

DOI: 10.11686/cyxb2025205

http://cyxb.magtech.com.cn

闫蒙, 高英志. 放牧对植物根瘤共生固氮影响的研究进展. 草业学报, 2026, 35(5): 212-224.

YAN Meng, GAO Ying-zhi. Progress in research on the impact of grazing on symbiotic nitrogen fixation of plant root nodules. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(5): 212-224.

放牧对植物根瘤共生固氮影响的研究进展

闫蒙¹, 高英志^{1,2*}

(1. 新疆农业大学草业学院, 西部干旱荒漠区草地资源与生态教育部重点实验室, 新疆 乌鲁木齐 830052; 2. 东北师范大学草地科学研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 吉林松嫩草地生态系统国家野外科学观测研究站, 国家环境保护湿地生态与植被恢复重点实验室, 吉林 长春 130024)

摘要: 植物根瘤共生固氮对维持草地氮循环平衡和生态系统稳定至关重要。放牧作为常见的草地利用方式, 对植物根瘤共生固氮有着复杂且深远的影响。本研究全面梳理放牧对植物根瘤共生固氮的影响机制, 发现其主要通过生物和非生物因子多维度影响固氮过程。生物因素主要通过食草动物的啃食、践踏以及小型无脊椎动物的活动, 改变了植物群落结构、微生物栖息地与土壤微生态, 进而促进或抑制根瘤的共生固氮过程。放牧改变非生物因子如土壤温湿度、酸碱度、土壤养分等, 重塑根瘤与植物共生的外部环境, 进而影响共生固氮过程。大多数研究表明适度放牧可促进根瘤的形成与固氮效率的提升, 过度放牧则导致根瘤的结构功能受损、固氮效能降低。本研究从植物根瘤共生固氮的全新视角, 解析了放牧对其影响的机理, 结果能为草地放牧科学管理提供理论依据, 助力优化放牧策略, 实现草地资源的可持续利用。

关键词: 放牧; 植物根瘤; 共生固氮; 固氮效率; 放牧管理

Progress in research on the impact of grazing on symbiotic nitrogen fixation of plant root nodules

YAN Meng¹, GAO Ying-zhi^{1,2*}

1. College of Grassland Science, Xinjiang Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Resources and Ecology of Western Arid Desert Area of the Ministry of Education, Urumqi 830052, China; 2. Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Key Laboratory of Vegetation Ecology of the Ministry of Education, Jilin Songnen Grassland Ecosystem National Observation and Research Station, State Environmental Protection Key Laboratory of Wetland Ecology and Vegetation Restoration, Changchun 130024, China

Abstract: Symbiotic nitrogen fixation (SNF) mediated by root nodules is crucial for maintaining the balance of the nitrogen cycle and ecosystem stability in grasslands. As a common grassland management practice, grazing exerts complex and profound effects on plant nodulation and SNF. This review comprehensively summarizes the mechanisms by which grazing influences SNF. Grazing modulates the SNF process multidimensionally *via* both biotic and abiotic factors. Biotic factors, including herbivore foraging, trampling, and activities of small invertebrates, alter plant community structure, microbial habitats, and soil microecology, thereby either enhancing or suppressing nodulation and SNF. Simultaneously, grazing modifies abiotic factors such as soil temperature, moisture, pH, and soil nutrients, reshaping the external environment for rhizobia-plant symbioses and consequently

收稿日期: 2025-05-21; 改回日期: 2025-07-07

基金项目: 国家重点研发计划(2025YFE0103800), 国家自然科学基金国际合作与交流项目(W2412123, 32271579), 新疆维吾尔自治区区域协同创新专项(2023E01008)和新疆农业大学研究生校级科研创新计划项目(XJAUUGRI2025002)资助。

作者简介: 闫蒙(1997-), 男, 内蒙古呼和浩特人, 在读博士。E-mail: ymeng324@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: gaoyz108@nenu.edu.cn

influencing the SNF process. Most studies indicate that moderate grazing can promote nodule formation and improve nitrogen-fixation efficiency, whereas overgrazing often damages nodule structure and function, leading to reduced SNF performance. By examining the impact of grazing on SNF from the novel perspective of root nodule-mediated SNF, this review provides mechanistic insights that can inform scientific grazing management strategies. These findings offer a theoretical foundation for optimizing grazing practices to support sustainable grassland resource utilization.

Key words: grazing; plant root nodules; symbiotic nitrogen fixation; nitrogen fixation efficiency; grazing management

氮循环是维持地球生态系统生产力的核心过程,其通过生物与非生物途径将惰性大气氮气(N_2)转化为植物可利用的活性氮形态(如铵态氮、硝态氮),支撑着蛋白质、核酸等生物大分子的合成^[1]。然而,大气中储量丰富的氮气(N_2)因化学性质高度稳定,无法被绝大多数植物直接利用,需通过生物或非生物途径转化为氨(NH_3)、硝酸盐(NO_3^-)等活性氮形态方可进入生态系统循环^[2]。其中,共生固氮作为生物固氮的关键途径,由特定植物与固氮微生物[如根瘤菌(*Rhizobium*)、弗兰克氏菌(*Frankia*)]形成共生结构(如根瘤),通过固氮酶的作用将大气中的氮气(N_2)直接还原为铵态氮(NH_4^+-N),从而为植物提供可利用的氮源^[2]。在草原生态系统中,豆科(Fabaceae)植物[如野苜蓿(*Medicago falcata*)、黄芪属(*Astragalus*)、棘豆属(*Oxytropis*)等]与根瘤菌以及放线菌结瘤植物[如沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、沙枣(*Elaeagnus angustifolia*)等]与弗兰克氏菌形成的共生体系最为典型。其中,豆科植物与根瘤菌的共生体系贡献了全球陆地生态系统约 24.4% 的生物固氮量^[3-4],而放线菌结瘤植物与弗兰克氏菌的共生固氮占比约 5.0%^[4]。二者通过“氮共享网络”提升土壤氮素有效性,维持草地生产力与生态稳定性^[5-6]。

然而,生物共生固氮受到全球草地广泛存在的放牧活动的深刻影响。放牧作为草地主要利用方式,对共生固氮具有双向调控作用。直接作用包括家畜啃食减少植物光合面积、践踏破坏根瘤物理结构^[7];间接效应则通过改变植物群落组成(如植物优势种更替)、土壤理化性质(如温湿度、pH、养分)及微生物功能(如根瘤菌侵染效率)重塑共生固氮的生态背景^[6,8]。研究表明,适度放牧可刺激豆科植物补偿性生长并提升固氮酶活性^[9],但过度放牧导致土壤紧实化与氮素流失,引发“氮素枯竭—植被退化”的恶性循环^[7,10]。现有研究虽已揭示放牧对根瘤形成、宿主植物碳分配及土壤微环境的独立效应,但仍存在显著不足:其一,多数成果聚焦单一因素(如践踏强度或土壤 pH)的孤立作用,缺乏对多维度因子协同机制的整合分析;其二,放牧管理策略(如轮牧时序、留茬高度)对固氮效率的调控规律尚未形成系统性框架,导致理论与实践之间存在明显脱节。因此,亟需从多因子互作的视角,系统性总结放牧干扰下植物—微生物共生固氮的响应规律,明确其动态平衡阈值与适应性机制。

基于此,本研究旨在通过整合前人的研究成果,阐明放牧通过生物与非生物途径影响共生固氮的关键路径,揭示适度放牧的促进效应与过度放牧的抑制机制之间可能存在的内在关联。通过系统解析放牧对植物群落演替、资源分配策略、微生物功能及土壤环境调控的影响,为草地科学管理和放牧策略优化提供理论依据。

1 放牧对植物共生固氮的影响

放牧作为世界范围内最重要的草原管理方式之一,其对植物多样性及多功能性的影响正逐渐成为研究的热点领域^[11-12]。放牧的强度和方式能够对根瘤固氮植物产生重大影响,可能会显著改变其生理生长特性、与根瘤的共生关系以及多样性和分布情况,进而对根瘤固氮植物的种群结构和生态功能及其与根瘤的共生关系带来深远的影响^[13](图 1)。不同的放牧管理策略和放牧强度会对根瘤固氮植物的生物量、种类丰富性以及空间分布产生不同的影响,并且这一过程在不同的生态系统和环境条件下会呈现出不同的特征^[14-15]。豆科植物与放线菌结瘤植物作为草地生态系统中的重要组成部分,其生理与生长特性在放牧的影响下发生着显著变化^[16-18]。

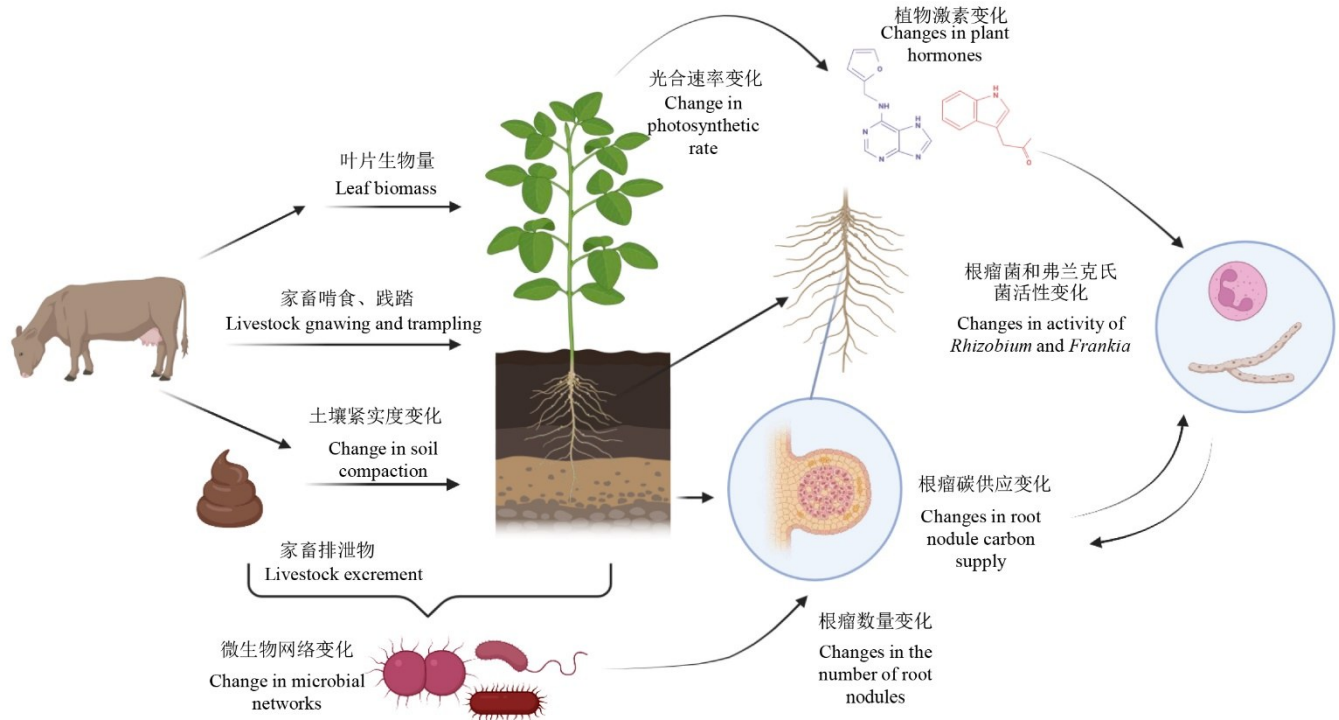


图1 放牧对植物-微生物共生固氮系统的作用路径框架

Fig. 1 Schematic diagram of the action pathway of grazing on the plant-microbe symbiotic nitrogen fixation system

家畜啃食、践踏等改变植物光合及土壤紧实度;家畜排泄物等改变微生物网络,进而影响根瘤菌等,改变共生固氮效率。Livestock gnawing and trampling alter plant photosynthesis and soil compaction, while livestock excrement modify microbial networks, thereby influencing rhizobia communities and ultimately modulating the efficiency of symbiotic nitrogen fixation.

1.1 生物因素对植物根瘤共生固氮的影响

放牧通过多维度生物因素动态调控植物-微生物共生固氮过程,这些因素并非孤立作用,而是通过“植物群落组成→宿主资源分配→微生物互作→土壤动物活动”形成级联式互作网络(图1)。植物群落组成决定宿主植物的种类与丰度,直接影响共生固氮的初始条件;宿主的光合能力与碳分配策略则为根瘤形成与功能维持提供能量基础;微生物共生关系的建立依赖于信号传递与代谢活性,其效率受植物碳供应与土壤微环境的双重调控;土壤动物活动通过物理扰动与化学调控间接塑造微生物栖息环境,最终反馈于宿主植物的资源获取与固氮效率。

1.1.1 放牧改变宿主植物光合与养分分配 放牧通过家畜啃食直接减少植物叶片光合面积,导致光合产物向根系运输减少,引发根瘤发育过程中的碳饥饿。这种碳限制不仅抑制根系生长,减少固氮微生物能量供应,还阻碍根瘤形成与分化^[19]。例如,安慧^[20]以宁夏荒漠草原优势植物甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)等为研究对象,探讨了不同放牧强度对其根系生物量的影响,结果表明,重度放牧区甘草根系生物量显著低于围封区和轻度放牧区,而这种根系生物量的锐减对固氮功能具有重要影响,适度放牧时,植物通过增加根系养分分配,促进根系生长,为根瘤提供更多侵染位点,提升根瘤密度和固氮效率^[21];相反,过度放牧迫使植物将养分优先分配至地上再生组织,导致根系养分投入降低、生长受阻^[21-22],根系生物量匮乏必然导致侵染位点减少,降低根瘤数量和质量(未成熟类菌体比例增加),最终削弱固氮酶活性。这种养分分配的“双刃剑”效应表明植物在资源有限时优先保障再生能力,却以牺牲共生固氮功能为代价。

克隆植物的适应性策略进一步凸显了这一矛盾。以白三叶(*Trifolium repens*)为例,李萍等^[23]的研究发现,白三叶通过匍匐茎扩展快速占据裸露地表以维持种群稳定,但这一过程会严重削弱地下碳分配,重度放牧下白三叶的细根生物量减少,根瘤活性下降幅度远超叶片损失的预测值,表明地下碳分配存在非线性衰减规律。进一步分析发现,白三叶将碳优先分配至匍匐茎的木质化组织而非根瘤发育所需的可溶性糖类,导致根瘤菌因碳源匮乏而提前衰老,根瘤寿命缩短^[24]。这种“地上存续-地下衰竭”的权衡策略虽能短期维持植物种群,却使系统陷入“高

碳投入—低氮输出”的恶性循环,最终削弱草地生态系统中豆科植物和放线菌结瘤植物生物固氮的可持续性。

1.1.2 放牧改变植物群落组成与多样性 放牧通过改变植物群落结构和物种多样性,显著影响草原生态系统中植物根瘤共生固氮的稳定性与效率。首先,放牧导致的适口性差异会引发豆科植物及放线菌结瘤植物优势种的更替,在重度放牧区域,适口性优良且固氮效率高的豆科植物[如苜蓿属(*Medicago*)]因频繁被采食而数量锐减,草地植物多样性减少,而固氮效率较低的豆科植物[如苦马豆(*Sphaerophysa salsula*)等]或适口性较差的杂类草则因竞争压力减小而逐渐占据优势,例如二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)和猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)^[25]。这种更替直接改变了植物的群落组成:固氮效率高的豆科植物减少,低固氮效率或不固氮物种增加,从而削弱了生态系统的整体固氮潜力。此外,家畜对适口性优良植物的选择性采食还可能破坏根瘤的再生能力,反复啃食会减少光合产物向根系的分配,抑制根瘤菌和弗兰克氏菌与宿主的能量交换^[7,26],从而降低固氮效率。

其次,放牧强度通过调节物种多样性间接影响共生固氮功能的稳定性。适度放牧可维持较高的植物多样性,促进豆科植物与禾本科等其他植物的互补生长,从而增强固氮菌与宿主的共生网络。而过度放牧会显著降低植物多样性,导致优势禾本科植物占据主导,压缩豆科植物和放线菌结瘤植物的生存空间^[27]。植物多样性的减少不仅限制了根瘤菌和弗兰克氏菌的宿主选择范围,还降低了生态系统对资源波动的缓冲能力,单一化的群落结构可能加剧土壤养分竞争^[28],抑制根瘤菌和弗兰克氏菌的侵染活性。此外,非共生固氮植物缺乏补偿固氮功能衰退的机制,低多样性条件下豆科—根瘤菌以及放线菌结瘤植物—弗兰克氏菌共生关系的解耦可能导致生态系统尺度氮循环失稳(图2)。

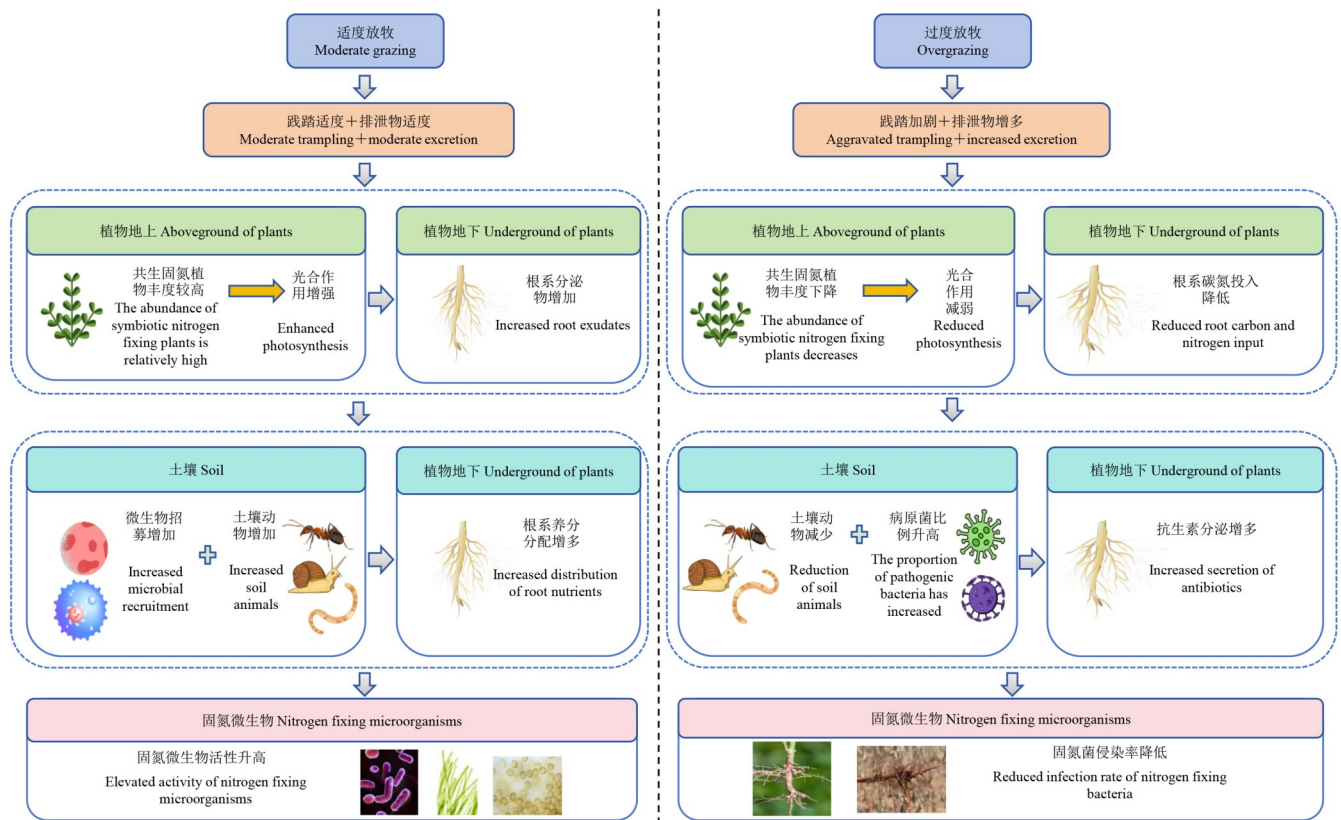


图2 放牧对植物共生固氮生物互作关系的影响

Fig. 2 Effects of grazing on symbiotic nitrogen fixation as mediated by biotic interactions

1.1.3 放牧改变土壤微生物群落和功能 放牧通过改变微生物群落结构、功能及其与宿主的互作,深刻影响植物—微生物共生固氮的效率与稳定性,涉及特定固氮微生物丰度变化及群落整体功能冗余、竞争与环境适应性。适度放牧改善土壤结构(裂隙增加、氧气供应增强),刺激根系分泌类黄酮等信号分子,提升根瘤菌趋化性与

结瘤基因表达;过度放牧引发土壤退化(板结、干旱),抑制信号物质合成并阻碍微生物迁移,降低侵染成功率^[29](图2)。

对于豆科植物—根瘤菌体系,家畜啃食导致植物光合产物减少,直接抑制根系类黄酮分泌,削弱根瘤菌的趋化性与侵染能力^[29-31]。同时,践踏引发的土壤紧实化减少了土壤孔隙度,限制根瘤菌的迁移与氧气扩散,导致根瘤内部的类菌体呼吸受阻,固氮酶活性下降^[32]。在放线菌结瘤植物—弗兰克氏菌体系中,Zhou等^[33]的研究发现,宿主植物沙棘通过根系分泌物招募弗兰克氏菌,但过度放牧加剧的碳竞争可能破坏这种特异性识别^[34]。此外,放牧引入的硝酸盐通过抑制共生信号通路(如NLP1介导的结瘤抑制),普遍降低了两类体系的固氮效率^[35-36]。并且放牧扰动还具有功能群特异性,即固氮菌丰度下降的同时,腐生菌与病原菌可能占据优势,通过竞争根际碳源^[6],或释放化感物质干扰结瘤基因表达^[7]。

除此之外,尽管放牧对微生物群落的扰动显著,但其对共生固氮的最终影响取决于系统的功能冗余度。在生物多样性较高的草地生态系统中,功能冗余菌株可通过生态位互补部分抵消放牧的负面影响^[21]。而在单一化群落中,功能冗余度降低,微生物群落的抗干扰能力急剧下降,轻度放牧即可能引发固氮功能崩溃^[37]。

1.1.4 放牧调节土壤动物群落和功能 放牧通过调节土壤动物活动影响植物根瘤的共生固氮作用,其中土壤孔隙度的改变是关键。适度放牧下,家畜踩踏形成的轻度土壤压实可优化孔隙结构,促进蚯蚓等土壤动物的垂直迁移,蚯蚓通过挖掘通道不仅增加表层土壤的通气性和水分渗透性^[38-39],还通过排泄物富集有机质和矿质养分,为根瘤菌与弗兰克氏菌的定殖提供适宜的微环境^[40]。此外,蚂蚁的巢穴构建行为可形成局部疏松的土壤区域,其搬运的植物残体与微生物群落相互作用^[41],并且土壤动物活动对微生物的物理传播具有正向效应^[42],间接促进根瘤菌和弗兰克氏菌沿共生固氮植物根系扩散,提高根瘤数量及固氮效率。

然而,过度放牧导致土壤紧实化^[43],显著抑制了土壤动物的功能并削弱了共生固氮作用。当放牧强度过高时,土壤孔隙率下降^[43],蚯蚓丰度减少,破坏生物孔隙网络,阻碍固氮微生物的迁移,同时,紧实土壤造成氧气扩散速率降低,抑制固氮微生物呼吸代谢,导致固氮酶活性下降。并且过度放牧还会改变土壤动物群落的组成,如Neilly等^[44]的研究表明,重度放牧条件下,腐食性螨类占比上升而蚯蚓等生态系统工程师类群减少,这种功能群失衡削弱了土壤有机质的矿化,减少了植物根系的氮源供应。此外,家畜排泄物过量输入会诱导土壤病原菌增殖,触发宿主植物增加抗生素的分泌,降低固氮微生物的侵染成功率。

综上所述,放牧通过多维度生物因素协同调控植物—微生物的共生固氮功能,形成“物种组成→资源分配→代谢互作→微环境反馈”的动态级联网络(图2)。植物群落组成及多样性奠定了共生固氮的初始潜力;宿主的光合能力与碳分配策略通过能量供应调控根瘤发育与微生物代谢活性;微生物共生关系的建立依赖于信号传递与基因表达的精细调控,其效率受宿主碳源与土壤理化环境的双重约束;土壤动物则作为微生态工程师,通过物理扰动与化学调控间接塑造微生物的栖息环境。这些生物因素通过正负反馈的交互作用,共同决定共生固氮的时空格局与功能输出。因此,优化放牧管理需统筹生物因子的整体互作网络,平衡地上资源利用与地下功能维持,以实现草地生态系统的可持续固氮能力。然而,需要注意的是,不同草地类型的生态条件及植物适应性导致放牧强度临界阈值存在差异,合理的放牧承载力应基于草地类型,结合土壤特性、植物种类及微生物群落结构进行动态评估与调整。

1.2 非生物因素对植物根瘤共生固氮的多维调控

在生物因素构建共生固氮基础框架的同时,非生物因素通过土壤物理、化学性质及地表微环境的动态变化,进一步影响植物—微生物互作的生态背景。放牧活动不仅直接改变土壤紧实度、温湿度与养分循环^[32,45],还通过间接效应(如地表覆盖度下降、盐分积累)干扰宿主—微生物的信号传递与代谢功能^[46-47]。这些非生物因子与生物因素(如植物碳分配、微生物活性)形成紧密的互作网络,共同决定共生固氮的稳定性与效率。本研究将系统解析非生物因素的独立作用及其与生物因子的协同路径,揭示放牧通过多维度调控植物共生固氮的科学依据。

1.2.1 放牧改变土壤物理性质 放牧通过改变土壤紧实度与温湿度等物理性质,直接影响豆科—根瘤菌及放线菌结瘤植物—弗兰克氏菌的共生固氮过程。适度放牧下,家畜践踏可适度增加土壤紧实度,增强土壤与根系的

接触紧密度,促进共生结构的形成。豆科植物的根系在适度紧实的土壤中更易生长,根瘤菌通过根毛侵染时受到的机械阻力降低,从而提升结瘤效率^[32]。王浩等^[48]的研究发现,对放线菌结瘤植物沙棘而言,土壤含水率对沙棘的根长、根数、根系质量等的影响显著,轻度紧实的土壤有助于维持土壤含水率,从而有利于根系与弗兰克氏菌共生界面的稳定性,避免因土壤松散导致水分流失及根系晃动破坏共生结构。相反,过度放牧导致土壤变得紧实,表层含水过高而下层过低,孔隙度下降,通气性差。根系缺氧抑制呼吸代谢,直接降低根瘤菌和弗兰克氏菌的固氮酶活性。这种紧实度的两极效应深刻影响两类共生体系的稳定性与功能。

此外,放牧践踏引起的土壤温湿度波动同样对共生固氮具有双重作用。轻度放牧下,家畜践踏可增加土壤表层孔隙度,提升保水能力,改善根际微环境湿度,为根瘤菌与弗兰克氏菌的侵染和代谢活动提供适宜条件。如 Velandia 等^[49]的研究表明,豆科植物在适度湿润的土壤中,根系分泌的类黄酮等信号物质浓度升高,吸引根瘤菌聚集并启动结瘤基因表达;而 Ngom 等^[50]的研究则发现,放线菌结瘤植物的根瘤在稳定湿度下更易维持固氮酶的活性。而重度践踏导致土壤板结,表层水分快速蒸发与深层渗透受阻,造成根际环境干湿交替剧烈。豆科植物根系在干旱胁迫下减少信号物质的分泌,延缓根瘤菌的侵染进程;而 Narsing 等^[51]的研究表明,放线菌结瘤植物的根瘤则可能因水分不足出现细胞脱水,使固氮酶活性受到抑制。此外,板结土壤的热容量降低,昼夜温差增大,进一步加剧根瘤细胞的代谢压力,高温可破坏根瘤菌的固氮酶复合体结构,低温则抑制弗兰克氏菌的氮同化酶活性。这些温湿度波动对两类共生体系的负面影响,揭示了放牧管理需在土壤物理性质调控中寻求平衡,以维持共生固氮的高效性与持续性。

1.2.2 放牧调控土壤化学性质 放牧通过改变土壤 pH 与养分有效性等化学性质,显著影响豆科—根瘤菌及放线菌结瘤植物—弗兰克氏菌的共生固氮过程。适度放牧下,家畜排泄物短期内增加土壤中氮、磷等速效养分,为共生体系提供关键营养支持。Sun 等^[52]的研究表明,豆科植物紫云英(*Astragalus sinicus*)在氮、磷充足的土壤中,根系分泌的类黄酮等信号分子浓度升高,激活根瘤菌的结瘤基因(*nod* 基因),促进侵染进程与根瘤形成^[52-53];放线菌结瘤植物的弗兰克氏菌在磷富集条件下,固氮酶活性显著增强,固氮效率提升^[50]。此外,排泄物中的有机质分解可释放螯合态微量元素(如钼、铁),这些元素是固氮酶复合体的必需辅助因子,直接参与氮气还原反应^[2]。然而,长期过度放牧会导致土壤养分持续流失,尤其是氮素通过淋溶或挥发大量减少,引发土壤氮限制。在氮匮乏环境下,豆科植物优先将光合产物分配给地上部分生长,减少向根瘤的碳供应,导致根瘤菌因能量不足而固氮能力下降^[54];放线菌结瘤植物则因氮饥饿触发共生调控机制,抑制弗兰克氏菌的氮同化路径,固氮产物向宿主的转移效率降低^[55]。

此外,过度放牧区域排泄物堆积抬升局部土壤盐分(如 Na^+ 、 K^+),引发离子毒性。Kirova 等^[56]的综述表明高盐胁迫减少豆科植物的类黄酮分泌,削弱根瘤菌趋化与侵染;而张小民等^[57]发现高钠离子破坏沙棘弗兰克氏菌细胞膜,使固氮酶失活。此外,放牧引起的土壤酸化(pH 下降)也会对两类共生体系产生不利影响。酸性土壤中,铝、锰等金属离子的溶出增加,抑制根瘤菌与弗兰克氏菌的代谢活性。豆科植物大豆(*Glycine max*)在 pH 低于 5.5 的土壤中,根瘤菌的存活率与结瘤能力显著降低^[58];弗兰克氏菌在酸性条件下则因铁元素的生物有效性下降,难以合成固氮酶所需的铁硫簇辅基,固氮功能受阻^[59]。这些化学性质改变不仅直接削弱微生物固氮能力,还可干扰植物—微生物信号传递,进一步破坏共生关系。

1.2.3 放牧改变地表覆盖度和光照 放牧行为导致地表覆盖度及光照条件改变,是影响豆科植物与根瘤菌、放线菌结瘤植物与弗兰克氏菌共生固氮过程的关键因素。过度放牧导致地表覆盖度降低时,植被稀疏使得地表直接暴露,土壤温度日较差增大,表层水分蒸发加速,加剧根际微环境的干湿波动。豆科植物根系因高温或干旱胁迫减少类黄酮分泌,延缓根瘤菌侵染速率;放线菌结瘤植物的根际遇到高温刺激则抑制弗兰克氏菌的活性,降低固氮酶的热稳定性^[50]。相反,适度放牧维持适中的覆盖度,缓冲地表温湿度波动,促进豆科植物根系信号物质的分泌,增强根瘤菌的趋化与结瘤;放线菌结瘤植物在稳定的温湿环境中,其根系环境也同样有利于根瘤的形成与维持,从而保障固氮功能的稳定发挥^[60]。此外,光照强度随覆盖度的降低而增强,可能通过双重路径影响豆科植物的共生固氮:一方面,充足的光照提升豆科植物的光合效率,增加碳源向根瘤的分配,为根瘤菌固氮提供能量

支持^[61-62];另一方面,过度光照伴随的高温胁迫可能引发光抑制,减少光合产物积累,间接削弱共生体系的碳-氮交换效率。对放牧菌结瘤植物而言,适度的遮荫环境更利于其与弗兰克氏菌的共生,因为弱光条件降低植物蒸腾速率,维持根际湿度稳定,而强光暴露则加速土壤的干燥速度,从而抑制固氮酶活性^[63-64]。

综上所述,非生物因素通过土壤物理、化学性质及地表微环境的动态变化,形成多维调控网络,深刻影响植物-微生物共生固氮的稳定性与效率(图3)。这些非生物因子并非独立作用,而是通过“土壤结构→养分循环→微环境波动”的级联效应,与生物因素(如植物碳分配、微生物功能)形成协同调控网络。因此,放牧管理需在非生物因子间寻求动态平衡,例如通过轮牧策略缓解土壤退化,结合土壤改良(如生物炭施用)优化微环境,以实现共生固氮功能的高效性与可持续性。

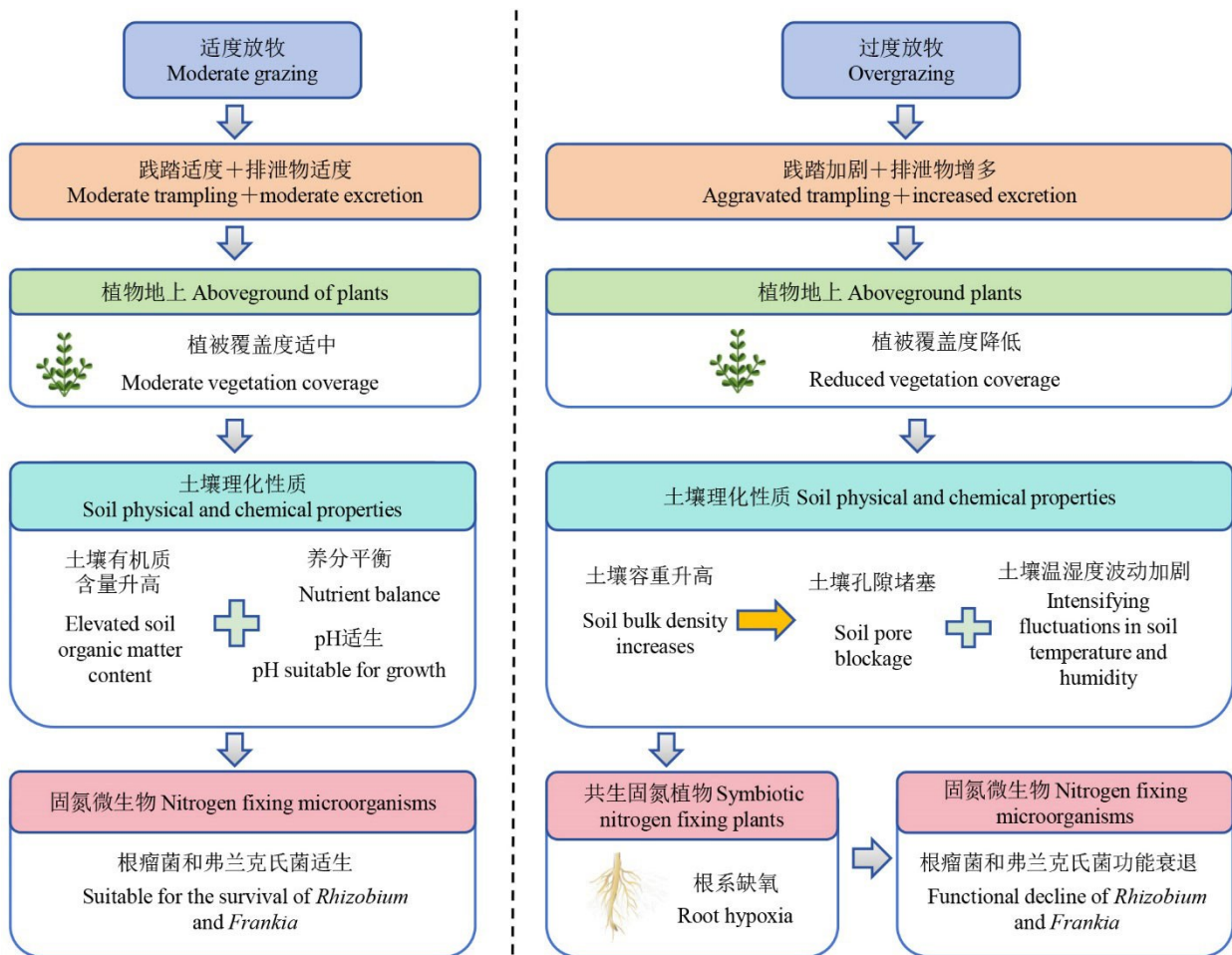


图3 放牧对植物共生固氮非生物因素的影响

Fig. 3 Effects of grazing on abiotic factors influencing symbiotic nitrogen fixation

2 放牧管理策略优化与共生固氮能力提升

基于前述生物与非生物因素对共生固氮的协同调控机制,放牧管理需从“放牧强度-时空配置-技术整合-区域适配”多层级出发,构建兼顾生态功能与资源利用的优化策略^[65]。以下内容结合机制解析提出针对性的管理框架,以缓解放牧干扰的负面效应,最大程度优化植物的共生固氮能力,同时实现资源利用与生态功能的动态平衡。

2.1 放牧强度与时空调控

放牧强度与固氮响应的非线性关系(典型表现为驼峰曲线)要求管理策略需精准匹配草地恢复能力^[7,55]。首先,分区轮牧是缓解过度放牧负面影响的核心措施。通过划分草地为多个轮牧单元,限制家畜在单一区域的持续

践踏和采食,可有效避免土壤紧实度骤增和植被不可逆退化^[66]。轮牧周期需根据草地恢复能力进行动态调整:在退化草地,延长休牧期可以促进植被与土壤微环境的修复;在生产力较高的草地,缩短轮牧周期可以维持资源利用效率^[67]。其次,季节性休牧需结合植物共生固氮的关键生理期,例如豆科植物紫云英的根瘤形成高峰期与其初花期重合,此时休牧可减少根系损伤,保障光合产物向根瘤的分配^[68];而放线菌结瘤植物的根瘤发育对土壤湿度敏感^[69],休牧可维持根际湿度的稳定,避免弗兰克氏菌因干旱而失活。此外,非生长季(如冬季)适度放牧可通过牲畜践踏促进种子埋藏与土壤保墒,而生长季(春夏季)需严格控制放牧强度以保护植物的再生能力^[70]。留茬高度管理则是另一个重要手段,研究表明豆科植物留茬高度为 5~10 cm 时,可保护其生长点与根系免受过度采食的破坏,同时维持足够的光合面积以支持根瘤固氮^[71]。

2.2 植物—微生物协同优化

针对植物群落组成与微生物功能的衰退,需通过物种配置与菌株筛选增强系统稳定性。抗逆菌株筛选与接种是增强共生体系稳定性的关键。从胁迫土壤(如盐胁迫、干旱胁迫等)分离的根瘤菌对高紧实土壤和低氮环境具有强适应性,其结瘤能力较常规菌株高^[72],此外,通过生物炭或纳米材料载体定向递送菌剂,也可提高微生物在根际的定殖效率。但需警惕的是,在非退化草地中,过度接种抗逆菌株可能刺激豆科植物的过度扩张,打破豆科—禾本科的理想比例,不仅增加牲畜患腹胀病的风险,还可能因氮过剩而抑制禾本科生长。因此,菌剂接种应限于退化区域,并配合豆科—禾本科混播以维持群落平衡。抗逆性植物配置需兼顾生态功能与放牧耐受性。根瘤菌在低氮和高紧实度土壤中表现出更高的结瘤能力,其宿主大豆通过固氮作用缓解氮限制,从而维持种群密度的稳定^[73-74],而沙棘作为放线菌结瘤植物,兼具耐践踏与固沙功能,适合在退化草地推广^[57]。豆科—禾本科混播模式也可优化资源竞争格局,禾本科减少对豆科的光遮蔽,豆科固氮为禾本科供氮,形成互利共生体系^[75]。

2.3 技术整合与动态监测

鉴于生物与非生物因子间存在复杂的动态互作,传统管理手段难以实现精准调控。技术创新通过赋能动态监测与智能决策,为优化放牧管理、提升共生固氮效率提供了关键支撑。其中遥感与物联网技术为精准管理提供数据支持,多光谱卫星和无人机可实时监测植被覆盖度、叶面积指数及土壤湿度,动态评估放牧强度与生态响应。例如通过归一化植被指数(normalized difference vegetation index, NDVI)反演豆科植物的生物量变化,结合土壤湿度传感器数据,可预警过度放牧的风险区域;近红外光谱技术可非破坏性地检测根瘤活性,为放牧策略调整提供即时反馈^[76]。数据模型与决策系统可以进一步优化管理效率,基于机器学习的放牧—固氮耦合模型整合气象、土壤及微生物数据,可预测不同管理情景下的固氮潜力。模型模拟显示,在温带草原实施“春季低强度—秋季中强度”放牧模式,可使豆科植物固氮效率提升,同时减少土壤碳损失^[77]。除此之外,也可使用区块链技术追溯放牧记录与生态效应,推动管理透明化。

2.4 区域性长效管理策略

不同草地类型的生态约束与生物响应差异要求管理策略的精细化适配。如高寒草甸生态系统脆弱,需严格控制放牧频率以避免根瘤微环境发生剧烈波动,其低温环境下的弗兰克氏菌活性对放牧干扰尤为敏感^[33,78];盐渍化草地则需通过石膏或生物炭改良土壤结构,结合耐盐菌株接种,缓解盐分积累对共生固氮的抑制^[56]。此外,温带草甸还可以通过豆科—禾本科混播与有机肥协同施用,提升土壤有机质含量并优化微生物功能^[71]。

综上所述,放牧管理策略的优化需基于生物与非生物因素的动态互作网络,通过强度调控、物种配置、技术创新及区域适配的多维协同,构建草地资源利用与生态功能维持的平衡框架。划区轮牧与留茬管理缓解土壤退化,抗逆植物与功能菌株强化共生固氮潜力,遥感监测与模型预测实现精准干预,而区域特异性策略则确保管理措施与生态系统服务目标的精准匹配。这一系统性框架不仅可以整合微观机制与宏观效应,还通过“放牧强度—时空配置—技术整合—区域适配”的闭环路径,为提升草地固氮效率、维系氮循环稳定及促进草地可持续利用提供科学可行的实践方案。

3 结论与展望

放牧对植物根瘤共生固氮的影响呈现出显著的“双刃剑”特性。适度放牧通过调控土壤物理性质(如紧实度、

温湿度)与化学性质(如养分有效性、盐分平衡),为豆科植物与根瘤菌、放线菌结瘤植物与弗兰克氏菌的共生固氮提供适宜环境,而过度放牧则会导致土壤退化、养分流失及微环境紊乱,严重抑制根瘤的形成与功能维持。这种双向效应在不同草地类型与植物-微生物组合中表现出显著差异,凸显了管理策略需要因地制宜的科学性。尽管现有研究已初步阐明放牧影响共生固氮的机制,但以下方向仍有待深入探索,以推动理论与实践的双重突破:

1)植物-微生物互作对放牧胁迫的分子响应机制。本研究结果表明,放牧通过改变宿主碳分配、根系分泌物及土壤微环境深刻影响共生信号传递。然而,当前对放牧胁迫下如何精确调控结瘤基因表达及弗兰克氏菌代谢重组(如应对盐胁迫的渗透保护物合成)的理解仍支离破碎。未来需整合多组学技术(如单细胞转录组解析根瘤细胞异质性,空间代谢组定位信号分子梯度),揭示放牧干扰下宿主-微生物相互作用的关键调控节点及其动态响应,为定向增强共生体系抗逆性提供分子靶标。

2)放牧调控固氮的跨尺度生态效应整合。本研究系统解析了放牧通过植物群落更替、碳氮分配权衡及土壤环境反馈影响固氮效率的微观机制,但缺乏从根际互作到生态系统乃至区域尺度(如氮沉降、水循环)的级联效应研究。例如,本研究揭示的“适度放牧提升固氮酶活性”如何定量贡献于草地养分积累(如土壤有机碳积累)?不同气候带共生的固氮对放牧强度响应的阈值是否存在普适规律?构建融合微观机制与宏观过程的跨尺度模型是评估放牧管理全局生态效益的关键。

3)基于机制认知的管理技术创新与优化。本研究提出的分区轮牧、抗逆菌株接种等策略,其精准实施亟需技术支撑。例如,应对践踏导致的缺氧和碳分配,使用基因编辑靶向改良根瘤菌固氮酶耐氧性宿主激素响应通路,并且需同步评估其生态风险;智能监测系统的实时数据需与“生物-非生物互作网络”模型结合,以动态优化留茬高度与轮牧时序;传统游牧智慧(如季节性转场)的科学量化可提升区域适配性。

4)管理策略的生态-经济协同治理路径。本研究论证了适度放牧对维持固氮功能及草地可持续性的重要性,但其推广面临社会经济约束。例如,如何量化并显化低强度轮牧带来的固氮增益及长期生态效益,并将其转化为牧民增收的激励机制?如何设计“固氮响应阈值”的区域差异化生态补偿政策?未来需构建生态-经济耦合模型,将固氮效率、管理成本及市场要素整合,为“双赢”政策设计提供科学依据,并推动全球氮循环治理中的草地固氮价值评估。

参考文献 References:

- [1] Hu B, Wang W, Ou S J, *et al.* Variation in *NRT1.1B* contributes to nitrate-use divergence between rice subspecies. *Nature Genetics*, 2015, 47(7): 834–838.
- [2] González-Guerrero M, Navarro-Gómez C, Rosa-Núñez E, *et al.* Forging a symbiosis: transition metal delivery in symbiotic nitrogen fixation. *New Phytologist*, 2023, 239(6): 2113–2125.
- [3] Masson-Boivin C, Giraud E, Perret X, *et al.* Establishing nitrogen-fixing symbiosis with legumes: how many rhizobium recipes? *Trends in Microbiology*, 2009, 17(10): 458–466.
- [4] Gao Y Z, Ren J. Advances and prospects in plant root nodule symbiotic nitrogen fixation. *Scientia Sinica (Vitae)*, 2025, 55(1): 131–145.
高英志,任健.植物根瘤共生固氮研究进展与展望.中国科学:生命科学,2025,55(1):131–145.
- [5] Santi C, Bogusz D, Franche C. Biological nitrogen fixation in non-legume plants. *Annals of Botany*, 2013, 111(5): 743–767.
- [6] Carvalho L R, Pereira L E T, Hungria M, *et al.* Nodulation and biological nitrogen fixation (BNF) in forage peanut (*Arachis pintoi*) cv. Belmonte subjected to grazing regimes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2019, 278: 96–106.
- [7] Zhao T, Iwaasa A D. Rotational grazing increases purple prairie clover frequency in the rangeland plant communities under semi-arid environment. *Canadian Journal of Plant Science*, 2022, 102(3): 600–607.
- [8] Cao F F, Li W B, Jiang Y, *et al.* Effects of grazing on grassland biomass and biodiversity: A global synthesis. *Field Crops Research*, 2024, 306: 109204.
- [9] Yang H, Song J C, Hou Q Q, *et al.* Response of soil microbial α -diversity to grazing in grassland ecosystems: A meta-analysis. *Land Degradation & Development*, 2024, 35(2): 608–621.
- [10] Martin M L, Pervent M, Lambert I, *et al.* Localized osmotic stress activates systemic responses to N limitation in *Medicago*

- truncatula*—*Sinorhizobium* symbiotic plants. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14(20): 1288070.
- [11] Zhou J, Ding Y, Tian Y Q, *et al.* Exploring grazing intensity effects: nitrogen uptake in grassland species and soil carbon allocation. *Plant and Soil*, 2024, 504(1): 833–846.
- [12] Zhao M, Zhao K, Wang Y B, *et al.* Long-term grazing disturbance reduced plant diversity in *Stipa breviflora* desert steppe. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(9): 39–49.
赵敏, 赵坤, 王赟博, 等. 长期放牧干扰降低了短花针茅荒漠草原植物多样性. *草业学报*, 2023, 32(9): 39–49.
- [13] Foyer C H, Nguyen H, Lam H M. Legumes—The art and science of environmentally sustainable agriculture. *Plant, Cell & Environment*, 2019, 42(1): 1–5.
- [14] Mi W T, Ren W B, Chi Y, *et al.* Heavy grazing reduces the potential for grassland restoration: a global meta-analysis. *Environmental Research Letters*, 2024, 19(10): 103001.
- [15] Li M S, Gao L, White J C, *et al.* Nano-enabled strategies to enhance biological nitrogen fixation. *Nature Nanotechnology*, 2023, 18(7): 688–691.
- [16] Ongaro A F B, Martuscello J A, Gimenes F M de A, *et al.* Canopy height impact on legume mass and *Megathyrus maximus* tiller dynamics in mixed pastures. *Acta Agriculturae Scandinavica, Section B—Soil & Plant Science*, 2023, 73(1): 114–126.
- [17] Du C J, Zhou G Y, Gao Y H. Grazing exclusion alters carbon flux of alpine meadow in the Tibetan Plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 314(1): 108774.
- [18] Gavrichkova O, Pretto G, Brugnoli E, *et al.* Consequences of grazing cessation for soil environment and vegetation in a subalpine grassland ecosystem. *Plants*, 2022, 11(16): 2121.
- [19] Ren M X, Ai J M, Zhang R L, *et al.* Research progress in mechanism and influencing factors of root nodule senescence in leguminous plants. *Acta Microbiologica Sinica*, 2024, 64(12): 4701–4726.
任明霞, 艾加敏, 张瑞丽, 等. 豆科植物根瘤衰老机制与影响因素研究进展. *微生物学报*, 2024, 64(12): 4701–4726.
- [20] An H. Effect of grazing on morphological plasticity and biomass allocation of dominant species in desert steppe. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 2014, 28(11): 116–121.
安慧. 放牧干扰对荒漠草原优势植物形态可塑性及生物量分配的影响. *干旱区资源与环境*, 2014, 28(11): 116–121.
- [21] Wang J, Xu M X, Sun H, *et al.* Effects of grazing on community characteristics of *Robinia pseudoacacia* forest in the hilly loess plateau region of northern Shaanxi Province. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(6): 1826–1833.
王菊, 许明祥, 孙会, 等. 放牧对陕北黄土丘陵区刺槐林群落特征的影响. *草地学报*, 2023, 31(6): 1826–1833.
- [22] Mantovani D, Veste M, Boldt-Burisch K, *et al.* Carbon allocation, nodulation, and biological nitrogen fixation of black locust (*Robinia pseudoacacia* L.) under soil water limitation. *Annals of Forest Research*, 2015, 58(2): 259–274.
- [23] Li P, Bai X M, Chen X, *et al.* Ecological stoichiometry characteristics and nutrition strategy of *Trifolium repens* at different invasion degrees. *Chinese Journal of Grassland*, 2024, 46(12): 33–43.
李萍, 白小明, 陈鑫, 等. 不同入侵程度白三叶的化学计量特征及其营养策略. *中国草地学报*, 2024, 46(12): 33–43.
- [24] Luo Z P, Xie F. Mechanism of nitrate regulating symbiotic nitrogen fixation between legumes and *Rhizobium*. *Biotechnology Bulletin*, 2019, 35(10): 34–39.
罗振鹏, 谢芳. 硝酸盐调控豆科植物与根瘤菌共生固氮的机制研究. *生物技术通报*, 2019, 35(10): 34–39.
- [25] Lu Y D, Feng J, Shao Z, *et al.* Responses of plant communities, species composition, and diversity to mowing and long-term grazing in the Songnen meadow steppe. *Pratacultural Science*, 2024, 41(2): 271–283.
卢彦达, 丰吉, 邵泽, 等. 松嫩草甸草原植物群落物种组成和多样性对刈割和长期放牧的响应. *草业科学*, 2024, 41(2): 271–283.
- [26] Qiao Y, Yang D, Zhang S B, *et al.* Nitrogen-fixing and non-nitrogen-fixing legume plants differ in leaf nutrient concentrations and relationships between photosynthetic and hydraulic traits. *Tree Physiology*, 2024, 44(5): tpae048.
- [27] Herrero-Jáuregui C, Oesterheld M. Effects of grazing intensity on plant richness and diversity: A meta-analysis. *Oikos*, 2018, 127(6): 757–766.
- [28] Gao L, Zhang S W, Zhu Z Y, *et al.* Effects of grazing on plant communities and ecological functions in typical steppe. *Research of Soil and Water Conservation*, 2019, 26(6): 205–211.
高露, 张圣微, 朱仲元, 等. 放牧对干旱半干旱草原植物群落结构和生态功能的影响. *水土保持研究*, 2019, 26(6): 205–211.
- [29] Radutoiu S, Madsen L H, Madsen E B, *et al.* Plant recognition of symbiotic bacteria requires two LysM receptor-like kinases. *Nature*, 2003, 425(6958): 585–592.

- [30] Limpens E, Franken C, Smit P, *et al.* LysM domain receptor kinases regulating rhizobial nod factor-induced infection. *Science*, 2003(302): 630–633.
- [31] Lillo C, Lea U S, Ruoff P. Nutrient depletion as a key factor for manipulating gene expression and product formation in different branches of the flavonoid pathway. *Plant, Cell & Environment*, 2008, 31(5): 587–601.
- [32] Sharp J M, Edwards G R, Jeger M J. Impact of the spatial scale of grass-legume mixtures on sheep grazing behaviour, preference and intake, and subsequent effects on pasture. *Animal*, 2012, 6(11): 1848–1856.
- [33] Zhou X, Tian L, Zhang J F, *et al.* Rhizospheric fungi and their link with the nitrogen-fixing *Frankia* harbored in host plant *Hippophae rhamnoides* L. *Journal of Basic Microbiology*, 2017, 57(12): 1055–1064.
- [34] Tsurugi-Sakurada A, Kaneko T, Takemoto K, *et al.* Cyclic diarylheptanoids as potential signal compounds during actinorhizal symbiosis between *Alnus sieboldiana* and *Frankia*. *Fitoterapia*, 2022, 162: 105284.
- [35] Yang J, Liu C W, Li X, *et al.* Advances in the legume-rhizobia symbiosis. *Plant Physiology Journal*, 2023, 59(8): 1407–1435.
杨军, 刘承武, 李霞, 等. 豆科植物-微生物共生固氮研究进展. *植物生理学报*, 2023, 59(8): 1407–1435.
- [36] Quilbé J, Lamy L, Brottier L, *et al.* Genetics of nodulation in *Aeschynomene evenia* uncovers mechanisms of the *Rhizobium*-legume symbiosis. *Nature Communications*, 2021, 12(1): 829.
- [37] Cao J J, Jiao Y M, Che R X, *et al.* The effects of grazer enclosure duration on soil microbial communities on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 2022, 15(839): 156238.
- [38] Sun C C, Dong Q M, Liu W T, *et al.* Effects of grazing modes on the community structure and diversity of soil arthropod in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(2): 62–75.
孙彩彩, 董全民, 刘文亭, 等. 放牧方式对青藏高原高寒草地土壤节肢动物群落结构和多样性的影响. *草业学报*, 2022, 31(2): 62–75.
- [39] De H S, Zhao B Y N M L, Hong M, *et al.* Research progress on soil faunal community of grassland ecosystems in China: A review. *Chinese Journal of Grassland*, 2025, 47(3): 136–143.
德海山, 赵巴音那木拉, 红梅, 等. 我国草原生态系统土壤动物群落特征研究进展. *中国草地学报*, 2025, 47(3): 136–143.
- [40] Teng Y L, Li W M, Wang D S, *et al.* Effects of adding basalt powder on organic carbon sequestration in red and yellow-brown soils under earthworm inoculation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2025, 36(4): 1003–1012.
滕雅琳, 李伟明, 王东升, 等. 接种蚯蚓条件下施用玄武岩粉对红壤和黄棕壤有机碳的影响. *应用生态学报*, 2025, 36(4): 1003–1012.
- [41] Liu R T. Ecological function of ants and its implication for ecological restoration of semiarid and arid ecosystems. *Journal of Desert Research*, 2024, 44(3): 213–221.
刘任涛. 干旱半干旱区蚂蚁的生态功能综述. *中国沙漠*, 2024, 44(3): 213–221.
- [42] Whitford W G, Ginzburg O, Berg N, *et al.* Do long-lived ants affect soil microbial communities? *Biology and Fertility of Soils*, 2012, 48(2): 227–233.
- [43] Lai L, Kumar S. A global meta-analysis of livestock grazing impacts on soil properties. *PLoS One*, 2020, 15(8): e0236638.
- [44] Neilly H, Schwarzkopf L. Heavy livestock grazing negatively impacts a marsupial ecosystem engineer. *Journal of Zoology*, 2018, 305(1): 35–42.
- [45] Mipam T D, Jiang A, Jing L, *et al.* Divergent effects of grazing intensity on soil nutrient fractions in alpine meadows. *Land Degradation & Development*, 2024, 35(17): 5192–5199.
- [46] Yin J J, Guo H Q, Fry E L, *et al.* Plant roots send metabolic signals to microbes in response to long-term overgrazing. *Science of the Total Environment*, 2022, 10(842): 156241.
- [47] Gilmullina A, Rumpel C, Blagodatskaya E, *et al.* Management of grasslands by mowing versus grazing-impacts on soil organic matter quality and microbial functioning. *Applied Soil Ecology*, 2020, 1(156): 103701.
- [48] Wang H, Huang C L, Yang F S, *et al.* Root habitat flexibility of seabuckthorn in the Pisha sandstone area. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, 30(1): 157–164.
王浩, 黄晨璐, 杨方社, 等. 砒砂岩区沙棘根系的生境适应性. *应用生态学报*, 2019, 30(1): 157–164.
- [49] Velandia K, Reid J B, Foo E. Right time, right place: The dynamic role of hormones in rhizobial infection and nodulation of legumes. *Plant Communications*, 2022, 3(5): 100327.
- [50] Ngom M, Gray K, Diagne N, *et al.* Symbiotic performance of diverse *Frankia* strains on salt-stressed *Casuarina glauca* and

- Casuarina equisetifolia* plants. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1331.
- [51] Narsing R M P, Lohmaneeratana K, Bunyoo C, *et al.* Actinobacteria-plant interactions in alleviating abiotic stress. *Plants*, 2022, 11(21): 2976.
- [52] Sun Z G, Yi M X, Liu X B, *et al.* Synergism between water management and phosphorus supply enhances the nodulation and root growth and development of Chinese milk vetch (*Astragalus sinicus* L.). *Frontiers in Plant Science*, 2022, 3(12): 784251.
- [53] Safronova V, Sazanova A, Belimov A, *et al.* Synergy between rhizobial co-microsymbionts leads to an increase in the efficiency of plant-microbe interactions. *Microorganisms*, 2023, 11(5): 1206.
- [54] Holland B L, Matthews M L, Bota P, *et al.* A genome-scale metabolic reconstruction of soybean and *Bradyrhizobium diazoefficiens* reveals the cost-benefit of nitrogen fixation. *New Phytologist*, 2023, 240(2): 744–756.
- [55] Svensk M, Pittarello M, Mariotte P, *et al.* Nitrogen translocation by highland cattle grazing in *Alnus viridis*-encroached pastures. *Nutrient Cycling in Agroecosystems*, 2023, 126(1): 127–141.
- [56] Kirova E, Kocheva K. Physiological effects of salinity on nitrogen fixation in legumes—a review. *Journal of Plant Nutrition*, 2021, 44(17): 2653–2662.
- [57] Zhang X M, Wang L, Lin M Z, *et al.* On the root system and function of sea buckthorn II — Infection and nodulation by *Frankia* bacteria. *Seabuckthorn Hippophae*, 2006, 19(1): 1–11.
张小民, 王岚, 林美珍, 等. 论沙棘根系与功能 II ——*Frankia* 菌侵染和结瘤. *沙棘*, 2006, 19(1): 1–11.
- [58] Chen W H, Li J, Yuan H W, *et al.* Plant growth regulators improve nitrogen metabolism, yield, and quality of soybean-rhizobia symbiosis. *Annals of Microbiology*, 2023, 73(1): 15.
- [59] Ghodhbane-Gtari F, D' Angelo T, Gueddou A, *et al.* Alone yet not alone: *Frankia* lives under the same roof with other bacteria in actinorhizal nodules. *Frontiers in Microbiology*, 2021, 12: 749760.
- [60] Ngom M, Oshone R, Diagne N, *et al.* Tolerance to environmental stress by the nitrogen-fixing actinobacterium *Frankia* and its role in actinorhizal plants adaptation. *Symbiosis*, 2016, 70: 17–29.
- [61] Baligar V C, Elson M K, He Z, *et al.* Light intensity effects on the growth, physiological and nutritional parameters of tropical perennial legume cover crops. *Agronomy*, 2020, 10(10): 1515.
- [62] Taylor B N, Menge D N. Light regulates tropical symbiotic nitrogen fixation more strongly than soil nitrogen. *Nature Plants*, 2018, 4(9): 655–661.
- [63] Valladares F, Niinemets Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2008, 39(1): 237–257.
- [64] Ribeiro A, Graça I, Pawlowski K, *et al.* Actinorhizal plant defence-related genes in response to symbiotic *Frankia*. *Functional Plant Biology*, 2011, 38(9): 639–644.
- [65] Xu X M, Jiang J C, Niu X, *et al.* Evaluation of forage-livestock balance implementation via remote sensing inversion: A case study in Shandan County, Gansu Province. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(4): 1–15.
许雪梅, 姜佳昌, 牛欣, 等. 基于遥感反演的草畜平衡实施效果评估方法探讨——以山丹县为例. *草业学报*, 2025, 34(4): 1–15.
- [66] Zhang W, Li J, Struik P C, *et al.* Recovery through proper grazing exclusion promotes the carbon cycle and increases carbon sequestration in semiarid steppe. *Science of the Total Environment*, 2023, 20(892): 164423.
- [67] Venter Z S, Cramer M D, Hawkins H J. Rotational grazing management has little effect on remotely-sensed vegetation characteristics across farm fence-line contrasts. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2019, 282: 40–48.
- [68] Liu Y J, Guo Z F, Shi H F. *Rhizobium* symbiosis leads to increased drought tolerance in Chinese milk vetch (*Astragalus sinicus* L.). *Agronomy*, 2022, 12(3): 725.
- [69] Yan J C, Li Y R, Chen R R, *et al.* Advances on plant endophytic actinomycetes. *Biotic Resources*, 2020, 42(1): 9–21.
严佳成, 李艳如, 陈让让, 等. 植物内生放线菌研究进展. *生物资源*, 2020, 42(1): 9–21.
- [70] Zhang Y W, Peng Z C, Chang S H, *et al.* Growing season grazing promotes the shallow stratification of soil nutrients while non-growing season grazing sequesters the deep soil nutrients in a typical alpine meadow. *Geoderma*, 2022, 426: 116111.
- [71] Yang F, Wei B, Wang Y, *et al.* Response of yield, quality and root characteristics of alfalfa to cutting height. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(6): 1597–1602.
杨帆, 韦宝, 王瑜, 等. 紫花苜蓿产量、品质和根系对刈割高度的响应. *草地学报*, 2022, 30(6): 1597–1602.
- [72] Liu K H, Yang S H, Huang Q Y, *et al.* Isolation and application of soybean rhizobia and symbiosis-promoting rhizobacteria from Heilongjiang Province. *Biotechnology Bulletin*, 2025, 41(1): 252–262.

- 刘克寒, 杨升辉, 黄巧云, 等. 黑龙江大豆根瘤菌及根际促共生菌株的筛选及应用. 生物技术通报, 2025, 41(1): 252–262.
- [73] Iturralde E T, Covelli J M, Alvarez F, *et al.* Soybean-nodulating strains with low intrinsic competitiveness for nodulation, good symbiotic performance, and stress-tolerance isolated from soybean-cropped soils in Argentina. *Frontiers in Microbiology*, 2019, 10: 1061.
- [74] Huang X R, Zhang C W, Zhang X X. The role of *Rhizobium* in remediation of contaminated soils. *Soil and Fertilizer Sciences in China*, 2016(5): 5–10.
黄兴如, 张彩文, 张晓霞. 根瘤菌在污染土壤修复中的地位和作用. *中国土壤与肥料*, 2016(5): 5–10.
- [75] Luo F, Mi W, Liu W. Legume-grass mixtures improve biological nitrogen fixation and nitrogen transfer by promoting nodulation and altering root conformation in different ecological regions of the Qinghai-Tibet Plateau. *Frontiers in Plant Science*, 2024, 15: 1375166.
- [76] Kim J J, Ale S, Kreuter U P, *et al.* Evaluating the impacts of alternative grazing management practices on soil carbon sequestration and soil health indicators. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2023, 342: 108234.
- [77] Deng L, Shangguan Z P, Bell S M, *et al.* Carbon in Chinese grasslands: meta-analysis and theory of grazing effects. *Carbon Research*, 2023, 2(1): 19.
- [78] Baker D, Huss-Danell K. Effects of oxygen and chloramphenicol on *Frankia* nitrogenase activity. *Archives of Microbiology*, 1986, 144(3): 233–236.