxide emissions from dairy pastures in Southland, New Zealand. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2006, **112**: 192–199

作者简介 王芳芳,女,1995年生,硕士研究生.主要从事草地土壤氮循环研究. E-mail: wangfangfang_2017@163.com
责任编辑 孙菊

王芳芳,徐欢,李婷,等.放牧对草地土壤氮素循环关键过程的影响与机制研究进展.应用生态学报,2019,30(10):3277–3284

Wang F-F, Xu H, Li T, *et al.* Effects and mechanisms of grazing on key processes of soil nitrogen cycling in grassland: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(10): 3277–3284 (in Chinese)