

DOI: 10.20103/j.stxb.202504150886

周廷,罗少辉,张法伟,独威,宋成刚,祝景彬,李红琴,李杰霞,司梦可,樊博.青藏高原高寒草甸植物生产力对氮添加和降水改变的响应.生态学报,2025,45(24):12172-12182.

Zhou T, Luo S H, Zhang F W, Du W, Song C G, Zhu J B, Li H Q, Li J X, Si M K, Fan B. Responses of plant productivity to nitrogen addition and precipitation manipulation in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(24):12172-12182.

# 青藏高原高寒草甸植物生产力对氮添加和降水改变的响应

周廷<sup>1</sup>,罗少辉<sup>2</sup>,张法伟<sup>3,\*</sup>,独威<sup>4</sup>,宋成刚<sup>5</sup>,祝景彬<sup>6</sup>,李红琴<sup>7</sup>,李杰霞<sup>3</sup>,司梦可<sup>3</sup>,樊博<sup>3</sup>

1 中咨集团生态技术研究所(北京)有限公司,北京 100048

2 青海省气象灾害防御技术中心,西宁 810008

3 中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室,西宁 810008

4 生态环境部环境发展中心,北京 100029

5 青海省工程咨询中心有限责任公司,西宁 810001

6 枣庄学院旅游与资源环境学院,枣庄 277160

7 洛阳师范学院生命科学学院,洛阳 471934

**摘要:**植物生产力作为维持高寒草甸生态系统多功能性的核心要素,阐明其对全球变化的响应机理是预测高寒生态系统功能演变的重要基础。基于 2017 年在青藏高原东北缘建立的氮添加( $10 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ )和降水调控( $\pm 50\%$ 自然降水)双因素随机区组试验平台,监测了 2024 年植物地上、地下(0—40 cm)生产力及土壤养分动态,以揭示氮、水耦合对高寒草甸植物生产力的调控路径。结果表明:(1)氮、水交互对群落地上净初级生产力(ANPP)产生加性效应,但其驱动强度在不同植物功能群间存在显著差异;氮添加(N)使 ANPP 提升 30.0%,而减水处理(CK-50%)导致 ANPP 下降 30.0%。(2)除增水处理(CK+50%)外,其他试验处理下表层(0—10 cm)土壤 pH 显著下降,深层(10—40 cm)土壤 pH 升高,但土壤有机碳、氮、磷含量未发生显著变化。(3)氮、水试验处理整体导致地下净初级生产力、根系周转率和生态系统净初级生产力分别下降 26.1%、21.3% 和 17.3%。研究结果揭示氮沉降和降水格局改变通过植物功能群分异和根系碳分配策略调控植被生产力,削弱植被的碳吸收能力,为全球变化背景下青藏高原高寒草甸碳汇功能评估提供了地下过程的理论依据。

**关键词:**高寒草甸;净初级生产力;根系周转率;氮添加;降水调控

## Responses of plant productivity to nitrogen addition and precipitation manipulation in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau

ZHOU Ting<sup>1</sup>, LUO Shaohui<sup>2</sup>, ZHANG Fawei<sup>3,\*</sup>, DU Wei<sup>4</sup>, SONG Chenggang<sup>5</sup>, ZHU Jingbin<sup>6</sup>, LI Hongqin<sup>7</sup>, LI Jiexia<sup>3</sup>, SI Mengke<sup>3</sup>, FAN Bo<sup>3</sup>

1 China International Engineering Consulting Group Ecological Technology Institute (Beijing) Co., Ltd., Beijing 100048, China

2 Qinghai Provincial Meteorological Disaster Prevention Technology Center, Xining 810008, China

3 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

4 Center of Environment Development, Ministry of Ecology and Environment of the People's Republic of China, Beijing 100029, China

5 Qinghai Engineering Consulting Center Co., Ltd., Xining 810001, China

**基金项目:**青海省重点研发与转化计划科技国际合作专项(2024-HZ-801);青海省寒区恢复生态学重点实验室开放课题(2023-KF-03);国家自然科学基金面上项目(32471752);河南省自然科学基金面上项目(242300420170)

**收稿日期:**2025-04-15; **网络出版日期:**2025-09-16

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: mywing963@126.com

6 College of Tourism, Resources and Environment, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, China

7 College of Life Sciences, Luoyang Normal University, Luoyang 471934, China

**Abstract:** The alpine meadows of the Qinghai-Tibet Plateau are vital ecosystems that contribute significantly to plant productivity, multifunctionality, and carbon sequestration. However, predicting the future trajectory of these ecosystems requires a comprehensive understanding of how they respond to multiple global change drivers, particularly enhanced nitrogen (N) deposition and altered precipitation patterns. This study explores the combined effects of N deposition and altered water availability on plant productivity and associated soil dynamics in an alpine meadow on the northeastern Qinghai-Tibet Plateau. In 2017, a field experiment was established with three replicates, using a randomized block design with factorial treatments of N addition ( $10 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ ) and precipitation manipulation ( $\pm 50\%$  of ambient rainfall). Comprehensive measurements taken in 2024 included aboveground net primary productivity (ANPP), belowground net primary productivity (BNPP, 0—40 cm depth), root turnover rate, ecosystem net primary productivity (NPP), and key soil properties (pH, soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), and total phosphorus (TP)). The results indicated primarily additive effects of N addition and precipitation manipulation on community ANPP, with notable variations in responses among plant functional groups. N addition alone increased ANPP by 30.0%, driven by enhanced growth of graminoids and forbs, while a 50% reduction in precipitation (CK-50%) caused a 30.0% decrease in ANPP relative to ambient conditions. Vertical stratification in soil pH was observed, with surface soil (0—10 cm) pH significantly decreasing under most treatments, except with increased precipitation (CK+50%), while deep soil (10—40 cm) pH generally increased. Despite shifts in plant productivity, SOC, TN, and TP remained statistically unchanged across all treatments, indicating stability in bulk soil nutrient pools. However, the experimental manipulations led to significant declines in root processes and overall ecosystem carbon fixation, with BNPP decreasing by an average of 26.1% and root turnover rate dropping by 21.3%. Consequently, total ecosystem NPP decreased by an average of 17.3% under these altered resource regimes. These findings suggest that N deposition and altered precipitation regimes regulate alpine meadow productivity by influencing functional group responses and plant carbon allocation strategies. Under N enrichment and/or water stress, ecosystems reduce investment in root growth and turnover, which may optimize short-term aboveground growth but significantly impair long-term carbon sequestration capacity. This study highlights the crucial role of belowground processes, particularly root production dynamics and carbon allocation, in shaping the carbon sink function of alpine meadows. Understanding root dynamics and their sensitivity to changing environmental conditions is essential for developing accurate models of ecosystem carbon cycling under ongoing global changes.

**Key Words:** alpine meadow; net primary productivity; root turnover rate; nitrogen addition; precipitation manipulation

草地覆盖全球约40%的陆地面积,维系着畜牧业可持续发展和生态安全屏障功能,但地处半湿润-半干旱地区,其植物生产力长期受限于养分和水分资源,因此对环境变化高度敏感<sup>[1-3]</sup>。全球变化背景下,大气氮沉降加剧和降水格局改变通过重塑氮、水资源供给模式,深刻影响着草地生产力格局及碳循环过程<sup>[4-6]</sup>。然而,由于氮素和水分对植物生长的协同调控具有多维特征<sup>[7-9]</sup>,加之长期多因子交互试验数据的匮乏,植物生产力,尤其是深层根系生产力,对氮、水耦合变化的响应机制仍不清楚<sup>[10-12]</sup>。深入解析植物生产力对氮、水协同改变的响应过程,对于准确评估全球变化背景下草地生态系统服务功能的演变具有重要的理论及实践价值<sup>[13-15]</sup>。

现有研究表明,氮添加通过缓解非豆科优势植物的氮限制显著提高群落地上生产力,但其驱动强度受试验年限和群落组成及区域气候、土壤等多重调控<sup>[7, 16-18]</sup>,且长期过量氮输入将导致植物多样性丧失及生产力稳定性下降<sup>[19-20]</sup>。在水分调控方面,干旱胁迫通常抑制植物地上生长<sup>[21]</sup>,但降低幅度和草地类型密切相关,形成了干旱适应和胁迫积累等假说<sup>[15]</sup>。增水处理能促进地上生产力,且其提升幅度相对干旱的抑制效应,常

表现出非对称性补偿特征<sup>[21—22]</sup>;但过度增水会通过降低土壤氧分压和加剧养分淋溶等途径对生产力产生负面影响<sup>[18, 23]</sup>。相对而言,地下生产力对氮、水变化的响应更为复杂,呈现出增加、降低或不变的多元非线性特征<sup>[5, 7, 13]</sup>。而且近期研究发现地下生产力对氮、水改变的响应常呈现出与地上部分的解耦现象<sup>[2, 7, 24]</sup>。上述研究结果分歧主要源于以下方面:(1)多数研究基于单因子或短期试验,缺乏多因子长期交互效应数据<sup>[17, 25]</sup>;(2)根系观测多限于浅层土壤(<20 cm),未能捕捉深层根系对资源胁迫的响应<sup>[7, 26—27]</sup>;(3)植物资源分配策略的理论框架在氮、水耦合条件下的适用性亟待验证,例如资源最优分配理论强调氮添加促使光合产物向地上部分倾斜<sup>[17, 24, 28]</sup>,而异速生长假说则支持根系生长的资源平衡调控<sup>[7, 26, 29]</sup>。因此,亟需开展长期多因子交互试验,特别是需要整合深层根系动态研究以全面揭示植物生产力的响应机制<sup>[6, 9, 30]</sup>。

高寒草甸作为高海拔-高纬度地区的典型植被类型,近数十年来经历了快速的环境变化,其结构与功能的显著改变为研究全球变化生态效应提供了理想对象<sup>[3, 9, 31]</sup>。氮添加通常促进高寒草甸地上生产力并呈现出功能群分异性<sup>[2, 5, 31]</sup>,但对地下生物量的影响存在显著分歧:多数研究表明氮输入抑制根系生长<sup>[14, 32—33]</sup>,亦有长期证据显示其促使地下生物量向表层土壤聚集进而加速土壤碳循环<sup>[34]</sup>。水分是高寒草甸植被生长及碳循环的关键调控因子<sup>[23, 35]</sup>。尽管高寒草甸植物应对干旱胁迫的策略存在种间差异<sup>[36]</sup>,但干旱可导致群落地上生产力下降<sup>[37]</sup>和地下生产力上升<sup>[2, 38]</sup>的分异响应。增水处理不仅能提升地上生产力,还可通过超补偿效应缓解干旱的滞后影响<sup>[37]</sup>。同时,氮沉降与降水改变的交互效应呈现出显著的站点分异(协同、加性或拮抗)<sup>[10, 31, 39]</sup>,加之深层根系(20—40 cm)动态响应的数据缺失,严重制约着高寒草甸生产力及碳汇功能的精准预测。为此,本研究基于2017年在青藏高原东北缘建立的氮、水双因素试验平台,监测了2024年植物生产力和土壤养分,重点关注地下生产力对氮、水耦合变化的响应过程,以弥补前期研究多集中在地上生产力的局限<sup>[2—3]</sup>,从而全面阐明大气氮沉降增加与降水格局改变对高寒草甸生产力的交互驱动,为生态系统适应性管理及区域“碳中和”目标的实现提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 样地概况

试验平台在青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(37.62° N, 101.32° E, 海拔3200 m)附近的冬季牧场。该站地处青藏高原东北隅,属高原大陆性气候,雨热同期,年均气温和降水量分别为-1.7 °C和580.0 mm。植被类型为高寒禾草-嵩草草甸,优势种包括垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、异针茅(*Stipa aliena*)、矮生嵩草(*Kobresia humilis*)、麻花艽(*Gentiana straminea*)、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)和黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)等。土壤类型为高山草甸土(砂壤土),0—40 cm土壤有机碳、全氮、全磷含量和pH分别约为35.0、4.0、1.0 g/kg和7.5<sup>[2, 38]</sup>。

### 1.2 试验设计

围绕氮、水耦合变化,采用双因素随机区组设计,设置6种处理:对照(CK,无氮添加且自然降水)、氮添加(N)、增水(CK+50%)、减水(CK-50%)、氮添加+增水(N+50%)和氮添加+减水(N-50%),每种处理设3个重复,共计18个试验小区(6 m×6 m,间距1 m缓冲带)。参照全球 Nutrient Network 标准<sup>[25]</sup>和高寒草地试验惯例<sup>[40]</sup>,氮添加强度设为10 g m<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>,采用树脂薄膜缓释尿素(氮含量46.4%)在每年4月下旬返青期前均匀撒施。降水调控系统由拱形钢构遮雨棚与凹形树脂透光槽构成<sup>[41]</sup>:CK-50%处理通过在遮雨棚上均匀覆盖50%透光槽截留降水,截获的雨水人工喷洒至相邻的CK+50%处理小区。试验平台自2017年运行,外围设置围栏以防止家畜干扰,冬季实施轻度放牧以清除凋落物积累。详细试验设计可参阅早期相关文献<sup>[2—3]</sup>。

### 1.3 植物生产力及土壤养分

在2024年8月底至9月初开展采样。每个小区随机布设1个0.5 m×0.5 m的样方,首先目测群落相对盖度,测定5株最大自然高度;其次收集地表凋落物后,按照禾草、莎草、豆科和杂类草等功能群齐地面剪取植物地上活体部分;最后利用内径7 cm的根钻,分层采集0—10 cm、10—20 cm、20—30 cm和30—40 cm土柱,分

离土壤和根系。同时,回收2023年10月底埋设的用无根土壤填充的生长袋(直径7 cm,长度100 cm,网眼2 mm的尼龙网袋),按照相同层次获取新生根系。植物地上样品和地下样品分别放置在65℃的烘箱中烘干24 h和48 h后称重,计算凋落物量、功能群地上净初级生产力(ANPP)、根系生物量(BGB)和地下净初级生产力(BNPP)。鉴于高寒地区凋落物分解缓慢,难以准确区分其否来自于当年,因此群落ANPP以功能群ANPP之和表征,不含凋落物。植物净初级生产力(NPP)为ANPP和BNPP之和,根冠比(R/S)和根系周转速率( $\tau$ )分别为BGB与ANPP和BNPP与BGB的比值。土壤样品经过风干、过筛、研磨后,测定土壤有机碳(SOC,重铬酸钾+硫酸外加热法)、速效氮(Nav,碱解氮扩散法)、全氮(TN,凯氏定氮法)、速效磷(Pav,电感耦合等离子体发射光谱仪法)、全磷(TP,硫酸-高氯酸-钼锑抗比色法)。土壤pH采用水浸法(土水比1:2.5)配合pH计(PHS-3E,上海佑科仪器公司)测定。

#### 1.4 数据分析

不同处理下植物生产力和土壤养分首先采用单因素方差分析(ANOVA)和最小显著性差异法(LSD)进行差异比较;其次利用混合效应线性模型(试验处理为固定效应,区组为随机效应)解析氮、水变化对响应因子的驱动效应。数据经自然对数转换以满足正态性分布假设。混合效应线性模型基于“nlme”软件包的“lme”函数实现。

为增强小样本效应量统计结果的稳健性<sup>[2]</sup>,采用响应比(Response Ratio, RR)量化氮、水处理对响应因子的驱动强度。RR及其方差( $\nu$ )的计算公式如下<sup>[41]</sup>:

$$RR = \ln(\bar{X}_T / \bar{X}_C) = \ln(\bar{X}_T) - \ln(\bar{X}_C) \quad (1)$$

$$\nu = \frac{S_T^2}{\bar{X}_T^2 N_T} + \frac{S_C^2}{\bar{X}_C^2 N_C} \quad (2)$$

式中,  $\bar{X}_T$ 、 $S_T^2$ 、 $N_T$  和  $\bar{X}_C$ 、 $S_C^2$  和  $N_C$  分别是处理组和对照组的平均值、标准差和样本量。RR及其95%的置信区间通过“rma”函数(“metafor”软件包)的随机效应模型计算<sup>[42]</sup>。

基于冗余分析(“rda”函数,“vegan”软件包)探讨不同层次土壤养分对地下生产力(BGB和BNPP)的驱动作用,并结合层次分割法(“rdacca.hp”函数,“rdacca.hp”软件包)量化土壤养分的相对贡献。利用Bray-Curtis距离矩阵与置换多元方差分析(PERMANOVA,“pairwise.adonis”函数,“pairwiseAdonis”软件包)评估氮、水变化对植物生产力结构(功能群ANPP、不同深度BGB和BNPP的相对值)的影响。最后基于响应比的相关性与分段结构方程模型(“psem”函数,“piecewiseSEM”软件包)探讨植物生产力对氮、水变化的协同响应及关联路径。所有统计分析在R 4.3.2平台完成。

## 2 结果与分析

### 2.1 地上生产力性状的响应

除凋落物( $P>0.40$ )和莎草ANPP( $P>0.08$ )外,氮添加和降水改变的主效应对群落地上性状具有显著影响,但交互作用不显著(表1)。具体而言,CK-50%使相对盖度较CK显著降低17.8%( $P=0.02$ ),而CK+50%未引起显著增加(+0.3%, $P=0.91$ )。降水调控(CK±50%)处理使最大高度平均降低16.7%,而氮添加相关处理(N、N±50%)使其平均增加27.1%,其中仅N+50%处理与降水改变处理间差异显著( $P<0.05$ )。群落ANPP显著受氮素调控( $P<0.05$ ),N和N+50%处理的ANPP较CK-50%处理平均提高约1倍(图1, $P=0.01$ )。响应比分析显示,N-50%和N+50%处理的群落ANPP响应比(0.04和0.32)与单因子处理(CK-50%:-0.40;CK+50%:-0.05;N:0.32)响应比的代数和基本一致,表明氮、水交互呈现加性效应。

群落ANPP对氮、水变化的响应存在极显著的功能群异质性( $F_{3,46}=66.2$ , $P<0.001$ )。禾草ANPP在N+50%处理下较CK-50%处理倍增( $P<0.03$ ),而豆科ANPP在相同处理下较CK降低96.3%( $P=0.04$ )。降水改变显著影响莎草和杂类草ANPP(表1),相对CK,N+50%处理分别提高莎草和杂类草ANPP达13倍( $P=0.02$ )和65.6%( $P=0.06$ )。PERMANOVA分析表明各处理间群落ANPP的功能群结构无显著差异( $P>0.37$ )。

表1 氮添加和降水改变对地上生产力和根冠比的线性混合效应模型的F值

Table 1 F value of linear mixed-effect models of aboveground productivity and root/shoot ratio to nitrogen addition and precipitation manipulation

因子 Factor	相对盖度 Coverage	最大高度 Height	凋落物 Litter	禾草地上净 初级生产力 ANPP <sub>G</sub>	莎草地上净 初级生产力 ANPP <sub>S</sub>	豆科地上净 初级生产力 ANPP <sub>L</sub>	杂类草地上 净初级生产力 ANPP <sub>F</sub>	群落地上 净初级生产力 ANPP	根冠比 R/S	植物净 初级生产力 NPP
氮 N	0.50	11.22 *	0.00	9.83 *	0.72	10.59 **	3.32	10.23 **	8.81 *	0.11
降水 Rain	4.52 *	0.16	1.00	2.01	3.21	0.04	6.42 *	3.27	4.15 *	1.46
氮×降水 N×Rain	1.46	0.45	0.07	0.06	0.25	0.96	2.38	0.03	0.25	1.15

“\*\*”和“\*”差异显著性水平  $P<0.01$  和  $P<0.05$ ; N: 氮添加 Nitrogen addition; Rain: 降水改变 Precipitation manipulation; Coverage: 相对盖度 Relative coverage; Height: 最大高度 Maxima height; ANPP<sub>G</sub>: 禾草地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity of graminoids; ANPP<sub>S</sub>: 莎草地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity of sedges; ANPP<sub>L</sub>: 豆科地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity of legumes; ANPP<sub>F</sub>: 杂类草地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity of forbs; ANPP: 群落地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity; R/S: 根冠比 Root/shoot ratio; NPP: 植物净初级生产力 Net primary productivity

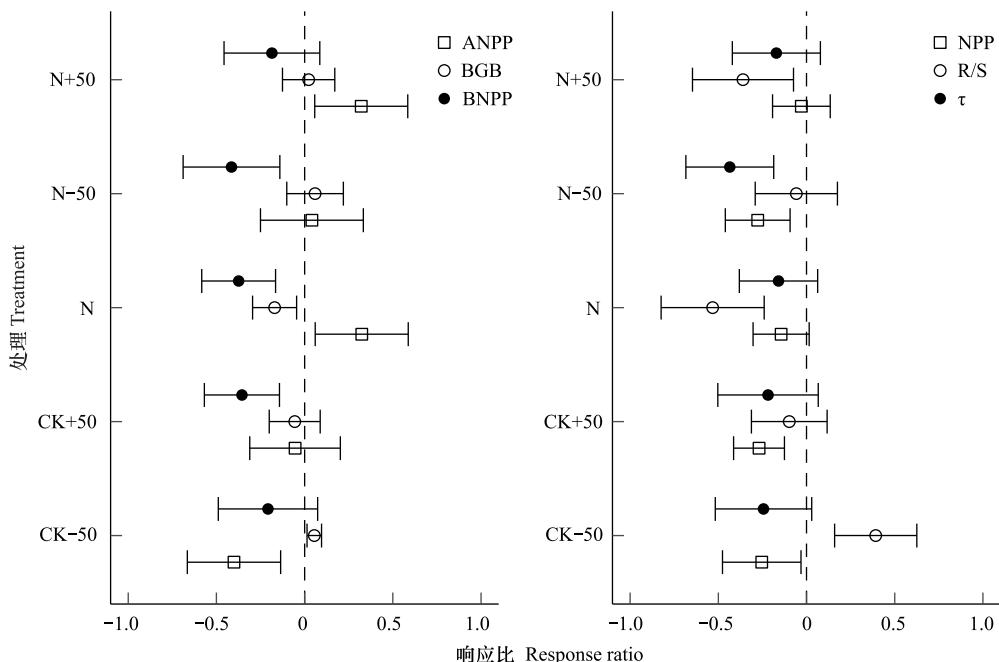


图1 群落生产力性状对氮、水变化的响应比。误差棒为标准差

Fig.1 Response ratios of community primary productivity to the changes in nitrogen and precipitation. Error bars are standard deviations  
ANPP: 群落地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity; BGB: 根系生物量 Belowground biomass; BNPP: 地下净初级生产力  
Belowground net primary productivity; R/S: 根冠比 Root/shoot ratio; NPP: 植物净初级生产力 Net primary productivity;  $\tau$ : 根系周转速率 Root  
turnover rate; CK-50%: 降水减少 50% Rainfall reduction; CK+50%: 降水增加 50% Rainfall enrichment; N: 氮添加 Nitrogen addition; N-50%: 氮  
添加降水减少 50% Nitrogen addition and rainfall reduction; N+50%: 氮添加降水增加 50% Nitrogen addition and rainfall enrichment

## 2.2 土壤养分和地下生产力的响应

土壤养分和根系生产力性状的变异主要受土壤层次影响,其中  $\text{Na}^+$ 、 $\text{TN}$ 、 $\text{TP}$  和  $\tau$  的变化仅表现出显著的层次效应(表2)。固定层次发现,降水改变显著影响 0—10 cm 和 10—20 cm SOC ( $P<0.02$ )。N 处理使 0—10 cm 和 10—20 cm 的 SOC 较 CK-50% (N-50%) 处理显著提高 18.5% ( $P<0.05$ ),同时使 20—30 cm 的 Pav 较 CK 显著增加 44.5% ( $P=0.01$ )。pH 受氮、水变化主效应的显著影响( $P<0.05$ ),除 CK+50% 外,其它处理的 0—10 cm pH 平均下降 0.6 个单位( $P<0.05$ ),而 10—20 cm、20—30 cm 和 30—40 cm 的 pH 分别升高 0.7、0.3 和 0.1 个单位( $P<0.05$ )。

CK 的 BGB、BNPP 和  $\tau$  分别为  $(2237.26 \pm 141.68)$ 、 $(1266.31 \pm 398.65)$  g/m<sup>2</sup> 和  $(0.56 \pm 0.14)$  次/a (平均值  $\pm$  标准差, 下同)。N 处理的 30—40 cm BGB 和 10—20 cm BNPP 较 CK 分别极显著降低 48.2% 和 45.2% ( $P < 0.001$ )。R/S 在 CK-50% 处理下最大  $(8.34 \pm 1.77)$ , 图 1), 显著高于其它处理 ( $P < 0.05$ )。氮、水变化导致 BNPP、NPP 和  $\tau$  分别下降  $(26.1 \pm 0.1)\%$ 、 $(17.3 \pm 0.1)\%$  和  $(21.3 \pm 0.1)\%$ , 但处理间差异未达统计显著性 (图 1)。PERMANOVA 结果表明不同处理间 BGB 和 BNPP 的垂直分布未发生显著改变 ( $P > 0.41$ )。

表 2 氮添加和降水改变对不同深度的土壤养分和根系生产力性状的线性混合效应模型的  $F$  值

Table 2  $F$  value of linear mixed-effect models of soil nutrient factors root productivity along depths to nitrogen addition and precipitation changes

因子 Factor	土壤 有机碳 SOC	土壤 速效氮 Nav	土壤 全氮 TN	土壤 速效磷 Pav	土壤 全磷 TP	土壤 pH pH	地下 生物量 BGB	地下净 初级生产力 BNPP	根系周转率 $\tau$
氮 N	3.37	2.57	0.61	4.24 *	0.02	0.02	4.97 *	2.07	0.29
降水 Rain	3.94 *	0.25	1.83	0.29	2.87	5.51 **	0.09	0.72	0.38
层次 Depth	207.53 ***	194.48 ***	202.33 ***	142.47 ***	22.87 ***	266.96 ***	239.41 ***	24.03 ***	51.28 ***
氮 $\times$ 降水 N $\times$ Rain	0.08	0.49	0.01	5.20 **	1.23	0.87	2.15	3.89 *	0.25
氮 $\times$ 层次 N $\times$ Depth	0.12	1.24	0.54	2.08	1.66	35.34 ***	1.05	0.59	1.30
降水 $\times$ 层次 Rain $\times$ Depth	1.95	0.16	0.35	3.10 *	1.62	8.20 **	1.28	0.44	1.04
氮 $\times$ 降水 $\times$ 层次 N $\times$ Rain $\times$ Depth	0.77	0.60	0.57	0.67	1.15	2.36 *	0.54	1.15	0.85

“ \*\*\* ”, “ \*\* ” 和 “ \* ” 差异显著性水平  $P < 0.001$ ,  $P < 0.01$  和  $P < 0.05$ ; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; Nav: 土壤速效氮 Available soil nitrogen; TN: 土壤全氮 Total soil nitrogen; Pav: 土壤速效磷 Available soil phosphorus; TP: 土壤全磷 Total soil phosphorus

### 2.3 植物生产力响应的调控及关联

响应比相关分析表明, Nav 正向调控最大高度和禾草 ANPP 但抑制豆科 ANPP ( $R^2 > 0.80$ ,  $P < 0.05$ )。TN 和莎草 ANPP 显著正相关 ( $R^2 = 0.77$ ,  $P = 0.04$ ), TP 与杂类草 ANPP、相对盖度和凋落物量显著负相关 ( $R^2 > 0.67$ ,  $P < 0.05$ )。pH 与 BGB 显著正相关 ( $R^2 = 0.64$ ,  $P = 0.02$ , 图 2), 而群落 ANPP 仅与 SOC 呈现边际正相关趋势 ( $R^2 = 0.64$ ,  $P = 0.06$ ), 但与优势功能群禾草和莎草 ANPP 显著正相关。BNPP 和 NPP 及  $\tau$  与其它因子均没有显著相关性。

冗余分析(RDA)结果表明, 根系生产力对氮、水变化的响应具有显著层次分异(图 3)。土壤养分指标共解释 58.9% 的地下生产力变异, 其中第一轴代表了 BGB (92.1%) 和 BNPP (89.5%) 的主要变异信息, 贡献率高达 99.0%。所有土壤养分指标对排序结果的影响均达到极显著水平 ( $P < 0.001$ ), 其中 Pav、SOC、Nav 和 TN 的相对贡献最大(各约 20%)。结构方程模型表明氮添加提高禾草和莎草 ANPP, 抑制豆科 ANPP。莎草和杂类草 ANPP 与降水改变 (CK-50%  $\rightarrow$  CK  $\rightarrow$  CK+50%) 正相关。豆科 ANPP 对 0—10 cm 和 30—40 cm BNPP 具有正向调控作用, 而 10—20 cm 和 20—30 cm BNPP 分别受其上层 BNPP 正向影响(图 4)。

## 3 讨论

### 3.1 高寒草甸地上生产力对氮、水变化的响应

高寒草甸土壤矿化过程受低温限制, 加之植物资源利用策略的分化及营养富集下的物种竞争排除效应<sup>[6, 9, 11]</sup>, 导致群落 ANPP 对氮添加的正响应呈现出功能群分异(表 1, 图 4), 这与已有研究结论一致<sup>[2-3, 5, 11]</sup>。具体而言, 禾草通过双重策略确立竞争优势: 生理维度上快速利用外源氮素 (Nav 与禾草 ANPP 正相关, 图 2) 提升光合性能<sup>[3, 17]</sup>; 形态维度上增加株高和叶面积指数(最大高度与禾草 ANPP 正相关, 图 2) 以拦截光资源并导致遮阴效应<sup>[6, 9, 33]</sup>。这种资源捕获优势强化了其群落优势种地位。豆科 ANPP 的负响应(表 1, 图 4) 主要源于氮添加抑制了根瘤菌固氮活性及体内碳氮养分的代谢失衡<sup>[2-3, 9]</sup>。高寒草甸莎草和杂类草植物因根系较浅<sup>[38]</sup>, 其 ANPP 对降水改变相对敏感(表 1, 图 4)。

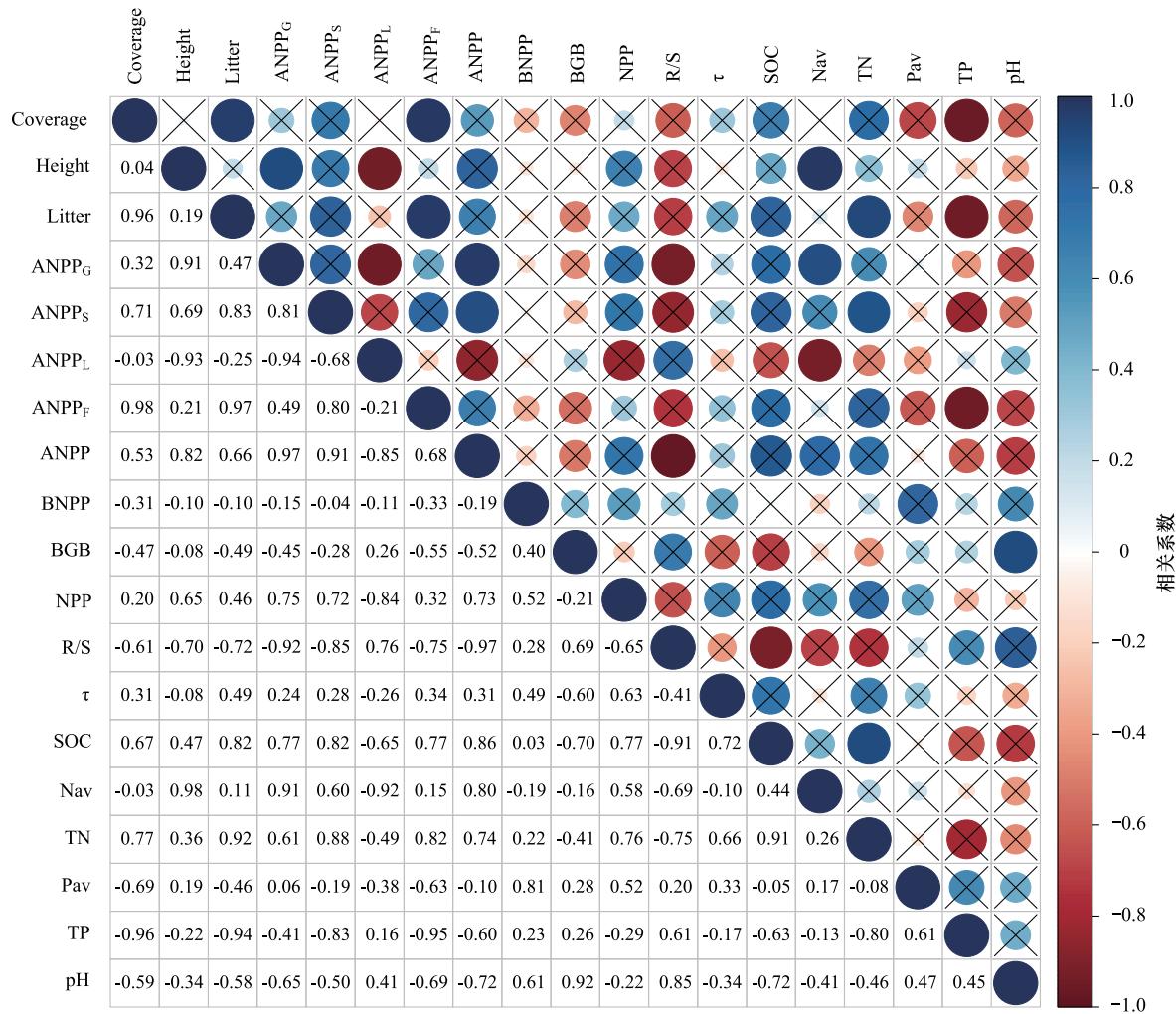


图2 群落地上净初级生产力、地下生产力及土壤养分的响应比的 Pearson 相关性分析

Fig.2 Pearson correlations among the response ratios of aboveground productivity, belowground productivity, and soil nutrients

图中数字为 Pearson 相关系数;“×”表示  $P > 0.05$ ; Coverage: 相对盖度 Relative coverage; Height: 最大高度 Maxima height; ANPP<sub>G</sub>: 禾草地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity of graminoids; ANPP<sub>S</sub>: 莎草地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity of sedges; ANPP<sub>L</sub>: 豆科地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity of legumes; ANPP<sub>F</sub>: 杂类草地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity of forbs; SOC: 土壤有机碳 Soil organic carbon; Nav: 土壤速效氮 Available soil nitrogen; TN: 土壤全氮 Total soil nitrogen; Pav: 土壤速效磷 Available soil phosphorus; TP: 土壤全磷 Total soil phosphorus

CK-50%降低群落 ANPP, 但 CK+50%无显著提升效应(图1), 反映了高寒草甸 ANPP 对干旱和增水的非对称响应<sup>[2-3, 22]</sup>。这一现象可能由于极端干旱一方面通过水分胁迫的直接作用, 另一方面通过抑制土壤微生物活性和养分矿化的间接作用<sup>[12, 15, 36]</sup>, 导致各功能群 ANPP 同步下降(图1, N-50%处理没有显著降低 ANPP 暗示氮添加的正效应中和了干旱的负效应)。而 CK+50%处理虽然增加了莎草和杂类草 ANPP, 但降低了禾草和豆科 ANPP, 功能群间的补偿效应维持了群落 ANPP 的稳定<sup>[14, 36]</sup>, 这与高寒草甸在适宜分布区对降水增加敏感性较弱的结论一致<sup>[35, 37]</sup>。此外, 由于高寒草甸土壤粗骨性强, 降水增加容易导致土壤养分淋溶, 从而削弱水分可利用性增加对 ANPP 的正效应<sup>[10, 18]</sup>。尽管功能群 ANPP 响应存在显著的异质性, 但 PERMANOVA 结果表明连续 8a 的氮、水试验处理尚未导致群落结构显著改变, 这可能与研究区高寒草甸植物物种丰富度较高及功能冗余有关<sup>[2-3]</sup>, 但其长期稳定性仍需持续观测。

作为群落优势种, 禾草通过资源捕获优势主导了群落 ANPP 对氮添加的正响应(表1, 图1), 印证了“优势

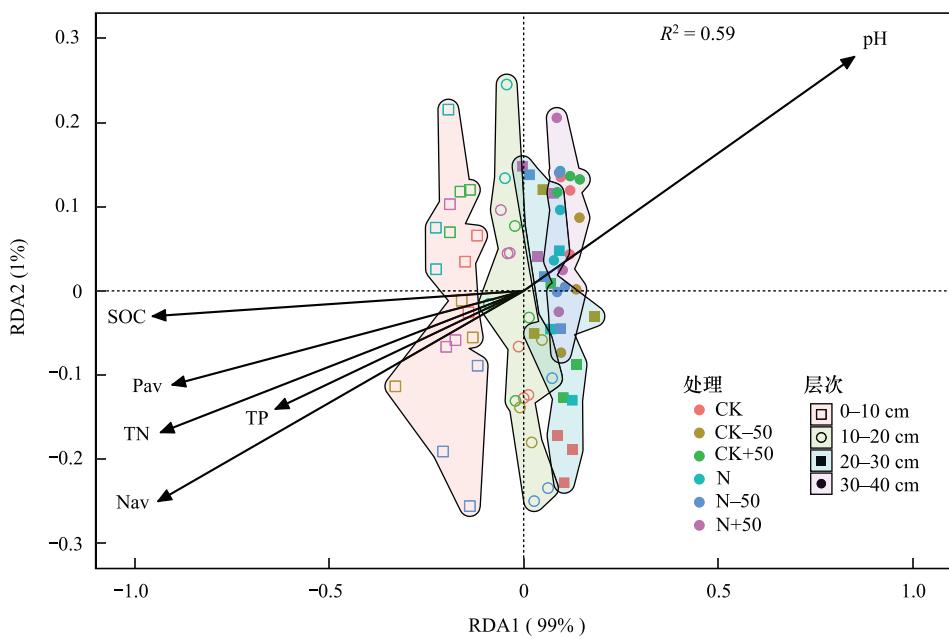


图3 根系生产力性状与土壤养分的冗余分析

Fig.3 Redundancy analysis of root productivity with soil nutrient factors

Fisher's C = 59.65 P = 0.76 df = 68

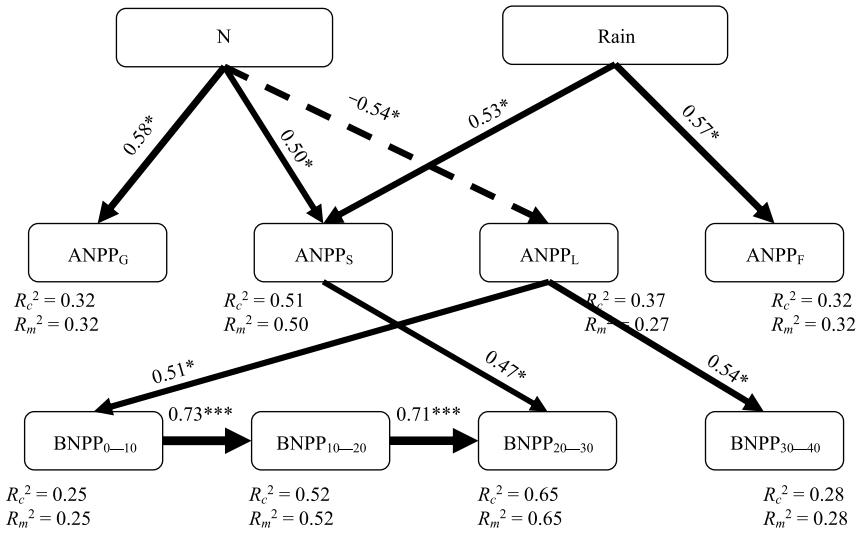


图4 植被净初级生产力对氮添加和降水改变的结构方程模型

Fig.4 Structural equation models for the responses of plant net primary productivity to the changes of nitrogen (N) and precipitation (Rain)

实线、短线分别表示正效应和负效应。线段上的数字为标准作用系数,线段的粗细为标准作用系数的10倍;“\*\*\*”,“\*\*”和“\*”表示 $P<0.001$ , $P<0.01$ 和 $P<0.05$ ;Rain:降水改变 Precipitation manipulation;  $R_c^2$ :条件  $R^2$  Conditional  $R^2$ ;  $R_m^2$ :边际  $R^2$  Marginal  $R^2$ ;BNPP<sub>0-10</sub>:0—10地下净初级生产力 0—10 cm belowground net primary productivity;BNPP<sub>10-20</sub>:10—20 地下净初级生产力 10—20 cm belowground net primary productivity;BNPP<sub>20-30</sub>:20—30 地下净初级生产力 20—30 cm belowground net primary productivity;BNPP<sub>30-40</sub>:30—40 地下净初级生产力 30—40 cm belowground net primary productivity

“种驱动假说”在草地植物生产力响应调控的普适性<sup>[4, 9]</sup>。氮、水变化对ANPP没有显著的交互作用(表1),主要表现出加性效应,这与全国尺度的相关研究结论一致<sup>[10]</sup>,可能与草本植物“挥霍型”资源利用策略有关<sup>[16]</sup>。

### 3.2 高寒草甸地下生产力对氮、水变化的响应

土壤深度是调控土壤养分和地下生产力对氮、水变化响应的主要因素(表2),这与高寒草甸土壤养分含量和根系生产力沿土壤剖面指数下降特征密切关联<sup>[2, 5]</sup>。BGB对CK-50%和N处理分别表现出正、负响应(图1)。其中,N处理导致各层BGB减少,符合资源最优分配理论<sup>[17, 24]</sup>,即氮添加下植物将光合产物优化分配给地上生长,这也可从根冠比的下降(图2)得到佐证,这与高寒草原的研究结果一致<sup>[12]</sup>。30—40 cm BGB( $RR=0.66\pm0.16$ ,  $P<0.001$ )极显著小于CK,表明氮添加对深层BGB的影响更为强烈,可能因深层BGB基数及稳定性较低导致其变化易被观测<sup>[2, 7]</sup>。CK-50%处理下BGB的增加主要源于0—10 cm BGB的增加,这反映了高寒草本植物通过表层根系增殖以应对干旱胁迫的生存策略<sup>[12, 15, 21]</sup>。

N处理导致BNPP和NPP下降(图1),表明高寒草甸植物根系生长的损失超过ANPP的增加,挑战了“氮添加提升植物生产力”的传统认知<sup>[7, 10, 17]</sup>,表明BNPP不变而仅用ANPP表征NPP的假设存在显著偏差<sup>[7, 17]</sup>。地下生产力的下降可归因于氮添加下养分限制减弱,植物延长根系寿命并降低周转需求<sup>[26]</sup>;或土壤酸化及其它养分限制导致根系构建成本增加<sup>[34]</sup>。BGB与pH的显著( $P=0.03$ )正相关以及BNPP与Pav边际显著( $P=0.09$ )正相关(图2)也部分支持上述解释。结构方程模型揭示豆科ANPP减少对BNPP的级联效应:豆科植物根系相对发达,作为BNPP的重要贡献者<sup>[2, 38]</sup>,其ANPP与0—10 cm和30—40 cm BNPP的正向关联(图4)也部分解释了氮添加导致BNPP的下降。CK±50%处理对BNPP负效应表明(图1),增水和干旱均会降低根系生产力,反映高寒植物根系生长的适宜水分条件相对苛刻。尽管PERMANOVA的结果表明地下生产力的垂向分布没有发生显著变化,但BNPP、NPP和 $\tau$ 下降仍预示氮、水变化下高寒草甸植被碳汇功能降低的潜在风险<sup>[14, 35]</sup>。

以氮添加为例,BGB和NPP分别减少147.0和95.7 g C/m<sup>2</sup>(植物碳含量为0.42),而0—40 cm SOC密度增加990.5 g C/m<sup>2</sup>(容重为1.02 g/cm<sup>3</sup>),BGB和NPP的减少表明SOC积累与根系碳输入解耦<sup>[1]</sup>。质量平衡计算表明(假设0—40 cm土壤微生物碳利用效率为0.5),BNPP和BGB减少量仅能贡献156.4 g C/m<sup>2</sup>,表明传统的“根系碳输入主导论”难以解释本研究SOC增加的观测结果<sup>[1]</sup>。因此,SOC密度的增加不仅可能来源于氮添加下增强的微生物碳泵作用<sup>[30]</sup>,而且与氮介导下难分解的植物残体酚类聚合物(或植物残体-矿物结合体)合成及积累密切相关<sup>[39]</sup>。未来研究需要基于长期试验,量化植物-微生物互作效应下的生物地球化学耦合过程,以全面评估高寒草甸生态系统碳汇功能的演变。

## 4 结论

青藏高原高寒草甸第8年的氮、水交互控制试验表明,氮添加与降水调控对群落ANPP的交互效应以加性作用为主,但其驱动强度存在显著的植物功能群差异;土壤性状响应具有垂直分异性,表层酸化与深层碱化并存,但土壤碳、氮、磷响应微弱;氮、水耦合导致BNPP、NPP及 $\tau$ 下降,显著削弱植被碳汇能力。研究成果为高寒草甸地下碳汇功能评估提供了关键参数,未来需进一步解析植被-微生物-矿物界面的生物地球化学过程,以支撑全球变化背景下青藏高原生态安全屏障的适应性管理。

### 参考文献(References):

- [1] Bai Y F, Cotrufo M F. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions. *Science*, 2022, 377(6606): 603-608.
- [2] Zhang F W, Li H Q, Zhu J B, Wang C Y, He Y L, Zhu J T, Yu Q, Zhou H K, Li Y N, Liang N S. Context dependencies in the responses of plant biomass and surface soil organic carbon content to nitrogen addition and precipitation change within alpine grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2025, 381: 109475.
- [3] 李红琴, 张法伟, 仪律北. 高寒草甸表层土壤和优势植物叶片的化学计量特征对降水改变和氮添加的响应. *植物生态学报*, 2023, 47(7): 922-931.
- [4] Seabloom E W, Adler P B, Alberti J, Biederman L, Buckley Y M, Cadotte M W, Collins S L, Dee L, Fay P A, Firn J, Hagenah N, Harpole W S, Hautier Y, Hector A, Hobbie S E, Isbell F, Knops J M H, Komatsu K J, Laungani R, MacDougall A, McCulley R L, Moore J L, Morgan J W, Ohlert T, Prober S M, Risch A C, Schuetz M, Stevens C J, Borer E T. Increasing effects of chronic nutrient enrichment on plant diversity loss

- and ecosystem productivity over time. *Ecology*, 2021, 102(2): e03218.
- [5] 杨元合, 张典业, 魏斌, 刘洋, 冯雪徽, 毛超, 徐玮婕, 贺美, 王璐, 郑志虎, 王媛媛, 陈蕾伊, 彭云峰. 草地群落多样性和生态系统碳氮循环对氮输入的非线性响应及其机制. *植物生态学报*, 2023, 47(1): 1-24.
- [6] Borer E T, Grace J B, Harpole W S, MacDougall A S, Seabloom E W. A decade of insights into grassland ecosystem responses to global environmental change. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1: 118.
- [7] Keller A B, Walter C A, Blumenthal D M, Borer E T, Collins S L, DeLaney L C, Fay P A, Hofmockel K S, Knops J M H, Leakey A D B, Mayes M A, Seabloom E W, Hobbie S E. Stronger fertilization effects on aboveground versus belowground plant properties across nine U.S. grasslands. *Ecology*, 2023, 104(2): e3891.
- [8] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.
- [9] Henn J J, Anderson K E, Brigham L M, Bueno de Mesquita C P, Collins C G, Elmendorf S C, Green M D, Huxley J D, Rafferty N E, Rose-Person A, Spasojevic M J. Long-term alpine plant responses to global change drivers depend on functional traits. *Ecology Letters*, 2024, 27(10): e14518.
- [10] Song J, Wan S Q, Piao S L, Xia J Y, Ning Y, Zheng M M, Hui D F, Ru J Y, Han J J, Feng J Y, Wang H D, Qiu X L. Global change and China's terrestrial carbon sink: a quantitative review of 30 years' ecosystem manipulative experiments. *Ecological Monographs*, 2025, 95(1): e70005.
- [11] 潘珍珍, 王瑞兵, 陈欢, 赵维, 蚌绍豪, 任正炜, 周小龙. 物种多样性驱动高寒草甸地上生产力对养分添加的响应. *生态学报*, 2025, 45(4): 1865-1877.
- [12] 吴江航, 李洋, 王迎新, 刘向, 孙建. 高寒草地植物群落地上-地下净初级生产力权衡. *生态学报*, 2024, 44(2): 793-804.
- [13] Ma H Z, Mo L D, Crowther T W, Maynard D S, van den Hoogen J, Stocker B D, Terrer C, Zohner C M. The global distribution and environmental drivers of aboveground versus belowground plant biomass. *Nature Ecology & Evolution*, 2021, 5(8): 1110-1122.
- [14] Jiang L C, Wang J, Yang G J, Ning Q S, Wang Y L, Li S, Yu L F, Liu H J, Lü X T, Jiang Y, Han X G, Wei C Z, Zhang H Y. Labile carbon input alleviates nitrogen-induced community instability in a meadow steppe. *Journal of Ecology*, 2025, 113(3): 742-752.
- [15] Yu Q, Xu C, Wu H H, Ke Y G, Zuo X A, Luo W T, Ren H Y, Gu Q, Wang H Q, Ma W, Knapp A K, Collins S L, Rudgers J A, Luo Y Q, Hautier Y, Wang C J, Wang Z W, Jiang Y, Han G D, Gao Y Z, He N P, Zhu J T, Dong S K, Xin X P, Yu G R, Smith M D, Li L H, Han X G. Contrasting drought sensitivity of Eurasian and North American grasslands. *Nature*, 2025, 639(8053): 114-118.
- [16] Teuling A J, Seneviratne S I, Stöckli R, Reichstein M, Moors E, Ciais P, Luyssaert S, van den Hurk B, Ammann C, Bernhofer C, Dellwik E, Gianelle D, Gielen B, Grünwald T, Klumpp K, Montagnani L, Moureaux C, Sottocornola M, Wohlfahrt G. Contrasting response of European forest and grassland energy exchange to heatwaves. *Nature Geoscience*, 2010, 3(10): 722-727.
- [17] Fay P A, Prober S M, Harpole W S, Knops J M H, Bakker J D, Borer E T, Lind E M, MacDougall A S, Seabloom E W, Wragg P D, Adler P B, Blumenthal D M, Buckley Y M, Chu C J, Cleland E E, Collins S L, Davies K F, Du G Z, Feng X H, Firn J, Gruner D S, Hagenah N, Hautier Y, Heckman R W, Jin V L, Kirkman K P, Klein J, Ladwig L M, Li Q, McCulley R L, Melbourne B A, Mitchell C E, Moore J L, Morgan J W, Risch A C, Schütz M, Stevens C J, Wedin D A, Yang L H. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 2015, 1: 15080.
- [18] 井光花, 陈智坤, 路强强, 张昭, 赵宁, 贺丽燕, 毛祝新, 李伟. 半干旱黄土区不同管理措施下草地群落结构对短期氮、水添加的响应. *生态学报*, 2021, 41(20): 8192-8201.
- [19] Peng Y, Yang J X, Seabloom E W, Leitch A R, Leitch I J, Wang R Z, Wei C Z, Han X G. Nutrient effects on plant diversity loss arise from nutrient identity and decreasing niche dimension. *Ecology*, 2025, 106(1): e4496.
- [20] Ye C L, Chen D M, Hall S J, Pan S, Yan X B, Bai T S, Guo H, Zhang Y, Bai Y F, Hu S J. Reconciling multiple impacts of nitrogen enrichment on soil carbon: plant, microbial and geochemical controls. *Ecology Letters*, 2018, 21(8): 1162-1173.
- [21] Smith M D, Wilkins K D, Holdrege M C, Wilfahrt P, Collins S L, Knapp A K, Sala O E, Dukes J S, Phillips R P, Yahdjian L, Gherardi L A, Ohlert T, Beier C, Fraser L H, Jentsch A, Loik M E, Maestre F T, Power S A, Yu Q, Felton A J, Munson S M, Luo Y Q, Abdoli H, Abedi M, Alados C L, Alberti J, Alon M, An H, Anacker B, Anderson M, Auge H, Bachle S, Bahalkeh K, Bahn M, Batbaatar A, Bauerle T, Beard K H, Behn K, Beil I, Biancari L, Blindow I, Bondaruk V F, Borer E T, Bork E W, Bruschetti C M, Byrne K M, Cahill J F Jr, Calvo D A, Carbognani M, Cardoni A, Carlyle C N, Castillo-Garcia M, Chang S X, Chieppa J, Cianciaruso M V, Cohen O, Cordeiro A L, Cusack D F, Dahlke S, Daleo P, D'Antonio C M, Dietterich L H, Doherty T S, Dubbert M, Ebeling A, Eisenhauer N, Fischer F M, Forte T G W, Gebauer T, Gozalbo B, Greenville A C, Guidoni-Martins K G, Hannusch H J, Haugum S V, Hautier Y, Hefting M, Henry H A L, Hoss D, Ingrisch J, Iribarne O, Isbell F, Johnson Y, Jordan S, Kelly E F, Kimmel K, Kreyling J, Kröel-Dulay G, Kröpfl A, Kübert A, Kulmatiski A, Lamb E G, Larsen K S, Larson J, Lawson J, Leder C V, Linstädtter A, Liu J L, Liu S R, Lodge A G, Longo G, Loyd A, Luan J W, Lubbe F C, MacFarlane C, Mackie-Haas K, Malyshev A V, Maturano-Ruiz A, Merchant T, Metcalfe D B, Mori A S, Mudongo E, Newman G S, Nielsen U N, Nimmo D, Niu Y J, Nobre P, O'Connor R C, Ogaya R, Oñatibia G R, Orbán I, Osborne B, Oftinowski R, Pärtel M, Penuelas J, Peri P L, Peter G, Petraglia A, Picon-Cochard C, Pillar V D, Piñeiro-Guerra J M, Plough L W, Plowes R M, Portales-Reyes C, Prober S M, Pueyo Y, Reed S C, Ritchie E G, Rodríguez D A, Rogers W E, Roscher C, Sánchez A M, Santos B A, Scarfó M C, Seabloom E W, Shi B K, Souza L, Stampfli A, Standish R J, Sternberg M, Sun W, Sünnemann M, Tedder M, Thorvaldsen P, Tian D S, Tielbörger K, Valdecantos A, van den Brink L, Vandvik V,

- Vankoughnett M R, Velle L G, Wang C H, Wang Y, Wardle G M, Werner C, Wei C Z, Wiehl G, Williams J L, Wolf A A, Zeiter M, Zhang F W, Zhu J T, Zong N, Zuo X A. Extreme drought impacts have been underestimated in grasslands and shrublands globally. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2024, 121(4) : e2309881120.
- [22] Wilcox K R, Shi Z, Gherardi L A, Lemoine N P, Koerner S E, Hoover D L, Bork E, Byrne K M, Cahill J Jr, Collins S L, Evans S, Gilgen A K, Holub P, Jiang L F, Knapp A K, LeCain D, Liang J Y, Garcia-Palacios P, Peñuelas J, Pockman W T, Smith M D, Sun S H, White S R, Yahdjian L, Zhu K, Luo Y Q. Asymmetric responses of primary productivity to precipitation extremes: a synthesis of grassland precipitation manipulation experiments. *Global Change Biology*, 2017, 23(10) : 4376-4385.
- [23] Zhang F W, Li H Q, Zhu J B, Si M K, Fan B, Zhou H K, Li Y N. Precipitation determines the spatial variability of vegetation and topsoil organic carbon densities of alpine grasslands in the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Ecosystems*, 2025, 28(1) : 12.
- [24] Cleland E E, Lind E M, DeCrappeo N M, DeLorenze E, Wilkins R A, Adler P B, Bakker J D, Brown C S, Davies K F, Esch E, Firn J, Gressard S, Gruner D S, Hagenah N, Harpole W S, Hautier Y, Hobbie S E, Hofmockel K S, Kirkman K, Knops J, Kopp C W, La Pierre K J, MacDougall A, McCulley R L, Melbourne B A, Moore J L, Prober S M, Riggs C, Risch A C, Schuetz M, Stevens C, Wragg P D, Wright J, Borer E T, Seabloom E W. Belowground biomass response to nutrient enrichment depends on light limitation across globally distributed grasslands. *Ecosystems*, 2019, 22(7) : 1466-1477.
- [25] Borer E T, Harpole W S, Adler P B, Lind E M, Orrock J L, Seabloom E W, Smith M D. Finding generality in ecology: a model for globally distributed experiments. *Methods in Ecology and Evolution*, 2014, 5(1) : 65-73.
- [26] Fornara D A, Tilman D. Soil carbon sequestration in prairie grasslands increased by chronic nitrogen addition. *Ecology*, 2012, 93(9) : 2030-2036.
- [27] Brown R F, Collins S L. as above, not so below: long-term dynamics of net primary production across a dryland transition zone. *Global Change Biology*, 2023, 29(14) : 3941-3953.
- [28] Eskelinen A, Harpole W S, Jessen M T, Virtanen R, Hautier Y. Light competition drives herbivore and nutrient effects on plant diversity. *Nature*, 2022, 611(7935) : 301-305.
- [29] Peng Y F, Yang Y H. Allometric biomass partitioning under nitrogen enrichment: Evidence from manipulative experiments around the world. *Scientific Reports*, 2016, 6: 28918.
- [30] Liang C, Schimel J P, Jastrow J D. The importance of anabolism in microbial control over soil carbon storage. *Nature Microbiology*, 2017, 2: 17105.
- [31] Dong K, Li W J, Tang Y L, Ma S H, Jiang M L. Co-limitation of N and P is more prevalent in the Qinghai-Tibetan Plateau grasslands. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1140462.
- [32] Dainese M, Crepaz H, Bottarin R, Fontana V, Guariento E, Hilpold A, Obojes N, Paniccia C, Scotti A, Seeber J, Steinwandter M, Tappeiner U, Niedrist G. Global change experiments in mountain ecosystems: a systematic review. *Ecological Monographs*, 2024, 94(4) : e1632.
- [33] Wang Y H, Wang C, Ren F, Jing X, Ma W H, He J S, Jiang L. Asymmetric response of aboveground and belowground temporal stability to nitrogen and phosphorus addition in a Tibetan alpine grassland. *Global Change Biology*, 2023, 29(24) : 7072-7084.
- [34] Mack M C, Schuur E A G, Bret-Harte M S, Shaver G R, Chapin F S. Ecosystem carbon storage in Arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature*, 2004, 431(7007) : 440-443.
- [35] 李明, 王军邦, 张秀娟, 张溢, 王之嵘, 杨永胜. 未来气候情景下青藏高原高寒草原与高寒草甸优势种潜在适宜区分布预测. *生态学报*, 2024, 44(22) : 10162-10177.
- [36] 刘慧慧, 胡国铮, 干珠扎布, 冀国旭, 王子欣, 高清竹, 王庆锁, 严俊, 旦久罗布. 高寒草甸植物群落功能多样性对不同生长期干旱的响应机制. *生态学报*, 2023, 43(16) : 6605-6616.
- [37] Du Q Q, Guan Q Y, Sun Y F, Wang Q Z, Zhang J, Xiao X, Liu H Q, Yang X Y, Zhang E Y. Legacy effects of extreme drought and wetness events on mountain grassland ecosystems and their elevation dependence. *Journal of Hydrology*, 2024, 630: 130757.
- [38] Liu H Y, Mi Z R, Lin L, Wang Y H, Zhang Z H, Zhang F W, Wang H, Liu L L, Zhu B, Cao G M, Zhao X Q, Sanders N J, Classen A T, Reich P B, He J S. Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16) : 4051-4056.
- [39] Fang H J, Cheng S L, Yu G R, Yang X M, Xu M J, Wang Y S, Li L S, Dang X S, Wang L, Li Y N. Nitrogen deposition impacts on the amount and stability of soil organic matter in an alpine meadow ecosystem depend on the form and rate of applied nitrogen. *European Journal of Soil Science*, 2014, 65(4) : 510-519.
- [40] Zhu J T, Zong N, Shi P L, He Y L, Yang X, Zhang Y J, Jiang L. Resource co-limitation of community biomass but not structure of an alpine grassland. *Ecology*, 2023, 104(11) : e4167.
- [41] Hedges L V, Gurevitch J, Curtis P S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology. *Ecology*, 1999, 80(4) : 1150.
- [42] Viechtbauer W. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software*, 2010, 36(3) : 1-48.