

四种荒漠草原植物的生长对不同氮添加水平的响应

黄菊莹^{1*} 余海龙²

¹宁夏大学新技术应用研究开发中心, 银川 750021; ²宁夏大学资源环境学院, 银川 750021

摘要 大气氮(N)沉降增加加速了生态系统N循环, 从而会对生态系统的结构和功能产生巨大的影响, 尤其是一些受N限制的生态系统。研究N添加对荒漠草原植物生长的影响, 可为深入理解N沉降增加对我国北方草原群落结构的影响提供基础数据。该文基于2011年在宁夏荒漠草原设置的N沉降增加的野外模拟试验, 研究了两年N添加下4个常见物种(牛枝子(*Lespedeza potaninii*)、老瓜头(*Cynanchum komarovii*)、针茅(*Stipa capillata*)和冰草(*Agropyron cristatum*))不同时期种群生物量和6–8月份相对生长速率的变化特征。并通过分析物种生长与植物(群落和叶片水平)和土壤碳(C)、N、磷(P)生态化学计量学特征的关系, 探讨C:N:P化学计量比对植物生长养分限制的指示作用。结果显示N添加促进了4个物种的生长, 但具有明显的种间差异性, 且这种差异也存在于相同生活型的不同物种间。总体而言, 4个物种种群生物量与叶片N浓度、叶片N:P、群落N库、土壤全N含量和土壤N:P存在明显的线性关系, 与植物和土壤C:N和C:P的相关关系相对较弱。几个物种相对生长速率与植物和土壤N:P也呈现一定程度的正相关关系, 但与其他指标相关性较弱。以上结果表明, 短期N沉降增加提高了植物的相对生长速率, 促进了植物生长, 且更有利于针茅和老瓜头的生物量积累, 从而可能会逐渐改变荒漠草原群落结构。植物N:P和土壤N:P对荒漠草原物种生长具有较强的指示作用: 随着土壤N受限性逐渐缓解, 土壤N含量和N:P相继升高, 可供植物摄取的N增多, 因而有利于植物生长和群落N库积累。

关键词 C、N、P生态化学计量学特征; 荒漠草原; 相对生长速率; 大气N沉降增加; 种群生物量

引用格式: 黄菊莹, 余海龙 (2016). 四种荒漠草原植物的生长对不同氮添加水平的响应. 植物生态学报, 40, 165–176. doi: 10.17521/cjpe.2015.0210

Responses of growth of four desert species to different N addition levels

HUANG Ju-Ying^{1*} and YU Hai-Long²

¹Center of New Technology Application and Research, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; and ²College of Resources and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract

Aims The increase in atmospheric N deposition has accelerated N cycling of ecosystems, thus altering the structure and function of ecosystems, especially in those limited by N availability. Studies on the response of plant growth to artificial N addition could provide basic data for a better understanding of how the structure of grasslands in northern China responds to increasing N deposition.

Methods We investigated the seasonal dynamics of plant growth of four species after 2-year multi-level N addition in a field experiment conducted in a desert steppe of Ningxia in 2011. Plant biomass and the relative growth rate (RGR) of the studied species were measured and their relationships with C:N:P ratios of plants (community and leaf levels) and soils were analyzed.

Important findings Results in 2012 showed that 2-year N addition promoted the growth of the four species and the effects were different among growth forms and were species-specific. In general, the plant biomass of the studied species was significantly correlated with leaf N concentration, leaf N:P ratio, community N pool, soil total N content and soil N:P ratio, while only weak relationships were observed between plant biomass and C:N and C:P ratios of plants and soils. In contrast, there was a significant linear relationship between RGR and N:P ratios both of plants and soils. Our results suggest that short-term N addition promoted the accumulation of plant biomass, and the species-specific responses to stimulated N addition can directly affect the structure of the desert steppe ecosystem. Plant N:P ratio and soil N:P ratio could indicate nutrient limitation of plant growth to a certain extent: N addition increased soil N content and N:P ratio, and thus relieved N limitation gradually. Once more N is available to plants, the growth of plants and the accumulation of community N was stimulated in turn.

收稿日期Received: 2015-06-09 接受日期Accepted: 2015-12-27
* E-mail: juyinghuang@163.com

Key words C:N:P ecological stoichiometry; desert steppe; relative growth rate; increase in atmospheric N deposition; population biomass

Citation: Huang JY, Yu HL (2016). Responses of growth of four desert species to different N addition levels. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 165–176. doi: 10.17521/cjpe.2015.0210

工业革命以来,化石矿物燃烧、干物质燃烧、毁林开荒、化肥施用和豆科植物广泛栽植等人类活动产生了大量含氮(N)化合物,导致全球大气N沉降增加(IPCC, 2013)。据估计,1860–2000年全球活性N生产提高了11倍(Galloway *et al.*, 2003),且随着社会经济和工农业的进一步发展,将保持持续升高的趋势。在一些发达国家,活性N沉降速率较工业革命前提高了7倍(Clark & Tilman, 2008)。在我国,1980–2010年N沉降平均以 $0.41 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的速率增加,并且在未来数十年内还将继续增加(Liu *et al.*, 2013)。国内外相关研究表明,在受N限制的生态系统,少量或短期N沉降增加对系统各组分具有明显的促进作用。例如,促进了植物N摄取能力和光合作用,提高了植被生产力和碳(C)储备(李林森等, 2015),刺激了N矿化和磷酸酶活性,因此提高了土壤N和磷(P)的有效性(Jones & Power, 2012),促进了微生物-酶系统对土壤有机质、N和P的分解,加速了凋落物分解(Liu *et al.*, 2010)。然而,随着过多N的输入,不仅其他资源(主要为P)将成为限制植物生长的因子(Bobbink *et al.*, 2010),且由于土壤中保持了大量的硝态N,增加了养分淋溶和土壤酸化的潜在危险,导致生物多样性降低、生态系统退化(Stevens *et al.*, 2010; Wardle *et al.*, 2013; Stark *et al.*, 2014)。

生态化学计量学作为研究C、N、P循环的新思路和新手段,已引起国内外研究者的广泛关注。植物和土壤C、N、P及其生态化学计量比可以作为生态系统C、N、P饱和的诊断和有效性预测的指标。植物C:N:P在一定程度上可指示所在生态系统的C积累动态和N、P养分限制格局(Elser *et al.*, 2010)。其中,叶片C:N和C:P代表植物吸收营养元素时所能同化C的能力,反映了植物对N和P的利用效率,同时也代表着不同群落或植物固C效率的高低。对植物来说,高的生长速率对应低的C:N和C:P (He *et al.*, 2008)。这种相对应的关系与养分限制类型有一定的关系:当受N限制时,生长速率与C:N负相关;当受P限制时,生长速率与C:P负相关(Yu *et al.*, 2012)。土壤C:N:P是反映土壤内部C、N、P循环的

主要指标,综合了生态系统功能的变异性,而且有助于确定生态过程对全球变化的响应,因而成为确定土壤C、N、P平衡特征的一个重要参数(王绍强和于贵瑞, 2008; Tian *et al.*, 2010)。一般而言,土壤C:N和C:P可以表征有机质状况、凋落物分解质量及其对土壤肥力的潜在贡献。土壤N:P则由于对外源N或者P增加反应敏感,被认为可以指示生态系统养分受限性(Peñuelas *et al.*, 2012)。Tian等(2010)统计了我国2 473份0–10 cm层土壤C:N、C:P和N:P等的变化特征,认为表层土壤C:N和N:P可以很好地指示土壤N供给状况。然而到目前为止,土壤C:N:P还没有被广泛地应用于生态系统养分受限性的预测中,尤其是对于大气N沉降增加敏感的荒漠草原。

近年来,研究人员针对荒漠草原进行了一系列相关的研究。例如,在陕西、内蒙古、新疆和宁夏等地,研究人员分析了N添加对荒漠草原植被生产力、生物多样性、优势植物养分利用及化学计量特征的影响(Su *et al.*, 2013; 白春利, 2014; 李元恒, 2014; 赵新风等, 2014; 何玉惠等, 2015)。然而,我们对N添加下荒漠草原植物种群生物量和生长速率的变化特点、C:N:P生态化学计量学特征对植物生长的养分指示作用还缺乏系统性的认识。研究模拟N沉降增加对荒漠草原不同生活型植物种群生物量和生长速率的影响,不仅可为预测大气N沉降增加下荒漠草原植物群落结构的响应格局提供基础数据,而且能为全球变化背景下草地植被的可持续管理提供科学指导(周晓兵和张元明, 2009)。因此,2011年我们在宁夏荒漠草原设置了一个N沉降增加的野外模拟试验,于2012年测定了生长季内4个常见物种的种群生物量和相对生长速率,并通过分析植物生长与植物和土壤C:N:P生态化学计量比的关系,了解植物和土壤C、N、P生态化学计量学特征对荒漠草原植物生长养分限制的指示作用。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区概况

试验样地设在宁夏回族自治区盐池县城郊乡四

佟子村围栏草地内。地理范围为37.07°–38.17° N, 106.50°–107.78° E。属于毛乌素沙地西南边缘, 为黄土高原向鄂尔多斯台地过渡地带。海拔1 380–1 600 m, 年平均气温为7.7 °C, 1月平均气温为–8.9 °C, 7月平均气温为22.5 °C, 年降水量为289.4 mm, 年蒸发量为2 131.8 mm。植被组成以草本和小灌木为主, 如白草(*Pennisetum flaccidum*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、针茅(*Stipa capillata*)、猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)、甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)、牛枝子(*Lespedeza potaninii*)、老瓜头(*Cynanchum komarovii*)和柠条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)等。

1.2 样地设置和样品收集

本试验自2011年设立。N处理强度以宁夏N沉降临界负荷和可接受N沉降总量为依据(段雷等, 2002), N处理频度参考国内同类研究的处理方法而定(莫江明等, 2005)。2011年1月初, 按照随机区组试验设计, 设置7个水平的N处理: 0.00、2.50、5.00、10.00、20.00、40.00和80.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, 每个水平5次重复。每个小区面积为6 m × 10 m, 小区之间设置2 m宽的缓冲带。所施N肥为 NH_4NO_3 (含N 34%), 施用频度为每月月初和月中旬进行喷施(每次剂量相同)。一年的试验处理表明, 80.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N施用后, 产生了明显的烧苗作用, 因此, 2012年我们剔除了该N水平, 并且在施用N肥时, 将每个样方年施用量平分4等份, 于5–8月每月月初进行喷施。喷施时, 将各水平所需 NH_4NO_3 溶解至水中, 用喷雾器在该水平样方中来回均匀喷洒, 对照只喷洒清水, 避免因水分施用量不同而导致的试验差异。

于2012年6–8月每月30日在每个小区内选取1个1 m × 1 m的样方进行植被群落调查。调查时, 将样方内所有物种齐地面剪下其地上部分, 按牛枝子(豆科半灌木)、老瓜头(非豆科半灌木)、冰草(禾草)和针茅(禾草) 4个种群归类, 并将剩余物种归为一类。分装入纸袋带回实验室 烘干(65 °C, 48 h)、称定质量和化学分析。于8月底, 收集0–10 cm土壤样品。将取回的每一份新鲜土样在实验室内自然风干, 并进行全C、全N和全P含量的测定。

8月份群落C库、N库和P库依据8月份群落C、N和P浓度和群落生物量得出。6–8月物种相对生长速率按如下公式计算: 相对生长速率(RGR , $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{month}^{-1}$) = $(\ln(M_t/M_0)) / dt$ 。式中, M_t 为时间 t 测定的

单位面积样方中植物地上生物量, dt 是两次测定时间间隔。本实验中, M_0 和 M_t 分别为6月份和8月份样方内物种种群生物量。

1.3 化学测定和数据分析

植物(群落和叶片水平)和土壤C、N、P的测定主要参考鲍士旦(2000)主编的《土壤农化分析》。其中, 植物全C和全N测定分别采用重铬酸钾容量法-外加热法和凯氏定氮法; 土壤全C和全N测定方法同植物全C和全N测定方法, 全P测定采用 $\text{HClO}_4\text{--H}_2\text{SO}_4$ 法。

图的绘制和曲线拟合在SigmaPlot 12.5中完成, 数据的显著性分析由SPSS 13.0完成。数据分析前, 采用K-S test进行正态分布检验。所有数据均符合正态分布, 因此采用单因素方差分析方法(one-way ANOVA)进行分析, 采用分段回归拟合植物群落生物量、C库、N库、P库、C:N和N:P的变化趋势, 采用线性回归拟合种群生物量和相对生长速率分别与土壤和植物群落N含量、C:N和N:P的关系, 采用Pearson法分析种群生物量和相对生长速率分别与植物叶片C:N、C:P和N:P的相关性。

2 结果和分析

2.1 N添加对4个物种种群生物量和相对生长速率的影响

随着施N量增加, 4个物种种群生物量均表现出增加的趋势, 但存在明显的物种差异性(图1): 牛枝子和冰草3个月份种群生物量普遍在10.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N水平下达到最大; 老瓜头6月份和7月份种群生物量在40.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N水平下达到最大, 8月份最大生物量出现在20.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N水平下; 针茅3个月份种群生物量均随N水平增加而增加。月份间, 4个物种均在8月份达到最大种群生物量。物种间, 4个物种种群生物量从大到小的顺序依次为老瓜头>牛枝子>冰草>针茅。

随着施N量增加, 4个物种相对生长速率表现出先增加后降低的特点(图2): 牛枝子和冰草相对生长速率均在10.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N水平下达到最大, 但处理之间没有显著的差异; 老瓜头和针茅分别在20.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 和5.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N水平下达到最大, 处理之间具有显著的差异。物种间, 牛枝子相对生长速率最大, 冰草相对生长速率最小, 老瓜头和针茅介于中间。

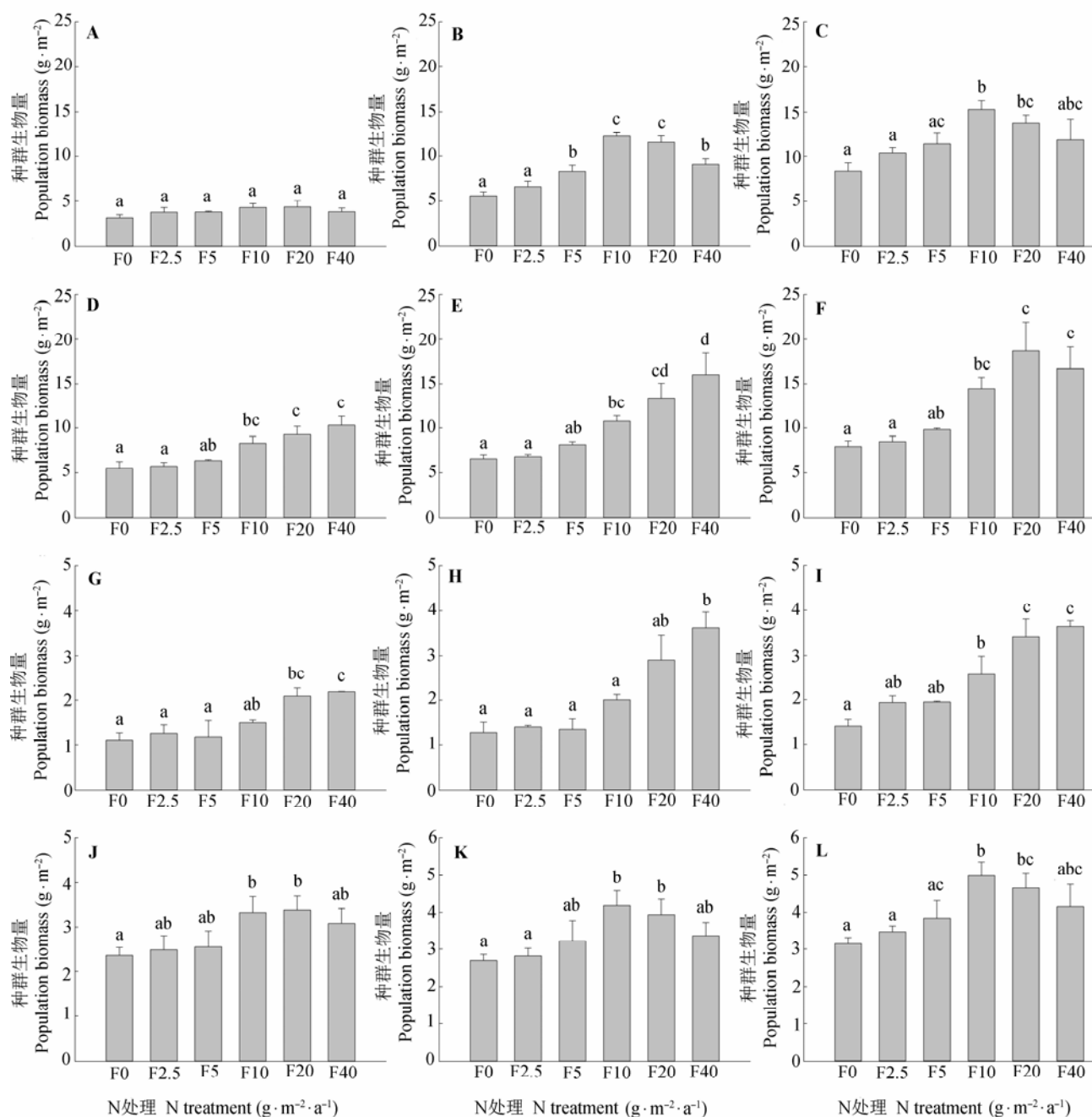


图1 N添加对4个物种种群生物量的影响(平均值±标准误差, $n = 5$)。F0、F2.5、F5、F10、F20和F40分别代表0.00、2.50、5.00、10.00、20.00和40.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N施用量。不同小写字母代表N处理间种群生物量差异显著($p < 0.05$), 相同小写字母表示差异不显著($p > 0.05$)。A、B、C分别为牛枝子6、7、8月种群生物量。D、E、F分别为老瓜头6、7、8月种群生物量。G、H、I分别为针茅6–8月种群生物量。J、K、L分别为冰草6、7、8月种群生物量。

Fig. 1 Effects of N addition on plant biomass of the four species (mean \pm SE, $n = 5$). F0, F2.5, F5, F10, F20, and F40 represent N addition level at 0.00, 2.50, 5.00, 10.00, 20.00, and 40.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between population biomass within N levels. The same lowercase letters indicate insignificant differences ($p > 0.05$). A, B and C are data of *Lespedeza potaninii* in June, July, and August, respectively. D, E and F are data of *Cynanchum komarovii* in June, July, and August, respectively. G, H and I are data of *Stipa capillata* in June, July, and August, respectively. J, K and L are data of *Agropyron cristatum* in June, July, and August, respectively.

2.2 群落生物量、C库、N库、P库、C:N和N:P沿N梯度的变化趋势

沿N梯度, 群落生物量、C库、N库和P库均表现

出先增加后降低的变化特点: 其中, 群落生物量和N库均在20.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N水平下达到最大, 分别为42.97 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$ 和1 026.25 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$, C库和P库则在

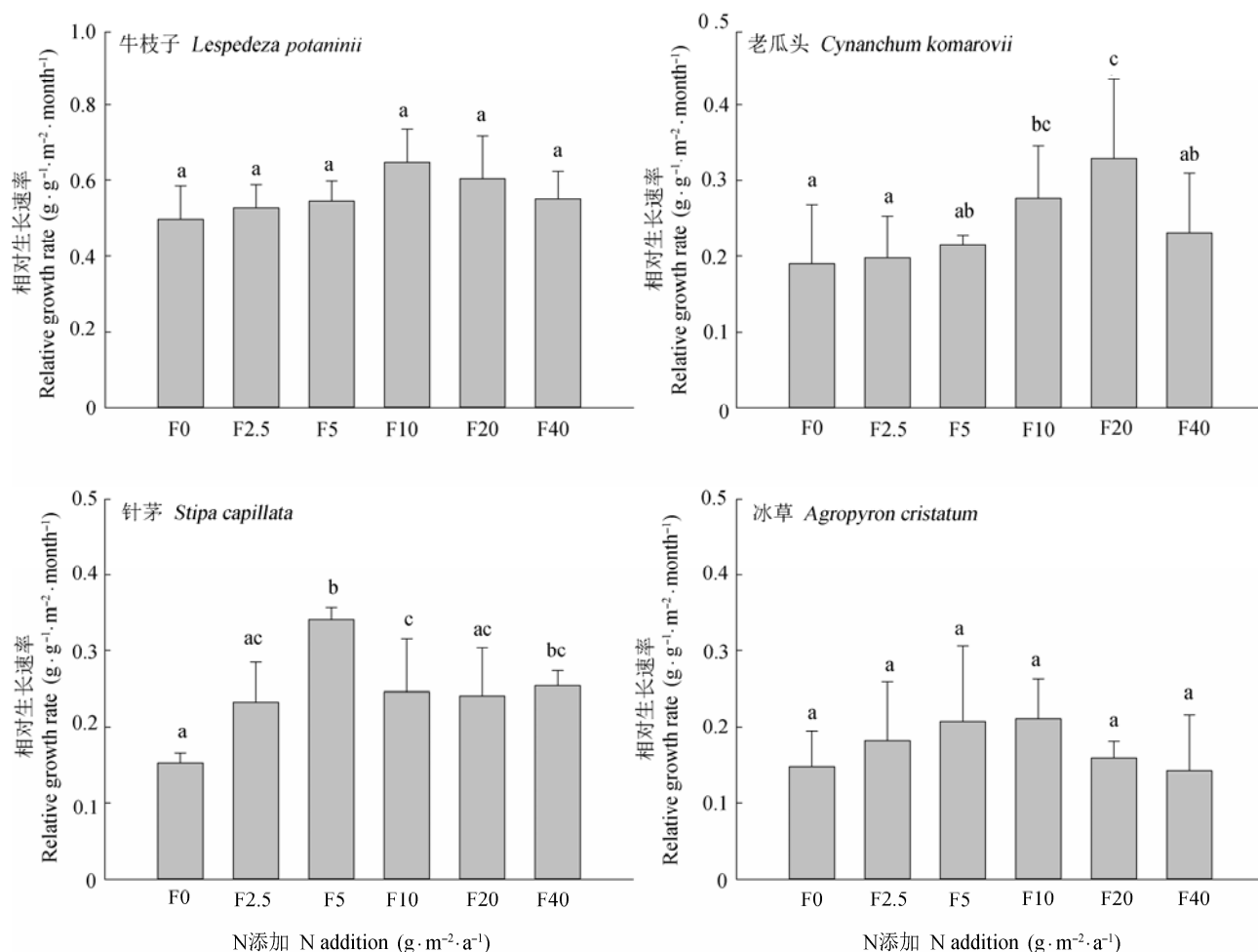


图2 N添加对4个物种6–8月份相对生长速率的影响(平均值±标准误差, $n = 5$)。F0、F2.5、F5、F10、F20和F40分别代表0.00、2.50、5.00、10.00、20.00和40.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N施用量。不同小写字母代表N处理间相对生长速率差异显著($p < 0.05$), 相同小写字母表示差异不显著($p > 0.05$)。

Fig. 2 Effects of N addition on the relative growth rate (from June to August) of the four species (mean \pm SE, $n = 5$). F0, F2.5, F5, F10, F20, and F40 represent N addition level at 0.00, 2.50, 5.00, 10.00, 20.00, and 40.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, respectively. Different lowercase letters indicate significant differences ($p < 0.05$) between relative growth rate among N addition levels. The same lowercase letters indicate insignificant differences ($p > 0.05$).

10.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的N水平下达到最大值(16 642.87 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$ 和24.81 $\text{mg}\cdot\text{m}^{-2}$); 群落N:P表现出持续增加的趋势, N水平超过10.00 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 的施用量后, 增加速度变缓; 相比之下, 群落C:N则从20.43降到12.32, 表现出与其他5个指标不一致的趋势(图3)。

2.3 种群生物量和相对生长速率与植物叶片C:N:P生态化学特征的关系

相关分析(表1)表明, 牛枝子种群生物量与叶片N:P正相关; 老瓜头种群生物量与全N浓度和N:P正相关, 与C:N负相关; 针茅种群生物量与全N浓度正相关, 与C:N负相关; 冰草种群生物量与C:N:P无显著相关性。

与种群生物量比较, 4个物种6–8月相对生长速率与叶片C:N:P计量比的关系较弱: 牛枝子和老瓜头相对生长速率与N:P正相关; 针茅相对生长速率与全C浓度和C:P负相关, 冰草相对生长速率与C:N:P无显著相关性。

2.4 种群生物量和相对生长速率与群落N库、C:N和N:P的关系

线性回归分析结果(图4)表明, 4个物种种群生物量均随群落N库的增加而线性增加。牛枝子和冰草种群生物量随群落N:P的增加而线性增加, 而与群落C:N无显著的线性关系。老瓜头和针茅种群生物量随群落C:N的增加呈显著的线性降低, 而与群

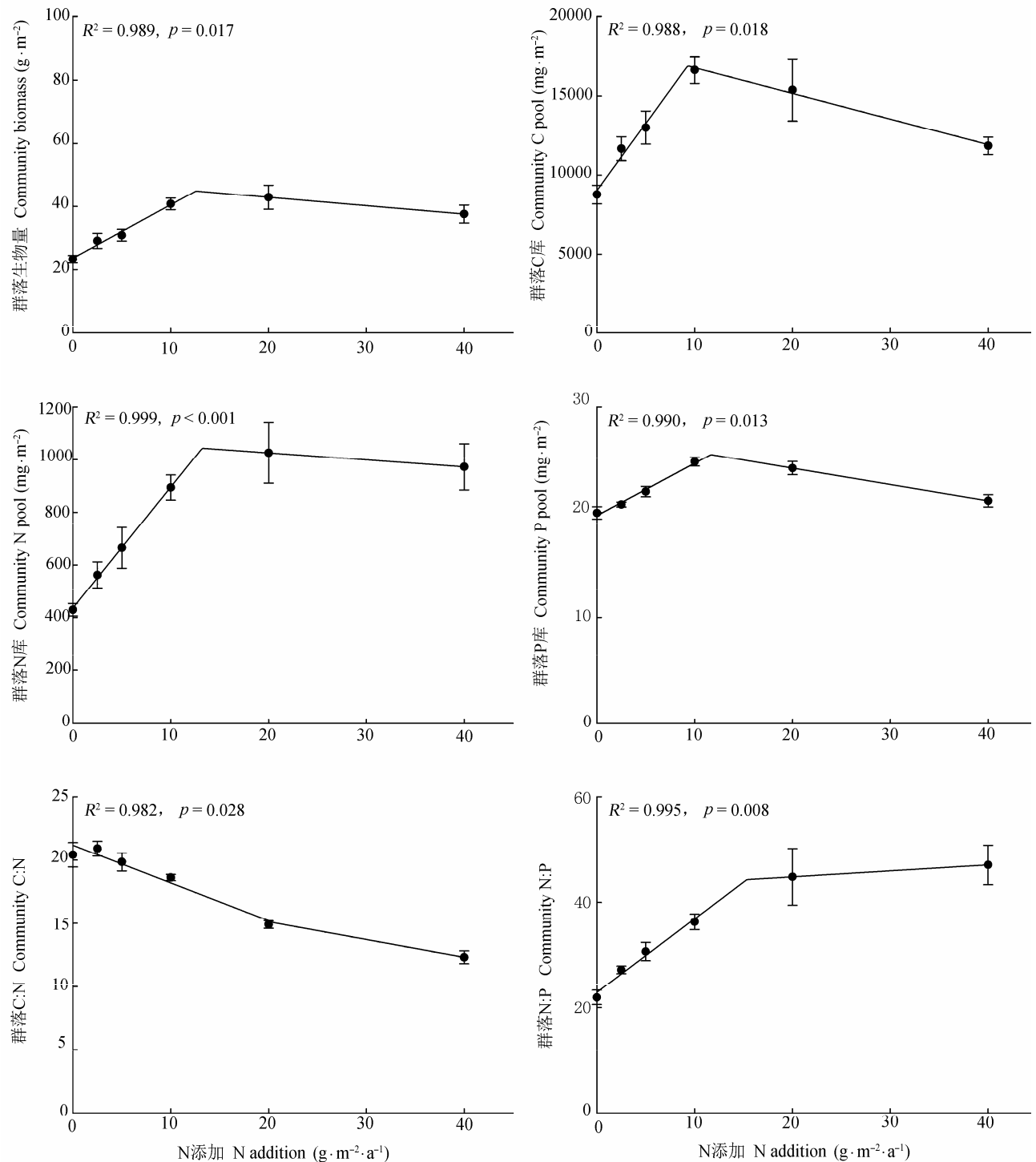


图3 8月份群落生物量、C库、N库、P库、C:N和N:P随N添加的变化(平均值±标准误差, $n = 5$)。

Fig. 3 Changes of community biomass, C pool, N pool, P pool, C:N, and N:P with N addition levels in August (mean \pm SE, $n = 5$).

落N:P无显著的线性关系。

如图5所示, 老瓜头6–8月相对生长速率随群落N库的增加而线性增加, 其他3个物种相对生长速率与N库无显著的线性关系; 4个物种相对生长速率均与群落C:N无显著的线性关系; 牛枝子和冰草相对

生长速率随群落N:P的增加而增加, 其他两个物种相对生长速率与N:P无显著的线性关系。

2.5 物种种群生物量和相对生长速率与土壤全N含量、C:N和N:P的关系

线性回归分析结果(图6)表明, 牛枝子、老瓜头

表1 8月份4个物种种群生物量和6–8月份相对生长速率与叶片C, N, P及其计量比的相关性
Table 1 Correlation coefficients between the C:N:P ratio of plant leaves and the plant biomass or the relative growth rate from June to August of the four species

	指标 Index	全C浓度 Total C	全N浓度 Total N	全P浓度 Total P	C:N	C:P	N:P
牛枝子 <i>Lespedeza potaninii</i>	种群生物量 Population biomass	−0.647	0.585	0.178	−0.734	−0.583	0.824*
	相对生长速率 Relative growth rate	−0.564	0.461	0.031	−0.618	−0.443	0.889*
老瓜头 <i>Cynanchum komarovii</i>	种群生物量 Population biomass	−0.541	0.887*	−0.494	−0.865*	−0.314	0.988**
	相对生长速率 Relative growth rate	−0.558	0.555	−0.709	−0.708	−0.169	0.802*
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	种群生物量 Population biomass	−0.276	0.499	0.667	−0.561	−0.655	0.245
	相对生长速率 Relative growth rate	0.669	−0.321	0.049	0.483	0.390	−0.585
针茅 <i>Stipa capillata</i>	种群生物量 Population biomass	−0.477	0.950**	0.655	−0.836*	−0.508	−0.589
	相对生长速率 Relative growth rate	−0.869*	0.288	0.691	−0.686	−0.920**	−0.426

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. 全C、全N和全P浓度单位: $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$; 种群生物量单位: $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$; 相对生长速率单位: $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$.
*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. Total C, total N, and total P: $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$; Population biomass: $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$; Relative growth rate: $\text{g} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{month}^{-1}$.

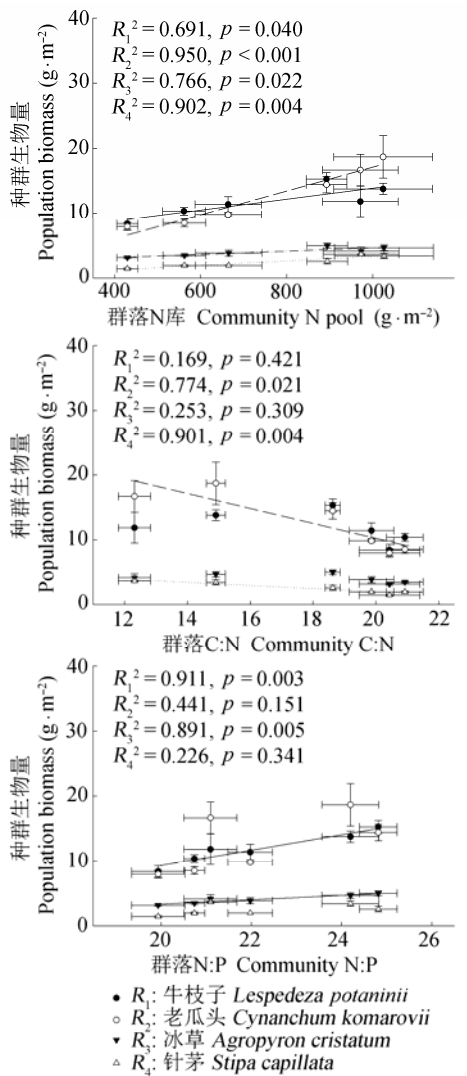


图4 8月份4个物种种群生物量与群落N库、C:N和N:P的关系(平均值±标准误差, $n = 5$)。
Fig. 4 Relationships between the population biomass of the four species and community N pool, C:N, and N:P in August (mean \pm SE, $n = 5$).

和冰草8月份种群生物量均与土壤全N含量和N:P有显著的线性关系($p < 0.05$), 与土壤C:N无显著的线性关系($p > 0.05$)。针茅8月份种群生物量也随土壤全N含量的增加而增加, 但随C:N和N:P的变化无显著的变化趋势。

图7表明, 牛枝子和老瓜头6–8月份相对生长速率均与土壤全N含量和N:P有一定程度的线性关系($p \leq 0.05$), 与土壤C:N的关系不显著($p > 0.05$)。两个禾本科植物相对生长速率与土壤全N含量、C:N和N:P均无显著的相关关系。

3 讨论

相关研究表明, N沉降增加对植物生长产生了重要影响, 且其影响程度常与生态系统N受限程度和N沉降量有关。一般而言, 在受N限制的生态系统, 少量或短期N沉降增加促进了植物生物量积累。本研究中, 牛枝子相对生长速率和种群生物量基本都在 $10.00 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的N水平下达到最大, 在8月份仍有一定程度的生物量积累。冰草相对生长速率和种群生物量也基本在 $10.00 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的N水平下达到最大, 在8月份即达到生长旺期。老瓜头和针茅在生长初期相对生长速率和种群生物量随N添加而增加, 但到了8月份后, 高N添加不利于二者的生长和生物量积累, 二者亦在8月份达到生长旺期。因此, N添加促进了4个物种的生长和生物量积累, 但具有明显的物种差异性, 这种差异也存在于相同生活型的不同物种间, 与其他研究结果一致(Huang *et al.*, 2008; 李禄军等, 2009; 周晓兵等, 2010; 杨晓霞等, 2014)。综合4个物种生长对N添加的响应特点, 我们的研究结果进一步证实了大气N沉降增加将直接改变脆弱

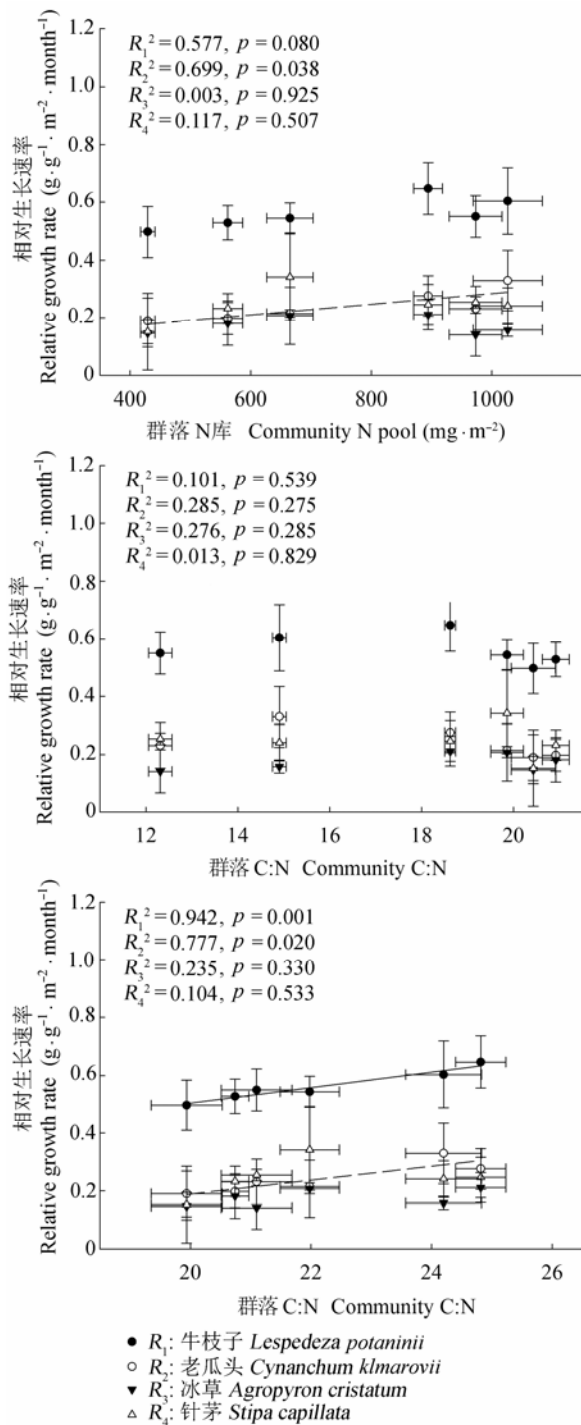


图5 4个物种6–8月相对生长速率与群落N库C:N和N:P的关系(平均值±标准误差, $n = 5$)。

Fig. 5 Relationships between the relative growth rate of the four specie (from June to August) and community N pool, C:N ratio, and N:P ratio (mean ± SE, $n = 5$).

生态系统群落结构(Faust *et al.*, 2012)。对于宁夏荒漠草原生态系统, 短期、少量的N沉降增加促进了物种的生长, 但过量N沉降增加会使物种组成变得更

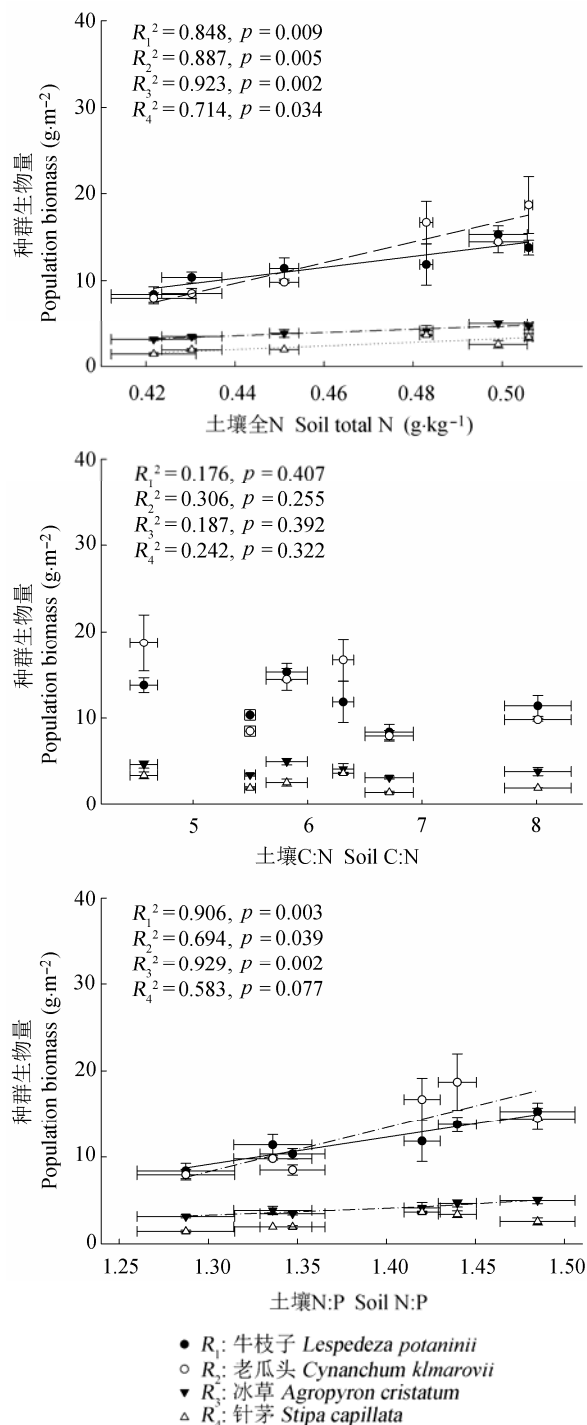


图6 8月份4个物种种群生物量与土壤全N含量、C:N和N:P的线性关系(平均值±标准误差, $n = 5$)。

Fig. 6 Relationships between the population biomass of the four species and soil total N content, C:N ratio and N:P ratio in August (mean ± SE, $n = 5$).

加单一, 可能由多物种共同占优势的群落转变成由针茅和老瓜头等物种占主要优势的群落。这类物种不但喜N、喜光, 而且通常具有较高的P获取能力,

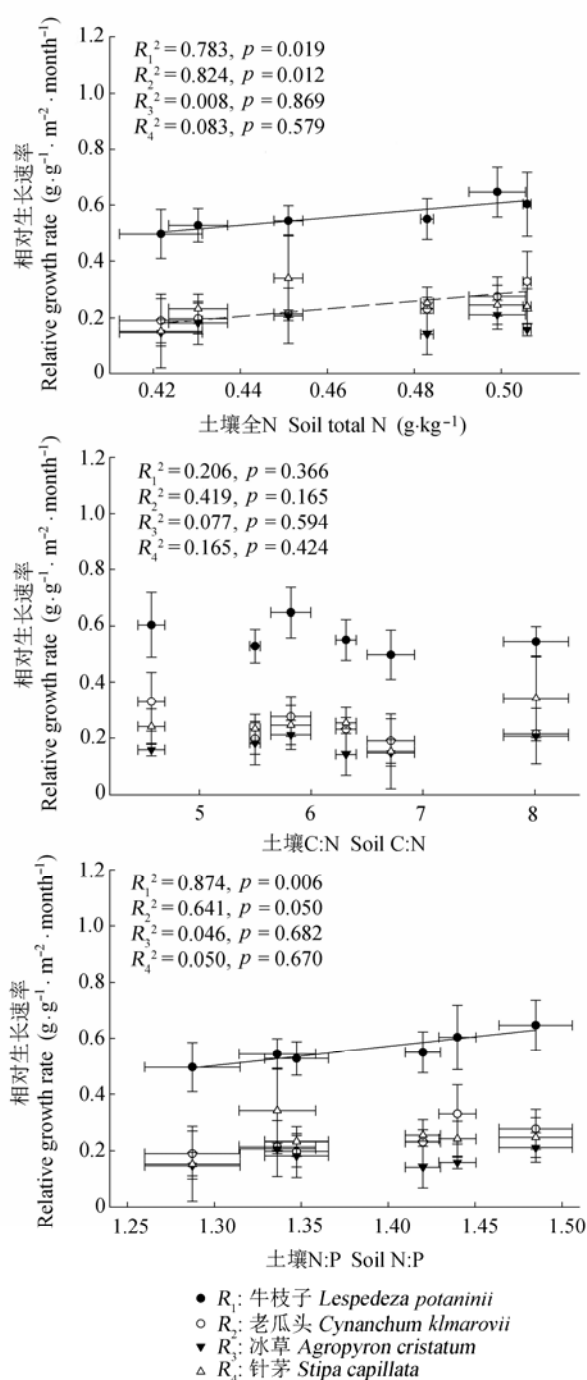


图7 4个物种6–8月相对生长速率与土壤全N含量、C:N和N:P的线性关系(平均值 \pm 标准误差, $n = 5$)。

Fig. 7 Relationships between the relative growth rate of the four species (from June to August) and soil total N content, C:N ratio, and N:P ratio (mean \pm SE, $n = 5$).

对低P环境具有较强的耐受性。

依据植物生长速率假说理论, 植物相对生长速率与其体内C:N:P生态化学计量比存在显著的相关关系(Elser *et al.*, 2003; He *et al.*, 2008)。相关研究进

一步认为, 二者之间的相关性受植物生长养分限制类型的影响: 当受N限制时, 相对生长速率主要与C:N负相关; 当受P限制时, 主要受C:P的调控; 而当N或P不再是限制性元素时, 植物会过量吸收这种元素贮存在体内, 造成该元素利用效率降低(Agren, 2004; Yu *et al.*, 2012)。本研究的4个物种中, 仅针茅相对生长速率与其叶片C:P负相关, 表明随着N的添加, N的受限性逐渐削弱、而P的受限性逐渐增强, 叶片P浓度的变化对其相对生长速率起决定性作用, 与Agren (2004)和Yu等(2012)的研究结果一致。对于老瓜头、牛枝子和冰草等3个物种, 其相对生长速率与叶片C:N、C:P和群落C:N不存在显著的相关性, 而与植物N:P正相关, 这和生长速率假说理论矛盾。一方面, 由于生长速率假说理论是基于浮游动物和细菌的研究提出的, 而高等植物无论在物质组成、生长机理, 还是营养获得方式上, 都与这些低等生物存在很大差异(Berman-Frank & Dubinsky, 1999), 因此3个物种相对生长速率与C:N:P之间的关系可能更为复杂。此外, 本研究分析了4个常见物种一年的试验观测数据, Yu等(2012)针对典型草原物种的研究结果是否适用于荒漠草原物种, 还需要通过长期的观测在多物种水平上进行验证。与相对生长速率相比较, 种群生物量与植物群落和叶片C:N:P计量比具有较强的相关关系(图4; 表1), 意味着全球气候变化背景下趋于解耦的植物C、N和P平衡关系(Yuan & Chen, 2015), 将会影响物种生长、改变群落结构。

通过对我国0–10 cm层土壤C:N:P计量比变化特征的综合分析, Tian等(2010)认为表层土壤C:N和N:P能够很好地指示土壤N的供给状况。Yang等(2014)的研究进一步表明, 表层土壤C:N相对稳定, 而N:P的变异性相对较大, 证实了全球气候变化会逐渐改变土壤N和P之间的耦合关系(Delgado-Baquerizo *et al.*, 2013)。因此, 与C:N相比, 土壤N:P能够较好地指示生态系统的养分受限性。本研究中, 几个物种种群生物量和6–8月相对生长速率均与0–10 cm土壤全N含量和N:P存在不同程度的正相关, 而与土壤C:N不存在相关性, 表明随着土壤N有效性的增加, 土壤N含量和N:P有相继升高的趋势, 几个荒漠草原物种受N的限制性逐渐缓解, 因而可供植物摄取的N增多, 促进了植物群落生长和生物量积累。因此, 土壤N:P的变化状况将直接影响到荒漠

草原植物生长和养分利用策略。由于长期、大量大气N沉降增加会显著提高土壤N:P (Bobbink *et al.* 1998; Menge & Field 2007; Vitousek *et al.*, 2010), 如果能够进行适当人为干扰(例如P添加), 可能会通过改变土壤N:P, 削弱大气N沉降增加对生态系统群落结构的不利影响。

大气N沉降增加, 是人类正面临的一个全球性气候变化问题, 其生态学效应受到越来越多科研工作者的关注。对于我国草原生态系统而言, 尽管已监测到的N沉降量低于其他生态系统, 但是草原生态系统本身N沉降临界负荷低(段雷等, 2002), 而且即使是低剂量的N添加, 其长期的影响也是巨大的 (Clark & Tilman, 2008)。对于一些受P限制的生态系统(例如热带森林和酸性泥炭沼泽), 随着过多N的输入, 不仅导致这些生态系统N富集, 而且可能会引起N和P不平衡, 造成系统P压力增加(Phuyal *et al.*, 2008; Zhu *et al.*, 2013)、植物生长P受限性增强 (Yu *et al.*, 2012), 进而对生态系统结构和功能产生深远影响。与这些生态系统不同, 荒漠草原具有较低土壤N:P (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2013), 大气N沉降增加将有利于该生态系统稳定性的维持, 还是会导致系统P压力增加, 这是值得我们深入研究的一个问题。因此, 今后的研究工作需要重点考虑大气N沉降增加对荒漠草原结构和功能的长期影响。

基金项目 国家自然科学基金(31360111和31000215)。

致谢 感谢宁夏大学新技术应用研究中心董良在野外样地维护中给予的帮助。

参考文献

- Agren (2004). The C: N: P stoichiometry of autotrophs: Theory and observations. *Ecology Letters*, 7, 185–191.
- Bai CL (2014). *Study on Nutrient Use and Stoichiometry of Dominant Plants in Desert Steppe*. PhD dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. (in Chinese with English abstract) [白春利 (2014). 荒漠草原优势植物养分利用及化学计量特征研究. 博士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]
- Bao SD (2000). *Soil and Agricultural Chemistry Analysis*. 3rd edn. China Agriculture Press, Beijing. (in Chinese). [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析 (第三版). 中国农业出版社, 北京.]
- Berman-Frank I, Dubinsky Z (1999). Balanced growth in aquatic plants: Myth or reality. *BioScience*, 49, 29–37.
- Bobbink R, Hicks K, Galloway J, Spranger T, Alkemade R, Ashmore M, Bustamante M, Cinderby S, Davidson E, Dentener F, Emmett B, Erisman JW, Fenn M, Gilliam F, Nordin A, Pardo L, de Vries W (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, 20, 30–59.
- Bobbink R, Hornung M, Roelofs JGM (1998). The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, 86, 717–738.
- Clark CM, Tilman D (2008). Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451, 712–715.
- Delgado-Baquerizo M, Maestre FT, Gallardol A, Bowker MA, Wallenstein MD, Quero JL, Ochoa V, Gozalo B, García-Gómez M, Soliveres S, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Escolar C, Arredondo T, Barraza-Zepeda C, Bran D, Carreira JA, Chaieb M, Conceição AA, Derak M, Eldridge DJ, Escudero A, Espinosa CI, Gaitán J, Gatica MG, Gómez-González S, Guzman E, Gutiérrez JR, Florentino A, Hepper E, Hernández RM, Huber-Sannwald E, Jankju M, Liu J, Mau RL, Miriti M, Moneris J, Naseri K, Noumi Z, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez E, Ramírez-Collantes DA, Romão R, Tighe M, Torres D, Torres-Díaz C, Ungar ED, Val J, Wamiti W, Wang D, Zaady E (2013). Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands. *Nature*, 502, 672–676.
- Duan L, Hao JM, Xie SD, Zhou ZP (2002). Estimating critical loads of sulfur and nitrogen for Chinese soils by steady state method. *Journal of Environmental Science*, 23(2), 7–12. (in Chinese with English abstract). [段雷, 郝吉明, 谢绍东, 周中平 (2002). 用稳态法确定中国土壤的硫沉降和氮沉降临界负荷. 环境科学, 23(2), 7–12.]
- Elser JJ, Acharya K, Kyle M, Cotner J, Makino W, Markow T, Watts T, Hobbie S, Fagan W, Schade J, Hood J, Sterner RW (2003). Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecology Letters*, 6, 936–943.
- Elser JJ, Fagan WF, Kerkhoff AJ, Swenson NG, Enquist BJ (2010). Biological stoichiometry of plant production: Metabolism, scaling and ecological response to global change. *New Phytologist*, 186, 593–608.
- Faust C, Storm C, Schwabe A (2012). Shifts in plant community structure of a threatened sandy grassland over a 9-yr period under experimentally induced nutrient regimes: Is there a lag phase? *Journal of Vegetation Science*, 23, 372–386.
- Galloway JN, Aber JD, Erisman JW, Seitzinger SP, Howarth RW, Cowling EB, Cosby BJ (2003). The nitrogen cascade. *BioScience*, 53, 341–356.
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen:phosphorus stoichiometry across

- Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- He YH, Liu XP, Xie ZK (2015). Effect of nitrogen addition on species diversity and plant productivity of herbaceous plants in desert grassland of the Loess Plateau. *Journal of Desert Research*, 35(1), 66–71. (in Chinese with English abstract). [何玉惠, 刘新平, 谢忠奎 (2015). 氮素添加对黄土高原荒漠草原草本植物物种多样性和生产力的影响. 中国沙漠, 35(1), 66–71.]
- Huang JY, Zhu XG, Yuan ZY, Song SH, Li X, Li LH (2008). Changes in nitrogen resorption traits of six temperate grassland species on a multi-level N addition gradient. *Plant and Soil*, 306 (1–2), 149–158.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Jones AG, Power SA (2012). Field-scale evaluation of effects of nitrogen deposition on the functioning of heathland ecosystems. *Journal of Ecology*, 100, 331–342.
- Li LJ, Zeng DH, Yu ZY, Ai GY, Yang D, Mao R (2009). Effects of nitrogen addition on grassland species diversity and productivity in Keerqin Sandy Land. *Journal of Applied Ecology*, 20, 1838–1844. (in Chinese with English abstract). [李禄军, 曾德慧, 于占源, 艾桂艳, 杨丹, 毛瑒 (2009). 氮素添加对科尔沁沙质草地物种多样性和生产力的影响. 应用生态学报, 20, 1838–1844.]
- Li LS, Cheng SL, Fang HJ, Yu GR, Xu MJ, Wang YS, Dang XS, Li YN (2015). Effects of nitrogen enrichment on transfer and accumulation of soil organic carbon in alpine meadows on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Pedologica Sinica*, 52, 183–193. (in Chinese with English abstract). [李林森, 程淑兰, 方华军, 于贵瑞, 徐敏杰, 王永生, 党旭升, 李英年 (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, 183–193.]
- Li YH (2014). *Responses of Plant Community Structure and Function to Warming and Nitrogen Addition in a Desert Steppe of Inner Mongolia*. PhD dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot. (in Chinese with English abstract). [李元恒 (2014). 内蒙古荒漠草原植物群落结构和功能对增温和氮素添加的响应. 博士学位论文, 内蒙古农业大学, 呼和浩特.]
- Liu P, Huang JH, Sun O JX (2010). Litter decomposition and nutrient release as affected by soil nitrogen availability and litter quality in a semiarid grassland ecosystem. *Oecologia*, 162, 771–780.
- Liu XJ, Zhang Y, Han WX, Tang AH, Shen JL, Cui ZL, Vitousek P, Erisman JW, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang FS (2013). Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 494, 459–462.
- Menge DNL, Field CB (2007). Simulated global changes alter phosphorus demand in annual grassland. *Global Change Biology*, 13, 2582–2591.
- Mo JM, Fang YT, Xu GL, Li DJ, Xu JH (2005). The short-term responses of soil CO₂ emission and CH₄ uptake to simulated N deposition in nursery and forests of Dinghushan in subtropical China. *Acta Ecologica Sinica*, 25, 682–690. (in Chinese with English abstract). [莫江明, 方运霆, 徐国良, 李德军, 薛璟花 (2005). 鼎湖山苗圃和主要森林土壤CO₂排放和CH₄吸收对模拟N沉降的短期响应. 生态学报, 25, 682–690.]
- Peñuelas J, Sardans J, Rivas-Ubach A, Janssens IA (2012). The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, 18, 3–6.
- Phuyal M, Artz RRE, Sheppard L, Leith ID, Johnson D (2008). Long-term nitrogen deposition increases phosphorus limitation of bryophytes in an ombrotrophic bog. *Plant Ecology*, 196, 111–121.
- Stark S, Mannisto MK, Eskelinen A (2014). Nutrient availability and pH jointly constrain microbial extracellular enzyme activities in nutrient-poor tundra soils. *Plant and Soil*, 383, 373–385.
- Stevens CJ, Thompson K, Grime JP, Long, CJ, Gowing DJG (2010). Contribution of acidification and eutrophication to declines in species richness of calcifuge grasslands along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. *Functional Ecology*, 24, 478–484.
- Su JQ, Li XR, Li XJ, Feng L (2013). Effects of additional N on herbaceous species of desertified steppe in arid regions of China: A four-year field study. *Ecological Research*, 28, 21–28.
- Tian HQ, Chen GS, Zhang C, Melillo JM, Hall CAS (2010). Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: A synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 98, 139–151.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Application*, 20, 5–15.
- Wang SQ, Yu GR (2008). Ecological stoichiometry characteristics of ecosystem carbon, nitrogen and phosphorus elements. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 3937–3947. (in Chinese with English abstract). [王绍强, 于贵瑞 (2008). 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. 生态学报, 28, 3937–3947.]
- Wardle DA, Gundale MJ, Jaderlund A, Nilsson MC (2013). Decoupled long-term effects of nutrient enrichment on aboveground and belowground properties in subalpine tundra. *Ecology*, 94, 904–919.
- Yang XX, Ren F, Zhou HK, He JS (2014). Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 159–166. (in Chinese with English abstract) [杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生

- (2014). 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. 植物生态学报, 38, 159–166.]
- Yang YH, Fang JY, Ji CJ, Datta A, Li P, Ma WH, Mohammad A, Shen HH, Hu HF, Knapp BO, Smith P (2014). Stoichiometric shifts in surface soils over broad geographical scales: Evidence from China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 947–955.
- Yu Q, Wu HH, He NP, Lü XT, Wang ZP, Elser JJ, Wu JG, Han XG (2012). Testing the growth-rate hypothesis in vascular plants with above- and below-ground biomass. *PLoS ONE*, 7, e32162.
- Yuan ZY, Chen HYH (2015). Decoupling of nitrogen and phosphorus in terrestrial plants associated with global changes. *Nature Climate Change*, 5, 465–469.
- Zhao XF, Xu HL, Zhang P, Tu WX, Zhang QQ (2014). Effects of nutrient and water additions on plant community structure and species diversity in desert grasslands. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 167–177. (in Chinese with English abstract). [赵新风, 徐海量, 张鹏, 涂文霞, 张青青 (2014). 养分与水分添加对荒漠草地植物群落结构和物种多样性的影响. 植物生态学报, 38, 167–177.]
- Zhou XB, Zhang YM (2009). Review on the ecological effects of N deposition in arid and semi-arid areas. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 3835–3845. (in Chinese with English abstract) [周晓兵, 张元明 (2009). 干旱半干旱区氮沉降生态效应研究进展. 生态学报, 29, 3835–3845.]
- Zhou XB, Zhang YM, Wang SS, Zhang BC (2010). Combined effects of simulated nitrogen deposition and drought stress on growth and photosynthetic physiological responses of two annual desert plants in Junggar Basin, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1394–1403. (in Chinese with English abstract). [周晓兵, 张元明, 王莎莎, 张丙昌 (2010). 模拟氮沉降和干旱对准噶尔盆地两种一年生荒漠植物生长和光合生理的影响. 植物生态学报, 34, 1394–1403.]
- Zhu FF, Yoh M, Gilliam FS, Lu XK, Mo JM (2013). Nutrient limitation in three lowland tropical forests in southern China receiving high nitrogen deposition: Insights from fine root responses to nutrient additions. *PLoS ONE*, 8, e82661.

责任编辑: 杨元合 责任编辑: 王 葳



植物生态学报官网



微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布



微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览