内蒙古和青藏高原草原植物叶片与根系氮利用效率空间格局及影响因素

符义稳^{1,2} 田大栓² 汪金松² 牛书丽^{2,3} 赵垦田^{1*}

¹西藏农牧学院高原生态研究所, 西藏林芝 860000; ²中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; ³中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

摘要 氮利用效率是植物的关键功能性状, 同时紧密关联生态系统功能, 但是目前对氮利用效率的区域格局及影响因素仍然不清楚。该研究分析了内蒙古和青藏高原草原82个调查地点、139种植物叶片和根系的氮利用效率及其与环境因素、植物功能群之间的关系, 实验结果显示: 1) 草甸草原植物叶片的氮利用效率为 $53 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$, 显著大于高寒草甸($46 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$)、荒漠草原($41 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$)和典型草原($39 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$)。高寒草甸根系氮利用效率为 $108 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$, 显著高于其他生态系统。2) 叶片氮利用效率比根系对温度更加敏感, 但随着干旱指数的增加, 两者均表现出显著的降低趋势。3) 杂类草叶片和根系氮利用效率低于莎草科和禾本科植物, 豆科植物叶片和根系氮利用效率分别比非豆科植物低48%和60%。4) 植物氮利用效率与土壤氮含量之间没有显著关系。总体上, 内蒙古和青藏高原草原植物叶片和根系氮利用效率的空间格局存在差异, 主要影响因素为植物功能群和干旱指数。本研究系统揭示内蒙古和青藏高原草原植物氮利用效率的空间格局及关键驱动因子, 有助于在全球变化背景下了解我国草地生产力维持机制, 同时为草原生态系统管理提供科学依据。

关键词 氮利用效率; 植物功能群; 功能性状; 干旱指数; 草原生态系统

符义稳, 田大栓, 汪金松, 牛书丽, 赵垦田 (2019). 内蒙古和青藏高原草原植物叶片与根系氮利用效率空间格局及影响因素. 植物生态学报, 43, 566–575. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0044

Patterns and affecting factors of nitrogen use efficiency of plant leaves and roots in Nei Mongol and Qinghai-Xizang Plateau grasslands

FU Yi-Wen^{1,2}, TIAN Da-Shuan², WANG Jin-Song², NIU Shu-Li^{2,3}, and ZHAO Ken-Tian^{1*}

¹Institute of Plateau Ecology, Tibet Agriculture and Animal Husbandry College, Nyingchi, Xizang 860000, China; ²Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and ³College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Nitrogen use efficiency (*NUE*) is a key functional trait in plants, which closely relates to ecosystem functions. However, it is still unclear about the regional patterns and affecting factors of plant *NUE*.

Methods This study quantified leaf and root *NUE* in 139 grassland plant species and explored their relationships with environmental factors and plant functional groups across 82 sampling sites in Nei Mongol and Qinghai-Xizang Plateau.

Important findings 1) We found that leaf *NUE* ($53 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$) in meadow steppe was significantly greater than those in alpine meadow ($46 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$), desert steppe ($41 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$) and typical steppe ($39 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$). Root *NUE* ($108 \text{ g} \cdot \text{g}^{-1}$) in alpine meadow was higher than those in other ecosystems. 2) Leaf *NUE* was more sensitive to temperature than root *NUE*, but with increasing drought index they all showed a significant decrease. 3) Leaf and root *NUE* in forbs were significantly lower than sedges and grasses. In addition, leaf and root *NUE* of legume were 48% and 60% lower than those of non-legume, respectively. 4) Plant *NUE* did not show any significant relationship with soil nitrogen content. Overall, there was significant difference between leaf and root *NUE* in their spatial patterns in the Nei Mongol and Qinghai-Xizang Plateau grasslands. The main impacting factors were plant functional group and drought index. The findings are helpful for better understanding the mechanisms underlying the variation of grassland productivity in China, and also provide more scientific basis for grassland management.

收稿日期Received: 2019-02-28 接受日期Accepted: 2019-07-10

基金项目: 国家自然科学基金(31600356)和国家重点基础研究发展计划(2017YFA0604801)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31600356), and the National Basic R&D Program of China (2017YFA0604801).

* 通信作者Corresponding author (zhaokt@sina.com)

Key words nitrogen use efficiency; plant functional group; functional traits; drought index; grassland ecosystem

Fu YW, Tian DS, Wang JS, Niu SL, Zhao KT (2019). Patterns and affecting factors of nitrogen use efficiency of plant leaves and roots in Nei Mongol and Qinghai-Xizang Plateau grasslands. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 566–575. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0044

氮是植物生长所必需的主要营养元素(Vermeer & Berendse, 1983), 而草原生态系统普遍受到氮限制(Vitousek & Howarth, 1991; Elser *et al.*, 1996)。因而, 氮利用效率高的草原植物有利于适应氮限制生境, 同时对维持草原生态系统生产力具有重要作用(Li *et al.*, 2010)。通常, 植物氮利用效率(NUE)定义为植物吸收单位氮所能生产的生物量(Birk & Vitousek, 1986; Berendse & Aerts, 1987; Hiremath & Ewel, 2001)。尽管前人对植物NUE已经进行了大量研究, 但大部分研究是基于植物叶片NUE (Field *et al.*, 1983; Tian *et al.*, 2017), 缺乏区域尺度上系统比较植物叶片与根系NUE空间格局差异及其主要影响因素的研究。

草原植物NUE主要受气候条件、土壤氮含量和植物功能群的共同影响。降水是限制草地生态系统生产力的主要因素, 尤其是干旱和半干旱草原(Le Houerou, 1984; Bai *et al.*, 2008; Hu *et al.*, 2010)。例如, McCulley等(2009)发现, 草原植物NUE随水分供应增加而增加, 主要由于水分添加缓解了植物水分胁迫, 促进植物生长进而提高NUE。此外, 高土壤含水量有利于把根际外土壤氮运输至根系表面, 便于根系吸收从而提高根系NUE (Cramer *et al.*, 2009)。温度对植物NUE也具有重要调节作用。如在高寒草原生态系统中, 植物生长和温度变化密切相关(An *et al.*, 2005; Reich, 2009; Niu *et al.*, 2010; Norby *et al.*, 2010)。高寒草原植物生命周期普遍较短, 温度升高会延长植物物候期和叶片寿命, 促进植物从老叶中回收养分, 从而促进植物生长和提高植物NUE (Chu *et al.*, 2008; Yu *et al.*, 2010)。

土壤氮含量是影响草原植物NUE的重要因素。植物主要通过根系从土壤中获取无机氮, 用于维持自身的生长发育(Xu *et al.*, 2012)。然而, 土壤中90%以上的氮都是有机氮, 而大部分有机氮只有通过微生物矿化之后才能被根系吸收和利用(Burton *et al.*, 2007; 王学霞等, 2018)。前人研究表明, 在水分适宜的条件下, 较高的土壤有效氮含量会促进草本植物NUE, 但是当有效氮含量超过一定阈值, NUE反而下降(Silver, 1994; Vázquez de Aldana & Berendse,

1997)。因此, 土壤氮含量与植物NUE之间的关系比较复杂。

草原植物NUE在不同功能群之间可能存在差异。相关研究表明, 不同植物功能群的氮利用策略不同, 如在氮吸收特点、氮在植物体内运输途径、分配状况以及氮再吸收等方面存在差异, 这些差异可能导致功能群之间NUE的不同(苏波等, 2000; Han *et al.*, 2012)。例如, 豆科和非豆科植物NUE明显不同, 主要因为豆科植物根系与固氮微生物形成根瘤, 将大气中N₂还原为氨, 进而为自身提供氮。与非豆科植物相比, 豆科植物无需最大限度地从土壤中获取氮和最大化自身NUE, 所以豆科植物NUE明显低于非豆科植物(Reed, 2017)。此外, 前人单点实验发现草原生态系统中莎草科与禾本科植物NUE没有差异, 但是它们与杂类草NUE有明显差异(Vázquez de Aldana & Berendse, 1997)。因此, 由于不同草原生态系统类型之间在气候条件、土壤氮含量以及植物功能群等方面的差异, 导致草原生态系统之间NUE可能也存在差异。

草原是全球陆地生态系统的重要组成部分。中国草原约占国土面积的40% (Wang & Wesche, 2016), 而青藏高原和内蒙古草原占中国草地面积的55% (Zhang *et al.*, 2014; Briske *et al.*, 2015)。因此, 本研究以内蒙古和青藏高原草原生态系统为研究对象, 旨在揭示植物NUE的区域格局, 并进一步解析草原植物NUE如何受气候、植物功能群、土壤氮含量和生态类型的影响。拟解决的具体科学问题如下: 1) 内蒙古和青藏高原草原植物叶片和根系NUE的空间格局有何不同? 2) 影响草原植物NUE的主要因素是什么?

1 材料和方法

1.1 数据获取

本研究数据库来自于前人发表的数据文章(Geng *et al.*, 2017)。迄今为止, 该数据库系统测定内蒙古和青藏高原草原植物叶片和根系的养分浓度及相关性状, 但是仍未解析和比较草原植物叶片和根

系 NUE 的空间格局及影响因素。同时,该数据库的优势还在于系统匹配地调查了草原植物叶片和根系性状,并采用统一标准进行野外取样和室内样品处理和化学指标分析。数据库主要包括内蒙古和青藏高原草原生态系统,植被类型具体包括荒漠草原、典型草原、草甸草原和高寒草甸。地理区域跨度 90.8° – 120.12° E, 30.31° – 50.19° N, 海拔553–5 105 m, 共包含82个调查地点和139个植物种。样地年平均气温为 -5.8 – 4.1 $^{\circ}$ C, 年降水量148–604 mm, 年蒸发量300–608 mm。每个调查地点的年平均气温和年降水量是通过研究区680个气象监测站过去55年(1951–2005)记录数据,用经度、纬度和海拔高度作为预测因素,通过线性模型分析得到。水分蒸发散是通过水分平衡公式(Thornthwaite, 1948)计算得到。植物功能群主要包括禾草类(优势种为针茅属(*Stipa*))植物,莎草类(优势种为嵩草属(*Kobresia*))植物,以及杂类草(优势种为葱属(*Allium*)和委陵菜属(*Potentilla*))植物。植物叶片和根系样品在野外经过处理后,在实验室内烘干至恒质量,统一使用球磨仪(NM200, Retsch, Haan, Germany)粉碎。粉碎后的样品采用元素分析仪(2400 II CHN, Perkin-Elmer, Massachusetts, USA)测定氮含量。同时对每个地点0–10 cm土壤样品进行预处理,新鲜土样过2 mm筛,并将细根挑干净后分成两份。一份土样用KCl溶液浸提,浸提液使用连续流动分析仪(SAN Plus, Skalar, Netherlands)测定土壤硝态氮和铵态氮含量;另一份土样在室内风干之后,使用球磨仪进行粉碎,然后采用凯氏定氮仪(KjelFlex-360, BUCHI, Flawil, Switzerland)测定土壤全氮含量。相关数据的测定方法详见Geng等(2017)文中介绍。

1.2 数据分析

植物 NUE 计算一般采用Chapin III和Moilanen (1991)提出的Chapin指数,通过计算植物生物量与植物养分贮量之比来表征。因而, NUE 等同于植物体养分浓度的倒数。 NUE ($g \cdot g^{-1}$)的计算公式为 $1/E$, $E = Ap/m = m \times Cp/m = Cp$; 式中 E 为Chapin指数, m 为植物生物量($kg \cdot hm^{-2}$), Ap 为植物养分贮量($kg \cdot hm^{-2}$), Cp 为植物体的养分含量(%)。统计分析首先采用单因素方差分析,比较植物叶片和根系 NUE 受不同草地类型、干旱指数($r = E_0/P$, E_0 为年蒸发能力, P 为年降水量;根据草原干湿气候带标准, $r < 1$ 为湿润带, 1.0–1.6为半湿润带, 1.6–3.5为半干旱带)、植物功能

群(豆科与非豆科植物;杂类草、禾本科与莎草科)的影响。然后,进一步利用线性回归,分析植物叶片或根系 NUE 与年平均气温、年降水量、干旱指数、土壤全氮或有效氮含量之间的定量关系。上述统计分析均采用SPSS 22.0软件完成,并使用SigmaPlot 12.5软件制图。最后,基于SPSS Amos 21.0软件,利用结构方程模型综合分析生物和非生物因素对植物叶片或根系 NUE 影响效应的方向和大小。由于生物因素植物功能群(杂类草、禾本科、莎草科)为分类变量,我们参考前人研究(Zhang & Chen, 2015; Wang *et al.*, 2019),将杂类草、禾本科、莎草科功能群半定量为1、2、3代入模型分析,并利用Microsoft Visio软件作图。

2 结果和分析

基于对内蒙古和青藏高原调查数据的整合分析,结果显示内蒙古和青藏高原草原植物叶片平均 NUE 为 $44 g \cdot g^{-1}$,显著低于根系 NUE ($100 g \cdot g^{-1}$)(图1),叶片 NUE 约为根系的44%。而在不同生态系统类型之间,草甸草原($53 g \cdot g^{-1}$)和高寒草甸($46 g \cdot g^{-1}$)植物叶片 NUE 显著大于荒漠草原($41 g \cdot g^{-1}$)和典型草原($39 g \cdot g^{-1}$)。但是,根系 NUE 在不同生态系统之间却表现出不同格局,具体表现为高寒草甸根系 NUE 最高($108 g \cdot g^{-1}$),其他生态系统类型之间根系 NUE 没有显著差异。叶片和根系 NUE 对气候因子表现出不同的响应格局。例如,随着年平均气温升高,叶片 NUE 呈显著降低趋势,斜率为 -0.0013 。而根系 NUE 与年平均气温没有显著关系。沿着年降水量梯度,叶片或根系 NUE 均没有显著变化趋势(图2)。但是,随着干旱指数的增加,叶片和根系 NUE 均表现出显著降低趋势(图3)。叶片 NUE 与干旱指数关系的斜率为 -0.0051 ,低于根系 NUE 与干旱指数关系的斜率 -0.0128 。

在不同植物功能群之间,草原植物叶片和根系 NUE 的响应规律一致,均表现出莎草科植物 NUE 最高,而杂类草 NUE 最低(图4)。例如,莎草科、禾本科植物和杂类草的叶片 NUE 分别为 $50 g \cdot g^{-1}$ 、 $49 g \cdot g^{-1}$ 和 $42 g \cdot g^{-1}$ 。莎草科、禾本科和杂类草植物根系 NUE 分别为 $181 g \cdot g^{-1}$ 、 $114 g \cdot g^{-1}$ 和 $85 g \cdot g^{-1}$,莎草科植物与杂类草根系 NUE 相差213%。非豆科植物叶片和根系 NUE 分别为 $46 g \cdot g^{-1}$ 和 $104 g \cdot g^{-1}$,显著高于豆科植物48%和60%。但是,土壤有效氮或全氮含量与草原植

图1 沿水分梯度不同草原生态系统类型植物叶片和根系氮利用效率。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$), n 代表样本量。
Fig. 1 Differences of leaf and root nitrogen use efficiency (NUE) among different grassland ecosystems along a precipitation gradient. Different lowercase letters indicate a significant difference ($p < 0.05$), and n represents the sample size of observations.

图2 年平均气温和年降水量与草原植物叶片或根系氮利用效率之间的关系。 n 表示样本量。
Fig. 2 Relationships of leaf or root nitrogen use efficiency (NUE) with mean annual air temperature and mean annual precipitation. n represents the sample size of observations.

物NUE均没有显著关系(图5)。最后, 进一步基于结构方程模型综合分析, 我们发现植物功能群和干旱指数是影响草原植物叶片和根系NUE的主要因素。例如, 植物功能群影响叶片和根系NUE的路径系数分别为0.30和0.54, 干旱指数作用于叶片和根系NUE的路径系数分别为-0.19和-0.17, 而其他因素

的效应不显著(图6)。

3 讨论

3.1 气候条件对植物叶片和根系NUE的影响

本研究结果发现植物叶片或根系NUE与年降水量之间没有显著关系, 这与前人的研究结果不一

图3 干旱指数与草原植物叶片或根系氮利用效率之间的关系。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$), n 表示样本量。

Fig. 3 Relationships between drought index and leaf or root nitrogen use efficiency (NUE) in grassland plants. Different lowercase letters indicate a significant difference ($p < 0.05$), and n represents the sample size of observations.

图4 不同草原植物功能群的叶片和根系氮利用效率。不同小写字母表示差异显著($p < 0.05$), n 表示样本量。

Fig. 4 Leaf and root nitrogen use efficiency (NUE) among different grassland plant functional groups. Different lowercase letters indicate a significant difference ($p < 0.05$), and n represents the sample size of observations.

致。例如, McCulley等(2009)对北美中部草原植物叶片NUE的研究发现, 叶片NUE随年降水量增加而增加。同样, 吕晓涛等(2010)在内蒙古典型草原的增雨实验发现, 植物NUE随降雨量增加而增加。但是, 白春利(2013)在荒漠草原的研究发现, 短花针茅(*Stipa breviflora*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)叶

片NUE与降水量的关系是非线性的, 即植物NUE随降水量增加而增加, 但是当降水量超过一定阈值之后会导致植物NUE降低。尽管我们没有发现降水对草原植物NUE的显著影响, 但是结果发现高干旱指数会显著抑制植物NUE, 这可能是因为草原地区生态系统蒸发量大, 导致蒸发量主要决定土壤含水量,

图5 土壤全氮或有效氮含量与草原植物叶片或根系氮利用效率之间的关系。 n 表示样本量。
Fig. 5 Relationships of grassland plant leaf or root nitrogen use efficiency (NUE) with soil total nitrogen or available nitrogen content. n represents the sample size of observations.

图6 生物(植物功能群)和非生物因素(年平均气温、年降水量和干旱指数)对植物叶片或根系氮利用效率(NUE)影响的直接和间接效应。图中线条粗细表示影响效应大小,实线表示作用路径显著($p < 0.05$),虚线表示作用路径不显著($p > 0.05$)。绿色表示负效应,红色表示正效应。 R^2 表示解释率。

Fig. 6 Direct and indirect impacts of biotic (plant functional group (PFG)) and abiotic (mean annual air temperature (MAT), mean annual precipitation (MAP) and drought index (r)) factors on leaf or root nitrogen use efficiency (NUE) in grassland plants. Line thickness indicates relative effect size. Solid lines denote a significant influence ($p < 0.05$), whereas dashed lines indicate no significant impact ($p > 0.05$). Green color represents a negative effect, while red color denotes a positive impact. R^2 indicates how much variation can be explained.

而非降水量。我们的研究揭示湿润环境(低干旱指数) 含水量缓解植物水分限制(Yuan *et al.*, 2006); 第二, 促进植物NUE, 可能包含几方面原因。第一, 高土壤 高土壤含水量有利于增强土壤氮运输至植物根际表

面, 便于根系氮吸收(Steenvoorden, 1988); 第三, 高土壤水分倾向于延长氮在植物体内的滞留时间, 并提高植物从老叶中重吸收氮的效率, 进而增加植物 *NUE* (Gong *et al.*, 2011)。

我们发现随着气温升高, 草原植物叶片 *NUE* 显著降低。虽然未见区域尺度上植物 *NUE* 与温度之间关系的研究报道, 但 Yu 等(2017)分析中国草地 132 个地点的植物叶片氮浓度发现, 叶片氮浓度随气温升高而降低。尽管植物氮浓度与氮利用效率之间存在着非线性(倒数函数)关系, 并非一一对应的线性关系, 但是 Yu 等(2017)的研究结果可能部分支持叶片 *NUE* 随气温升高而升高的观点, 本研究发现的随气温升高植物 *NUE* 呈降低趋势的结果与之不相符。这些结果之间的差异可能是由高温和低温草原地区不同植物功能群分布造成的。在低温的青藏高原地区, 主要优势物种是莎草科和禾本科植物。而我们的结果显示这两种植物功能群的 *NUE* 均比较高(图 5)。此外, 我们发现草原植物 *NUE* 与土壤全氮或有效氮含量之间关系不显著, 这与以往研究发现草原植物 *NUE* 随土壤氮含量的增加而降低(Aerts & de Caluwe, 1994; de Aldana & Berendse, 1997; Yuan *et al.*, 2006)的结果不一致。究其原因, 可能包括三方面。第一, 近年来随着氮沉降的不断累积, 草原生态系统氮限制程度减弱(杨晓霞等, 2014); 第二, 部分研究是基于室内氮添加实验, 而室内实验条件通常比较理想, 容易检测出氮添加效应。例如, Aerts 和 de Caluwe (1994)、de Aldana 和 Berendse (1997)分别在室内研究 3 种草原藁草植物和 6 种草原多年生草本植物 *NUE*, 均发现氮添加降低植物 *NUE*; 第三, 部分研究是基于较小空间尺度上的自然氮梯度实验。例如, Yuan 等(2006)在内蒙古多伦县沿着差异明显的自然氮梯度, 人为选择 20 个地点分析两种针茅属植物 *NUE* 与土壤氮含量之间的关系, 发现植物 *NUE* 随土壤氮含量增加而降低。前人研究集中在局部区域尺度上, 年降水量相对较高(385 mm)且变异不大, 加之人为选择土壤氮梯度, 容易发现植物 *NUE* 与土壤氮之间的关系。但是, 本研究覆盖了内蒙古和青藏高原草原, 研究区域尺度和降水变化(148–604 mm)均比较大, 导致土壤水分成为内蒙古和青藏高原草原植物 *NUE* 的主要影响因素, 而非土壤氮含量。

3.2 草原植物功能群之间氮利用效率的差异

从草原植物不同功能群 *NUE* 来看, 莎草科和禾

草科植物的 *NUE* 均高于杂类草, 这一结果部分地与前人研究结果一致。例如, He 等(2008)对中国草地 199 个地点共计 213 个植物种叶片养分的研究得出, 杂类草叶片氮含量高于莎草科和禾本科植物, 可能指示出莎草科和禾草科植物 *NUE* 大于杂类草。具体原因可能如下: 第一, 不同植物功能群适应生境的策略不同(Xu *et al.*, 2015)。莎草科和禾本科植物多以资源保守型物种为主, 倾向于高效利用资源以适应氮缺乏环境, 即提高根系和叶片吸收单位氮产生的生物量(Liu *et al.*, 2018)。而杂类草是资源利用型植物, 倾向于在资源丰富的环境中增强竞争能力, 而适应贫瘠环境的能力较弱, 即养分利用效率低(Aerts & Chapin III, 1999; An *et al.*, 2005)。第二, 莎草科和禾草科植物比叶面积均大于杂类草(杜占池等, 2001)。而前人研究发现, 植物比叶面积与光合能力正相关, 从而促进莎草科和禾草科植物的生长和 *NUE* (Zuo *et al.*, 2016)。

同时, 我们还发现豆科植物 *NUE* 显著低于非豆科植物, 可能主要由豆科与非豆科植物在养分利用策略和环境适应性方面的差异所导致(彭昀月等, 2017)。第一, 从植物利用叶氮来看, 非豆科植物比豆科植物在光合系统内部具有更高效的氮分配机制, 如非豆科植物将更多叶氮分配到羧化系统中, 使非豆科植物具有更高效的氮利用机制(Poorter & Evans, 1998); 第二, 从植物环境适应性方面来看, 非豆科植物净光合速率和比叶面积均高于豆科植物, 而高净光合速率和比叶面积会促进植物生长和 *NUE* (朱军涛等, 2010); 第三, 与植物自身生理特性有关。豆科植物与固氮微生物共生, 通过形成根瘤菌将大气中的氮气还原为氨, 进而为自身提供氮, 即豆科植物获取氮比非豆科植物更加容易。相比而言, 非豆科植物在相同氮养分条件下需通过提高自身 *NUE* 来满足生长过程所需要的氮养分(Shi *et al.*, 2017)。

3.3 草原生态系统之间植物氮利用效率的差异

研究结果显示草甸草原植物叶片 *NUE* 显著高于荒漠草原、典型草原和高寒草甸, 而高寒草甸根系 *NUE* 显著高于其他生态系统。本研究中草甸草原年降水量为 387 mm, 年平均气温 -1.4°C , 干旱指数 1.31, 优势种为禾本科植物。高寒草甸年降水量 450 mm, 年均气温 -2.4°C , 干旱指数 0.87, 优势种为莎草科植物。进一步通过结构方程模型分析发现, 植物功能群对 *NUE* 影响最大, 干旱指数次之。这说明

造成草原生态系统之间 NUE 的差异主要由植物功能群和气候条件共同决定。本研究中高寒草甸和草甸草原优势植物 NUE 均比较高, 并且它们的干旱指数低于其他生态系统。低干旱指数(高土壤含水量)有利于微生物对土壤有机质的分解和氨化, 从而提高土壤氮矿化速率(Patil *et al.*, 2010)。同时, 高土壤含水量有利于将土壤氮运输至植物根际表面(Steenvoorden, 1988; Yuan *et al.*, 2006), 进而增强植物氮吸收和利用。上述这些因素的共同作用促进草甸草原和高寒草甸植物 NUE 。

4 结论

本研究首次从区域尺度上揭示内蒙古和青藏高原草原植物叶片和根系 NUE 空间格局的异同, 而传统研究主要关注植物叶片 NUE 。我们主要发现草原植物叶片 NUE 明显低于根系, 不同生态系统之间根系和叶片 NUE 的空间格局存在差异, 主要影响因素为植物功能群和干旱指数。沿着干旱指数梯度或不同植物功能群之间, 植物叶片和根系 NUE 均表现出类似格局。而植物 NUE 受土壤氮含量的影响较小。由于草原地区普遍受到氮限制, 并且 NUE 是反映植物适应氮限制环境的重要策略, 因此本研究有助于了解草原生态系统生产力的维持机制。同时, 在全球氮富集背景下, 植物 NUE 与土壤氮循环紧密关联(如氮淋溶等), 对我国环境保护具有积极意义。

参考文献

- Aerts R, Chapin III FS (1999). The mineral nutrition of wild plants revisited: A re-evaluation of processes and patterns. *Advances Ecological Research*, 30, 1–67.
- Aerts R, de Caluwe H (1994). Nitrogen use efficiency of *Carex* species in relation to nitrogen supply. *Ecology*, 75, 2362–2372.
- An Y, Wan SQ, Zhou XH, Subedar AA, Wallace LL, Luo YQ (2005). Plant nitrogen concentration, use efficiency, and contents in a tallgrass prairie ecosystem under experimental warming. *Global Change Biology*, 11, 1733–1744.
- Bai CL (2013). *Study on Nutrient Use and Stoichiometry of Dominant Plants in Desert Steppe*. PhD dissertation, Inner Mongolia Agricultural University, Huhhot. [白春利 (2013). 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.]
- 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.
- Berendse F, Aerts R (1987). Nitrogen-use-efficiency: A biologically meaningful definition? *Functional Ecology*, 1, 293–296.
- Birk EM, Vitousek PM (1986). Nitrogen availability and nitrogen use efficiency in loblolly pine stands. *Ecology*, 67, 69–79.
- Briske DD, Zhao ML, Han GD, Xiu CB, Kemp DR, Willms W, Havstad K, Kang L, Wang ZW, Wu JG, Han XG, Bai YF (2015). Strategies to alleviate poverty and grassland degradation in Inner Mongolia: Intensification vs production efficiency of livestock systems. *Journal of Environmental Management*, 152, 177–182.
- Burton J, Chen CG, Xu ZH, Ghadiri H (2007). Gross nitrogen transformations in adjacent native and plantation forests of subtropical Australia. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 426–433.
- Chapin III FS, Moilanen L (1991). Nutritional controls over nitrogen and phosphorus resorption from Alaskan birch leaves. *Ecology*, 72, 709–715.
- Chu CJ, Maestre FT, Xiao S, Weiner J, Wang YS, Duan ZH, Wang G (2008). Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations. *Ecology Letters*, 11, 1189–1197.
- Cramer MD, Hawkins HJ, Verboom GA (2009). The importance of nutritional regulation of plant water flux. *Oecologia*, 161, 15–24.
- Du ZC, Yang ZG, Cui XY (2001). A comparative study on leaf area index of five plant communities in typical steppe region of Inner Mongolia. *Grassland of China*, 23, 13–18. [杜占池, 杨宗贵, 崔晓勇 (2001). 内蒙古典型草原地区5类植物群落叶面积指数的比较研究. 中国草地, 23, 13–18.]
- Elser JJ, Dobberfuhl DR, MacKay NA, Schampel JH (1996). Organism size, life history, and N:P stoichiometry: Toward a unified view of cellular and ecosystem processes. *BioScience*, 46, 674–684.
- Field C, Merino J, Mooney HA (1983). Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 60, 384–389.
- Geng Y, Ma WH, Wang L, Baumann F, Kühn P, Scholten T, He JS (2017). Linking above- and belowground traits to soil and climate variables: An integrated database on China's grassland species. *Ecology*, 98, 1471. DOI: 10.1002/ecy.1780.
- Gong XY, Chen Q, Lin S, Brueck H, Dittert K, Taube F, Schnyder H (2011). Tradeoffs between nitrogen- and water-use efficiency in dominant species of the semiarid steppe of Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 340, 227–238.
- Han WX, Chen YH, Zhao FJ, Tang LY, Jiang RF, Zhang FS (2012). Floral, climatic and soil pH controls on leaf ash content in China's terrestrial plants. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 376–382.

- 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.
- Hiremath AJ, Ewel JJ (2001). Ecosystem nutrient use efficiency, productivity, and nutrient accrual in model tropical communities. *Ecosystems*, 4, 669–682.
- Hu ZQ, Yu GR, Fan JW, Zhong HP, Wang SQ, Li SG (2010). Precipitation-use efficiency along a 4500-km grassland transect. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 842–851.
- Le Houerou HN (1984). Rain use efficiency: A unifying concept in arid-land ecology. *Journal of Arid Environments*, 7, 213–247.
- Li XF, Zheng XB, Han SJ, Zheng JQ, Li TH (2010). Effects of nitrogen additions on nitrogen resorption and use efficiencies and foliar litterfall of six tree species in a mixed birch and poplar forest, northeastern China. *Canadian Journal of Forest Research*, 40, 2256–2261.
- Liu HY, Mi ZR, Lin L, Wang YH, Zhang ZH, Zhang FW, Wang H, Liu LL, Zhu B, Cao GM, Zhao XQ, Sanders NJ, Classen AT, Reich PB, He JS (2018). Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115, 4051–4056.
- Lü XT (2010). *Nutrient Use Responses of Dominant Plants to Biodiversity, Nitrogen and Water Amendment in A Temperate Steppe*. PhD dissertation, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. [吕晓涛 (2010). 生物多样性、水分和氮素添加对典型草原优势植物养分利用的影响. 博士学位论文, 中国科学院植物研究所, 北京.]
- McCulley RL, Burke IC, Lauenroth WK (2009). Conservation of nitrogen increases with precipitation across a major grassland gradient in the Central Great Plains of North America. *Oecologia*, 159, 571–581.
- Niu SL, Sherry RA, Zhou XH, Wan SQ, Luo YQ (2010). Nitrogen regulation of the climate-carbon feedback: Evidence from a long-term global change experiment. *Ecology*, 91, 3261–3273.
- Norby RJ, Warren JM, Iversen CM, Medlyn BE, McMurtrie RE (2010). CO₂ enhancement of forest productivity constrained by limited nitrogen availability. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 19368–19373.
- Patil RH, Laegdsmand M, Olesen JE, Porter JR (2010). Effect of soil warming and rainfall patterns on soil N cycling in Northern Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 139, 195–205.
- Peng YY, Peng HY, Han WX (2017). The comparison of nitrogen- and phosphorus-use efficiency between legume and non-nitrogen-fixing plant. *Journal of China Agricultural University*, 22, 48–55. [彭韵月, 彭慧元, 韩文轩 (2017). 豆科和非固氮植物氮磷利用效率的比较研究. 中国农业大学学报, 22, 48–55.]
- Poorter H, Evans JR (1998). Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. *Oecologia*, 116, 26–37.
- Reed SC (2017). Disentangling the complexities of how legumes and their symbionts regulate plant nitrogen access and storage. *New Phytologist*, 213, 478–480.
- Reich PB (2009). Elevated CO₂ reduces losses of plant diversity caused by nitrogen deposition. *Science*, 326, 1399–1402.
- Shi YJ, Gao S, Zhou DH, Liu MX, Wang JF, Knops JMH, Mu CS (2017). Fall nitrogen application increases seed yield, forage yield and nitrogen use efficiency more than spring nitrogen application in *Leymus chinensis*, a perennial grass. *Field Crops Research*, 214, 66–72.
- Silver WL (1994). Is nutrient availability related to plant nutrient use in humid tropical forests? *Oecologia*, 98, 336–343.
- Steenvoorden JHAM (1988). How to reduce nitrogen losses in intensive-grassland management. *Ecological Bulletins*, 39, 126–130.
- Su B, Han XG, Huang JH, Qu CM (2000). The nutrient use efficiency (NUE) of plants and its implications on the strategy of plant adaptation to nutrient-stressed environments. *Acta Ecologica Sinica*, 20, 335–343. [苏波, 韩兴国, 黄建辉, 渠春梅 (2000). 植物的养分利用效率 (NUE) 及植物对养分胁迫环境的适应策略. 生态学报, 20, 335–343.]
- Thornthwaite CW (1948). An approach toward a rational classification of climate. *Geographical Review*, 38, 55–94.
- Tian YH, Liu YQ, Jin JJ (2017). Effect of irrigation schemes on forage yield, water use efficiency, and nutrients in artificial grassland under arid conditions. *Sustainability*, 9, 2035.
- Vázquez de Aldana BR, Berendse F (1997). Nitrogen-use efficiency in six perennial grasses from contrasting habitats. *Functional Ecology*, 11, 619–626.
- Vermeer JG, Berendse F (1983). The relationship between nutrient availability, shoot biomass and species richness in grassland and wetland communities. *Vegetatio*, 53, 121–126.
- Vitousek PM, Howarth RW (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry*, 13, 87–115.
- Wang JS, Sun J, Yu Z, Li Y, Tian DS, Wang BX, Li ZL, Niu SL (2019). Vegetation type controls root turnover in global grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 28, 442–455.
- Wang XX, Dong SK, Gao QZ, Zhang Y, Hu GZ, Luo WR (2018). The rate of soil nitrogen transformation decreased by the degradation of alpine grasslands in the Qinghai Tibet Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 27(6), 1–9. [王学霞, 董世魁, 高清竹, 张勇, 胡国铮, 罗文蓉 (2018). 青藏高原退化高寒草地土壤氮矿化特征以及影响因素研究. 草业学报, 27(6), 1–9]

- Wang Y, Wesche K (2016). Vegetation and soil responses to livestock grazing in Central Asian grasslands: A review of Chinese literature. *Biodiversity and Conservation*, 25, 2401–2420.
- Xu GH, Fan XR, Miller AJ (2012). Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology*, 63, 153–182.
- Xu SJ, Fan XY, Wang LL, Zhang XF, An LZ (2015). The patterns of nitrogen and phosphorus stoichiometry across communities along altitudinal gradients in Qilian Mountains, China. *Biochemical Systematics and Ecology*, 62, 58–65.
- 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.]
- Yu HL, Fan JW, Harris W, Li YZ (2017). Relationships between below-ground biomass and foliar N:P stoichiometry along climatic and altitudinal gradients of the Chinese grassland transect. *Plant Ecology*, 218, 661–671.
- Yu HY, Luedeling E, Xu JC (2010). Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 22151–22156.
- Yuan ZY, Li LH, Han XG, Chen SP, Wang ZW, Chen QS, Bai WM (2006). Nitrogen response efficiency increased monotonically with decreasing soil resource availability: A case study from a semiarid grassland in northern China. *Oecologia*, 148, 564–572.
- Zhang Y, Chen HYH (2015). Individual size inequality links forest diversity and above-ground biomass. *Journal of Ecology*, 103, 1245–1252.
- Zhang YL, Qi W, Zhou CP, Ding MJ, Liu LS, Gao JG, Bai WQ, Wang ZF, Zheng D (2014). Spatial and temporal variability in the net primary production of alpine grassland on the Tibetan Plateau since 1982. *Journal of Geographical Sciences*, 24, 269–287.
- Zhu JT, Li XY, Zhang XM, Lin LS, Yang SG (2010). Nitrogen allocation and partitioning within a leguminous and two non-leguminous plant species growing at the southern fringe of China's Taklamakan Desert. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1025–1032. [朱军涛, 李向义, 张希明, 林丽莎, 杨尚功 (2010). 塔克拉玛干沙漠南缘豆科与非豆科植物的氮分配. 植物生态学报, 34, 1025–1032.]
- Zuo XA, Zhang J, Lv P, Zhou X, Li YL, Luo YY, Luo YQ, Lian J, Yue XY (2016). Plant functional diversity mediates the effects of vegetation and soil properties on community-level plant nitrogen use in the restoration of semiarid sandy grassland. *Ecological Indicators*, 64, 272–280.

责任编辑: 吕晓涛 责任编辑: 李 敏 实习编辑: 赵 航