

DOI: 10.20103/j.stxb.202405161120

杨欢,金玉洁,段媛媛,李捷,庞晓攀,郭正刚.高原鼢鼠牧食洞道干扰对高寒草地生态系统植物碳库密度的影响.生态学报, 2025, 45(5): 2424-2435.

Yang H, Jin Y J, Duan Y Y, Li J, Pang X P, Guo Z G. Effect of foraging tunnel disturbances created by plateau zokor on plant carbon pool density in different types of alpine grassland ecosystems. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(5): 2424-2435.

高原鼢鼠牧食洞道干扰对高寒草地生态系统植物碳库密度的影响

杨 欢,金玉洁,段媛媛,李 捷,庞晓攀,郭正刚*

兰州大学草地农业科技学院,草种创新与草地农业生态系统全国重点实验室,兰州 730020

摘要:植物碳库是草地土壤碳库的重要来源,在草地碳循环和气候调节方面均具有重要作用。小型地下草食哺乳动物作为草地生态系统中的主要生物干扰因子之一,通过其广泛的觅食活动对植物碳库产生显著影响。选取青藏高原特有的小型地下草食哺乳动物高原鼢鼠(*Eospalax baileyi*)主要栖息地类型:高寒草甸、高寒草原和高寒草甸草原为研究对象,通过原位配对取样,分析牧食洞道干扰对植物碳库以及组分的影响,并筛选出牧食洞道干扰前后影响植物碳库的关键因子。研究结果表明,牧食洞道干扰显著降低了植物地上和地下碳库,降低程度从大到小依次为高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸。高寒草地生态系统地下和地上植物碳库比值均降低,表明地下植物碳库受到的影响相对更大。土壤含水量、微生物量碳、有机碳等因素是影响植物碳库变化的关键因子。研究强调在评估高寒草地生态系统碳库时需考虑小型地下草食哺乳动物的影响,为未来高寒草地植物碳库的管理和恢复提供了科学依据和实践方法。

关键词:高寒草地;牧食洞道;高原鼢鼠;植物碳库;随机森林

Effect of foraging tunnel disturbances created by plateau zokor on plant carbon pool density in different types of alpine grassland ecosystems

YANG Huan, JIN Yujie, DUAN Yuanyuan, LI Jie, PANG Xiaopan, GUO Zhenggang*

State Key Laboratory of Herbage Improvement and Grassland Agro-ecosystems, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: The plant carbon pool, an important source of the grassland soil carbon pool, plays a crucial role in carbon cycling and climate regulation. Small subterranean herbivores, such as the plateau zokor (*Eospalax baileyi*), significantly influence the plant carbon pool through their extensive foraging activities in grassland ecosystems. This study focuses on the plateau zokor, an endemic subterranean herbivore of the Qinghai-Tibet Plateau, which inhabits various types of alpine grasslands: alpine meadows, alpine steppes, and alpine meadow steppes. Using in-situ paired sampling, we analyzed the effects of foraging tunnel disturbances on the plant carbon pool and identified key factors influencing the plant carbon pool in both tunnel and non-tunnel quadrats. Our results indicate that foraging tunnel disturbances significantly reduce both the aboveground and belowground plant carbon pools, with the pronounced impact in alpine steppes, followed by alpine meadow steppes and alpine meadows. The ratio of belowground to aboveground plant carbon pools also declined across the three alpine grassland types, indicating a greater impact on belowground pools. Key factors such as soil moisture, microbial biomass carbon, and organic carbon levels were crucial in influencing the plant carbon pool changes. These findings suggest

基金项目:国家重点研发计划(2023YFF1304302);国家自然科学基金(42307418);兰州大学学生创新创业行动计划项目(20230010026)

收稿日期:2024-05-16; **网络出版日期:**2024-11-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: guozhg@lzu.edu.cn

the importance of considering the impacts of small subterranean herbivores when assessing carbon pools in alpine grassland ecosystems and provide a scientific basis and practical methods for future management and restoration of plant carbon pools.

Key Words: alpine grasslands; foraging tunnel; plateau zokor; plant carbon pool; random forest

草地生态系统覆盖了全球陆地生态系统总面积的约 40%, 在全球碳循环中发挥着重要的碳汇功能^[1]。草地生态系统主要通过其植物生物量(即“植物碳库”)将大气中二氧化碳贮存起来^[2], 对缓解全球气候变化起到了关键作用^[3-4]。研究表明, 草地生态系统的植物碳库主要受气温、降水、土地利用变化、植被类型和大型草食动物放牧行为等干扰因素影响^[5-7]。

草食动物是草地生态系统中重要的组成部分^[8]; 除了大型草食动物的存在之外, 全球草地生态系统中还广泛分布着小型地下草食哺乳动物, 例如北美草原的囊地鼠和南美洲沿海草地的栉鼠^[9]。大量的小型地下草食哺乳动物, 主要通过植被表面堆积大量鼠丘^[10]、掘土并构建大量洞道系统^[11]和采食行为^[12], 对草地生态系统产生干扰^[13]。研究表明, 小型地下草食哺乳动物的鼠丘活动导致北美高山生态系统的土壤紧实度降低, 并减少了土壤有机碳、全氮和全磷的含量^[14], 同时也降低了高寒草甸的植物生物量; 在南非开普植物区的芬波斯生态系统中, 鼠丘干扰却增加了土壤中的养分含量, 包括氮、磷、钙、钾、镁和钠^[15]。此外, 小型地下草食哺乳动物的采食行为直接减少了北美草原^[16]和高寒草地的植物地上生物量^[12], 并间接导致高寒草甸中土壤水分降低及土壤容重增加^[17]。然而, 先前的研究主要集中在牧食洞道的空间结构特征及小型地下草食哺乳动物的在牧食洞道中的觅食策略^[9], 却很少关注牧食洞道干扰对植物碳库的影响。牧食洞道可能通过以下途径影响植物碳库: 首先, 小型地下草食哺乳动物的挖掘和取食行为直接消耗和破坏植物根系, 从而减少植物生物量, 影响碳库的积累^[18]。其次, 这些活动增加土壤紧实度并加速土壤水分下渗, 改变土壤的物理环境, 间接影响碳库的稳定性^[17]。此外, 牧食洞道通过改变植物物种间的竞争关系, 从而改变植物群落的组成和结构, 特别是通过减少杂类草的丰富度, 进而影响植物碳积累^[12]。最后, 牧食洞道的挖掘和取食行为改变土壤中氮的可利用性, 从而潜在影响植物的生长速度和碳储存能力^[19]。因此, 牧食洞道干扰对植物碳库的影响需要进一步验证。

高原鼯鼠(*Eospalax baileyi*)是青藏高原上的一种特有小型地下草食哺乳动物^[20-21], 其体长 8—20 cm, 体重 280—420 g, 生活在具有不同水热条件的高寒草地生态系统中^[19, 22], 比如高寒草甸、高寒草原和高寒草甸草原等^[23]。青藏高原的高寒草地生态系统通常被认为是一个重要的碳库^[24], 是当前研究草地生态系统碳储量的重要平台和热点区域^[25]; 然而, 这些生态系统容易受到外界环境干扰, 如放牧^[26]和小型地下草食哺乳动物造成的鼠丘影响^[27], 导致草地退化以及草地生态系统碳损失。高原鼯鼠构建的牧食洞道主要位于地表下 3—20 cm 的深度, 并占洞道系统总长度的 80% 以上^[28]。先前研究表明, 高原鼯鼠的牧食洞道干扰主要影响土壤有机碳库^[19], 而对植物碳库的研究甚少; 高原鼯鼠的牧食洞道干扰导致植物生物量和物种丰富度下降^[12], 而植物生物量和物种丰富度通常作为生物因素促使植物碳库的变化。目前, 不同学者已对我国不同类型草地植物碳库进行了研究, 但采用的研究方法(主要有文献记录法、实地调查法、遥感-植被指数法与模型法)不同, 导致植物碳库估算的结果差异较大^[29-30]。因此, 本研究首次系统分析了高原鼯鼠牧食洞道干扰对不同类型高寒草地(高寒草甸、高寒草原和高寒草甸草原)植物碳库的影响。通过结合大面积野外实地调查和随机森林模型, 筛选出关键影响因子, 并揭示了不同草地类型对牧食洞道干扰的差异化响应。本研究不仅为全面理解和准确评估小型地下草食哺乳动物对高寒草地生态系统植物碳库的影响提供科学依据, 也为高寒草地生态系统管理提供了新的视角和方法。

1 材料与方法

1.1 研究地区概况

鉴于高原鼯鼠在不同草地类型和不同气候条件下的分布, 本研究聚焦于高原鼯鼠偏好的栖息地: 高寒草

甸、高寒草原和高寒草甸草原,以探究牧食洞道干扰对植物碳库的影响。这些地点的海拔范围 3129—3602 m,年均降水量在 395.7—591.5 mm 之间。在寒冷潮湿条件下的高寒草甸主要是莎草科植物为优势种;高寒草原在寒冷干旱条件下主要由禾本科植物主导;而高寒草甸草原是介于高寒草甸和高寒草原之间的过渡性草地类型,优势种是禾本科和莎草科(表 1)。门源和碌曲的土壤类型根据中国土壤分类系统被归类为高山草甸土,祁连为高山草原土。碌曲、祁连和门源县的所有草地都分配给了当地牧户,每个牧户将其草地分为暖季和冷季放牧区^[12]。冷季放牧区通常从 4 月底到 10 月初被围栏隔开,用来限制大型草食动物的进入,然后从 10 月中旬到 3 月供牦牛或藏羊放牧^[27]。虽然这些地点存在高原鼠兔和旱獭,但高原鼯鼠是调查地点唯一观察到的小型地下草食哺乳动物。

1.2 试验设计和调查

调查在冷季放牧区进行,以消除大型草食动物放牧对植物碳库的影响。每个选定的地点选择了 6 个牧户进行调查样地的布置,确保任意两个样地之间的距离超过 3 km。这个间距主要依据牧户之间的距离确定的。调查样地为 35 m×600 m,2022 年 4 月记录每个样地中新鲜鼠丘的数量。在本研究中随机选择了 15 个新鲜鼠丘并标记,任意两个鼠丘之间的最小距离为 40 m。采用单位面积下高原鼯鼠新鲜鼠丘数量来评估高原鼯鼠活动强度^[19],本研究新鲜鼠丘的密度在不同的草地类型中变化,高寒草原为 51—696 个/hm²,高寒草甸为 44—570 个/hm²,高寒草甸草原为 62—683 个/hm²。三种类型的高寒草地的受高原鼯鼠活动干扰程度均介于轻度到重度干扰^[31],造成高寒草地的退化程度介于轻度到重度。三种高寒草地类型共有 90 个洞道干扰样方和 90 个洞道未干扰样方。

表 1 研究区域基本概况
Table 1 The basic characteristics of study sites

地点 Site	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Elevation/m	年均温 Mean annual temperature/℃	年均降水量 Mean annual precipitation/mm	优势种 Dominant species	草地类型 Grassland types
门源	101°11'E	37°37'N	3,129	3.2	591.5	矮生嵩草 <i>Carex alatauensis</i>	高寒草甸
祁连	100°37'E	37°44'N	3,602	2.9	395.7	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	高寒草原
碌曲	102°22'E	34°10'N	3,481	3.4	463.1	高山嵩草 <i>Carex parvula</i> , 冷地早熟禾 <i>Poa araratica</i>	高寒草甸草原

在 8 月,为避免鼠丘效应,在距标记鼠丘 1.5 m 的地方随机定位牧食洞道。对于每个标记的鼠丘,使用一根细钢筋条探测牧食洞道。在定位好牧食洞道后,挖掘一个小洞并通过牧食洞道插入并沿着牧食洞道方向推进金属探测器追踪,并圈定出一个 15 cm×30 cm 且笔直的牧食洞道片段,称为牧食洞道干扰样方。采用配对设计,为每个洞道干扰样方布设一个未受扰动样方(牧食洞道未干扰样方),大小相同,位置在牧食洞道干扰样方的左侧或右侧,间隔距离 15 cm,以减少环境异质性^[19]和洞道边缘效应的影响^[32]。

1.3 试验取样

植物和土壤取样在 8 月进行。由于在每个调查样地的 15 个洞道样方中,牧食洞道顶部到土壤表面的距离各不相同(范围 3—20 cm),将 10 cm 作为植物和土壤取样深度^[17,19]。本研究使用小型不锈钢铲挖掘垂直土壤剖面,卷尺测量并记录牧食洞道顶部到土壤表面的距离。若洞道顶部到土壤表面的距离大于或等于 10 cm,则选择此洞道样方及其配对的非洞道样方作为植物和土壤取样样方;如果距离小于 10 cm,则忽略此洞道样方及其配对的非洞道样方。直到当每个样地收集到 5 个取样样方时,则该样地的取样结束。标记的 15 个鼠丘足够在每个样地中找到 5 个取样样方^[19]。

在每个样方使用数字温度计(包括洞道未干扰样方和洞道干扰样方)重复测量三次土壤温度。齐地刈割地上生物量,然后在每个样方中使用根钻(直径:10 cm)收集 0—10 cm 土层的地下植物部分,测定样方与地上部分测定样方对应,采用温和的水流冲刷地下植物部分的土壤;将洗干净的地上和地下植物部分存放在信封中并带回实验室。使用小铲削平由根钻产生的圆柱形剖面,形成四个垂直剖面。四个剖面中的任意两个用于

测量土壤容重和含水量,另外两个用于收集新鲜土壤样品。同时采用不锈钢环刀(体积 100 cm³;内径 5.03 cm)在 0—10 cm 深度收集新鲜土壤样本,重复三次,土壤样本被混合、均质化并筛选(<2 mm)以移除根系。

混合的土壤样本分为两部分子样品。一部分子样品被带回实验室并室内风干,用于测量土壤有机碳、土壤 pH、土壤总氮和总磷含量;另一部分存放在控温为 4℃ 的冰盒中带回实验室,用于测量铵态氮、硝态氮、土壤微生物量碳和氮。用于测量土壤容重和含水量的新鲜土壤样本被装入记录重量的铝盒中,用电子天平称重每个带有新鲜土壤样本的铝盒,待运回实验室进一步测量。

1.4 样品分析

在实验室内,所有地上和地下植物部分在 65℃ 的烘箱中烘干至恒重,然后称重,其中用于重除以取样地表面积计算得到单位面积地上生物量(g/m²),根据根钻的内径大小换算成单位面积上 0—10 cm 土层内的地下生物量(g/m²)。带有新鲜土壤样本的铝盒在 105℃ 下烘干至恒定重量并冷却至室温后称重,土壤含水量通过烘干前后样本的重量差计算得出。植物粉碎过 60 目筛后,采用元素分析仪(Vario EL III;Elementar, Germany)测量植物地上部分和地下部分的总碳含量(%)。土壤有机碳、土壤总氮和总磷浓度分别通过重铬酸钾外加热氧化法、凯氏定氮法和钼蓝比色法测量。土壤铵态氮和硝态氮通过流动注射分析仪(FIAstar 5000 Analyzer, FOSS, DK)确定。土壤 pH 使用 PHS-3C 仪器(INESA Scientific Instrument Co., Ltd, China)测量。土壤微生物生物量碳和氮通过 TOC 分析仪(Liquid TOC II, Elementar, Germany)确定。

1.5 植物碳库密度的计算

植物总碳库密度由植物地上部分和地下部分决定,计算公式如下^[33]:

$$\text{植物碳库密度} = \text{地上生物量} \times \text{地上碳含量} + \text{地下生物量} \times \text{地下碳含量}$$

式中,植物碳库密度(g/m²):表示单位面积(m²)内植物体碳的总质量;地上生物量(g/m²):表示单位面积内所有地上植物部分的总重量;地上碳含量(%):地上植物组织中碳的百分比;地下生物量(g/m²):表示单位面积内 0—10 cm 土层中地下植物部分的总重量;地下碳含量(%):地下植物组织中碳的百分比。本研究中碳含量和植物的生物量均为实测值。

1.6 数据处理与分析

所有洞道样方和非洞道样方的数据通过 Shapiro-Wilk 检验进行正态性评估。如有必要,数据会进行 log₁₀ 转换以满足正态性和同方差性的假设。如果 log₁₀ 转换后数据仍非正态,继续使用非参数 Wilcoxon-Mann-Whitney 检验分析数据。在初步检验中,高寒草原的洞道和非洞道样方的地下植物碳库、植物总碳库和土壤温度的数据未能满足正态分布。高寒草甸草原的洞道和非洞道样方的植物地上碳库、地下植物碳库、植物总碳库、土壤含水量和土壤铵态氮的数据未能满足正态分布。高寒草甸的洞道和非洞道样方的土壤含水量、土壤微生物量碳和有机碳含量的数据未能满足正态分布。对这上述些变量,进行了 log₁₀ 转换,以改善数据的正态性和减少极端值的影响。转换后,所有数据的分布均符合正态分布。

使用一般线性混合模型(LMM)分析牧食洞道干扰对植物性质(地上植物碳库、地下植物碳库和总植物碳库)、土壤物理性质(土壤容重、土壤含水量和土壤温度)、土壤化学性质(有机碳、土壤总氮、铵态氮和硝态氮、总磷含量和土壤 pH)和土壤微生物性质(土壤微生物生物量碳、氮)的影响。植物性质、土壤物理性质和土壤化学性质、土壤微生物性质被视为响应变量,有无洞道干扰为固定因子,嵌套在每种草地类型中的样地,以及嵌套在样地中的配对样方为随机因子。

应用随机森林(RF)算法来估计三种草地类型影响植物碳库的关键因素(植物性质、土壤物理性质、土壤化学性质和土壤微生物性质)在洞道样方和洞道未干扰样方中的差异。本研究运行随机森林算法 100 次,以评估均方误差的增加(%IncMSE),其中更高的%IncMSE 意味着对于预测变量的更高重要性,这被用来排列每个参数的相对重要性。通过使用 R 中的 rfPermute 包计算,得出 $P < 0.05$ 的显著预测因子被识别为对植物碳库有显著影响的因子。在随机森林分析过程中,本研究设置 ntree、mtry 和 nodesize 分别为 5000、3 和 5。所有的统计分析均使用 R 4.2.1 软件进行,该软件由 R Core Team 在 2023 年发布。图形的绘制使用了 Origin 2023b

版和 R 4.2.1 版软件。

2 结果与分析

2.1 三种类型草地地上和地下植物碳库密度分配比例研究

受高原鼯鼠牧食洞道干扰的高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸地上植物、地下植物和植物总碳库均呈现降低的趋势。牧食洞道干扰高寒草原地上、地下和总植物碳库密度降低幅度依次为 26.65%, 37.20% 和 32.89%, 分别是 15.92、32.17 g/m² 和 48.10 g/m²; 高寒草甸草原生态系统降幅依次为 18.32%, 34.56% 和 27.53%, 分别是 14.50、35.79 g/m² 和 50.29 g/m²; 高寒草甸生态系统降幅依次为 15.86%, 32.45% 和 25.49%, 分别是 13.77、38.96 g/m² 和 52.72 g/m² (图 1)。牧食洞道干扰对地下植物碳库的影响显著大于对地上植物碳库的影响, 是高原鼯鼠直接采食植物根系的行为所致。不同草地类型响应牧食洞道干扰程度从高到低依次为高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸。高寒草原由于气候相对干燥, 植物对水分资源高度依赖, 可能使其根系损伤后更为脆弱; 而高寒草甸和高寒草甸草原因水分可用性较高, 对牧食洞道干扰的适应性更强, 受牧食洞道影响相对较小。

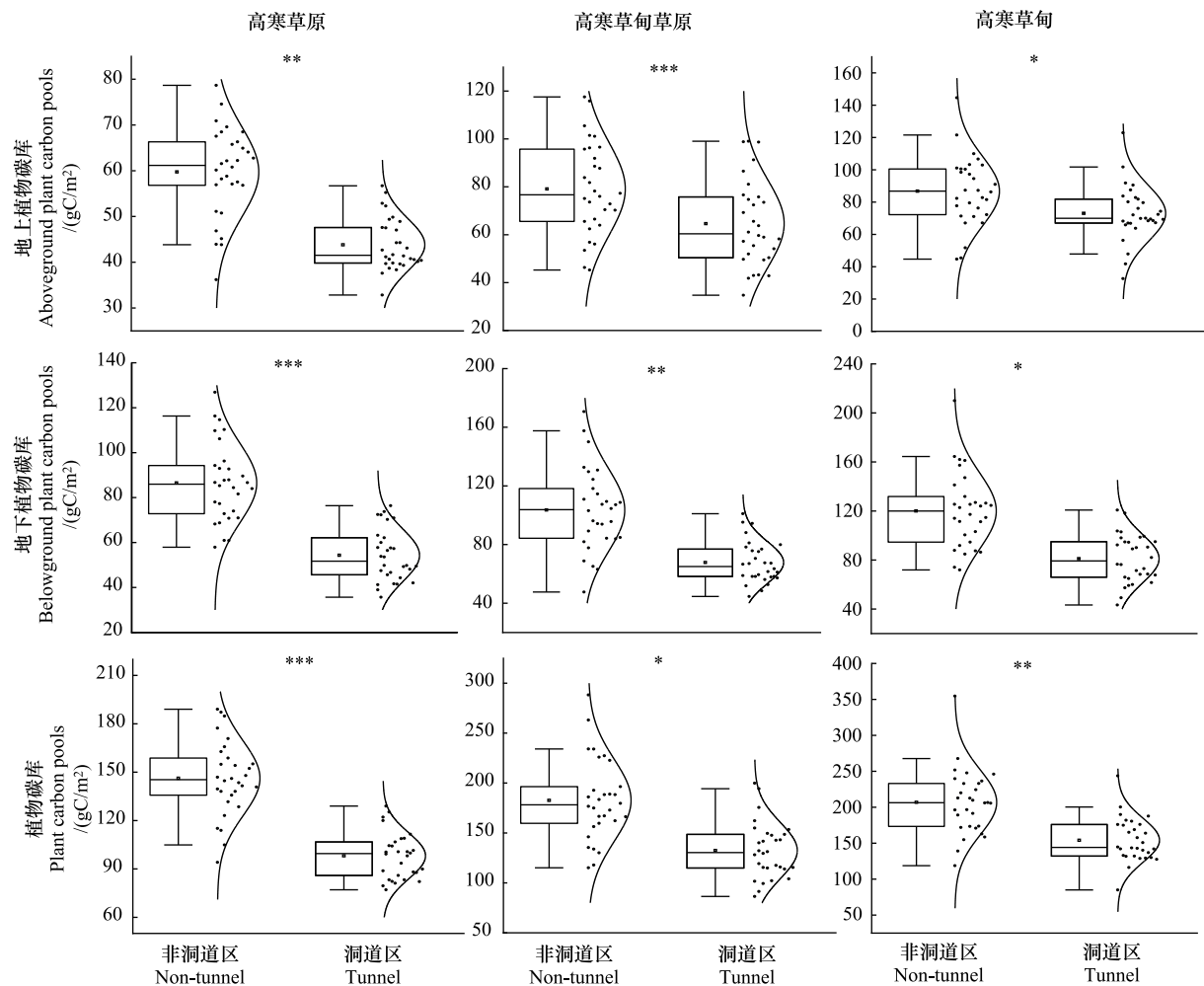


图1 三种类型草地地上、地下和总植物碳库

Fig.1 Aboveground, belowground and total plant carbon pools in three alpine grassland types

左侧的箱线图, 实线的上下端分别代表最大值和最小值, 矩形的上下端分别代表上四分位数和下四分位数, 中间的横线表示中位数, 矩形内的正方形表示平均值。右侧散点表示实际观测值, 散点旁的正态拟合曲线用于表征数据的分布趋势; * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, *** 表示 $P < 0.001$

2.2 不同草地类型地下和地上植物碳库比值的对比分析

高原鼢鼠牧食洞道干扰均造成高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸的地下和地上植物碳库比值的下降。高寒草原的地下和地上植物碳库比值由 1.47 下降至 1.25,降幅 14.97%;高寒草甸草原由 1.35 下降至 1.10,降幅 18.03%;高寒草甸由 1.44 下降至 1.16,降幅 19.41%(图 2)。在不同草地类型中,地下和地上植物碳库比值受牧食洞道影响的程度从小到大依次为高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸。其中,高寒草原地下与地上植物碳库比值的降幅相对较小,可能是高寒草原的地上植物碳库本身较低所致,导致比值的变化幅度低于高寒草甸和高寒草甸草原。高寒草甸和高寒草甸草原的地下植物碳库受牧食洞道干扰的影响较地上植物碳库更大,导致这两种草地类型中地下与地上植物碳库比值显著下降。

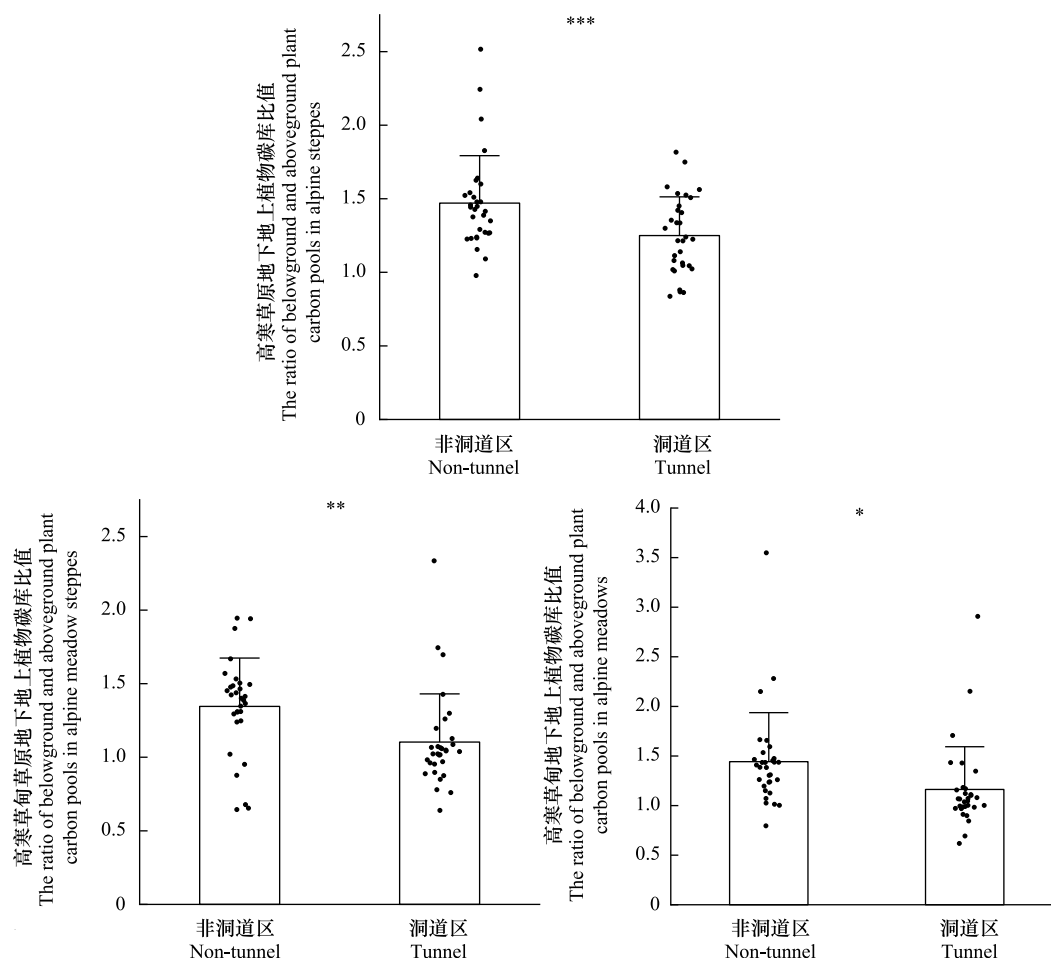


图 2 不同草地类型地下地上植物碳库比值

Fig.2 Ratio of belowground and aboveground plant carbon pools in different grassland types

2.3 不同草地类型的土壤理化性质与微生物群落特征

受高原鼢鼠牧食洞道干扰影响,高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸的土壤理化性质与微生物群落特征均发生了显著变化。首先,三种草地类型的土壤含水量均呈现下降趋势,而土壤容重则表现出增加趋势。在所有草地类型中,土壤全氮、铵态氮和硝态氮含量均显著下降,表明牧食洞道干扰可能导致了土壤养分的流失。土壤微生物量碳和氮含量也显著减少,表明土壤微生物活性受到影响,可能与土壤理化条件的改变有关,如土壤含水量的减少和 pH 值的上升。土壤有机碳含量在三种草地类型中均呈现下降趋势,而 pH 值则显著增加,表明土壤微环境化学性质发生了变化,可能影响土壤微生物的代谢活动和碳循环过程(表 2)。因此,牧食洞道干扰不仅改变了不同草地类型的土壤理化性质,还显著影响了土壤微生物群落的组成与功能。

表 2 牧食洞道干扰下不同草地类型的土壤理化性质和微生物碳氮含量

Table 2 Soil physicochemical properties and microbial biomass carbon and nitrogen concentrations of different grassland types under foraging tunnel disturbances

指标 Parameter	草地类型 Grassland types	非洞道区 Non-tunnel	洞道区 Tunnel	<i>P</i>
土壤含水量 Soil moisture/%	高寒草原	25.29±8.30	19.9±7.27	<0.001
	高寒草甸草原	35.44±7.62	31.87±9.51	<0.01
	高寒草甸	29.36±9.01	23.66±8.95	<0.05
土壤 pH Soil pH	高寒草原	7.54±0.39	7.88±0.47	<0.05
	高寒草甸草原	7.18±0.36	7.37±0.29	<0.01
	高寒草甸	7.28±0.33	7.68±0.39	<0.05
土壤容重 Soil bulk density/(g/cm ³)	高寒草原	0.88±0.29	0.91±0.21	<0.05
	高寒草甸草原	0.62±0.23	0.89±0.21	<0.05
	高寒草甸	0.69±0.27	0.78±0.20	<0.05
土壤温度 Soil temperature/°C	高寒草原	19.54±3.17	19.78±2.38	ns
	高寒草甸草原	16.61±2.27	16.21±2.21	ns
	高寒草甸	15.32±2.24	15.01±2.27	ns
土壤有机碳 Soil organic carbon/(g/kg)	高寒草原	32.40±3.14	23.92±2.78	<0.01
	高寒草甸草原	37.83±2.34	32.74±1.98	<0.01
	高寒草甸	50.54±3.75	41.22±3.09	<0.01
土壤全氮 Soil total nitrogen/(g/kg)	高寒草原	5.10±0.33	4.91±0.42	<0.01
	高寒草甸草原	5.69±0.36	5.16±0.29	<0.01
	高寒草甸	6.72±0.34	5.13±0.37	<0.05
土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen/(mg/kg)	高寒草原	16.16±1.33	9.54±0.87	<0.05
	高寒草甸草原	16.03±1.013	9.69±0.84	<0.05
	高寒草甸	15.91±0.99	10.40±0.78	<0.01
土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen/(mg/kg)	高寒草原	10.40±0.75	7.05±0.56	<0.01
	高寒草甸草原	14.94±1.02	9.46±0.81	<0.05
	高寒草甸	15.58±0.96	11.97±0.87	<0.05
土壤全磷 Soil total phosphorus/(g/kg)	高寒草原	0.68±0.17	0.65±0.08	ns
	高寒草甸草原	0.69±0.07	0.72±0.08	ns
	高寒草甸	0.71±0.04	0.80±0.07	ns
微生物量碳 Soil microbial biomass carbon/(mg/kg)	高寒草原	399.11±33.18	348.62±27.77	<0.01
	高寒草甸草原	449.73±32.1	417.89±21.91	<0.01
	高寒草甸	518.57±33.74	461.70±23.04	<0.01
微生物量氮 Soil microbial biomass nitrogen/(mg/kg)	高寒草原	16.68±1.03	14.51±1.01	<0.01
	高寒草甸草原	19.52±0.97	16.40±0.91	<0.05
	高寒草甸	23.93±1.14	16.33±0.94	<0.05

表中数值为均值±标准差;ns;not significant 表示不显著

2.4 不同草地类型影响植物碳库的关键因子分析

基于随机森林模型,在高寒草原中,未受牧食洞道干扰的植物碳库主要受微生物量碳、土壤含水量、有机碳、温度、铵态氮和全氮的影响;而在牧食洞道干扰的样区中,影响植物碳库的关键因子变为土壤含水量、微生物量碳、有机碳和 pH 值;这表明,牧食洞道干扰可能改变了土壤理化性质的相对重要性,尤其是 pH 值在干扰后的重要性显著增强。在高寒草甸草原中,未受干扰的植物碳库主要受微生物量碳、土壤含水量、有机碳、微生物量氮和土壤温度的影响;而在受牧食洞道干扰的样区中,土壤 pH、土壤容重、土壤含水量和微生物量碳成为主要影响因素。土壤容重在干扰后变得更加重要,可能是由于牧食洞道导致的土壤紧实化影响了植物根系的生长。在高寒草甸中,未受干扰的植物碳库的关键影响因素与前两类草地相似,主要包括微生物量碳、土壤含水量、有机碳、微生物量氮和土壤温度;而在受干扰的样区中,影响植物碳库的关键因子为土壤含水量、微生物量碳、土壤容重和有机碳(图 3)。不同草地类型中存在一些共同的影响因素,如土壤含水量和微生物量碳,牧食洞道干扰通过改变土壤理化性质和微生物群落,显著影响了植物碳库的变化。

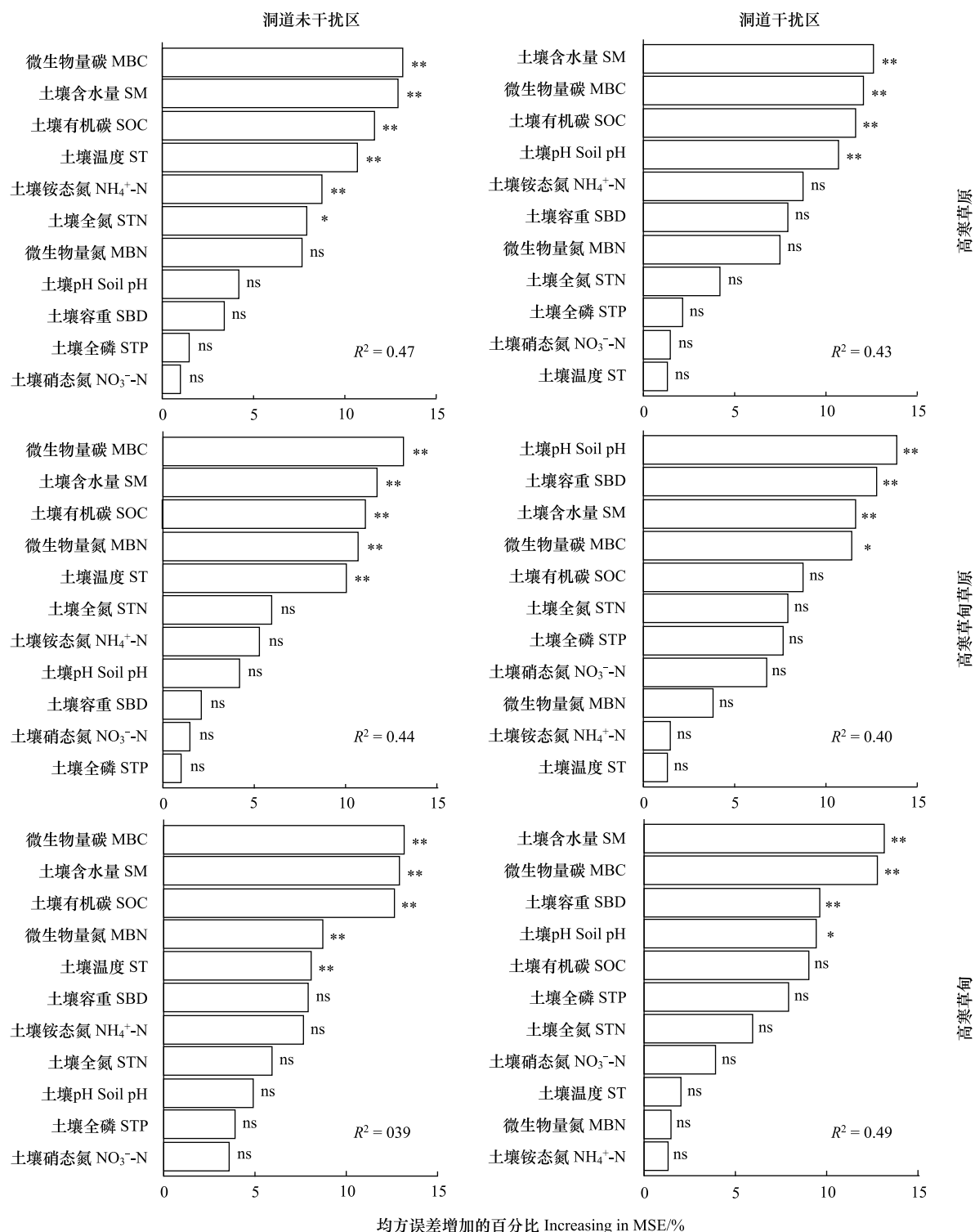


图3 在不同高寒草地类型中非洞道区和洞道区土壤物理、化学和微生物因子重要性排序

Fig.3 Importance ranking of soil physical, chemical, and microbial factors in non-tunnel and tunnel quadrats in different alpine grassland types

SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; MBC:土壤微生物量碳 Soil microbial biomass carbon; MBN:土壤微生物量氮 Soil microbial biomass nitrogen; SM:土壤含水量 Soil moisture; ST:土壤温度 Soil temperature; SBD:土壤容重 Soil bulk density; STN:土壤全氮 Soil total nitrogen; NO_3^- -N:土壤硝态氮 Soil nitrate nitrogen; NH_4^+ -N 土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen; STP:土壤全磷 Soil total phosphorus; * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, ns 表示不显著; MSE:均方误差 Mean squared error

3 讨论

3.1 牧食洞道干扰对植物碳库的影响

准确评估植物碳库及其动态变化对于理解草地生态系统在全球变化中的角色至关重要,同时对于草地碳库的管理具有重要的指导意义^[29]。本研究表明高原鼯鼠的牧食洞道活动显著降低了高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸的植物碳库,与内蒙古温性草甸草原中放牧活动对植物碳库的影响类似^[34]。然而,与美国德克萨斯州海岸草原中囊地鼠牧食洞道干扰对植物生物量的影响不同,后者对植物生物量无显著影响,这种差异可能源于不同草地类型的植被、土壤和气候特征^[32]。德克萨斯州海岸草原的土壤通常较为肥沃,且气候温暖湿润,植物群落具有较高的多样性和异质性,尽管牧食洞道可能对某些特定植物种类产生影响,整体植物生物量并未显著变化。本研究中牧食洞道干扰造成植物碳库降低主要有三个因素:首先,根系被高原鼯鼠在牧食洞道中大量采食导致植物地下生物量减少和根系结构损伤^[35],是植物碳库降低的直接原因。第二,牧食洞道干扰显著改变了土壤的物理化学性质。例如,牧食洞道上方的土壤含水量降低和容重增加,这些变化分别由牧食洞道上方土壤的悬空结构^[19]和高原鼯鼠的拱土行为引起^[17],限制了根系的扩展和生长,同时导致土壤养分,如全氮、铵态氮和硝态氮含量的降低^[36],进一步影响植物自身的碳积累能力。第三,牧食洞道干扰改变了土壤微环境的物理性质,如含水量的降低和容重的增加(表2),不利于微生物活性^[19],可能导致微生物群落结构和功能的改变,进而导致土壤微生物生物量碳和氮减少,减缓土壤有机碳的矿化过程,从而间接降低植物可利用的养分供应和植物碳库的积累。因此,本研究建议采取措施补播高原鼯鼠不喜食植物物种,如禾本科和莎草科,以降低高原鼯鼠的种群密度和生存率,减轻其对植物碳库的负面影响。

本研究统计了高寒草地不同类型新鲜鼠丘的数量,但未进一步探究不同干扰程度下的地上、地下和植物总碳库关系变化。与大型放牧草食动物在不同放牧强度下影响植物碳库不同,轻度或中度放牧会增加植物碳库,主要原因是适度的放牧强度可以刺激植物生长,增加地上生物量,从而积累更多的碳^[37]。而作为小型地下草食哺乳动物,高原鼯鼠在牧食洞道中一方面进行大量的采食活动,即使在轻度干扰下,其通过直接消耗和损伤地下植物组织,对植物地下碳库造成了显著的降低。已有研究发现,对植物根系的损伤远远大于植物地上组织的影响^[19],地下组织的损失限制了养分和水分的吸收,进而影响地上部分的植物生物量和碳积累,高原鼯鼠牧食洞道干扰进一步影响植物地上碳库密度降低,特别是在中度和重度干扰下,可能导致整个高寒草地生态系统植物总碳库的长期下降。因此,未来的研究应细分不同干扰程度下的植物碳库变化,以更全面和准确地评估高原鼯鼠牧食洞道干扰对植物碳库的影响。

3.2 不同草地类型植物碳库对牧食洞道干扰影响的响应

本研究发现高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸对牧食洞道干扰的响应存在显著差异,其中影响程度依次为高寒草原最大,高寒草甸草原次之,高寒草甸最小,这种差异主要由以下几个方面造成:首先,高寒草原主要由禾本科植物构成,其植物生物量低,主要适应干旱和低温环境^[38]。然而,高原鼯鼠在牧食洞道中直接采食和破坏根系,特别是土壤养分条件(如全氮、铵态氮和硝态氮)低于高寒草甸和高寒草原的情况下(表2),明显削弱了植物根系获取水分和养分的能力,导致植物碳库降幅最大。相比之下,高寒草甸以适应湿冷环境的莎草科植物为主,其较高的生物量和生存策略能更有效地缓解牧食洞道造成的根系采食带来的负面影响^[39],植物碳库的降幅相对较小。其次,三种草地类型的土壤水分条件不同^[40],高寒草原干燥且气温低,植物对有限的水分资源高度依赖^[41—42],而高寒草甸因较高的水分可用性在面对洞道干扰时表现出更强的适应性^[43]。最后,相比于高寒草原,高寒草甸通常具有更高的物种多样性,这可能为生态系统提供了更好的缓冲能力来抵御外部干扰^[44],多样性高的生态系统能通过物种间的相互作用和功能互补来维持生态过程和服务,包括碳库的储存。高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸对牧食洞道干扰的不同响应揭示了植物类型、土壤水分条件及物种多样性等因素在生态系统适应性中的综合作用。因此,在评估小型地下草食哺乳动物对高寒草地植物碳库的影响时,应根据不同草地类型制定更为有效的分类生态保护和管理措施。

3.3 地上地下植物碳库对牧食洞道干扰的响应

植物碳库的分配方式不仅影响植被结构及其生物量分配,进而影响到生态系统土壤中碳输入和整个陆地生态系统碳循环^[45]。本研究揭示了高原鼯鼠牧食洞道干扰导致高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸中地下生物量和地上生物量的比值显著降低。这一变化表明,由于高原鼯鼠的活动主要集中于地下,其对根系的直接采食导致地下生物量的减少程度远大于地上生物量的减少,进而导致了地下与地上生物量的比值下降^[12]。地下生物量的减少对生态系统产生的影响是多方面的,根系作为土壤碳的重要来源之一,其损失削弱了草地生态系统碳循环的一个核心环节,可能导致整个系统碳固定和储存能力的显著下降。根系的采食和损伤减少了土壤有机质的输入,进而影响土壤微生物的活性^[46]。同时,地上生物量相对减少较少的现象可能揭示了植物对地下根系损失的一种自我调节和补偿机制^[47],在面对根系生物量采食时,植物可能通过增加地上部分的生长来尝试维持其光合作用和碳固定的总体能力,但在牧食洞道持续干扰下,这种对地上生物量的补偿机制效果可能是有限的。由于地下生物量的大量减少,牧食洞道正上方的植物碳库相应下降,导致生态系统碳库储存能力的整体降低。因此,牧食洞道干扰对地上与地下植物碳库之间分配的产生影响,进而对整个生态系统的碳库产生影响。

3.4 影响植物碳库密度的关键因子

随机森林模型的结果揭示了影响高寒草地植物碳库的关键因子,这些因子在牧食洞道干扰前后显示出显著的差异。这些差异不仅揭示了不同草地类型对干扰的响应机制,还强调了在草地生态系统管理中需要重点关注的土壤和生物属性。在高寒草原生态系统中,土壤含水量、微生物量碳和有机碳无论在干扰前还是干扰后都是影响植物碳库的关键因子,这强调了水分和土壤有机物在维持植物碳库中的核心作用。微生物量碳的重要性突显了土壤微生物在碳循环中的作用,以及它们如何通过分解有机物质影响碳的存储和释放^[19]。土壤 pH 的变化在干扰后成为一个关键因子,可能由于植物根系被采食,分泌的有机酸减少^[48],反映了干扰影响了土壤化学环境,进而影响植物生长和微生物的活性。高寒草甸草原的分析结果显示,微生物量碳和土壤含水量在干扰前后都是关键因子,与高寒草原生态系统的发现相似。土壤 pH 和容重在干扰后成为关键因子,这可能指示土壤物理结构的改变对碳库有直接影响。这些改变可能由于牧食洞道干扰导致的土壤紧实度增加,影响了根系生长和土壤水分保持能力。高寒草甸生态系统中,微生物量碳和土壤含水量同样是影响植物碳库的关键因子,突出了这些因素在维持碳平衡中的普遍重要性。牧食洞道干扰后,土壤容重成为一个关键因子,可能反映了干扰对土壤结构的影响,进而影响了水分动态和根系分布,从而影响植物碳库。这些发现说明,虽然不同高寒草地类型在面对牧食洞道干扰时存在一些共同的关键影响因子,如微生物量碳和土壤含水量,但干扰后的关键因子变化也反映了各自独特的响应机制。这些结果对于理解牧食洞道干扰下的碳循环过程提供了新的见解,对于制定有效的生态系统管理策略,特别是在改善土壤质量和促进植物碳积累方面具有重要意义。

3.5 研究局限性与未来展望

本研究揭示了高原鼯鼠牧食洞道干扰对高寒草地植物碳库的显著影响,但仍存在一些局限性。一方面,样地数量有限且集中于青藏高原东缘,这可能限制了结果的普适性和代表性。未来的研究应增加样地数量,尽可能覆盖整个青藏高原的高寒草地,以验证本研究的结论。另一方面,数据采集的时间跨度较短,仅限于一个生长季节或年度内,这难以充分捕捉植物碳库在不同年份和气候条件下的动态变化。未来研究应延长监测时间,进行多年连续观测,以提高结果的可靠性。综上所述,尽管本研究在揭示牧食洞道干扰对高寒草地植物碳库影响方面取得了重要进展,但在样地数量、时间跨度和干扰强度等方面仍需进一步优化,以提供更全面的生态系统管理与保护策略的科学依据。

4 结论

本研究通过分析三种高寒草地类型中高原鼯鼠牧食洞道干扰对植物地上和地下碳库的影响,揭示了地下

草食动物活动对碳循环过程的重要影响。结果表明,牧食洞道干扰显著降低了高寒草原、高寒草甸草原和高寒草甸的植物碳库,其中高寒草原受影响最大,其次是高寒草甸草原,高寒草甸受影响最小。这种差异反映了不同草地类型在植被类型、土壤、水分条件、生态系统适应性方面的内在差异。关键因子分析表明,土壤含水量、微生物量碳和有机碳等因素在牧食洞道干扰下对植物碳库的重要影响,强调了在草地管理和恢复策略中需要重点关注的土壤和生物因素。本研究为高寒草地生态系统的管理与保护提供了科学依据,特别是在制定植被恢复和土壤保护措施方面,具有重要的应用价值和指导意义。在未来的草地碳库管理中,需综合考虑小型地下草食哺乳动物的存在与控制,以减轻其对植物碳库的负面影响。为此,建议通过补播高原鼢鼠不喜食的植物物种,一方面降低其种群密度与生存率,另一方面增加草地生态系统的多样性,从而减少其活动对植物碳库的影响,这些管理措施对于维护高寒草地生态系统的健康和稳定具有重要的实践意义。

参考文献 (References):

- [1] Bai Y F, Cotrufo M F. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. *Science*, 2022, 377 (6606): 603-608.
- [2] 李学斌, 樊瑞霞, 刘学东. 中国草地生态系统碳储量及碳过程研究进展. *生态环境学报*, 2014, 23(11): 1845-1851.
- [3] Ni J. Carbon storage in grasslands of China. *Journal of Arid Environments*, 2002, 50(2): 205-218.
- [4] 方精云, 杨元合, 马文红, 安尼瓦尔·买买提, 沈海花. 中国草地生态系统碳库及其变化. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(7): 566-576.
- [5] 季波, 何建龙, 王占军, 蒋齐. 宁夏天然草地植被碳储量特征及构成. *应用生态学报*, 2021, 32(4): 1259-1268.
- [6] 张一然, 赵依杨, 倪义平, 张雅楠, 丁勇, 刘丽. 中国草地碳汇功能提升的挑战和行动对策. *草地学报*, 2024, 32(4): 987-994.
- [7] 赵星宇, 韩国强, 张圣微, 赵鸿彬, 刘敏敏, 林汐, 王帅. 放牧对不同草原植物多样性及其碳储量的影响. *环境科学*, 2024, 45(9): 5395-5405.
- [8] Pang X P, Yang H, Wei X X, Guo Z G. Effect of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) bioturbation on soil C-N-P stoichiometry in alpine meadows. *Geoderma*, 2021, 397: 115098.
- [9] Begall S, Burda H, Schleich C E. Subterranean rodents: news from underground//Begall S, Burda H, Schleich C E, eds. *Subterranean Rodents*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2007: 3-9.
- [10] 张倩, 杨晶, 姚宝辉, 蔡志远, 孙小妹, 王缠, 郭怀亮, 谭宇尘, 苏军虎. 放牧管理模式对高寒草甸鼢鼠鼠丘群落演替的影响. *生态学报*, 2020, 40(8): 2802-2811.
- [11] Šumbera R. Thermal biology of a strictly subterranean mammalian family, the African mole-rats (Bathyergidae, Rodentia)-a review. *Journal of Thermal Biology*, 2019, 79: 166-189.
- [12] Yang H, Duan Y Y, Li J, Wang Q, Guo Z G. Effects of foraging tunnels created by plateau zokors on plant above-ground biomass and species richness of graminoids and forbs in alpine grasslands. *Applied Vegetation Science*, 2023, 26(3): e12735.
- [13] Davidson A D, Detling J K, Brown J H. Ecological roles and conservation challenges of social, burrowing, herbivorous mammals in the world's grasslands. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2012, 10(9): 477-486.
- [14] Sherrod S K, Seastedt T R. Effects of the northern pocket gopher (*Thomomys talpoides*) on alpine soil characteristics, Niwot Ridge, CO. *Biogeochemistry*, 2001, 55(2): 195-218.
- [15] Hagenah N, Bennett N C. Mole rats act as ecosystem engineers within a biodiversity hotspot, the Cape Fynbos. *Journal of Zoology*, 2013, 289(1): 19-26.
- [16] Reichman O J, Bendix J H, Seastedt T R. Distinct animal-generated edge effects in a tallgrass prairie community. *Ecology*, 1993, 74(4): 1281-1285.
- [17] 田永亮, 姬程鹏, 楚彬, 周延山, 王志鹏, 周睿, 花立民. 高原鼢鼠挖掘活动对采食洞道土壤水肥的影响. *草原与草坪*, 2016, 36(4): 16-20.
- [18] 王磊, 包达尔罕, 董隆明, 余涛, 叶国辉, 花立民. 高原鼢鼠干扰对高寒草甸植物功能性状及功能多样性的影响. *生态学杂志*, 2024, 43(6): 1629-1637.
- [19] Yang H, Pang X P, Li J, Duan Y Y, Guo Z G. Effect of foraging tunnels created by small subterranean mammals on soil microbial biomass carbon and organic carbon storage in alpine grasslands. *Catena*, 2024, 241: 108046.
- [20] Kang Y K, Liu Q Q, Yao B H, Hou Q Q, Su J H. Pleistocene climate-driven diversification of plateau zokor (*Eospalax baileyi*) in the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Indicators*, 2022, 139: 108923.
- [21] 叶国辉, 楚彬, 胡桂馨, 张飞宇, 华铎泽, 周富斐, 花立民. 高原鼢鼠干扰下高寒草甸大型土壤动物多样性对环境因子的响应. *生态学*

- 报, 2021, 41(2): 792-802.
- [22] 叶国辉, 楚彬, 胡桂馨, 张飞宇, 华锐泽, 周富斐, 牛钰杰, 唐庄生, 花立民. 高原鼢鼠干扰强度对祁连山东段高寒草甸大型土壤动物功能群特征及空间分布的影响. 生态学报, 2022, 42(3): 1088-1097.
- [23] Zhang Y M, Zhang Z B, Liu J K. Burrowing rodents as ecosystem engineers: the ecology and management of plateau zokors *Myospalax fontanierii* in alpine meadow ecosystems on the Tibetan Plateau. Mammal Review, 2003, 33(3/4): 284-294.
- [24] Yang Z Y, Ma T, Shi B W, Gao W J, Li Y F, Song S S, Zhu J X, He J S. Nitrogen and phosphorus addition did not affect neutral sugars in plant but decreased them in soil in an alpine grassland on the Tibetan Plateau. Applied Soil Ecology, 2023, 191: 105028.
- [25] 杨明新, 杨秀春, 赵云, 黄青东智, 李成先, 曹文强, 陈昂, 谷强, 李泽宇, 王守兴. 黄河源园区高寒草地碳储量估算及其影响因素. 生态学报, 2023, 43(9): 3546-3557.
- [26] 任强, 艾鹭, 胡健, 田黎明, 陈仕勇, 泽让东科. 不同强度牦牛放牧对青藏高原高寒草地土壤和植物生物量的影响. 生态学报, 2021, 41(17): 6862-6870.
- [27] Yang D, Pang X P, Jia Z F, Guo Z G. Effect of plateau zokor on soil carbon and nitrogen concentrations of alpine meadows. Catena, 2021, 207: 105625.
- [28] 张午朝, 马育军, 李小雁, 王雷. 基于探地雷达的高原鼢鼠洞道结构特征. 草业科学, 2020, 37(3): 574-582.
- [29] 高添, 徐斌, 杨秀春, 金云翔, 马海龙, 李金亚, 于海达. 青藏高原草地生态系统生物量碳库研究进展. 地理科学进展, 2012, 31(12): 1724-1731.
- [30] 岑宇, 王成栋, 张震, 任侠, 刘美珍, 杨帆. 河北省天然草地生物量和碳密度空间分布格局. 植物生态学报, 2018, 42(3): 265-276.
- [31] 叶国辉, 楚彬, 张飞宇, 华锐泽, 唐庄生, 花立民. 祁连山东段高原鼢鼠栖息地植物群落物种分布与土壤因子的关系. 草原与草坪, 2024, 44(1): 168-174.
- [32] Rezsutek M, Cameron G N. Vegetative edge effects and pocket gopher tunnels. Journal of Mammalogy, 2000, 81(4): 1062-1070.
- [33] 薛晶月, 王丽华, 谢雨, 高景, 贺俊东, 吴彦. 西南地区草地群落灌木植物盖度对生态系统碳库的影响. 植物生态学报, 2019, 43(4): 365-373.
- [34] 王雪松, 季燕, 贺晶, 沃强, 马普, 安青梅, 苏德荣. 放牧和土壤水分对温性草甸草原群落结构及植被碳库的影响. 中国草地学报, 2023, 45(1): 33-42.
- [35] 张堰铭, 刘季科. 地下鼠生物学特征及其在生态系统中的作用. 兽类学报, 2002, 22(2): 144-154.
- [36] 蒋婧, 宋明华. 植物与土壤微生物在调控生态系统养分循环中的作用. 植物生态学报, 2010, 34(8): 979-988.
- [37] 靳茗茗, 徐增让, 成升魁. 藏北高寒草地植被和土壤对不同放牧强度的响应. 生态学报, 2020, 40(23): 8753-8762.
- [38] 任世杰, 宋朝阳, 林长存, 刘思奇, 刘涛, 张雪梅, 纪宝明. 西藏高寒草原湿润度梯度下植物群落特征空间格局及其驱动因子. 生态学报, 2024, 44(5): 1996-2007.
- [39] 王霞, 方强恩, 刘艳, 贾秀秀, 杨艳丽, 白小明. 祁连山金强河流域莎草科植物区系特征分析. 草原与草坪, 2023, 43(1): 73-81.
- [40] 李明, 王军邦, 张秀娟, 张溢, 王之嵘, 杨永胜. 未来气候情景下青藏高原高寒草原与高寒草甸优势种潜在适宜区分布预测. 生态学报, 2024, 44(22). DOI: 10.20103/j.stxb.202310242314.
- [41] Ganjurjav H, Gao Q Z, Gornish E S, Schwartz M W, Liang Y, Cao X J, Zhang W N, Zhang Y, Li W H, Wan Y F, Li Y, Danjiu L B, Guo H B, Lin E D. Differential response of alpine steppe and alpine meadow to climate warming in the central Qinghai-Tibetan Plateau. Agricultural and Forest Meteorology, 2016, 223: 233-240.
- [42] 张慧, 朱文泉, 史培军, 赵涔良, 刘若杨, 唐海萍, 王静爱, 何邦科. 青藏高原各主要植被类型特征及环境差异. 生态学报, 2024, 44(7): 2955-2970.
- [43] 吴江航, 李洋, 王迎新, 刘向, 孙建. 高寒草地植物群落地上-地下净初级生产力权衡. 生态学报, 2024, 44(2): 793-804.
- [44] 董世魁, 汤琳, 张相锋, 刘世梁, 刘全儒, 苏旭坤, 张勇, 武晓宇, 赵珍珍, 李钰, 沙威. 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系. 生态学报, 2017, 37(5): 1472-1483.
- [45] 王亮, 牛克昌, 杨元合, 周鹏. 中国草地生物量地上-地下分配格局: 基于个体水平的研究. 中国科学: 生命科学, 2010, 40(7): 642-649.
- [46] 裴广廷, 孙建飞, 贺同鑫, 胡宝清. 长期人为干扰对桂西北喀斯特草地土壤微生物多样性及群落结构的影响. 植物生态学报, 2021, 45(1): 74-84.
- [47] 毛伟, 李玉霖, 崔夺, 赵学勇, 张铜会, 李玉强. 沙质草地不同生活史植物的生物量分配对氮素和水分添加的响应. 植物生态学报, 2014, 38(2): 125-133.
- [48] Oburger E, Jones D L, Wenzel W W. Phosphorus saturation and pH differentially regulate the efficiency of organic acid anion-mediated P solubilization mechanisms in soil. Plant and Soil, 2011, 341(1): 363-382.