

# 降水量变化对藏北高寒草地养分限制的影响

宗 宁<sup>1</sup> 石培礼<sup>1,2\*</sup> 赵广帅<sup>3</sup> 郑莉莉<sup>1,2</sup> 牛 犇<sup>1</sup> 周天财<sup>1,2</sup> 侯 阁<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室拉萨高原生态试验站, 北京 100101; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049; <sup>3</sup>国家林业和草原局经济发展研究中心, 北京 100714

**摘 要** 了解生态系统净初级生产养分限制的模式,是现代生态学关注的重要议题。养分的可利用性是草原生态系统生产力动态变化的关键决定因素,但土壤养分可利用性与整个生态系统中养分限制之间的关系尚不清楚。该研究通过在藏北降水梯度上4种类型高寒草地(从东到西依次是高寒草甸、高寒草甸草原、高寒草原和高寒荒漠草原)设置氮磷养分添加试验,系统研究氮磷养分添加对不同类高寒草地的影响,并探讨不同降水梯度下高寒草地的氮磷限制模式。结果表明:(1)氮磷添加对不同高寒草地的影响存在差异:氮添加显著提高了高寒草甸和高寒草甸草原地上生产力,而对高寒草原和高寒荒漠草原无影响;单独磷添加对4种高寒草地均无显著影响,而氮磷添加对4种高寒草地地上生产力均有促进作用。(2)通过计算氮磷共同限制指数发现:随着降水量减少,高寒草地氮限制指数从1.18逐渐降低到0.52–0.64,养分限制模式从氮限制过渡到氮磷共同限制;磷限制指数在高寒草甸草原和高寒草原为负值,说明单独磷添加对高寒草甸的生产力有副作用,高寒草甸主要受氮限制;高寒草甸草原介于氮限制与氮磷限制之间,受到氮磷共同限制,单独磷添加有副作用;高寒荒漠草原受到氮磷共同限制。研究表明,高寒草地氮磷限制模式存在环境梯度上的递变规律,随着降水量减少,高寒草地养分限制模式从氮限制逐渐过渡到氮磷共同限制。由此推断,未来气候变化条件下氮沉降增加对不同类高寒草地的影响可能存在差异。同时,利用养分添加恢复不同类型退化高寒草地时也应将氮磷限制模式的差异考虑进去。

**关键词** 控制试验; 氮磷限制; 草地类型; 植物功能群

宗宁, 石培礼, 赵广帅, 郑莉莉, 牛犇, 周天财, 侯阁 (2020). 降水量变化对藏北高寒草地养分限制的影响. 植物生态学报, 44, 00–00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0135

## Variations of nitrogen and phosphorus limitation along the environmental gradient in alpine grasslands on the Northern Xizang Plateau

ZONG Ning<sup>1</sup>, SHI Pei-Li<sup>1,2\*</sup>, ZHAO Guang-Shuai<sup>3</sup>, ZHENG Li-Li<sup>1,2</sup>, NIU Ben<sup>1</sup>, ZHOU Tian-Cai<sup>1,2</sup>, and HOU Ge<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>Lhasa Plateau Ecological Research Station, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modelling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; and <sup>3</sup>Economics and Development Research Center, National Forestry and Grassland Administration, Beijing 100714, China

### Abstract

**Aims** Understanding the mode of nutrient limitation on ecosystem net primary production is an important issue of modern ecology. Nutrient availability is a key determinant of ecosystem dynamics, but the relationships between soil resource availability and ecosystem nutrient limitation are still unclear.

**Methods** A series of nitrogen and phosphorus nutrient addition experiments were set up in four types of alpine grasslands (alpine meadow, alpine meadow-steppe, alpine steppe and alpine desert-steppe) along the precipitation gradient in the Northern Xizang, to systematically study the effects of nitrogen and phosphorus addition on different types of alpine grasslands, and to explore the nitrogen and phosphorus limitation models of different alpine grasslands.

**Important findings** The results showed that: (1) The effects of nitrogen and phosphorus addition on different alpine grasslands varied. Nitrogen addition significantly increased the aboveground biomass of alpine meadows and alpine meadow grasslands, but had no effect on alpine meadows and alpine desert grasslands. The addition of phosphorus alone had no significant effect on the four alpine grasslands, while the addition of nitrogen and

收稿日期Received: 2020-05-08 接受日期Accepted: 2020-08-10

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFA0604802和2016YFC0501803)、国家自然科学基金(31870406和41703079)和第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0302)。Supported by the National Key R&D Program of China (2017YFA0604802 and 2016YFC0501803), the National Natural Science Foundation of China (31870406 and 41703079), the Second Tibetan Plateau Scientific Expedition and Research (STEP) Program (2019QZKK0302).

\* 通信作者Corresponding author (shipl@igsnrr.ac.cn)

phosphorus had a promoting effect on the aboveground biomass of the four alpine grasslands. (2) With the decrease of precipitation, the nitrogen limitation index of the alpine grasslands gradually decreased from 1.18 to 0.52–0.64, and the nutrient limitation mode transitioned from nitrogen limitation to co-limitation by nitrogen and phosphorus; the phosphorus limitation index was negative in the alpine meadow-steppe and alpine steppe, indicating that phosphorus addition alone has side effects on these two grassland types. These results suggest that alpine meadow is mainly limited by nitrogen availability, and phosphorus addition alone has side effects; the alpine meadow-steppe is between the nitrogen limit and the joint nitrogen and phosphorus limitation, and phosphorus addition alone also has side effects; the alpine steppe is limited by both nitrogen and phosphorus availability, and the addition of phosphorus has side effects; the alpine desert-steppe is jointly limited by nitrogen and phosphorus availability. These results show that nutrient limitation mode transits from nitrogen limitation to nitrogen and phosphorus co-limitation with the decrease of precipitation. This study implies that the impacts of increasing nitrogen deposition under future climate change on different types of alpine grasslands may be different. Additionally, the differences in nitrogen and phosphorus limitation mode should also be taken into consideration when nutrient addition is used to restore different types of degraded alpine grasslands.

**Key words** control experiment; nitrogen and phosphorus limitation; grassland type; plant functional group

Zong N, Shi PL, Zhao GS, Zheng LL, Niu B, Zhou TC, Hou G (2020). Variations of nitrogen and phosphorus limitation along the environmental gradient in alpine grasslands on the Northern Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 00–00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0135

陆生生态系统初级生产力受必需营养元素的限制,尤其是受氮和磷限制(Elser *et al.*, 2007),氮磷在植物生长、发育和繁殖等过程中起着重要的作用。了解生态系统净初级生产养分限制的性质和程度,是现代生态学关注的重要科学问题。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; LeBauer & Treseder, 2008; Vitousek *et al.*, 2010; Harpole *et al.*, 2011)。大尺度的综合分析表明,陆地上自然生态系统约18%面积的植被受氮限制,而约43%受磷限制,其余39%面积的植被可能受氮和磷的共同限制(Du *et al.*, 2020)。20世纪初以来,人类活动导致全球大气氮沉降量增加了3倍以上(Galloway *et al.*, 2004; Lamarque *et al.*, 2005),氮沉降增加已经极大地影响了某些自然生态系统的稳定性和功能,同时还会增加某些区域的磷限制程度(Crowley *et al.*, 2012; Peñuelas *et al.*, 2013)。在全球范围内,氮和磷的限制可能会影响生态系统对当前和未来CO<sub>2</sub>浓度升高和气候变化的反应(Wieder *et al.*, 2015)。因此,了解养分限制状况对于理解生态系统对未来气候变化响应和适应至关重要。同时,受气候变化和放牧干扰的共同影响,高寒草地呈现普遍退化趋势,生态系统结构与功能受损,草地质量日趋下降(Gao *et al.*, 2006)。合理施肥已成为改善草原生态系统养分状况和恢复退化草地的重要管理措施(黄军等, 2009; 宗宁等, 2014)。合理的草地施肥能增加土壤肥力,改

善草地植物群落组成,有助于草地生产力的恢复。但目前由于气候条件、环境因子与群落结构组成的不同,不同类型草地的氮磷限制模式并不清楚,这严重妨碍了施肥措施在不同类型高寒草地的应用。

目前有几种方法被用于推断生态系统养分限制模式,包括土壤养分含量、氮磷比、养分回收效率等(Du *et al.*, 2020)。资源比率类型的限制性假说认为,土壤氮磷的相对有效性决定了植物是否受到氮、磷或氮和磷的共同限制(Tilman, 1982; Vitousek, 2004),即不同生态系统的养分限制模式应与资源可用性平行:磷可用性相对较低的地点应主要受磷限制,氮可用性相对较低的地点应主要受氮限制,而氮和磷中等可用性的地点被两种元素共同限制。尽管土壤养分含量是生态系统养分限制的主要决定因素,但土壤养分可用性与生态系统养分限制之间的关系尚不清楚(Craigne & Jackson, 2010),故以养分多寡作为评价生态系统养分限制的依据存在较大不确定性。同时,植物、土壤微生物和资源可利用性之间的相互作用非常复杂,以至于很难预测大多数草原生态系统中特定的养分限制模式(Craigne *et al.*, 2008; Craigne & Jackson, 2010)。施肥试验可以直接确定限制养分的类型与程度,利用植物对养分添加的响应是评价生态系统养分限制模式的重要方法(Sullivan *et al.*, 2014)。美国西部落基山高寒草甸氮磷添加试验表明,干草甸群落生产主要受氮限制,而湿草甸受氮磷共同限制(Bowman *et al.*, 1993)。对

青藏高原湿润草甸的研究发现, 氮添加对高寒草甸植物总生产力无显著影响, 而磷添加后植物总生产力显著增加, 这表明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(杨晓霞等, 2014)。作者前期在草原化高寒草甸的研究发现, 长期单独施氮对轻度和重度退化高寒草甸群落生产均无显著影响, 而氮磷配施显著提高群落盖度及地上、地下生产力, 这种类型高寒草地生产受到氮和磷的共同限制(宗宁等, 2014; Song *et al.*, 2019)。氮磷添加试验已开展很多, 但已有试验多在单点开展, 目前对不同类型草地施肥来探究氮磷限制模式的研究仍然较少。

目前来讲, 氮磷限制模式主要有以下几种类型: 1) 单因子限制, 添加一种养分的响应大于添加两种养分时观察到的响应(Craine & Jackson, 2010)(图1A)。2) “经典”的双因子共同限制(Liebig, 1855), 两种养分添加时的反应要比单独添加一种养分时更大; 如果氮肥和磷肥添加都增加了生产力, 那么植物也将被两种养分所限制(图1B)。3) 限制因子的权衡模式(Gleeson & Tilman, 1992), 在获取不同的限制资源时要付出单独的成本, 这可能导致生产力随每种养分单独添加而增加(图1C)。4) 限制因子的替代模

式(Tilman, 1982), 同时添加两种养分和仅添加一种养分相比较, 生产力几乎不会增加, 这可能是受其他因子的影响(图1D)。但与替代限制不同, 相对于一种养分添加, 权衡限制是两种养分添加时产生生产力的加性响应。藏北高原随着降水量变化及其密切相关的养分含量变化对植被分布产生重要影响, 但不同类型高寒草地的氮磷限制模式并不清楚。

作为青藏高原的主体部分, 藏北羌塘高原平均海拔在4 500 m以上, 气候寒冷干燥, 太阳辐射强烈, 土壤贫瘠。在高寒环境中, 土壤微生物活性较弱, 土壤供应养分能力较差, 养分成为限制高寒草地生产的主要因素(周兴民, 2001)。从东往西由于高原季风减弱, 羌塘高原存在明显的降水梯度带, 植被也呈现逐渐递变规律, 从东边的高寒草甸、高寒草甸草原过渡到西边典型高寒草原、高寒荒漠草原、高寒荒漠等植被类型(Wu *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2017)。在此环境梯度上, 土壤有机质含量从高原东部的4.0%左右降低到高原西部的1.0%以下, 土壤全氮含量从0.2%降低到0.02%左右, 而全磷含量从0.01%增加到0.04%, 土壤养分可利用性及其化学计量呈现梯度变化, 故该降水梯度带为研究氮磷养分限制提供了理想的野外试验平台。由于气候条件变异引起

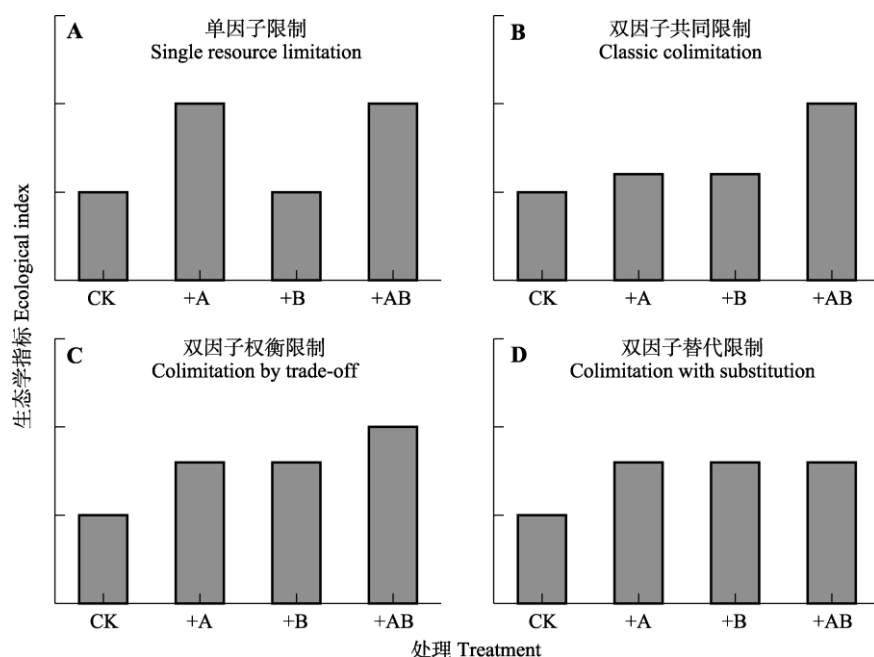


图1 4种主要氮磷限制类型的生态系统生产响应模式。假定营养添加没有负面影响。CK, 对照; +A, 添加资源A; +B, 添加资源B; +AB, A和B共同添加。

**Fig. 1** Biomass response patterns of the four main types of nitrogen and phosphorus co-limitation. Assuming that nutritional additions have no negative effects. CK, control (no resource addition); +A, adding resource A; +B, adding resource B; +AB, adding A and B together.

的草地类型和群落组成的不同以及土壤养分的变异,氮磷养分限制的模式可能存在差异。本研究利用氮磷养分添加试验,系统研究养分添加对不同类型高寒草地的影响并探讨其养分限制的模式,试图回答以下两个科学问题: (1)不同类型高寒草地生产是否存在养分限制,是什么养分限制? (2)不同类型高寒草地首要的限制因子是什么,次要因子是什么? 基于降水梯度带的植被变化和氮磷养分变异状况,我们推断不同类型高寒草地生产力均受到养分的限制,高原东部高寒草甸更多受磷限制,高原西部高寒荒漠草原更多受氮限制,而中间过渡地带的高寒草甸草原和典型高寒草原受氮磷共同限制。羌塘高原东西样带氮磷限制模式的研究,不仅能帮助理解环境梯度上物种适应对策和群落的演变机理,还能为不同类型退化高寒草地的改良恢复和科学管理提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

羌塘高原位于西藏自治区西北部,南起冈底斯-念青唐古拉山脉,北抵昆仑山脉,东迄青藏公路西侧91° E左右的内外流水系分水岭,西止于国境线,东西长约1 200 km,面积约60万km<sup>2</sup>,行政区划上属西藏自治区那曲与阿里两地区管辖。羌塘高原是青藏高原的主体,大部分区域平均海拔在4 500 m以上。羌塘高原由东向西存在明显降水梯度,年降水量从东部那曲地区的550 mm左右降低到阿里地区噶尔县的50–80 mm (Zhao *et al.*, 2017)。在此环境梯度上土壤有机质含量从4.0%左右降低到1.0%以下,

土壤全氮含量从0.2%降低到0.02%左右(李明森, 2000; Zhao *et al.*, 2017)。降水及与其密切相关的养分梯度对高寒草地物种分布和群落结构产生更重要影响: 东部半湿润区分布着以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)为优势物种的高寒草甸,中西部半干旱、干旱区分布着高寒草原、高寒荒漠草原以及高寒荒漠(Wu *et al.*, 2013; Zhao *et al.*, 2017)。羌塘高原植被稀疏低矮,生态容量较低,不同类型高寒草地气候与植被概况见表1。

### 1.2 试验设计

为了分析藏北羌塘高原东西样带土壤养分随降水量变化的规律,2013年沿东西方向降水梯度大概每隔50–80 km设置一个样点,进行土壤样品的采集(Zhao *et al.*, 2017)。同时在东西样带选择4种高寒草地进行氮磷添加试验,分别是位于那曲县的高寒草甸(AM)、班戈县的高寒草甸草原(AMS)、尼玛县的高寒草原(AS)和改则县的高寒荒漠草原(ADS)(表1)。在每个研究地点选择植被覆盖均匀的高寒草地进行施肥处理,面积约60 m × 60 m。样方面积为4 m × 4 m,采用随机区组设计。氮磷添加处理包括对照(CK)、施氮(N, 100 kg·hm<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup>)、施磷(P, 50 kg·hm<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup>)以及氮磷共同处理(N+P)。每种处理5个重复。样地之间用2 m的通道隔开,作为缓冲区。样地布设于2013年6月,每年在植物返青前直接施加颗粒状尿素(CO(NH<sub>2</sub>)<sub>2</sub>)和分析纯磷酸二氢钾(KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>)。所有施肥样地都位于国家生态监测样地围栏内,全年无放牧活动干扰。

### 1.3 样品采集与分析

植物群落特征调查采用样方法,于每年植物生

表1 藏北高寒草地试验样地概况

Table 1 Description of study sites in alpine grasslands on the Northern Xizang Plateau

	研究站点 Study site			
	高寒草甸 Alpine meadow	高寒草甸草原 Alpine meadow-steppe	高寒草原 Alpine steppe	高寒荒漠草原 Alpine desert-steppe
经纬度 Latitude and longitude	31.57° N, 92.57° E	31.38° N, 90.23° E	31.78° N, 87.23° E	32.37° N, 82.27° E
海拔 Altitude (m)	4 570	4 590	4 580	4 520
年平均气温 Mean annual air temperature (°C)	−0.9	−1.0	−1.4	−1.4
年降水量 Mean annual precipitation (mm)	444.9	335.4	327.4	175.2
群落盖度 Coverage (%)	70%–80%	40%–50%	20%–30%	15%–25%
优势种群 Dominant species	高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	紫花针茅、窄叶蒿草 <i>Stipa purpurea</i> , <i>Carex montis-everesti</i>	紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	紫花针茅、小叶棘豆 <i>Stipa purpurea</i> , <i>Oxytropis microphylla</i>

长旺盛期(8月中旬)进行。每个样地内随机选取  $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$  样方, 将样方框用细绳均匀分为25个  $10\text{ cm} \times 10\text{ cm}$  的栅格, 对植物群落特征进行调查。植物群落特征调查完成后, 将植物地上部分物种齐地面刈割并分种存放于信封中, 带回实验室置于  $65\text{ }^{\circ}\text{C}$  下烘干48 h至恒质量, 称量干质量。高寒草地的地上生物量基本就是年生产力, 所以将地上干质量换算到单位面积作为地上生产力。为了方便计算与统计比较, 将所有植物种类按禾草、莎草、豆科和杂类草4个功能群进行分类。东西样带土壤样品的采集与4个施肥样点的采样方法一致, 用直径3.8 cm 土钻采集表层0–20 cm 的样品, 每个样点5个重复。过筛后的土样混合均匀后置于自封袋中带回实验室, 过筛后去掉植物根系和石块, 风干后用球磨仪将土壤样品粉碎过100目筛。土壤总氮含量采用凯氏定氮法测定, 总磷含量采用  $\text{HClO}_4\text{--H}_2\text{SO}_4$  消解-钼锑抗比色法测定。

## 1.4 数据计算与统计分析

### 1.4.1 氮限制指数( $RCI_N$ )(Craine & Jackson, 2010)

$$RCI_N = \frac{Biomass_N - Biomass_{CK}}{Biomass_{N+P} - Biomass_{CK}}$$

式中,  $Biomass_N$  为氮添加处理群落生产力,  $Biomass_{CK}$  为对照样地未添加养分的群落生产力,  $Biomass_{N+P}$  为氮磷共同添加处理群落生产力。 $RCI_N < 0$  表示氮添加有负面作用;  $RCI_N$  在0–0.5之间, 表示氮磷共同限制大于单独氮限制;  $RCI_N$  在0.5–1.0之间, 表示氮限制是第一位, 其次是磷限制, 而磷的作用很小;  $RCI_N > 1.0$ , 表示氮添加情况下磷添加有负面效果(Craine & Jackson, 2010)。磷限制指数( $RCI_P$ )计算方法与氮相同。

### 1.4.2 统计分析

利用线性回归方法分析羌塘高原东西样带土壤氮磷含量、氮磷比随降水量的变化趋势。以年份为重复测定因子, 利用重复测定方法分析养分添加对高寒草地不同植物功能群(禾草、莎草、豆科和杂类草)及群落地上生产力的影响, 采用单因素方差分析方法分析不同年份养分添加对高寒草地群落与不同植物功能群地上生产力的影响, 不同处理之间的差异采用邓肯(Duncan's)多重比较方法。考虑到随着养分添加时间的延长和养分状况的改变, 养分限制会发生变化, 我们利用2014年的结果作为养分限制判断的依据: 利用回归分析拟合2014年养分共同限

制指数与降水量、土壤氮磷含量之间的关系。显著性水平为  $p < 0.05$ , 所有的统计分析在SPSS 16.0软件中进行, 所有的图件用Origin Pro 9.1制作。

## 2 结果

### 2.1 气象因子与土壤氮磷含量变化

从东往西降水量基本呈现逐渐降低的趋势, 2013–2016年高寒草甸、高寒草甸草原、高寒草原和高寒荒漠草原年降水量分别为480.7、321.2、326.2和210.0 mm (图2A)。相比较而言, 2014和2016年降水量高于平均年份, 而2015年降水偏少。

随着降水量的减少, 降水梯度带上土壤氮含量背景值呈现显著降低的趋势(图2B,  $p < 0.001$ ), 而磷含量背景值整体呈现逐渐升高的趋势(图2B,  $p = 0.016$ )。两者之间关系分析表明, 虽然土壤氮磷含量背景值沿降水量变化呈现相反的趋势, 但两者之间的相关关系并不显著(图2C,  $p = 0.116$ )。土壤氮磷比随降水量增加呈现显著增加趋势(图2B,  $p = 0.021$ )。

### 2.2 不同类型草地地上生产力变化

氮磷添加对不同高寒草地地上生产力的影响存在差异(表2,  $p < 0.001$ ), 同时也存在年际间差异(表2,  $p < 0.001$ )。氮添加和氮磷共同添加只在施肥第3年(2015年)显著提高高寒草甸地上生产力, 提高比例分别是49%和72% ( $p < 0.05$ ), 在其他年份无显著影响(图3A–3C)。而对于高寒草甸草原, 氮添加和氮磷共同添加只在施肥第4年(2016年)显著提高高寒草甸草原地上生产力, 提高比例分别是78%和113% (图3D–3F,  $p < 0.05$ ), 在其他年份无显著影响(图3D–3F,  $p > 0.05$ )。对于高寒草原, 氮磷共同添加在所有年份均显著提高地上生产力, 2014–2016年提高比例分别是48%、101%和102% (图3G–3I,  $p < 0.05$ ), 而单独氮添加和磷添加处理无显著影响(图3G–3I,  $p > 0.05$ )。氮磷共同添加只在施肥第4年(2016年)显著提高了149%的高寒荒漠草原地上生产力(图3J–3L,  $p < 0.05$ ), 在其他年份无显著影响, 单独氮添加无显著影响(图3J–3L,  $p > 0.05$ )。磷添加在所有年份对各种类型高寒草地均无显著影响(图3)。

氮磷添加对禾草植物地上生产力的影响存在年际间和草地类型间的差异(表2; 图3)。总体来讲, 与对照相比较, 氮添加提高了高寒草甸和高寒草甸草原禾草植物地上生产力, 增加比例分别是254%–491%和53%–209% (图3A–3F), 而在高寒草原和

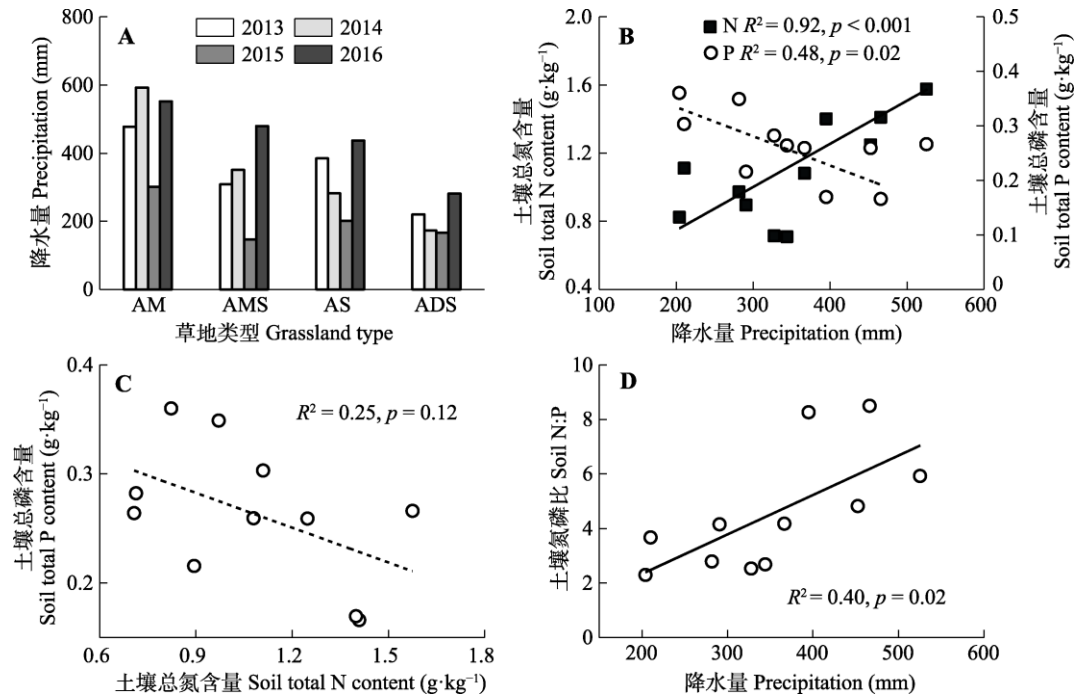


图2 藏北高原不同类型高寒草地降水量年际变化与土壤氮磷含量背景值随降水量变化的趋势。ADS, 高寒荒漠草原; AM, 高寒草甸; AMS, 高寒草甸草原; AS, 高寒草原。

**Fig. 2** Inter-annual variations of rainfall in different types of alpine grasslands and the relationship between soil nitrogen and phosphorus content and precipitation on the Northern Xizang Plateau. ADS, alpine desert-steppe; AM, alpine meadow; AMS, alpine meadow-steppe; AS, alpine steppe.

高寒荒漠草原对禾草植物无影响(图3G–3L,  $p > 0.05$ )。磷添加在所有草地中均对禾草植物无影响(图3,  $p > 0.05$ )。氮磷添加对高寒草甸和高寒草原禾草植物无影响, 而显著提高高寒草甸草原和高寒荒漠草原禾草植物地上生产力, 增加比例分别是13%–370%和67%–239% (图3)。

养分添加对莎草植物地上生产力的影响无年际间差异(表2; 图3)。总体来讲, 与对照相比较, 在所有类型草地中单独氮添加和磷添加对莎草植物地上生产力均无显著影响, 而氮磷添加显著提高高寒草甸和高寒荒漠草原莎草植物地上生产力, 增加比例分别是8%–85%和262%–288%; 氮磷添加显著提高高寒草甸草原2015和2016年莎草植物地上生产力, 增加比例分别是97%和774%, 而对2014年无显著影响; 氮磷添加对高寒草原莎草植物地上生产力无影响。

氮磷添加对豆科植物地上生产力的影响存在年际间和草地类型间的差异(表2; 图3)。总体来讲, 与对照相比较, 在所有类型草地中单独氮添加对4种类型草地豆科植物地上生产力均无显著影响。磷添加降低了高寒草甸豆科植物地上生产力, 豆科植物在磷添加处理中未出现; 磷添加对其他3种类型高

寒草地豆科植物地上生产力无显著影响。氮磷添加降低了高寒荒漠草原豆科植物地上生产力, 降低比例为–100%到–85%之间(图3J–3L,  $p < 0.05$ ), 而对其他3种类型草地豆科植物地上生产力无显著影响。

氮磷添加对杂类草植物地上生产力的影响存在年际间差异, 但在草地类型间差异不显著(表2; 图3)。总体来讲, 与对照相比较, 在所有类型草地中单独氮添加对4种类型草地杂类草植物地上生产力均无显著影响(图3J–3L,  $p > 0.05$ )。磷添加提高了高寒荒漠草原杂类草植物地上生产力, 而对其他3种类型高寒草地杂类草植物地上生产力无显著影响。氮磷添加提高了8%–162%高寒草甸杂类草植物地上生产力(图3A–3C,  $p < 0.05$ ), 2015和2016年提高了90%–159%高寒草甸草原杂类草植物地上生产力(图3D–3F,  $p < 0.05$ ), 而对其他类型草地杂类草植物无影响。

### 2.3 氮磷相对共同限制指数

随着施肥时间的延长, 高寒草甸的氮限制指数从1.18降低到0.16, 而高寒草甸草原从0.91先降低到0.31后增加到0.59, 高寒草原氮限制指数基本稳定在0.5左右(0.47–0.59), 而高寒荒漠草原从0.64先增加到0.77后降低到0.07 (图4A)。高寒草甸磷限制

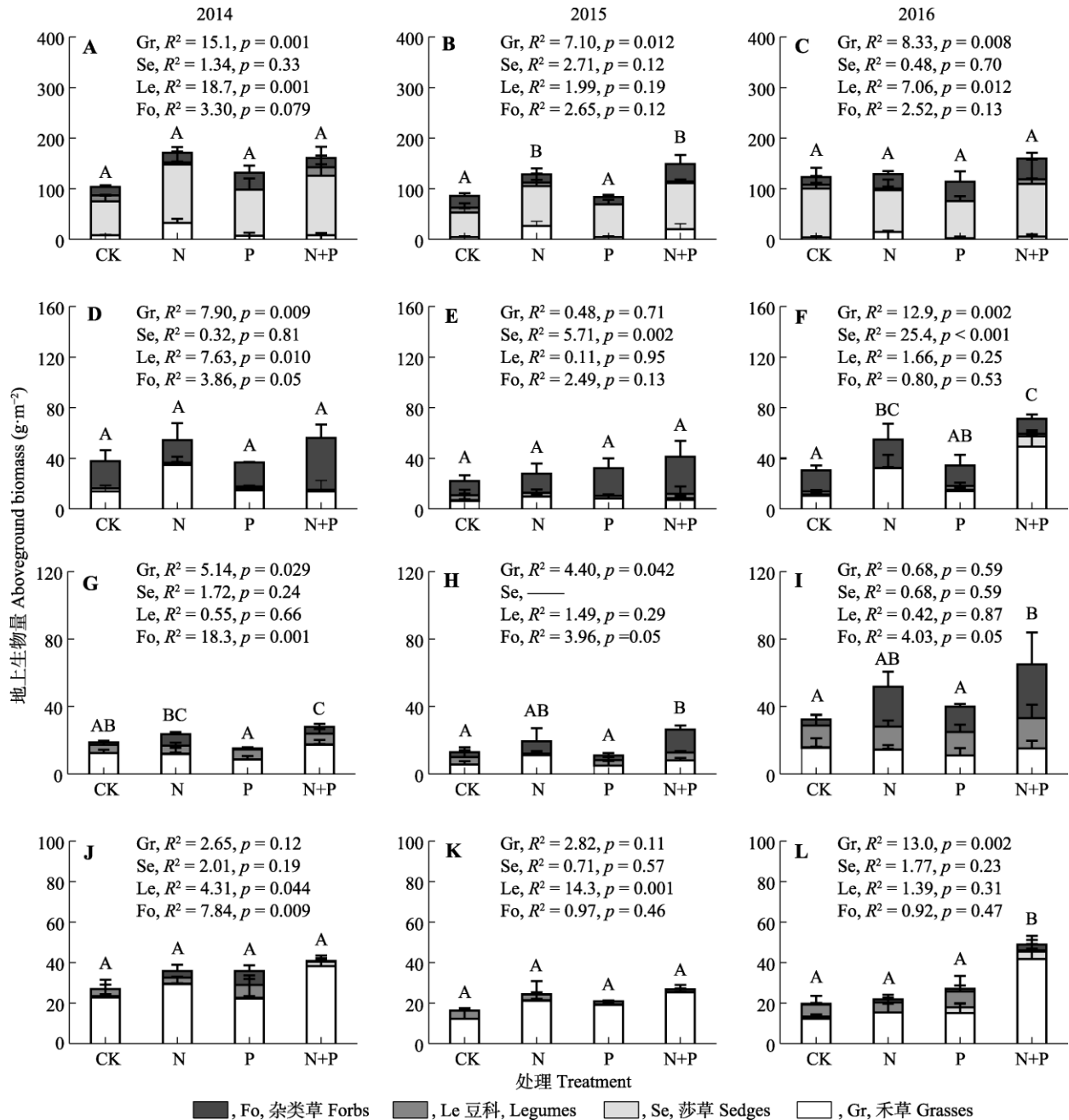


图3 氮磷添加对高寒草地不同植物功能群地上生产力的影响。图中不同大写字母代表群落地上生产力在不同施肥处理之间差异显著。 $F$ 和 $p$ 值代表不同功能群在施肥处理之间的差异性。A-C, 高寒草甸。D-F, 高寒草甸草原。G-I, 高寒草原。J-L, 高寒荒漠草原。

**Fig. 3** Effects of nitrogen and phosphorus addition on the aboveground biomass of different plant functional groups of alpine grasslands. Different uppercase letters in the same year represent significant differences among fertilization treatments.  $F$  and  $P$  values represent the differences in different functional groups among fertilization treatments. A-C, alpine meadow. D-F, alpine meadow-steppe. G-I, alpine steppe. J-L, alpine desert-steppe.

指数从0.49降低到-0.27,高寒草甸草原磷限制指数呈现先增加后降低的趋势,高寒草原磷限制指数从-0.41升高到0.23,而高寒荒漠草原磷限制指数从0.64降低到0.26(图4B)。

总体来看,氮限制指数存在年际间差异。随着降水量降低,2014年高寒草地从高寒草甸到高寒荒

漠草原氮限制指数逐渐降低,2015年呈现先降低后增加的趋势,2016年呈现先增加后降低的趋势(图4A)。氮限制指数存在年际间差异。随着降水量降低,2014年高寒草地从高寒草甸到高寒荒漠草原磷限制指数呈现先降低后增加的趋势,2016年磷限制指数呈现逐渐升高的趋势(图4B)。随着养分添加时

表2 以年份为重复因子, 利用重复测定方差分析氮磷添加对不同草地类型高寒草地植物功能群地上生产力的影响  
Table 2 Using year as the repeated factor, Repeated Measure ANOVA analysis of the effects of nitrogen and phosphorus addition on the aboveground biomass of different types of alpine grasslands

功能群 Functional group	年份 Year	施肥 Fertilization	草地类型 Grassland	年份×施肥 Year × Fertilization	年份×草地 Year × Grassland	草地×施肥 Grassland × Fertilization	年份×施肥×草地 Year × Grassland × Fertilization
	df	2	3	6	6	9	18
群落 Community	F	14.81	24.70	336.91	0.83	2.92	2.78
	p	< 0.001	< 0.001	< 0.001	0.55	0.014	0.016
禾草 Grasses	F	16.98	33.60	30.68	5.64	12.59	6.92
	p	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001	< 0.001
莎草 Sedges	F	2.63	3.82	403.75	0.53	2.07	3.04
	p	0.080	0.019	< 0.001	0.79	0.069	0.01
豆科 Legumes	F	11.57	3.64	24.66	0.92	11.34	6.81
	p	< 0.001	0.023	< 0.001	0.48	< 0.001	< 0.001
杂类草 Forbs	F	6.49	7.38	52.69	2.15	7.23	1.44
	p	0.003	0.001	< 0.001	0.060	0.003	< 0.001

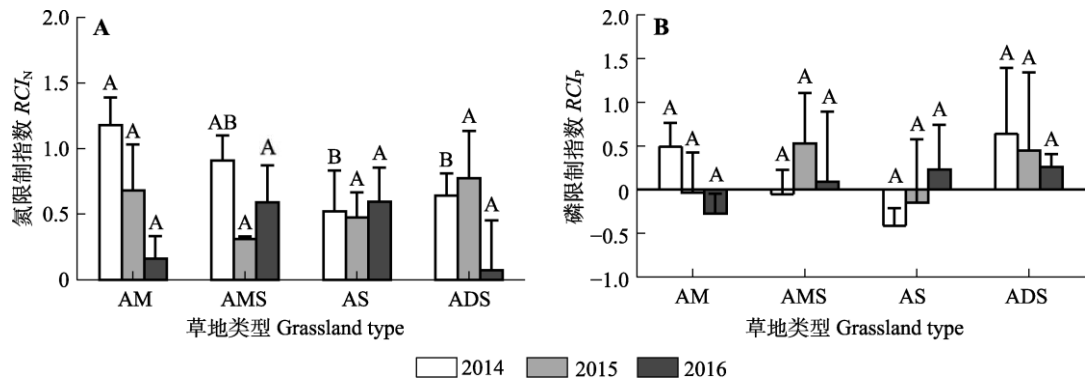


图4 不同类型高寒草地氮磷相对共同限制指数。ADS, 高寒荒漠草原; AM, 高寒草甸; AMS, 高寒草甸草原; AS, 高寒草原。图中不同大写字母代表相同年份养分限制指数在不同群落之间差异显著。

Fig. 4 Relative co-limitation index of nitrogen and phosphorus for different types of alpine grasslands. ADS, alpine desert-steppe; AM, alpine meadow; AMS, alpine meadow-steppe; AS, alpine steppe.  $RCI_N$ , nitrogen limitation index;  $RCI_P$ , phosphorus limitation index. Different uppercase letters in the same year represent significant differences among grassland types.

间的延长和养分状况的改变, 养分限制会发生变化。考虑2015和2016年背景值的变化, 我们只把2014年的结果作为养分限制判断的依据: 随着降水量降低, 高寒草地氮限制指数从1.18逐渐降低到0.52–0.64, 养分限制模式从氮限制过渡到氮磷共同限制; 磷限制指数在高寒草甸草原和高寒草原为负值, 说明单独磷添加有负向作用。高寒草甸主要受氮限制, 单独磷添加有负向作用; 高寒草甸草原介于氮限制与氮磷限制之间, 单独磷添加有负向作用; 高寒草原受到氮磷共同限制, 单独磷添加有负向作用; 高寒荒漠草原受到氮磷共同限制。

2.4 影响不同类型高寒草地养分限制的环境因子

利用2014年的养分限制指数与环境因子进行分析显示: 随着降水量降低, 高寒草地氮限制指数逐渐降低, 与降水量呈显著正相关关系(图5A), 这与

土壤总氮含量的规律一致, 因为土壤氮含量与降水量呈正相关趋势(图5C)。高寒草地氮限制指数与土壤总磷含量呈指数递减趋势, 但相关关系微弱显著(图5E,  $p = 0.075$ )。这说明高寒草地群落氮限制受降水量与土壤氮含量的共同影响。高寒草地磷限制指数与降水量、土壤总氮、土壤总磷的相关关系均未达到显著水平(图5B、5D、5F)。

3 讨论

3.1 羌塘高原的氮磷限制模式及其限制因子

土壤养分状况受环境条件的控制, 降水与土壤养分有千丝万缕的联系, 降水减少通常会降低土壤养分的有效性。羌塘高原从东往西降水梯度上水分和养分有效性呈梯度变化, 土壤水分含量、土壤氮及其有效性、生产力都随降水的增加而升高, 而土



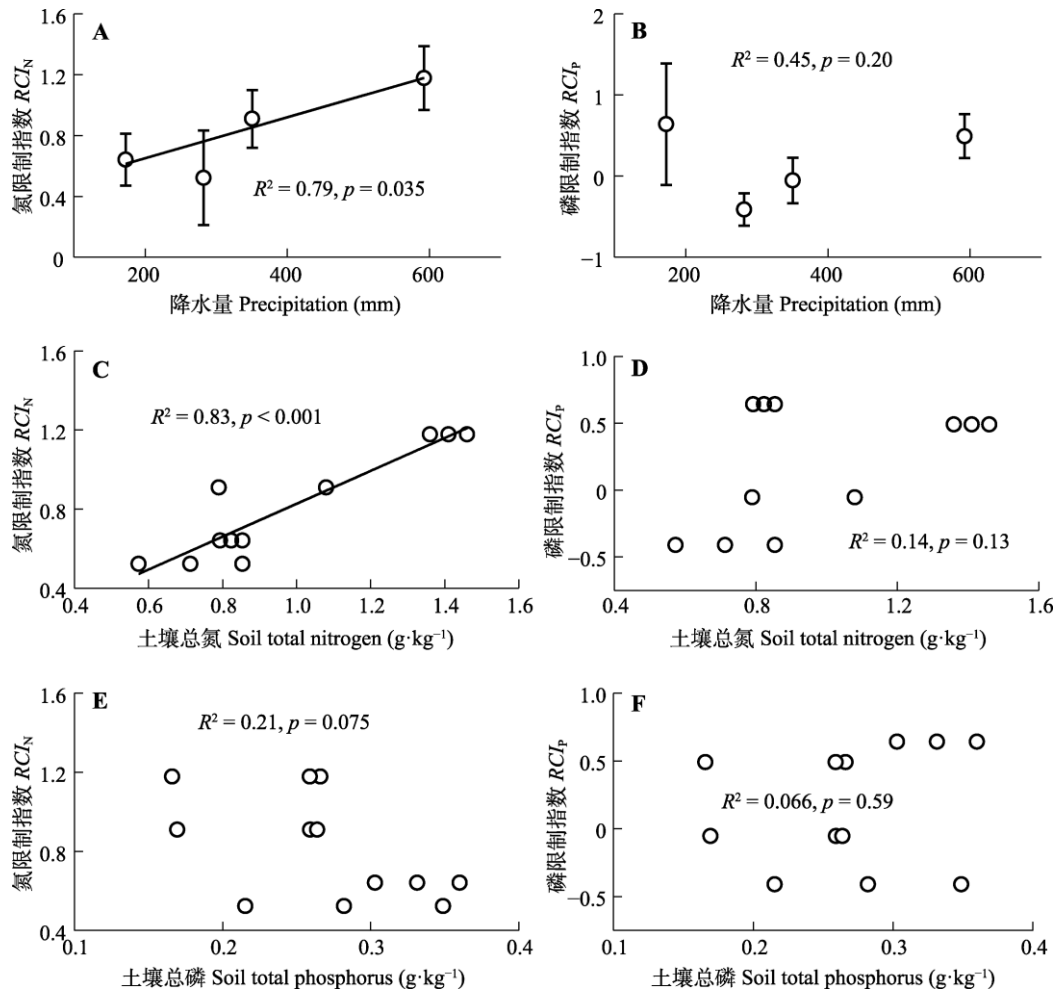


图5 藏北高原高寒草地氮磷限制指数与降水量以及土壤养分含量的关系。

**Fig. 5** Relationships between relative co-limitation index and precipitation as well as soil nutrient content in alpine grasslands on the Northern Xizang Plateau.  $RCI_N$ , nitrogen limitation index;  $RCI_P$ , phosphorus limitation index.

壤磷含量却随降水的增加而降低(Zhao *et al.*, 2017)。羌塘高原环境梯度带随着降水量的降低, 植物氮回收效率逐渐提高, 而植物磷的回收效率逐渐降低(Zhao *et al.*, 2017; Zong *et al.*, 2020)。故根据养分含量和回收效率的变化趋势, 我们推测高原西部干旱、半干旱区的高寒草原和高寒荒漠草原生产力更多受氮和水分限制, 而高原东部半湿润区的高寒草甸生产更多受磷限制。本研究结果显示, 氮添加显著提高了高寒草甸和高寒草甸草原的地上生产力, 而对高寒草原和高寒荒漠草原无显著影响。通过计算共同限制指数发现, 随着降水量降低, 高寒草地氮限制指数逐渐降低, 养分限制模式从氮限制过渡到氮磷共同限制。具体表现为高寒草甸主要受氮限制, 单独磷添加有负向作用, 高寒草甸草原介于氮限制与氮磷共同限制之间, 高寒草原受氮磷共同限制, 单独磷添加有负向作用, 高寒荒漠草原受氮磷

共同限制。研究结果表明, 东部降水量高的草地生态系统主要受氮限制, 而西部降水量较低的高寒草地受氮磷共同限制。我们的推断与之并不一致。大尺度meta分析表明, 随着降水量的增加, 植物氮的回收效率降低, 而磷回收效率提高(Brant & Chen, 2015), 我们在羌塘高原的研究结果与大尺度的研究结果一致。通过养分回收效率推测的养分限制规律与氮磷添加试验的结果不一致。施肥试验可以直接判断生态系统养分限制的程度和模式, 根据养分添加后植物的响应来判断生态系统养分限制状况(Elser *et al.*, 2007; Harpole *et al.*, 2011; Sullivan *et al.*, 2014), 而一般氮磷养分回收效率都是基于物种尺度对养分限制模式进行评估, 且是一种间接的推断方法。虽然在大空间尺度上受气温和降水的调控, 但植物养分回收策略在小尺度上受本地环境因子的限制, 比如养分可利用性(Yuan & Chen, 2009)。因此,

不同尺度的研究结果可能存在差异, 在小尺度应更多关注由环境因子调控的养分可利用性变化(Yuan & Chen, 2009)。青藏高原高寒草甸土壤中总氮和磷含量均十分丰富, 但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养分含量却很贫乏, 大约是总量的1% (周兴民, 2001)。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, 而磷主要通过原生矿物的风化作用进入生态系统(Odum & Barrett, 2005)。控制氮循环的反应主要为生物反应, 而控制磷可利用性的反应主要是地球化学反应(Chapin III & Matson, 2011)。水分较高时生物化学反应比较强烈, 植物与微生物对养分的需求较高; 而降水较少的半干旱、干旱区, 水分可利用性较低, 生物化学反应比较弱, 故生态系统受氮磷共同限制。

结果显示, 单独磷添加对4种高寒草地地上生产力均无显著影响, 而氮磷共同添加对4种高寒草地地上生产力均有促进作用(图3), 氮磷添加对生态系统生产力的影响与已有的研究结果一致。在青藏高原湿润高寒草地的研究也发现, 氮添加显著增加地上生产力、植物叶氮含量和氮磷比、土壤氮磷比, 磷添加提高植物与土壤磷含量, 降低植物与土壤氮磷比, 但对植物生产无显著影响, 同时与单独氮添加相比, 氮磷添加并没有加和效应, 结果表明湿润高寒草地主要受氮限制, 而不是磷(Gao *et al.*, 2016; 2018)。青藏高原湿润草甸的研究发现, 氮添加对高寒草甸植物总生产力无显著影响, 而磷添加后植物总生产力显著增加, 这表明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(杨晓霞等, 2014)。我们前期在草原化高寒草甸的研究也发现, 单独磷添加并未显著提高群落生产力, 而氮磷添加显著促进群落生产, 草原化高寒草甸生产受到氮磷共同限制(宗宁等, 2014; Song *et al.*, 2019)。美国西部落基山高寒草甸氮磷添加试验也表明, 干草甸群落生产主要受氮限制, 而湿草甸受氮磷共同限制(Bowman *et al.*, 1993)。大尺度meta分析表明, 气候湿润地区植物生产力对氮添加的反应更大(Clark & Tilman, 2008)。这说明适宜的水分条件下养分可利用性的提高会促进生态系统生产力, 同时这也表明氮添加的影响在生态系统类型间存在差异, 生态系统对氮富集的反应还取决于气候因素。

### 3.2 氮磷添加对不同功能群植物的影响

氮添加提高了高寒草甸和高寒草甸草原禾草生产力, 而在高寒草原和高寒荒漠草原对禾草植物无影响。磷添加在所有草地类型中均对禾草植物无影响。氮磷添加对高寒草甸禾草植物无影响, 而显著提高其他3种类型草地禾草植物生产力。禾草植物(主要是紫花针茅(*Stipa purpurea*))是高寒草甸草原、高寒草原和高寒荒漠草原的优势功能群, 在群落中占据绝对优势, 氮磷添加缓解了养分对禾草植物生长的限制, 而在高寒草甸中禾草植物并不是优势物种。这说明适宜的水分条件下养分可利用性的提高会促进禾草生产, 同时这也表明氮添加对禾草的影响在生态系统类型间存在差异, 禾草对氮富集的反应还取决于气候因素。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), 从而明显地促进其生长, 生产力大幅度增加。禾草植物是喜氮植物功能群, 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。

单独氮和磷添加对4种类型草地莎草植物地上生产力均无显著影响, 而氮磷添加显著提高高寒草甸、高寒草甸草原和高寒荒漠草原地上生产力, 而对高寒草原地上生产力无影响。这与其他草地部分研究结果一致。莎草植物的绝对生产力及其在群落总生产力中所占的比例在氮添加后无显著变化(沈振西等, 2002; 杨晓霞等, 2014)。与美国干草甸的结果一致, 施肥后生态系统生产力的提高主要与禾草和杂类草植物生产力的提高有关, 而莎草植物生产力降低(Bowman *et al.*, 1993)。研究表明, 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)。不管氮添加还是磷添加均对莎草植物无显著影响, 而氮磷共同添加会显著提高莎草植物生长, 说明莎草植物生产力受氮磷共同限制。

不管是单独添加还是共同添加, 氮磷对4种类型草地豆科植物地上生产力无影响或是降低其生产力。豆科植物具有固氮功能, 一般情况下养分富集会抑制其生长(Song *et al.*, 2012; 宗宁等, 2014)。在所有类型草地中, 单独氮添加对4种类型草地杂类草植物地上生产力均无显著影响。磷添加提高了高寒荒漠草原杂类草植物地上生产力, 而对其他3种类型草地杂类草植物地上生产力无显著影响。氮磷添加提高了高寒草甸和高寒草甸草原杂类草植物地

上生产力, 而对其他类型草地杂类草植物无影响。在青藏高原高寒草甸, 由于寒冷气候和多风等生态条件的综合影响, 杂类草植物多呈莲座状、半莲座状或垫状等, 一直处于群落的下层(周兴民, 2001)。尽管氮磷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氮磷添加的促进作用, 最终导致其生产力无显著变化。

## 参考文献

- Bowman WD, Theodose TA, Scharadt JC, Conant RT (1993). Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology*, 74, 2085–2097.
- Brant AN, Chen HYH (2015). Patterns and mechanisms of nutrient resorption in plants. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 34, 471–486.
- Chapin III FS, Matson PA (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2nd ed. Springer-Verlag, New York.
- Clark CM, Tilman D (2008). Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451, 712–715.
- Craine JM, Jackson RD (2010). Plant nitrogen and phosphorus limitation in 98 North American grassland soils. *Plant and Soil*, 334, 73–84.
- Craine JM, Morrow C, Stock WD (2008). Nutrient concentration ratios and co-limitation in South African grasslands. *New Phytologist*, 179, 829–836.
- Crowley KF, McNeil BE, Lovett GM, Canham CD, Driscoll CT, Rustad LE, Denny E, Hallett RA, Arthur MA, Boggs JL, Goodale CL, Kahl JS, McNulty SG, Ollinger SV, Pardo LH, Schaberg PG, Stoddard JL, Weand MP, Weathers KC (2012). Do nutrient limitation patterns shift from nitrogen toward phosphorus with increasing nitrogen deposition across the Northeastern United States? *Ecosystems*, 15, 940–957.
- Du EZ, Terrer C, Pellegrini AFA, Ahlstrom A, van Lissa CJ, Zhao X, Xia N, Wu XH, Jackson RB (2020). Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. *Nature Geoscience*, 13, 221–226.
- Elser JJ, Bracken MES, 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.
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG, Boyer EW, Howarth RW, Seitzinger SP, Asner GP, Cleveland CC, Green PA, Holland EA, Karl DM, Michaels AF, Porter JH, Townsend AR, Vöosmarty CJ (2004). Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*, 70, 153–226.
- Gao QZ, Li YE, Wan YF (2006). Grassland degradation in Northern Tibet based on remote sensing data. *Journal of Geographical Sciences*, 16, 165–173.
- Gao YH, Cooper DJ, Ma XX (2016). Phosphorus additions have no impact on plant biomass or soil nitrogen in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Applied Soil Ecology*, 106, 18–23.
- Gao YH, Cooper DJ, Zeng XY (2018). Nitrogen, not phosphorus, enrichment controls biomass production in alpine wetlands on the Tibetan Plateau, China. *Ecological Engineering*, 116, 31–34.
- Gleeson SK, Tilman D (1992). Plant allocation and the multiple limitation hypothesis. *The American Naturalist*, 139, 1322–1343.
- Gusewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.
- Han WX, Tang LY, Chen YH, Fang JY (2013). Relationship between the relative limitation and resorption efficiency of nitrogen vs phosphorus in woody plants. *PLOS ONE*, 8, e83366. DOI: 10.1371/journal.pone.0083366.
- Harpole WS, Ngai JT, Cleland EE, Seabloom EW, Borer ET, Bracken MES, Elser JJ, Gruner DS, Hillebrand H, Shurin JB, Smith JE (2011). Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 14, 852–862.
- Hautier Y, Niklaus PA, Hector A (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324, 636–638.
- Huang J, Wang GF, An SZ, Yun J, Li H, Zhang RH (2009). Effect of nitrogen fertilization on the vegetation structure and biomass of degraded meadow and soil fertility. *Pratacultural Science*, 26, 75–78. [黄军, 王高峰, 安沙舟, 贞静, 李海, 张荣华 (2009). 施氮对退化草甸植被结构和生物量及土壤肥力的影响. 草业科学, 26, 75–78.]
- Lamarque JF, Hess P, Emmons L, Buja L, Washington W, Granier C (2005). Tropospheric ozone evolution between 1890 and 1990. *Journal of Geophysical Research*, 110, D08304. DOI: 10.1029/2004jd005537.
- LeBauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371–379.
- Li MS (2000). Rational exploitation of grassland resources in the Northern Xizang Plateau. *Journal of Natural Resources*, 15, 335–339. [李明森 (2000). 藏北高原草地资源合理利用. 自然资源学报, 15, 335–339.]
- Liebig J (1855). *Principles of Agricultural Chemistry*. Walton and Maberly, London.
- Odum EP, Barrett GW (2005). *Fundamentals of Ecology*. 5th ed. Thomson Brooks/Cole, Belmont, USA.
- Peñuelas J, Poulter B, Sardans J, Ciais P, van der Velde M, Bopp L, Boucher O, Godderis Y, Hinsinger P, Llusia J, Nardin E, Vicca S, Obersteiner M, Janssens IA (2013).

- Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, 4, 2934. DOI: 10.1038/ncomms3934.
- 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. [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.
- Song MH, Zong N, Jiang J, Shi PL, Zhang XZ, Gao JQ, Zhou HK, Li YK, Loreau M (2019). Nutrient-induced shifts of dominant species reduce ecosystem stability via increases in species synchrony and population variability. *Science of the Total Environment*, 692, 441–449.
- Sullivan BW, Alvarez-Clare S, Castle SC, Porder S, Reed SC, Schreag L, Townsend AR, Cleveland CC (2014). Assessing nutrient limitation in complex forested ecosystems: alternatives to large-scale fertilization experiments. *Ecology*, 95, 668–681.
- Tilman D (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Vitousek PM (2004). *Nutrient Cycling and Limitation: Hawai'i 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.
- Wieder WR, Cleveland CC, Smith WK, Todd-Brown K (2015). Future productivity and carbon storage limited by terrestrial nutrient availability. *Nature Geoscience*, 8, 441–444.
- Wu JS, Zhang XZ, Shen ZX, Shi PL, Xu XL, Li XJ (2013). Grazing-exclusion effects on aboveground biomass and water-use efficiency of alpine grasslands on the Northern Tibetan Plateau. *Rangeland Ecology and Management*, 66, 454–461.
- Yan ZB, Tian D, Han WX, Tang ZY, Fang JY (2017). An assessment on the uncertainty of the nitrogen to phosphorus ratio as a threshold for nutrient limitation in plants. *Annals of Botany*, 120, 937–942.
- 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. [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.]
- Yuan ZY, Chen HYH (2009). Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 11–18.
- Zhao GS, Shi PL, Wu JS, Xiong DP, Zong N, Zhang XZ (2017). Foliar nutrient resorption patterns of four functional plants along a precipitation gradient on the Tibetan Changtang Plateau. *Ecology and Evolution*, 7, 7201–7212.
- Zhou XM (2001). *Chinese Kobresia Meadows*. Science Press, Beijing. [周兴民 (2001). 中国嵩草草甸. 科学出版社, 北京.]
- Zong N, Shi PL, Niu B, Jiang J, Song MH, Zhang XZ (2014). Effects of nitrogen and phosphorous fertilization on community structure and productivity of degraded alpine meadows in northern Tibet, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 3458–3468. [宗宁, 石培礼, 牛犇, 蒋婧, 宋明华, 张宪洲, 何永涛 (2014). 氮磷配施对藏北退化高寒草甸群落结构和生产力的影响. 应用生态学报, 25, 3458–3468.]
- Zong N, Song MH, Zhao GS, Shi PL (2020). Nitrogen economy of alpine plants on the north Tibetan Plateau: nitrogen conservation by resorption rather than open sources through biological symbiotic fixation. *Ecology and Evolution*, 10, 2051–2061.

责任编辑: 阎恩荣 责任编辑: 李 敏