

增温施氮对高寒草甸生产力及生物量分配的影响

宗 宁¹ 段 呈^{1,2} 耿守保^{1,2} 柴 曦^{1,2} 石培礼^{1,2*} 何永涛¹

(¹中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101; ²中国科学院大学, 北京 100049)

摘 要 在青藏高原高寒草甸区设置模拟增温和氮添加处理, 研究长期增温与外源氮输入对高寒草甸群落生产及其分配的影响。结果表明: 开顶箱增温装置造成小环境暖干化, 即显著提高地表空气温度 1.6 °C, 提高表层土壤温度 1.4 °C, 降低土壤含水量 4.7%。2012、2013 和 2014 年不施氮处理下增温分别降低地上生物量 61.5%、108.8% 和 77.1%, 在高氮 (40 和 80 kg N · hm⁻² · a⁻¹) 处理下增温对群落地上生物量无显著影响, 这说明增温的影响依赖于氮添加水平, 且施氮补偿了增温导致的土壤氮损失。增温导致根冠比增加, 2012、2013 和 2014 年不施氮处理下增温分别增加根冠比 98.6%、60.7% 和 97.8%。在不增温处理下, 植物群落地上、地下生物量的变化率均表现出低氮 (10、20 kg N · hm⁻² · a⁻¹) 促进、高氮抑制的趋势, 达到饱和阈值时的氮添加剂量分别为 56.0 和 55.5 kg N · hm⁻² · a⁻¹; 而在增温处理下, 地上、地下生物量随施氮量增加呈线性增加趋势。这说明增温改变了高寒草甸生物量分配对外源氮输入的响应模式, 增温导致的土壤无机氮含量变化是生物量分配模式改变的主要原因。由氮添加试验估算的高寒草甸氮饱和阈值表明, 高寒草甸对氮输入的敏感性高于其他类型草地。

关键词 增温; 施氮; 高寒草甸; 群落生产力; 生物量分配; 饱和阈值

Effects of warming and nitrogen addition on community production and biomass allocation in an alpine meadow. ZONG Ning¹, DUAN Cheng^{1,2}, GENG Shou-bao^{1,2}, CHAI Xi^{1,2}, SHI Pei-li^{1,2*}, HE Yong-tao¹ (¹Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modelling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

Abstract: A long-term experiment, involving exogenous N addition and simulated warming, was conducted in an alpine meadow in Damxung, northern Tibet, to study how warming and N addition influence community production and biomass allocation. The results showed that warming resulted in a warm but dry microsite, that was, air temperature increased by 1.6 °C and soil surface temperature increased by 1.4 °C, and soil water content decreased by 4.7%. Under no N addition treatments, warming significantly decreased plant aboveground biomass by 61.5%, 108.8% and 77.1% in 2012, 2013 and 2014, respectively. Under high N treatments (40 and 80 kg N · hm⁻² · a⁻¹), warming had no significant effect on aboveground biomass. These findings indicated that the effect of warming might be dependent on N addition level, and N addition could compensate for soil N loss caused by warming. Warming led to an increase in root/shoot by 98.6%, 60.7% and 97.8% in 2012, 2013 and 2014 under no N addition treatments, respectively. Under the ambient condition, the change percentages of aboveground and belowground biomass of plant communities first increased and then decreased along an N gradient, with the saturation thresholds of above- and below-ground biomass for N addition 56.0 and 55.5 kg N · hm⁻² · a⁻¹, respectively. Under the warming condition, above- and belowground biomass increased linearly with increasing N addition. These findings suggested that warming modulated the response patterns of alpine meadows to exogenous N input, which was mainly caused by decreased soil inorganic N under warming. The

本文由中国科学院西部青年学者项目 (2015)、国家青年科学基金项目 (41703079)、国家自然科学基金项目 (31470506)、青年创新团队项目 (LENOM2016Q0004) 和国家重点研发计划项目 (2016YFC0501803, 2016YFC0502001) 资助 The work was supported by the West Light Foundation of the Chinese Academy of Sciences (2015), the National Science Foundation for Young Scientists of China (41703079), the National Natural Science Foundation of China (31470506), the Youth Innovation Research Team Project (LENOM2016Q0004) and the National Key Research and Development Program (2016YFC0501803, 2016YFC0502001).

2017-05-31 Received, 2017-10-19 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shipl@igsrr.ac.cn

estimation of N thresholds highlights that alpine meadows are more sensitive to future N deposition than other types of grasslands.

Key words: climate warming; nitrogen addition; alpine meadow; community production; biomass allocation; saturation threshold.

全球升温 and 大气氮沉降增加是全球变化的重要方面。自工业革命以来,化石燃料燃烧和土地利用变化等活动导致过去 150 年地球表面温度上升了约 $0.74\text{ }^{\circ}\text{C}$,到 21 世纪末将持续增加 $1.8\sim 4.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ ^[1]。而在未来气候变暖背景下,高纬度和高海拔地区增温将更加明显^[2]。另一方面,全球大气氮沉降量在 20 世纪增加了 3 倍多^[3],预计到 21 世纪末将继续增加 2~3 倍^[4]。氮素是限制陆地生态系统生产力的重要元素之一^[5-7],大气氮沉降会严重影响陆地生态系统的结构与功能^[8]。

氮输入增加会显著影响生态系统生产力^[9-11]。有研究认为,大尺度上氮输入会增加生态系统生产力^[6,12-13],在样点尺度上 Bai 等^[14]的研究也得到同样的结论:氮添加使未受干扰草地的地上生物量增加 98%~271%,使退化草地地上生物量增加 13%~62%;Song 等^[15]在青藏高原为期 6 年的试验也表明,随着氮水平的增加群落生产力显著升高。也有一些研究认为,氮添加对生态系统生产没有影响,如 Lajtha 等^[16]在墨西哥奇瓦瓦沙漠开展的氮添加试验发现,氮增加对初级生产力没有影响。但目前研究广泛认可的结论是生态系统生产对氮输入存在饱和现象^[17-21],即低氮输入会提高生物量,而高氮输入会降低生物量的增加。有研究表明,内蒙古温带草地群落生产的氮饱和阈值为 $105\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ^[14],半干旱草地的饱和阈值为 $91.7\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ^[22]。而美国落基山地区高寒草地氮饱和阈值为 $46\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ^[19-20],与青藏高原的研究结果接近($50\text{ kg N}\cdot\text{hm}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)^[21]。气候变化存在多面性,高寒草地对氮输入的影响依赖于其他因子的变化,目前关于增温处理下高寒生态系统对施氮的影响仍缺乏研究。增温不仅会提高环境温度,还会通过改变其他环境因子而对生态系统产生间接影响。对高寒湿润草地的研究发现,增温同时增加地上与地下生物量,但对地下生物量的促进作用更大^[23]。我们前期的研究发现,增温导致群落盖度降低,增温处理下土壤含水量的降低是群落盖度降低的主要原因^[24]。同时,增温对群落生产的影响受年际间降雨格局的调控,在干旱年份增温对植物生产无影响,而在湿润年份增温与氮添加均导致地上生产力加倍^[25]。目前有

关增温处理下氮输入对高寒生态系统生产及分配影响的研究较少。

青藏高原作为世界上海拔最高的地区,对气候变化十分敏感^[26]。高寒草地占据了青藏高原面积的 60%以上,是维持高原地区生产力和畜牧业发展的基础。植物生存环境条件比较严酷,各生态因子常常处于植物生存的阈值边缘,植物生长受到有效氮的限制^[27]。近几十年来,青藏高原升温显著^[28-29],同时大气氮沉降也呈现增加趋势^[30],气候变化已经对青藏高原高寒生态系统碳、氮循环产生了重要影响^[26]。本研究以西藏高原高山嵩草(*Kobresia pygea*-*ma*)草甸为研究对象,设置长期模拟增温与氮添加样地,对比研究增温与氮添加对高寒草甸群落生产及其分配格局的影响,并利用氮添加梯度试验研究增温对高寒草地氮饱和阈值的影响,为青藏高原高寒草甸的管理提供科学指导。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区选在西藏自治区拉萨市当雄县草原站($30^{\circ}25'\text{ N}$, $91^{\circ}5'\text{ E}$, 海拔 4333 m),地处念青唐古拉山的南缘。该地区属于高原性季风气候,太阳辐射强,气温低,多年平均气温 $1.3\text{ }^{\circ}\text{C}$,最冷月(1月)均温 $-10.4\text{ }^{\circ}\text{C}$,最热月(7月)均温 $10.7\text{ }^{\circ}\text{C}$,气温日较差大($18.0\text{ }^{\circ}\text{C}$),年较差小($21.0\text{ }^{\circ}\text{C}$)。年均降水量 476.8 mm,其中 85.1%集中在 6—8 月^[31]。年蒸发量 1726.7 mm,年平均干燥度指数为 3.62,属于半干旱气候^[32]。该地区优势植被是以高山嵩草为优势种的高寒草甸,建群种有高山嵩草、丝颖针茅(*Stipa capillace*)、窄叶苔草(*Carex montis-everestii*)等,并伴生线叶嵩草(*K. capillofolis*)、小嵩草(*K. parva*)等密丛生莎草及木根香青(*Anaphalis xylorhiza*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)等杂类草^[31]。土壤为高山草甸土,结构为沙壤,厚度一般为 $0.3\sim 1.0\text{ m}$,有机质和养分含量丰富,但速效养分含量低,详细土壤理化性质见文献[31]。

1.2 试验设计

样地所在区域植被均一,属天然植被,群落总盖度在 30%~50%。样地布置采用二裂式裂区设计,主区

为增温方式,副区为施氮梯度.试验包含 2 种增温方式:不增温(NW)和全年增温(YW).实地观测当雄地区氮沉降量为 $10.0 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,模拟预测 2050 年青藏高原的氮沉降量为 $40 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[8].考虑到当前和 21 世纪中叶的氮沉降量,并兼顾氮添加对生态系统生产和土壤微生物的影响^[21],施氮处理设为 5 个梯度:不施氮(CK)、10 (N_{10})、20 (N_{20})、40 (N_{40}) 和 $80 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (N_{80}),分别是目前氮沉降量的 1、2、4、8 倍.每处理 5 个重复,共有 75 个试验小区.

增温处理始于 2010 年 7 月,采用开顶箱法,开顶箱规格:底部直径 1.5 m,上口直径 1.0 m,高度 0.4 m.材料为 3 mm 的聚碳酸酯,可见光和紫外线的透射率约为 90%,而近红外光线透射率小于 5%^[33].样地内安装 HOBO 气象站(Onset Inc., Bourne, MA, USA),在增温处理与非增温处理中分别埋设温度和土壤湿度探头,用于观测增温处理对地表空气温度、0~5 cm 土壤温度和湿度的影响,数据记录频度为 15 min.

选择植物吸收良好的硝酸铵(NH_4NO_3 , 分析纯)作为施加肥料.50%的肥料在 5 月底植物返青期添加,剩余 50%的肥料分两次添加,分别在 7 月初和 8 月初,每次为 25%.施氮时首先用水将肥料溶解,然后用喷壶将溶液均匀喷洒到小区内,每次施加的水量相当于 2.0 mm 的自然降水量.全年喷施的水量大约相当于全年自然降雨量的 1.2%,在当地降雨年际变化范围之内(1981—2010 年间降雨量年际变化为 20.3%)^[34].

1.3 样品采集与测定

参照 Lin 等^[35]和 Wang 等^[36]的非破坏间接测量法对地上生物量进行估测.在临近样地的同种植被区域进行植物群落盖度及物种高度的观测,每个样地内随机选取 $0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$ 样方,用网格法确定群落总盖度及物种分盖度,并测量 8 株植物的高度.齐地面、分物种剪取样方内植物地上部分,装入信封内带回实验室,置于 65°C 烘箱内烘干 48 h 至恒量,称量后将所有物种生物量相加,换算成每平米的地上生物量(精度为 0.001 g).相邻样地共调查 80 个样方.用群落盖度和高度与地上生物量进行回归得到方程:

$$\begin{aligned} AGB &= 0.269 + 3.466C + 0.752H \\ (R^2 &= 0.66, P < 0.001) \end{aligned}$$

式中:AGB 为群落地上生物量(g);C 为群落盖度(%);H 为植物平均高度(cm).

在 2012、2013 和 2014 年 8 月中旬植物生长季旺盛期测定生物量.地下生物量利用根钻(直径为 5 cm)获取.在调查样方的 4 个顶点和中间位置分别钻取,深度为 0~20 cm,将 5 个土柱合并为一个混合样品^[34].取回的土壤样品首先过 $<2 \text{ mm}$ 土壤筛,筛出的根系置于 100 目的土壤筛中,用自来水反复冲洗干净,剔除杂物与死根,将活根装入信封至于 65°C 烘箱中烘干 48 h 至恒量,换算到每平方米作为地下生物量.筛出的新鲜土壤样品充分混匀,冰冻带回实验室用 KCl 溶液浸提,并用全自动连续流动分析仪(AA3, Seal, 德国)测定无机氮含量.

1.4 数据处理

采用 Bowman 等^[19-20]的计算方法估算群落动态对外源氮输入的饱和阈值:将不同施氮剂量下群落生物量相对于不施氮处理改变的百分率进行回归拟合.有研究表明,群落生产随施氮量增加呈抛物线趋势,拟合曲线顶点对应的施氮量作为氮饱和阈值^[19-20].

采用 SPSS 16.0 软件对数据进行统计分析.采用 Duncan 多重比较法分析不同年份增温处理对土壤无机氮含量的影响;以年份、施氮和增温为影响因素,对 2012—2014 年地上与地下生物量等进行三因素方差分析,如年份之间有差异,则采用 Duncan 多重比较法分别检验施氮与增温处理对地上和地下生物量的影响;采用回归分析法分析温度与湿度对地上、地下生物量分配的影响,同时分析不同增温处理下地上与地下生物量随施氮梯度的变化.显著性水平设为 $\alpha = 0.05$.利用 OriginPro 8.0 软件作图.图表中数据为平均值 \pm 标准差.

2 结果与分析

2.1 气象因子与土壤养分含量

增温装置造成了小环境的暖干化.2012 年 6 月—2014 年 9 月,增温装置内空气温度和土壤温度分别提高了 1.6 和 1.4°C ,而土壤含水量降低了 4.7% (图 1).2012、2013、2014 年生长季(6—9 月),空气温度分别增加 0.9、1.8 和 1.7°C ,土壤温度分别增加 0.9、1.0 和 1.3°C ,而土壤含水量分别降低 5.1%、4.0% 和 4.8%.

整体上,增温处理降低了土壤无机氮含量.除了 2013 年 N_{80} 和 2014 年 N_{20} 处理,其他施氮处理下不增温样地中土壤无机氮含量均显著高于增温样地.这说明增温在一定程度上导致了土壤氮的流失(图 2).

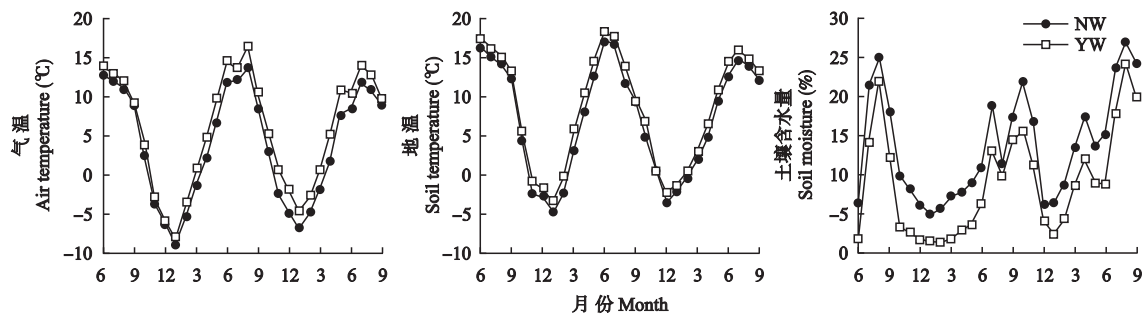


图1 增温与外界环境气象因子的变化

Fig.1 Variations of climatic factors under warming and ambient conditions (2012-06—2014-09).

NW: 不增温 No warming; YW: 增温 Warming. 下同 The same below.

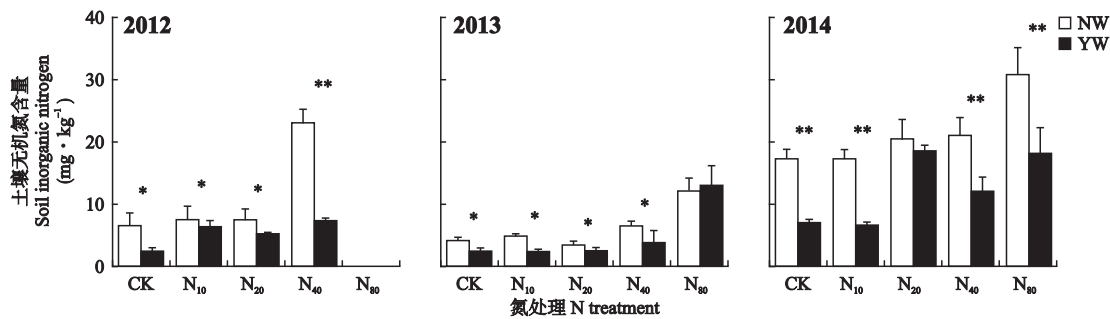


图2 不同处理土壤无机氮含量

Fig.2 Soil inorganic N content under different treatments.

CK: 不施氮 No nitrogen; N₁₀: 10 kg N · hm⁻² · a⁻¹; N₂₀: 20 kg N · hm⁻² · a⁻¹; N₄₀: 40 kg N · hm⁻² · a⁻¹; N₈₀: 80 kg N · hm⁻² · a⁻¹. * *P*<0.05; ** *P*<0.01. 下同 The same below.

2.2 群落生物量及其分配比例

由表1可以看出,增温、施氮均对地上生物量有显著影响,且存在年际差异.在不施氮低氮(N₁₀和N₂₀)处理下,增温显著降低群落地上生物量;在高氮处理(N₄₀和N₈₀)下,增温对地上生物量无显著影响.

总体上,高氮(N₈₀)处理下增温促进了地下生物量的增加,在2013和2014年影响更加显著.除了

2012年N₄₀和2013年N₂₀处理,增温提高了地下与地上生物量的比(图3),这表明增温更加有利于植物将生物量分配到根系,而不利地上生物量的增加.

由图4可以看出,随着空气温度的升高,地下、地上生物量分配比例呈现先升高后降低的趋势,这说明植物生物量在地下、地上生物量的分配存在最适环境温度.随着土壤含水量的增加,地下、地上生物量分配比例呈现降低趋势(图4).这表明土壤含水量越低,高寒植物倾向将更多的生物量分配到地下部分,用于获取土壤水分;而含水量越高,植物倾向将更多生物量分配到地上部分.

2.3 生态阈值及其影响因素

由图5可以看出,在不增温处理下,施氮处理植物群落地上、地下生物量相对不施氮处理的改变均表现出低氮促进、高氮抑制的抛物线趋势,抛物线顶点对应的氮剂量分别是46.0和45.5 kg N · hm⁻² · a⁻¹,因此估算出不增温处理下高寒草甸地上和地下生物量达到饱和阈值时的氮剂量分别为56.0和55.5 kg N · hm⁻² · a⁻¹(包括当地氮沉降背景值10.0 kg N · hm⁻² · a⁻¹),若氮添加剂量超过该阈值,群落生物量呈降低趋势.而在增温处理下随着施氮剂量

表1 增温、氮添加与年份对高寒草甸地上与地下生物量影响的统计分析

Table 1 Statistical analysis on the effects of warming, N addition and year on plant aboveground and belowground biomass

因子 Factor	地上生物量 Aboveground biomass		地下生物量 Belowground biomass	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Y	79.75	<0.001	44.47	<0.001
W	203.19	<0.001	3.31	0.042
N	18.49	<0.001	4.30	0.003
Y×W	2.02	0.142	0.17	0.916
Y×N	1.91	0.082	0.83	0.562
W×N	1.94	0.115	1.62	0.133
Y×W×N	4.40	<0.001	1.36	0.210

W: 增温 Warming; N: 氮添加 N addition; Y: 测定年份 Measuring year.

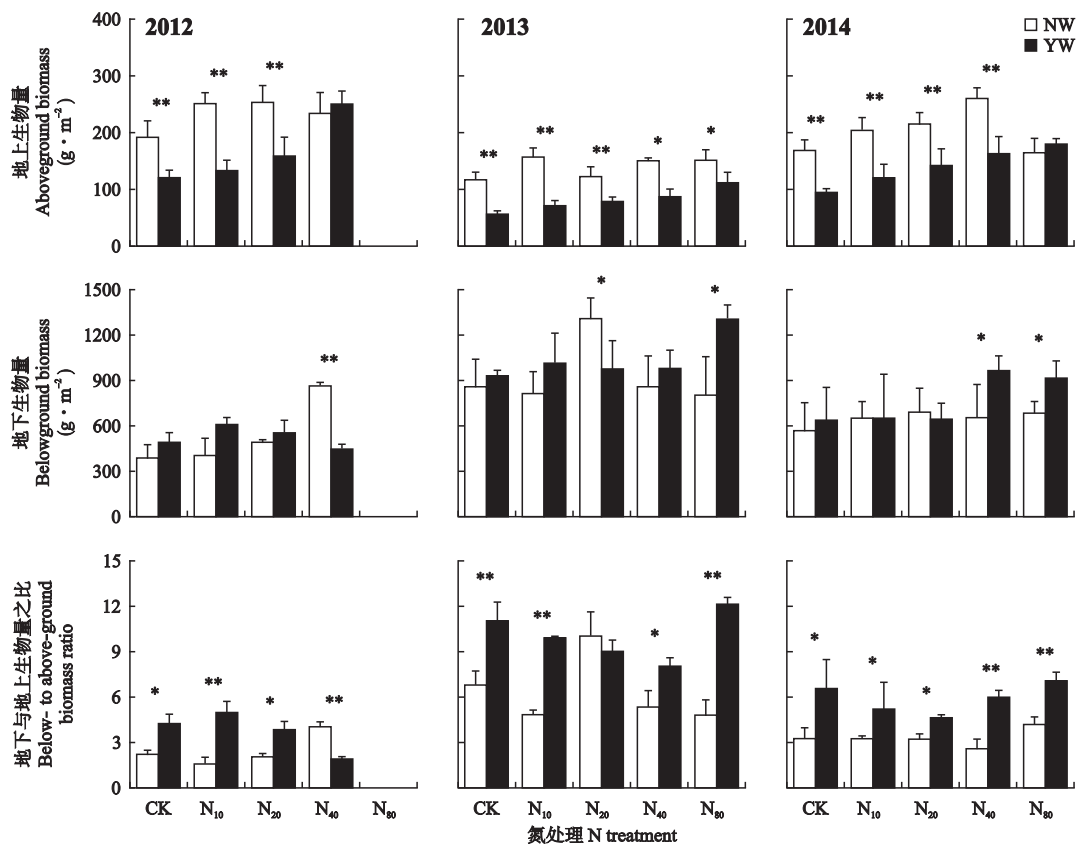


图 3 增温与施氮对高寒草甸植物地上、地下生物量及其分配比例的影响
Fig.3 Effects of warming and N addition on plant aboveground, belowground biomass and the allocation rate.

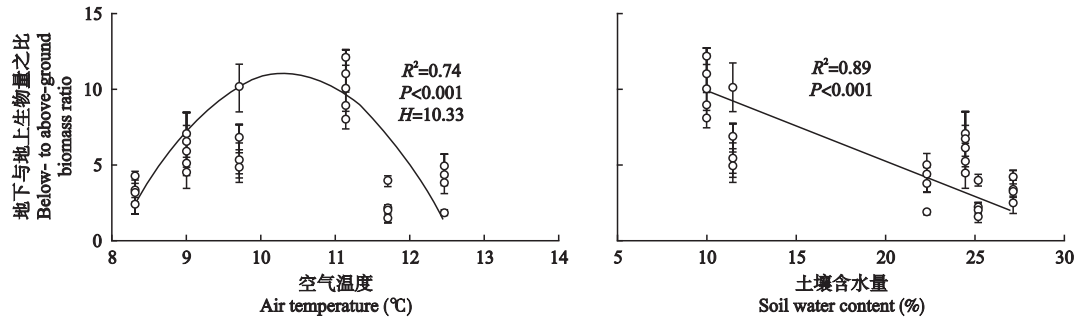


图 4 各植物群落地下地上生物量比例与生长旺盛期空气温度和土壤含水量的关系
Fig.4 Relationships of plant community belowground to aboveground biomass rate with air temperature and soil water content.
H 代表拟合抛物线顶点对应的氮梯度 H meant N gradient corresponding to the vertex of the fitted parabola curve.下同 The same below.

的增加,地上和地下生物量的改变比例呈线性增加的趋势.这表明增温处理改变了高寒草甸群落生产对外源氮输入的响应模式.

地上生物量与生长季土壤无机氮含量呈抛物线关系(图 6).增温处理会导致土壤无机氮含量的降低(图 2).增温处理下地上生物量处于抛物线左边上升的部分,说明随着氮含量的增加地上生物量逐渐增加;而不增温处理下高氮添加导致土壤无机氮含量较高,地上生物量处于抛物线顶点至右侧部分,说明氮含量达到饱和,这解释了群落生物量的改变

比例在不增温与增温处理下的不同.

3 讨 论

3.1 增温对植物生产及其分配的影响

植物生产及其分配是陆地生态系统模型中一个重要的中间变量,其分配过程受环境因子如水分、养分、温度等的影响^[37-38].一般认为,空气温度升高会增加植物向叶片的分配比例,降低根冠比;但当植物处于极端高温或低温情况下,植物的生长尤其是地上部分受到抑制,导致根冠比增加^[39-40].本研究发

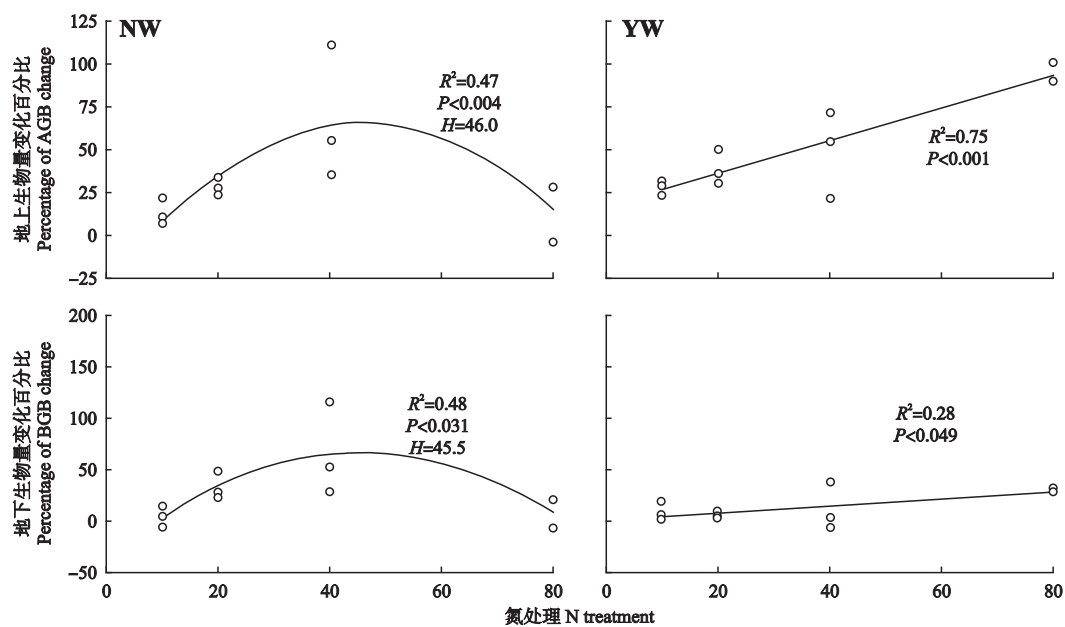


图5 不同增温处理下各施氮水平地上、地下生物量变化率
Fig.5 Change percentage of aboveground and belowground biomass in different N levels under different warming treatments.

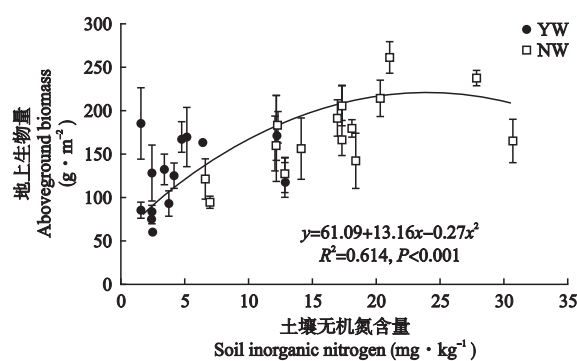


图6 群落地上生物量与土壤无机氮含量的关系
Fig.6 Relationship between community aboveground biomass and soil inorganic N content.

现,增温显著降低群落地上生物量,提高根冠比,这与植物受到胁迫后的趋势一致,与增温导致的土壤含水量下降有关,因为植物受干旱胁迫时,光合产物会更多地分配到根系以促进根系吸水^[41-42].由此可见,与增温对植物的直接效应相比,增温导致土壤干化的间接效应更大.在年际尺度上,增温对生态系统过程的影响受到土壤水分状况的调控^[25,43].Hutchison 等^[25]研究发现,增温对植物生产的影响与降雨的年际变化密切相关;在干旱年份增温对植物生产无影响,而在湿润年份,全年增温导致地上生产力加倍.这进一步证实了水分状况对增温的调控作用.有研究发现,温度升高后土壤养分的供应能力提高,导致植物根冠比降低^[39,44],但这种情况也只发生在水分不是限制因子的生态系统中.本研究表明,半干旱

区的增温并未增加土壤养分可利用性,而是降低了土壤氮含量(图2),故植物将更多的生物量分配到地下,因为土壤养分(主要是氮)的减少会促使光合产物向根系的分配比例增加,而养分充足时光合产物将更多地向叶片分配^[45-46].在施氮处理下,增温并未显著降低地上生物量,增温处理下土壤含水量的降低会抑制土壤氮的转化速率和可利用性,氮素添加对植物生产的促进作用在一定程度上补偿了这种抑制作用,同时抵消了增温对植物生产的负效应^[34,47].

3.2 施氮对植物生产的影响

施氮对植物地上生物量均有显著影响,在不增温处理下植物地上生物量表现出低氮水平促进、高氮水平降低的趋势(图3).有研究表明,生态系统对氮添加的响应并不总是线性的,氮添加导致的氮饱和会使得生态系统向不同方向发展,氮饱和发生在外源氮输入超过植物和微生物的需求时^[17-18].本研究中,随着氮添加梯度的增加植物地上生产呈现单峰曲线的规律,地上生物量最大值出现在 56 kg N · hm⁻² · a⁻¹(图5),故推测 52 kg N · hm⁻² · a⁻¹是高寒草甸生态系统的氮的饱和阈值.这与美国西部落基山地区高寒干草甸的研究结果吻合,该研究发现,高寒干草甸的饱和阈值为 46 kg N · hm⁻² · a⁻¹^[19],但低于在内蒙古温带草原的研究结果.Bai 等^[14]研究发现,能引起温带草原地上生物量、物种丰富度和植物功能群组成产生显著变化的阈值是 105

$\text{kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$.这是由于高寒草甸处于高原地区,植物生存环境条件比较严酷,各生态因子常处于植物生存的阈值边缘,其高海拔的生存环境决定其对全球变化反应尤其敏感.同时,由于海拔高、温度低,土壤有机质分解缓慢,导致土壤有效养分含量低^[27,48].因此,高寒草甸氮饱和阈值显著低于温性草原.

从草地管理的角度考虑,确定草地的氮饱和阈值十分重要.受气候变化和过度放牧的共同影响,西藏高原高寒草地呈现普遍退化趋势,生态系统结构与功能受损,草地质量日趋下降^[49-50].合理、平衡的草地施肥对退化草地的恢复与改良具有积极的作用^[51],如果施肥量高于氮饱和阈值,不仅不会改善草地质量,反而会引起群落功能降低、土壤酸化等一系列的环境问题.因此我们建议,在高寒草甸区如果选择施肥作为恢复退化草地的措施,施氮量不要超过 $50 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$,同时应结合配施磷肥和围栏封育等措施^[51-52].

3.3 增温对施氮影响的调控

本研究发现,不同增温处理植物生产对施氮梯度的响应不同:随着施氮梯度的增加,不增温处理植物生产的变化率呈单峰曲线,全年增温处理下呈线性增加趋势.有研究表明,增温对生态系统生产除了直接作用外,还会通过影响土壤氮循环过程产生间接影响^[53-54].本研究中,虽然不同增温处理下土壤无机氮含量在年际间变异较大,但 3 年结果均显示增温显著降低土壤无机氮含量(图 2),这表明增温会导致土壤中氮素的流失,这与其他研究结果一致^[25,54].这是由于在植物不活跃的季节进行增温,氮素不会被植物吸收利用,而是通过离子淋溶或气体形式从生态系统中流失^[55-56];同时,非生长季增温会增加土壤冻融的次数,这会加剧土壤中氮素的损失^[25,54].早春季节植物处于生理萌动期,土壤无机氮库和微生物氮库均呈现显著降低的趋势^[57-58].植物返青期是整个高寒草甸生态系统碳、氮循环过程的关键期,生物和环境因子间发生着剧烈的能量流动和物质交换,植物生长对有效养分的需求量大,也是高寒草甸植物对外界环境变化响应最为敏感的时期^[59-60].前期研究发现,早春季节施加氮肥会显著提高整个生长季植物净初级生产^[31],因此增温导致的早春季节土壤氮含量的降低将对生长季植物生长发育产生重要影响.

生长季土壤无机氮含量与植物群落最大生物量呈单峰曲线,生长季植物最大生物量出现在当土壤氮含量为 $23.0 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 时,由此可以解释增温对施

氮影响的调控作用.在对照中,由于冬季土壤氮损失较少,故土壤氮含量较高;随着施氮梯度的增大,土壤中氮含量超过植物生长所需的最适含量,导致土壤氮含量较高影响植物生长发育,故植物地上生物量呈现单峰曲线.在增温处理中,冬季增温导致土壤氮损失较多,土壤中氮含量仍处于生长所需最适氮含量以下,对氮添加的响应更为敏感,因此随着施氮梯度的增加植物地上生物量呈现线性增加趋势.

参考文献

- [1] Solomon S, Qin D, Manning M, *et al.* Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of working group 1 to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. New York: Cambridge University Press, 2007
- [2] Li L, Yang S, Wang Z, *et al.* Evidence of warming and wetting climate over the Qinghai-Tibet Plateau. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **42**: 449-457
- [3] Gruber N, Galloway JN. An earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature*, 2008, **451**: 293-296
- [4] Lamarque JF, Hess P, Emmons L, *et al.* Tropospheric ozone evolution between 1890 and 1990. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 2005, **110**, D08304, doi: 10.1029/2004jd005537
- [5] Elser JJ, Bracken ME, Cleland EE, *et al.* Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, **10**: 1135-1142
- [6] LeBauer DS, Treseder KK. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 2008, **89**: 371-379
- [7] Wedin DA, Tilman D. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science*, 1996, **274**: 1720-1723
- [8] Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, *et al.* Nitrogen cycles: Past, present, and future. *Biogeochemistry*, 2004, **70**: 153-226
- [9] Galloway JN, Schlesinger WH, Levy H, *et al.* Nitrogen fixation: Anthropogenic enhancement-environmental response. *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, **9**: 235-252
- [10] Phoenix GK, Booth RE, Leake JR, *et al.* Effects of enhanced nitrogen deposition and phosphorus limitation on nitrogen budgets of semi-natural grasslands. *Global Change Biology*, 2003, **9**: 1309-1321
- [11] Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, *et al.* Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 1997, **7**: 737-750
- [12] King JS, Kubiske ME, Pregitzer KS, *et al.* Tropospheric O_3 compromises net primary production in young stands of trembling aspen, paper birch and sugar maple in response to elevated atmospheric CO_2 . *New Phytologist*, 2005, **168**: 623-636

- [13] Xia J, Wan S. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, 2008, **179**: 428–439
- [14] Bai Y, Wu J, Clark CM, *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**: 358–372
- [15] Song M, Yu F, Ouyang H, *et al.* Different inter-annual responses to availability and form of nitrogen explain species coexistence in an alpine meadow community after release from grazing. *Global Change Biology*, 2012, **18**: 3100–3111
- [16] Lajtha K, Schlesinger WH. Plant response to variations in nitrogen availability in a desert shrubland community. *Biogeochemistry*, 1986, **2**: 29–37
- [17] Aber JD, McDowell W, Nadelhoffer K, *et al.* Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: Hypotheses revisited. *Bioscience*, 1998, **48**: 921–934
- [18] Aber JD, Nadelhoffer KJ, Steudler P, *et al.* Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *Bioscience*, 1989, **39**: 378–386
- [19] Bowman WD, Gartner JR, Holland K, *et al.* Nitrogen critical loads for alpine vegetation and terrestrial ecosystem response: Are we there yet? *Ecological Applications*, 2006, **16**: 1183–1193
- [20] Bowman WD, Murgel J, Blett T, *et al.* Nitrogen critical loads for alpine vegetation and soils in Rocky Mountain National Park. *Journal of Environmental Management*, 2012, **103**: 165–171
- [21] Zong N, Shi P, Song M, *et al.* Nitrogen critical loads for an alpine meadow ecosystem on the Tibetan Plateau. *Environmental Management*, 2016, **57**: 531–542
- [22] Chen WQ, Zhang YJ, Mai XH, *et al.* Multiple mechanisms contributed to the reduced stability of Inner Mongolia grassland ecosystem following nitrogen enrichment. *Plant and Soil*, 2016, **409**: 283–296
- [23] Li N, Wang G, Yang Y, *et al.* Plant production, and carbon and nitrogen source pools, are strongly intensified by experimental warming in alpine ecosystems in the Qinghai-Tibet Plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, **43**: 942–953
- [24] Zong N (宗宁), Chai X (柴曦), Shi P-L (石培礼), *et al.* Responses of plant community structure and species composition to warming and N addition in an alpine meadow, northern Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2016, **27**(12): 3739–3748 (in Chinese)
- [25] Hutchison JS, Henry HAL. Additive effects of warming and increased nitrogen deposition in a temperate old field: Plant productivity and the importance of winter. *Ecosystems*, 2010, **13**: 661–672
- [26] Chen H, Zhu Q, Peng C, *et al.* The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2013, **19**: 2940–2955
- [27] Cao G-M (曹广民), Zhang J-X (张金霞). Chinese *Kobresia* Meadows. Beijing: Science Press, 2001 (in Chinese)
- [28] Yu H, Luedeling E, Xu J. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2010, **107**: 22151–22156
- [29] Zhang G, Zhang Y, Dong J, *et al.* Green-up dates in the Tibetan Plateau have continuously advanced from 1982 to 2011. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, **110**: 4309–4314
- [30] Jia Y, Yu G, He N, *et al.* Spatial and decadal variations in inorganic nitrogen wet deposition in China induced by human activity. *Scientific Reports*, 2014, **4**: 3763, doi: 10.1038/srep03763
- [31] Zong N, Song M, Shi P, *et al.* Timing patterns of nitrogen application alter plant production and CO₂ efflux in an alpine meadow on the Tibetan Plateau, China. *Pedobiologia*, 2014, **57**: 263–269
- [32] Wang M (王敏), Zhou C-P (周才平), Wu L (吴良), *et al.* Aridity pattern of Tibetan Plateau and its influential factors in 2001–2010. *Advances in Climate Change Research (气候变化研究进展)*, 2012, **8**(5): 11–17 (in Chinese)
- [33] De Frenne P, De Schrijver A, Graae BJ, *et al.* The use of open-top chambers in forests for evaluating warming effects on herbaceous understorey plants. *Ecological Research*, 2010, **25**: 163–171
- [34] Zong N, Shi P, Jiang J, *et al.* Responses of ecosystem CO₂ fluxes to short-term experimental warming and nitrogen enrichment in an alpine meadow, northern Tibet Plateau. *Scientific World Journal*, 2013, **2013**: 415318
- [35] Lin X, Zhang Z, Wang S, *et al.* Response of ecosystem respiration to warming and grazing during the growing seasons in the alpine meadow on the Tibetan plateau. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2011, **151**: 792–802
- [36] Wang S, Duan J, Xu G, *et al.* Effects of warming and grazing on soil N availability, species composition, and ANPP in an alpine meadow. *Ecology*, 2012, **93**: 2365–2376
- [37] Sigee DC, Bahram F, Estrada B, *et al.* The influence of phosphorus availability on carbon allocation and P quota in *Scenedesmus subspicatus*: A synchrotron-based FTIR analysis. *Phycologia*, 2007, **46**: 583–592
- [38] Hale BK, Herms DA, Hansen RC, *et al.* Effects of drought stress and nutrient availability on dry matter allocation, phenolic glycosides, and rapid induced resistance of poplar to two lymantriid defoliators. *Journal of Chemical Ecology*, 2005, **31**: 2601–2620
- [39] Andrews M, Raven JA, Sprent JI. Environmental effects on dry matter partitioning between shoot and root of crop plants: Relations with growth and shoot protein concentration. *Annals of Applied Biology*, 2001, **138**: 57–68
- [40] Farrar JF, Williams ML. The effects of increased atmospheric carbon dioxide and temperature on carbon partitioning, source-sink relations and respiration. *Plant*,

- Cell and Environment*, 1991, **14**: 819–830
- [41] Coyle DR, Coleman MD. Forest production responses to irrigation and fertilization are not explained by shifts in allocation. *Forest Ecology and Management*, 2005, **208**: 137–152
- [42] Xu ZZ, Zhou GS. Effects of water stress and nocturnal temperature on carbon allocation in the perennial grass, *Leymus chinensis*. *Physiologia Plantarum*, 2005, **123**: 272–280
- [43] Niu S, Wu M, Han Y, *et al.* Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytologist*, 2008, **177**: 209–219
- [44] Vogel JG, Bond-Lamberty BP, Schuur EAG, *et al.* Carbon allocation in boreal black spruce forests across regions varying in soil temperature and precipitation. *Global Change Biology*, 2008, **14**: 1503–1516
- [45] Grechi I, Vivin P, Hilbert G, *et al.* Effect of light and nitrogen supply on internal C:N balance and control of root-to-shoot biomass allocation in grapevine. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, **59**: 139–149
- [46] Vanninen P, Makela A. Carbon budget for Scots pine trees: Effects of size, competition and site fertility on growth allocation and production. *Tree Physiology*, 2005, **25**: 17–30
- [47] Harpole WS, Potts DL, Suding KN. Ecosystem responses to water and nitrogen amendment in a California grassland. *Global Change Biology*, 2007, **13**: 2341–2348
- [48] Jiang J, Zong N, Song M, *et al.* Responses of ecosystem respiration and its components to fertilization in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 2013, **56**: 101–106
- [49] Cai X-B (蔡晓布), Zhang Y-Q (张永青), Shao W (邵 伟). Degredation and mechanism of grassland of North Tibet Alpine Prairie. *Soils (土壤)*, 2007, **39** (6): 855–858 (in Chinese)
- [50] Gao Q-Z (高清竹), Li Y-E (李玉娥), Lin E-D (林而达), *et al.* Temporal and spatial distribution of grassland degradation in Northern Tibet. *Acta Geographica Sinica (地理学报)*, 2005, **60** (6): 87–95 (in Chinese)
- [51] Zong N (宗 宁), Shi P-L (石培礼), Niu B (牛犇), *et al.* Effects of nitrogen and phosphorous fertilization on community structure and productivity of degraded alpine meadows in northern Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2014, **25** (12): 3458–3468 (in Chinese)
- [52] Zong N (宗 宁), Shi P-L (石培礼), Jiang J (蒋婧), *et al.* Effects of fertilization and grazing exclosure on vegetation recovery in a degraded alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology (应用与环境生物学报)*, 2013, **19** (6): 905–913 (in Chinese)
- [53] Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, *et al.* A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, **126**: 543–562
- [54] Turner MM, Henry HAL. Net nitrogen mineralization and leaching in response to warming and nitrogen deposition in a temperate old field: The importance of winter temperature. *Oecologia*, 2010, **162**: 227–236
- [55] Hobbie SE, Chapin FS. Winter regulation of tundra litter carbon and nitrogen dynamics. *Biogeochemistry*, 1996, **35**: 327–338
- [56] Matzner E, Borken W. Do freeze-thaw events enhance C and N losses from soils of different ecosystems? A review. *European Journal of Soil Science*, 2008, **59**: 274–284
- [57] Brooks PD, Williams MW, Schmidt SK. Inorganic nitrogen and microbial biomass dynamics before and during spring snowmelt. *Biogeochemistry*, 1998, **43**: 1–15
- [58] Ryan MC, Kachanoski RG, Gillham RW. Overwinter soil nitrogen dynamics in seasonally frozen soils. *Canadian Journal of Soil Science*, 2000, **80**: 541–550
- [59] Dornbush M, Raich J. Soil temperature, not aboveground plant productivity, best predicts intra-annual variations of soil respiration in Central Iowa grasslands. *Ecosystems*, 2006, **9**: 909–920
- [60] Huang D (黄 顶), Wang K (王 堃). Dynamics of soluble sugar and endogenous hormone contents in several steppe grass species during their germination period in spring. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 2006, **17** (2): 210–214 (in Chinese)

作者简介 宗 宁,男,1987年生,助理研究员.主要从事高原生态系统碳氮循环研究. E-mail: zongning@ igsnnr.ac.cn

责任编辑 孙 菊