



# 早春和夏季氮磷添加对内蒙古典型草原退化群落碳交换的影响

吕亚香<sup>1,2</sup> 戚智彦<sup>1,2</sup> 刘伟<sup>1</sup> 孙佳美<sup>1</sup> 潘庆民<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; <sup>2</sup>中国科学院大学, 北京 100049

**摘要** 过度放牧导致的养分“入不敷出”是我国天然草地大面积退化的主要原因之一, 而草地退化又显著影响了草原生态系统的固碳功能。能否通过补充土壤养分来恢复退化草地的固碳功能, 迄今相关研究较少。净生态系统碳交换(*NEE*)、生态系统呼吸(*ER*)和生态系统总初级生产力(*GEP*)是表征生态系统碳循环的重要指标。氮(*N*)和磷(*P*)是中国典型草原的主要限制性养分元素, 而草地退化进一步加剧了养分的限制。在退化草地上添加氮磷对碳循环的上述过程(*NEE*、*ER*和*GEP*)有何影响, 以及两种养分之间是否存在互作, 目前尚不清楚。为此, 该研究以内蒙古典型草原的退化草地为研究对象, 选择早春融雪期(4月)和夏季生长期(7月)两个时间节点, 设置不施肥(*CK*)、*N*添加( $10.5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,  $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ )、*P*添加( $7\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ )和*N*、*P*共同添加( $(10.5\text{ g N} + 7\text{ g P})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ) 4个养分处理, 探究早春和夏季氮磷添加对内蒙古典型草原退化群落碳交换的影响及其互作机制。结果表明: 1)在早春和夏季两个时期, 单独添加*N*或*P*对生态系统碳交换过程的影响均未达到显著水平, 而氮磷共同添加可显著提高*NEE*和*GEP*。2)早春(4月份)氮磷共同添加对*NEE*、*ER*和*GEP*的互作机制表现为正协同效应, 而夏季(7月份)氮磷共同添加对*NEE*、*ER*和*GEP*的互作机制表现为加性效应。为了恢复退化的典型草原的固碳功能, 氮磷共同添加比单一元素添加效果好, 且早春添加优于夏季添加。该研究对指导退化草地的恢复具有参考价值。

**关键词** 草地生态系统; 草地施肥; 草地恢复; 碳循环; 氮磷互作

吕亚香, 戚智彦, 刘伟, 孙佳美, 潘庆民 (2021). 早春和夏季氮磷添加对内蒙古典型草原退化群落碳交换的影响. 植物生态学报, 45, 334-344. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0277

## Effects of nitrogen and phosphorus addition at early-spring and middle-summer on ecosystem carbon exchanges of a degraded community in Nei Mongol typical steppe

LÜ Ya-Xiang<sup>1,2</sup>, QI Zhi-Yan<sup>1,2</sup>, LIU Wei<sup>1</sup>, SUN Jia-Mei<sup>1</sup>, and PAN Qing-Min<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and <sup>2</sup>University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

### Abstract

**Aims** Overgrazing induced reduction in supply of soil nutrients is a major mechanism leading to extensive grassland degradation in China. The capacity of carbon (C) sequestration was demoted in the degraded grassland ecosystems. However, it remains unclear whether the capacity of carbon sequestration in a degraded grassland can be restored by the supplement of nutrients to the soil. Net ecosystem  $\text{CO}_2$  exchange (*NEE*), ecosystem respiration (*ER*) and gross ecosystem productivity (*GEP*) are important parameters describing the processes of ecosystem carbon cycle. Nitrogen (N) and phosphorus (P) are two limiting nutrients in typical steppe in China. To date, how these two nutrients alone or in combination affect the three parameters of carbon cycle (i.e., *NEE*, *ER* and *GEP*) in a degraded steppe community, especially their interactive effect, is poorly understood.

**Methods** To address these scientific questions, we conducted a field experiment in a degraded typical steppe community. Four treatments of nutrient addition were implemented: no nutrient addition (*CK*, control), adding N alone ( $10.5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ ), adding P alone ( $7\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ ,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ), and adding two nutrients in combination. Two stages were selected for fertilization: early-spring (April 21) and middle-summer (July 15).

**Important findings** Neither N nor P alone had significant effect on *NEE*, *ER* and *GEP* when nutrients applied at early-spring (April 21) or middle-summer (July 15), while their combination significantly increased the values of *NEE* and *GEP*. 2) N and P exhibited strong synergistic effect on *NEE*, *GEP* and *ER* when applied in combination

收稿日期Received: 2020-08-11 接受日期Accepted: 2020-11-12

基金项目: 国家自然科学基金(31870517). Supported by the National Natural Science Foundation of China (31870517).

\* 通信作者Corresponding author (pqm@ibcas.ac.cn)

at early-spring (April 21), while a consistent additive effect between the two nutrients on the three carbon exchange parameters was observed when applied at middle-summer (July 15). Our findings have implications for the restoration of degraded grasslands. To restore the capacity of carbon sequestration of the degraded typical steppe ecosystem, supplying N and P in combination is better than a single nutrient alone, and applying these nutrients at spring is better than at summer.

**Key words** grassland ecosystem; fertilization in grassland; grassland restoration; carbon cycle; interaction between nitrogen and phosphorus

Lü YX, Qi ZY, Liu W, Sun JM, Pan QM (2021). Effects of nitrogen and phosphorus addition at early-spring and middle-summer on ecosystem carbon exchanges of a degraded community in Nei Mongol typical steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 334-344. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0277

中国草地面积约为3.9亿 $\text{hm}^2$ , 是我国面积最大的陆地生态系统(沈海花等, 2016)。目前, 我国60%以上的草地发生了不同程度的退化(Zhou *et al.*, 2014)。从植被来看, 草地退化的一个显著特征是种间关系的改变。例如, 内蒙古草原上广泛分布的羊草草原随着退化演替, 群落的优势种羊草(*Leymus chinensis*)被劣质杂类草(如星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*))或矮小的半灌木(如冷蒿(*Artemisia frigida*))所替代(李永宏, 1988)。从土壤来看, 过度放牧导致土壤有机质含量显著降低(戎郁萍等, 2001; 李绍良等, 2002), 影响草原的固碳功能。同时, 土壤中的营养元素被大量地从草地系统中带出而得不到补充, 使得土壤养分长期处于“入不敷出”状态(陈佐忠等, 1985; 周华坤等, 2005)。

生态系统碳交换是衡量草地生态系统固碳功能的重要过程, 一般用3个指标来表征, 即净生态系统碳交换(*NEE*)、生态系统呼吸(*ER*)和总生态系统生产力(*GEP*)。其中, *NEE*指陆地生态系统与大气之间的 $\text{CO}_2$ 净交换, 它由*GEP*与*ER*共同决定。一般, *NEE*为负值表示生态系统的碳交换为净碳吸收(碳汇); 反之, *NEE*为正值, 表示此时生态系统的碳交换为净碳释放(碳源); *GEP*是单位时间内植物通过光合作用所固定的光合产物量; *ER*是生态系统中植物呼吸和土壤呼吸的总和(Oberbauer *et al.*, 2007)。研究发现, 内蒙古典型草原成熟的草地群落碳交换处于源汇平衡状态(Hao *et al.*, 2017)。但是草地退化后, 土壤有机质减少, 同时地上与地下生产力和有机碳输入不断下降(Bagchi & Ritchie, 2010; Zhou *et al.*, 2019), 使得草地生态系统的碳储量和固碳能力降低, 碳源汇平衡状态被打破, 甚至成为碳源(王文颖等, 2007; 王斌等, 2012)。

大多数陆地生态系统的生产力都受到氮的限制(Elser *et al.*, 2007; Harpole *et al.*, 2011; Ågren *et al.*,

2012)。对于退化的草地而言, 由于过度放牧或刈割将大量的氮带出系统, 导致氮的限制作用进一步加剧(Bai *et al.*, 2010)。因此, 在退化草地上施用氮肥, 可以缓解氮限制作用, 从而加速退化草地的恢复(陈佐忠等, 1985)。由于氮循环和碳循环是密切耦合的两个过程, 前人就氮对草地生态系统碳交换的影响已经开展了一些研究。在内蒙古典型草原, 添加氮能显著提高草地的*NEE*和*GEP* (Xia *et al.*, 2009; Niu *et al.*, 2010; Yan *et al.*, 2011), 但是当氮添加量达到 $10 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时, *NEE*和*GEP*的响应趋于饱和(Tian *et al.*, 2016; 哈斯木其尔等, 2018)。但是, 在其他系统的研究发现, 如果氮不是限制性资源, 氮添加对生态系统*NEE*可能没有显著影响(Vose *et al.*, 1997; Saarnio *et al.*, 2003), 甚至有负效应(Bubier *et al.*, 2007; Harpole *et al.*, 2007)。值得一提的是, 以上研究大部分集中于多年围封样地为代表的成熟草地群落。由于退化草地的氮限制更为严重, 在退化草地上研究氮添加对生态系统碳交换的影响, 对于认识氮在草地生态系统碳循环中的作用, 特别是对退化草地生态系统碳平衡的影响至关重要。

磷对于植物的生长、发育、代谢和繁殖起着重要作用, 参与核酸代谢、蛋白质合成等生命过程。前人研究发现, 内蒙古草原的土壤以“少氮更缺磷”为特征(汪久文和蔡蔚祺, 1988; Han *et al.*, 2005), 而且草原退化导致土壤全磷和速效磷的含量显著降低(关世英等, 1997)。内蒙古典型草原地区以黑钙土、栗钙土为主要土壤类型, 一般中性偏碱, 有效磷含量较低。即使施入磷肥, 由于土壤pH较高, 磷很容易被固定而不易被牧草吸收。因此, 单独添加磷对植被地上生产力的促进作用并不显著(杨阳, 2005)。由于氮肥的施入能够降低土壤pH (Tian & Niu, 2015), 促进磷的活化和吸收, 一般认为, 氮和磷同时添加可以促进草原地上生产力的提高。但是, 迄

今关于氮和磷共同添加对内蒙古典型草原退化群落碳交换的影响尚不清楚。

氮和磷对草地生态系统碳交换过程的互作机制,可以归纳为3种效应:加性效应、协同效应和拮抗效应(Allgeier *et al.*, 2011)。加性效应指氮和磷共同添加产生的效应等于氮、磷单独添加产生的效应之和;协同效应指氮和磷共同添加产生的效应大于氮、磷单独添加产生的效应之和;拮抗效应是指氮和磷共同添加产生的效应小于氮、磷单独添加产生的效应之和。Elser等(2007)和Jiang等(2019)的研究发现,氮、磷共同添加对于草地生态系统地上生产力的影响是协同效应。而Allgeier等(2011)基于653个实验的结果,认为陆地生态系统生产力对氮、磷共同添加的响应大多为拮抗效应。在内蒙古草原, Niu等(2009)发现氮、水共同添加对生态系统碳交换的影响为拮抗效应,但是,氮和磷之间的互作机制,特别是对碳交换的影响尚未见报道。

传统的草地施肥多在夏季进行,因为此时正值草原的雨季,施肥后便于植物对养分的吸收和利用(李建东和刘建新, 1981; 陈佐忠等, 1985)。但是,草原地区降水波动很大,夏季也经常发生持续性的长时间干旱。因此,夏季施肥的效果,年际之间变异很大。例如:在内蒙古典型草原的退化群落,在2000年夏季(7月1–5日)施用高达 $28\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 的氮对地上生物量没有影响(Bai *et al.*, 2010);在这种情况下,肥料利用效率很低,损失率超过40% (潘庆民等, 2004)。因此,有研究认为在没有灌溉的条件下,施肥对草地生产力没有显著影响(Chen *et al.*, 2011)。考虑到内蒙古典型草原经常有多雪的年份,而冬季降雪会促进第二年土壤含水量显著增加(Li *et al.*, 2020)。特别值得一提的是,到融雪期(在内蒙古草原一般在4月上旬),自上一年冬季至翌年春天的降雪量可以通过当地气象站数据或积雪的厚度确定。在降雪较多的年份,我们认为可以把施肥时间从传统的夏季(7月份)提前到早春的融雪期,如果效果优于夏季施肥,可以在冬雪较多的年份通过草地施肥进行草地恢复或改良。

为此,我们在中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站,选择一个严重退化的草地群落,围封并建立了一个氮和磷添加的实验样地。在氮和磷添加的时间上,我们设计了早春融雪期(4月21日)和夏季快速生长期(7月15日)两个不同时期的处理。考虑

到生态系统碳交换与草地的生产力和固碳功能均密切相关,本研究重点探讨氮和磷添加对草原生态系统碳交换的影响及其互作机制,拟回答以下两个科学问题: 1)碳交换的主要过程(*NEE*、*ER*和*GEP*)如何对氮和磷单独和共同添加的处理做出响应? 2)氮、磷共同添加时,二者是否存在互作? 如果存在,是加性效应、正协同效应还是拮抗效应? 通过对上述问题的探讨,以期理解养分添加促进退化草地恢复,提升固碳能力的机制,为典型草原退化生态系统的修复和可持续利用提供依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区域概况

本实验在中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站2019年新围封的退化恢复实验样地( $110.83^{\circ}\text{E}$ – $119.97^{\circ}\text{E}$ ,  $41.50^{\circ}\text{N}$ – $46.75^{\circ}\text{N}$ , 海拔1 275 m)开展。该区域地形开阔平坦,气候属于温带半干旱草原气候,冬季干燥寒冷多风,夏季炎热多雨, $\geq 5^{\circ}\text{C}$ 的积温一般在 $2\ 082^{\circ}\text{C}$ ,年平均气温 $-0.4^{\circ}\text{C}$ ,最低平均气温为 $-22.3^{\circ}\text{C}$  (1月),最高平均气温达到 $18.8^{\circ}\text{C}$  (7月)。全年光照时间为 $2\ 603.8\text{ h}$ ,年降水量 $329.2\text{ mm}$ 左右(1980–2019年),降水主要集中于6–9月,约占全年降水量的80%,年蒸发量为 $1\ 600\text{--}1\ 800\text{ mm}$ ,相当于降水量的4–5倍。实验区与中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站的羊草样地毗邻,原生草地类型也是以羊草为优势种的羊草草原。由于过度放牧引起草地退化,目前,糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)和星毛委陵菜成为优势物种,植被盖度小于50%。土壤类型为栗钙土,土层厚度一般在1.5–3 m之间,部分区域在离地面1 m左右存在钙积层。

### 1.2 实验设计

实验采用随机区组设计,设置氮添加( $10.5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ )、磷添加( $7\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ )、氮磷共同添加( $(10.5\text{ g N} + 7\text{ g P})\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ )和无养分添加(对照) 4个处理,氮添加水平参照Bai等(2010),磷添加水平参照杨阳(2005)的实验结果,以保证具有显著的作用。同时设置早春融雪期(4月21日)和植物快速生长期(7月15日)两个施肥时间处理,共8个处理,每个处理5次重复,共40个小区。每个小区面积为 $8\text{ m} \times 8\text{ m}$ ,为了防止处理间交叉影响,区组之间留3 m过道,小区之间留1 m过道。考虑到尿素( $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$ )是当地施用最广泛的氮肥,氮肥选择用尿素,磷肥选

择用 $\text{KH}_2\text{PO}_4$ 。氮肥和磷肥的施肥方式为人工均匀地将肥料撒施在每个小区的地表面。

### 1.3 生态系统碳交换参数( $NEE$ 、 $ER$ 和 $GEP$ )和环境因子的测定

实验采用静态同化箱和LI-850  $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 分析仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定 $NEE$ 和 $ER$  (Chen *et al.*, 2009)。在实验开始之前(4月10日), 在每个小区内随机安置了1个有水槽的同化箱底座( $0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$ ), 该底座入土5 cm, 其上沿与地面持平。每次测定时, 首先把同化箱与LI-850  $\text{CO}_2/\text{H}_2\text{O}$ 分析仪通过塑料管连接好, 保证气密性。然后把一个高透明的有机玻璃同化箱( $0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$ )安放在有水槽的底座上, 水槽注满水使同化箱处于密闭状态。同化箱内对角线装有2个小风扇, 使箱内气体混匀, 测试时选取晴朗无风的8:00–11:00, 如果计划测定日期的前一天有雨, 至少经历两个晴天, 排除水分干扰后再开始测定。测定分两个过程:  $NEE$ 和 $ER$ 。测量 $NEE$ 前, 把同化箱举起通风待分析仪数据显示稳定后将同化箱放置底座上并水封, 然后开始测定, 1 s记录一次数据, 记录时间大约为1.5 min (90个数据), 为了避免初始数据因环境改变不稳定, 在计算时选取中间60个数据, 同时记录箱内初始温度和结束温度。 $NEE$ 测定结束后, 把同化箱举起通风待分析仪数据显示稳定后将同化箱放置底座上并水封, 开始测定前用一块黑布完全罩住同化箱形成暗环境, 同样也是测量1.5 min取60个数据计算, 同样记录箱内初始温度和结束温度。本实验共进行了6次生态系统碳交换测定, 分别在8月13日、8月18日、8月19日、8月31日、9月7日和9月14日。全年逐日气温数据和逐日降水量数据由中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站提供。

土壤温度和土壤水分的测定: 用TDR 350土壤水分、温度和电导率测定仪(Spectrum Technologies, Plainfield, USA), 在每次 $ER$ 测定结束后测定10 cm土壤温度和土壤含水量。

### 1.4 数据处理

$NEE$ 和 $ER$ 计算公式(Jasoni *et al.*, 2005)如下:

$$F_c = \frac{P_{av} V (1000 - H_2O_{av})}{RS(T_{av} + 273)} \times \frac{dc}{dt} \quad (1)$$

式中, 碳通量( $F_c$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )代表单位时间单位面积的 $\text{CO}_2$ 的通量,  $P_{av}$  (kPa)代表测试时间内压强的平均值,  $V = 0.125 \text{ m}^3$ 表示同化箱体积,  $H_2O_{av}$

( $\text{mmol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )代表测试时间内同化箱中水汽分压的平均值,  $R = 8.314 \text{ J} \cdot \text{K}^{-1} \cdot \text{mol}^{-1}$ 表示气体常数,  $S = 0.25 \text{ m}^2$ 表示同化箱底座面积,  $T_{av}$ 代表测试开始时初始温度和测试结束时温度的平均值,  $\frac{dc}{dt}$ 代表测试时间内 $\text{CO}_2$ 浓度变化的斜率。由以上公式算出 $NEE$ 和 $ER$ ,  $GEP$ 为 $NEE$ 和 $ER$ 的绝对值之和。

为了确定氮磷之间是否存在互作效应及其互作机制, 我们参照Niu等(2009)的方法, 定量地分析了氮在只施氮(即无磷添加)和氮磷同时添加(即有磷添加)的情况下对 $NEE$ 、 $ER$ 和 $GEP$ 的作用大小, 以及磷在只施磷(即无氮添加)和同时施氮磷(即有氮添加)情况下对 $NEE$ 、 $ER$ 和 $GEP$ 的作用的大小。计算公式如下:

$$N = (100 \times (C_N - C_{CK})/C_{CK}) \quad (2)$$

$$N_{NP} = (100 \times (C_{NP} - C_P)/C_P) \quad (3)$$

$$P = (100 \times (C_P - C_{CK})/C_{CK}) \quad (4)$$

$$P_{NP} = (100 \times (C_{NP} - C_N)/C_N) \quad (5)$$

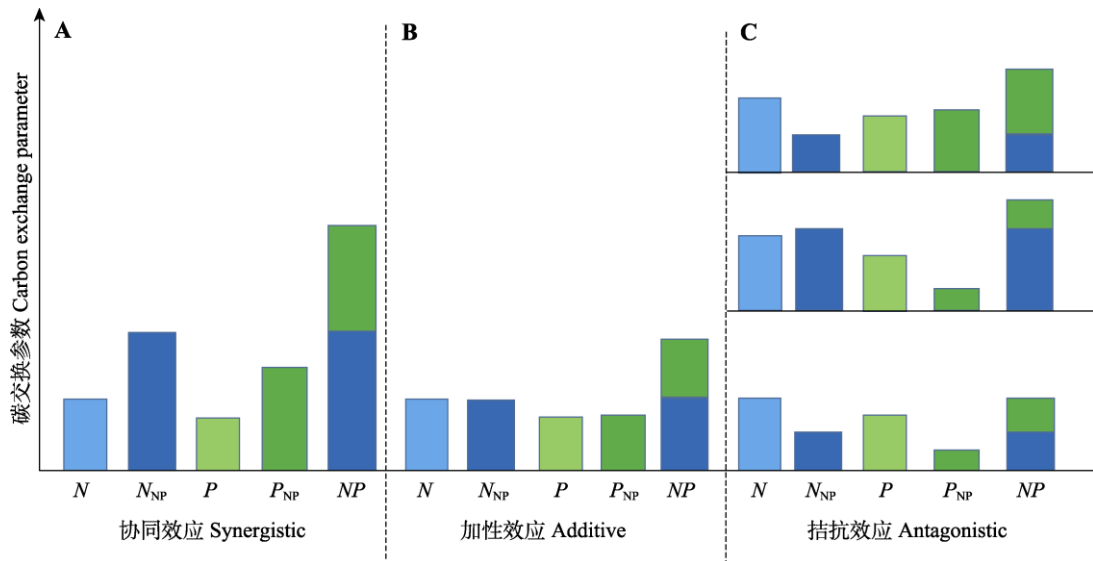
式中,  $N$ 和 $N_{NP}$ 分别代表在氮单独添加和氮磷共同添加下氮对生态系统碳交换指标的影响效应,  $P$ 和 $P_{NP}$ 分别代表在磷单独添加和氮磷共同添加下磷对碳交换指标的影响效应,  $C_{CK}$ 、 $C_N$ 、 $C_P$ 和 $C_{NP}$ 分别代表对照、氮单独添加、磷单独添加和氮磷共同添加的碳交换指标( $NEE$ 、 $ER$ 和 $GEP$ )。如果 $N < N_{NP}$ 且 $P < P_{NP}$ , 表示氮磷共同添加下氮和磷的作用大于单独添加下的作用, 即为协同效应。如果 $N = N_{NP}$ 且 $P = P_{NP}$ , 表示氮磷共同添加下氮和磷的作用等于单独添加下的作用, 即为加性效应。如果 $N > N_{NP}$ 和 $P > P_{NP}$ 两者存在一种或者同时存在(图1C), 表示氮磷共同添加下氮和磷的作用有一个小于单独添加下的作用, 即为拮抗效应(图1)。

对于 $NEE$ 、 $ER$ 和 $GEP$ 等指标用单因素方差分析分析氮磷单独添加和共同添加对碳交换的影响; 处理之间的差异用Duncan多重比较法进行显著性检验。图中数据均为平均值 $\pm$ 标准误。以上数据分析和作图均在R 3.6.3中进行。

## 2 结果

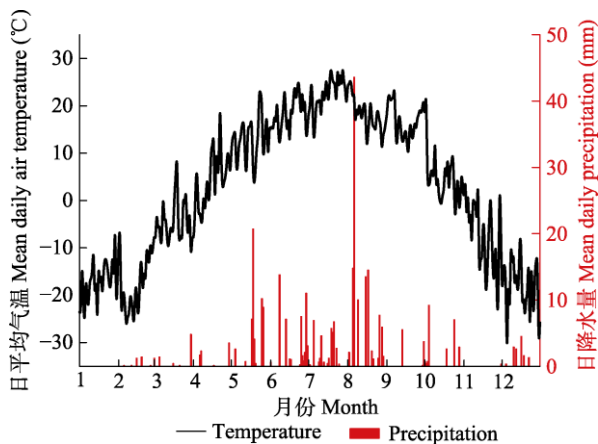
### 2.1 气温和降水

由图2可以看出, 研究区域日平均气温的季节动态表现为非对称性的单峰曲线, 其中1–2月份气温很低, 一直徘徊在 $-20^\circ\text{C}$ 左右, 自3月份气温开始



**图1** 氮、磷对碳交换参数交互效应示意图。N, 氮单独添加下氮对生态系统碳交换指标的效应; P, 磷单独添加下磷对生态系统碳交换指标的效应。NNP, 氮磷共同添加下氮对生态系统碳交换指标的效应; NP, 氮磷共同添加下氮和磷对生态系统碳交换指标的效应; PNP, 氮磷共同添加下磷对生态系统碳交换指标的效应。

**Fig. 1** A conceptual framework illustrating interactive effects between nitrogen and phosphorus on parameters of carbon exchanges. N, effect of nitrogen on parameters of carbon exchanges under the scenario of only nitrogen addition; P, effect of phosphorus on parameters of carbon exchanges under the scenario of only phosphorus addition. NNP, effect of nitrogen on parameters of carbon exchanges under the scenario of nitrogen and phosphorus co-addition; NP, co-effect of nitrogen and phosphorus on parameters of carbon exchanges under the scenario of nitrogen and phosphorus co-addition; PNP, effect of phosphorus on parameters of carbon exchanges under the scenario of nitrogen and phosphorus co-addition.



**图2** 2019年实验区域日平均气温和日降水量动态。

**Fig. 2** Dynamics in mean daily air temperature and mean daily precipitation in experimental area in 2019.

升高, 4月份气温升至0 °C左右, 4月下旬气温超过10 °C, 与此相对应, 草原植物开始返青; 之后气温进一步升高, 7月份气温达到最高, 月平均气温为22.53 °C; 8月份开始缓慢下降, 月平均气温降至18.21 °C, 9月份气温进一步降低, 至月底气温降至0 °C左右, 植物大多停止生长。2019年降水量为327.3 mm, 表现为下半年大于上半年的偏正态单峰曲线。4月21日(早春养分添加)之前, 降水量只有14.9 mm, 占全年降水量的4.6%; 之后降水开始增

多, 到7月15日(夏季养分添加), 累计降水122.2 mm, 占全年降水量的37.3%; 7月15日至8月25日牧草收获, 累计降水140.3 mm, 占全年降水量的42.9%。单次最大降水出现在8月6日, 为46.2 mm。

## 2.2 不同时期氮磷添加对NEE、ER和GEP的影响

从各处理对NEE的影响看, 早春(4月份)添加养分的处理中, 氮和磷单独添加对NEE的影响均未达到显著水平, 但是, 氮磷共同添加时NEE较对照显著提高60.87% (图3A)。在夏季(7月份)添加养分的效果与早春添加的效果相类似, 氮和磷单独添加对NEE的影响均未达到显著水平, 但是, 氮磷共同添加时NEE比对照显著提高59.16% (图3A)。从各处理对ER的影响看, 早春(4月份)和夏季(7月份)添加养分的各处理间均无显著性差异(图3B)。从各处理对GEP的影响看, 早春(4月份)和夏季(7月份)氮磷单独添加时均无显著影响, 但氮磷共同添加时, GEP显著增加, 增幅分别为32.17%和37.92% (图3C), 这与各处理对NEE的影响相类似。

## 2.3 不同时期氮磷添加对NEE、ER和GEP影响的交互效应

由图4可以看出, 从氮的作用效应看, 在4月份添加养分的处理中, 氮在无磷添加条件下对NEE、



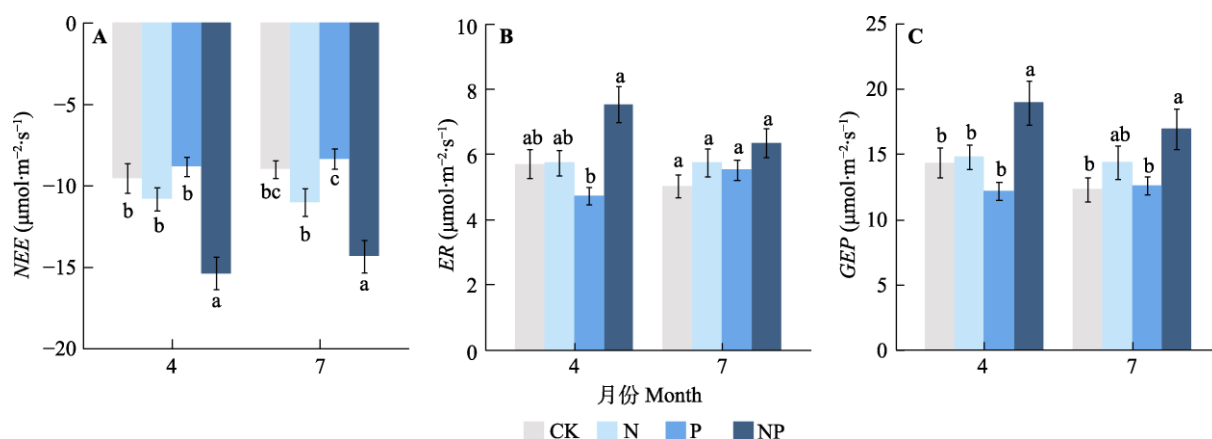


图3 不同时期氮磷添加对净生态系统碳交换(*NEE*, **A**)、生态系统呼吸(*ER*, **B**)和总生态系统生产力(*GEP*, **C**)的影响(平均值±标准误)。不同小写字母表示相同时期添加养分的各处理间差异达到显著水平( $p < 0.05$ )。CK, 对照( $0 \text{ g N} + 0 \text{ g P}$ )· $\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ); N, 氮添加( $10.5 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ); P, 磷添加( $7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ); NP, 氮磷共同添加( $10.5 \text{ g N} + 7 \text{ g P}$ )· $\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ )。

**Fig. 3** Effects of timing of nitrogen and phosphorus addition on net ecosystem carbon exchange (*NEE*, **A**), ecosystem respiration (*ER*, **B**) and gross ecosystem productivity (*GEP*, **C**)(mean  $\pm$  SE). Different lowercase letters indicate significant difference between treatments of nutrient addition at the same date ( $p < 0.05$ ). CK, control ( $0 \text{ g N} + 0 \text{ g P}$ )· $\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ); N, nitrogen addition at a rate of  $10.5 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ; P, phosphorus addition at the rate of  $7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ; NP, nitrogen in combination with phosphorus addition at the rates of  $10.5$  and  $7 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ , respectively.

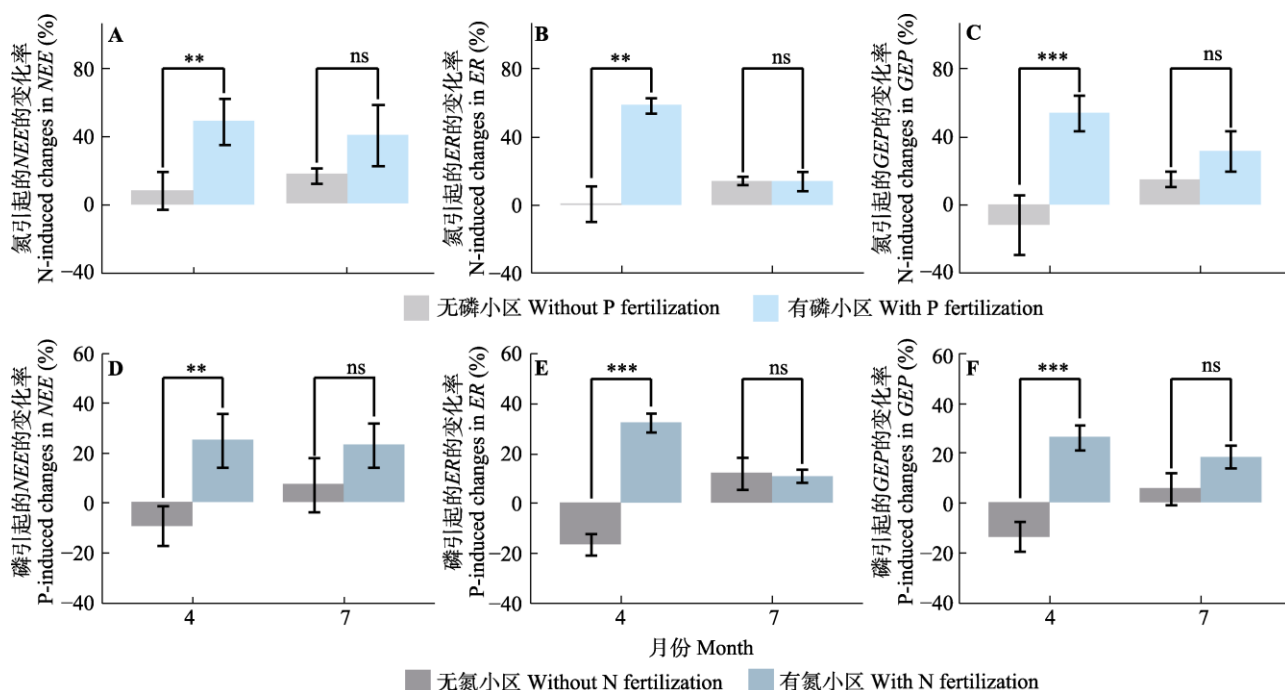


图4 氮(N)在无磷(P)添加和有磷添加情况下对净生态系统碳交换(*NEE*, **A**)、生态系统呼吸(*ER*, **B**)和总生态系统生产力(*GEP*, **C**)的作用以及磷在无氮添加和有氮添加情况下对*NEE* (**D**), *ER* (**E**)和*GEP* (**F**)的作用(平均值±标准误)。\*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ ; ns,  $p > 0.05$ 。

**Fig. 4** Nitrogen (N)-induced changes in net ecosystem carbon exchange (*NEE*, **A**), ecosystem respiration (*ER*, **B**) and gross ecosystem productivity (*GEP*, **C**) with and without phosphorus (P) fertilization, and P-induced changes in *NEE* (**D**), *ER* (**E**) and *GEP* (**F**) with and without N fertilization (mean  $\pm$  SE). \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ ; ns,  $p > 0.05$ .

*ER*和*GEP*的作用显著小于有磷添加时对*NEE* ( $p < 0.01$ )、*ER* ( $p < 0.01$ )和*GEP* ( $p < 0.001$ )的作用, 即氮磷共同添加后氮对*NEE*、*ER*和*GEP*的作用显著高于氮单独添加时的作用, 从磷的作用效应看, 结果与氮的效应相一致, 即在4月份氮磷共同添加后磷对*NEE* ( $p < 0.01$ )、*ER* ( $p < 0.001$ )和*GEP* ( $p < 0.001$ )的

作用显著高于磷单独添加时的作用, 综合氮磷共同添加后氮和磷对碳通量的作用都显著高于氮和磷单独添加时的作用, 可以得出早春(4月份)氮和磷共同添加对*NEE*、*ER*和*GEP*的交互作用是协同效应。而7月份添加养分的处理中, 氮在无磷添加后对*NEE*、*ER*和*GEP*的作用与有磷添加时对*NEE*和*GEP*的作用

并无显著差异( $p > 0.05$ ),同时磷在无氮添加后对 $NEE$ 、 $ER$ 和 $GEP$ 的作用与有氮添加时对 $NEE$ 、 $ER$ 和 $GEP$ 的作用也无显著差异( $p > 0.05$ ),即7月份氮磷共同添加后氮和磷对 $NEE$ 、 $ER$ 和 $GEP$ 的交互作用是加性效应。这些结果共同说明,氮磷共同添加下的交互作用机制因添加时间的不同而发生了变化,4月份同时添加氮磷,二者的互作表现为协同效应,但在7月份同时添加氮磷,二者之间的互作只表现为加性效应。

#### 2.4 生态系统碳交换( $NEE$ 、 $ER$ 、 $GEP$ )与土壤因子变化的关系

如图5所示,  $NEE$ 随土壤温度和土壤体积含水率的增加均表现为单峰曲线,即土壤温度在15 °C左右、土壤水分10%左右,该草地生态系统具有较高

的 $NEE$ 。 $ER$ 与土壤温度和体积含水率均表现为正相关关系,土壤温度在10–20 °C范围内,随土壤温度的增高生态系统呼吸增强,土壤含水率在2%–15%的范围内,随含水率增高土壤呼吸增强。 $GEP$ 随土壤温度和体积含水率的变化也表现为单峰曲线,即在土壤温度15 °C左右、土壤水分10%左右,该生态系统表现出较高的 $GEP$ ,过高或过低的土壤温度和水分,均会导致 $GEP$ 下降。

### 3 讨论

#### 3.1 氮磷添加对碳交换的影响与退化草地的养分限制

氮是大多数陆地生态系统初级生产力的限制性养分元素。一般认为,内蒙古草原的生产力受到氮

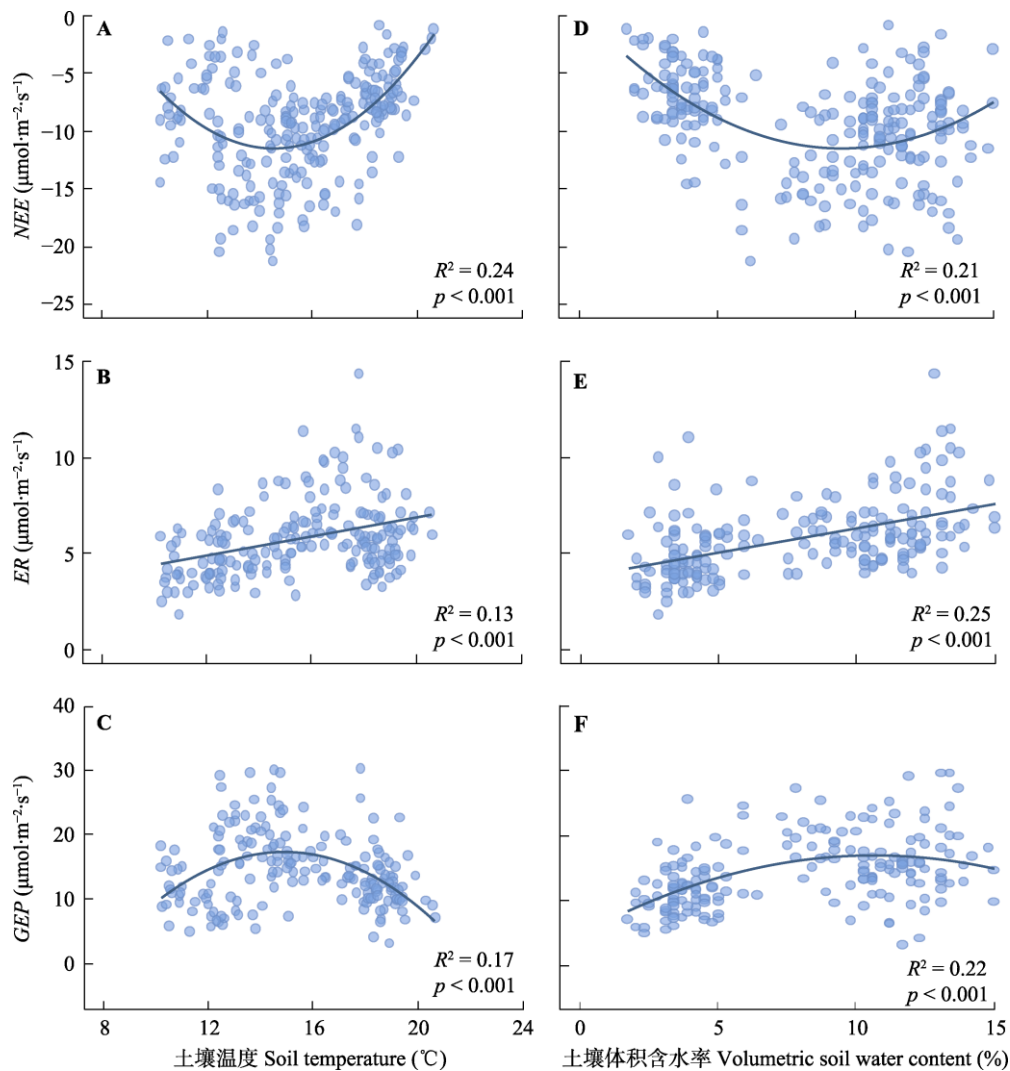


图5 净生态系统碳交换( $NEE$ , A、D)、生态系统呼吸( $ER$ , B、E)和总生态系统生产力( $GEP$ , C、F)与土壤温度和土壤水分的关系。  
Fig. 5 Net ecosystem carbon exchange ( $NEE$ , A, D), ecosystem respiration ( $ER$ , B, E) and gross ecosystem productivity ( $GEP$ , C, F) in relation to soil temperature and soil moisture.

的限制(Bai *et al.*, 2008), 但是, 本实验结果表明, 在严重退化的草地, 单独添加氮( $10.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ )对碳交换的3个指标(*NEE*、*ER*和*GEP*)均没有显著影响。事实上, 前人也有类似的结果。例如, Bai等(2010)在同一区域的退化样地上, 施用氮1.75、5.25、10.5、17.5和 $28 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ , 在处理的第一年(2000年), 所有氮添加量下地上生物量没有显著变化。再如, 杨倩等(2018)在内蒙古克什克腾旗的乌兰布统草原的极度退化样地上, 在一年内分别在5、6、7、8月份分4次累计添加了10、20、30、40、 $50 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的尿素, 除了添加 $40 \text{ g N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的处理外, 其他处理的地上生物量均没有显著增加。宗宁等(2014)在藏北高寒草甸的研究也发现, 对重度退化草地单独加氮, 群落生物量无显著变化。本实验的发现结合前人的研究结果, 说明对于严重退化或极度退化的草地, 多种土壤养分严重匮乏, 草地生产力和固碳能力可能受到多个养分元素(例如氮和磷)的共同限制, 一次性地单独添加氮这一种营养元素, 并不一定会显著促进草原生产力的提高及其对碳的固定。

由于中国土壤有效磷含量显著低于世界平均水平, 因此内蒙古草原的生产力可能更受到磷的限制(Han *et al.*, 2005)。本实验表明, 磷的单独作用与氮类似, 对碳交换的3个指标(*NEE*、*ER*和*GEP*)均没有显著影响。在同一区域, 白雪等(2014)的实验结果也发现, 单独添加磷( $32 \text{ g P}_2\text{O}_5 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ )对草地群落地上生产力无显著影响。这些结果说明, 单独添加磷对内蒙古典型草原生态系统的群落生产力和生态系统碳交换均没有明显的促进作用。分析其原因, 可能主要是磷在草原地区的有效性低、移动性差导致的。本实验区域的土壤属于栗钙土, 土壤的磷含量只有 $157 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$  (汪久文和蔡蔚祺, 1988), 远低于全国的平均水平( $561 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ )(Han *et al.*, 2005), 同时, 该类土壤中富含 $\text{Ca}^{2+}$ 和 $\text{Mg}^{2+}$ , 土壤中的有效磷以及添加的磷, 很容易被这些离子固定形成较难被植物吸收的形态(Sanyal & de Datta, 1991), 从而限制了植物对磷的利用。因此, 典型草原地区单独施用磷肥一般效果不佳。

本实验发现, 氮磷同时添加则可以显著提高退化草地生态系统碳吸收和总生态系统生产力。这与白雪等(2014)发现的二者共同添加对地上生物量的促进作用是一致的。因此, 初步认为内蒙古典型草原在草地退化过程中, 由于氮磷等元素长期入不敷

出, 导致了生产力和固碳过程受到氮和磷的共同限制(李瑞新等, 2018; Dong *et al.*, 2019)。对于这类重度退化的氮磷共同限制的草原, 单一添加一种养分元素可能难以促进草原生产力和固碳功能的恢复, 氮磷共同添加可能是促进草地恢复的有效措施。

### 3.2 生态系统碳交换的3个指标(*NEE*、*ER*和*GEP*)对氮磷添加响应的差异

本研究发现, 生态系统碳交换的3个指标(*NEE*、*ER*和*GEP*)对氮磷添加的响应存在差异。这种差异主要表现在氮磷共同添加对*NEE*和*GEP*均表现出显著的促进作用, 但是对*ER*的影响没有达到显著水平。分析其原因, 一方面可能与*ER*不同组分对不同养分的响应不同有关。事实上, *ER*包括多个组分: 植物地上器官的呼吸、根系呼吸、土壤动物(如蚯蚓、线虫等)呼吸、土壤微生物呼吸和土壤的物理性 $\text{CO}_2$ 释放等。这些组分对氮和磷添加的响应的差异, 均会影响到生态系统呼吸。此外, 这种差异可能与3个指标对土壤等环境因子的响应不同有关。回归分析表明, *NEE*和*GEP*随土壤温度和土壤含水率的增加均表现为单峰曲线, 说明在土壤温度和含水率上都存在一个最适的区间, 土壤温度和含水率过低或过高会导致二者降低。而*ER*在本实验的土壤温度和含水率范围内, 随着两个因子数值的增高均表现为正相关关系, 说明土壤温度和水分在*ER*的调控中发挥着重要作用。前人的研究也发现, 温度和水分对于*ER*有显著影响(宗宁等, 2013), 这是因为, 土壤水分和温度的变化会影响土壤代谢过程和土壤微生物的活性, 进而影响土壤呼吸(Raich & Potter, 1995)。考虑到*NEE*和*GEP*主要反映草地生态系统对碳的吸收, 而*ER*则反映草地生态系统的碳释放, 本实验结果表明, 氮和磷共同添加对退化草地碳吸收过程的促进作用要强于对碳释放过程的影响。

### 3.3 氮磷互作效应与适宜的草地施肥时期

本研究发现, 氮和磷对于草原生态系统的碳交换具有很强的交互作用, 其互作效应因养分添加时期的不同而有所不同。具体地说, 在夏季(7月份), 同时添加氮和磷, 二者对生态系统碳交换的两个指标(*NEE*和*GEP*)的促进作用均表现为加性效应; 但是, 当施肥时期提前到早春融雪期(4月份), 氮和磷共同添加时, 二者对于*NEE*和*GEP*的促进作用表现为协同效应。为什么不同的养分添加时期会导致两种不同的效应? 我们推测可能与牧草的生育进程和



养分发挥作用的时间有关。从气温和降水的数据可以看出,早春养分添加处理时(4月21日),气温已经升高到10℃以上,牧草特别是多年生牧草正处于返青、分蘖和地上器官开始建成的阶段,此时补充氮磷养分,促进了越冬蘖芽的生长、分蘖的发生和新生叶的建成。值得一提的是,4月21日之前的降水累计只有14.9 mm,而之后雨水也逐渐增加,自4月21日至夏季养分添加处理时(7月15日),累计降水122.2 mm,这样肥跟水走,提高了氮和磷的利用效率,为植物快速增长期奠定了良好的基础,在8月份(生物量高峰期)测定生态系统碳交换时,表现出协同效应。而夏季养分添加在7月15日进行,由于其作用时间推迟了85天,错过了前期的生长,虽然7月15日至8月31日累计降水达到140.3 mm,但是,受到前期生长的影响,仅表现为加性效应。尽管这一推测还有待于进一步验证,但本实验结果清晰地说明,氮磷共同添加对于生态系统碳交换的促进作用比氮磷单独添加效果好,且早春融雪期(4月份)氮磷共同添加的促进作用比夏季(7月份)效果好。

需要指出的是,本研究的氮和磷分别只设置了一个水平,而草原群落是由多种物种组成的。不同植物种其生长发育及光合特性对氮和磷的反应又有所不同,进而会影响到碳的循环。因此,未来的研究可以考虑不同氮和磷浓度水平的组合,以更好地揭示氮和磷对草原生态系统影响的互作效应随养分水平的变化规律。

## 4 结论

本实验结果表明,对于典型草原严重退化的群落,单独添加氮或磷对生态系统碳交换过程没有显著促进效应,而氮磷共同添加可以显著提高草地NEE,从而提高固碳能力。从不同添加时期的效果看,早春融雪期(4月份)氮磷添加对NEE、ER和GEP促进的互作机制表现为正协同效应,而夏季(7月份)的互作机制仅为加性效应。这些结果对于生产上恢复退化草地有一定的启示:1)草地退化导致了多种养分共同限制,因此,恢复退化草地需要同时补充多种养分元素,如同时补充氮和磷。2)由于早春融雪期施肥氮磷之间存在协同效应,优于夏季的加性效应,对于退化草地而言,早春融雪期(4月下旬)补充养分比夏季快速生长期(7月中旬)效果更佳。

**致谢** 感谢内蒙古锡林郭勒草原国家野外观测研究站(中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站)提供的支持和帮助。感谢中国科学院植物研究所武运涛、河南大学的志愿者侯睿在野外试验中给予的帮助。

## 参考文献

- Ågren GI, Wetterstedt JÅM, Billberger MFK (2012). Nutrient limitation on terrestrial plant growth—Modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*, 194, 953-960.
- Allgeier JE, Rosemond AD, Layman CA (2011). The frequency and magnitude of non-additive responses to multiple nutrient enrichment. *Journal of Applied Ecology*, 48, 96-101.
- Bagchi S, Ritchie ME (2010). Introduced grazers can restrict potential soil carbon sequestration through impacts on plant community composition. *Ecology Letters*, 13, 959-968.
- Bai X, Cheng JH, Zheng SX, Zhan SX, Bai YF (2014). Ecophysiological responses of *Leymus chinensis* to nitrogen and phosphorus additions in a typical steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 103-115. [白雪, 程军回, 郑淑霞, 詹书侠, 白永飞 (2014). 典型草原建群种羊草对氮磷添加的生理生态响应. 植物生态学报, 38, 103-115.]
- Bai YF, Wu JG, Clark CM, Naeem S, Pan QM, Huang JH, Zhang LX, Han XG (2010). Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, 16, 358-372.
- Bai YF, Wu JG, Xing Q, Pan QM, Huang JH, Yang DL, Han XG (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*, 89, 2140-2153.
- Bubier JL, Moore TR, Bledzki LA (2007). Effects of nutrient addition on vegetation and carbon cycling in an ombrotrophic bog. *Global Change Biology*, 13, 1168-1186.
- Chen Q, Hooper DU, Lin S (2011). Shifts in species composition constrain restoration of overgrazed grassland using nitrogen fertilization in Inner Mongolian steppe, China. *PLOS ONE*, 6, e16909. DOI: 10.1371/journal.pone.0016909.
- Chen SP, Lin GH, Huang JH, Jenerette GD (2009). Dependence of carbon sequestration on the differential responses of ecosystem photosynthesis and respiration to rain pulses in a semiarid steppe. *Global Change Biology*, 15, 2450-2461.
- Chen ZZ, Sheng XW, Yang ZG, Huang DH (1985). The ecological effects of fertilization during rainy season on various types of steppe on the Xilin River Valley, Inner Mongolia/Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station, Academia Sinica. *Research on Grassland Ecosystem: No.1*. Science Press, Beijing. 225-232. [陈佐忠, 盛修武,

- 杨宗贵, 黄德华 (1985). 不同类型草原群落雨季施肥的生态效应//中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. 草原生态系统研究: 第一集. 科学出版社, 北京. 225-232.]
- Dong CC, Wang W, Liu HY, Xu XT, Zeng H (2019). Temperate grassland shifted from nitrogen to phosphorus limitation induced by degradation and nitrogen deposition: evidence from soil extracellular enzyme stoichiometry. *Ecological Indicators*, 101, 453-464.
- 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.
- Guan SY, Qi PQ, Kang SA, Chang JB (1997). Effects on the steppe soil nutrient contents under different grazing intensities//Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station, Academia Sinica. *Research on Grassland Ecosystem: No.5*. Science Press, Beijing. 17-22. [关世英, 齐沛钦, 康师安, 常进宝 (1997). 不同牧压强度对草原土壤养分含量的影响初析//中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. 草原生态系统研究: 第五集. 科学出版社, 北京. 17-22.]
- Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168, 377-385.
- Hao YB, Zhou CT, Liu WJ, Li LF, Kang XM, Jiang LL, Cui XY, Wang YF, Zhou XQ, Xu CY (2017). Aboveground net primary productivity and carbon balance remain stable under extreme precipitation events in a semiarid steppe ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 240-241, 1-9.
- 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.
- Harpole WS, Potts DL, Suding KN (2007). Ecosystem responses to water and nitrogen amendment in a California grassland. *Global Change Biology*, 13, 2341-2348.
- Hasi MQ, Zhang XY, Niu GX, Wang YL, Huang JH (2018). Effects of nitrogen addition on ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in a meadow steppe, Inner Mongolia. *Chinese Bulletin of Botany*, 53, 27-41. [哈斯木其尔, 张学耀, 牛国祥, 王银柳, 黄建辉 (2018). 氮素添加对内蒙古草甸草原生态系统CO<sub>2</sub>交换的影响. 植物学报, 53, 27-41.]
- Jasoni RL, Smith SD, Arnone III JA (2005). Net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange in Mojave Desert shrublands during the eighth year of exposure to elevated CO<sub>2</sub>. *Global Change Biology*, 11, 749-756.
- Jiang J, Wang YP, Yang YH, Yu MX, Wang C, Yan JH (2019). Interactive effects of nitrogen and phosphorus additions on plant growth vary with ecosystem type. *Plant and Soil*, 440, 523-537.
- Li JD, Liu JX (1981). Preliminary report on application of nitrogen fertilizer in *Leymus chinensis* grassland. *Chinese Grassland*, 3, 58-59. [李建东, 刘建新 (1981). 羊草草原施用氮肥的研究初报. 中国草原, 3, 58-59.]
- Li P, Sayer EJ, Jia Z, Liu WX, Wu YT, Yang S, Wang CZ, Yang L, Chen DM, Bai YF, Liu LL (2020). Deepened winter snow cover enhances net ecosystem exchange and stabilizes plant community composition and productivity in a temperate grassland. *Global Change Biology*, 26, 3015-3027.
- Li RX, Liu QF, Li D, Cheel H, Zhao MY, Niu JM (2018). Ecological stoichiometry of degraded *Leymus chinensis* steppe in Xilin River Basin. *Chinese Journal of Grassland*, 40, 75-80. [李瑞新, 刘庆福, 李丹, 澈格勒根, 赵梦颖, 牛建明 (2018). 锡林河流域退化羊草草原的生态化学计量学研究. 中国草地学报, 40, 75-80.]
- Li SL, Chen YJ, Guan SY, Kang SA (2002). Relationships between soil degradation and rangeland degradation. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 16, 92-95. [李绍良, 陈有君, 关世英, 康师安 (2002). 土壤退化与草地退化关系的研究. 干旱区资源与环境, 16, 92-95.]
- Li YH (1988). The divergence and convergence of *Aneurolepidium chinense* steppe and *Stipa grandis* steppe under the grazing influence in Xilin River valley, Inner Mongolia. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 12, 189-196. [李永宏 (1988). 内蒙古锡林河流域羊草草原和大针茅草原在放牧影响下的分异和趋同. 植物生态学报, 12, 189-196.]
- Niu SL, Wu MY, Han Y, Xia JY, Zhang Z, Yang HJ, Wan SQ (2010). Nitrogen effects on net ecosystem carbon exchange in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 16, 144-155.
- Niu SL, Yang HJ, Zhang Z, Wu MY, Lu Q, Li LH, Han XG, Wan SQ (2009). Non-additive effects of water and nitrogen addition on ecosystem carbon exchange in a temperate steppe. *Ecosystems*, 12, 915-926.
- Oberbauer SF, Tweedie CE, Welker JM, Fahnestock JT, Henry GHR, Webber PJ, Hollister RD, Walker MD, Kuchy A, Elmore E, Starr G (2007). Tundra CO<sub>2</sub> fluxes in response to experimental warming across latitudinal and moisture gradients. *Ecological Monographs*, 77, 221-238.
- Pan QM, Bai YF, Han XG, Yang JC (2004). Studies on the fate of labelled nitrogen applied to a *Leymus Chinensis* community of typical steppe in Inner Mongolia grassland. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 665-671. [潘庆民, 白永飞, 韩兴国, 杨景成 (2004). 内蒙古典型草原羊草群落氮素去向的示踪研究. 植物生态学报, 28, 665-671.]
- Raich JW, Potter CS (1995). Global patterns of carbon dioxide emissions from soils. *Global Biogeochemical Cycles*, 9, 23-36.
- Rong YP, Han JG, Wang P, Mao PS (2001). The effects of grazing intensity on soil physics and chemical properties. *Grassland of China*, 23, 41-47. [戎郁萍, 韩建国, 王培, 毛培胜 (2001). 放牧强度对草地土壤理化性质的影响.

- 中国草地, 23, 41-47.]
- Saarnio S, Järviö S, Saarinen T, Vasander H, Silvola J (2003). Minor changes in vegetation and carbon gas balance in a boreal mire under a raised CO<sub>2</sub> or NH<sub>4</sub>NO<sub>3</sub> supply. *Ecosystems*, 6, 46-60.
- Sanyal SK, de Datta SK (1991). *Chemistry of Phosphorus Transformations in Soil*. Springer, New York.
- Shen HH, Zhu YK, Zhao X, Geng XQ, Gao SQ, Fang JY (2016). Analysis of current grassland resources in China. *Chinese Science Bulletin*, 61, 139-154. [沈海花, 朱言坤, 赵霞, 耿晓庆, 高树琴, 方精云 (2016). 中国草地资源的现状分析. 科学通报, 61, 139-154.]
- Tian DS, Niu SL (2015). A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, 10, 024019. DOI: 10.1088/1748-9326/10/2/024019.
- Tian DS, Niu SL, Pan QM, Ren TT, Chen SP, Bai YF, Han XG (2016). Nonlinear responses of ecosystem carbon fluxes and water-use efficiency to nitrogen addition in Inner Mongolia grassland. *Functional Ecology*, 30, 490-499.
- Vose JM, Elliott KJ, Johnson DW, Tingey DT, Johnson MG (1997). Soil respiration response to three years of elevated CO<sub>2</sub> and N fertilization in ponderosa pine (*Pinus ponderosa* Doug. ex Laws.). *Plant and Soil*, 190, 19-28.
- Wang B, Li J, Jiang WW, Zhao L, Gu S (2012). Impacts of the rangeland degradation on CO<sub>2</sub> flux and the underlying mechanisms in the Three-River Source Region on the Qinghai-Tibetan Plateau. *China Environmental Science*, 32, 1764-1771. [王斌, 李洁, 姜微微, 赵亮, 古松 (2012). 草地退化对三江源区高寒草甸生态系统CO<sub>2</sub>通量的影响及其原因. 中国环境科学, 32, 1764-1771.]
- Wang JW, Cai YQ (1988). Study on genesis, types and characteristics of the soils of the Xilin River Basin/Inner Mongolia Grassland Ecosystem Research Station, Academia Sinica. *Research on Grassland Ecosystem: No.3*. Science Press, Beijing. 24-83. [汪久文, 蔡蔚祺 (1988). 锡林河流域土壤的发生类型及其性质的研究//中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. 草原生态系统研究: 第三集. 科学出版社, 北京. 24-83.]
- Wang WY, Wang QJ, Wang G, Jing ZC (2007). Effects of land degradation and rehabilitation on vegetation carbon and nitrogen content of alpine meadow in China. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 1073-1078. [王文颖, 王启基, 王刚, 景增春 (2007). 高寒草甸土地退化及其恢复重建对植被碳、氮含量的影响. 植物生态学报, 31, 1073-1078.]
- Xia JY, Niu SL, Wan SQ (2009). Response of ecosystem carbon exchange to warming and nitrogen addition during two hydrologically contrasting growing seasons in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 15, 1544-1556.
- Yan LM, Chen SP, Huang JH, Lin GH (2011). Increasing water and nitrogen availability enhanced net ecosystem CO<sub>2</sub> assimilation of a temperate semiarid steppe. *Plant and Soil*, 349, 227-240.
- Yang Q, Wang W, Zeng H (2018). Effects of nitrogen addition on the plant diversity and biomass of degraded grasslands of Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 430-441. [杨倩, 王妮, 曾辉 (2018). 氮添加对内蒙古退化草地植物群落多样性和生物量的影响. 植物生态学报, 42, 430-441.]
- Yang Y (2005). *Relationship Between Soil Available Phosphorus and Above-ground Net Primary Productivity and Response of Soil Available Phosphorus to Nutrient Addition in Leymus chinensis Steppe in Inner Mongolia*. Master degree dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. 27-31. [杨阳 (2005). 内蒙古羊草草原土壤有效磷与地上净初级生产力间的关系以及对养分添加的响应. 硕士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京. 27-31.]
- Zhou GY, Luo Q, Chen YJ, He M, Zhou LY, Frank D, He YH, Fu YL, Zhang BC, Zhou XH (2019). Effects of livestock grazing on grassland carbon storage and release override impacts associated with global climate change. *Global Change Biology*, 25, 1119-1132.
- Zhou HK, Zhao XQ, Zhou L, Liu W, Li YN, Tang YH (2005). A study on correlations between vegetation degradation and soil degradation in the 'Alpine Meadow' of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 14, 31-40. [周华坤, 赵新全, 周立, 刘伟, 李英年, 唐艳鸿 (2005). 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究. 草业学报, 14, 31-40.]
- Zhou W, Gang CC, Zhou L, Chen YZ, Li JL, Ju WM, Odeh I (2014). Dynamic of grassland vegetation degradation and its quantitative assessment in the northwest China. *Acta Oecologica*, 55, 86-96.
- Zong N, Shi PL, Jiang J, Meng FS, Ma WL, Xiong DP, Song MH, Zhang XZ (2013). Effects of fertilization and grazing exclosure on vegetation recovery in a degraded alpine meadow on the Tibetan Plateau. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 19, 905-913. [宗宁, 石培礼, 蒋婧, 孟丰收, 马维玲, 熊定鹏, 宋明华, 张宪洲 (2013). 施肥和围栏封育对退化高寒草甸植被恢复的影响. 应用与环境生物学报, 19, 905-913.]
- Zong N, Shi PL, Niu B, Jiang J, Song MH, Zhang XZ, He YT (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.]

责任编辑: 程磊 编辑: 赵航