

DOI:10.11686/cyxb2025296

<http://cyxb.magtech.com.cn>

王佳铭, 吴飞, 杨沂杰, 等. 施氮和刈割对辽西北退化草地 3 种优势植物生态化学计量变化的影响. 草业学报, 2026, 35(7): 46—57.

WANG Jia-ming, WU Fei, YANG Yi-jie, *et al.* Effects of nitrogen addition and mowing on ecological stoichiometry of three dominant plant species in northwestern Liaoning Province. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(7): 46—57.

施氮和刈割对辽西北退化草地 3 种优势植物生态化学计量变化的影响

王佳铭¹, 吴飞¹, 杨沂杰¹, 吕林有², 乌云娜¹, 宋彦涛^{1*}

(1. 大连民族大学环境与资源学院, 辽宁 大连 116600; 2. 辽宁省沙地治理与利用研究所, 辽宁 阜新 123008)

摘要:为探究施氮与刈割对辽西北退化草地植物生态化学计量特征变化的影响,本研究以羊草、寸草苔和糙隐子草为对象,通过施氮和刈割留茬高度双因子试验,并采用三因素与双因素方差分析、冗余分析及相关性矩阵分析了不同处理下 3 种植物碳(C)、氮(N)、磷(P)含量及碳氮比(C:N)、氮磷比(N:P)的响应特征。结果表明:1)施氮显著提高糙隐子草与寸草苔的氮含量,糙隐子草的碳含量显著下降,碳氮比显著降低,对羊草无显著影响;2)刈割留茬 6 cm 显著提高糙隐子草碳含量,留茬 12 cm 显著降低寸草苔磷含量,对羊草无显著影响;3)刈割留茬 6 cm 与施氮交互处理 3 种物种氮磷比均大于 16,表明 3 种物种均受到磷限制;4)在短期围封下留茬 6 cm 与施氮协同显著提升植物氮含量、降低碳氮比,并诱导养分限制从氮转向磷,从而优化了植物养分循环,但长期效应仍需进一步验证,刈割留茬 3 或 12 cm 会加剧寸草苔磷养分限制;5)在刈割留茬 6 cm 与施氮协同处理下,氮磷含量的异步变化表明氮和磷在不同植物中发生解耦。研究结果为退化草地恢复中氮肥施用与刈割管理的权衡提供了科学依据。

关键词:退化草地;氮肥;刈割;碳氮比;磷含量

Effects of nitrogen addition and mowing on ecological stoichiometry of three dominant plant species in northwestern Liaoning Province

WANG Jia-ming¹, WU Fei¹, YANG Yi-jie¹, LYU Lin-you², Wuyunna¹, SONG Yan-tao^{1*}

1. College of Environmental and Resources, Dalian Minzu University, Dalian 116600, China; 2. Liaoning Provincial Research Institute of Sand Control and Utilization, Fuxin 123008, China

Abstract: To investigate the effects of nitrogen addition and mowing on the ecological stoichiometric characteristics of plants in degraded grasslands of northwest Liaoning, this study examined *Leymus chinensis*, *Carex duriuscula*, and *Cleistogenes squarrosa* through a two-factor experiment involving nitrogen application and stubble mowing height. The responses of carbon (C), nitrogen (N), and phosphorus (P) contents, as well as the C:N and N:P in the three plant species under different treatments were analyzed using three-way and two-way analysis of variance (ANOVA), redundancy analysis (RDA), and correlation matrices. The results showed that: 1) N addition significantly increased the nitrogen concentration in *C. squarrosa* and *C. duriuscula*, while it significantly decreased the carbon concentration and the C:N in *C. squarrosa*. No significant effect was observed on *L. chinensis*. 2) Mowing at a 6 cm stubble height significantly increased the carbon concentration in *C. squarrosa*, whereas mowing

收稿日期:2025-07-16;改回日期:2025-09-10

基金项目:国家自然科学基金(32171556),辽宁省科技计划联合计划应用基础研究项目(2023JH2/101700027)和中央高校基本科研业务费(2025)资助。

作者简介:王佳铭(2001—),男,吉林四平人,在读硕士。E-mail: 1309609979@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: songyantao@dlmu.edu.cn

at a 12 cm stubble height significantly reduced the phosphorus concentration in *C. duriuscula*. Mowing had no significant effect on *L. chinensis*. 3) Under the combined treatment of mowing at 6 cm stubble height with N addition, the N:P of all three species exceeded 16, indicating the emergence of an interaction involving phosphorus limitation. 4) Short-term fencing revealed that the synergy between mowing at 6 cm stubble height and N addition significantly enhanced plant nitrogen concentration, reduced the C:N, and induced a shift in nutrient limitation from nitrogen to phosphorus, thereby optimizing plant nutrient cycling. However, the long-term effects require further validation. In contrast, mowing at 3 or 12 cm stubble height exacerbated phosphorus limitation in *C. duriuscula*. 5) The asynchronous changes in nitrogen and phosphorus concentrations under the combined mowing (6 cm) and N addition treatment suggest a decoupling of nitrogen and phosphorus dynamics across the different plant species. These findings provide a scientific basis for balancing nitrogen fertilization and mowing management in the restoration of degraded grasslands.

Key words: degraded grassland; nitrogen fertilizer; mowing; carbon-nitrogen ratio; phosphorus content

草地生态系统是陆地生态系统的重要组成部分,其面积占全球的一半^[1]。重度退化的草地面积已经超过 60%^[2],通常会伴随着荒漠化发展,其生产力、经济潜力等显著下降乃至丧失^[3]。草地退化是自然因素和人类活动长期交互作用的综合结果,其变化会对退化草地的形成造成一定的影响^[4],其典型表征包括植被覆盖度、生物量的下降,优势种发生改变以及土壤情况恶化,养分含量减少,水土流失加重等^[5]。

在退化草地恢复实践中,施氮和刈割是两种核心管理策略,施氮可以有效提高土壤氮含量,进而促进植物对氮的吸收^[6],同时也会影响有机碳在土壤中的固定^[7],从而影响植物体内的碳含量。刈割能够通过改变地上生物量移除强度显著调控土壤呼吸速率,进而改变土壤的理化性质,是草地资源可持续利用的常见方式^[8]。

碳(C)通过光合作用同化后可以为植物的各种生理生化过程提供底物和能量,氮(N)和磷(P)既是各种遗传物质和蛋白质的重要组成物质,更是植物的基本营养元素^[9]。生态化学计量学为解析植物体内元素平衡及其驱动的生态过程提供了强有力的理论框架,也是研究化学元素(如 C、N、P 等植物主要营养成分)平衡的科学^[10]。生态化学计量比可以反映营养动态、微生物营养、养分循环、养分限制、碳循环及生态系统养分供应与需求的平衡等多种指标^[11]。关键的计量比如碳氮比可以反映养分利用效率^[12],氮磷比是反映植物在氮、磷元素限制间变化的一种指标^[13]。

传统草地管理为追求短期产量最大化,常依赖单一养分氮、磷、钾等施用,但长期施用会导致土壤酸化、退化等问题,目前我国农业区土壤有机碳已经下降了 10%~30%^[14]。同样,连年刈割虽可能提升植物多样性,却往往以牺牲初级生产力为代价,因此,如何在氮素输入背景下,精准权衡刈割管理(特别是不同留茬高度)对生物多样性与生产力的差异化效应,已经成为退化草地恢复的关键挑战^[15]。

本研究位于科尔沁沙地南缘的辽西北农牧交错带——中国北方典型的严重退化草地生态系统之一,该地区常年面临严峻的土地沙漠化与生态功能退化威胁。在全球大气氮沉降持续增加的背景下,深入探究该区域植物生态化学计量特征对氮输入和刈割干扰的响应机制,对于优化退化草地恢复策略、维护区域生态安全与可持续发展具有迫切现实意义。本研究在辽西北典型退化草地设立施氮及不同刈割留茬高度的控制试验。通过系统测定不同处理下关键优势物种的 C、N、P 含量及其计量比(C:N、N:P),旨在阐明:1)不同刈割留茬高度的单独效应;2)氮添加与刈割留茬高度二者间的交互效应。研究成果将为深入理解该区域退化草地生态系统养分循环过程、精准制定基于生态化学计量原理的恢复管理措施提供关键科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验地位于辽宁省阜新市彰武县章古台镇沙地治理与利用研究所野外基地(42°42' N、122°32' E),年平均降

水量 450~500 mm,年平均蒸发量 1789.8 mm,属于温和半湿润的季风大陆性气候,年平均气温 7.3℃,海拔 260 m,土壤类型为风沙土,养分贫瘠,原始植被属于华北区系和蒙古区系的过渡地带,草地群落中常见的优势物种有寸草苔(*Carex duriuscula*)、羊草(*Leymus chinensis*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等^[16]。

1.2 试验设计与样品采集

试验开始于 2017 年 6 月,设置围封区和对照区。对照区正常放牧,截至 2024 年 9 月,围封区域已禁牧 8 年。2017—2024 年共取样 8 次,每年 8 月中旬在固定样方外四周不同区域取样,本试验数据采用 2024 年采取的植物数据。2017—2024 年,每年 8 月在取样完成后进行一次刈割处理,将刈割后的地上部分移除样地外,避免对试验造成影响。本研究采用双因素试验设计,包括施氮和刈割两种非生物因素。退化生态系统的地上生物量,物种丰富度和植物功能群组成的变化在氮添加率约为 10.5 g N·m⁻²时达到饱和^[17],此施氮水平属于变化临界点,因此本试验施氮包括两种水平,不施氮和施氮(10 g N·m⁻²);刈割强度包括 4 种水平,留茬 3、6、12 cm 和不刈割。共包括 8 种处理。每种处理 5 个重复,共 40 个小区,小区面积 3 m×3 m,间隔 0.8 m。

试验开始之前,在每个样地随机选取 1 个 0.5 m×1.0 m 样方,进行群落调查。然后选取羊草、寸草苔、糙隐子草作为试验对象。对试验对象地上部分进行齐地面刈割,105℃杀青 30 min 后,65℃烘干至恒重,记录重量,以干重作为地上生物量。然后将样品粉碎并标记,保存待测。

1.3 植物养分含量测定

将目标样品采用球磨仪(Retsch-MM400,德国)粉碎,对其碳、氮、磷含量及相关指标进行测定,植物全碳采用重铬酸钾氧化法测定,植物全氮采用消解—凯氏定氮法测定,植物全磷采用消解—钼锑抗比色法测定^[18]。

1.4 数据分析

采用三因素方差分析来分析植物物种、施氮、刈割留茬高度及其交互作用对植物碳、氮、磷含量,以及碳氮比、氮磷比的影响。采用双因素方差分析来分析施氮和刈割留茬高度及其交互作用对每个植物物种的碳、氮、磷含量及碳氮比、氮磷比的影响。在进行方差分析之前,对所有数据进行正态性和方差齐性检验,必要时对数据进行平方根或对数变换,以满足 ANOVA 的正态性假设。采用相关性矩阵分析 3 种植物不同化学计量指标间的相关性。采用冗余分析来分析 3 种物种各自 C、N、P、C:N、N:P 与其生物量间的关系。以上分析均采用 SPSS 26.0 完成,采用 Origin 2022 作图,冗余分析采用 canoco 5 完成。

2 结果与分析

2.1 施氮和刈割对植物碳氮磷含量的影响

三因素方差分析表明(表 1)不同物种间的碳含量无显著差异,刈割对碳含量变化存在显著影响,其他处理对植物碳含量变化均无显著影响,整体而言 3 种物种的碳含量关系是羊草>糙隐子草>寸草苔。

表 1 施氮、刈割对不同植物化学计量特征影响的三因素方差分析结果(P 值)

Table 1 Results of three-way ANOVA (P-values) for the effects of nitrogen addition, mowing, and their interactions on plant stoichiometric traits

处理 Treatment	自由度 Degree of freedom	碳含量 Carbon content	氮含量 Nitrogen content	磷含量 Phosphorus content	碳氮比 C:N	氮磷比 N:P
物种 Species	2	0.060	0.023	0.032	0.001	0.148
刈割 Mowing	3	0.002	<0.001	0.005	<0.001	0.001
施氮 Nitrogen addition	1	0.506	<0.001	0.878	<0.001	0.060
物种×刈割 Species×mowing	6	0.152	<0.001	0.879	0.001	0.625
物种×施氮 Species×nitrogen addition	2	0.729	<0.001	0.720	0.037	0.291
刈割×施氮 Mowing×nitrogen addition	3	0.121	0.004	0.002	0.530	<0.001
物种×刈割×施氮 Species×mowing×nitrogen addition	6	0.897	<0.001	0.915	0.022	0.435

糙隐子草在刈割留茬 6 cm 处理下碳含量最高,在仅施氮处理下含量最低,留茬 3 与 6 cm 间存在显著差异;寸草苔在刈割留茬 6 cm 处理下碳含量最高,在刈割留茬 3 cm 处理下碳含量最低,留茬 3 与 6 cm 间存在显著差异;羊草在刈割留茬 12 cm 处理下碳含量最高,在刈割留茬 3 cm 处理下碳含量最低,各处理间的碳含量均无显著差异(图 1)。

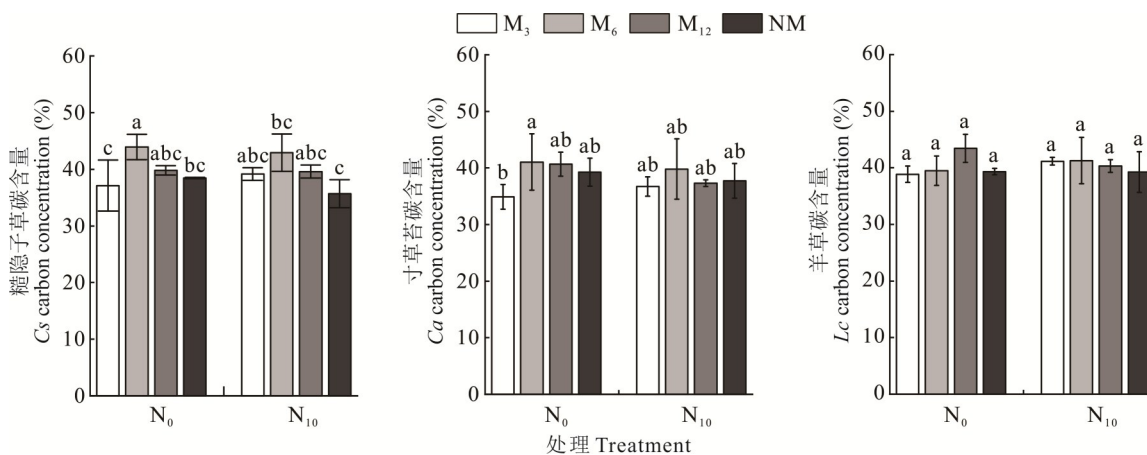


图 1 不同处理下植物碳含量

Fig. 1 Mean plant carbon content under different treatments

N_0 : 不施氮 No nitrogen addition; N_{10} : 施氮 Nitrogen addition; NM: 不刈割 No mowing; $M_3/M_6/M_{12}$: 刈割留茬 3、6、12 cm Mowing with 3/6/12 cm stubble. *Lc*: 羊草 *L. chinensis*; *Ca*: 寸草苔 *C. duriuscula*; *Cs*: 糙隐子草 *C. squarrosa*. 不同小写字母表示不同处理间存在显著性差异 ($P < 0.05$), 下同。Different lowercase letters are significantly different among treatments ($P < 0.05$). The same below.

三因素方差分析表明(表 1)不同物种间的氮含量存在显著差异,且刈割和施氮及其交互作用均对氮含量的变化有显著影响,整体上 3 种物种的氮含量关系是寸草苔>糙隐子草>羊草。

糙隐子草在仅施氮处理下氮含量最高、留茬 6 cm 氮含量最低。与不施氮不刈割处理对比,施氮处理、留茬 3 cm 施氮交互处理、留茬 6 cm 施氮交互处理、留茬 12 cm 施氮交互处理均使得糙隐子草的氮含量显著上升,分别上升 25.98%、26.18%、24.41%、38.60%;寸草苔在留茬 3 cm 施氮交互处理下氮含量最高,与不施氮不刈割处理对比,施氮、留茬 3 cm、留茬 3 cm 施氮交互处理、留茬 6 cm 施氮交互处理、留茬 12 cm 施氮交互处理均使得其氮含量显著上升,分别提高 18.1%、21.9%、23.9%、14.6%、15.8%;羊草在留茬 3 cm 施氮交互处理下氮含量最高,与不施氮不刈割处理对比,留茬 3 cm 施氮交互处理、留茬 6 cm 施氮交互处理两种处理下其氮含量显著上升,分别提高了 62.5%、44.6%(图 2)。

三因素方差分析表明(表 1),不同物种间的磷含量存在显著差异,刈割及刈割施氮交互处理也对植物的磷含量变化存在显著影响,其余处理均对植物磷含量变化无显著影响,总体上 3 个物种的磷含量大小关系是糙隐子草>寸草苔>羊草。

糙隐子草在留茬 6 cm 施氮交互处理下磷含量最低,与不施氮不刈割处理对比,在留茬 6 cm 施氮交互处理下会使其磷含量显著下降,下降了 60.3%,其余处理对糙隐子草的磷含量变化没有显著影响;寸草苔在留茬 3 cm 磷含量最高、留茬 12 cm 磷含量最低,与不施氮不刈割处理对比,在留茬 12 cm 处理下寸草苔的磷含量显著下降了 68.3%,其余处理均对寸草苔的磷含量变化没有显著影响;羊草在留茬 3 cm 施氮交互处理下磷含量最高,在留茬 12 cm 处理下磷含量最低,各处理间均没有显著差异(图 3)。

2.2 施氮和刈割对植物碳氮磷计量比的影响

三因素方差分析表明(表 1),不同物种间的碳氮比存在显著差异,刈割和施氮的交互作用对碳氮比的变化不存在显著影响,其余处理均对碳氮比的变化存在显著影响,总体上 3 种物种的碳氮比大小关系是羊草>糙隐子草>寸草苔。从单一物种来看,刈割和施氮两种处理均对 3 种物种的碳氮比变化存在显著影响。

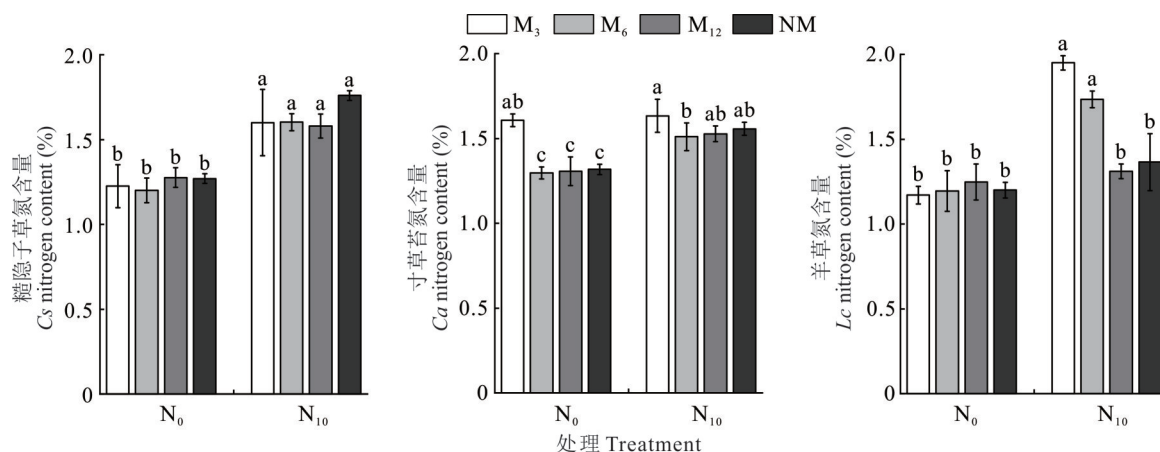


图2 不同处理下植物氮含量

Fig. 2 Mean plant nitrogen content under different treatments

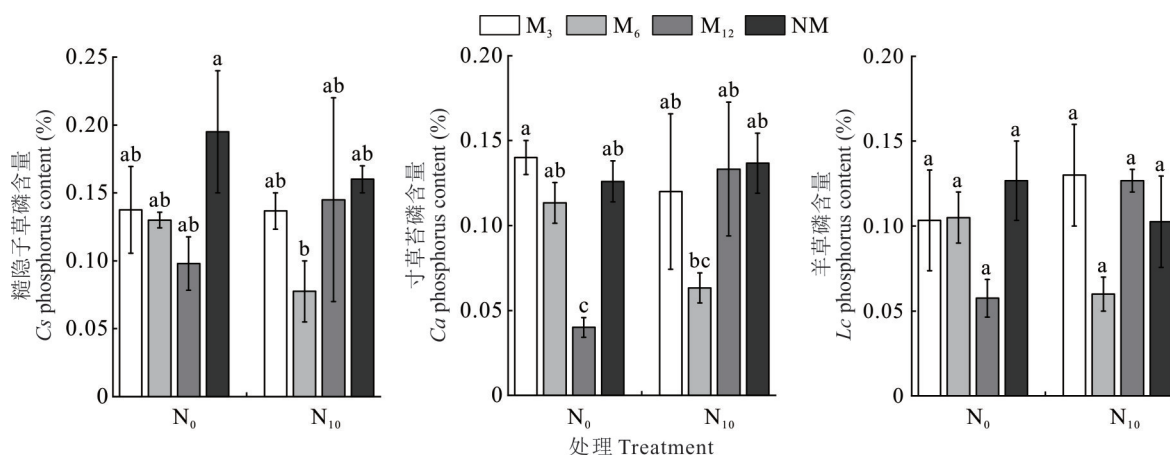


图3 不同处理下植物磷含量

Fig. 3 Mean plant phosphorus content under different treatments

与不施氮不刈割处理对比,糙隐子草碳氮比在刈割留茬6 cm处理下显著上升20.9%,施氮、刈割留茬3 cm施氮交互处理、刈割留茬12 cm施氮交互处理均显著下降,分别下降33.3%、18.4%、17.3%,刈割留茬6 cm处理下糙隐子草的碳氮比最大,为36.7;寸草苔在施氮、刈割留茬3 cm、刈割留茬3 cm施氮交互处理、刈割留茬12 cm施氮交互处理下,碳氮比均显著下降,分别下降了18.6%、27.2%、24.5%、17.9%,刈割留茬3 cm下碳氮比最低,为21.7,其余处理均无显著变化;羊草在刈割留茬3 cm施氮交互处理、刈割留茬6 cm施氮交互处理碳氮比均显著下降,分别下降了35.7%、27.5%,在刈割留茬3 cm施氮交互处理下碳氮比最低,为21.1(图4)。

三因素方差分析表明(表1),总体上,刈割及刈割施氮交互作用处理下氮磷比存在显著变化,其余处理下的氮磷比无显著变化,3种物种的氮磷比大小关系是寸草苔>羊草>糙隐子草;从单一物种上看,刈割施氮交互作用处理下羊草的氮磷比存在显著变化,刈割及刈割施氮交互作用处理下寸草苔的氮磷比存在显著变化,其余均无显著变化。

糙隐子草仅在刈割留茬6 cm施氮交互作用处理下氮磷比显著上升,和不施氮不刈割处理对比上升了75.3%,其余处理下的氮磷比均无显著变化;寸草苔在刈割留茬6 cm施氮交互作用处理、刈割留茬12 cm处理下氮磷比均显著上升,和不施氮不刈割处理对比分别上升了57.1%、67.2%,在刈割留茬12 cm处理下氮磷比最大,为33.5;羊草在刈割留茬6 cm施氮交互作用处理、刈割留茬12 cm处理氮磷比均显著上升,和不施氮不刈割处理对比分别上升了66.0%、59.9%,刈割留茬6 cm施氮交互作用处理下氮磷比最大,为29.1,其余处理下氮磷比无显著变化(图5)。

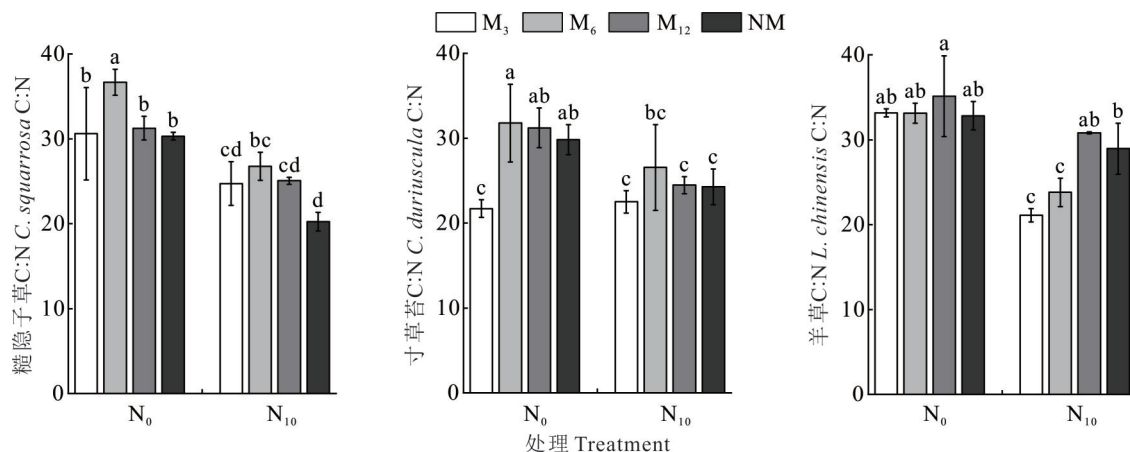


图 4 不同处理下植物碳氮比

Fig. 4 Mean plant C:N under different treatments

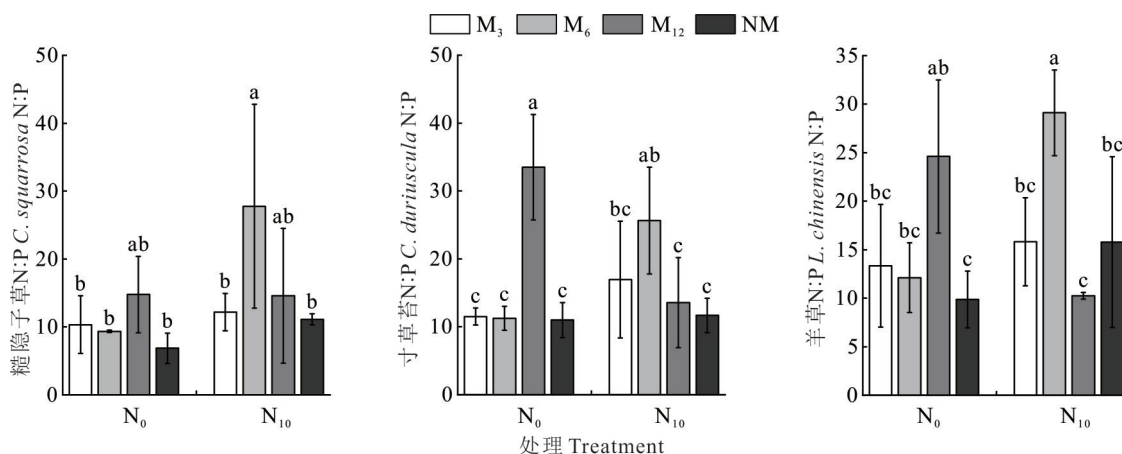


图 5 不同处理下植物氮磷比

Fig. 5 Mean plant N:P under different treatments

2.3 植物养分含量及计量比与生物量的关系

由表 2 可看出,羊草的碳含量与氮磷比间存在显著相关性,氮含量与碳氮比存在显著相关性,磷含量与氮磷比存在显著相关性;寸草苔的碳含量与氮含量和碳氮比均存在显著相关性,氮含量与碳氮比间存在显著相关性,磷含量与氮磷比间存在显著相关性;糙隐子草的碳含量与碳氮比存在显著相关性,氮含量与碳氮比间存在显著相关性,磷含量与氮磷比间存在显著相关性,除以上显著关系外其余两计量间均无显著相关性。

图 6 是综合生物量与 3 种植物的养分含量(C、N、P)及计量比(C:N、N:P)的冗余分析。结果表明,解释变量对生物量的总解释量为 90.6%。第 1 轴特征值为 0.82,解释了生物量变化的 82.00%;第 2 轴特征值 0.0658,累积解释变异 88.58%;第 3 轴累积解释变异 90.59%;第 4 轴累积至 99.32%。并且进一步进行了 Monte Carlo 检验,筛选出有显著影响的因子,剔除不显著的因子得到的结果如下,仅以下描述的响应变量对物种生物量特征的解释作用具有统计显著性,羊草的生物量箭头指向 RDA1 正方向,与其磷含量箭头方向高度一致,羊草生物量与自身磷含量呈显著正相关($F=6.6, P=0.024$),磷含量对其生物量的解释率为 29.2%,即羊草磷含量对其生物量影响最大。寸草苔生物量箭头方向与寸草苔氮含量箭头夹角大于 90°,其呈显著负相关($F=5.1, P=0.043$),氮含量对其生物量的解释率为 23.4%,即寸草苔氮含量对其生物量影响最大。糙隐子草生物量箭头指向 RDA2 正方向,与糙隐子草碳含量箭头方向一致,其之间呈显著正相关($F=8.9, P=0.015$),碳含量对其生物量的解释率为 35.7%,即糙隐子草碳含量对其生物量影响最大。

表2 3种植物化学计量特征间的相关性矩阵

Table 2 Correlation matrix of stoichiometric traits across three plant species

物种 Species	指标 Index	氮含量 Nitrogen content	磷含量 Phosphorus content	碳氮比 C:N	氮磷比 N:P
羊草 <i>L. chinensis</i>	碳含量 Carbon content	0.200	−0.355	0.213	0.485*
	氮含量 Nitrogen content		0.122	−0.902**	0.198
	磷含量 Phosphorus content			−0.266	−0.873**
	碳氮比 C:N				0.023
寸草苔 <i>C. duriuscula</i>	碳含量 Carbon content	−0.527**	−0.265	0.856**	0.169
	氮含量 Nitrogen content		0.307	−0.886**	−0.112
	磷含量 Phosphorus content			−0.329	−0.862**
	碳氮比 C:N				0.161
糙隐子草 <i>C. squarrosa</i>	碳含量 Carbon content	−0.026	−0.301	0.501*	0.177
	氮含量 Nitrogen content		0.026	−0.866**	0.306
	磷含量 Phosphorus content			−0.166	−0.780**
	碳氮比 C:N				−0.200

*, $P<0.05$; **, $P<0.01$.

3 讨论

3.1 不同处理对不同物种C、N、P含量变化的影响

本研究发现,糙隐子草的碳含量在刈割留茬6 cm处理下会显著高于不施氮不刈割处理对照,这可能与刈割改善其土壤微环境有关。适度的刈割能够提高土壤温度,潜在地提高了生态系统总的生产力,并且促进了生态系统中的光合作用,从而促进了其碳固定量,使其碳含量显著提高^[19];糙隐子草和寸草苔两种植物在刈割留茬6与3 cm对比下,其二者的碳含量均显著上升但变化不同,这种差异与不同刈割强度对光合生理的调控有关,适度的刈割处理能够使植物的净光合速率和光饱和点等提高^[20],高强度的刈割(留茬3 cm)可能使得二者的叶片损伤过度,使得两种植物净光合速率有所下降,最终导致刈割留茬6 cm下碳含量显著高于刈割留茬3 cm。

刈割留茬6 cm施氮交互处理下糙隐子草碳含量显著低于单一刈割留茬6 cm的现象,以及施氮和不施氮不刈割处理对比中糙隐子草和寸草苔碳含量均出现下降的趋势,这可能反映出氮饱和状态的存在,在生态系统中如果氮素充足,再施用氮肥就不会对植物起到营养作用,反而会对其生长存在一定的负面影响^[21];由于试验样地常年施氮,本研究中土壤氮有效性可能持续处于高水平达到饱和状态,过度的施氮可能产生了一定的负面影响,抑制了植物的生长和对碳元素的吸收,从而使其碳含量下降。羊草的碳含量在所有处理下都没有发生显著变化,这是因为碳元素是植物生长过程中不可或缺的基础元素,不是主要的受限制元素,其在植物体内的含量较高且相对稳定^[22],这可能是羊草在多重处理下碳含量没有出现显著差异的原因,同时反映了羊草在多变环境中维持核心生理功能的强大能力。

先前的研究表明随着氮肥的添加,植物的氮含量也会随之显著提高^[23–25],本研究中随着氮肥添加,糙隐子草

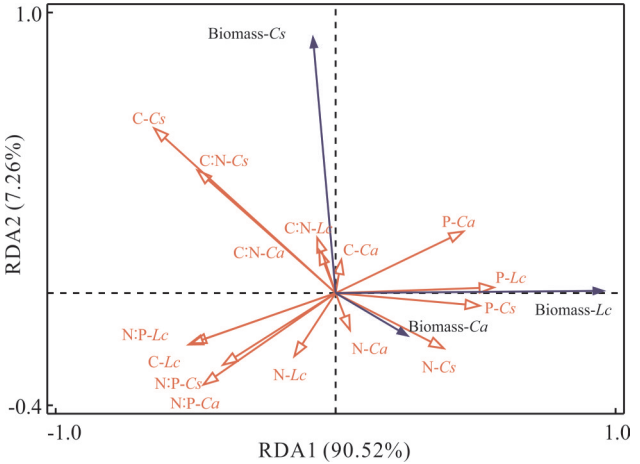


图6 生物量与各植物养分含量及计量比间的冗余分析

Fig. 6 Redundancy analysis of biomass and nutrient content and stoichiometric ratios in various

空心箭头表示养分含量及计量比因素,实心箭头表示不同植物的生物量。Open arrows represent factors of nutrient content and stoichiometric ratios, while solid arrows represent the biomass of different plant species.

和寸草苔的氮含量均显著上升,这与先前的研究结果一致,其变化机制主要在于:1)这是由于施氮会使得土壤的氮有效性提高^[26];2)氮添加还会缓解植物的养分限制,使物种对资源的竞争从地下转向地上,植物可以吸收更多的养分,使得氮含量显著提高^[27]。糙隐子草及寸草苔在刈割留茬3 cm施氮交互作用、刈割留茬6 cm施氮交互作用、刈割留茬12 cm施氮交互作用下氮含量均较不施氮不刈割处理显著提高。较不施氮不刈割处理,单一的刈割处理除刈割3 cm处理下寸草苔的氮含量显著提高,其余单一刈割处理下,氮含量均无显著变化,表明了氮输入是驱动氮含量升高的主导因素,刈割主要与施氮交互作用产生显著影响。然而本研究中羊草对于氮添加的响应变化与其他物种的响应模式并不相同,其氮含量变化并不显著,这与先前的研究结果^[26,28]不同,这可能与稀释效应^[29-30]有关,在高氮条件下植物生长快速导致氮浓度被稀释,即使氮吸收总量提高,但单位质量的氮含量可能并不会发生显著变化。

冗余分析结果表明寸草苔生物量与氮含量呈负相关,这暗示了高氮环境可能会抑制寸草苔生物量积累。刈割留茬3 cm处理下,寸草苔的氮含量显著提升,这很可能与连年刈割下草原生态系统中的土壤养分含量发生显著变化有关^[31]:1)高强度的刈割可能会对土壤对于养分的有效性及其竞争的模式造成影响^[32],且本试验样地为连年刈割,连年刈割可以通过促进植物的丰富度、生物量等指标进而提高土壤的氮储量^[33];2)刈割能显著地刺激土壤中微生物的氮矿化作用从而提升土壤中氮的有效性^[34];3)刈割后凋落物的分解以及酶活性等物质的变化可能进一步促进养分释放,使得土壤养分氮含量的升高^[35]。这些由高强度刈割驱动的变化因素为本试验中寸草苔氮含量的显著升高提供了关键的养分基础。

与不施氮不刈割处理对比,在刈割留茬12 cm处理下寸草苔的磷含量显著降低,这种变化可能与多重机制有关:1)根毛是一种比较常见的根系结构,当土壤磷限制植物生长的时候,植物可以通过增加根毛的数量和长度来应对外界的变化,这样可以在磷限制环境下增强对于土壤中磷元素的获取从而加大自身竞争力提高竞争优势^[36]。首先此刈割处理下对寸草苔的根部造成了一定的破坏,并可能进一步使根毛遭到破坏且影响了根毛的生长,导致其对磷的吸收能力大幅下降。2)其次在根毛受到破坏下其初始磷吸收含量减少,磷的缺乏诱导了根中的多种基因发生变化,其中就包括参与磷清除的基因^[37]。在此情景下使其形成了吸收减少→磷缺乏信号增强→基因表达抑制→吸收进一步受限的负反馈循环,最终造成植物根磷缺乏,从而造成该处理下寸草苔磷含量显著下降。

其余处理下糙隐子草和寸草苔及羊草的磷含量均无显著变化,这与先前位于内蒙古草原的多伦恢复生态站上观察到的现象一致,该研究区属于欧亚草原的一部分,其植被类型为温带草原^[38],该区域的植物生长基本不受磷元素限制。本试验样地(辽西北农牧交错带)同属欧亚温带草原范畴,且位于华北区系与蒙古区系的过渡地带,这种生态背景可能导致了本研究区中的植物生长也基本不受磷元素限制,或者植物已经存在适应性,使得多种处理下磷含量变化表现稳定,导致了磷元素的变化并不显著,但寸草苔在刈割12 cm下的特异性响应也凸显出了其在特定刈割强度下具有独特的敏感性。冗余分析表明磷含量越高,羊草生物量越大。

3.2 不同处理对不同物种C:N、N:P变化的影响

在本研究中,与不施氮不刈割处理对比,施氮对3种优势种的碳含量没有显著影响,但显著提高了糙隐子草和寸草苔的氮含量,导致二者碳氮比显著降低,这同先前的研究结果一致^[39];羊草的碳、氮含量及碳氮比均未受到施氮影响,这说明本样地中羊草可能对氮输入存在脱耦响应。刈割留茬3 cm处理使得寸草苔的碳含量无显著变化而氮含量显著升高进一步影响了寸草苔的碳氮比显著降低。刈割留茬3 cm施氮交互处理使得3种植物的碳含量均无显著变化但氮含量均显著上升,驱动3种优势种碳氮比显著降低。刈割留茬6 cm处理使糙隐子草的碳含量显著上升氮含量稳定,致其碳氮比显著升高,碳氮比的变化与植物的氮利用效率显著相关^[12],这表明上述3种处理下不同优势种的氮利用效率均在发生变化。冗余分析结果表明糙隐子草生物量与碳含量、C:N计量比呈正相关,表明碳含量升高或碳氮比计量比增大(氮含量相对含量低)时,糙隐子草的生物量更易积累,与氮含量呈负相关,进一步说明氮含量过高可能抑制糙隐子草生长。

与不施氮不刈割处理相比,在刈割留茬6 cm施氮交互处理下,3个优势种的氮含量均显著升高,且糙隐子草的磷含量显著降低,另外两物种变化不显著,进而导致了3种物种在该处理下的氮磷比都显著提高。植被的氮磷

比受氮限制及磷限制,当氮磷比大于16时,植物主要受到磷限制,当氮磷比小于14时,氮主要限制了植物的生长,当氮磷比为14~16时,氮或磷两种元素就都有可能限制植物生长,或者两种元素共同限制^[13]。本试验中糙隐子草在刈割留茬12 cm及刈割留茬12 cm施氮交互处理两种处理下均可能受到两种元素的共同限制,刈割留茬6 cm施氮交互处理下主要受到磷限制,其余处理下植物的生长都主要受到氮的限制。刈割留茬3 cm施氮交互处理、刈割留茬6 cm施氮交互处理及刈割留茬12 cm这3种处理下,寸草苔的生长主要受到磷元素的限制,其余处理下都主要受氮元素的限制。施氮处理、刈割留茬3 cm施氮交互处理两种处理下羊草可能受到氮磷两种元素的限制,刈割留茬6 cm施氮交互处理及刈割留茬12 cm两种处理下,羊草的生长主要受到磷元素的限制,而在其余处理中羊草的氮磷比都表现出其更易受到氮元素的限制。

生物体的元素化学计量平衡就是指生态系统中的氮和磷循环保持原有的协同和平衡关系,即元素耦合,然而,由于生物和地球化学过程的控制程度不同,在快速的全球变化下,生物地球化学C、N和P循环可能会不平衡或分离,即元素解耦^[40]。植物氮磷吸收和氮磷比的不同反应会导致植物内部养分循环的解耦及耦合^[41],本研究揭示,刈割施氮交互作用对羊草的氮磷比变化存在显著影响,在刈割留茬6 cm下施氮处理会使得羊草的氮含量显著升高,磷含量保持稳定,导致氮磷比特异性升高,这表明在此特定组合下,羊草氮磷吸收动态发生了解耦,这一发现与温带草原研究中施加氮会导致植物氮和磷的解耦结果一致^[42]。刈割与刈割施氮交互作用均显著调控了寸草苔氮磷比的变化。在刈割留茬12 cm处理下其氮含量保持稳定,磷含量显著下降导致其氮磷比显著上升,寸草苔的氮磷在此特定刈割强度下呈现解耦。

在留茬6 cm并施氮处理下,寸草苔展现出一个关键的响应机制:其磷含量随氮添加显著降低,而氮含量维持稳定,共同驱动了氮磷比的急剧上升和显著的解耦。这一现象与先前的研究不同——如果植物生长不受磷的限制,在氮添加下,植物磷将随着植物氮浓度的增加而增加,进而反映出植物氮和磷的紧密耦合关系^[43]。本研究的结果部分表明,寸草苔在此处理下受磷限制。本研究结果下的磷含量下降(而非预期的协同上升)正是这种磷限制状态被施氮所加剧的直接生理表现。该结果清晰地表明,在特定的管理措施下,外源氮输入不仅未能缓解,反而强化了寸草苔的磷限制压力,导致其氮和磷的吸收与内稳态过程发生解离,形成了一种由资源限制驱动的解耦模式。这一发现深化了对氮添加在已存在磷限制的生态系统中如何重塑植物养分平衡的理解。

3.3 本研究在实践上的指示意义

3种植物对施氮与刈割不同处理的响应存在显著差异,表明传统的单一草地管理措施在该地区适用性有限,未来生态管理应更注重特异性策略。留茬6 cm施氮交互处理在本研究中表现出较优的协同效应,说明该模式在短期内有助于实现生产力与养分利用效率的协同提升,然而长期施氮可能加剧土壤氮饱和及磷限制风险,建议可作为辽西北退化草地修复的一项尝试性管理措施。

4 结论

通过对辽西北退化草地3种优势植物碳、氮、磷生态化学计量特征的差异化及其变化机制的研究发现,长期施氮可能导致研究区面临氮饱和,且高强度刈割会破坏寸草苔的养分平衡。3种优势种的氮、磷元素之间具有较强的耦合关系。综上所述,在短期围封下研究区应采用留茬6 cm施氮协同模式,平衡生产力与生态韧性,长期围封下可能会存在氮饱和和加剧风险;由于3种优势物种的变化无一致趋势,未来仍需长期定位试验解析养分循环机制,并整合气候降水条件,构建稳定且可持续的修复模式,为退化草地治理提供理论依据与实践方案。

参考文献 References:

- [1] Reeder J D, Schuman G E. Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environmental Pollution*, 2002, 116(3): 457—463.
 - [2] Bai Y F, Huang J H, Zheng S X, *et al.* Drivers and regulating mechanisms of grassland and desert ecosystem services. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(2): 93—102.
- 白永飞, 黄建辉, 郑淑霞, 等. 草地和荒漠生态系统服务功能的形成与调控机制. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 93—102.

- [3] Li B. The rangeland degradation in north China and its preventive strategy. *Scientia Agricultura Sinica*, 1997(6): 2–10.
李博. 中国北方草地退化及其防治对策. *中国农业科学*, 1997(6): 2–10.
- [4] Ma M, Zhang S W, Wei B C. Temporal and spatial pattern of grassland degradation and its determinants for recent 30 years in Xilingol. *Chinese Journal of Grassland*, 2017, 39(4): 86–93.
马梅, 张圣微, 魏宝成. 锡林郭勒草原近 30 年草地退化的变化特征及其驱动因素分析. *中国草地学报*, 2017, 39(4): 86–93.
- [5] Gu C, Jia Z Q, Du B B, *et al.* Reviews and prospects of ecological restoration measures for degraded grasslands of China. *Ecology and Environment Sciences*, 2022, 31(7): 1465–1475.
古琛, 贾志清, 杜波波, 等. 中国退化草地生态修复措施综述与展望. *生态环境学报*, 2022, 31(7): 1465–1475.
- [6] Shi L, Jin M C, Shan X D, *et al.* Influences of different forms of nitrogen fertilizer on the decomposition and release of nutrients from corn straw residue. *Journal of Agricultural Resources and Environment*, 2021, 38(2): 277–285.
石琳, 金梦灿, 单旭东, 等. 不同形态氮素对玉米秸秆腐解与养分释放的影响. *农业资源与环境学报*, 2021, 38(2): 277–285.
- [7] Li Z Y, Ma Y J, Fu X, *et al.* Effects of straw returning methods combined with nitrogen fertilizer on decomposition characteristics of maize straw and soil organic carbon. *Soils and Fertilizers Sciences in China*, 2024(10): 95–104.
李泽毅, 马玉洁, 付鑫, 等. 秸秆还田方式配施氮肥对玉米秸秆腐解特征及土壤有机碳的影响. *中国土壤与肥料*, 2024(10): 95–104.
- [8] Guan W T, Zheng Z R, Diao Z Y, *et al.* Stoichiometric characteristics and their storage of soil carbon, nitrogen and phosphorus in the temperate meadow steppe under different disturbance. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(11): 2959–2966.
关伟涛, 郑志荣, 刁兆岩, 等. 不同干扰方式下温性草甸草原土壤碳氮磷化学计量特征及其储量研究. *草地学报*, 2022, 30(11): 2959–2966.
- [9] Yang H M, Wang D M. Advances in the study on ecological stoichiometry in grass-environment system and its response to environmental factors. *Acta Prataculturae Sinica*, 2011, 20(2): 244–252.
杨惠敏, 王冬梅. 草—环境系统植物碳氮磷生态化学计量学及其对环境因子的响应研究进展. *草业学报*, 2011, 20(2): 244–252.
- [10] Sterner R W, Elser J J. *Ecological stoichiometry: The biology of elements from molecules to the biosphere*. New Jersey: Princeton University Press, 2003.
- [11] Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: A science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(6): 141–153.
曾德慧, 陈广生. 生态化学计量学: 复杂生命系统奥秘的探索. *植物生态学报*, 2005, 29(6): 141–153.
- [12] Wang M, Murphy M T, Moore T R. Nutrient resorption of two evergreen shrubs in response to long-term fertilization in a bog. *Oecologia*, 2014, 174(2): 365–377.
- [13] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441–1450.
- [14] Luo G W, Li L, Friman V P, *et al.* Organic amendments increase crop yields by improving microbe-mediated soil functioning of agroecosystems: A meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 124: 105–115.
- [15] Zhang X J, Yang G J, Ning Y, *et al.* Dominant species drove the balance between biodiversity and productivity in mown grasslands under nitrogen fertilization. *Ecological Applications*, 2025, 35(1): e70009.
- [16] Lv L Y, Zhao Y, Chen X, *et al.* The effect of grazing exclusion on the recovery of underground propagule banks in degraded sandy grassland. *Heilongjiang Animal Science and Veterinary Medicine*, 2019(13): 93–96, 102, 179–180.
吕林有, 赵艳, 陈曦, 等. 围封对退化沙质草地地下繁殖体库恢复的影响. *黑龙江畜牧兽医*, 2019(13): 93–96, 102, 179–180.
- [17] 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. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 358–372.
- [18] Bao S D. *Analysis of soil and agricultural chemistry*. Beijing: China Agriculture Press, 2000: 268–272.
鲍士旦. 土壤农化分析. 北京: 中国农业出版社, 2000: 268–272.
- [19] Zhang F Y, Quan Q, Ma F F, *et al.* Clipping increases ecosystem carbon sequestration and its sensitivity to precipitation change in an alpine meadow. *Plant and Soil*, 2021, 458: 165–174.
- [20] Yang S Q, Bao Y J, Ye J Q, *et al.* Comparison of light response models and response characteristics of *Leymus chinensis* under

- nitrogen deposition and mowing conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(17): 7294–7306.
- 杨斯琪, 鲍雅静, 叶佳琦, 等. 氮沉降和刈割条件下羊草光响应模型比较及响应特性. *生态学报*, 2023, 43(17): 7294–7306.
- [21] Lu X, Mao Q, Gilliam F S, *et al.* Nitrogen deposition contributes to soil acidification in tropical ecosystems. *Global Change Biology*, 2014, 20(12): 3790–3801.
- [22] Xu C B, Zhong Q L, Cheng D L, *et al.* Variation in relationships between SLA and leaf C, N, P stoichiometry in *Machilus pauhoi* among locations. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(19): 6507–6515.
- 徐朝斌, 钟全林, 程栋梁, 等. 基于地理种源的刨花楠苗木比叶面积与叶片化学计量学关系. *生态学报*, 2015, 35(19): 6507–6515.
- [23] Yang L D, Wang G X, Yang Y, *et al.* Responses of leaf functional traits and nitrogen and phosphorus stoichiometry in *Abies fabiri* seedlings in Gongga Mountain to simulated nitrogen deposition. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(1): 44–50.
- 羊留冬, 王根绪, 杨阳, 等. 峨眉冷杉幼苗叶片功能特征及其 N、P 化学计量比对模拟大气氮沉降的响应. *生态学杂志*, 2012, 31(1): 44–50.
- [24] Yan Z B, Jin N Y, Han T S, *et al.* Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of *Arabidopsis thaliana*. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(6): 551–557.
- 严正兵, 金南瑛, 韩廷申, 等. 氮磷施肥对拟南芥叶片碳氮磷化学计量特征的影响. *植物生态学报*, 2013, 37(6): 551–557.
- [25] Lv N, Gao J X, Li Z H, *et al.* Effects of fertilizer application during mid-growing season on vegetation community biomass and species diversity in meadow grasslands. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(2): 109–122.
- 吕娜, 高吉喜, 李政海, 等. 植物生长中期施肥对草甸草原群落特征与物种多样性的影响. *草业学报*, 2025, 34(2): 109–122.
- [26] Huang J Y, Yuan Z Y, Li L H. Changes in N, P and specific leaf area of green leaves of *Leymus chinensis* along nitrogen, phosphorus and water gradients. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2009, 33(3): 442–448.
- 黄菊莹, 袁志友, 李凌浩. 羊草绿叶氮、磷浓度和比叶面积沿氮、磷和水分梯度的变化. *植物生态学报*, 2009, 33(3): 442–448.
- [27] Bobbink R, Hicks K, Galloway J, *et al.* Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 30–59.
- [28] Song Y T, Li Q, Wang P, *et al.* Response of *Leymus chinensis* functional traits and aboveground biomass to nitrogen addition in Songnen grassland in northeast China. *Pratacultural Science*, 2016, 33(7): 1383–1390.
- 宋彦涛, 李强, 王平, 等. 羊草功能性状和地上生物量对氮素添加的响应. *草业科学*, 2016, 33(7): 1383–1390.
- [29] Luo Y, Hui D F, Zhang D Q. Elevated CO₂ stimulates net accumulations of carbon and nitrogen in land ecosystems: A meta-analysis. *Ecology*, 2006, 87(1): 53–63.
- [30] Loladze I. Rising atmospheric CO₂ and human nutrition: Toward globally imbalanced plant stoichiometry. *Trends in Ecology & Evolution*, 2002, 17(10): 457–461.
- [31] Veen G F, De V S, Bakker E S, *et al.* Grazing-induced changes in plant-soil feedback alter plant biomass allocation. *Oikos*, 2014, 123(7): 800–806.
- [32] Helsen K, Ceulemans T, Stevens C J, *et al.* Increasing soil nutrient loads of european semi-natural grasslands strongly alter plant functional diversity independently of species loss. *Ecosystems*, 2014, 17(1): 169–181.
- [33] Cui Z, Liu Y, Huang Z, *et al.* Potential of artificial grasslands in crop rotation for improving farmland soil quality. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(18): 2187–2196.
- [34] Li G, Zhao X, Iqbal B, *et al.* The effect of soil microplastics on *Oryza sativa* L. root growth traits under alien plant invasion. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2023, 11: 1172093.
- [35] Hassan N, Abdullah I, Khan W, *et al.* Effect of grazing and mowing on soil physiochemical properties in a semi-arid grassland of northeast China. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2024, 33(2): 1725–1735.
- [36] Bates T R, Lynch J P. Root hairs confer a competitive advantage under low phosphorus availability. *Plant and Soil*, 2001, 236(2): 243–250.
- [37] Lambers H, Shane M W, Cramer M D, *et al.* Root structure and functioning for efficient acquisition of phosphorus: Matching morphological and physiological traits. *Annals of Botany*, 2006, 98(4): 693–713.
- [38] Yang G, Liu N, Lu W, *et al.* The interaction between arbuscular mycorrhizal fungi and soil phosphorus availability influences

- plant community productivity and ecosystem stability. *Journal of Ecology*, 2014, 102(4): 1072—1082.
- [39] Wang D, Chi Z, Yue B, *et al.* Effects of mowing and nitrogen addition on the ecosystem C and N pools in a temperate steppe: A case study from northern China. *Catena*, 2020, 185: 104332.
- [40] Yuan Z Y, Chen Y H. Decoupling of nitrogen and phosphorus in terrestrial plants associated with global changes. *Nature Climate Change*, 2015, 5(5): 465—469.
- [41] Su Y, Ma X, Le J, *et al.* Decoupling of nitrogen and phosphorus in dominant grass species in response to long-term nitrogen addition in an alpine grassland in Central Asia. *Plant Ecology*, 2021, 222(2): 261—274.
- [42] Lü X T, Reed S C, Yu Q, *et al.* Nutrient resorption helps drive intra-specific coupling of foliar nitrogen and phosphorus under nutrient-enriched conditions. *Plant and Soil*, 2016, 398(1): 111—120.
- [43] Ågren G I, Wetterstedt J Å M, Billberger M F K. Nutrient limitation on terrestrial plant growth-modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*, 2012, 194(4): 953—960.