

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.05.023

引用格式:刘仰乔,张灿浩,杜丽娟,等.放牧强度对荒漠草原枯落物-土壤生态化学计量学的影响[J].草地学报,2026,34(5):1817—1826

LIU Yang-qiao, ZHANG Can-hao, DU Li-juan, et al. Effects of Grazing Intensity on Ecological Stoichiometry in the Litter-Soil System of a Desert Steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(5):1817—1826

放牧强度对荒漠草原枯落物-土壤生态化学计量学的影响

刘仰乔¹, 张灿浩¹, 杜丽娟¹, 殷欣茹¹, 阿拉坦其其格¹, 康萨如拉^{1,2*}

(1. 内蒙古农业大学草业学院, 内蒙古 呼和浩特 010020; 2. 内蒙古农业大学植物学国家级实验教学示范中心, 内蒙古 呼和浩特 010020)

摘要:本研究以内蒙古中西部短花针茅(*Stipa breviflora*)荒漠草原为研究对象,基于长期(2004年至今)定位放牧控制试验平台,设置不放牧(Control check, CK)、轻度放牧(Lightly grazing, LG)、中度放牧(Moderately grazing, MG)、重度放牧(Heavy grazing, HG)4种放牧强度梯度,采集枯落物及0~30 cm土壤样品,系统分析其碳(Carbon, C)、氮(Nitrogen, N)、磷(Phosphorus, P)含量与计量比特征。结果表明,随放牧强度增大,枯落物现存量及其C、N、P含量显著降低,反映出枯落物数量减少与质量劣化。土壤C、N、P含量随放牧强度增大无显著变化。中度和重度放牧强度下,土壤养分的耦合关系减弱,表明过度放牧造成了系统“解耦”。本研究表明,枯落物不仅是放牧影响的直接对象,更是系统养分循环与反馈调控的关键环节,长期高强度放牧会弱化其调控功能并加剧养分限制。研究结果对深入理解荒漠草原生态系统养分循环机制及指导生态恢复管理实践具有重要意义。

关键词:荒漠草原;放牧强度;植物-枯落物-土壤系统;生态化学计量学

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)05-1817-10

Effects of Grazing Intensity on Ecological Stoichiometry in the Litter-Soil System of a Desert Steppe

LIU Yang-qiao¹, ZHANG Can-hao¹, DU Li-juan¹, YIN Xin-ru¹, ALTANQIQIGE¹, KANG Saruul^{1,2*}

(1. College of Grassland Science, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010020, China; 2. Key Laboratory of Grassland Resources, National Experimental Teaching Demonstration Center for Botany, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot, Inner Mongolia 010020, China)

Abstract: This study was conducted in a *Stipa breviflora* desert steppe in central-western Inner Mongolia. Based on a long-term (since 2004) fixed-site grazing control experiment platform, four gradients of grazing intensities were set up: ungrazed (Control check, CK), lightly grazing (LG), moderately grazing (MG), and heavy grazing (HG). Litter and soil samples (0-30 cm depth) were collected to systematically analyze the contents and stoichiometric ratio characteristics of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P). The results showed that with increasing grazing intensity, the litter standing crop and its C, N, and P contents decreased significantly, reflecting a reduction in both the quantity and quality of litter. In contrast, the contents of C, N, and P in the soil did not change significantly as grazing intensity increased. However, under moderately and heavy grazing intensities, the coupling relationships among soil nutrients weakened, which indicated that over-grazing led to the “decoupling” of the plant-litter-soil system. This study demonstrates that litter is not only a direct target of grazing impacts but also a key link in the system’s nutrient cycling and feedback regulation.

收稿日期:2025-08-06;修回日期:2025-09-24

基金项目:内蒙古自治区自然科学基金项目(2025MS03031)资助

作者简介:刘仰乔(2000-),男,汉族,吉林吉林人,硕士研究生,主要从事植物生态学研究, E-mail:17644259556@163.com; *通信作者 Author for correspondence, E-mail: srllkang@imau.edu.cn

Long-term high-intensity grazing may weaken this regulatory role and exacerbate nutrient limitations. These findings provide important scientific insights for the in-depth understanding of nutrient cycling mechanisms in desert steppe ecosystems and the guidance of ecological restoration and management practices.

Key words: Desert steppe; Grazing intensity; Plant-litter-soil system; Ecological stoichiometry

在干旱和半干旱区草地,碳(Carbon, C)、氮(Nitrogen, N)和磷(Phosphorus, P)是植物生长和生态系统功能的关键元素,其化学计量比(C:N, C:P, N:P)能够反映生态系统的能量流动和物质循环情况^[1-3]。近年来,生态化学计量学(Ecological stoichiometry)被广泛应用于阐述生态系统养分循环与平衡,成为揭示养分循环与植物-土壤耦合程度的重要理论。

在草地生态系统中,地表枯落物作为植物与土壤之间养分转移的关键环节,承担着养分返还和能量传递的重要功能^[4]。其现存量和养分含量直接影响土壤C, N, P的输入和植物-土壤-微生物的代谢过程。研究表明,枯落物可将地上生物量的20%~50%返还到土壤中,并通过调节微生物碳利用效率、土壤酶活性等途径改变养分循环效率^[5-8]。然而,在频繁的人为干扰下,植物-枯落物-土壤系统的功能耦合正在被打破。

在荒漠草原生态系统中,放牧是最为普遍的人为干扰形式。放牧家畜可通过采食直接减少枯落物现存量,其践踏行为和粪尿等排泄物也会加速枯落物的破碎分解并改变土壤的物理和化学性质,从而深刻影响生态系统的物质循环与功能稳定^[9-10]。尽管已有大量研究阐述了放牧干扰对荒漠草原地上生物量与土壤系统的影响,但在放牧背景下“枯落物-土壤”系统C, N, P生态化学计量特征仍然缺乏系统的研究,尤其缺乏对枯落物调控植物和土壤之间营养反馈机制的系统分析。

本研究以内蒙古典型荒漠草原-短花针茅(*Stipa breviflora*)群落为研究对象,依托长期放牧控制试验平台(2004年-)。设置4种放牧强度梯度(无放牧、轻度放牧、中度放牧、重度放牧),采集地表枯落物与0~30 cm土壤样品,系统分析其C, N, P含量与计量比特征及其相互关系,重点探讨以下科学问题:(1)不同放牧强度下,枯落物与土壤系统的C, N, P含量与比例特征如何变化?(2)枯落物作为生态反馈因子,其数量与质量变化如何影响土壤养分状态?(3)枯落物-土壤系统的耦合状态是否受放牧干扰影响?本文通过回答上述问题,旨在系统阐述在长期放牧干扰下的荒漠草原生态系统养分循环调控机制,为脆弱生态系统合理放牧与生态恢复奠定理论基础。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古自治区乌兰察布市四子王旗农牧业科学院综合试验示范中心(111°53' E, 41°47' N, 海拔1450 m),属中温带大陆性气候。研究区内降水稀少,雨量集中,昼夜温差较大;多年平均气温3.4℃,年平均降水量299.4 mm,无霜期90~120天。试验区主要优势植物种为短花针茅、冷蒿(*Artemisia frigida*)、无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)、银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)等。植被低矮且稀疏,平均高度为8 cm,盖度17%~20%,种类组成贫乏,土壤为淡栗钙土。

该样地将放牧区域划分为3个区组(3次重复)的12个小区(图1)。在每个区组中设置4种不同的放牧强度处理,分别为无放牧(CK)、轻度放牧(LG)、中度放牧(MG)和重度放牧(HG),载畜率分别为0, 0.91, 1.82和2.71羊单位·hm⁻²·半年⁻¹。每个区组内的4种处理小区随机排列,各处理小区面积基本相等,约4.4 hm²。放牧试验自2004年开始至今,期间未进行人工施肥,放牧前样地概况基本一致,试验用羊为当地成年蒙古羯羊,每3年更换一次,放牧时间为每年6月1日至12月1日,每日早6:00至晚18:00。

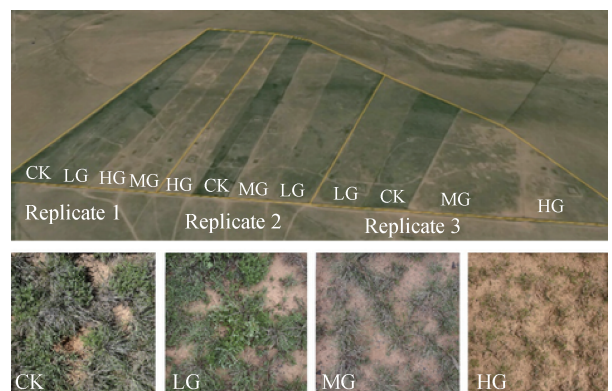


图1 试验小区和区组位置

Fig. 1 Locations of the experiment plot and block

注:CK, 无放牧; LG, 轻度放牧; MG, 中度放牧; HG, 重度放牧。下同

Note: CK, ungrazed; LG, lightly grazing; MG, moderately grazing; HG, heavy grazing. The same as below

1.2 样品采集与测定

2023年8月上旬,分别在每个小区设置1个大样方(50 m×50 m)。具体为,向正北和正东方向各拉一条50 m的样线,并自起点向正北和正东方向每隔10 m设置1个1 m×1 m的样方,每个小区共25个样方,将样方中的枯落物装入信封袋,带回实验室。将取回的枯落物置于65℃的烘箱中烘干至恒重并称取干重。将样品粉碎、研磨后测定枯落物的全碳(Total carbon, TC)、全氮(Total nitrogen, TN)、全磷(Total phosphorus, TP)含量。

采用直径为7 cm的土钻,以5点取样法选取大样方(50 m×50 m)内中心点和4个角处样方,分别采集0~10 cm, 10~20 cm和20~30 cm 3个土层的土壤样品。按取样位置及土层深度分别装入塑封袋并标记,自然风干后带回实验室。将土壤样品中的细根及难磨物挑出后烘干研磨后过100目筛,并测定其TC, TN, TP含量。使用元素分析仪(Elemental rapid CS cube)测定枯落物和土壤的全碳、全氮含量。使用H₂SO₄-H₂O₂消煮-钼锑抗比色法测定枯落物的全磷含量。使用HClO₄-H₂SO₄消解-钼锑抗比色法测定土壤的全磷含量。

1.3 枯落物返还土壤的养分含量

随着放牧强度改变,枯落物量及其养分含量同时变化,随枯落物返还土壤的养分含量变化是上述两者的叠加效应。为了量化分析枯落物返还土壤的各养分含量在不同放牧强度下的增减情况,基于生态学研究中的通用方法“养分总量=生物量×养分浓度”,构建了如下公式计算各养分含量返还土壤的变化量:

$$NR_i = L_i \times LC_i$$

$$\Delta NR_i = NR_i - NR_{ck} = (L_i \times LC_i) - (L_{ck} \times LC_{ck})$$

式中, NR_i 为放牧强度*i*下枯落物养分返还的总量, L_i 为某放牧强度下枯落物现存量, LC_i 为某放牧强度下枯落物的养分含量, ΔNR_i 为某放牧强度下枯落物返还量相对于CK的变化量, NR_{ck} 为CK下枯落物养分返还的总量, L_{ck} 为CK下枯落物干重, LC_{ck} 为CK下枯落物的养分含量,*i*表示轻度、中度和重度放牧。

1.4 数据处理

使用Excel 2019和R 4.4.1对测定数据进行整理和分析。所有统计数据以平均值及标准误差表

示(mean±SE, $n=3$),对不同放牧强度下枯落物现存量、枯落物和土壤的TC, TN, TP含量及C:N, C:P和N:P等生态化学计量比和枯落物返还土壤的养分含量进行单因素方差分析(One-Way ANOVA);采用Duncan多重比较分析处理间的差异,显著性水平为0.05。采用Pearson相关性分析不同放牧强度处理下枯落物和土壤的C, N, P含量与生态化学计量学特征(C:N, C:P和N:P)之间的相关性。所有图表在OriginPro 2022和R 4.4.1中制作。

2 结果与分析

2.1 不同放牧强度下荒漠草原枯落物现存量

对4种不同放牧强度下荒漠草原枯落物现存量的差异显著性分析(图2)发现,随着放牧强度的增高,枯落物现存量逐渐降低。CK, LG处理与MG, HG处理间枯落物现存量存在显著差异, MG与HG处理间也差异显著($P<0.05$);枯落物现存量从无放牧的平均93.13 g·m⁻²下降到重度放牧下的平均10.80 g·m⁻²。轻度放牧、中度放牧和重度放牧分别使枯落物现存量减少了17.57%, 36.93%和77.70%。

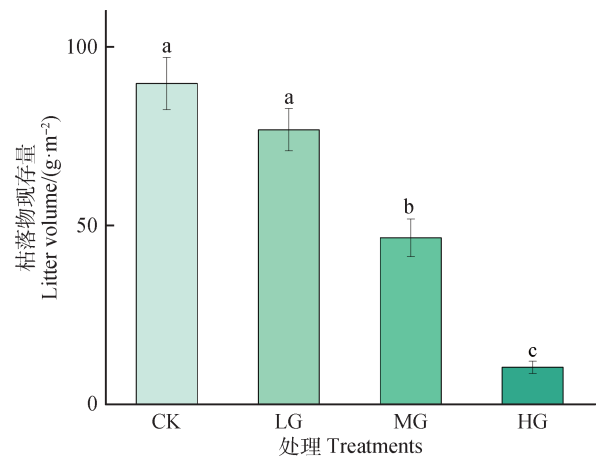


图2 四种放牧强度下的枯落物现存量的差异

Fig. 2 Differences in litter volume under four grazing intensities

注:不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$)。下同

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$). The same as below

2.2 不同放牧强度下荒漠草原枯落物生态化学计量学特征

由图3A可知,随着放牧强度增加,枯落物TC含量逐渐降低,在HG条件下与CK之间呈显著差

异。LG, MG 和 HG 下枯落物 TC 含量的降低幅度分别为 4.04%, 7.47% 和 21.81%。随着放牧强度的增高, 枯落物 TN 含量降低(图 3B)。LG 和 MG 下枯落物 TN 含量未发生显著变化, 但在 HG 下, 枯落物的 TN 含量显著降低。LG, MG 和 HG 下枯落物 TN 含量的降低幅度分别为 2.40%, 8.87% 和 19.26%。随着放牧强度增加, 枯落物 TP 含量呈先升后降的趋势(图 3C), 在 LG 最高, 为 $0.42 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,

并与 HG 之间差异显著。与 CK 相比, LG 下枯落物的 TP 含量增加了 10.32%, LG 和 HG 下枯落物的 TP 含量分别降低了 2.98% 和 3.65%。

由图 3D-F 可知, 枯落物的 C:N 和 N:P 在不同放牧强度之间均无显著差异; 与 CK 相比, LG 和 HG 处理对枯落物的 C:P 无显著影响, 但 HG 使枯落物的 C:P 显著降低。总体上, 随着放牧强度的增大, 枯落物的 C:N, C:P 和 N:P 差异不大。

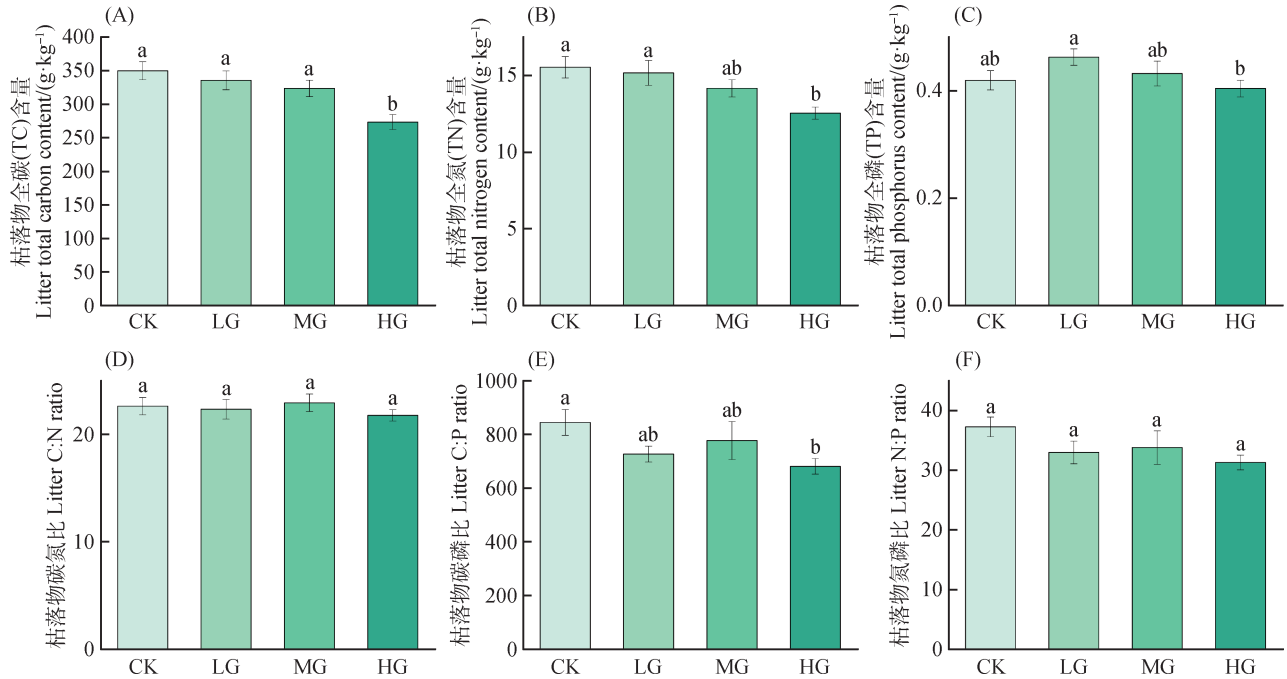


图3 四种放牧强度下枯落物 C, N, P 含量及 C:N:P 计量比的差异

Fig. 3 Differences in carbon (A), nitrogen (B), phosphorus (C) content and C:N:P ratios (D, E, F) of litter under four grazing intensities

2.3 不同放牧强度下随枯落物返还的总 C, N, P 含量变化

根据不同放牧强度下通过枯落物返还土壤的养分变化量可知(表 1), 相比 CK, LG, MG 和 HG 处理下, 随枯落物返还土壤的 TC 含量分别减少了 20.90%, 41.64%, 82.56%; TN 含量分别减少了 19.55%, 42.52%, 81.99%; 而 TP 含量分别减少了 9.06%, 38.81%, 78.51%。

表 1 不同放牧强度下枯落物养分返还量的减少情况(与无放牧对比)

Table 1 Reduction in nutrient return from litter to soil under different grazing intensities (Comparison with ungrazed area)

养分含量 Nutrients content	轻度放牧 Lightly grazing	中度放牧 Moderately grazing	重度放牧 Heavy grazing
全碳 Total carbon	-20.90%	-41.64%	-82.56%
全氮 Total nitrogen	-19.55%	-42.52%	-81.99%
全磷 Total phosphorus	-9.06%	-38.81%	-78.51%

2.4 不同放牧强度下荒漠草原土壤生态化学计量学特征

如图 4A-C 所示, 0~10 cm, 10~20 cm 和 20~30 cm 土层的 TC, TN, TP 含量在不同放牧强度下差异均不显著。结果表明, TC 含量随放牧强度增加的响应总体呈先升后降的趋势; TN 含量在 HG 下有所下降; TP 含量在 0~10 cm 和 10~20 cm 土层呈降低趋势, 而在 20~30 cm 土层呈先升后降的变化趋势。此外, 土壤 C:N 随土层深度的加深逐渐增大, 且在 HG 下, 0~10 cm, 10~20 cm 和 20~30 cm 土层间达到显著差异水平 ($P < 0.05$)。在不同放牧强度下, 土壤 C:P 随着土层深度的增加而增大, 并在 HG 处理下 0~10 cm 和 20~30 cm 土层的差异显著 ($P < 0.05$)。随着放牧强度的增加, 0~10 cm 和 10~20 cm 土层的 C:P 变化呈凹形单峰趋势, 而 20~30 cm 土层的 C:P 则表现为先降后升趋势。相比之下, 不同放牧强度下各土层的 N:P 差异均不显著。

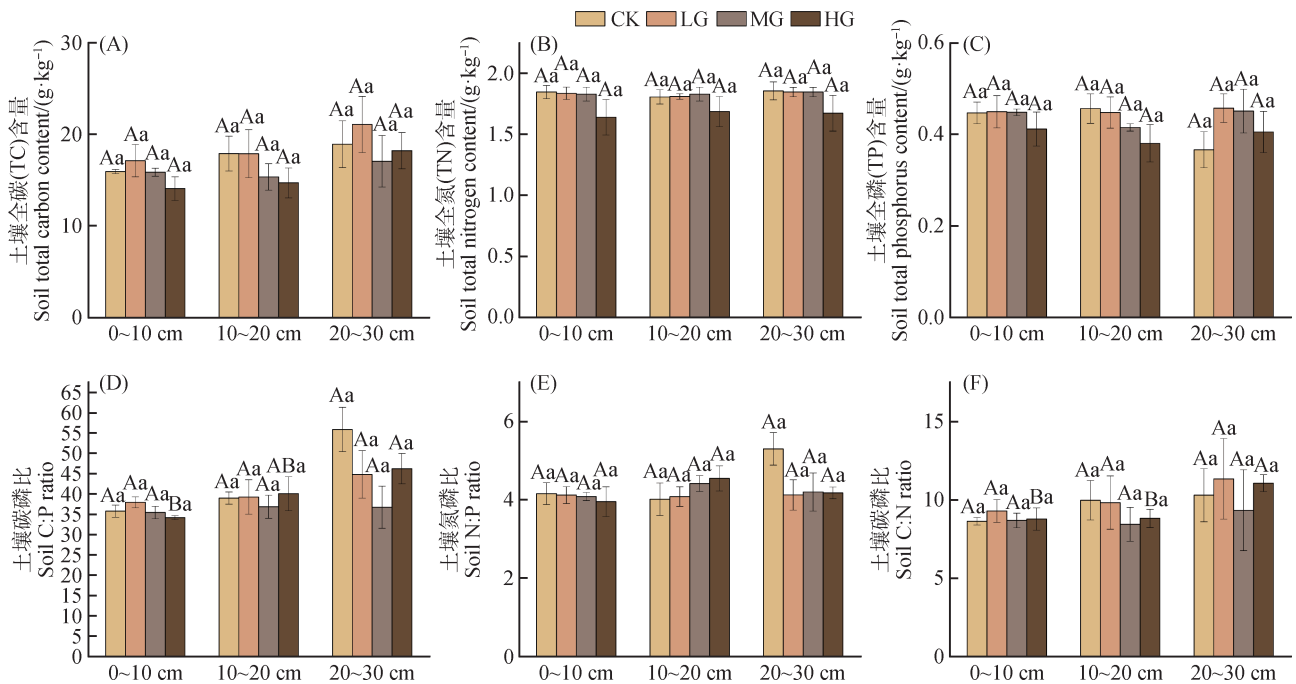


图4 四种放牧强度下的土壤C,N,P含量及C:N:P计量比的差异

Fig. 4 Differences in carbon (A), nitrogen (B), phosphorus (C) content and C:N:P ratios (D, E, F) of soil under four grazing intensities
注:不同大写字母表示同一土层深度不同放牧强度间差异显著($P < 0.05$);不同小写字母表示同一放牧强度下不同土层深度间差异显著($P < 0.05$)

Note: Different uppercase letters indicate significant differences among grazing intensities within the same soil depth ($P < 0.05$); different lower case letters indicate significant differences among soil depths within the same grazing intensity ($P < 0.05$)

2.5 不同放牧强度下荒漠草原枯落物-土壤系统碳氮磷含量及生态化学特征的关系

图5展示了4种放牧强度下枯落物和土壤生态化学计量学特征的关系变化,可见,随着放牧强度的增大,枯落物和土壤C:N:P计量比之间的关系也随之改变。在CK区,枯落物和土壤养分含量与化学计量比之间关系较为复杂,其中枯落物TC与土壤TP呈正相关,与土壤C:P,N:P显著负相关;枯落物TN和土壤TC,C:N之间显著负相关,与土壤TN显著正相关;枯落物TP和土壤TN显著正相关;枯落物C:N和C:P与土壤TP显著正相关,而与土壤N:P显著负相关。在LG区,上述多样化的相关关系不再出现,而是枯落物TN,N:P和土壤3种养分含量和3种计量比之间呈现显著的相关关系。随着放牧强度的进一步增加,即在MG和HG区,枯落物与土壤养分含量及化学计量比之间的相关关系进一步单一化。如在MG区,只有枯落物N:P和土壤TC,TP之间显著正相关;在HG区,只有枯落

物TP和土壤N:P之间显著正相关。其余养分含量和计量比之间不再呈现显著相关关系。

除此之外,图5还展示了放牧强度显著影响土壤内部养分和化学计量比之间的相互关系。如在CK区,土壤TC和TP对土壤化学计量比的影响较显著。其中,TC与C:N,C:P显著正相关,TP与C:P,N:P之间显著负相关,TN和C:N负相关。而在LG区,不仅各养分含量之间存在显著的正相关关系,养分含量和计量比之间也存在显著的相关关系。其中,土壤N:P、枯落物C:N和各指标之间呈负相关,其余均呈正相关,且半数以上为显著或极显著正相关,足以说明在LG区下各指标的相互促进关系;在MG区,土壤各指标之间依然可见显著的相关关系,但是TN和其他指标之间更多呈现出负相关关系;在HG区,土壤3种养分含量之间依然存在显著的正相关性,但是与化学计量比之间的相关性已不显著。

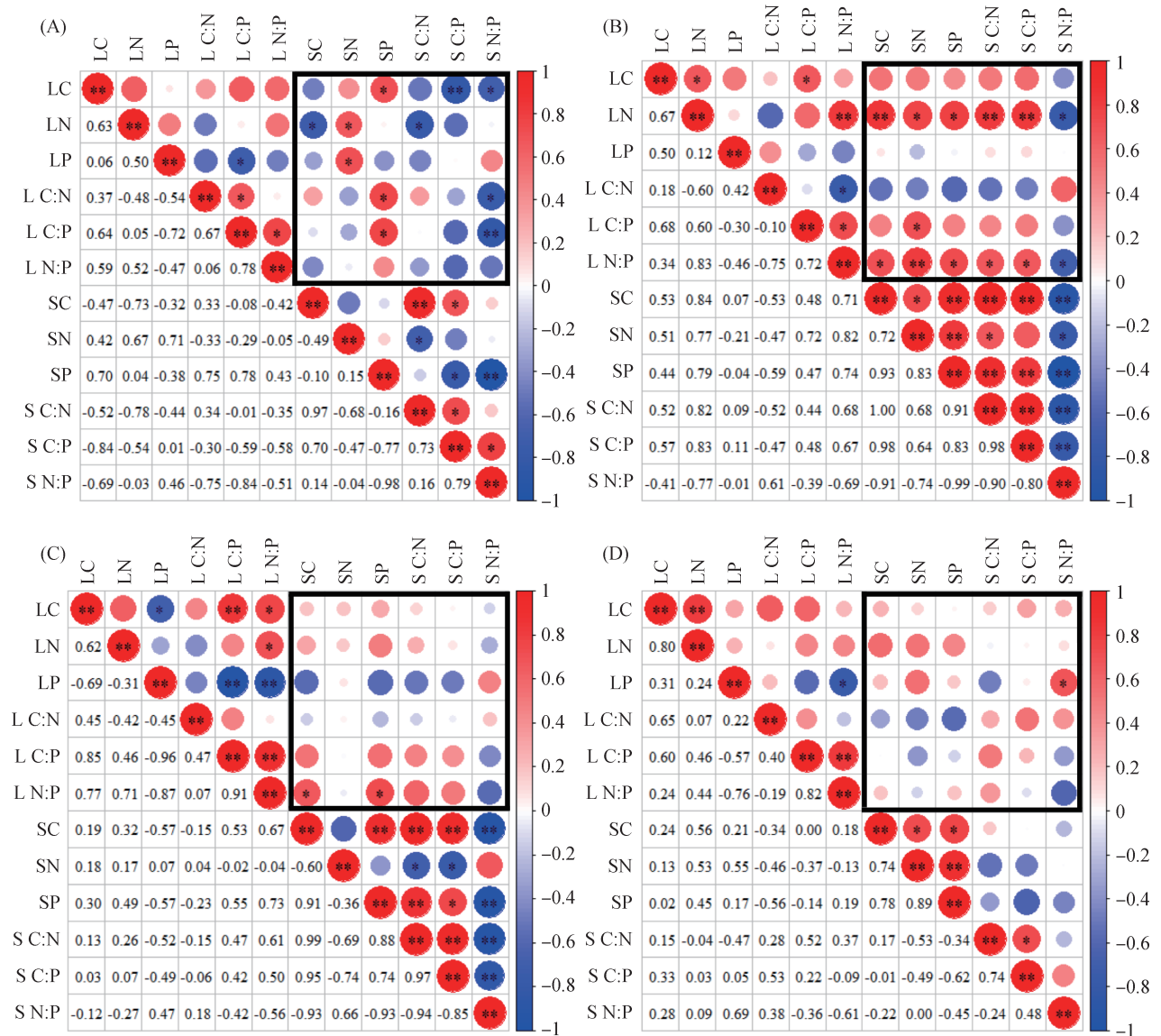


图5 四种不同放牧强度下枯落物-土壤C,N,P含量及C:N:P计量比之间的相关性

Fig. 5 Correlations between litter-soil C, N, and P contents and C:N:P stoichiometric ratios under four grazing intensities

注:图A,B,C,D分别对应CK,LG,MG,HG 4个处理。LC,LN,LP,L C:N,L C:P,L N:P分别为枯落物碳、氮、磷、碳氮比、碳磷比、氮磷比;SC,SN,SP,S C:N,S C:P,S N:P分别为土壤碳、氮、磷、碳氮比、碳磷比、氮磷比。颜色深浅表示相关性强度,红色为正相关,蓝色为负相关。*表示显著相关($P < 0.05$),**表示极显著相关($P < 0.01$)

Note: Figures A, B, C, and D correspond to the four treatments. CK, LG, MG and HG, respectively, LC stands for litter carbon content, LN stands for litter nitrogen content, LP stands for litter phosphorus content, L C:N stands for litter C:N ratio, L C:P stands for litter C:P ratio, L N:P stands for litter N:P ratio, SC stands for soil carbon content, SN stands for soil nitrogen content, SP stands for soil phosphorus content, S C:N stands for soil C:N ratio, S C:P stands for soil C:P ratio, S N:P stands for soil N:P ratio. Color depth indicates the strength of the correlation, with red representing positive correlations and blue representing negative correlations. * indicates $P < 0.05$, ** indicates $P < 0.01$

3 讨论

3.1 不同放牧强度下枯落物返还机制

枯落物的现存量是其产生量、分解和消耗量动态平衡的结果^[11-12],对土壤的养分返还总量有直接影响^[4]。研究表明,荒漠草原地区枯落物的C,N,P含量分别是植物的93.0%,38.4%和48.7%^[13]。本

研究显示,放牧行为通过对枯落物施加“数量减少与质量下降的叠加效应”调控枯落物的养分返还过程。枯落物现存量在重度放牧下显著下降近78%,与此同时,C,N含量亦显著降低,严重削弱了生态系统的“养分缓冲库”功能^[14-15]。放牧行为中,家畜采食减少植物绿色部分、践踏加速植物枯死都会使植物的光合作用受阻,致使植物群落固碳能力减

弱,从而降低了枯落物的C含量;同时,家畜的选择性采食改变了群落的物种组成,导致植物群落和枯落物中C含量降低^[9,16-17]。而枯落物P含量随放牧强度增加呈先升高后降低趋势,揭示了放牧对养分“富集”与“消耗”的双重驱动作用。这可能是由于荒漠草原地区植物生长主要受到N限制,植物在放牧压力下提高了衰老过程中的养分重吸收效率,导致枯落物初始N含量降低^[18-19]。高寒草甸和典型草原的研究表明,放牧行为主要通过家畜的采食促进植物吸收养分及改变植物群落物种组成使枯落物中的P元素增加^[16,20]。但在生产力相对较低、生态环境更为脆弱的荒漠草原地区,这种现象仅在轻度放牧下有所体现,而随着放牧强度继续增大,家畜的直接消耗和物理破坏作用急剧增强,超越了促进作用。因此,本研究中枯落物P含量在放牧和自身分解的共同驱动下随放牧强度的增加呈先升高后降低的趋势。此外,枯落物分解速率并非仅受数量控制,其质量属性(如C:N,C:P)亦对分解潜力具有重要影响^[4]。本研究中枯落物C:P显著下降,提示放牧干扰可能通过改变植物群落组成与养分再分配,导致枯落物质量劣化,加速养分释放,虽在短期内能够增加土壤的养分供应,但降低了养分释放的持续性,且未被及时固定的养分极易通过挥发、淋溶、风蚀等途径流失,不利于土壤养分的稳定蓄积^[21]。

3.2 枯落物-土壤C,N,P耦合变化的可能调控机理

除了枯落物数量和质量的直接影响外,微生物过程作为土壤C,N,P耦合变化的关键调控因子,在本研究中同样值得深入探讨。枯落物-土壤C,N,P含量及计量比之间的显著相关性,表明有机物输入通过微生物介导过程影响了土壤养分状态^[22]。放牧强度的增大驱动枯落物-土壤之间的营养关系逐渐趋于简化甚至解耦,提示微生物群落可能在这一过程中发挥了中介与调节作用。微生物对土壤有机碳的利用效率(Carbon use efficiency, CUE)是调控碳留存与养分释放的核心指标,受到碳氮磷比例、底物质量及环境胁迫的共同制约^[5,23]。放牧活动通过改变枯落物输入量与化学计量比,可能间接影响微生物的CUE,进而决定有机物的分解路径与残留比例。例如,在重度放牧下枯落物C:P和N:P显著下降,可能导致微生物在资源不平衡条件下增加胞外酶合成、牺牲生长而促进分解过程,从而导

致碳与氮的矿化速率不同步,解释了土壤中C:N,C:P比例的不稳定变化^[24-25]。此外,微生物对N,P的转化依赖于胞外酶的调节能力,放牧可能通过影响微环境(如土壤压实、pH变化、根系输入)进而调控磷酸酶与脲酶等关键酶活性,并直接影响土壤中N,P的释放与可利用性^[2,26]。前人研究也指出,微生物在碳-氮-磷供应不平衡条件下为维持生理代谢所需的元素比例而产生的“元素投资权衡”策略,是驱动土壤C:N:P动态变化的深层机理^[6,27]。

因此,土壤养分计量比的变化不仅是外源输入变化的结果,更是微生物对资源限制的响应。未来研究可结合微生物生物量、酶活性、CUE等指标,进一步揭示放牧如何通过“枯落物-微生物-土壤”这一链条改变生态系统的养分循环格局与稳定性。

3.3 枯落物作为反馈调节因子

在以往研究中,枯落物常被视为植被演替与物质循环的“产物”,但本研究结果显示,枯落物的数量和质量不仅反映了放牧干扰的直接结果,更可能作为调控植物-土壤-微生物三者耦合的“反馈调节因子”,在维持系统稳态中发挥调控作用。具体而言,枯落物既是植物生产的残余物,又是土壤养分输入的主要来源,其C:N:P计量关系直接影响土壤养分含量与元素转化效率,并决定土壤养分的有效性和植物可利用性^[2,4]。

与放牧相比,不放牧时枯落物TP在CK下仅与土壤TN显著相关,说明在无放牧时,磷的转化更受土壤磷酸酶活性和吸附作用的限制^[28];而在放牧条件下,枯落物TN与土壤TC,TN和TP均呈正相关,表明高氮枯落物不仅能直接补充土壤氮库,还可以通过激发效应促进有机质分解和磷释放^[29]。

随着放牧强度的增加,枯落物TC与土壤TN,TP的正相关性逐渐减弱,说明枯落物碳输入对土壤氮磷矿化的驱动作用随放牧强度增加而降低^[30]。在LG下,枯落物N:P与土壤TP和C:N正相关,而与土壤N:P负相关,表明高N:P枯落物通过促进磷释放和抑制有机质分解来调控土壤养分平衡^[2,31]。同时,枯落物C:P在除MG以外各处理中与土壤TP正相关、与N:P负相关,体现了高C:P枯落物分解过程中由于磷元素的相对匮乏引发的微生物对磷的竞争^[5]。而在MG下,枯落物现存量显著下降,其C,N,P含量同步降低,C:P和N:P显著失衡,这可能造成微生物底物减少、碳利用效率(CUE)下

降,进而降低土壤N、P矿化效率。

这一系列变化表明,长期放牧通过持续扰动枯落物的数量与质量,可能打破植物-土壤-微生物系统间原有的“营养反馈调节环”,从而削弱生态系统的自我修复能力和稳态维持机制。因此,建议将枯落物上升为生态系统结构中的“双向调节因子”,使其既是放牧影响的信号输出端,也是系统反馈的调控中枢。这一视角为解释养分循环机制提供了新的理论支点,也为未来制定草原恢复策略提供了重点靶标,即不仅要恢复植物生物量,也要重建以枯落物为核心的生态反馈路径,实现养分循环的重耦与功能修复。

3.4 不同放牧强度下系统养分限制机制

枯落物的C:N和C:P能够表征其分解速率和程度,通常,C:N、C:P与枯落物的分解速率呈负相关关系,且随着枯落物分解程度的加深而逐渐降低^[32-35]。N:P常用于指示枯落物分解过程中受到的养分限制类型。研究表明,当枯落物P含量较低时,其N:P较大($N:P > 25$),分解时受到P的限制越强,分解速率也随之降低^[36-37]。在本研究中,枯落物的N:P随放牧强度的增大呈降低趋势,且各放牧强度下N:P均大于25,表明荒漠草原地区枯落物分解主要受P限制,且放牧强度增大会轻微缓解此限制^[37]。

土壤的C:N是衡量土壤氮矿化能力的指标,也是预测有机碳分解速率的重要指标^[34-35]。本研究显示研究区各层土壤N:P均显著低于10,说明植物生长主要受氮素限制^[2]。这一结论不仅揭示了该区域放牧生态系统中植物生长限制的内在规律,更为分析放牧干扰下养分循环失衡提供了理论基础。N、P元素是生态系统中最常见的限制因子,N:P可用于判断系统的限制状态。通常认为, $N:P < 10$ 表示氮限制, $N:P > 20$ 表示磷限制,10~20则为共限制^[35,38]。本研究中各土层N:P均低于10,且C:P较低,说明该地区植物生长主要受N限制;而放牧强度增大使各土层N:P提高表明放牧可在一定程度上提升土壤N的有效性。在本研究区,长期氮素不足限制了植物生产和微生物活性,同时也降低了有机质分解与矿化潜力,形成了“低供给-低反馈”的限制型循环结构^[37]。

值得注意的是,放牧可能进一步加剧N限制。一方面,通过减少地上部分生物量与枯落物返还,削弱了氮素输入端;另一方面,放牧压实与根际扰动抑制了自由氮固定微生物的生理活性,造成土壤氮素

微生物源供给减少^[39-40]。特别是在重度放牧处理下,枯落物N含量下降近20%,土壤TN也同时下降,这可能是氮素严重限制导致分解过程停滞的直接表现。此外,不同放牧强度下的N:P比值变化趋势与微生物群落对底物需求存在潜在“功能错配”风险。微生物对C、N、P的需求具有一个相对恒定的最适比例(约60:7:1),若土壤实际N:P远低于此值,则微生物将面临氮素资源短缺,不得不以增加胞外酶(如脲酶)合成、牺牲碳利用效率(CUE)为代价获取氮素^[6,40],这可能进一步引发系统能量转化效率下降与养分释放不均衡,形成“微生物-底物-环境错配反馈”,生态系统的稳态调节能力最终会被削弱。

因此,本研究建议将土壤N:P作为监测生态系统氮限制状态的核心指标,并在放牧制度设计中设定以N素供需平衡为导向的管理阈值。例如,通过氮素补播、减牧或休牧等手段,缓解放牧区氮限制程度,为维持微生物功能群稳定与植物生长提供条件,从而推动系统向高效耦合状态发展。

3.5 生态管理与政策建议

本研究结果表明,轻度放牧有助于维持枯落物数量与质量、促进养分返还与循环、维持土壤C:N:P计量关系的耦合性;而中重度放牧下,枯落物质量与数量显著降低,养分流失加剧,且土壤层次之间的功能协调性也遭到破坏。因此,在草原可持续利用与生态恢复背景下,亟需将研究结果转化为科学的草地放牧管理与政策建议。首先,应基于本研究长期放牧试验平台数据,构建载畜率与养分计量比稳定性之间的响应模型,评估各指标(如枯落物C:P、土壤N:P等)对载畜率的敏感性,并通过非线性拟合分析,划定中长期草地系统的养分稳态维持的“安全放牧阈值”(如不超过 $0.91 \text{ 羊单位} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{半年}^{-1}$)。该阈值可作为生态功能维持下限的重要管理参考。其次,应从土壤剖面差异响应出发,提出差异化管理策略。研究表明,0~10 cm土层,即浅层土壤对放牧响应最敏感,养分含量与计量关系波动最剧烈,建议对其采取“强化保护”措施,如设立轮牧缓冲期、定期休牧等。

政策层面,应将本研究结果与《草原法》《草原生态保护补助奖励制度》《生态保护补偿机制》紧密衔接。建议在适度放牧基础上,引入基于“养分计量指标”的生态绩效考核机制,并将草地C、N、P计量稳定性纳入生态补偿与草原利用权续期审核标准,鼓励牧户实施科学牧养、监测反馈与动态调整。

尤其在干旱和半干旱区,推动建设“生态红线牧养区”,结合遥感-地面协同监测系统,实现放牧强度与生态响应的实时匹配与预警。

4 结论

过度放牧导致枯落物数量减少和质量劣化。随着放牧强度增大,枯落物现存量及C,N,P含量显著降低,化学计量比失衡,削弱生态系统的物质循环功能。

轻度放牧增强了枯落物和土壤养分的关联性,但更高强度放牧会引发系统“解耦”。表明适度放牧可维持系统内部养分循环的协同性和抗逆性,过度放牧则破坏系统的整体性,使生态系统更脆弱。

土壤化学计量比指示该生态系统处于氮限制状态。放牧虽轻微缓解了磷限制,但可能加剧氮素流失,反映出放牧作用下养分限制格局的复杂性。

参考文献

- [1] DELGADO-BAQUERIZO M, MAESTRE F T, GALLARDO A, et al. Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands[J]. *Nature*, 2013, 502(7473): 672-676
- [2] STERNER R W, ELSEY J J. Ecological stoichiometry: the biology of elements from molecules to the biosphere [M]. Oxford: Princeton University Press, 2002: 1-43
- [3] ZECHMEISTER-BOLTENSTERN S, KEIBLINGER K M, MOOSHAMMER M, et al. The application of ecological stoichiometry to plant - microbial - soil organic matter transformations[J]. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 133-155
- [4] BERG B, MCCLAUGHERTY C. Plant litter: decomposition, humus formation, carbon sequestration [M]. Cham: Springer International Publishing, 2020: 13-43
- [5] MANZONI S, TAYLOR P, RICHTER A, et al. Environmental and stoichiometric controls on microbial carbon-use efficiency in soils[J]. *New Phytologist*, 2012, 196(1): 79-91
- [6] MANZONI S, TROFYMOW J A, JACKSON R B, et al. Stoichiometric controls on carbon, nitrogen, and phosphorus dynamics in decomposing litter[J]. *Ecological Monographs*, 2010, 80(1): 89-106
- [7] 张慧敏. 不同利用方式下荒漠草原枯落物分解特征及其对土壤的作用机制[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2022: 78-121
- [8] 万芳, 蒙仲举, 党晓宏. 荒漠草原建群种及其枯落物的C、N、P生态化学计量特征[J]. *东北林业大学学报*, 2020, 48(2): 29-33
- [9] 侯扶江, 杨中艺. 放牧对草地的作用[J]. *生态学报*, 2006, 26(1): 244-264
- [10] 陈蔚, 王维东, 蒋嘉瑜, 等. 半干旱草地植物枯落物碳、氮和磷元素释放对放牧和封育管理的响应[J]. *生态学报*, 2022, 42(11): 4401-4414
- [11] 朱双燕, 王克林, 曾馥平, 等. 桂西北喀斯特地区3种灌木群落土壤有机层特征[J]. *应用与环境生物学报*, 2009, 15(4): 448-452
- [12] 郑路, 卢立华. 我国森林地表凋落物现存量及养分特征[J]. *西北林学院学报*, 2012, 27(1): 63-69
- [13] YU Q, CHEN Q S, ELSEY J J, et al. Linking stoichiometric homeostasis with ecosystem structure, functioning and stability[J]. *Ecology Letters*, 2010, 13(11): 1390-1399
- [14] 姚国征, 高永, 杨婷婷, 等. 放牧对小计茅荒漠草原枯落物及植被生产力的影响[J]. *干旱区资源与环境*, 2016, 30(10): 93-97
- [15] AUSTIN A T, VIVANCO L. Plant litter decomposition in a semi-arid ecosystem controlled by photodegradation [J]. *Nature*, 2006, 442(7102): 555-558
- [16] 张建文, 徐长林, 杨海磊, 等. 高寒草甸冷季放牧对凋落物分解及C、N、P化学计量特征的影响[J]. *草业科学*, 2017, 34(10): 2009-2016
- [17] 李金花, 李镇清, 任继周. 放牧对草原植物的影响[J]. *草业学报*, 2002, 11(1): 4-11
- [18] 安卓, 牛得草, 文海燕, 等. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及C:N:P化学计量特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2011, 35(8): 801-807
- [19] 刘姝萱, 安慧, 张馨文, 等. 氮磷添加对荒漠草原植物-凋落物-土壤生态化学计量特征的影响[J]. *生态学报*, 2022, 42(21): 8773-8783

- LIU S X, AN H, ZHANG X W, et al. Effects of nitrogen and phosphorus addition on the ecological stoichiometry of plant-litter-soil in desert grassland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(21):8773-8783
- [20] 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, 19(2):175-182
- DONG X Y, FU H, LI X D, et al. Effects on plant biomass and CNP contents of plants in grazed and fenced steppe grasslands of the Loess Plateau[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2010, 19(2):175-182
- [21] 张全军,张广帅,于秀波,等. 鄱阳湖湿地优势植物枯落物的分解速率及碳、氮、磷释放动态特征[J]. *生态学报*, 2020, 40(24):8905-8916
- ZHANG Q J, ZHANG G S, YU X B, et al. Dynamic characteristics of the decomposition rate and carbon, nitrogen and phosphorus release of the dominant plants in Poyang Lake Wetland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(24):8905-8916
- [22] 张雅琪,陈林,庞丹波,等. 土壤微生物群落对枯落物输入的响应[J]. *应用生态学报*, 2022, 33(11):2943-2953
- ZHANG Y Q, CHEN L, PANG D B, et al. Responses of soil microbial community structure to litter inputs[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2022, 33(11):2943-2953
- [23] TANG H, LI H X, SONG Z H, et al. Microbial necromass as a key driver of carbon stabilization: indirect pathways from POM to MAOM in grazing-excluded alpine wetlands[J]. *Plant and Soil*, 2025, 515:1703-1718
- [24] LIU J Y, DING C J, TENG C, et al. Impacts of litter microbial community on litter decomposition in the absence of soil microorganisms[J]. *Applied and Environmental Microbiology*, 2024, 90(4):e00239-24
- [25] WEI X M, HU Y J, PENG P Q, et al. Effect of P stoichiometry on the abundance of nitrogen-cycle genes in phosphorus-limited paddy soil[J]. *Biology and Fertility of Soils*, 2017, 53(7):767-776
- [26] SUN H R, LIU J Y, WU J H, et al. Effects of alpine grassland degradation on soil microbial community structure and metabolic activity in the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Applied Soil Ecology*, 2024, 200:105458
- [27] 蔡子慧,陈有超,王毅焕,等. 毛竹林混合凋落物分解的非加和效应与土壤细菌群落响应[J]. *土壤通报*, 2025, 56(2):513-519
- CAI Z H, CHEN Y C, WANG Y H, et al. Non-additive effects of litter mixture on decomposition and the response of soil bacterial communities in a moso bamboo forest[J]. *Chinese Journal of Soil Science*, 2025, 56(2):513-519
- [28] AUGUSTO L, ACHAT D L, JONARD M, et al. Soil parent material—a major driver of plant nutrient limitations in terrestrial ecosystems[J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(9):3808-3824
- [29] HÄTTENSCHWILER S, TIUNOV A V, SCHEU S. Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2005, 36:191-218
- [30] CHEN J, LUO Y Q, VAN GROENIGEN K J, et al. A key-stone microbial enzyme for nitrogen control of soil carbon storage[J]. *Science Advances*, 2018, 4(8):eaq1689
- [31] CRAINE J M, MORROW C, FIERER N. Microbial nitrogen limitation increases decomposition[J]. *Ecology*, 2007, 88(8):2105-2113
- [32] 苏世锋. 放牧强度对春季高寒草甸草场土壤磷素转化效率的影响[D]. 西宁:青海大学, 2023:20-35
- SU S F. Effects of grazing intensity on soil phosphorus conversion efficiency in spring alpine meadow pastures[D]. Xining: Qinghai University, 2023:20-35
- [33] 文亦芾,赵俊权. 放牧对滇东北红壤草地土壤肥力变化及其磷素有效性影响的研究[J]. *土壤学报*, 2008, 45(3):569-572
- WEN Y F, ZHAO J Q. Effect of grazing on soil fertility and phosphorus availability in the red soil region, northeast Yunnan[J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2008, 45(3):569-572
- [34] 陶冶,吴甘霖,刘耀斌,等. 古尔班通古特沙漠典型灌木群落土壤化学计量特征及其影响因素[J]. *中国沙漠*, 2017, 37(2):305-314
- TAO Y, WU G L, LIU Y B, et al. Soil stoichiometry and their influencing factors in typical shrub communities in the Gurbantunggut Desert, China[J]. *Journal of Desert Research*, 2017, 37(2):305-314
- [35] 王嘉瑞,周俊菊,朱国锋. 中国土壤碳氮磷及生态化学计量研究综述[J]. *生态学杂志*, 2024, 43(8):2493-2501
- WANG J R, ZHOU J J, ZHU G F. A review of soil carbon, nitrogen, phosphorus and stoichiometry studies in China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2024, 43(8):2493-2501
- [36] LU Q Q, BAI J H, ZHANG G L, et al. Spatial and seasonal distribution of carbon, nitrogen, phosphorus, and sulfur and their ecological stoichiometry in wetland soils along a water and salt gradient in the Yellow River Delta, China[J]. *Physics and Chemistry of the Earth, Parts A/B/C*, 2018, 104:9-17
- [37] KOERSELMAN W, MEULEMAN A F M. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation[J]. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6):1441-1450
- [38] CUI Y X, PENG S S, RILLIG M C, et al. Global patterns of nutrient limitation in soil microorganisms[J]. *PNAS*, 2025, 122(20):e2424552122
- [39] MILCHUNAS D G, LAUENROTH W K. Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments[J]. *Ecological Monographs*, 1993, 63(4):327-366
- [40] WEN D N, HUANG Y Y, HUANG Y F, et al. Karst rocky desertification restoration increases soil inorganic N supply to reduce plant N limitation[J]. *Catena*, 2024, 241:108012
- [41] 李春越,苗雨,薛英龙,等. 长期施肥黄土旱塬农田土壤-微生物-植物系统碳氮磷生态化学计量特征[J]. *生态学报*, 2022, 42(1):370-378
- LI C Y, MIAO Y, XUE Y L, et al. Ecological stoichiometric characteristics of soil-microorganism-plant system in the Loess upland under long-term fertilization[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(1):370-378

(责任编辑 闵芝智)