

DOI: 10.5846/stxb202110082790

庞博, 洪江涛, 马星星, 秦小静, 王小丹. 冻融循环期高寒草原典型物种紫花针茅氮吸收策略. 生态学报, 2023, 43(3): 1147-1155.

Pang B, Hong J T, Ma X X, Qin X J, Wang X D. Nitrogen absorption strategy of *Stipa purpurea*, a typical species in alpine grassland during freeze-thaw cycle. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(3): 1147-1155.

## 冻融循环期高寒草原典型物种紫花针茅氮吸收策略

庞 博<sup>1,2,3</sup>, 洪江涛<sup>1,2,\*</sup>, 马星星<sup>4</sup>, 秦小静<sup>5</sup>, 王小丹<sup>1,2</sup>

1 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041

2 申扎高寒草原与湿地生态系统观测试验站, 申扎 853100

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 山西师范大学, 太原 030006

5 河南理工大学, 焦作 454000

**摘要:** 氮(N)是高山和极地生态系统重要的限制性生长因子。目前对冻土区植物 N 利用机制的研究主要集中于完全融化期, 而冻融循环期植物 N 吸收策略仍存在不确定性。以高寒紫花针茅为研究对象, 分别在冻结期(晚秋)和融化期(早春)采用同位素示踪技术, 分析植物对 $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 和 $\text{Na}^{15}\text{NO}_3$ 的吸收量与偏好动态变化。研究结果显示冻结期紫花针茅冠层生长已停滞, 融化期冠层尚未返青, 但根系和立枯均可以吸收同化 $^{15}\text{N}$ , 具备吸收养分的需求。融化期紫花针茅 $^{15}\text{N}$ 在标记 21 天后 $^{15}\text{N-NH}_4^+$ 和 $^{15}\text{N-NO}_3^-$ 的总回收率分别为 4.44% 和 6.91%, 而冻结期紫花针茅在 $^{15}\text{N}$ 标记 21 天后 $^{15}\text{N-NH}_4^+$ 和 $^{15}\text{N-NO}_3^-$ 的总回收率分别为 8.65% 和 3.55%。融化前期紫花针茅总 $^{15}\text{N}$ 回收率整体表现为 $^{15}\text{N-NH}_4^+$ 高于 $^{15}\text{N-NO}_3^-$ , 而融化后期 $^{15}\text{N-NH}_4^+$ 和 $^{15}\text{N-NO}_3^-$ 回收率差异不显著或 $^{15}\text{N-NO}_3^-$ 略高。冻结期全程紫花针茅 $^{15}\text{N-NH}_4^+$ 回收率均高于 $^{15}\text{N-NO}_3^-$ 回收率。研究补充了高寒冻土区植物在非生长季的营养吸收数据, 为全面理解冻土区植物 N 营养策略及其对未来气候变化的响应提供科学依据。

**关键词:** 氮偏好; 硝态氮; 铵态氮; 冻土; 冻结期; 融化期

## Nitrogen absorption strategy of *Stipa purpurea*, a typical species in alpine grassland during freeze-thaw cycle

PANG Bo<sup>1,2,3</sup>, HONG Jiangtao<sup>1,2,\*</sup>, MA Xingxing<sup>4</sup>, QIN Xiaojing<sup>5</sup>, WANG Xiaodan<sup>1,2</sup>

1 Institute of Mountain Hazards and Environment (IMHE), Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China

2 Xainza Alpine Steppe and Wetland Ecosystem Observation Station, Xainza 853100, China

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

4 Shanxi Normal University, Taiyuan 030006, China

5 Henan Polytechnic University, Jiaozuo 454000, China

**Abstract:** Nitrogen is an important limiting growth factor in alpine and polar ecosystems. At present, the research on the mechanism of plant N utilization in permafrost area mainly focuses on the complete thawing period, while the strategy of plant N absorption in the freeze-thaw cycle is still uncertain. In this study, the absorption and preference of plants for  $(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  and  $\text{Na}^{15}\text{NO}_3$  were analyzed by isotope tracer technology in freezing period (late autumn) and thawing period (early spring). The results showed that the growth of *Stipa purpurea* canopy had stagnated in the freezing period, and its canopy had not turned green in the thawing period, but the root system and standing dry could absorb and assimilate  $^{15}\text{N}$ , which had the need to absorb nutrients. The total recoveries of  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  and  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  in thawing stage were 4.44% and 6.91% respectively after 21 days of  $^{15}\text{N}$  labeling, while the total recoveries of  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  and  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  in freezing stage were 8.65% and 3.55%, respectively. In the early stage of thawing, the overall recovery of  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  was higher than  $^{15}\text{N-NO}_3^-$ , but in the later thawing stage of thawing, the recovery of  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  and  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  was not significant or  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  was slightly

**基金项目:** 国家重点研发计划项目(2019YFD1100504); 第二次青藏高原科学考察研究(2019QZKK0404); 国家自然科学基金(41701343)

**收稿日期:** 2021-10-08; **网络出版日期:** 2022-10-10

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: hongjiangtao@imde.ac.cn

higher. The recovery rate of  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  was higher than that of  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  in the whole freezing period. This study supplements the nutrient absorption data of plants in the non-growing season in the alpine permafrost region, and provides a scientific basis for a comprehensive understanding of plant N nutrition strategy in the permafrost region and its response to future climate change.

**Key Words:** nitrogen preference; nitrate nitrogen; ammonium nitrogen; permafrost; freezing period; thawing period

氮(N)是影响高寒生态系统中植物生长的关键养分,而植物N吸收偏好策略是群落稳定性和生产力维持的重要机制<sup>[1]</sup>。由于低温导致高寒土壤N矿化速率较低,群落中物种为避免对稀缺资源产生竞争,在N吸收形态上产生了生态位分化<sup>[2-4]</sup>。例如:在北极苔原的研究表明:苔属植物(*Carex*)偏好吸收硝态N( $\text{NO}_3^-$ ),羊胡子草属(*Eriophorum*)和越桔属(*Vaccinium*)植物偏好吸收甘氨酸,而杜香属(*Ledum*)和桦木属(*Betula*)植物偏好吸收铵态N( $\text{NH}_4^+$ )。藏北高寒草原植物对N素的吸收偏好也具有多元性,不同功能群植物在生长季对 $\text{NH}_4^+$ 和 $\text{NO}_3^-$ 吸收偏好存在一定程度的生态位分化。其中禾草类紫花针茅(*Stipa purpurea*)和中亚早熟禾(*Poa litwinowiana*)偏好吸收 $\text{NO}_3^-$ ,而杂草类苔状蚤缀(*Arenaria muscifformis*)偏好吸收 $\text{NH}_4^+$ <sup>[5]</sup>。最新的研究发现高寒植物对 $\text{NH}_4^+$ 和 $\text{NO}_3^-$ 吸收偏好会随着土壤环境改变而发生调整,如砾石覆盖会引起紫花针茅(*Stipa purpurea*)和昆仑蒿(*Artemisia nanschanica*)对 $\text{NO}_3^-$ 吸收偏好的消失<sup>[6]</sup>。但以往对植物N吸收偏好的研究多数是基于单次 $^{15}\text{N}$ 同位素标记,缺乏对植物 $^{15}\text{N}$ 同位素吸收的连续动态监测。

陆地生态系统近60%的区域经历着季节性积雪覆盖或季节性土壤冻结的影响<sup>[7-8]</sup>。青藏高原是世界中低纬度海拔最高、面积最大的高原冻土区,冻土面积约为 $150 \times 10^4 \text{ km}^2$ <sup>[9]</sup>。通常认为冻融循环期低温限制了高寒地区生物地球化学循环过程,但近期数据显示土壤微生物和植物根系在该阶段仍维持活跃状态<sup>[10-11]</sup>。从土壤环境来看,冻融循环期(早春和晚秋)土壤温度在 $0^\circ\text{C}$ 波动,频繁的冻融交替使土壤形成“有氧”、“无氧”或者介于二者之间的独特氧化还原条件,继而影响土壤硝化和反硝化作用,导致土壤有效N形态的浓度和比例处于波动状态<sup>[12-14]</sup>。微根窗根系生长监测数据也显示,植物根系在冻融循环期仍可维持较高的活力<sup>[15]</sup>,且已有研究表明冻融期植物根系将通过融雪形成的液体通道进行养分吸收<sup>[16]</sup>,为植物返青提供初期的养分供给条件<sup>[17]</sup>。在阿拉斯加的北极苔原的研究表明,水草苔草(*Carex aquatilis*)、沙蒿(*Eriophorum angustifolium*)以及杜蓬草(*Dupontia fischeri*)根系可以在 $0^\circ\text{C}$ 左右的温度条件下维持一定活力,并且在解冻12小时后功能逐步恢复正常<sup>[18]</sup>。北极苔原地区3个海拔梯度的微根窗根系观测数据也显示,植物根系生长周期要远长于冠层生长周期<sup>[15]</sup>。因此,冻融交替导致的土壤N素波动以及植物根系活动的季节节律变化可能进一步加剧高寒植物N利用策略的复杂性。

高寒草原是西藏自治区面积分布最广的草地类型,以紫花针茅代表的典型群落具有耐寒和耐旱的特性,是家畜和野生动物的优质牧草<sup>[19]</sup>。研究以藏北典型物种紫花针茅为研究对象,通过 $^{15}\text{N}$ 同位素示踪技术( $^{15}\text{N-NH}_4^+$ 和 $^{15}\text{N-NO}_3^-$ ),开展冻融循环期(晚秋和早春)植物N吸收量与偏好动态变化研究。本研究拟验证两个科学假设:(1)非生长季(冻融循环期)植物具备N吸收需求与能力;(2)冻融循环期植物对不同形态N吸收偏好策略存在差异。本研究的开展旨在补充高寒冻土区植物在非生长季的养分吸收数据,同时为全面理解冻土区植物N营养策略及其对未来气候变化的响应提供科学依据。

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区域

本实验依托西藏自治区那曲市申扎县西藏申扎高寒草原与湿地观测试验站开展( $30^\circ 57' \text{N}$ ,  $88^\circ 42' \text{E}$ , 4750 m)(图1)。优势物种为紫花针茅,伴生种包括青藏苔草(*Carex moorcroftii*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)、冰川棘豆(*Oxytropis glacialis*)和昆仑蒿等。

土壤类型为高寒草原土,表层土壤(0—15 cm)砂砾、粉粒、粘粒的含量分别为91.23%, 7.24%和

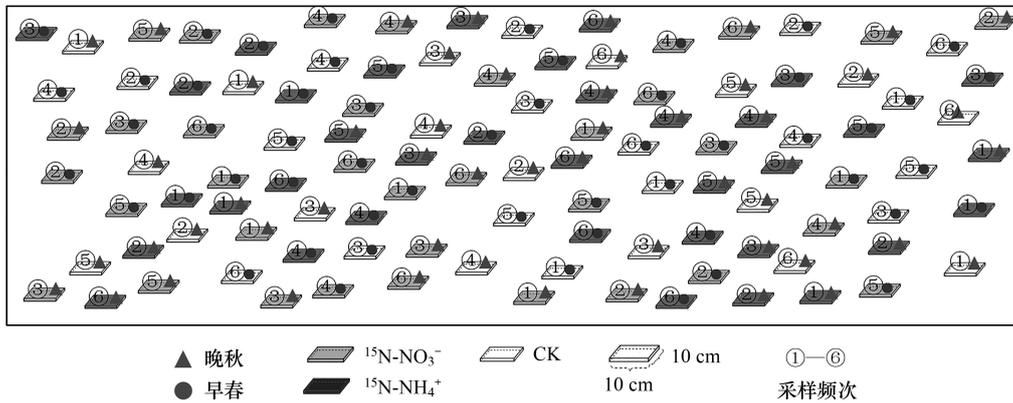


图 1 实验样地配置图

Fig.1 Sample plot of the experimental area

1.53%<sup>[20]</sup>。土壤碳(C)、氮 N 和磷(P)浓度分别为 11.12、1.03 和 0.52 g/kg<sup>[20]</sup>。年均降水量为 300 mm,年均温为 0℃。区域冻土类型为季节性冻土,夏季短暂,冬季严寒漫长。冻融循环最为强烈的阶段为冻结期(晚秋)和融化期(早春)。冻结期为 10 月下旬—12 月初,完全冻结期为 12 月初—次年 3 月中下旬,融化期为 3 月中下旬—4 月中下旬(图 2)。

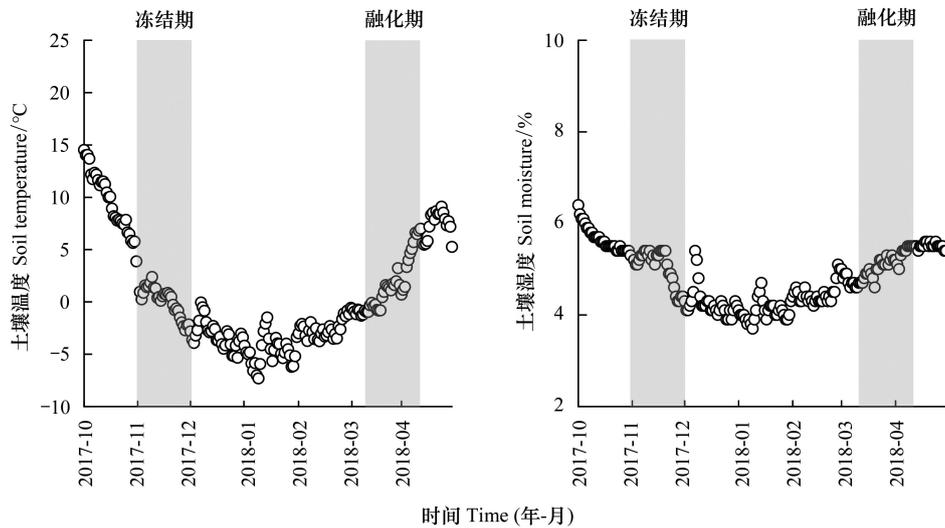


图 2 申扎高寒草原土壤温湿度变化

Fig.2 Changes of soil temperature and moisture in Xainza alpine steppe

### 1.2 实验方法

实验样地于 2013 年建立,并利用围栏防止家畜和野生动物进入。2017 年在样地内挑选一块地势平坦、植被均一和成土母质一致的实验小区 50 m×50 m。以优势物种紫花针茅为研究对象,随机建立 108 个微区斑块(10 cm×10 cm),微区内紫花针茅的盖度和生物量在群落内占比均在 90%以上。为避免微区之间的干扰,微区间距必须大于 50 cm。将(<sup>15</sup>NH<sub>4</sub>)<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>(<sup>15</sup>N, 98%)和 Na<sup>15</sup>NO<sub>3</sub>(<sup>15</sup>N, 98%)两种同位素试剂折合成相等的<sup>15</sup>N 量,溶于蒸馏水中,然后进行标记实验。在每个微区利用网格(2.5 cm×2.5 cm)和针筒在网格中心位置,注射同位素标记试剂,确保试剂在土壤中的均匀分布。每个网格中心注射 1 针(1 mL),每个微区注射 16 针(16 mL, 2.88 mg <sup>15</sup>N)。<sup>15</sup>N 同位素注射深度为 5 cm,为紫花针茅根系主要分布层<sup>[21]</sup>。<sup>15</sup>N 同位素标记实验分两次开展。冻结期于 2017 年 10 月 25 日开始,融化期于 2018 年 3 月 25 日开始,分别在同位素标记后的

2 小时、1 天、3 天、7 天、14 天和 21 天采集植物样品。 $^{15}\text{N}$  同位素总共标记了 72 个微区(6 次采样 $\times$ 2 个 N 类型 $\times$ 2 个季节 $\times$ 3 次重复)。两个实验阶段植物冠层均为立枯,叶片均处于枯黄状态。植物样品采集利用铁锹挖掘出包含紫花针茅整个土柱(长、宽、深均为 10 cm),浸泡在纯净水中,待土柱泡松软后,将样品清洗干净,并根据韧性和颜色等特征对根系样品中死根进行剔除<sup>[22]</sup>。紫花针茅活根较细且坚韧,而死根脆性较大。另外,紫花针茅活根多呈现淡黄色或白色,而死根表皮颜色多呈黑色或棕褐色。在剔除死根过程中,对个别微区内存在的少量其他伴生物种一并予以去除,仅保留优势物种紫花针茅用于后续分析。将紫花针茅静置于 0.5 mmol/L  $\text{CaCl}_2$  溶液 30 分钟以去除植株表面的同位素<sup>[23]</sup>,然后分根系、立枯分别烘干称重,研磨后待测定。在 36 个未标记 $^{15}\text{N}$  的微区(6 次采样 $\times$ 2 个季节 $\times$ 3 次重复)采集土壤样品(0—10 cm)分析土壤无机 N 浓度。土壤样品采集与植物样品采集同步,置于 4℃ 保存,分析土壤  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  浓度。

### 1.3 分析计算

N 同位素比值测定利用 DELTA V Advantage 同位素比率质谱仪测定。植物全 N 利用 Flash 2000 HT 元素分析仪测定。样品在元素分析仪中高温燃烧后生成  $\text{N}_2$ ,质谱仪通过检测  $\text{N}_2$  的 $^{15}\text{N}$  与 $^{14}\text{N}$  比率,并与国际标准物(大气  $\text{N}_2$ ) 比对后计算出样品的  $\delta^{15}\text{N}$  比率值。土壤  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  利用流动分析仪测定。植物 $^{15}\text{N}$  吸收量利用稀释法分析, $^{15}\text{N}$  吸收值  $F = [T(AS-AB)]/AF$ ,其中  $T$  为样品的总 N 含量, $AS$  为样品中的 $^{15}\text{N}$  原子百分超, $AB$  为背景 $^{15}\text{N}$  原子百分超, $AF$  为示踪剂中 $^{15}\text{N}$  原子百分超。 $AB$  是指未标记样品的 $^{15}\text{N}$  原子百分超,通常为固定值 0.3663%<sup>[24]</sup>。

### 1.4 统计方法

土壤  $\text{NH}_4^+$  和  $\text{NO}_3^-$  浓度差异利用独立样本  $T$  检验进行分析。器官(根系、立枯)、季节(冻结期、融化期)和采样时间(2 小时、1 天、3 天、7 天、14 天和 21 天)对植物 N 浓度、生物量和 N 储量的影响利用三因素方差分析(Three-way ANOVA)进行分析。N 形态( $\text{NH}_4^+$ 、 $\text{NO}_3^-$ )、季节(冻结期、融化期)和采样时间(2 小时、1 天、3 天、7 天、14 天和 21 天)对植物对 $^{15}\text{N}$  回收率的影响利用三因素方差分析(Three-way ANOVA)进行分析。数据在进行方差分析前对数据进行数转换以满足数据正态性和方差齐性要求。所有统计分析均在 Excel 2007 和 SPSS 16.0 统计软件上完成。图形绘制运用 Sigmaplot 11.0 绘制。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤 $\text{NH}_4^+$ 和 $\text{NO}_3^-$ 浓度

冻融循环期内多数采样时间土壤  $\text{NH}_4^+$  显著高于  $\text{NO}_3^-$  浓度( $P < 0.05$ )。冻结期土壤  $\text{NH}_4^+$  浓度介于 1.16—2.86 mg/kg,而土壤  $\text{NO}_3^-$  浓度介于 0.09—2.46 mg/kg(图 3)。融化期土壤  $\text{NH}_4^+$  浓度介于 0.80—2.70 mg/kg,而土壤  $\text{NO}_3^-$  浓度介于 0.33—0.79 mg/kg(图 3)。

### 2.2 植物生物量、N 浓度和 N 储量

季节、采样时间对紫花针茅 N 浓度、生物量和 N 储量没有显著性影响( $P > 0.05$ ),但这三个指标在根系和立枯间存在显著性差异( $P < 0.05$ )(表 1)。冻融循环期紫花针茅根系 N 浓度均值为 6.38 mg/g,而立枯 N 浓度均值为 4.49 mg/g(图 4)。紫花针茅根系生物量介于 217.8—718.5 g/m<sup>2</sup> 之间,而立枯生物量介于 116.5—539.0 g/m<sup>2</sup> 之间(图 4)。冻融循环期紫花针茅根系 N 储量均值为 2.97 g/m<sup>2</sup>,而立枯 N 储量均值为 1.37 g/m<sup>2</sup>(图 4)。

### 2.3 植物 $^{15}\text{N}$ - $\text{NH}_4^+$ 和 $^{15}\text{N}$ - $\text{NO}_3^-$ 回收率

冻结期紫花针茅根系对 $^{15}\text{N}$  回收率随着标记天数的增加而逐步提高(表 2,图 5), $^{15}\text{N}$ - $\text{NH}_4^+$  和 $^{15}\text{N}$ - $\text{NO}_3^-$  标记 21 天后总回收率分别为 8.65% 和 3.55%(图 5)。冻结期紫花针茅 $^{15}\text{N}$ - $\text{NH}_4^+$  回收率高于 $^{15}\text{N}$ - $\text{NO}_3^-$  回收率(图 5)。融化期紫花针茅根系和立枯对 $^{15}\text{N}$  回收率随着标记天数的增加而逐步提高(表 2,图 5),标记 21 天后 $^{15}\text{N}$ - $\text{NH}_4^+$  和 $^{15}\text{N}$ - $\text{NO}_3^-$  的总回收率分别为 4.44% 和 6.91%(图 5)。融化前期紫花针茅总 $^{15}\text{N}$  回收率整体表现为 $^{15}\text{N}$ - $\text{NH}_4^+$  高于 $^{15}\text{N}$ - $\text{NO}_3^-$ ,而融化后期 $^{15}\text{N}$ - $\text{NH}_4^+$  和 $^{15}\text{N}$ - $\text{NO}_3^-$  回收率差异不显著或 $^{15}\text{N}$ - $\text{NO}_3^-$  略高(图 5)。

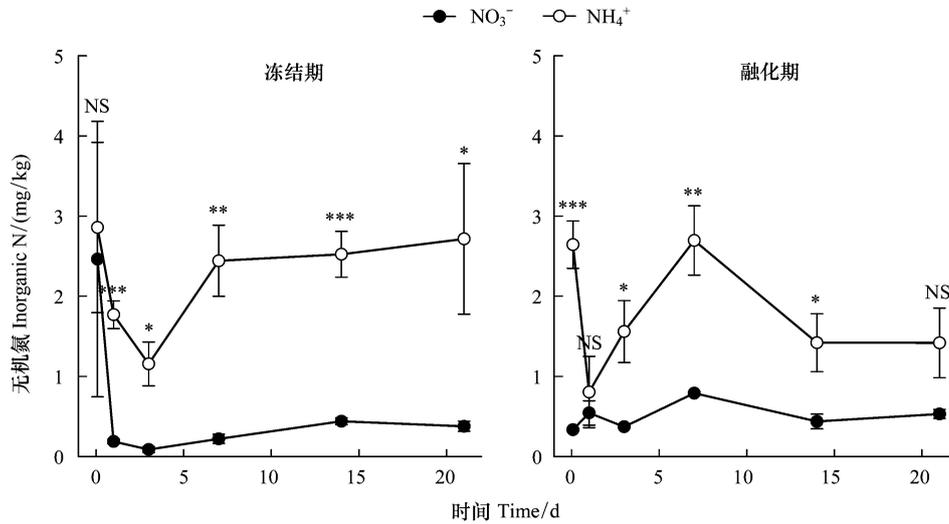


图 3 高寒草原土壤无机 N 变化  
 Fig.3 Changes of soil inorganic N in alpine steppe  
 NS  $P>0.05$ , \*  $P<0.05$ , \*\*  $P<0.01$ , \*\*\*  $P<0.001$

表 1 器官、季节和采样时间对植物 N 浓度、生物量和 N 储量的影响

Table 1 Effects of organs, seasons and sampling time on plant N concentration, biomass and N storage

影响因素 Factor	N 浓度 N concentration/(mg/g)		生物量 Biomass/(g/m <sup>2</sup> )		N 储量 N storage/(g/m <sup>2</sup> )	
	F	P	F	P	F	P
器官 Organs	135.42	***	80.07	***	201.57	***
季节 Seasons	3.12	NS	1.63	NS	0.03	NS
采样时间 Sampling time	1.37	NS	2.16	NS	1.19	NS
器官×季节 Organs×Seasons	1.12	NS	0.33	NS	0.01	NS
器官×采样时间 Organs×Sampling time	1.18	NS	0.77	NS	1.35	NS
季节×采样时间 Seasons×Sampling time	0.24	NS	0.87	NS	0.54	NS
器官×季节×采样时间 Organs×Seasons×Sampling time	0.37	NS	0.77	NS	0.89	NS

N 浓度、生物量和 N 储量在分析前进行对数转换;NS  $P>0.05$ , \*\*  $P<0.01$ , \*\*\*  $P<0.001$

表 2 N 类型、季节和采样时间对植物<sup>15</sup>N 吸收的影响

Table 2 Effects of N type, seasons and sampling time on <sup>15</sup>N uptake by plants

影响因素 Factors	根系 <sup>15</sup> N 回收率 <sup>15</sup> N recovery of root/%		立枯 <sup>15</sup> N 回收率 <sup>15</sup> N recovery of standing dry/%		总 <sup>15</sup> N 回收率 Total <sup>15</sup> N recovery/%	
	F	P	F	P	F	P
N 类型 N type	46.54	***	5.76	*	61.00	***
季节 Seasons	0.33	NS	7.39	**	0.32	NS
采样时间 Sampling time	126.86	***	22.07	***	160.07	***
N 类型×季节 N type×Seasons	14.39	***	6.09	*	24.34	***
N 类型×采样时间 N type×Sampling time	5.40	**	3.83	**	7.57	***
季节×采样时间 Seasons×Sampling time	8.52	***	5.42	***	13.18	***
N 类型×季节×采样时间 N type×Seasons×Sampling time	5.52	***	0.47	NS	5.44	***

<sup>15</sup>N 回收率在分析前进行对数转换;NS  $P>0.05$ , \*  $P<0.05$ , \*\*  $P<0.01$ , \*\*\*  $P<0.001$

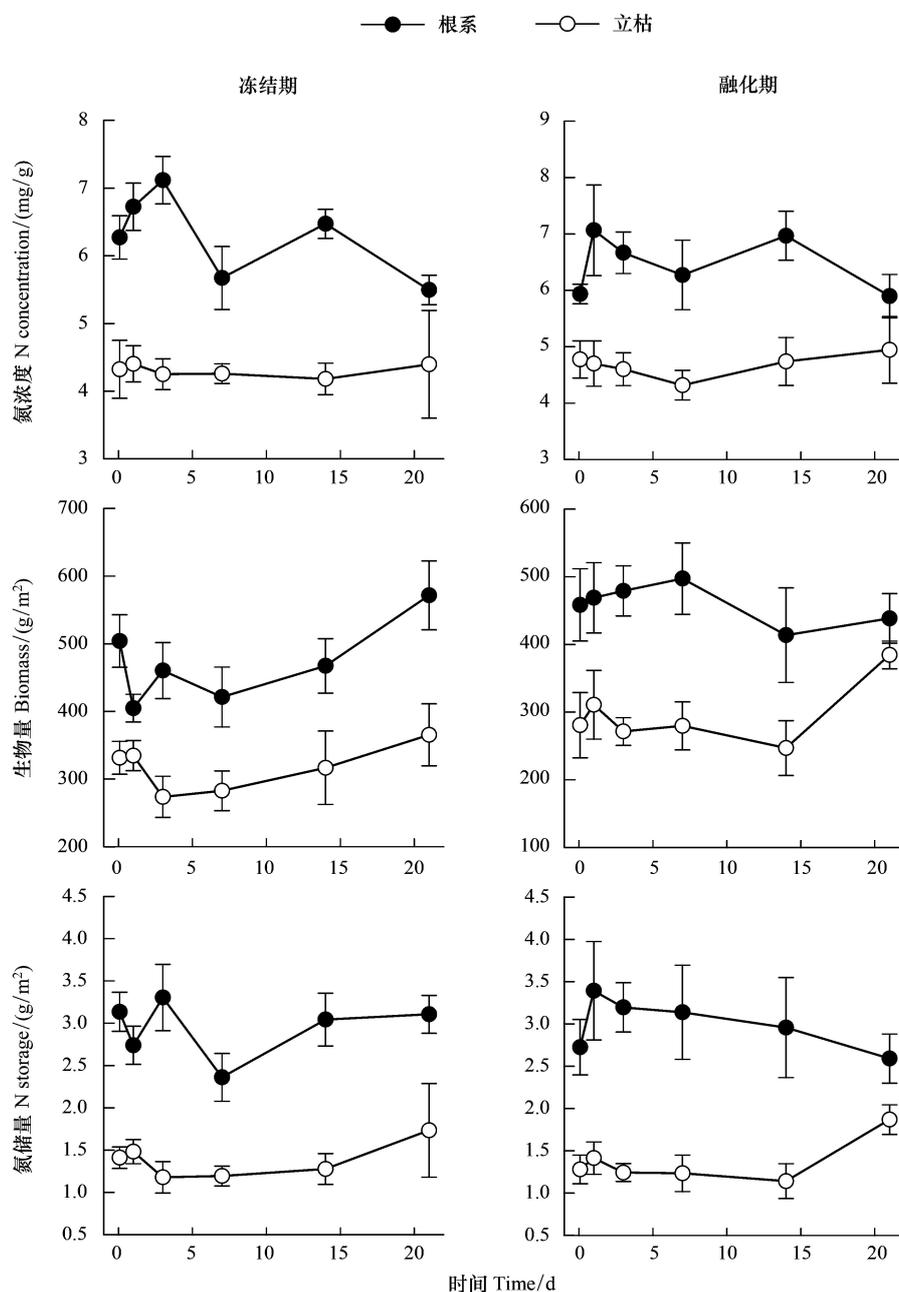


图4 冻结期和融化期植物 N 浓度、生物量和 N 储量变化

Fig.4 Changes of plant N concentration, biomass and N storage during freeze-thaw periods

### 3 讨论

藏北高寒草原生态系统中紫花针茅在冻融循环期具备吸收 N 素的需求与能力,与本研究提出的第一个科学假设相符合。冻结期(晚秋)紫花针茅冠层生长已停滞,融化期(早春)冠层还未返青,但根系和立枯均可以吸收同化 $^{15}\text{N}$ 。植物在冰点温度或低于冰点温度时吸收养分的能力与根系在该温度范围内仍保持活性有关<sup>[18]</sup>。而非生长季立枯吸收同化 $^{15}\text{N}$ 主要从两个方面进行。首先,立枯无法进行光合作用,但其呼吸作用仍需消耗根系吸收水分以维持微弱的生物过程,进而对 $^{15}\text{N}$ 进行吸收同化<sup>[25-26]</sup>。此外,立枯对 $^{15}\text{N}$ 的同化也与微生物的固定有关。由于立枯表面或内部寄生有大量真菌或细菌,微生物定殖和分解作用的发挥使得其在微

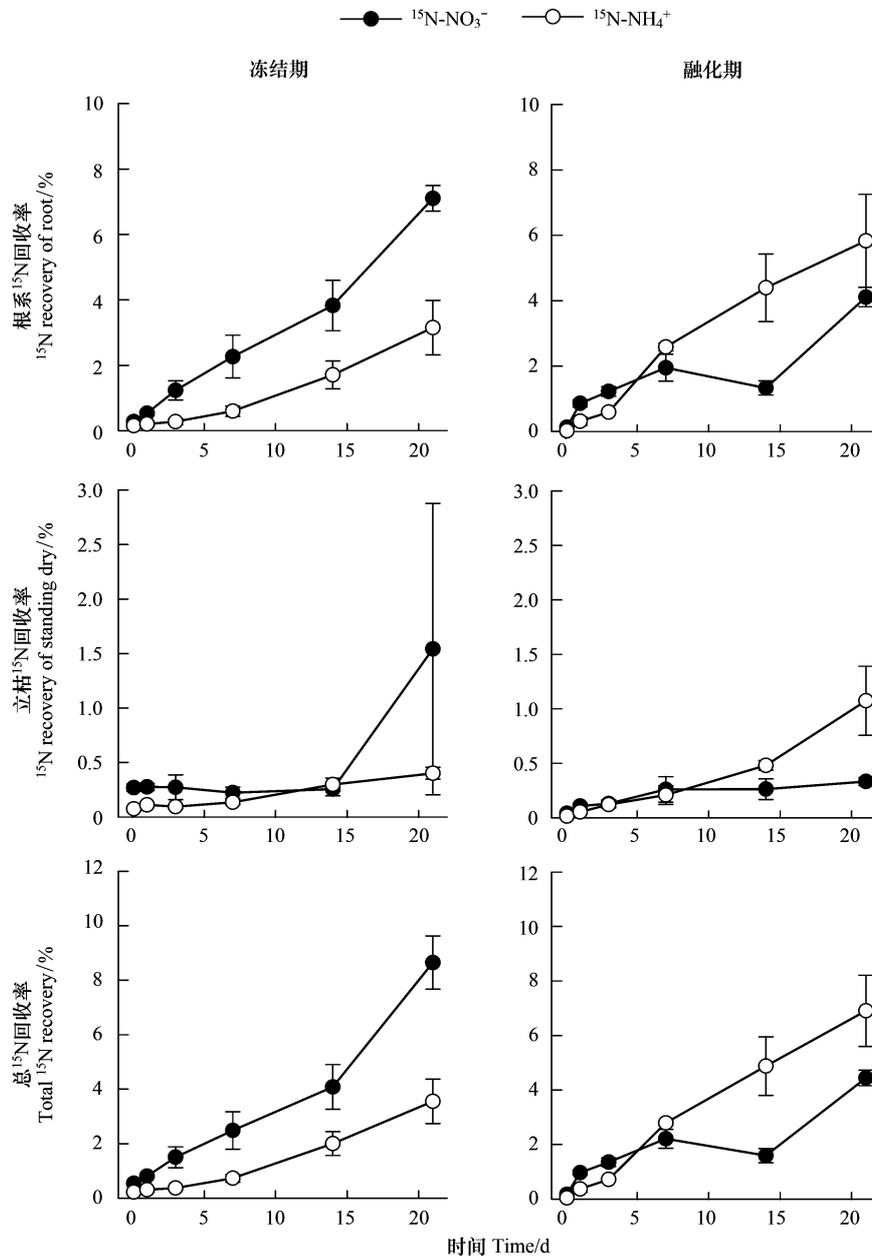


图5 冻结期和融化期植物对 $^{15}\text{N-NH}_4^+$ 和 $^{15}\text{N-NO}_3^-$ 回收率

Fig.5 Recovery of  $^{15}\text{N-NH}_4^+$  and  $^{15}\text{N-NO}_3^-$  by plants in freeze-thaw periods

生物作用下仍可以吸收土壤的可利用性氮<sup>[27-28]</sup>。植物在冻融循环期维持一定的养分吸收效率具有重要的生态学意义。一方面,冻结期植物吸收养分可以为后续漫长冬季休眠提供营养物质;另一方面,融化期植物吸收养分为其后续萌芽以及地上部分生长提前储存养分<sup>[17]</sup>。在冻融循环期紫花针茅 $^{15}\text{N}$ 回收率器官分配上均表现为根系大于冠层(立枯)。可能有以下三点原因:(1)藏北高寒草原海拔极高、低气温、大风日数多,造成植物物质分配更倾向于储存于根系<sup>[29]</sup>; (2)紫花针茅为高寒草原典型克隆植物,养分储存于根系更有利于其分蘖、繁殖和扩展生存空间<sup>[30]</sup>; (3)植物根系维持一定活力,而冠层均处于枯黄状态,对N储存能力较弱。

冻结期和融化期21天的实验周期内,紫花针茅对 $\text{NH}_4^+$ 和 $\text{NO}_3^-$ 的回收率均低于10%。Zhang等<sup>[31]</sup>在高寒草甸开展的 $^{15}\text{N}$ 示踪研究发现,优势物种高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)在1个月内对 $\text{NH}_4^+$ 和 $\text{NO}_3^-$ 回收率约为10%左右。高寒草原和高寒草甸同位素标记实验结果均表明短期内植物对有效N同化固定量相对有限,预示

着绝大部分<sup>15</sup>N 滞留于土壤中(微生物固定为主<sup>[32]</sup>)。与植物根系相比,短期内微生物具有较高的生长速率、表面积以及最大 N 吸收能力,会协助其大量固持 N<sup>[32-33]</sup>。土壤微生物将暂时过量的 N 储存在其体内,避免 N 在生态系统中遭受淋溶损失,而后期固持在土壤微生物中 N 逐步释放可以为植物后续生长不断提供矿质养分,形成土壤微生物-植物互利共生的生态系统 N 固持机制<sup>[32, 34]</sup>。

在 N 矿化受到强烈限制的藏北高寒草原,植物对 N 素的吸收偏好具有多元途径,紫花针茅在生长季偏好吸收 NO<sub>3</sub><sup>-</sup><sup>[5]</sup>。本研究进一步揭示高寒冻土区植物 N 吸收偏好并不是固定不变的,而会随冻融引起的土壤 N 形态季节性波动而发生变化<sup>[35]</sup>,总体呈现出土壤-植物 N 形态相契合的特点<sup>[36]</sup>,支持了本研究提出的第二个科学假设。夏季完全融化期温度和水分适宜,高寒草原土壤 N 过程以硝化作用为主,土壤养分形态以 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 为主导,紫花针茅偏好吸收 NO<sub>3</sub><sup>-</sup><sup>[5]</sup>。但是,冻土区冻融循环引起水分多次相变,会造成土壤团聚体结构破碎化,释放被包裹和吸附营养物质<sup>[37-38]</sup>。并且,频繁的冻融交替使土壤形成“有氧”、“无氧”或者介于二者之间的独特氧化还原条件,继而影响土壤硝化和反硝化作用,导致土壤有效 N 形态的浓度和比例处于波动状态<sup>[12-14]</sup>。本研究中藏北高寒草原由于冻融循环期降水(雪)稀少,大风日数多,蒸发旺盛,硝化作用受到抑制。此外,高寒草原土壤异常干燥,而水分相变引起的土壤微环境变化相对有限,土壤 N 形态虽然具有波动性,但均以 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 为主导。因此,冻结期和融化前期紫花针茅的 N 吸收偏好相应转换为 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>。高寒农田生态系统也发现了类似结论,土壤 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>/NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 比的季节波动调控着紫花苜蓿(*Medicago sativa*)、燕麦(*Avena sativa*)、野豌豆(*Vicia sativa*)和青稞(*Hordeum vulgare*)对 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 和 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 的吸收比例<sup>[39]</sup>。此外,由于冻融循环期气候严寒、能量缺乏,而植物偏好吸收 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 所消耗的能量较低,可为植物适应高寒冻土极端环境提供有利条件<sup>[40]</sup>。

值得注意的是,在融化后期土壤主导 N 形态为 NH<sub>4</sub><sup>+</sup>,但紫花针茅对 NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 吸收量逐步升高,甚至超越对 NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 的吸收量,与其生长季 N 偏好保持一致<sup>[5]</sup>。可能原因是除土壤主导 N 形态外,其他环境和生物因素仍会影响到植物 N 吸收偏好。例如:温度变化<sup>[41]</sup>、运作转运体与代谢途径<sup>[42-43]</sup>均可以调控植物对不同形态 N 同化速率。

#### 4 结论

本研究发现冻结期(晚秋)紫花针茅冠层生长已停滞,融化期(早春)冠层还未返青,但根系和立枯均可以吸收同化<sup>15</sup>N。紫花针茅<sup>15</sup>N 回收率器官分配上均表现为根系大于冠层(立枯)。融化前期紫花针茅总<sup>15</sup>N 回收率整体表现为<sup>15</sup>N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 高于<sup>15</sup>N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup>,而融化后期<sup>15</sup>N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 和<sup>15</sup>N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 回收率差异不显著或<sup>15</sup>N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 略高。冻结期紫花针茅<sup>15</sup>N-NH<sub>4</sub><sup>+</sup> 回收率高于<sup>15</sup>N-NO<sub>3</sub><sup>-</sup> 回收率。本研究补充了高寒冻土区植物在非生长季的养分吸收数据,为全面理解冻土区植物 N 营养策略及其对未来气候变化的响应提供科学依据。

#### 参考文献(References):

- [ 1 ] Larsen K S, Michelsen A, Jonasson S, Beier C, Grogan P. Nitrogen Uptake During Fall, Winter and Spring Differs Among Plant Functional Groups in a Subarctic Heath Ecosystem. *Ecosystems*, 2012, 15(6): 927-939.
- [ 2 ] McKane R B, Johnson L C, Shaver G R, Nadelhoffer K J, Rastetter E B, Fry B, Giblin A E, Kielland K, Kwiatkowski B L, Laundre J A, Murray G. Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in Arctic tundra. *Nature*, 2002, 415 (6867): 68-71.
- [ 3 ] Ma L N, Liu G F, Xu X F, Xin X P, Bai W M, Zhang L H, Chen S P, Wang R Z. Nitrogen acquisition strategies during the winter-spring transitional period are divergent at the species level yet convergent at the ecosystem level in temperate grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, 122: 150-159.
- [ 4 ] Wu J B, Zhao H, Wang X D. Soil microbes influence nitrogen limitation on plant biomass in alpine steppe in North Tibet. *Plant and Soil*, 2022: 1-15.
- [ 5 ] Hong J T, Ma X X, Yan Y, Zhang X K, Wang X D. Which root traits determine nitrogen uptake by alpine plant species on the Tibetan Plateau? *Plant and Soil*, 2018, 424(1/2): 63-72.
- [ 6 ] Pang B, Ma X X, Hong J T, Xu X, Zhang X K, Wang X D. Acquisition pattern of nitrogen by microorganisms and plants affected by gravel mulch in a semiarid Tibetan grassland. *Science of the Total Environment*, 2022, 830: 154635.
- [ 7 ] 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.
- [ 8 ] Zhang T J, Barry R G, Armstrong R L. Application of satellite remote sensing techniques to frozen ground studies. *Polar Geography*, 2004, 28(3):

163-196.

- [ 9 ] 杨梅学, 姚檀栋, 何元庆. 青藏高原土壤水热分布特征及冻融过程在季节转换中的作用. 山地学报, 2002, 20(5): 553-558.
- [ 10 ] Larsen K S, Jonasson S, Michelsen A. Repeated freeze-thaw cycles and their effects on biological processes in two Arctic ecosystem types. Applied Soil Ecology, 2002, 21(3): 187-195.
- [ 11 ] Clein J S, Schimel J P. Microbial activity of tundra and taiga soils at sub-zero temperatures. Soil Biology and Biochemistry, 1995, 27(9): 1231-1234.
- [ 12 ] 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.
- [ 13 ] Zhang X, Bai W, Gilliam F S, Wang Q, Han X, Li L. Effects of *in situ* freezing on soil net nitrogen mineralization and net nitrification in fertilized grassland of Northern China. Grass and Forage Science, 2011, 66(3): 391-401.
- [ 14 ] 王飞, 满秀玲, 段北星. 春季冻融期寒温带主要森林类型土壤氮矿化特征. 北京林业大学学报, 2020, 42(3): 14-23.
- [ 15 ] Blume-Werry G, Wilson S D, Kreyling J, Milbau A. The hidden season: growing season is 50% longer below than above ground along an Arctic elevation gradient. New Phytologist, 2016, 209(3): 978-986.
- [ 16 ] Edwards K A, Jefferies R L. Nitrogen uptake by *Carex aquatilis* during the winter-spring transition in a low Arctic wet meadow. Journal of Ecology, 2010, 98(4): 737-744.
- [ 17 ] Jaeger C H, Monson R K. Adaptive significance of nitrogen storage in *Bistorta bistortoides*, an alpine herb. Oecologia, 1992, 92(4): 578-585.
- [ 18 ] Billings W D, Peterson K M, Shaver G R, Trent A W. Root growth, respiration, and carbon dioxide evolution in an Arctic tundra soil. Arctic and Alpine Research, 1977, 9(2): 129.
- [ 19 ] 洪江涛, 吴建波, 王小丹. 藏北高寒草原紫花针茅根系碳氮磷生态化学计量学特征. 山地学报, 2014, 32(4): 467-474.
- [ 20 ] Lu X Y, Fan J H, Yan Y, Wang X D. Soil water soluble organic carbon under three alpine grassland types in Northern Tibet, China. African Journal of Agricultural Research, 2011, 6(9): 2066-2071.
- [ 21 ] Ma X X, Yan Y, Hong J T, Lu X Y, Wang X D. Impacts of warming on root biomass allocation in alpine steppe on the north Tibetan Plateau. Journal of Mountain Science, 2017, 14(8): 1615-1623.
- [ 22 ] Vogt K A, Persson H. Measuring growth and development of roots. Techniques & Approaches in Forest Tree Ecophysiology, 1991.
- [ 23 ] Xu X L, Ouyang H, Cao G M, Richter A, Wanek W, Kuzyakov Y. Dominant plant species shift their nitrogen uptake patterns in response to nutrient enrichment caused by a fungal fairy in an alpine meadow. Plant and Soil, 2011, 341(1/2): 495-504.
- [ 24 ] Ashton I W, Miller A E, Bowman W D, Suding K N. Niche complementarity due to plasticity in resource use: plant partitioning of chemical N forms. Ecology, 2010, 91(11): 3252-3260.
- [ 25 ] Andresen L C, Michelsen A. Off-season uptake of nitrogen in temperate heath vegetation. Oecologia, 2005, 144(4): 585-597.
- [ 26 ] Grogan P, Michelsen A, Ambus P, Jonasson S. Freeze-thaw regime effects on carbon and nitrogen dynamics in sub-Arctic heath tundra mesocosms. Soil Biology and Biochemistry, 2004, 36(4): 641-654.
- [ 27 ] Kuehn K A, Gessner M O, Wetzel R G, Suberkropp K. Decomposition and CO<sub>2</sub> evolution from standing litter of the emergent macrophyte *Erianthus giganteus*. Microbial Ecology, 1999, 38(1): 50-57.
- [ 28 ] Gessner M O. Breakdown and nutrient dynamics of submerged *Phragmites* shoots in the littoral zone of a temperate hardwater lake. Aquatic Botany, 2000, 66(1): 9-20.
- [ 29 ] Hong J T, Wang X D, Wu J B. Variation in carbon, nitrogen and phosphorus partitioning between above- and belowground biomass along a precipitation gradient at Tibetan Plateau. Journal of Mountain Science, 2016, 13(4): 661-671.
- [ 30 ] Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 1980, 11: 233-260.
- [ 31 ] Zhang L, Unteregelsbacher S, Hafner S, Xu X L, Schleuss P M, Miede G, Kuzyakov Y. Fate of organic and inorganic nitrogen in crusted and non-crusted *Kobresia* grasslands. Land Degradation & Development, 2017, 28(1): 166-174.
- [ 32 ] Kuzyakov Y, Xu X L. Competition between roots and microorganisms for nitrogen: mechanisms and ecological relevance. New Phytologist, 2013, 198(3): 656-669.
- [ 33 ] Rosswall T. Microbiological regulation of the biogeochemical nitrogen cycle. Plant and Soil, 1982, 67(1/2/3): 15-34.
- [ 34 ] 凌宁, 荀卫兵, 沈其荣. 根际沉积碳与秸秆碳共存下作物与微生物氮素竞争机制及其调控. 南京农业大学学报, 2018, 41(4): 589-597.
- [ 35 ] Hong J T, Qin X J, Ma X X, Xu X, Wang X D. Seasonal shifting in the absorption pattern of alpine species for NO<sub>3</sub><sup>-</sup> and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> on the Tibetan Plateau. Biology and Fertility of Soils, 2019, 55(8): 801-811.
- [ 36 ] 程谊, 张金波, 蔡祖聪. 气候-土壤-作物之间氮形态契合在氮肥管理中的关键作用. 土壤学报, 2019, 56(3): 507-515.
- [ 37 ] 杨思忠, 金会军. 冻融作用对冻土区微生物生理和生态的影响. 生态学报, 2008, 28(10): 5065-5074.
- [ 38 ] 陈哲, 杨世琦, 张晴雯, 周华坤, 井新, 张爱平, 韩瑞芸, 杨正礼. 冻融对土壤氮素损失及有效性的影响. 生态学报, 2016, 36(4): 1083-1094.
- [ 39 ] Cui J H, Yu C Q, Qiao N, Xu X L, Tian Y Q, Hua O Y. Plant preference for NH<sub>4</sub><sup>+</sup> versus NO<sub>3</sub><sup>-</sup> at different growth stages in an alpine agroecosystem. Field Crops Research, 2017, 201: 192-199.
- [ 40 ] Salsac L, Chaillou S, Morot-Gaudry J F, Lesaint C, Jolivet E. Nitrate and ammonium nutrition in plants. Plant Physiology and Biochemistry, 1987, 25(6): 805-812.
- [ 41 ] Jiang L L, Wang S P, Zhe P, Xu X L, Kardol P, Li Y M, Zhang L R, Wang Y F, Lei Z, Lan Z C, Hill P W, Zhang Z H, Luo C Y, Rui Y C, Ning D, Jones D L. Plant organic N uptake maintains species dominance under long-term warming. Plant and Soil, 2018, 433(1/2): 243-255.
- [ 42 ] Goyal S S, Huffaker R C. The uptake of NO<sub>3</sub><sup>-</sup>, NO<sub>2</sub><sup>-</sup>, and NH<sub>4</sub><sup>+</sup> by intact wheat (*Triticum aestivum*) seedlings. Plant Physiology, 1986, 82(4): 1051-1056.
- [ 43 ] Cerezo M, Tillard P, Gojon A, Primo-Millo E, García-Agustín P. Characterization and regulation of ammonium transport systems in *Citrus* plants. Planta, 2001, 214(1): 97-105.