

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.04.022

引用格式:马晓瑞,李玮,安可,等.马鹿放牧对云雾山封育草地植物-土壤系统化学计量特征的影响[J].草地学报,2026,34(4):1391-1402

MA Xiao-rui, LI Wei, AN Ke, et al. The Influence of *Cervus elaphus kansuensis* Grazing on Leaf-Soil Ecological Stoichiometry Characteristics of Plant Community in A Long-Term Enclosed Grassland of Ningxia[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(4):1391-1402

马鹿放牧对云雾山封育草地植物-土壤系统化学计量特征的影响

马晓瑞¹, 李 玮², 安 可³, 张梦婕⁴, 田慧慧⁵, 王亦波⁵, 拓行行¹, 叶发明^{6,7},
尹子鸣¹, 杨 庆^{6,7}, 韩新宁^{8*}, 李 伟^{1*}

(1. 西北农林科技大学水土保持科学与工程学院/水土保持与荒漠化整治全国重点实验室, 陕西 杨凌 712100;
2. 宁夏仁存渡护岸林场, 宁夏 灵武 751400; 3. 定边县气象局, 陕西 定边 718600; 4. 宁夏大学农学院, 宁夏 银川 750021; 5. 西北农林科技大学草业与草原学院, 陕西 杨凌 712100; 6. 中国科学院水利部水土保持研究所, 陕西 杨凌 712100; 7. 中国科学院大学, 北京 110494; 8. 宁夏师范大学资源环境与生命科学学院, 宁夏 固原 756000)

摘要:探讨放牧对长期封育草地植物-土壤连续体碳(C)、氮(N)、磷(P)生态化学计量学特征的影响对草地可持续管理具有重要意义。本研究以宁夏云雾山封育38年的草地为研究对象,通过设置未放牧、轻度放牧、中度放牧、重度放牧4种甘肃马鹿(*Cervus elaphus kansuensis*)放牧强度,系统分析群落水平(即群落加权平均)叶片和土壤的生态化学计量比及其耦合关系。结果表明:(1)中度放牧最有利于N、P养分的积累,且植物生长的养分限制由未放牧的P限制和轻、中度放牧的N-P共同限制,转变为重度放牧的N限制;(2)随放牧强度的增加,表层(0~10 cm)土壤有机碳(Soil organic carbon, SOC)、C:N均呈先升后降的趋势,并在中度放牧达峰值,分别为40.40 g·kg⁻¹, 12.08, 而土壤N, C:P, N:P则在轻度放牧最低,分别为3.22 g·kg⁻¹, 48.15, 4.43,随土层加深,所有土壤指标均呈递减趋势;(3)叶片C、N含量与多数土壤SOC、N、P及计量比呈负相关,而叶片P含量与这些指标则呈正相关;土层深度同时影响植物叶片和土壤化学计量,而放牧强度则主要作用于土壤相关指标。综上,马鹿放牧显著影响了云雾山长期封育草地植物-土壤系统的生态化学计量特征,中度放牧有利于植物生长和土壤养分积累,是维持区域草地健康的关键放牧强度阈值,这些结果为进一步优化放牧管理,促进长期封育草地的可持续利用提供了数据支撑和理论依据。

关键词:马鹿放牧;典型草原;长期封育;生态化学计量

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)04-1391-12

The Influence of *Cervus elaphus kansuensis* Grazing on Leaf-Soil Ecological Stoichiometry Characteristics of Plant Community in A Long-Term Enclosed Grassland of Ningxia

MA Xiao-rui¹, LI Wei², AN Ke³, ZHANG Meng-jie⁴, TIAN Hui-hui⁵, WANG Yi-bo⁵, TUO Hang-hang¹,
YE Fa-ming^{6,7}, YIN Zi-ming¹, YANG Qing^{6,7}, HAN Xin-ning^{8*}, LI Wei^{1*}

(1. State Key Laboratory of Soil and Water Conservation and Desertification Control, College of Soil and Water Conservation Science and Engineering, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 2. Ningxia Rencundu Revetment Forest Farm, Lingwu, Ningxia 751400, China; 3. Dingbian County Meteorological Bureau, Dingbian, Shaanxi Province 718600, China; 4. College of Agriculture,

收稿日期:2025-09-19;修回日期:2025-11-17

基金项目:国家自然科学基金项目(42277464);国家重点研发计划项目(2022YFF1302800);陕西省重点研发项目(2024SF-YBXM-545);宁夏自然科学基金(2025AAC030610);2025榆林市科技计划项目(2025-CXY-045)资助

作者简介:马晓瑞(2001-),女,汉族,山东临沂人,硕士研究生,主要从事草地生态学等研究,E-mail: maxr@nwfau.edu.cn; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: hanxinning@163.com; liwei2013@nwsuaf.edu.cn

Ningxia University, Yinchuan, Ningxia 750021, China; 5. College of Grassland Science and Management, Northwest A&F University, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 6. Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling, Shaanxi Province 712100, China; 7. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 110494, China; 8. College of Resources, Environment and Life Sciences, Ningxia Normal University, Guyuan, Ningxia 756000, China)

Abstract: Investigating the effects of grazing on the ecological chemometric characteristics of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) in the plant-soil continuum of long-term enclosed grasslands is crucial for sustainable grassland management. This study investigated a 38-year-old enclosed grassland in Yunwu Mountain, Ningxia, by systematically analyzing ecological-metabolic ratios and their coupling relationships at the community level (community-weighted average) for leaves and soil across four grazing intensities of Gansu *Cervus canadensis* (*Cervus elaphus kansuensis*): ungrazed, light grazing, moderate grazing, and heavy grazing. Results indicated: (1) Moderate grazing most effectively promoted N and P accumulation. Plant growth shifted from P limitation under no grazing and combined N-P limitation under light/moderate grazing to N limitation under heavy grazing; (2) With increasing grazing intensity, both topsoil soil organic carbon (SOC) and C:N ratio in the topsoil (0~10 cm) showed an initial increase followed by a decrease, peaking at moderate grazing levels at 40.40 g·kg⁻¹ and 12.08, respectively. Conversely, soil N, C:P, and N:P ratios were the lowest at light grazing levels at 3.22 g·kg⁻¹, 48.15, and 4.43, respectively. All soil parameters decreased with increasing soil depth. (3) Leaf C and N contents showed negative correlations with most soil SOC, N, P, and their ratios, while leaf P content was correlated positively with these parameters. Soil depth influenced both plant leaf and soil chemical parameters, whereas grazing intensity primarily affected soil-related indicators. In summary, grazing significantly influenced the chemical-nutrient characteristics of the plant-soil system in the long-term enclosed grassland of Yunwu Mountain. Moderate grazing promoted plant growth and soil nutrient accumulation, representing a critical grazing intensity threshold for maintaining regional grassland health. These findings provide data support and theoretical basis for further optimizing grazing management and promoting the sustainable use of long-term closed-pasture grasslands.

Key words: *Cervus elaphus* grazing; Steppe; Long-term fencing; Ecological stoichiometry

草地作为地球上最重要的陆地生态系统之一,不仅具有生产草畜产品的巨大经济价值,还具有维持生物多样性、固碳释氧、水土保持和调节气候等多种生态功能^[1],但不合理的封育管理可能带来诸多负面影响。围栏封育是退化草地修复的常用措施,但随封育时间的延长,其负面效应逐渐显现。研究表明,长期封育会导致植物多样性降低和群落结构简化,进而影响草地生态系统的稳定与多功能性的维持^[2-3]。在长期缺乏人为干扰或动物采食的情况下,草地枯落物大量积累,土壤种子库更新受阻,反而抑制了植被的自然恢复^[4]。同时,长期封育可引起草本植物老化,饲用价值下降,优质牧草比例显著减少,致使草地资源被大量浪费^[5]。放牧是草地利用的主要方式之一,放牧可通过调节植物群落组成、结构和土壤养分循环进而影响生态系统服务功能^[6]。适度放牧可优化植物群落结构,促进土壤养分循环,从而维持草地生态系统的健康与平衡,然而过度放牧会导致草地系统性退化,具体表现为植被覆盖度下降、毒杂草增多、土壤理化性质恶化及养分流失^[7]。因此,确定适宜的放牧强度,既能避免草地退化,又能最大限度利用草地进行放牧

生产。

生态化学计量学是研究植物-土壤系统碳(C)、氮(N)、磷(P)等关键元素的动态平衡关系的学科^[8],为揭示放牧对草地生态系统结构与功能的影响机制提供了理论框架。放牧通过啃食-践踏-排泄过程直接影响植物群落组成,并调控凋落物的数量与质量,进而驱动土壤微生物活性与养分矿化速率的改变,最终显著影响草地生态系统的碳、氮、磷生态化学计量特征^[9-10]。这些元素比率的变动直接关联植被生长策略和土壤养分有效性,更是评估草地健康、诊断养分限制、预测生态系统响应与恢复潜力的关键指标^[11-12]。基于生态化学计量学原理,量化不同放牧强度下植物-土壤系统的C、N、P含量及其计量比^[13],旨在揭示系统元素平衡的动态变化。植物组织N:P、C:N等比值趋近稳态范围,通常表征生态系统结构与功能的相对稳定状态,该量化分析有助于阐明放牧的生态效应,揭示草地退化或稳态维持的养分调控机制,从而为确定最优放牧强度提供理论依据。

云雾山位于宁夏南部,属黄土高原向干旱风沙区的过渡带,是黄土高原重要的生态屏障。甘肃马

鹿(*Cervus elaphus kansuensis*)作为典型食草动物,其啃食、踩踏和排泄活动影响草地生态过程。目前,国内外关于放牧对草地生态化学计量特征的研究多集中于牛羊等家畜,而对大型野生草食动物—马鹿的放牧效应研究鲜有报道。宋美娟^[14]研究表明马鹿的采食行为具有选择性,其觅食行为和采食喜好与牛羊等家畜存在显著差异,这可能导致草原植物群落演替方向和养分循环路径发生改变。目前关于黄土高原干旱半干旱地区草地生态系统的研究多集中于不同封育年限对植被及土壤理化特性的影响^[15-16],对马鹿放牧如何影响长期封育草地的生态过程并促进生态系统修复的研究仍相对缺乏。此外,通过与传统反刍动物(牛、羊等)放牧相关研究结论进行对比,可从一定程度上揭示大型野生草食动物马鹿在草地生物多样性维持和养分循环中的独特角色,为差异化、精细化的草地管理提供科学依据。

基于此,本研究以宁夏云雾山典型草原马鹿放牧区为核心处理区,结合长期封育对照区,探究甘肃马鹿放牧对植物叶片-土壤系统C,N,P生态化学计量特征的影响机制。重点分析不同放牧强度下:(1)群落水平叶片C,N,P及其比值的变化趋势;(2)土壤C,N,P含量及其化学计量比的变化趋势以及垂直空间分布特征;(3)群落水平叶片和土壤C,N,P含量及其化学计量比的关联及其与环境因子(土壤深度、放牧强度)的关系。本研究主要聚焦于植物-土壤系统化学计量特征的宏观响应,通过量化不同放牧强度下关键元素的动态平衡变化,揭示放牧干扰对生态系统养分循环的驱动机制。研究成果可为评估大型草食动物在典型草原生态修复中的功能角色提供科学依据,同时也为进一步优化放牧管理,促进长期封育草地的可持续利用提供数据支撑和理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本试验研究区位于宁夏回族自治区固原市西北农林科技大学宁夏云雾山草原生态系统国家长期科研基地,位于北纬36°13′~36°19′,东经106°24′~106°28′,地处祁连山地槽东翼与鄂尔多斯台地西缘之间,居黄河流域上游,黄土高原的中间地带。

云雾山属中温带半干旱大陆性季风气候,气候干燥,雨量少而集中,蒸发强烈,温差大,日照长,冬春季风多,无霜期较短。年平均降水量为436.56 mm,年平均温度7.1℃,海拔1800~2150 m。土壤类型为山地灰褐土和黑垆土,植被建群种和优势种主要有大针茅(*Stipa grandis*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、甘青针茅(*Stipa przewalskyi*)、百里香(*Thymus mongolicus*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)、甘菊(*Chrysanthemum lavandulifolium*)、白莲蒿(*Artemisia gmelinii*)等^[17]。

1.2 试验设计

甘肃马鹿(*Cervus elaphus kansuensis*)是一种适应性强的草食动物,具有耐粗饲、食性广泛、抗逆性强和抗病能力突出等优良特性。与藏羊、牦牛等传统放牧家畜相比,马鹿对草原资源的消耗较低,更适合在干旱和半干旱生态系统中放牧。长期马鹿放牧不仅对草地群落多样性的维持具有积极作用,还能促进土壤养分循环,对草原生态系统健康具有重要价值。本研究于2021—2024年,在围栏封育超过38年的天然草原(封育前为过度放牧利用的退化草地)上开展4年的甘肃马鹿放牧试验。

通过实地考察放牧区,结合当地牧场生产力评估及历史放牧情况,依据马鹿采食地距圈舍的距离划分了不同放牧强度区域(图1)。具体划分为:距圈舍1500 m以上区域作为封育未放牧对照区(NG, 0个羊单位),1000~1500 m范围为轻度放牧区(LG, 2个羊单位),500~1000 m为中度放牧区(MG, 4个羊单位),500 m以内为重度放牧区(HG, 8个羊单位)。在每个放牧强度区内,我们采用随机抽样法设置了3个面积为20 m×20 m的独立样地用于植被调查与土壤采样。为确保样地间的空间独立性与代表性,各样地之间至少相距50 m,且分别位于不同的微地形单元中,以避免空间自相关性的影响。

放牧期设定为每年5月1日至8月30日,在此期间允许马鹿进入指定样地进行采食活动;禁牧期则为9月1日至次年4月30日,此时样地实行围封管理,禁止马鹿进入,以促进植被恢复。在放牧期内,马鹿可于每日8:00—18:00在试验区域内自由活动 and 采食。

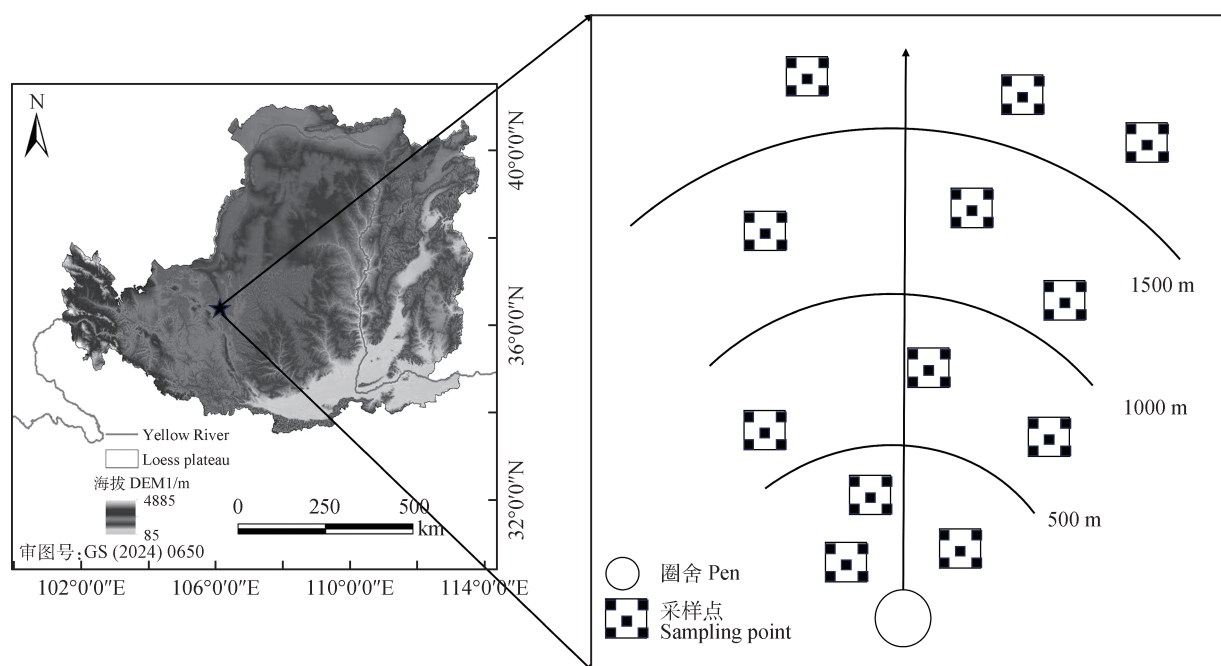


图1 试验样地图

Fig. 1 Experiment site

1.3 样品采集与测定

本研究植物样品的采集使用典型抽样法^[18],在每个放牧区设置3个面积为20 m×20 m的重复样地,每个样地中随机选取5个1 m×1 m的样方进行植被调查。植被调查指标包括:记录样方内所有植物物种名称,测定每个物种的盖度、高度、多度(株丛数)和地上生物量(分物种齐地面刈割后烘干称重),并通过地上生物量计算各物种的相对多度(P_i)。在样地内选取足量成熟、大小均匀、包含完整叶脉、基部及顶端的健康叶片,装入自封袋内,带回实验室。叶片经烘干处理后测定其C含量、N含量和P含量。其中,叶片C含量采用重铬酸钾氧化外加热法测定;叶片全氮、全磷含量用浓硫酸-过氧化氢消煮法测定。

土壤采样在植物群落调查结束后进行,在每个植物调查样方,使用直径为5 cm的土钻分层钻取0~10 cm,10~20 cm和20~30 cm三个土层的土壤样品,将同一采样点钻取的同层土样充分混合后,手工剔除可见根系及石砾,采用四分法缩分取样,装入塑封袋中作为该土层的待测样品。带回的土壤样品经自然阴干处理后,过2 mm筛去除细根和杂质,分别测定以下指标:土壤SOC和全氮(Total nitrogen, TN)含量利用元素分析仪(ECS 4010 CHNSO, Costech Analytical Technologies Inc.);土壤全磷(Total phosphorus, TP)含量则采用硫酸—

高氯酸消煮浸提,浸提液用钼锑抗比色法测定。

本研究选取各个放牧强度中的常见种($P_i > 5\%$)来测定叶片C,N,P含量(表1),且这些物种能代表群落的主要物种组成,并以每个物种的相对多度(P_i)为权重,计算叶片C,N,P含量的群落加权平均值(CWM),计算公式如下^[19]:

$$CWM = P_i \times Trait_i$$

式中, $Trait_i$ 为物种i的性状值(即每个物种的叶片C,N,P含量)。

1.4 数据处理

将已整理好的数据分别进行正态性检验和方差齐性检验。借助Microsoft Excel 2019进行数据整理并制作相关图表。使用SPSS 22软件进行正态性和方差齐性检验后,进行单因素方差分析以研究不同放牧强度对叶片化学计量的影响,单因素方差分析用于分析放牧强度和土层深度及其交互作用对土壤理化性质和化学计量特征的影响,若处理间存在显著差异($P < 0.05$),采用Tukey HSD法进行事后多重比较检验。借助Origin 2024绘制柱状图和冗余分析图,图表中数值为(平均值±标准误),借助R 4.4.3及corrplot包绘制Pearson相关性热图。文章中统计检验的显著水平均设为 $P < 0.05$ 。

表 1 不同放牧强度下草地物种组成

Table 1 The species composition under different grazing intensities

物种 Species	未放牧 No grazing	轻度放牧 Light grazing	中度放牧 Moderate grazing	重度放牧 Heavy grazing
甘菊 <i>Chrysanthemum lavandulifolium</i>	✓	✓		✓
白莲蒿 <i>Artemisia gmelinii</i>	✓	✓	✓	
翼茎风毛菊 <i>Saussurea alata</i>	✓	✓		
旱生苔草 <i>Carex tristachya</i>	✓			
多毛并头黄芩 <i>Scutellaria scordiifolia</i> var. <i>villosissima</i>	✓			
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	✓			
硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>		✓		
苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>		✓		
狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>		✓		
阿尔泰狗娃花 <i>Aster altaicus</i>		✓	✓	
草木樨 <i>Melilotus suaveolens</i>		✓		
大针茅 <i>Stipa grandis</i>		✓		
甘青针茅 <i>Stipa przewalskyi</i>	✓			
长芒草 <i>Stipa bungeana</i>		✓	✓	
蜜花香薷 <i>Elsholtzia densa</i>		✓	✓	
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	✓	✓	✓	
白花枝子花 <i>Dracocephalum heterophyllum</i>			✓	
飞廉 <i>Carduus nutans</i>			✓	✓
甘肃蒿 <i>Artemisia gansuensis</i>		✓	✓	
刺儿菜 <i>Cirsium arvense</i> var. <i>integrifolium</i>		✓	✓	✓
披碱草 <i>Elymus dahuricus</i>		✓	✓	✓

2 结果与分析

2.1 不同放牧强度植物群落水平叶片 C,N,P 含量及其化学计量比特征

叶片 C 含量随放牧强度增加呈下降趋势,重度放牧叶片 C 含量较未放牧显著下降($P<0.05$),下降了 11.8%(图 2a); 叶片 N,P 含量呈单峰响应,中度放牧达到峰值,分别为 $24.25\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, $1.64\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$, N 含量较未放牧提升 24.28%(图 2b), P 含量提升约 57.64%(图 2c),均达到显著水平($P<0.05$),而重度放牧下 N 含量回落至与未放牧相当的水平(图 2b)。

不同放牧强度下植物叶片 C:N, C:P, N:P 含量也存在显著差异($P<0.05$)。叶片 C:N 随放牧强度增加先降后升,中度放牧最低,较未放牧下降 27.42%,达到显著水平($P<0.05$)(图 2d); C:P 呈持续下降趋势,重度放牧较未放牧显著下降($P<0.05$),下降了 38.79%(图 2e); N:P 整体呈下降趋势,未放牧最大,重度放牧最小,其中重度放牧较未放牧下降 30.02%($P<0.05$)(图 2f)。

2.2 不同放牧强度土壤 SOC,N,P 含量及其化学计量比特征

SOC 含量呈单峰响应(图 3a),中度放牧较达到

峰值 $40.30\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,较未放牧提升 9.21%,达到显著水平($P<0.05$),其中表层土(0~10 cm)增幅最大; 土壤 N 呈先降后升趋势(图 3b),轻度放牧最低为 $3.22\text{ g}\cdot\text{kg}^{-1}$,与未放牧相比显著下降,下降了 4.78%($P<0.05$); 土壤 P 含量整体呈增加趋势(图 3c),轻度放牧最高,较未放牧提升 6.12%,而重度放牧时土壤 P 含量略有回落但仍显著高于未放牧水平($P<0.05$)。

土壤 C:N 呈单峰响应(图 3d),中度放牧为最高 12.08,较未放牧显著提升,达 10.32%($P<0.05$); C:P 表现为先降低后升高再降低的趋势(图 3e),同样在中度放牧达到峰值,较未放牧增加 2.14%,且达到显著水平($P<0.05$),轻度放牧时最低为 48.15; N:P 呈先降低后增加的趋势(图 3f),轻度放牧时最低为 4.43,较未放牧下降 10.16%,下降趋势显著($P<0.05$)。垂直分布方面,随土层加深,所有土壤指标均呈现递减趋势。

2.3 叶片和土壤化学计量特征关系及其环境影响因素

相关性分析结果表明(图 4),叶片与土壤的 C,N,P 含量及其化学计量比存在显著的相关关系($P<0.05$)。其中叶片 C 含量与土壤所有指标

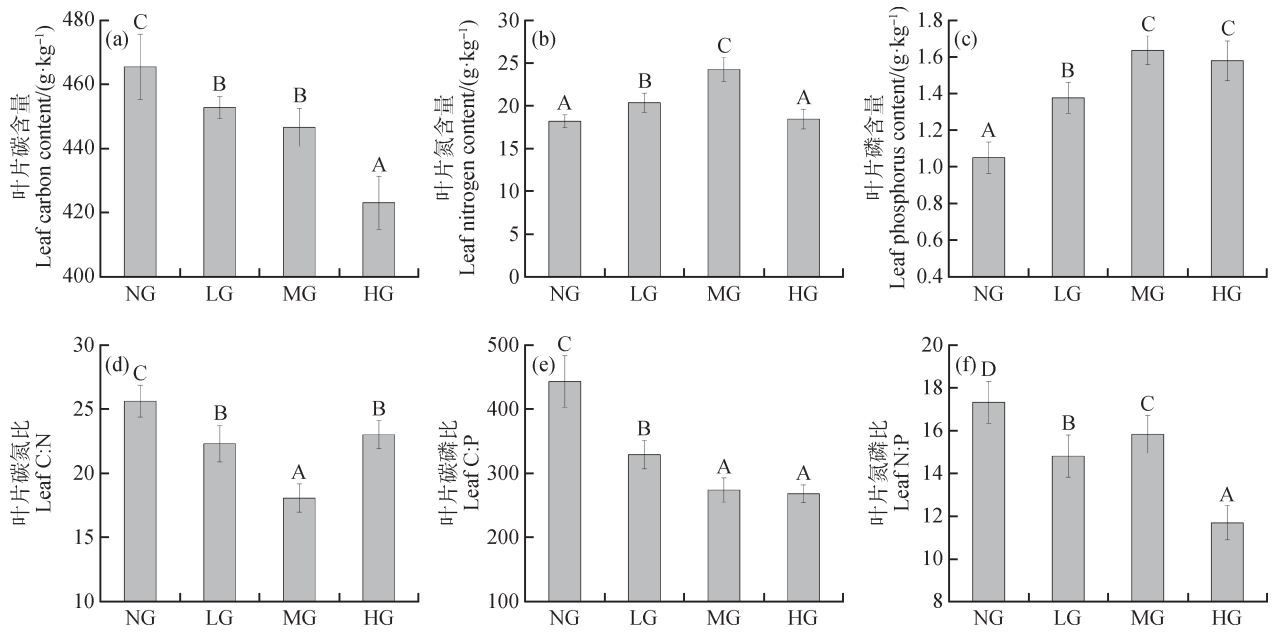


图2 不同放牧强度下草地植物群落水平叶片 C,N,P 含量及其生态化学计量比特征

Fig. 2 Leaf C, N and P content and ecological stoichiometry ratios of grassland community under different grazing intensities

注:不同大写字母表示不同放牧程度之间差异显著,横坐标从左到右分别为 NG,未放牧;LG,轻度放牧;MG,中度放牧;HG,重度放牧

Note: Different capital letters indicate significant difference between different grazing degrees, the abscissa from left to right is NG, not grazing; LG, lightly grazed; MG, moderate grazing; HG, heavy grazing

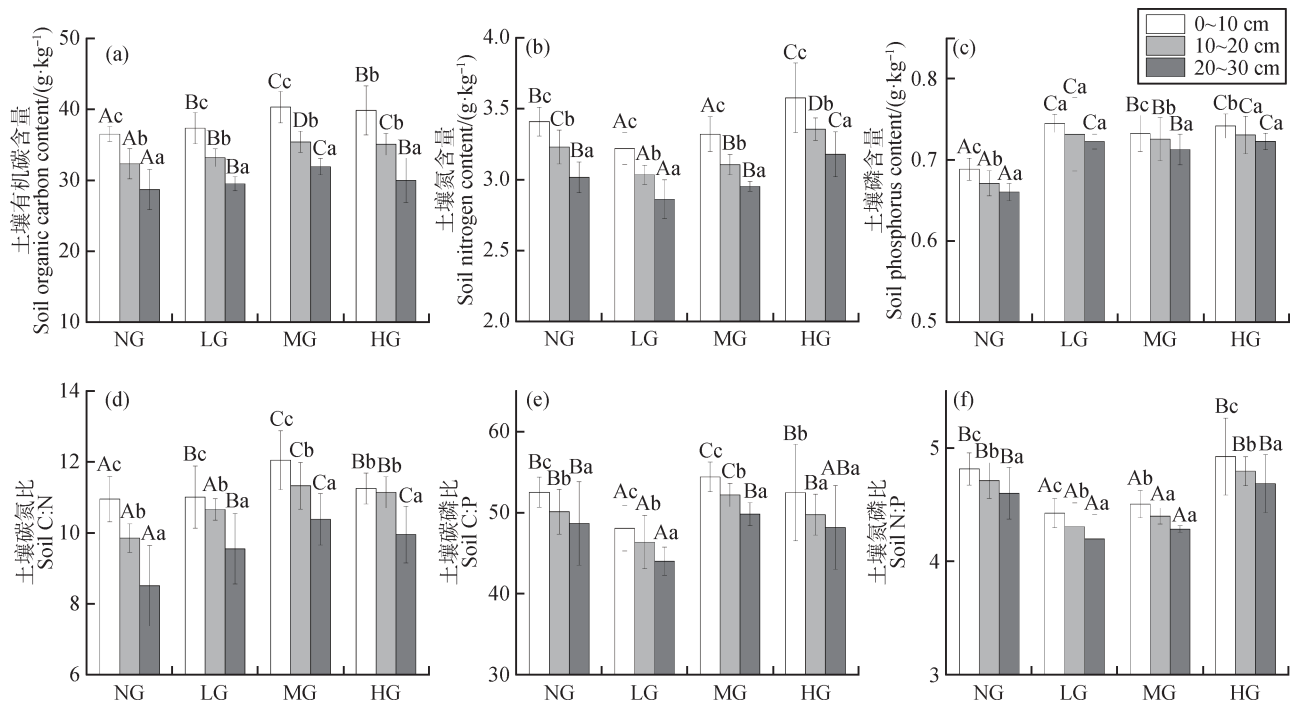


图3 不同放牧强度草地土壤 SOC,N,P 含量及其生态化学计量比特征

Fig. 3 The soil C, N and P content and its ecological stoichiometry characteristics under different grazing intensities

注:不同大写字母表示不同放牧程度之间差异显著,不同小写字母表示不同土层之间的差异显著($P < 0.05$)。横坐标从左到右分别为 NG,未放牧;LG,轻度放牧;MG,中度放牧;HG,重度放牧

Note: Different capital letters indicate significant difference between different grazing degrees, and different small letters indicate significant difference between different soil layers ($P < 0.05$). The abscissa from left to right is NG, not grazing; LG, lightly grazed; MG, moderate grazing; HG, heavy grazing

均呈负相关;叶片N含量除与土壤C:N呈正相关外,与其他土壤指标多为负相关;而叶片P含量则与土壤SOC,N,P,C:P和N:P均呈显著正相关。叶片C:N与土壤C:N呈显著负相关($P<0.05$),与土壤SOC、土壤N、土壤P、土壤C:P、土壤C:N

显著正相关($P<0.05$),叶片N:P除与土壤C:N呈显著正相关外与其余土壤指标均显著负相关($P<0.05$)。此外,土层深度同时影响叶片和土壤生态化学计量指标,但放牧强度只影响土壤相关指标。

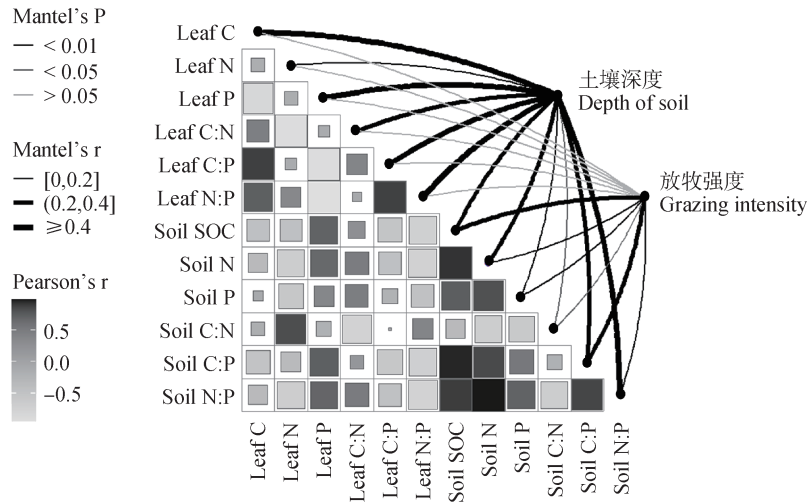


图4 群落水平叶片和土壤碳、氮、磷含量及其化学计量与环境因子的关系

Fig. 4 Relationships between leaf and soil carbon, nitrogen, and phosphorus contents, their stoichiometry, and environmental factors

3 讨论

3.1 放牧对植物叶片C,N,P含量及其化学计量特征的影响

马鹿放牧显著改变长期封育草地的物种组成,轻、中度放牧有利于物种多样性的维持(表1)。前人研究也表明,这种物种组成的变化是驱动化学计量特征改变的重要原因。He等^[20]研究发现,随放牧强度的增加禾草比例下降而杂类草增加,从而改变了群落整体N,P吸收策略;Yu等^[21]指出,牲畜选择性采食会改变优势物种的功能性状,进而影响叶片N:P。本研究中,长期封育草地(未放牧区)以白莲蒿、甘青针茅等为主,其较高的C:N可能源于这类植物的资源保守策略;而在轻、中度放牧区披碱草、长芒草等成为优势种,其快速生长特性提高了叶片N,P含量。这种由群落组成变化导致的化学计量响应,可能是放牧影响下植物-土壤系统元素平衡调整的核心路径。

在本研究中,随放牧强度的增加,叶片C含量呈显著下降趋势,这与刘玉珍等的研究结果一致^[22]。这主要源于高强度放牧抑制植被生长,降低光合固碳效率。叶片N,P含量则呈单峰变化,中度放牧处理下最高,未放牧最低,表明适度放牧可能通过缓解植物竞争、促进土壤养分循环而利于植物吸收利

用N,P资源,同时符合中度干扰理论:适度的采食行为解除了某些优势种对资源的垄断,削弱了种间竞争,同时刺激了植物的补偿性生长;而重度放牧则因破坏植被与土壤结构,抑制植物生长并导致养分流失^[23],这种变化格局与上述群落演替的背景密不可分。

放牧会显著改变草地生态系统中植物叶片和土壤的C:N:P化学计量学特征,进而影响土壤元素的循环和储存^[20]。随着放牧强度增加,植物叶片C:N呈先降后升趋势,中度放牧时最低。这主要因为轻、中度放牧下植物优先分配氮素进行补偿生长^[24-25],而重度放牧则因氮吸收受限和碳基防御增强导致C:N回升^[26]。本研究中中度放牧增加了叶片的C:P这可能是由于牲畜的粪便排入草地加速了养分循环或养分可用性增加所致^[9],Cao等^[27]也通过研究发现放牧刺激植物通过增加生物量补偿损失导致C:P增加。放牧强度增加导致叶片C:P降低可能是因为土壤磷的含量上升,植物对磷的利用效率也随之提高,导致叶片磷含量增加,进而使C:P下降。氮和磷是陆地生态系统的关键限制因子,其化学计量比是衡量植物生长所受养分限制类型的重要指标^[28]。叶片N:P<14表明植物生长主要受氮限制,叶片14<N:P<16表明植物生长受氮-磷共同限制,叶片N:P>16则表明植物生长主

要受磷限制^[29]。本研究中未放牧时叶片 $N:P > 16$, 轻度、中度放牧时叶片 $14 < N:P < 16$, 重度放牧时叶片 $N:P < 14$, 这表明未放牧时植物生长主要受磷限制, 轻度、中度放牧时植物生长受氮-磷共同限制, 而重度放牧时植物生长则受氮限制。本研究中, 未放牧区叶片 $N:P > 16$, 植物生长主要受磷限制, 这可能是因为未受放牧干扰的草地中, 氮循环相对较快而土壤中磷的有效性较低, 因此磷通常成为首要限制因子^[22]。轻度和中度放牧区放牧活动可能通过粪便输入和践踏促进养分循环, 磷限制得到缓解, 但氮需求上升, 此时叶片 $14 < N:P < 16$, 植物生长受氮、磷共同限制。而重度放牧区叶片 $N:P < 14$, 这是由于放牧活动进一步加剧, 造成氮的过度消耗和流失, 系统氮平衡被打破, 最终导致植物生长受氮限制的退化状态^[30], 此时植物生长转为受氮限制。这一连续的转变过程: P 限制 $\rightarrow$ N-P 共同限制 $\rightarrow$ N 限制清晰地揭示了放牧如何逐步改变生态系统的养分平衡。长期封育草地因生物量积累和凋落物回收导致 P 相对匮乏, 而适度放牧通过马鹿介导的养分循环缓解了 P 限制, 使系统转为 N, P 共同敏感; 在高强度放牧下, 植物和土壤氮的过度消耗与损失最终超越了系统恢复阈值, 导致氮成为首要限制因子。这为诊断草地退化过程提供了关键的化学计量学视角。

3.2 放牧对土壤 SOC, N, P 含量及其生态化学计量特征的影响

土壤中的 SOC, N, P 是土壤肥力的重要成分, 对植物生长和土壤健康有重要作用, 放牧活动会对土壤中 SOC, N, P 的含量产生不同程度的影响。McSherry 等^[31]的研究表明, 适度放牧可以增加土壤碳储量, 而过度放牧则可能导致土壤碳和 N 的流失。本研究与其研究结果相似, 本研究中放牧增加土壤中 SOC, P 含量, 且中度放牧最有利于土壤 SOC 和 P 的累积。这可能是因为适度采食促进植物生长与根系分泌物排放增加碳源; 同时, 牲畜粪便可能提供了额外养分 P。土壤 C:N, C:P, N:P 是反映土壤养分平衡、循环效率及生态系统功能的关键指标。本研究中, 中度放牧提高了土壤 C:N 和 C:P, 这与前人研究观测到的放牧增加相关比值趋势相符^[32], 原因可能为地上生物量减少而根系碳输入相对稳定, 且放牧加速植物对 N, P 的吸收^[33], 这一现象可能揭示了放牧系统中“碳滞留”与“养分耗

竭”的不同步性。从机理上看, 植物为应对采食会将更多碳分配给根系, 其分泌物和细根周转成为土壤 SOC 的重要来源; 与此同时, 植物对 N, P 吸收的增强以及放牧对土壤矿化作用的促进, 共同导致了土壤中有效氮、P 的消耗, 从而使 C:N 和 C:P 比值升高。值得注意的是, 放牧导致土壤 N:P 下降, 指示土壤磷有效性相对升高而氮限制加剧^[34], 这可能源于牲畜对固氮豆科植物的选择性采食削弱了氮输入, 加之放牧加速有机质矿化增加氮损失风险, 而磷在土壤中相对稳定^[35]。

3.3 马鹿放牧的独特生态效应与机制

本研究的核心发现之一在于揭示了马鹿放牧与牛羊等传统家畜放牧在影响植物-土壤系统化学计量特征方面存在本质差异。与牛羊等家畜的研究结论相比, 马鹿放牧展现出独特的化学计量响应模式。多项针对牛羊放牧的研究表明, 重度放牧通常会导致土壤有机碳(SOC)和全氮(TN)的显著下降^[36-38]。然而, 在本研究中, 即使是重度放牧(HG)下, 土壤 SOC 和 TN 也显著高于未放牧区(NG)(图 3), 这表明马鹿放牧对维持草地土壤碳氮库表现出相对积极且独特的生态效应。这种差异很可能源于马鹿独特的采食行为与养分归还模式。侯扶江等研究指出, 甘肃马鹿在冬季放牧时, 其采食行为与植物再生性之间存在复杂的补偿关系^[39]。

本研究中观察到的土壤养分变化, 特别是中度放牧下土壤磷含量的提升, 可能与马鹿放牧驱动的营养加速循环有关。尽管本研究未量化粪便输入, 但已有研究证实, 马鹿的排泄物是生态系统重要的养分归还途径。胡贺娇^[40]在对西藏马鹿的营养生态学研究, 通过粪便营养成分分析指出, 马鹿粪便中氮、磷等元素含量与食物质量密切相关^[40], 其排泄行为能有效提升土壤中速效养分的有效性。因此, 放牧强度增加所带来的外源养分输入, 是驱动土壤磷库变化和植物磷吸收增加的潜在机制之一。相较于牛羊等家畜, 马鹿这种“选择性采食-大范围移动-高质量养分归还”的独特模式, 创造了一种更为异构化的微环境。这不仅避免了关键植物功能群的局部灭绝, 维持了系统生产力, 其散布的高质量粪便也如同“缓释肥”, 在不同地点为土壤微生物提供了基质, 从而驱动了更高效、更持续的营养循环过程, 这可能是马鹿放牧系统能维持更高土壤碳氮库的关键内在原因。

3.4 放牧对叶片和土壤 C,N,P 含量及其化学计量相关性的影响

植物叶片与土壤通过养分循环构成一个相互联系的有机整体,叶片吸收土壤中的养分以维持生长与代谢,同时又通过凋落物的形式将养分归还土壤,这一耦合过程实现了碳、氮、磷元素的动态平衡^[41-42]。本研究草地植物群落叶片和土壤 C,N,P 含量及其化学计量比与环境因子之间具有密切的相关关系,叶片 C 与土壤 SOC,N 显著负相关,这可能源于放牧引发的植物补偿性生长及凋落物输入动态改变的共同作用,叶片 N 与土壤 SOC,N,P 显著负相关,这与巴格登等^[43]的研究结果一致,其内在原因可能是家畜啃食在刺激叶片 N 浓度升高的同时,也通过减少凋落物归还与加速氮磷输出,打破了传统的“土壤富集-植物吸收”正反馈循环,最终导致叶片 N 与土壤 SOC,N,P 负相关。叶片 P 与土壤 SOC 显著正相关,这主要是因为植物通过凋落物分解形成土壤有机质,有机质分解矿化为植物提供代谢活动必需的营养元素,在这一循环过程中,叶片中的氮、磷含量通常保持相对稳定^[44]。本研究中,叶片 P 与土壤 N,P 呈显著正相关,这与陈婵等^[45]的研究结果一致,这是因为土壤中 N,P 含量的增加会促进植物对 P 的吸收^[46],这暗示了马鹿放牧可能通过其排泄物(粪便)输入,构建了一个高效的“土壤-植物”磷素快速循环通道。张诚伟等人研究发现,叶片 N 和 N:P 均与土壤 C:N 呈显著正相关,与本研究结果一致,这表明土壤氮素有效性可能通过促进植物叶片对氮的吸收来促进叶片的氮累积并调整叶片 N:P。叶片 C,C:P,N:P 与土壤 N:P 呈显著负相关,而叶片 P 则与土壤 N:P 呈显著正相关,土壤中 P 的缺乏可能会促进植物对 P 的吸收,从而影响叶片化学计量的调整^[47],这说明土壤 N:P 是驱动植物 P 分配的关键因素^[13,48]。

本研究中土壤深度与叶片和土壤 C,N,P 含量及其化学计量均存在显著的相关性,这主要是由于土壤深度显著影响土壤中养分的空间分布和可用性^[13],随着土壤深度的增加,有机质输入逐渐减少,这种变化直接影响了植物对养分的吸收,从而间接影响了叶片中的养分含量和化学计量比^[49]。放牧强度对土壤 C,N,P 含量及其化学计量存在显著相关性,而对叶片 C,N,P 含量及其化学计量无相关性,主要是因为放牧直接干扰了土壤的物理结构以及养分的输入-输出平衡^[21,50],而植物叶片的养分和

化学计量特征并非直接由土壤养分含量决定,而更多受植物自身遗传特性调控,这导致了放牧强度对土壤和叶片元素影响的不同步性^[51-52]。这表明,长期封育草地应对放牧干扰时,植物群落通过组成变化(如耐牧物种增加)来维持功能稳态,是其重要的内在适应机制。不同放牧强度下优势物种的明显更替(表 1)进一步表明,群落组成变化很可能是驱动化学计量特征变异的重要机制。未来研究可进一步细化群落的功能组成变化,以更精确解析群落结构对植物-土壤元素平衡的调控路径。

4 结论

本研究通过分析不同马鹿放牧强度下植物-土壤系统的生态化学计量特征,得出以下主要结论:(1)放牧强度显著改变了植物群落与土壤的碳、氮、磷平衡。中度放牧(4个羊单位)是维持该系统健康的关键阈值,最有利于植物叶片氮、磷养分的积累与土壤养分的储存。(2)植物生长的养分限制类型随放牧强度发生转变:未放牧时受磷限制,轻度和中度放牧时受氮磷共同限制,而重度放牧则转为氮限制。这一发现为诊断草地健康状况提供了关键的化学计量学指标。(3)植物叶片与土壤的化学计量特征之间存在紧密的相关性,且土层深度同时影响植物叶片和土壤化学计量,而放牧强度则主要直接作用于土壤指标。此外,本研究发现,即使在重度放牧下,土壤有机碳和全氮含量仍能保持相对较高水平,这一现象与许多关于传统放牧家畜的研究结论不同,揭示了马鹿作为大型野生草食动物可能具有独特的生态效应,其选择性的采食行为与养分归还模式是导致差异的重要原因。综上,本研究建议在云雾山长期封育草地的后续管理中,将中度放牧作为核心策略,以避免过度放牧导致的氮限制,同时充分发挥马鹿放牧在促进养分循环和维持土壤碳库方面的潜在积极作用。未来的研究应结合植物群落功能组成动态监测与动物排泄物养分的直接测定,以更精确地揭示马鹿放牧影响生态过程的具体路径。

参考文献

- [1] 郝天象,杨萌,于贵瑞. 统筹草地生态系统五库功能构建国家生态安全屏障[J]. 中国科学基金, 2023(4):603-612
HAO T X, YANG M, YU G R. Coordinating the functions of five reservoirs of grassland ecosystem and constructing national

- ecological security barrier [J]. Science Foundation in China, 2023(4):603-612
- [2] HASSAN N, WANG Z W. Paralleled grazing and mowing differentially affected plant community diversity and productivity in a semi-arid grassland [J]. Ecological Processes, 2024, 13(1):62
- [3] 孙崇之, 唐士明, 王珍, 等. 温带草原围封对植物群落的影响[J]. 草地学报, 2023(5):1481-1489
SUN C Z, TANG S M, WANG Z, et al. Effect of enclosure of temperate grassland on plant community [J]. Acta Agrestia Sinica, 2023(5):1481-1489
- [4] CUEVAS J G, LE QUESNE C. Low vegetation recovery after short-term cattle exclusion on Robinson Crusoe Island [J]. Plant Ecology, 2006, 183(1):105-124
- [5] 黄梅. 三江源区“黑土滩”人工草地长期围栏封育对植被、土壤和恢复力的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2021:1-3
HUANG M. Effects of long-term fencing on vegetation, soil, and resilience of artificial grassland in the “black soil land” of the three-river headwater region [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2021:1-3
- [6] HOBBS R J, HIGGS E, HARRIS J A. Novel ecosystems: implications for conservation and restoration [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2009, 24(11):599-605
- [7] 任强, 艾鹭, 胡健, 等. 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[J]. 生态学报, 2021, 41(17):6862-6870
REN Q, AI Y, HU J, et al. Effects of different yak grazing intensities on soil and plant biomass in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(17):6862-6870
- [8] 刘珮, 马慧, 智颖斌, 等. 9种典型荒漠植物生态化学计量学特征分析[J]. 干旱区研究, 2018, 35(1):207-216
LIU P, MA H, ZHI Y B, et al. Ecological stoichiometric differences of nine typical eremophyte species [J]. Arid Zone Research, 2018, 35(1):207-216
- [9] YONGFEI BAI J W. Grazing alters ecosystem functioning and C: N: P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient [J]. Journal of Applied Ecology, 2012, 49(6):1204-1215
- [10] VEEN G F, DE VRIES S, BAKKER E S, et al. Grazing-induced changes in plant-soil feedback alter plant biomass allocation [J]. Oikos, 2014, 123(7):800-806
- [11] CHEN H, ZHU Q A, PENG C H, et al. The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Global Change Biology, 2013, 19(10):2940-2955
- [12] 周彩虹. 放牧强度对高寒草甸植物叶片C, N, P化学计量特征及养分重吸收的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2023:2-4
ZHOU C H. Effects of grazing intensity on leaf C, N, and P stoichiometric characteristics and nutrient resorption of alpine meadow plants [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2023:2-4
- [13] GÜSEWELL S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance [J]. The New Phytologist, 2004, 164(2):243-266
- [14] 宋美娟. 放牧甘肃马鹿与牦牛藏羊对东祁连山杯腺柳灌丛植被和土壤的影响[D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2021:2-5
SONG M J. Effects of grazing Gansu red deer, yak, and Tibetan sheep on *Salix cupularis* shrub vegetation and soil in the eastern Qilian Mountains [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University, 2021:2-5
- [15] 刘建. 半干旱黄土区草地植物多样性和生产力对封育和管理措施的响应[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2020:13-14
LIU J. Response of plant diversity and productivity to fencing and management practices in the grasslands of the semi-arid Loess Region [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2020:13-14
- [16] 李梦瑶. 云雾山草地封育年限对土壤入渗能力影响评价[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2022:2-8
LI M Y. Evaluation of the effects of fencing duration on soil infiltration capacity in the grasslands of Yunwu Mountain [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2022:2-8
- [17] 拓行行. 马鹿放牧干扰下黄土高原典型草原生态系统多功能性评估[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2024:10-11
TUO H H. Assessment of ecosystem multifunctionality in typical grasslands of the Loess Plateau under the disturbance of red deer grazing [D]. Yangling: Northwest A & F University, 2024:10-11
- [18] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 等. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范[J]. 生物多样性, 2009, 17(6):533-548
FANG J Y, WANG X P, SHEN Z H, et al. Methods and protocols for plant community inventory [J]. Biodiversity Science, 2009, 17(6):533-548
- [19] ERIC GARNIER J C. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession [J]. Ecology, 2004, 85(9):2630-2637
- [20] HE M, ZHOU G Y, YUAN T F, et al. Grazing intensity significantly changes the C: N: P stoichiometry in grassland ecosystems [J]. Global Ecology and Biogeography, 2020, 29(2):355-369
- [21] YU R P, ZHANG W P, FORNARA D A, et al. Contrasting responses of nitrogen: phosphorus stoichiometry in plants and soils under grazing: A global meta-analysis [J]. Journal of Applied Ecology, 2021, 58(5):964-975
- [22] 刘玉祯, 刘文亭, 杨晓霞, 等. 放牧对全球草地生态系统碳氮磷化学计量特征影响的Meta分析[J]. 应用生态学报, 2022, 33(5):1251-1259
LIU Y Z. Impacts of grazing on carbon, nitrogen, and phosphorus stoichiometric characteristics in global grassland ecosystems: A meta-analysis [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(5):1251-1259
- [23] D G MILCHUNAS W K L. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments [J]. Ecological Monographs, 1993, 63(4):327-366
- [24] 董晓玉, 傅华, 李旭东, 等. 放牧与围封对黄土高原典型草原

- 植物生物量及其碳氮磷贮量的影响[J]. 草业学报, 2010(2): 175-182
- DONG X Y, FU H, LI X D, et al. Effects of grazing and enclosure on plant biomass and carbon, nitrogen and phosphorus storage in typical grassland of Loess Plateau [J]. Acta Prataculturae Sinica, 2010(2): 175-182
- [25] 张璞进, 黄建辉, 木兰, 等. 氨水添加对放牧背景下荒漠草原生产力的影响[J]. 生态学报, 2022, 42(13): 5458-5470
- ZHANG P J, HUANG J H, MU L, et al. Effect of nitrogen and water addition on productivity of desert grassland under grazing background [J]. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(13): 5458-5470
- [26] WANG L, XU H K, ZHANG H, et al. Grazing and mowing affect the carbon-to-nitrogen ratio of plants by changing the soil available nitrogen content and soil moisture on the meadow steppe, China [J]. Plants, 2022, 11(3): 286-286
- [27] CAO J, YAN R R, CHEN X Y, et al. Grazing affects the ecological stoichiometry of the plant - soil - microbe system on the Hulunber steppe, China [J]. Sustainability, 2019, 11(19): 5226-5226
- [28] DU E Z, TERRER C, PELLEGRINI A F A, et al. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation [J]. Nature Geoscience, 2020, 13(3): 221-226
- [29] 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
- [30] 王姬琳, 朱文琰, 侯将将, 等. 放牧对贵南县4种退化指示植物叶片性状的影响[J]. 草业科学, 2020, 37(3): 423-431
- WANG Y L, ZHU W Y, HOU J J, et al. Effects of grazing on leaf traits of four degradation indicator plants in Guinan County [J]. Pratacultural Science, 2020, 37(3): 423-431
- [31] MCSHERRY M E, RITCHIE M E. Effects of grazing on grassland soil carbon: a global review [J]. Global Change Biology, 2013, 19(5): 1347-1357
- [32] 汪正蛟, 陈敏, 王怀海, 等. 放牧强度对红砂 (*Reaumuria soongorica*) 灌丛土壤碳氮磷化学计量比及繁殖性状的影响 [J]. 中国沙漠, 2025(2): 119-128
- WANG Z J, CHEN M, WANG H H, et al. Effects of grazing intensity on the stoichiometric ratio of carbon, nitrogen and phosphorus in the soil of *Reaumuria soongorica* shrub and its reproductive characteristics [J]. Journal of Desert Research, 2025(2): 119-128
- [33] 李世卿. 青藏高原东北边缘地区高寒草甸土壤养分特征对放牧利用的响应 [D]. 兰州: 兰州大学, 2014: 18-26
- LI S Q. Response of soil nutrient characteristics to grazing utilization in alpine meadows of the northeastern margin of the Qinghai-Tibetan Plateau [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2014: 18-26
- [34] 方昕, 郭雪莲, 郑荣波, 等. 不同放牧干扰对滇西北高原泥炭沼泽土壤生态化学计量特征的影响 [J]. 水土保持研究, 2020, 27(2): 9-14
- FANG X, GUO X L, ZHENG R B, et al. [J]. Research of Soil and Water Conservation, 2020, 27(2): 9-14
- [35] 贾婷婷, 袁晓霞, 赵洪, 等. 放牧对高寒草甸优势植物和土壤氮磷含量的影响 [J]. 中国草地学报, 2013(6): 80-85
- JIA T T, YUAN X X, ZHAO H, et al. Effects of grazing on dominant plants and soil nitrogen and phosphorus contents in alpine meadow [J]. Chinese Journal of Grassland, 2013(6): 80-85
- [36] 李航宇. 不同放牧方式对典型草原土壤有机碳组分及其稳定性的影响 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2022: 31-35
- LI H Y. Effects of different grazing regimes on soil organic carbon fractions and their stability in typical grasslands [D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2022: 31-35
- [37] 萨仁高娃, 曹芙, 敖特根, 等. 短期放牧强度对典型草原土壤理化性质的影响 [J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2014, 35(5): 75-79
- SA R, CAO F, AO T G, et al. The effects of short term grazing intensities on soil physical and chemical properties in the inner monglia typical steppe [J]. Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition), 2014, 35(5): 75-79
- [38] 张子胥, 于倚龙, 李永强, 等. 放牧强度对内蒙古荒漠草原土壤有机碳及其空间异质性的影响 [J]. 生态学报, 2021(15): 6257-6266
- ZHANG Z X, YU Y L, LI Y Q, et al. Effects of grazing intensity on soil organic carbon and its spatial heterogeneity in desert steppe of Inner Mongolia [J]. Acta Ecologica Sinica, 2021(15): 6257-6266
- [39] 马周文, 王宏, 于应文, 等. 甘肃马鹿冬季牧场牧草再生性对刈割的短期响应 [J]. 草业科学, 2018(1): 157-164
- MA Z W, WANG H, YU Y W, et al. Short-term response of forage regeneration to mowing in winter pasture of Gansu red deer [J]. Pratacultural Science, 2018(1): 157-164
- [40] 胡贺娇. 西藏马鹿 (*Cervus wallichii*) 分子生态学与营养生态学研究 [D]. 哈尔滨: 东北林业大学, 2016: 45-57
- HU H J. Studies on the molecular ecology and nutritional ecology of Tibet red deer (*Cervus wallichii*) [D]. Harbin: Northeast Forestry University, 2016: 45-57
- [41] 李鹏, 零天旺, 杨章旗, 等. 不同林龄马尾松人工林叶片-土壤碳氮磷生态化学计量特征研究 [J]. 西南林业大学学报(自然科学), 2023(1): 88-98
- LI P, LING T W, YANG Z Q, et al. Eco-stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in leaves-soil of *Pinus massoniana* plantations with different forest ages [J]. Journal of Southwest Forestry University (Natural Sciences), 2023(1): 88-98
- [42] 聂明鹤, 沈艳, 陆颖, 等. 宁夏盐池县荒漠草原区不同群落优势植物叶片-土壤生态化学计量特征 [J]. 草地学报, 2021(1): 131-140
- NIE M H, SHEN Y, LU Y, et al. Eco-stoichiometric characteristics of leaf-soil of dominant plants in different communities in desert grassland area of Yanchi County, Ningxia [J]. Acta Agrestia Sinica, 2021(1): 131-140
- [43] 巴格登. 喀纳斯天然林乔灌木叶片-土壤生态化学计量特征研究 [D]. 乌鲁木齐: 新疆大学, 2023: 32-36

- BA G D. Ecological stoichiometric characteristics of leaf-soil in tree, shrub, and herb layers of natural forests in Kanas [D]. Urumqi: Xinjiang University, 2023: 32-36
- [44] 巴格登, 王文栋, 许仲林, 等. 喀纳斯天然林乔灌草叶片及土壤碳氮磷化学计量特征[J]. 生态学报, 2023(21): 8749-8758
- BA G D, WANG W D, XU Z L, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in leaves and soil of *Arbor*, shrub and grass in Kanas natural forest [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023(21): 8749-8758
- [45] 陈婵, 张仕吉, 李雷达, 等. 中亚热带植被恢复阶段植物叶片、凋落物、土壤碳氮磷化学计量特征[J]. 植物生态学报, 2019(8): 658-671
- CHEN C, ZHANG S J, LI L D, et al. Stoichiometric characteristics of carbon, nitrogen and phosphorus in plant leaves, litter and soil during vegetation restoration in the middle subtropical zone [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019(8): 658-671
- [46] NACRY P, BOUGUYON E, GOJON A. Nitrogen acquisition by roots: physiological and developmental mechanisms ensuring plant adaptation to a fluctuating resource [J]. *Plant and Soil*, 2013, 370(1): 1-29
- [47] 张城伟, 王兴, 安可, 等. 黄土丘陵区退耕植被叶片-土壤生态化学计量特征与植物内稳态差异[J]. 林业科学, 2025(6): 61-74
- ZHANG C W, WANG X, AN K, et al. Ecological stoichiometric characteristics of leaf-soil and differences in plant homeostasis of restored vegetation in the Loess Hilly Region [J]. *Scientia Silvae Sinicae*, 2025(6): 61-74
- [48] ELSER J J, FAGAN W F, KERKHOFF A J, et al. Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change [J]. *New Phytologist*, 2010, 186(3): 593-608
- [49] WANG Z F, ZHENG F L. Ecological stoichiometry of plant leaves, litter and soils in a secondary forest on China's Loess Plateau [J]. *PeerJ*, 2020, 8: e10084
- [50] 刘佳慧, 张韬. 放牧扰动对锡林郭勒典型草原植被特征及土壤养分的影响[J]. 生态环境学报, 2017, 26(12): 2016-2023
- LIU J H, ZHANG T. Response of plant characteristics and soil nutrients on grazing disturbance in typical grassland in Xilinguole [J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2017, 26(12): 2016-2023
- [51] 安钰, 安慧, 李生兵. 放牧对荒漠草原土壤和优势植物生态化学计量特征的影响[J]. 草业学报, 2018(12): 94-102
- AN Y, AN H, LI S B. Effects of grazing on ecological stoichiometric characteristics of soil and dominant plants in a desert steppe [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2018(12): 94-102
- [52] 白柳, 崔媛媛, 刘倬彤, 等. 放牧对荒漠草原优势植物叶片养分含量和化学计量特征的影响[J]. 畜牧与饲料科学, 2021(6): 56-62
- BAI L, CUI Y Y, LIU Z T, et al. Effects of grazing on leaf nutrient content and stoichiometric characteristics of dominant plants in a desert steppe [J]. *Animal Husbandry and Feed Science*, 2021(6): 56-62

(责任编辑 刘婷婷)