

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.03.020

引用格式:何丰媛,陈梦娇,任飞,等.封育与放牧下氮添加对植物功能群氮、磷含量的影响[J].草地学报,2026,34(3):960-972

HE Feng-yuan, CHEN Meng-jiao, REN Fei, et al. Effects of Nitrogen Addition on Nitrogen and Phosphorus Contents of Plant Functional Groups under Fencing and Grazing Management[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(3):960-972

封育与放牧下氮添加对植物功能群氮、磷含量的影响

何丰媛^{1,2}, 陈梦娇^{1,2}, 任飞^{1,3*}, 刘鑫燕^{1,2}, 李晓凤^{1,2}, 李兰平^{1,3}, 梁德飞^{1,3}, 韩成龙^{1,3}

(1. 青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 青海 西宁 810016; 2. 青海大学生态环境工程学院, 青海 西宁 810016; 3. 青海三江源草地生态系统国家野外科学观测研究站, 青海 西宁 810016)

摘要:氮沉降加剧影响草地生态系统养分循环,但放牧与封育下植物养分响应尚不明确。本研究在青海高寒草原开展为期2年的多梯度氮添加实验,探讨封育与放牧条件下植物功能群及群落水平氮(Nitrogen, N)、磷(Phosphorus, P)含量对氮添加的响应。结果表明:氮添加显著增加了禾草类、莎草类和杂类草以及群落水平的氮含量($P < 0.001$),但对豆科植物的氮含量无显著影响;同时氮添加显著增加了禾草类、莎草类及群落水平的磷含量($P < 0.001$),显著降低了豆科植物和杂类草的磷含量($P < 0.001$)。管理措施进一步调控了养分响应途径:封育条件下,氮添加主要引发磷稀释效应提升N:P;而放牧条件下,氮添加则通过促进氮吸收并改变磷动态导致N:P升高,且封育草地的N:P整体更高。研究表明,放牧与封育作为不同的管理方式,是调控高寒草原植物养分对氮沉降响应的关键因素,对理解区域养分限制及草地可持续管理具有重要意义。

关键词:封育;放牧;养分添加;高寒草地;功能群;氮、磷含量

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)03-0960-13

Effects of Nitrogen Addition on Nitrogen and Phosphorus Contents of Plant Functional Groups under Fencing and Grazing Management

HE Feng-yuan^{1,2}, CHEN Meng-jiao^{1,2}, REN Fei^{1,3*}, LIU Xin-yan^{1,2}, LI Xiao-feng^{1,2},
LI Lan-ping^{1,3}, LIANG De-fei^{1,3}, HAN Cheng-long^{1,3}

(1. State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810016, China; 2. College of Eco-Environmental Engineering, Qinghai University, Xining, Qinghai Province 810016, China; 3. Sanjiangyuan Grassland Ecosystem National Observation and Research Station, Xining, Qinghai Province 810016, China)

Abstract: Nitrogen deposition intensification influences nutrient cycling in grassland ecosystems, yet plant nutrient responses under grazing and enclosure remain unclear. This study conducted a two-year multi-level nitrogen addition experiment in an alpine steppe in Qinghai to investigate the responses of nitrogen (N) and phosphorus (P) contents at both the plant functional group and community levels to nitrogen addition under enclosure and grazing conditions. The results showed that N addition significantly increased the N concentrations in grasses, sedges, forbs, and the community as a whole ($P < 0.001$), but had no significant effect on legumes ($P > 0.05$); N addition significantly enhanced the P concentrations in grasses, sedges, and the community ($P < 0.001$), while significantly reducing that in legumes and forbs ($P < 0.05$). Management practices further regulated the nutrient response pathways: under enclosure condition, nitrogen addition primarily induced a phosphorus dilution effect, thereby increasing the N:P; while under grazing condition, it promoted nitrogen absorption

收稿日期:2025-07-01;修回日期:2025-09-10

基金项目:青海省帅才科学家负责制项目(2024-SF-102);国家自然科学基金(U21A20185,31901171);青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室开放研究项目(2019-KF-001)资助

作者简介:何丰媛(2001-),女,汉族,甘肃白银人,硕士研究生,主要从事草地生态学研究, E-mail:hefengyuan_2023@163.com; *通信作者 Author for correspondence, fei_ren2016@163.com

and altered phosphorus dynamics, leading to an elevated N:P, with the overall N:P being higher in enclosed grasslands. The study demonstrated that grazing and fencing, as distinct management approaches, were key factors regulating the response of plant nutrients to nitrogen deposition in the alpine steppe, holding significant implications for understanding regional nutrient limitations and guiding sustainable grassland management.

Key words: Fencing; Grazing; Nutrients addition; Alpine grassland; Plant functional groups; Plant nitrogen and phosphorus content

草地约占全球陆地面积的45%,是陆地生态系统中分布最广的类型之一,对维持畜牧业可持续发展具有重要作用^[1]。氮是调控草地植物生长与群落结构的关键元素,对生态系统功能及其稳定性的维持至关重要^[2-3]。全球氮循环的改变会进一步影响其他元素的生物地球化学过程,植物功能群对氮沉降的差异化响应可能是导致草原生态系统生物量和物种组成变化的重要机制^[4-5]。在气候变化与人类活动加剧的背景下,高寒草原出现广泛退化。封育和施肥是修复退化草地的常用措施^[6-7]。其中,氮添加实验被广泛用于模拟氮沉降对生态系统的影响,是评估生态系统氮素限制及承载力的有效方法^[8]。近年来,植物氮、磷含量及其化学计量比对氮添加的响应差异,逐渐成为揭示养分限制与群落动态关系的研究热点。

在氮、磷输入不对称的背景下,众多学者围绕氮添加对土壤磷有效性及植物生长的影响开展了广泛研究。然而,目前关于土壤磷库如何响应氮添加仍无一致结论。部分研究指出,氮添加会降低土壤全磷含量,但对有效磷含量无显著影响^[9];另一些研究则未观测到土壤全磷或有效磷含量的显著变化^[10]。这种不确定性制约了对植物磷获取策略的理解,导致对其体内磷平衡机制的认识发生分歧:一方观点认为,氮添加促进植物生长造成的“稀释效应”会降低植株磷浓度^[11-12];另一方则认为,植物为维持体内氮磷化学计量平衡,会通过增加磷吸收(如促进磷酸酶合成)来主动提升磷含量^[13]。上述研究结果表明,氮添加背景下土壤-植物系统的磷循环过程与平衡机制尚不明确。大量研究表明,氮添加促进生物量积累的过程中存在最大承载力,即施氮后生态系统生产力提升和生物量增加存在上限^[14-16]。这一上限主要是由植物氮吸收的饱和效应所驱动的^[17]。

氮沉降通过影响物种多样性及周转动态,驱动群落组成发生系统性变化,显著改变陆地生态系统的结构与功能^[18-23]。研究表明,在温带草原,氮添加使物种周转率呈现先升后降的趋势,导致氮敏感型杂类草减少,群落逐渐由羊草(*Leymus chinensis*)和针茅属(*Stipa* spp.)等禾本科植物主导^[20]。同时,氮

沉降使禾本科和莎草科植物的营养生长期平均延长4.62天,杂类草则缩短6.14天,这种物候响应差异降低了群落稳定性^[21]。此外,功能群组成也发生明显偏移,群落呈现“禾草化”发展趋势。禾本科植物优势度显著上升,其中,赖草(*Leymus secalinus*)的生物量增幅高达37%^[22]。另外,氮富集还导致植物地上群落与地下生产力发生解耦,其主要驱动因素为土壤酸化(pH值降低0.8~1.2)及无机氮积累^[23],这些变化共同揭示了氮沉降通过改变物种组成与土壤环境,进而深刻影响生态系统功能的潜在路径。

然而,现有研究仍存在明显不足。多数研究聚焦于土壤和优势物种对氮添加的响应,缺乏对整个植物功能群氮、磷含量的系统性分析^[24-26],且目前尚没有统一的相关结论和认识,难以为生产力过程模型提供充分的数据支撑与理论依据,亟待进一步深入研究。因此,在功能群水平开展氮、磷含量对氮添加的响应机制研究,精准构建生态系统过程的模型并模拟其动态变化,是当前一项紧迫且具有重大科学价值的任务。

高寒草地是青藏高原的主体生态系统,其总面积约 $1.4 \times 10^8 \text{ hm}^2$,占高原总面积的53%^[27],具有高度的生态脆弱性和环境敏感性,是维系高原生态平衡与保障区域生态安全的关键地带,在调节气候、水土保持与生物多样性保护等方面具有重要功能,是我国至关重要的生态安全屏障^[28-30]。高寒草原作为高寒草地的主要类型之一,广泛分布于高原腹地及西北部的干旱与半干旱地区,群落结构简单,建群种主要为耐寒旱生的禾草、苔草及灌木。该生态系统抗干扰能力较弱,但对气候变化和人为干扰响应极为敏感。高寒草原不仅在碳固定、水源涵养和防风固沙等生态系统服务中发挥关键作用,同时也是高原畜牧业生产和特有物种栖息的重要基地,其退化与恢复直接关系到青藏高原整体生态安全与可持续发展。本研究以青海高寒草原为研究对象,通过氮添加控制实验,重点探讨以下3个科学问题:1)氮添加如何影响不同植物功能群的氮、磷含量?其响应是否随氮添加水平而变化?2)本

研究区的高寒草原生态系统是否存在氮限制? 3) 对于封育管理的草地, 氮肥施用是否仍有必要?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地点位于青海省海西蒙古族藏族自治州天峻县快尔玛乡(98°41′45.33″E, 37°23′48.59″N), 海拔3600 m, 属温带高原气候, 年均气温-1.5℃, 年降水量在214.2~473.6 mm之间, 平均为360 mm, 土壤类型为栗钙土^[31]。实验样地为典型的紫花针茅(*Stipa purpurea*)型高寒草原, 植被均匀、地势相对平坦, 优势类群为紫花针茅、冰草(*Agropyron cristatum*)、冷地早熟禾(*Poa crymophila*)、波密早熟禾(*P. bomiensis*)、赖草(*Leymus secalinus*)等禾草类, 伴生种包括干生薹草(*Carex aridula*)、矮生嵩草(*C. alatauensis*)、高山嵩草(*C. parvula*)、披针叶野决明(*Thermopsis lanceolata*)、丛生黄耆(*Astragalus confertus*)、阿尔泰狗娃花(*Aster altaicus*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、多裂委陵菜(*Potentilla multifida*)、短穗兔耳草(*Lagotis brachystachya*)、青海鸢尾(*Iris qinghainica*)、蒲公英(*Taraxacum* spp.)、西藏点地梅(*Androsace mariae*)等, 植被覆盖度65%以上。实验样地为当地冬春放牧草场, 生长季(5—10月)禁牧, 非生长季(11月—翌年5月)进行中高强

度的自由放牧, 放牧家畜为藏羊。

1.2 实验设计

实验采用裂区法, 设计主区无重复的裂区试验。布设示意图如图1所示: 主区为不同管理措施处理, 分别是围栏封育和自由放牧。每个管理措施共计35个小区, 小区面积为3 m×3 m, 区组和小区之间均设置1 m的缓冲带(同时作为过道)。副区为不同梯度氮添加处理。每年6月15日左右在样地进行氮添加处理。参考全球氮沉降极端预测值及已有研究的设置^[32-34], 氮添加设置7个梯度(处理), 分别为N₀(对照组, 无养分添加)、N₁(1 g·m⁻²·a⁻¹)、N₂(2 g·m⁻²·a⁻¹)、N₃(4 g·m⁻²·a⁻¹)、N₄(8 g·m⁻²·a⁻¹)、N₅(12 g·m⁻²·a⁻¹)、N₆(16 g·m⁻²·a⁻¹), 每个处理设置5个重复。氮以尿素(Urea)(含氮量为46%)的形式添加, 持续施肥2年。鉴于高寒草原植被覆盖度较低、生长季降雨量少, 施肥方式为将预先称好的颗粒状尿素溶解于1.5 L水中(约0.17 mm降水量), 然后用喷壶将溶液均匀喷洒于样方内, 对照组则喷洒相同体积的水, 以减少处理间因加水不同而引起的误差。围栏封育样地自2023年6月建成后全年禁牧, 自由放牧样地则按照当地转场轮牧时间, 在冬春季正常放牧, 约为2.0羊单位·hm⁻²·a⁻¹, 属于中度放牧水平, 夏季禁牧。自由放牧样地与封育样地在样地面积、样方布设及氮添加处理上均保持一致。

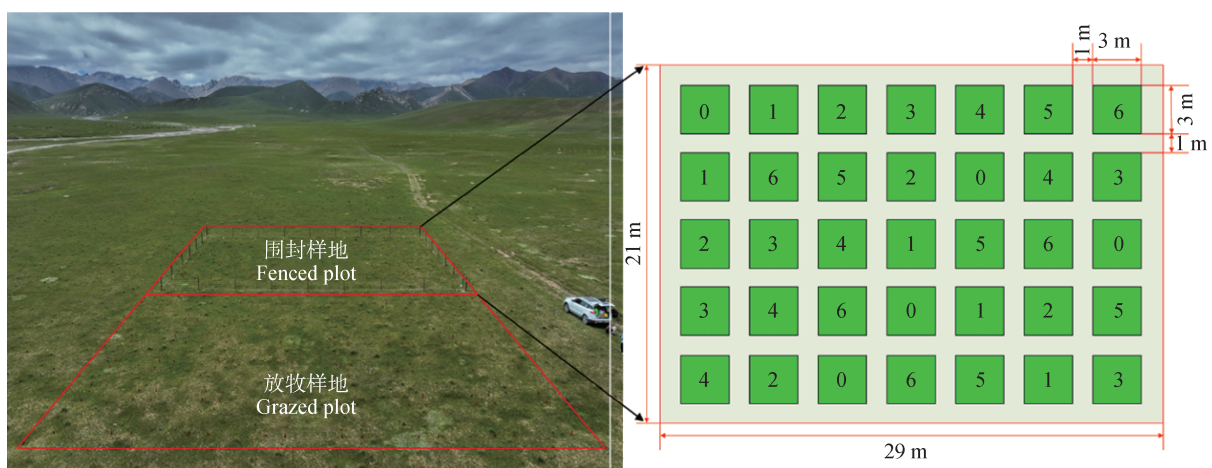


图1 样地示意图

Fig. 1 Schematic representation of the sample plots

1.3 样品采集与测定

于第二年采集样品进行分析, 即采集2024年的地上生物量(Above-ground biomass, AGB), 用收获法测定。在植物生物量达到最大时(每年的8月

下旬至9月上旬), 在每个样方内随机设置0.5 m×0.5 m的小样方, 齐地面刈割样方内所有植物的地上部分(包括植物活体和立枯), 并捡取地表所有可见植物枯落物, 分别盛装于档案袋, 带回实验室进

行分种。分种后的生物量装于信封,于105℃烘箱杀青1 h,后于65℃烘箱烘干至恒重。将称重的分种植物按4种功能群[即①禾草类(Grasses),包括所有禾本科植物(Poaceae family);②莎草类(Sedges),包括所有莎草科植物(Cyperaceae family);③豆科(Legumes),包括所有豆科植物(Fabaceae family);④杂类草(Forbs),除豆科植物之外的非禾草草本植物]再次混合并粉碎。然后,采用硫酸-过氧化氢法进行消解:即以硫酸为消化剂,滴加过氧化氢作为强氧化剂,在高温下反应,待溶液澄清透明定容后采用连续流动化学分析仪(AA3 HR Auto Analyzer, SEAL Analytical, Ltd., Germany)测定高寒草原植物4种功能群的全氮(Total nitrogen, TN)和全磷(Total phosphorus, TP)含量。

1.4 数据处理

为了比较不同处理对群落和4种植物功能群氮、磷含量的影响,本研究使用生物量加权法计算群落尺度的氮、磷含量,即加权平均值(Weighted mean, WM)^[35]。计算公式^[36]如下:

$$WM = \sum_{i=1}^n N_i \times W_i$$

式中 n 为功能群的数量(如禾草类、莎草类、豆科、杂类草等), N_i 是第 i 个功能群的平均氮含量(单位: $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$), W_i 是第 i 个功能群的权重,通常为该功能群生物量占群落总生物量的比例,即: $W_i = \frac{B_i}{\sum_{i=1}^n B_i}$,其中 B_i 为第 i 个功能群的生物量(干重)。

本文采用单因素方差分析比较氮添加对植物氮、磷含量及化学计量比的影响。测定植物样品中的TN和TP含量,结果以毫克每克($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$)表示,N:P化学计量比基于氮、磷的质量分数(单位统一)计算。本研究使用R(version 2024; R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria)和Origin-Pro(version 2002; OriginLab Corporation Northampton, MA, USA)统计分析数据和绘制图表。

2 结果与分析

2.1 氮添加对植物氮、磷含量及化学计量比的主效应

氮添加是调控高寒草原植物功能群氮含量的关键因子。豆科植物的氮含量对氮添加未表现出显著响应($P > 0.05$)。相较于豆科植物对氮添加的惰性响应,禾草类($P < 0.001$)、莎草类($P < 0.001$)、杂类草($P < 0.001$)以及群落整体水平($P < 0.001$)的氮含量在不同梯度的氮添加($N_0 \sim N_6$)下,均显著提高($P < 0.001$)(表1)。

短期不同梯度氮添加对高寒草原各植物功能群氮含量表现出差异化的影响。对照处理(N_0)下,群落水平、禾草类、莎草类、豆科植物以及杂类草的氮含量分别为16.825, 12.107, 12.895, 31.779, 21.303 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 。氮添加处理后,除豆科植物氮含量增加不显著($P > 0.05$)外(图2d),群落及各功能群的氮含量均发生显著变化。随施氮量增加,群落氮含量整体呈上升趋势,表明氮添加有效促进了群落氮积累(图2a),禾草类、莎草类和杂类草的氮含量均显著上升(图2b, c, e)。

表1 氮添加主效应的方差分析结果

Table 1 Analysis of variance results for main effects of nitrogen addition

处理 Treatment	自由度 df	响应变量 Response variable	群落水平 Community	禾草类 Grass	莎草类 Sedge	豆科 Legume	杂类草 Forb
氮添加 Nitrogen addition (N) / ($\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)	6	氮含量 Nitrogen content	18.410***	127.571***	28.908***	1.845 ^{ns}	12.752***
		磷含量 Phosphorus content	19.644***	22.888***	13.186***	13.558***	5.650***
		氮磷比 N:P	15.815***	41.692***	13.806***	4.864**	14.639***

注:*表示 $P < 0.05$, **表示 $P < 0.01$, ***表示 $P < 0.001$, “ns”表示不显著

Note: * indicates $P < 0.05$, ** indicates $P < 0.01$, *** indicates $P < 0.001$, and “ns” indicates insignificant

氮添加在调控氮含量的同时,也显著改变了高寒草原植物各功能群的磷含量($P < 0.001$)(表1)。群落水平上,磷含量随氮添加量的变化未呈现出明显的单调性趋势,在不同氮添加水平之间存在一定波动,表明氮添加对群落磷含量的影响较为复杂(图2f)。从各功能群来看,禾草类、莎草类、豆科植

物以及群落的磷含量随着氮添加水平的增加,整体呈现上升的趋势,但具体响应模式有所不同。禾草类磷含量的变化呈现阶段性特征:在 N_2 水平时有所增加,在 N_2 至 N_4 之间小幅波动,而从 N_4 至 N_6 则大幅上升(图2g)。莎草类磷含量在不同氮添加水平下波动较小,变化趋势不明显(图2h);豆科植物的磷

含量变异较大,在 N_2 时较高, $N_3\sim N_5$ 间维持在较低水平且波动较小,至 N_6 时显著上升(图 2i)。杂类草的氮添加量在 $N_0\sim N_2$ 时上升,在 $N_2\sim N_4$ 间下降,至 N_6 时,又显著升高(图 2j)。

植物氮磷比是表征植物体内氮、磷元素相对平衡及营养限制状况的关键指标。氮添加极显著改变了禾草、莎草、杂类草及群落水平的氮磷比($P<0.001$)。随着氮添加剂量的增加,群落水平的氮磷比分布形态发生显著变化(图 2k):在低氮处理($N_0\sim N_2$)下处于较低水平, N_1 处理下比值最低;当施氮量达到 $40\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 及以上时,氮磷比显著上升并维持在较高水平,在 N_6 处理时达最大值。尽管高氮处理组间($N_3\sim N_6$)的数值有所不同,但统计检验表明这些差异并不显著。表明氮磷比在达到阈值后趋于稳定。禾草氮磷比(图 2l)也随施氮量增加而上升,但变化模式更为复杂: N_1 处理下比值最低; N_2 时显著上升, N_3 时进一步升高, N_4 时达峰值; N_5 与 N_6 处理下比值略有回落,但仍显著高于低氮组,表明高氮条件下可能引发轻微饱和或抑制效应。莎草氮磷比(图 2m)则随施氮量提高呈现先上升后稳定的典型响应模式。在 $N_0\sim N_2$ 处理范围内,氮磷比处于低位且组间无显著差异;当氮添加量 $\geq 40\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ($N_3\sim N_6$)时,氮磷比显著提高并维持在高

位,显示出明显的阈值响应特征。豆科植物的氮磷比(图 2n)对氮添加的响应呈非单调波动趋势,表现为先下降、后上升、再略降的变化格局,尤其在 N_2 和 N_6 处理下出现抑制效应。该结果表明豆科植物的氮磷平衡策略可能存在临界阈值响应,其养分利用机制与其他功能群有所不同。杂类草的氮磷比(图 2o)随氮添加量增加呈上升趋势,但与禾草相比变化更为平缓,整体响应较为稳定,未出现明显饱和或下降阶段。总体上,莎草类和豆科植物对氮添加的响应较为敏感,在高氮添加水平下,禾草类相对不敏感,杂类草响应程度介于两者之间,不同植物功能群会采取多样化的养分平衡策略,从而共同影响整个群落的养分循环和结构(图 2)。

2.2 封育与放牧下氮添加效应的差异

放牧与封育管理调控了高寒草原植物群落的氮、磷化学计量特征(表 2,表 3)。氮含量在中高氮水平($N_4\sim N_6$)下对封育措施的响应更为明显: N_5 水平时封育区群落氮含量($22.17\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)低于放牧区($25.18\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$),至 N_6 水平两者趋于接近(封育 $22.73\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$,放牧 $24.85\text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$)。与之相反,磷含量整体表现为放牧高于封育,在低氮处理($N_0\sim N_2$)下差异最为显著(如 N_2 水平:放牧

表 2 放牧条件下植物氮磷化学计量特征对氮添加的响应变化

Table 2 Descriptive changes in plant N:P stoichiometry in response to N addition under grazing condition

氮添加水平 Nitrogen addition	指标 Parameter	群落水平 Community	禾草类 Grass	莎草类 Sedge	豆科 Legume	杂类草 Forb
N_0	氮含量 (N content)	17.74 ± 2.89	12.67 ± 0.51	11.68 ± 0.84	30.51 ± 2.77	20.80 ± 1.87
	磷含量 (P content)	3.39 ± 0.05	3.16 ± 0.18	3.47 ± 0.06	3.66 ± 0.24	3.37 ± 0.18
	氮磷比 (N:P)	5.23 ± 0.95	4.02 ± 0.22	3.37 ± 0.32	8.34 ± 0.85	6.18 ± 0.48
N_1	氮含量 (N content)	17.98 ± 2.76	12.31 ± 1.20	13.05 ± 0.80	27.07 ± 1.25	19.99 ± 0.61
	磷含量 (P content)	3.22 ± 0.18	2.94 ± 0.23	2.58 ± 0.05	3.49 ± 0.04	4.23 ± 0.05
	氮磷比 (N:P)	5.59 ± 0.53	4.20 ± 0.53	5.06 ± 0.32	7.76 ± 0.41	4.73 ± 0.15
N_2	氮含量 (N content)	18.92 ± 1.41	14.27 ± 0.88	14.90 ± 1.10	26.59 ± 0.71	21.19 ± 2.42
	磷含量 (P content)	3.42 ± 0.08	2.79 ± 0.04	3.14 ± 0.16	4.44 ± 0.41	3.39 ± 0.41
	氮磷比 (N:P)	5.53 ± 0.40	5.12 ± 0.34	4.75 ± 0.25	6.01 ± 0.58	6.25 ± 1.16
N_3	氮含量 (N content)	20.98 ± 0.80	16.43 ± 0.87	17.68 ± 0.22	28.32 ± 0.09	30.99 ± 4.27
	磷含量 (P content)	2.95 ± 0.01	2.75 ± 0.12	2.84 ± 0.03	3.15 ± 0.04	3.50 ± 0.30
	氮磷比 (N:P)	7.11 ± 0.29	5.98 ± 0.27	6.23 ± 0.11	9.00 ± 0.15	8.85 ± 1.14
N_4	氮含量 (N content)	20.94 ± 1.16	18.07 ± 1.09	20.77 ± 0.13	31.52 ± 3.20	28.61 ± 1.52
	磷含量 (P content)	2.95 ± 0.05	2.89 ± 0.08	2.91 ± 0.02	3.21 ± 0.09	3.44 ± 0.11
	氮磷比 (N:P)	7.09 ± 0.40	6.25 ± 0.39	7.14 ± 0.08	9.82 ± 0.89	8.33 ± 0.53
N_5	氮含量 (N content)	25.18 ± 0.91	20.22 ± 0.17	25.40 ± 0.70	31.78 ± 1.44	27.28 ± 3.48
	磷含量 (P content)	3.52 ± 0.11	3.92 ± 0.04	3.11 ± 0.12	3.45 ± 0.01	3.32 ± 0.25
	氮磷比 (N:P)	7.16 ± 0.24	5.16 ± 0.05	8.17 ± 0.36	9.21 ± 0.45	8.22 ± 0.82
N_6	氮含量 (N content)	24.85 ± 2.75	24.67 ± 1.08	23.98 ± 6.76	25.72 ± 0.50	32.13 ± 4.00
	磷含量 (P content)	4.07 ± 0.24	4.36 ± 0.21	3.52 ± 0.25	4.25 ± 0.22	4.09 ± 0.02
	氮磷比 (N:P)	6.12 ± 0.72	5.66 ± 0.19	6.82 ± 1.91	6.05 ± 0.35	7.86 ± 0.98

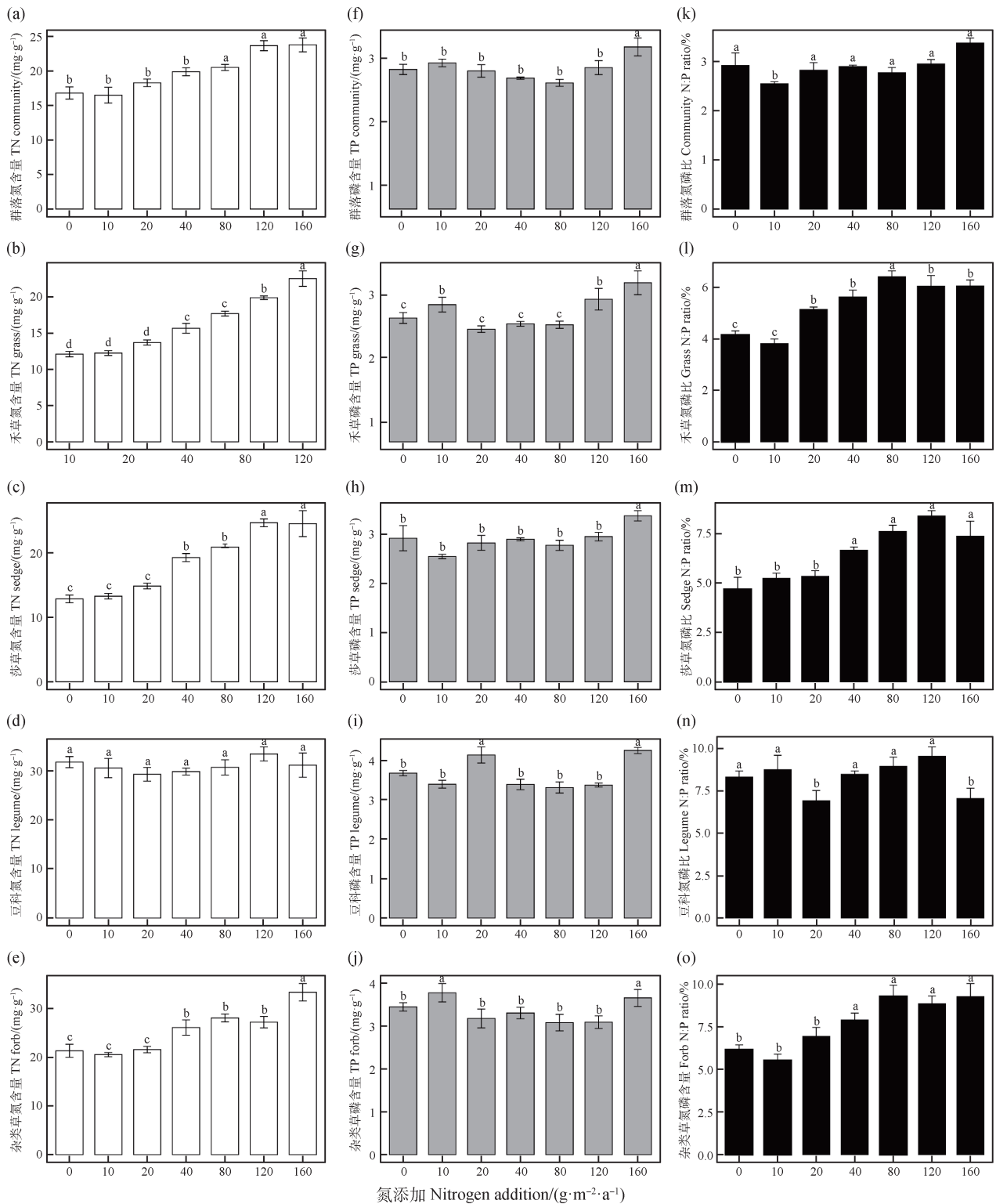


图 2 不同氮添加水平下植物氮、磷含量及 N:P 的变化

Fig. 2 Changes in plant nitrogen and phosphorus content and N:P ratio at different nitrogen application rates

注:(a)~(e)分别为群落水平、禾草类、莎草类、豆科、杂类草的氮含量;(f)~(j)分别为对应分类的磷含量;(k)~(o)分别为对应分类的氮磷比。误差线表示标准误($n=4$)。小写字母表示不同氮添加处理间存在差异显著性($P<0.05$)

Note: (a)-(e) represent nitrogen content at the community level and for four plant functional groups: grassland, sedge, legumes, and forbs; (f)-(j) represent phosphorus content for the corresponding categories; (k)-(o) represent the nitrogen-to-phosphorus ratio (N:P) for the corresponding categories. Error bars indicate the standard error ($n=4$). Lowercase letters indicate significant differences ($P<0.05$) between different nitrogen application treatments

3.42 mg·g⁻¹,封育 2.73 mg·g⁻¹)。这表明封育可能提升了植物对氮素的吸收与利用效率。上述差异共同导致封育条件下群落氮磷比(N:P)在中氮

水平(N₄~N₅)显著高于放牧,表明封育管理下的植物群落在中高氮水平表现出显著更高的氮磷比。

表 3 封育条件下植物氮磷化学计量特征对氮添加的响应变化

Table 3 Descriptive changes in plant N:P stoichiometry in response to N addition under fencing condition

氮添加水平 Nitrogen addition	指标 Parameter	群落水平 Community	禾草类 Grass	莎草类 Sedge	豆科 Legume	杂类草 Forb
N ₀	氮含量 (N content)	15.91±1.01	11.55±0.95	14.11±0.44	33.01±2.52	21.80±4.60
	磷含量 (P content)	2.90±0.14	2.85±0.22	2.43±0.27	3.54±0.13	3.43±0.25
	氮磷比 (N:P)	5.25±0.17	4.08±0.42	5.99±0.72	9.33±0.77	6.35±1.31
N ₁	氮含量 (N content)	15.01±1.87	12.18±0.43	13.58±1.38	34.07±5.72	21.04±1.37
	磷含量 (P content)	3.36±0.26	3.55±0.21	2.52±0.13	3.09±0.31	3.32±0.23
	氮磷比 (N:P)	4.48±0.47	3.44±0.21	5.41±0.50	10.86±1.82	6.34±0.50
N ₂	氮含量 (N content)	17.69±1.27	13.14±0.82	14.89±1.11	32.00±4.79	21.93±0.65
	磷含量 (P content)	2.73±0.07	2.64±0.19	2.81±0.12	3.92±0.36	2.93±0.18
	氮磷比 (N:P)	6.48±0.55	5.00±0.27	5.29±0.37	8.18±1.05	7.48±0.24
N ₃	氮含量 (N content)	18.85±0.87	14.91±0.34	20.94±1.43	31.38±0.02	24.44±1.43
	磷含量 (P content)	2.91±0.10	2.75±0.18	2.90±0.03	3.49±0.27	3.26±0.15
	氮磷比 (N:P)	6.48±0.34	5.42±0.43	7.22±0.51	8.99±0.68	7.49±0.43
N ₄	氮含量 (N content)	20.12±1.00	17.31±0.43	21.14±0.16	32.57±0.90	27.48±1.96
	磷含量 (P content)	2.68±0.13	2.64±0.22	2.60±0.16	3.22±0.09	2.72±0.22
	氮磷比 (N:P)	7.51±0.36	6.56±0.32	8.13±0.38	10.12±0.45	10.13±0.99
N ₅	氮含量 (N content)	22.17±0.31	19.54±0.65	23.99±1.35	35.10±2.93	27.06±1.92
	磷含量 (P content)	2.84±0.10	2.82±0.21	2.85±0.07	3.29±0.11	2.85±0.06
	氮磷比 (N:P)	7.79±0.13	6.93±0.45	8.42±0.49	10.67±0.98	9.50±0.63
N ₆	氮含量 (N content)	22.73±0.86	20.40±1.31	25.22±1.78	36.56±1.87	33.81±2.12
	磷含量 (P content)	3.19±0.15	3.16±0.15	3.28±0.11	4.30±0.04	3.17±0.14
	氮磷比 (N:P)	7.13±0.42	6.46±0.41	7.69±0.68	8.50±0.48	10.66±0.72

在不同管理措施下,随着氮添加水平的增加,群落水平(图 3a)、禾草(图 3b)、莎草(图 3c)和杂类草(图 3e)的氮含量均表现为升高。与封育处理相比,放牧处理下群落水平、禾草和莎草的氮含量均高于前者。

磷含量的响应模式则较为复杂。在封育条件下,杂类草磷含量(图 3j)基本保持稳定,而禾草(图 3g)、莎草(图 3h)、群落水平(图 3f)在两种管理措施下均呈现先下降后上升的趋势。这种差异可能源于不同功能群在面对氮富集时采取的差异化养分分配策略。

化学计量比的分析结果进一步表明,氮添加显著提高了禾草、莎草、杂类草及群落水平的氮磷比(图 3k,l,m,o),指示生态系统可能正由氮限制转向磷限制。与其他功能群相比,豆科植物对氮添加的响应模式截然不同,其氮含量、磷含量及氮磷比的

变化幅度均小于其他功能群(图 3d,l,n)。

总之,氮添加与管理措施共同调控植物养分状况,并通过改变功能群间竞争与养分分配,驱动群落结构与功能演变。随着氮添加水平升高(N₁-N₆),4个植物功能群的氮磷比均显著上升,表明外源氮输入普遍加剧了磷限制。管理措施对此过程具有显著调控作用:放牧条件下各功能群的氮磷比整体高于封育条件(图 4)。具体表现为,在高氮水平(N₃-N₆)下,放牧使得4种功能群及群落水平的氮磷比均达到最高值;而在相同氮添加水平下,封育措施下的氮磷比较低,表明封育有效缓解了高氮添加所诱导的磷限制。各功能群间存在显著的响应差异,在两种管理措施下,豆科植物的氮磷比均为最高,且其变化幅度最大,与之相比,莎草的氮磷比及其对氮添加的响应幅度在4个功能群中均为最低。

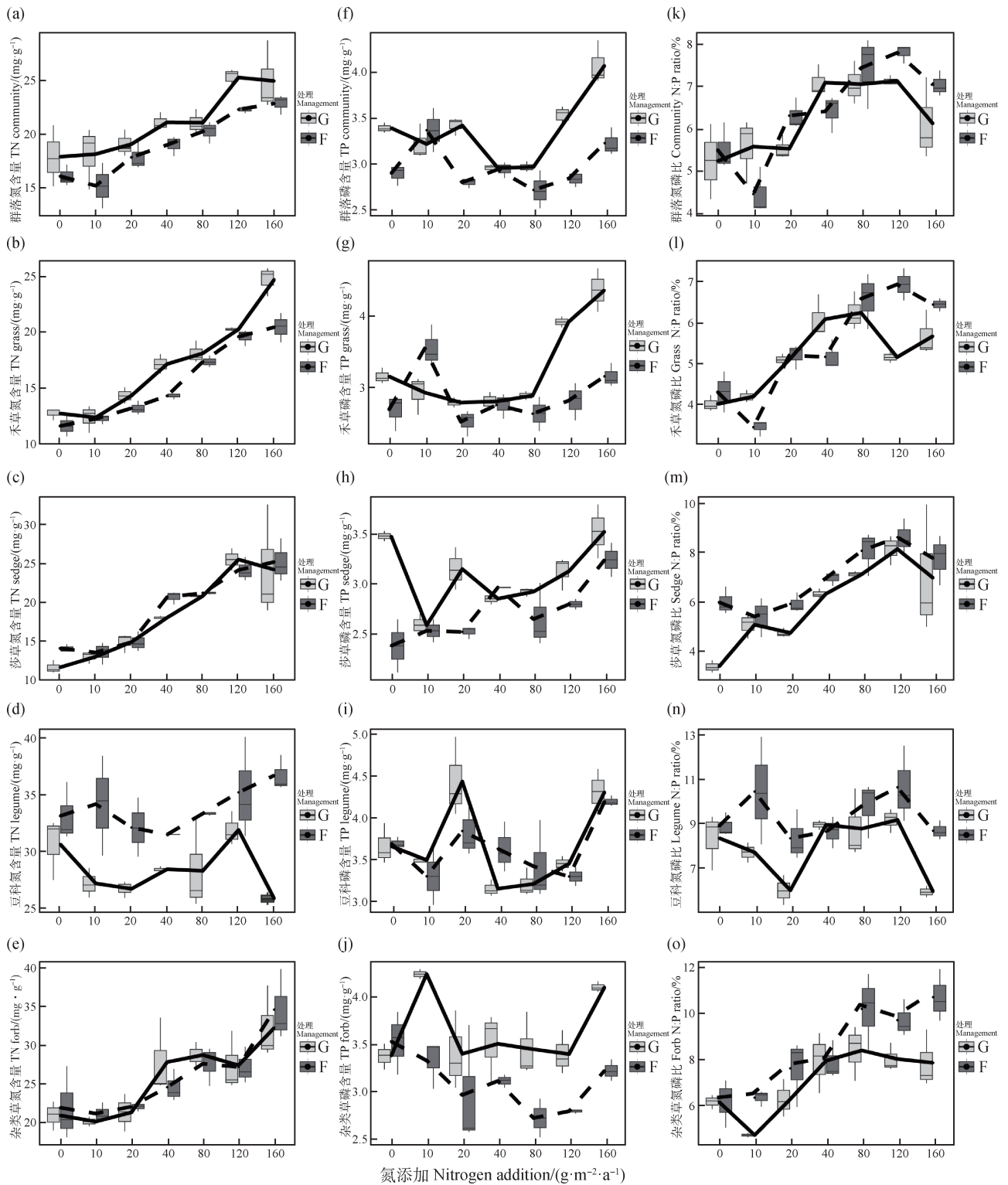


图3 封育地与放牧地植物组分氮、磷含量及化学计量比对氮添加的响应模式

Fig. 3 Response patterns of plant nitrogen, phosphorus content, and stoichiometric ratios to nitrogen addition in enclosed and grazed sites
 注: (a)-(e)分别为群落水平、禾草类、莎草类、豆科、杂类草的氮含量; (f)-(j)分别为对应分类的磷含量; (k)-(o)分别为对应分类的氮磷比。图中数据点及折线表示各处理的平均值。实线和虚线分别代表放牧处理和封育处理。由于管理措施缺乏独立重复, 所示模式为描述性结果, 未进行统计显著性检验

Note: (a)-(e) represent nitrogen content at the community level and for four plant functional groups: grassland, sedge, legumes, and forbs; (f)-(j) represent phosphorus content for the corresponding categories; (k)-(o) represent the nitrogen-to-phosphorus ratio (N:P ratio) for the corresponding categories. Data points and lines represent mean values for each treatment. The solid and dashed lines denote the Grazing and Fencing treatments, respectively. Due to the lack of independent replicates for management measures, the patterns shown are descriptive results, and no tests of statistical significance were performed

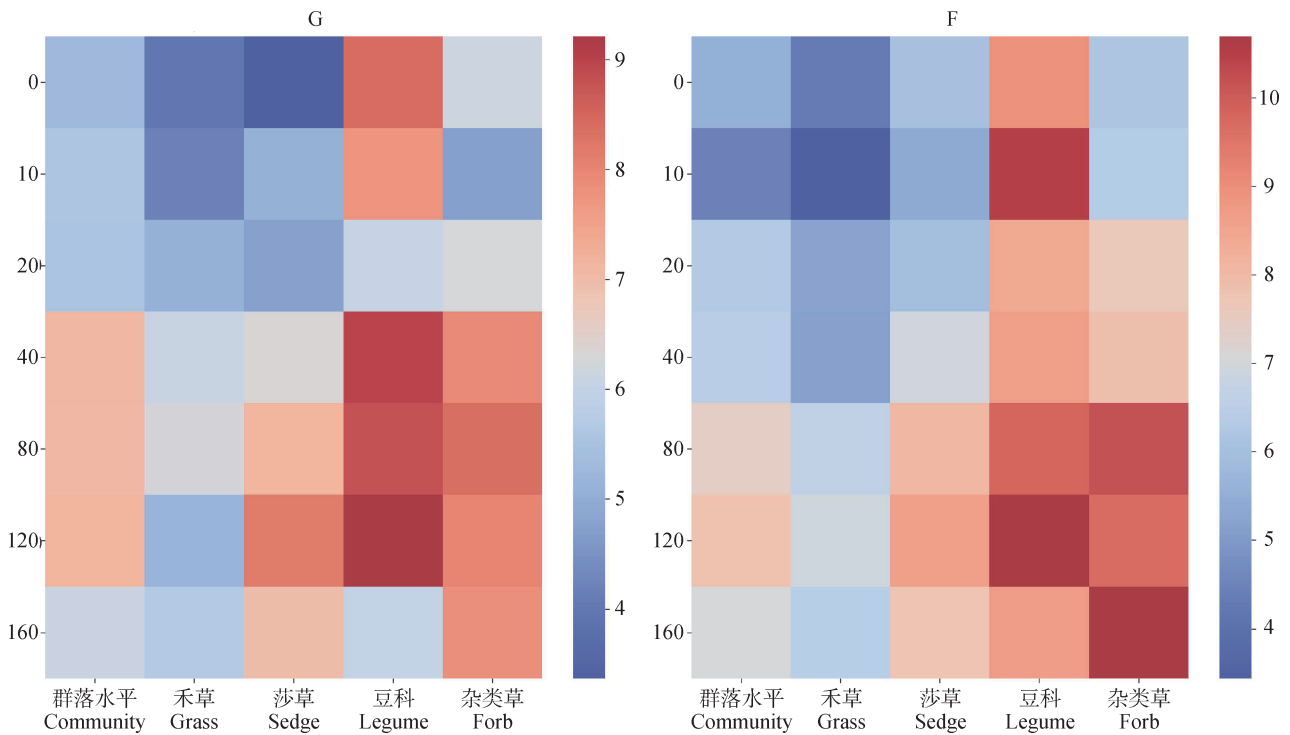


图 4 基于氮磷比的植物养分限制状态热图

Fig. 4 Heatmap of plant nutrient limitation status based on N:P ratio

注:热图颜色表示各指标的含或比值,从蓝色(低值)到红色(高值)渐变。X轴为不同植物分类群:群落水平、禾草类、莎草类、豆科、杂类草。Y轴为氮添加梯度(单位: $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。每组热图数据均为对应处理的平均值

Note: Heatmap colors indicate the content or ratio of each metric, scaling from blue (low values) to red (high values). The X-axis represents different plant functional groups: community level, grasses, sedges, legumes, forbs. The Y-axis represents the N addition gradient (unit: $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$). Data in each heatmap represent the mean values of the corresponding treatment

3 讨论

3.1 氮添加对植物养分吸收的差异化调控机制

植物功能群对氮添加的响应存在显著的差异。本研究结果表明,氮添加处理并未引起豆科植物氮含量的显著变化,该结果与宾振钧等^[6,37]在高寒草甸生态系统中的报道一致,豆科植物因其与根瘤菌形成的专性共生体系,具备生物固氮能力,因而对外源氮输入的敏感性较低。其内在的氮代谢调节机制能够在较大范围内缓冲土壤氮浓度变化带来的影响,因此在短期内未表现出氮含量的显著改变,与 Wang 等^[38-39]的研究结论相符。进一步支持了“非豆科植物对氮添加更具敏感性”的普遍观点。这种响应差异可能源于不同功能群在氮素利用策略上^[40]的生理塑性与生态位分化。禾草类、莎草类及杂类草对氮添加均表现出显著的积极响应($P < 0.05$),暗示这些类群在氮限制环境中具有更积极的资源捕获与生长调整能力。该现象符合 Tilman 提出的资源竞争理论^[41],即物种通过调整资源利用

效率以增强竞争力。如 Chapin 等^[42]指出,在氮素可利用性增加时,部分植物可通过提升氮吸收能力迅速占据优势生态位。

本研究显示,氮添加对植物氮含量的促进作用并未随施氮剂量增加而呈现显著的梯度变化。该现象暗示生态系统中可能存在氮饱和现象,即当外源氮输入水平超过植物的吸收与同化能力时,过剩的氮素可通过淋溶、反硝化等途径发生损失,进而导致生态系统氮饱和。从功能群差异来看,禾草类在 N_6 处理下仍能保持较高氮含量,而莎草在 N_5 水平即达到峰值,表明高寒草原生态系统仍普遍受氮限制,同时也反映出不同功能群在氮利用效率(NUE)方面存在显著差异。该结果与 Wang 等^[43]在高寒嵩草群落中的研究结果一致,嵩草群落对氮沉降的敏感性高于紫花针茅群落。

在本研究中,磷元素的地球化学循环受多种环境因素综合调控,氮添加显著改变了植物对磷的吸收策略。各功能群磷含量对氮添加表现出不同程度的响应,整体呈增加趋势,该结果与冯婵莹等^[13]

研究结果一致,即氮添加使得植物磷含量显著增加,且在高氮处理下增幅尤为显著。刘海威等^[44]研究表明,氮添加不仅显著提高了草地群落的氮含量,而且在一定程度上提升了磷含量。潘昱臻^[45]也报道了类似现象,即加氮处理显著提高了豆科植物的磷含量及N:P。由此可见,生态系统氮富集可能通过活化矿物结合态磷,增强土壤磷有效性,提升土壤磷的供应能力,进而促进植物磷吸收。其潜在机制包括:氮诱导的土壤酸化可降低铁铝氧化物含量,削弱其对磷的固定能力;同时氮添加可刺激微生物活性(如丛枝菌根真菌),促进有机磷矿化,从而提高磷的生物有效性^[44,46]。因此,氮添加对植物磷吸收的促进作用可能是植物与土壤磷有效性提升共同作用的结果。

3.2 放牧与封育措施下氮添加对高寒草原植物养分含量的影响

在放牧系统中,氮添加的效应更多依赖于动物-植物-土壤的互馈机制。家畜采食促使莎草和杂类草通过补偿性生长和体内氮循环维持较高氮含量,动物排泄物的直接输入也为其提供了有效氮源。然而,持续采食压力可能限制禾草将资源向生长方向的投入,进而影响其氮吸收效率。

封育条件下,氮添加对植物氮积累的促进作用源于土壤微环境改善与植物养分利用策略的协同效应。封育管理通过消除家畜干扰、促进植被恢复与凋落物积累,有效改善了土壤结构与养分条件^[47-49],从而为植物根系发育和氮素吸收提供了有利环境。本研究进一步发现,封育条件下禾草类植物对氮添加响应敏感,可能与其作为r策略物种的资源优先分配机制有关,即在低干扰环境中将更多氮素配置于地上部生长;而莎草和杂类草响应较弱,可能与凋落物输入增加导致的土壤氮有效性提升有关,从而削弱了其对外源氮的竞争需求。

此外,气候因子的年际波动通过调节土壤氮转化过程,在不同管理方式下均会影响植物对氮添加的响应强度,即在评估草原管理措施效应时需充分考虑气候背景的调节作用。本研究结果提示,在高寒草原实施氮肥管理时,应充分考虑草地利用方式与功能群组成的差异,封育草地中氮添加对禾草的促进效应更具潜力,而放牧草地的氮管理则需关注莎草与杂类草的响应动态。综上,氮添加显著提高了植物氮磷比,而封育能够有效缓冲这一效应,且

不同功能群对该交互作用的响应策略存在显著分异。

3.3 氮磷化学计量平衡对全球变化的指示意义

氮沉降是全球变化的关键驱动因子,对生态系统具有深远而复杂的影响。氮磷化学计量比是评估氮沉降生态效应的关键指标,能够有效揭示生态系统的养分限制状态与平衡格局。本研究通过氮添加梯度实验发现,除豆科植物外,随施氮水平增加,植物与群落水平的N:P均呈系统性升高(图3、图4),这与全球多项氮沉降研究结论一致,表明外源氮输入普遍打破植物体内养分的稳态平衡。自然条件下,许多陆地生态系统受氮限制;氮沉降的增加短期内缓解氮限制,促进植物生长。然而随着氮持续输入,植物对氮的吸收趋于饱和,而磷供应逐渐成为瓶颈,导致N:P升高,驱动生态系统由氮限制向磷限制转变。这种养分限制状态的改变不仅影响植物生理与生长,更可能进一步驱动生态系统结构与功能的演变。根据Koerselman等^[50]建立的经典阈值, $N:P < 14$ 通常表示氮限制, $N:P > 16$ 则表示磷限制。本研究揭示,封育处理能够显著缓解氮添加引发的植物氮磷比升高现象,表明该管理措施在维持生态系统养分平衡方面具有重要作用。其潜在机制可能涉及多个生态过程:首先,封育通过排除放牧干扰,有效减少了磷通过生物途径的流失,保障了系统内部磷库存的稳定性;其次,封育环境下凋落物的积累和稳定的微环境促进了土壤微生物活性与菌根真菌的生长,增强了有机磷的矿化和难溶性磷的活化,从而提高了磷的生物有效性。此外,封育可能通过筛选具有高效磷获取策略的植物物种,提升了群落整体的磷吸收效率。这些机制的协同作用使得封育系统在面对外源氮输入时,能够维持相对充足的磷供应,从而缓解植物的磷限制状态。然而,本研究还发现,两种管理措施下,高寒草原上群落整体水平与4种功能群的氮磷比均低于10,表明该生态系统仍处于氮限制状态^[51]。

3.4 研究局限性及未来展望

本研究表明,氮添加显著影响高寒草原植物的养分含量,为青藏高原高寒草原生态系统的科学管理及应对全球变化策略的制定提供理论依据和数据支撑。然而,本研究仍存在一些局限性,未来研究需关注以下几方面:

(1)实验设计方面:本研究中放牧与封育处理均未设置重复(即每个管理措施各自只设置了一个大区),该设计限制了对管理措施主效应及其与氮添加交互作用的统计推断效力,因此相关结论仅为初步结果,而非确定性结论。此外,本研究仅开展了两年的实验,实验期较短,难以全面反映长期氮添加的累积效应与生态演变过程,其结论需通过长期定位观测进一步验证。建议未来在多个地点设置具有重复的管理措施大区,并开展长期氮添加实验,以有效分离管理措施与氮添加的交互作用,提升研究结果的可靠性、普适性及预测能力。

(2)研究内容方面:当前工作主要集中于植物地上部分氮、磷含量的响应,未来应加强地下生物量、根系化学计量及土壤氮转化过程的监测,从而系统揭示氮素在植物-土壤系统中的循环机制。

综上,建议未来研究可在多个地点设置重复性管理措施大区,并开展长期氮添加实验,以提升研究结果的可靠性、普适性及预测能力。

4 结论

本研究通过青海高寒草原的氮添加控制实验,揭示了不同植物功能群氮、磷含量以及化学计量比对氮添加的响应规律,得出以下结论:(1)氮添加显著提高了禾草、莎草、杂类草以及群落水平的氮含量,但对豆科植物的氮含量无显著影响,而各功能群及群落水平的磷含量均呈现出随氮添加水平增加而升高的趋势。(2)尽管氮添加促进了大部分植物对氮、磷养分的吸收,但本研究区的生态系统整体仍处于氮限制状态。(3)封育管理虽有助于提升植物氮含量及氮素利用效率,但由于其抑制禾草类的氮吸收而产生负效应,因此在封育草地中实施氮添加仍具有必要性。

参考文献

- [1] 傅浩然,胡明欣,李萌,等. 长期施氮和刘割对松嫩平原羊草甸植物磷吸收的影响[J]. 草地学报, 2024, 32(11): 3462-3471
- [2] FU H R, HU M X, LI M, et al. Effects of long-term nitrogen application and cutting on plant phosphorus uptake of *Leymus chinensis* meadow in Songnen Plain[J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(11): 3462-3471
- [3] 宗宁,石培礼,牛犇,等. 氮磷配施对藏北退化高寒草甸群落结构和生产力的影响[J]. 应用生态学报, 2014, 25(12): 3458-3468
- [4] ZONG N, SHI P L, NIU B, et al. Effects of nitrogen and phosphorous fertilization on community structure and productivity of degraded alpine meadows in northern Tibet, China[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2014, 25(12): 3458-3468
- [5] 林伟山,德科加,张琳,等. 氮、磷添加对青藏高寒草甸土壤碳氮磷化学计量特征影响的Meta分析[J]. 草地学报, 2022, 30(12): 3345-3354
- [6] LIN W S, DE K J, ZHANG L, et al. Meta-analysis of the effects of nitrogen and phosphorus addition on the stoichiometric characteristics of soils carbon, nitrogen and phosphorus in Tibetan alpine meadow[J]. Acta Agrestia Sinica, 2022, 30(12): 3345-3354
- [7] WANG S P, WILKES A, ZHANG Z C, et al. Management and land use change effects on soil carbon in Northern China's grasslands: a synthesis[J]. Agriculture Ecosystems & Environment, 2011, 142(3/4): 329-340
- [8] DE DEYN G B, SHIEL R S, OSTLE N J, et al. Additional carbon sequestration benefits of grassland diversity restoration[J]. Journal of Applied Ecology, 2011, 48(3): 600-608
- [9] WANG C, REN F, ZHOU X H, et al. Variations in the nitrogen saturation threshold of soil respiration in grassland ecosystems[J]. Biogeochemistry, 2020, 148(3): 311-324
- [10] PENG Y F, CHEN H Y H, YANG Y H. Global pattern and drivers of nitrogen saturation threshold of grassland productivity[J]. Functional Ecology, 2020, 34(9): 1979-1990
- [11] LU M, YANG Y H, LUO Y Q, et al. Responses of ecosystem nitrogen cycle to nitrogen addition: a meta-analysis[J]. New Phytologist, 2011, 189(4): 1040-1050
- [12] 田沐雨,于春甲,汪景宽,等. 氮添加对草地生态系统土壤pH、磷含量和磷酸酶活性的影响[J]. 应用生态学报, 2020, 31(9): 2985-2992
- [13] TIAN M Y, YU C J, WANG J K, et al. Effect of nitrogen additions on soil pH, phosphorus contents and phosphatase activities in grassland[J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2020, 31(9): 2985-2992
- [14] 陈继辉,李炎朋,熊雪,等. 氮磷添加对草地土壤酸度和化学计量学特征的影响[J]. 草业科学, 2017, 34(5): 943-949
- [15] CHEN J H, LI Y P, XIONG X, et al. Effect of nitrogen and phosphorus addition on soil acidity and stoichiometry characteristics in a typical temperate grassland in Inner Mongolia[J]. Pratacultural Science, 2017, 34(5): 943-949
- [16] 鄯创. 增温和氮添加对中国北方温带草原植被生产力与生态系统碳氮磷特征的影响[D]. 北京:中国科学院大学(中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心), 2020: 72-95
- [17] YAN C. Effects of warming and nitrogen addition on vegetation productivity and ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus characteristics of temperate grassland in northern China[D]. Beijing: Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, 2020: 72-95
- [18] PERRING M P, HEDIN L O, LEVIN S A, et al. Increased plant growth from nitrogen addition should conserve phosphorus in terrestrial ecosystems[J]. Proceedings of the National Acad-

- emy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(6): 1971-1976
- [13] 冯婵莹,郑成洋,田地. 氮添加对森林植物磷含量的影响及其机制[J]. 植物生态学报, 2019, 43(3): 185-196
FENG C Y, ZHENG C Y, TIAN D. Impacts of nitrogen addition on plant phosphorus content in forest ecosystems and the underlying mechanisms[J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 2019, 43(3): 185-196
- [14] FANG Y, XUN F, BAI W M, et al. Long-term nitrogen addition leads to loss of species richness due to litter accumulation and soil acidification in a temperate steppe [J]. PLoS One, 2012, 7(10): e47369
- [15] SULLIVAN B W, ALVAREZ-CLARE S, CASTLE S C, et al. Assessing nutrient limitation in complex forested ecosystems: alternatives to large-scale fertilization experiments [J]. Ecology, 2014, 95(3): 668-681
- [16] WANG D J, ZHOU H K, YAO B Q, et al. Effects of nutrient addition on degraded alpine grasslands of the Qinghai-Tibetan Plateau: A meta-analysis[J]. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2020, 301: 106970
- [17] 郝亚鹏,罗登楠,胡中民,等. 氮磷添加对内蒙古温带草原植物功能群氮含量的影响[J]. 生态学报, 2024, 44(3): 1242-1250
HAO Y P, LUO D N, HU Z M, et al. Effects of nitrogen and phosphorus additions on the nitrogen content of different plant functional groups in the Inner Mongolia temperate grasslands [J]. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(3): 1242-1250
- [18] STEVENS C J, DISE N B, MOUNTFORD J O, et al. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands [J]. Science, 2004, 303(5665): 1876-1879
- [19] 潘珍珍,王瑞兵,陈欢,等. 物种多样性驱动高寒草甸地上生产力对养分添加的响应[J]. 生态学报, 2025, 45(4): 1865-1877
PAN Z Z, WANG R B, CHEN H, et al. Response of aboveground productivity to nutrient addition driven by species diversity in an alpine meadow community [J]. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(4): 1865-1877
- [20] BAI Y F, WU J G, CLARK C M, et al. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from Inner Mongolia Grasslands [J]. Global Change Biology, 2010, 16(1): 358-372
- [21] ZHANG Y H, LÜ X T, ISBELL F, et al. Rapid plant species loss at high rates and at low frequency of N addition in temperate steppe [J]. Global Change Biology, 2014, 20(11): 3520-3529
- [22] YANG H J, WU M Y, LIU W X, et al. Community structure and composition in response to climate change in a temperate steppe [J]. Global Change Biology, 2011, 17(1): 452-465
- [23] WANG Y H, WANG C, REN F, et al. Asymmetric response of aboveground and belowground temporal stability to nitrogen and phosphorus addition in a Tibetan alpine grassland [J]. Global Change Biology, 2023, 29(24): 7072-7084
- [24] 高贝,胡艳宇,张志委,等. 氮素添加对呼伦贝尔草甸草原植物氮钾元素含量和计量比的影响[J]. 应用生态学报, 2022, 33(4): 981-987
GAO B, HU Y Y, ZHANG Z W, et al. Effects of nitrogen addition on the contents and stoichiometric ratio of nitrogen and potassium in a meadow steppe of Hulunbuir, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(4): 981-987
- [25] 高宗宝,王洪义,吕晓涛,等. 氮磷添加对呼伦贝尔草甸草原4种优势植物根系和叶片C:N:P化学计量特征的影响[J]. 生态学杂志, 2017, 36(1): 80-88
GAO Z B, WANG H Y, LÜ X T, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on C : N : P stoichiometry in roots and leaves of four dominant plant species in a meadow steppe of Hulunbuir [J]. Chinese Journal of Ecology, 2017, 36(1): 80-88
- [26] 何利元,胡中民,郭群,等. 氮磷添加对内蒙古温带草地地上生物量的影响[J]. 应用生态学报, 2015, 26(8): 2291-2297
HE L Y, HU Z M, GUO Q, et al. Influence of nitrogen and phosphorus addition on the aboveground biomass in Inner Mongolia temperate steppe, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2015, 26(8): 2291-2297
- [27] 孙建,周天财,张锦涛. 青藏高原高寒草地的气候变化适应性管理探讨[J]. 环境与可持续发展, 2021, 46(5): 55-60
SUN J, ZHOU T C, ZHANG J T. Climate change adaptive management of alpine grassland on the Tibetan Plateau [J]. Environment and Sustainable Development, 2021, 46(5): 55-60
- [28] 李振威,缪雨珏,宗宁. 围栏封育对藏北高寒草地植物多样性与生态系统多功能性的影响[J]. 草地学报, 2025, 33(2): 596-608
LI Z W, MIAO Y J, ZONG N. Effects of grazing exclusion on plant diversity and ecosystem multifunctionality of alpine grasslands in northern Xizang [J]. Acta Agrestia Sinica, 2025, 33(2): 596-608
- [29] 张江,袁旻舒,张婧,等. 近30年来青藏高原高寒草地NDVI动态变化对自然及人为因子的响应[J]. 生态学报, 2020, 40(18): 6269-6281
ZHANG J, YUAN M S, ZHANG J, et al. Responses of the NDVI of alpine grasslands on the Qinghai-Tibetan Plateau to climate change and human activities over the last 30 years [J]. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(18): 6269-6281
- [30] 孙鸿烈,郑度,姚檀栋,等. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设[J]. 地理学报, 2012, 67(1): 3-12
SUN H L, ZHENG D, YAO T D, et al. Protection and construction of the national ecological security shelter zone on Tibetan Plateau [J]. Acta Geographica Sinica, 2012, 67(1): 3-12
- [31] 王婷,史倩倩,祁得胜,等. 青海湖地区紫花针茅型高寒草原群落特征变化[J]. 草地学报, 2024, 32(4): 1204-1209
WANG T, SHI Q Q, QI D S, et al. The long-term changes of vegetation community characteristics of alpine steppe in Qinghai Lake Region [J]. Acta Agrestia Sinica, 2024, 32(4): 1204-1209
- [32] LIU Y W, XU-RI, XU X L, et al. Plant and soil responses of an alpine steppe on the Tibetan Plateau to multi-level nitrogen

- addition[J]. *Plant and Soil*, 2013, 373(1): 515-529
- [33] WEI D, XU-RI, LIU Y W, et al. Three-year study of CO₂ efflux and CH₄/N₂O fluxes at an alpine steppe site on the central Tibetan Plateau and their responses to simulated N deposition[J]. *Geoderma*, 2014, 232: 88-96
- [34] QU S B, YU J N, LI F Z, et al. Nitrogen deposition accelerates greenhouse gas emissions at an alpine steppe site on the Tibetan Plateau [J]. *Science of the Total Environment*, 2021, 765: 144277
- [35] LALIBERTÉ E, LEGENDRE P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits[J]. *Ecology*, 2010, 91(1): 299-305
- [36] GARNIER E, CORTEZ J, BILLÈS G, et al. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession[J]. *Ecology*, 2004, 85(9): 2630-2637
- [37] 宾振钧, 王静静, 张文鹏, 等. 氮肥添加对青藏高原高寒草甸6个群落优势种生态化学计量学特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2014, 38(3): 231-237
- BIN Z J, WANG J J, ZHANG W P, et al. Effects of N addition on ecological stoichiometric characteristics in six dominant plant species of alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(3): 231-237
- [38] WANG Y L, HASI M, BU D D, et al. Nitrogen addition results in *Medicago sativa* switching nitrogen sources[J]. *Plant Ecology & Diversity*, 2021, 14(3/4): 183-194
- [39] 董佳乐, 许涵, 解亚鑫, 等. 氮添加对不同氮需求豆科植物幼苗根系形态性状和根叶养分含量的影响[J]. *生态学杂志*, 2024, 43(5): 1255-1262
- DONG J L, XU H, XIE Y X, et al. Effects of nitrogen addition on root morphology and nutrient content of roots and leaves of leguminous seedlings with different nitrogen requirements [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(5): 1255-1262
- [40] ZHANG L X, BAI Y F, HAN X G. Differential responses of N: P stoichiometry of *Leymus chinensis* and *Carex korshinskyi* to N additions in a steppe ecosystem in Nei Mongol[J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2004, 46(3): 259-270
- [41] TILMAN D. Resource competition and community structure [M]. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 1982: 43-98
- [42] CHAPIN F S, BLOOM A J, FIELD C B, et al. Plant Responses to Multiple Environmental Factors: physiological ecology provides tools for studying how interacting environmental resources control plant growth[J]. *BioScience*, 1987, 37(1): 49-57
- [43] WANG J, LUO P, YANG H, et al. Different responses of alpine plants to nitrogen addition: effects on plant-plant interactions[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 38320.
- [44] 刘海威, 张少康, 焦峰. 氮磷添加对不同退耕年限草本植被群落及土壤化学计量特征的影响[J]. *水土保持学报*, 2017, 31(2): 333-338
- LIU H W, ZHANG S K, JIAO F. Effects of nitrogen and phosphorus addition on community and soil stoichiometric characteristics of abandoned farmlands of different vegetation restoration years[J]. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2017, 31(2): 333-338
- [45] 潘昱臻. 氮磷添加对呼伦贝尔草地药用植物多样性及生态化学计量特征的影响[D]. 大庆: 黑龙江八一农垦大学, 2024: 33-38
- PAN Y Z. Effects of nitrogen and phosphorus addition on medicinal plant diversity and ecological stoichiometry characteristics in Hulun Buir grassland [D]. Daqing: Heilongjiang Bayi Agricultural University, 2024: 33-38
- [46] FAN Y X, ZHONG X J, LIN F, et al. Responses of soil phosphorus fractions after nitrogen addition in a subtropical forest ecosystem: insights from decreased Fe and Al oxides and increased plant roots[J]. *Geoderma*, 2019, 337: 246-255
- [47] DADKHAH M, GIFFORD G F. Influence of vegetation, rock cover, and trampling on infiltration rates and sediment production [J]. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 1980, 16(6): 979-986
- [48] 杨彦东, 马静利, 马红彬, 等. 封育对荒漠草原优势植物根系性状特征的影响[J]. *草业科学*, 2023, 40(6): 1507-1517
- YANG Y D, MA J L, MA H B, et al. Effects of grazing exclusion on root trait characteristics of dominant plants in the desert steppe[J]. *Pratacultural Science*, 2023, 40(6): 1507-1517
- [49] 郭晨睿, 杨敬坡, 李少伟, 等. 围封对藏北高寒草原土壤矿质元素和群落特征的影响[J]. *草业科学*, 2022, 39(4): 645-659
- GUO C R, YANG J P, LI S W, et al. Effects of grazing exclusion by fencing on soil mineral elements and plant community in alpine steppes of the northern Tibetan Plateau [J]. *Pratacultural Science*, 2022, 39(4): 645-659
- [50] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *The Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441
- [51] LI Q, ZHOU D W, JIN Y H, et al. Effects of fencing on vegetation and soil restoration in a degraded alkaline grassland in Northeast China[J]. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(4): 478-487

(责任编辑 闵芝智)