

DOI: 10.5846/stxb202009092351

朱湾湾, 许艺馨, 余海龙, 王攀, 黄菊莹. 降水量与氮添加对荒漠草原生态系统碳交换的影响. 生态学报, 2021, 41(16): 6679-6691.

Zhu W W, Xu Y X, Yu H L, Wang P, Huang J Y. Effects of precipitation and nitrogen addition on ecosystem carbon exchange in a desert steppe in Ningxia. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(16): 6679-6691.

降水量与氮添加对荒漠草原生态系统碳交换的影响

朱湾湾^{1,2}, 许艺馨^{1,2}, 余海龙², 王攀^{1,2}, 黄菊莹^{1,*}

1 宁夏大学 生态环境学院, 银川 750021

2 宁夏大学 地理科学与规划学院, 银川 750021

摘要:为深入了解降水格局改变和氮沉降增加对荒漠草原生态系统碳交换的影响机制,于2017年在宁夏荒漠草原设立了降水量变化(减少50%、减少30%、自然降水量、增加30%以及增加50%)和氮添加(0和5 g m⁻² a⁻¹)的野外试验,研究了2019年生长季(5—10月份)净生态系统碳交换(Net ecosystem carbon exchange, NEE)、生态系统呼吸(Ecosystem respiration, ER)和总生态系统生产力(Gross ecosystem productivity, GEP)的时间动态,分析了三者与植被组成以及土壤属性的关系。NEE、ER和GEP日动态和月动态均呈先增加后降低,NEE在整个生长季表现为净生态系统碳吸收。0和5 g m⁻² a⁻¹氮添加下,减少降水量显著降低了NEE、ER和GEP ($P<0.05$),增加30%降水量显著提高了三者($P<0.05$)。相同降水量条件下,氮添加不同程度地提高了NEE、ER和GEP,且其效应在增加50%降水量时较为明显。净生态系统碳吸收(-NEE)、ER和GEP与群落生物量、牛枝子(*Lespedeza potaninii*)以及草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)生物量正相关。三者亦随Patrick丰富度指数和Shannon-Wiener多样性指数的增加而增加。本文结果意味着,减少降水量降低了土壤水分和养分有效性、抑制了植物生长,从而降低了生态系统碳交换。适量增加降水量则可能通过提高土壤含水量、刺激土壤酶活性、调节土壤C:N:P平衡特征等途径,促进了植物生长和物种多样性,从而提高了生态系统碳汇功能;氮添加亦促进了生态系统碳交换,但其与降水的交互作用尚不明显,需通过长期观测进行深入探讨。

关键词:降水格局改变; 大气氮沉降; 生态系统碳交换; 植物生物量; 植物种多样性; 土壤性质

Effects of precipitation and nitrogen addition on ecosystem carbon exchange in a desert steppe in Ningxia

ZHU Wanwan^{1,2}, XU Yixin^{1,2}, YU Hailong², WANG Pan^{1,2}, HUANG Juying^{1,*}

1 College of Ecology and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2 College of Geography Science and Planning, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract: The change in precipitation pattern and increase in atmospheric nitrogen deposition are two important aspects of global change. Both of them closely relate to soil resource availabilities, plant growth, microbial activity, etc., and further posing profound influences on the carbon dynamics in plant-soil systems. Being one of main grassland ecosystem types in northwestern China, desert steppe is limited by soil water and nitrogen availabilities and thus is sensitive to the alterations in precipitation pattern and nitrogen deposition. However, the studies on how the carbon dynamics in desert steppes respond to the two global change aspects are still lacked, especially in those located in Ningxia, northwestern China. To deeply understand the influencing mechanisms of the alterations in precipitation pattern and nitrogen deposition on the ecosystem carbon exchanges in desert steppes, a field experiment was conducted in a desert steppe of Ningxia in 2017. The experiment involved five precipitation treatments (50% reduction, 30% reduction, natural, 30% increase, and 50% increase) and two

基金项目:国家自然科学基金(31760144,41961001)和中国科学院“西部青年学者”(XAB2019AW03)

收稿日期:2020-09-09; **网络出版日期:**2021-05-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: juyinghuang@163.com

nitrogen addition treatments (0 and $5 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$). The temporal dynamics of net ecosystem carbon exchange (NEE), ecosystem respiration (ER), and gross ecosystem productivity (GEP) were monitored from May to October of 2019. Their relationships with plant community composition and soil properties were analyzed as well. The daily and monthly dynamics of NEE, ER, and GEP increased first and then decreased. NEE was shown as net ecosystem carbon absorption during the whole growing season. Under 0 and $5 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ of nitrogen addition, the decreasing precipitation significantly reduced NEE, ER, and GEP ($P < 0.05$), while 30% increase in precipitation significantly promoted the three indices ($P < 0.05$). Between the same precipitation treatments, nitrogen addition also greatly increased the three indices, especially under the treatment of 50% increase in precipitation. The net ecosystem carbon absorption (represented as-NEE), ER, and GEP were positively related with plant community biomass, *Lespedeza potaninii* population biomass, and *Astragalus melilotoides* population biomass. The three indices also enhanced with the increase of Patrick richness index and Shannon-Wiener diversity index. The results above indicate that decreasing precipitation reduces soil water and nutrient availabilities, inhibits plant growth, and thus limiting ecosystem carbon exchange. An appropriate increase in precipitation can promote plant growth and species diversity through increasing soil water content, stimulating soil enzyme activities, regulating soil C:N:P stoichiometric balance, etc., consequently improving the ecosystem carbon sink function. Nitrogen addition also promotes ecosystem carbon exchange. However, its interaction with precipitation is not clear after nearly 3-year experimental treatment. Therefore, a long-term observation is needed for further deeply exploring. The results of this paper will provide data supports for the global networking experiment on ecosystem carbon cycle under global change.

Key Words: changing precipitation regimes; atmospheric nitrogen deposition; ecosystem carbon exchange; plant biomass; plant species diversity; soil properties

降水和氮是干旱半干旱区植物生长和微生物活动的主要限制因子。全球变暖加速了水循环,导致降水量在全球范围内呈增加趋势,同时表现出时空分配不均以及极端事件频发等特点^[1]。例如研究发现,我国西北地区的西部生态区降水量呈增加趋势,而其东部生态区降水量有所降低^[2]。另一方面,由于人类活动产生了大量含氮化合物,导致大气氮沉降增加。近年来,随着大气污染物控制措施的实施和社会经济结构的转型,氮沉降速率在欧美国家有所减缓^[3-4]。在我国,虽然自 2010 年以来氮沉降速率在许多发达省市有所下降,但在宁夏等欠发达地区呈增加趋势^[5]。降水通过改变土壤水分和养分的可利用性,调控着植物光合作用及微生物呼吸,因此其格局的改变直接影响着陆地生态系统碳循环和收支平衡^[6]。氮添加使土壤中有效氮含量增多^[7],可以缓解植物氮限制,从而促进植物光合作用^[8]、提高植被生产力和碳储存^[9]。在干旱半干旱区开展降水量变化及氮添加下生态系统碳交换的研究,对于科学评估全球变化背景下脆弱生态系统碳收支平衡具有重要的现实意义。

碳交换过程对生态系统碳汇功能具有重要影响。碳交换组分包括净生态系统碳交换(Net ecosystem carbon exchange, NEE)、生态系统呼吸(Ecosystem respiration, ER)以及总生态系统生产力(Gross ecosystem productivity, GEP)等^[10]。NEE 是评估碳收支平衡的重要指标,由 GEP 和 ER 两个过程共同决定^[11]。降水量和氮沉降通过调控土壤资源的可利用性,改变植物生长和微生物活动以及其他生态过程,直接影响着植被—土壤系统碳交换过程。目前,已有大量国内学者针对草原研究了降水量、氮添加及其交互作用对生态系统碳交换的影响^[12-15],发现降水量和氮添加均会不同程度地改变生态系统碳交换能力。由于生态系统所处的气候条件、土壤养分状况及植物群落结构均会影响到碳交换的响应格局。因此,有必要针对多种类型草原生态系统开展降水量、氮添加及其交互作用的野外模拟试验。然而,通过梳理近年来国内针对草原生态系统碳交换的研究成果,发现相关研究主要集中在典型草原和草甸草原,尚缺乏针对荒漠草原的研究,尤其缺乏极端降水变化及其与氮添加交互作用的相关探讨。

宁夏荒漠草原地处毛乌素沙地西南缘,是区域重要的生态屏障,也是我国西北干旱半干旱区主要的草

原生态系统类型之一。该生态系统降水量少、蒸发量大,氮沉降临界负荷低,可接受的氮沉降总量仅为 $0.13\times 10^6\text{ t/a}^{[16]}$ 。因此,降水格局改变和氮沉降增加对该生态系统的效应值得关注。那么,降水量和氮添加及其交互作用如何影响荒漠草原生态系统碳交换?植物群落结构与土壤性质能否解释其变化等问题都值得我们进行深入探讨。为此,本文以宁夏荒漠草原为研究对象,通过设置降水量变化(极端和适量增减)和氮添加的野外试验,研究了生态系统碳交换的时间动态及其影响因素,以期为深入揭示降水格局改变和氮沉降增加下草原生态系统碳交换的响应机制提供科学依据,并为全球变化背景下生态系统碳循环的全球联网试验提供数据支持。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

试验样地位于海拔为 1367 m 的宁夏回族自治区盐池县柳杨堡乡杨寨子村围栏草地内(37.80°N , 107.45°E)。该围栏草地自 1998 年开始围封,是黄土高原向鄂尔多斯台地的过渡地带,具有典型的温带大陆性气候:年均降水量为 289.4 mm。降水量季节分配不均,且超过全年降水的 75%集中在生长季的 4—9 月;年均蒸发量为 2131.8 mm;年均气温为 $7.7\text{ }^{\circ}\text{C}$,1 月平均气温为 $-8.9\text{ }^{\circ}\text{C}$,7 月平均气温为 $22.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ 。土壤质地多为砂壤土,保水保肥能力弱,且 pH 偏高(表 1)。试验样地植物群落结构简单,物种组成以一年和多年生草本为主,如牛枝子(*Lespedeza potaninii*)、草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)、白草(*Pennisetum centrasiatricum*)、地稍瓜(*Cynanchum thesiodes*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、乳浆大戟(*Euphorbia Esula*)、针茅(*Stipa capillata*)和阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)等。

表 1 降水和氮添加处理前试验样地 0—20 cm 土壤理化性质

Table 1 Soil physical and chemical properties in 0—20 cm soil layer of experimental field before precipitation and nitrogen addition treatments

pH	有机碳 Organic carbon/ (g/kg)	全氮 Total nitrogen/ (g/kg)	全磷 Total phosphorus/ (g/kg)	铵态氮 Ammonium nitrogen/ (mg/kg)	硝态氮 Nitrate nitrogen/ (mg/kg)	速效磷 Available phosphorus/ (mg/kg)
8.85±0.01	3.70±0.11	0.48±0.00	0.34±0.01	1.83±0.07	9.96±0.59	2.55±0.29

1.2 试验设计

2017 年 9 月,在围栏草地内选择地势平坦且植被均匀的地段作为降水量和氮添加处理的试验样地。增减降水量处理主要依据近几十年来我国西北地区西部生态区降水量增加而东部生态区减少的趋势进行设置,同时参考了国内同类研究方法^[17]。采用添加氮肥模拟氮沉降^[11, 13]。氮肥施用量主要依据 2011 年设立的氮添加原位试验的观察结果^[18],同时参考了区域氮沉降水平^[19]。采用随机区组的裂区试验设计:主区为降水量处理,副区为氮添加处理(表 2 和图 1)。设置了 5 个降水量处理(减少 50%, W1; 减少 30%, W2; 自然降水量, W3; 增加 30%, W4; 增加 50%, W5)和两个氮添加处理($0\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$, N0; $5\text{ g m}^{-2}\text{ a}^{-1}$, N5)。每个处理设置 3 次重复,共计 30 个小区。每个主区面积为 $8\text{ m}\times 8\text{ m}$,各主区之间设置 1.5 m 的缓冲带。各主区的两个副区(均为 $8\text{ m}\times 4\text{ m}$)以四周垂直下埋 1 m 深的塑料薄膜隔开。

降水量减少处理采用减雨架实现。减雨架上端离地约 1.8 m,用 5 cm 宽的瓦面状高透光性聚氯乙烯板搭建分别相当于 50%和 30%小区面积的遮雨面。由于该区域降水量分配不均,主要集中于 5—8 月,故喷水时间为每年 5—8 月的月初和月中。降水量增加处理采用流量控制的喷灌装置实现。氮添加处理通过施用硝酸铵实现。施用时,将每个小区每次需要施加的硝酸铵溶解于少量水中,于 5—8 月每月月初均匀喷施到小区内。对照小区喷洒相同量的水,以避免因喷水量不同造成的试验误差。具体的试验处理方法见朱湾湾等^[20]。

表 2 试验处理及其在文中的简写

Table 2 Experimental treatments and their abbreviations in the text					
试验处理 Experimental treatments	降水量减少 50% 50% reduction in precipitation	降水量减少 30% 30% reduction in precipitation	自然降水量 Natural precipitation	降水量增加 30% 30% increase in precipitation	降水量增加 50% 50% increase in precipitation
0 g N m ⁻² a ⁻¹	W1N0	W2N0	W3N0	W4N0	W5N0
5 g N m ⁻² a ⁻¹	W1N5	W2N5	W3N5	W4N5	W5N5

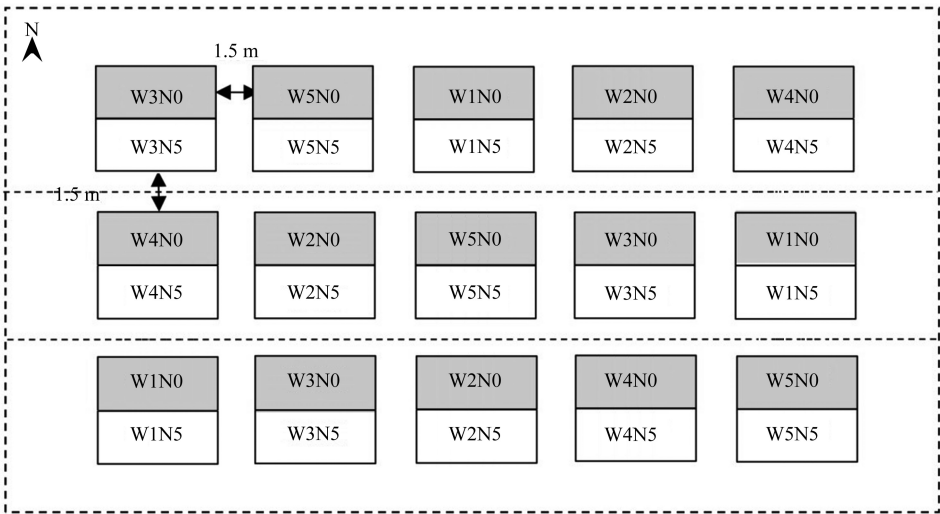


图 1 试验设计

Fig.1 Experimental design

5 个降水量处理(减少 50%, W1; 减少 30%, W2; 自然降水量, W3; 增加 30%, W4; 增加 50%, W5)和两个氮添加处理(0 g m⁻² a⁻¹, N0; 5 g m⁻² a⁻¹, N5)

1.3 样品收集与测定

1.3.1 生态系统碳交换的测定与计算

生态系统碳交换包括输入与输出两个过程。碳输入指植物光合作用吸收大气中的 CO₂ 合成有机物质, 而碳输出指通过植物自养呼吸和微生物异养呼吸所释放的碳^[21], 包括 3 个组分, 即 NEE、ER 和 GEP。采用 LI-6400 便携式光合作用测定仪(LI-6400, LI-COR, Lincoln, USA)结合箱式法, 对不同处理下生态系统 CO₂ 及 H₂O 的交换量进行测定。于 2019 年 4 月, 将底面直径为 60 cm、高为 10 cm 的圆柱形亚克力透明底座垂直嵌入各小区中, 以备日后的定点测定。于生长季 5—10 月, 选择晴朗无云的早晨(7:00—9:30)进行月动态的监测。选取生长季 7—8 月(旺盛期)进行日动态(7:00—9:30、9:30—12:00、12:00—14:30、14:30—17:00、17:00—19:30)的测定。测定间隔参考国内同类研究方法^[12-14], 每 10 d 测定 1 次, 每月测定 3 次。若遇阴天或雨天, 测定时间适当提前或延后。测定时将底面直径为 60 cm、高为 40 cm 的圆柱形透明有机玻璃箱放在底座上, 以保证构成密闭气体采样室。同时, 在透明箱侧边和顶部各安装一个散热风扇以混匀箱内气体。待气体达到稳定状态时, 连续测定 90 s (测定间隔为 10 s), 记录箱体 CO₂ 和 H₂O 浓度, 据此计算 NEE。其中, NEE 为正, 表示净生态系统碳释放(即碳源); NEE 为负, 则表示净生态系统碳吸收(即碳汇)^[11]。测定结束后, 将透明箱抬起, 待箱内 CO₂ 和 H₂O 浓度接近外界值时将透明箱重新放在底座上, 并覆盖遮光布(内黑外白), 重复上述测定。由于第二次测定采用了遮光布, 排除了光合作用, 计算的值为 ER^[12]。各指标的计算公式如下:

$$F_c = \frac{V \times P_{av} \times (1000 - W_{av})}{R \times S \times (T_{av} + 273)} \times \frac{dc}{dt}$$

$$GEP = ER - NEE$$

式中, F_c 为 CO_2 的通量, 代表 NEE 和 ER ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$); V 为透明箱的体积 (m^3); P_{av} 为平均气压 (kPa); W_{av} 为 H_2O 的平均摩尔百分比 (mmol/mol); T_{av} 为测量期间的平均温度 ($^{\circ}\text{C}$); R 为理想气体常数 ($8.314 \text{ J mol}^{-1} \text{ K}^{-1}$); S 为透明箱底座面积 (m^2); dc/dt 为 CO_2 浓度随时间变化线性关系的斜率。-NEE 可表征净生态系统碳吸收量^[15]。为便于分析, 文中分析 NEE 与植物群落组成以及土壤性质的关系时, 采用了 -NEE。

1.3.2 植物与土壤样品的采集

于 2019 年 7 月下旬, 在每个小区内尽可能选取植被代表性强的区域进行植被调查 (样方面积为 $1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$) 和样品收集^[11]。植被调查结束后, 用剪刀将每个样方内全部植物齐平地剪下, 将其中的枯落物挑出, 并将剩余部分分物种装入牛皮纸袋带回实验室烘干称重 (65°C , 48 h)。群落生物量为所有物种地上生物量之和。物种多样性以 Patrick 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数衡量, 具体计算方法见张金屯^[22]。

同期, 采用内径为 5 cm 的土钻收集每个小区 0—20 cm 土壤样品, 以测定与生态系统碳交换密切相关的土壤性质。每个小区内随机取 3 钻, 取适量装入铝盒中, 采用称重法进行含水量的测定。剩余部分过 2 mm 标准筛后再分为两部分: 一部分自然风干后, 用于有机碳、全氮、全磷、蔗糖酶活性、脲酶活性和磷酸酶活性的测定; 另一部分置于冰箱中 4°C 下冷藏保存, 用于 pH、电导率、铵态氮、硝态氮、速效磷和微生物量的测定。

室内分析时, 分别采用重铬酸钾容量法—外加热法、凯氏定氮法、钼锑抗比色法、3, 5 二硝基水杨酸比色法、苯酚钠—次氯酸钠比色法和对硝基苯磷酸盐法测定有机碳、全氮、全磷、蔗糖酶活性、脲酶活性和磷酸酶活性; 分别采用酸度计法、便携式电导率仪、连续流动分析仪 (Auto Analyzer 3, SEAL Analytical GmbH, Hanau, Germany) 和 $0.5 \text{ mol/L NaHCO}_3$ 法测定 pH、电导率、铵态氮、硝态氮和速效磷; 分别采用氯仿熏蒸- K_2SO_4 浸提-碳分析仪器法、氯仿熏蒸- K_2SO_4 提取-流动注射氮分析仪器法和氯仿熏蒸- K_2SO_4 提取- P_i 测定-外加 P_i 校正法测定微生物量碳、氮和磷。

1.4 数据分析

采用 SPSS 19.0 进行数据统计分析: 采用 K-S 检验进行正态分布检验; 采用裂区设计方差分析和 Duncan 检验比较降水量、氮添加及其交互作用对生态系统碳交换各指标的影响; 采用单因素方差分析 (One-way ANOVA), 分别对相同氮添加下各指标在不同降水量处理间以及相同降水量下各指标在不同氮处理间的差异性分析。若方差为齐性, 选用最小显著性差异法 (LSD), 否则选用 Games-Howell 法; 采用线性回归方程进行生态系统碳交换与植物生物量以及物种多样性之间关系的拟合; 采用 Sigmaplot 12.0 进行图的绘制。采用 Canoco 5.0 进行生态系统碳交换与土壤性质对应关系的冗余分析 (RDA)。分析前, 先对数据进行 Log 转换, 以减少数据间差异。以全部土壤性质为解释变量, 以生态系统碳交换为响应变量, 依据解释变量前项选择, 剔除影响力较小的解释变量后进行 RDA。文中, 按照各土壤性质的贡献率和显著性进行了排序。

2 结果与分析

2.1 降水量及氮添加对生态系统碳交换的影响

降水量和氮添加对生态系统碳交换月动态和日动态变化趋势的影响较小, 但改变了 NEE、ER 和 GEP 的峰值 (图 2 和图 3): 0 和 $5 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 氮添加下, NEE、ER 和 GEP 月动态均呈现先增强后减弱, 在 8 月底或 9 月初达到峰值; NEE、ER 和 GEP 日动态亦整体上均呈现先增强后减弱, NEE 和 GEP 在 9:30 左右最强, ER 在 12:00 左右达到峰值。

裂区设计方差分析中 (表 3): 降水量和氮添加对 NEE、ER 和 GEP 均有极显著影响 ($P < 0.01$); 降水量和

氮添加对 NEE 具有极显著交互作用($P<0.01$), 对 GEP 具有显著交互作用($P<0.05$)。单因素方差分析中(图 4): NEE 在整个生长季表现为负值, 即生态系统表现为碳吸收。0 g m⁻² a⁻¹ 氮水平下, 与自然降水量相比, 减少降水量显著降低了 NEE、ER 和 GEP($P<0.05$), 增加降水量显著提高了 NEE、ER 和 GEP($P<0.05$)。5 g m⁻² a⁻¹ 氮水平下, 与自然降水量相比, 减少降水量显著降低了 NEE、ER 和 GEP($P<0.05$), 增加 30% 和 50% 降水量显著提高了 NEE($P<0.05$)、增加 30% 降水量显著提高了 ER 和 GEP($P<0.05$)。相同降水量条件下, 氮添加增强了 NEE、ER 和 GEP, 且其效应在自然降水量和增加 50% 降水量时达到显著水平, 而其他增减降水量条件下未达到显著水平, 表明降水量和氮添加的交互作用存在一定时滞性, 需长期进行原位试验进行探讨。

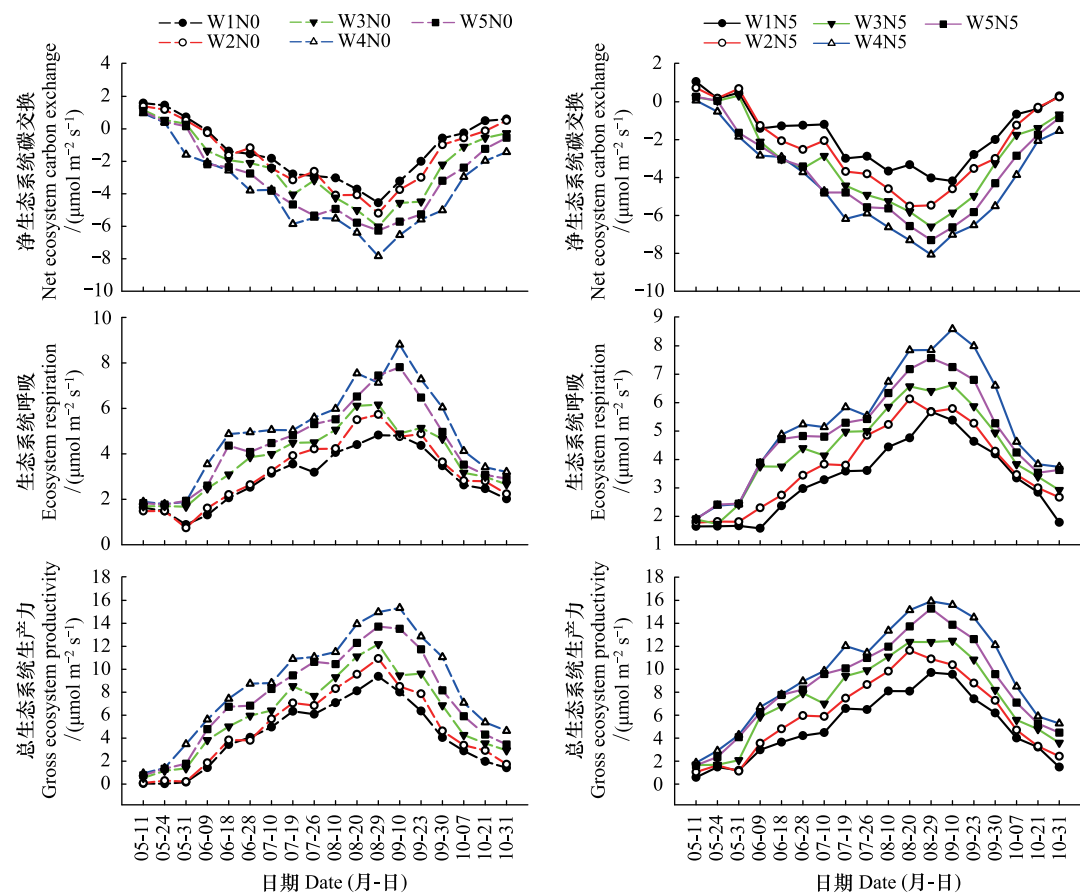


图 2 降水量和氮添加下生态系统碳交换的时间动态

Fig.2 Temporal dynamics of ecosystem carbon exchange under changing precipitation and nitrogen addition

表 3 降水量、氮添加及其交互作用对生态系统碳交换的影响

Table 3 Effects of precipitation, nitrogen addition, and their interaction on ecosystem carbon exchange

差异来源 Difference source	自由度 df	NEE	ER	GEP
降水量处理 Precipitation treatment (α)	4	118.816 **	76.413 **	199.137 **
氮添加处理 Nitrogen addition treatment (β)	1	233.957 **	58.426 **	401.467 **
降水量×氮添加处理 Interaction of α and β	4	5.090 **	1.767	4.598 *

NEE: 净生态系统碳交换 Net ecosystem carbon exchange; ER: 生态系统呼吸 Ecosystem respiration; GEP: 总生态系统生产力 Gross ecosystem productivity; 表中数据为 F 值。* 和 ** 分别代表显著性水平小于 0.05 和 0.01

2.2 降水量变化及氮添加下生态系统碳交换与植物生物量和物种多样性的关系

-NEE 和 GEP 均与牛枝子和草木樨状黄芪种群生物量以及群落生物量存在显著正的线性关系(图 5, $P<$

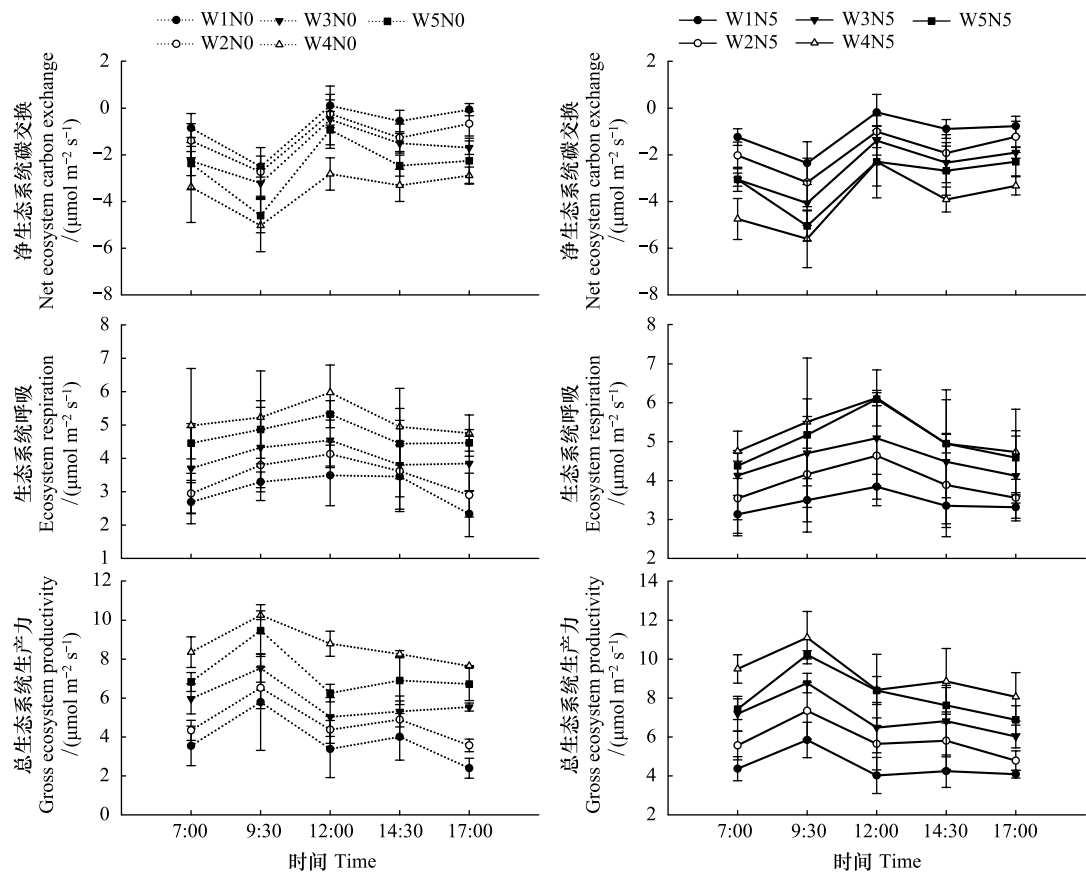


图3 降水量和氮添加下生态系统碳交换的日动态

Fig.3 Daily dynamics of ecosystem carbon exchange under changing precipitation and nitrogen addition

0.05)。ER 与牛枝子、草木樨状黄芪、针茅、糙隐子草种群生物量以及群落生物量存在显著正的线性关系($P<0.05$)。

-NEE、ER 和 GEP 均与 Patrick 丰富度指数以及 Shannon-Wiener 多样性指数存在较强的线性关系(图 6, $P<0.01$), 即三者随着 Patrick 丰富度指数以及 Shannon-Wiener 多样性指数的增加而增加。

2.3 降水量变化及氮添加下生态系统碳交换与土壤性质的冗余分析

对生态系统碳交换影响显著的土壤性质分别是含水量、磷酸酶活性、C:N、电导率、全氮、C:P、全磷、微生物量磷、蔗糖酶活性和有机碳(表 4 和图 7)。其中, -NEE 与土壤含水量、磷酸酶活性、C:N、电导率、C:P、蔗糖酶活性和有机碳呈较强的正相关, 与土壤全氮、全磷和微生物量磷呈较强的负相关; ER 与之相反; GEP 与除土壤磷酸酶活性及全磷之外的其他土壤性质呈负相关关系。

表 4 生态系统碳交换与土壤性质冗余分析中各土壤性质的显著性检验

Table 4 Significance test of each soil property in redundancy analysis of ecosystem carbon exchange and soil properties																
指标 Index	SWC	PA	C:N _s	EC	TN	C:P _s	TP	MBP	SA	SOC	C:P _m	AP	N:P _m	UA	NH ₄ ⁺	
<i>F</i>	10.4	9.0	7.8	7.7	7.6	6.4	5.6	5.2	4.0	3.9	2.7	2.2	1.6	1.5	1.1	
<i>P</i>	0.002	0.002	0.002	0.006	0.004	0.010	0.010	0.012	0.018	0.032	0.088	0.126	0.208	0.244	0.354	

SOC:土壤有机碳 Soil organic carbon; TN: 土壤全氮 Soil total nitrogen; TP: 土壤全磷 Soil total phosphorus; C:N_s: 土壤 C:N Soil C:N; C:P_s: 土壤 C:P Soil C:P; MBP: 微生物量磷 Microbial biomass phosphorus; C:P_m: 微生物量 C:P Microbial biomass C:P; N:P_m: 微生物量 N:P Microbial biomass N:P; NH₄⁺: 土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen; AP: 土壤速效磷 Soil available phosphorus; EC: 土壤电导率 Soil electrical conductivity; SWC: 土壤含水量 Soil water content; SA: 土壤蔗糖酶活性 Soil sucrase activity; UA: 土壤脲酶活性 Soil urease activity; PA: 土壤磷酸酶活性 Soil phosphatase activity; *F* 值小于 1.0 的土壤性质未列出

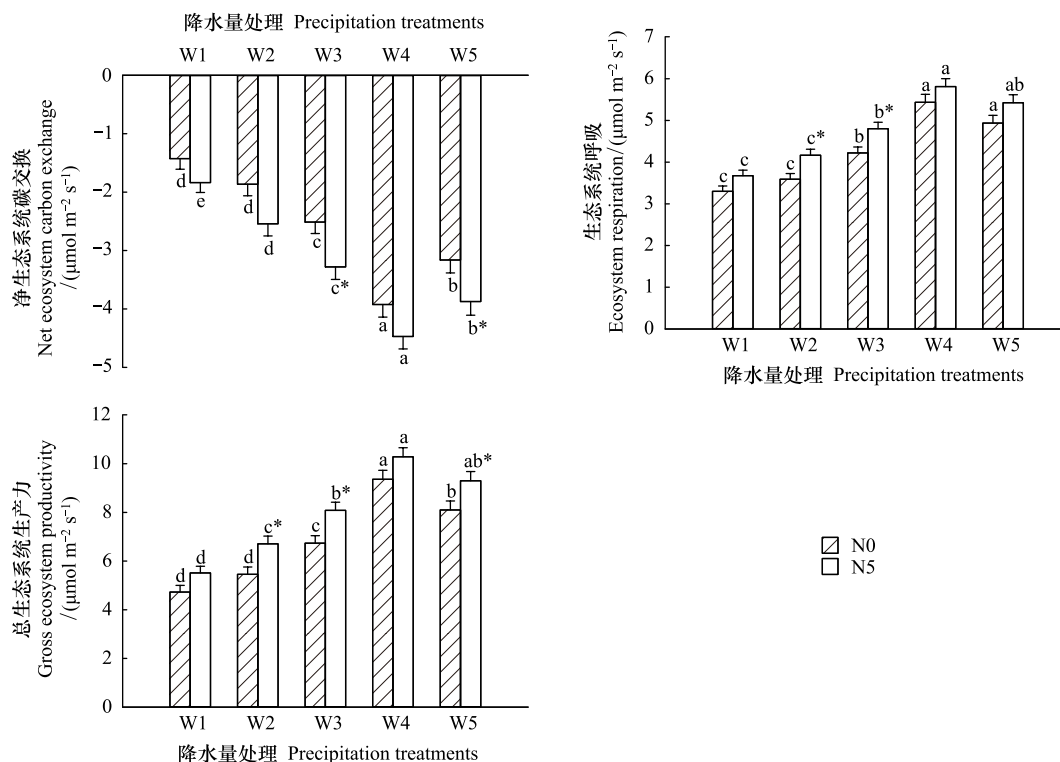


图4 不同N添加处理下降水量对生态系统碳交换的影响

Fig.4 Effects of precipitation on ecosystem carbon exchange under different N addition

不同小写字母表示相同氮添加下降水量处理间各指标存在显著性差异 ($P < 0.05$); * 表示相同降水量下氮添加处理间各指标存在显著性差异 ($P < 0.05$)

3 讨论

3.1 生态系统碳交换对降水量及氮添加的响应

降水量和氮添加及其交互作用对生态系统碳交换的影响取决于土壤本底条件^[13]。作为驱动生态过程的关键影响因子,降水量的改变和氮添加能够影响生态系统碳源汇功能^[21, 23]。降水量和氮添加下生态系统碳交换月动态的结果显示(图2),在生长季期间荒漠草原由碳源转为碳汇,NEE、ER和GEP呈先增大后减小的趋势,与针对黄土高原典型草原的研究结果类似^[21]。这可能是由于随着生长季推移,植物生长加快,叶片光合作用增强,从而植被碳吸收能力提高^[24];同时,GEP的增加幅度大于ER^[11],故生态系统逐渐转变为碳汇。降水量和氮添加下生态系统碳交换日动态的结果显示(图3),-NEE在中午前后明显降低,出现“午休”现象。这可能是由于夏季高温、强辐射和低空气湿度等因素使叶片气孔导度下降或者关闭,植物呼吸速率变大,导致光合作用受到一定程度的抑制^[25]。

本研究中,与减少降水量相比,增加降水量不同程度地提高了NEE、ER和GEP,与针对内蒙古典型草原的研究结果一致^[12]。可能是由于研究区长期处于干旱环境,NEE等碳循环过程对增加降水量的响应敏感性高于减少降水量^[26];另一方面,降水量通过影响土壤含水量间接影响生态系统碳交换过程(呼吸作用和植被生产力)^[27],即降水量增加使得土壤湿度和养分有效性增加,一定程度上促进了土壤呼吸作用^[26];此外,在增加50%降水量条件下,氮添加显著增强了NEE和GEP。一方面,氮添加能够促进叶片氮摄取,从而增强光合速率^[28]、提高CO₂吸收能力^[29]。另一方面,氮添加效应受到降水量的影响,即一定量的土壤水分能够更好地激发氮肥肥效的释放,进而提高植被生产力、增强植物光合固定作用。同时,降水量和氮添加的交互作用具有一定的时滞性^[30-31],因而减少(30%和50%)、自然和增加30%降水量条件下,短期氮添加对NEE

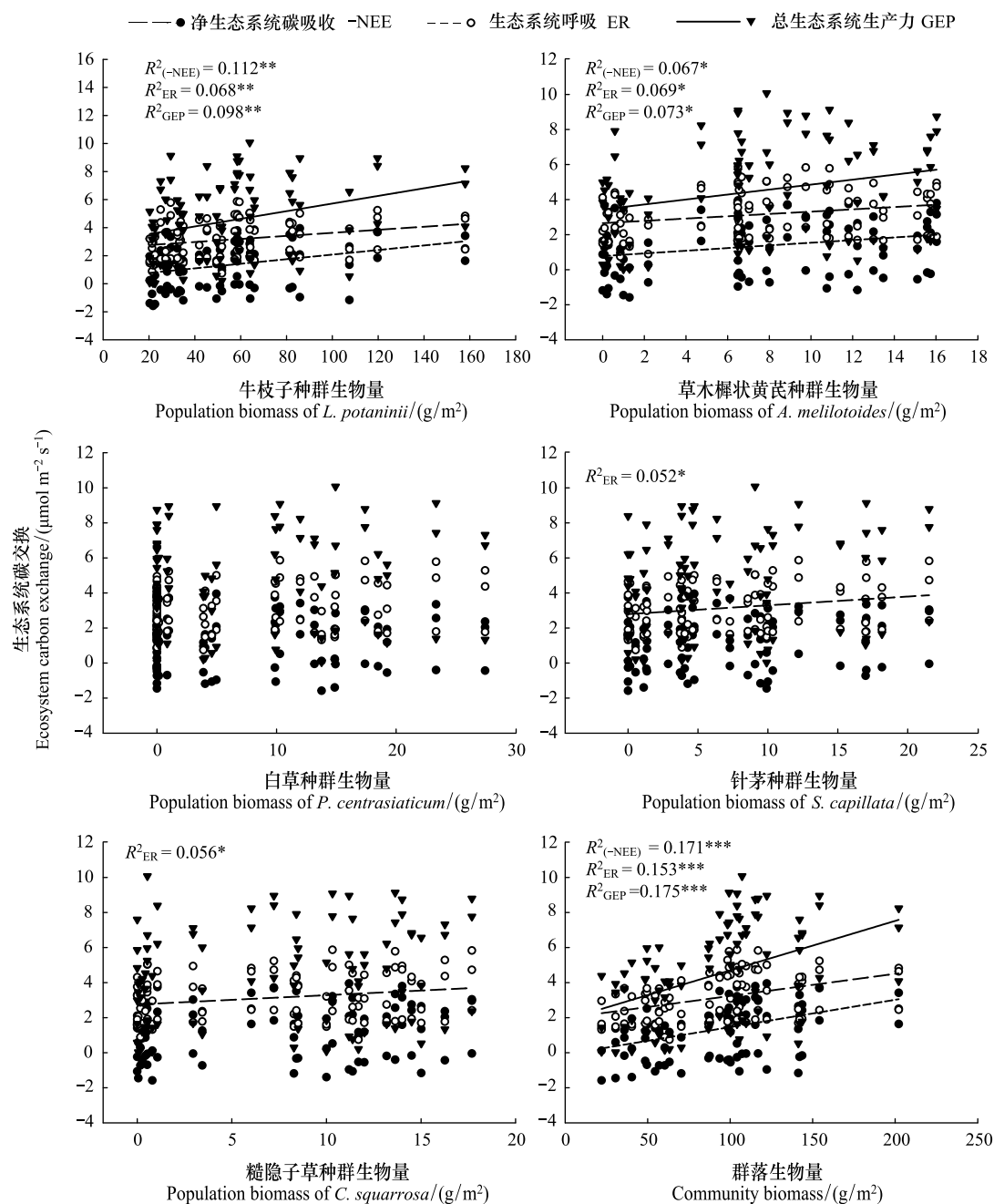


图5 生态系统碳交换与植物生物量的关系

Fig.5 Relationships between ecosystem carbon exchange and plant biomass

*、**和***分别代表显著性水平小于0.05、0.01和0.001

的正效应未达到显著水平(图4)。

3.2 生态系统碳交换与植物生物量及物种多样性的关系

植物生物量的累积可以作为评价植物生长状况和碳储量的重要依据^[32-33]。本研究发现, -NEE、ER 和 GEP 均随着群落生物量的增加而增强, 这与在其他草原生态系统的研究结果一致^[34]。首先, 在生长季期间, 随着植物生长加快, 其叶片光合作用增强、碳固定与储存增加, 同时地上部分呼吸作用增强^[24]。其次, 随着植物地下部分生长, 其呼吸作用相应增强^[35]。同时, 随着土壤温度升高、水分和养分有效性增多, 微生物活动的底物增加, 其呼吸作用随之提高^[36-37]。三者共同导致生态系统呼吸作用增强。由于植被生产力的增加

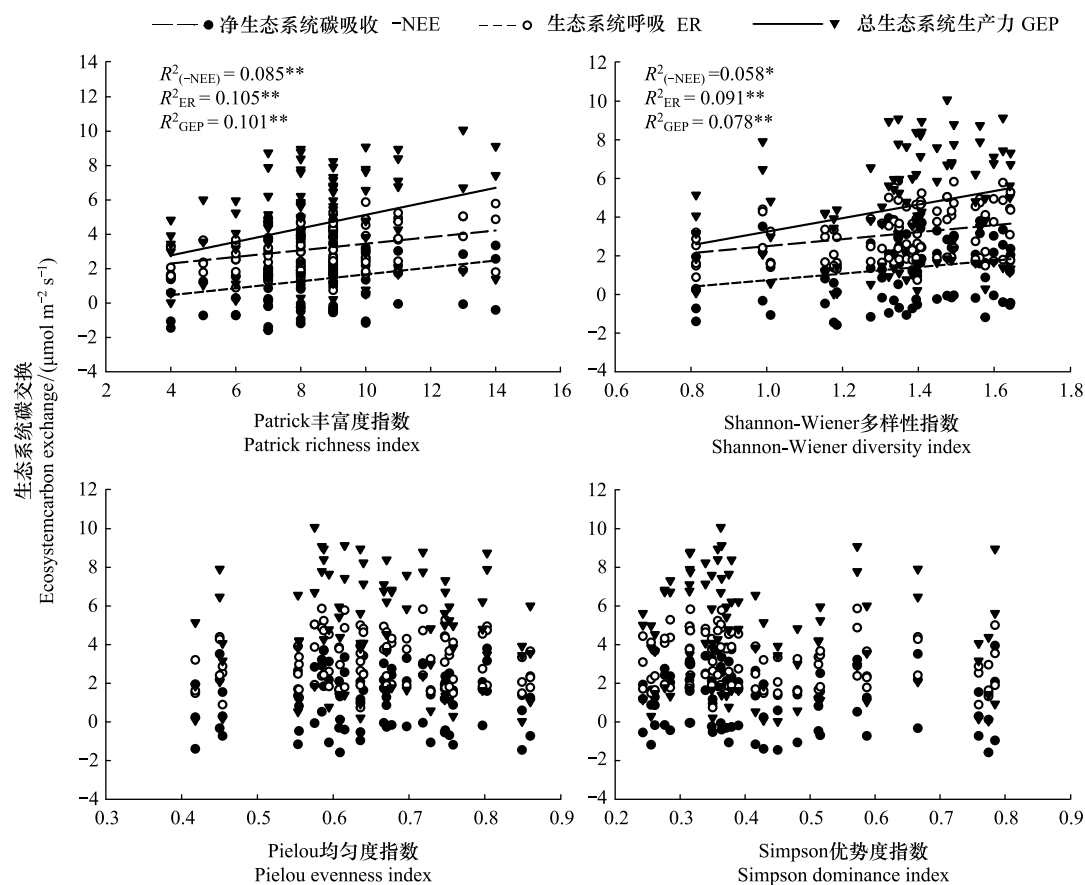


图6 生态系统碳交换与植物多样性的关系

Fig.6 Relationships between ecosystem carbon exchange and plant diversity

程度高于土壤呼吸作用,故生态系统表现为碳吸收。此外,适度降水量增加及氮添加提高了土壤水分和养分有效性,使得研究区由水、氮限制转变为其他资源限制(如光和磷),牛枝子以及草木樨状黄芪等生态位较宽的植物竞争优势相应增加^[38]。因而,随着二者种群生物量的增加,植物群落固碳能力增强。

不同植物种对土壤水分和养分的利用能力以及对环境变化的适应性不同,造成群落优势物种组成间的差异,加剧了环境变化对生态系统碳交换影响的不确定性^[39-40]。图6中,-NEE、ER和GEP均与Patrick丰富度指数以及Shannon-Wiener多样性指数存在正相关关系。首先,降水量和氮添加下,随着植物种数增多^[20],植物的光合固定作用增强^[41],植被生产力增加,植物地下部分以及土壤微生物呼吸作用的底物随之增多,直接导致生态系统呼吸作用增强^[42]。其次,本文测定的均为植物群落的光合作用以及生态系统呼吸作用,植物群落的光合速率与群落物种类型和数目密切相关^[31, 43]。另一方面,植被群落结构会影响草地生产力以及植物光合作用产物,从而调控着土壤物质积累状况^[44],进而直接影响到生态系统呼吸作用。以上结果进一步证实生态系统碳交换与植被群落组成之间存在密切的联系。

3.3 生态系统碳交换与土壤性质的关系

影响生态系统碳交换的因素包括生物因素和非生物因素^[36]。本研究发现,与其他因子相比,土壤C:N:P生态化学计量特征对生态系统碳交换的影响较大。土壤C:N:P平衡特征可以反映土壤有机碳水平和养分供给状况^[45]。土壤元素含量及其平衡关系受到降水量和氮添加的影响,影响植物群落组成^[20],进而改变植物固碳能力。RDA结果显示(图7),-NEE与土壤C:N、C:P以及有机碳呈正相关,与土壤全氮以及全磷呈负相关。这可能是由于降水量和氮添加下,短期内土壤氮限制缓解,刺激了植物和土壤微生物对氮、磷的利用以及竞争^[46],土壤可利用氮和磷含量降低。同时,植物生长加快,且通过光合作用吸收碳的能力增

强。ER 与土壤全氮以及全磷正相关,与 C:N、C:P 以及有机碳负相关。这可能是由于土壤氮和磷是土壤微生物活动的底物,适宜范围内其含量越高越有利于土壤微生物呼吸。相反,生长季返还于土壤的枯落物(有机碳的主要来源)在短期内造成的遮蔽效应,抑制了土壤呼吸^[47]。

此外,对生态系统碳交换影响显著的土壤性质还包括含水量、磷酸酶活性、微生物量磷和蔗糖酶活性。由于研究区长期处于干旱状态,水分是其主要的限制因子,因此对降水量的响应较为敏感^[26]。土壤含水量调控着土壤微生物的生理过程、底物以及 O₂ 的扩散,进而影响着土壤微生物呼吸作用^[47]。然而,在荒漠草原土壤含水量长期过低或短暂性增高均会一定程度上抑制呼吸作用^[6],故 ER 与土壤含水量负相关。土壤酶活性影响着土壤养分有效性以及植物养分利用策略,间接调控着生态系统固碳能力和植被生产力^[48]。本研究中,-NEE 与蔗糖酶以及磷酸酶活性正相关。这可能是由于适度增加降水量与氮添加使微生物胞外酶从氮限制转变为碳、磷限制,从而刺激了参与碳、磷转化的蔗糖酶和磷酸酶活性^[48]、调节了微生物与植物间的元素竞争关系,进而促进了植物生长和生态系统碳吸收。此外,RDA 结果显示蔗糖酶、磷酸酶和含水量均与微生物量磷负相关(图 7)。而这些土壤性质间的相互关系势必影响着土壤性质的单独影响效应,有待在今后的研究中予以充分的考虑。

4 结论

降水量和氮添加对生态系统碳交换时间动态变化趋势的影响较小,但改变了 NEE、ER 和 GEP 的峰值。NEE 在生长季的月均值为负值,即表现为碳吸收。与自然降水量相比,减少降水量显著降低了 NEE、ER 和 GEP ($P<0.05$),增加降水量不同程度地提高了三者。氮添加亦有助于促进生态系统碳交换,且其效应在增加 50%降水量时较为明显。-NEE、ER 和 GEP 与牛枝子、草木樨状黄芪种群生物量以及群落生物量正相关。同时,三者亦随 Patrick 丰富度指数和 Shannon-Wiener 多样性指数的增加而增加。结合 RDA 结果,本文研究表明减少降水量降低了生态系统碳交换,增加降水量则可能通过提高土壤含水量、调控土壤 C:N:P 平衡特征和刺激土壤酶活性等,促进了植物生长和物种多样性,进而提高了荒漠草原生态系统碳汇功能;氮添加促进了生态系统碳交换,尤其是增加 50%降水量条件下。考虑到二者交互作用的时滞性以及土壤性质间的相互作用,今后还需通过长期的野外观测,深入探讨降水格局改变和氮沉降增加对于干旱半干旱区敏感生态系统碳收支平衡的影响机制。

参考文献 (References):

- [1] Intergovernmental Panel on Climate Change. Summary for policymakers//Stocker T F, Qin D, Plattner G K, Tignor M, Allen S K, Boschung 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: Cambridge University Press, 2013: 20-107.
- [2] 高继卿, 杨晓光, 董朝阳, 李克南. 气候变化背景下中国北方干湿区降水资源变化特征分析. 农业工程学报, 2015, 31(12): 99-110.
- [3] Du E Z. Rise and fall of nitrogen deposition in the United States. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113(26): E3594-E3595.

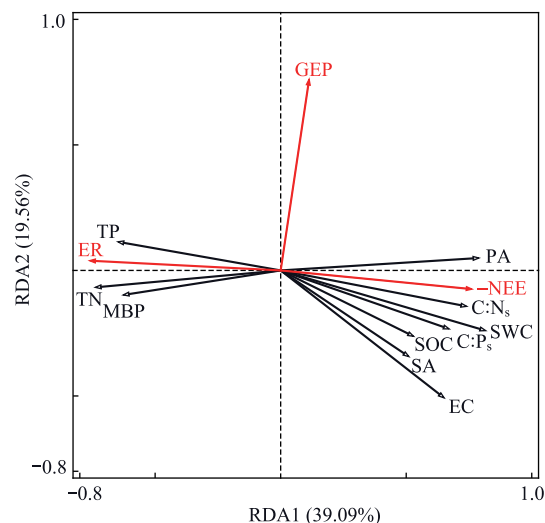


图 7 生态系统碳交换与土壤性质的 RDA

Fig.7 RDA of ecosystem carbon exchange and soil properties

RDA: 冗余分析; NEE: 净生态系统碳交换; ER: 生态系统呼吸; GEP: 总生态系统生产力; SOC: 土壤有机碳; TN: 土壤全氮; TP: 土壤全磷; MBP: 微生物量磷; EC: 土壤电导率; SWC: 土壤含水量; SA: 土壤蔗糖酶活性; PA: 土壤磷酸酶活性

- [4] Engardt M, Simpson D, Schwikowski M, Granat L. Deposition of sulphur and nitrogen in Europe 1900-2050. Model calculations and comparison to historical observations. *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology*, 2017, 69(1): 1328945.
- [5] Yu H L, He N P, Wang Q F, Zhu J X, Gao Y, Zhang Y H, Jia Y L, Yu G R. Development of atmospheric acid deposition in China from the 1990s to the 2010s. *Environmental Pollution*, 2017, 231(Part 1): 182-190.
- [6] 杨青霄, 田大栓, 曾辉, 牛书丽. 降水格局改变背景下土壤呼吸变化的主要影响因素及其调控过程. *植物生态学报*, 2017, 41(12): 1239-1250.
- [7] Clark C M, Tilman D. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 2008, 451(7179): 712-715.
- [8] Wang H Y, Wang Z W, Ding R, Hou S L, Yang G J, Lü X T, Han X G. The impacts of nitrogen deposition on community N:P stoichiometry do not depend on phosphorus availability in a temperate meadow steppe. *Environmental Pollution*, 2018, 242(Part A): 82-89.
- [9] 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.
- [10] 李岩, 干珠扎布, 胡国铮, 万运帆, 李玉娥, 旦久罗布, 白玛玉珍, 高清竹. 增温对青藏高原高寒草原生态系统碳交换的影响. *生态学报*, 2019, 39(6): 2004-2012.
- [11] Niu S L, Wu M Y, Han Y, Xia J Y, Zhang Z, Yang H J, Wan S Q. Nitrogen effects on net ecosystem carbon exchange in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 144-155.
- [12] Niu S L, Wu M Y, Han Y, Xia J Y, Li L H, Wan S Q. Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytologist*, 2008, 177(1): 209-219.
- [13] Yan L M, Chen S P, Huang J H, Lin G H. Increasing water and nitrogen availability enhanced net ecosystem CO₂ assimilation of a temperate semiarid steppe. *Plant and Soil*, 2011, 349(1/2): 227-240.
- [14] 哈斯木其尔, 张学耀, 牛国祥, 王银柳, 黄建辉. 氮素添加对内蒙古草甸草原生态系统 CO₂ 交换的影响. *植物学报*, 2018, 53(1): 27-41.
- [15] Hao G C, Hu Z M, Guo Q, Di K, Li S G. Median to strong rainfall intensity favors carbon sink in a temperate grassland ecosystem in China. *Sustainability*, 2019, 11(22): 6376.
- [16] 段雷, 郝吉明, 谢绍东, 周中平. 用稳态法确定中国土壤的硫沉降和氮沉降临界负荷. *环境科学*, 2002, 23(2): 7-12.
- [17] Xu Z W, Li M H, Zimmermann N E, Li S P, Li H, Ren H Y, Sun H, Han X G, Jiang Y, Jiang L. Plant functional diversity modulates global environmental change effects on grassland productivity. *Journal of Ecology*, 2018, 106(5): 1941-1951.
- [18] 黄菊莹, 余海龙. 四种荒漠草原植物的生长对不同氮添加水平的响应. *植物生态学报*, 2016, 40(2): 165-176.
- [19] 顾峰雪, 黄玫, 张远东, 闫慧敏, 李洁, 郭瑞, 钟秀丽. 1961-2010 年中国区域氮沉降时空格局模拟研究. *生态学报*, 2016, 36(12): 3591-3600.
- [20] 朱湾湾, 王攀, 樊瑾, 牛玉斌, 余海龙, 黄菊莹. 降水量及 N 添加对宁夏荒漠草原土壤 C:N:P 生态化学计量特征和植被群落组成的影响. *草业学报*, 2019, 28(9): 33-44.
- [21] 文海燕, 吴淑娟, 傅华. 氮添加对黄土高原草原生态系统净碳交换的影响. *中国沙漠*, 2019, 39(3): 34-40.
- [22] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [23] Reichstein M, Bahn M, Ciais P, Frank D, Mahecha M D, Seneviratne S I, Zscheischler J, Beer C, Buchmann N, Frank D C, Papale D, Rammig A, Smith P, Thonicke K, van der Velde M, Vicca S, Walz A, Wattenbach M. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature*, 2013, 500(7462): 287-295.
- [24] 牛亚毅, 李玉强, 龚相文, 王旭洋, 罗永清, 张建鹏. 沙质草地生长季生态系统碳净交换量特征及土壤呼吸贡献率. *生态学杂志*, 2017, 36(9): 2423-2430.
- [25] 许疆维, 孙万豪, 吴文博, 王选华, 王彦芹. 高温\干旱对沙漠植物花花柴光合作用的影响. *分子植物育种*, 2019, 17(12): 4089-4095.
- [26] Knapp A K, Ciais P, Smith M D. Reconciling inconsistencies in precipitation-productivity relationships: implications for climate change. *New Phytologist*, 2017, 214(1): 41-47.
- [27] 耿晓东, 旭日, 刘永稳. 青藏高原纳木错高寒草甸生态系统碳交换对多梯度增水的响应. *植物生态学报*, 2018, 42(3): 397-405.
- [28] 马俐, 周志强, 王正文. 刈割和氮添加对松嫩平原羊草草原碳固持的影响. *生态学杂志*, 2016, 35(1): 87-94.
- [29] 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.
- [30] 白春利, 阿拉塔, 陈海军, 单玉梅, 额尔敦花, 王明玖. 氮素和水分添加对短花针茅荒漠草原植物群落特征的影响. *中国草地学报*, 2013, 35(2): 69-75.
- [31] 李香云, 岳平, 郭新新, 张蕊, 赵生龙, 张森溪, 王少昆, 左小安. 荒漠草原植物群落光合速率对水氮添加的响应. *中国沙漠*, 2020, 40(1): 116-124.
- [32] 张永宽, 陶冶, 刘会良, 张道远, 吴小波. 人工固沙区与流沙区准噶尔无叶豆种群数量特征与空间格局对比研究. *生态学报*, 2012, 32

(21): 6715-6725.

- [33] 马丽, 徐满厚, 周华坤, 贾燕燕, 王孝贤, 席文涛. 山西亚高山草甸植被生物量的地理空间分布. 生态学杂志, 2018, 37(8): 2244-2253.
- [34] 孙学凯, 林力涛, 于占源, 黄月, 曾德慧. 施氮对沙质草地生态系统碳交换特征的影响. 生态学杂志, 2019, 38(1): 104-112.
- [35] 李银坤, 陈敏鹏, 夏旭, 梅旭荣, 李昊儒, 郝卫平. 不同氮水平下夏玉米农田土壤呼吸动态变化及碳平衡研究. 生态环境学报, 2013, 22(1): 18-24.
- [36] 武倩, 韩国栋, 王忠武, 潘占磊, 刘芳, 王瑞珍, 张睿洋, 秦洁, 李江文. 模拟增温和氮素添加对荒漠草原生态系统碳交换的影响. 生态学杂志, 2016, 35(6): 1427-1434.
- [37] 彭琴, 董云社, 齐玉春. 氮输入对陆地生态系统碳循环关键过程的影响. 地球科学进展, 2008, 23(8): 874-883.
- [38] 张晶晶, 许冬梅. 宁夏荒漠草原不同封育年限优势种群的生态位特征. 草地学报, 2013, 21(1): 73-78.
- [39] Koerner S E, Collins S L. Interactive effects of grazing, drought, and fire on grassland plant communities in North America and South Africa. *Ecology*, 2014, 95(1): 98-109.
- [40] Wang Y B, Jiang Q, Yang Z M, Sun W, Wang D L. Effects of water and nitrogen addition on ecosystem carbon exchange in a meadow steppe. *PLoS One*, 2015, 10(5): e0127695.
- [41] Sello S, Meneghesso A, Alboresi A, Baldan B, Morosinotto T. Plant biodiversity and regulation of photosynthesis in the natural environment. *Planta*, 2019, 249(4): 1217-1228.
- [42] 张彦军. 长期施肥对休闲季土壤呼吸温度敏感性的影响. 中国农业科学, 2017, 50(16): 3164-3174.
- [43] Cui X, Cen H F, Guan C, Tian D Y, Liu H Y, Zhang Y W. Photosynthesis capacity diversified by leaf structural and physiological regulation between upland and lowland switchgrass in different growth stages. *Functional Plant Biology*, 2019, 47(1): 38-49.
- [44] 赵威, 李琳. 不同草地利用方式对暖性(灌)草丛类草地固碳能力的影响. 草业学报, 2018, 27(11): 1-14.
- [45] Peñuelas J, Sardans J, Rivas-ubach A, Janssens I A. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, 2012, 18(1): 3-6.
- [46] Kuzyakov Y, Xu X L. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. *New Phytologist*, 2013, 198(3): 656-669.
- [47] 吕富成, 王小丹. 凋落物对土壤呼吸的贡献研究进展. 土壤, 2017, 49(2): 225-231.
- [48] Steenbergh A K, Bodelier P L E, Hoogveld H L, Slomp C P, Laanbroek H J. Phosphatases relieve carbon limitation of microbial activity in Baltic Sea sediments along a redox-gradient. *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(6): 2018-2026.