

DOI: 10.5846/stxb201903300616

郭群.水氮添加对内蒙古温带典型草原植被氮含量季节和年际动态的影响.生态学报,2020,40(10):3385-3395.

Guo Q. Effects of water and nitrogen additions on the intra- and inter-annual dynamics of plant nitrogen concentration in Inner Mongolia temperate steppe. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(10): 3385-3395.

水氮添加对内蒙古温带典型草原植被氮含量季节和年际动态的影响

郭 群^{1,2,*}

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 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100190

摘要:作为对全球变化响应最敏感的生态系统类型之一,草原生态系统植被氮含量的季节、年际变化及其对气候变化(氮沉降、降水格局改变)的响应研究相对匮乏。基于内蒙古温带典型草原 5 年的氮添加($10 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)和水添加(添加量 80 mm, 分 $2 \text{ mm} \times 40$ 次、 $5 \text{ mm} \times 16$ 次、 $10 \text{ mm} \times 8$ 次、 $20 \text{ mm} \times 4$ 次、 $40 \text{ mm} \times 2$ 次 5 种处理)控制试验分析了水氮添加后植被氮含量在生态系统和物种两个水平的季节和年际变化。结果表明,高强度水添加处理有降低(10 mm/次 和 40 mm/次)生态系统氮含量的趋势,但不显著,小强度水添加处理(2 mm/次 、 5 mm/次)在不同年份之间无一致的升高或降低趋势,但所有水添加处理有降低两种优势物种整个生长季氮含量的趋势。氮添加促进生态系统和两种优势物种整个生长季的氮含量,但该促进作用可被水添加抵消,且这种抵消作用随水氮添加年限的延长而加剧。水氮添加均增加了生态系统氮含量的年际变异,但对特定物种季节内变异的影响在湿润和干旱年份存在一定差异。本研究将为预测草原生态系统对未来氮沉降增加和降水格局改变的响应及模型改进提供科学依据。

关键词:植被氮含量;氮沉降;降水格局;内蒙古温带草原

Effects of water and nitrogen additions on the intra- and inter-annual dynamics of plant nitrogen concentration in Inner Mongolia temperate steppe

GUO Qun^{1,2,*}

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

2 College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100190, China

Abstract: As a key factor that affects various ecosystem processes, plant nitrogen (N) concentration is very important to forecast the responses of ecosystem to global climate change, e.g., altered precipitation regime and enhanced N deposition. Grassland, one of the most sensitive ecosystems to climate change, has been paid insufficient attentions in terms of the intra- and inter-annual dynamics of plant N concentration. In this study, a five-year manipulative field experiment was conducted by employing N addition ($10 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) and water addition (80 mm a^{-1} in terms of five intensities, i.e., $2 \text{ mm} \times 40$ times, $5 \text{ mm} \times 16$ times, $10 \text{ mm} \times 8$ times, $20 \text{ mm} \times 4$ times, and $40 \text{ mm} \times 2$ times) in a typical steppe in Inner Mongolia temperate grassland. We analyzed the effects of water and nitrogen additions on the intra- and inter-annual dynamics of plant nitrogen concentration. We found that water addition of $10 \text{ mm} \times 8$ times and $40 \text{ mm} \times 2$ times decreased ecosystem plant N concentration in the dry years, while that of $20 \text{ mm} \times 4$ times increased ecosystem plant N concentration,

基金项目:国家自然科学基金项目(31570437);美丽中国生态文明建设科技工程专项(XDA23060205);国家重点研发计划项目(2017YFA0604801)

收稿日期:2019-03-30; 网络出版日期:2020-04-03

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

but these increases or decreases were not significant statistically. Under water additions of other lower intensity (2 mm × 40 times and 5 mm × 16 times), neither increase nor decrease patterns were clearly observed across years. Plant N concentration of two dominant species, *Stipa krylovii* and *Artemisia frigida*, was both lower in the early and late growing season, while it was higher in the middle of the growing season. Water addition decreased plant N concentration of these two dominant species throughout the growing season, but without significance. The N addition enhanced ecosystem N concentration and plant N concentration of two dominant species across the growing season. However, this enhancement could be down regulated by water addition, and this down regulation due to water addition increased with the duration of experiments. The N and water additions both increased inter-annual variability of ecosystem N concentration, while the effects they exerted on intra-annual variability of plant N concentration of two dominant species dependent on the annual precipitation amount. Our work has important implications for model improvement and an advanced understanding of grassland-response to N deposition and the altered precipitation regime.

Key Words: plant N concentration; N deposition; precipitation regime; Inner Mongolia temperate steppe

近年来,随着全球降水格局改变和氮(N)沉降增加的加剧^[1-2],陆地生态系统对全球变化的响应与适应已然成为科学研究的重要方面。植物氮含量是物质循环多个过程的重要决定因素,氮素是蛋白质、叶绿素、多种酶的重要组成成分^[3],因此直接关系到植物光合速率与强度^[4-6],进而影响植被生长和生产力、微生物活动、凋落物分解及土壤呼吸等多个碳循环过程^[7]。因此,解析陆地生态系统对全球降水格局改变和氮沉降增加的响应与适应离不开对植物氮含量的研究。

植物氮含量受多种生物、非生物环境因素的影响,如物种、水分、温度、土壤营养元素等^[6, 8-10],其中降水格局的改变和氮沉降的增加是未来影响植物氮含量的两个重要方面。降水影响土壤水分^[11],激发土壤微生物的活动^[12-13]而改变植被可获取的土壤氮元素^[14-16],影响植物氮吸收和氮含量。同时大量研究证实,氮添加将提高植被氮含量,且这种提高在不同的物种或气候区有一定差异^[17-20]。然而一方面目前关于降水如何影响植被氮含量的研究相对缺乏,仅有的研究只是针对降水量增减对植被氮含量的影响^[8, 21]。但降水格局不仅仅是降水量的改变,还包括降水次数、降水强度的变化^[1, 22],这些都将对生态系统氮循环产生深远影响。如 Sala 和 Lauenroth^[23]的研究表明,干旱区小强度降水仅仅促进微生物活动和土壤氮释放,但如果多次小强度降水后无大降水出现,植被由于受到水分限制而不能有效利用土壤氮,植被氮含量也可能发生改变。另一方面,目前已有大量研究分析氮添加对植被氮含量的影响,但氮添加对植被的影响如何受到水分的调控,尤其是不同降水格局(如多次小强度降水和少次大强度降水等)的调控,研究相对缺乏。最后,目前关于植物氮含量的研究大多针对某几个物种某一个时刻的植被氮含量^[17-20],缺乏植被氮含量季节和年际波动的研究。植被氮含量的年际和季节波动研究至关重要,如植被氮含量是生产力过程模型(如 EALCO 和 Biome-BGC^[24])中维持呼吸估算的主要变量,然而目前模型应用时只是分不同生物区系(草原、针叶林、阔叶林等)给定经验值或简单用本地数据替换。但如前所述,植被氮含量受多种因素影响,水分和氮沉降的季节和年际波动很可能带来植被氮含量的季节、年际波动,进而影响模型模拟对气候变化的预测能力。因此,有必要研究不同降水格局和氮沉降增加如何影响植被氮含量的季节和年际动态。

内蒙古温带草原隶属欧亚草原,是全球分布面积最大的草原类型。同时,以往大量的研究证实,该区域受水氮的共同限制,是对全球变化响应最为敏感的生态系统类型之一^[25-26]。因此,本研究将以内蒙古温带典型草原为研究区域,基于连续5年的水氮添加试验,主要回答以下两个科学问题:1)不同水添加处理(添加强度和次数不同)如何影响植被氮含量的季节和年际动态?2)氮添加如何影响植被氮含量的季节和年际动态?氮添加对植被氮含量的影响如何受到不同水添加方式的调控?

1 材料与方方法

1.1 研究站点

本研究的控制试验位于内蒙古自治区锡林郭勒盟东南端多伦恢复生态学试验站(41°46' N, 115°55' E)。研究站占地 450 hm², 2001 年以来围栏隔离放牧。海拔高度为 1324 m, 属中温带半干旱大陆性季风气候区典型草原带, 欧亚草原植物区, 地带性植被为典型草原植被。主要植被优势种为克氏针茅 (*Stipa krylovii*)、冷蒿 (*Artemisia frigida*)、冰草 (*Agropyron cristatum*)。年均降水量 385.5 mm, 其中 6—8 月降水量占全年的 67%。年均气温为 3.5℃。土壤主要为栗钙土。

1.2 试验设计

本试验共 12 个处理, 包括对照处理、1 个水平氮添加处理、5 个水平水添加处理、5 个水氮添加处理, 每个处理为 4 个重复(区组), 共计 48 个样方。样方布置采取随机区组设计。每个样方面积为 3 m × 4 m, 为了避免各处理之间的相互干扰, 样方之间设置 2 m 的缓冲区, 而区组之间设置 3 m 的缓冲区。

N 施加速率为 10 g N m⁻² a⁻¹, 该添加速率接近地上生物量、物种丰富度以及植被功能性状增长达到上限阈值的 N 添加速率^[25]。添加的 N 选择以往研究常用的尿素 (CO(NH₂)₂), 每年在生长季分两次施加, 分别为 5 月份和 6 月份第一场降水来临之前。如果某一月份前半月没有降水, 本研究将把尿素溶于一定量水中喷洒到样方, 其他处理将喷洒同等量的水以保证水分条件一致性。

水添加控制试验设置在生长旺盛的 6—7 月份。本研究将研究站年均降水量的 20% 作为拟增加的雨量, 即水添加量为 80 mm a⁻¹。在水添加总量不变的情形下, 以 2 mm 为起点, 共设 5 个水添加强度, 即 2、5、10、20、40 mm。具体水添加方案见表 1。

表 1 不同强度和频次水添加实施方案

Table 1 Scheme of water addition experiments with different intensifies and numbers

指标 Indicator	水添加强度 Intensity of water addition/mm				
	2	5	10	20	40
水添加次数 Number of water addition	40	16	8	4	2
水添加间隔 Interval of water addition/d	2	3	7	15	30
每次水添加需水量 Amount of water each time/kg	24	60	120	240	480

每次需水量基于 12 m² 样方面积计算

1.3 植物氮含量测定

本研究涉及的植物样品有两个来源, 首先, 2013—2017 年试验期间, 每年 8 月中旬分物种采集各个处理内植物样品, 2013—2016 年测定样品为单位面积内生物量最高的 5 个物种, 2017 年测定所有样品量达到测定标准的物种; 其次, 由于认识到植物氮含量季节动态的重要性, 2015—2017 年试验期间每两周采集试验样地内的两个优势种(冷蒿和针茅)叶片, 一般从 5 月份开始采集至 10 月份结束, 2016 年由于植物生长较慢的原因, 为了不因采集样品而影响整体处理效应, 缺失 5—6 月份数据。采集的样品置于烘箱中 65℃ 烘干至恒重, 后经全自动凯氏定氮仪测定氮的含量。

1.4 数据分析

为了衡量水氮添加对生态系统氮含量的总体影响, 本研究计算了生态系统水平的植被氮含量, 其计算公式为:

$$\text{生态系统氮含量} = a_1 \times N_1 + a_2 \times N_2 + \dots + a_i \times N_i + a_r \times N_r \quad (1)$$

式中, a_i 为物种 i 的生物量占单位面积总生物量的比例, N_i 为物种 i 的氮含量。由于本试验并不是测定样方内所有物种的氮含量, 所以最后一项 a_r 为未测定植物生物量占单位面积总生物量的比例 (< 15%), N_r 为未测定物种的氮含量, 由每一年同一处理 4 个重复所有测定物种的氮含量平均值估算。

为了衡量植被氮含量的季节和年际波动大小, 本研究计算了生态系统氮含量五年内(2013—2017)的变

异系数用以衡量年际波动的大小,同时计算了两个优势物种连续三年(2015—2017)每年多个观测时期的植物氮含量的变异系数,用以衡量季节内波动的大小。水添加或氮添加引起的氮含量净变化(净效应)由水添加或氮添加处理与对照的差值计算得出。本研究进一步计算了不同处理季节和年际变异相较于对照的提高或降低比例,即:(处理氮含量变异系数-对照氮含量变异系数)×100/对照氮含量变异系数,用以分析水氮添加对植被氮含量季节和年际动态影响的评估。

本研究采用单因素方差分析和邓肯多重比较(Duncan's multiple-range test)检验各处理之间植被氮含量的差异,并通过 T 检验进行显著性检验,以 $P < 0.05$ 作为显著与否的标准。

2 结果

2.1 水氮添加对生态系统氮含量年际变化的影响

本研究结果显示,对照处理生态系统氮含量多年之间的变异系数为 0.06(氮含量范围:1.41%—1.64%),不同强度和次数水添加后该变异系数提高(氮含量范围:1.37%—1.82%),提高范围为 25.4%(2 mm/次水添加处理:)—73.7%(10 mm/次水添加处理)。相较于对照,氮添加后生态系统氮含量年际变异提高了 95.9%(氮含量范围:1.67%—2.28%),水氮同时添加(氮含量范围:1.31%—2.1%)变异系数提高范围为 8.8%(2 mm/次水添加和氮添加处理)—146.8%(20 mm/次水添加和氮添加处理)。

除生长季降水量中等的 2017 年 5 mm/次和 20 mm/次水添加处理的生态系统氮含量显著高于对照之外($n=4$, $P < 0.05$),生态系统氮含量较对照无显著差异(图 1, $n=4$, $P > 0.05$)。另外,20 mm/次的水添加处理在大部分年份中生态系统的氮含量较高,而 10 mm/次和 40 mm/次降水处理的生态系统氮含量较低,尤其是降水较为干旱的 2014、2015 年。

水添加增加或降低生态系统氮含量的幅度随年份无显著变化趋势,但可以看出在生长季降水最多的 2016 年 5 mm/次水添加对生态系统氮含量的增加最多,而 2 mm/次水添加对生态系统氮含量的降低最多,在中等降水的 2017 年,所有水添加均增加了生态系统氮含量,除该年外,10 mm/次和 40 mm/次水添加均有降低生态系统氮含量的趋势,而在降水最少的 2015 年,仅 2 mm/次水添加处理有促进生态系统氮含量增加的趋势(图 1)。

除降水较多的 2016 年和 2017 年之外,氮添加在所有的年份显著促进了生态系统氮含量的增加(图 2, $n=4$, $P < 0.05$),且在水氮同时添加时仍显著促进生态系统氮含量的增加(最干旱的 2015 年 20 mm/次和 40 mm/次水氮同时添加除外)。

氮添加对生态系统氮含量的促进作用(与对照的差值)及促进作用在不同水分条件下的结果表明,在水氮同时添加的第一年,氮添加对生态系统氮含量的促进作用低于其在水分条件较好(水氮同时添加处理与水添加处理的生态系统氮含量之差)时,且水分以 10 mm/次的方式添加可最大的促进水分条件好时氮添加引起的生态系统氮含量升高幅度,而以 2 mm/次的方式升高幅度最小(图 2)。从水氮添加的第二年开始,氮添加在水分条件较好的情况下(水氮同时添加)其对生态系统氮含量的促进作用均低于水分条件较差的情况(2014 年 10 mm/次的水添加方式除外)。氮添加在水分条件较好时对生态系统氮含量的促进作用随氮添加年限的延长而逐年降低,在试验第 5 年出现了氮添加在水分较好时反而降低生态系统氮含量的结果。

2.2 水氮添加对优势植物氮含量季节动态的影响

内蒙古温带草原主要优势种(冷蒿和针茅)氮含量季节内变异相对较为稳定,除 2015 年冷蒿氮含量季节内变异性较小之外,两个物种氮含量的季节内变异系数在 0.14—0.2 之间。水添加在最干旱的 2015 年较大的增加了冷蒿氮含量的季节内变异,但 10 mm/次的水添加处理相对较大的降低了冷蒿氮含量的季节内变异。而在较湿润的 2016—2017 年则有降低冷蒿氮含量的季节内变异的趋势,但降低幅度较小。与冷蒿不同,水添加在中等降水的 2017 年相对较高的提高了针茅氮含量的季节内变异,其他年份则或降低或增加其氮含量季节内变异,但改变幅度较小(表 2)。氮添加在最干旱的 2015 年增加了冷蒿氮含量的季节内变异性,而水氮同

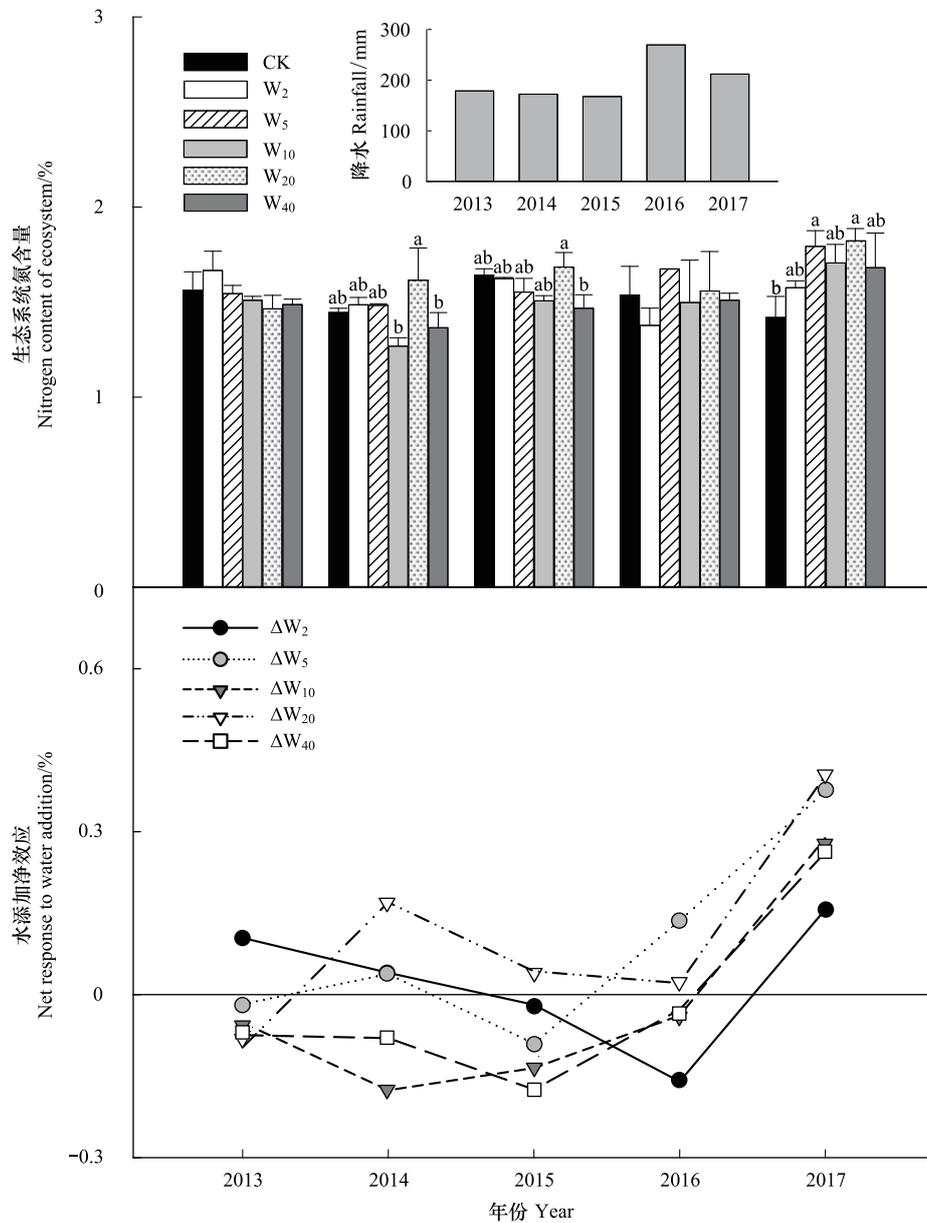


图 1 不同强度和频次水添加处理对内蒙古温带草原生态系统氮含量的影响

Fig.1 Comparisons of ecosystem N concentration among water addition treatments with different intensifies and frequencies in Inner Mongolia temperate steppe

不同字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$) ; 图内插图为生长期(5—8 月份)降水量之和; CK: 对照处理; W_2 : 2 mm/次水添加处理; W_5 : 5 mm/次水添加处理; W_{10} : 10 mm/次水添加处理; W_{20} : 20 mm/次水添加处理; W_{40} : 40 mm/次水添加处理; ΔW_2 : 2 mm/次水添加处理与对照氮含量之差; ΔW_5 : 5 mm/次水添加处理与对照氮含量之差; ΔW_{10} : 10 mm/次水添加处理与对照氮含量之差; ΔW_{20} : 20 mm/次水添加处理与对照氮含量之差; ΔW_{40} : 40 mm/次水添加处理与对照氮含量之差

时添加后其季节内变异性的提高幅度进一步增加(表 3)。而相对较湿润的 2016—2017 年则有降低冷蒿氮含量季节内变异的趋势,但降低幅度较小,只有水分以 40 mm/次的方式添加时,氮添加对冷蒿氮含量季节变异的降低幅度较大。与冷蒿相反,氮添加在最干旱的 2015 年较大幅度的降低了针茅氮含量的季节内变异性,而在水添加后其降低幅度减少。在中等降水的 2017 年则增加了针茅氮含量的季节内变异性,且水添加后其增加幅度升高(表 3)。

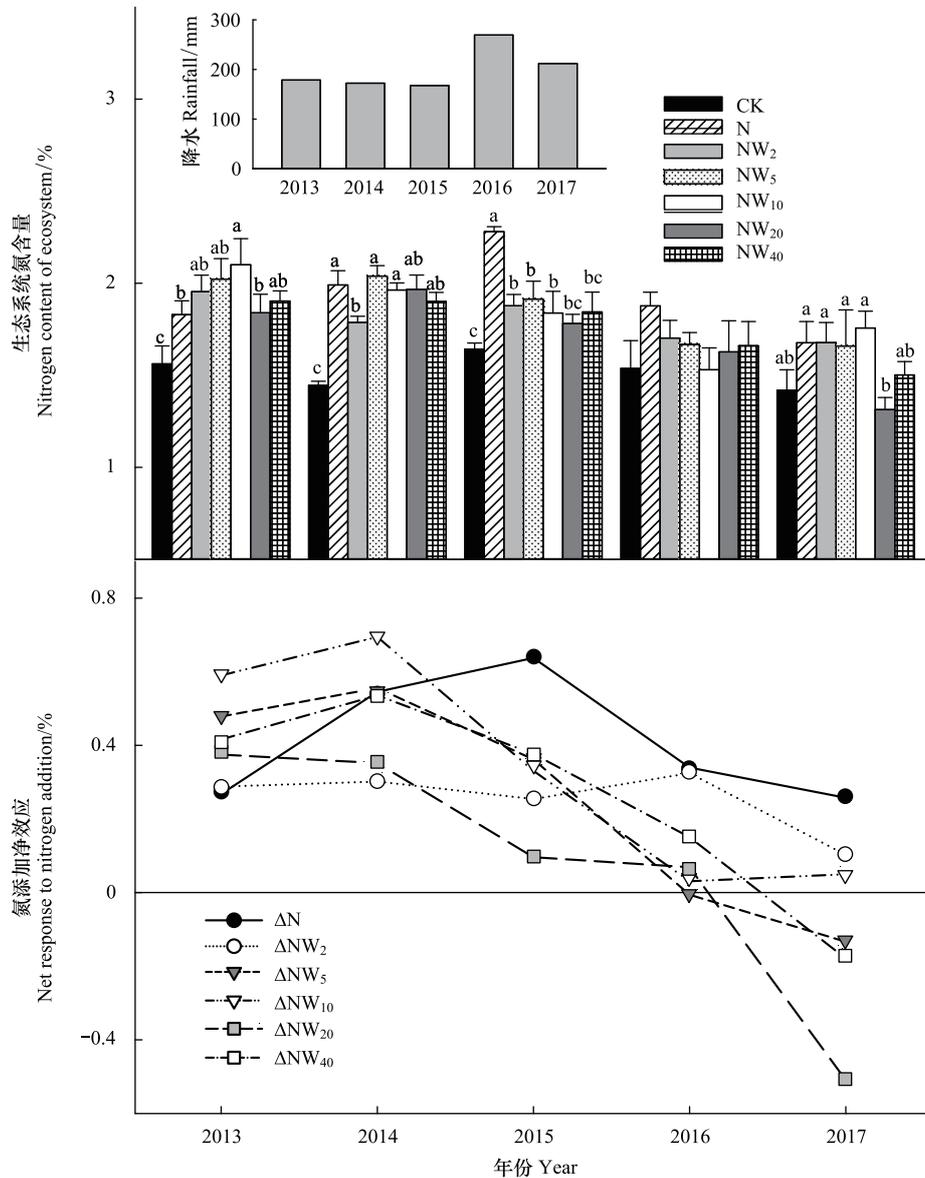


图2 氮添加对内蒙古温带草原生态系统氮含量的影响及其水分的调节作用

Fig.2 Effects of N addition on ecosystem N concentration and the modulated effects by water addition in Inner Mongolia temperate steppe 不同字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$); 图内插图为生长季(5—8月份)降水量之和。N: 氮添加处理; NW_2 : 2 mm/次水和氮同时添加处理; NW_5 : 5 mm/次水和氮同时添加处理; NW_{10} : 10 mm/次水和氮同时添加处理; NW_{20} : 20 mm/次水和氮同时添加处理; NW_{40} : 40 mm/次水和氮同时添加处理; ΔN : 氮添加处理和对照氮含量之差; ΔNW_2 : 2 mm/次水和氮同时添加处理与相同频次水添加处理氮含量之差; ΔNW_5 : 5 mm/次水和氮同时添加处理与相同频次水添加处理氮含量之差; ΔNW_{10} : 10 mm/次水和氮同时添加处理与相同频次水添加处理氮含量之差; ΔNW_{20} : 20 mm/次水和氮同时添加处理与相同频次水添加处理氮含量之差; ΔNW_{40} : 40 mm/次水和氮同时添加处理与相同频次水添加处理氮含量之差

从季节动态可以看出, 大部分年份冷蒿的氮含量在生长季开始时较低, 随后增加, 生长季中期达最大值(7月份), 而后降低, 生长季末达到最低值, 而针茅的季节动态格局无明显的先升高的趋势, 但生长季后期有明显的降低趋势(图3)。

水添加处理后两个优势种氮含量在大部分年份与对照无显著差异, 不同水添加处理之间也无显著差异(图3)。氮添加后两个优势种氮含量的季节动态与对照相一致, 但在生长季的各个时期, 氮添加处理的氮含

量均高于对照和水添加处理,但两个优势种氮含量季节动态在水氮同时添加和单独氮添加两种处理中相一致且无显著的差异(图3)。

表 2 水添加对内蒙古温带草原两个优势种氮含量季节内变异的影响

Table 2 The effects of water addition on intra-annual dynamics of plant N concentration of two dominant species in Inner Mongolia temperate steppe

观测物种 Observed species	年份 Year	CK	W ₂ /%	W ₅ /%	W ₁₀ /%	W ₂₀ /%	W ₄₀ /%
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	2015	0.06	2.57	24.87	-27.89	109.35	49.56
	2016	0.20	-5.58	-3.84	-3.69	-1.91	-6.17
	2017	0.14	-20.70	-1.54	-0.30	-17.61	-16.93
针茅 <i>Stipa krylovii</i>	2015	0.20	-12.23	27.22	10.79	-3.06	2.55
	2016	0.20	-5.14	-13.01	2.20	-1.51	-11.28
	2017	0.15	30.61	35.50	60.40	69.88	39.37

CK:对照处理;W₂:2 mm/次水添加处理;W₅:5 mm/次水添加处理;W₁₀:10 mm/次水添加处理;W₂₀:20 mm/次水添加处理;W₄₀:40 mm/次水添加处理

表 3 水氮添加对内蒙古温带草原两个优势种氮含量季节内变异的影响

Table 3 The effects of water and N additions on intra-annual dynamics of plant N concentration of two dominant species in Inner Mongolia temperate steppe

观测物种 Observed species	年份 Year	N/%	NW ₂ /%	NW ₅ /%	NW ₁₀ /%	NW ₂₀ /%	NW ₄₀ /%
冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	2015	6.68	68.80	88.10	57.15	48.95	27.49
	2016	-17.38	8.05	-6.61	-16.26	2.55	-30.86
	2017	-0.98	-1.52	3.80	3.75	18.23	-23.30
针茅 <i>Stipa krylovii</i>	2015	-84.34	-35.43	-44.20	-35.34	-36.78	-57.41
	2016	-7.05	0.67	7.24	-11.23	7.74	-29.90
	2017	13.10	60.71	70.23	108.21	55.90	50.72

N:氮添加处理;NW₂:2 mm/次水和氮同时添加处理;NW₅:5 mm/次水和氮同时添加处理;NW₁₀:10 mm/次水和氮同时添加处理;NW₂₀:20 mm/次水和氮同时添加处理;NW₄₀:40 mm/次水和氮同时添加处理

除 2015 年生长季早期和 2016 年生长季晚期 5 mm/次的水添加处理促进了冷蒿氮含量增加和 2017 年生长季早期水添加促进了针茅氮含量增加外,大部分时期水添加降低了两个优势物种的氮含量(图 4,与对照氮含量之差小于零),这种降低或促进作用在生长季早期略大于晚期,尤其是较为干旱的 2015 年,水添加大幅度的降低了针茅的氮含量(图 4)。

所有年份氮添加促进了整个生长季两个优势物种的氮含量,氮添加对冷蒿氮含量的促进作用在 2015 年和 2017 年表现出明显的先增加后降低的趋势,而在湿润的 2016 年则变化不明显,而对针茅的促进作用在整个生长季相差不大。可以看出,2015 年和 2017 年生长季中期高水分时氮添加对冷蒿和针茅氮含量的促进作用进一步加大。

3 讨论

不同强度和频次水添加对生态系统氮含量无显著影响,但增加了生态系统氮含量年际之间的变异性,且 10 mm/次和 40 mm/次的水添加处理有降低生态系统氮含量的趋势,而 20 mm/次的水添加处理则有增加生态系统氮含量的趋势,小强度水添加(2 mm/次、5 mm/次的水添加处理)则无明显规律。理论上讲,水添加通过增加土壤水分,一方面提高土壤微生物的活动,促进凋落物分解,增加植被可获取的土壤氮元素^[13, 16],从而提高植物氮吸收和氮含量,而另一方面,水分的提高缓解了干旱区温带草原的水分限制,提高了植被生物量,在土壤氮库有限的情况下,植被氮含量可能会降低。以往的研究发现,在内蒙古温带草原 3 mm 降水即可引起

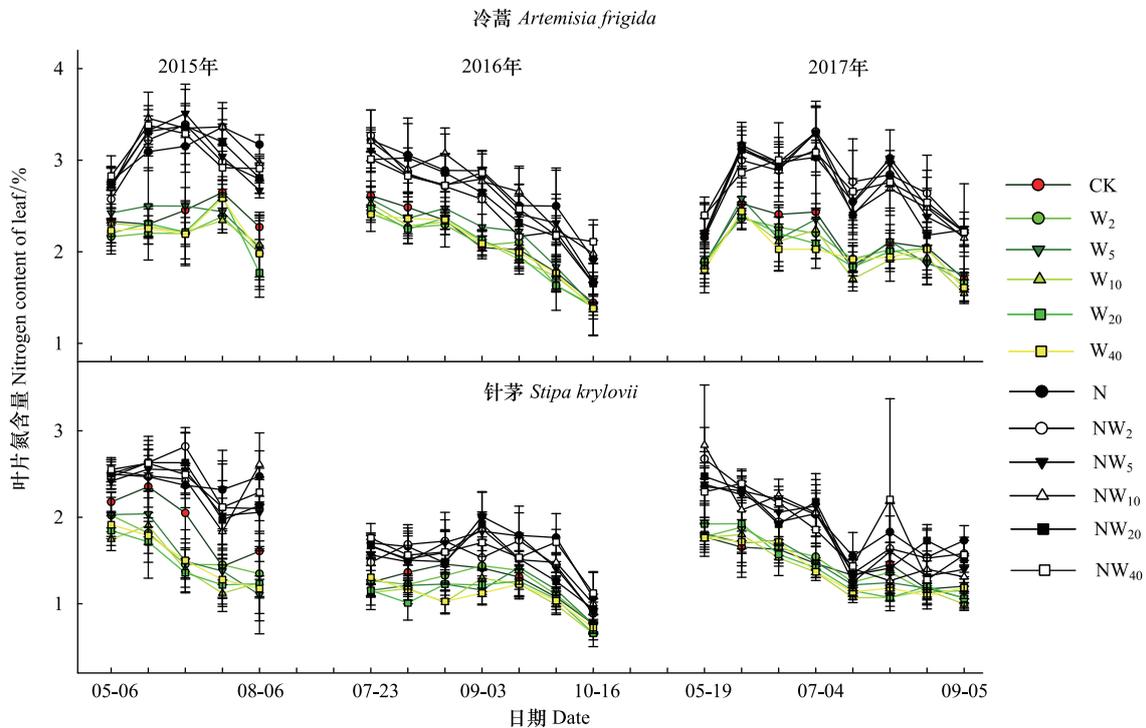


图3 水氮添加对内蒙古温带草原两个优势种冷蒿和针茅氮含量季节动态的影响

Fig.3 Effects of water and N additions on the intra-annual dynamics of plant N concentration of two dominant species (*Artemisia frigida* and *Stipa krylovii*) in Inner Mongolia temperate steppe

土壤微生物活动的加强^[26]。所以本研究中的所有的水添加强度均可增强微生物活动,且由于较小的水添加强度虽然土壤水分维持时间短,但是添加次数多,而高强度降水虽然每次降水后高土壤水分持续时间长,但添加次数少,所以总体来说,激发微生物活动的总效应应该是小强度水添加方式更有优势,尤其是2 mm/次的水添加处理。水添加后激发微生物活动而释放的氮能否提高植被的氮含量取决于植被对氮利用的有效性。40 mm/次的水添加处理在本研究区域相当于极端降水(日降水量高于40 mm/次的天数占全年总降水天数的比例低于1%),由于该地区长期受土壤水分限制,且40 mm/次的水添加处理增水次数少,所以在干旱年份缓解植被水分限制的能力有限,植被不能有效利用土壤中的氮,而极端降水还可能引起土壤无机氮的淋溶,因此有降低植被氮含量的趋势。与之相反,10 mm/次和20 mm/次的水添加处理由于水添加次数的增加,增加了植被处于适宜土壤水分的时间,提高了植被利用氮的效率,同时又不至于产生淋溶,应该有增加生态系统的氮含量的趋势。但本研究中的10 mm/次的水添加处理却观测到了相反的结果,以往研究发现该地区植被生长随10 mm/次降水事件的增多而增长^[27],同时降水引起的土壤氮库增加幅度有限,氮库一定时生物量的增加导致植被氮含量降低。而小强度水添加(2 mm/次、5 mm/次的水添加处理)对土壤水分的改变有限,即缓解植被水分限制的能力有限,所以强度小次数多的水添加处理如何影响植被氮含量取决于自然降水事件的分布情况,如果水添加后有大的自然降水出现,大降水带来的高土壤水分可促进植物生理活动,从而有效利用小强度水添加后释放的无机氮,否则水添加释放的无机氮可能以 NO_x 的形式释放^[23],所以本研究中这两个处理对生态系统氮含量的影响无明显规律。由于研究区生物量较低,所以土壤相对贫瘠,而水添加后土壤氮的释放多少取决于土壤底物的量,所以本研究没有观测到水添加显著提高或降低植被氮含量的结果。水添加对生态系统氮含量的改变虽不显著,但其对氮含量增加和降低的趋势提高了生态系统氮含量的年际变异性。

水添加对两种优势植物的氮含量及其季节动态的影响不显著,但有降低两种优势植物氮含量的趋势,尤其是生长季早期,且在干旱和湿润年份分别增加冷蒿和针茅的季节内变异。水添加对两种优势植物氮含量及

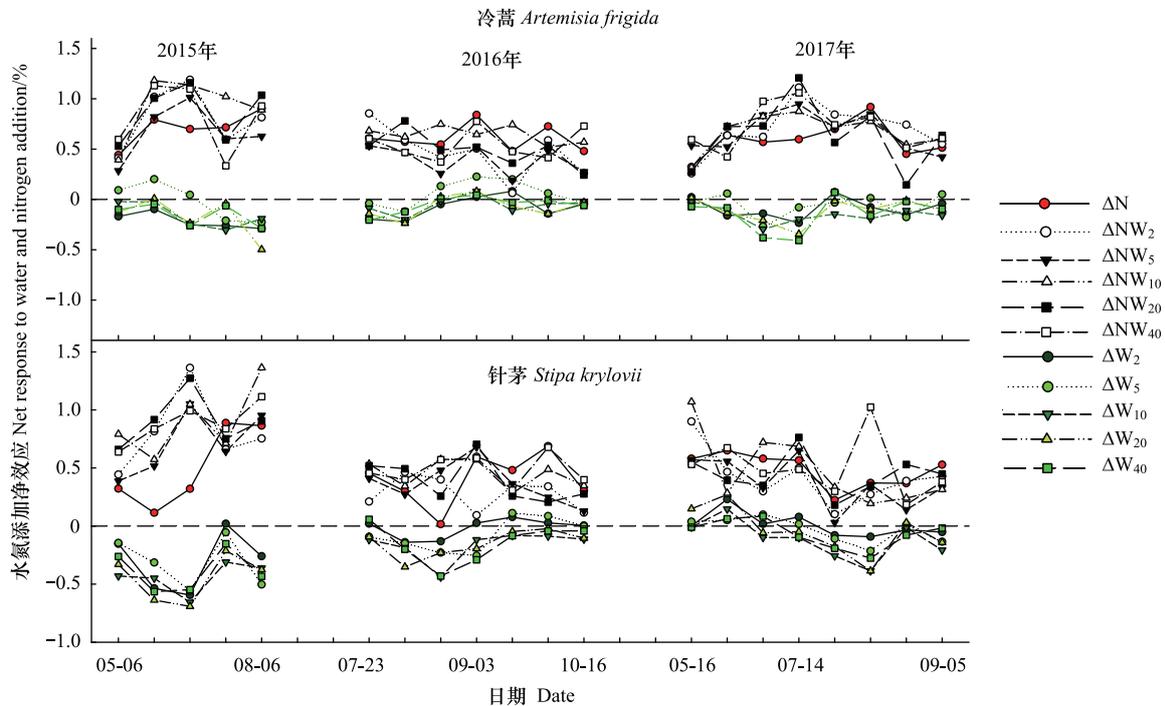


图4 氮添加在不同水分条件下对内蒙古温带草原优势种冷蒿和针茅氮含量季节动态的影响

Fig.4 Effects of N addition on the intra-annual dynamics of plant N concentration of two dominant species (*Artemisia frigida* and *Stipa krylovii*) and the modulation by water addition in Inner Mongolia temperate steppe

其季节动态的影响机理与上述相同,同样取决于水添加后植被受水分限制的缓解程度和土壤释放的无机氮利用有效性,只是由于观测频率的增加,加之自然降水的复杂性,不同水添加处理间的差异难以得到明确的发展趋势,这是今后本试验过程中需要思考和改进的地方。但是同样可以得到水添加有降低两种优势植物氮含量的结果,说明仍然由水添加带来的植被生长加速、淋溶或水添加后土壤释放的无机氮利用有效性较低导致。该研究结果与同一类型草原的研究结论相一致^[8, 28],如岳喜元等^[8]在锡林郭勒典型草原的研究发现,随着降水量的减少,叶片氮含量增加。其他生态系统类型也发现了轻度干旱能增强植被氮吸收和积累的结果^[29]。

氮添加促进生态系统氮含量的增加,该结果与以往研究结果相一致^[17-20],但该促进作用可被水添加抵消,且这种抵消作用随水氮添加年限的延长而加剧。以往的研究表明,氮添加不仅仅直接提高土壤无机氮含量,还可以刺激氮矿化^[30]、促进微生物-酶系统对土壤有机质和养分的分解^[31],从而进一步提高土壤氮的有效性^[32],并供植物快速生长使用^[33]。植物对氮的吸收利用与其生长物候直接相关,在植物的返青期、拔节期和灌浆期,植物需要较多的氮素,而在枯黄期,植物基本不需要外源氮素的供应^[34]。本研究的氮添加在5—6月份,正是内蒙古温带草原返青和快速生长期,因此添加的氮可快速有效被植物利用,增加了生态系统的氮含量。但由于前述水添加会一定程度上降低生态系统氮含量的原因,氮添加对生态系统氮含量的促进作用可部分被水添加抵消,并且由于正反馈作用,如氮含量的降低进一步导致第二年凋落物氮含量的减少(土壤库氮含量降低)及氮水添加带来的植被生物量的逐年增加(氮库一定时生物量增加),这种抵消作用随水氮处理年限的延长而进一步加剧。

氮添加同时也提高了整个生长季冷蒿和针茅的氮含量,且氮添加对两个优势种氮含量的促进作用在高水分(有水添加)和低水分(无水添加)情境下无显著差异,这与以往的研究结果有一定差异,如有研究表明施氮对植被氮含量的提高在水分条件好的时候更为显著^[35]。氮添加提高生长季早期冷蒿和针茅两个优势种氮含量的机理与上述氮添加提高生态系统氮含量的机理相一致,早期氮含量的提高还会进一步维持植物的生长优势,所以表现为整个生长季氮添加处理下的冷蒿和针茅氮含量较高。虽然水添加抵消了生态系统水平上氮添

加引起的氮含量升高,但在季节波动水平上,一方面由于两个优势物种的响应与样方内十几个物种的响应还存在一定差异;另一方面由于降水事件分布的差异,在某一时刻可能是小强度降水添加处理更有利于植被的氮吸收(如土壤中水分持续较高时),而在另一时刻可能是高强度水添加处理更有利于植被的氮吸收(如土壤中水分较低时,大降水可提高土壤水分和植被光合,更有利于氮吸收),所以在整个季节动态上表现为氮添加对两个优势种氮含量的促进作用在有无水添加时相差不大。

4 结论

基于连续 5 年的水氮添加试验结果表明水添加对内蒙古温带典型草原生态系统氮含量及两种优势植物氮含量的季节和年际动态无显著影响,但总体上有降低植被氮含量的趋势,不同强度和频次水添加处理对植被氮含量增加或降低的幅度存在差异;氮添加促进生态系统及两种优势植物氮含量的增加,但该促进作用可被水添加抵消,且这种抵消作用随试验年限的延长而加剧。水添加和氮添加均会增加植被氮含量的季节和年际波动。本研究结果一方面为理解草原生态系统对全球降水格局改变和氮沉降增加的响应与适应提供科学支持,另一方面也为模型改进提供方向,如水氮添加对氮含量季节和年际波动的改变表明模型不能采用一个氮含量的固定值应用到一年内所有季节或所有年份。

致谢:感谢中国科学院植物研究所多伦恢复生态学试验站提供试验平台及华南师范大学胡中民教授对本实验的大力支持,感谢博士研究生游成铭、底凯,硕士研究生张利敏、陈桂松、郭旋对采样的帮助。

参考文献 (References):

- [1] Collins M, Knutti R, Arblaster J, Dufresne J L, Fichefet T, Friedlingstein P, Gao X, Gutowski W J, Johns T, Krinner G, Shongwe M, Tebaldi C, Weaver A J, Wehner M. Long-term climate change: projections, commitments and irreversibility//Stocker T F, Qin D, Plattner G K, Tignor M, Allen S K, Doschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P M, eds. Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA: Cambridge University Press, 2013.
- [2] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, Bekunda M, Cai Z C, Freney J R, Martinelli L A, Seitzinger S P, Sutton M A. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [3] 陆景陵. 植物营养学(上册)(第二版). 北京: 中国农业大学出版社, 2003.
- [4] Alekhina N D, Krendeleva T E, Poleskaya O G. Relationships between nitrogen assimilation and photosynthesis in leaf cells of C₃ plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 1996, 43(1): 119-130.
- [5] Evans J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, 1989, 78(1): 9-19.
- [6] Evans J R, Clarke V C. The nitrogen cost of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, 2019, 70(1): 7-15.
- [7] 张立欣, 杨劼, 高清竹, 苏力德, 干珠扎布, 侯虹. 模拟增温增雨对克氏针茅草原土壤呼吸的影响. *中国农业气象*, 2013, 34(6): 629-635.
- [8] 岳喜元, 左小安, 庾强, 徐翀, 吕朋, 张晶. 降水量和短期极端干旱对典型草原植物群落及优势种羊草 (*Leymus chinensis*) 叶性状的影响. *中国沙漠*, 2018, 38(5): 1009-1016.
- [9] 王建林, 钟志明, 王忠红, 余成群, 张宪洲, 胡兴祥, 沈振西, 大次卓嘎. 青藏高原高寒草原生态系统植被磷含量分布特征及其影响因素. *草地学报*, 2014, 22(1): 27-38.
- [10] 李明雨, 黄文广, 杨君珑, 李小伟. 宁夏草原植物叶片氮磷化学计量特征及其驱动因素. *草业学报*, 2019, 28(2): 23-32.
- [11] Kurc S A, Small E E. Soil moisture variations and ecosystem-scale fluxes of water and carbon in semiarid grassland and shrubland. *Water Resources Research*, 2007, 43(6): W06416.
- [12] 张翠景, 沈菊培, 孙翼飞, 王军涛, 杨中领, 韩红艳, 张丽梅, 万师强, 贺纪正. 模拟的增温增雨对内蒙古温带草原土壤氨氧化微生物的影响. *环境科学*, 2017, 38(8): 3463-3472.
- [13] 钞然, 张东, 陈雅丽, 万志强, 高清竹, 包铁军, 杨劼. 模拟增温增雨对典型草原土壤酶活性的影响. *干旱区研究*, 2018, 35(5): 1068-1074.
- [14] Austin A T, Yahdjian L, Stark J M, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta D A, Schaeffer S M. Water pulses and biogeochemical cycles in

- arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 221-235.
- [15] 淡沐春, 杨劫, 侯虹, 张立欣, 宋炳煜. 模拟增温增水对克氏针茅草原主要物种及群落凋落物分解的影响. *中国农业气象*, 2015, 36(6): 746-753.
- [16] 陈雅丽. 增温增雨对克氏针茅草原土壤微生物群落特征及酶活性的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2017.
- [17] 吴福忠, 包维楷, 吴宁. 外源施 N 对干旱河谷白刺花(*Sophora davidii*) 幼苗生长, 生物量及 C、N、P 积累与分配的影响. *生态学报*, 2008, 28(8): 3817-3824.
- [18] 安卓, 牛得草, 文海燕, 杨益, 张洪荣, 傅华. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及 C:N:P 化学计量特征的影响. *植物生态学报*, 2011, 35(8): 801-807.
- [19] 王雪, 雒文涛, 庾强, 闫彩凤, 徐柱文, 李迈和, 姜勇. 半干旱典型草原养分添加对优势物种叶片氮磷及非结构性碳水化合物含量的影响. *生态学杂志*, 2014, 33(7): 1795-1802.
- [20] 高宗宝, 王洪义, 吕晓涛, 王正文. 氮磷添加对呼伦贝尔草甸草原 4 种优势植物根系和叶片 C:N:P 化学计量特征的影响. *生态学杂志*, 2017, 36(1): 80-88.
- [21] 张东, 钞然, 万志强, 杨劫, 包铁军, 高清竹. 模拟增温增雨对典型草原优势种羊草功能性状的影响. *草业科学*, 2018, 35(8): 1919-1928.
- [22] Easterling D R, Meehl G A, Parmesan C, Changnon S A, Karl T R, Mearns L O. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 2000, 289(5487): 2068-2074.
- [23] Sala O E, Lauenroth W K. Small rainfall events: an ecological role in semiarid regions. *Oecologia*, 1982, 53(3): 301-304.
- [24] Ryan M G. A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystem. *Tree Physiology*, 1991, 9(1/2): 255-266.
- [25] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Naeem S, Pan Q M, Huang J H, Zhang L X, Han X G. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 358-372.
- [26] Hao Y B, Wang Y F, Mei X R, Cui X Y. The response of ecosystem CO₂ exchange to small precipitation pulses over a temperate steppe. *Plant Ecology*, 2010, 209(2): 335-347.
- [27] Guo Q, Hu Z M, Li S G, Yu G R, Sun X M, Zhang L M, Mu S L, Zhu X J, Wang Y F, Li Y N, Zhao W. Contrasting responses of gross primary productivity to precipitation events in a water-limited and a temperature-limited grassland ecosystem. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 214-215: 169-177.
- [28] 阿里穆斯, 席溢, 高清竹, 黄永梅, 崔箭. 模拟增温和增雨对冷蒿营养元素分配的影响. *中国农业气象*, 2013, 34(5): 538-544.
- [29] 徐惠风, 刘兴土. 不同水分处理对乌拉苔草(*Carex meyeriana*) 叶片营养元素含量影响的研究//第四届全国农业环境科学学术研讨会论文集. 呼和浩特: 中国农业生态环境保护协会, 2011: 381-385.
- [30] Jones A G, Power S A. Field-scale evaluation of effects of nitrogen deposition on the functioning of heathland ecosystems. *Journal of Ecology*, 2012, 100(2): 331-342.
- [31] Liu P, Huang J H, Sun O J, Han X G. Litter decomposition and nutrient release as affected by soil nitrogen availability and litter quality in a semiarid grassland ecosystem. *Oecologia*, 2010, 162(3): 771-780.
- [32] 张云海, 何念鹏, 张光明, 黄建辉, 韩兴国. 氮沉降强度和频率对羊草叶绿素含量的影响. *生态学报*, 2013, 33(21): 6786-6794.
- [33] Vitousek P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 1982, 119(4): 553-572.
- [34] Chapin III F S. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1980, 11: 233-260.
- [35] 杜占池, 杨宗贵. 羊草光合生态特性的研究. *植物学报*, 1983, 25(4): 370-379.