

DOI: 10.20103/j.stxb.202310092172

刘美, 马志良. 青藏高原东部高寒灌丛土壤养分有效性对增温的响应及其影响因素. 生态学报, 2025, 45(1): 42-52.

Liu M, Ma Z L. The responses of soil nutrient availability to warming and its influence factors in an alpine shrubland of eastern Qinghai-Xizang Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(1): 42-52.

青藏高原东部高寒灌丛土壤养分有效性对增温的响应及其影响因素

刘 美¹, 马志良^{2,*}

1 绵阳师范学院, 生态安全与保护四川省重点实验室, 绵阳 621000

2 西华师范大学生命科学学院, 西南野生动植物资源保护教育部重点实验室, 南充 637009

摘要: 高寒生态系统植物生长和土壤微生物生态过程受土壤氮、磷养分有效性的严重限制。全球气候变暖可显著改变青藏高原高寒生态系统植物群落生长与土壤微生物群落结构与活性, 深刻改变土壤养分矿化与循环过程, 进而影响土壤氮、磷养分有效性。然而, 我们对气候变暖如何影响青藏高原高寒灌丛土壤氮、磷养分有效性的认识还不够深入。为了揭示气候变暖对高寒灌丛土壤养分有效性的影响, 以青藏高原东部典型的窄叶鲜卑花高寒灌丛生态系统为研究对象, 探讨高寒灌丛生长季不同时期可溶性有机碳 (DOC)、无机氮 (DIN) 和有效磷 (AvP) 含量与化学计量比的动态变化及其对增温的响应, 并分析影响土壤养分有效性的主要环境因子。研究表明: 高寒灌丛生长季土壤有效养分含量季节动态明显。土壤 DOC 含量表现出先降低后增加的趋势, 在生长季中期达到最低值; 土壤 DIN 含量、土壤铵态氮、硝态氮含量及土壤 AvP 含量在整个生长季均表现出增加的趋势, 均在生长季末期达到最大值。增温没有显著改变高寒灌丛整个生长季空气温度, 增温使整个生长季土壤温度显著提高 1.3°C, 同时使土壤水分显著降低 2.2%。增温使高寒灌丛整个生长季土壤 DOC 和 AvP 含量分别显著增加 3.5%—9.9% 和 4.8%—33.7%。然而, 增温仅在生长季中期使土壤 DIN 含量显著增加 17.5%, 在生长季末期使土壤 DIN 含量显著降低 21.8%; 生长季末期土壤 DIN 含量降低主要源于土壤硝态氮含量降低, 但增温对整个生长季土壤铵态氮含量没有显著影响。同时, 增温使生长季末期土壤 DOC:DIN 比显著增加 37.3%, 使生长季中期土壤 DOC:AvP 比显著降低 17.9%, 使生长季中期和末期土壤 DIN:AvP 比显著降低 12.2%—25.7%。冗余分析和 Pearson 相关分析表明, 土壤温度、土壤水分、土壤微生物生物量碳含量和脲酶活性是影响高寒灌丛土壤养分有效性的主要因子, 它们能解释土壤有效养分含量大部分变异。这些结果表明, 未来全球气候变暖可通过提高土壤温度、促进土壤养分矿化过程, 加速土壤有效养分转化与循环速率, 从而显著影响土壤有效养分含量。以上结果可为深入认识气候变暖情景下青藏高原高寒灌丛土壤养分转化与循环过程提供基础数据, 同时也可对青藏高原高寒灌丛生态系统可持续经营与管理提供科学参考。

关键词: 增温; 高寒灌丛; 养分有效性; 养分矿化

The responses of soil nutrient availability to warming and its influence factors in an alpine shrubland of eastern Qinghai-Xizang Plateau

LIU Mei¹, MA Zhiliang^{2,*}

1 Ecological Security and Protection Key Laboratory of Sichuan Province, Mianyang Normal University, Mianyang 621000, China

2 Key Laboratory of Southwest China Wildlife Resources Conservation (Ministry of Education), College of Life Sciences, China West Normal University, Nanchong 637009, China

Abstract: Plant growth and soil microbial ecological process are severely constrained by the availability of soil nitrogen and

基金项目: 西华师范大学基本科研业务费项目 (19B036); 四川省科技计划资助项目 (2023ZYD0102); 绵阳师范学院科研启动项目 (QD2021A37); 西南野生动植物保护教育部重点实验室基金 (XNYB22-05)

收稿日期: 2023-10-09; **网络出版日期:** 2024-09-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: feng281@126.com

phosphorus in alpine ecosystems. Global climatic warming can significantly alter the growth of plant communities, as well as the structure and activity of soil microbial communities in the alpine ecosystems of the Qinghai-Xizang Plateau. This, in turn, can have profound effects on soil nutrient mineralization and cycling processes, ultimately affecting the availability of soil nitrogen and phosphorus nutrients. However, up to this date, we still know little about how climate warming affect soil nitrogen and phosphorus nutrient availability in the alpine shrublands on the eastern Qinghai-Xizang Plateau. Therefore, to reveal the effects of warming on soil nutrient availability in the alpine shrublands, the dynamics of soil dissolved organic carbon (DOC), inorganic nitrogen (DIN) and available phosphorus (AvP) contents and their stoichiometric ratios and their responses to warming during the different growing seasons in a typical alpine shrubland dominated by *Sibiraea angustata* on the eastern Qinghai-Xizang Plateau were examined. The main influencing factors regulating soil nutrient availability under warming were also investigated. The results showed that the soil available nutrient contents showed obvious seasonal dynamics. Soil DOC content showed a trend to decrease first and then increase, reaching the lowest values in the middle of the growing season. While soil DIN, ammonium nitrogen and nitrate nitrogen contents, and soil AvP content showed constant increasing trends, all reaching the highest values at the end of the growing season. Warming did not significantly affect air temperature throughout the growing season. Warming significantly increased soil temperature by 1.3°C, but decreased soil moisture by 2.2% during the growing season. Warming significantly increased soil DOC and AvP contents by 3.5%—9.9% and 4.8%—33.7% throughout the growing season, respectively, as well as significantly increased soil DIN content by 17.5% in the middle growing season. However, warming significantly decreased the soil DIN content by 12.8% in the late growing season, which mainly resulted from the decrease in soil nitrate nitrogen content. Moreover, warming did not significantly affect soil ammonium nitrogen content throughout the growing season. Simultaneously, warming significantly increased the ratio of soil DOC:DIN by 37.3% in the late growing season, but significantly decreased the ratio of soil DOC:AvP by 17.9% in the middle growing season, as well as significantly decreased the ratios of soil DIN:AvP by 12.2%—25.7% in the middle and late growing season. The results of Redundancy analysis and Pearson correlation analysis suggested that soil temperature, soil moisture, soil microbial biomass carbon content, and urease activity were the main factors affecting soil nutrient availability in the alpine shrubland, all of which could explain most variations in the soil available nutrient contents. These results indicated that future global warming could promote soil nutrient mineralization process by increasing soil temperature, then accelerating the transformation and cycling rates of soil available nutrients, and thus significantly influencing soil available nutrient contents in these alpine shrublands of eastern Qinghai-Xizang Plateau. These results can provide some basic data for a deep understanding of the soil nutrient transformation and cycling process in these alpine shrublands under the climate warming scenario, and also provide scientific references for the sustainable management of these alpine shrub ecosystems on the Qinghai-Xizang Plateau.

Key Words: warming; alpine shrubland; nutrient availability; nutrient mineralization

高寒生态系统土壤养分矿化过程长期受低温控制,导致土壤养分转化和循环速率十分缓慢,土壤有效氮、磷等养分含量不能满足植物生长发育和土壤微生物群落生长与繁殖的需求^[1]。因此,高寒生态系统植物生长和土壤微生物生态过程往往受到土壤有效养分的严重限制^[2]。土壤氮、磷等全量养分储量虽然巨大,但其中的大部分养分被固定在结构复杂的大分子有机质中,这些养分需经过土壤微生物和酶矿化过程分解为无机形态(如无机氮和无机磷等)和小分子有机态(如氨基酸)等有效形态才能被植物根系和土壤微生物群落吸收利用^[3]。由此可见,土壤氮、磷等有效养分主要来源于土壤有机质矿化过程,该过程主要由土壤微生物群落生命活动驱动。温度是影响高寒生态系统土壤微生物群落结构与活性的一个关键生态因子,对土壤有机质矿化过程起着重要的调控作用,因此高寒生态系统土壤有机质矿化过程对环境温度的变化十分敏感^[4]。全球气候变暖导致的土壤温度较小幅度的变化可直接或间接地影响土壤微生物群落结构、活性与功能,导致土壤

有机质矿化过程发生显著变化,进而影响土壤养分有效性和含量的高低^[5]。因而,研究全球气候变暖情景下高寒生态系统土壤养分有效性的变化动态,有助于深入认识土壤物质循环速率及土壤肥力的现状与变化趋势。

已有研究结果表明,土壤温度升高能够直接提高高寒生态系统土壤养分矿化速率,增加土壤有效养分含量。例如,Rui 等^[6]和 Kaštovská 等^[7]在青藏高原高寒生态系统开展的相关研究表明,冬季土壤增温显著提高土壤养分矿化速率和土壤氮、磷养分有效性,从而加速土壤养分循环速率。而另一项研究结果则发现,增温对高寒生态系统土壤氮矿化过程的影响随土壤深度变化,土壤增温可显著提高 10—20 cm 和 20—30 cm 土壤可溶性碳、氮含量,对 0—10 cm 土层影响不显著^[8]。然而也有研究发现,增温对高寒生态系统土壤养分矿化和循环过程的影响受植物生长发育时期、土壤水分、生态系统类型以及植物群落与土壤微生物群落结构与活性变化的调控^[9]。同时增温显著促进高寒生态系统植物生产,加剧植物群落与土壤微生物群落对土壤有效养分的竞争性利用。增温对土壤养分有效性的负作用或没有显著影响均有报道^[10]。例如,受土壤水分含量降低和植被组成变化的影响,长期增温(10 年)和短期增温(2 年)均没有显著影响青藏高原高寒生态系统土壤有效磷和硝态氮含量、土壤微生物生物量以及土壤纤维素酶与磷酸酶活性^[11]。Wang 等^[12]的研究发现,模拟增温没有显著改变青藏高原土壤总氮、铵态氮、硝态氮和总有机氮含量,却显著降低土壤酸解氮和碱解氮(包括氨氮、氨基酸氮和氨基糖氮等),这些变化与植物群落地上生物量改变相关。其他基于青藏高原高寒生态系统的 Meta 分析和实验分析的研究也发现,增温没有改变或明显降低土壤铵态氮、硝态氮含量以及相关土壤酶活性^[13-14]。由此可见,高寒生态系统土壤养分矿化和循环过程与养分有效性同时受到土壤温度、土壤水分以及植物群落、土壤微生物群落和酶活性等非生物与生物因子的共同调控,其对全球气候变暖的响应尚缺乏明确的结论。因此,有必要进一步深入开展高寒生态系统土壤养分有效性对气候变暖的响应机制等相关研究。

高寒灌丛是青藏高原东部分布最广泛的植被类型之一,同时也是位于高寒森林和草地之间的一道重要生态屏障,在区域乃至全球陆地生态系统养分循环过程中发挥着不可替代的作用^[15]。该区域海拔高、气温低,生态系统十分脆弱,是全球气候变化一个重要“生态指示区”^[16]。并且该区域气候变暖的幅度明显高于全球平均水平,高寒灌丛生态系统过程对气候变暖的响应非常敏感^[17]。近年来,受气候变暖和人类活动加剧的共同影响,青藏高原东部高寒灌丛生态系统植物群落结构与物种组成发生明显改变,势必会影响该区域土壤养分转化与循环过程^[18]。一方面,全球气候变暖将削弱或解除与土壤养分矿化相关的土壤微生物活动与酶活性的低温限制效应,加速土壤氮、磷等养分转化与循环速率,从而提高土壤养分有效性^[11]。另一方面,全球气候变暖将显著提高该区域高寒灌丛植物群落生产季节的初级生产力,从而提高植物群落对土壤氮、磷等有效养分的需求量,导致土壤有效养分含量明显降低^[19]。此外,全球气候变暖还将打破长期以来该区域高寒灌丛植物群落和土壤微生物群落在生长季与非生长季对土壤氮、磷等有效养分的竞争平衡,可能导致植物群落在生长季对土壤有效养分的竞争占优势,而土壤微生物群落在非生长季占优势^[10]。而气候变暖引起的土壤温度升高将不可避免地导致土壤水分含量降低,可能抑制与土壤养分转化与循环的微生物群落活动与酶活性,在一定程度上可能抵消气候变暖对土壤养分矿化过程的促进作用^[20]。由此可见,全球气候变暖对青藏高原东部高寒灌丛生态系统土壤养分有效性的影响还存在很大的不确定性。然而,以往关于气候变暖对青藏高原高寒生态系统土壤养分转化过程的影响研究主要集中在高寒森林和草地生态系统,忽略了高寒灌丛生态系统的响应研究^[13]。

窄叶鲜卑花(*Sibiraea angustata*)灌丛是青藏高原东部典型的高寒灌丛植被类型,广泛分布于高寒森林和草地之间的过渡区域(海拔 3000—4000 m),该灌丛类型在川西岷江源区的群落结构与物种组成较为稳定^[21]。目前,在该研究区域已开展了模拟增温对高寒灌丛生长季土壤氮转化过程的影响研究,并发现模拟增温对高寒灌丛土壤氮转化过程的影响在生长季不同时期存在显著差异^[22]。然而,该研究未深入探讨高寒灌丛土壤氮、磷等养分有效性对增温的响应,而目前关于气候变暖对青藏高原高寒灌丛生态系统土壤氮、磷有效

养分含量的影响机制等相关研究还鲜见报道。因此,为了解析青藏高原高寒灌丛土壤氮、磷养分有效性的关键影响因子,本研究以青藏高原东部窄叶鲜卑花高寒灌丛为对象,开展模拟增温实验,分析高寒灌丛生长季土壤氮、磷养分有效性的季节动态及其对增温的响应,同时探讨影响高寒灌丛土壤氮、磷养分有效性的主要环境因子,为更清楚地认识气候变暖情景下青藏高原高寒灌丛生态系统土壤养分转化与循环过程提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于四川省阿坝州松潘县川主寺镇卡卡沟的高寒灌丛定位研究场(32°58' N, 103°40' E,海拔3300 m),距离岷江源区约3.5 km,坡度约为20°。气候类型为典型的高原山地气候。年均温4.8℃,昼夜温差大。年降水量693 mm,且主要集中于5—8月。土壤类型为雏形土,土壤季节冻结期长达5个月。研究区域内植物群落特征和土壤基本理化性质详情见文献^[22]。

1.2 实验设计

本研究设置模拟增温和对照实验处理。于2015年10月初,在研究区域内选择植物物种组成、群落结构和生境相对均匀的窄叶鲜卑花高寒灌丛群落,采用开顶式生长室(open top chambers, OTC)对环境进行被动增温。在模拟增温处理中,基于窄叶鲜卑花灌丛的平均高度(1.5 m)和盖度(72%)^[22],OTC选用4块透光率达95%以上且高、宽各160 cm、厚度为5 mm的有机玻璃板连接成正立方体型,地表增温面积为2.56 m²,在每个OTC装置的中央均生长着1丛窄叶鲜卑花植株。该增温装置允许全部降雨进入。然后,在每个OTC的附近均随机设置一个不增温的对照样方,对照样方内同样生长着1丛窄叶鲜卑花植株。本研究选择的增温和对照处理所有窄叶鲜卑花植株均具有一致的高度、盖度和相似的生长势。增温和对照处理均设置4个重复。

1.3 空气温度、土壤温度和土壤水分监测

为监测OTC的增温效应,于2019年5月初开始对增温和对照处理整个生长季(5月—10月)70 cm空气温度和地下5 cm土层土壤温度使用纽扣式温度传感器(DS1921G-F5#, Maxim/Dallas semiconductor, Sunnyvale, California, USA)进行连续动态监测。纽扣式温度传感器埋设在每个样方的中央,设置为每2 h自动记录实验期间土壤温度和空气温度变化,用于计算月平均空气温度和土壤温度。同时,生长季节5 cm表层土壤水分含量于每月下旬使用便携式土壤水分测定仪(TRIME TDR, IMKO, Germany)监测1次。

1.4 土壤样品采集与指标分析

于2019年生长季初期(5月22日)、中期(7月21日)和末期(9月21日)在增温和对照样方内沿对角线用土钻收集0—30 cm土层土壤样品,每个样方内取5钻,然后将5个土样混合均匀作为一个混合土壤样品。所有样品于4℃下保存,并迅速带回实验室。清除石块和动植物残体后,用于土壤指标的测定。其中,土壤pH值采用pH计测定(土水比为1:2.5)。土壤含水量采用烘干法测定,以用于土壤有效养分含量的系数换算。土壤有效养分含量测定方法参考^[23]。土壤可溶性有机碳(DOC)含量经0.5 mol/L K₂SO₄溶液萃取后采用TOC分析仪(Elementar Vario TOC cube, Elementar Corp., Germany)测定。土壤硝态氮和铵态氮含量则先经过2 mol/L KCl溶液提取后分别采用紫外比色法和靛酚蓝比色法测定;土壤无机氮(DIN)含量为土壤硝态氮和铵态氮含量之和。土壤有效磷(AvP)含量则先经过0.5 mol/L NaHCO₃溶液提取后采用钼锑抗比色法测定。土壤有效养分含量均以mg/kg干土计。由于土壤微生物群落和植物群落直接吸收利用土壤中的有效养分^[24],本研究中我们选择使用土壤DOC:DIN、土壤DOC:AvP和土壤DIN:AvP计算土壤有效养分化学计量比,以衡量其对增温的响应。

此外,土壤微生物生物量测定采用氯仿熏蒸-K₂SO₄浸提后,土壤微生物生物量碳(MBC)、土壤微生物生物量氮(MBN)含量使用碳/氮分析仪(Multi-N/C 2100, Analytik Jean AG, Germany)测定,土壤微生物生物量磷(MBP)含量采用钼锑抗比色法测定^[25]。土壤β-1,4-葡萄糖苷酶(βG)、脲酶活性(Ur)和酸性磷酸酶活性(AP)采用微孔板荧光法测定^[26]。

1.5 数据统计分析

采用 Student t 检验进行增温与对照处理间空气温度、土壤温度和土壤水分及土壤有效养分含量和化学计量比的差异显著性检验 ($\alpha=0.05$)。采用重复测量方差分析 (Repeated measures ANOVA) 检验增温和取样时期对土壤有效养分含量及化学计量比的影响 ($\alpha=0.05$)。采用 Pearson 相关分析检验土壤养分有效性与土壤生物与非生物因子之间的相关性 ($\alpha=0.05$)。采用冗余分析 (Redundancy analysis) 进一步解析土壤生物与非生物因子对土壤有效养分含量的影响。所有统计分析均在 SPSS 20.0 中进行,采用 Origin 8.5 软件作图。图表中的数据均为平均值 \pm 标准差。

2 结果与分析

2.1 空气温度、土壤温度和土壤水分动态

增温和对照处理下高寒灌丛空气温度、土壤温度和土壤水分表现出一致的动态变化,均随生长季的进行呈现先升高后降低的趋势,在生长季中期(7—8月)达到最大值。与对照处理相比,增温使整个生长季月平均空气温度和月平均土壤温度分别升高 0.6°C ($P>0.05$) 和 1.3°C ($P<0.05$)。同时,增温使整个生长季月平均土壤水分降低 2.2% ($P<0.05$, 图 1)。

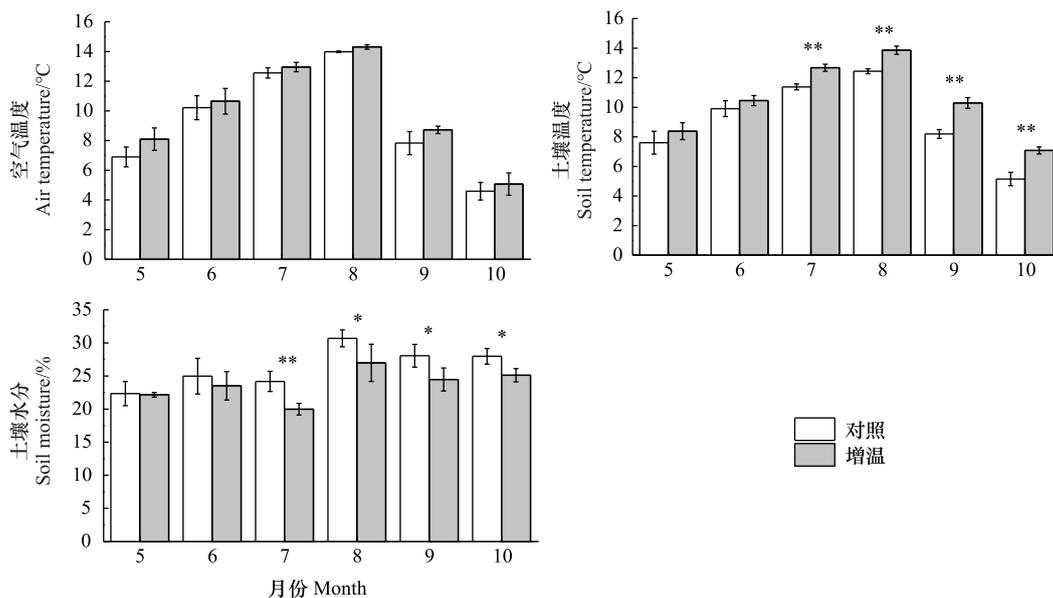


图 1 增温对高寒灌丛空气温度、土壤温度和土壤水分动态的影响

Fig.1 The effects of warming on the dynamics of air temperature, soil temperature, and soil moisture in the alpine shrubland

*, $P<0.05$; **, $P<0.01$

2.2 增温对高寒灌丛土壤有效养分的影响

高寒灌丛生长季土壤有效养分含量呈现出明显的季节动态(图 2, 表 1)。其中,土壤 DOC 含量表现出先降低后增加的趋势,在生长季中期达到最低值;整个生长季土壤 DIN 含量、土壤铵态氮、硝态氮含量及土壤 AvP 含量均表现出增加的趋势,均在生长季末期达到最大值。重复测量方差分析结果表明,增温仅对土壤 DOC、AvP 含量及土壤 DOC:AvP 比有显著影响,增温和取样时期的交互作用除对土壤铵态氮含量影响不显著以外,对其他土壤有效养分指标均有显著影响,土壤有效养分所有指标均具有显著的季节差异(表 1)。增温使高寒灌丛整个生长季土壤 DOC 含量显著增加 3.5% — 9.9% ($P<0.05$),同时使土壤 AvP 含量显著增加 4.8% — 33.7% ($P<0.001$) (图 2)。然而,增温仅在生长季中期使土壤 DIN 含量显著增加 17.5% ($P<0.05$),却在生长季末期使土壤 DIN 含量显著降低 21.8% ($P<0.01$);生长季末期土壤 DIN 含量降低主要源于土壤硝态

氮含量的降低;增温对整个生长季节土壤铵态氮含量的影响不显著($P>0.05$) (图 2)。同时,增温使生长季末期土壤 DOC:DIN 比显著增加 37.3% ($P<0.01$),使生长季中期土壤 DOC:AvP 比显著降低 17.9% ($P<0.001$),使生长季中期和末期土壤 DIN:AvP 比显著降低 12.2%—25.7% ($P<0.05$) (图 2)。

表 1 增温和取样时间对高寒灌丛土壤有效养分含量的重复测量方差分析结果

Table 1 ANOVA of the repeated measurements of soil available nutrient contents relative to warming treatment and sampling date in the alpine shrubland

变量 Variables	增温 Warming		取样时间 Sampling date		增温×取样时间 Warming×sampling date	
	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Soil DOC	41.843	0.001	258.789	< 0.001	4.389	< 0.001
Soil NH ₄ ⁺ -N	0.55	0.484	50.819	< 0.001	1.271	0.316
Soil NO ₃ ⁻ -N	2.018	0.205	6.963	0.010	15.157	0.001
Soil DIN	0.036	0.856	23.206	< 0.001	16.639	< 0.001
Soil AvP	482.209	< 0.001	1199.541	< 0.001	325.869	< 0.001
Soil DOC:DIN	0.427	0.538	51.471	< 0.001	5.945	0.016
Soil DOC:AvP	48.512	< 0.001	1707.394	< 0.001	38.882	< 0.001
Soil DIN:AvP	5.595	0.056	7.157	0.009	9.997	0.003

Soil DOC: 土壤可溶性有机碳 Soil dissolved organic carbon; Soil NH₄⁺-N: 土壤铵态氮 Soil ammonium nitrogen; Soil NO₃⁻-N: 土壤硝态氮 Soil nitrite nitrogen; Soil DIN: 土壤无机氮 Soil inorganic nitrogen; Soil AvP: 土壤有效磷 Soil available phosphorus; Soil DOC:DIN: 土壤可溶性有机碳:无机氮比 Soil dissolved organic carbon:inorganic nitrogen; Soil DOC:AvP: 土壤可溶性有机碳:有效磷比 Soil dissolved organic carbon:available phosphorus; Soil DIN:AvP: 土壤无机氮:有效磷比 Soil inorganic nitrogen:available phosphorus

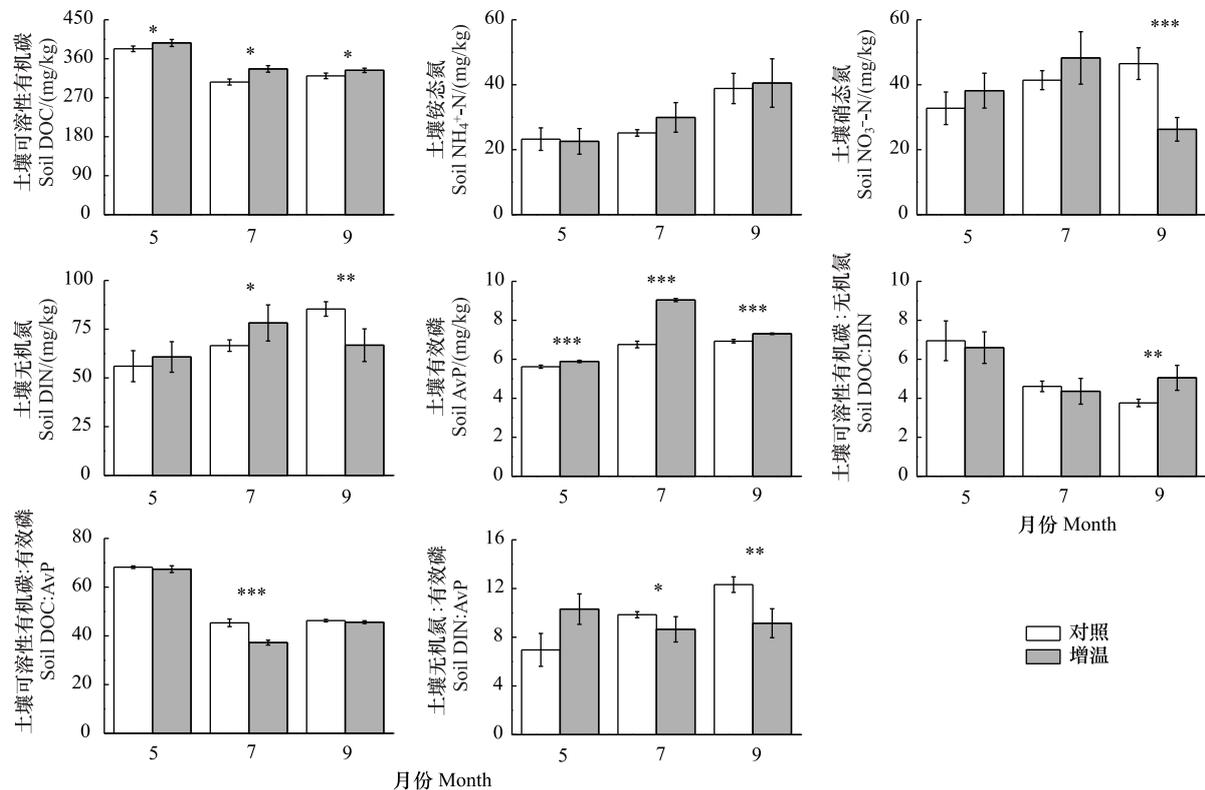


图 2 增温对高寒灌丛土壤有效养分含量的影响

Fig.2 The effects of warming on the soil available nutrient contents in the alpine shrubland

*: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$; Soil DOC: Soil dissolved organic carbon; Soil NH₄⁺-N: Soil ammonium nitrogen; Soil NO₃⁻-N: Soil nitrite nitrogen; Soil DIN: Soil inorganic nitrogen; Soil AvP: Soil available phosphorus; Soil DOC:DIN: Soil dissolved organic carbon:inorganic nitrogen; Soil DOC:AvP: Soil dissolved organic carbon:available phosphorus; Soil DIN:AvP: Soil inorganic nitrogen:available phosphorus

2.3 高寒灌丛土壤有效养分的影响因子

以土壤有效养分含量为因变量,以土壤 pH、土壤 MBC 和酶活性以及微气候条件等环境因子为解释变量作冗余分析(Redundancy analysis, RDA)。结果显示,前两个 RDA 排序轴共解释土壤有效养分总变异的 69.6%,第一和第二排序轴分别解释土壤有效养分变异的 54.5%和 15.1%(图 3)。土壤温度、土壤水分、土壤 MBC 含量和脲酶活性能够解释土壤有效养分含量的大部分变异($P < 0.05$);其中,土壤温度和土壤水分对土壤养分有效性的解释度最大,分别为 37.7%和 20.4%(图 3)。

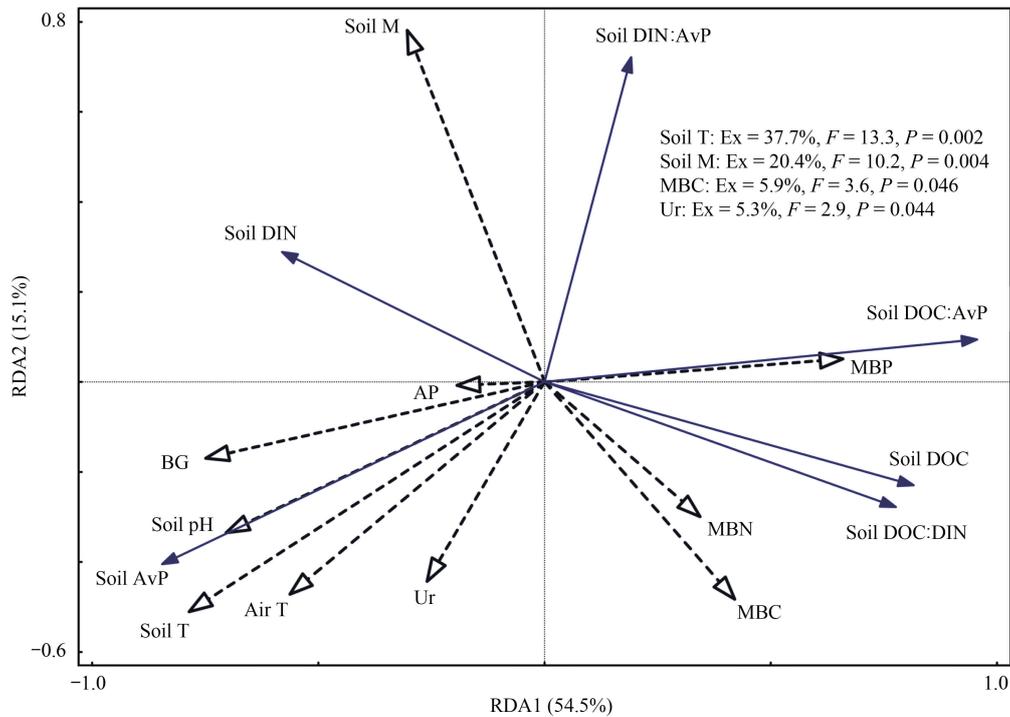


图 3 高寒灌丛土壤养分有效性与土壤环境因子之间的冗余分析

Fig.3 Redundancy analysis for soil nutrient availability and soil environmental factors in the alpine shrubland

Soil DOC: 土壤可溶性有机碳; Soil DIN: 土壤无机氮; Soil AvP: 土壤有效磷; Soil DOC:DIN: 土壤可溶性有机碳: 无机氮比; Soil DOC:AvP: 土壤可溶性有机碳: 有效磷比; Soil DIN:AvP: 土壤无机氮: 有效磷比; Air T: 空气温度; Soil T: 土壤温度; Soil M: 土壤水分; Soil pH: 土壤 pH; MBN: 土壤微生物生物量氮; MBP: 土壤微生物生物量磷; BG: β -葡萄糖苷酶; Ur: 脲酶; AP: 酸性磷酸酶

进一步的 Pearson 相关分析结果显示,土壤 DOC 含量和 DOC:DIN 比与土壤温度和土壤水分呈显著负相关关系,与土壤 MBC 含量呈显著正相关关系(表 2)。土壤铵态氮含量与土壤水分呈显著正相关关系,与土壤 MBC 含量呈显著负相关关系;土壤硝态氮含量与土壤脲酶活性呈显著正相关关系(表 2)。土壤有效磷含量与土壤温度和土壤脲酶活性呈显著正相关关系。土壤 DIN:AvP 比和 DOC:AvP 比与土壤温度呈显著负相关关系,土壤 DIN:AvP 比与土壤水分呈显著正相关关系(表 2)。

3 讨论

3.1 增温对高寒灌丛土壤有效养分的影响

高寒生态系统土壤 DOC 含量作为土壤肥力的有效指标,是土壤微生物群落生长与繁殖利用的主要碳源,对土壤微生物群落结构与活性具有重要影响^[27]。增温可通过影响植物源碳和微生物残体碳的输入以及土壤原有碳库的分解矿化,进而影响土壤可溶性有机碳含量^[28]。先前的研究结果发现增温对高寒生态系统土壤 DOC 含量的影响没有一致的结论,正的、负的或没有明显效应均有报道^[29-31]。本研究发现窄叶鲜卑花高寒灌丛土壤 DOC 含量对增温的响应非常敏感,且增温表现为正效应(图 2 和表 1)。这与以下几个原因有关:(1)增温显著促进初级生产,提高植物群落地上凋落物和根系周转途径碳输入^[32],且增温下调落物和根系分

解速率加快^[33],使土壤 DOC 含量增加;(2)增温可促进高寒灌丛根系分泌物分泌过程,大量的可溶性碳组分通过该途径向土壤中输入^[34];(3)增温处理下,土壤惰性有机碳组分分解加快,大量转变为 DOC。前期研究结果发现,增温在生长季使土壤多酚氧化酶活性增强,提高土壤微生物群落对土壤惰性有机碳的分解矿化^[35]。增温处理下高寒灌丛生长季土壤 DOC 含量大幅提高能够满足土壤微生物群落的生长繁殖需求,同时也为土壤中其他有效养分的矿化和活化提供有利条件,这反过来有利于植物群落和土壤微生物群落对土壤有效养分的吸收利用,促进其生长^[36]。

表 2 高寒灌丛土壤有效养分含量与土壤环境因子之间的相关性分析

Table 2 Correlations between soil available nutrients and soil environmental factors in the alpine shrubland

变量 Variables	Air T	Soil T	Soil M	Soil pH	MBC	MBN	MBP	BG	Ur	AP
Soil DOC	-0.425 *	-0.575 **	-0.445 *	-0.464 *	0.596 **	0.420 *	0.396	-0.480 *	0.209	-0.17
Soil NH ₄ ⁺ -N	-0.248	0.086	0.500 *	0.180	-0.673 **	-0.291	-0.034	0.558 **	-0.089	0.248
Soil NO ₃ ⁻ -N	0.402	0.265	0.049	0.270	0.257	0.015	-0.608 **	0.071	0.425 *	-0.111
Soil DIN	0.130	0.261	0.388	0.331	-0.279	-0.194	-0.484 *	0.446 *	0.259	0.090
Soil AvP	0.627 **	0.836 **	-0.079	0.741 **	-0.069	-0.087	-0.680 **	0.740 **	0.596 **	0.127
Soil DOC:DIN	-0.318	-0.481 *	-0.444 *	-0.471 *	0.441 *	0.389	0.497 *	-0.543 **	-0.106	-0.176
Soil DOC:AvP	-0.576 **	-0.801 **	-0.234	-0.699 **	0.385	0.327	0.596 **	-0.739 **	-0.243	-0.195
Soil DIN:AvP	-0.475 *	-0.540 **	0.500 *	-0.375	-0.224	-0.107	0.116	-0.241	-0.267	-0.071

Air T: 空气温度 Air temperature; Soil T: 土壤温度 Soil temperature; Soil M: 土壤水分 Soil moisture; Soil pH: 土壤 pH Soil pH; MBC: 土壤微生物生物量碳 Soil microbial biomass carbon; MBN: 土壤微生物生物量氮 Soil microbial biomass nitrogen; MBP: 土壤微生物生物量磷 Soil microbial biomass phosphorus; BG: β -葡萄糖苷酶 β -glucosidase; Ur: 脲酶 Urease; AP: 酸性磷酸酶 Acid phosphatase; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$

土壤 DIN 是陆地生态系统土壤活性氮库的最主要组成部分,同时也是陆地生态系统土壤氮循环最重要和最活跃的部分,其含量受土壤温度变化的显著影响^[37]。增温在生长季中期显著提高土壤 DIN 含量,而在生长季末期显著降低土壤 DIN 含量。这主要是因为增温在生长季中期显著促进土壤微生物活性,改善土壤微生物群落结构与物种组成^[38],与土壤氮转化相关酶活性也大大提高,土壤氮矿化加速,从而提高了土壤无机氮含量^[35, 39]。而在生长季中期虽然因土壤微生物和植物群落对土壤 DIN 大量吸收利用,且它们之间对氮素的竞争性利用增强^[40],增温仅使土壤硝态氮和铵态氮含量轻微增加,却能够使土壤 DIN 总含量显著提高(图 2)。在生长季末期,虽然高寒灌丛植物群落因进入休眠期而减少对土壤 DIN 的吸收利用,但是土壤温度迅速降低反而抑制与土壤氮矿化相关的土壤微生物活动和酶活性,土壤氮矿化速率放缓,因而土壤 DIN 含量大幅降低^[35, 39](图 2)。同时,经过植物和土壤微生物整个生长季对土壤氮素的吸收利用也是生长季末期土壤 DIN 含量显著降低的一个主要原因。再者,生长季末期土壤温度较低,土壤含水量维持在 25%左右,导致土壤透气性不如生长季中期,增温使喜厌氧环境的反硝化菌群的丰富度增加,可能提高反硝化作用^[41],因而显著降低土壤 DIN 和硝态氮含量。此类现象在青藏高原类似的高寒生态系统也有发现^[42]。然而,本研究未检测增温对高寒灌丛生长季土壤反硝化作用的影响,不能识别增温通过该途径对土壤 DIN 和硝态氮含量降低的具体贡献,以后的研究应该关注相关机制解释。本研究还发现增温导致生长季末期土壤 DIN 含量降低主要源于土壤硝态氮含量降低,这可能是由于高寒灌丛植物群落对土壤硝态氮的偏好性吸收,而增温增强植物群落对土壤硝态氮的吸收^[43]。这一现象与增温初期观测到的结果类似,这进一步说明了增温周期的长短未能改变高寒灌丛植物群落对土壤 DIN 吸收利用方式^[44]。同时,尽管植物群落在生长季末期对土壤 DIN 的吸收利用大幅度降低,由于增温在生长季末期增加土壤 DOC 含量而降低土壤 DIN 含量,导致土壤 DOC:DIN 比显著降低(图 2)。与对照处理相比,此时期增温下土壤氮素营养状况已明显低于生长季初期和中期,这也进一步印证了非生长季土壤氮矿化为土壤氮素营养过程可能提供重要补充和保障^[22]。

与土壤 DOC 含量动态相似,增温显著提高了高寒灌丛整个生长季土壤 AvP 含量,特别是生长季中期,增温导致土壤 AvP 含量增加的幅度最大(图 2),将尽可能地满足增温处理下高寒灌丛植物群落和土壤微生物群

落对土壤 AvP 的需求。这种现象主要与增温提高了土壤微生物群落以及土壤酸性磷酸酶活性有关。前期研究结果发现增温显著提高了生长季土壤微生物生物量磷含量和酸性磷酸酶活性^[35],这将显著促进土壤有机磷矿化,从而提高土壤 AvP 含量^[45]。在其他高寒生态系统中的研究也发现,受土壤温度和水分含量变化的影响,增温显著提高土壤磷酸酶活性和土壤 AvP 含量,并加速土壤磷循环^[46]。同时,土壤 DOC:AvP 比在生长季中期显著降低(图 2),说明增温能够促进高寒灌丛土壤磷素营养,此时期大量土壤 AvP 的供应也有利于植物群落生长发育和土壤微生物群落生长繁殖过程。

3.2 高寒灌丛土壤有效养分的影响因子

先前的研究结果表明,高寒生态系统土壤养分有效性对气候变暖的响应十分敏感,气候变暖导致的土壤温度升高与土壤水分含量降低可直接影响土壤有效养分含量^[47]。同时,增温导致其他一些生物与非生物因子的协同变化也可间接影响土壤养分有效性。本研究中,土壤温度、土壤水分、土壤 MBC 含量和脲酶活性是影响高寒灌丛土壤养分有效性的关键环境因子(图 3,表 2)。其中,土壤温度和土壤水分对土壤有效养分含量变异的解释度最高,进一步说明土壤温度和水分变化可直接影响土壤有效养分含量。这主要是因为土壤温度和水分含量变化能同时直接影响高寒灌丛植物生长、土壤微生物生长繁殖或间接影响土壤其他理化性质,进而影响土壤有效养分含量。本研究还发现,土壤温度对土壤养分有效性的影响强于土壤水分(37.7% vs 20.4%)(图 3)。此研究结果与 Lin 等^[48]在青藏高原偏中生性高寒生态系统的研究结果相反,他们发现土壤水分对土壤养分有效性的影响比土壤温度变化强烈。这主要与高寒灌丛生态系统生长季降雨量大,土壤水分含量不是限制该区域土壤生态过程的主要因子有关^[35]。特别地,我们研究结果发现,虽然土壤温度和土壤 DOC 含量在增温处理下均显著提高,但二者之间呈现显著的负相关关系(图 3,表 2)。这主要是因为生长季初期整体土壤温度虽然很低,但非生长季土壤有机质矿化能显著提高土壤 DOC 含量,致使增温和对照处理下土壤 DOC 含量在生长季初期达到全年峰值。这些结果表明高寒灌丛非生长季土壤有机质矿化在土壤碳和养分循环中占有重要的贡献和地位^[49]。

土壤 MBC 含量和脲酶活性对土壤有效养分含量变异也具有一定解释度,说明土壤微生物群落活性能显著影响高寒灌丛土壤养分有效性。前期研究结果表明增温可显著影响土壤微生物群落结构、物种组成和代谢活性^[35, 38],增温处理下土壤微生物群落活性增强、物种组成和群落结构明显改善,可显著促进土壤有机质矿化分解,从而提高土壤养分有效性。此外,土壤脲酶活性与土壤 AvP 含量呈显著正相关关系,表明高寒灌丛土壤有效氮、磷养分之间存在明显的耦合关系,土壤 AvP 含量提高可能促进土壤氮矿化过程,增温可增强土壤有效氮、磷养分之间的联结性^[50]。一些研究表明,土壤 pH 是影响土壤养分有效性的关键环境因子,增温可通过改变土壤 pH 间接影响土壤有效养分含量^[51]。然而,在我们的研究中,土壤 pH 仅与部分土壤有效养分含量(如土壤硝态氮含量)之间表现出明显的相关性(表 2),其对土壤养分有效性的解释力也没有达到显著水平(图 3)。这些结果表明土壤 pH 不是影响该区域高寒灌丛土壤养分矿化与循环的关键环境因子。本研究还发现,虽然增温同时提高了土壤酸性磷酸酶活性^[35],土壤 AvP 含量与土壤酸性磷酸酶活性之间却没有明显的相关性(表 2),这说明气候变暖情景下高寒灌丛土壤磷素营养过程可能同时受到其他环境因子的调控,其具体机制还有待一步深入研究。Yang 等^[52]的研究结果也发现,土壤增温能显著提高土壤 AvP 含量,但不同磷组分的响应存在差异,并发现土壤磷素有效性主要与植被高度和生物量有关,而与土壤磷酸酶活性相关性不强。

4 结论

综上所述,增温显著提高青藏高原东部高寒灌丛整个生长季节土壤 DOC 和 AvP 含量。受植物群落生长与土壤微生物群落活性变化的影响,土壤 DIN 含量对增温的响应因生长季节而不同,且增温主要影响土壤硝态氮含量。土壤温度、土壤水分、土壤 MBC 含量和脲酶活性是影响高寒灌丛土壤养分有效性的关键环境因子。这些结果表明,增温能通过提高土壤温度,促进土壤微生物和酶活性,加速土壤有机质的矿化过程,进而

影响土壤养分有效性。未来气候变暖情景下,青藏高原东部高寒灌丛生态系统土壤养分转化与循环速率将显著提高,将能够满足高寒灌丛植物群落和土壤微生物群落生长与代谢的养分需求。这些研究结果可为深入认识高寒灌丛土壤生态过程对气候变暖的响应机制提供基础依据,同时也可为该区域高寒灌丛生态系统可持续管理提供科学参考。

致谢:感谢中国科学院成都生物研究所刘庆研究员在实验设计中提供建议,感谢中国科学院成都生物研究所高寒灌丛长期定位研究场提供平台支持。

参考文献 (References):

- [1] Bing H J, Wu Y H, Zhou J, Sun H Y, Luo J, Wang J P, Yu D. Stoichiometric variation of carbon, nitrogen, and phosphorus in soils and its implication for nutrient limitation in alpine ecosystem of Eastern Tibetan Plateau. *Journal of Soils and Sediments*, 2016, 16(2): 405-416.
- [2] Cui Y X, Bing H J, Fang L C, Jiang M, Shen G T, Yu J L, Wang X, Zhu H, Wu Y H, Zhang X C. Extracellular enzyme stoichiometry reveals the carbon and phosphorus limitations of microbial metabolisms in the rhizosphere and bulk soils in alpine ecosystems. *Plant and Soil*, 2021, 458(1/2): 7-20.
- [3] Liptzin D, Sanford R L Jr, Seastedt T R. Spatial patterns of total and available N and P at alpine treeline. *Plant and Soil*, 2013, 365(1/2): 127-140.
- [4] D'Alò F, Odriozola I, Baldrian P, Zucconi L, Ripa C, Cannone N, Malfasi F, Brancaloni L, Onofri S. Microbial activity in alpine soils under climate change. *The Science of the Total Environment*, 2021, 783: 147012.
- [5] Xu H W, Wang M G, You C M, Tan B, Xu L, Li H, Zhang L, Wang L X, Liu S N, Hou G R, Liu Y, Xu Z F, Sardans J, Peñuelas J. Warming effects on C:N:P stoichiometry and nutrient limitation in terrestrial ecosystems. *Soil and Tillage Research*, 2024, 235: 105896.
- [6] Rui Y C, Wang Y F, Chen C R, Zhou X Q, Wang S P, Xu Z H, Duan J C, Kang X M, Lu S B, Luo C Y. Warming and grazing increase mineralization of organic P in an alpine meadow ecosystem of Qinghai-Tibet Plateau, China. *Plant and Soil*, 2012, 357(1): 73-87.
- [7] Kaštovská E, Choma M, Čapek P, Kaňa J, Tahovská K, Kopáček J. Soil warming during winter period enhanced soil N and P availability and leaching in alpine grasslands; a transplant study. *PLoS One*, 2022, 17(8): e0272143.
- [8] Rui Y C, Wang S P, Xu Z H, Wang Y F, Chen C R, Zhou X Q, Kang X M, Lu S B, Hu Y G, Lin Q Y, Luo C Y. Warming and grazing affect soil labile carbon and nitrogen pools differently in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau in China. *Journal of Soils and Sediments*, 2011, 11(6): 903-914.
- [9] Querejeta J I, Ren W, Prieto I. Vertical decoupling of soil nutrients and water under climate warming reduces plant cumulative nutrient uptake, water-use efficiency and productivity. *The New Phytologist*, 2021, 230(4): 1378-1393.
- [10] Wang J, Zhang C Y, Luo P, Yang H, Mou C X, Mo L. Does stress alleviation always intensify plant-plant competition? A case study from alpine meadows with simulation of both climate warming and nitrogen deposition. *Ecological Indicators*, 2022, 144: 109510.
- [11] Wang X X, Dong S K, Gao Q Z, Zhou H K, Liu S L, Su X K, Li Y Y. Effects of short-term and long-term warming on soil nutrients, microbial biomass and enzyme activities in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau of China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2014, 76: 140-142.
- [12] Wang X Y, Cao Z Y, Wang C Y, Xu L, Zong N, Zhang J J, He N. Influence of simulated warming on soil nitrogen fractions in a Tibetan alpine meadow. *Journal of Soils and Sediments*, 2013, 23: 646-656.
- [13] Chen Y, Feng J G, Yuan X, Zhu B. Effects of warming on carbon and nitrogen cycling in alpine grassland ecosystems on the Tibetan Plateau: a meta-analysis. *Geoderma*, 2020, 370: 114363.
- [14] Yu C Q, Shen Z X, Zhang X Z, Sun W, Fu G. Response of soil C and N, dissolved organic C and N, and inorganic N to short-term experimental warming in an Alpine meadow on the Tibetan Plateau. *The Scientific World Journal*, 2014, 2014: 152576.
- [15] Qian D W, Du Y G, Li Q, Guo X W, Fan B, Cao G M. Impacts of alpine shrub-meadow degradation on its ecosystem services and spatial patterns in Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecological Indicators*, 2022, 135: 108541.
- [16] Fan Z M, Bai X Y. Scenarios of potential vegetation distribution in the different gradient zones of Qinghai-Tibet Plateau under future climate change. *The Science of the Total Environment*, 2021, 796: 148918.
- [17] 中国气象局气候变化中心. 中国气候变化蓝皮书-2023, 2023. 北京: 科学出版社, 2023.
- [18] Zhao B Y, Jia X Q, Yu N, Murray J D, Yi K K, Wang E T. Microbe-dependent and independent nitrogen and phosphate acquisition and regulation in plants. *The New Phytologist*, 2024, 242(4): 1507-1522.
- [19] Tian L M, Zhao L, Wu X D, Fang H B, Zhao Y H, Yue G Y, Liu G M, Chen H. Vertical patterns and controls of soil nutrients in alpine grassland: implications for nutrient uptake. *The Science of the Total Environment*, 2017, 607/608: 855-864.
- [20] Zheng H F, Liu Y, Chen Y M, Zhang J, Li H J, Wang L F, Chen Q M. Short-term warming shifts microbial nutrient limitation without changing the bacterial community structure in an alpine timberline of the eastern Tibetan Plateau. *Geoderma*, 2020, 360: 113985.
- [21] 黄兰鹰, 杨育林, 高鹏, 严欣荣, 尤继勇, 张好, 贺维, 吴雨峰. 应用 Landsat 影像数据分析岷江上游植被覆盖度时空变化及地形分异特征. *东北林业大学学报*, 2023, 51(1): 54-60.
- [22] 刘美, 马志良. 模拟增温对青藏高原东部高寒灌丛土壤氮转化的影响. *应用生态学报*, 2021, 32(6): 2045-2052.
- [23] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [24] 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(1/2): 285-301.

- [25] Joergensen R G, Wu J S, Brookes P C. Measuring soil microbial biomass using an automated procedure. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43 (5): 873-876.
- [26] Sinsabaugh R L, Lauber C L, Weintraub M N, Ahmed B, Allison S D, Crenshaw C, Contosta A R, Cusack D, Frey S, Gallo M E, Gartner T B, Hobbie S E, Holland K, Keeler B L, Powers J S, Stursova M, Takacs-Vesbach C, Waldrop M P, Wallenstein M D, Zak D R, Zeglin L H. Stoichiometry of soil enzyme activity at global scale. *Ecology Letters*, 2008, 11(11): 1252-1264.
- [27] Li X J, Xie J S, Zhang Q F, Lyu M K, Xiong X L, Liu X F, Lin T, Yang Y S. Substrate availability and soil microbes drive temperature sensitivity of soil organic carbon mineralization to warming along an elevation gradient in subtropical Asia. *Geoderma*, 2020, 364: 114198.
- [28] Qiu J C, Song M H, Wang C M, Dou X M, Liu F F, Wang J X, Zhu C Y, Wang S Q. Five-years of warming did not change the soil organic carbon stock but altered its chemical composition in an alpine peatland. *Pedosphere*, 2023, 33: 776-787.
- [29] Li X J, Feng J G, Zhang Q F, Zhu B. Warming inhibits the priming effect of soil organic carbon mineralization; a meta-analysis. *The Science of the Total Environment*, 2023, 904: 166170.
- [30] Mau R L, Dijkstra P, Schwartz E, Koch B J, Hungate B A. Warming induced changes in soil carbon and nitrogen influence priming responses in four ecosystems. *Applied Soil Ecology*, 2018, 124: 110-116.
- [31] Zhao Z Z, Dong S K, Jiang X M, Zhao J B, Liu S L, Yang M Y, Han Y H, Sha W. Are land use and short time climate change effective on soil carbon compositions and their relationships with soil properties in alpine grassland ecosystems on Qinghai-Tibetan Plateau? *The Science of the Total Environment*, 2018, 625: 539-546.
- [32] Liu M, Wen J H, Chen Y M, Xu W J, Wang Q, Ma Z L. Warming increases soil carbon input in a *Sibiraea angustata*-dominated alpine shrub ecosystem. *Journal of Plant Ecology*, 2022, 15(2): 335-346.
- [33] Ma Z L, Chen Y M, Xu W J, Liu M. Increased plant growth may offset soil carbon loss caused by warming in an alpine *Sibiraea angustata* shrub ecosystem on the eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Indicators*, 2022, 141: 109066.
- [34] 马志良. 青藏高原东缘高寒灌丛根系分泌物碳氮输入对增温的响应. *生态环境学报*, 2020, 29(4): 643-649.
- [35] Ma Z L, Chen Y M, Xu W J, Liu M. Effects of warming on the stoichiometry of soil microbial biomass and extracellular enzymes in an alpine shrubland. *Geoderma*, 2023, 430: 116329.
- [36] Yu J L, Bing H J, Chang R Y, Cui Y X, Shen G T, Wang X X, Zhang S P, Fang L C. Microbial metabolic limitation response to experimental warming along an altitudinal gradient in alpine grasslands, eastern Tibetan Plateau. *Catena*, 2022, 214: 106243.
- [37] Li N, Chang R, Jiang H, Tariq A, Sardans J, Peñuelas J, Sun F, Zhou X M. Combined livestock grazing-exclusion and global warming decreases nitrogen mineralization by changing soil microbial community in a Tibetan alpine meadow. *Catena*, 2022, 219: 106589.
- [38] Ma Z L, Zhao W Q, Zhao C Z, Wang D, Liu M, Li D D, Liu Q. Plants regulate the effects of experimental warming on the soil microbial community in an alpine scrub ecosystem. *PLoS One*, 2018, 13(4): e0195079.
- [39] 马志良, 赵文强, 刘美, 朱攀, 刘庆. 高寒灌丛生长季土壤转化酶与脲酶活性对增温和植物去除的响应. *应用生态学报*, 2018, 29(7): 2211-2216.
- [40] 刘美, 马志良. 增温和植物去除对青藏高原东部高寒灌丛土壤不同形态氮的影响. *生态环境学报*, 2022, 31(3): 470-477.
- [41] Deng B L, Li Z Z, Zhang L, Ma Y C, Li Z, Zhang W Y, Guo X M, Niu D K, Siemann E. Increases in soil CO₂ and N₂O emissions with warming depend on plant species in restored alpine meadows of Wugong Mountain, China. *Journal of Soils and Sediments*, 2016, 16(3): 777-784.
- [42] Zhang B, Yu L F, Wang J S, Tang H Q, Qu Z, Zhu T B. Effects of warming and nitrogen input on soil N₂O emission from Qinghai-Tibetan Plateau: a synthesis. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2022, 326: 109167.
- [43] Zhou T C, Sun J, Liu M, Shi P L, Zhang X B, Sun W, Yang G, Tsunekawa A. Coupling between plant nitrogen and phosphorus along water and heat gradients in alpine grassland. *The Science of the Total Environment*, 2020, 701: 134660.
- [44] 马志良, 赵文强, 赵春章, 刘美, 朱攀, 刘庆. 青藏高原东缘窄叶鲜卑花灌丛生长季土壤无机氮对增温和植物去除的响应. *植物生态学报*, 2018, 42(1): 86-94.
- [45] Zhou H C, Ma A Z, Zhou X R, Chen X K, Zhang J J, Gen P X, Liu G H, Wang S J, Zhuang G Q. Soil phosphorus accumulation in mountainous alpine grassland contributes to positive climate change feedback via nitrifier and denitrifier community. *The Science of the Total Environment*, 2022, 804: 150032.
- [46] Gong S W, Zhang T, Guo J X. Warming and nitrogen deposition accelerate soil phosphorus cycling in a temperate meadow ecosystem. *Soil Research*, 2020, 58(1): 109.
- [47] 赵艳艳, 周华坤, 姚步青, 王文颖, 董世魁, 赵新全. 长期增温对高寒草甸植物群落和土壤养分的影响. *草地学报*, 2015, 23(4): 665-671.
- [48] Lin L, Zhu B, Chen C R, Zhang Z H, Wang Q B, He J S. Precipitation overrides warming in mediating soil nitrogen pools in an alpine grassland ecosystem on the Tibetan Plateau. *Scientific Reports*, 2016, 6: 31438.
- [49] Farrell M, Hill P W, Farrar J, Bardgett R D, Jones D L. Seasonal variation in soluble soil carbon and nitrogen across a grassland productivity gradient. *Soil Biology and Biochemistry*, 2011, 43(4): 835-844.
- [50] Zhang N Y, Guo R, Song P, Guo J X, Gao Y Z. Effects of warming and nitrogen deposition on the coupling mechanism between soil nitrogen and phosphorus in Songnen Meadow Steppe, northeastern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2013, 65: 96-104.
- [51] Zhang G N, Chen Z H, Zhang A M, Chen L J, Wu Z J. Influence of climate warming and nitrogen deposition on soil phosphorus composition and phosphorus availability in a temperate grassland, China. *Journal of Arid Land*, 2014, 6(2): 156-163.
- [52] Yang L M, Yang Z J, Peng Y Z, Lin Y Y, Xiong D C, Li Y Q, Yang Y S. Evaluating P availability influenced by warming and N deposition in a subtropical forest soil: a bioassay mesocosm experiment. *Plant and Soil*, 2019, 444(1): 87-99.