

· 双清论坛“新时期草学的重大基础科学问题” ·

我国退化草原恢复的限制因子及需要解决的基础科学问题*

潘庆民** 杨元合 黄建辉

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

[摘 要] 草原约占我国国土面积的 30.5%,大面积的草原退化严重降低了我国草原的生态服务功能,并影响到国家的生态安全和粮食安全。目前,我国退化草原面积仍超过 70%,修复大面积退化的草原是我国新时代生态文明建设的重大需求。本文分析了我国退化草原难以恢复的限制因子,指出繁殖体限制、微生物限制、养分限制和水分限制的叠加作用是我国退化草原难以恢复的主要原因;讨论了退化草原恢复的目标,指出“近顶极群落”可以作为我国退化草原恢复的最终目标;并提出了我国退化草原恢复在植物物种水平、群落水平和生态系统水平需要解决的基础科学问题,以期为我国退化草原恢复的基础研究和相关技术研发提供参考。

[关键词] 草原退化;限制因子;草原修复;恢复目标

我国有辽阔的草原,面积约为 293 万平方公里,占国土面积的 30.5%^[1]。广袤的草原具有防风固沙、涵养水源、保持水土、吸尘降霾、固碳释氧、调节气候、维护生物多样性等重要的生态功能^[2];同时,草原作为可更新的生物资源,可为草食动物提供食物,为人类提供畜产品、中草药和工业原料,具有重要的生产功能^[2, 3]。由于我国草原大多处于干旱半干旱的生态脆弱区,过度放牧和连年刈割等人类活动干扰,加之气候干旱等自然因素影响,导致我国大部分草原处于不同程度的退化状态^[4-6]。我国人多地少,肉、奶等畜产品大量依赖进口,在这种情况下,修复退化草原对于保障我国大食物安全和生态安全均具有重要意义。

草原退化是全球性的生态问题。目前全球约 49%的草原处于退化状态^[7]。但是,不同国家和地区,由于气候、植被、土壤等自然条件的差异以及人为干扰因素的不同,其面临的草原退化问题并不一致^[7]。针对我国草原退化问题,自 20 世纪 80 年代开始,科研人员开展了大量的研究。一般认为,草原退化主要是过度利用导致的生态系统退行性演



潘庆民 中国科学院植物研究所研究员,中国科学院生态草牧业工程实验室副主任。主要从事草原生态系统结构与功能、退化草原修复与生态系统管理和生态草牧业等方面的研究。主持国家自然科学基金重点项目、国家重点研发计划项目课题和中国科学院(A类)先导专项课题等。

替,既包括植被的退化又包括土壤的退化^[5, 8-10]。在内蒙古草原,退化草原的显著特征是群落中占优势地位的优质牧草(如羊草)被劣质杂类草(如星毛委陵菜)或矮小的半灌木(如冷蒿)所替代^[5, 8]。从土壤来看,过度放牧导致草地退化后土壤有机质含量显著降低^[11, 12],且土壤养分长期处于“入不敷出”的状态^[13]。在青藏高原草原,“黑土滩”型退化草地的形成可以分为三个阶段,即秃斑块阶段、草毡层孤岛化阶段和大面积干化阶段^[14, 15]。其中,草毡层变化是关键因素^[16, 17],草毡层剥离和消失是“黑土滩”发生的重要标志和最终体现形式^[14]。

进入 21 世纪以来,为了恢复退化的草原,国家陆续实施了京津风沙源治理工程、退牧还草工程、退耕还林还草工程以及生态补奖政策,投入了大量人

收稿日期:2023-08-03;修回日期:2023-08-10

* 本文根据第 313 期“双清论坛”讨论的内容整理。

** 通信作者,Email: pqm@ibcas.ac.cn

力、物力和财力。目前,虽然草原全面退化的局面得到了一定程度的遏制,但退化草原大多没有完全恢复。据国家林业和草原局 2021 年 8 月 20 日新闻发布会发布的数据,我国仍有 70% 的草原处于不同程度的退化状态,草原保护与修复的任务依然十分艰巨。当前,支撑我国退化草地快速修复的技术十分缺乏,主要是因为退化草原恢复的限制因子不清,针对草原修复的基础科学问题的研究不足。为此,本文就退化草原恢复的限制因子、草原恢复的目标以及草原恢复需要解决的基础科学问题进行了分析,以期为我国退化草原修复的基础研究和相关技术的研发提供参考。

1 退化草原恢复的限制因子解析

天然草原是在气候和动物采食的选择压力下,历经数百万年的进化而形成的以草本植物为主要成分的植被类型^[18]。在草原进化历程中,植物—土壤—微生物协同互作以适应气候的波动和动物的采食。其中,植被的过程是最活跃的因素,而草原退化最显著的特征就是植被的退化。草原退化初期,植被盖度降低,植物种减少,群落物种组成趋向简单,优质牧草的优势地位被劣质草或毒害草取代;随着退化程度的进一步加剧,土壤水分和养分状况继续恶化,植物难以存活,导致土壤沙化、盐渍化或形成黑土滩^[14, 19]。因此,草原退化是植物、土壤、微生物功能的整体衰退,而严重退化的草原之所以难以恢复,是因为发生了多重限制,包括植物繁殖体限制、微生物限制、养分限制和水分限制。

1.1 植物繁殖体限制

草原是多物种共存的自然植被类型。从繁殖策略看,有的草原植物以无性繁殖为主,有的以有性繁殖为主,有的则通过有性繁殖和无性繁殖两种方式来实现种群的维持和扩张。芽库是草原植物通过无

性繁殖实现种群维系的基础,而土壤种子库是草原植物通过有性繁殖实现种群更新的保障。芽库和种子库可合称为草原植物繁殖体库。研究表明,优质牧草繁殖体的减少是退化草原难以恢复最主要的限制因子。在长期的进化过程中,大多数多年生草原植物为了适应干旱、寒冷、动物采食等严酷的自然环境,进化出了无性繁殖为主、有性繁殖为辅的双性繁殖策略,依靠地下芽库,在生长季快速生长,而在非生长季则进入休眠期^[20]。在被动动物采食后,植物的地下芽能够帮助植物快速恢复生长^[21]。在青藏高原高寒草甸,地下芽库存量随着草原退化程度的加剧而显著降低,特别是群落中占优势的莎草科植物的地下芽库存量降低最明显,而豆科植物的地下芽库存量没有显著变化^[22]。在内蒙古典型草原,与围封 40 年的羊草样地相比较,严重退化草原越冬的蘖芽数下降了 67.3%,而建群种羊草的越冬蘖芽数降低了 89.8%(图 1A、1B)。芽库的增加对于植被的恢复至关重要。黄土高原的研究表明,退化草原围封 20 年和 30 年的处理,生产力显著提升的同时,植物芽库存量分别增加了 25% 和 37%,其中,以禾本科植物的芽库存量增加最为显著,分别增加了 49% 和 95%^[23]。

草原退化后,土壤种子库存量的减少也可能是恢复的限制因子。在阿根廷的研究发现,草原退化会减小土壤种子库^[24]。我们在内蒙古典型草原的研究表明,与多年围封样地(对照)相比,退化群落的土壤种子库存量没有显著变化(图 1C),但优质牧草的种子库存量下降了 78.8%(图 1D)。但是,在青藏高原高寒草甸的研究发现,草原退化后土壤种子库存量不仅没有降低反而增加了约 2 倍^[25]。这些不同的结果可能与放牧强度、放牧持续时间、退化程度以及局地气候有关^[26]。牧草补播试验表明,选择具有中性或正植物—土壤反馈特征的物种进行补播,

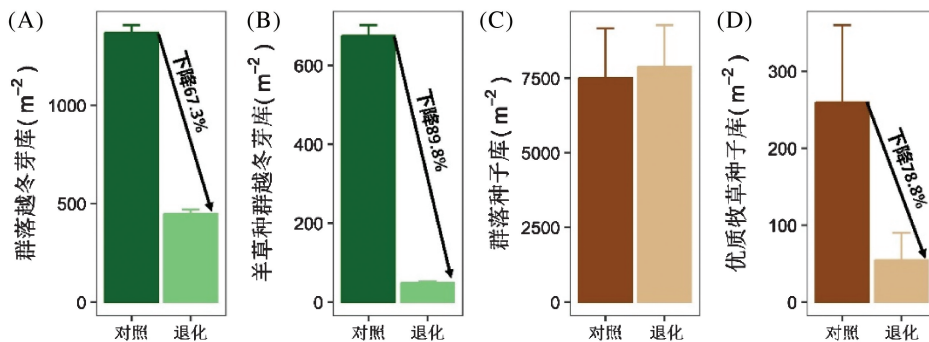


图 1 内蒙古草原退化群落与围封样地(对照)越冬蘖芽库和种子库的差异:A. 群落越冬蘖芽库,B. 羊草种群越冬蘖芽库, C. 群落种子库,D. 优质牧草种子库

以补充优质牧草种子库,补播物种可以在群落中成功定植^[27],加速草原的恢复。需要指出的是,尽管草原植物能够根据环境条件的变化和放牧干扰的强度,调节自身的有性和无性繁殖强度,增加种群的适合度。但是,草原退化后繁殖体的减少,特别是原来占优势地位的优质牧草芽库的减少或缺失,可能是退化草原难以恢复的最主要限制因子,值得注意的是,此方面的研究十分有限。

1.2 微生物限制

在生态系统中,土壤微生物是最丰富和最多多样化的生命有机体^[28]。在长期的进化过程中,草原植物与微生物形成了复杂的互惠共生关系。一方面,植物为微生物提供碳源;另一方面,微生物帮助植物获取氮、磷等土壤养分。过度放牧导致的草原退化会显著降低土壤微生物的多样性,改变微生物的群落组成^[29]。在加拿大,一项持续长达 64 年的放牧实验表明,重度放牧导致草地退化,显著降低了土壤细菌群落的物种丰富度和均匀度^[30]。草原退化后微生物多样性的降低和群落组成的变化,会制约退化草原的恢复进程^[31],因为陆地生态系统的恢复依赖于土壤微生物的调控^[32],其中三个微生物类群发挥着重要作用^[31],即植物促生根际细菌、固氮细菌和丛枝菌根真菌。植物促生菌在退化系统中能够适应极端环境状况(如干旱、高温和盐碱),通过为植物提供基本的土壤养分,提高植物对不利环境的忍耐力^[33]。在荒漠生态系统的恢复中,接种植物促生菌比更换表层土壤或施用有机碳更为有效^[34]。根瘤固氮菌的作用对于退化草原的恢复作用是不言而喻的^[35]。最近的研究表明,在温带草原,非共生固氮微生物对养分的吸收也起着重要作用,特别是对于禾本科植物^[36, 37]。草原上 80% 以上的维管植物有共生的丛枝菌根真菌^[38, 39],丛枝菌根真菌对于磷限制的退化生态系统的恢复至关重要,因为丛枝菌根真菌可以帮助植物获取限制性土壤养分(特别是磷元素)^[40-42]。此外,菌根真菌是植物—土壤反馈作用的重要驱动因子,用隔室分离法研究典型草原乡土植物建立的菌丝网络对补播幼苗生长的影响,发现群落中冰草和退化指示种冷蒿建立的菌丝网络显著抑制了补播的羊草幼苗的生长^[27]。然而,退化草原的土壤微生物多样性、组成和功能与未退化草原相比有何差异研究尚少,特别是在退化草原恢复过程中,对植物根际环境中微生物的多样性以及植物—微生物的互动机制的认识非常有限。

1.3 土壤养分限制

在合理的放牧或刈割利用强度下,草原生态系统中的能量沿着食物链在生产者、消费者和分解者之间转移。其中,草原植物是生产者,草原动物是消费者,微生物包括真菌和细菌等是分解者。植物被动物采食、动物的尸体又被微生物分解,其分解后的养分重新回到土壤供应植物的生长,从而构成一个闭合的循环系统,且具有一定的自我调节能力(图 2)。但是,由于放牧场过度放牧和打草场连年刈割,大量的土壤养分随着家畜外销或牧草收获而带出草原生态系统(图 2),导致草原的养分入不敷出^[13]。在内蒙典型草原,据测算,每年每公顷大约 4.8~10.0 千克的氮和 0.5~1.0 千克的磷,随牛、羊外销而被带出生态系统^[42]。草原退化后,地表裸露,风蚀加剧,乃至引发沙尘暴,导致地表富含养分的肥沃土壤被风吹走,进一步加剧了土壤养分的丢失^[43]。在内蒙典型草原,严重退化草场 0~100 cm 土壤碳和氮含量比毗邻的围封样地分别降低了 52.2% 和 51.2%^[12]。在青藏高原高寒草甸,很多研究认为土壤养分降低是植被减少的一个重要原因^[15],秃斑块是土壤养分流失集中区,在黑土滩形成过程中呈现出“负肥力岛”效应^[44]。已有研究表明,补充土壤养分可以解除养分限制,加速退化草原的恢复。在呼伦贝尔草原,春季融雪期补充养分,能够使中度退化的草原在 2~3 年内牧草产量由每公顷 870 千克提高到 2 330~2 600 千克,提高近 2 倍;优质牧草比例由不足 17% 提高到 67%~81%,提高 3 倍多^[45]。这些结果说明,草原退化后土壤养分的缺乏是草原恢复的重要限制因子。

1.4 土壤水分限制

草原大多处于干旱半干旱区,水分是草原植物最主要的限制因子。草原退化后,植被盖度降低,土壤水分的散失更为强烈,因而水分对植物生长的限制作用更甚。在内蒙古草原,如果土壤质地偏沙性,

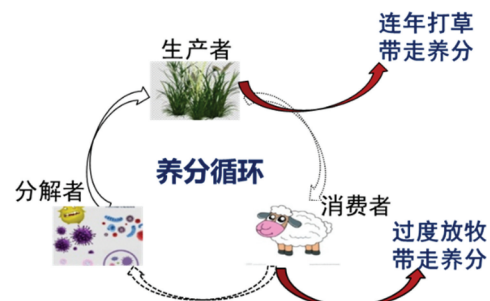


图 2 退化草原生态系统的养分循环过程

则极易形成地面裸斑,进而风蚀成为沙地;在河流湖泊附近的草甸或沼泽草甸,植被退化后草丛变得稀疏,地表蒸发加剧,往往形成次生盐渍化土壤和相应的盐生植被^[19]。在青藏高原高寒草甸,植被退化,土壤持水量和饱和导水率降低^[46];秃斑块的“水热空洞效应”导致大量水热通过秃斑散失,加速更多的草毡层干化、剥离,影响草甸下垫面的“土壤—冻土”系统的稳定性,进而导致黑土滩的形成和扩大^[15]。因此,草原退化后水分状况恶化是草原难以恢复的又一限制因素。

草原退化后,植物繁殖体限制、微生物限制、养分限制和水分限制的作用叠加,使得土壤的结构遭到破坏,水分和养分状况恶化,有益微生物的多样性降低,功能丧失^[31],进而诱发鼠害和虫害频繁爆发^[42],毒害草入侵^[15],严重制约着草原的恢复进程。需要指出的是,除了上述限制因子外,草原退化还表现为食物网结构的简单化以及不同营养级物种的缺失^[47],因此,营养级联关系的重建和食物网的恢复也被认为是退化草原恢复的关键因素。退化草原恢复过程中,需要特别强调恢复草原结构的重要性,即逐步增加更多的营养级物种,形成基本的食物网,产生营养级效应,促进草原良性的营养循环,提高草原生产力与稳定性^[47]。

2 草原恢复的目标与途径

2.1 草原恢复的目标

天然草原的大面积退化导致草原植被稀疏、生产力下降、土壤沙化和盐渍化、沙尘暴发生频次增加、鼠害和虫害爆发、黑土滩面积扩大等生态问题。要恢复退化草原,首先要明确退化草原恢复的目标,这是制定草原恢复措施的基础。目前,我国退化草地恢复的目标尚没有统一的认识,一般认为草原要恢复到退化前的状态,多以几十年的围封样地作为恢复参照系。但是,程积民等^[48]的研究表明,在黄土高原的退化草地,围封10~15年可以进行合理利用,继续围封,由于凋落物积累的增加,草原的多样性和生产力反而降低。由于草原的动物、植物和微生物是协同进化的,采取围封措施,去除动物的干扰,草原并不能完全恢复到退化前的状态。根据中度干扰假说,适度干扰的生态系统生物多样性最高^[49, 50]。由于生物多样性与生态系统多功能性和稳定性密切相关,适度放牧利用的草原应该是草原多功能性最优的系统。放牧优化理论认为,草原初

级生产力在适度放牧强度下达到最高,也就是说,经过优化的放牧管理方式可以提高草地初级生产力^[51]。王岭等^[52]的研究也表明,在合理的放牧强度下,多种家畜组合放牧有利于草原多功能性的维持。因此,草原的恢复要考虑生态系统的复杂性、完整性和稳定性^[47]。根据群落演替理论和多元顶极假说^[53, 54],基于我国草原的植被特征和退化现状,我们认为,我国草原恢复的短期目标是遏制草原退化势头,最终目标以构建“近顶极群落”比较适宜。所谓“近顶极群落”是指在物种组成等群落结构特征上与相同生境下退化前的顶极群落相近,生物多样性得以保持,生态系统结构完好,生态功能与生产功能完善,“草—畜”关系协调的草原群落^[55]。

2.2 草原恢复的途径

目前,草原恢复的途径可以分为自然恢复和人工辅助修复。自然恢复就是完全依靠植被的自我修复能力恢复退化的草原。其中,围封禁牧、延迟放牧和划区轮牧是自然恢复的主要措施。在退化程度较轻,土壤种子库和地下芽库充足的条件下,这些措施是可行的,草原在去除放牧后的3~5年可以基本恢复^[55]。但是对于中度和重度退化的草原,仅依靠自然恢复,进程十分缓慢。在中国科学院内蒙古草原站1983年建立的退化恢复样地,通过围封使其自然恢复,但围封了40年,草原的结构也没有恢复到退化前的状态。模型模拟研究认为,青藏高原的黑土滩在围封条件下恢复需要在50年以上;而在放牧条件下,黑土滩的恢复则需要115~500年^[56]。因此,严重退化草原,由于其退化程度超过了自然恢复的阈值,完全依靠自然恢复,其进程极其缓慢。

人工辅助修复是指通过补播乡土植物和水肥运筹等措施,促进退化草原的恢复。对于中度和重度退化草原,由于生物多样性降低,原生优质牧草的蘖芽库和种子库严重缺失,土壤肥力显著下降,恢复退化草原需要人工辅助措施。在内蒙古草原,中国科学院植物研究所科研团队研发了“生物促芽、养分增效和水肥同步”为核心内容的退化草地快速恢复技术,通过促进优质牧草蘖芽分化,增加蘖芽库的库容,能够在2~3年内使中度和部分重度退化草原得以恢复。在呼伦贝尔草原、锡林郭勒草原、科尔沁草原以及河北坝上草原得到大面积推广,生产力提高1~2倍,优质牧草比例由10%~20%提高到60%

~80%，生物多样性得以维持，恢复效果十分显著^[55]。2022年，该技术入选“科创中国”先导技术榜单。在青藏高原“黑土滩”型退化草地的恢复治理中，科技人员引入冷地早熟禾、垂穗披碱草、中华羊茅等优质禾本科牧草^[15, 57, 58]，先建立人工草地，然后逐渐演替到自然植被，也取得了较好的效果。因此，我国草原恢复的途径应该是自然恢复与人工辅助修复相结合。

3 退化草原恢复需要解决的基础科学问题

3.1 物种水平的基础科学问题

3.1.1 草原植物的繁殖策略

多年生草原植物多以无性繁殖(蘖芽繁殖)为主,有性繁殖(种子繁殖)为辅。如内蒙古草原的优势植物羊草是根茎型禾草,根茎蘖芽是其主要繁殖器官;而大针茅等丛生禾草,基生蘖芽是其主要繁殖器官;一些百合科植物(如细叶韭)通过鳞茎芽繁殖,一些杂类草(如星毛委陵菜)具有根蘖繁殖的特性。这些植物的芽库对于它们越冬后返青以及种群的存续与扩张极为关键。而一二年生植物则多以有性(种子)繁殖为主,土壤种子库是其繁衍和再生的基础。因此,需要深入研究不同区域不同类型草原的植物繁殖策略及其调控机制,以充分利用植物的繁殖策略加速退化草原的恢复。

3.1.2 草原植物的养分和水分利用策略

草原植物在长期进化过程中,形成了不同的资源利用策略,以适应草原的环境条件,完成其生活史。有些植物凭借节约型的资源利用策略,适应干旱的气候环境和贫瘠的土壤环境;有些植物则进化出了奢侈型资源利用策略,可以充分利用降水或温度波动引起的资源脉冲,迅速获取资源。与这些策略相对应,不同植物种的养分获取特性、分配特征、养分利用效率并不相同。与农作物相比,草原植物的养分吸收、分配、贮存和转移特性受到的关注较少。同时,对于草原植物的水分来源(雨水还是地下水)、获取途径和水分吸收特性的研究相当有限。研究草原植物的水分和养分吸收、分配和运移规律以及水分和养分的利用效率,揭示不同恢复阶段植物资源利用与群落组成变化的关系,对于指导退化草原恢复有重要意义。

3.1.3 不同草原植物种与微生物的互作机制

在草原的长期的进化过程中,大多数草原植物

与微生物形成了互惠共生关系。在内蒙古草原,80%的草原植物与菌根真菌形成共生体。但是,不同植物种的根际微生物组成及其与植物的互作机制并不相同,具有物种依赖性。研究表明,我国典型草原群落中建群种克氏针茅或羊草建立的丛枝菌根真菌菌丝网络显著抑制伴生种冰草幼苗的生长^[27]。但是,迄今针对草原植物与微生物的互作机制的研究相当有限。菌根真菌在不同植物养分吸收中的作用、非共生固氮微生物对植物的作用以及植物—微生物互作与草原群落演替的关系亟待深入研究。

3.2 群落水平的基础科学问题

3.2.1 退化草原恢复的演替轨迹

草原退化是植物群落逆行性演替的过程,随着退化程度的加剧,会经历几个不同的阶段。与之相比,草原群落恢复进程的研究非常薄弱。例如,内蒙古羊草草原,在持续放牧干扰下,先退化为糙隐子草草原,进而退化为冷蒿草原。草原恢复的过程是否是草原退化演替的逆过程?即由冷蒿草原状态先恢复到糙隐子草草原状态,再恢复到羊草草原状态,还是可以从冷蒿草原状态直接恢复到羊草草原状态?更重要的是,哪些(种)环境条件的改变能够促进退化草原群落的恢复演替进程?解决这些问题对于指导退化草原的恢复至关重要。

3.2.2 退化草原恢复的物种变化驱动机制

草原群落中,不同的物种由于其繁殖策略和养分水分利用策略的不同,在草原恢复演替过程中,有的表现为增加者,有的表现为减少者,有的没有变化。例如,在内蒙古典型草原恢复的过程中,一些多年生禾草和一二年生植物表现为增加者,而一些多年生杂类草表现为减少者^[59],但其背后的驱动机制并不清楚。植物种群的消长与植物的繁殖策略和资源利用策略等有何关系,与养分和水分环境的改善有何关系?揭示草原恢复过程中物种变化驱动机制对于研发草原恢复技术具有重要指导意义。

3.3 生态系统水平的基础科学问题

3.3.1 草原恢复过程中的物质循环和能量流动

草原退化导致生态系统的物质循环和能量流动出现了障碍,特别是碳、氮、磷循环。畅通草原生态系统的物质循环和能量流动,是草原恢复的重要标志。碳循环过程不仅反映植被的光合物质生产性

能,而且决定着草原生态系统的固碳潜力、固碳速率和水分利用效率;揭示草原生态系统恢复过程的氮循环和磷循环对于深刻理解养分驱动退化草原恢复的机理以及制定合理的养分管理措施至关重要。能量流动是能量沿食物链进行传递的过程,是草原生态系统物质循环的驱动力。不同营养级之间的能量传递效率,如植物生产的光能利用效率、动物生产的饲草转化效率等方面的研究对于制定合理的放牧和刈割制度,实现草畜平衡具有重要意义。

3.3.2 草原恢复过程中生物多样性与生态系统多功能性的关系

生物多样性(包括植物多样性、动物多样性和微生物多样性)对于草原生态系统多功能性和生态系统稳定性至关重要。大量研究已经证实,生物多样性可以提高生态系统的多功能性和生态系统的稳定性^[60, 61]。草原退化导致生物多样性降低,而生物多样性提高可以促进退化草原功能的恢复^[62]。由于草原生态系统不同功能之间存在权衡关系,在草原恢复演替过程中,生物多样性的变化如何影响草原生态系统的多功能性对于深刻理解草原生态系统结构与功能的恢复进程,制定合理的调控措施十分重要。

3.3.3 草原恢复过程中生产功能和生态功能的协同提升机制

草原具有重要的生产功能(如牧草产量、牧草品质、家畜产量等)和生态功能(如固碳功能、水土保持功能等)。草原退化严重削弱了草原的生产和生态功能,而草原恢复则可以同步提升草原的生产和生态功能。但是,自然恢复和人工辅助修复的进程和

轨迹并不相同。以呼伦贝尔草原恢复的进程为例(图3),依靠自然恢复,由于优质牧草繁殖体缺失,土壤养分缺乏,恢复进程十分缓慢,20~25年(b点)以后,生产和生态功能逐步达到一个较低水平的平衡。而人工辅助修复,通过补充养分、扩大原生植被的繁殖体库等措施,可以显著缩短恢复进程,2~3年的时间(a点),生产和生态功能就可以达到一个较高水平。尽管这个案例结果的普遍性还有待于不同区域、不同类型草原恢复实践的检验,但是,深入研究不同恢复途径下草原生产功能和生态功能的协同提升机制,可以为草原恢复途径的确立和恢复技术的研发提供依据。

4 结论与展望

修复退化草原是新时代中国生态文明建设的重大需求。本文在综述前人工作的基础上,分析了我国退化草原难以恢复的限制因子,指出植物繁殖体限制和微生物限制是主要的生物限制因子,土壤养分限制和水分限制是主要的环境制约因子,这些因素的叠加作用是我国退化草原难以恢复的主要原因。本文提出“构建近顶级群落”可作为我国草原恢复的最终目标,而自然恢复与人工辅助修复相结合是实现恢复目标的途径。最后,就我国草原恢复需要解决的基础科学问题进行了探讨,提出了植物种水平、群落水平和生态系统水平需要解决的基础科学问题。通过这些基础科学问题的研究,可以深化我们对退化草原恢复机理的认识,为草原恢复技术的研发、恢复路径的制定以及恢复措施的实施提供依据。

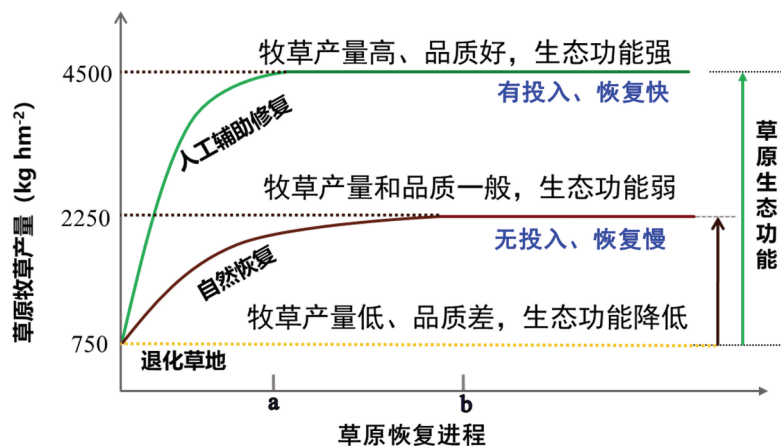


图3 自然恢复和人工辅助修复下草原生产和生态功能的提升轨迹

参 考 文 献

- [1] 方精云, 耿晓庆, 赵霞, 等. 我国草地面积有多大?. 科学通报, 2018, 63(17): 1731—1739.
- [2] 李建东, 方精云. 中国草原的生态功能研究// 旭日干, 任继周, 南志标. 中国草地生态保障与食物安全战略研究丛书(第三卷). 北京: 科学出版社, 2017.
- [3] 李博. 中国北方草地退化及其防治对策. 中国农业科学, 1997, 30(6): 1—9.
- [4] 许志信, 郭丽珍. 加强草原建设 促进畜牧业发展. 内蒙古草业, 2000, 12(3): 1—6.
- [5] 刘钟龄, 王炜, 郝敦元, 等. 内蒙古草原退化与恢复演替机理的探讨. 干旱区资源与环境, 2002, 16(1): 84—91.
- [6] 张英俊, 周冀琼, 杨高文, 等. 退化草原植被免耕补播修复理论与实践. 科学通报, 2020, 65(16): 1546—1555.
- [7] Bardgett RD, Bullock JM, Lavorel S, et al. Combatting global grassland degradation. Nature Reviews Earth & Environment, 2021, 2(10): 720—735.
- [8] 李永宏. 内蒙古锡林河流域羊草草原和大针茅草原在放牧影响下的分异和趋同. 植物生态学与地植物学学报, 1988, 12(3): 189—196.
- [9] 李绍良, 陈有君, 关世英, 等. 土壤退化与草地退化关系的研究. 干旱区资源与环境, 2002, 16(1): 92—95.
- [10] 王炜, 梁存柱, 刘钟龄, 等. 羊草+大针茅草原退化演替机理的研究. 植物生态学报, 2000, 24(4): 468—472.
- [11] 戎郁萍, 韩建国, 王培, 等. 放牧强度对草地土壤理化性质的影响. 中国草地, 2001, 23(4): 41—47.
- [12] He NP, Yu Q, Wu L, et al. Carbon and nitrogen store and storage potential as affected by land-use in a *Leymus chinensis* grassland of Northern China. Soil Biology and Biochemistry, 2008, 40(12): 2952—2959.
- [13] 陈佐忠, 盛修武, 杨宗贵, 等. 不同类型草原群落雨季施肥的生态效应// 中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. 草原生态系统研究: 第 1 集. 北京: 科学出版社, 1985, 225—231.
- [14] 尚占环, 龙瑞军. 青藏高原“黑土型”退化草地成因与恢复. 生态学杂志, 2005, 24(6): 652—656.
- [15] 尚占环, 董全民, 施建军, 等. 青藏高原“黑土滩”退化草地及其生态恢复近 10 年研究进展——兼论三江源生态恢复问题. 草地学报, 2018, 26(1): 1—21.
- [16] 曹广民, 龙瑞军. 三江源区“黑土滩”型退化草地自然恢复的瓶颈及解决途径. 草地学报, 2009, 17(1): 4—9.
- [17] 周华坤, 周立, 赵新全, 等. 江河源区“黑土滩”型退化草场的形成过程与综合治理. 生态学杂志, 2003, 22(5): 51—55.
- [18] Strömberg CAE, Staver AC. The history and challenge of grassy biomes. Science, 2022, 377(6606): 592—593.
- [19] 姜恕. 草原的退化及其防治策略初探. 资源科学, 1988, 10(2): 1—7.
- [20] Benson EJ, Hartnett DC. The role of seed and vegetative reproduction in plant recruitment and demography in tallgrass prairie. Plant Ecology, 2006, 187(2): 163—178.
- [21] Dalgleish HJ, Hartnett DC. The effects of fire frequency and grazing on tallgrass prairie productivity and plant composition are mediated through bud bank demography. Plant Ecology, 2009, 201(2): 411—420.
- [22] Yang J, Zhang M, Wang XT. Response of under-ground bud bank to degradation in an alpine meadows on the Qinghai-Tibet Plateau, China. Frontiers in Plant Science, 2022, 13: 1013331.
- [23] Zhao LP, Wang D, Liang FH, et al. Grazing exclusion promotes grasses functional group dominance via increasing of bud banks in steppe community. Journal of Environmental Management, 2019, 251: 109589.
- [24] Leder CV, Peter G, Funk FA, et al. Consequences of anthropogenic disturbances on soil seed bank diversity and nurse shrub effect in a semiarid rangeland. Biodiversity and Conservation, 2017, 26(10): 2327—2346.
- [25] Shang ZH, Yang SH, Wang YL, et al. Soil seed bank and its relation with above-ground vegetation along the degraded gradients of alpine meadow. Ecological Engineering, 2016, 90: 268—277.
- [26] Franca A, Re GA, Sanna F. Effects of grazing exclusion and environmental conditions on the soil seed bank of a Mediterranean grazed oak wood pasture. Agroforestry Systems, 2018, 92(4): 909—919.
- [27] 张英俊, 周冀琼, 杨高文, 等. 退化草原植被免耕补播修复理论与实践. 科学通报, 2020, 65(16): 1546—1555.
- [28] Locey KJ, Lennon JT. Scaling laws predict global microbial diversity. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(21): 5970—5975.
- [29] Yang Y, Zhang H, Liu W, et al. Effects of grazing intensity on diversity and composition of rhizosphere and non-rhizosphere microbial communities in a desert grassland. Ecology and Evolution, 2023, 13(7): e10300.
- [30] Zhang YT, Gao XL, Hao XY, et al. Heavy grazing over 64 years reduced soil bacterial diversity in the foothills of the Rocky Mountains, Canada. Applied Soil Ecology, 2020, 147: 103361.
- [31] Coban O, De Deyn GB, van der Ploeg M. Soil microbiota as game-changers in restoration of degraded lands. Science, 2022, 375(6584): abe0725.
- [32] Hall EK, Bernhardt ES, Bier RL, et al. Understanding how microbiomes influence the systems they inhabit. Nature Microbiology, 2018, 3(9): 977—982.
- [33] Alsharif W, Saad MM, Hirt H. Desert microbes for boosting sustainable agriculture in extreme environments. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 1666.

- [34] Chiquoine LP, Abella SR, Bowker MA. Rapidly restoring biological soil crusts and ecosystem functions in a severely disturbed desert ecosystem. *Ecological Applications*, 2016, 26(4): 1260—1272.
- [35] Stagnari F, Maggio A, Galieni A, et al. Multiple benefits of legumes for agriculture sustainability: an overview. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 2017, 4(1): 1—13.
- [36] Reed SC, Cleveland CC, Townsend AR. Functional ecology of free-living nitrogen fixation: a contemporary perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2011, 42: 489—512.
- [37] Keuter A, Veldkamp E, Corre MD. Asymbiotic biological nitrogen fixation in a temperate grassland as affected by management practices. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 70: 38—46.
- [38] Dickie IA, Alexander I, Lennon S, et al. Evolving insights to understanding mycorrhizas. *New Phytologist*, 2015, 205(4): 1369—1374.
- [39] Walder F, van der Heijden MGA. Regulation of resource exchange in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Nature Plants*, 2015, 1: 15159.
- [40] van der Heijden MGA, Klironomos JN, Ursic M, et al. Mycorrhizal fungal diversity determines plant biodiversity, ecosystem variability and productivity. *Nature*, 1998, 396(6706): 69—72.
- [41] van der Heijden MGA, Bardgett RD, van Straalen NM. The unseen majority: soil microbes as drivers of plant diversity and productivity in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2008, 11(3): 296—310.
- [42] 潘庆民, 薛建国, 陶金, 等. 中国北方草原退化现状与恢复技术. *科学通报*, 2018, 63(17): 1642—1650.
- [43] Hoffmann C, Funk R, Wieland R, et al. Effects of grazing and topography on dust flux and deposition in the Xilingele grassland, Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 2008, 72(5): 792—807.
- [44] 韩立辉, 尚占环, 任国华, 等. 青藏高原“黑土滩”退化草地植物和土壤对秃斑面积变化的响应. *草业学报*, 2011, 20(1): 1—6.
- [45] 方精云, 潘庆民, 高树琴, 等. “以小保大”原理: 用小面积人工草地建设换取大面积天然草地的保护与修复. *草业科学*, 2016, 33(10): 1913—1916.
- [46] 尤全刚, 薛娴, 彭飞, 等. 高寒草甸草地退化对土壤水热性质的影响及其环境效应. *中国沙漠*, 2015, 35(5): 1183—1192.
- [47] 王德利, 王岭, 辛晓平, 等. 退化草地的系统性恢复: 概念、机制与途径. *中国农业科学*, 2020, 53(13): 2532—2540.
- [48] 程积民, 井赵斌, 金晶炜, 等. 黄土高原半干旱区退化草地恢复与利用过程研究. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(3): 267—279.
- [49] Connell JH. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 1978, 199(4335): 1302—1310.
- [50] Briske DD, Fuhlendorf SD, Smeins FE. State-and-transition models, thresholds, and rangeland health: a synthesis of ecological concepts and perspectives. *Rangeland Ecology & Management*, 2005, 58(1): 1—10.
- [51] McNaughton SJ. Ecology of a grazing ecosystem: the serengeti. *Ecological Monographs*, 1985, 55(3): 259—294.
- [52] Wang L, Delgado-Baquerizo M, Wang DL, et al. Diversifying livestock promotes multidiversity and multifunctionality in managed grasslands. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2019, 116(13): 6187—6192.
- [53] Clements FE. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916.
- [54] Tansley AG. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, 1935, 16(3): 284—307.
- [55] 潘庆民, 孙佳美, 杨元合, 等. 我国草原恢复与保护的问题与对策. *中国科学院院刊*, 2021, 36(6): 666—674.
- [56] Li XL, Perry GLW, Brierley G, et al. Restoration prospects for Heitutan degraded grassland in the Sanjiangyuan. *Journal of Mountain Science*, 2013, 10(4): 687—698.
- [57] 曹广民, 龙瑞军. 三江源区“黑土滩”型退化草地自然恢复的瓶颈及解决途径. *草地学报*, 2009, 17(1): 4—9.
- [58] 贺金生, 刘志鹏, 姚拓, 等. 青藏高原退化草地恢复的制约因子及修复技术. *科技导报*, 2020, 38(17): 66—80.
- [59] Bai YF, Wu JG, Clark CM, et al. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from Inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 358—372.
- [60] Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, et al. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 486(7401): 59—67.
- [61] Tilman D, Reich PB, Knops JMH. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 2006, 441(7093): 629—632.
- [62] Yang Y, Tilman D, Furey G, et al. Soil carbon sequestration accelerated by restoration of grassland biodiversity. *Nature Communications*, 2019, 10: 718.

Limiting Factors of Degraded Grassland Restoration in China and Related Basic Scientific Issues

Qingmin Pan* Yuanhe Yang Jianhui Huang

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

Abstract Grasslands cover about 30.5% of China's land area. Extensive degradation of China's grasslands greatly demotes its functioning and services, and has negative impacts on national ecological security and food security. At present, the degraded grassland area still exceeds 70% in our country, and it is an urgent need to restore the extensively degraded grasslands in an era of ecological civilization construction in China. This paper analyzes the limiting factors for the restoration of degraded grasslands in China, and points out that the superposed effects of propagator limitation, microorganism limitation, nutrient limitation and water limitation are the main reasons of grassland restoration. The target of grassland restoration is discussed, and it is suggested that "near-climax community" can be the ultimate target of grassland restoration in China. Finally, this paper put forwards potential basic scientific issues at species, community and ecosystem levels for grassland restoration to provide reference for the basic research and related technology development of grassland restoration in China.

Keywords grassland degradation; limiting factors; grassland restoration; restoration target

(责任编辑 崔国增 姜钧译)

* Corresponding Author. Email: pqm@ibcas.ac.cn