氮添加对高寒草甸植物功能群数量特征和光合作用的影响

沈 豪 董世魁* 李 帅 许驭丹 韩雨晖 张 静
(北京师范大学环境学院, 水环境模拟国家重点实验室, 北京 100875)

摘 要 氮沉降对植物群落的影响,特别是对脆弱生态系统中植物群落的影响,一直是生态学研究的热点问题。为了更好地探究氮沉降对脆弱生态系统植物群落不同功能群生理生态特征的影响,以青藏高原高寒草甸为研究对象,将植物群落划分为禾本科、莎草科、杂类草3种不同功能群,通过模拟氮沉降试验,观测不同氮添加水平下(0、8、24、40、56、72 kg·hm^{-2}·a^{-1})3种功能群数量特征和净光合速率的动态变化,以期揭示植物对氮沉降的响应规律。结果显示:1)氮添加对不同功能群植物数量特征的影响具有显著差异,氮添加提高了莎草科的多度和高度,而对禾本科和杂类草的多度和高度无显著影响(P>0.05),禾本科的地上生物量随着氮添加水平的升高表现出先下降后上升的变化趋势,而莎草科和杂类草的地上生物量随着氮添加水平的升高均表现出下降趋势;2)氮添加对不同功能群植物光合作用的影响有显著差异,禾本科的净光合速率(P_n)随着氮添加水平的升高表现出先下降后上升的变化趋势,而莎草科和杂类草净光合速率均表现出线性下降趋势,氮添加显著提高了不同功能群植物的气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)。3)三个功能群植物的净光合速率与地上生物量之间均呈显著正相关。研究表明,短期高氮添加会削弱植物的光合能力,降低植物地上生物量的积累,抑制植物生长。

关键词 青藏高原; 高寒草甸; 氮添加; 植物功能群

Effects of nitrogen addition on the quantitative characteristics and photosynthesis of different plant functional groups in an alpine meadow of Qinghai-Tibetan Plateau. SHEN Hao, DONG Shi-kui*, LI Shuai, XU Yu-dan, HAN Yu-hui, ZHANG Jing (*State Key Laboratory of Water Environment Simulation*, *School of Environment*, *Beijing Normal University*, *Beijing* 100875, *China*).

Abstract: The effects of nitrogen deposition on plant communities, especially on the alpine meadow with relatively fragile habitats, have been hot topic in ecology. To better understand the effects of nitrogen deposition on the eco-physiology of different plant functional groups in the alpine meadow of Qinghai-Tibetan Plateau, we conducted a field experiment under different nitrogen addition levels (0, 8, 24, 40, 56, 72 kg·hm^{-2}·a^{-1}) to simulate natural nitrogen deposition. We classified the plant species into three functional groups, including grass, sedge, and forb. Results showed that: (1) The effects of nitrogen deposition on three functional groups were different. Nitrogen addition increased the abundance and height of sedge, but had no effects on that of grass and forb (P>0.05). Aboveground biomass of grass showed non-linear response to nitrogen addition, while the aboveground biomass of sedge and forb significantly decreased with the increases of nitrogen addition level. (2) Net photosynthetic rate of grass showed non-linear response to nitrogen addition, while that of sedge and forb significantly decreased with the increases of nitrogen addition level. Nitrogen addition significantly increased the stomatal conductance (G_s)

国家重点研发计划重点专项课题(2016YFC0501906)资助。
收稿日期: 2018-08-07 接受日期: 2018-12-22
*通讯作者 E-mail: dongshikui@sina.com

and transpiration rate (T_r) of all the three functional groups. (3) The net photosynthetic rate was significantly positively correlated with aboveground biomass of the three functional groups ($P<0.05$). In conclusion, short-term high nitrogen deposition will decrease the accumulation of plant aboveground biomass through reducing the photosynthetic capacity, and thus inhibiting plant growth in alpine meadow of Qinghai-Tibetan Plateau.

Key words: Qinghai-Tibetan Plateau; alpine meadow; nitrogen addition; plant functional group.

自 20 世纪以来,随着全球气候变化和人类活动干扰的加剧,陆地生态系统大气氮沉降水平显著增加,引发了一系列不同程度的生态效应(Bobbink *et al.*,2010;Sparrius *et al.*,2012)。氮素的输入对生态系统的影响已经成为生态研究的热点问题(Galloway *et al.*,2004;Zhao *et al.*,2017;Ma *et al.*,2018)。氮(N)是陆地生态系统中影响植物生长的主要元素(Vitousek *et al.*, 1991; Stevens *et al.*, 2004; Wan *et al.*,2009;Wang *et al.*,2018)。氮沉降可以改变土壤理化性质(Entwistle *et al.*,2018;Ma *et al.*,2018;Tian *et al.*,2018)、微生物群落组成和结构(Chen *et al.*, 2018;Treseder *et al.*,2018)、植物群落组成和结构(Stevens *et al.*,2018;Zhou *et al.*,2018)等。当前的一些研究认为,在氮素缺乏的环境中,氮沉降能够促进植物的氮吸收效率和光合同化能力,进而提高生产力(Nakaji *et al.*,2001;Bai *et al.*,2010;李林森等,2015)。但是,过多氮素的摄入,也会对植物体内碳的分配格局产生影响,削弱植物的光合同化能力(Berger *et al.*, 2001)。氮沉降对植物产生的积极(Ibáñez *et al.*,2018)、中性(Morecroft *et al.*,1994)和消极(Aber *et al.*, 1989; Stevens *et al.*, 2004, 2010; Rowe *et al.*, 2008; Liu *et al.*, 2010)影响均有报道。因此,植物在不同氮沉降水平下的响应仍然是现阶段生态学研究的重点问题(Xia, *et al.*,2008)。青藏高原平均海拔 4000 m 以上,面积约 250 万 km^2,其中高寒草甸的面积占到 50%左右,是该地区主体生态系统(Dong *et al.*,2015)。随着全球气候变化,青藏高原地区氮沉降水平持续增加,氮沉降的范围在 8.0~13.8 kg N · hm^{-2} · a^{-1}(Zhao *et al.*,2017),并且未来还将持续增加(Gao *et al.*,2018)。因此,该地区是研究氮沉降对高寒生态系统影响的理想实验平台。植物功能群是具有确定功能特征的一系列植物的组合,把一系列植物归为一个功能团体,使复杂的生态系统研究得以简单化,可以作为研究植被随环境动态变化的基本单元(左小安等,2006;范玉龙等2008;胡楠等,2008;Vourlitis *et al.*,2009;孙小妹等,2018),能够使我们更好地了解植物对环境的响应(Sun *et al.*,2015)。本研究通过人工氮肥添加试验模拟高寒草甸的氮沉降,通过测定禾本科、莎草科、杂类草 3 个功能群的地上生物量、高度、多度和气体交换参数,试图从数量特征和光合特征两个方面探讨氮沉降对高寒草甸植物功能群造成的影响,以期在功能群水平上揭示植物对氮沉降的响应规律,为预测未来氮沉降给高寒草地植物的潜在影响及应对策略提供数据支撑和理论依据。

1　研究地区与研究方法

1.1　研究地概况

研究地点位于青海省海北藏族自治州海晏县西海镇(100°57′E,36°56′N,海拔 3100 m)。该地植被类型为高寒草甸,常见植物种有披碱草(*Elymus dahuricus*)、赖草(*Leymus secalinus*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)等 19 种,隶属 9 科,分别为禾本科(5 种)、菊科(4 种)、蔷薇科(3 种)、莎草科(2 种)、唇形科(1 种)、车前科(1 种)、玄参科(1 种)、瑞香科(1 种)、毛茛科(1 种)。可以归为三大功能群:禾本科(冷地早熟禾、短芒披碱草、冰草、赖草、紫花针茅)、莎草科(线叶嵩草、黑花薹草)和杂类草(紫菀、山莓草、多裂委陵菜、猪毛蒿、白花枝子花、青藏狗娃花、二裂委陵菜、蒲公英、车前、甘肃马先蒿、狼毒、瓣蕊唐松草),其中杂类草的组成最为丰富(图 1)。土壤以高寒草甸土为主(黏粒占 90%以上),年平均气温 1.4 ℃,平均降水量为 330~370 mm。

1.2　试验设计

本试验采用完全随机设计,在青藏高原高寒草甸(100°57′E,36°56′N,海拔 3100 m)设置不同水平的氮添加实验,共设定 6 个处理,各处理施氮量分别为:对照 CK(不施氮)、N1(8 kg · hm^{-2} · a^{-1})、N2(24 kg · hm^{-2} · a^{-1})、N3(40 kg · hm^{-2} · a^{-1})、N4(56 kg · hm^{-2} · a^{-1})、N5(72 kg · hm^{-2} · a^{-1}),所添加氮肥为硝酸铵(NH_4NO_3),每个处理 3 个小区(3 组重复)。共 18 个小区(面积 2 m×5 m)(图 1),各小区之间设置1 m等距缓冲带,从2015年开始,每

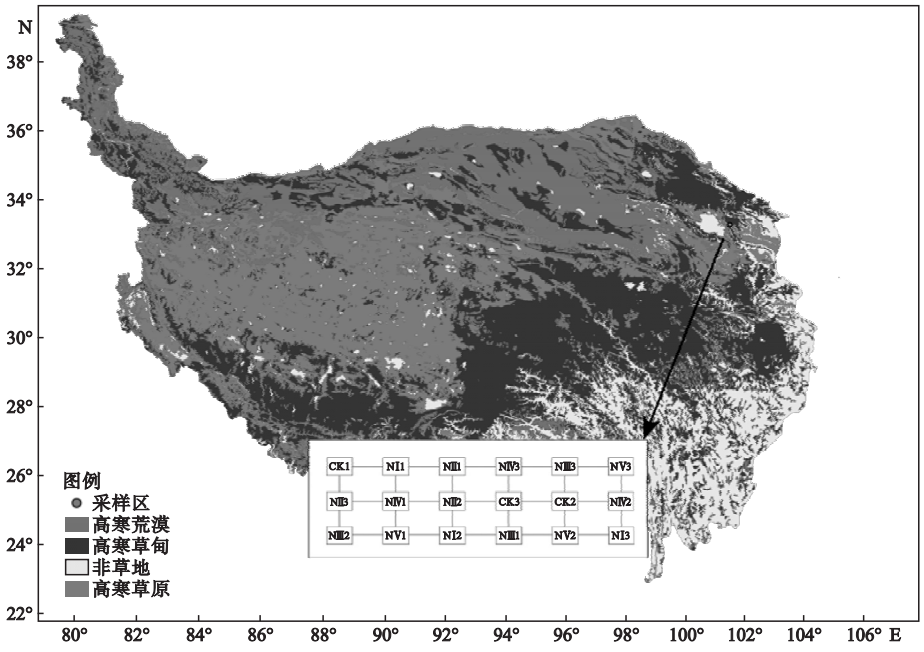


图 1 研究区和样地布局概况
Fig.1 Summary of the study area and sample area

年 5 月和 7 月在每个小区均匀添加相应水平的氮素。

1.3 观测项目和测定方法

在每个小区随机布设 1 m×1 m 的样方,调查并记录样方内植物的物种组成、多度、高度等指标,然后对样方内的所有物种进行基于叶片水平的野外光合测定。2017 年 7 月中旬(植物生长季),在天气晴朗无风的 09:00—11:00,样方调查完成之后,每个小区选 5 株长势一致,生长良好的植株(每个物种选 5 株),用 LI-6400 便携式光合测定仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定气体交换参数。选取完全展开的成熟叶片,测定时保持叶片自然生长角度不变,每个叶片测定 5 次。控制叶室内 CO_2 浓度为 400 μmol · mol^{-1},叶室温度 25 ℃,用红蓝光源提供光合有效辐射(PAR)1500 μmol · m^{-2} · s^{-1},进一步得到植物叶片的净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)等参数,由于部分草本植物叶片较窄,在光合测量过程中将植株的多个叶片并排充满叶室。功能群的净光合速率按照各功能群组成物种净光合速率的平均值计算(刘旻霞等,2015)。在每个处理中,将光合测定完的植物按功能群分类刈去地上部分,带回实验室,称量鲜重后于 60 ℃烘干至恒重,并记录。样地所调查植物种类见表 1。

1.4 数据统计分析

运用 SPSS 22.0 软件对数据进行分析,并对各处理功能群的光合参数、地上生物量、多度、高度进行单因素方差分析,对各测定指标进行相关性分析,并用 Origin 9.1 和 R 语言进行绘图。

2 结果与分析

2.1 氮添加对高寒草甸不同植物功能群数量特征的影响

高度、多度和地上生物量是植物重要的生长指

表 1 研究地高寒草甸植物群落物种组成
Table 1 Species composition of alpine community in the study site

物种	Species	科	Family
冷地早熟禾	*Poa crymophila*	禾本科	Gramineae
短芒披碱草	*Elymus breviaristatus*	禾本科	Gramineae
冰草	*Agropyron cristatum*	禾本科	Gramineae
赖草	*Leymus secalinus*	禾本科	Gramineae
紫花针茅	*Stipa purpurea*	禾本科	Gramineae
线叶嵩草	*Carex capillifolia*	莎草科	Cyperaceae
黑花薹草	*Carex melanantha*	莎草科	Cyperaceae
紫菀	*Aster tataricus*	菊科	Compositae
山莓草	*Sibbaldia procumbens*	蔷薇科	Rosaceae
多裂委陵菜	*Potentilla multifidi*	蔷薇科	Rosaceae
猪毛蒿	*Artemisia scoparia*	菊科	Compositae
白花枝子花	*Dracocephalum heterophyllum*	唇形科	Labiatae
青藏狗娃花	*Heteropappus bowerii*	菊科	Compositae
二裂委陵菜	*Potentilla bifurca*	蔷薇科	Rosaceae
蒲公英	*Taraxacum mongolicum*	菊科	Compositae
车前	*Plantago asiatica*	车前科	Plantaginaceae
甘肃马先蒿	*Pedicularis kansuensis*	玄参科	Scrophulariaceae
狼毒	*Stellera chamaejasme*	瑞香科	Thymelaceae
瓣蕊唐松草	*Thalictrum petaloideum*	毛茛科	Ranunculaceae

标。本研究结果表明(图 2),氮添加并未对禾本科和杂类草植物的高度和多度产生显著影响,而氮添加显著提高了莎草科植物的高度和多度。禾本科植物的地上生物量在施氮后显著下降($P<0.05$),在 N5 水平与对照间差异不显著。莎草科和杂类草植物的地上生物量随着氮添加水平的升高逐渐降低。

2.2　氮添加对高寒草甸不同植物功能群气体交换参数的影响

气体交换参数中,净光合速率(P_n)能够直接表征植物光合能力的强弱,气孔导度(G_s)和蒸腾速率(T_r)反应植物对水分的利用效率,胞间 CO_2 浓度(C_i)反映植物同化 CO_2 的状态。方差分析结果表明(图 3),氮添加显著影响不同功能群的气体交换参数。随着氮添加水平的升高,禾本科的净光合速率(P_n)表现出先下降后升高的变化趋势,而莎草科和杂类草的净光合速率则呈现出持续下降的趋势,禾本科、莎草科和杂类草的气孔导度和蒸腾速率均呈现出显著增加的趋势,禾本科的胞间 CO_2 浓度表现出先增加后降低的变化趋势,而莎草科和杂类草均显著升高。

2.3　高寒草甸植物功能群数量特征和气体交换参数间的相关性分析

对 3 种功能群的 8 个指标进行相关分析,结果表明(图 4),对禾本科而言,氮添加水平与气孔导度和蒸腾速率呈显著正相关,相关系数分别为 0.920 和 0.987($P<0.05$);净光合速率与气孔导度和胞间 CO_2 浓度均呈负相关,相关系数分别为 −0.461 和 −0.986($P<0.05$);净光合速率与地上生物量呈正相关,相关系数 0.799($P<0.05$)。对莎草科而言,氮添加水平与气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率均呈显著正相关,相关系数分别为 0.984、0.949、0.976($P<0.05$),与净光合速率和地上生物量均呈显著负相关,相关系数分别为 −0.965、−0.884($P<0.05$);净光合速率与气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率均呈负相关相关系数分别为 −0.962、−0.961 和 −0.923($P<0.05$),与地上生物量呈显著正相关,相关系数为 0.930($P<0.05$)。对杂类草而言,氮添加水平与净光合速率、地上生物量均呈显著负相关,相关系数分别

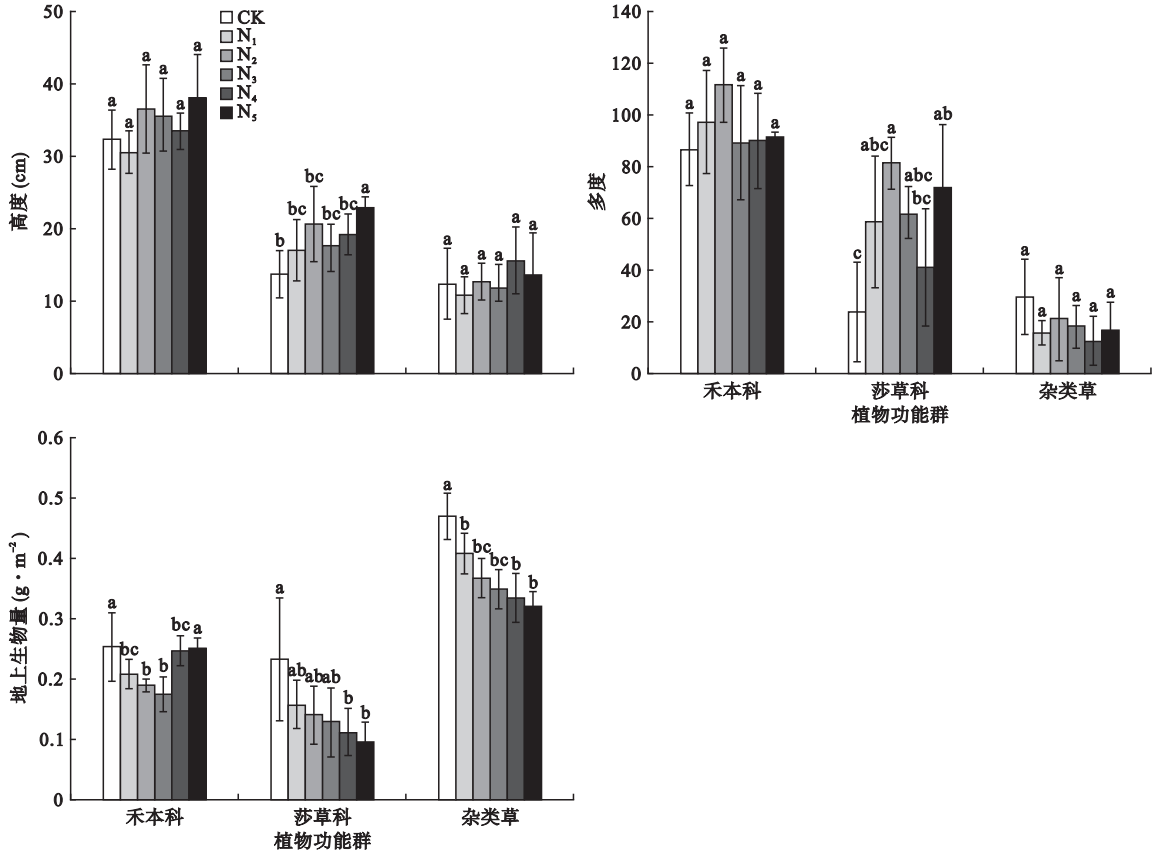


图 2　氮添加对高寒草甸不同植物功能群数量特征的影响

Fig.2　Effect of nitrogen addition on the quantitative characteristics of different plant functional groups in alpine meadow

CK、N1、N2、N3、N4、N5 分别表示氮添加水平为 0、8、24、40、56、72 kg·hm^{-2}·a^{-1}。不同小写字母表示处理间差异显著($P<0.05$),下同。

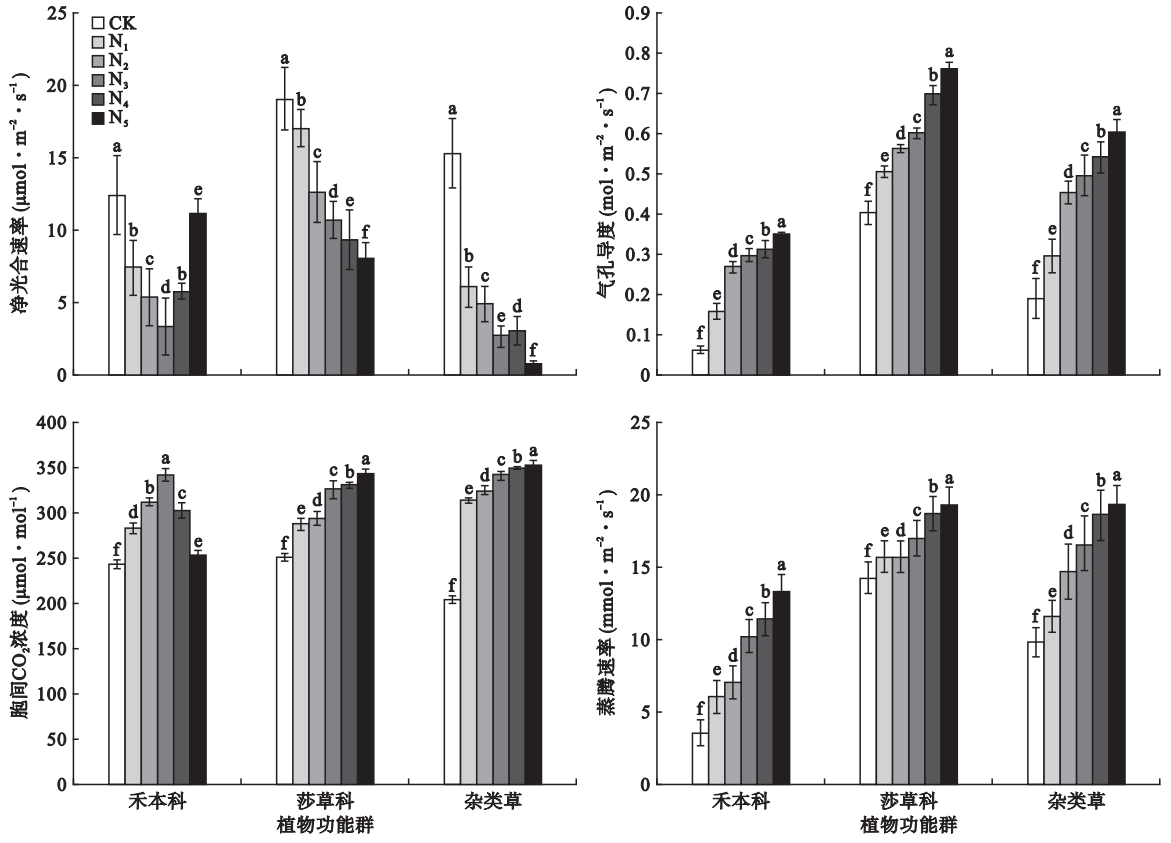


图 3 氮添加对高寒草甸不同植物功能群气体交换参数的影响

Fig.3 Effect of nitrogen addition on gas exchange parameters of different plant functional groups in alpine meadow

为−0.833、−0.918($P<0.05$),与气孔导度、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率均呈显著正相关,相关系数分别为 0.953、0.744 和 0.980($P<0.05$);净光合速率与气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率均呈显著负相关,相关系数分别为−0.925、−0.981、−0.881($P<0.05$),与地上生物量呈显著正相关,相关系数为 0.966($P<0.05$)。

3 讨论与结论

一般而言,植物的高度和多度能够直接或间接反映其生长状况以及获取外界环境资源的能力,是体现植物生长状况最直观的指标(张永宽等,2012)。而植物生物量是研究植被净初级生产力的基础,是植被碳库的度量,能在一定程度上体现生态系统结构与功能的综合性数量特征(马丽等,2018)。因此,整体而言,生物量的累积可以作为评价植物生长状况和碳储量的重要依据。在许多研究中发现,氮输入能够促进氮限制生态系统中植物生物量的累积(An *et al.*,2008;Wan *et al.*,2009;Wang *et al.*,2018),然而,另有研究表明,氮摄入过多也会对植物产生一定的负效应(Nakaji *et al.*,2001;Aber,2003;Guo *et al.*,2010;宗宁等,2018)。李明月等(2013)对模拟氮沉降下木荷的研究发现,高氮沉降会显著降低其地上生物量。刘红梅等(2016)对贝加尔针茅光合特征的研究发现,低氮添加并未提高禾本科植物的光合速率,且长期的氮添加还会对其光合能力产生抑制作用。各种关于高氮沉降给植物带来负效应的研究也很多(Rowe *et al.*,2008;Stevens *et al.*,2010)。氮沉降水平的升高可能会使氮素不再是生态系统的主要限制因子(Craine *et al.*,2008)。除了氮素之外,其他环境因素,比如土壤含水量,也会在一定程度上对氮添加的效果产生很大影响。干旱状况下,氮添加会对植物生长产生较强的抑制作用(Asner *et al.*,2001)。在本试验中,氮添加并未使禾本科和杂类草的高度和多度发生显著改变($P>0.05$),而使莎草科的高度和多度出现一定程度的增加,这说明禾本科和杂类草的高度和多度对氮添加并不敏感。随着氮添加水平的升高,禾本科的地上生物量先下降后升高,在 N5 水平与对照差异不显著($P>0.05$),而莎草科和杂类草地上生物量

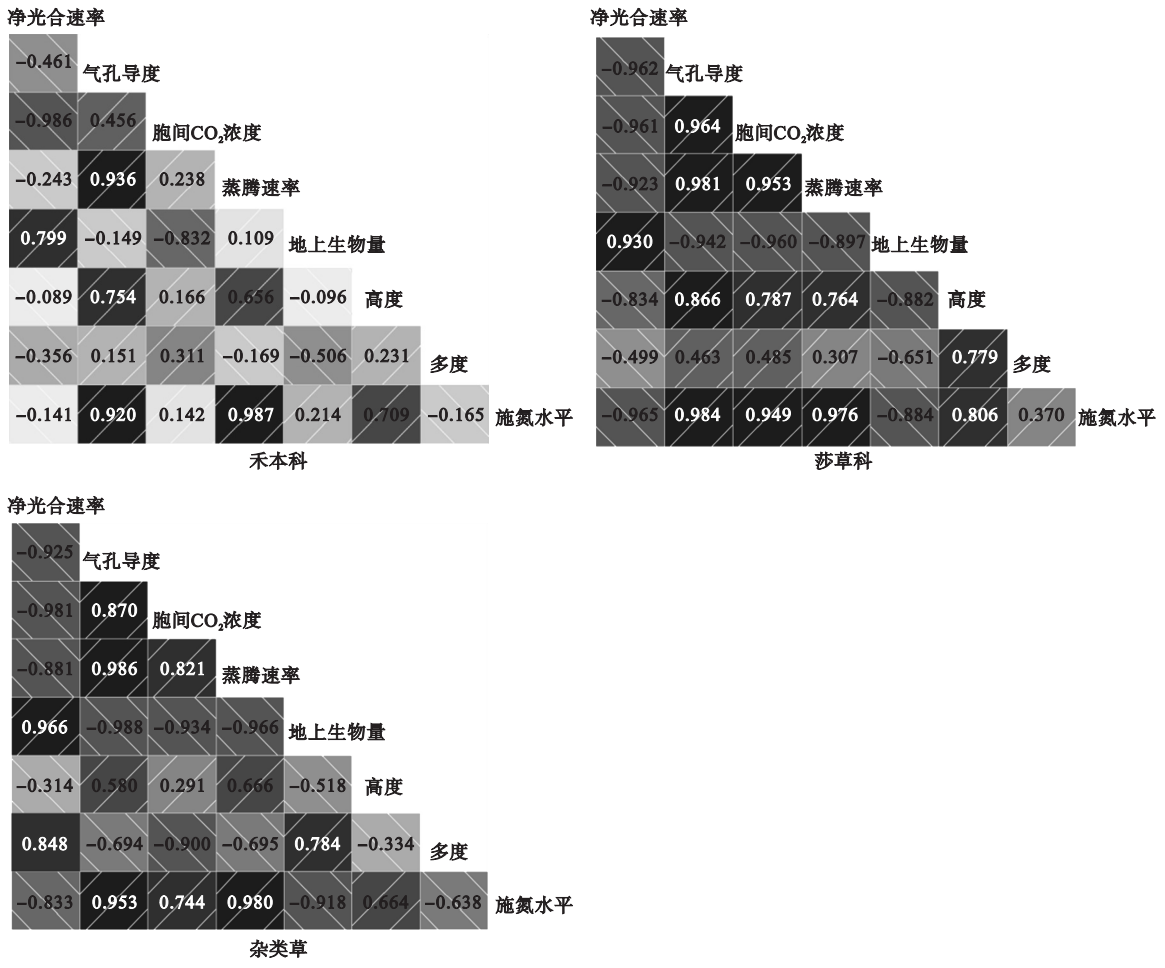


图 4　高寒草甸不同植物功能群各指标相关性分析

Fig.4　Analysis of relationship among all indices of different functional groups

随着氮添加水平的升高,下降幅度均增大,具体而言,高氮添加会减少植物地上生物量的累积。翟占伟等(2017)认为,外源氮添加会打破植物体内的养分平衡,导致氮代谢加强,与碳同化竞争光合作用中光反应产生的同化力,从而导致光合碳同化速率降低,降低植物地上生物量的累积,这在一定程度上能够解释本试验结果。植物光合作用是植物干物质积累的基础,也是植物生长的重要功能(王振兴等,2012),光合速率的降低会在一定程度上引起同化物的减少,最终抑制生物量的累积(Yamakawa *et al.*,2004;Reich *et al.*,2006;翟占伟等,2017)。从研究结果看,短期高氮添加给植物的光合作用和地上生物量带来了负效应,高氮的摄入会影响到植物生物量的增加,这种变化可能与高氮下植物光合性能的变化有关(李明月等,2013)。

光合速率是表征植物光合能力大小最直接的指标(孙佳丽等,2013;魏志标等,2018)。本试验中,随着氮添加水平的升高,莎草科和杂类草的净光合速率显著下降,而禾本科净光合速率表现出先下降后升高的非线性的变化趋势,在 N5 水平又达到较高的光合速率,这说明与莎草科和杂类草相比,禾本科在高氮环境中可塑性较强,具有更高的光合竞争力。一般认为,植物光合能力下降主要因素有气孔限制和非气孔限制(许大全,1995;高冠龙等,2018)。气孔限制主要是因为气孔部分关闭,影响外界 CO_2 的进入,进而影响光合速率(张晓晓等,2017),而非气孔限制主要是因为叶肉细胞光合活性的下降,比如叶绿体活性和核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶(Rubisco)活性降低等(Grassi *et al.*,2005)。本试验中,随着氮添加水平的升高,禾本科植物在 N1–N3 水平净光合率(P_n)降低,与气孔导度(G_s)和胞间 CO_2 浓度(C_i)变化趋势相反,说明在该氮添加水平下,非气孔限制因素起主要作用,而在 N3-N5 水平,净光合速率(P_n)升高,与气孔导度和胞间 CO_2

浓度的变化趋势一致,说明在该氮添加水平下气孔限制起主要作用。对莎草科和杂类草而言,随着氮添加水平的升高,净光合速率下降,气孔导度、胞间CO_2浓度均升高,说明氮添加下莎草科和杂类草光合速率的降低主要是非气孔限制因素起主导作用。姜星星等(2018)测定了18种木本植物叶片的气孔特征,发现氮添加对不同物种气孔特征的影响不同,施氮与气孔导度之间的关系存在正相关、负相关和不显著3种情况,因此,关于氮添加对植物气孔导度的影响规律目前尚无定论。整体而言,高氮添加刺激植物叶片气孔张开,气孔导度增加,与此同时蒸腾速率增加,导致植物水分的散失,失水过多在一定程度上会造成植物体内代谢的失衡,进而影响植物的光合作用。氮素与脱落酸(ABA)的积累有密切的联系,而ABA能影响植物气孔开张,因此氮素可通过调控信息传递而影响气孔导度(Wilkinson *et al.*, 2002)。本试验在对青藏高原高寒草甸不同功能群植物影响的研究中发现,氮添加能显著增加植物的气孔导度。

一般而言,不同功能群之间存在着一定的竞争关系,植物对地下资源的竞争是对称的,对地上光的竞争是不对称的,氮添加可使植物从地下部分对矿质资源的竞争转为对地上部分光的竞争,禾本科植物较高,能遮蔽其他功能群中的矮小物种,从而在对光资源竞争中取胜,减少其他功能群的生物量(邱波等,2004;张杰琦等,2010)。另外,氮转化的生态过程中常常会导致非线性现象的出现(Arens *et al.*, 2008;Bradford *et al.*,2008;Vivanco *et al.*,2015)。本试验中,禾本科与其他两种功能群的净光合速率和地上生物量变化趋势不一致,出现了先降低后升高的非线性变化。这说明禾本科植物在高氮添加下具有较强的可塑性,和较高的生存竞争力。

综上所述,短期高氮添加对高寒草甸植物数量特征和光合作用产生了显著影响。本试验中,不同植物功能群随氮添加的变化趋势并不一致,这与不同类型植物自身的生理特性和对营养元素利用策略不同有关(Xu *et al.*,2015)。本研究认为,短期高氮添加会通过抑制植物的光合能力进而降低植物地上生物量的累积,总体而言会抑制植物生长。与对照相比,短期高氮添加对植物的生长和光合作用产生了负效应,高寒草甸植物生存条件严酷,各生态因子常处于植物生存的阈值边缘,高海拔的环境使植被对环境的变化更加敏感,短期高氮添加会打破植物对原生环境的适应(宗宁等,2018),进而导致高寒草甸植物生长和光合速率受到抑制。

本研究通过野外实测发现了短期高氮添加对植物的光合作用和地上生物量存在负效应,今后在高寒草甸生态系统对氮沉降响应的研究中应该通过更深层面的生理实验来解释产生这种现象的内在机制。另外,还需要开展多点和长期研究,对本试验研究结果进行进一步的验证。

参考文献

范玉龙, 胡 楠, 丁圣彦, 等. 2008. 伏牛山自然保护区森林生态系统草本植物功能群的分类. 生态学报, **28**(7): 3092-3101.

高冠龙, 冯 起, 张小由, 等. 2018. 植物叶片光合作用的气孔与非气孔限制研究综述. 干旱区研究, **35**(4): 929-937.

胡 楠, 范玉龙, 丁圣彦, 等. 2008. 陆地生态系统植物功能群研究进展. 生态学报, **28**(7): 3302-3311.

姜星星, 邹安龙, 王媛媛, 等. 2018. 我国东部典型森林木本植物的气孔特征及其对氮添加的响应. 北京大学学报: 自然科学版, **54**(4): 839-847.

李林森, 程淑兰, 方华军, 等. 2015. 氮素富集对青藏高原高寒草甸土壤有机碳迁移和累积过程的影响. 土壤学报, **52**(1): 183-193.

李明月, 王 健, 王振兴, 等. 2013. 模拟氮沉降条件下木荷幼苗光合特性, 生物量与C, N, P分配格局. 生态学报, **33**(5): 1569-1577.

刘红梅, 李 洁, 皇甫超河, 等. 2016. 贝加尔针茅光合特征与叶片功能特性对长期氮添加的响应. 草业学报, **25**(11): 76-85.

刘旻霞, 刘洋洋, 陈世伟, 等. 2015. 青藏高原东缘高寒草甸坡向梯度上植物光合生理特征研究. 土壤与作物, **4**(3): 104-112.

马 丽, 徐满厚, 周华坤, 等. 2018. 山西亚高山草甸植被生物量的地理空间分布. 生态学杂志, **37**(8): 2244-2253.

邱 波, 罗燕江. 2004. 不同施肥梯度对甘南退化高寒草甸生产力和物种多样性的影响. 兰州大学学报: 自然科学版, **40**(3): 56-59.

孙桂丽, 徐 敏, 李 疆, 等. 2013. 香梨两种树形净光合速率特征及影响因素. 生态学报, **33**(18): 5565-5573.

孙小妹, 陈菁菁, 李金霞, 等. 2018. 高寒草甸植物化学计量比对磷添加的分层响应. 植物生态学报, **42**(1): 78-85.

魏志标, 柏兆海, 马 林, 等. 2018. 中国天然草地氮磷流动空间特征. 中国农业科学, **51**(3): 523-534.

许大全. 1995. 气孔的不均匀关闭与光合作用的非气孔限制. 植物生理学通讯, **31**(4): 246-252.

翟占伟, 龚吉蕊, 罗亲普, 等. 2017. 氮添加对内蒙古温带草原羊草光合特性的影响. 植物生态学报, **41**(2): 196-208.

张杰琦, 李　奇, 任正炜, 等. 2010. 氮素添加对青藏高原高寒草甸植物群落物种丰富度及其与地上生产力关系的影响. 植物生态学报, **34**(10): 1125-1131.

张晓晓, 殷小琳, 李红丽, 等. 2017. NaCl 胁迫对不同白榆品系生物量及光合作用的影响. 生态学报, **37**(21): 7258-7265.

张永宽, 陶　冶, 刘会良, 等. 2012. 人工固沙区与流沙区准噶尔无叶豆种群数量特征与空间格局对比研究. 生态学报, **32**(21): 6715-6725.

宗　宁, 段　呈, 耿守保, 等. 2018. 增温施氮对高寒草甸生产力及生物量分配的影响. 应用生态学报, **29**(1): 59-67.

左小安, 赵学勇, 赵哈林, 等. 2006. 科尔沁沙地草地退化过程中的物种组成及功能多样性变化特征. 水土保持学报, **20**(1): 181-185.

Aber J. 2003. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems, hypotheses revisited. *Bioscience*, **53**: 375-389.

Aber JD, Nadelhoffer KJ, Steudler P, *et al*. 1989. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems. *BioScience*, **39**: 378-286.

An H, Shangguan ZP. 2008. Specific leaf area, leaf nitrogen content, and photosynthetic acclimation of *Trifolium repens* L. seedlings grown at different irradiances and nitrogen concentrations. *Photosynthetica*, **46**: 143-147.

Arens SJT, Sullivan PF, Welker JM. 2008. Nonlinear responses to nitrogen and strong interactions with nitrogen and phosphorus additions drastically alter the structure and function of a high arctic ecosystem. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, **113**: 1-10.

Asner GP, Townsend AR, Riley WJ, *et al*. 2001. Physical and biogeochemical controls over terrestrial ecosystem responses to nitrogen deposition. *Biogeochemistry*, **54**: 1-39.

Bai Y, Wu J, Clark CM, *et al*. 2010. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: Evidence from Inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, **16**: 358-372.

Berger TW, Glatzel G. 2001. Response of *Quercus petraea* seedlings to nitrogen fertilization. *Forest Ecology and Management*, **149**: 1-14.

Bobbink R, Hicks K, Galloway J, *et al*. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, **20**: 30-59.

Bradford MA, Fierer N, Jackson RB, *et al*. 2008. Nonlinear root-derived carbon sequestration across a gradient of nitrogen and phosphorous deposition in experimental mesocosms. *Global Change Biology*, **14**: 1113-1124.

Chen HYH, Ruan H. 2018. Global negative effects of nitrogen deposition on soil microbes. *The ISME Journal*, **12**: 1817-1825.

Craine JM, Morrow C, Stock WD. 2008. Nutrient concentration ratios and co-limitation in South African grasslands. *New Phytologist*, **179**: 829-836.

Dong SK, Wang XX, Liu SL, *et al*. 2015. Reproductive responses of alpine plants to grassland degradation and artificial restoration in the Qinghai-Tibetan Plateau. *Grass and Forage Science*, **70**: 229-238.

Entwistle EM, Zak DR, Argiroff WA. 2018. Anthropogenic N deposition increases soil C storage by reducing the relative abundance of lignolytic fungi. *Ecological Monographs*, **88**: 225-244.

Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, *et al*. 2004. Nitrogen cycles: Past, present, and future. *Biogeochemistry*, **70**: 153-226.

Gao Y, Cooper DJ, Zeng X. 2018. Nitrogen, not phosphorus, enrichment controls biomass production in alpine wetlands on the Tibetan Plateau, China. *Ecological Engineering*, **116**: 31-34.

Grassi G, Magnani F. 2005. Stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis as affected by drought and leaf ontogeny in ash and oak trees. *Plant, Cell & Environment*, **28**: 834-849.

Guo JH, Liu XJ, Zhang Y, *et al*. 2010. Significant acidification in major Chinese croplands. *Science*, **327**: 1008-1010.

Ibáñez I, Zak DR, Burton AJ, *et al*. 2018. Anthropogenic nitrogen deposition ameliorates the decline in tree growth caused by a drier climate. *Ecology*, **99**: 411-420.

Liu L, Greaver T L.2010.A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. Ecology Letters, **13**: 819-828.

Ma J, Kang F, Cheng X, *et al*. 2018. Response of soil organic carbon and nitrogen to nitrogen deposition in a *Larix principis-rupprechtii* plantation. *Scientific Reports*, **8**: 8638.

Morecroft MD, Sellers EK, Lee JA. 1994. An experimental investigation into the effects of atmospheric nitrogen deposition on two semi-natural grasslands. *Journal of Ecology*, **82**: 475-483.

Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, *et al*. 2001. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings. *Trees*, **15**: 453-461.

Reich PB, Hobbie SE, Lee T, *et al*. 2006. Nitrogen limitation constrains sustainability of ecosystem response to CO_2. *Nature*, **440**: 922-925.

Rowe EC, Smart SM, Kennedy VH, *et al*. 2008. Nitrogen deposition increases the acquisition of phosphorus and potassium by heather *Calluna vulgaris*. *Environmental Pollution*, **155**: 201-207.

Sparrius LB, Sevink J, Kooijman AM. 2012. Effects of nitrogen deposition on soil and vegetation in primary succession stages in inland drift sands. *Plant and Soil*, **353**: 261-272.

Stevens CJ, David TI, Storkey J. 2018. Atmospheric nitrogen deposition in terrestrial ecosystems: Its impact on plant communities and consequences across trophic levels. *Functional Ecology*, **32**: 1757-1769.

Stevens CJ, Dise NB, Mountford JO, *et al*. 2004. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science*, **303**: 1876-1879.

Stevens CJ, Duprè C, Dorland E, *et al*. 2010. Nitrogen deposi-

tion threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental Pollution*, **158**: 2940-2945.

Sun X, Yu K, Shugart HH, *et al*. 2015. Species richness loss after nutrient addition as affected by N:C ratios and phytohormone GA3 contents in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, **9**: 201-211.

Tian P, Zhang J, Müller C, *et al*. 2018. Effects of six years of simulated N deposition on gross soil N transformation rates in an old-growth temperate forest. *Journal of Forestry Research*, **29**: 647-656.

Treseder KK, Allen EB, Egerton-Warburton LM, *et al*. 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi as mediators of ecosystem responses to nitrogen deposition: A trait-based predictive framework. *Journal of Ecology*, **106**: 480-489.

Vitousek PM, Howarth RW. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, **13**: 87-115.

Vivanco L, Irvine IC, Martiny JBH. 2015. Nonlinear responses in salt marsh functioning to increased nitrogen addition. *Ecology*, **96**: 936-947.

Vourlitis GL, Pasquini SC. 2009. Experimental dry-season N deposition alters species composition in southern Californian Mediterranean-type shrublands. *Ecology*, **90**: 2183-2189.

Wan S, Xia J, Liu W, *et al*. 2009. Photosynthetic overcompensation under nocturnal warming enhances grassland carbon sequestration. *Ecology*, **90**: 2700-2710.

Wang HY, Wang ZW, Ding R, *et al*. 2018. The impacts of nitrogen deposition on community N : P stoichiometry do not depend on phosphorus availability in a temperate meadow steppe. *Environmental Pollution*, **242**: 82-89.

Wilkinson S, Davies WJ. 2002. ABA-based chemical signaling: The co-ordination of responses to stress in plants. *Plant, Cell and Environment*, **25**: 195-210.

Xia J, Wan S. 2008. Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, **179**: 428-439.

Xu SJ, Fan XY, Wang LL, *et al*. 2015. The patterns of nitrogen and phosphorus stoichiometry across communities along altitudinal gradients in Qilian Mountains, China. *Biochemical Systematics and Ecology*, **62**: 58-65.

Yamakawa Y, Saigusa M, Okada M, *et al*. 2004. Nutrient uptake by rice and soil solution composition under atmospheric CO_2 enrichment. *Plant and Soil*, **259**: 367-372.

Zhao Z, Dong S, Jiang X, *et al*. 2017. Effects of warming and nitrogen deposition on CH_4, CO_2 and N_2O emissions in alpine grassland ecosystems of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, **592**: 565-572.

Zhou X, Bowker MA, Tao Y, *et al*. 2018. Chronic nitrogen addition induces a cascade of plant community responses with both seasonal and progressive dynamics. *Science of the Total Environment*, **626**: 99-108.

作者简介 沈 豪,男,1993年生,博士研究生,主要从事青藏高原高寒草地植物生理生态学研究。E-mail: 463456803@qq.com

责任编辑 魏中青