

DOI: 10.5846/stxb202202040293

房福金, 肖金兰, 王东. 氮添加对川西高寒灌丛凋落枝化学计量特征及养分归还的影响. 生态学报, 2023, 43(7): 2927-2937.

Fang F J, Xiao J L, Wang D. Effects of nitrogen addition on stoichiometric characteristics and nutrient return of twig litter in an alpine shrubland of western Sichuan Plateau, China. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(7): 2927-2937.

氮添加对川西高寒灌丛凋落枝化学计量特征及养分归还的影响

房福金^{1,2}, 肖金兰^{3,4}, 王 东^{1,*}

1 西华师范大学环境科学与工程学院, 南充 637009

2 中国科学院成都生物研究所山地生态恢复与生物资源利用重点实验室, 成都 610041

3 西华师范大学组织修复材料与工程技术中心, 南充 637009

4 西华师范大学西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 南充 637009

摘要: 氮(N)是陆地生态系统初级生产力的重要限制因子, 大气 N 沉降的增加将会对植物的化学元素含量和生物量产生重要影响, 进而影响凋落物的化学计量特征及其养分归还。高寒灌丛是陆地生态系统的重要组成部分, 但有关 N 沉降对高寒灌丛凋落物尤其是凋落枝的化学元素和生物量的研究还较为缺乏, 难以深入揭示 N 沉降对高寒灌丛土壤碳(C)和养分循环的影响机理。基于此, 以青藏高原东部地区的优势高寒灌丛类型—窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata* (Rehd.) Hand.-Mazz.) 灌丛为研究对象, 连续 4 年人工模拟 N 沉降, 分析了凋落枝 C、N、磷(P)、木质素和纤维素化学计量特征及其归还量对不同 N 添加浓度(0、20、50、100 kg hm⁻² a⁻¹) 的响应趋势。结果表明: (1) N 添加对凋落枝 C、N 含量无显著性影响($P>0.05$), 而对 P、木质素和纤维素含量有显著性影响($P<0.05$), 但不同年份间的影响趋势不一致; (2) 4 年的 N 添加并未改变凋落枝的 C/N、N/P, 但显著降低了凋落枝的木质素/N(第 3 年)、C/P(第 1 年和第 4 年)和 C/N/P(第 1 年); (3) 随着 N 添加浓度的增加, 凋落枝 C、N、P、木质素和纤维素 4 年累积归还量呈显著的二次方变化趋势($P<0.05$), 并在中 N 处理(50 kg hm⁻² a⁻¹) 下达到最大。研究认为, N 添加对凋落枝化学计量特征的影响具有较大的年际变异, 短期、适当的 N 添加通过增加凋落枝的生物量而并非改变其化学计量特征促进了凋落枝碳和养分的归还。

关键词: 凋落物生物量; 碳氮磷; 木质素; 氮沉降; 窄叶鲜卑花

Effects of nitrogen addition on stoichiometric characteristics and nutrient return of twig litter in an alpine shrubland of western Sichuan Plateau, China

FANG Fujin^{1,2}, XIAO Jinlan^{3,4}, WANG Dong^{1,*}

1 College of Environmental Science and Engineering, China West Normal University, Nanchong 637009, China

2 CAS Key Laboratory of Mountain Ecological Restoration and Bioresource Utilization (Chengdu Institute of Biology), Chengdu 610041, China

3 Collaboration Innovation Center for Tissue Repair Material Engineering Technology, China West Normal University, Nanchong 637009, China

4 Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation (China West Normal University), Ministry of Education, Nanchong 637009, China

Abstract: Nitrogen (N) is an important limiting factor affecting net primary productivity in terrestrial ecosystems. Consequently, increasing N deposition would profoundly affect litter chemical properties and biomass production, which further affect litter nutrient inputs to soil. However, how long-term N addition influence twig litter nutrients and biomass production is poorly understood. This is especially true for the alpine shrublands, which are important component of

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目(31901193); 四川省自然科学基金资助项目(2022NSFSC1737); 西华师范大学青年教师科研资助项目(22KB005); 西华师范大学校级大学生创新创业训练计划项目(cxcy2020265)

收稿日期: 2022-02-04; **网络出版日期:** 2022-11-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dongwang1108@163.com

terrestrial ecosystems. To fill this gap, we examined N effects on the twig litter stoichiometric properties and nutrient return in an alpine shrubland dominated by *Sibiraea angustata* of western Sichuan Plateau, China. This shrubland received four levels of N input (N_0 , control; N_{20} , 20; N_{50} , 50; N_{100} , 100 kg hm⁻² a⁻¹) during four growing seasons from 2012 to 2015. Our results showed that N addition did not significantly affect total C and N concentrations in the twig litter ($P>0.05$), but did significantly affect total P, lignin, and cellulose concentrations ($P<0.05$). The ratios of C/N and N/P did not change significantly after N addition, while the ratios of lignin/N, C/P and C/N/P significantly decreased in the third, first and fourth, and first year of N addition, respectively. Cumulative production of the twig litter biomass, C, N, P, lignin and cellulose (g m⁻² a⁻¹) from 2012 to 2015 showed a significant quadratic response to increasing N ($P<0.05$), with the largest value observed for N_{50} treatment. Our results indicated that the effects of N on the twig litter stoichiometric properties showed a largely annual variation, and appropriate N input promoted carbon and nutrients return to soil by increasing twig litter biomass rather than altering litter chemistry.

Key Words: litter biomass; carbon, nitrogen and phosphorus; lignin; nitrogen deposition; *Sibiraea angustata*

凋落物作为连接土壤和植物的“纽带”,在陆地生态系统物质循环和能量流动中发挥着关键作用^[1]。与单个化学指标相比,凋落物化学计量特征包含了不同化学元素的相对有效性,从而可以更好地揭示凋落物的分解速率^[2-3]以及指示陆地生态系统养分限制情况^[4]。例如,在全球和区域尺度上,凋落物的 C/N、N/P 和木质素/N 对凋落物分解速率的调控作用大于单个 C、N、P 和木质素指标^[5]。凋落枝是凋落物的重要组成部分,与凋落叶相比,通常具有较高的木质素含量,分解速率较慢,因而在维持长期土壤稳定性碳库及养分方面的作用很可能大于凋落叶^[6]。然而,目前有关凋落物化学计量特征的研究主要集中于凋落叶,对凋落枝的研究则相对缺少。此外,由于枝和叶在结构和功能上具有较大的差异,凋落叶化学计量特征的研究结论可能并不适用于凋落枝,凋落枝化学计量特征及其对全球环境变化的响应机制仍有待阐明。

大气氮沉降是全球环境变化的主要特征之一,外源 N 输入将通过多个途径影响土壤生态过程和植物的生长发育,从而影响凋落枝的化学计量特征。首先,N 添加可以缓解土壤 N 限制,促进植物对 N 的吸收,使植物体内的 N 增加,降低凋落枝的 C/N,而增加 N/P^[7-8]。其次,土壤 N 的增加可以提高土壤磷酸酶的活性,加速土壤 P 的矿化速率,从而促进植物对 P 的吸收^[9-10]。此外,N 添加情景下,叶片 N 含量的增加通常会提高植物光合作用效率并促进碳水化合物的积累,使植物体内的 C 增加^[11],植物将更多的 C 用于合成木质素、纤维素等结构性碳水化合物^[12],从而增加凋落枝的 C/N 和木质素/N。值得注意的是,N 是植物生长的限制因子之一,N 添加对凋落枝生物量的促进作用在一定程度很可能对凋落枝的 C、N、P、纤维素和木质素含量产生“生物量稀释效应”^[13],从而降低它们的累积浓度。因此,N 添加对凋落枝化学计量特征的影响途径具有复杂性且存在较大争议,如果不能阐明 N 添加对凋落枝 C、N、P、纤维素和木质素含量及其生物量的具体影响,将难以揭示 N 沉降对凋落枝化学计量特征的影响途径。

凋落物对土壤碳和养分的归还量为凋落物化学元素含量与凋落物生物量的乘积。N 沉降情景下,凋落枝 C、N、P、木质素和纤维素含量对 N 添加的响应存在较大差异,很可能使得它们的养分归还量对 N 添加的响应也存在差异。例如,基于华西雨屏区苦竹林凋落枝化学元素对 N 添加响应的研究^[14],发现 N 添加增加了凋落枝 N 和 P 含量,但却降低了 C 含量,而对木质素和纤维素含量无显著影响。因此,N 添加对该苦竹林凋落物 C、N、P、木质素和纤维素的归还量可能具有不同的影响程度和趋势。然而,目前的研究主要关注了 N 添加对凋落枝 C、N 和 P 养分归还量的影响,而较少地关注凋落枝木质素和纤维素归还量,因而不能准确区分和量化凋落枝对土壤碳组分的贡献。此外,凋落枝养分归还量对 N 添加的响应还与 N 添加的持续时间有关,早期(1—2 年)N 添加促进了凋落物 N 和 P 的归还量^[15],这种促进效应随着 N 添加持续时间的增加而逐渐减弱甚至出现抑制效应^[16-17]。然而,目前有关 N 添加对凋落枝养分归还的研究时间通常较短(1—2 年)^[18],难以深入揭示 N 沉降对凋落枝养分归还量的长期影响。因此,针对当前凋落枝不同养分元素归还量对 N 添加响应

的趋势和程度还存在争议,有关凋落枝木质素和纤维素归还的研究较为缺乏,N 添加时间较短等现状,有必要开展相关的研究,以期揭示 N 沉降对凋落枝介导的碳和养分循环的影响机制。

青藏高原是地球上最高的高原,平均海拔在 4000 m 以上,地域广阔,面积为 $2572.4 \times 10^3 \text{ km}^2$, 占我国陆地总面积的 26.8%^[19]。长期以来,由于青藏高原温度较低,极大限制了土壤微生物活动,使得土壤养分有效性较低,从而限制了植物对土壤养分资源的获取^[20]。大气 N 沉降背景下,土壤 N 有效性的增加势必会改变植物凋落物的化学计量特征和生物量,并最终改变凋落物碳及养分循环过程。正因如此,青藏高原陆地生态系统凋落物介导的碳及养分循环过程对全球 N 沉降的响应研究一直是生态学工作者关注的焦点之一^[21]。高寒灌丛生态系统是青藏高原东部地区主要的陆地生态系统类型^[22],而目前有关 N 沉降对凋落枝化学计量特征和养分归还量的研究还比较缺乏,使得高寒灌丛凋落枝介导的生物地球化学循环的研究还处在一个模糊不清的阶段。基于此,本试验选择青藏高原广泛分布、典型的高寒窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata* (Rehd.) Hand.-Mazz.) 灌丛^[23]为研究对象,调查该灌丛凋落枝 C、N、P、木质素和纤维素化学计量特征及其生物量在 4 个 N 添加处理(0、20、50、100 $\text{kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$) 下的变化趋势,进而量化凋落枝 C、N、P、木质素和纤维素年归还量对 N 添加的响应程度,以期进一步了解青藏高原高寒灌丛生态系统碳及养分循环过程对 N 沉降的响应机制。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

试验样地位于四川省松潘县川主寺镇章腊乡境内($32^{\circ}80' \text{N}$, $103^{\circ}52' \text{E}$),海拔 3300 m。该区域属于高原山地气候,昼夜温差较大,年平均气温为 4.8°C ,年平均降雨量为 693.2 mm,主要降水时段为 5—10 月^[24]。试验期间,2012—2015 年降雨量分别为 782.6、618.8、833.4、829.4 mm(国家气象科学数据中心)。窄叶鲜卑花灌丛为该区域的优势群落,其灌木层包括窄叶鲜卑花、高山绣线菊(*Spiraea alpina* Pall.) 和金露梅(*Potentilla fruticosa* L.) 等,草本层包括羊茅(*Festuca ovina* L.)、条纹龙胆(*Gentiana striata* Maxim.)、钟花报春(*Primula sikkimensis* Hook. f.) 等^[24]。其中灌木层的盖度约为 58.3%,密度约为 2.5 株或丛/ m^2 。该区域土壤类型为棕色草毡土^[25],表层(0—20 cm)土壤 pH 为 5.79,容重为 0.67 g/cm^3 ,有机碳含量为 89.24 g/kg ,全 N 含量为 7.73 g/kg ^[26]。

1.2 试验设计

基于四川省整体的 N 沉降水平($20 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)^[27],青藏高原相关研究样地的实际 N 添加水平($10\text{—}350 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)^[28],以及中国 N 沉降的潜在增加速率($8 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)^[29],本试验设置 4 个 N 添加水平(N_0 :对照;低氮 N_{20} : $20 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$;中氮 N_{50} : $50 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$;高氮 N_{100} : $100 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$)。选取植被组成及生长状况相对一致的代表性区域作为本研究样地,根据完全随机区组试验的设计原则,在该样地内设置 3 个区组,每个区组内随机设置 4 个 N 添加处理,每个处理的样方面积为 $5 \text{ m} \times 5 \text{ m}$ 。整个试验区,共布置 12 个样方。为了减小边缘效应,每个区组之间保留 10 m 的间距,每个样方之间的距离为 5 m,最终形成一个长约 60 m,宽约 20 m 的试验样地。

该区域的植物生长季为 5—10 月,故本试验的 N 添加时间为每年的 5—10 月。具体的 N 添加方法为:于 2012—2015 年每年 5—10 月的中旬,根据不同的 N 添加水平,将所需的硝酸铵(分析纯, $\text{NHNO}_3 \geq 99.0\%$)溶于 20 L 水中,充分混合,于晴天傍晚用背式喷雾器将混合液均匀地喷洒在相应的样方,对照区则喷洒等量的水。

1.3 凋落枝样品收集及 C、N、P、木质素、纤维素含量测定

每个样方内用红色尼龙网绳随机设置 4 个 $50 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$ 的子样方,作为凋落物收集框。受高寒地区特殊气候的影响,9—11 月为窄叶鲜卑花灌丛凋落物生成期。因此,本研究中凋落枝的收集时间为 2012—2015 年的 9—11 月。收集凋落枝时,分别收集每个样方中 4 个凋落物框内的所有凋落枝,以样方为单位混合均匀后,带回试验室。在试验室内,将采回的凋落枝在 65°C 烘箱中烘至恒重。凋落枝年生物量为每个样方内收集的所有凋

落枝干重。考虑到短期内凋落枝化学元素的含量不会有太大的变化,本研究将每年 9—11 月所收集的凋落枝以样方为单位进行充分混合、粉碎,过筛(100 目)后,用于凋落枝 C、N、P、木质素和纤维素含量的测定。

凋落枝 C、N 含量采用燃烧法测定。每个样品称取 50 mg 的烘干粉末,用锡箔纸包好,小心放入 C、N 元素分析仪(Mult-N/C 2100, Analytik Jena AG, Jena, Germany),充分燃烧,燃烧产生的 CO_2 、 N_2 及氮氧化合物等气体经红外气体检测器检测后,通过积分,获得样品的 C、N 含量。

凋落枝 P 含量采用磷钼蓝比色法测定。首先,称取 0.1 g 样品放入消煮管中,随后往消煮管中加入 5 mL 浓硫酸、1 g 催化剂(五水硫酸铜与硫酸钠按 1:10 比例配制)和适量蒸馏水,在石墨消解仪上进行消解。消解后的样品经无磷试纸过滤,比色、定容后,采用全自动间断化学分析仪(Cleverchem 380)测定样品溶液的吸光度,从而计算样品的 P 含量。

凋落枝纤维素和木质素含量采用酸性洗涤纤维和酸性洗涤木质素方法测定。首先,将 0.5 g (m) 待测样品装入 ANKOM F57 滤袋中,样品经丙酮脱脂后在纤维分析仪(ANKOM A200i)中进行酸煮(1.25% 硫酸溶液)、水洗、烘干、称重,并减去滤袋初始重量,算得第一次处理样品的烘干重量(m_1)。接着,将剩余的样品及滤袋在 72% 硫酸溶液中浸泡 3 h,经水洗、烘干、称重,算得第二次处理样品的烘干重量(m_2)。最后,将硫酸处理后的样品及滤袋在 600℃ 马弗炉中灰化 2 h,测得样品的灰分重量(m_3)。纤维素和木质素含量计算公式如下所示:

$$\text{纤维素含量}(\%) = (m_1 - m_2) \times 100/m$$

$$\text{木质素含量}(\%) = (m_2 - m_3) \times 100/m$$

1.4 数据处理

基于 R 语言(R for windows 3.5.3)^[30],利用“lme4”包中的混合模型函数“lmer”分析 N 添加浓度和持续时间以及二者的交互作用^[31]对凋落枝的化学计量特征(C、N、P、木质素、纤维素、C/N、C/P、N/P、C/N/P 及木质素/N),生物量以及 C、N、P、木质素、纤维素年归还量的影响。在混合模型分析中,N 添加浓度和持续时间为固定因子,样方为随机因子。由于本试验的处理变量(N 添加浓度)为有序因子,采用正交多项式将不同处理间的变异(离差平方和)进一步分解为线性、二次方和三次方,量化某一固定年份或累积年份内 N 添加对测量指标的具体影响趋势^[32—33]。简而言之,线性表示随着 N 添加浓度的增加,测量指标呈逐渐增加或降低的趋势;二次方表示随着 N 添加浓度的增加,测量指标呈现“单峰”变化趋势,即先增加后降低,或先降低后增加,并在某一 N 添加处理下达到最大值或最小值;三次方则表示随着 N 添加浓度的增加,测量指标呈“双峰”或“双谷”变化趋势,即先增加后降低又增加(双峰)或先降低后增加又降低(双谷)。采用 R 语言内置函数“shapiro.test”和“car”^[34]包中的“levene.test”函数分别检验数据的正态性和方差齐次性,若不满足正态或方差齐次性则对数据进行对数转换使其满足方差分析的要求。所有绘图均采用 R 语言中的“ggplot2”^[35]包完成。

2 结果与分析

2.1 N 添加对窄叶鲜卑花灌丛凋落枝化学计量特征的影响

N 添加浓度及其与 N 添加持续时间的交互作用仅显著影响了凋落枝木质素/N(表 1, $P < 0.05$),而对其它指标无显著影响($P > 0.05$)。基于正交多项式的趋势分析表明,N 添加对不同年份间凋落枝的 C、N、C/N、N/P 均无显著影响(图 1, $P > 0.05$),而对凋落枝的 P、纤维素、木质素、木质素/N、C/P 和 C/N/P 有显著影响($P < 0.05$),但其影响趋势在不同年份间不一致。随着 N 添加浓度的增加,凋落枝 P 含量在 N 添加的第 1—2 年无显著变化($P > 0.05$),在第 3 年和第 4 年分别呈显著的线性降低和增加趋势($P < 0.05$);凋落枝纤维素和木质素含量仅在 N 添加的第一年有显著变化,分别呈显著的线性降低趋势($P < 0.05$)和二次方变化趋势(中 N 处理最大, $P < 0.05$)。在凋落枝化学计量比方面,随着 N 添加浓度的增加,凋落枝 C/N/P 在 N 添加的第一年呈显著的线性下降趋势($P < 0.05$),而 C/P 在 N 添加第一年和第四年呈显著的线性下降趋势($P < 0.05$);木质素/N 在 N 添加的第一年和第三年均呈显著的二次方变化趋势($P < 0.05$),分别在 N_{50} 处理下达到最大和最小值。

表 1 N 添加浓度 (NC) 和 持续时间 (D) 及二者的交互作用 (NC×D) 对凋落枝化学计量特征的影响

Table 1 Effects of N concentration (NC) and duration (D) and their interaction (NC×D) on the stoichiometric characteristics of twig litter in an alpine shrubland of western Sichuan Plateau, China

指标 Index	变异来源 Source	df	总平方和 Sum of squares	F	P
碳 C	NC	3, 32	9.3880	0.3914	ns
	D	1, 32	49.919	6.2439	0.018 *
	NC×D	3, 32	9.3770	0.3910	ns
氮 N	NC	3, 32	0.0700	0.7476	ns
	D	1, 32	0.0370	1.1966	ns
	NC×D	3, 32	0.0700	0.7488	ns
磷 P	NC	3, 32	0.0001	0.3066	ns
	D	1, 32	0.0009	0.7221	ns
	NC×D	3, 32	0.0001	0.3075	ns
木质素 Lignin	NC	3, 40	92.271	2.0047	ns
	D	1, 40	2.6550	0.1731	ns
	NC×D	3, 40	92.231	2.0039	ns
纤维素 Cellulose	NC	3, 32	67.004	3.2074	ns
	D	1, 32	1.4120	0.2028	ns
	NC×D	3, 32	66.943	3.2045	ns
木质素比氮 Lignin/N	NC	3, 32	334.02	0.5993	0.032 *
	D	1, 32	153.64	0.8269	ns
	NC×D	3, 32	334.74	0.6006	0.032 *
碳氮比 C/N	NC	3, 32	244.80	0.6289	ns
	D	1, 32	264.22	2.0364	ns
	NC×D	3, 32	245.32	0.6302	ns
碳磷比 C/P	NC	3, 40	31517	0.4333	ns
	D	1, 40	8707.6	0.3591	ns
	NC×D	3, 40	31603	0.4345	ns
氮磷比 N/P	NC	3, 32	0.4690	0.0193	ns
	D	1, 32	32.146	3.9806	ns
	NC×D	3, 32	0.4690	0.0194	ns
碳氮磷比 C/N/P	NC	3, 40	27682	0.7358	ns
	D	1, 40	95980	0.0765	ns
	NC×D	3, 40	277400	0.7373	ns

混合模型显著性差异: ns $P>0.05$; * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$

2.2 N 添加对窄叶鲜卑花灌丛凋落枝生物量和养分元素归还量的影响

N 添加浓度及其与 N 添加持续时间的交互作用对凋落枝生物量及 C、N、P、木质素和纤维素归还量均无显著影响 (表 2, $P>0.05$)。基于正交多项式的趋势分析表明, N 添加对不同年份凋落枝生物量、C、N、P、木质素和纤维素归还量有显著影响 (图 2, $P<0.05$), 但不同年份间的变化趋势不一致。总体来看, 凋落枝生物量及 C、N、P、木质素和纤维素的归还量在不同年份间随着 N 添加浓度的增加均呈现先增加后减少的趋势, 在中 N 处理下最高, 低 N (N_{20}) 和高 N (N_{100}) 次之, 对照最低。

N 添加对凋落枝生物量及 C、N、P、木质素和纤维素 4 年 (2012—2015 年) 的累积归还量有显著的促进效应 (图 3, $P<0.05$)。随着 N 添加浓度的增加, 凋落枝生物量及 C、N、P、木质素和纤维素的累积归还量均呈显著的二次方变化 ($P<0.05$), 在中 N 处理下 (N_{50}) 最大, 低 N 和高 N 次之, 对照最低。与对照相比, 中 N 处理使凋落枝生物量、C、N、P、木质素和纤维素的累积归还量分别增加了 45.27%、43.73%、58.04%、51.03%、47.22% 和 41.79%。4 年间, 不同处理下的凋落枝生物量及 C、N、P、木质素和纤维素年累积归还量分别为 125.91—230.05, 61.17—108.70, 0.93—2.22, 0.07—0.16, 35.91—68.04, 36.86—63.32 $\text{g m}^{-2} \text{a}^{-1}$ 。

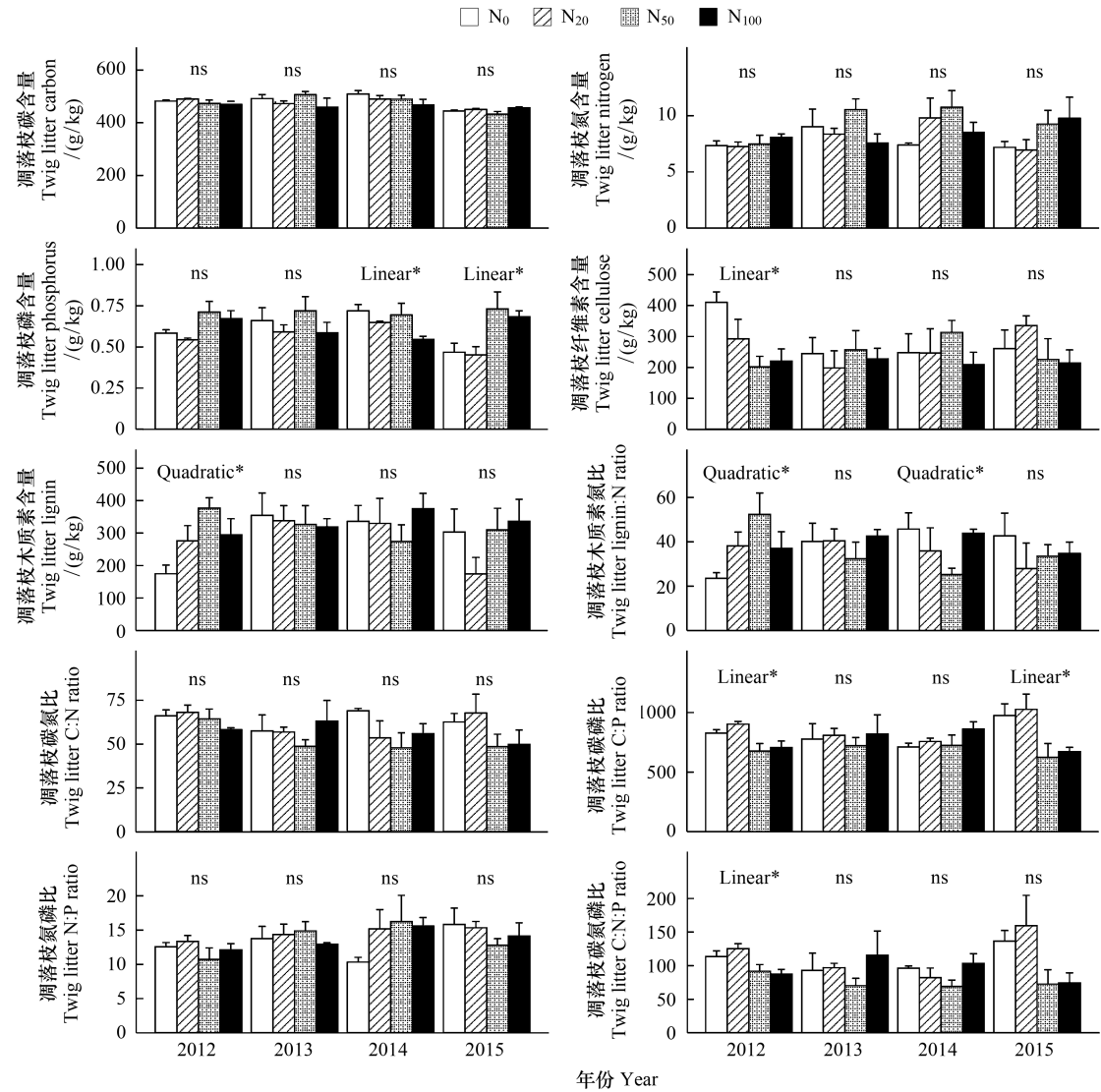


图1 N添加对凋落枝 C、N、P、木质素、纤维素化学计量特征的影响(平均值±标准误, $n=3$)

Fig.1 Stoichiometric characteristics of C, N, P, lignin and cellulose of twig litter among four treatments in an alpine shrubland of western Sichuan Plateau, China (Mean±SE, $n=3$)

N_0 、 N_{20} 、 N_{50} 、 N_{100} 分别表示 N 添加量为 0、20、50、100 $\text{kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$. Linear*、Quadratic* 和 Cubic* 分别表示随着 N 添加浓度的增加,观测指标呈显著的线性、二次方和三次方变化趋势,ns 则表示没有显著变化

表 2 N 添加浓度 (NC) 和持续时间 (D) 及二者的交互作用 (NC×D) 对凋落枝生物量和养分年归还量的影响

Table 2 Effects of N concentration (NC) and duration (D) and their interaction (NC×D) on biomass production and annual nutrient return of twig litter in an alpine shrubland of western Sichuan Plateau, China

指标 Index	变异来源 Source	<i>df</i>	总平方和 Sum of squares	<i>F</i>	<i>P</i>
生物量 Biomass	NC	3, 40	1848.8	0.792	ns
	D	1, 40	6457.3	8.297	0.006 **
	NC×D	3, 40	1852.0	0.793	ns
碳 C	NC	3, 40	360.60	0.618	ns
	D	1, 40	1275.0	6.551	0.014 *
	NC×D	3, 40	361.25	0.619	ns

续表

指标 Index	变异来源 Source	df	总平方和 Sum of squares	F	P
氮 N	NC	3,40	0.2520	1.079	ns
	D	1,40	0.6130	7.874	0.008 **
	NC×D	3,40	0.2530	1.081	ns
磷 P	NC	3,40	0.0010	1.037	ns
	D	1,40	0.0020	6.767	0.013 *
	NC×D	3,40	0.0010	1.039	ns
纤维素 Cellulose	NC	3,40	574.51	0.652	ns
	D	1,40	2305.4	7.851	0.028 *
	NC×D	3,40	575.57	0.653	ns
木质素 Lignin	NC	3,40	574.77	0.668	ns
	D	1,40	2171.2	7.565	0.019 *
	NC×D	3,40	575.82	0.669	ns

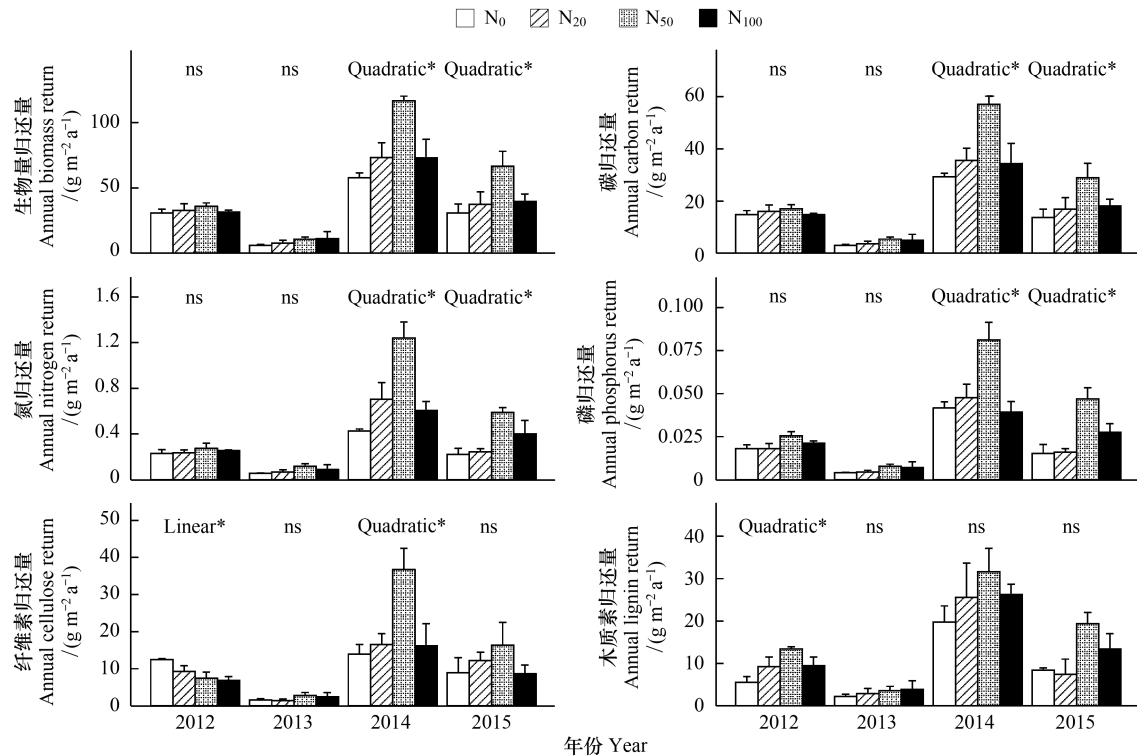


图2 N添加对凋落枝生物量、C、N、P、木质素、纤维素归还量的影响(平均值±标准误,n=3)

Fig.2 Annual production of twig litter biomass, C, N, P, lignin and cellulose among four treatments in an alpine shrubland of western Sichuan Plateau, China (Mean±SE, n=3)

3 讨论

3.1 N添加对凋落枝化学计量特征的影响

本研究发现4年的N添加未显著影响凋落枝C、N含量,而显著影响了凋落枝P含量,但不同年份间的影响不一致。其中,凋落枝P含量在N添加的第1年和第2年均无显著变化,第3年显著降低,第4年则显著增加。不同年份间,N添加对凋落枝P含量影响的差异很可能与N添加对土壤磷酸酶活性^[36]和“凋落枝生物

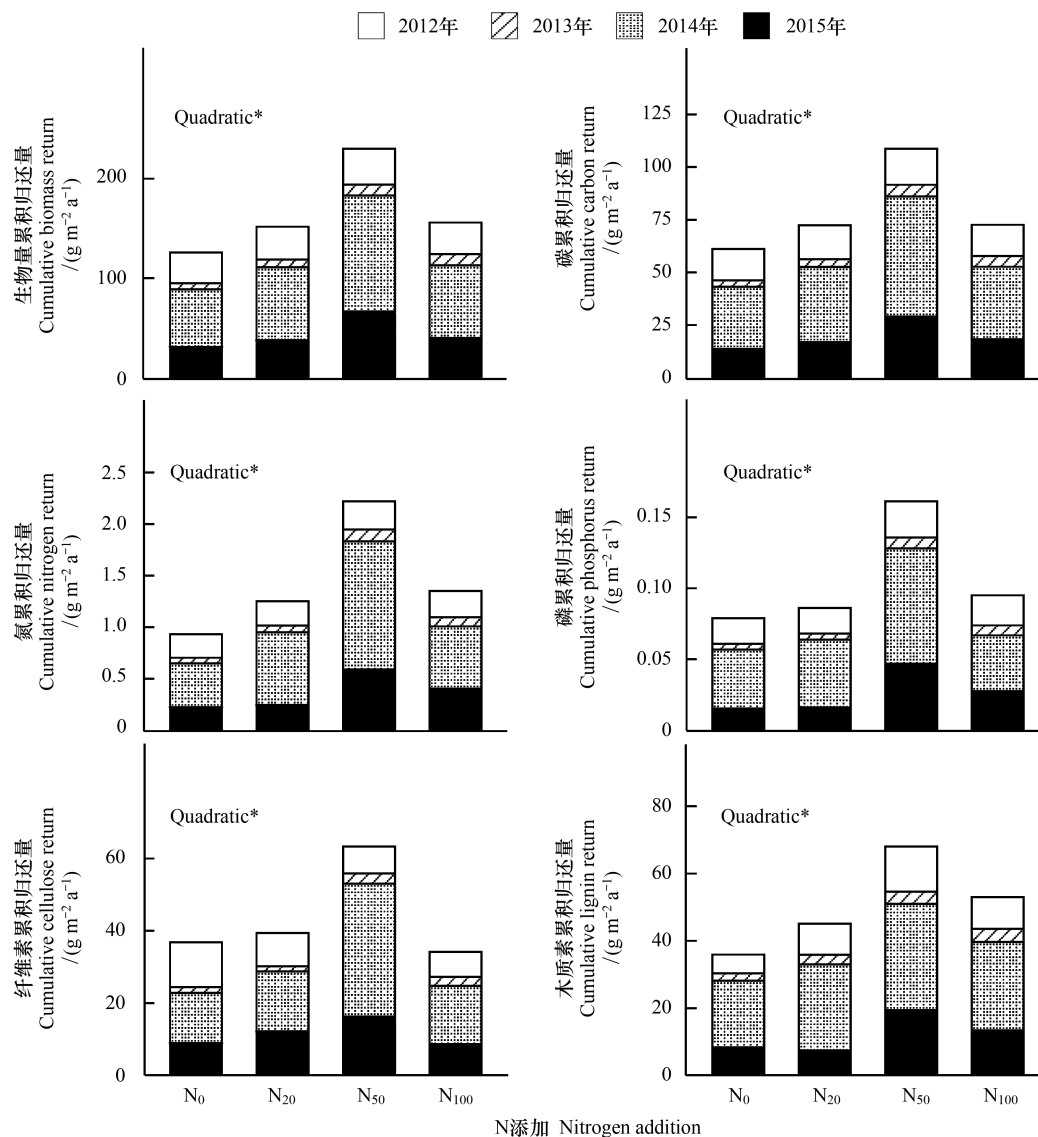


图3 N添加对凋落枝生物量、C、N、P、木质素、纤维素年累积归还量的影响(平均值±标准误, $n=3$)

Fig.3 Cumulative production of twig litter biomass, C, N, P, lignin and cellulose among four treatments (Mean±SE, $n=3$)

量的稀释效应^[13]”的共同影响有关。N添加第1—2年可能并不能改变土壤磷酸酶的活性、提高土壤有效P的含量^[36],从而难以促进植物对P的吸收并增加凋落枝的P含量。与此同时,短期的N添加并没有显著影响凋落枝的生物量(图2),从而不可能通过“生物量的稀释效应”降低凋落枝的P含量。N添加第3年,较高的凋落枝生物量(图2)对凋落枝的P含量产生了“生物量的稀释效应”,从而降低了凋落枝的P含量。N添加第4年,凋落枝P含量的增加主要是因为长期的N输入增加了该灌丛根际磷酸酶的活性^[37],在一定程度上促进了根际P的矿化速率,从而使植物可以吸收更多的P并最终增加凋落枝的P含量。研究表明N添加对凋落枝P含量的影响与N添加的持续时间有关,短期的研究结果并不能很好地代表凋落枝化学计量特征的长期变化。其次,N添加对凋落枝P含量的影响可能受到土壤磷酸酶活性和凋落枝生物量的共同调控。

本研究发现早期N添加(第1年)对凋落枝纤维素含量有显著的抑制作用,但这种抑制作用在N添加后期(2—4年)逐渐减弱,这很可能与植物的碳分配策略有关。N添加早期,外源N输入较少,不足以缓解植物体内的N限制,植物将体内储存的碳优先分配给非结构性碳水化合物(如淀粉,可溶性碳),而减少了结构性碳水化合物的分配(如纤维素),使凋落枝纤维素含量下降。但是,在N添加后期,随着N输入的增加,植物N

限制得到缓解,植物将更多的碳分配到结构性碳水化合物^[12],使凋落枝纤维素增加并恢复到原有水平,而在不同处理间无显著变化。其次,早期的 N 添加对凋落枝木质素含量有显著的促进作用,但这种促进效应逐渐消失。究其原因,适量的 N 添加会增加木质素合成过程中关键酶的活性,提高木质素的含量,而当 N 添加过多时,反而会降低木质素合成酶的活性,进而使植物中木质素的含量恢复到原有水平甚至降低^[38]。然而, Berg 等对苏格兰松(*Pinus sylvestris* L.)和挪威云杉凋落物(*Piceaabies* (L.) Karst.)的研究发现,10 年的 N 添加使其凋落物木质素含量增加^[39]。因此,不同年份间,N 添加对凋落枝纤维素和木质素的不同影响很可能与植物的碳分配策略和植物体内的相关酶活性有关,长期的 N 添加很可能会增加凋落物中难分解碳的比例,在一定程度上促进土壤惰性碳的积累^[14]。

C/N、C/P、木质素/N 是影响凋落物分解速率的重要化学计量特征^[40]。本研究表明 N 添加对 C/N 无显著性影响,而对木质素/N、C/P 有显著性影响。在 N 添加中后期(3—4 年),N 添加对凋落枝的木质素/N 有着一定的抑制作用,这与肖银龙等^[14]发现 N 添加显著降低了华西雨屏区苦竹林凋落枝木质素/N 的研究结果一致。因此,推测 N 添加可能对该灌丛凋落枝的分解速率有着一定的促进作用。其它的一些研究表明,不同植物器官(如根、茎、叶)化学计量特征对 N 添加的响应存在差异^[41—42],这很可能与不同植物器官的营养需求不同有关。因此,为了准确预测和评估陆地生态系统凋落物分解对全球 N 沉降的响应趋势和程度,未来应加强不同凋落物类型的化学计量特征对 N 沉降响应差异的研究。

3.2 N 添加对凋落枝养分归还的影响

凋落物化学计量特征不仅反映了凋落物的分解速率,还可以反映植物的养分限制情况。Koerselman 等^[4]基于欧洲 40 个湿地生态系统样点进行施肥试验得出:植物组织中 $N/P < 14$ 表示植物生长是受 N 限制, $N/P > 16$ 表示植物生长是受 P 限制, N/P 在 14—16 之间时,植物生长同时受 N 和 P 限制。本研究中,不同 N 处理下调落枝 N/P 均在 14 左右,表明该灌丛生态系统主要受 N 限制。因此,N 添加对该灌丛凋落枝生物量的促进效应,很可能是因为该灌丛是受 N 限制,外源 N 添加缓解了植物的 N 限制,促进了植物根系对 N 及其它养分元素的吸收^[14],从而增加了凋落枝生物量。值得注意的是,N 添加对该灌丛凋落枝生物量的影响具有较大的年际差异,这很可能与不同年份间的降水量有关。例如,N 添加(主要是 N_{50})对凋落枝生物量的促进作用主要发生在降水较多的年份(2014 年:833 mm;2015 年:829 mm),而在降水较少的年份(2012 年:783 mm,2013 年:619 mm),N 添加对凋落枝生物量并无显著影响。该研究结果与当前的研究结论基本一致:适宜的养分(如 N)和水分将会促进植物的生长^[43],从而增加凋落枝的生物量。

凋落枝养分归还量受凋落枝生物量和养分元素含量的共同调控。本研究中,尽管 N 添加对凋落枝 C、N、P、木质素和纤维素含量的影响程度和趋势不一致,但它们的累积归还量在 N 添加处理下均较高,这与凋落枝生物量的变化趋势基本一致。因此,本研究表明 N 添加对该高寒灌丛凋落枝碳和养分归还的影响主要受凋落枝生物量的调控,而与其化学元素含量无关。值得注意的是,凋落枝的碳和养分归还量在中 N 处理(N_{50})下最大,但在高 N 处理(N_{100})下反而有所减少。出现这一结果的原因很可能是因为过量的 N 添加会使土壤 N 接近饱和状态,此时植物吸收的 N 将作为可溶性蛋白质、氨基酸或叶绿素积累起来^[44],或者运送到根系、树枝和树干贮存起来,而不是运送到植物光合器官(叶),从而降低了植物光合速率^[45],最终导致凋落枝生物量及其养分归还量在高 N 处理下有所下降。

4 结论

N 添加对高寒灌丛凋落枝化学计量特征及养分归还的影响与 N 添加的浓度和 N 添加的持续时间有关。适当的 N 添加量通过增加凋落枝生物量,促进了高寒灌丛土壤碳及养分的积累。本文仅研究了凋落枝化学计量特征及其养分归还量对 N 添加的响应,未来的研究应关注不同凋落物类型(根、枝、叶)的响应差异,以期全面揭示 N 沉降对土壤碳及养分循环的影响机制。

致谢:Olusanya Abiodun Olatunji 帮助修改文章英文部分,常新越、周真宇、邱庆、郭艳丽、陈敏参与了 C、N、P、木质素和纤维素含量的测定工作,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] 张建华, 唐志尧, 沈海花, 方精云. 北京东灵山地区常见灌丛生长及凋落物生产对氮添加的响应. 植物生态学报, 2017, 41(1): 71-80.
- [2] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.
- [3] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C: N: P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. Biogeochemistry, 2010, 98(1/3): 139-151.
- [4] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. Journal of Applied Ecology, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [5] Siegenthaler A, Buttler A, Bragazza L, Heijden E V D, Grosvernier P, Gobat J M, Mitchell E A D. Litter- and ecosystem-driven decomposition under elevated CO₂ and enhanced N deposition in a *Sphagnum* peatland. Soil Biology and Biochemistry, 2010, 42(6): 968-977.
- [6] Du E, Terrer C, Pellegrini A F A, Ahlström A, Lissa C J V, Zhao X, Xia N, Wu X H, Jackson R B. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. Nature Geoscience, 2020, 13(3): 221-226.
- [7] Liu L L, Greaver T L. A global perspective on belowground carbon dynamics under nitrogen enrichment. Ecology Letters, 2010, 13(7): 819-828.
- [8] Stevens C J, Duprè C, Dorland E, Gaudnik C, Gowing D J G, Bleeker A, Diekmann M, Alard D, Bobbink R, Fowler D, Corcket E, Mountford J O, Vandvik V, Aarrestad P A, Muller S, Dise N B. The impact of nitrogen deposition on acid grasslands in the Atlantic region of Europe. Environmental Pollution, 2011, 159(10): 2243-2250.
- [9] Phoenix G K, Booth R E, Leake J R, Read D J, Grime J P, Lee J A. Simulated pollutant nitrogen deposition increases P demand and enhances root-surface phosphatase activities of three plant functional types in a calcareous grassland. New Phytologist, 2004, 161(1): 279-290.
- [10] Fujita Y, Robroek B J M, Rüter P C D, Heil G W, Wassen M J. Increased N affects P uptake of eight grassland species: the role of root surface phosphatase activity. Oikos, 2010, 119(10): 1665-1673.
- [11] 冯婵莹, 郑成洋, 田地. 氮添加对森林植物磷含量的影响及其机制. 植物生态学报, 2019, 43(3): 185-196.
- [12] Huang J B, Hammerbacher A, Gershenzon J, Dam N M V, Sala A, McDowell N G, Chowdhury S, Gleixner G, Trumbore S, Hartmann H. Storage of carbon reserves in spruce trees is prioritized over growth in the face of carbon limitation. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2021, 118(33): e2023297118.
- [13] Perring M P, Hedin L O, Levin S A, McGroddy M, Mazancourt C D. Increased plant growth from nitrogen addition should conserve phosphorus in terrestrial ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2008, 105(6): 1971-1976.
- [14] 肖银龙, 涂利华, 胡庭兴, 陈保军, 杨永贵, 张健, 李贤伟, 胡红玲. 模拟氮沉降对华西雨屏区苦竹林凋落物基质质量的影响. 生态学报, 2013, 33(20): 6587-6594.
- [15] Xia M X, Talhelm A F, Pregitzer K S. Chronic nitrogen deposition influences the chemical dynamics of leaf litter and fine roots during decomposition. Soil Biology and Biochemistry, 2017, 112: 24-34.
- [16] Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: hypotheses revisited. BioScience, 1998, 48(11): 921-934.
- [17] 涂利华, 戴洪忠, 胡庭兴, 张健, 雒守华, 成姚. 模拟氮沉降对华西雨屏区撑绿杂交竹凋落物分解的影响. 生态学报, 2011, 31(5): 1277-1284.
- [18] Chapin F S III, Matson P A, Vitousek P M. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. New York: Springer, 2011.
- [19] 张懿锂, 李炳元, 郑度. 论青藏高原范围与面积. 地理研究, 2002, 21(1): 1-8.
- [20] 谢青琰, 高永恒. 冻融对青藏高原高寒草甸土壤碳氮磷有效性的影响. 水土保持学报, 2015, 29(1): 137-142.
- [21] 田玉强, 欧阳华, 徐兴良, 宋明华, 周才平. 青藏高原土壤有机碳储量与密度分布. 土壤学报, 2008, 45(5): 933-942.
- [22] Luo L H, Ma W, Zhuang Y L, Zhang Y N, Yi S H, Xu J W, Long Y P, Ma D, Zhang Z Q. The impacts of climate change and human activities on alpine vegetation and permafrost in the Qinghai-Tibet Engineering Corridor. Ecological Indicators, 2018, 93: 24-35.
- [23] 吴宁. 川西北窄叶鲜卑花灌丛的类型和生物量及其与环境因子的关系. 植物学报, 1998(9): 83-93.
- [24] 李娇, 尹春英, 周晓波, 魏宇航, 高巧, 刘庆. 施氮对青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛土壤呼吸的影响. 生态学报, 2014, 34(19): 5558-5569.
- [25] 胡霞, 吴宁, 尹鹏, 吴彦. 川西高原季节性雪被覆盖下凋落物输入对土壤微生物数量及生物量的影响. 生态科学, 2013, 32(3): 359-364.
- [26] Wang D, He H L, Gao Q, He W, Zhao C Z, Yin H J, Liu Q. Effects of short-term N addition on soil C fluxes in alpine *Sibiraea angustata* scrub on the eastern margin of the Qinghai-Tibetan Plateau. Agricultural and Forest Meteorology, 2017, 247: 151-158.

- [27] Lü C Q, Tian H Q. Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research*, 2007, 112(D22S05).
- [28] Fu G, Shen Z X. Response of alpine plants to nitrogen addition on the Tibetan Plateau: a meta-analysis. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2016, 35(4): 974-979.
- [29] 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.
- [30] Team R C. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2018.
- [31] Bates D, Maechler M, Bolker B M, Walker S. lme4: linear mixed-effects models using 'Eigen' and S4. *Journal of Statistical Software*, 2015, 67.
- [32] Wang D, He H L, Gao Q, Zhao C Z, Zhao W Q, Yin C Y, Chen X L, Ma Z L, Li D D, Sun D D, Cheng X Y, Liu Q. Effects of short-term N addition on plant biomass allocation and C and N pools of the *Sibiraea angustata* scrub ecosystem. *European Journal of Soil Science*, 2017, 68(2): 212-220.
- [33] Wang D, Olatunji O A, Xiao J L. Thinning increased fine root production, biomass, turnover rate and understory vegetation yield in a Chinese fir plantation. *Forest Ecology and Management*, 2019, 440: 92-100.
- [34] John Fox, Sanford Weisberg. An R Companion to Applied Regression, Third Edition. Thousand Oaks CA: Sage, 2019.
- [35] Wickham H. ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. New York: Springer, 2016.
- [36] 郑棉海, 黄娟, 陈浩, 王晖, 莫江明. 氮、磷添加对不同林型土壤磷酸酶活性的影响. *生态学报*, 2015, 35(20): 6703-6710.
- [37] Zhu X M, Liu M, Kou Y P, Liu D Y, Liu Q, Zhang Z L, Jiang Z, Yin H J. Differential effects of N addition on the stoichiometry of microbes and extracellular enzymes in the rhizosphere and bulk soils of an alpine shrubland. *Plant and Soil*, 2020, 449(3): 285-301.
- [38] Berg B, Staaf H. Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle litter. I. Influence of stand age. *Ecological Bulletins*, 1980, 32: 363-372.
- [39] 陈晓光, 石玉华, 王成雨, 尹燕桦, 宁堂原, 史春余, 李勇, 王振林. 氮肥和多效唑对小麦茎秆木质素合成的影响及其与抗倒伏性的关系. *中国农业科学*, 2011, 44(17): 3529-3536.
- [40] Berg B, Hannus K, Popoff T, Theander O. Changes in organic chemical components of needle litter during decomposition. Long-term decomposition in a Scots pine forest. I. *Canadian Journal of Botany*, 1982, 60(8): 1310-1319.
- [41] Tian D, Du E Z, Jiang L, Ma S H, Zeng W J, Zou A L, Feng C Y, Xu L C, Xing A J, Wang W, Zheng C Y, Ji C J, Shen H H, Fang J Y. Responses of forest ecosystems to increasing N deposition in China: a critical review. *Environmental Pollution* 2018, 243(Pt.A): 75-86.
- [42] 田地, 严正兵, 方精云. 植物生态化学计量特征及其主要假说. *植物生态学报*, 2021, 45(7): 682-713.
- [43] 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.
- [44] 樊后保, 黄玉梓. 陆地生态系统氮饱和对植物影响的生理生态机制. *植物生理与分子生物学学报*, 2006, 32(4): 395-402.
- [45] Nakaji T, Fukami M, Dokiya Y, Izuta T. Effects of high nitrogen load on growth, photosynthesis and nutrient status of *Cryptomeria japonica* and *Pinus densiflora* seedlings. *Trees*, 2001, 15(8): 453-461.