青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛生长季土壤无机氮对增温和植物去除的响应

马志良^{1,2} 赵文强¹ 赵春章¹ 刘 美^{1,2} 朱 攀¹ 刘 庆^{1*}

¹中国科学院山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041;

²中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 为了揭示气候变暖背景下高寒灌丛土壤氮转化过程, 该文研究了青藏高原东缘窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)灌丛生长季节土壤硝态氮和铵态氮含量对增温和去除植物的响应。结果表明: 窄叶鲜卑花灌丛土壤硝态氮和铵态氮含量具有明显的季节动态。整个生长季节, 土壤硝态氮含量呈先增加后降低的趋势, 而铵态氮含量均表现为一直增加的趋势。在生长季初期和中期, 各处理土壤硝态氮含量均显著高于铵态氮含量, 而在生长季末期土壤硝态氮含量均显著低于铵态氮含量, 说明该区域土壤氮转化过程在生长季初期和中期以硝化作用为主, 而在生长季末期以氨化作用为主。不同时期土壤硝态氮和铵态氮含量对增温和去除植物的响应不同: 增温对硝态氮的影响主要发生在生长季中期和末期, 且因植物处理的不同而有显著差异, 增温仅在生长季中期使不去除植物样方铵态氮含量显著升高。去除植物对土壤硝态氮的影响仅表现在对照样方(不增温), 去除植物显著提高了生长季初期和中期土壤硝态氮含量, 显著降低了生长季末期土壤硝态氮含量; 同时去除植物显著降低了增温样方生长季中期土壤铵态氮含量。灌丛植被在生长季初期和中期可能主要吸收土壤硝态氮, 其吸收过程不受土壤增温的影响。

关键词 高寒灌丛; 增温; 植物去除; 土壤氮转化; 硝态氮; 铵态氮

马志良, 赵文强, 赵春章, 刘美, 朱攀, 刘庆 (2018). 青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛生长季土壤无机氮对增温和植物去除的响应. 植物生态学报, 42, 86–94. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0086

Responses of soil inorganic nitrogen to increased temperature and plant removal during the growing season in a *Sibiraea angustata* scrub ecosystem of eastern Qinghai-Xizang Plateau

MA Zhi-Liang^{1,2}, ZHAO Wen-Qiang¹, ZHAO Chun-Zhang¹, LIU Mei^{1,2}, ZHU Pan¹, and LIU Qing^{1*}

¹Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization & Ecological Restoration Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Chengdu 610041, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Little information has been available on the soil nitrogen transformation process of alpine scrubland under global warming and changing climate. This study aimed at clarifying seasonal dynamics of the soil nitrate and ammonium contents and their responses to increased temperature under different plant treatments.

Methods We conducted a field experiment including two plant treatments (removal- or unremoval-plant) subjected to two temperature conditions (increased temperature or control) in *Sibiraea angustata* scrub ecosystem on the eastern Qinghai-Xizang Plateau. The contents of soil nitrate and ammonium were measured at the early, middle and late growing seasons.

Important findings The results showed that soil nitrate and ammonium contents exhibited obvious seasonal dynamics. Throughout the entire growing season, the soil nitrate contents increased firstly and then decreased, while the soil ammonium contents increased continually. Particularly, in the early and middle growing season, the soil nitrate contents were significantly higher than those of ammonium, regardless of increased temperature and plant treatments; however, in the late growing season, the soil nitrate contents were significantly lower than those of ammonium. These results implied that soil nitrification was the major process of soil nitrogen transformation in the early and middle growing season; soil ammonification contributed mostly to soil nitrogen transformation in

收稿日期Received: 2017-04-02 接受日期Accepted: 2017-06-16

基金项目: 国家自然科学基金(31570476)和国家科技基础性工作专项(2015FY110300)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31570476) and the National Science and Technology Basic Work Project (2015FY110300).

* 通信作者Corresponding author (liuqing@cib.ac.cn)

the late growing season. Furthermore, different responses of soil nitrate and ammonium contents to increased temperature and plant removal treatments were observed at the different stages in the growing season. The effects of increased temperature on soil nitrate contents mainly occurred in the middle and late growing season, but the effects varied with plant treatments. Increased temperature only significantly increased soil ammonium contents in the unremoval-plant plots during the middle growing season. The effects of plant treatments on soil nitrate contents only occurred in the control plots (controlled temperature). Plant removal only increased soil nitrate contents in the early and middle growing season, but significantly decreased soil nitrate contents in the late growing season. Plant removal significantly decreased soil ammonium contents in the increased temperature plots during the middle growing season. Probably, in the early and middle growing season, scrub vegetation mainly absorbed soil nitrate and the absorption process was not affected by increased temperature. These results would increase our understanding of the soil nitrogen cycling process in these alpine scrub ecosystems under global warming and changing climate.

Key words alpine scrub; warming; plant removal; soil nitrogen transformation; nitrate; ammonium

Ma ZL, Zhao WQ, Zhao CZ, Liu M, Zhu P, Liu Q (2018). Responses of soil inorganic nitrogen to increased temperature and plant removal during the growing season in a *Sibiraea angustata* scrub ecosystem of eastern Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 86–94. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0086

在高寒生物区(高海拔、高纬度地区), 氮作为植被生长发育所必需的营养元素, 同时也是其最主要的限制因子(Körner, 2003)。在高寒生态系统中, 土壤氮主要来源于动植物残体分解、根系分泌物以及大气氮沉降等过程(Bahri & Berndtsson, 1996)。土壤氮动态主要受土壤温度和水分、冻融循环、大气干湿沉降、植物群落和土壤生物活动等非生物与生物因素的综合调控(Powlson, 1993)。土壤中的氮有多种形态和性质, 可归为无机氮和有机氮两大类(罗绪强等, 2007)。无机氮主要包括硝态氮和铵态氮, 是植物从土壤中吸收氮的主要形态。土壤有机氮是土壤氮的主要组成部分, 占土壤总氮的95%左右(Wang & Bettany, 1995)。大部分的土壤有机氮虽不能直接被植物吸收, 但是可以通过土壤微生物矿化作用转化为能被植物吸收利用的无机氮(Deluca *et al.*, 2002)。

高寒生态系统已成为响应全球气候变暖最敏感的一个区域。高寒地区土壤生物活动和酶活性长期受低温限制, 导致土壤有机质大量积累, 土壤氮矿化速率缓慢, 土壤氮被固定在较为稳定的有机质中(Boot *et al.*, 2016)。而且这类区域冬季漫长且常具有季节性雪被覆盖以及土壤冻融, 随着全球温度升高, 低纬度高海拔地区冬季降水节律将发生变化, 雪被厚度与土壤冻融节律随之变化(IPCC, 2013)。有关研究表明, 冬季雪被及冻融循环显著影响土壤微生物活动和生物量, 进而影响凋落物分解与土壤有机质矿化过程(Bombonato & Gerdol, 2012; 胡霞等, 2014); 同时这些区域土壤生物长期适应低温环境,

土壤温度升高, 土壤生物群落结构及生物活性将会发生变化(Xiong *et al.*, 2016), 土壤有机质矿化作用的低温限制效应减弱, 最终改变土壤氮循环过程。因此, 全球气候变暖背景下, 高寒生态系统土壤氮循环过程将发生怎样的变化, 我们并不清楚。

然而, 目前对土壤氮动态的研究主要集中在森林、草地和农田生态系统, 且主要关注土壤氮矿化过程(Bade *et al.*, 2015; Sjogersten & Wookey, 2015; Chen *et al.*, 2016), 尚缺乏对高寒灌丛生态系统土壤氮循环过程的研究。与森林生态系统相比, 高寒灌丛生态系统由于灌丛物种多样性和植被覆盖度较低、昼夜温差较大, 其环境条件(水分、温度)存在较大差异(吴宁, 1998; Wang *et al.*, 2017), 且具有更为明显的季节动态。高寒灌丛生态系统土壤氮过程可能与森林生态系统不同。不同季节植物生长发育对土壤不同形态氮的需求量存在较大差异, 且与土壤微生物之间形成相对稳定的氮源竞争关系(Månsson *et al.*, 2009), 土壤不同形态氮可能具有明显不同的季节动态。

高寒灌丛是青藏高原东缘第二大植被类型, 在区域生态系统碳氮平衡中起着极为重要的作用(Wang *et al.*, 2017)。窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)灌丛是青藏高原特有的、具有代表性的典型高寒灌丛类型, 垂直分布于海拔3 000–4 000 m (吴宁, 1998), 在川西岷江源区具有较高的群落稳定性(冶民生等, 2009)。在该区域已开展了一些关于环境变化对高寒灌丛生态系统影响的研究, 主要集中在氮添加对灌丛土壤呼吸(李娇等, 2014)、植物生物量分

配和生态系统碳氮库(Wang *et al.*, 2017)以及根系分泌物碳输入(何为等, 2017)的影响等方面。目前, 对于高寒灌丛生态系统土壤无机氮的季节动态及其如何响应全球气候变暖等相关研究仍明显不足, 这严重限制了我们对高寒灌丛生态系统土壤氮循环过程的认识。

此外, 近年来高强度的人类活动(如过度放牧、砍伐等)正在加速改变该区域灌丛植被覆盖度。植被覆盖度的改变不仅会导致土壤微环境条件的改变, 而且将打破长期以来植物与土壤微生物之间对无机氮的竞争关系(Månsson *et al.*, 2009; 韩雪, 2015), 进而影响土壤氮循环过程。植物生长对土壤无机氮的影响具有双重作用。一方面, 植物从土壤中吸收无机氮, 降低其含量(罗绪强等, 2007); 另一方面, 植物也为土壤矿化过程提供底物, 加速土壤氮矿化, 提高土壤无机氮含量(Yin *et al.*, 2013)。高寒灌丛生态系统温度升高将会促进植物生长, 增加植物对土壤无机氮的竞争能力; 同时, 凋落物分解、细根周转加快, 促进土壤氮矿化过程。可见, 增温和植物将共同影响高寒灌丛土壤无机氮动态, 但是缺乏相应研究。因此, 充分理解植被干扰条件下高寒灌丛土壤无机氮的季节动态及其对增温的响应将有利于全面认识土壤氮循环过程。

本研究以青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛为研究对象, 进行模拟增温、对照试验, 并设置去除/不去除植物处理, 研究植被干扰条件下土壤硝态氮和铵态氮的季节动态及其对增温的响应, 以期更为清晰地认识全球气候变暖背景下高寒灌丛生态系统土壤氮循环过程提供基础理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于中国科学院设在四川省阿坝州松潘县川主寺镇卡卡沟的高寒灌丛定位研究点(32.98° N, 103.67° E, 海拔3 300 m)。地势低平, 坡度约为20°。气候类型为典型的高原山地气候, 昼夜温差大。年平均气温4.8 °C, 年降水量693 mm, 且主要集中于5–8月。季节性冻土期长达5个月。土壤类型为锥形土, 表层土壤pH值、土壤容重、有机碳和全氮含量分别为5.79、0.67 g·cm⁻³、89.24 g·kg⁻¹和7.73 g·kg⁻¹。研究区域内灌木层主要包括窄叶鲜卑花、山生柳(*Salix oritrepha*)、高山绣线菊(*Spiraea alpina*)、金露

梅(*Potentilla fruticosa*)、刺黑珠(*Berberis sargentiana*)等; 草本层主要包括羊茅(*Festuca ovina*)、红花绿绒蒿(*Meconopsis punicea*)、条纹龙胆(*Gentiana striata*)、黄花野青茅(*Deyeuxia flavens*)、钟花报春(*Primula sikkimensis*)等。

1.2 试验设计

本试验采用二因素完全随机实验设计, 设置变量为去除/不去除植物、是否增温。

去除/不去除植物处理: 于2015年10月初选择研究区域内物种组成、群落结构和生境相对均匀的窄叶鲜卑花灌丛群落。在去除植物处理下(样方面积5 m × 5 m), 首先去除地表凋落物层和所有植物地上生物量, 为避免邻近灌木根系对该样方的影响, 在样方的边缘挖掘一条宽0.2 m、深0.75 m的壕沟(植物根系分布层以下), 2 mm厚的塑料薄膜贴放在壕沟周围, 然后用土回填。在不去除植物处理样方, 我们选择一株生长势良好、高度大体一致、具有相似生长势的窄叶鲜卑花植株, 在样方内不对植物进行任何处理, 保持窄叶鲜卑花植株自然生长。

模拟增温试验: 由于研究区域实际条件, 模拟增温试验使用开顶式生长室(OTC)对环境进行增温。基于窄叶鲜卑花灌丛群落的平均盖度和高度, OTC材料采用1.6 m × 1.6 m × 5 mm、透光性极好的有机玻璃板制成, 地表增温面积为2.56 m²。2015年10月中旬在每个增温样方建立一套OTC装置。特别地, 在不去除植物处理中, 我们选择1株窄叶鲜卑花植株生长于每个OTC装置的中央。在之后的采样和测定过程中, 尽量避免对窄叶鲜卑花植株生长造成影响。同时, 在每个OTC的附近随机设置一个对照样方。每个处理设置4个重复样方, 整个样地内共建立8套OTC, 去除/不去除植株处理下各4套。所有样方在样地内完全随机分布。

1.3 空气温度、土壤温度和水分监测

为了避免干扰对土壤环境造成的影响, 空气温度、土壤温度和水分监测于2016年5月初开始进行。利用纽扣式温度传感器(DS1921G-F5#, Maxim/Dallas semiconductor, Sunnyvale, USA)分别对各处理下70 cm空气温度和5 cm土层土壤温度进行连续监测。传感器设置为每120 min读取一次数据, 自动记录试验期间空气温度和土壤温度变化。从2016年生长季节开始, 逐月对5 cm土层土壤含水量使用便携式土壤水分测定仪(TRIME TDR, IMKO, Ettlingen,

Germany)进行监测。各处理条件下70 cm空气温度、5 cm土层土壤温度和5 cm土层土壤含水量动态变化如图1所示。

1.4 土壤样品采集与指标分析

土壤样品采集分别于2016年灌丛植物群落生长季初期(5月20日)、中期(7月21日)和末期(9月21日)进行。土壤样品取样前,首先小心移除地表凋落物及其他杂物。取样时,在每个取样样方内,沿对角线用土钻取0–15 cm土壤,每个样方内取5钻,然后将5个土样混合均匀作为一个混合土壤样品,所有土样于4 °C条件下保存并尽快带回实验室。去除石块、动植物残体后,过2 mm筛。土壤样品均贮存于4 °C条件下,用于土壤含水量、硝态氮、铵态氮的测定,所有指标测定于1周之内完成。

其中,硝态氮含量采用紫外比色法测定,土壤铵态氮含量采用靛酚蓝比色法测定(鲁如坤, 2000)。土壤硝态氮和铵态氮含量均换算成 $\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 干土。

1.5 数据统计分析

使用student-*t*检验分别比较同一植物处理下增温和对照样方土壤温度、空气温度以及土壤含水量之间的差异。采用重复测量方差分析检验植物、增温和取样时期以及它们之间的交互作用对土壤硝态氮和铵态氮含量的影响;采用最小显著差异法(LSD)进行同一采样时期不同处理下土壤硝态氮和铵态氮含量的多重比较。采用Pearson相关分析进行土壤水分、温度与土壤硝态氮和铵态氮含量的相关性检验。所有统计分析均在SPSS 20.0中进行,作图使用Origin 8.5完成。

2 结果和分析

2.1 温度、水分动态

如图1所示,整个生长季节内,与对照样方相比,OTC分别使去除/不去除植物样方70 cm处平均气温增加了1.6 °C ($p < 0.05$)和0.5 °C,分别使去除/不去除植物样方5 cm土层土壤平均温度增加了0.6 °C和1.3 °C ($p < 0.05$)。并且不管增温与否,去除植株样方的空气温度和土壤温度均高于不去除植物样方。此外,OTC没有改变空气温度和土壤温度的季节动态,OTC和对照样方(无OTC)内空气温度都随季节变化呈现有规律的季节动态。

OTC明显降低了去除/不去除植物样方5 cm土层土壤含水量(图1)。在整个生长季节,与对照样方

相比,OTC分别使去除/不去除植物样方土壤含水量降低了1.35%和3.17% ($p < 0.05$)。纵观整个生长季节,不管增温与否,不去除植物样方的土壤含水量均高于去除植株样方,且OTC对不去除植物样方土壤含水量的影响幅度大于去除植物样方。与温度变化动态类似,OTC并没有改变5 cm土层土壤含水量的季节动态,OTC和对照样方内土壤含水量都随季节而呈现有规律的季节动态。

2.2 土壤硝态氮动态

OTC增温对土壤硝态氮含量的影响因季节和植物处理的不同而存在明显差异(图2; 表1)。生长季中期(7月)和末期(9月),OTC增温使去除植物样方土壤硝态氮含量显著降低;在不去除植物样方,OTC增

图1 试验期间各处理下5 cm土层土壤日平均温度、70 cm空气日平均温度和5 cm土层土壤含水量(平均值±标准偏差)的季节动态。P0W0、P0W1、P1W0、P1W1分别指不同处理方式: 去除植物+不增温、去除植物+增温、不去除植物+不增温、不去除植物+增温。

Fig. 1 Seasonal transitions of daily mean soil temperature at 5 cm below the soil surface, daily mean air temperature at 70 cm high and soil volumetric moisture at 5 cm below the soil surface under different treatments (mean ± SD) during the experiment period. P0W0, P0W1, P1W0, P1W1 are refer to the different treatments, indicated removal-plant + controlled temperature, removal-plant + increased temperature, unremoval-plant + controlled temperature, unremoval-plant + increased temperature, respectively.

图2 不同处理下土壤硝态氮含量的季节动态(平均值±标准偏差)。POW0、POW1、P1W0、P1W1分别指不同处理方式: 去除植物+不增温、去除植物+增温、不去除植物+不增温、不去除植物+增温。不同小写字母表示同一采样时期不同处理之间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Seasonal dynamics of the soil nitrate contents under different treatments (mean $\pm$ SD). POW0, POW1, P1W0, P1W1 are refer to the different treatments, indicated removal-plant + controlled temperature, removal-plant + increased temperature, unremoval-plant + controlled temperature, unremoval-plant + increased temperature, respectively. Differences lowercase letters indicated significant differences between different treatments at the same sampling dates ($p < 0.05$).

温在生长季中期使土壤硝态氮含量显著升高, 却显著降低了生长季末期土壤硝态氮含量。但是, OTC增温在生长季初期(5月)并未改变去除/不去除植物样方土壤硝态氮含量。然而, 植物处理对土壤硝态氮含量的影响仅表现在对照样方, 也因季节不同而有显著差异(图2; 表1)。与不去除植物处理相比, 去

除植物处理显著升高了生长季初期和中期土壤硝态氮含量, 显著降低了生长季末期土壤硝态氮含量。整个生长季节不同时期各处理下土壤硝态氮含量存在显著差异(表1), 且均表现为先增加后降低的趋势, 在生长季中期达到峰值(图2)。

2.3 土壤铵态氮动态

OTC增温仅在生长季中期使不去除植物样方土壤铵态氮含量显著升高; 同时去除植物处理显著降低了OTC增温样方生长季中期土壤铵态氮含量, 在其余时期影响不显著(图3)。不同时期各处理下土壤铵态氮含量存在显著差异(表1), 整个生长季节土壤铵态氮含量均表现为一直增加的变化趋势, 在生长季末期达到峰值(图3)。此外, Pearson相关分析结果表明, 土壤铵态氮与土壤水分含量呈显著正相关, 与硝态氮含量呈显著负相关关系(表2)。

2.4 土壤硝态氮/铵态氮动态

与土壤硝态氮类似, OTC增温对土壤硝态氮/铵态氮的影响因季节和植物处理的不同而存在明显差异(图4; 表1)。生长季中期和末期, OTC增温显著降低了去除植物样方土壤硝态氮/铵态氮; 在不去除植物样方, OTC增温在生长季初期使土壤硝态氮/铵态氮显著升高, 而在生长季末期显著降低了土壤硝态氮/铵态氮。类似地, 植物处理方式对土壤硝态氮/铵态氮的影响也因增温和季节不同而有显著差异(图4; 表1)。与不去除植物处理相比, 在对照样方,

表1 增温(W)、植物处理方式(P)以及取样时间(D)对土壤硝态氮、铵态氮和硝态氮/铵态氮的重复测量方差分析
Table 1 Results of the repeated measures ANOVA showing the p values for the responses of the soil nitrate and ammonium contents and nitrate/ammonium to increased temperature (W), plant treatments (P), and sampling dates (D)

因子 Factor	D	D $\times$ P	D $\times$ W	D $\times$ P $\times$ W	P	W	P $\times$ W
硝态氮 Nitrate	<0.001	<0.001	<0.001	0.002	0.002	0.001	0.086
铵态氮 Ammonium	<0.001	0.949	0.232	0.368	0.051	0.496	0.516
硝态氮/铵态氮 Nitrate/ammonium	<0.001	<0.001	0.015	0.025	<0.001	0.001	0.046

表中黑体字表示差异显著性 $p < 0.05$ 。
 p values less than 0.05 are in bold.

表2 土壤水分、温度与土壤硝态氮和铵态氮含量的相关性
Table 2 Correlation between soil moisture and temperature, nitrate and ammonium

指标 Index	温度 Temperature	水分 Moisture	硝态氮 Nitrate	铵态氮 Ammonium	硝态氮/铵态氮 Nitrate/ammonium
温度 Temperature	1				
水分 Moisture	-0.527**	1			
硝态氮 Nitrate	0.457**	-0.159	1		
铵态氮 Ammonium	0.047	0.294*	-0.404**	1	
硝态氮/铵态氮 Nitrate/ammonium	0.232	-0.228	0.829**	-0.813**	1

* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$.

图3 不同处理下土壤铵态氮含量的季节动态(平均值±标准偏差)。P0W0、P0W1、P1W0、P1W1分别指不同处理方式: 去除植物+不增温、去除植物+增温、不去除植物+不增温、不去除植物+增温。不同小写字母表示同一采样时期不同处理之间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Seasonal dynamics of the soil ammonium contents under different treatments (mean $\pm$ SD). P0W0, P0W1, P1W0, P1W1 are refer to the different treatments, indicated removal-plant + controlled temperature, removal-plant + increased temperature, unremoval-plant + controlled temperature, unremoval-plant + increased temperature, respectively. Differences lowercase letters indicated significant differences between different treatments at the same sampling dates ($p < 0.05$).

图4 不同处理下土壤硝态氮/铵态氮的季节动态(平均值±标准偏差)。P0W0、P0W1、P1W0、P1W1分别指不同处理方式: 去除植物+不增温、去除植物+增温、不去除植物+不增温、不去除植物+增温。不同小写字母表示同一采样时期不同处理之间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 4 Seasonal dynamics of soil nitrate/ammonium under different treatments (mean $\pm$ SD). P0W0, P0W1, P1W0, P1W1 are refer to the different treatments, indicated removal-plant + controlled temperature, removal-plant + increased temperature, unremoval-plant + controlled temperature, unremoval-plant + increased temperature, respectively. Differences lowercase letters indicated significant differences between different treatments at the same sampling dates ($p < 0.05$).

去除植物处理显著升高了生长季初期和中期土壤硝态氮/铵态氮, 显著降低了生长季末期土壤硝态氮/铵态氮。在OTC增温样方, 去除植物处理使土壤硝

态氮/铵态氮在生长季初期和中期显著升高。不同时期各处理下土壤硝态氮/铵态氮存在显著差异(表1), 整个生长季节土壤硝态氮/铵态氮大体上表现为一直降低的变化趋势, 在生长季末期达到谷值(图4)。

3 讨论

3.1 土壤硝态氮和铵态氮的季节动态

硝态氮和铵态氮是陆地生态系统土壤活性氮库的最主要组成部分, 同时也是陆地生态系统土壤氮循环最重要和最活跃的部分(Belaytedla *et al.*, 2009)。在高寒生态系统中, 植物生长发育所能利用的有效氮主要形态为硝态氮和铵态氮, 土壤硝态氮和铵态氮的含量也成为衡量土壤肥力的重要指标, 其含量成为陆地生态系统植被生长发育最主要的限制因子(Rennenberg *et al.*, 2009)。高寒生态系统中, 不同植物在不同生长发育期对土壤硝态氮和铵态氮的吸收利用格局具有明显差异(Wang *et al.*, 2012), 土壤微生物群落结构与活性存在明显的季节变化, 导致土壤氮矿化速率存在显著的季节性差异, 因而土壤硝态氮和铵态氮含量在植物不同生长发育期有明显不同的动态(殷睿等, 2014)。本研究中, 窄叶鲜卑花灌丛土壤硝态氮和铵态氮含量呈现明显的季节变化(图2; 图3)。各处理下土壤硝态氮含量在不同时期差异显著(表1), 且在生长季中期达到峰值(图2)。生长季初期各处理下土壤硝态氮含量较低的原因可能是此时期土壤氮矿化速率较低, 非生长季末期冰雪融化也可能造成大量硝态氮淋溶损失(殷睿等, 2014)。土壤硝态氮含量在生长季中期达到峰值, 此时期土壤温度升高、含水量下降(图1), 土壤透气性较好, 土壤硝化作用增强(王改玲等, 2010); 另外, 土壤微生物生物量碳、氮在这一时期均明显升高, 硝化细菌在这一时期的群落优势度可能增加, 在一定程度上可提高土壤硝态氮含量(Steven *et al.*, 2006)。而在生长季末期各处理下土壤硝态氮含量降低至最低值, 生长季末期各处理土壤温度在5–10 °C之间波动, 土壤体积含水量保持在25%左右(图1), 土壤透气性不如生长季中期, 喜厌氧环境的反硝化细菌可能大量生长、繁殖, 反硝化作用的加强消耗了土壤中大量的硝态氮(Lu *et al.*, 2015), 可能造成硝态氮含量显著降低。窄叶鲜卑花灌丛土壤铵态氮和硝态氮含量的季节动态不一致, 土壤铵态氮含量在生长季初期和中期较低, 原因可能是由于受土壤

温度和水分的影响, 此时期氨化作用过程较弱、土壤硝化作用较强, 土壤中大量的铵态氮转化成硝态氮, 导致此时期内铵态氮含量较低(Suseela *et al.*, 2014; 殷睿等, 2014)。相关分析结果也表明, 土壤硝态氮含量与铵态氮含量显著负相关(表2)。同时, 土壤中大量的铵态氮转化成硝态氮, 也导致了这两个时期土壤硝态氮/铵态氮较高(图4)。在生长季末期, 土壤铵态氮含量达到峰值, 此时期土壤温度和水分条件可能有利于土壤微生物氨化和反硝化过程的进行(Liu *et al.*, 2016; Palta *et al.*, 2016), 土壤硝态氮/铵态氮在这一时期也较低(图4)。本研究还发现, 在生长季初期和中期, 各处理土壤硝态氮含量均显著高于铵态氮含量, 而在生长季末期土壤硝态氮含量均显著低于铵态氮含量(图4)。这说明该区域土壤氮矿化在生长季初期和中期以硝化作用为主, 而在生长季末期以氨化作用为主。

3.2 土壤硝态氮和铵态氮对增温的响应

土壤硝态氮和铵态氮含量对OTC增温的响应因季节和植物处理的不同而存在显著差异(图2, 图3; 表1), OTC增温使不去除植物样方在生长季中期土壤硝态氮和铵态氮含量显著升高(图2, 图3)。一般来说, 土壤温度升高会提高微生物活动、促进土壤氮循环, 土壤硝态氮和铵态氮的转化过程也随温度增加而加快(Bai *et al.*, 2013)。与去除植物样方相比, OTC使不去除植物样方的土壤增温幅度更大(图1), 尤其在生长季中期, 这将有利于土壤硝态氮和铵态氮积累。这一时期土壤中较高的硝态氮和铵态氮含量将能满足正处于生长旺季的灌丛植被对氮的需求, 有利于植物的生长发育。生长季中期(7月)和末期(9月), OTC增温使去除植物样方土壤硝态氮含量显著降低(图2), 可能是增温导致了土壤含水量降低(表1), 土壤受到严重的水分限制, 从而抵消了增温对微生物氮矿化的正效应(Bai *et al.*, 2013; Hu *et al.*, 2017)。武丹丹等(2016)的研究结果也表明, 增温使土壤硝态氮含量降低了46.1%。他们认为增温导致的土壤水分下降对微生物氮矿化的限制作用是其最主要原因。去除植物样方同时去除了地上凋落物和地上部分生物量, 其根系分泌物的数量也显著减少, 土壤有机质的来源不足导致土壤矿化过程底物减少, 进一步限制了增温对氮矿化的促进效应(Bruijn & Butterbach-Bahl, 2010; Yin *et al.*, 2013)。我们同时观察到去除植物样方土壤铵态氮含量受增温的影响不

显著(图3), 因而土壤硝态氮/铵态氮在这两个时期显著降低(图4)。因此, 增温对窄叶鲜卑花高寒灌丛土壤硝态氮和铵态氮含量具有双重影响, 同时受到植物生长的调控。但是, OTC增温在生长季初期并未影响去除/不去除植物样方土壤硝态氮和铵态氮含量(图3)。原因可能是增温时间短, 而且此时期内土壤温度、含水量较低, 土壤氮矿化过程受增温的影响不显著(Xu *et al.*, 2010)。而且, 整个生长季节, 土壤铵态氮含量对OTC增温的响应不如硝态氮敏感(表1; 表2), 这说明土壤硝化过程受温度的影响更大(Steven *et al.*, 2006), 土壤温度较小的波动(0.6–1.3 °C) (图1), 即可引起土壤硝化细菌作出强烈的反应。相关分析也表明, 土壤温度与土壤硝态氮含量呈显著负相关关系(表2)。

3.3 土壤硝态氮和铵态氮对植物处理方式的响应

植物处理方式对土壤硝态氮和铵态氮含量的影响也不一致。与土壤铵态氮含量相比, 土壤硝态氮含量受植物生长的影响更大(表1), 且仅表现在对照样方。不去除植物处理在对照样方显著降低了生长季初期和中期土壤硝态氮含量, 而对土壤铵态氮含量的影响不显著, 从而显著降低了土壤硝态氮/铵态氮(图2, 图3, 图4), 说明窄叶鲜卑花灌丛植被在生长季初期和中期可能主要吸收利用硝态氮, 而且吸收过程受土壤增温的影响不大, 此时期土壤矿化过程以硝化作用为主, 土壤中硝态氮的含量显著高于铵态氮含量(图4), 也进一步促进了植物对硝态氮的吸收; 增温和植物处理的交互作用对土壤硝态氮含量的影响不显著也说明了这一点(表1)。这与一些研究结果相悖, 如在高寒草地生态系统的相关研究表明, 一些植物偏好对铵态氮吸收(王金牛等, 2013)。产生这种差异的原因可能是高寒生态系统木本植物和草本植物的自身特性差异以及因物候格局的不同所导致的对土壤有效养分利用存在很大差异(Moreau *et al.*, 2015)。不去除植物处理显著增加了对对照样方生长季末期土壤硝态氮含量(图2)。与去除植物样方相比, 不去除植物样方为土壤微生物提供了丰富的有机质来源(凋落物、根系分泌物、细根周转), 这将有利于土壤硝化细菌的生长、繁殖, 加强土壤硝化作用(Yin *et al.*, 2013); 此时期植物处于生长季末期, 对土壤氮的吸收速率减弱, 有利于土壤硝态氮的积累(Moreau *et al.*, 2015)。同时, 不去除植物处理显著增加了OTC增温样方在生长季中期土壤

铵态氮含量, 显著降低了土壤硝态氮/铵态氮(图3, 图4), 这说明植物生长为土壤氨化细菌提供底物可能加速增温条件下土壤氨化作用。有研究表明, 植物因素对土壤有效态氮的影响大于微生物因素(Jackson *et al.*, 2008), 在本研究中主要体现在灌丛植被对土壤硝态氮的吸收方面。

综上所述, 青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛土壤硝态氮和铵态氮含量具有明显的季节动态, 增温和不同植物处理在植物不同生长季节对土壤铵态氮和硝态氮含量具有不同的影响。植物生长季初期和中期, 土壤氮矿化过程以硝化作用为主, 高寒灌丛植被在生长旺季可能增加对硝态氮的吸收。以上结果可为进一步理解高寒灌丛生态系统土壤氮转化及其循环过程提供一定的基础理论依据。

参考文献

- Bade C, Jacob M, Jungkunst HF, Leuschner C, Hauck M (2015). Nitrogen mineralization peaks under closed canopy during the natural forest development cycle of an old-growth temperate spruce forest. *Annals of forest science*, 72, 67–76.
- Bahri A, Berndtsson R (1996). Nitrogen source impact on the spatial variability of organic carbon and nitrogen in soil. *Soil Science*, 161, 288–297.
- Bai E, Li S, Xu W, Li W, Dai W, Jiang P (2013). A meta-analysis of experimental warming effects on terrestrial nitrogen pools and dynamics. *New Phytologist*, 199, 441–451.
- Belaytedla A, Zhou XH, Su B, Wan SQ, Luo YQ (2009). Labile, recalcitrant, and microbial carbon and nitrogen pools of a tallgrass prairie soil in the US Great Plains subjected to experimental warming and clipping. *Soil Biology & Biochemistry*, 41, 110–116.
- Bombonato L, Gerdel R (2012). Manipulating snow cover in an alpine bog: Effects on ecosystem respiration and nutrient content in soil and microbes. *Climatic Change*, 114, 261–272.
- Boot CM, Hall EK, Deneff K, Baron JS (2016). Long-term reactive nitrogen loading alters soil carbon and microbial community properties in a subalpine forest ecosystem. *Soil Biology & Biochemistry*, 92, 211–220.
- Bruijn AMGD, Butterbach-Bahl K (2010). Linking carbon and nitrogen mineralization with microbial responses to substrate availability—The DECONIT model. *Plant and Soil*, 328, 271–290.
- Chen T, Chang Q, Liu J, Clevers JGPW (2016). Spatio-temporal variability of farmland soil organic matter and total nitrogen in the southern Loess Plateau, China: A case study in Heyang County. *Environmental Earth Sciences*, 75, 28.
- Deluca T, Nilsson MC, Zackrisson O (2002). Nitrogen mineralization and phenol accumulation along a fire chronosequence in northern Sweden. *Oecologia*, 133, 206–214.
- Han X (2015). *Effects of Nitrogen to Plant-microbial on Nitrogen Competition in Temperate Forest*. Master degree dissertation, Beijing Forestry University, Beijing. [韩雪 (2015). 土壤中的氮对温带森林植物-微生物竞争氮素的影响. 硕士学位论文, 北京林业大学, 北京.]
- He W, Yang XY, Xiao J, Zhang ZL, Jiang Z, Yuan YS, Wang D, Liu Q, Yin HJ (2017). Effects of nitrogen enrichment on root exudation carbon inputs in *Sibiraea angustata* shrub at the eastern fringe of Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 41, 610–621. [何为, 杨雪英, 肖娟, 张子良, 蒋铮, 袁远爽, 王东, 刘庆, 尹华军 (2017). 氮素富集对青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛根系分泌物碳输入的影响. 植物生态学报, 41, 610–621.]
- Hu X, Yin P, Wang ZY, Zong H, Wu Y (2014). Preliminary study on the effect of snow depth and snow duration on soil N dynamics. *Ecology and Environmental Sciences*, 23, 593–597. [胡霞, 尹鹏, 王智勇, 宗华, 吴彦 (2014). 雪被厚度和积雪周期对土壤氮素动态影响的初步研究. 生态环境学报, 23, 593–597.]
- Hu YW, Zhang L, Deng BL, Liu YQ, Liu Q, Zheng X, Zheng LY, Kong FQ, Guo XM, Siemann E (2017). The non-additive effects of temperature and nitrogen deposition on CO₂ emissions, nitrification, and nitrogen mineralization in soils mixed with termite nests. *Catena*, 154, 12–20.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change) (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis*. Cambridge University Press, New York.
- Jackson LE, Burger M, Cavagnaro TR (2008). Roots nitrogen transformations, and ecosystem services. *Annual Review of Plant Biology*, 59, 341–363.
- Körner C (2003). *Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems*. Springer, Science & Business Media, Berlin.
- Li J, Yin CY, Zhou XB, Wei YH, Gao Q, Liu Q (2014). Effects of nitrogen addition on soil respiration of *Sibiraea angustata* shrub in the eastern margin of Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 34, 5558–5569. [李娇, 尹春英, 周晓波, 魏宇航, 高巧, 刘庆 (2014). 施氮对青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛土壤呼吸的影响. 生态学报, 34, 5558–5569.]
- Liu Y, Wang C, He N, Wen XF, Gao Y, Li SG, Niu SL, Butterbach-Bahl K, Luo YQ, Yu GR (2016). A global synthesis of the rate and temperature sensitivity of soil nitrogen mineralization: Latitudinal patterns and mechanisms. *Global Change Biology*, 23, 155–464.
- Lu RK (2000). *Soil Agricultural Chemical Analysis Method*. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing. [鲁如坤 (2000). 土壤农业化学分析方法. 中国农业科技出版社, 北京.]

- Lu X, Yan Y, Fan J, Wang X (2015). Gross nitrification and denitrification in alpine grassland ecosystems on the Tibetan Plateau. *Arctic Antarctic & Alpine Research*, 44, 188–196.
- Luo XQ, Wang SJ, Liu XM (2007). Nitrogen source and its uptake by plants in terrestrial ecosystems. *Chinese Journal of Ecology*, 26, 1094–1100. [罗绪强, 王世杰, 刘秀明 (2007). 陆地生态系统植物的氮源及氮素吸收. 生态学杂志, 26, 1094–1100.]
- Måansson K, Bengtson P, Falkengren-erup U, Bengtsson G (2009). Plant-microbial competition for nitrogen uncoupled from soil C:N ratios. *Oikos*, 118, 1908–1916.
- Moreau D, Pivato B, Bru D, Busset H, Deau F, Faivre C, Matejcek A, Strbik F, Philippot L, Mougél C (2015). Plant traits related to nitrogen uptake influence plant-microbe competition. *Ecology*, 96, 2300–2310.
- Palta MM, Ehrenfeld JG, Giménez D, Groffman PM, Subroy V (2016). Soil texture and water retention as spatial predictors of denitrification in urban wetlands. *Soil Biology & Biochemistry*, 101, 237–250.
- Powlson DS (1993). Understanding the soil nitrogen cycle. *Soil Use & Management*, 9, 86–94.
- Rennenberg H, Dannenmann M, Gessler A, Kreuzwieser I, Simon I, Papen H (2009). Nitrogen balance in forest soils: Nutritional limitation of plants under climate change stresses. *Plant Biology*, 11, 4–23.
- Sjögersten S, Wookey PA (2015). The role of soil organic matter quality and physical environment for nitrogen mineralization at the forest-tundra ecotone in Fennoscandia. *Arctic Antarctic & Alpine Research*, 37, 118–126.
- Steven B, Lévillé R, Pollard WH, Whyte LG (2006). Microbial ecology and biodiversity in permafrost. *Extremophiles*, 10, 259–267.
- Suseela V, Tharayil N, Xing B, Dukes JS (2014). Warming alters potential enzyme activity but precipitation regulates chemical transformations in grass litter exposed to simulated climatic changes. *Soil Biology & Biochemistry*, 75, 102–112.
- Wang D, He HL, Gao Q, Zhao CZ, Zhao WQ, Yin CY, Chen LX, Ma ZL, Li DD, Sun DD, Cheng XY, Liu Q (2017). Effects of short-term N addition on plant biomass allocation and C and N pools of the *Sibiraea angustata* scrub ecosystem. *European Journal of Soil Science*, 68, 212–220.
- Wang FL, Bettany JR (1995). Carbon and nitrogen losses from undisturbed soil columns under short-term flooding conditions. *Canadian Journal of Soil Science*, 75, 333–341.
- Wang GL, Chen DL, Li Y (2010). Effect of soil temperature moisture and NH_4^+ -N concentration on nitrification and nitrification-induced N_2O emission. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 18, 1–6. [王改玲, 陈德立, 李勇 (2010). 土壤温度、水分和 NH_4^+ -N浓度对土壤硝化反应速度及 N_2O 排放的影响. 中国生态农业学报, 18, 1–6.]
- Wang JN (2013). Adaptable Contribution of Differentiation Patterns of Plant Phenology to Maintaining Nitrogen Utilization of Plants in Alpine Meadows and Its Dynamic Balance. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. [王金牛 (2013). 植物物候分化格局对维持高山草地植物氮素利用及其动态平衡的适应性贡献. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京.]
- Wang WY, Ma YG, Xu J, Wang HC, Zhu JF, Zhou HK (2012). The uptake diversity of soil nitrogen nutrients by main plant species in *Kobresia humilis* alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Science China Earth Sciences*, 55, 1688–1695.
- Wu DD, Jing X, Lin L, Yang XY, Zhang ZH, He JS (2016). Responses of soil inorganic nitrogen to warming and alter precipitation in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 52, 959–966. [武丹丹, 井新, 林笠, 杨新宇, 张振华, 贺金生 (2016). 青藏高原高寒草甸土壤无机氮对增温和降水改变的响应. 北京大学学报(自然科学版), 52, 959–966.]
- Wu N (1998). The community type and biomass of *Sibiraea angustata* scrub and their relationships with environmental factors in northeastern Sichun. *Acta Botanica Sinica*, 40, 860–870. [吴宁 (1998). 川西北窄叶鲜卑花灌丛的类型和生物量及其与环境因子的关系. 植物学报, 40, 860–870.]
- Xiong QL, Pan KW, Zhang L, Luo HY (2016). Warming and nitrogen deposition are interactive in shaping surface soil microbial communities near the alpine timberline zone on the eastern Qinghai-Tibet Plateau, southwestern China. *Applied Soil Ecology*, 101, 72–83.
- Xu ZF, Hu R, Xiong P, Wan C, Cao G, Liu Q (2010). Initial soil responses to experimental warming in two contrasting forest ecosystem, Eastern Tibetan Plateau, China: Nutrient availabilities, microbial properties and enzyme activities. *Applied Soil Ecology*, 46, 291–299.
- Ye MS, Wu B, Guan WB, Ma KM, Liu GH, Zhang YQ (2009). Plant community stability in the upper reaches of Minjiang River. *Research of Soil and Water Conservation*, 16, 259–263. [冶民生, 吴斌, 关文彬, 马克明, 刘国华, 张宇清 (2009). 岷江上游植物群落稳定性研究. 水土保持研究, 16, 259–263.]
- Yin HJ, Li YF, Xiao J, Xu ZF, Cheng XY, Liu Q (2013). Enhanced root exudation stimulates soil nitrogen transformations in a subalpine coniferous forest under experimental warming. *Global Change Biology*, 19, 2158–2167.
- Yin R, Xu ZF, Wu FZ, Yang WQ, Xiong L, Xiao S, Ma ZL, Li ZP (2014). Seasonal dynamics of soil nitrogen transformation along subalpine elevational gradient of western Sichuan. *Scientia Silvae Sinicae*, 50(7), 1–7. [殷睿, 徐振锋, 吴福忠, 杨万勤, 熊莉, 肖洒, 马志良, 李志萍 (2014). 川西亚高山不同海拔3种森林群落土壤氮转化的季节动态. 林业科学, 50(7), 1–7.]

责任编辑: 于飞海 责任编辑: 李 敏

扫码加入读者圈
听语音，看问答