

DOI: 10.5846/stxb201611082265

杨振安, 姜林, 徐颖怡, 詹伟, 朱二雄, 陈槐. 青藏高原高寒草甸植被和土壤对短期禁牧的响应. 生态学报, 2017, 37(23): 7903-7911.

Yang Z A, Jiang L, Xu Y Y, Zhan W, Zhu E X, Chen H. Responses of vegetation and soil of alpine meadows on the Qinghai-Tibet Plateau to short-term grazing prohibition. Acta Ecologica Sinica, 2017, 37(23): 7903-7911.

青藏高原高寒草甸植被和土壤对短期禁牧的响应

杨振安^{1,2}, 姜林^{1,2}, 徐颖怡^{1,2}, 詹伟^{1,2}, 朱二雄¹, 陈槐^{1,2,*}

1 西北农林科技大学林学院, 生态预测与全球变化研究中心, 杨凌 712100

2 中国科学院成都生物研究所山地恢复与生物资源利用重点实验室, 成都 610041

摘要:为探讨青藏高原高寒草甸对短期禁牧的响应, 设置冬季自由放牧和短期(2年)禁牧的对比试验。采用随机样方法调查植被群落盖度, 分析地上和地下生物量、根冠比、植被地上和地下部分以及表层(0—10cm)土壤全碳、全氮和全磷含量、生态化学计量以及营养元素的关联性。研究结果显示: 1) 短期禁牧显著改变高寒草甸植被盖度、地上生物量、根冠比、植被全磷含量和 N:P, 以及土壤全磷含量。2) 相关性分析表明, 禁牧后土壤全碳含量与植被地上全碳含量呈显著相关性, 自由放牧后土壤全碳和全氮含量分别与植被地下部分全碳和全氮含量呈显著相关性。结果表明, 不同的草原管理措施(禁牧、放牧)会改变高寒草甸植被与土壤养分分配及其平衡关系, 同时, 植被与表层土壤主要养分含量之间的关联性仅存在于部分植物器官与部分营养元素之间。

关键词:群落; 地上和地下; 生物量; 养分; 化学计量; 关联性

Responses of vegetation and soil of alpine meadows on the Qinghai-Tibet Plateau to short-term grazing prohibition

YANG Zhenan^{1,2}, JIANG Lin^{1,2}, XU Yingyi^{1,2}, ZHAN Wei^{1,2}, ZHU Erxiong¹, CHEN Huai^{1,2,*}

1 Center for Ecological Forecasting and Global Change, College of Forestry, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

2 Chinese of Sciences Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

Abstract: Because of the harsh climate and high altitude of the Qinghai-Tibetan Plateau (QTP), the Alpine Meadow, the dominant vegetation of the plateau, could easily degenerate due to overgrazing. This research study aimed to investigate the responses of vegetation and top-soil (0—10cm) to short-term grazing prohibition. We collected samples from a winter pasture enclosed for two years (short-time grazing prohibition) at the Zoige Wetland Ecosystem Research Station, Chinese Academy of Sciences, in Hongyuan County of the northeastern margin of QTP. The sample sites were randomly selected in the field, the community coverage was recorded, and the above ground (shoots) and below ground (roots) parts of the grass were collected and cut at the root collar. We weighed the shoot and root biomass; determined the root-shoot ratio (R/S); and measured the concentrations of total carbon (C), total nitrogen (N), and total phosphorus (P) of the vegetation and top-soil. In addition, the ecological stoichiometric linkages of the main nutrients (C, N and P) were analyzed. The main results were as follows. 1) Grazing prohibition significantly changed the vegetation coverage, aboveground biomass, R/S, P concentration in both vegetation and soil, and N:P of the vegetation. However, it had no significant effect on the below ground biomass, C and N concentration, C:N and C:P of the vegetation and soil, or N:P of the soil. 2) There was a

基金项目:国家重点研发计划(2016YFC0501804); 中国科学院“百人计划”; 四川省“千人计划”; 四川省青年科技创新研究团队专项计划(2015TD0026)

收稿日期: 2016-11-08; 修订日期: 2017-05-03

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: chenhuai@cib.ac.cn

significant relationship between the C concentration of the soil and that of the shoots under grazing prohibition conditions, and between the C and N concentration of the soil and those of the roots under grazing conditions. The results suggested that grassland management measures would change the distribution and balance of vegetation and soil nutrients of the Alpine Meadow, and the linkages of the main nutrients contents between the vegetation and top-soil in the Alpine Meadow exists in specific parts of the plant organs.

Key Words: community; above- and below ground; biomass; nutrients; ecological stoichiometric; linkages

放牧作为草原最主要的利用方式^[1-2]以及人类对草原最主要的干扰类型^[3],显著影响着草地生态系统中植被和土壤资源的性质^[2, 4-5]。长时间放牧导致草原生态系统的生物多样性和生态系统功能和服务出现了普遍的下降^[6],具体表现在:1)牲畜的啃食直接降低植被高度和盖度,减少地上生物量,同时受牲畜选择性采食的影响,改变了植被群落(优质牧草比例下降、毒杂草比例增加),也改变了植被的养分^[3-8];2)牲畜的践踏直接降低了土壤入渗率和孔隙度,增大了土壤容重,使得土壤结构退化,同时牲畜排泄物的进入影响了土壤的养分循环^[2, 9-11];3)放牧对草原的地下生态状况,如根系的分布、土壤中的动物和微生物以及酶等也会造成影响^[10-13]。放牧和禁牧(围封)作为不同的草原管理模式,对草原有着相反的影响效应。不合理放牧使草原退化,而禁牧(围封)能够改善土壤养分状况,提高草原生产力,是修复退化草原最经济可行的方式之一^[7-8, 12, 14-15]。

高寒草甸作为青藏高原的主要植被类型,不仅是当地居民生活的基本物质保障,也是众多的种质资源库,更为下游的广大人口提供了诸多的基本的生态服务,如涵养、净化水源^[16]。自从 20 世纪 70 年代起。青藏高原的高寒草甸就出现了大面积不同程度的退化^[17],并由此引发了一系列生态和社会问题^[16]。近几十年来,科研工作者围绕禁牧(围封)对青藏高原高寒草甸的影响开展了大量的研究,主要集中在植被组成、功能群结构、生物量、植被和土壤养分含量、生态学计量和养分储量、土壤酶、微生物量以及微生物群落等对长期禁牧和放牧的不同响应^[3, 7, 10-15]。如,杨青等^[10]通过研究不同深度的沼泽化草甸土壤对连续 13 年禁牧的响应,结果显示,禁牧下表层土壤(0—30cm)微生物碳、氮含量均高于放牧。谈嫣蓉等^[11]对比研究了禁牧和放牧 10 年的高寒草甸,发现禁牧地的土壤有机质、全氮、全磷、速效氮以及速效磷均高于(显著高于)放牧地。禁牧能够增加植被覆盖度、高度、物种多样性、地上和凋落物生物量、优质牧草的比例,同时也显著增加了土壤有机质、总氮含量以及碳和氮储量。上述研究中,禁牧对于植被、土壤及营养元素影响的结论尚不统一,尤其在植被-土壤系统中营养元素循环的关联性方面缺乏分析讨论。

针对现有的研究现状,本试验以长期冬季放牧和禁牧 2 个生长季(短期禁牧)的青藏高原高寒草甸为研究对象,运用野外采样和室内分析的方法旨在明确:1)高寒草甸植被盖度、生物量、碳、氮、磷含量及其元素比例,2)植被和土壤碳、氮、磷含量及其元素比例间的关联性对短期禁牧的响应,试图更好的理解高寒草甸对禁牧的响应过程,尝试为合理修复退化草甸提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区域自然状况

试验地位于四川省红原县境内的中国科学院若尔盖湿地生态系统定位站,地理位置为 32°58′ 08″N, 102°37′ 08″E, 平均海拔 3400m 左右。年平均气温 0.9℃, 最冷月(1 月)平均气温 -11.3℃, 最暖月(7 月)平均气温 10.9℃, 年平均降水 690mm, 并且 80% 集中在生长季(5—8 月), 土壤属于高山草甸土(中国分类)^[13, 18]。试验地内的优势物种有垂穗披碱草(*Elymus nutans* Griseb.), 发草(*Deschampsia caespitosa* (L.) Beauv.), 羊茅(*Festuca ovina* L.), 苔草(*Koeleria cristata* (L.) Pers.), 无脉苔草(*Carex enervis* C. A. Mey.), 薹草(*Scirpus triquetus* L.), 乳白香青(*Anaphalis lactea* Maxim.), 钝苞雪莲(*Saussurea nigrescens* Maxim.)等。

1.2 实验设计与样品采集

于 2014 年 4 月份将自由放牧冬季牧场(自由放牧)的一半(约 13.3hm^2)进行禁牧围封处理,于 2015 年 8 月末进行采样。采样时分别在放牧和禁牧区域内选择植被分布均匀处布设样地,沿东西方向设置 3 个 $30\text{m} \times 30\text{m}$ 的样地,在每个样地中设置 3 个 $1\text{m} \times 1\text{m}$ 的采样样方,即每个处理共计 9 个 $1\text{m} \times 1\text{m}$ 的样方。

用网格法测量每个 $1\text{m} \times 1\text{m}$ 样方内植被盖度,并在其内设置 1 个 $0.5\text{m} \times 0.5\text{m}$ 的次级样方。沿地表收获次级样方内植被作为植被地上部样品,并在其内随机选择 3 处用土钻(内径 4cm)采集 0— 30cm 土壤收获植被地下样品,另随机选择 3 处用土钻(内径 4cm)采集 0— 10cm 的土壤作为分析样品,土壤容重用环刀法(容积 100cm^3)测定。

1.3 样品的处理与分析

植被地上样品 60°C 烘干至恒重,用粉碎机粉碎且过 1mm 筛,用于分析植被养分含量。土壤样品在剔除砾石、植物根系等后过 2mm 筛后,风干,分取一半研磨至过 1mm 筛,继续分取少量研磨至过 0.15mm 筛用于分析土壤养分。

植被、土壤中全碳、全氮含量用元素分析仪(Elementar Vario MACRO, Elementar, Germany)测定。植被、土壤样品分别经浓硫酸(H_2SO_4) + 双氧水(H_2O_2)和浓硫酸(H_2SO_4) + 高氯酸(HClO_4)消煮(360°C),用钼锑抗混合溶液显色并用分光光度计(Sartorius stedim biotech, Germany, 880nm)测定其全磷含量^[19]。

1.4 数据计算

土壤养分含量均采用风干土样含水量换算为干重,并采用质量比率来表示元素比^[20]。植被地下生物量(g/m^2) = 各处 0— 30cm 根系干量(g) / $[\pi(d/2)^2] \times 10^4\text{cm}^2$, 式中 d 取 4cm ^[19]。

1.5 数据处理

采用 Statgraphics Plus 3.0(STN, St Louis, MO, USA)对数据进行统计分析。其中植被(地上和地下)全碳、全氮和全磷含量及其元素比率(C:N、C:P 和 N:P)用 Statgraphics Plus 3.0 进行双因素分析(two-way ANOVA),其中两个独立的因素是植物器官(地上、地下部)和试验处理(短期禁牧和自由放牧),其他数据用 Statgraphics Plus 3.0 进行单因素分析(禁牧和放牧)。用 Origin 9.0(Origin Lab, Northampton MA, USA)作图并进行相关性分析。所有处理应用最小极差法(LSD)进行差异显著性检验,显著性水平设置为 P 值 < 0.05 。

2 结果与分析

2.1 禁牧对植被生物量及营养元素状况的影响

研究结果显示,短期禁牧显著提高了高寒草甸植被的总盖度(3.5%)和地上生物量(21.0%),并显著减小了根冠比(19.5%);同时也减小了地下生物量(2.2%),但与自由放牧相比差异不显著(图 1)。

方差分析的结果表明,研究区域高寒草甸植被的全量碳、氮含量随植物器官的不同具有显著差异,表现为地上部全碳、氮含量高于地下部,其中全氮含量在两者之间差异显著;而放牧与否对植被全碳、氮含量没有显著影响(图 2)。与之相反,植被的全磷含量在地上和地下部没有显著差异,但会受到禁牧的显著影响,并表现为显著地降低趋势(地上、地下部分别减小 11.4% 、 14.0% ,图 2)。研究区植被地下部的 C:N 比大于地上部,而地下部的 C:P 和 N:P 小于地上部;但前者并未受到植被器官类型的显著影响(图 2)。短期禁牧可导致植被(地上、地下部)的 C:N、C:P 和 N:P 均增大,但仅造成了 N:P 的显著差异;此外,方差分析还表明,N:P 还受到植被器官类型和短期禁牧的交互影响(图 2)。

2.2 短期禁牧对土壤结构和养分状况的影响

应用方差分析的结果表明,短期禁牧显著增加了土壤全磷含量(相比自由放牧增加了 11.8%)。短期禁牧虽然同时提高了土壤全碳含量(3.7%),并降低了土壤容重(1.7%)和全氮含量(2.4%),但与自由放牧相比,差异并不显著(表 1)。类似的,短期禁牧虽然增加了土壤 C:N,减小了土壤 C:P 和 N:P,但并未导致显著差异(表 1)。

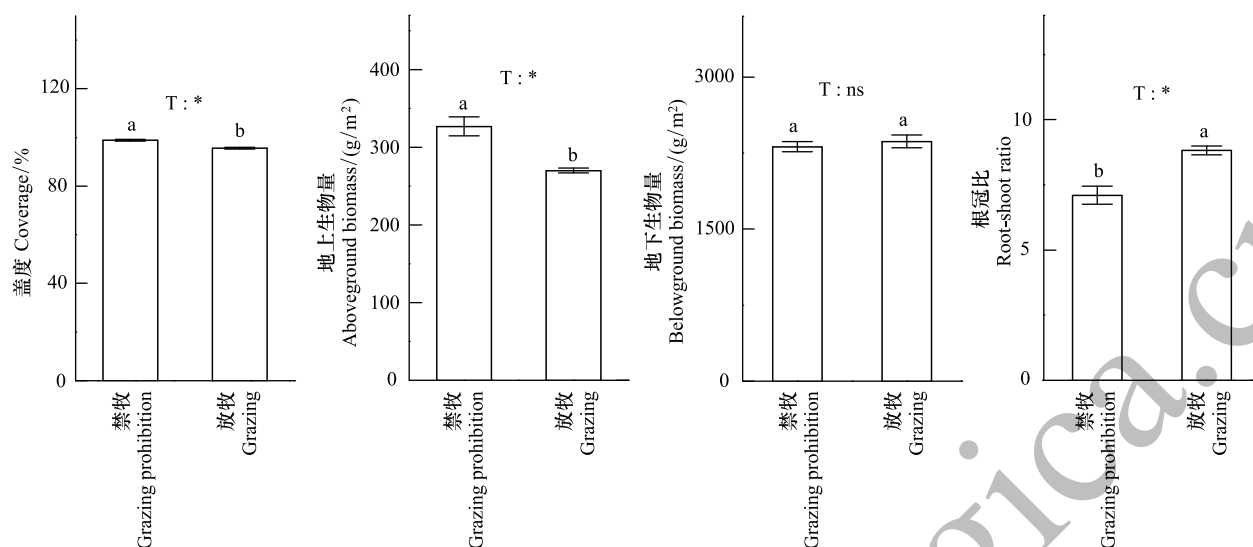


图1 禁牧和放牧对植被特征的影响

Fig.1 Vegetation characteristics under grazing prohibition and grazing

AB:地上生物量,Aboveground biomass;BB:地上生物量,Belowground biomass;数据由平均值 $\pm$ 标准误差表示 ($n=3$),不同小写字母表示在 0.05水平存在显著性差异,T代表禁牧和放牧间的 P 值,*, **, *** 和 ns 分别代表 $P \leq 0.05, 0.01, 0.001$ 和不显著

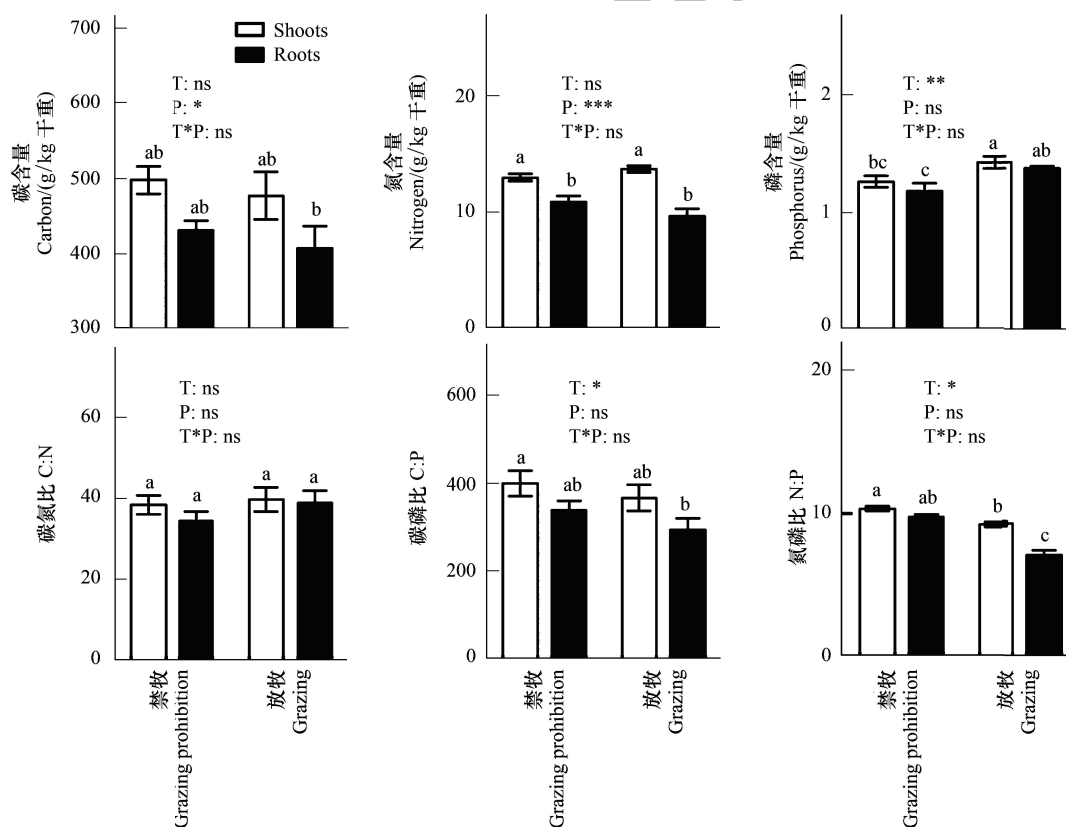


图2 禁牧和放牧对植被养分含量和化学计量比

Fig.2 Concentration and stoichiometric ratio of nutrients under grazing prohibition and grazing

数据由平均值 $\pm$ 标准误差表示 ($n=3$),不同小写字母表示在 0.05 水平存在显著性差异,T, P 和 T * P 分别代表放牧与禁牧、地上和地下部分以及它们二者交互作用的 P 值,*, **, *** 和 ns 分别代表 $P \leq 0.05, 0.01, 0.001$ 和不显著

表 1 禁牧和放牧影响下的 0—10cm 土壤性质化学计量特征

Table 1 Soil (0—10cm) properties and stoichiometry characteristics dynamic change under grazing prohibition and grazing

处理 Treatments	土壤容重 Bulk density/ (g/cm ³)	碳含量 Carbon/ (g/kg)	氮含量 Nitrogen/ (g/kg)	磷含量 Phosphorus/ (g/kg)	C:N	C:P	N:P
短期禁牧 Grazing prohibition	0.81±0.01a	102.6±4.3a	8.57±0.4a	1.39±0.01a	12.07±0.09a	74.07±2.49a	6.2±0.25a
自由放牧 Grazing prohibition	0.82±0.01a	98.9±3.2a	8.77±0.5a	1.24±0.06b	11.37±0.42a	80.17±1.42a	7.1±0.35 a
P	ns	ns	ns	*	ns	ns	ns

注:数据由平均值 ± 标准误差表示 (n=3),不同小写字母表示在 0.05 水平存在显著性差异,T 代表禁牧和放牧间的 P 值,*、**、*** 和 ns 分别代表 $P \leq 0.05, 0.01, 0.001$ 和不显著

2.3 植被-土壤间养分元素关联性对短期禁牧的反馈

经过相关性分析发现,土壤全碳含量与植被地上、地下部碳含量分别具有正、负相关性;但前者在禁牧下显著($P=0.013$,图 3),而后者在自由放牧下显著($P=0.003$,图 3)。土壤全氮含量仅在自由放牧处理下与植被地下部全氮含量呈显著正相关($P=0.007$,图 3)。在自由放牧处理下,土壤 C:P 与植被地下部 C:P 呈显著负相关($P=0.005$,图 3)。

3 讨论

3.1 短期禁牧对植被-土壤的影响效应

禁牧对草地的最直接效应是阻止了放牧过程牲畜对植被地上部的采食,导致植被覆盖度和生物量的增加。本研究中,高寒草甸在经历两年禁牧后,植被总盖度和地上生物量显著增加,反映了禁牧对植被生长具有迅速的恢复效应;同时,禁牧对地下生物量具有不显著的减小趋势,二者的叠加效应导致禁牧后高寒草甸的根冠比显著减小(图 1)。根冠比能够表征植物对光合产物在器官(地上、地下部)间的分配,该过程会受到植被自身及外界环境条件和管理措施的影响^[21]。有研究表明,植被在适应环境变化的过程中,其根冠比会相应的改变以形成最大化的资源获取能力^[8]。本研究中,草甸植被在自由放牧影响下具有显著较大的根冠比,应是由于牧压下植被会分配更多的能量来促进根系的生长发育,以提高自身对胁迫的耐受能力^[2,9],体现了高寒草甸植被对于环境条件变化的较强适应性^[13]。

放牧活动会对草地群落构成和生物量造成改变,会对其营养元素的含量构成潜在的影响,进而影响草地生态系统功能的维持^[22]。碳作为植物体各组织的基本构成元素,占植物体干重的比例较大(约 50%),其含量受草地利用方式的影响有限^[7, 23-24]。本研究中,短期禁牧对植被地上、地下部的碳含量具有不显著的增加趋势(图 2),其原因可能在于无牧压条件下植被生长状况的增强导致了光合速率的提高,从而增加了植物体的碳含量^[25]。相对于碳元素,氮、磷是植物体主要的功能性元素。短期禁牧导致的植物体全氮、全磷含量降低(图 2)可能是由于增加的高寒草甸生物量对营养元素含量的稀释效应^[26]。此外,自由放牧状态下,植物地上部全氮含量较高可能与牲畜排泄物的进入有关^[27];牲畜排泄物会加速地表凋落物的矿化,并提高植物尤其是杂草对氮素的吸收^[27-28]。上述自由放牧下,植被地上部碳、氮的变化直接导致了植物体 C:N 的减小(图 2),表明高寒草甸的利用方式在影响植物体营养元素含量的同时,也会影响其化学计量比。本研究结果说明,相比于短期禁牧,自由放牧下的植被 C:N 比较低(图 2),表明适度牧压有利于加速养分循环^[6, 24, 29-30]。植物体 N:P 反映了氮、磷对其生长限制的状况,很大程度上取决于元素的环境本底^[28]。本研究中,短期禁牧由于减小了植物体全磷含量(图 2),导致了高寒草甸的 N:P 的显著增大(图 2),可能是因为不同的草原管理方式改变了元素在植物体内的分配。

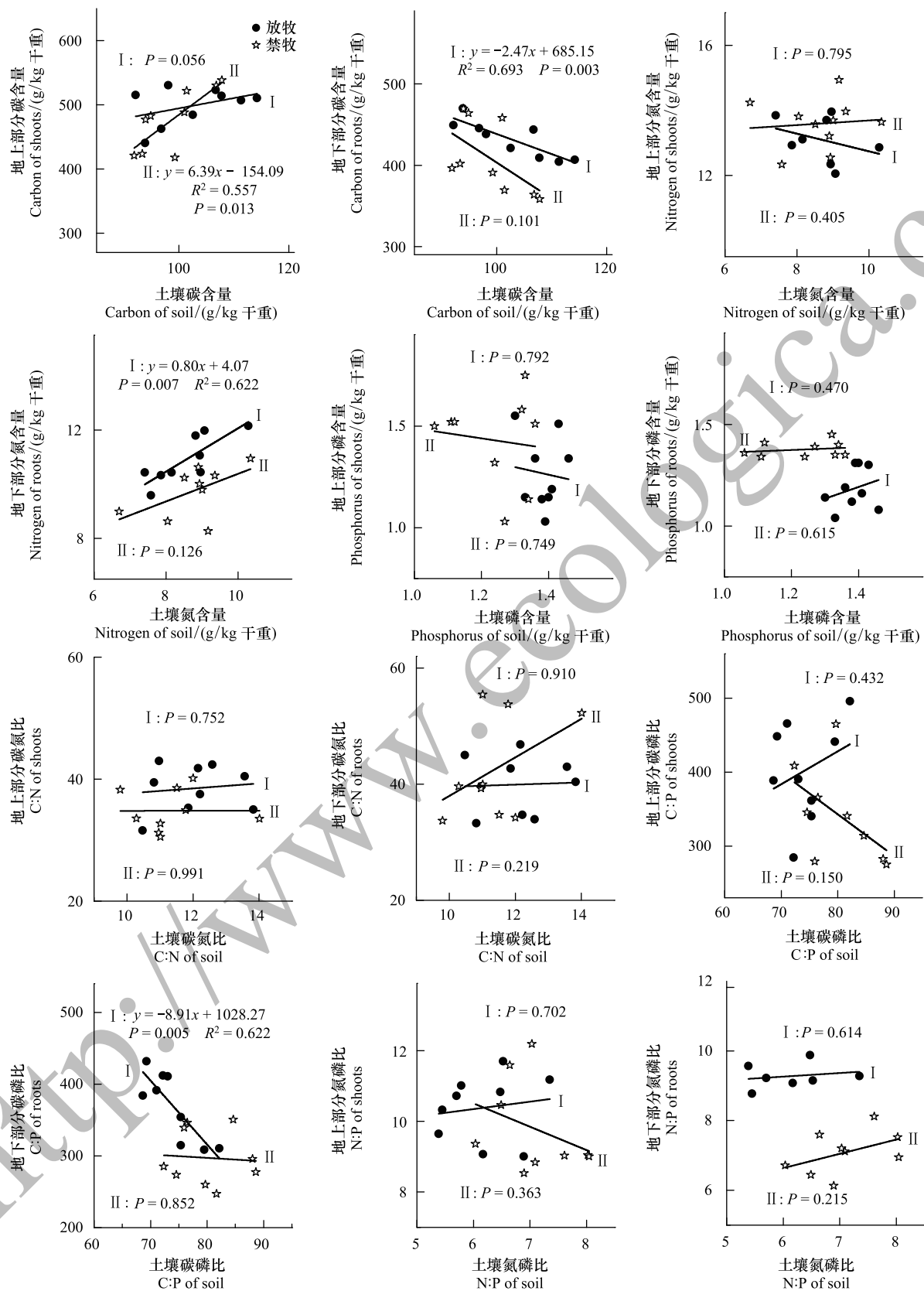


图3 禁牧和放牧影响下植被与0—10cm土壤养分和化学计量比的相关性

Fig.3 Correlation between nutrients and stoichiometry characteristic of vegetation and soil (0–10cm, $n = 9$) under grazing prohibition and grazing

放牧过程中牲畜的踩踏是造成土壤容重增大的直接原因。本研究中,受限于禁牧周期较短,土壤容重并未出现显著减小(表 1)。土壤中的营养元素是植被生长的供给源,同时也受制于植被的返还。短期禁牧下,高寒草甸地上生物量的增加,直接导致了土壤中碳、磷元素含量的增大(表 1);植被生长状况的提高也引起了对土壤中氮素吸收的增加,同时由于牲畜排泄物的归还途径被阻断,共同减小了土壤中的全氮含量(表 1)。土壤 C:N 和 C:P 能够反映有机质的分解状况及其对土壤肥力的潜在贡献^[31]。短期禁牧在导致植被 C:N 增大(图 2)的同时,相应增大了土壤 C:N(表 1)^[25, 30]。

3.2 禁牧下植被-土壤间养分元素的关联性

植被-土壤系统是生态系统中营养元素的主要贮存库,在元素的循环过程中存在密切联系。早期研究表明,植被-土壤的碳、氮和磷元素含量及其比例之间存在着紧密关系^[20];但也有研究认为,土壤养分充足的条件下,植物体内的养分含量是受植被对养分的需求而非土壤对养分的供给来控制^[26, 32]。相关性分析发现,短期禁牧下土壤全碳含量与植被地上部全碳含量具有显著正相关性(图 3),而自由放牧下土壤全碳、全氮含量分别与植被地下部全碳、全氮含量呈显著相关性(图 3),禁牧及是放牧处理下,土壤全磷含量与植被全磷含量之间无显著相关性(图 3),表明植被与表层土壤主要营养元素含量之间的关联性仅存在于部分植物器官与部分营养元素之间,并且,元素在植被-土壤间存在的相关性与其来源密切相关^[23]。具体而言,植物通过光合作用以二氧化碳的形式固定大气中的碳,并分配到生态系统中^[33],而氮、磷元素则是由植物根系从土壤中吸收的^[23, 34]。此外,青藏高原高寒草甸生长过程中会受土壤中氮、磷元素含量的限制^[35],使得植被-土壤的氮、磷含量间未能达到明显的相关性。土壤碳含量与植被地上、地下部碳含量呈现相反的相关性,表明不同的植被对土壤中碳元素的供给主要来自于地上部,同时受消费者采食作用的影响明显。

本研究发现仅在放牧处理下土壤全氮含量与植被地下部分全氮含量有显著相关性(图 3),这一方面是由于高寒草甸土壤氮矿化速率小,导致土壤氮供应缺乏^[28],植物在生长过程中将较多的资源分配到根系,当根系的营养需求得到满足后,植物地上部分对土壤氮素供应水平的影响才能够表现出来^[36-37];另一方面,放牧过程中牲畜排泄物的添加会加速地表植物凋落物的矿化,提高植物对氮素的吸收^[27-28];此外,根系对土壤变化的反应最为敏感^[38],可能比地上部分更能感受到土壤与植被养分间的关联性。植被和土壤作为陆地生态系统的两个主要构成部分,通过养分元素的循环而发生联系,尤其是用元素比来检测时,如:植被和土壤 N:P 有着密切的关系^[20]。但是本研究仅发现在放牧处理下,土壤 C:P 与植被地下部分 C:P 呈显著负相关(图 3),这可能反映出陆地生态系统中存在的生态化学计量间的关联性远比我们理解的复杂,需要更加系统的研究。

4 结论

(1)短期禁牧显著改变了高寒草甸植被的总盖度、地上生物量和根冠比,以及植物体全磷含量、N:P,以及土壤全磷含量。

(2)土壤全碳含量与植被地上部碳含量在禁牧下呈显著正相关性,而在自由放牧下与植被地下部碳含量呈显著负相关性,表明不同的草原管理模式(禁牧和放牧)对高寒草甸土壤与植被养分分配的平衡会产生不同的影响。而土壤中碳和氮仅与部分植物器官存在相关性,表明植被与表层土壤主要养分含量之间的关联性仅存在于部分植物器官与部分养分含量之间。

参考文献(References):

- [1] Luo C Y, Xu G P, Chao Z G, Wang S P, Lin X W, Hu Y G, Zhang Z H, Duan J C, Chang X F, Su A L, Li Y N, Zhao X Q, Du M Y, Tang Y H, Kimball B. Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan plateau. *Global Change Biology*, 2010, 16(5): 1606-1617.
- [2] 高英志, 韩兴国, 汪诗平. 放牧对草地土壤的影响. *生态学报*, 2004, 24(4): 790-797.
- [3] Zhou H K, Tang Y H, Zhao X Q, Zhou L. Long-term grazing alters species composition and biomass of a shrub meadow on the Qinghai-Tibet

- Plateau. Pakistan Journal of Botany, 2006, 38(4): 1055-1069.
- [4] 侯扶江, 常生华, 于应龙, 林慧龙. 放牧家畜的践踏作用研究评述. 生态学报, 2004, 24(4): 784-789.
- [5] 侯扶江, 杨中艺. 放牧对草地的作用. 生态学报, 2006, 26(1): 244-264.
- [6] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Pan Q M, Zhang L X, Chen S P, Wang Q B, Han X G. Grazing alters ecosystem functioning and C:N:P stoichiometry of grasslands along a regional precipitation gradient. Journal of Applied Ecology, 2012, 49(6): 1204-1215.
- [7] 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 放牧和围封对藏北高寒草原紫花针茅群落生物量分配及碳、氮、磷储量的影响. 草业科学, 2015, 32(11): 1878-1886.
- [8] Deng L, Sweeney S, Shangguan Z P. Grassland responses to grazing disturbance: plant diversity changes with grazing intensity in a desert steppe. Grass and Forage Science, 2014, 69(3): 524-533.
- [9] An H, Li G Q. Effects of grazing on carbon and nitrogen in plants and soils in a semiarid desert grassland, China. Journal of Arid Land, 2015, 7(3): 341-349.
- [10] 杨青, 何贵永, 孙浩智, 杜国祯. 青藏高原高寒草甸土壤理化性质及微生物量对放牧强度的响应. 甘肃农业大学学报, 2013, 48(4): 76-81.
- [11] 谈嫣蓉, 杜国祯, 陈懂懂, 孙大帅, 张世虎, 王向涛. 放牧对青藏高原东缘高寒草甸土壤酶活性及土壤养分的影响. 兰州大学学报: 自然科学版, 2012, 48(1): 86-91.
- [12] Gao Y H, Zeng X Y, Schumann M, Chen H. Effectiveness of exclosures on restoration of degraded alpine meadow in the eastern Tibetan plateau. Arid Land Research and Management, 2011, 25(2): 164-175.
- [13] Yang Z A, Xiong W, Xu Y Y, Jiang L, Zhu E X, Zhan W, He Y X, Zhu D, Zhu Q A, Peng H H, Chen H. Soil properties and species composition under different grazing intensity in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau, China. Environmental Monitoring and Assessment, 2016, 188: 678.
- [14] Shang Z H, Deng B, Ding L M, Ren G H, Xin G S, Liu Z Y, Wang Y L, Long R J. The effects of three years of fencing enclosure on soil seed banks and the relationship with above-ground vegetation of degraded alpine grasslands of the tibetan plateau. Plant and Soil, 2013, 364(1/2): 229-244.
- [15] Wu G L, Du G Z, Liu Z H, Thirgood S. Effect of fencing and grazing on a Kobresia-dominated meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau. Plant and Soil, 2009, 319(1): 115-126.
- [16] Zhang Y, Dong S K, Gao Q Z, Liu S L, Liang Y, Cao X J. Responses of alpine vegetation and soils to the disturbance of plateau pika (*Ochotona curzoniae*) at burrow level on the Qinghai-Tibetan Plateau of China. Ecological Engineering, 2016, 88: 232-236.
- [17] Feng R Z, Long R J, Shang Z H, Ma Y S, Dong S K, Wang Y L. Establishment of *Elymus natans* improves soil quality of a heavily degraded alpine meadow in Qinghai-Tibetan Plateau, China. Plant and Soil, 2010, 327(1/2): 403-411.
- [18] Shi C G, Silva L C R, Zhang H X, Zheng Q Y, Xiao B X, Wu N, Su G. Climate warming alters nitrogen dynamics and total non-structural carbohydrate accumulations of perennial herbs of distinctive functional groups during the plant senescence in autumn in an alpine meadow of the Tibetan Plateau, China. Agricultural and Forest Meteorology, 2015, 200: 21-29.
- [19] 杨振安, 宋双飞, 李靖, 李红, 罗志斌. 不同林龄华北落叶松人工林根系特征和氮磷养分研究. 西北植物学报, 2014, 34(7): 1432-1442.
- [20] Fan H B, Wu J P, Liu W F, Yuan Y H, Hu L, Cai Q K. Linkages of plant and soil C:N:P stoichiometry and their relationships to forest growth in subtropical plantations. Plant and Soil, 2015, 392(1/2): 127-138.
- [21] Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. Global Change Biology, 2006, 12(1): 84-96.
- [22] Wang Q J, Li S X, Jing Z C, Wang W Y. Response of carbon and nitrogen content in plants and soils to vegetation cover change in alpine *Kobresia* meadow of the source region of Lantsang, Yellow and Yangtze Rivers. Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(3): 885-894.
- [23] Yang X J, Huang Z Y, Zhang K L, Cornelissen J H C. C:N:P stoichiometry of *Artemisia* species and close relatives across northern China: unravelling effects of climate, soil and taxonomy. Journal of Ecology, 2015, 103(4): 1020-1031.
- [24] 丁小慧, 宫立, 王东波, 伍星, 刘国华. 放牧对呼伦贝尔草地植物和土壤生态化学计量学特征的影响. 生态学报, 2012, 32(15): 4722-4730.
- [25] 马红彬, 谢应忠. 不同放牧强度下荒漠草原植物的补偿性生长. 中国农业科学, 2008, 41(11): 3645-3650.
- [26] Luo W T, Elser J J, Lü X T, Wang Z W, Bai E, Yan C F, Wang C, Li M H, Zimmermann N E, Han X G, Xu Z W, Li H, Wu Y N, Jiang Y. Plant nutrients do not covary with soil nutrients under changing climatic conditions. Global Biogeochemical Cycles, 2015, 29(8): 1298-1308.
- [27] Jiang Y Y, Tang S M, Wang C J, Zhou P, Tenuta M, Han G D, Huang D. Contribution of urine and dung patches from grazing sheep to methane and carbon dioxide fluxes in an Inner Mongolian desert grassland. Asian-Australasian Journal of Animal Sciences, 2012, 25(2): 207-212.
- [28] Jiang L L, Wang S P, Pang Z, Wang C S, Kardol P, Zhou X Q, Rui Y C, Lan Z C, Wang Y F, Xu X L. Grazing modifies inorganic and organic nitrogen uptake by coexisting plant species in alpine grassland. Biology and Fertility of Soils, 2016, 52(2): 211-221.

- [29] 张婷, 翁月, 姚凤娇, 史印涛, 崔国文, 胡国富. 放牧强度对草甸植物小叶章及土壤化学计量比的影响. 草业学报, 2014, 23(2): 20-28.
- [30] 李香真, 陈佐忠. 放牧草地生态系统中氮素的损失和管理. 气候与环境研究, 1997, 2(3): 241-250.
- [31] Bui E N, Henderson B L. C:N:P stoichiometry in Australian soils with respect to vegetation and environmental factors. Plant and Soil, 2013, 373(1/2): 553-568.
- [32] Prentice I C, Dong N, Gleason S M, Maire V, Wright I J. Balancing the costs of carbon gain and water transport: testing a new theoretical framework for plant functional ecology. Ecology Letters, 2014, 17(1): 82-91.
- [33] Bassman J H, Dickmann D I. Effects of defoliation in the developing leaf zone on young *Populus × euramericana* plants. II. Distribution of ^{14}C -photosynthate after defoliation. Forest Science, 1985, 31(2): 358-366.
- [34] Jiao F, Shi X R, Han F P, Yuan Z Y. Increasing aridity, temperature and soil pH induce soil C-N-P imbalance in grasslands. Scientific Reports, 2016, 6: 19601.
- [35] 杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生. 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. 植物生态学报, 2014, 38(2): 159-166.
- [36] Bowman W D, Bahn L, Damm M. Alpine landscape variation in foliar nitrogen and phosphorus concentrations and the relation to soil nitrogen and phosphorus availability. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2003, 35(2): 144-149.
- [37] 耿燕, 吴漪, 贺金生. 内蒙古草地叶片磷含量与土壤有效磷的关系. 植物生态学报, 2011, 35(1): 1-8.
- [38] 刘兴诏, 周国逸, 张德强, 刘世忠, 褚国伟, 闫俊华. 南亚热带森林不同演替阶段植物与土壤中 N、P 的化学计量特征. 植物生态学报, 2010, 34(1): 64-71.