DOI: 10.5846/stxb201903090446

张骁栋,王金枝,颜亮,李勇,吴海东,康晓明.水位和施氮对若尔盖高寒湿地土壤非共生固氮的影响.生态学报,2020,40(21):7630-7637. Zhang X D, Wang J Z, Yan L, Li Y, Wu H D, Kang X M.Effects of water table and nitrogen addition on the rate of non-symbiotic nitrogen fixation in an alpine wetland of Zoige.Acta Ecologica Sinica,2020,40(21):7630-7637.

水位和施氮对若尔盖高寒湿地土壤非共生固氮的影响

张骁栋^{1,2},王金枝^{1,2},颜 亮^{1,2},李 勇^{1,2},吴海东^{1,2},康晓明^{1,2,*}

1 中国林业科学研究院湿地研究所,湿地生态功能与恢复北京市重点实验室,北京 100091

2 四川若尔盖高寒湿地生态系统定位观测研究站, 阿坝藏族羌族自治州 624500

摘要:高寒湿地中土壤微生物固氮是氮元素进入生态系统的主要途径之一,环境因子变化对土壤固氮功能的影响仍不明晰。在 四川若尔盖高寒湿地搭建了由 27 个生态模拟箱组成的中宇宙实验系统,通过控制水位和模拟氮沉降,研究水位变化和施氮对 土壤非共生固氮的影响。实验设计了 3 水位水平×3 施氮水平共 9 个处理,测定了生态模拟箱中表层土壤的非共生固氮速率, 土壤碳、氮含量,以及地上植物生物量和植物氮含量,比较不同水位和施氮处理下非共生固氮速率的变化规律并分析其与土壤 和植物碳、氮含量的关系。研究发现:生态模拟箱中土壤非共生固氮速率范围是 0.003—7.35 μg N g⁻¹ d⁻¹,从不淹水到淹水的处 理土壤非共生固氮速率提高约 2 倍。施氮处理中固氮速率随土壤含水量升高而增强的敏感性高于施氮对照处理,且施氮处理 下的生态模拟箱中土壤有机碳含量显著升高,据此推测施氮可能使淹水的生态模拟箱中的浮游植物提高生产力而释放可利用 有机碳,从而间接促进土壤非共生固氮。本研究获得以下结论:(1)若尔盖高寒湿地中土壤水位是限制固氮速率的重要因子; (2)施氮背景下土壤含水量对非共生固氮的促进效应更明显。

关键词:生物固氮;土壤含水量;无机氮;土壤有机碳;沼泽

Effects of water table and nitrogen addition on the rate of non-symbiotic nitrogen fixation in an alpine wetland of Zoige

ZHANG Xiaodong^{1,2}, WANG Jinzhi^{1,2}, YAN Liang^{1,2}, LI Yong^{1,2}, WU Haidong^{1,2}, KANG Xiaoming^{1,2,*} 1 Beijing Key Laboratory of Wetland Services and Restoration, Institute of Wetland Research, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China 2 Sichuan Zoige Wetland Ecosystem Research Station, Tibetan Autonomous Prefecture of Aba, 624500, China

Abstract: Non-symbiotic N_2 fixation represents one of the main avenues of nitrogen (N) input into ecosystems, and thus plays a critical role in the N cycling in alpine wetlands. However, it remains unclear how environmental changes may influence N fixers and their N-fixing ability. We conducted a mesocosm experiment in the Zoige wetland to examine the responses of soil non-symbiotic N_2 fixation in alpine wetlands to rising water table and N addition. The mesocosm consisted of 27 plots filled with *in situ* peat cores sampled from the Zoige wetland. We established nine treatment combinations, i.e., three levels of water table crossed by three levels of N addition, with three replicates for each combination. We measured the rate of non-symbiotic N_2 fixation ranged from 0.003 to 7.35 µg N g⁻¹ d⁻¹, being higher in flooded than well-drained soils. High soil water content promoted N_2 fixation, especially under nitrogen addition. The possible explanation for stronger water effects under N addition may be that soil organic carbon, which is required by non-symbiotic N fixers, can be rapidly released by phytoplankton after N addition in flooded plots. This is evidenced by higher soil organic carbon under

基金项目:中国林科院林业新技术所基本科研业务费专项资助(CAFYBB2017SY042);国家自然科学基金项目(31770511,41701113,41877421) 收稿日期:2019-03-09: 修订日期:2020-05-20

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: xmkang@ucas.ac.cn

nitrogen addition. We concluded that water table is the main factor affecting non-symbiotic N_2 fixation of the top soil in Zoige Wetland, and that N addition enhances the extent to which high soil water content can promote non-symbiotic N_2 fixation.

Key Words: biological nitrogen fixation; soil water content; inorganic nitrogen; soil organic carbon; marsh

青藏高原是全球海拔最高的独特地域单元,具有复杂的地理成分与生物区系,也是具有全球重要性的脆弱生态区^[1]。青藏高原湿地多为高寒沼泽、高寒沼泽化草甸等,面积约4.91×10⁵km²,在补给水源、调节区域 气候、维持区域生态平衡和保护生物多样性等方面具有不可替代的作用^[2]。位于青藏高原东南缘的四川省 阿坝州若尔盖高原是我国面积最大的高原泥炭沼泽分布区。1955—1980年期间,为了开辟牧场,在若尔盖高 原泥炭沼泽中开挖了人工沟渠,建设了排水工程^[3]。水位下降加速沼泽湿地土壤有机质分解和营养物质流 失^[4],植被从沼生型向中生型演替,沼泽向草甸转变^[5-6]。尽管目前青藏高原地区的氮沉降低于全国其他地 区,但1980—2013年青藏高原的湿沉降从低于 2 kg N hm⁻² a⁻¹升至高于 10 kg N hm⁻² a^{-1[7-8]}。湿地氮沉降不 仅影响了生态系统生产力和生物群落结构^[9],还影响了枯落物分解^[10]和碳、氮循环等生物地球化学 过程^[11-12]。

生物固氮是氮元素进入自然生态系统的主要途径之一,对生态系统物质循环过程和植被演替起重要作用^[13]。沼泽湿地中生物固氮过程的主要参与者是土壤自由微生物,也称为非共生固氮。土壤非共生固氮受土壤温度、含水量、pH、碳、氮含量及植被类型等多种环境因素的影响^[14]。目前有关土壤非共生固氮的研究集中在北方泥炭地^[15-16]、滨海湿地^[17-18]和海洋生态系统^[19-20],而关于第三极生态系统土壤固氮的研究还较少^[21-22]。在芬兰中部泥炭地的研究表明,淹水的泥炭藓沼泽中的土壤非共生固氮速率(*R*_{Nfix})随着水位升高而提高,但是这种现象在排干后的林地中并未发现^[16]。沼泽中水位对土壤非共生固氮的影响主要是通过含氧量变化引起的,因为氧气对微生物固氮酶有抑制作用,固氮微生物群落和活性随着土壤含氧量变化相应改变^[23]。另一方面,生物固氮是高耗能过程,所以一般认为在无机氮充足的环境中固氮微生物会降低*R*_{Nfix},表现为无机氮对*R*_{Nfix}的抑制作用^[14, 24]。同时,也有研究表明无机氮对*R*_{Nfix}的抑制作用^{14, 24]}。

沼泽湿地水位变化和氮沉降对土壤固氮过程具有潜在效应,但受自然条件下植被演替、土壤质地、气候等环境因子干扰,土壤水分和氮含量以及它们的交互作用对沼泽湿地土壤 R_{Nfa}的影响格局和机制仍不清楚,野外调查研究难以剖分人类活动引起的高寒沼泽湿地水位下降和氮沉降产生的效应。本研究采用中宇宙实验方法控制水位和模拟氮沉降,研究青藏高原若尔盖高寒湿地土壤非共生固氮对水位和施氮及其交互作用的响应特征。本研究将有助于理解人类活动对高寒湿地生态系统氮循环过程的影响机制。

1 研究方法

1.1 研究区域的自然概况

本研究在四川省阿坝州若尔盖高原(101.60°—103.50°E,32.33°—34.00°N)开展,位于青藏高原东北缘, 海拔为 3400—3600 m。若尔盖县年平均气温-0.7—1.1℃,最热月(7月)平均气温 11℃,最冷月(1月)平均气 温-10.5℃;年均降水量 650—750 mm,主要集中在 6—9月,相对湿度 78%。中宇宙实验的原状土采自若尔盖 县的阿西乡(33.47°N,102.57°E),主要植被类型为一年及多年生草本组成的沼泽草甸,优势物种为木里薹草 (*Carex muliensis*)、西藏嵩草(*Kobresia tibetica*)、蕨麻(*Potentilla anserina*)等^[25]。于 2014 年设立围栏,使牦牛不 能进入围栏内区域^[26],本研究所用的原状土在围栏内挖取。围栏区域附近的自然水位根据牧民用的采水井 测定,约 -90 cm—-60 cm,表层 10 cm 土壤的平均 pH 值 7.81,平均含水量 46%。

1.2 中宇宙实验设计

中宇宙实验系统建于若尔盖高寒湿地生态系统定位观测研究站。2017年5月中旬,在阿西乡的围栏内

选取地形与植被较均一的区域,挖取 60 cm(长)×60 cm(宽)×40 cm(高)的原状土块,置于 60 cm(长)×60 cm (宽)×60 cm(高)的不锈钢箱(以下称"生态模拟箱")中。生态模拟箱四周用泡沫隔热膜包裹,以减少箱体受 太阳辐射而温度过高。共有 27 个装有原状土的生态模拟箱,设3 个水位水平(WT₋₃₀,WT₀和 WT₁₀)×3 个施氮 水平(N₀,N₄,N₈)×3 个重复,实验采用完全随机设计。三个水位水平分别使表层土处于未淹水(WT₋₃₀:-30 cm)、水气交界(WT₀:0 cm)和淹水(WT₁₀:10 cm)的状态。施氮处理参照青藏高原高寒草甸生态系统的氮饱 和阈值约4gNm⁻²a^{-1[7]},设计对照(N₀:不施氮),饱和(N₄:4gNm⁻²a⁻¹)和过饱和(N₈:8gNm⁻²a⁻¹)三个 水平。水位设计在每个生态模拟箱角上插1根70 cm的PVC管,伸至原状土块底部。将水位探头伸入PVC 管中监测生态模拟箱水位。箱中水位用自动水位控制继电器与小型水泵根据水位探头的信号联合控制,可使 实际水位在设计水位的±1.5 cm 范围内浮动。施氮时间分别为6月22日、7月29日和8月24日,将 NaNO₃溶 解于湿地水中,均匀喷洒于生态模拟箱中。

1.3 样品采集与理化指标测定

于 2017 年 8 月 26 日采集样品。每个生态模拟箱先收割植物地上部分(25 cm × 25 cm)用于测定植物生物量,再用直径 3.8 cm 的土钻取表层 10 cm 的土三次,均匀混合后分成三部分,分别用于测定土壤 *R*_{Nfix}、土壤 含水量、土壤无机氮(NH⁴₄-N 和 NO³₃-N)、土壤总有机碳(SOC)、总氮(TN)和 pH。土壤含水量用新鲜土样装于 铝盒中 105℃烘干,由烘干前后的质量差除以土壤鲜重获得。土壤无机氮测定采用流动分析比色法,将新鲜 土样 1:4 用 1 mol/L KCl 溶液浸提,过滤后上清液用连续流动分析仪(AutoAnalyzer 3,SEAL Analytical Ltd.,英国)测定 NH⁴₄-N 和 NO³₃-N 含量。土壤样品风干后过 100 目筛,SOC 用重铬酸钾氧化-外加热法测定,土壤 TN 用凯式定氮仪测定(Kjeltec 2200 Auto Distillation Unit,FOSS,瑞典)。土壤 pH 值测定取约 5g 风干土样以 1:5 溶于去离子水中,180 r/min 震荡 1 h 后静置,用 pH 计(IQ150,Spectrum Technologies Inc.,英国)测定上清液 pH 值。新鲜植物样品 60℃烘干至恒重,测定地上生物量。烘干后的植物样品全部研磨后过 100 目筛,用元素分析仪(FlashEA1112,ThermoFinnigan,意大利)测定植物 N 含量。

1.4 土壤非共生固氮速率测定

土壤 R_{Nfix} 测定采用稳定同位素¹⁵N₂标记法^[18]。每个生态模拟箱的新鲜土样去除植物组织后过 2 mm 筛, 取约 20 g,平均分成两份,分别置于两个普通 60 mL 广口试剂瓶中。对照组试剂瓶直接密封;处理组试剂瓶用 橡胶塞密封,用针筒抽出部分空气,使瓶内气压降至约 0.7 kPa 时注入¹⁵N 标记的混合空气(20% O₂和 80%¹⁵ N₂,¹⁵N₂>98%分子比)。将对照组和标记组一起置于 20℃培养 10 d,结束培养后土壤 60℃烘干 72 h,研磨过 100 目筛后用稳定同位素分析仪(EA Flash2000-Delta Advantage,Thermo Electron Corporation,美国)测定 δ¹⁵N。 土壤 R_{Nfix} 计算^[27]如下:

$$R_{\rm Nfix} = \frac{N_{\rm soil_labeled}}{t \times m} \times \frac{\text{Atom}\%_{15\rm Nsoil_labeleed} - \text{Atom}\%_{15\rm Nsoil_unlabeled}}{(\text{Atom}\%_{15\rm Ngas}|_{\rm labeled} - \text{Atom}\%_{15\rm Ngas}|_{\rm unlabeled})/100}$$
(1)

其中, R_{Nfix} 是土壤非共生固氮速率(μ g N g⁻¹ d⁻¹), $N_{soil_labeled}$ 是标记样品的 TN 含量(μ g/g),t是培养天数(d),m 是培养的样品干重(g),Atom%_{15N soil_labeled}是标记后土壤的¹⁵N 原子百分含量,Atom%_{15N soil_unlabeled}是未标记土壤¹⁵ N 原子百分含量,Atom%_{15N gas_labeled}是标记气体的¹⁵N 原子百分含量,Atom%_{15N gas_labeled}是标记气体的¹⁵N 原子百分含量,Atom%_{15N gas_labeled}是标记气体的¹⁵N 原子百分含量,

1.5 数据分析

统计分析和作图均采用 R 3.5^[28]完成。采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)检验水位和施氮对土壤 R_{Nfix} 、土壤含水量、pH、无机氮、总有机碳、氮、植物生物量及植物氮含量等指标的影响,并用 duncan.test 进行多 重比较(Package "agricolae")。不同氮处理下土壤 R_{Nfix} 对土壤含水量的响应采用协方差分析,以土壤含水量 为协变量,施氮处理为固定因子。用 Pearson's 相关系数分析变量间的相关性。

2 结果与分析

2.1 水位与施氮处理对土壤非共生固氮速率的影响

生态模拟箱表层土壤 R_{Nfix} 范围是 0.003—7.35 μ g N g⁻¹ d⁻¹, 平均值为(2.43±1.03) μ g N g⁻¹ d⁻¹(图 1)。水 位处理对土壤 R_{Nfix} 效应显著(表 1), WT₀和 WT₁₀处理中土壤 R_{nfix} 高于 WT₋₃₀处理(图 1), WT₀处理下 R_{Nfix} 平均 值最高,为(3.30±1.23) μ g N g⁻¹ d⁻¹。虽然方差分析显示施氮,以及水位与施氮的交互作用对 R_{Nfix} 都无显著 影响(表 1),但协方差分析表明土壤 R_{Nfix} 随着土壤含水量变化的斜率因施氮处理而显著不同(表 2)。对照处 理(N₀)中 R_{Nfix} 关于土壤含水量的斜率为 0, 而 N₄和 N₈施氮处理中土壤 R_{Nfix} 随着含水量的斜率分别为 0.30 和 0.50(图 1)。



图 1 不同水位与施氮处理下的土壤非共生固氮速率及其与土壤含水量的关系

Fig.1 Rate of non-symbiotic N_2 fixation under different water table and nitrogen addition treatments and its relationship with soil water content

不同小写字母表示9个处理间差异显著

Table 1 Two-way ANOVAs for testing the effects of water table and nitrogen addition on plant and soil properties										
变量 Variable	水位 Water table (WT)			施氦 Nitrogen addition (N)			水位×施氮 WT × N			
	df	F	Р	df	F	Р	df	F	Р	
非共生固氮速率 Rate of non-symbiotic N ₂ fixation	2,18	3.844	0.041 *	2,18	0.587	0.567	4,18	0.994	0.436	
土壤 pH 值 Soil pH	2,18	2.602	0.102	2,18	0.556	0.758	4,18	0.617	0.656	
土壤含水量 Soil water content	2,18	5.029	0.018 **	2,18	0.025	0.975	4,18	1.940	0.147	
土壤铵态氮含量 Soil NH ₄ ⁺ -N content	2,18	3.615	0.048 *	2,18	0.046	0.955	4,18	1.221	0.336	
土壤硝态氮含量 Soil NO ₃ -N content	2,18	5.886	0.011 **	2,18	0.143	0.868	4,18	0.433	0.783	
土壤总氮含量 Soil TN content	2,18	1.115	0.350	2,18	3.587	0.049 *	4,18	1.148	0.366	
土壤有机碳含量 SOC content	2,18	0.051	0.951	2,18	4.697	0.023 *	4,18	1.238	0.330	
地上植物生物量 Aboveground plant biomass	2,18	9.705	0.001 ***	2,18	1.191	0.326	4,18	1.041	0.416	
植物氮含量 Plant nitrogen content	2,18	4.639	0.023 *	2,18	5.922	0.011 *	4,18	1.083	0.394	

表 1 不同水位与施氮处理对植物与土壤性质影响的方差分析

表 2 施氮对土壤非共生固氮速率影响的协方差分析

Table 2 ANCOVA for testing the effects of nitrogen addition on the rate of non-symbiotic N₂ fixation

因子 Factors	df	Mean Sq	F	Р
土壤含水量(协变量)Soil water content (WC, covariate)	1	9.555	4.454	0.046 *
施氮处理(固定因子)Nitrogen addition (N, fixed factor)	2	2.395	1.116	0.345
土壤含水量×施氮 WC×N	2	11.492	5.357	0.013 *
残差 Residual error	21	2.145		

2.2 不同水位与施氮处理对土壤理化性质的影响

不同水位处理显著影响土壤含水量,以及土壤 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 含量(表 1)。水位升高使土壤含水量增加,从 WT₋₃₀的 67.51%±0.76% 增加至 WT₁₀的 73.23%±2.20%(图 2),土壤含水量与 R_{Nfix} 呈弱显著的正相关性 (r=0.340,P=0.082)。在 WT₀和 WT₁₀处理中的土壤 NH₄⁺-N 含量高于 WT₋₃₀处理的土壤(图 2)。土壤 NH₄⁺-N 含量与 R_{Nfix} 显著正相关(r=0.408,P<0.05)。土壤 NO₃⁻N 含量与 NH₄⁺-N 呈相反趋势,WT₋₃₀的土壤 NO₃⁻N 含量高于 WT₀和 WT₁₀的土壤(图 2)。

施氮处理对土壤 TN 和 SOC 含量效应显著(表 1)。N₄和 N₈处理的土壤 TN 为(18.84±0.64)g/kg 和(18.71±1.66)g/kg,高于 N₀处理的土壤 TN 含量(15.93±2.20)g/kg(图 2)。N₈处理的 SOC 含量为(282.37±13.60)g/kg,高于 N₀和 N₄处理的土壤 SOC 含量(239.79±21.28)g/kg和(226.62±33.84)g/kg(图 2)。土壤 TN 与 SOC 和 R_{Nfix}无显著相关关系(P>0.05)。

2.3 不同水位与施氮处理对植物地上生物量与氮含量的影响

生态模拟箱中水位升高显著降低植物地上生物量(表 1),且在不淹水的 WT₋₃₀和 WT₀处理中的植物地上 生物量随着施氮增加呈升高趋势(图 2)。水位和施氮处理对植物氮含量均有显著效应(表 1),随着水位升高 和施氮增加,植物氮含量呈增加趋势,从 WT₋₃₀N₀的(18.97±1.34) g/kg 升至 WT₁₀N₄的(22.41±0.97) g/kg (图 2)。植物地上生物量及其氮含量与 R_{Nfx} 无显著相关关系(P>0.05)。

3 讨论

3.1 水位对土壤非共生固氮速率的影响

初步研究了水位和施氮对若尔盖高寒湿地土壤 *R*_{Nfix}的影响。当水位从不淹水升至淹水状态时,土壤 *R*_{Nfix} 提高,且对含水量的响应在施氮处理下更敏感(图1)。研究结果与芬兰中部泥炭沼泽的研究结果相似,淹水 的沼泽中土壤 *R*_{Nfix}高于排干的沼泽^[16]。水位升高使土壤含水量增加的同时降低了土壤氧气含量。由于氧气 对固氮酶有抑制性,因此土壤中较低的含氧量有助于提高 *R*_{Nfix}^[23]。生态模拟箱的水位从-30 cm 升至 10 cm, 土壤含水量提高了约 6%(图2)。虽然土壤含水量变化不大,但 *R*_{Nfix}从(1.34±0.47) μg N g⁻¹ d⁻¹升至(3.30±1. 23) μg N g⁻¹ d⁻¹,提高了将近 2 倍。在北极地区的研究表明,土壤含水量低于 60%时维管植物覆被的土壤固 氮过程停止,因此 60%土壤含水量可能是当地维管植物覆被的土壤 *R*_{Nfix}的临界点^[29]。生态模拟箱中的土壤 含水量均在 60%以上(图 2),且植被以木里薹草、西藏嵩草、蕨麻等维管植物为优势种,因此研究系统中土壤 非共生固氮能持续进行。然而,如果自然湿地中水位持续降低,土壤非共生固氮过程可能停止。

3.2 施氮对土壤非共生固氮速率的影响

多数研究表明施氮对生物固氮有抑制作用^[30,31],但本研究中施氮对土壤 *R*_{Nfix}效应并不显著(表1)。生态模拟箱中土壤 N 含量较高可能是施氮对土壤 *R*_{Nfix}效应不明显的主要原因。生态模拟箱中土壤表层 1—10 cm 土壤 TN 平均值为(17.83±1.76) g/kg,高于前人在若尔盖其他区域测定的值 8—15 g/kg^[32-34]。该数值与全球尺度天然湿地土壤 N 含量均值 17.24 g/kg 相近,但高于草地生态系统 3.58 g/kg^[35]。近年来有研究表明,即使在氮营养充足的情况下,*R*_{Nfix}也能维持在较低水平,不会完全停止^[21]。另外,我们发现施氮其实并未提高土壤无机氮的含量,反而水位对土壤 NH⁴₄-N 和 NO⁵₃-N 含量的效应显著(表1)。土壤 NH⁴₄-N 含量与 *R*_{Nfix}





图 2 不同水位与施氮处理下生态模拟箱土壤理化性质、植物生物量及氮含量



显著正相关,说明是生物固氮提高了土壤中的 NH^{*}₄-N 含量,而 NO^{*}₃-N 含量在高水位中降低,可能是厌氧环境 中反硝化速率加快引起的^[36]。因此,本研究中施加的 NO^{*}₃-N 可能由于厌氧环境而快速反硝化,并未直接影 响土壤非共生固氮过程。

3.3 不同施氮处理下土壤非共生固氮速率对土壤含水量敏感性 本研究中施氮与土壤含水量对土壤 R_{Nfix}的交互效应显著(表2),N₄和 N₈处理下 R_{Nfix}对土壤含水量的响应 斜率显著高于 N₀处理(图1)。有研究表明添加根分泌物或糖类^[37]、或凋落物^[38]都能促进非共生固氮。本研究中施氮处理使 SOC 含量提高(表1,图2),由此推测施氮可能通过增加土壤可利用碳间接促进土壤非共生固氮。水位较高的生态模拟箱中可能存在较多浮游植物,它们能快速吸收添加的 NO₃-N。随着浮游植物的生产力提高,能向水环境中释放更多可利用碳^[39]。施氮不仅通过浮游植物增加可利用碳,还可能通过促进地上植物光合作用释放更多的可利用碳。N₄和 N₈处理下植物地上部分生物量并未显著增加(图2),但植物的 N含量显著升高(图2),从而增强的光合作用可能提高植物根际分泌物以及凋落物分解^[40]。另外,我们还发现 生态模拟箱中的 R_{Nfix}在 WT₀处理下最高。WT₀和 WT₁₀处理的生态模拟箱土壤都处于水饱和的状态,含水量无显著差异,两者的区别在于 WT₀处理表层土处于水气界面,而 WT₁₀处理的表层土处于完全水淹的状态。水气 交界的环境能促进有机质分解,从而为固氮微生物提供碳源^[19]。因此,N₄和 N₈处理下 R_{Nfix}对土壤含水量响 应斜率变大,可能是水、氮综合作用下生态模拟箱中的有机碳增多,从而促进了土壤非共生固氮。

3.4 若尔盖地区的生物固氮过程

植被、水分、温度、营养等环境因子使土壤 R_{Nfix}在不同生态系统间、不同微生境间和季节间呈现巨大差 异^[14]。本研究生态模拟箱中若尔盖夏季表层土壤 R_{Nfix}平均值为(2.43±1.03) µg N g⁻¹ d⁻¹,低于北欧森林泥炭 沼泽 6.02 µg N g⁻¹ d^{-1[16]}和智利的巴塔哥尼亚泥炭地 4.2—19.6 µg N g⁻¹ d^{-1[18]},但高于亚北极苔原夏季 0 .24—0.37 µg N g⁻¹ d^{-1[15]},与中国东部的长江口滩涂 0.12—2.65 µg N g⁻¹ d^{-1[17]}接近。总体来说,土壤非共生 固氮在水分充足的环境中能维持较高速率。由于气候变化和人为排水引起的若尔盖湿地水位下降,可能使土 壤非共生固氮过程减弱。水位下降引起的植被群落变化,如从莎草优势种向禾草、杂草优势种演替^[6, 25],也 会使根际固氮微生物的群落组成和活性发生改变^[16]。若尔盖地区氮沉降水平较中国东部地区低,但近年来 呈现持续增长趋势,至 2013 年已达 15—21 kg N hm⁻² a^{-1[8]}。依据本研究的结果,在氮沉降增多的背景下,若 尔盖湿地自然水位抬升或实施还湿措施将促进土壤非共生固氮,从而加快生态系统富营养化过程;反之,湿地 退化和水位持续下降可能使土壤非共生固氮减弱甚至停止。

4 结论

研究探索了若尔盖高寒湿地中水位和施氮处理对土壤非共生固氮速率的影响,表明水位是土壤 R_{Nfix}的主要影响因子,土壤 R_{Nfix}随着土壤含水量增加而提高。尽管施氮对土壤 R_{Nfix}没有直接效应,但施氮可通过提高 土壤有机碳间接促进非共生固氮。研究有助于加深理解湿地生态系统氮循环对人类活动的响应机制,为高寒 湿地生态系统的适应性管理提供科学依据。

参考文献(References):

- [1] 张宪洲,杨永平,朴世龙,包维楷,汪诗平,王根绪,孙航,罗天祥,张扬建,石培礼,梁尔源,沈妙根,王景升,高清竹,张镱锂,欧阳 华. 青藏高原生态变化. 科学通报, 2015, 60(32): 3048-3056.
- [2] 冯璐, 陈志. 青藏高原沼泽湿地研究现状. 青海草业, 2014, 23(1): 11-16.
- [3] 游宇驰,李志威,陈敏建.若尔盖高原日干乔大沼泽中人工沟渠分布与其排水量估算.湿地科学,2018,16(2):223-230.
- [4] Liu L F, Chen H, Jiang L, Hu J, Zhan W, He Y X, Zhu D, Zhong Q P, Yang G. Water table drawdown reshapes soil physicochemical characteristics in Zoige peatlands. Catena, 2018, 170: 119-128.
- [5] Cao R, Wei X, Yang Y H S, Xi X Q, Wu X W. The effect of water table decline on plant biomass and species composition in the Zoige peatland: a four-year in situ field experiment. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2017, 247: 389-395.
- [6] 李珂,杨永兴,杨杨,韩大勇.基于植被数量分类的排水疏干影响下若尔盖高原沼泽退化特征.应用生态学报,2012,23(7):1781-1789.
- [7] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S. Enhanced nitrogen deposition over China. Nature, 2013, 494(7438): 459-462.
- [8] Zhu J X, He N P, Wang Q F, Yuan G F, Wen D, Yu G R, Jia Y L. The composition, spatial patterns, and influencing factors of atmospheric wet nitrogen deposition in Chinese terrestrial ecosystems. Science of the Total Environment, 2015, 511: 777-785.
- [9] Bobbink R, Hicks K, Galloway J, Spranger T, Alkemade R, Ashmore M, Bustamante M, Cinderby S, Davidson E, Dentener F, Emmett B, Erisman J W, Fenn M, Gilliam F, Nordin A, Pardo L, De Vries W. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. Ecological Applications, 2010, 20(1): 30-59.
- [10] Carreiro M M, Sinsabaugh R L, Repert D A, Parkhurst D F. Microbial enzyme shifts explain litter decay responses to simulated nitrogen deposition. Ecology, 2000, 81(9): 2359-2365.

- [11] Bragazza L, Freeman C, Jones T, Rydin H, Limpens J, Fenner N, Ellis T, Gerdol R, Hájek M, Hájek T, Iacumin P, Kutnar L, Tahvanainen T, Toberman H. Atmospheric nitrogen deposition promotes carbon loss from peat bogs. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2006, 103(51): 19386-19389.
- [12] Elser J J, Andersen T, Baron J S, Bergström A K, Jansson M, Kyle M, Nydick K R, Steger L, Hessen D O. Shifts in lake N: P stoichiometry and nutrient limitation driven by atmospheric nitrogen deposition. Science, 2009, 326(5954): 835-837.
- [13] Fowler D, Coyle M, Skiba U, Sutton M A, Cape J N, Reis S, Sheppard L J, Jenkins A, Grizzetti B, Galloway J N, Vitousek P, Leach A, Bouwman A F, Butterbach-Bahl K, Dentener F, Stevenson D, Amann M, Voss M. The global nitrogen cycle in the twenty-first century. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2013, 368(1621): 20130164.
- [14] Reed S C, Cleveland C C, Townsend A R. Functional ecology of free-living nitrogen fixation: a contemporary perspective. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2011, 42: 489-512.
- [15] Diáková K, Biasi C, Čapek P, Martikainen P J, Marushchak M E, Patova E N, Šantručková H. Variation in N₂ fixation in subarctic tundra in relation to landscape position and nitrogen pools and fluxes. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2016, 48(1); 111-125.
- [16] Leppänen S M, Rissanen A J, Tiirola M. Nitrogen fixation in Sphagnum mosses is affected by moss species and water table level. Plant and Soil, 2015, 389(1/2): 185-196.
- [17] Hou L J, Wang R, Yin G Y, Liu M, Zheng Y L. Nitrogen fixation in the intertidal sediments of the Yangtze estuary: occurrence and environmental implications. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2018, 123: 936-944.
- [18] Knorr K H, Horn M A. Borken W. Significant nonsymbiotic nitrogen fixation in Patagonian ombrotrophic bogs. Global Change Biology, 2015, 21 (6): 2357-2365.
- [19] Church M J, Björkman K M, Karl D M, Saito M A, Zehr J P. Regional distributions of nitrogen-fixing bacteria in the Pacific Ocean. Limnology and Oceanography, 2008, 53(1): 63-77.
- [20] Knapp A N. The sensitivity of marine N₂ fixation to dissolved inorganic nitrogen. Frontiers in Microbiology, 2012, 3: 374.
- [21] Wang Y S, Li C N, Kou Y P, Wang J J, Tu B, Li H, Li X Z, Wang C T, Yao M J. Soil pH is a major driver of soil diazotrophic community assembly in Qinghai-Tibet alpine meadows. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 115: 547-555.
- [22] Che R X, Deng Y C, Wang F, Wang W J, Xu Z H, Hao Y B, Xue K, Zhang B, Tang L, Zhou H K, Cui X Y. Autotrophic and symbiotic diazotrophs dominate nitrogen-fixing communities in Tibetan grassland soils. Science of the Total Environment, 2018, 639: 997-1006.
- [23] Kox M A R, Aalto S L, Penttilä T, Ettwig K F, Jetten M S M, van Kessel M A H J. The influence of oxygen and methane on nitrogen fixation in subarctic Sphagnum mosses. AMB Express, 2018, 8: 76.
- [24] Kox M A R, Lüke C, Fritz C, van den Elzen E, van Alen T, Op den Camp H J M, Lamers L P M, Jetten M S M, Ettwig K F. Effects of nitrogen fertilization on diazotrophic activity of microorganisms associated with Sphagnum magellanicum. Plant and Soil, 2016, 406(1/2): 83-100.
- [25] 崔丽娟,马琼芳,郝云庆,高常军,宋洪涛,王义飞,李伟.若尔盖高寒沼泽植物群落与环境因子的关系.生态环境学报,2013,22(11): 1749-1756.
- [26] Cui L J, Kang X M, Li W, Hao Y B, Zhang Y, Wang J Z, Yan L, Zhang X D, Zhang M Y, Zhou J, Kardol P. Rewetting decreases carbon emissions from the Zoige alpine peatland on the Tibetan plateau. Sustainability, 2017, 9(6): 948.
- [27] Leppänen S M, Salemaa M, Smolander A, Mäkipää R, Tiirola M. Nitrogen fixation and methanotrophy in forest mosses along a N deposition gradient. Environmental and Experimental Botany, 2013, 90: 62-69.
- [28] R Core Team. The R project for statistical computing. [2019-03-11] https://www.R-project.org/.
- [29] Zielke M, Solheim B, Spjelkavik S, Olsen R A. Nitrogen fixation in the high arctic: role of vegetation and environmental conditions. Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2005, 37(3): 372-378.
- [30] Ackermann K, Zackrisson O, Rousk J, Jones D L, DeLuca T H. N₂ Fixation in feather mosses is a sensitive indicator of N deposition in boreal forests. Ecosystems, 2012, 15(6): 986-998.
- [31] Gundale M J, Deluca T H, Nordin A. Bryophytes attenuate anthropogenic nitrogen inputs in boreal forests. Global Change Biology, 2011, 17(8): 2743-2753.
- [32] 李丽,高俊琴,雷光春,吕偲,索郎夺尔基.若尔盖不同地下水位泥炭湿地土壤有机碳和全氮分布规律.生态学杂志,2011,30(11): 2449-2455.
- [33] 马坤,张颖,唐素贤,刘俊国.若尔盖高寒湿地土壤全氮空间分布特征.生态学杂志,2016,35(8):1988-1995.
- [34] 赵云飞, 汪霞, 欧延升, 洪苗苗, 黄政, 李佳, 贾海霞. 若尔盖草甸退化对土壤碳、氮和碳稳定同位素的影响. 应用生态学报, 2018, 29 (5): 1405-1411.
- [35] Xu X F, Thornton P E, Post W M. A global analysis of soil microbial biomass carbon, nitrogen and phosphorus in terrestrial ecosystems. Global Ecology and Biogeography, 2013, 22(6): 737-749.
- [36] Regina K, Sheehy J, Myllys M. Mitigating greenhouse gas fluxes from cultivated organic soils with raised water table. Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change, 2014, 20(8): 1529-1544.
- [37] Bürgmann H, Meier S, Bunge M, Widmer F, Zeyer J. Effects of model root exudates on structure and activity of a soil diazotroph community. Environmental Microbiology, 2005, 7(11): 1711-1724.
- [38] Sorensen P L, Michelsen A. Long-term warming and litter addition affects nitrogen fixation in a subarctic heath. Global Change Biology, 2011, 17 (1): 528-537.
- [39] Wyatt K H, Tellez E, Woodke R L, Bidner R J, Davison I R. Effects of nutrient limitation on the release and use of dissolved organic carbon from benthic algae in Lake Michigan. Freshwater Science, 2014, 33(2): 557-567.
- [40] Lu M, Yang Y H, Luo Y Q, Fang C M, Zhou X H, Chen J K, Yang X, Li B. Responses of ecosystem nitrogen cycle to nitrogen addition: a metaanalysis. New Phytologist, 2011, 189(4): 1040-1050.