

DOI: 10.5846/stxb201205310797

林丽, 李以康, 张法伟, 杜岩功, 郭小伟, 李婧, 刘淑丽, 曹广民. 高寒矮嵩草群落退化演替系列氮、磷生态化学计量学特征. 生态学报, 2013, 33 (17): 5245-5251.

Lin L, Li Y K, Zhang F W, Du Y G, Guo X W, Li J, Liu S L, Cao G M. Soil nitrogen and phosphorus stoichiometry in a degradation series of *Kobresia humilis* meadows in the Tibetan Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2013, 33 (17): 5245-5251.

高寒矮嵩草群落退化演替系列氮、 磷生态化学计量学特征

林 丽, 李以康, 张法伟, 杜岩功, 郭小伟, 李 婧, 刘淑丽, 曹广民*

(中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001)

摘要:运用历史资料与实地调查相结合的方法,以多元数量统计为手段确定采样地点,以空间尺度代替时间尺度,确定演替系列,以生态化学计量学为基础探讨了高寒矮嵩草草甸退化演替系列氮(N)磷(P)含量及化学计量学特征,发现:1)高寒矮嵩草草甸土壤全量N、P含量随退化演替程度的加深而呈倒“V”字形变化趋势,速效N、P含量随退化程度的加深呈降低趋势,但土壤草甸全量及速效N/P化学计量学特征则呈现降低趋势;2)地上植物N/P化学计量学特征在整个退化演替过程没有明显的差异。说明高寒矮嵩草群落退化改变了土壤中全量及速效N、P的积累和分解速率,打破了土壤系统养分平衡模式,但并没有明显改变植物地上部分整体的N/P化学计量学特征,因此在退化演替过程中植物N/P比为草地退化诊断的惰性指标;土壤N/P化学计量学特征变化同草地退化演替过程具有较好的同步性,其对草地退化演替的敏感性较高,有可能成为未来草地退化诊断的生态指示指标。

关键词:生态化学计量学; 氮磷比; 高寒矮嵩草草甸; 退化演替

Soil nitrogen and phosphorus stoichiometry in a degradation series of *Kobresia humilis* meadows in the Tibetan Plateau

LIN Li, LI Yikang, ZHANG Fawei, DU Yangong, GUO Xiaowei, LI Jing, LIU Shuli, CAO Guangmin*

Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

Abstract: Alpine *Kobresia humilis* meadows are one of dominant vegetation types in Qinghai-Tibet Plateau. In the past decades, increasing human activities have resulted in dramatic changed in these alpine meadows. As a result, alpine meadows are experiencing different degrees of degradation. The degradation succession stages have been identified as six stations: gramineous grass-*Kobresia humilis* community, *Kobresia humilis* community, thickening in mattic epipedon *Kobrecia pygmaea* community, cracks in mattic epipedon *Kobrecia pygmaea* community, collapse in mattic epipedon *Kobrecia pygmaea* community, and forbs-“black soil beach”. *Kobresia humilis* alpine meadows degradation processes involved variations in soil elements and community structure and composition. Ecological stoichiometry has been developed to understand the relationships between organisms and ecosystem structure and function. Because nitrogen (N) and phosphorus (P) are the two most important elements limiting plant growth in a variety of ecosystems, biomass N:P stoichiometry is most used in this respect. In this study, we investigated N/P ratios of soil and plants in a degradation series of the *Kobresia humilis* alpine meadows in Qinghai-Tibetan Plateau. Furthermore, we analyzed the relationships between of

基金项目:国家自然科学基金重点项目(41030150);中国科学院战略性先导科技专项(XDA05050404);国家自然科学基金面上项目(31270576),国家科技支撑计划课题(2012BAC08B06)

收稿日期:2012-05-31; 修订日期:2013-06-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: caogm@nwipb.ac.cn

the key factors to affect community succession process and N/P ratios of plant and soil. We found that total N and total P content of soil decreased firstly and then increased with increasing degradation. The maximum values appeared in the *Kobresia humilis* community or in the thickening in matic epipedon *Kobrecia pygmaea* community. Available N and available P of soil decreased with increasing degradation. Soil N:P ratio also decreased with the degradation process, and thus the highest soil N/P values appeared in the gramineous grass-*Kobresia humilis* community. By comparison, no significant difference in biomass N/P ratios were observed at community level among succession stages. This indicates that soil N and P cycling decoupled during grassland successional process and led to more P accumulation than N. Consequently, the unbalance of plant nutrition occurs in degraded soils. Insignificant biomass N/P ratios between different plant communities could be ascribed to their homeostasis. These findings provide important implications that soil available N content and available P content as well soil N/P ratios were more sensitive indexes to represent plant community degradation succession process while biomass N/P ratios cannot be used as the index because of its inertness.

Key Words: Ecological stoichiometry, N/P ratio, *Kobresia humilis*, degradation succession process

生态化学计量学是研究生物系统能量、多重化学元素(主要是碳、氮、磷)平衡的科学,是元素平衡对生态交互作用影响的一种理论,这一研究领域使得生物学科不同层次(分子、细胞、有机体、种群、生态系统和全球尺度)的研究理论能够有机地统一起来^[1-3]。为研究元素在生物地球化学循环和生态过程中的计量关系和规律提供了一种综合方法。

植被养分含量取决于土壤养分供应和植被养分需求间的动态平衡,因此植物的养分比率常常会趋向一固定的比值^[1,4]。这种向固定养分比趋同的结果表明:对生物生长限制最强的养分元素决定了所有养分元素的循环速度,这些循环速度既可受植被养分需求量的约束,也可受来自土壤养分供应的约束,因此,养分比例(元素化学计量学特征)可以定义生态系统中大部分养分元素的循环模式^[4],是揭示植物养分限制状况及其适应策略的重要手段^[5-9]。已有研究证明草地退化对土壤的全氮、全磷和氮磷比均存在不同程度的影响作用;植物群落的更替直接改变了群落的组成结构,进而影响了植物群落的氮和磷含量及比例^[10-12],且被限制元素的缺乏能够引起元素总循环利用率降低、限制其它元素循环和释放比例^[2]。

高寒矮嵩草草甸广布于青藏高原东部,约占青藏高原面积的33%,是高原地带性与山地垂直地带性的主要植被类型,也是青藏高原主要的放牧草场^[10]。人类活动对高寒矮嵩草草甸的主要影响是放牧,其演替的主流方向是退化。草地的退化实际上是植被-土壤系统的退化。放牧对草地生态系统中化学元素的直接影响是食草动物将化学元素固定、转移和空间再分配,间接影响是改变了化学元素的循环过程和行为特征^[11]。氮(N)和磷(P)是植物的基本营养元素,也是各种蛋白质和遗传物质的重要组成元素,它们的循环限制着生态系统中的大多数过程^[2,12]。由于高寒草甸中N和P元素供应往往受限,成为生态系统生产力的主要限制因素^[14-15]。高寒矮嵩草草甸退化演替过程不同形态的含量及N/P化学计量学特征同生态系统演替过程的关系如何,是否可以通过草地生态系统N、P在不同界面的分布及比例特征间接的反应草地所处的状态,以及如何通过研究养分之间的数量关系探索生态系统应对外界干扰的调节机制还尚未有人做过系统的研究。

本研究以青藏高原高寒矮嵩草草甸放牧干扰条件下形成的自然退化梯度为研究对象,研究生态系统退化过程植物N/P比与环境(土壤)N/P比之间的关系及差异,以探讨高寒矮嵩草草甸退化演替系列养分在不同界面之间的协同演化趋势及响应特征。以期为明晰草地退化理论,建立高寒嵩草草甸退化程度诊断指标提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究方法

对高寒矮嵩草草甸长期观测发现^[16-18]:高寒矮嵩草草甸退化演替的完整系列广泛存在于青藏高原的不同区域,受到各地区人类活动强度或牧民经营策略的影响,草地目前所处的演替阶段已经出现了明显的空间

差异,甚至在局域造成个别阶段的缺失^[19]。因此根据《1:100 万中国草地资源图集》(1992 年出版)初步确定原高寒矮嵩草草甸的分布区域,以实地调查植物群落特征为基础确定现今该草地所处的演替阶段,并在该草地周围 1 km 范围内寻找矮嵩草草甸其余演替阶段(通常以围栏为分界线,因为不同围栏放牧强度有所差异)^[20],以上述方法确定青藏高原海北州、果洛州、玉树州和藏北高原等区域 32 个县(乡),96 个样地,依据植物群落数量特征及土壤理化特征,建立草地生态系统归属性判别指标体系,通过 Fisher's 线性判别及欧式聚类分析划分出草地退化过程几个关键阶段,且这种划分方式同已有研究结果吻合^[16,20],这几个演替阶段分别为禾草-矮嵩草草甸、矮嵩草草甸、正常小嵩草草甸、小嵩草草甸草毡表层加厚期、小嵩草草甸草毡表层开裂期、小嵩草草甸草毡表层剥蚀期、黑土滩-杂类草次生裸地。研究方法为空间尺度代替时间尺度;每个演替阶段选取欧式聚类值最接近的 2—3 个样地(表 1)。

1.2 研究区域概况

表 1 研究区域及样地概况

Table 1 General situation of study area

代号 Code name	演替阶段 Succession stage	地理位置 Geographical position	样地概况 General situation of plots
HA	禾草-矮嵩草草甸	青海省海北州青海门源县马场风匣口, N38°01.345', E100°40.262', 海拔 3170 m; 青海省果洛州达日县满掌乡, 33°16'N, 100°28'E, 海拔 3946 m	禾草-莎草-杂类草型草地, 草地有明显的植物片层结构, 植物生长盛期, 草地总盖度达到 96% 以上, 地面平整, 草毡表层较薄
A	矮嵩草草甸	青海省海北州皇城乡, 37°39.876'N, 101°10.748'E, 海拔 3227.6 m; 青海省玉树州巴塘滩 N35°51.210', E96°59.656', 海拔 3907 m; 海北州门源县鄂博乡, N37°56.342', E100°57.875', 海拔 3428m	以禾草、莎草科植物为优势种, 杂类草种类丰富, 地表总盖度大于 90%, 草地较为平坦, 无裂缝, 地面秃斑少, 鼠类活动较少。草毡表层厚度为 2.13 cm 左右
XJ	小嵩草草甸草毡表层加厚期	青海省海北州皇城乡, 37°39.876'N, 101°10.748'E, 海拔 3227.6 m; 青海省海北州门源县扣门子, 37°35.018', E101°16.578', 海拔 3280 m; 青海省海北州门源县鄂博乡, N37°56.342', E100°57.875', 海拔 3428 m	以小嵩草为优势种, 植被片层结构不明显, 存在总面积 13.2% 左右小嵩草死亡后形成的黑斑, 小嵩草斑块周围的塌陷面积达 6.6%, 草地塌陷区域以禾本科植物为主, 斑块以莎草科植物为主, 地面平坦程度低, 草毡表层厚度约 4.0 cm 左右
XK	小嵩草草甸草毡表层开裂期	青海省海北州皇城乡, N38°03.872', E100°26.295', 海拔 2994 m 青海省海北州门源县鄂博乡, N37°56.342', E100°57.875', 海拔 3428 m	以小嵩草为优势种, 草地斑驳不平, 小嵩草死亡后形成的黑斑面积增大到 18.1%, 斑块周边草皮塌陷, 面积达到 24.6%, 没有明显的植物片层结构, 草毡表层厚度 4.3 cm 左右
XB	小嵩草草甸草毡表层剥蚀期	青海省果洛州达日县、甘德交界处, N33°53.342', E99°49.049', 海拔 4233 m 果洛州玛沁县优云, N34°26.089', E99°12.185', 海拔 4321 m	以小嵩草为优势种, 但处于小嵩草斑块退化剥蚀状态, 剥蚀度 60%—70%, 小嵩草死亡黑斑占残留草皮的 40%, 地表裂缝较多, 草毡表层发生破碎, 残余草皮以小嵩草为优势, 且存在大量死亡黑斑, 在残余草皮基部四周布满鼠洞
HZ	黑土滩-杂类草次生裸地	青海省果洛藏族自治州大武县军马场, N37°39.375', E101°20.165', 海拔 3344 m 果洛州玛沁县大武乡大武河对岸, 34°28'N, 100°12'E, 海拔 3751 m	黑土型-杂类草次生裸地, 植物群落杂类草居多, 无明显优势种, 总盖度不足 50%, 植物群落均匀度差, 有少量小嵩草、矮嵩草残留于黑斑、白斑周围, 没有明显的优势植物, 土壤疏松, 鼠洞多, 但罕见鼠类活动

1.3 数据的采集及样品测定

采样时间为 2009 年 7—8 月。土壤样品采用土钻法($\phi=7$ cm), 每 10 cm 为一层, 共两层, 每 6 钻为 1 个重复。土壤样品风干后去根系, 四分法, 一份过 0.25 mm 土壤分析筛作为全量养分分析测定样品; 一份过 2 mm 土壤分析筛, 作为速效养分测定样品。地上植物样品采集采用标准收获法(样方面积为 0.5 m×0.5 m), 以样方为单位混合, 105 °C 杀青, 70 °C 烘干至衡重。每样地土壤和植物样品均 6 个重复, 每演替阶段设置 2—3 个重复。

全氮测定采用全自动定氮仪(意大利, VELP UDK140), 全磷测定采用酸溶-钼锑抗比色法, 速效磷测定采

用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法,硝态氮、铵态氮测定采用氯化钾浸提-连续流动分析仪(荷兰,SKALAR)测定。

1.4 数据分析

土壤/植物全量氮磷比为全氮、全磷浓度比,土壤速效氮磷比为硝态氮、铵态氮之和同速效磷之比。数据采用 Excel2003 和 SPSS19.0 分析。

2 结果与分析

2.1 草地退化过程土壤全氮、全磷含量分异特征

高寒矮嵩草草甸随着退化演替程度的加深,0—20 cm 各层全氮、全磷含量均表现为波动性减小。其中 0—10 cm 和 10—20 cm 土壤全氮最高值分别出现在矮嵩草草甸((12.1±0.1)g/kg)和小嵩草草甸草毡表层加厚期((5.8±0.1)g/kg);最低值分别出现在小嵩草草甸草毡表层开裂期和黑土滩-杂类草次生裸地(图 1)。土壤 0—10 cm 和 10—20 cm 全磷含量最高值出现在演替初期的 3 个阶段,即禾草-矮嵩草草甸、矮嵩草草甸和小嵩草草甸草毡表层加厚期;最低值集中出现在演替过程的后 3 个阶段,即小嵩草草甸草毡表层开裂期和剥蚀期(图 2)。

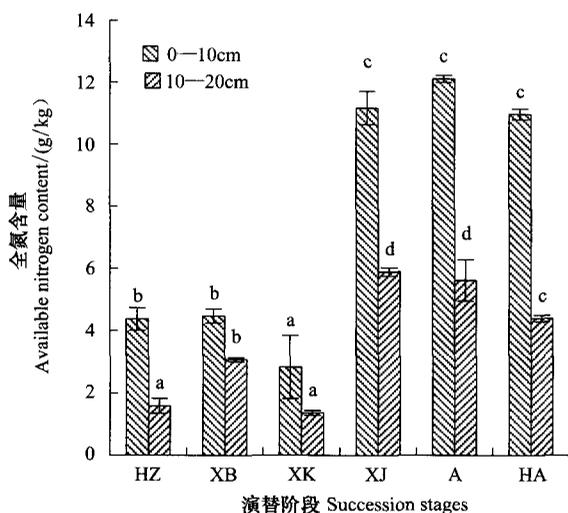


图 1 土壤全氮含量

Fig. 1 The characteristics of soil total nitrogen contents

HZ: 黑土滩-杂类草次生裸地, XB: 小嵩草草甸草毡表层剥蚀期, XK: 小嵩草草甸草毡表层开裂期, XJ: 小嵩草草甸草毡表层加厚期, A: 矮嵩草草甸, HA: 禾草-矮嵩草草甸; 统计分析方法为单因素方差分析, 显著性系数=0.05

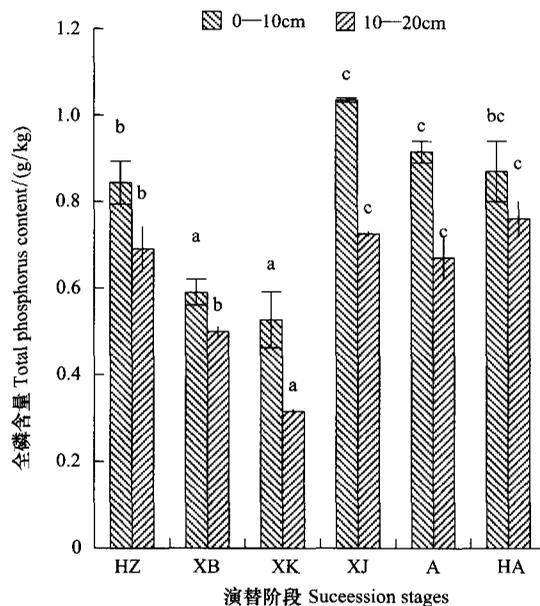


图 2 土壤全磷含量

Fig2. The characteristics of total phosphorus contents

2.2 草地退化过程土壤速效氮、速效磷含量分异特征

高寒矮嵩草草甸退化演替过程中,土壤速效氮 0—20 cm 土层均呈不同程度的下降趋势,其最高值出现在演替过程的前 3 个阶段,即禾草-矮嵩草草甸、矮嵩草草甸和小嵩草草甸草毡表层加厚期,最低值集中出现在演替过程的后 3 个阶段,即小嵩草草甸草毡表层开裂期和剥蚀期(图 3)。速效磷在全退化演替过程中变化较速效氮平稳,只有禾草-矮嵩草草甸 0—10 cm 土壤速效磷含量显著高于其他演替阶段($P < 0.05$); 10—20 cm 土壤速效磷在各演替阶段之间几乎没有显著差异(图 4) ($P > 0.05$)。

2.3 草地退化过程中土壤全量 N/P 化学计量学特征

高寒矮嵩草草甸退化演替系列随退化程度的加深,草地表层土壤 0—20 cm 氮磷比呈降低趋势,其各层最高值均出现在演替过程的前 4 个阶段,即禾草-矮嵩草草甸、矮嵩草草甸、小嵩草草甸草毡表层加厚期和开裂期,其土壤表层(0—10 cm)全氮/磷变化范围为(11.2±0.8)—(13.6±2.9);而小嵩草草甸草毡表层开裂期和黑土滩-杂类草次生裸地其全量氮/磷比均低于 7.6±0.004(图 5)。

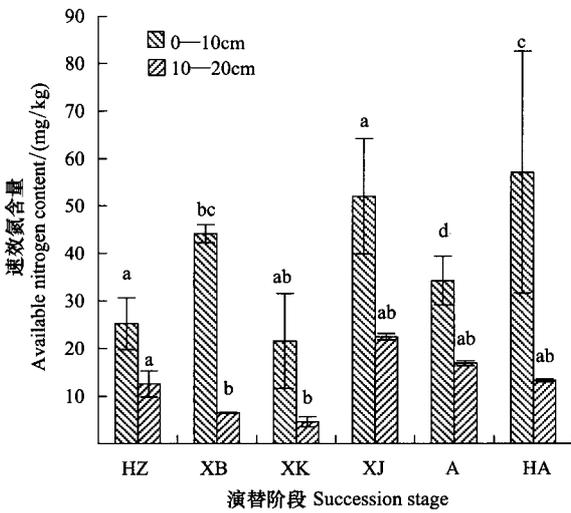


图3 土壤速效氮含量

Fig. 3 The characteristics of soil available nitrogen contents

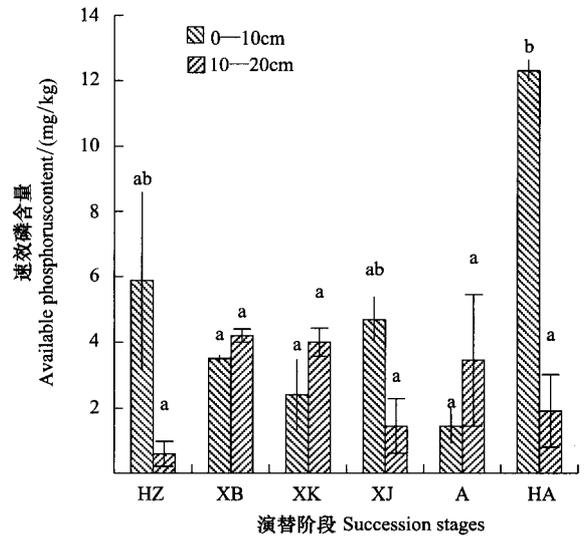


图4 土壤速效磷含量

Fig. 4 The characteristics of available phosphors contents

2.4 草地退化过程土壤速效 N/P 化学计量学特征

高寒矮嵩草草甸退化演替系列土壤速效氮/磷 0—10 cm 呈逐渐降低的趋势,最高值出现在演替过程的前 3 个演替阶段,即禾草-矮嵩草阶段、矮嵩草阶段和小嵩草草甸草毡表层加厚期,其速效氮/磷变化范围为 (10.0±2.1)—(15.4±2.8),且显著高于演替过程的后 3 个演替阶段(即小嵩草草甸草毡表层开裂期、剥蚀期和黑土滩-杂类草地次生裸地) ($P<0.05$),且后 3 个阶段速效氮磷比值均低于 $3.5±0.1$ 。10—20 cm 土壤速效氮/磷比呈先增高后降低的趋势,最高值出现在小嵩草草甸草毡表层开裂期($9.9±0.2$),且在演替后期黑土滩-杂类草次生裸地其值低于 $4.8±0.5$ (图 6)。

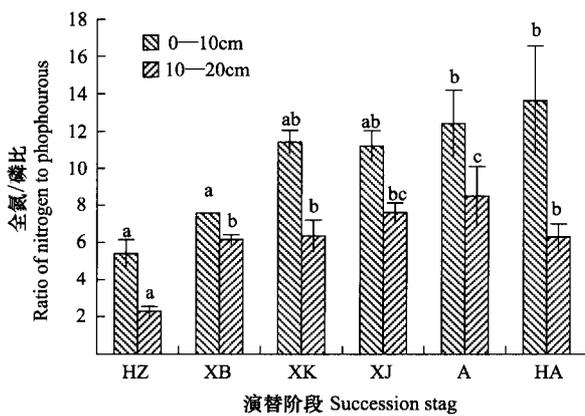


图5 土壤全氮/磷分层化学计量学特征

Fig. 5 The characteristics of soil total nitrogen-phosphors ratio in grassland degradation process

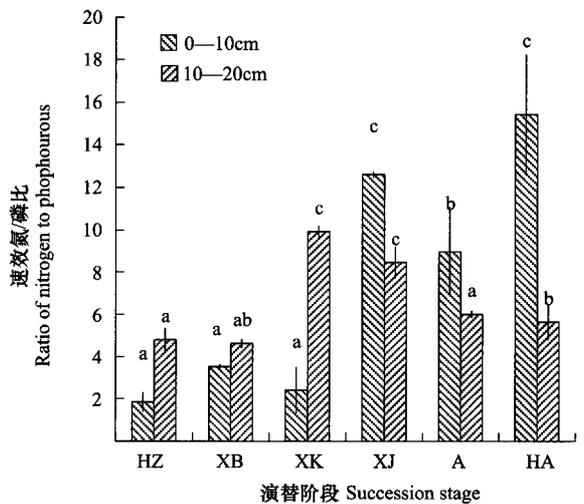


图6 土壤速效氮/磷分层化学计量学特征

Fig. 6 The characteristics of soil available nitrogen-phosphors ratio in grassland degradation process

2.5 草地退化过程中地上植物氮/磷化学计量学特征

高寒矮嵩草草甸退化演替过程中,地上植物全氮/磷比在 (11.4±1.6%)—(14.5±0.4%) 范围内变化,各演替阶段植物全氮/磷比的变异系数为 5.9%,且彼此没有显著差异($P>0.05$)(图 7)。

3 讨论

草地的退化实际上是植被-土壤系统的退化^[21],充分了解草地退化演替过程土壤养分的化学计量学特征,分析草地退化过程元素平衡规律是探讨其稳定性维持机理及解释草地退化原因的重要基础^[22]。草地退化不但改变了地上植物群落数量及土壤/植物养分储量特征,打破了系统原有的相对平衡,同时也改变了草地植物-土壤系统养分变化速率^[23]。

高寒矮嵩草群落退化改变了土壤中全量及速效 N、P 积累及转化速率。研究发现随着退化程度的加深土壤全量 N、P 含量呈现不同程度的倒“V”字形变化特征,而速效氮磷含量及 N/P 化学计量学特征则出现递减趋势,说明草地生态系统退化过程是一个土壤 N、P 含量先积累后释放的过程,由于土壤 N、P 含量积累/释放速率不同步,使得两者之间出现分歧,其中全氮和速效 N 的变异度均高于 P,且速效 N 的变异度高于全 N。该草地群落退化过程中氮素很可能是一个较为敏感指标。

高寒矮嵩草群落退化过程伴随着土壤养分比例平衡失调。研究结果发现草地未退化和退化演替的前期土壤速效 N、P 比同植物群落整体的氮磷比较为接近,草地退化到小嵩草草甸草毡表层开裂期其速效 N、P 比开始急剧减少,速效 N 的限制性作用开始明显增高,草地原有的速效 N、P 比平衡被破坏。在高寒矮嵩草草地退化演替过程中土壤全量 N、P 比失衡点较速效养分滞后,草地退化到小嵩草草甸草毡表层剥蚀期全量 N、P 比开始急剧下降。因此,草地退化降低了土壤中速效及全量 N、P 比,使得草地 N、P 比低于植物群落整体 N、P 比,N、P 比失衡成为植物群落生长的限制性因子,这种 N、P 比的失衡在退化后期及表层土壤中表现更为突出。这很有可能成为制约植物群落生长,导致草地退化的重要因子^[16]。

高寒矮嵩草草甸植物群落地上部分 N、P 比是草地退化过程中相对稳定的指标。随着退化演替程度的加深,植物群落结构同土壤养分储量均发生了不同程度的改变,土壤养分含量比例平衡被打破,但植物群落地上部分 N、P 比仍然维持在相对稳定范围内,说明草地生态系统退化,表现特征为植物群落的组成结构的改变^[2,16],而当但仍维持较为稳定的营养结构,其原因很可能是植物群落应对资源环境比率而发生的自我响应和调节,以便适应环境要素的变化,形成适应相应营养条件下的物种组成和结构,以维持草地生态系统的相对健康稳定。当然这种调节也可能是土壤环境为适应植物群落结构的变化而发生的变化^[2],但草地生态系统的这种自我调节无疑证明了草地即便在受到外界干扰,仍然会向着维持草地健康的方向发展,而植物地上群落氮磷比只能成为评估该类型草地退化的程度惰性指标。

高寒矮嵩草群落退化是一个系统平衡被打破再重塑的往复过程,这过程很可能受控于惰性因子和敏感因子。从高寒矮嵩草草地退化进程的敏感性看,土壤 N/P 化学计量学特征高于 N 或 P 的含量特征,土壤速效 N、P 比高于全量 N、P 比,表层土壤 N、P 比高于下层土壤 N、P 比,土壤 N、P 比化学计量学特征高于植物群落地上部分 N、P 比化学计量学特征。但植物群落在退化过程中发生改变是事实,但 N、P 该比值为什么没有明显的变化,这同植物群落的结构和功能有何关系及其调节机制有待于深入研究。

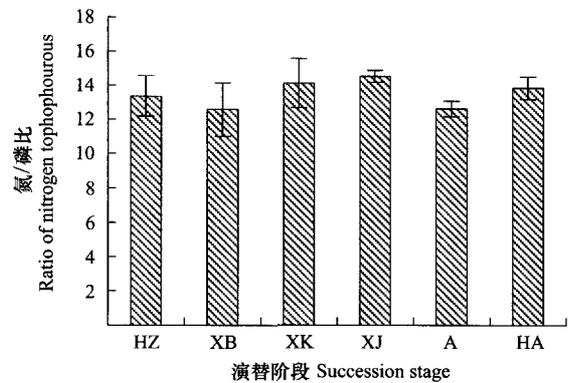


图7 植物全氮/磷比化学计量学特征

Fig. 7 The characteristics of total nitrogen-phosphorus ratio of plant above ground in grassland degradation process

References:

- [1] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [2] Zhang L X, Bai Y F, Han X G. Application of N: P stoichiometry to ecology studies. *Acta Botanica Sinica*, 2003, 45(9): 1009-1018.
- [3] Zeng D H, Chen G S. Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(6):

- 1007-1019.
- [4] Chapin S F III, Matson P, Mooney H A. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer-Verlag, Inc, 2002.
- [5] Han W X, Fang J Y, Guo D L, Zhang Y. Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 377-385.
- [6] Ratnam J, Sankaran M, Hanan N P, Grant R C, Zambatis N. Nutrient resorption patterns of plant functional groups in a tropical savanna: variation and functional significance. *Oecologia*, 2008, 157(1): 141-151.
- [7] Luo Y Y, Zhang Y, Zhang J H, Ka Z J, Shang L Y, Wang S Y. Soil stoichiometry characteristics of alpine meadow at its different degradation stages. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(2): 254-260.
- [8] Song X Y. A Study on the Pattern of Plant Community Characters Changed During the Succession in Abandoned Croplands of Sub-Meadow [D]. Lanzhou: Lanzhou University, 2010.
- [9] Hall S R, Smith V H, Lytle D A, Leibold M A. Constraints of primary producer N: P stoichiometry along N: P supply ratio gradients. *Ecology*, 2005, 86(7): 1894-1904.
- [10] Zhang J X, Cao G M, Zhou D W, Hu Q W, Zhao X Q. The carbon storage and carbon cycle among the atmosphere, soil, vegetation and animal in the *Kobresia humilis* alpine meadow ecosystem. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(4): 627-634.
- [11] Xu G P. Study on the Change of Vegetation and Soil Nutrients of Alpine Meadow under Different Degradation Degrees in Eastern Qilian Mountains [D]. Gansu: Agricultural University, 2006.
- [12] Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11(1): 233-260.
- [13] Aerts R, Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1-67.
- [14] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? *Biogeochemistry*, 1991, 13(2): 87-115.
- [15] Elser J J, Bracken M E S, Cleland E E, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Ngai J T, Seabloom E W, Shurin J B, Smith J E. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [16] Cao G M, Du Y G, Liang D Y, Wang Q L, Wang C T. Character of passive-active degradation process and its mechanism in alpine *Kobresia* meadow. *Journal of Mountain Science*, 2007, 25(6): 641-648.
- [17] Cao G M, Long R J, Zhang F W, Li Y K, Li L, Guo X W, Han D R, Li J. A method to estimate carbon storage potential in alpine *Kobresia* meadows on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(23): 6591-6597.
- [18] Cao G M. Responses and Acclimation of Alpine Meadow to Grazing Disturbance in the Qinghai-Tibetan Plateau [D]. Gansu: Gansu Agriculture University, 2011.
- [19] Cao G M, Long R J. The Bottleneck and its resolutions to the natural recovery of black soil type degraded grassland in the three river source region. *Acta Agraria Sinica*, 2009, 17(1): 4-9.
- [20] Lin L, Li Y K, Zhang F W, Guo X W, Han D R, Li J, Cao G M. Principal component analysis on Alpine *Kobresia humilis* meadow degradation succession in Qinghai-Tibetan plateau. *Chinese Journal of Grassland*, 2012, 34(1): 24-30.
- [21] Adams M B, Campbell R G, Allen H L, Davey C B. Root and foliar nutrient concentrations in loblolly pine: effects of season, site and fertilization. *Forest Science*, 1987, 33(4): 984-996.
- [22] Wu W, He X D, Zhou Q X. Review on N: P stoichiometry in Eco-system. *Journal of Desert Research*, 2010, 30(2): 296-302.
- [23] Liu G S. Soil Physical and Chemical Analysis and Description of Profiles. Beijing: Chinese Stander Publisher, 1996: 6-6.

参考文献:

- [2] 张丽霞, 白永飞, 韩兴国. N: P 化学计量学在生态学研究中的应用. *植物学报*, 2003, 45(9): 1009-1018.
- [3] 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): 1007-1019.
- [7] 罗亚勇, 张宇, 张静辉, 卡召加, 尚伦宇, 王少影. 不同退化阶段高寒草甸土壤化学计量特征. *生态学杂志*, 2012, 31(2): 254-260.
- [8] 宋晓瑜. 甘南亚高山草甸弃耕演替过程中植物群落特征变化模式 [D]. 兰州: 兰州大学, 2010.
- [10] 张金霞, 曹广民, 周党卫, 胡启武, 赵新全. 高寒矮嵩草草甸大气-土壤-植被-动物系统碳素储量及碳素循环. *生态学报*, 2003, 23(4): 627-634.
- [11] 徐广平. 东祁连山不同退化程度高寒草甸植被与土壤养分变化研究 [D]. 甘肃: 甘肃农业大学, 2006.
- [16] 曹广民, 杜岩功, 梁东营, 王启兰, 王长庭. 高寒嵩草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理. *山地学报*, 25(6): 641-648.
- [17] 曹广民, 龙瑞军, 张法伟, 李以康, 林丽, 郭小伟, 韩道瑞, 李婧. 青藏高原高寒矮嵩草草甸碳增汇潜力估测方法. *生态学报*, 2010, 30(23): 6591-6597.
- [20] 林丽, 李以康, 张法伟, 郭小伟, 韩道瑞, 李婧, 曹广民. 青藏高原高寒矮嵩草草甸退化演替主成分分析. *中国草地学报*, 2012, 34(1): 24-30.
- [22] 邬畏, 何兴东, 周启星. 生态系统氮磷比化学计量特征研究进展. *中国沙漠*, 2010, 30(2): 296-302.
- [23] 刘光崧. 土壤理化分析与剖面描述. 北京: 中国标准出版社, 1996: 6-6.