



中国北方草地植物补偿性生长与合理放牧强度： 基于放牧实验的整合分析

宋伟江^{1,2†}, 苏纪帅^{2†}, 张梦迪^{1,2}, 赵玉金², 王忠武¹, 贾玉山^{1*}, 白永飞^{2,3*}

1. 内蒙古农业大学草原与资源环境学院, 农业农村部饲草栽培、加工与高效利用重点实验室, 草地资源教育部重点实验室, 呼和浩特 010011;

2. 中国科学院植物研究所, 植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093;

3. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

† 同等贡献

* 联系人, E-mail: jys_nm@sina.com; yfbai@ibcas.ac.cn

2022-10-31 收稿, 2022-12-23 修回, 2022-12-26 接受, 2022-12-27 网络版发表

国家自然科学基金重大项目(32192464)和中国科学院野外站联盟项目(KFJ-SW-YW037)资助

摘要 补偿性生长是草地植物对动物采食的一种适应策略, 合理的放牧强度能够促进植物的补偿性生长, 有利于草地生产力和稳定性的维持, 而长期过度放牧则导致草地退化. 因此, 确定合理的放牧强度是科学配置草地生产-生态功能实现草牧业可持续发展的基础. 本文基于各类放牧实验已发表的118篇研究文献, 将放牧家畜的采食率(地上生物量移除量, %)作为放牧强度的测度指标, 对我国北方5种主要草地类型的植物补偿生长特征及其合理放牧强度进行了整合分析, 并结合气候、土壤及植物群落地下生物量和多样性等数据, 厘清了影响植物补偿生长的关键生物和非生物因子. 结果表明, 我国北方草地植物总体处于欠补偿生长状态, 且植物地上部分的补偿性生长主要以牺牲其地下生物量为代价. 其中, 高寒草甸、草甸草原和荒漠草原植物群落均表现为欠补偿生长, 高寒草原和典型草原植物群落表现为等补偿生长. 在区域尺度上, 补偿性生长的绝对值随年降水量和植物物种丰富度的增加而增加. 满足植物群落地上生物量实现等补偿或超补偿, 且对地下生物量不产生负效应, 各类草地的合理利用强度为: 高寒草甸50%、草甸草原48%、典型草原40%、高寒草原37%、荒漠草原31%. 本研究对指导我国北方草地保护与合理利用, 以及退化草地恢复具有重要的理论和实践意义.

关键词 植物补偿性生长, 采食率, 放牧强度, 地下生物量, 生态-生产功能合理配置

草地是全球最大的陆地生态系统, 总面积为 $5.25 \times 10^9 \text{ hm}^2$, 约占全球陆地总面积的40.5%(不包括格陵兰岛和南极)^[1]. 我国拥有草地近 $4 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 占国土总面积的41.7%^[2]. 其中, 北方草地面积为 $3.1 \times 10^8 \text{ hm}^2$, 占全国草地面积的3/4左右, 构成了我国天然草地的主体和北方重要生态安全屏障, 是欧亚大陆草原的重要组成部分^[3,4]. 北方草地分布在新疆、西藏、青海、内蒙古、甘肃、宁夏、四川、陕西、山西、河北、黑龙

江、吉林和辽宁13个省份, 覆盖中国11个重点牧区^[4]. 长期以来, 草地生态系统不仅为畜牧业生产提供了优质饲草, 还具有调节气候、维持生物多样性、碳固存、防风固沙、涵养水源等重要生态功能^[4-6]. 然而, 草地对气候变化和人类干扰, 特别是过度放牧十分敏感^[7]. 放牧是天然草地最直接的利用方式, 大量研究表明, 长期过度放牧严重破坏了植物群落和土壤结构, 降低了植被覆盖度、草群高度、生物多样性和初级生产

引用格式: 宋伟江, 苏纪帅, 张梦迪, 等. 中国北方草地植物补偿性生长与合理放牧强度: 基于放牧实验的整合分析. 科学通报, 2023, 68: 1330–1342

Song W J, Su J S, Zhang M D, et al. Plant compensatory growth and optimal grazing intensity of grasslands in northern China: A meta-analysis of grazing experiments (in Chinese). Chin Sci Bull, 2023, 68: 1330–1342, doi: [10.1360/TB-2022-0967](https://doi.org/10.1360/TB-2022-0967)

力,进而导致生态系统结构和功能的退化^[8,9]。受过度放牧和气候变化(如气温升高、干旱、降水波动)的共同影响,我国90%左右的草地发生了不同程度退化,使草地的生产功能、生态功能和生态系统稳定性降低,并对我国北方的生态安全构成严重威胁^[10]。因此,在气候变化的背景下,确定不同草地类型的适宜放牧强度,即持续维持草地生态系统生产功能和生态功能协同的最大放牧利用强度,对科学配置草地生产-生态功能,恢复退化草地,减缓气候变化的负面影响,提升草地生态系统服务,保障我国的生态安全具有重要意义。

补偿生长(compensatory growth)是植物为保障其生长、生存和繁殖对外界干扰(放牧等)做出的适应策略^[11,12]。从本质上讲,补偿生长是植物通过叶片光合作用快速积累有机物引起的代谢效应,即植物受到家畜或动物采食、践踏等干扰后,改变其生物量和资源分配,使植物产生更多的新叶,恢复其光合能力,从而降低干扰对其生长和繁殖的影响。根据补偿生长效果可分为欠补偿、等补偿和超补偿^[13-15]。植物被采食后的生长量是衡量其对放牧适应的重要指标,可作为判断植物是否具有补偿性生长的依据^[12]。放牧既能降低植物的生长速率,也能促进其生长,植物在被采食后具体表现出哪种补偿性生长方式,取决于放牧对其抑制和促进作用的净效应^[12]。Orians等人^[16]研究表明,植物受到持续过度采食胁迫时,通过改变自身原有资源的分配方式,将更多的光合产物积累于地下部分,以提高自身生存能力。而另外一些研究则发现,放牧降低地上生物量的同时也将引起地下根系的减少^[17]。放牧优化假说认为,经过优化的管理方式和放牧强度可以增加草地净初级生产力,使之高于未放牧草地的初级生产力,表现出超补偿生长^[18,19]。然而,草地植物往往是通过减少对地下组织的资源分配来实现其地上部分的补偿性生长^[14]。因此,揭示草地植物补偿生长(包括地上和地下部分)与放牧强度之间的协同和权衡关系与机制是合理配置草地生产-生态功能的科学基础,可为草地合理利用提供重要的理论支撑。

草地植物补偿性生长的大小和方向受草地类型、降水、温度和土壤肥力等因素的影响。不同草地生态系统植物群落对环境干扰的适应能力不同,其生长状况也存在差异^[20]。降水、温度和土壤肥力通过影响植物生长和生物量分配,影响生态系统初级生产力^[21,22]。我国北方大部分草地存在水分和养分限制,这使得草地初级生产力对放牧干扰和降水变化更为敏感^[23,24]。

一些研究表明,肥沃的土壤和湿润的气候环境有利于植物发生超补偿生长,且这种影响在干旱和半干旱区尤其显著^[7,25]。增温对不同草地类型的植物生长产生抑制作用^[20]或促进作用^[26],且高寒草原更容易受到增温的影响^[27]。例如,Wang等人^[28]通过对高寒草地35年的观测研究发现,气候变暖缓解了低温对植物生长的限制作用,促进了植物生长^[29]。此外,生物多样性对初级生产力的影响同环境因素的影响同等重要^[30]。国内外经典研究认为,草地生物量先随物种丰富度的增加而增加,当地上生物量积累到一定程度时,反而会降低物种丰富度,两者之间的关系表现出单峰模式^[22]。然而,许多研究发现,在外界干扰情况下,生产力与多样性二者呈正相关^[30]、负相关^[31]或无明显关系^[32],且在不同群落类型间存在差异^[33]。因此,厘清植物补偿效应在多大程度上受生物多样性和环境因子影响,是确定合理放牧强度,实现草地资源保护与科学利用的基础。

目前,我国尚缺乏不同草地类型植物补偿生长与放牧强度之间关系的定量研究。同时,由于不同草地类型的放牧家畜承载力存在差异,而现有文献中多基于单位面积放牧家畜数量表征放牧强度的大小,该数值在国家和区域尺度上不具有可比性^[34]。有鉴于此,本研究以我国北方草地为研究对象,通过系统收集已发表的放牧实验研究文献,将放牧强度转化为放牧家畜对草地地上生物量的相对移除量,即采食率,以增强不同草地类型间利用强度的可比性。通过提取和收集不同草地类型植物补偿性生长、采食率、物种丰富度、气象和土壤要素等信息,分析这些变量之间的关系,旨在解决以下3个科学问题:(1)不同草地类型植物群落地上生物量的补偿效应与地下生物量变化存在何种关系?(2)实现植物群落地上生物量等补偿或超补偿生长,且不以牺牲地下生物量为代价,各草地类型的合理利用强度是多少?(3)北方草地植物群落补偿性生长主要受到哪些生物和非生物因素的影响?

1 材料和方法

1.1 文献选择与数据库建立

2021年12月,我们以“TS=(grassland OR steppe OR meadow OR pasture OR rangeland OR desert) AND (graz* OR herbivore OR livestock) AND (grazing intensity OR grazing pressure OR grazing gradient)”和

“SU=(‘草地’+‘草原’+‘牧场’+‘草场’)*(‘放牧’+‘食草动物’+‘家畜’+‘牲畜’)*(‘放牧强度’+‘牧压’+‘放牧梯度’)”为检索式,分别在Web of Science和中国知网CNKI数据库,对我国北方草地已有的放牧实验研究文献进行了检索与系统收集.采用如下3个标准对文献进行筛选:(1) 文献研究内容为我国北方草地开展的野外原位放牧实验;(2) 实验包括对照组(未放牧草地),并设置有放牧梯度水平,同时文献报道了放牧时间和放牧动物类型;(3) 研究包含放牧组和对照组的均值(mean)、标准差(standard deviation, SD)或标准误(standard error, SE)、重复数(n)等信息.当研究文献未给出标准差或者标准误差时,采用平均值的1/10作为标准差的估计值^[35].收集文献中出现的地上生物量、地下生物量(belowground biomass, BGB; 0~30 cm)和植物物种丰富度指标,直接获取表格形式的数据,并利用WebPlotDigitizer-3.8软件提取图片形式的数据.为确保数据的相对独立性,将来源于不同文献中的同一站点数据进行合并与剔除.同时,我们记录了研究样点位置(经纬度和海拔)、气象因子(多年平均温度, mean annual temperature, MAT; 多年平均降水量, mean annual precipitation, MAP)、放牧家畜种类、实验年份、放牧时间以及草地类型等信息.当文献中未提供MAT和MAP时,根据研究样点的经纬度信息,通过使用全球气候数据库(<http://www.worldclim.org>)进行插值补充.此外,我们根据经纬度信息插值提取了各研究样点的0~30 cm深度土壤有机质(soil organic matter, SOM)含量,用于表征土壤肥力^[36].

本研究共计收集了118篇有效文献,提取了534组数据用于后续整合分析.研究样点覆盖新疆、青海、内蒙古等9个省区(表1), MAT分布范围为-5.3~9.2°C, MAP分布范围为158~742 mm.

1.2 数据分组和分析方法

根据获取数据所属的草地类型,我们将这些数据归并为高寒草甸、高寒草原(由高寒草甸草原和高寒草原合并而成)、草甸草原、典型草原、荒漠草原和其他草地6种类型^[2].在统计分析中,北方草地的整体分析包括了6种类型的所有数据点,而不同草地类型的比较仅包括前5种类型.为使不同放牧实验研究的结果具有可比性,将放牧强度统一转化为家畜采食率指标.采食率由放牧家畜日食量和放牧天数计算所得^[37],计算公式如下:

$$GR = \frac{I}{I+B_g} \times 100\%, \quad (1)$$

$$I = A \times D, \quad (2)$$

补偿生长计算公式为

$$C = I + B_g - B_c, \quad (3)$$

$$ANPP_g = I + B_g, \quad (4)$$

式中, GR 为采食率, I 为被采食的牧草生物量, A 为放牧家畜日食量^[37], D 为放牧天数, C 为草地植物绝对补偿生长量, $ANPP_g$ 为放牧草地净地上初级生产力, B_g 和 B_c 分别为放牧草地和未放牧草地的地上现存生物量.当 $C > 0$, 草地植物群落表现为超补偿生长;当 $C=0$, 草地植物群落表现为等补偿生长;当 $C < 0$, 草地植物群落表现为欠补偿生长.

为确定草地合理利用强度,我们分别以同一类型草地未放牧地ANPP和BGB的均值及其95%置信区间为参照,划分不同草地类型的合理采食率.其中依据放牧地ANPP_g与采食率的关系,并以未放牧地ANPP均值为阈值,将ANPP_g与ANPP均值置信区间下限的交点确定为利用率阈值.当ANPP_g高于ANPP平均值置信区间下限,即表现为植物等补偿或超补偿生长.采用类似方法,当放牧地地下生物量BGB_g不低于未放牧地BGB均值的置信区间下限时,即为合理采食率.

采用Hedges等人^[38]提出的效应值(LnRR),表示地下生物量对放牧的响应特征,采用标准差计算权重,效应值LnRR和权重Weight的计算公式如下:

$$\text{LnRR} = \ln\left(\frac{X_g}{X_c}\right), \quad (5)$$

$$\text{Weight} = \frac{1}{v}, \quad (6)$$

$$v = \frac{SD_g^2}{n_g X_g^2} + \frac{SD_c^2}{n_c X_c^2}, \quad (7)$$

式中, v 为与效应值相对应的研究内方差, SD_g^2 、 SD_c^2 、 X_g 、 X_c 、 n_g 、 n_c 分别为放牧草地和未放牧草地的标准差、均值和样本量.观测值权重越大,表明其对总体效应值的贡献越大^[39].

累积效应值 RR_{++} 和其标准误 SE 的计算公式如下:

$$RR_{++} = \frac{\sum_{i=1}^k w_i \ln RR_i}{\sum_{i=1}^k w_i}, \quad (8)$$

表 1 中国北方草地放牧试验研究样点信息表

Table 1 Information of grazing study sites in grasslands of northern China

省(自治区)	盟市-旗县	研究点 数量	草地类型	纬度(°N)	经度(°E)	年均温 MAT(°C)	年均降水量 MAP(mm)	放牧 年限(a)
内蒙古自治区	呼伦贝尔市海拉尔区	6	草甸草原	49.13~49.55	119.35~120.02	-1.86~-0.91	319~354	1~5
	呼伦贝尔市陈巴尔虎旗	1	草甸草原	49.00	119.55	-1.05	324	1
	通辽市扎鲁特旗	1	草甸草原	44.52	120.90	7.31	370	1
	锡林郭勒盟锡林浩特市	10	典型草原	43.43~44.65	116.30~116.70	0.97~3.63	249~311	1~18
	锡林郭勒盟正镶白旗	3	典型草原	42.13~42.92	115.23~115.50	3.37~3.69	341~358	1~6
	锡林郭勒盟太仆寺旗	2	典型草原	41.58~41.78	114.85~115.08	3.85~4.46	369~379	3~4
	锡林郭勒盟东乌珠穆沁旗	1	典型草原	44.67	115.17	2.38	238	1
	锡林郭勒盟苏尼特右旗	3	荒漠草原	41.92~42.27	111.13~112.78	4.83~5.53	209~237	6~9
	乌兰察布市四子王旗	5	荒漠草原	41.17~41.78	110.33~112.02	4.32~4.53	213~325	11~15
	巴彦淖尔市乌拉特后旗	1	荒漠草原	41.42	106.97	5.52	158	4
青海省	西宁市湟中区	1	高寒草甸	37.21	100.04	-0.82	497	2
	果洛藏族自治州达日县	1	高寒草甸	33.62	99.78	-1.36	590	3
	海北藏族自治州门源县	1	高寒草甸	37.53	101.25	-0.82	497	15
	海北藏族自治州刚察县	1	高寒草原	37.35	100.07	-0.60	370	2
	海北藏族自治州海晏县	1	高寒草原	37.12	100.42	1.40	350	1
甘肃省	甘南藏族自治州玛曲县	2	高寒草甸	34.50~35.97	101.88~102.48	2.73~4.29	486~705	3~11
	武威市天祝县	1	高寒草原	34.47	100.2	-0.23	537	4
	庆阳市环县	2	典型草原	37.20	106.83	8.50	348	10~18
	白银市景泰县	1	荒漠草原	37.10	103.52	8.30	185	5
新疆维吾尔自治区	和田地区策勒县	1	高寒草甸	36.13	81.10	-0.20	674	12
	克孜勒苏自治州乌恰县	1	高寒草原	40.45	75.35	-0.31	277	1
	伊犁哈萨克自治州昭苏县	1	草甸草原	42.98	81.05	3.20	314	3
西藏自治区	那曲市安多县	2	高寒草原	32.65	91.17	-3.4	439	4~5
	林芝市工布江达县	1	高寒草原	29.55	92.22	-5.28	402	3
	拉萨市林周县	1	典型草原	29.75	90.85	3.43	501	4
河北省	张家口市沽源县	4	典型草原	41.07~41.77	115.77~115.83	3.88~6.60	391~435	10~14
	承德市丰宁县	1	典型草原	41.73	116.27	3.39	438	1
山西省	朔州市右玉县	1	草甸草原	40.17	112.32	5.31	365	3
	朔州市右玉县	1	典型草原	39.98	112.32	5.48	386	3
四川省	阿坝藏族羌族自治州红原县	6	高寒草甸	31.83~33.08	101.85~102.58	0.34~3.11	644~742	1~18
宁夏回族自治区	吴忠市盐池县	4	荒漠草原	37.07~37.95	106.50~107.50	7.77~9.16	289~321	1~8

$$SE = \sqrt{\frac{1}{\sum_{i=1}^k w_i}} \quad (9)$$

累积效应值的置信区间为95%: $CI=RR_{++}\pm 1.96SE$. 当累积效应值的置信区间不包含0时, 表示存在显著效应. 采用类似方法, 我们计算出不同草地类型的植物绝

对补偿生长量(C)的累积值. 当累积值显著>0和<0时, 草地植物分别表现为超补偿和欠补偿生长; 当累积值与0无显著差异时, 草地植物表现为等补偿生长.

由于同一研究中的观测数据存在相互不独立问题, 本研究采用混合效应模型, 将“研究”作为随机因子纳入模型分析, 计算累积效应值. 上述分析利用R 4.2.0软

件中的“metafor”包的rma.mv函数完成。采用Meta回归方法,研究植物补偿性生长与地下生物量效应值、植物多样性效应值、气候因子(MAT、MAP)和土壤养分(SOM)之间的关系。显著性检验水平为0.05。上述整合分析及绘图均借助R 4.2.0软件完成。

2 结果

2.1 不同草地类型植物群落补偿生长特征及对地下生物量的影响

放牧影响下,不同类型草地植物群落补偿性生长的绝对值和地下生物量(BGB)效应值均存在极显著差异(图1)。总体而言,我国北方草地植物群落地上部分欠补偿生长绝对值为 19 g m^{-2} , BGB显著降低。其中,高寒草甸植物群落地上生物量欠补偿生长绝对值为 32 g m^{-2} , BGB未发生明显变化;高寒草原植物群落地上生物量表现为等补偿生长;草甸草原植物群落地上生物量欠补偿生长绝对值为 19 g m^{-2} ,且BGB显著降低;典型草原植物群落地上生物量表现为等补偿生长, BGB显著降低;荒漠草原植物群落地上生物量欠补偿生长绝对值为 24 g m^{-2} ,且BGB显著降低。

Meta回归结果显示,北方草地放牧系统净地上初级生产力(ANPPg)与BGB效应值呈显著负相关, BGB效应值随着ANPPg的增加而下降,即随着植物地上部分超补偿生长的增加,放牧加剧了对BGB的负效应(图2)。

2.2 不同草地类型植物群落补偿效应与放牧强度阈值的权衡

家畜采食率对各类草地ANPPg具有显著的影响, ANPPg随着采食率的增加而降低,即随着放牧强度的增加,草地植物补偿效应逐渐降低。放牧条件下,高寒草甸、高寒草原、草甸草原、典型草原和荒漠草原ANPPg与采食率均呈负相关,当ANPPg分别低于阈值 274 、 129 、 242 、 197 和 113 g m^{-2} 时,植物群落出现欠补偿生长现象,相对应的采食率分别为56%、43%、53%、47%和37%(图3)。草甸草原、典型草原和荒漠草原BGB与采食率均呈负相关,采食率阈值分别为48%、40%和31%(图4),与以ANPPg划定的采食率阈值相比,分别降低了5%、7%和6%。因高寒草甸和高寒草原BGB数据不足,以其他类型草地采食率阈值降低均值作为参考依据,其采食率阈值应降低6%左右。

2.3 环境条件和生物多样性对植物群落补偿效应的影响

区域尺度上,北方草地植物群落地上生物量补偿生长的绝对值与MAT呈显著负相关(图5(a)),即补偿效应随着MAT的增加而降低;但典型草原和荒漠草原植物群落补偿生长的绝对值与MAT呈显著正相关,即随着MAT的增加而增加。北方草地植物群落地上生物量补偿生长的绝对值与MAP存在极显著非线性关系(图5(b)),表现为植物补偿生长沿着降水梯度呈先增加

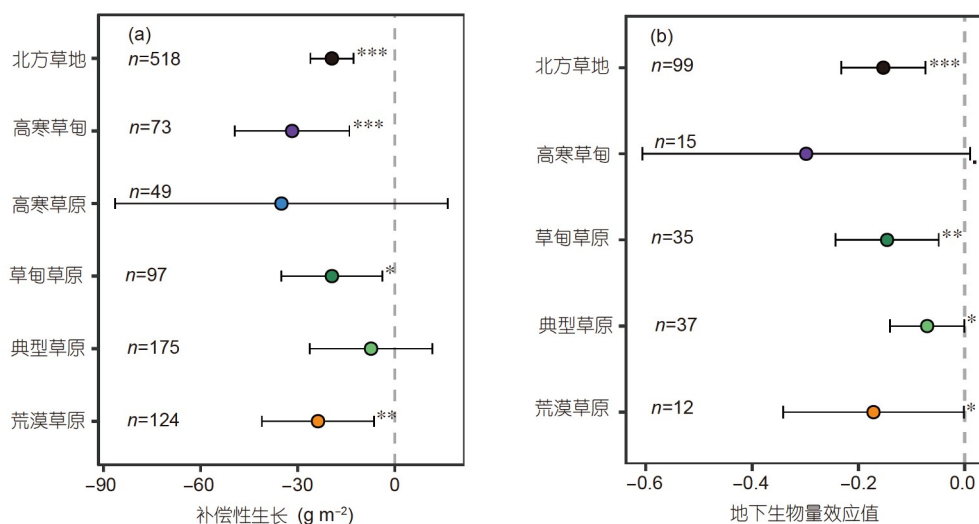


图1 (网络版彩色)不同草地类型植物补偿生长(a)和BGB(b)对放牧的响应特征。*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$

Figure 1 (Color online) Responses of plant compensatory growth (a) and BGB (b) to grazing in different grassland types. Significance level: *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; and ***, $P < 0.001$

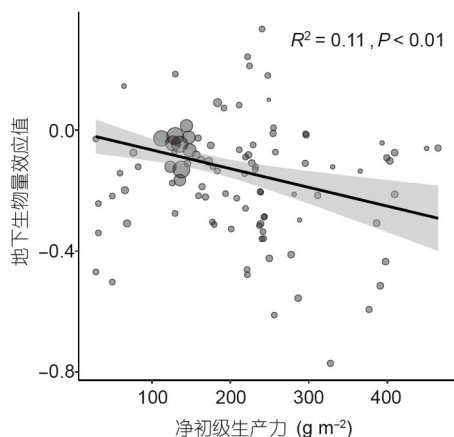


图 2 北方草地生态系统ANPPg和BGB效应值的关系. 点的大小表示权重, 显著性 $P < 0.05$, 阴影区域表示95%置信区间
Figure 2 The relationship between ANPPg and effect size of BGB in grasslands of northern China. The size of dots represents the weight, the significance level is $P < 0.05$, and the shaded area represents the 95% confidence interval

后降低的变化规律. 其中, 高寒草原、典型草原和荒漠草原植物群落补偿生长的绝对值均与MAP呈显著正相关, 即随着MAP的增加而增加.

区域尺度上, 群落地上生物量补偿生长的绝对值与SOM呈显著正相关(图5(c)). 然而, 不同草地类型地上生物量补偿生长的绝对值与SOM的关系并不一致. 具体表现为, 荒漠草原和高寒草原地上生物量补偿生长的绝对值与SOM为正相关关系, 但高寒草甸地上生物量补偿生长的绝对值与SOM呈极显著负相关, 即随着SOM含量的增加植物补偿生长呈下降的趋势.

植物群落补偿生长的绝对值与植物物种丰富度效应值呈极显著正相关(图5(d)), 即植物群落补偿生长能力随着植物物种丰富度的增加而提高. 类似地, 典型草原和荒漠草原群落地上生物量补偿生长的绝对值与植物物种丰富度效应值之间也呈正相关关系.

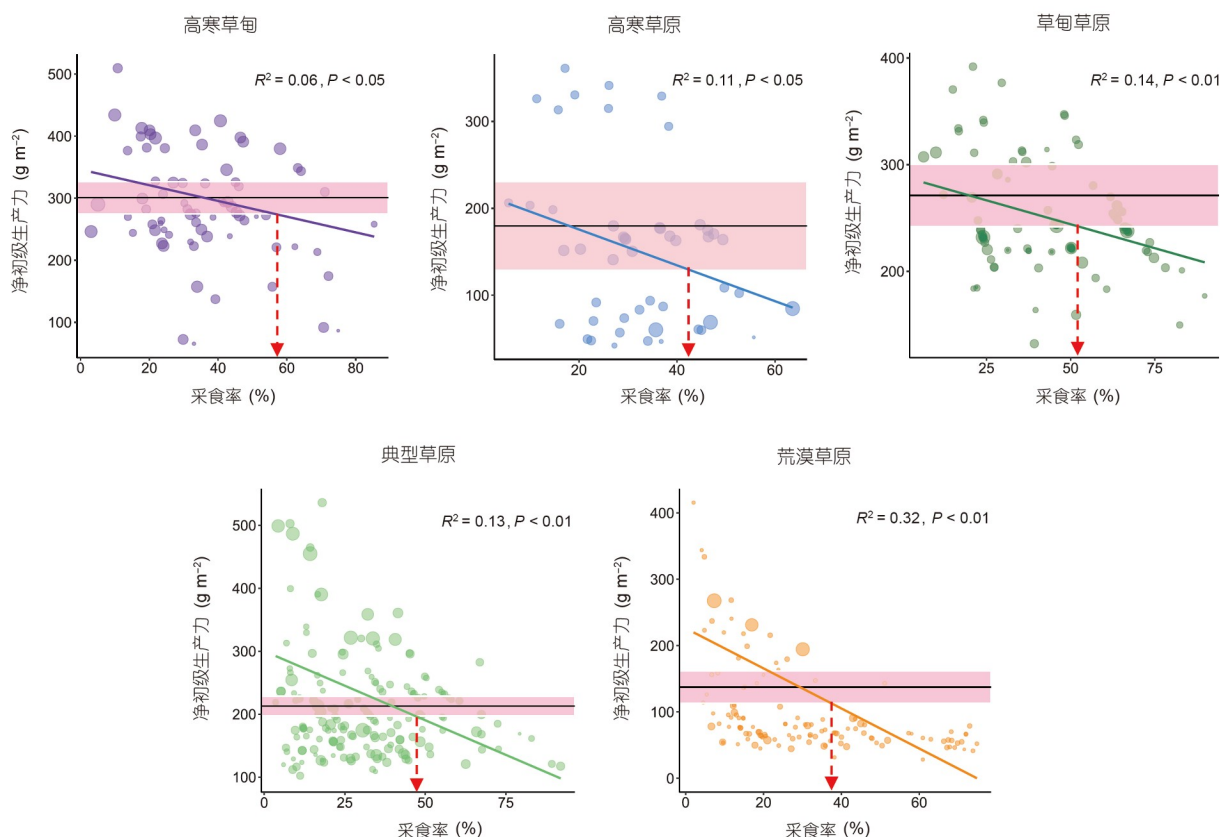


图 3 (网络版彩色)不同草地类型植物补偿生长与采食率的关系. 点的大小表示权重, 显著性 $P < 0.05$, 阴影区域表示ANPP平均值95%置信区间, 箭头表示采食率阈值
Figure 3 (Color online) The relationship between plant compensatory growth and forage consumption rate in different grassland types. The size of dots indicates the weight, the significance level is $P < 0.05$, the shaded area indicates the 95% confidence interval of the mean ANPP of ungrazed grasslands, and the arrow indicates the threshold of forage consumption rate

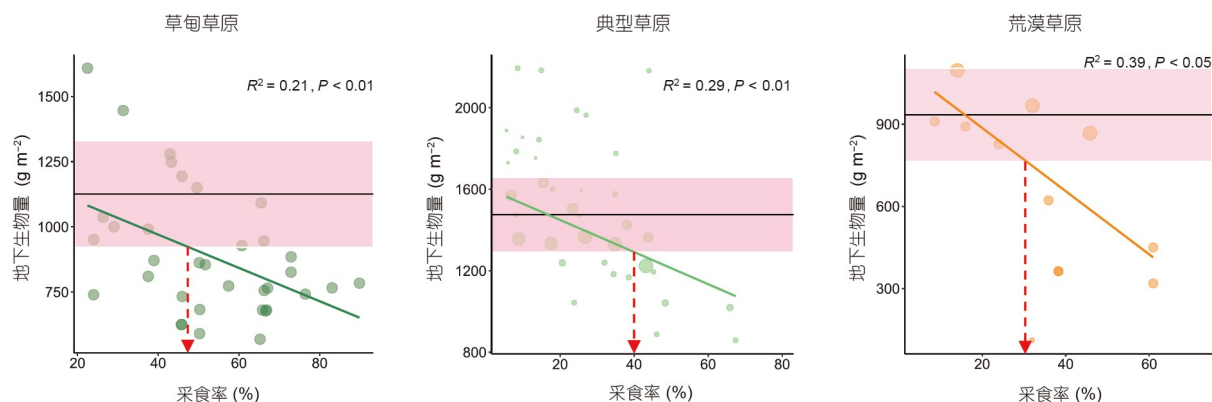


图 4 不同草地类型BGB与采食率的关系. 点的大小表示权重, 显著性 $P < 0.05$, 阴影区域表示BGB平均值95%置信区间, 箭头表示采食率阈值

Figure 4 The relationship between BGB and intake rate in different grassland types. The size of dots indicates the weight, the significance level is $P < 0.05$, the shaded area indicates the 95% confidence interval of the mean BGB of ungrazed grasslands, and the arrow indicates the intake rate threshold

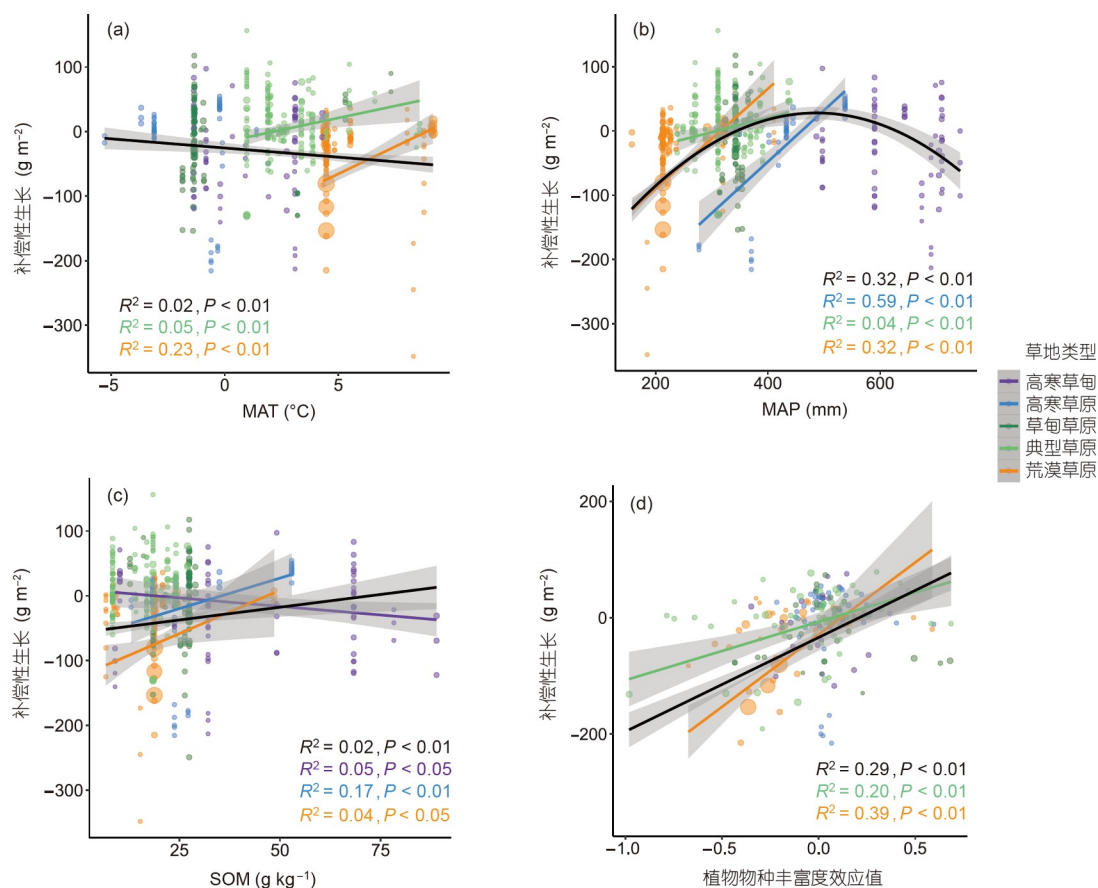


图 5 北方草地植物补偿生长与MAT(a)、MAP(b)、SOM(c)和植物物种丰富度效应值(d)的关系. 点的大小表示权重, 显著性 $P < 0.05$, 阴影区域表示95%置信区间

Figure 5 The relationship between plant compensatory growth, MAT (a), MAP (b), SOM (c) and changes of plant species richness (d) in grasslands of northern China. The size of dots indicates the weight, the significance level is $P < 0.05$, and the shaded area indicates the 95% confidence interval

3 讨论

3.1 草地植物地上部分补偿生长及其对地下生物量的影响

植物补偿生长效应主要取决于受损组织和器官的重建,植物通过增加叶绿素含量、光合酶活性和电子传递能力,改善其光合结构的生理功能,提高 CO_2 同化能力,从而实现补偿生长^[14,40]。家畜采食一方面有利于去除植物衰老组织,降低群落优势物种的竞争排斥作用,导致消光系数降低,从而提高植物叶片受光面积。另一方面,家畜采食可促进休眠芽的萌发,新产生叶片的比叶面积、氮磷含量均显著高于老叶,进而使单位叶面积的光合效率提高^[11,13,14]。此外,放牧家畜采食过程中,其排泄物提高了草地土壤肥力^[41],同时其唾液有利于刺激植物的补偿生长^[42]。但随着采食强度的进一步增加,植物活跃的侧生分生组织受损严重,植物光合能力降低,损耗其能量和非结构性碳水化合物的储存,植物再生能力被抑制^[43,44],表现为草地植物由超补偿生长转为欠补偿生长。

植物根系是连接生态系统地上和地下部分的纽带,为植物地上部分提供水分和养分,在面临外界环境变化时,植物地上部分对根系的依赖程度可能更高^[45]。本研究中,不同草地类型地下生物量对放牧的响应存在差异。其中,放牧未显著影响高寒草甸的地下生物量。这可能源于其数据样本量相对较少,且存在较大变异,表明未来应更多关注放牧如何影响高寒草甸地下生物量的研究。Yan等人^[46]通过Meta分析发现,放牧对我国草地地下生物量负作用的强度高于全球草地平均水平,主要是由长期过度放牧导致草地退化引起的^[47]。本研究发现,在放牧干扰下,我国北方草地整体以及草甸草原、典型草原和荒漠草原的地下生物量均显著下降。这主要是由于过度放牧降低了植物群落地上生物量,减少了叶片光合产物向根系的输送。地上生物量的降低还可能会改变植物地上与地下部分的功能平衡,使得植物地下部分呼吸占比增加,消耗根系中更多的碳水化合物^[21]。此外,植物地上部分在受到外界干扰伤害时,会通过改变光合产物的分配格局,将地下器官中储存的碳水化合物更多地运输到地上部分,用于新叶的生长,以补偿干扰引起的伤害,最终导致植物以牺牲地下部分为代价来实现地上部分的补偿性生长^[14,16,44,48]。本研究表明,植物补偿生长与地下生物量效应值之间呈负相关,进而为上述推测提供了直接证据。Bai等

人^[17]研究发现,适度放牧会提高根系产量及地上生物量,增加采食强度会使植物同化产物更多地分配到地上部分,减少其对地下部分的分配,增加根死亡率,导致地下生物量降低。在本研究中,当采食率超过各草地类型依据地下生物量划定的放牧强度阈值,且超出幅度不高于6%时,植物地上部分仍存在补偿生长,而地下生物量则显著降低。同时,家畜高强度践踏导致土壤理化性质改变可能减弱根系对水分和养分的吸收,降低根系生产力,从而影响植物生长,导致地上部分发生欠补偿^[8]。

3.2 北方草地不同草地类型的合理利用强度

草地植物的补偿生长特征与放牧强度密切相关^[49]。本研究发现,我国北方草地在放牧影响下植物群落总体表现为欠补偿生长,这可能是由于不合理的放牧强度引起的。在长期重度放牧条件下,植物受光有效性的限制降低,但土壤养分的限制程度加剧,因而放牧对植物生长的抑制作用要强于促进作用^[50],草地植物表现为欠补偿生长^[51,52]。不同草地类型的补偿生长特征存在差异,其中高寒草原和典型草原总体上表现为等补偿生长,表明总体上这两类草地的超载过牧情况不十分突出。高寒草甸欠补偿生长最为显著,因轻度和中度放牧有利于高寒草甸植物的超补偿生长^[19],可见高寒草甸普遍存在严重过牧情况。类似地,马红彬和谢应忠^[51]研究发现,荒漠草原在轻度和中度放牧干扰下,植物具有补偿或超补偿性生长,而在重度放牧条件下,则表现为欠补偿生长。我们的研究结果显示,草甸草原群落地上生物量欠补偿生长的绝对值为 19 g m^{-2} ,荒漠草原地上生物量欠补偿生长的绝对值为 24 g m^{-2} ,可见这两类草原也存在过度放牧的情况。综上可知,我国北方草地普遍存在放牧强度不合理的情况,这不仅严重地制约了草原畜牧业的可持续发展,同时也降低了草地的生态功能,长期过度放牧是草地发生大面积退化的最主要和最直接驱动因子。综合考虑放牧影响下植物群落补偿性生长和地下生物量的变化,不同草地类型的适宜采食率阈值为:高寒草甸50%、高寒草原37%、草甸草原48%、典型草原40%、荒漠草原31%。这是因为湿润的草甸类草地,植物生长不受水资源限制,其合理放牧强度的阈值更高^[49]。然而不同草地类型植物群落的补偿生长主要取决于其建群种及优势种的生长特性,特别是具有较强耐牧性的建群种和优势种对草地植物群落补偿生长方式和大小具有重要影响。不同类

型草地建群种与优势种详见表S1. 一些研究表明, 在不同放牧梯度下, 羊草(*Leymus chinensis*)、赖草(*Leymus secalinus*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、针茅(*Stipa capillata*)和紫花针茅(*Stipa purpurea*)表现出不同的补偿生长^[14,51,53,54]. 由此可见, 草地植物群落在家畜采食后具体表现哪种补偿生长方式, 与草地类型、气候和土壤条件的制约以及建群种和优势种的耐牧性、生长方式等生物学特征密切相关.

本研究支持放牧优化假说^[18], 即在合理采食率范围内, 放牧能够缓解植物间的光竞争强度, 对草地生态系统产生正效应, 提高生物多样性和初级生产力, 有利于草地群落稳定性的维持^[7,9]. Li等人^[9]对高寒草地生态系统的研究表明, 重度利用对植物群落稳定性产生负效应, 这与我们的研究结果一致. 针对内蒙古典型草原的实验研究表明, 轻度和中度放牧干扰下, 群落地上净初级生产力表现为超补偿生长, 随着采食率的增加, 在重度放牧条件下表现为欠补偿生长, 这也与我们在区域尺度上的研究结果一致^[52]. 虽然荒漠草原放牧研究表明, 植物群落在合理放牧利用条件下具有等补偿和超补偿生长情况, 但在过度放牧条件下则表现为欠补偿生长, 因此通过降低放牧强度有利于植物产生超补偿和等补偿生长^[51]. 此外, 荒漠草原植被低矮稀疏, 初级生产力较低, 对气候变化和过度放牧更为敏感, 因此更易发生退化, 且一旦遭到严重破坏便很难恢复^[55], 这一观点同样体现在本研究中荒漠草原采食率阈值最低. 因此, 我们建议针对过度放牧引起欠补偿程度较为严重的草地类型, 应采取休牧、施肥等恢复措施; 对于欠补偿程度较轻的草地, 应在牧草返青期进行30~60 d的休牧. 因此, 确定合理的放牧强度并将其用于草地可持续管理, 在不牺牲草地地下生物量和生态功能的前提下, 充分利用和发挥植物的超补偿生长潜力, 维持和提升草地的生产功能, 对实现草地资源的可持续利用具有重要意义.

3.3 非生物因素和生物因素对植物补偿效应的影响

本研究发现, 总体上北方草地植物补偿性生长随温度的升高而逐渐降低, 这可能是因为较高的温度会导致蒸散增强, 土壤水分降低, 影响种子萌发和植物生长^[56]. 特别是高寒草地由于自然条件严酷、生态系统对气候变化十分敏感, 气候变暖导致永久冻土层融化、蒸散增加和土壤含水量下降, 抑制草地植物生

长^[20,57]. 相比之下, 本研究中温性草地(草甸草原、典型草原和荒漠草原)对气候变化具有较强的适应性, 气温升高使得春季物候期提前, 植被生长季延长, 植物光合速率增加, 进而有利于植物补偿生长^[28,58].

水分是影响草地初级生产力的关键限制因素, 降水主要通过影响植物光合效率和活性, 从而影响初级生产力^[59]. 总体上, 北方草地植物补偿生长随降雨量的增加呈先增强后减弱的变化规律, 这主要是因为较高的降雨量导致水分限制的减弱, 但可能使养分的限制增加, 进而导致草地群落降水利用效率降低^[60]. 本研究表明, 降雨量的增加有利于典型草原、荒漠草原和高寒草原植物补偿生长, 这与前人的研究结果一致^[61].

土壤有机质是衡量土壤肥力的重要指标之一, 土壤有机质含量增加是土壤肥力增加的重要依据^[36]. 土壤养分的改善, 对植物生长的促进作用在许多研究中均有报道^[62], 且适度的放牧活动会加速营养物质的循环, 促进生态系统土壤肥力对植物生长的正反馈^[41]. 本研究发现, 整个北方草地以及高寒草原和荒漠草原植物补偿性生长与土壤有机质存在显著的正相关关系. 土壤养分一方面可直接促进植物生长, 另一方面可通过影响生物多样性来间接影响地上生物量, 从而提高草地初级生产力^[22,33]. 然而, 本研究发现, 高寒草甸植物补偿性生长随着土壤有机质增加而降低, 这可能是因为我们的研究样点处于较高海拔地区, 低温使有机质分解较慢, 同时限制植物对养分的利用, 导致植物在放牧干扰下的补偿性生长较低^[63].

植物群落初级生产力通常随着物种丰富度的增加而增加^[30]. 本研究表明, 放牧条件下, 北方草地补偿生长与植物多样性效应值之间存在正相关关系, 且在典型草原与荒漠草原中具有类似格局. 生物多样性可以显著提高草地生产力. 可能的机制主要包括: (1) 增加草地对气候变化的抵抗力来稳定生态系统初级生产力^[64]; (2) 调节生长季提前开始而不是延长生长季的结束^[30]; (3) 家畜通过采食可食牧草, 降低群落优势物种的竞争排斥作用, 增强光照对其他物种的供应, 增加杂类草的丰富度^[65]. 因此, 适度放牧利用有助于草地维持较高的生物多样性, 进而提高初级生产力和生态系统稳定性^[33].

4 结论

本研究基于放牧实验数据, 整合分析了我国北方

不同草地类型植物补偿性生长对放牧的响应及其生物和非生物驱动因子,为该区域制定适宜的放牧强度,科学配置草地的生态和生产功能,实现草地资源的可持续利用提供了科学依据。本研究取得的主要结论包括:(1)我国北方草地当前的放牧强度不利于草地资源的可持续利用,植物地上部分的补偿效应主要以牺牲地下生物量为代价。其中,高寒草甸、草甸草原和荒漠草原植物均表现欠补偿生长,高寒草原和典型草原植物则表现为等补偿生长。(2)北方草地不同类型的适宜利

用强度为:高寒草甸50%、草甸草原48%、典型草原40%、高寒草原37%、荒漠草原31%。(3)我国北方草地植物补偿生长能力受气温、降水、土壤肥力与植物多样性的影响,具体影响因草地类型不同而异。因此,在实践中应综合考虑不同区域和不同草地类型的适宜利用强度及相关生物与环境因子的变化,以及草地退化现状和程度,合理配置草地的生态和生产功能,加速退化草地的恢复和自我修复,实现草地资源可持续利用和区域生态安全的双赢。

参考文献

- White R P, Murray S, Rohweder M. Pilot Analysis of Global Ecosystems: Grassland Ecosystems. Washington DC: World Resources Institute, 2000
- Department of Animal Husbandry and Veterinary and the General Station of Animal Husbandry and Veterinary Science, the Ministry of Agriculture of the People's Republic of China. Rangeland Resources of China (in Chinese). Beijing: China Science and Technology Press, 1996 [中华人民共和国农业部畜牧兽医司, 全国畜牧兽医总站. 中国草地资源. 北京: 中国科学技术出版社, 1996]
- Wu J, Zhang Q, Li A, et al. Historical landscape dynamics of Inner Mongolia: Patterns, drivers, and impacts. *Landsc Ecol*, 2015, 30: 1579–1598
- Bai Y F, Zhao Y J, Wang Y, et al. Assessment of ecosystem services and ecological regionalization of grasslands support establishment of ecological security barriers in northern China (in Chinese). *Bull Chin Acad Sci*, 2020, 35: 675–689 [白永飞, 赵玉金, 王扬, 等. 中国北方草地生态系统服务评估和功能区域助力生态安全屏障建设. 中国科学院院刊, 2020, 35: 675–689]
- Bardgett R D, Bullock J M, Lavorel S, et al. Combatting global grassland degradation. *Nat Rev Earth Environ*, 2021, 2: 720–735
- Bai Y, Cotrufo M F. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. *Science*, 2022, 377: 603–608
- Li Q, Gao S G, Zhang C L, et al. Assessment of the impacts of climate change and human activities on the dynamic grassland change in Inner Mongolia (in Chinese). *Geogr Geo-Inform Sci*, 2019, 35: 99–104 [李庆, 高素改, 张春来, 等. 内蒙古草地变化过程中气候变化和人类活动的相对作用评估. 地理与地理信息科学, 2019, 35: 99–104]
- Zhang X, Zhang W, Sai X, et al. Grazing altered soil aggregates, nutrients and enzyme activities in a *Stipa kirschnii* steppe of Inner Mongolia. *Soil Tillage Res*, 2022, 219: 105327
- Li W, Liu C, Wang W, et al. Effects of different grazing disturbances on the plant diversity and ecological functions of alpine grassland ecosystem on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 765070
- Han J. Survey on Ecological Issues of China's Grasslands (in Chinese). Shanghai: Shanghai Yuandong Press, 2011 [韩俊. 中国草原生态问题调查. 上海: 上海远东出版社, 2011]
- Belsky A J. Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. *Am Natist*, 1986, 127: 870–892
- Yuan J, Li H, Yang Y. The compensatory tillering in the forage grass *hordeum brevisubulatum* after simulated grazing of different severity. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 00792
- Zheng S, Lan Z, Li W, et al. Differential responses of plant functional trait to grazing between two contrasting dominant C_3 and C_4 species in a typical steppe of Inner Mongolia, China. *Plant Soil*, 2011, 340: 141–155
- Wang K, Zhong S, Sun W. Clipping defoliation and nitrogen addition shift competition between a C_3 grass (*Leymus chinensis*) and a C_4 grass (*Hemarthria altissima*). *Plant Biol*, 2020, 22: 221–232
- Dyer M I, DeAngelis D L, Post W M. A model of herbivore feedback on plant productivity. *Math Biosci*, 1986, 79: 171–184
- Orians C M, Thorn A, Gómez S. Herbivore-induced resource sequestration in plants: Why bother? *Oecologia*, 2011, 167: 1–9
- Bai W, Fang Y, Zhou M, et al. Heavily intensified grazing reduces root production in an Inner Mongolia temperate steppe. *Agric Ecosyst Environ*, 2015, 200: 143–150
- McNaughton S J. Compensatory plant growth as a response to herbivory. *Oikos*, 1983, 40: 329–336
- Dong Q M, Zhao X Q, Ma Y S, et al. Influence of grazing on biomass, growth ratio and compensatory effect of different plant groups in *Kobresia parva* meadow (in Chinese). *Acta Ecol Sin*, 2012, 32: 2640–2650 [董全民, 赵新全, 马玉寿, 等. 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, 2012, 32: 2640–2650]
- Wu G L, Cheng Z, Alatalo J M, et al. Climate warming consistently reduces grassland ecosystem productivity. *Earth Future*, 2021, 9: e2020EF001837

- 21 Chandregowda M H, Tjoelker M G, Power S A, et al. Drought and warming alter gross primary production allocation and reduce productivity in a widespread pasture grass. *Plant Cell Environ*, 2022, 45: 2271–2291
- 22 Gross K. Biodiversity and productivity entwined. *Nature*, 2016, 529: 293–294
- 23 Tian J, Xiong J N, Zhang Y C, et al. Quantitative assessment of the effects of climate change and human activities on grassland NPP in Altay Prefecture. *J Resour Ecol*, 2021, 12: 743–756
- 24 Knapp A K, Carroll C J W, Denton E M, et al. Differential sensitivity to regional-scale drought in six central US grasslands. *Oecologia*, 2015, 177: 949–957
- 25 Su Y Z, Zhao H L, Zhang T H, et al. Soil properties following cultivation and non-grazing of a semi-arid sandy grassland in northern China. *Soil Tillage Res*, 2004, 75: 27–36
- 26 Ma R, Xia C, Liu Y, et al. Spatiotemporal change of net primary productivity and its response to climate change in temperate grasslands of China. *Front Plant Sci*, 2022, 13: 899800
- 27 Li L, Zhang Y, Wu J, et al. Increasing sensitivity of alpine grasslands to climate variability along an elevational gradient on the Qinghai-Tibet Plateau. *Sci Total Environ*, 2019, 678: 21–29
- 28 Wang H, Liu H Y, Cao G M, et al. Alpine grassland plants grow earlier and faster but biomass remains unchanged over 35 years of climate change. *Ecol Lett*, 2020, 23: 701–710
- 29 Park T, Chen C, Macias-Fauria M, et al. Changes in timing of seasonal peak photosynthetic activity in northern ecosystems. *Glob Change Biol*, 2019, 25: 2382–2395
- 30 Oehri J, Schmid B, Schaepman-Strub G, et al. Biodiversity promotes primary productivity and growing season lengthening at the landscape scale. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2017, 114: 10160–10165
- 31 Van Moorsel S J, Hahl T, Wagg C, et al. Community evolution increases plant productivity at low diversity. *Ecol Lett*, 2018, 21: 128–137
- 32 Cardinale B J, Duffy J, Gonzalez A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 489: 59–67
- 33 Sanaei A, Ali A, Chahouki M A Z. The positive relationships between plant coverage, species richness, and aboveground biomass are ubiquitous across plant growth forms in semi-steppe rangelands. *J Environ Manage*, 2018, 205: 308–318
- 34 Liu Y Z, Liu W T, Yang X X, et al. Effects of grazing on the C:N:P stoichiometry in global grassland ecosystems: A meta analysis (in Chinese). *Chin J Appl Ecol*, 2022, 33: 1251–1259 [刘玉祯, 刘文亭, 杨晓霞, 等. 放牧对全球草地生态系统碳氮磷化学计量特征影响的Meta分析. *应用生态学报*, 2022, 33: 1251–1259]
- 35 Luo Y, Hui D, Zhang D. Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: A meta-analysis. *Ecology*, 2006, 87: 53–63
- 36 Mayer M, Rewald B, Matthews B, et al. Soil fertility relates to fungal-mediated decomposition and organic matter turnover in a temperate mountain forest. *New Phytol*, 2021, 231: 777–790
- 37 Ministry of Agriculture and Rural Affairs of the People's Republic of China. Calculation of Rangeland Carrying Capacity (in Chinese). Agricultural Industry Standard of the People's Republic of China, NY/T 635-2015 [中华人民共和国农业部. 天然草地合理载畜量的计算. 中华人民共和国农业行业标准, NY/T 635-2015]
- 38 Hedges L V, Gurevitch J, Curtis P S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 1999, 80: 1150–1156
- 39 Peng Y, Wang G, Li F, et al. Unimodal response of soil methane consumption to increasing nitrogen additions. *Environ Sci Technol*, 2019, 53: 4150–4160
- 40 Hayashi M, Fujita N, Yamauchi A. Theory of grazing optimization in which herbivory improves photosynthetic ability. *J Theor Biol*, 2007, 248: 367–376
- 41 Chapin F S, McNaughton S J. Lack of compensatory growth under phosphorus deficiency in grazing-adapted grasses from the Serengeti Plains. *Oecologia*, 1989, 79: 551–557
- 42 Zhang Z, Wang S P, Jiang G M, et al. Responses of *Artemisia frigida* Willd. (Compositae) and *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. (Poaceae) to sheep saliva. *J Arid Environ*, 2007, 70: 111–119
- 43 Fynn R W S, Morris C D, Kirkman K P. Plant strategies and trait trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. *J Ecol*, 2005, 93: 384–394
- 44 Martínez-Vilalta J, Sala A, Asensio D, et al. Dynamics of non-structural carbohydrates in terrestrial plants: A global synthesis. *Ecol Monogr*, 2016, 86: 495–516
- 45 Kong X, Zhang M, De Smet I, et al. Designer crops: Optimal root system architecture for nutrient acquisition. *Trends Biotechnol*, 2014, 32: 597–598
- 46 Yan L, Zhou G, Zhang F. Effects of different grazing intensities on grassland production in China: A meta-analysis. *PLoS One*, 2013, 8: e81466
- 47 Hao Y, He Z. Effects of grazing patterns on grassland biomass and soil environments in China: A meta-analysis. *PLoS One*, 2019, 14: e0215223
- 48 Wang H, Dong Z, Guo J, et al. Effects of grazing intensity on organic carbon stock characteristics in *Stipa breviflora* desert steppe vegetation soil

- systems. *Rangel J*, 2017, 39: 169–177
- 49 Ritchie M E, Penner J F. Episodic herbivory, plant density dependence, and stimulation of aboveground plant production. *Ecol Evol*, 2020, 10: 5302–5314
- 50 Zhang D, Peng Y, Li F, et al. Above- and below-ground resource acquisition strategies determine plant species responses to nitrogen enrichment. *Ann Bot*, 2021, 128: 31–44
- 51 Ma H B, Xie Y Z. Plant compensatory growth under different grazing intensities in desert steppe (in Chinese). *Sci Agric Sin*, 2008, 41: 3645–3650 [马红彬, 谢应忠. 不同放牧强度下荒漠草原植物的补偿性生长. *中国农业科学*, 2008, 41: 3645–3650]
- 52 Xue R, Zheng S X, Bai Y F. Impacts of grazing intensity and management regimes on aboveground primary productivity and compensatory growth of grassland ecosystems in Inner Mongolia (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2010, 18: 300–311 [薛睿, 郑淑霞, 白永飞. 不同利用方式和载畜率对内蒙古典型草原群落初级生产力和植物补偿性生长的影响. *生物多样性*, 2010, 18: 300–311]
- 53 Ma Z G, Wang Y Q. Improvement and Sustainable Utilization of Grasslands in Northern China (in Chinese). Inner Mongolia: Inner Mongolia University Press, 2013 [马志广, 王育青. 中国北方草原改良与可持续利用. 内蒙古: 内蒙古大学出版社, 2013]
- 54 Ganjurjav H, Zhang Y, Gornish E S, et al. Differential resistance and resilience of functional groups to livestock grazing maintain ecosystem stability in an alpine steppe on the Qinghai-Tibetan Plateau. *J Environ Manage*, 2019, 251: 109579
- 55 Zhu X H, Yang Q, Ding X Y, et al. Ecosystem landscape pattern change and its response to climate in Inner Mongolia desert steppe (in Chinese). *Chin J Ecol*, 2022, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20220629.1559.004.html> [朱小华, 杨倩, 丁筱悠, 等. 荒漠草原生态系统格局变化及其对气候的响应. *生态学杂志*, 2022, <http://kns.cnki.net/kcms/detail/21.1148.Q.20220629.1559.004.html>]
- 56 Jacobs A F G, Heusinkveld B G, Holtslag A A M. Long-term record and analysis of soil temperatures and soil heat fluxes in a grassland area, the Netherlands. *Agric For Meteorol*, 2011, 151: 774–780
- 57 Yi S, Wang X, Qin Y, et al. Responses of alpine grassland on Qinghai-Tibetan plateau to climate warming and permafrost degradation: A modeling perspective. *Environ Res Lett*, 2014, 9: 074014
- 58 Gonsamo A, Chen J M, Ooi Y W. Peak season plant activity shift towards spring is reflected by increasing carbon uptake by extratropical ecosystems. *Glob Change Biol*, 2018, 24: 2117–2128
- 59 Gourdji S M, Sibley A M, Lobell D B. Global crop exposure to critical high temperatures in the reproductive period: Historical trends and future projections. *Environ Res Lett*, 2013, 8: 024041
- 60 Bai Y, Wu J, Xing Q, et al. Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*, 2008, 89: 2140–2153
- 61 Chen T, Bao A, Jiapaer G, et al. Disentangling the relative impacts of climate change and human activities on arid and semiarid grasslands in Central Asia during 1982–2015. *Sci Total Environ*, 2019, 653: 1311–1325
- 62 Lozano Y M, Hortal S, Armas C, et al. Interactions among soil, plants, and microorganisms drive secondary succession in a dry environment. *Soil Biol Biochem*, 2014, 78: 298–306
- 63 Wang Z, Luo T X, Li R C, et al. Causes for the unimodal pattern of biomass and productivity in alpine grasslands along a large altitudinal gradient in semi-arid regions. *J Veg Sci*, 2013, 24: 189–201
- 64 Isbell F, Craven D, Connolly J, et al. Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 2015, 526: 574–577
- 65 Niu K, Zhang S, Zhao B, et al. Linking grazing response of species abundance to functional traits in the Tibetan alpine meadow. *Plant Soil*, 2010, 330: 215–223

补充材料

表S1 不同类型草地建群种与优势种

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

Summary for “中国北方草地植物补偿性生长与合理放牧强度: 基于放牧实验的整合分析”

Plant compensatory growth and optimal grazing intensity of grasslands in northern China: A meta-analysis of grazing experiments

Weijiang Song^{1,2†}, Jishuai Su^{2†}, Mengdi Zhang^{1,2}, Yujin Zhao², Zhongwu Wang¹,
Yushan Jia^{1*} & Yongfei Bai^{2,3*}

¹ Key Laboratory of Grassland Resources of the Ministry of Education of China, Key Laboratory of Forage Cultivation, Processing and High Efficient Utilization of the Ministry of Agriculture and Rural Affairs, College of Grassland, Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011, China;

² State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China;

³ College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

† Equally contributed to this work

* Corresponding authors, E-mail: jys_nm@sina.com; yfbai@ibcas.ac.cn

Grassland ecosystems cover a total area of 4 million square kilometers and account for approximately 41% of the total land area in China, providing multiple ecosystem functions and services, such as primary production, carbon sequestration, forage and food production, soil erosion control, and climate change mitigation. About 3/4 of China's grasslands are distributed in the northern areas, which is an important ecological security barrier in northern China. Grazing is the most dominant land use form in grasslands worldwide; however, overgrazing has resulted in widespread degradation of ecosystem structure and functions. Previous studies indicate compensatory growth is a key adaptive strategy for grassland plants in response to herbivory. Moderate grazing can stimulate plant compensatory growth and enhance primary production and ecosystem stability. Therefore, reasonable grazing intensity is the basis for optimizing ecological and production functions for sustaining the long-term utilization of grasslands in this region. Based on data from 118 studies on field grazing experiments in grasslands of northern China, we conducted a meta-analysis assessing plant compensatory growth and optimal grazing intensity of five dominant grassland types: Alpine meadow, alpine steppe, meadow steppe, typical steppe, and desert steppe. We collected the data of aboveground biomass, belowground biomass, and plant species richness in grazed and ungrazed grasslands. Here, we converted the grazing intensity into forage consumption rate (i.e., percent removal aboveground biomass by domestic animals) for each study to facilitate data analysis and comparisons across different grassland types. Furthermore, we examined the relationships of plant compensatory growth with climatic conditions, soil fertility, and changes in belowground biomass and plant species diversity. Overall, our results showed the under-compensation in plant community biomass production across the northern China grassland and that compensatory growth in plant aboveground biomass frequently occurred at the expense of decreased belowground biomass. Specifically, plant under-compensations were found in alpine meadow, meadow steppe, and desert steppe, while plant equivalent compensations were found in alpine steppe and typical steppe. The magnitude of plant compensatory growth positively related to mean annual precipitation and plant species richness across the northern China grassland, although the driving factors differed among grassland types. Our study indicates that the sustainable utilization of the northern China grassland requires the equivalent- and/or over-compensation of plant aboveground biomass and, simultaneously, with no substantial reductions in belowground biomass. To achieve these goals, our results suggest that the optimal forage consumption rate is 50% for alpine meadow, 48% for meadow steppe, 40% for typical steppe, 37% for alpine steppe, and 31% for desert steppe. Our findings have important implications for the ecology and management of grassland ecosystems in northern China and beyond.

plant compensatory growth, forage consumption rate, grazing intensity, belowground biomass, optimization of production functions and ecological functions

doi: [10.1360/TB-2022-0967](https://doi.org/10.1360/TB-2022-0967)