

青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应

杨晓霞^{1,2} 任 飞^{1,2} 周华坤¹ 贺金生^{1,3*}

¹中国科学院西北高原生物研究所高原生物进化与适应重点实验室, 西宁 810008; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³北京大学城市与环境学院生态学系, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871

摘 要 青藏高原正经历着明显的温暖化过程, 由此引起的土壤温度的升高促进了土壤中微生物的活性, 同时青藏高原东缘地区大气氮沉降十分明显, 并呈逐年增加的趋势, 这些环境变化均促使土壤中可利用营养元素增加, 因此深入了解青藏高原高寒草甸植物生物量对可利用营养元素增加的响应, 是准确预测未来全球变化背景下青藏高原高寒草甸碳循环过程的重要基础。该研究基于在青藏高原高寒草甸连续4年(2009–2012年)氮、磷添加后对不同功能群植物地上生物量、群落地上和地下生物量的测定, 探讨高寒草甸生态系统碳输入对氮、磷添加的响应。结果表明: (1)氮、磷添加均极显著增加了禾草的地上绝对生物量及其在群落总生物量中所占的比例, 同时均显著降低了杂类草在群落总生物量中的比例, 此外磷添加极显著降低了莎草地上绝对生物量及其在群落总生物量中所占的比例。(2)氮、磷添加均显著促进了青藏高原高寒草甸的地上生物量增加, 分别增加了24%和52%。(3)氮添加对高寒草甸地下生物量无显著影响, 而磷添加后地下生物量有增加的趋势。(4)氮添加对高寒草甸植物总生物量无显著影响, 而磷添加后植物总生物量显著增加。研究表明, 氮、磷添加可缓解青藏高原高寒草甸植物生长的营养限制, 促进植物地上部分的生长, 然而高寒草甸植物的生长极有可能更受土壤中可利用磷含量的限制。

关键词 高寒草甸, 生物量, 功能群, 氮添加, 磷添加, 青藏高原

Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau

YANG Xiao-Xia^{1,2}, REN Fei^{1,2}, ZHOU Hua-Kun¹, and HE Jin-Sheng^{1,3*}

¹Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Chinese Academy of Sciences, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and ³Key Laboratory for Earth Surface Processes of the Ministry of Education, Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims Rising soil temperature under the warming process stimulates microbial activity in soils on the Qinghai-Xizang Plateau. Moreover, the eastern edge of Qinghai-Xizang Plateau has been experiencing distinct atmospheric nitrogen deposition with an increasing trend. All of these have led to an increase in the available nutrients in soils. This study was aimed to determine the responses of carbon fixation in the alpine meadow to nitrogen and phosphorus additions on the Qinghai-Xizang Plateau.

Methods The study was conducted in an alpine meadow ecosystem at the Haibei National Field Research Station of Alpine Grassland Ecosystem, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences. Four treatments were set up in 2009, including control, nitrogen addition only (N), phosphorus addition only (P), and combined nitrogen and phosphorus additions (NP). Nutrients were added in June or July each year. The aboveground biomass of functional groups and the above- and belowground biomass of plant communities were measured by harvesting in 2012.

Important findings (1) N and P additions increased the aboveground biomass of grass, and the proportion of grass biomass in the community, but decreased the proportion of forb biomass in the community. Only P addition decreased the aboveground biomass of sedge, and the proportion of sedge biomass in the community. (2) N and P additions increased the aboveground biomass by 24% and 52%, respectively, compared with the control. (3) N addition had no effect on the belowground biomass, whereas P addition slightly increased the belowground biomass. (4) N addition had no effect on the total biomass, whereas P addition significantly increased the total biomass. Therefore, N and P additions could relieve the nutrient limitation and stimulate plant growth.

Furthermore, results suggest that the Qinghai-Xizang Plateau could be more limited by P than N on plant growth.

Key words alpine meadow, biomass, functional groups, nitrogen addition, phosphorus addition, Qinghai-Xizang Plateau

陆地生态系统的生物量是全球碳循环过程中的重要组成部分(Scurlock *et al.*, 2002), 也是估算地球支持能力的重要指标(方精云等, 1996)。草地生态系统生物量的大小不仅很大程度上决定了其生态系统的碳积累, 而且决定其产草量, 因而影响其生态与生产服务功能(Jobbágy & Sala, 2000)。草地生态系统生物量大小受到土壤中可利用营养元素、土壤pH值、温度、降水等多种理化因子的影响(Chapin & Matson, 2011)。其中氮、磷均是植物生长所必需的大量营养元素, 在植物生长、发育和繁殖等过程中有着重要的作用, 自然状态下, 很多生态系统生产力都表现为氮限制或者磷限制或者氮磷共限制(Elser *et al.*, 2007; Vitousek *et al.*, 2010)。

氮是许多生态系统中限制植物生长的最关键营养元素, 因此氮输入的增加可提高土壤中可利用氮的含量, 消除或缓解氮的限制, 促进植物的生长, 所以氮添加一般会促进草地生态系统的地上生物量(Zavaleta *et al.*, 2003; LeBauer & Treseder, 2008; Lee *et al.*, 2010); 磷是草地生态系统中除氮以外限制植物生长的最重要营养元素(Vance *et al.*, 2003), 因此磷的添加一般也会促进植物生长而增加地上生物量(Elser *et al.*, 2007)。但是一些生态系统主要受氮的限制, 而另一些生态系统主要受磷的限制, 这是由于: (1)自然条件下, 氮进入陆地生态系统的主要途径是固氮生物对大气中氮气的固定, 而磷则主要通过原生矿物的风化作用进入生态系统(Odum & Barrett, 2005), 因此一般认为生态系统在演替早期主要表现为氮限制, 在演替后期则主要为磷限制(Verhoeven *et al.*, 1996); (2)控制氮可利用性的反应主要为生物反应, 而控制磷可利用性的反应则主要是地球化学反应(Chapin & Matson, 2011); (3)工业革命以来, 人类活动对环境的影响日益深重, 有些生态系统接受了大量的外源性氮磷输入, 引起生态系统营养限制的变化, 所以冻原生态系统(Shaver, 1986)及受火烧干扰频繁的生态系统(Raison, 1979; Hungate *et al.*, 2003)被认为主要受可利用氮限制, 而具古老土壤的热带地区生态系统等则被认为主要受可利用磷限制(Vitousek, 2004)。

青藏高原高寒草甸地处高海拔地区(Zhao &

Zhou, 1999), 尽管土壤中储存着大量的氮素和磷素, 特别是有机氮和有机磷, 但是由于低温的限制, 有机氮、磷矿化作用比较低, 可利用氮、磷含量仅占土壤全氮、全磷含量的1%左右, 植物的生长极有可能受到可利用氮、磷的限制(周兴民, 2001)。在青藏高原海北高寒草甸和甘南高寒草甸的一系列氮添加实验表明, 氮添加可促进植物生长(沈振西等, 2002; Ren *et al.*, 2010; Song *et al.*, 2012), 证实高寒草甸植物生长受土壤中可利用氮的限制, 但高寒草甸植物生长主要受氮限制, 还是磷限制, 抑或氮磷共限制尚不明确。近年来青藏高原正经历着明显的增温过程(Liu & Chen, 2000; IPCC, 2007), 土壤增温促进了土壤有机质的分解(Luo *et al.*, 2010; Rui *et al.*, 2012), 另一方面, 青藏高原东缘地区近年氮沉降明显, 并具有逐年增加的趋势(Lü & Tian, 2007), 这均会使青藏高原高寒草甸土壤中的可利用氮、磷含量增加, 因此研究该区域生态系统植物生物量对氮、磷添加的响应, 不仅有助于深入了解全球变化背景下高寒草甸生态系统碳输入过程的变化, 对研究区域和全球碳平衡具有重要意义, 而且将为高寒草甸的健康发展和科学管理提供理论依据。

本研究选取位于青藏高原东北部的高寒草甸生态系统, 研究该生态系统群落生物量对氮、磷添加的响应, 拟解决两个问题: (1)氮、磷添加如何通过影响不同功能群植物生长而影响青藏高原高寒草甸生物量? (2)青藏高原高寒草甸植物生长主要受氮限制, 磷限制, 还是氮磷共限制?

1 材料和方法

1.1 研究区域的自然概况

本研究在青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(海北站)进行。海北站地处青藏高原东北隅的青海海北藏族自治州门源县境内, 地理范围为: 37°29′–37°45′ N, 101°12′–101°23′ E, 处于祁连山北支冷龙岭东段南麓坡地的大通河河谷西段, 海拔为3 200–3 600 m (气象观测站海拔高度为3 220 m)。由于地处亚洲大陆腹地, 海北站站区属于典型的高原大陆性气候, 夏季为东南季风气候, 冬季受西伯利亚寒流的影响, 一年中无明显的四季之

分, 只有冷暖季之别, 暖季短暂而凉爽湿润, 冷季漫长而寒冷干燥。海北站多年(1981–2000年)平均气温为 -1.7 , 极端最高气温 23.7 , 极端最低气温为 -37.1 ; 年降水量为 561 mm, 降水多集中在5–9月, 约占全年降水量的80%。海北站站区的土壤呈现土壤发育年轻、土层薄、表层具有较厚的草皮层, 草皮层以下具有较厚的腐殖质层, 有机质含量及全量养分丰富而有效养分贫乏等特征。本研究选择了长期适应于高寒生态环境的耐寒中生植物高寒矮生嵩草(*Kobresia humilis*)草甸为研究对象。矮生嵩草草甸植被具有植物生长低矮、群落总覆盖度高(90%以上)、种类组成较多、群落结构简单, 一般为单层结构, 初级生产力较高等特征, 其植物群落以矮生嵩草、异针茅(*Stipa aliena*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、早熟禾(*Poa annua*)、黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)、花苜蓿(*Medicago ruthenica*)、麻花艽(*Gentiana straminea*)等为优势种。

1.2 实验设计

2009年5月, 我们选择了位于海北站东北方向约2 km处的一片草场作为本研究的实验样地。实验前此处为当地牧民的冬春季牧场, 因为本实验为养分添加实验, 为排除实验前冬季放牧过程中动物粪便对实验结果的影响, 围栏后人工捡除样方内所有可见的动物粪便。

实验采取完全随机区组设计, 共4个处理, 分别为: 对照; 氮添加(N); 磷添加(P); 氮磷同时添加(NP)。N的施用量为 $10 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 以尿素的形式添加; P的施用量为 $5 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 以 $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2\cdot\text{H}_2\text{O}$ 的形式添加。每个处理6个重复, 共计24个样方, 样方面积为 $3 \text{ m}\times 3 \text{ m}$ 。

将预先称好的颗粒状肥料一次性均匀撒在样方内进行养分添加。为保证施肥效果, 施肥时间选择在生长期中期的一个雨天或晴天的傍晚进行, 雨水或次日形成的露水使得肥料迅速溶解进入土壤。实验期间, 养分添加日期分别为2009年7月15日、2010年7月5日、2011年7月15日和2012年6月22日。对照处理不采取任何施肥措施。

1.3 地上生物量、地下生物量的测定及地下和地上生物量比值

地上生物量和地下生物量均用收获法测定。连续4年养分添加后, 在2012年生长季盛期(8月下旬至9月上旬), 在每个样方设置 $0.25 \text{ m}\times 0.25 \text{ m}$ 的样

方, 收获每个样方框内植物的地上部分, 分功能群之后于 65 烘干至恒重。称量后, 计算单位面积内群落尺度和功能群尺度上的地上生物量。实验分3个功能群: 禾草, 即禾本科植物; 莎草, 即莎草科植物; 杂类草, 包括除禾本科及莎草科以外的草本植物, 测定指标包括各功能群的绝对生物量, 及其在群落总生物量中所占的比例。

在收获了植物地上部分的样方框内, 用 3.5 cm 直径的根钻, 以 0 – 10 、 10 – 20 、 20 – 30 和 30 – 40 cm 的土层, 每层三钻, 取得土柱。将每个样方同一层次的3个土柱混合后装于网袋, 带回实验室用水将植物根系冲洗干净后, 于 65 烘干至恒重。称量后计算单位面积内的地下生物量。

以地下和地上生物量比值(R/S)表示生物量在地上、地下间的分配关系, 计算方法: $R/S = \text{地下生物量}/\text{地上生物量}$ 。

1.4 生物量碳库估算

本文中使用的常数(0.45)将所测定的生物量统一转化为生物量碳含量, 单位为 $\text{g C}\cdot\text{m}^{-2}$ (Piao *et al.*, 2007)。

1.5 统计分析

用双因素方差分析(two-way ANOVA)确定N添加和P添加对地上生物量、地下生物量、总生物量、R/S、各功能群地上绝对生物量及其在群落中所占的比例的主效应及交互效应。实验数据的统计分析均在SPSS 16.0 (SPSS, Chicago, USA)中进行, 统计图形在SigmaPlot 10.0中绘制。

2 结果

2.1 不同功能群植物的地上生物量

N、P添加均极显著增加了禾草的地上绝对生物量及其在群落总生物量中所占的比例, 同时均显著降低了杂类草在群落总生物量中的比例, 此外P添加极显著降低了莎草地上绝对生物量及其在群落总生物量中所占的比例(表1)。对各功能群的地上绝对生物量, N添加使禾草生物量增加了50.5%; P添加使禾草生物量增加了89.8%, 使莎草生物量降低了82.9% (图1); 对各功能群在群落总生物量中所占的比例, N添加使禾草的比例增加了25.9%, 使杂类草的比例降低了35.6%; P添加使禾草的比例增加了31.5%, 使莎草和杂类草的比例分别降低了88.4%和33.7% (图2)。无论是对各功能群的绝对生物量或其

表1 氮、磷添加对不同功能群的地上生物量(g·m⁻²·a⁻¹)和其在群落总生物量中所占比例(%)的影响的双因素方差分析表

Table 1 Two way ANOVA of the effects of nitrogen and phosphorous additions on aboveground biomass of different functional groups and their proportions of the community biomass

	氮添加 N addition		磷添加 P addition		氮磷交互作用 N × P interaction	
	F值 F-value	p	F值 F-value	p	F值 F-value	p
莎草生物量 Sedge biomass	0.28	0.611	15.60	0.006	2.75	0.141
莎草生物量 Sedge biomass (%)	0.01	0.910	17.53	0.004	0.79	0.403
禾本生物量 Grass biomass	15.24	0.006	39.95	<0.001	0.80	0.400
禾本生物量 Grass biomass (%)	12.78	0.009	19.64	0.003	0.19	0.676
杂类草生物量 Forb biomass	1.91	0.210	0.13	0.730	0.97	0.358
杂类草生物量 Forb biomass (%)	9.91	0.016	9.34	0.018	0.04	0.844

加粗数字表示效应显著。

Bold numbers indicate effect significantly.

在群落总生物量中所占的比例, N、P添加均无交互作用(表1)。

2.2 地上生物量、地下生物量及总生物量和R/S

对照处理地上生物量为326 g·m⁻²·a⁻¹, N、P添加均显著促进了地上生物量的增加, 分别提高了24%

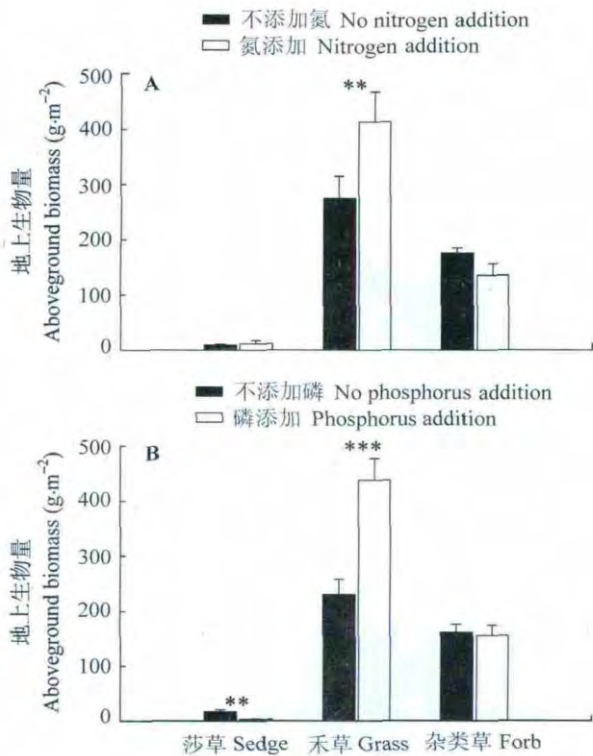


图1 氮(A)、磷(B)添加对3种不同功能群地上生物量的影响(平均值±标准误差)。

Fig. 1 Effects of nitrogen addition (A) and phosphorus addition (B) on aboveground biomass of three different functional groups (mean ± SE). **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

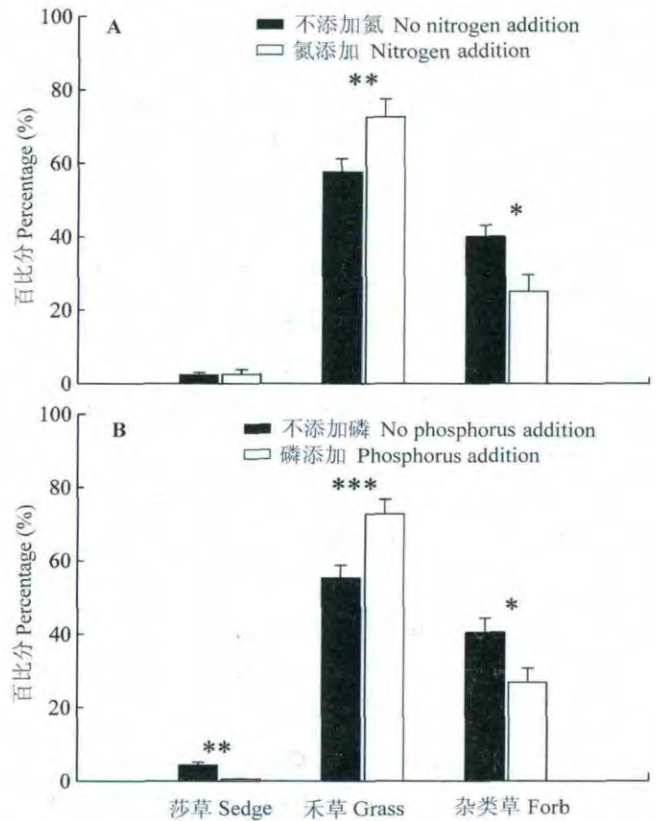


图2 氮(A)、磷(B)添加对3种不同功能群的地上生物量在群落总生物量中所占比例的影响(平均值±标准误差)。

Fig. 2 Effects of nitrogen addition (A) and phosphorus addition (B) on the proportions of the three different functional groups aboveground biomass of the community biomass (mean ± SE). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

($p = 0.008$)和52% ($p < 0.001$); 对照处理地下生物量为1 240 g·m⁻²·a⁻¹, N添加对地下生物量没有显著影响($p = 0.216$), 而P添加有增加地下生物量的趋势(27%, $p = 0.060$)。对照处理总生物量为1 566

表2 氮、磷添加对地上生物量(AGB)、地下生物量(BGB)、总生物量(TB)和地下地上生物量比(R/S)影响的双因素方差分析表
Table 2 Two-way ANOVA on the effects of nitrogen and phosphorus additions on aboveground biomass (AGB), belowground biomass (BGB), total biomass (TB) and the ratio of belowground biomass to aboveground biomass (R/S)

	氮添加 N addition		磷添加 P addition		氮磷交互作用 N × P interaction	
	F值 F-value	p	F值 F-value	p	F值 F-value	p
AGB (g·m ⁻² ·a ⁻¹)	13.61	0.008	66.38	< 0.001	0.95	0.363
BGB (g·m ⁻² ·a ⁻¹)	1.80	0.216	4.82	0.060	0.02	0.880
TB (g·m ⁻² ·a ⁻¹)	0.002	0.969	15.22	0.008	1.54	0.260
R/S	3.50	0.086	1.24	0.309	0.07	0.806

加粗数字表示效应显著。
 Bold numbers indicate effect significantly.

g·m⁻²·a⁻¹, N添加对总生物量无显著影响($p = 0.960$), 而P添加显著促进了总生物量(30%, $p = 0.008$)。对于地上、地下及总植物生物量, N、P添加均无交互作用(表2; 图3)。对照处理R/S为3.96, 氮添加对R/S的降低作用接近显著($p = 0.086$), 而磷添加对其影响不显著(表2)。

2.3 生物量碳库

表3列出了青藏高原高寒草甸生态系统的生物量碳库。不同处理下地上生物量碳库为: 对照, 146.5 g C·m⁻²; N添加, 204.8 g C·m⁻²; P添加, 250.9 g C·m⁻²; NP添加, 281.5 g C·m⁻²。不同处理下地下生物量碳库为: 对照, 558.0 g C·m⁻²; N添加, 510.5 g C·m⁻²; P添加, 709.1 g C·m⁻²; NP添加, 598.8 g C·m⁻²。总生物量碳库为: 对照, 704.6 g C·m⁻²; N添加, 715.3 g·C m⁻²; P添加, 960.0 g C·m⁻²; NP添加, 880.3 g C·m⁻²。N、P添加对生物量碳库的效应与其对生物量的效应相同。

2.4 氮磷效应的比较

如2.2节中所述, 本研究中, N、P添加均促进了地上生物量的增加, P的促进作用(52%)高于N的促进作用(24%); 与此同时, P添加有增加地下生物量的趋势(27%), 而N添加对地下生物量没有显著作用; 对于总生物量, P的促进作用(30%)明显, 而N无显著影响。

3 讨论

青藏高原高寒草甸土壤中总N、总P含量均十分丰富, 然而由于低温限制了微生物对土壤有机质的分解作用, 能为植物吸收利用的有效N和有效P含量却很贫乏, 大约是总量的1% (周兴民, 2001)。本研究结果显示, N、P添加均显著促进了高寒草甸生态系统的地上生物量, 说明N、P均是限制青藏高

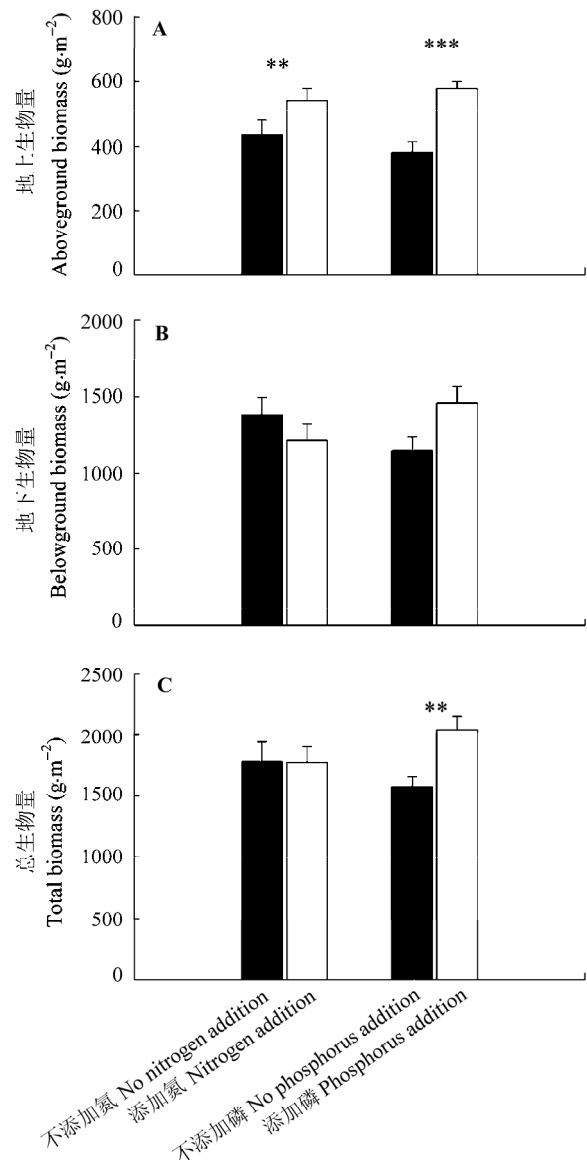


图3 氮、磷添加对地上生物量(A)、地下生物量(B)和总生物量(C)的影响(平均值±标准误差)。

Fig. 3 Effects of nitrogen and phosphorus additions on aboveground biomass (A), belowground biomass (B) and total biomass (C) (mean ± SE). **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

表3 不同处理下的地上(AGB)、地下(BGB)和总生物量(TB)碳库(平均值±标准误差)

Table 3 Aboveground biomass (AGB), belowground biomass (BGB) and total biomass (TB) carbon stock under different treatments (mean ± SE)

	对照 CK	氮添加 N addition	磷添加 P addition	氮磷添加 N, P addition
AGB (g C·m ⁻²)	146.5 ± 14.0 ^a	204.8 ± 7.8 ^b	250.9 ± 12.7 ^c	281.5 ± 7.9 ^d
BGB (g C·m ⁻²)	558.0 ± 68.4 ^a	510.5 ± 36.8 ^a	709.1 ± 49.5 ^b	598.8 ± 101.3 ^a
TB (g C·m ⁻²)	704.6 ± 64.3 ^a	715.3 ± 40.9 ^a	960.0 ± 41.8 ^b	880.3 ± 95.8 ^{ab}

小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Lowercase letters indicate significant difference among treatments ($p < 0.05$).

原高寒草甸植物生长的重要营养元素。

3.1 青藏高原高寒草甸不同功能型植物对N、P添加的响应

本研究中, N、P添加均显著增加了禾草的绝对生物量及其在群落总生物量中所占的比例, 而对杂类草绝对生物量没有显著影响, 但降低了其在总生物量中所占的比例。禾草植物, 如垂穗披碱草、异针茅等, 其植株较高, 处于群落的上层, 根系主要为须根系, 对水分、营养元素和光辐射的竞争在群落中处于优势地位。N、P的添加缓解了其对禾草植物生长的限制, 同时因禾草植物处于群落上方, 可获得更丰富的光资源(Hautier *et al.*, 2009), 从而其生长受到明显的促进, 生物量大幅度增加。此外, 在青藏高原高寒草甸, 由于寒冷气候和多风的生态条件的综合影响, 杂类草植物多呈莲座状、半莲座状或垫状, 如美丽风毛菊(*Saussurea pulchra*)、麻花苻等, 一直处于群落的下层(周兴民, 2001)。尽管N、P添加可缓解矿质营养元素对杂类草植物生长的限制, 但由于上层生长迅速的禾草植物的遮阴作用增强, 会在一定程度上抵消N、P添加的促进作用, 最终其生物量无显著变化, 且由于禾草植物生物量增加明显, 使得杂类草在群落总生物量中所占的比例降低。莎草植物的绝对生物量及其在群落总生物量中所占的比例在N添加后无显著变化, 而在P添加后显著降低, 同一区域其他的研究中, N、P添加对莎草植物生物量没有显著影响(沈振西等, 2002; 辛小娟, 2011), 可能是由于与禾草植物相比, 莎草植物对养分资源的波动适应性较强(沈振西等, 2002)。在本研究中, 尽管N、P均促进了禾草植物生长, 但是P添加的促进作用(89.8%)大于N添加的作用(50.5%), 因此P添加处理下, 禾草植物的遮阴作用更强, 故而处于群落下层的莎草植物对光资源的获取受到较强的抑制, 导致生物量降低。

3.2 青藏高原高寒草甸生物量对N、P添加的响应

本研究结果显示, N、P添加均显著增加了青藏高原高寒草甸的地上生物量, 与前人的研究结果一致。地上生物量的增加主要是由于N、P添加后禾草生物量的大幅度增加, 与Zavaleta等(2003)和Henry等(2006)的研究结果一致。

与地上生物量对N、P添加的一致性正响应(LeBauer & Treseder, 2008)不同, 很多研究表明根系生物量对N、P添加的响应在不同的生态系统中差异较大, 如Majdi和Anderson (2005)发现N添加后云杉(*Picea abies*)的根系生物量增加, 而Henry等(2006)发现根系生物量对N添加没有响应, Stöcklin等(1998)发现根系生物量对P添加没有响应, 也有研究发现根系生物量在P添加后降低(Keith *et al.*, 1997)或者增加(Shaver *et al.*, 1998)。可能的原因是: (1)根据Liebig最小因子定律, 植物生长受限于生态系统中最受限制的因子, 因此根系生物量对N、P添加后的响应取决于在N、P限制减缓或消除后, 是否又受限其他的生态因子, 如水分等(Chapin & Matson, 2011); (2) N、P对地下生物量的效应取决于其对总生物量的影响和对比R/S的影响的平衡。本研究结果显示, 施肥4年后, N添加对R/S值的降低作用接近显著, 而P添加对R/S值没有影响, 同时N添加对总生物量没有显著影响, 而P添加显著增加了总生物量, 因此N倾向于降低地下生物量, P倾向于增加地下生物量。

3.3 N、P效应的比较

根据Liebig最小因子定律“植物的生长取决于那些处于最少量状态的营养元素”, 青藏高原高寒草甸植物生长极有可能更受土壤中可利用P含量的限制。自然状态下, 由于固N菌的生物固N作用非常有限, 同时生态系统中的可利用N很容易通过淋溶、挥发、硝化及反硝化等过程从生态系统中损失,

因此, N是限制植物生长的最重要的营养元素(Mooney *et al.*, 1987), 很多生态系统表现为N限制。然而, 尽管研究者们普遍认为热带雨林等古老土壤中更易受P的限制, 但由于P的许多无机结构和有机结构在土壤中保持着不溶形式, 其中P酸盐(PO_4^{3-})是土壤中可利用P的主要形式, 并且P酸盐在高pH条件下, 易与钙结合形成P酸钙(沉淀), 在低pH条件下易与氧化铁、铝结合成不溶的沉淀物, 只在pH为6.5附近的狭窄范围内为可溶形式, 此外, P与铁、铝和钙形成的大部分化合物沉淀不能被植物吸收利用(Chapin & Matson, 2011), 因此即使是在P含量丰富的土壤中P的可利用性也受到了极大的限制。本研究中, P添加使得地上生物量增加了约50%, 同时有促进地下生物量的趋势, 因而显著地增加了总生物量(30%), 比较而言, N添加仅使得地上生物量增加24%。有研究表明, 在青藏高原高寒草甸, 植物对N的重吸收效率平均为65.2%, 而对P的重吸收效率平均为67.4% (Jiang *et al.*, 2012)。因此, 尽管N、P添加均可促进高寒草甸植物的生长, 但P的促进作用高于N的促进作用, 土壤中可利用P对植物生长的限制作用极有可能大于N的限制作用。

4 结论

青藏高原高寒草甸是青藏高原地区极为重要的生态系统, 其土壤有机质含量高, 然而由于低温限制了微生物活动, 土壤中可利用养分含量极低, 限制了植物的生长。本研究基于在青藏高原高寒草甸连续4年N、P添加后对群落地上生物量和地下生物量的测定, 探讨了青藏高原高寒草甸生态系统碳输入对N、P添加的响应, 得到以下结论: (1) N、P添加均显著促进了青藏高原高寒草甸的地上生物量, 分别增加了24%和52%; 不同功能群地上生物量的响应不同, 其中N、P添加均增加了禾草的绝对生物量及其在群落总生物量中所占的比例, 仅P添加降低了莎草生物量在群落中的比例, 而杂类草生物量在群落中的比例在N、P添加后均降低。因此, 养分添加后禾草类植物生物量(50.5%, 89.8%)的显著增加是N、P提高地上生物量的主要来源。(2) N添加对高寒草甸地下生物量无显著影响, 而P添加有促进地下生物量的趋势。(3) N添加对高寒草甸植物总生物量无显著影响, 而P添加显著促进了植物总生物量。(4)高寒草甸植物地上生物量碳库为147 g

$\text{C}\cdot\text{m}^{-2}$, 地下生物量碳库为558 $\text{g}\ \text{C}\cdot\text{m}^{-2}$, 总生物量碳库约为705 $\text{g}\ \text{C}\cdot\text{m}^{-2}$, N、P添加均增加了植物地上生物量碳库, 但只有P添加增加了总生物量碳库。

本研究结果表明, N、P添加可缓解青藏高原高寒草甸植物生长的营养限制, 促进植物地上部分的生长, 然而高寒草甸植物的生长极有可能更受土壤中可利用P含量的限制。

基金项目 国家重点基础研究发展计划项目(2010CB950602)和国家自然科学基金(31270481)。

参考文献

- Chapin FS III, Matson PA (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- Elser JJ, Bracken ME, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Fang JY, Liu GH, Xu SL (1996). Carbon storage in terrestrial ecosystem of China. In: Wang GC, Wen YP eds. *The Measurement of Greenhouse Gas and Their Release and Related Processes*. China Environmental Science Press, Beijing. 391–397. (in Chinese) [方精云, 刘国华, 徐嵩龄 (1996). 中国陆地生态系统的碳库. 见: 王庚辰, 温玉璞编. 温室气体浓度和排放监测及相关过程. 中国环境科学出版社, 北京. 391–397.]
- Hautier Y, Niklaus PA, Hector A (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324, 636–638.
- Henry HA, Chiariello NR, Vitousek PM, Mooney HA, Field CB (2006). Interactive effects of fire, elevated carbon dioxide, nitrogen deposition, and precipitation on a California annual grassland. *Ecosystems*, 9, 1066–1075.
- Hungate BA, Naiman RJ, Apps M, Cole JJ, Moldan B, Satake K, Stewart JW, Victoria R, Vitousek PM, Melillo J (2003). Disturbance and element interactions. In: Melillo JM, Field CB, Moldan B eds. *Interactions of the Major Biogeochemical Cycles*. Island Press, Washington. 47–62.
- IPCC (2007). *Climate Change 2007: Synthesis Report. Summary for Policymakers*. https://www.ipcc.ch/pdf/assessment-report/ar4/syr/ar4_syr_spm.pdf. Cited: July 2007.
- Jiang CM, Yu GR, Li YN, Cao GM, Yang ZP, Sheng WP, Yu WT (2012). Nutrient resorption of coexistence species in alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau explains plant adaptation to nutrient-poor environment. *Ecological Engineering*, 44, 1–9.
- Jobbágy EG, Sala OE (2000). Controls of grass and shrub aboveground production in the Patagonian steppe. *Ecological Applications*, 10, 541–549.
- Keith H, Raison RJ, Jacobsen KL (1997). Allocation of carbon

- in a mature eucalypt forest and some effects of soil phosphorus availability. *Plant and Soil*, 196, 81–99.
- LeBauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371–379.
- Lee M, Manning P, Rist J, Power SA, Marsh C (2010). A global comparison of grassland biomass responses to CO₂ and nitrogen enrichment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2047–2056.
- Liu XD, Chen BD (2000). Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 20, 1729–1742.
- Lü C, Tian H (2007). Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research*, 112, D22S05, doi:10.1029/2006JD007990.
- Luo CY, Xu GP, Chao ZG, Wang SP, Lin XW, Hu YG, Zhang ZH, Duan JC, Chang XF, Su AL (2010). Effect of warming and grazing on litter mass loss and temperature sensitivity of litter and dung mass loss on the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 16, 1606–1617.
- Majdi H, Andersson P (2005). Fine root production and turnover in a Norway spruce stand in northern Sweden: effects of nitrogen and water manipulation. *Ecosystems*, 8, 191–199.
- Mooney HA, Vitousek PM, Matson PA (1987). Exchange of materials between terrestrial ecosystems and the atmosphere. *Science*, 238, 926–932.
- Odum EP, Barrett GW (2005). *Fundamentals of Ecology*. 5th edn. Thomson Brooks/Cole, California.
- Piao SL, Fang JY, Zhou LM, Tan K, Tao S (2007). Changes in biomass carbon stocks in China's grasslands between 1982 and 1999. *Global Biogeochemical Cycles*, 21, doi:10.1029/2005GB002634.
- Raison RJ (1979). Modification of the soil environment by vegetation fires, with particular reference to nitrogen transformations: a review. *Plant and Soil*, 51, 73–108.
- Ren ZW, Li Q, Chu CJ, Zhao LQ, Zhang JQ, Ai DXC, Yang YB, Wang G (2010). Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 3, 25–31.
- Rui YC, Wang YF, Chen CR, Zhou XQ, Wang SP, Xu ZH, Duan JC, Kang XM, Lu SB, Luo CY (2012). Warming and grazing increase mineralization of organic P in an alpine meadow ecosystem of Qinghai-Tibet Plateau, China. *Plant and Soil*, 357, 73–87.
- Scurlock J, Johnson K, Olson R (2002). Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology*, 8, 736–753.
- Shaver GR (1986). Woody stem production in Alaskan tundra shrubs. *Ecology*, 67, 660–669.
- Shaver GR, Johnson LC, Cades DH, Murray G, Laundre JA, Rastetter EB, Nadelhoffer KJ, Giblin A (1998). Biomass and CO₂ flux in wet sedge tundras: responses to nutrients, temperature, and light. *Ecological Monographs*, 68, 75–97.
- Shen ZX, Zhou XM, Chen ZZ, Zhou HK (2002). Response of plant groups to simulated rainfall and nitrogen supply in alpine *Kobresia humilis* meadow. *Acta Phytoecologica Sinica*, 26, 288–294. (in Chinese with English abstract) [沈振西, 周兴民, 陈佐忠, 周华坤 (2002). 高寒矮嵩草草甸植物类群对模拟降水和施氮的响应. *植物生态学报*, 26, 288–294.]
- Song MH, Yu FH, Ouyang H, Cao GM, Xu XL, Cornelissen JHC (2012). 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*, 18, 3100–3111.
- Stöcklin J, Schweizer K, Körner C (1998). Effects of elevated CO₂ and phosphorus addition on productivity and community composition of intact monoliths from calcareous grassland. *Oecologia*, 116, 50–56.
- Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL (2003). Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 157, 423–447.
- Verhoeven JTA, Koerselman W, Meuleman AFM (1996). Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous, wet vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 494–497.
- Vitousek PM (2004). *Nutrient Cycling and Limitation: Hawaii's As A Model System*. Princeton University Press, Princeton.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5–15.
- Xin XJ (2011). *Effects of N, P Addition on Above/Below-Ground Biomass Allocation and Plant Functional Types' Composition in a Sub-Alpine Meadow*. Master degree dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. 21. (in Chinese) [辛小娟 (2011). 氮、磷添加对亚高山草甸地上/地下生物量分配及植物功能群组成的影响. 硕士学位论文, 兰州大学, 兰州. 21.]
- Zavaleta ES, Shaw MR, Chiariello NR, Thomas BD, Cleland EE, Field CB, Mooney HA (2003). Grassland responses to three years of elevated temperature, CO₂, precipitation, and N deposition. *Ecological Monographs*, 73, 585–604.
- Zhao XQ, Zhou XM (1999). Ecological basis of alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei alpine meadow ecosystem research station. *Ambio*, 28, 642–647.
- Zhou XM (2001). *Chinese Kobresia Meadows*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [周兴民 (2001). 中国嵩草草甸. 科学出版社, 北京.]

责任编辑: 刘庆 责任编辑: 李敏