

DOI: 10.5846/stxb201802260388

宗宁, 石培礼. 模拟增温对西藏高原高寒草甸土壤供氮潜力的影响. 生态学报, 2019, 39(12): - .

Zong N, Shi P L. Effects of simulated warming on soil nitrogen supply potential in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(12): - .

## 模拟增温对西藏高原高寒草甸土壤供氮潜力的影响

宗 宁<sup>1,\*</sup>, 石培礼<sup>1,2</sup>

1 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, 北京 100101

2 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要:**过去几十年青藏高原呈现显著的增温趋势, 冬季增温幅度显著高于生长季的季节非对称特征。气候变暖会对生态系统氮素循环产生重要影响, 但关于全年增温与冬季增温对高寒生态系统氮循环的不同影响仍缺乏研究。在青藏高原高寒草甸区开展模拟增温试验, 研究季节非对称增温对高寒草甸生态系统氮循环的影响。该试验布设于 2010 年 7 月, 设置 3 种处理(不增温、冬季增温与全年增温)。研究发现, 开顶箱增温装置造成了小环境的暖干化: 显著提高了地表空气温度和表层土壤温度, 降低了表层土壤含水量。冬季增温会加剧土壤中氮素的流失, 所以在经历了冬季增温后土壤氮含量显著降低; 在生长季节, 土壤氮素周转速率受土壤水分的调控, 在降雨较少的季节, 增温引起的土壤含水量降低会抑制土壤氮周转速率。对于土壤微生物量而言, 高寒草甸土壤微生物量碳表现出明显的季节动态, 在生长季旺盛期较低, 在生长季末期和初冬季节反而较高, 这说明了降低对土壤养分的竞争, 高寒草甸植物氮吸收与土壤微生物氮固持在时间上存在分离。研究结果表明, 冬季增温导致的土壤养分含量变化会影响随后生长季植物群落的生产力、结构组成与碳氮循环等过程, 对生态系统过程产生深远的影响。

**关键词:**冬季增温; 施氮; 土壤供氮潜力; 土壤氮周转速率; 微生物碳氮; 高寒草甸

## Effects of simulated warming on soil nitrogen supply potential in an alpine meadow on the Tibetan Plateau

ZONG Ning<sup>1,\*</sup>, SHI Peili<sup>1,2</sup>

1 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modelling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** The temperature on the Tibetan Plateau has been shown a significant increasing trend since the recent decades. Moreover, the magnitude of warming showed an asymmetric trend with significant higher warming in non-growing seasons than in growing seasons. Climate warming could have significant impact on nitrogen (N) cycling in terrestrial ecosystems. The effects of asymmetric year-round warming on N cycling are still lacking in the alpine meadow ecosystem. We carried out a simulated warming experiment in an alpine meadow to compare the different effects on the N cycle between seasonal asymmetric warming and year-round warming in the alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. The experiment was set up in July 2010, and three kinds of warming treatments, i. e. no warming, non-growing season warming, and year-round warming, were implemented using open-top chambers. Our results showed that the warming devices induced warm and dry microclimate. Both air temperature and surface soil temperature were significantly increased, and soil water content was reduced in surface soil. Warming treatment in non-growing seasons exacerbated the soil N loss, so the soil N content was

**基金项目:** 国家自然科学基金项目(41703079, 31470506); 中国科学院西部青年学者项目(2015 年); 国家重点研发计划项目(2016YFC0501803); 青年创新团队项目(L2NOM2016Q0004)

**收稿日期:** 2018-02-26; **网络出版日期:** 2018-00-00

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zongning@igsrr.ac.cn

decreased significantly. the Soil inorganic N content decreased by 61%, 40%, and 60% in year-round warming treatment in the early growing seasons of 2012, 2013, and 2014, respectively. Meanwhile, winter warming decreased 65% and 25% of the soil inorganic N content in 2013 and 2014, respectively. During growing seasons, soil moisture controlled soil N turnover rate which increased in the seasons with less rainfall, especially in the early growing season. The decrease in soil water content caused by year-round warming could inhibit the soil N turnover rate. The treatment of year-round warming significantly reduced soil net N mineralization during early growing season in 2013 and 2014, but promoted the net N mineralization in July and August, the peak growing seasons. The soil microbial biomass carbon showed obvious seasonal dynamics in the alpine meadow, which was lower during the growing season and higher at the end of the growing season and in the early winter season. Such variations could indicated a seasonal partitioning in the soil N utilization between plants and soil microbes to reduce the nutrient competition. Soil water content showed a parabolic relationship with the net nitrogen mineralization rate, and the peak values occurred when the soil water content reached above 14%. Regression analysis showed that soil microbial biomass in cold seasons was significantly negatively correlated with the inorganic N content in the early growing season, indicating that warming in non-growing seasons has a carryout effect. Specifically, warming in non-growing seasons was not only exerting impact on soil N cycling during the warming stage, but also exerting impact on soil N cycling in the subsequent growing seasons or even more longer time. Our results demonstrate that the change in soil N content due to non-growing season warming could affect community species composition and productivity, as well as ecosystem soil carbon and N cycles in the following growing season. Therefore, warming in non-growing seasons would have profound impact on the ecosystem processes in the alpine meadow.

**Key Words:** winter warming; soil nitrogen supply potential; soil nitrogen mineralization rate; soil microbial carbon and nitrogen; alpine meadow

全球变暖是目前面临的重要环境问题。IPCC 第五次评估报告指出,在全球温度升高的同时也存在明显的季节差异性:非生长季升温显著高于生长季的非对称趋势,在高纬度和高海拔地区更是如此<sup>[1]</sup>。同时,在未来气候变化情景下,这种季节非对称性升温趋势会更加显著<sup>[2-3]</sup>。虽然目前针对增温对陆地生态系统影响已有诸多研究,但主要集中于全年增温对生态系统群落组成<sup>[4-5]</sup>、碳氮循环<sup>[6-7]</sup>、生产力<sup>[5,8-9]</sup>、物候<sup>[10-11]</sup>的影响等的研究,季节非对称性增温对生态系统影响的研究却鲜有开展<sup>[12]</sup>,这在高海拔、高纬度地区忽略了季节非对称性升温的事实,故难以预测未来增温情景对高寒生态系统的影响。

氮素是限制生态系统初级生产的最重要元素之一,土壤氮素的矿化与周转是反映土壤供氮潜力的重要指标。土壤微生物量作为土壤“矿化-固持”过程中易转化氮的存在形式,对土壤供氮潜力有重要的影响。已有的诸多研究表明气候变暖会显著影响生态系统氮素循环过程:在水分不亏缺的情况下,增温会促进土壤氮矿化速率<sup>[13-15]</sup>,在生长季节会提高土壤氮的可利用性满足植物生长发育的需求。利用控制实验,Auyeung 等<sup>[16]</sup>研究了增温和干旱对土壤氮素周转的影响,增温和干旱均显著降低氮矿化速率对温度的敏感性,但在湿润环境中增温对氮矿化速率温度敏感性的影响最大,说明水分条件对增温的影响有重要的调节作用。冬季一般被认为是植物的休眠季节。但相关研究表明,许多影响植物生长季节生理生态活动的过程如土壤矿化作用、养分淋溶、土壤物理性质以及温室气体排放等过程都与上个冬季降雪与土壤冰冻厚度有关<sup>[3,17-18]</sup>。在高寒生态系统,由于积雪或冰冻层的绝热作用,土壤中微生物代谢活动仍比较活跃,且能利用土壤可溶性有机碳<sup>[17,19]</sup>,这对接下来生长季植物生长发育及碳、氮循环都会产生重要影响<sup>[19-20]</sup>。在冬季多数植物处于休眠状态,冬季增温以及伴随的冻融交替过程的增加会增加土壤氮的损失<sup>[21]</sup>。Turner 和 Henry<sup>[21]</sup>利用原位培养试验研究发现,全年增温对土壤净氮矿化速率和淋溶损失影响很小,而冬季增温处理中生长季土壤净氮矿化速率是对照及全年增温处理的 2 倍。由此可见,冬季增温对土壤氮周转速率影响更大,且对土壤氮周转的影响具有延迟效应:不仅对增温期间氮循环过程产生影响,还会影响随后生长季甚至更长时间尺度的氮循环过程<sup>[12,22]</sup>,进

而影响土壤供氮潜力,但其中机理尚不明确。

作为世界上海拔最高的地区,青藏高原高寒生态系统对全球变化响应敏感,且呈现出季节更不均衡的增温特征,已有报道显示,青藏高原冬季增温幅度显著高于全年与生长季<sup>[23-25]</sup>。受高海拔影响,低温限制了高寒草甸土壤氮矿化速率,导致土壤氮素可利用性较低,成为限制高寒草甸初级生产的最重要元素之一<sup>[26-27]</sup>。高寒草地占据了青藏高原面积的 60% 以上,是维持高原地区生产力和畜牧业发展的基础。近几十年来,全球环境变化已经对青藏高原高寒生态系统碳、氮循环产生了重要影响<sup>[28]</sup>。我们前期的研究发现,经历冬季增温后群落生产和碳排放量均显著降低<sup>[29]</sup>,并显著改变群落盖度和结构组成,导致建群种高山嵩草盖度显著降低<sup>[30]</sup>,这可能与增温导致的养分循环过程的改变有关。本研究以西藏高原高山嵩草(*Kobresia pygeama*)草甸为研究对象,设置长期模拟增温样地,对比研究全年增温和冬季增温对高寒草甸土壤氮过程的影响,为青藏高原高寒草甸的管理提供科学指导。

## 1 研究区概况与实验方法

### 1.1 研究区概况

试验布置在西藏拉萨市当雄县草原站(91°05' E, 30°29' N, 海拔 4333 m),地处念青唐古拉山南缘,属于丘间盆地地形。研究区气候属于大陆性高原季风气候,太阳辐射强、气温低、日较差大、年较差小<sup>[31]</sup>。多年平均气温 1.3℃,最冷月(1月)平均气温-10.4℃,最热月(7月)平均气温 10.7℃,气温年较差为 21.0℃。冰冻期一般从 11 月持续至次年 1 月。多年年均降水量 476.8 mm,其中约有 85% 集中在 6—8 月。年蒸发量 1726.7 mm,年平均湿润系数 0.28,介于半湿润半干旱之间<sup>[31-32]</sup>。

研究区优势植被是以高山嵩草为优势种的草原化高寒草甸,建群种有高山嵩草、丝颖针茅(*Stipa capillace*)、窄叶苔草(*Carex montis-everestii*)等,并伴生木根香青(*Anaphalis xylorhiza*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)等杂类草<sup>[31-32]</sup>。由于地处湿润区向半干旱区过渡地带,故该地区高寒草甸中丝颖针茅所占比例较高,具有草原化草甸的特征。本地区土壤属于高寒草甸土,结构为砂壤,土壤有机质含量较为丰富,但活性养分含量低。土壤厚度一般为 0.3—0.5 m,下层砾石含量较高,详细土壤理化特征参照文献 Zong 等<sup>[32]</sup>。

### 1.2 实验设计

模拟增温样地布设于 2010 年 7 月初,样地所在区域植被均一,属天然植被,群落总盖度约为 30%—50%。试验包含 3 种处理:对照(no warming, NW)、冬季增温(warming only in winter, WW)、全年增温(year-round warming, YW),每种增温处理 5 个重复。

增温采用国际冻原研究计划(ITEEX)通用的开顶箱(OTCs)法,OTCs 规格的规格为底部直径 1.5 m,上口直径 1.0 m,高度 0.4 m。材料为 3 mm 的聚碳酸酯,该材料可见光和紫外线的透射率约为 90%,而近红外光线透射率小于 5%<sup>[33]</sup>。2012 年 9 月底开始冬季增温处理,至 2013 年 5 月初植物开始返青前撤掉增温装置,2013 年 9 月底再次安装冬季增温装置,2014 年 5 月初撤掉增温装置<sup>[30]</sup>。样地内安装 HOBO 气象站(Onset Inc., Bourne, MA, USA),在增温处理与非增温处理中分别埋设温度和土壤湿度探头,用于观测增温处理对地表空气温度、0—5 cm 土壤温度和湿度的影响,数据记录频率为 15 min,日尺度降水数据来自距离本研究站点约 4 km 的西藏当雄县气象站(91°06' E, 30°29' N, 海拔 4288 m),从中国气象科学数据共享服务网(<http://cdc.cma.gov.cn>)下载。

### 1.3 样品处理与分析

表层土壤(0—15 cm)样品用土钻(直径 3.8 cm)约每月获取一次。将每次取回的新鲜土壤样品用镊子剔除大的植物根系与石块,再过 2 mm 土壤筛除去细根并充分混匀,用 KCl(1.0 mol/L)溶液浸提(土水比为 1 : 5),并用全自动连续流动分析仪(AA3, Seal, Germany)测定其中的无机氮(包括铵态氮(NH<sub>4</sub><sup>+</sup>-N)和硝态氮(NO<sub>3</sub><sup>-</sup>-N)含量。

在每个实验小区内随机选取 2 个样点,齐地面剪掉植物地上部分并去除地表的凋落物,分别埋入 2 个

PVC管(长度12 cm,管口直径5 cm)至10 cm刻线。随机选择其中一个用保鲜膜封口,并用橡皮筋和胶布捆住,以防降水带来的氮素输入和对管内氮素的淋洗,并能保持适度的透气性<sup>[34]</sup>。同时,把成对的另一个PVC管取出,将其中的土壤装入自封袋,冷藏带回实验室,测定其 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的含量,作为本阶段培养土壤无机氮的初始值。每次培养时间为20—30 d,2012和2014年生长季分别培养3次,2013年生长季培养4次。培养结束后将封口的PVC管内土壤取出,处理方法同培养前土壤样品。

土壤净氮矿化速率采用下面公式进行计算:

$$\Delta NR_{\text{nit}} = (c(\text{NH}_4^+\text{-N})_{\text{L}} - c(\text{NH}_4^+\text{-N})_{\text{F}}) / \Delta T$$

$$\Delta NR_{\text{nit}} = (c(\text{NO}_3^-\text{-N})_{\text{L}} - c(\text{NO}_3^-\text{-N})_{\text{F}}) / \Delta T$$

$$\Delta NR_{\text{min}} = \Delta NR_{\text{amm}} + \Delta NR_{\text{nit}}$$

式中: $\Delta NR_{\text{amm}}$ 、 $\Delta NR_{\text{nit}}$ 和 $\Delta NR_{\text{min}}$ 分别表示净氨化速率、净硝化速率和净矿化速率,单位均为 $\text{mg kg}^{-1} \text{d}^{-1}$ ;  $\Delta T$ 表示培养的时间间隔(d); $c(\text{NH}_4^+\text{-N})_{\text{L}}$ 和 $c(\text{NO}_3^-\text{-N})_{\text{L}}$ 分别表示培养后土壤中铵态氮和硝态氮含量, $c(\text{NH}_4^+\text{-N})_{\text{F}}$ 和 $c(\text{NO}_3^-\text{-N})_{\text{F}}$ 分别表示培养前土壤铵态氮和硝态氮含量,单位均为 $\text{mg/kg}$ 。

将新鲜土壤过2 mm土壤筛,去除植物根系和石块,冷冻于冰箱中。土壤微生物量碳(Soil microbial biomass C, SMBC)测定方法如下:采用氯仿熏蒸-硫酸钾( $\text{K}_2\text{SO}_4$ )浸提-总有机碳(TOC)分析测定土壤微生物量碳<sup>[35]</sup>。将20 g新鲜土样用纯化后的氯仿熏蒸24 h后,与未熏蒸土样采用0.5 mol/L  $\text{K}_2\text{SO}_4$ 溶液(土水比为1:5)进行浸提,抽滤通过0.45  $\mu\text{m}$ 滤膜后用TOC自动分析仪(Elementar Liqui TOC, Elementar Co., Hanau, Germany)测定浸提液中溶解性有机碳含量(DOC)。土壤微生物量氮(Soil microbial biomass N, SMBN)的测定采用氯仿熏蒸-浸提-比色法进行,熏蒸、浸提方法与SMBC一致,浸提液中全氮的测定方法采用过硫酸钾( $\text{K}_2\text{S}_2\text{O}_8$ )氧化-紫外分光光度计比色法。土壤微生物量碳计算方法如下:

$$\text{SMBC} = (\text{DOC}_{\text{fum}} - \text{DOC}_{\text{ufum}}) / K_{\text{ec}}$$

式中, $\text{DOC}_{\text{fum}}$ 和 $\text{DOC}_{\text{ufum}}$ 分别表示熏蒸与未熏蒸溶解性有机碳含量, $K_{\text{ec}}$ 为校正系数0.45<sup>[36]</sup>。土壤微生物量氮(Soil microbial biomass N, SMBN)计算公式与上式相同。

#### 1.4 数据计算与统计分析

对于2012、2013和2014年土壤无机氮含量、净氮矿化速率、微生物碳、氮含量,以增温处理为影响因素,采用单因素方差分析方法进行统计分析。采用回归分析的方法分析土壤含水量与土壤净氮矿化速率之间的关系,并分析寒冷季节土壤微生物量与接下来生长季初期土壤无机氮含量的关系。所有统计分析采用SPSS 16.0(SPSS for Windows, Version 16.0, Chicago, USA),显著性水平为 $P < 0.05$ 。所有图件采用Origin Pro 8.0 (OriginLab Corporation, Northampton, MA, USA)制作。

## 2 结果与分析

### 2.1 增温对小气候的影响

开顶箱增温装置显著提高了地表空气温度和表层土壤(0—5 cm)温度,降低了表层土壤含水量(图1)。2012年6月到2014年12月期间,全年增温处理平均提高了1.6°C空气温度,1.4°C土壤温度,将土壤含水量降低了4.7%(v/v)。冬季增温期间,空气和土壤温度分别提高了1.7°C和1.6°C的,土壤湿度降低了4.8%(v/v)。

全年降雨主要集中在6—9月之间,其中2012、2013和2014年6—9月降雨量分别是312.8、332.5、431.9 mm,分别占全年降雨量的86%、83%和94%(图1)。2012年10月—2013年5月和2013年10月—2014年5月,冬季增温期间降雨量分别是66.4 mm和105.8 mm(图1)。

### 2.2 增温对土壤无机氮含量的影响

生长季初期,不管冬季增温还是全年增温,土壤无机氮含量均显著低于对照处理(图2)。与对照相比较,2012、2013、2014年生长季初期全年增温降低了61%、40%和60%的土壤无机氮,而2013和2014年冬季增温降低了65%和25%的土壤无机氮。而在生长季中后期,增温对土壤无机氮含量无显著影响(图2)。

### 2.3 增温对土壤氮周转速率的影响

土壤氮矿化作用存在年际间的变异。2012 年,生长季前期(7 月)和生长季中后期(8 月下旬)增温促进土壤净氮矿化作用,而在生长季旺盛期(8 月上旬)两者之间无显著差异(图 3)。2013 和 2014 年,生长季初期(6 月)全年增温显著降低土壤净氮矿化作用,而冬季增温无显著影响(图 3)。2013 年生长中期(7 月和 8 月),全年增温显著促进土壤净氮矿化作用(图 3)。2014 年中后期(8 月)全年增温也显著促进土壤净氮矿化作用。三年的培养试验均表明生长旺盛期土壤净氮矿化表现为负值(图 3),这说明此时土壤氮净固持大于净矿化作用,对植物生长的供氮能力很低。

### 2.4 增温对土壤微生物量碳、氮含量的影响

2012 年生长季,土壤微生物量碳、氮表现出一致的规律。与对照相比较,生长季初期(6 月)全年增温显著降低土壤微生物量碳、氮,旺盛期(8 月)增温处理无显著影响,而生长末期(9 月)增温显著提高土壤微生物量碳、氮(图 4)。2013 年,生长季初期(6 月)冬季增温显著降低土壤微生物量碳、氮,而全年增温只降低土壤微生物量碳,冬季(11 月份)全年和冬季增温均显著提高土壤微生物量碳、氮(图 4)。

### 2.5 环境因子对土壤氮动态的影响

土壤含水量与净氮矿化速率呈抛物线关系(图 5)。当土壤含水量低于 14% 时,土壤净氮矿化速率随土壤含水量的增加呈现逐渐增加趋势;而当土壤含水量高于 14% 时,土壤净氮矿化速率随土壤含水量的增加逐渐降低,这说明过高的土壤水分含量不利于土壤氮矿化。同时相关分析发现,寒冷季节土壤微生物量与生长季初期土壤无机氮含量呈显著负相关关系(图 5)。

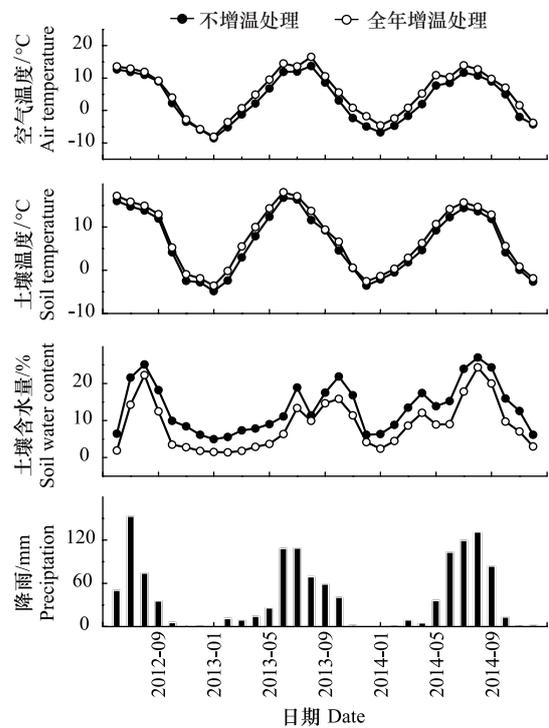


图 1 2012 年 6 月—2014 年 12 月全年增温与不增温处理地表空气温度、0—5cm 土壤温度、0—5cm 土壤湿度、自然降雨量的月尺度动态变化

Fig.1 Seasonal dynamic of meteorological factors in year-round warming and no warming treatments, along with rainfall distribution from June 2012 to December 2014

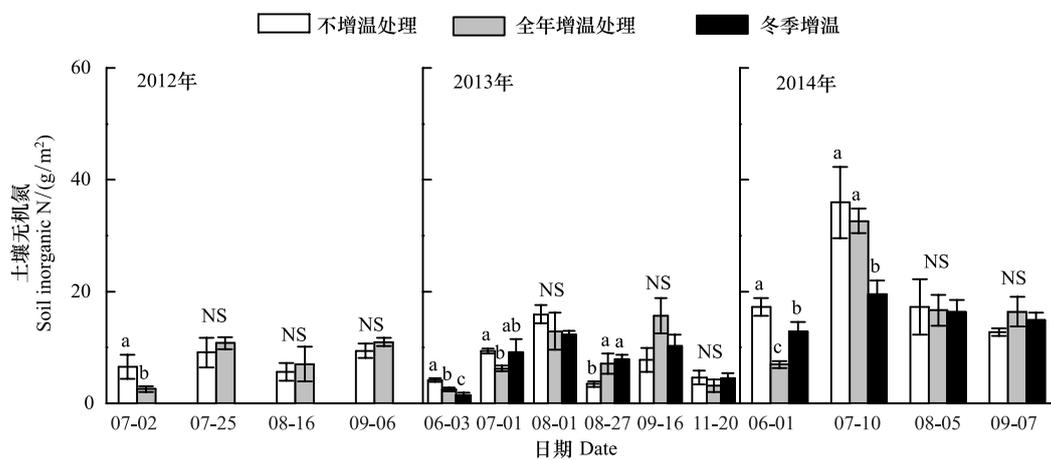


图 2 不同施氮梯度下增温对高寒草甸土壤无机氮含量的影响

Fig.2 Effects of warming treatments on the variations of soil inorganic N content

同一时期不同小写字母代表不同增温处理间差异显著 ( $P < 0.05$ ); NS 代表增温处理间无显著差异;图中数据代表均值±标准差

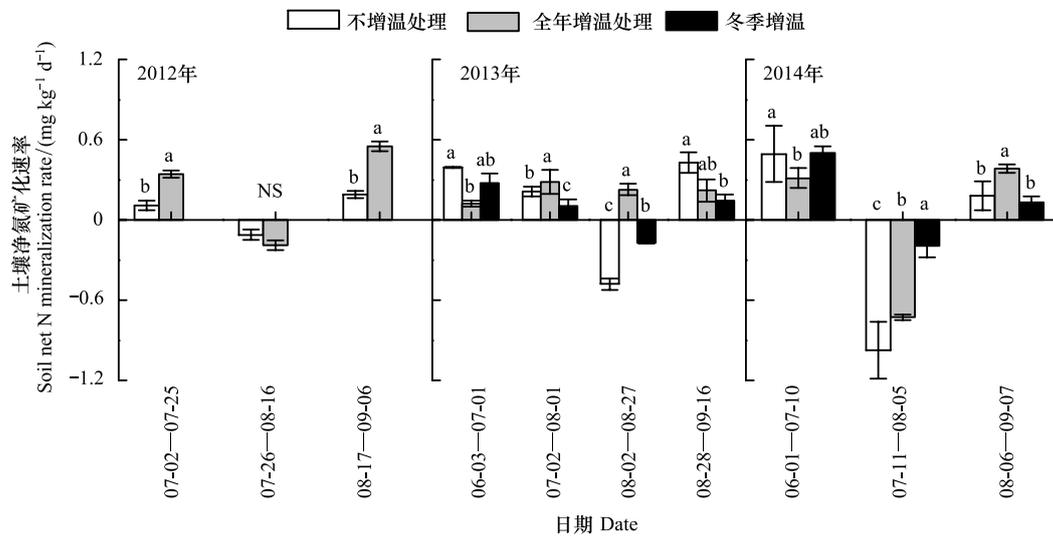


图3 不同增温处理对2012—2014年土壤净氮矿化速率的影响

Fig.3 Effects of warming treatments on the variations of soil net N mineralization during growing seasons in 2012, 2013 and 2014

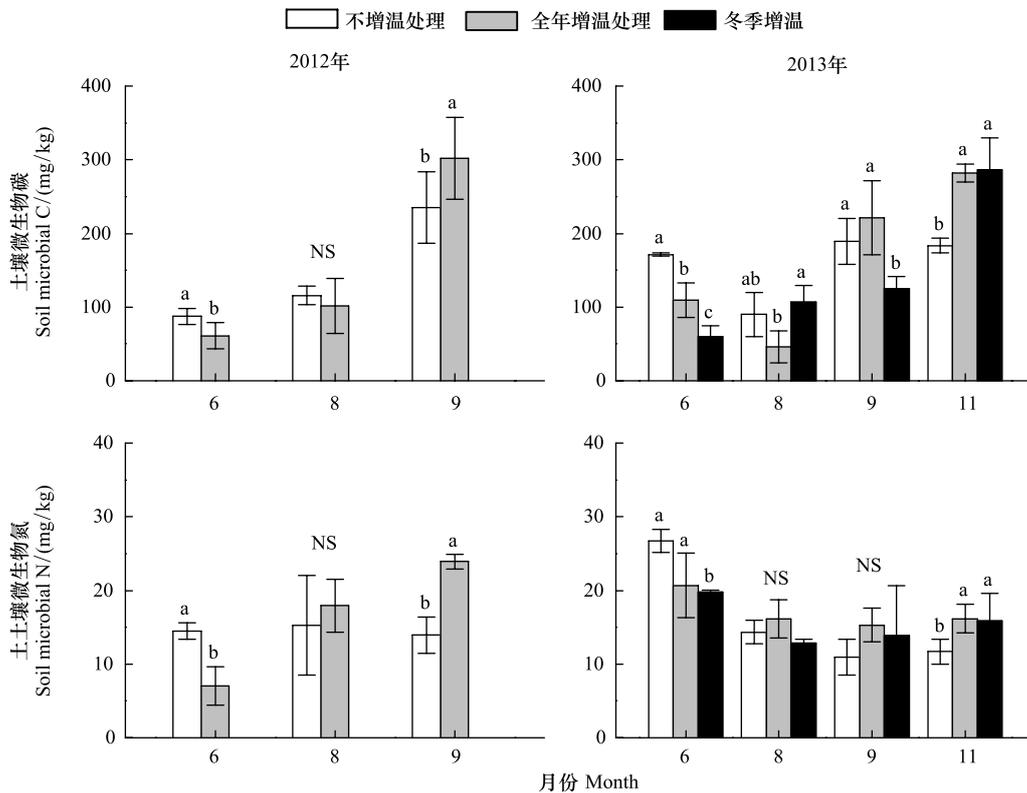


图4 2012—2013年增温处理对土壤微生物量碳、氮的影响

Fig.4 Effects of warming on soil microbial biomass C (SMBC) and N (SMBN) in 2012 and 2013

### 3 讨论

#### 3.1 增温对土壤氮动态的影响

高寒草甸生态系统占据青藏高原的35%以上,因其高海拔、温度低等因素,植物生存环境条件严酷,各生态因子常常处于植物生存的阈值边缘,土壤养分矿化速率较慢,植物生长受到有效氮的限制<sup>[27]</sup>。故气候变化

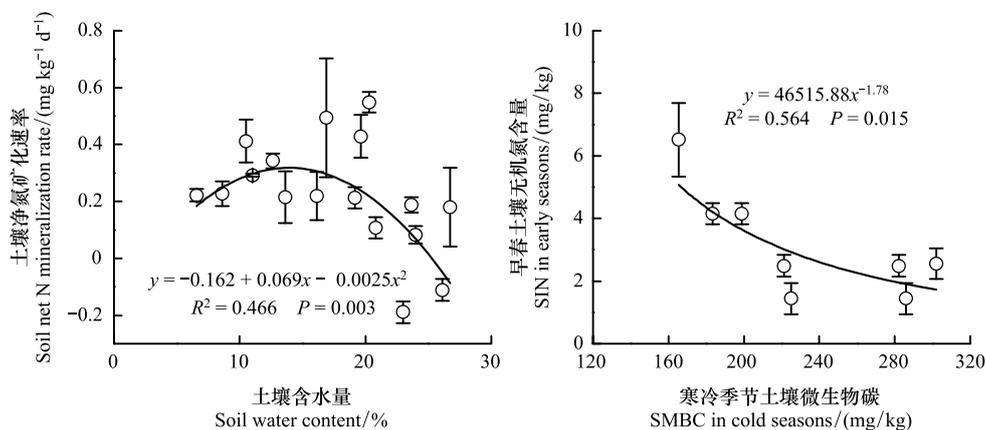


图5 土壤含水量对氮矿化速率的影响,以及寒冷季节土壤微生物量碳与生长季初期无机氮含量的关系

Fig.5 Effects of soil water content on N mineralization rate, and the relationship between soil microbial biomass C (SMBC) in late growing seasons and soil inorganic N content in the following early growing seasons

导致的土壤养分变化会对高寒生态系统过程产生重要影响。我们的研究发现生长季初期,增温显著降低土壤无机氮含量,而在生长季中后期增温无显著影响,这与已有一些研究结果不一致。一般来讲,在水分不受限的情况下增温会促进土壤氮矿化速率,在生长季节会提高土壤氮的可利用性满足植物生长发育的需求<sup>[13-15]</sup>。整合分析发现,增温提高了52.2%的土壤净矿化速率和32.2%的净硝化速率,与森林生态系统相比草原和灌丛对增温的响应更弱,主要是由于增温导致的土壤含水量的降低部分抵消了增温的影响<sup>[13]</sup>。利用控制实验,Auyeung等<sup>[16]</sup>通过增温与干旱对土壤氮素周转温度敏感性研究发现,水分状况调控增温与干旱对氮矿化速率温度敏感性的影响。由于位于半湿润区向半干旱区的过渡地带,土壤水分是限制高寒高草草甸生态系统生产与土壤养分动态的重要环境因子<sup>[37-38]</sup>,而土壤水分主要受自然降雨的调控。由土壤含水量与氮矿化速率的相关关系看出,当低于最适含水量时,随着含水量增加氮矿化速率逐渐提高(图5)。在生长季初期降雨较少的季节,增温导致含水量降低,故土壤供氮能力较低;而伴随着降雨量的增加,土壤含水量逐渐增加,温度升高会促进氮矿化速率,从而补偿了生长季初期土壤无机氮含量的降低。

增温会影响土壤微生物量和酶活性等过程。我们研究发现,与对照相比较,生长季初期全年增温显著降低土壤微生物量碳、氮,旺盛期增温处理无显著影响,而生长末期增温显著提高土壤微生物量碳、氮(图4)。这与土壤无机氮的季节动态基本一致。土壤微生物量碳、氮是土壤有机碳、氮中较为活跃的组分之一,土壤酶是土壤中具有生物活性的蛋白质,通过对土壤中有物质产生的生物转化过程,使生态系统各组间相互关联<sup>[39]</sup>。温度可以直接影响到土壤微生物量和土壤酶活性,同时温度升高会通过影响土壤微生物群落组成、生物量等过程间接影响土壤酶活性。

### 3.2 冬季增温对高寒生态系统供氮潜力及生态过程的影响

未来全球变暖背景下,高纬度和高海拔地区增温更加明显,但在这些地区冬季增温幅度最大<sup>[23-24]</sup>,并且这种季节非对称性增温趋势在未来会更加显著<sup>[2]</sup>。这种增温趋势在研究区所在的西藏当雄县得到验证:1963—1990年,年均温、生长季(5—9月)和非生长季(10月到次年4月)均温分别以0.35、0.16°C/10a和0.49°C/10a的速率升高;1991—2010年,年均温、生长季均温和非生长季均温分别以0.91、0.55°C/10a和1.15°C/10a的速率升高<sup>[40]</sup>。非生长季一般被认为是植物休眠期,但已有研究表明许多影响生长季植物生理生态活动的过程,如土壤矿化作用、养分淋溶、物理性质以及温室气体排放等过程,都与上个冬季雪被覆盖及土壤冰冻厚度有关<sup>[17-18]</sup>。在高寒生态系统,由于积雪覆盖或冰冻层的绝热作用,土壤微生物代谢活动活跃,能利用土壤可溶性有机碳<sup>[17,19]</sup>,这对接下来生长季植物生长发育及碳、氮循环都会产生重要影响<sup>[19-20]</sup>。

研究发现,土壤微生物量碳、氮表现出生长季较低,而生长季末期和非生长季高的特征(图4),这与已有在高寒生态系统的研究呈现一致的规律。已有研究发现,在养分受限的高寒生态系统中,为减少对有效养分

的竞争,植物与土壤微生物对氮素的利用表现出季节分化的特征<sup>[41-42]</sup>。植物主要在生长季节吸收氮素供给生长发育,而土壤微生物的氮固持主要发生在寒冷的时期(晚秋、冬季等),此时土壤微生物将大量的氮素储存在体内<sup>[42-43]</sup>。冬春转换时期嗜冷微生物的死亡、底物可利用性的降低、冻融交替的破坏作用以及渗透压的变化会导致氮素从微生物体内被释放出来<sup>[44]</sup>,供植物返青和生长季利用<sup>[43,45-46]</sup>。在自然条件下,冬春转换时期的养分脉冲式释放是高寒生态系统在年际上最大的养分输入过程<sup>[44,47]</sup>。同时我们研究也发现,寒冷季节土壤微生物量与生长季初期无机氮含量呈显著负相关关系(图5),而在寒冷季节冬季增温导致土壤微生物量碳、氮显著高于对照处理(图4),这就解释了生长季初期增温处理中土壤无机氮含量低于对照处理。

土壤冻融交替是高海拔地区常见的自然现象,早春冻融交替时期的气温变化是影响土壤氮素转化过程和氮素流失的重要因素之一<sup>[17,48]</sup>。冻融交替过程通过影响土壤理化性质和微生物活动而影响土壤中氮素转化及生态系统养分流失<sup>[17,49]</sup>。在全球变暖情景下,尤其冬季增温的短期效应是导致土壤冻融交替时间提前,增加冻融交替的频率<sup>[21,50]</sup>,进而影响该时期生态系统碳、氮循环<sup>[2,17]</sup>。也有研究报道,冬季增温对生态系统的影响具有后续效应:不仅对增温期间氮素循环过程产生影响,还会影响随后生长季甚至更长时间尺度的氮循环过程<sup>[12,21,51]</sup>。冬季增温导致的寒冷季节土壤微生物量较高(图4),以及冻融交替活动的增加,会使得冻融交替时期土壤养分释放过多,此时植物尚未生长发育,故会使得更多的活动养分从生态系统中以气体或淋溶的形式流失,导致生长季初期土壤养分的降低。土壤养分含量的降低会影响接下来生长季群落的生产、结构组成与碳氮循环等过程,对生态系统过程产生深远的影响。

#### 4 结论

本研究量化了增温对高寒草甸土壤氮周转及其供氮潜力的影响,并探讨了冬季增温与全年增温影响的不同。我们发现,经历冬季增温后的生长季前期,增温处理中土壤无机氮含量显著降低,在植物不活跃的非生长季进行增温,氮素不仅不会被植物吸收利用,而可能会通过离子淋溶或气体形式从生态系统中损失,冬季增温导致的土壤养分含量变化会影响随后生长季植物群落的生产力、结构组成与碳氮循环等过程,对生态系统过程产生深远的影响。在生长季节,土壤氮的周转速率受土壤水分的调控,14%土壤含水量是土壤氮周转速率的阈值。在降雨较少的季节,全年增温引起的土壤含水量的降低会限制土壤氮周转。由此我们推断,未来气候变化情景下降雨格局的改变会对土壤供氮潜力产生重要影响,进而影响植物群落的生产力、结构组成与碳氮循环等其他生态过程。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] IPCC. Climate Change 2013: the Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2014.
- [ 2 ] Kreyling J. Winter climate change: a critical factor for temperate vegetation performance. *Ecology*, 2010, 91(7): 1939-1948.
- [ 3 ] Kreyling J, Jurasinski G, Grant K, Retzer V, Jentsch A, Beierkuhnlein C. Winter warming pulses affect the development of planted temperate grassland and dwarf\shrub heath communities. *Plant Ecology & Diversity*, 2011, 4(1): 13-21.
- [ 4 ] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau. *Ecology Letters*, 2004, 7(12): 1170-1179.
- [ 5 ] Wang S P, Duan J C, Xu G P, Wang Y F, Zhang Z H, Rui Y C, Luo C Y, Xu B, Zhu X X, Chang X F, Cui X Y, Niu H S, Zhao X Q, Wang W Y. Effects of warming and grazing on soil N availability, species composition, and ANPP in an alpine meadow. *Ecology*, 2012, 93(11): 2365-2376.
- [ 6 ] Fu G, Shen Z X, Zhang X Z, Zhou Y T, Zhang Y J. Response of microbial biomass to grazing in an alpine meadow along an elevation gradient on the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 2012, 52: 27-29.
- [ 7 ] Luo C Y, Xu G P, Wang Y F, Wang S P, Lin X W, Hu Y G, Zhang Z H, Chang X F, Duan J C, Su A L, Zhao X Q. Effects of grazing and experimental warming on DOC concentrations in the soil solution on the Qinghai\Tibet plateau. *Soil Biology and Biochemistry*, 2009, 41(12): 2493-2500.
- [ 8 ] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Decline in medicinal and forage species with warming is mediated by plant traits on the Tibetan Plateau.

- Ecosystems, 2008, 11(5): 775-789.
- [ 9 ] 周华坤, 周兴民, 赵新全. 模拟增温效应对矮嵩草草甸影响的初步研究. 植物生态学报, 2000, 24(5): 547-553.
- [ 10 ] Dorji T, Totland Ø, Moe S R, Hopping K A, Pan J B, Klein J A. Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental warming and snow addition in Tibet. *Global Change Biology*, 2013, 19(2): 459-472.
- [ 11 ] Zhu J T, Zhang Y J, Wang W F. Interactions between warming and soil moisture increase overlap in reproductive phenology among species in an alpine meadow. *Biology Letters*, 2016, 12(7): 20150749.
- [ 12 ] Mori A S, Fujii S, Kurokawa H. Ecological consequences through responses of plant and soil communities to changing winter climate. *Ecological Research*, 2014, 29(4): 547-559.
- [ 13 ] Bai E, Li S L, Xu W H, Li W, Dai W W, Jiang P. A meta-analysis of experimental warming effects on terrestrial nitrogen pools and dynamics. *New Phytologist*, 2013, 199(2): 441-451.
- [ 14 ] Contosta A R, Frey S D, Cooper A B. Seasonal dynamics of soil respiration and N mineralization in chronically warmed and fertilized soils. *Ecosphere*, 2011, 2(3): 1-21.
- [ 15 ] Rustad L E, Campbell J L, Marion G M, Norby R J, Mitchell M J, Hartley A E, Cornelissen J H C, Gurevitch J, GCTE\NEWS. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126(4): 543-562.
- [ 16 ] Auyeung D S N, Suseela V, Dukes J S. Warming and drought reduce temperature sensitivity of nitrogen transformations. *Global Change Biology*, 2013, 19(2): 662-676.
- [ 17 ] Brooks P D, Grogan P, Templer P H, Groffman P, Öquist M G, Schimel J. Carbon and nitrogen cycling in snow-covered environments. *Geography Compass*, 2011, 5(9): 682-699.
- [ 18 ] Edwards A C, Scalenghe R, Freppaz M. Changes in the seasonal snow cover of alpine regions and its effect on soil processes; a review. *Quaternary International*, 2007, 162-163: 172-181.
- [ 19 ] Brooks P D, Williams M W, Schmidt S K. Microbial activity under alpine snowpacks, Niwot Ridge, Colorado. *Biogeochemistry*, 1996, 32(2): 93-113.
- [ 20 ] Christiansen C T, Svendsen S H, Schmidt N M, Michelsen A. High arctic heath soil respiration and biogeochemical dynamics during summer and autumn freeze-in-effects of long-term enhanced water and nutrient supply. *Global Change Biology*, 2012, 18(10): 3224-3236.
- [ 21 ] Turner M M, Henry H A L. Net nitrogen mineralization and leaching in response to warming and nitrogen deposition in a temperate old field: the importance of winter temperature. *Oecologia*, 2010, 162(1): 227-236.
- [ 22 ] Turner M M, Henry H A L. Interactive effects of warming and increased nitrogen deposition on <sup>15</sup>N tracer retention in a temperate old field: seasonal trends. *Global Change Biology*, 2009, 15(12): 2885-2893.
- [ 23 ] Li L, Yang S, Wang Z Y, Zhu X D, Tang H Y. Evidence of warming and wetting climate over the Qinghai-Tibet Plateau. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2010, 42(4): 449-457.
- [ 24 ] Liu X D, Chen B D. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades. *International Journal of Climatology*, 2000, 20(14): 1729-1742.
- [ 25 ] 杜军, 杨志刚, 石磊, 马鹏飞. 近 50 年西藏冷暖冬的气候变化特征. *地理学报*, 2011, 66(7): 885-894.
- [ 26 ] Bowman W D, Theodose T A, Schardt J C, Conant R T. Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology*, 1993, 74(7): 2085-2097.
- [ 27 ] 曹广民, 张金霞. 中国嵩草草甸. 北京: 科学出版社, 2001.
- [ 28 ] Chen H, Zhu Q A, Peng C H, Wu N, Wang Y F, Fang X Q, Gao Y H, Zhu D, Yang G, Tian J Q, Kang X M, Piao S L, Ouyang H, Xiang W H, Luo Z B, Jiang H, Song X Z, Zhang Y, Yu G R, Zhao X Q, Gong P, Yao T D, Wu J H. The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2013, 19(10): 2940-2955.
- [ 29 ] 宗宁, 段呈, 耿守保, 柴曦, 石培礼, 何永涛. 增温施氮对高寒草甸生产力及生物量分配的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(1): 59-67.
- [ 30 ] 宗宁, 柴曦, 石培礼, 蒋婧, 牛犇, 张宪洲, 何永涛. 藏北高寒草甸群落结构与物种组成对增温与施氮的响应. *应用生态学报*, 2016, 27(12): 3739-3748.
- [ 31 ] Shi P L, Sun X M, Xu L L, Zhang X Z, He Y T, Zhang D Q, Yu G R. Net ecosystem CO<sub>2</sub> exchange and controlling factors in a steppe—*Kobresia* meadow on the Tibetan Plateau. *Science in China Series D: Earth Sciences*, 2006, 49(S2): 207-218.
- [ 32 ] Zong N, Song M H, Shi P L, Jiang J, Zhang X Z, Shen Z X. Timing patterns of nitrogen application alter plant production and CO<sub>2</sub> efflux in an alpine meadow on the Tibetan Plateau, China. *Pedobiologia*, 2014, 57(4/6): 263-269.
- [ 33 ] De Frenne P, De Schrijver A, Graae B J, Gruwez R, Tack W, Vandelook F, Hermy M, Verheyen K. The use of open-top chambers in forests for evaluating warming effects on herbaceous understorey plants. *Ecological Research*, 2010, 25(1): 163-171.

- [34] 周才平, 欧阳华. 温度和湿度对长白山两种林型下土壤氮矿化的影响. *应用生态学报*, 2001, 12(4): 505-508.
- [35] Vance E D, Brookes P C, Jenkinson D S. An extraction method for measuring soil microbial biomass C. *Soil Biology and Biochemistry*, 1987, 19(6): 703-707.
- [36] Xu Z F, Hu R, Xiong P, Wan C, Cao G, Liu Q. Initial soil responses to experimental warming in two contrasting forest ecosystems, Eastern Tibetan Plateau, China: nutrient availabilities, microbial properties and enzyme activities. *Applied Soil Ecology*, 2010, 46(2): 291-299.
- [37] Chai X, Shi P L, Zong N, He Y T, Zhang X Z, Xu M J, Zhang J. A growing season climatic index to simulate gross primary productivity and carbon budget in a Tibetan alpine meadow. *Ecological Indicators*, 2017, 81: 285-294.
- [38] Shen Z X, Li Y L, Fu G. Response of soil respiration to short-term experimental warming and precipitation pulses over the growing season in an alpine meadow on the Northern Tibet. *Applied Soil Ecology*, 2015, 90: 35-40.
- [39] 李娜, 王根绪, 杨燕, 高永恒, 柳林安, 刘光生. 短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响. *生态学报*, 2011, 31(4): 895-905.
- [40] 王忠. 念青唐古拉山南坡高寒草甸生产力沿海拔梯度的变化机理研究[D]. 北京: 中国科学院大学, 2011.
- [41] Bardgett R D, Bowman W D, Kaufmann R, Schmidt S K. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2005, 20(11): 634-641.
- [42] Jaeger III C H, Monson R K, Fisk M C, Schmidt S K. Seasonal partitioning of nitrogen by plants and soil microorganisms in an alpine ecosystem. *Ecology*, 1999, 80(6): 1883-1891.
- [43] Lipson D A, Schmidt S K, Monson R K. Links between microbial population dynamics and nitrogen availability in an alpine ecosystem. *Ecology*, 1999, 80(5): 1623-1631.
- [44] Jefferies R L, Walker N A, Edwards K A, Dainty J. Is the decline of soil microbial biomass in late winter coupled to changes in the physical state of cold soils? *Soil Biology and Biochemistry*, 2010, 42(2): 129-135.
- [45] Edwards K A, McCulloch J, Kershaw G P, Jefferies R L. Soil microbial and nutrient dynamics in a wet Arctic sedge meadow in late winter and early spring. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(9): 2843-2851.
- [46] Lipson D A, Schmidt S K. Seasonal changes in an alpine soil bacterial community in the Colorado Rocky Mountains. *Applied and Environmental Microbiology*, 2004, 70(5): 2867-2879.
- [47] Edwards K A, Jefferies R L. Inter-annual and seasonal dynamics of soil microbial biomass and nutrients in wet and dry low-Arctic sedge meadows. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 57: 83-90.
- [48] Vidon P, Allan C, Burns D, Duval T P, Gurwick N, Inamdar S, Lowrance R, Okay J, Scott D, Sebestyen S. Hot spots and hot moments in Riparian Zones: potential for improved water quality management. *Journal of the American Water Resources Association*, 2010, 46(2): 278-298.
- [49] Judd K E, Likens G E, Buso D C, Bailey A S. Minimal response in watershed nitrate export to severe soil frost raises questions about nutrient dynamics in the Hubbard Brook experimental forest. *Biogeochemistry*, 2011, 106(3): 443-459.
- [50] Henry H A L. Climate change and soil freezing dynamics: historical trends and projected changes. *Climatic Change*, 2008, 87(3/4): 421-434.
- [51] Haei M, Öquist M G, Kreyling J, Ilstedt U, Laudon H. Winter climate controls soil carbon dynamics during summer in boreal forests. *Environmental Research Letters*, 2013, 8(2): 024017.