DOI: 10.20103/j.stxb.202408061858

李锦梅,洪江涛,庞博,王小丹.模拟氮沉降对藏北高寒草原典型物种根系木质素降解的影响.生态学报,2025,45(6):2571-2581.

Li J M,Hong J T,Pang B,Wang X D.Effects of simulated nitrogen deposition on lignin degradation in roots of typical species in alpine steppe on Northern Tibet.Acta Ecologica Sinica,2025,45(6):2571-2581.

模拟氮沉降对藏北高寒草原典型物种根系木质素降解的影响

李锦梅[1,2,3],洪江涛[1,2,*],庞 博[1,2,3],王小丹[1,2]

1 中国科学院、水利部成都山地灾害与环境研究所,成都 610299

2 中国科学院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

摘要:木质素是植物残体分解中最顽固的组分,其降解过程是陆地生态系统碳循环的限速步骤。然而,目前关于氮沉降对高寒草原植物根系木质素降解率的研究十分匮乏。采用凋落物分解袋法,基于连续 4 年氮沉降模拟实验平台,对藏北高寒草原 4 个典型物种根系凋落物分解及木质素降解进行研究。结果表明:(1)模拟氮沉降对藏北高寒草原植物根系质量损失率和木质素降解率均无显著影响。(2)根系质量损失率随分解时间的推移逐渐上升,而木质素降解率呈现初期较低-中期上升-末期下降的特征。(3)根系质量损失率受初始木质素/氮的调控,高初始木质素/氮根系的质量损失率显著低于低初始木质素/氮的根系。木质素降解率受初始木质素浓度的调控,初始木质素浓度较高的根系表现出更快的木质素降解率。研究结果为深入认识氮沉降对高寒草地生态系统根系分解与物质循环提供了科学数据。

关键词:氮添加;凋落物分解袋法;凋落物质量;分解阶段

Effects of simulated nitrogen deposition on lignin degradation in roots of typical species in alpine steppe on Northern Tibet

LI Jinmei[1,2,3],HONG Jiangtao[1,2,*],PANG Bo[1,2,3],WANG Xiaodan[1,2]

1 *Institute of Mountain Hazards and Environment (IMHE),Chinese Academy of Sciences,Chengdu* 610299,*China*

2 *Xainza Alpine Steppe and Wetland Ecosystem Observation Station,Chinese Academy of Sciences,Xainza* 853100,*China*

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

Abstract: Lignin is the most recalcitrant component in litter decomposition,and its degradation process serves as the rate-limiting step in the carbon cycle of terrestrial ecosystems. However,the effects of nitrogen deposition on lignin degradation rates in alpine steppe plant roots remain unclear. Utilizing a four-year nitrogen deposition simulation platform,we employed the litterbag method to examine the effects of nitrogen deposition on root litter decomposition and lignin degradation in four typical plant species of the northern Tibetan alpine steppe. The results showed that:(1) Simulated nitrogen deposition had no significant effects on the root mass loss rate or lignin degradation rate of plants in alpine steppe of northern Tibet. (2) The root litter mass loss rate progressively increased with decomposition time,while the lignin degradation rate exhibited a pattern of being initially low,increasing during the middle stage,and decreasing in the final stage of decomposition. (3) The root mass loss rate was regulated by the initial lignin/nitrogen ratio,with roots having a high initial lignin/nitrogen ratio showing significantly lower mass loss rates compared to those with lower ratios. The lignin degradation rate was regulated by

基金项目:第二次青藏高原科学考察研究(2019QZKK0404);国家自然科学基金项目(42271070)

收稿日期:2024-08-06; **采用日期**:2025-01-20

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

the initial lignin concentration, with high-lignin roots exhibiting faster lignin degradation rates than low-lignin roots. These findings provide valuable insights into the effects of nitrogen deposition on root decomposition and material cycling in alpine grassland ecosystems.

Key Words: nitrogen addition; litter bag method; litter quality; decomposition stage

氮是陆地生态系统重要的限制性养分因子,对植物生长发育和物质循环发挥着重要调控作用[1]。工业革命以来,随着化石燃料的大量燃烧以及含氮化肥的生产使用,全球大气氮沉降速率急剧增加[2]。氮沉降对陆地生态系统结构与功能的影响极为广泛,涵盖生物多样性[3]、植物净初级生产力[4]、生态系统稳定性[5]、土壤微生物组成[6]、土壤酸化[7]以及营养元素循环[8]等多个方面。

凋落物分解是生物地球化学循环的关键步骤,陆地生态系统中超过 90%的植物净初级生产力以凋落物的形式返回地表,深刻影响着植物-凋落物-土壤物质循环[9]。木质素作为凋落物的重要组分,被认为是凋落物分解过程中最难降解的物质,直接决定着凋落物分解的难易程度[10]。氮沉降通过增加外源性氮输入直接或间接影响凋落物分解化学性质(碳/氮、木质素/氮等)与环境因子(氮有效性、微生物组成等),继而调控凋落物与木质素分解率[11]。目前关于氮沉降对凋落物木质素分解影响的结果存在极大的不确定性,表现为促进[12—16]、抑制[17—20]和无影响[21—22]三种情况。Hou 等[12]在内蒙古温带草原进行了为期 8 年的氮添加模拟实验,发现施氮可以提升土壤 Mn^{2+} 的有效性,增加锰过氧化氢酶的活性,促进凋落物木质素的分解。也有研究认为氮添加可以缓解微生物氮限制,改善凋落物基质质量,进而促进木质素降解[23]。与之相反,氮添加不仅能通过改变土壤微生物群落结构,降低产生木质素分解真菌的相对丰度以及抑制木质素降解酶的活性[24],还可以通过氮素与木质素和降解中间产物相结合等途径,生成更难降解的芳香化合物,进而抑制木质素降解过程[25]。此外,氮添加时间较短以及分解者可利用碳水平较低,可能会导致施氮对木质素降解无显著影响[21,26]。

广泛使用的木质素降解两阶段模型认为,木质素在凋落物分解前期被保存并积累,而在分解后期木质素降解才会逐步加速[10]。然而,Klotzbücher 等[27]发现,木质素在分解初期即可发生降解,且降解率受易分解碳源(如水溶性化合物)的可用性控制。此外,木质素降解率受初始凋落物基质质量的影响[28]。通常具有较高质量的凋落物(高氮浓度、低木质素浓度)降解率快于低质量凋落物(低氮浓度、高木质素浓度)[29],但高木质素浓度的凋落物比低木质素浓度凋落物具有更高的木质素降解率[30—31]。以往研究多集中在森林生态系统和温带草原,研究对象多聚焦于地上凋落物(如叶或枝凋落物),而针对低温、干旱的高寒草地生态系统根系凋落物分解的研究鲜见报道。

青藏高原拥有全球最为独特的高寒草地生态系统,是我国重要的生态安全屏障[32]。同时其又是全球变化的指示器和放大器[33],过去几十年青藏高原氮沉降速率呈现显著增加的趋势(8.7—13.8 kg N hm^{-2} a^{-1})[2],对高寒草地生物地球化学循环过程产生了深远影响[34]。高寒草原是西藏分布面积最广的草地生态系统类型,占比约 46.65%[32]。受低温、干旱和养分限制的影响,高寒草原植物根系极为发达(根冠比达 11.83)[35],因此探究氮沉降背景下根系分解过程对理解高寒草原生态系统物质循环极为关键。本研究以藏北高寒草原 4 个典型物种紫花针茅(*Stipa purpurea*)、青藏苔草(*Carex moorcroftii*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)及冰川棘豆(*Oxytropis glacialis*)为研究对象,通过 4 年的模拟氮沉降和原位凋落物袋分解实验,测定凋落物质量损失与木质素降解率。提出以下科学假设:(1)氮沉降会通过改善土壤氮限制状况促进根系凋落物木质素的降解。(2)根系凋落物木质素降解率随分解阶段存在显著差异。(3)根系木质素降解率受凋落物初始基质质量调控。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本实验在西藏自治区那曲市申扎县的申扎高寒草原与湿地观测试验站中进行(30°57′ N,88°42′ E,海拔 4750 m)。1971—2000 年区域平均气温为 0 ℃,冻融季节从 10 月持续到次年 4 月,年均降水量为 300 mm,且

主要集中在夏季(6—8 月)。实验周期内土壤 5 cm 温度最高值在 6 月(15.50℃),最低值在 1 月(-8.19℃)。土壤湿度在 7 月最高(10.49%),1 月最低(2.69%)(图 1)。该区域典型植被类型为高寒草原,优势物种为紫花针茅和青藏苔草,伴生物种为矮火绒草和冰川棘豆。大部分根系生物量位于 0—15 cm 土层之间,土壤有机碳含量为 11.12 mg/g,土壤全氮为 1.03 mg/g,土壤全磷为 0.52 mg/g[36]。

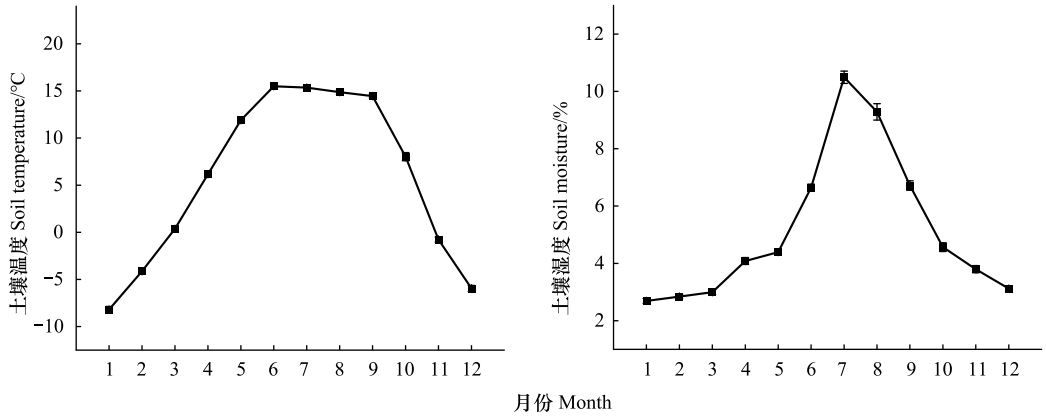

图 1　申扎站高寒草原土壤 5 cm 月均温度和湿度变化特征(平均值±标准误)

Fig.1　Changes of soil temperature and moisture at a depth of 5 cm in Xainza Station(mean±SE)

1.2　实验设计与样品采集

1.2.1　根系凋落物收集

参照以往文献根系分解方法,本研究选择易于采集且数量丰富的新鲜根系作为研究对象[24,37—38]。2014 年 8 月,在研究区域分别采集紫花针茅、青藏苔草、矮火绒草和冰川棘豆 4 个物种的新鲜根系,将其装入带有标记的透气纸袋,并及时带回实验室。首先根据韧性和颜色等特征从根系样本中剔除死根及其他异物(如石块、土壤动物及其他植物根系),用自来水清洗后自然风干,再用手将其充分混合。所有样品均在 65℃下烘干至恒定质量,装入规格为长宽 20 cm×15 cm,网眼孔径为 1 mm 的凋落物分解袋,共计 156 袋样品,每袋质量为 10.0 g。随机抽取 12 个装有 4 个调查物种的凋落物分解袋进行初始质量分析,与矮火绒草和冰川棘豆相比,紫花针茅和青藏苔草的氮浓度较低(7.21—7.56 mg/g),而碳/氮(36.37—48.32)及木质素/氮较高(40.39—48.81)。紫花针茅、青藏苔草和冰川棘豆的木质素浓度较高(294.58—348.02 mg/g),矮火绒草木质素浓度较低(148.82 mg/g)(表 1)。剩余 144 袋样品埋入氮沉降处理样地和对照样地(2 个处理×3 个重复×4 个物种×6 次取样)。

表 1　高寒草原 4 个物种根系凋落物初始化学特征(平均值±标准误,$n=3$)

Table 1　Initial element contents of root litters of four alpine steppe species(mean±*SE*, $n=3$)

基质类型 Litter type	物种 Species	碳 C/(mg/g)	氮 N/(mg/g)	磷 P/(mg/g)	木质素 Lignin/(mg/g)
低质量凋落物	紫花针茅 *Stipa purpurea*	275.25±17.14b	7.56±0.33b	0.59±0.09a	303.77±14.00a
Low quality litter	青藏苔草 *Carex moorcroftii*	348.70±16.35ab	7.21±0.30b	0.66±0.13a	348.02±37.58a
高质量凋落物	矮火绒草 *Leontopodium nanum*	407.32±7.01a	16.56±0.10a	0.68±0.03a	148.82±4.98b
High quality litter	冰川棘豆 *Oxytropis glacialis*	302.86±47.62b	16.24±2.21a	0.57±0.11a	294.58±42.12a
基质类型 Litter type	物种 Species	碳/氮 C/N	碳/磷 C/P	氮/磷 N/P	木质素/氮 Lignin/N
低质量凋落物	紫花针茅 *Stipa purpurea*	36.37±1.37b	483.94±70.6a	13.41±2.22a	40.39±2.92a
Low quality litter	青藏苔草 *Carex moorcroftii*	48.32±0.24a	569.30±97.05a	11.79±2.04a	48.81±6.89a
高质量凋落物	矮火绒草 *Leontopodium nanum*	24.60±0.41c	599.81±36.52a	24.36±1.25a	8.99±0.28b
High quality litter	冰川棘豆 *Oxytropis glacialis*	18.53±0.44d	631.42±246.18a	33.56±12.43a	18.38±1.99b

同一列不同小写字母表示同一指标在 4 个物种之间差异显著($P<0.05$)

1.2.2 氮沉降模拟实验

在样地筛选物种组成、植被均匀度、坡度和坡向一致的高寒草原开展氮沉降模拟实验,采用双因素裂区实验设计,随机建立 3 个面积为 10 m×15 m、间隔大于 1 m 的区组,各区组中主区为 2 个氮处理(对照 CK 和施氮,5 m × 5 m),副区为 4 个物种。各副区埋入各物种 6 个分解袋,代表 6 次取样时间。2014 年 8 月开始模拟氮沉降实验,并于之后的每年 8 月进行一次氮添加。综合青藏高原氮沉降变化趋势[2],以及以往在高原开展的模拟氮沉降实验的施氮水平[39],本实验施氮浓度设置为 50 kg N hm^{-2} a^{-1}。将纯化(> 99%)的硝酸铵(NH_4NO_3)与去离子水充分混合,采用背式喷雾器将其均匀地喷洒在样方表面上。对照样地喷洒等量的纯水,以确保每个样方内水分条件一致。

1.2.3 根系凋落物野外降解、样品收集与测定

2014 年 8 月,在每个样方中心处使用刀具与垂直方向成 30°,挖出长 20 cm、宽 15 cm、深度 15 cm 的楔形土块,埋入包含各物种根系的凋落物分解袋,随后将楔形土块重新覆盖在表面并采用原状土进行平整,使根系完全接触土壤,并减小原始土壤扰动,累计埋入 144 个分解袋[40]。为方便采样和甄别物种,埋入凋落物袋的地表插入了对应的物种标签,同时各分解袋内均放置了铅笔标注的物种标签。分别于 2014 年 12 月、2015 年 4 月、以及 2015—2018 年的每年 8 月收集凋落物分解样品,从每个样地中随机抽取一袋对应物种的分解样品直至实验结束,共收集了 144 个样本。清除杂物后采用 0.15 mm 孔径筛子在自来水下小心地清洗[40—41],并在 65 ℃下烘干至恒重,用于测定凋落物剩余质量与木质素浓度。分别于 2015 年和 2016 年 8 月在各小区内采集 3 个 0—15 cm 表层土壤,清除杂物后将其置于 4 ℃冰箱保存,用于测定无机氮和微生物生物量含量。采用氯仿熏蒸-K_2SO_4浸提法测定土壤微生物量碳、氮[42]。土壤铵态氮和硝态氮采用连续流动分析仪测定,根系碳浓度采用 $K_2Cr_2O_7$-H_2SO_4消化法测定,根系氮和磷浓度分别使用凯氏定氮法和钼锑抗比色法测定[43]。木质素浓度采用酸性洗涤法测定[44]。

采用精度为 0.01 g 的电子天平直接称量各分解袋的质量,凋落物质量损失率 M_L(%)计算公式为:

$$M_L=\frac{M_0-M_t}{M_0}\times 100\%$$

式中,M_0为凋落物初始干重(10.00 g),M_t为 t 时凋落物干重(g)。木质素降解率 L_t(%)计算公式如下:

$$L_t=\frac{M_0C_0-M_tC_t}{M_0C_0}\times 100\%$$

式中,M_0为凋落物初始干重(10.00 g),C_0为初始木质素浓度(mg/g),M_t为 t 时凋落物干重(g),C_t为 t 时木质素浓度(mg/g)。

1.3 数据分析

利用 SPSS 25.0 软件进行数据统计分析,采用重复测量方差分析(Repeated-measures ANOVA)研究氮添加处理、凋落物基质质量和时间及其交互作用对凋落物质量损失率、木质素浓度和木质素降解率的影响,并采用独立样本 t 检验对对照组和氮添加处理下凋落物分解特征、土壤有效氮含量以及微生物量碳、氮等变量的差异性进行比较。采用单因素方差分析(One-way ANOVA)分析 4 个植物物种初始化学特征的差异。使用多元逐步回归分析确定凋落物分解率和木质素降解率与初始基质质量(氮浓度、木质素浓度、木质素/氮等)的关系。利用 OriginPro 2022 软件制图,图表数据均用平均值±标准误表示。

2 结果与分析

2.1 凋落物分解特征

总体而言,施氮对根系凋落物质量损失率影响不显著($P>0.05$),而凋落物质量损失率随分解时间的变化存在显著差异($P<0.05$)(表 2,图 2)。凋落物分解前期质量损失较快,后期较慢。分解第一年凋落物质量损失率达 17.60%/a,而后三年平均质量损失率仅为 9.14%/a。不同基质质量间凋落物质量损失率差异显著($P<$

0.05),表现为高质量凋落物质量损失率(51.82%)大于低质量凋落物质量损失率(38.22%)的特点(图 2)。重复测量方差结果表明,时间和施氮处理对凋落物质量损失率存在显著交互效应(表 2)。

表 2　施氮、时间和基质质量对凋落物质量损失率、木质素浓度与木质素降解率的影响

Table 2　Effects of N addition, time and litter quality on litter mass loss, lignin concentration and lignin degradation rate

影响因素 Factor	凋落物质量损失率/% Litter mass loss		木质素浓度/(mg/g) Lignin concentration		木质素降解率/% Lignin degradation rate	
	F	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
施氮 N addition	0.94	NS	0.23	NS	0.04	NS
时间 Time	64.39	***	32.37	***	17.58	***
基质质量 Litter quality	65.39	***	1.14	NS	9.60	**
施氮×时间 N addition×Time	3.05	*	1.20	NS	0.75	NS
施氮×基质质量 N addition×Litter quality	1.05	NS	0.68	NS	0.05	NS
时间×基质质量 Time×Litter quality	0.34	NS	10.39	***	7.13	***
施氮×时间×基质质量 N addition×Time×Litter quality	0.09	NS	1.32	NS	0.79	NS

NS $P>0.05$, * $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$

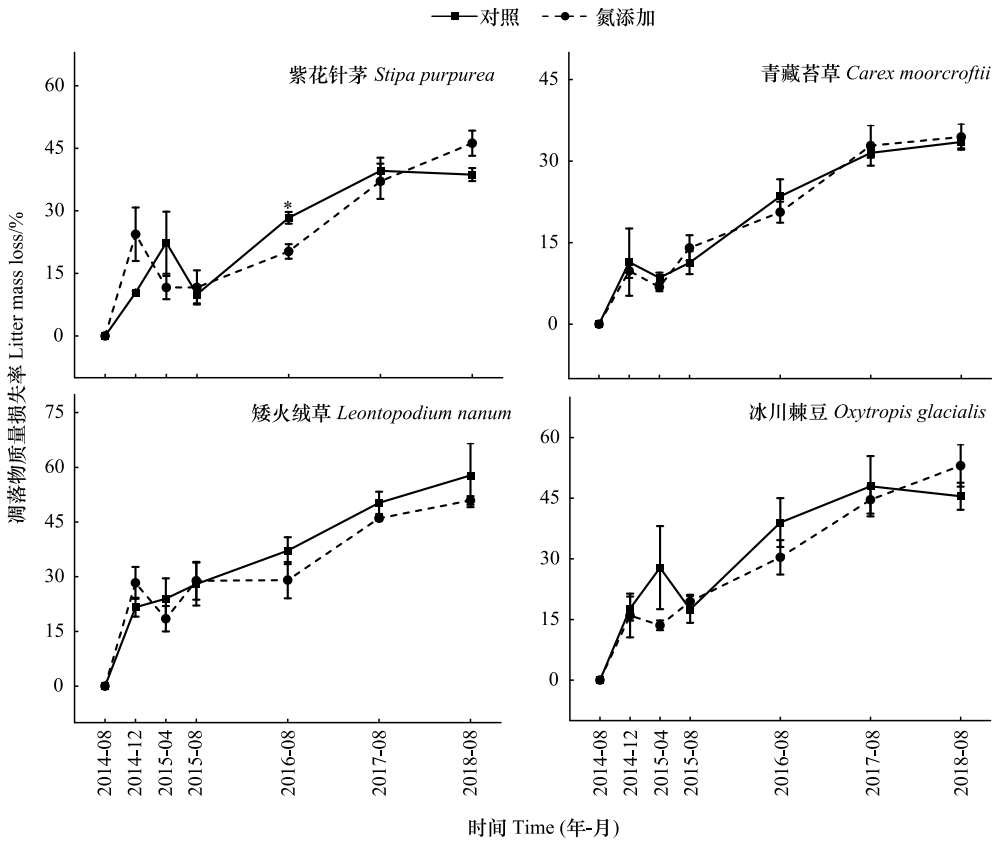

图 2　凋落物质量损失特征(平均值±标准误,$n=3$; * $P<0.05$)

Fig.2　Characteristics of litter mass loss(mean±*SE*, $n=3$; * $P<0.05$)

2.2　木质素浓度变化

模拟氮沉降对根系凋落物木质素浓度影响不显著($P>0.05$)(表 2,图 3)。根系凋落物木质素浓度随分解时间变化显著($P<0.05$),整体呈现前期变化较小、中期快速下降、后期迅速上升的趋势(图 3)。木质素浓度在不同基质质量间差异不显著($P>0.05$)(表 2,图 3)。时间和基质质量间交互作用对木质素浓度存在显著性影响($P<0.05$)(表 2)。

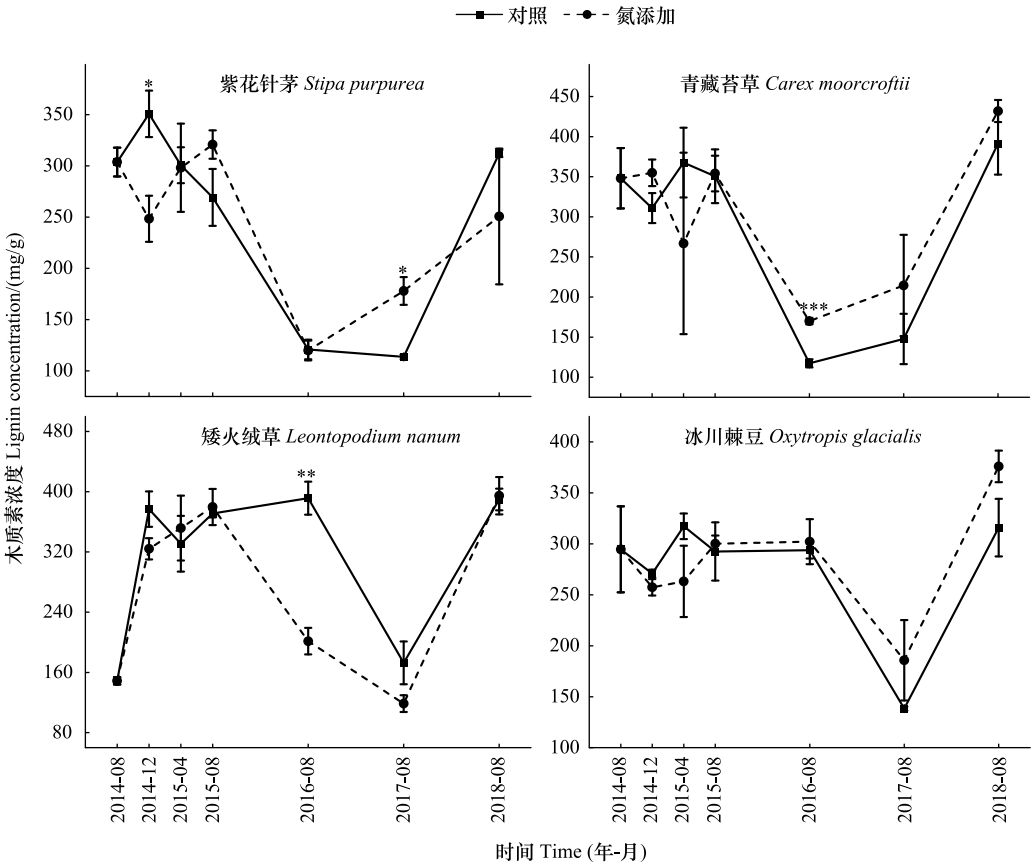

图 3 木质素浓度变化特征(平均值±标准误,$n=3$)

Fig.3 Characteristics of lignin concentration(mean±*SE*, $n=3$)

* $P<0.05$, ** $P<0.01$, *** $P<0.001$

2.3 木质素降解特征

氮添加对木质素降解影响不显著($P>0.05$)(表 2,图 4)。木质素降解率随时间变化显著($P<0.05$),分解前期木质素降解率较慢,中期显著提升(63.90%),末期又呈现下降趋势(22.32%)(图 4)。不同基质质量间木质素降解率存在显著差异($P<0.05$)。高质量凋落物的木质素降解率显著低于低质量凋落物,特别是分解末期紫花针茅降解率为46.47%,而矮火绒草为 −20.05%(净累积)(图 4)。此外,时间和基质质量的交互作用对木质素降解率存在显著影响($P<0.05$)(表 2)。

3 讨论

3.1 模拟氮沉降对根系木质素降解的影响

藏北高寒草原连续 4 年的氮添加对典型物种根系凋落物木质素降解无显著影响,与第一个研究假设不同。木质素结构复杂,在自然状态下难以被有效降解,白腐真菌是能够彻底降解木质素的关键微生物,通过分泌一种或多种木质素降解酶(过氧化物酶、锰过氧化物酶和漆酶等),将木质素完全降解为 CO_2和 H_2O[45]。以往研究显示木质素降解对氮添加的响应存在较大的不确定性(表 3)。藏北高寒草原模拟氮沉降对木质素降解无显著影响的结果与此前多数研究氮沉降会抑制木质素降解的结果不同(表 3),但与 Huang 等[46]和肖银龙等[21]研究结果一致。由于木质素结构较为复杂,在降解过程中涉及的中间产物较多,叠加了自然环境、基质质量、植被类型和氮沉降水平不同等因素,导致木质素降解对氮沉降的差异化响应现象[47]。本研究中,氮添加虽然提高了土壤有效氮(52.93 mg/g)以及土壤微生物生物量碳(52.47 mg/g)和氮(11.29 mg/g)浓度,但

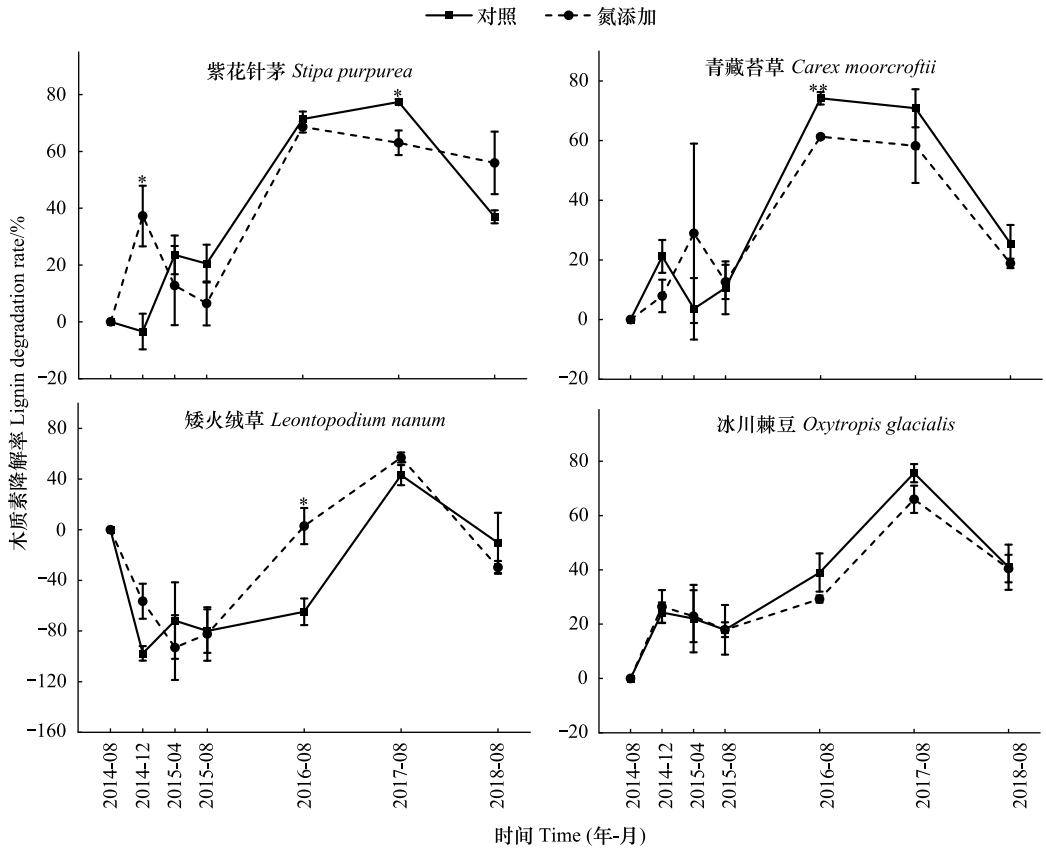

图 4　木质素降解率变化特征(平均值±标准误,$n=3$)

Fig.4　Characteristics of lignin degradation rate(mean±*SE*, $n=3$)

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

可能对于白腐真菌及其木质素降解酶活性影响较为微弱[48]。一方面,施氮在氮贫乏的生态系统往往更有利于细菌繁殖,而对真菌影响较小[49]。另一方面,本研究地点位于高寒草原,低温和干旱是典型的自然环境特征[50],极端环境下白腐真菌及其分解酶活性本身较低,加之水分和温度对该区域生物地球化学循环的限制作用往往会超过营养元素[47,56,57],进而引起 4 个典型物种根系木质素降解对氮添加无显著响应。此外,与凋落物叶/枝分解实验相比,本研究中根系具有较高的初始木质素含量[58],在分解过程中更易与纤维素及降解中间产物等物质结合形成高度聚合化合物,继而导致根系木质素降解对氮添加响应不敏感[54,59]。

3.2　根系木质素降解的时间变化特征

藏北高寒草原根系凋落物木质素降解率呈现前期缓慢、中期迅速上升、末期显著下降的特征,验证了第二个科学假设。本研究表明木质素降解率随凋落物分解时间的变化并非呈现简单线性关系,与以往多数研究一致(表 3)。底物优先理论认为,同等条件下土壤微生物会更倾向于利用易分解且有效性高的底物,而对难分解的木质素利用较为困难[60]。在凋落物分解初期(2014 年 8 月—2015 年 8 月),微生物优先分解水溶性成分及非保护纤维素等易降解的化合物以满足其生长和分解酶的合成,使得木质素降解较为缓慢。在分解中期(2015 年 8 月—2017 年 8 月),土壤微生物在前期能量累积的基础上快速生长,产生了相应的木质素降解酶,木质素降解占主导地位。同时,木质素因其不可单独为微生物直接提供碳源和能量的特点,需要其他易获得性碳协同木质素发生共同代谢,在降解过程中转化为其他化合物或最终矿化[60]。由于在共代谢过程中会进一步产生对木质素降解起重要作用的过氧化物酶,也会大幅提升木质素的降解率[27]。而在分解后期(2017 年 8 月—2018 年 8 月),随着易分解底物几乎耗尽,木质素降解受到碳源的限制。当微生物难以通过呼吸作用获得大量能量并拥有足够的碳产生代谢物时,木质素降解酶的产生也受到阻碍,使得木质素降解率下降[61]。

表 3　本研究与文献中氮添加对木质素降解率结果对比

Table 3　Summary of the study on the effect of nitrogen addition on lignin degradation rate

时间/a Time	生态系统/植被类型 Ecosystem/Vegetation type	物种 Species	凋落物类型 Litter type	施氮量/(g N m^{-2} a^{-1}) Nitrogen addition	氮类型 Nitrogen type	效果 Effect	时间变化特征 Temporal variation	文献 Reference
8	内蒙古温带草原	冰草 *Agropyron cristatum*、羊草 *Leymus chinensis* 、大针茅 *Stipa grandis*、混合物 羽茅 *Achnatherum sibiricum*	叶/茎	0,2,5,10,20,50	NH_4NO_3	促进 不显著	— —	Hou 等[12]
6	内蒙古温带草原	羊草 *Leymus chinensis*、混合物	地上部分	0,5,10,15	NH_4NO_3	促进	—	李英滨等[14]
1	长白山灌丛苔原带	灌木牛皮杜鹃 *Rhododendron aureum*、草本小叶章 *Deyeuxia angustifolia*、混合物	叶	0,10,20	NH_4NO_3	促进	下降-上升	张慧慧等[16]
3.5	内蒙古温带荒漠草原	短花针茅 *Stipa breviflora*、无芒隐子草 *Cleistogenes songorica*	地上部分	0,3,5,10	NH_4NO_3	促进	下降-上升-下降	叶贺等[31]
1	亚热带常绿-落叶阔叶混交林	华山松 *Pinus armandi*	叶/枝	0,0.5,1.25,2.5,5,10	NH_4Cl、$NaNO_3$、NH_4NO_3	促进	下降-上升	赵传庭等[15]
2	亚热带常绿阔叶林	华西雨屏区苦竹林 *Pleioblastus amarus*	叶/枝	0,5,15,30	NH_4NO_3	不显著	稳定-下降- 上升-下降	肖银龙等[21]
1	苔原、森林、草原等	—	叶	—	NH_4NO_3	不显著	趋势变化不一	Huang 等[46]
1	滇中高原常绿阔叶林	云南松 *Pinus yunnanensis*、华山松 *Pinus armandii* 等	叶/枝	0,10,20,25	CH_4N_2O	抑制	叶:上升 枝:上升-下降-上升	邢进梅等[51]
10	北方针叶林	苏格兰松 *Pinus sylvestris*、挪威云杉 *Picea abies*	叶	0,4,8,12	NH_4NO_3	抑制	上升	Berg 等[52]
1	亚热带常绿阔叶林	木荷 *Schima superba*、硬斗石栎 *Lithocarpus hancei*、海桐 *Pittosporum tobira*	叶	0,5,15,30	NH_4NO_3	抑制	下降-上升	周世兴等[19]
2	亚热带常绿阔叶林	撑绿杂交竹 *Bambusa pervariabilis* × *Dendrocala mopsi*	叶/箨	0,5,15,30	NH_4NO_3	抑制	稳定-上升	涂利华等[17]
5	亚热带常绿阔叶林	中华木荷 *Schima sinensis*、硬壳柯 *Lithocarpus hancei*	叶	0,5,15	NH_4NO_3	抑制	上升	Peng 等[20]
1	北温带针叶林	云杉 *Picea schrenkiana*	叶	0,0.5,1,2	CH_4N_2O	抑制	稳定-下降-上升	Ding 等[53]
1	亚热带常绿阔叶林	黑壳楠 *Lindera megaphylla Hemsl.*、枹栎 *Quercus serrata Thunb.*、南酸枣 *Choerospondias axillaris*、混合物等	叶	0,5 15	$CO(NH_2)_2$	不显著 抑制	下降-上升-下降 下降-上升-下降	铁烈华等[54]
5	东北温带森林	蒙古栎 *Quercus mongolica*、山杨 *Populus davidiana Dode*、水曲柳 *Fraxinus mandshurica Rupr.* 等	根	0,10	NH_4NO_3	抑制	—	Sun 等[24]
1	亚热带常绿阔叶林	米槁 *Cinnamomum migao*	叶	0,5,15,30	NH_4NO_3	抑制	上升-下降-上升	Huang 等[55]
4	藏北高寒草原	紫花针茅 *Stipa purpurea*、青藏苔草 *Carex moorcroftii*、矮火绒草 *Leontopodium nanum*、冰川棘豆 *Oxytropis glacialis*	根	0,5	NH_4NO_3	不显著	稳定-上升-下降	本研究

“—” 表示原文未明确描述

http://www.ecologica.cn

3.3　不同基质质量根系木质素降解差异

藏北高寒草原生态系统不同基质质量根系木质素降解率存在显著差异,与第三个研究假设一致。多元逐步回归结果表明,根系质量损失率受初始木质素/氮的影响显著($P<0.05$),其中矮火绒草和冰川棘豆木质素/氮低,导致它们根系质量损失率高于紫花针茅和青藏苔草,这与凋落物经典“分解三角”模型认为的凋落物分解率受基质质量调控的理论一致[62]。此外,紫花针茅和青藏苔草具有针状叶片和坚硬的细胞壁,物理抗性较强,更难被微生物降解,也会导致其分解率相对较低[63]。Berg 等[61]认为木质素降解与初始木质素浓度相关,初始木质素浓度较高(>300 mg/g)的凋落物通常在分解初期便开始降解,而木质素浓度较低的凋落物则会在净分解前发生累积。在本研究也发现,初始木质素浓度对木质素降解率的解释程度最高($R^2=0.41$,$P<0.05$)。其中,低基质质量根系(紫花针茅和青藏苔草)在分解前期木质素表现为净释放特征,而高基质质量根系(矮火绒草)由于微生物优先降解易分解的碳源,并积累了更多的木质素类似物或中间产物[64],导致木质素在分解前期表现为富集特征。

本研究定量分析了模拟氮沉降对高寒草原典型物种根系木质素降解的影响,对于认知高寒生态系统物质循环对全球变化的响应具有重要参考价值,但仍存在以下不足。本研究采用新鲜根系代替死亡根系作为实验材料,可能与真实的根系凋落物分解过程不同。主要原因是二者的化学组成(氮、可溶性碳水化合物含量等)和物理性质(韧性、外皮结构完整度等)存在显著差异[65]。此外,白腐真菌及木质素降解酶(过氧化物酶、锰过氧化物酶和漆酶等)缺乏测定,对认知氮沉降处理下根系木质素降解率的响应机理存在一定局限性。本研究每年施氮一次(8 月)与现实的氮沉降频率存在较大差距,单次大量施氮可能会加剧土壤酸化以及导致碳氮失衡[66],进而对木质素降解过程产生影响。未来需依据高寒草原氮沉降量的季节分配,增加施氮频率,以更准确地评估氮沉降对凋落物木质素降解率的影响。

4　结论

藏北高寒草原根系分解和木质素降解过程主要受分解时间和初始基质质量的影响,而受外源氮添加的影响较微弱。根系质量损失率随时间变化持续上升,木质素降解率呈现前期缓慢-中期上升-后期下降的特征。木质素降解率在不同基质质量植物间存在显著差异,其中初始木质素浓度较高的根系表现出更快的木质素降解率。可以预见高寒草原初始基质质量在决定根系凋落物木质素降解方面可能比氮沉降的影响更大,这为深入理解高寒地区营养元素循环以及生态系统应对气候变化提供科学参考。

参考文献(References):

[1] Du E Z, Terrer C, Pellegrini A F A, Ahlström A, van Lissa C J, Zhao X, Xia N, Wu X H, Jackson R B. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation. Nature Geoscience, 2020, 13: 221-226.

[2] 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.

[3] Payne R J, Dise N B, Field C D, Dore A J, Caporn S J, Stevens C J. Nitrogen deposition and plant biodiversity: past, present, and future. Frontiers in Ecology and the Environment, 2017, 15(8): 431-436.

[4] Zhang X, Su J X, Ji Y H, Zhao J, Gao J. Nitrogen deposition affects the productivity of planted and natural forests by modulating forest climate and community functional traits. Forest Ecology and Management, 2024, 563: 121970.

[5] Jia X T, Tao D X, Ke Y G, Li W J, Yang T, Yang Y D, He N P, Smith M D, Yu Q. Dominant species control effects of nitrogen addition on ecosystem stability. Science of the Total Environment, 2022, 838: 156060.

[6] Wang C, Shi Z Y, Li A G, Geng T Y, Liu L L, Liu W X. Long-term nitrogen input reduces soil bacterial network complexity by shifts in life history strategy in temperate grassland. iMeta, 2024, 3(3): e194.

[7] Chen C, Xiao W Y, Chen H Y H. Mapping global soil acidification under N deposition. Global Change Biology, 2023, 29(16): 4652-4661.

[8] Xu H W, Qu Q, Li G W, Liu G B, Geissen V, Ritsema C J, Xue S. Impact of nitrogen addition on plant-soil-enzyme C-N-P stoichiometry and microbial nutrient limitation. Soil Biology and Biochemistry, 2022, 170: 108714.

[9] Swift M J, Heal O W, Anderson J M. Decomposition in Terrestrial Ecosystems. Berkeley: University of California Press, 1979: 5-8.

[10] Berg B. Decomposition patterns for foliar litter-A theory for influencing factors. Soil Biology and Biochemistry, 2014, 78: 222-232.

[11] 方华,莫江明. 氮沉降对森林凋落物分解的影响. 生态学报,2006,26(9):3127-3136.
[12] Hou S L,Hättenschwiler S,Yang J J,Sistla S,Wei H W,Zhang Z W,Hu Y Y,Wang R Z,Cui S Y,Lü X T,Han X G. Increasing rates of long-term nitrogen deposition consistently increased litter decomposition in a semi-arid grassland. New Phytologist,2021,229(1):296-307.
[13] Hou S L,Yin J X,Sistla S,Yang J J,Sun Y,Li Y Y,Lü X T,Han X G. Long-term mowing did not alter the impacts of nitrogen deposition on litter quality in a temperate steppe. Ecological Engineering,2017,102:404-410.
[14] 李英滨,李琪,杨俊杰,吕晓涛,梁文举,韩兴国. 模拟氮沉降对温带草原凋落物质量的影响. 生态学杂志,2016,35(10):2732-2737.
[15] 赵传庭,张硕新,庞军柱,张胜利,侯琳. 氮添加对秦岭华山松抚育间伐剩余物分解的影响. 西北农林科技大学学报:自然科学版,2022,50(2):45-56.
[16] 张慧慧,白云玉,张英洁,靳英华,许嘉巍,陶岩,水新利,赵琛,刘丽杰. 长白山苔原带凋落物生态化学计量特征及其对模拟氮沉降的响应. 生态学报,2022,42(21):8795-8808.
[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] 张雨鉴,王克勤,宋娅丽,郑兴蕊,潘禹,苏孟白,李晓龙. 滇中亚高山地带性植被凋落物分解对模拟氮沉降的响应. 生态学报,2020,40(22):8274-8286.
[19] 周世兴,黄从德,向元彬,韩博涵,肖永翔,唐剑东. 模拟氮沉降对华西雨屏区天然常绿阔叶林凋落物木质素和纤维素降解的影响. 应用生态学报,2016,27(5):1368-1374.
[20] Peng Y,Li Y J,Song S Y,Chen Y Q,Chen G T,Tu L H. Nitrogen addition slows litter decomposition accompanied by accelerated manganese release:a five-year experiment in a subtropical evergreen broadleaf forest. Soil Biology and Biochemistry,2022,165:108511.
[21] 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.
[22] 肖文贤,王克勤,宋娅丽,安文雄. 氮沉降下滇中高原森林凋落物分解特征对其持水性的影响. 水土保持学报,2023,37(1):227-237.
[23] Wu J J,Zhang H,Cheng X L,Liu G H. Nitrogen addition stimulates litter decomposition rate:From the perspective of the combined effect of soil environment and litter quality. Soil Biology and Biochemistry,2023,179:108992.
[24] Sun T,Dong L L,Wang Z W,Lü X T,Mao Z J. Effects of long-term nitrogen deposition on fine root decomposition and its extracellular enzyme activities in temperate forests. Soil Biology and Biochemistry,2016,93:50-59.
[25] Fog K. The effect of added nitrogen on the rate of decomposition of organic matter. Biological Reviews,1988,63(3):433-462.
[26] Hobbie S E,Vitousek P M. Nutrient limitation of decomposition in Hawaiian forests. Ecology,2000,81(7):1867.
[27] Klotzbücher T,Kaiser K,Guggenberger G,Gatzek C,Kalbitz K. A new conceptual model for the fate of lignin in decomposing plant litter. Ecology,2011,92(5):1052-1062.
[28] Su Y,Le J J,Han W X,Wang C H,Li K H,Liu X J. Long-term nitrogen addition consistently decreased litter decomposition rates in an alpine grassland. Plant and Soil,2022,479(1):495-509.
[29] Knorr M,Frey S D,Curtis P S. Nitrogen additions and litter decomposition:a meta-analysis. Ecology,2005,86(12):3252-3257.
[30] McClaugherty C,Berg B. Cellulose,lignin and nitrogen concentrations as rate regulating factors in late stages of forest litter decomposition. Pedobiologia,1987,30(2):101-112.
[31] 叶贺,红梅,梁志伟,图纳热,武振丹,王力群,包明哲,赵巴音那木拉. 降水变化和氮沉降对荒漠草原两种多年生禾草凋落物分解的影响. 生态学报,2022,42(7):2910-2920.
[32] 王小丹,程根伟,赵涛,张宪洲,朱立平,黄麟. 西藏生态安全屏障保护与建设成效评估. 中国科学院院刊,2017,32(1):29-34.
[33] 孙鸿烈,郑度,姚檀栋,张镱锂. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设. 地理学报,2012,67(1):3-12.
[34] Li J H,Zhang R,Cheng B H,Ye L F,Li W J,Shi X M. Effects of nitrogen and phosphorus additions on decomposition and accumulation of soil organic carbon in alpine meadows on the Tibetan Plateau. Land Degradation & Development,2021,32(3):1467-1477.
[35] Wu J B,Hong J T,Wang X D,Sun J,Lu X Y,Fan J H,Cai Y J. Biomass partitioning and its relationship with the environmental factors at the alpine steppe in Northern Tibet. PLoS One,2013,8(12):e81986.
[36] 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.
[37] Gupta S R,Singh J S. The effect of plant species,weather variables and chemical composition of plant material on decomposition in a tropical grassland. Plant and Soil,1981,59(1):99-117.
[38] Liu H Y,Lin L,Wang H,Zhang Z H,Shangguan Z J,Feng X J,He J S. Simulating warmer and drier climate increases root production but decreases root decomposition in an alpine grassland on the Tibetan Plateau. Plant and Soil,2021,458(1):59-73.
[39] Zong N,Hou G,Shi P L,Zhou T C,Yu J L,Tian J. Different responses of community temporal stability to nitrogen and phosphorus addition in a non-degraded alpine grassland. Ecological Indicators,2022,143:109310.
[40] Kou L,Jiang L,Fu X L,Dai X Q,Wang H M,Li S G. Nitrogen deposition increases root production and turnover but slows root decomposition in *Pinus elliottii* plantations. New Phytologist,2018,218(4):1450-1461.

[41] Zhao X X,Tian Q X,Michelsen A,Lin Q L,Yuan X D,Chen L,Lu M Z,Jiang Q H,Zhao R D,Liu F. Home-field advantage of litter decomposition differs among leaves,absorptive roots,and transport roots. Plant and Soil,2024,500(1):391-402.
[42] 吴金水,林启美,黄巧云,肖和艾. 土壤微生物生物量测定方法及其应用. 北京:气象出版社,2006.
[43] 中国科学院南京土壤研究所. 土壤理化分析. 上海:上海科学技术出版社,1978:593.
[44] Van Soest P J,Wine R H. Determination of lignin and cellulose in acid-detergent fiber with permanganate. Journal of AOAC INTERNATIONAL,1968,51(4):780-785.
[45] 唐菊,段传人,黄友莹,孙达,胡江. 白腐菌木质素降解酶及其在木质素降解过程中的相互作用. 生物技术通报,2011,27(10):32-36.
[46] Huang W J,Yu W J,Yi B,Raman E,Yang J,Hammel K E,Timokhin V I,Lu C Q,Howe A,Weintraub-Leff S R,Hall S J. Contrasting geochemical and fungal controls on decomposition of lignin and soil carbon at continental scale. Nature Communications,2023,14(1):2227.
[47] Liu Y L,Zhang A L,Li X Y,Kuang W N,Islam W. Litter decomposition rate response to multiple global change factors:a meta-analysis. Soil Biology and Biochemistry,2024,195:109474.
[48] Keeler B L,Hobbie S E,Kellogg L E. Effects of long-term nitrogen addition on microbial enzyme activity in eight forested and grassland sites:implications for litter and soil organic matter decomposition. Ecosystems,2009,12(1):1-15.
[49] Liu W X,Liu L L,Yang X,Deng M F,Wang Z,Wang P D,Yang S,Li P,Peng Z Y,Yang L,Jiang L. Long-term nitrogen input alters plant and soil bacterial,but not fungal beta diversity in a semiarid grassland. Global Change Biology,2021,27(16):3939-3950.
[50] 益西卓玛,高佳佳,拉巴,索朗卓嘎,罗骍翾,边巴次仁,格桑丹增. 长江源区湖泊-冰川变化特征及其对气候变化的响应. 冰川冻土,2024,46(1):28-39.
[51] 邢进梅,王克勤,宋娅丽,潘禹. 常绿阔叶林凋落叶、枝分解过程对模拟 N 沉降的响应. 中南林业科技大学学报,2023,43(4):123-133.
[52] Berg B,Wessén B,Ekbohm G. Nitrogen level and decomposition in Scots pine needle litter. Oikos,1982,38(3):291-296.
[53] Ding Z L,Liu X,Gong L,Chen X,Zhao J J,Chen W J. Response of litter decomposition and the soil environment to one-year nitrogen addition in a Schrenk spruce forest in the Tianshan Mountains,China. Scientific Reports,2022,12(1):648.
[54] 铁烈华,张仕斌,熊梓岑,符饶,周世兴,黄从德. 华西雨屏区常绿阔叶林凋落叶分解过程中木质素降解对模拟氮、硫沉降的响应. 林业科学研究,2019,32(2):25-31.
[55] Huang X L,Chen J Z,Wang D,Deng M M,Wu M Y,Tong B L,Liu J M. Simulated atmospheric nitrogen deposition inhibited the leaf litter decomposition of *Cinnamomum migao* H. W. Li in Southwest China. Scientific Reports,2021,11(1):1748.
[56] Luo R Y,Luo J F,Fan J L,Liu D Y,He J S,Perveen N,Ding W X. Responses of soil microbial communities and functions associated with organic carbon mineralization to nitrogen addition in a Tibetan grassland. Pedosphere,2020,30(2):214-225.
[57] Chen H,Ju P J,Zhu Q A,Xu X L,Wu N,Gao Y H,Feng X J,Tian J Q,Niu S L,Zhang Y J,Peng C H,Wang Y F. Carbon and nitrogen cycling on the Qinghai-Tibetan Plateau. Nature Reviews Earth & Environment,2022,3(10):701-716.
[58] 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.
[59] Herman J,Moorhead D,Berg B. The relationship between rates of lignin and cellulose decay in aboveground forest litter. Soil Biology and Biochemistry,2008,40(10):2620-2626.
[60] 秦文宽,冯继广,胡云龙,张秋芳,朱彪. 土壤激发效应的机制及影响因素研究进展. 北京大学学报:自然科学版,2024,60(5):957-970.
[61] Berg B,Staaf H. Decomposition rate and chemical changes of Scots pine needle litter. II. influence of chemical composition. Ecological Bulletins,1980(32):373-390.
[62] Zhao Q Z,Freschet G T,Tao T T,Smith G R,Wang P,Hu L Y,Ma M J,Johnson D,Crowther T W,Hu S J. Resolving the intricate effects of multiple global change drivers on root litter decomposition. Global Change Biology,2024,30(10):e17547.
[63] Hong J T,Lu X Y,Ma X X,Wang X D. Five-year study on the effects of warming and plant litter quality on litter decomposition rate in a Tibetan alpine grassland. Science of the Total Environment,2021,750:142306.
[64] He W,Wu F Z,Yang W Q,Tan B,Zhao Y Y,Wu Q Q,He M. Lignin degradation in foliar litter of two shrub species from the gap center to the closed canopy in an alpine fir forest. Ecosystems,2016,19(1):115-128.
[65] Li X F,Zheng X B,Zhou Q L,McNulty S,King J S. Measurements of fine root decomposition rate:Method matters. Soil Biology and Biochemistry,2022,164:108482.
[66] Ning Q S,Jiang L C,Wang R Z,Wang J,Han X G,Yang J J. Greater soil microbial biomass loss at low frequency of N addition in an Inner Mongolia grassland. Journal of Plant Ecology,2022,15(4):721-732.