

李文宇, 张扬建, 沈若楠, 等. 氮磷共限制青藏高原高寒草甸生态系统碳吸收. 应用生态学报, 2022, 33(1): 51-58

Li W-Y, Zhang Y-J, Shen R-N, et al. Ecosystem carbon uptake was co-limited by nitrogen and phosphorus in alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. Chinese Journal of Applied Ecology, 2022, 33(1): 51-58

氮磷共限制青藏高原高寒草甸生态系统碳吸收

李文宇^{1,2} 张扬建^{1,3,4} 沈若楠^{1,2} 朱军涛^{1*} 丛楠¹

(¹中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室, 拉萨高原实验站, 北京 100101; ²中国科学院大学, 北京 100049; ³中国科学院青藏高原地球科学卓越创新中心, 北京 100101; ⁴中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049)

摘要 随着人类活动加剧, 青藏高原高寒草地面临外来资源输入的威胁, 而外源资源输入如氮、磷、钾(N、P、K)及其交互作用如何影响高寒草地生态系统碳循环尚不明确。本研究在藏北高寒草甸进行了连续3年N、P、K元素交互的添加试验, 测定群落盖度和生态系统碳交换等数据, 旨在阐明资源添加对高寒草甸生态系统碳交换过程的影响。结果表明: 在植物生长季, 高寒草甸生态系统总体表现为碳汇, 对照下NEE均值为 $-13.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。单独添加N、P、K对生态系统净CO₂交换(NEE)、生态系统呼吸(ER)和总生态系统生产力(GEP)等碳通量组分均无显著影响; 在NP、NPK组合添加下NEE显著增加了95.3%和63.9%, GEP显著增加了45.5%和33.0%, 而ER没有显著改变。NP、NPK组合添加主要通过提高植物群落盖度和影响生态系统水分利用效率提高NEE和GEP, 其中植物群落盖度分别提高了18.1%和21.4%。NP资源添加提高了高寒草甸生产力和自养呼吸, 但同时可能导致土壤酸化, 抑制异养呼吸, 二者相互抵消, 从而没有改变ER。对于养分匮乏的高寒草甸, 单独添加N、P、K和NK、PK组合添加没有改变生态系统碳交换, 而NP组合添加提高了NEE和GEP, 表明高寒草甸生态系统碳吸收过程可能受到N、P等多种养分资源的共同限制。

关键词 碳交换; 共限制; 高寒草甸; 青藏高原

Ecosystem carbon uptake was co-limited by nitrogen and phosphorus in alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. LI Wen-yu^{1,2}, ZHANG Yang-jian^{1,3,4}, SHEN Ruo-nan^{1,2}, ZHU Jun-tao^{1*}, CONG Nan¹ (¹Lhasa Plateau Ecosystem Research Station, Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³CAS Center for Excellence in Tibetan Plateau Earth Sciences, Beijing 100101, China; ⁴College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

Abstract: Alpine grassland is threatened by the import of chemicals, fertilizers and other external resources with increasing human activities on the Qinghai-Tibet Plateau. It is unclear how carbon cycle of alpine grasslands is affected by the inputs of external resources such as nitrogen, phosphorus, and potassium (N, P, K) and their interactions. We conducted a 3 year experiment on the interactive addition of N, P and K with alpine grassland as the research object to clarify ecosystem carbon exchange process in response to resource addition by measuring community coverage and ecosystem carbon exchange. The results showed the alpine meadow was represented by carbon sequestration during the growing season. The mean value of net ecosystem CO₂ exchange (NEE) was $-13.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ under the control treatment. NEE, ecosystem respiration (ER), and gross ecosystem productivity (GEP) showed no significant responses when N, P and K were added separately. NEE was significantly increased by 95.3% and 63.9%, GEP was significantly increased by 45.5% and 33.0% under the combined addition of NP and NPK, but ER remained stable. The combined addition of NP or NPK mainly increased NEE and GEP by increasing the coverage of plant communities and affecting ecosystem water use efficiency. Plant community coverage was increased by 18.1% and 21.4%, respectively. The addition of NP increased productivity and autotrophic respiration in alpine meadow. It might cause soil acidification to inhibit heterotrophic respiration, thereby did not change ER due to the two aspects canceling each other out. The addition of N, P, K alone and NK and PK did not change eco-

本文由国家重点研发计划项目(2017YFA0604802)和国家自然科学基金项目(41991234, 42077422, U20A2009)资助。

2021-02-13 收稿, 2021-06-28 接受。

* 通讯作者 E-mail: zhuajt@igsrr.ac.cn

system carbon exchange, while the combined addition of NP increased NEE and GEP on the nutrient-deficient alpine meadows, indicating that ecosystem carbon uptake was co-limited by N and P in alpine meadow.

Key words: carbon exchange; co-limitation; alpine meadow; Qinghai-Tibet Plateau.

青藏高原由于其独特的地理位置和气候条件,孕育了典型的高寒草地生态系统。其中高寒草甸面积为 $1.28 \times 10^6 \text{ km}^2$, 是我国高寒草甸占地面积最大的区域^[1], 也是高原畜牧业的主产区。高寒草甸土壤贮存着巨大的根系生物量和有机碳, 是全球重要的碳库, 深刻影响着全球陆地生态系统碳循环^[2-3]。由于高、寒、旱等环境特点, 高寒草甸的各种生态环境阈值常处于临界状态, 对环境变化极其敏感。近些年来, 在气候变暖、超载放牧和鼠害等自然和人为干扰的冲击下, 高寒草甸出现局部退化和沙化。如, 气候变暖会延迟高寒草甸优势植物物候, 降低植物物种丰富度, 改变群落物种组成和植物功能群^[4], 从而影响生态系统碳的吸收与释放等^[5]。目前已开展了大量的关于增温、氮沉降以及降水变化等对高寒草地碳交换影响的研究, 但高寒草甸, 尤其是高原腹地的高寒草甸多处于干旱和半干旱地区, 土壤有效养分匮乏, 氮、磷不足或缺乏, 钾较丰富^[6], 其生态系统碳交换过程如何响应氮、磷、钾等多种资源输入尚不明确。

目前, 青藏高原正经历着剧烈的环境变化和人为干扰, 随着全球 N 沉降的增加, 从 1980 到 2010 年, 青藏高原 N 沉降翻了 5 倍, 从 $1 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2}$ 增加到 $5 \text{ kg N} \cdot \text{hm}^{-2}$ ^[7]; 另外, 随着人口增加和流动、退牧还草, 以及大面积的人工种草等社会经济活动的增强, 高寒草地面面临着化学、肥料和其他外来资源摄入和添加的威胁。有研究表明, 高寒草地生态系统对氮的输入具有高度敏感性^[8-9], 短期氮输入可以显著提高草甸草原的地上生物量和净生态系统 CO_2 交换 (net ecosystem CO_2 exchange, NEE)^[8-10], 因此氮输入会通过促进净生态系统碳交换的方式提高总生态系统生产力 (gross ecosystem productivity, GEP)。对于地上部分, 氮添加可以增加植物冠层盖度、高度及凋落物, 从而减少下层植被可获得的光照, 导致下层植被光合作用降低, 限制其生长, 从而改变植物群落物种组成, 影响生态系统的碳固存^[8]。对于地下部分, 氮添加会提高土壤氮的有效性, 一方面降低氮可利用性的限制可能促进生态系统碳积累^[11-12], 另一方面大量氮的输入可能使土壤酸化, 影响微生物活性以及碱基阳离子组成, 降低异养呼吸等^[13-15], 进而影响生态系统的碳排放 (eco-

system respiration, ER)。生态系统氮的持续输入可能破坏植物与土壤之间原有的平衡, 导致植物生长发育可能会受到其他元素, 如磷、钾等的限制。不同营养元素对植物生长发育和生态系统碳交换也可能存在交互作用, 但试验验证不同元素对高寒草甸生态系统碳交换交互作用的研究还很缺乏。因此, 本研究在青藏高原腹地的高寒草甸布设多种元素添加控制试验, 研究单独和多种元素组合添加对高寒草甸生态系统碳过程的影响及其机制, 为青藏高原高寒草甸适应性管理和应对全球变化提供科学依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究区位于西藏自治区那曲市色尼区曲果仁母村中国科学院地理科学与资源研究所那曲站 ($31^\circ 38' 38'' \text{ N}$, $92^\circ 00' 50'' \text{ E}$, 海拔 4585 m), 位于藏北核心地带 (图 1)。该地区属于高原亚寒带季风半湿润气候区, 平均海拔 4500 m 以上, 气候干燥, 全年大风日 100 d 左右, 平均风速 $2.7 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$, 最大风速可达 $26.3 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$; 年平均气温 $-1.16 \text{ }^\circ\text{C}$, 全年日照时数 2788 h; 年降水量 430 mm, 降水集中在 6—9 月, 占全年降水量的 85.0% (以上数据来自中国气象科学数据共享服务网那曲站点, <http://www.nmic.cn>), 全年无绝对无霜期, 每年 10 月至次年 5 月为风雪期和土壤冻结期。植被类型为典型的高寒草甸, 优势种主要是高山嵩草 (*Kobresia pygmaea*), 常见伴生种有钉柱委陵菜 (*Potentilla saundersiana*)、无茎黄鹌菜 (*Youngia simulatrix*)、藏西风毛菊 (*Saussurea*

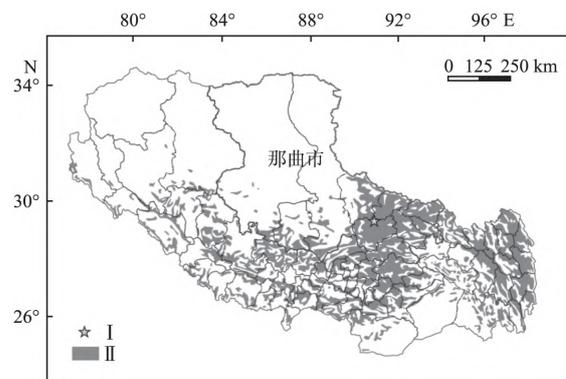


图 1 研究区地理位置

Fig.1 Geographical location of the study area.

I: 研究区 Study area; II: 高寒草甸 Alpine meadow.

stoliczkai)、矮羊茅 (*Festuca coelestis*)、楔叶委陵菜 (*Potentilla cuneata*) 和矮火绒草 (*Leontopodium nanum*) 等, 土壤类型为高山草甸土^[16]。

1.2 试验设计

于 2018 年生长季开始施肥处理, 持续 3 年。设置对照 (CK)、氮 (N)、磷 (P)、钾 (K)、氮磷 (NP)、氮钾 (NK)、磷钾 (PK)、氮磷钾 (NPK) 共 8 个处理, 每处理 6 个重复, 共计 48 个小区, 小区面积为 6 m×6 m, 过道为 2 m。氮、磷、钾的添加量均为 10 g·m⁻²·a⁻¹, 其中氮采用树脂包膜尿素 (含纯 N 量为 44.0%), 磷采用重过磷酸钙 (含 P₂O₅ 量为 40.0%, 含纯 P 量为 17.0%), 钾采用硫酸钾 (含 K₂O 量为 50.0%, 含纯 K 量为 40.0%)。在每年植物生长季的 6 月上旬, 一次性将肥料均匀地撒施在对应的试验小区内。

1.3 样方调查

植物群落调查一年 2 次, 观测时间分别为春季 (6 月下旬) 和秋季 (8 月中旬)。在每个小区的中心选取一个 0.5 m×0.5 m 的固定样方。调查指标包括物种的高度、盖度、多度 (株丛数)、群落总盖度等。

1.4 碳交换监测

在 2020 年生长季 7—9 月, 每个试验处理随机选择 4 个重复对生态系统碳交换过程进行连续监测。利用 Li-6400 便携式光合仪连接透明交换箱获取一定时间内腔室的 CO₂ 气体交换速率。交换箱是由透明有机玻璃和不锈钢制成的边长 30 cm 的正方体, 箱内安装小风扇保证箱内气体混合均匀, 同时, 在每个样地中安装一个底座 (30 cm×30 cm 不锈钢制成), 高 8 cm, 插入地下 5 cm, 地上部分 3 cm, 以防止气体泄漏。生长季每月监测两次, 选择晴朗且云量少的天气, 在 9:00—12:00 对生态系统净碳交换 (NEE) 进行连续监测, 仪器设定时间为 90 s, 每 2 s 记录 1 次数据, 共计 30 个 CO₂ 气体浓度数据用于计算 NEE。打开箱体使 CO₂ 浓度恢复到大气水平下, 盖上遮阳罩, 同上方法记录数据, 用于计算 ER。其中 NEE 为负值代表净 CO₂ 吸收, 正值代表净 CO₂ 释放。而总生态系统生产力 (GEP) 则为 NEE 和 ER 的加和。同时, 通过 Li-6400 导出数据获取生态系统尺度的水分利用效率 (WUE)。

1.5 数据处理

采用线性混合效应模型, 以试验处理和测量时间为固定因子, 以试验小区为随机因子, 研究了多种元素添加以及测量时间对生态系统 NEE、ER、GEP 的影响。利用 Tukey HSD 检验评估 NEE、ER、GEP

以及群落盖度、不同功能群盖度和水分利用效率在不同处理之间的差异。以上分析均利用 R 4.0.2 软件完成。采用结构方程模型 (SEM) 分析不同资源添加对 GEP 影响的因果路径。首先利用 Amos 建立一个考虑所有可能路径的饱和模型, 根据结果删除不显著路径, 得到最终模型, 选取 χ^2 、自由度 (df)、绝对适配指数 (RMSE, <0.05) 进行模型评价, 采用 Origin 2018、ArcGIS 软件作图。

NEE 和 ER 通过以下公式计算:

$$NEE = 30 \times K \times P \times (1 - y) / 8.314 (T_{air} + 273.15)$$

式中: K 为透明箱中 CO₂ 体积变化的速率, 即在箱体透光状态下, 用 90 s 内记录的 90 次 CO₂ 浓度数值求得的变化斜率; y 为测定过程中透明箱中 H₂O 的体积; P 为大气压强 (Pa); T_{air} 是箱室内的温度 (°C)。ER 的测定方法与 NEE 相同, 只是用黑布遮住了箱体, 从而避免植物进行光合作用, 计算方法同上。

2 结果与分析

2.1 大气温度和降水量的变化

由图 2 可以看出, 2020 年生长季 (6—9 月) 的大气平均温度同过去多年平均 (2013—2019 年) 相比增加了 7.5%, 降雨量同过去多年平均相比增加了

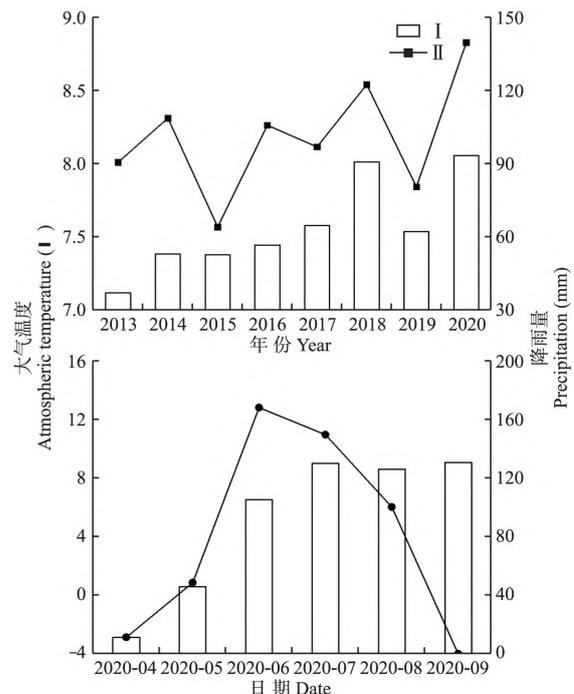


图 2 生长季大气温度与降雨量的变化

Fig.2 Changes of atmospheric temperature and precipitation in growing season.

I: 大气温度 Atmospheric temperature; II: 降雨量 Precipitation.

54.3%。从 2013 年到 2020 年,降雨量、生长季平均温度总体呈上升趋势,2020 年生长季的平均温度(8.05 °C)和月平均降雨量(139.47 mm)相比前几年都要高。2020 年 4—9 月的降雨量呈现出一个先增加后降低的单峰型的季节动态特征,6 月降雨达到峰值(168.30 mm),生长季 7—9 月降雨量呈递减的趋势,生长季 7、8、9 月,月平均温度变化不明显,分别为 9.01、8.63、9.08 °C。

2.2 氮、磷、钾添加对生态系统碳通量组分的影响

由表 1 可以看出,通过混合效应模型结果分析可得,测量时间对 NEE、GEP 和 ER 均有显著影响。氮、磷添加(N、P)及其交互作用(N×P)对 NEE、GEP、ER 均有显著影响,磷、钾的交互作用(P×K)对 NEE、GEP 有显著影响,磷、钾的交互作用(P×K)对 ER 没有显著影响,其他处理的交互作用对 GEP、NEE、ER 均没有显著影响。由图 3 可以看出,2020 年在不同处理下,NEE 为负值,表明研究区域表现为碳汇,对照下 NEE 均值为 $-13.0 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。NEE 和 GEP 在氮(N)、磷(P)、钾(K)单独添加和氮钾(NK)同时添加、磷钾同时添加(PK)时均没有显著变化,同时添加氮、磷(NP)和氮、磷、钾(NPK)的处理下,NEE 和 GEP 有显著改变,NEE 分别增加了 95.3%和 63.9%,GEP 分别增加了 45.5%和 33.0%。而在不同处理下,ER 均没有显著变化。

表 1 不同处理下混合效应模型分析

Table 1 Analysis of mixed effects model under different treatments

处理 Treatment	NEE		GEP		ER	
	F	P	F	P	F	P
N	27.41	0.000	34.77	0.000	13.01	0.000
P	16.48	0.000	7.32	0.007	0.00	0.957
K	0.14	0.705	1.79	0.183	3.01	0.085
Time	16.49	0.000	6.61	0.000	3.24	0.015
N×P	15.00	0.000	24.14	0.000	12.76	0.000
N×K	0.43	0.514	0.15	0.700	1.52	0.219
P×K	5.17	0.025	4.28	0.041	0.60	0.441
N×Time	0.47	0.758	0.69	0.603	0.70	0.596
P×Time	0.10	0.982	0.11	0.978	0.25	0.909
K×Time	1.02	0.400	0.28	0.893	0.40	0.807
N×P×K	0.11	0.736	0.00	0.968	0.04	0.848
N×P×Time	0.34	0.848	0.16	0.956	0.68	0.605
N×K×Time	0.48	0.746	0.34	0.851	0.17	0.953
P×K×Time	0.83	0.510	0.18	0.949	0.27	0.894
N×P×K×Time	0.93	0.448	0.35	0.846	0.16	0.957

Time: 监测时间 Measurement time. NEE: 净生态系统 CO₂ 交换 Net ecosystem CO₂ exchange; GEP: 总生态系统生产力 Gross ecosystem productivity; ER: 生态系统呼吸 Ecosystem respiration.

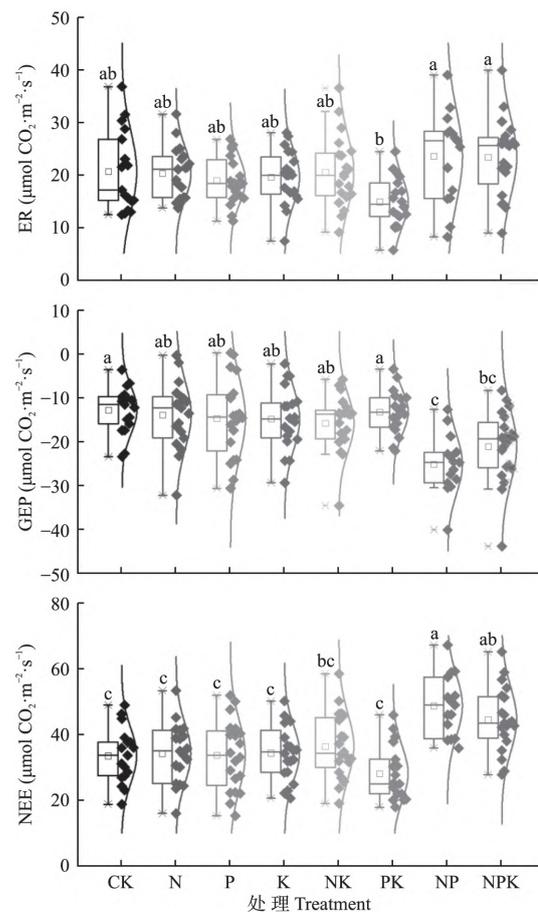


图 3 氮、磷、钾添加对净生态系统 CO₂ 交换、总生态系统生产力及生态系统呼吸的影响

Fig.3 Effects of nitrogen, phosphorus and potassium additions on net ecosystem carbon dioxide exchange, total ecosystem productivity and ecosystem respiration.

CK: 对照 Control; N: 氮添加 Nitrogen addition; P: 磷添加 Phosphorus addition; K: 钾添加 Potassium addition; NK: 氮钾添加 Nitrogen and potassium addition; PK: 磷钾添加 Phosphorus and potassium addition; NP: 氮磷添加 Nitrogen and phosphorus addition; NPK: 氮磷钾添加 Nitrogen, phosphorus and potassium addition. NEE: 净生态系统 CO₂ 交换 Net ecosystem CO₂ exchange; GEP: 总生态系统生产力 Gross ecosystem productivity; ER: 生态系统呼吸 Ecosystem respiration. 不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$) Different small letters indicated significant difference among different treatments at 0.05 level. 下同 The same below.

2.3 氮、磷、钾添加下生态系统碳通量的季节动态变化

由图 4 可以看出,随着测量时间的推移,ER 呈现先升高后降低再升高的非线性季节动态特征,在 9 月初生长季末期达到峰值,为 $28.00 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。NEE 与 ER 相反,呈现先降低再升高再降低的非线性季节动态特征,且在 8 月初生长季旺盛期达到峰值,为 $-31.79 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。GEP 基本呈下降的季节动态特征,且在 7 月末生长季旺盛期 GEP 达到峰值,为 $49.87 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。氮磷同时添加

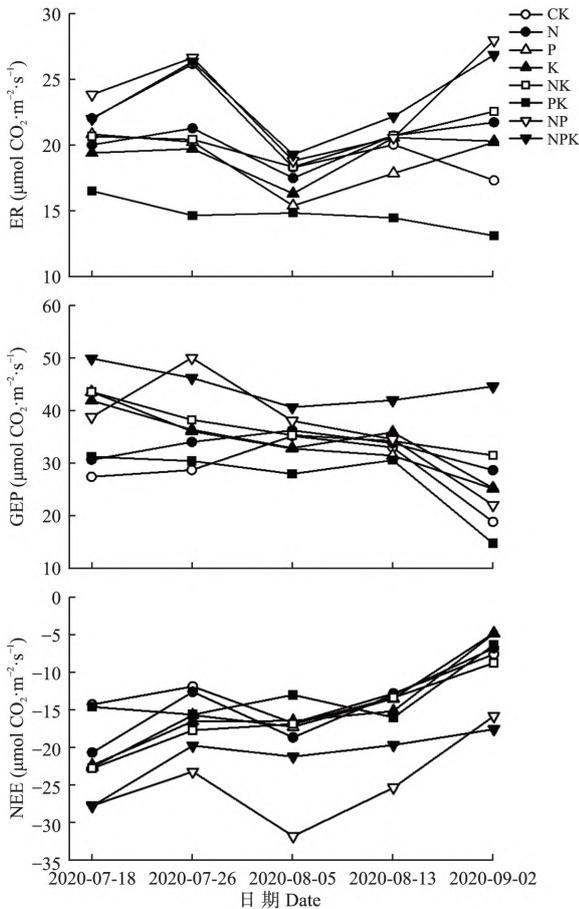


图 4 不同处理下生态系统呼吸、总生态系统生产力和净生态系统碳交换的季节动态

Fig.4 Seasonal dynamics of ecosystem respiration , total ecosystem productivity , and net ecosystem carbon exchange under different treatments.

(NP) 和氮磷钾同时添加(NPK) 两种处理显著提高 NEE 和 GEP ,但是对 ER 的增加影响不显著。

2.4 不同处理对群落盖度和水分利用效率的影响及结构方程模型归因分析

由图 5 可以看出 ,氮、磷、钾单独添加时对群落总盖度、莎草科的盖度均无显著影响 ,只有氮、磷同时添加(NP) 和氮、磷、钾同时添加(NPK) 可以显著提高群落总盖度和莎草科盖度 ,植物群落盖度分别提高了 18.1% 和 21.4% ,并且在不同处理下群落总盖度和莎草科盖度的变化趋势基本一致 ,这表明不同处理主要通过影响莎草科植被的盖度从而影响总盖度。而不同处理下 ,除莎草科以外其他科盖度以及植物水分利用效率(WUE) 与对照相比均无显著差异。

由图 6 可以看出 ,分别在氮、磷单独添加和同时添加 3 种情况下 ,单独施加氮元素对总盖度、莎草科盖度以及植物水分利用效率均没有显著作用 ,单独

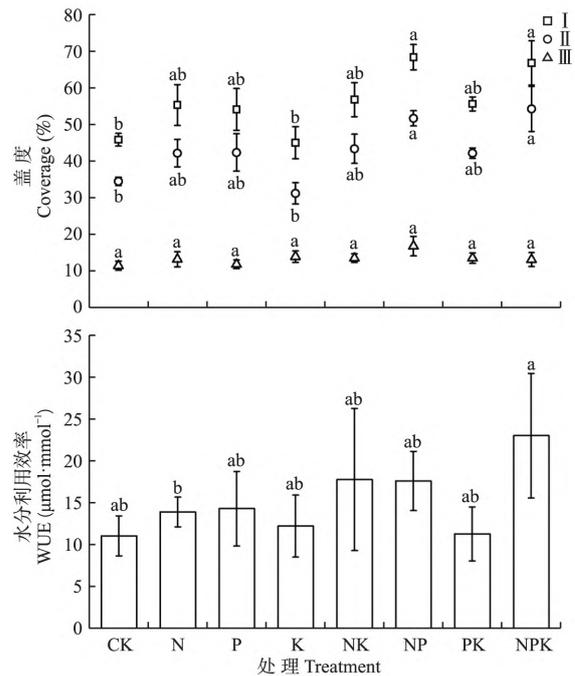


图 5 氮、磷、钾添加对植物不同功能群盖度和植被水分利用效率的影响

Fig.5 Effects of adding nitrogen , phosphorus , and potassium on the coverage of different functional groups of plants and water use efficiency (WUE) .

I : 群落总盖度 Total coverage of the community; II : 莎草科盖度 Coverage of Cyperaceae; III : 其他科盖度 Coverage of other families.

添加磷元素仅对莎草科盖度有显著作用 ,途径系数为 0.32 ,氮磷同时添加对植被总盖度、莎草科盖度和 WUE 均有显著作用 ,途径系数分别为 0.52、0.67 和 0.29。莎草科的盖度对总盖度有显著作用 ,途径系数为 0.36。总盖度和 WUE 对 NEE 和 GEP 均有显著作用 ,NEE 与二者之间的途径系数分别为 -0.47 和 -0.39 ,GEP 与两者之间的途径系数分别为 0.37 和 0.25。NEE 与 ER 之间存在显著直接作用 ,途径系数为 0.59。植物总盖度和莎草科的盖度对 ER 均没有显著作用。

3 讨 论

3.1 单独元素添加对生态系统碳交换过程的影响

单独添加氮、磷、钾对生态系统 NEE、ER、GEP 均无显著影响 ,这一研究结果与多数元素添加的结果不一致^[9,17-21]。元素添加改变生态系统碳交换的可能机制主要有以下 3 个方面: 1) 元素添加可以减弱土壤的营养限制 ,刺激植被生长和光合作用 ,提高生态系统碳吸收(NEE) ,植被生长通过地上/地下分配又增加了土壤碳的输入^[22] ,提高生态系统呼吸(ER) ,因此提高总生态系统生产力(GEP) ; 2) 元素

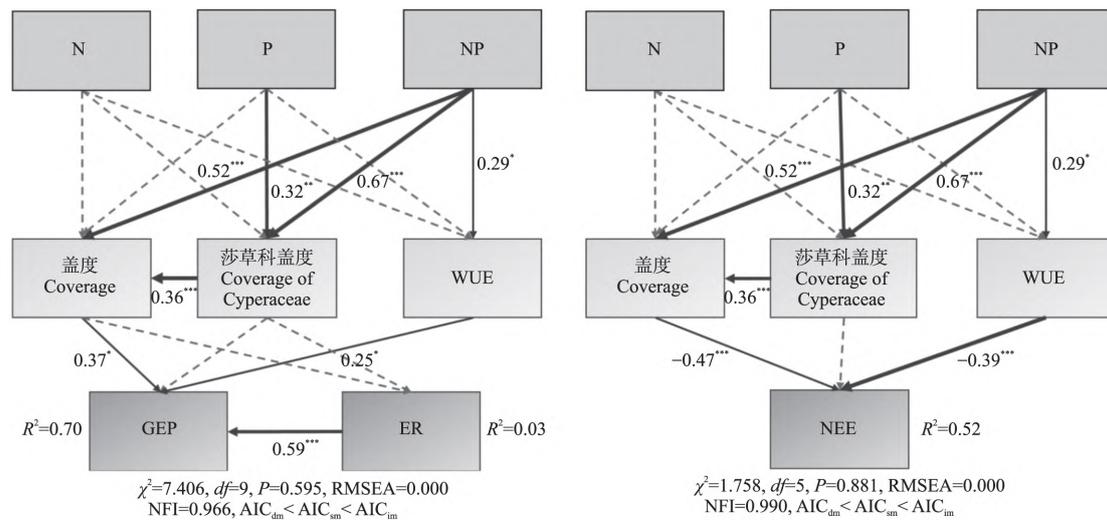


图 6 NEE、GEP、ER 的直接和间接影响因素的结构方程模型

Fig.6 Structural equation model of direct and indirect factors affecting NEE, GEP and ER.

WUE: 水分利用效率 Water use efficiency. χ^2 : 处理间样本最小差异 Minimal sample differences between treatments; df : 自由度 Degree of freedom; P : 相对卡方, 等于处理间 χ^2 除以自由度 Chi-squared was equal to χ^2 over df ; RMSEA: 绝对适配指数 Absolute fitness index; NFI: 规范拟合指数 Canonical fitting index; $AIC_{dm} < AIC_{sm} < AIC_{im}$: 假设模型小于饱和模型小于独立模型 Default model < Saturated model < Independence model. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$. 虚线表示两者之间作用不显著, 实线表示作用显著, 箭头上数字为标准化后的路径系数 Dashed line indicated that the effect between the two was not significant, solid line indicated that the relationship was significant, and the number with an arrow was the standardized path coefficient.

添加可能有利于某一类群植物的生长, 而限制另一类群植物生长, 改变了植物群落结构和物种组成, 从而影响生态系统碳交换, 例如 N 添加显著增加了禾本科生物量, 但可能通过光竞争等因素降低了下层杂草类的生物量^[19]; 3) 元素添加尤其是 N 添加可能导致土壤酸化和锰、铁、铝离子毒害, 一方面影响微生物活性以及碱基阳离子组成, 降低异养呼吸等^[13-15], 另一方面导致植物和微生物多样性丧失^[23], 从而改变生态系统碳交换。本研究表明, 单独一种元素添加没有改变生态系统碳通量组分, 可能的原因是在半干旱高寒草甸区, 生态系统除了受到 N 的限制^[8], 还可能受到水分^[24-25]和 P^[26]的限制。单独加氮、磷、钾对各植物功能群的盖度及群落总盖度均没有显著影响, NK 和 PK 添加也没有改变群落总盖度, 而 NP 和 NPK 组合添加提高了莎草科盖度和群落总盖度, 表明 N 和 P 均是高寒草甸的限制要素。因此, 单独 N 添加下高寒草甸生态系统碳通量缺乏响应可以归因于 P 的限制。这一结果与内蒙古温带草原的研究结果不一致^[17, 19, 27], 氮添加显著增加了建群种禾本科的生物量, 从而提高了生态系统 GEP。而本研究中, 高寒草甸建群种为莎草科, 在元素添加下莎草科盖度没有发生显著变化, 因此不同植物种类对元素添加的响应差异也可能导致生态系统碳通量的差异。ER 包括植物的自养呼吸

和地下部分的异养呼吸, 同时受到土壤温湿度、微生物活性及呼吸底物等复杂过程的影响。本研究中, 单独元素添加没有改变 ER, 可能是多种因素和过程共同作用的结果。

3.2 多种元素添加对生态系统碳交换过程的影响

众所周知, 环境变化多要素对生态系统可能产生加和、拮抗或协同的影响^[4, 24, 28-29]。有研究表明, N、P、K 组合添加对地上生产力的影响也可能产生不同的结果。例如, NK 和 PK 添加对内蒙古温带草地地上生物量无显著影响^[30], 而 NP 同时配施显著提高植物地上部分的生物量^[8, 18]。与上述研究结果一致, 本研究表明, N 或 P 单独添加没有改变优势种的盖度和群落总盖度, 而 NP 组合添加显著提高了优势种和群落总盖度。同样的, 生态系统碳通量组分 NEE 和 GEP 对单独添加 N 和 P 没有响应, 而 NP 添加提高了生态系统 NEE 和 GEP。这些结果表明, 高寒草甸系统可能受到多种资源要素的共同限制, 改变其中一种限制元素不会影响该生态系统的属性, 例如优势种盖度和群落盖度, 因此也没有改变生态系统碳通量组分 NEE 和 GEP。本研究中, NP 组合添加下生态系统 GEP 提高主要归因于优势种莎草科盖度的增加和生态系统 WUE 的提高, 即优势种盖度和 WUE 的改变影响 NEE 的变化, 进而影响 GEP。本研究与内蒙古温带草地的研究结果一

致^[30-31],主要通过促进优势植物生长,进而提高群落的生产力。本研究还发现,NK和PK组合添加对植物群落总盖度和生态系统碳通量组分均没有显著影响,单独K添加同样没有改变上述指标,表明钾可能不是高寒草甸主要的限制元素。这与前人的研究结果一致,即高寒草甸氮、磷不足或缺乏,而钾元素较为丰富^[6]。

与生态系统NEE和GEP不同,NP组合添加对生态系统ER没有显著影响,这与Niu等^[8]和敖小蔓等^[18]的研究结果一致。对于地上部分而言,氮、磷同时配施会提高GEP,进而增强地上部分植物的自养呼吸;地下部分由于氮的大量输入可能会导致土壤酸化,例如草地生态系统土壤的pH值会随着施氮量的增加呈线性下降^[32],且长期的氮、磷添加会显著降低土壤微生物的呼吸速率^[14],降低土壤微生物生物量和酶活性^[33]。另外,氮的输入会减少植物细根生物量,进而抑制自养呼吸;磷的加入会使土壤中的磷酸根增多,随着土壤中磷浓度增加,会影响铁离子的活性,植物缺铁后会出现黄化等现象,进而抑制呼吸作用^[34]。生态系统呼吸等于自养呼吸加上异养呼吸的总和,在本研究高寒草甸生态系统中自养呼吸作用增强、异养呼吸作用削弱,可能二者作用相互抵消,因此在NP同时添加下生态系统ER未发生显著变化。

致谢 中国科学院地理科学与资源研究所郑周涛助理研究员和赵广博士在野外监测中给予了大力帮助。

参考文献

- [1] 张镜铨,李炳元,郑度. 论青藏高原范围与面积. 地理研究, 2002, **21**(1): 1-8
- [2] 王荔,曾辉,张扬建,等. 青藏高原土壤碳储量及其影响因素研究进展. 生态学杂志, 2019, **38**(11): 3506-3515
- [3] Fang JY, Liu GH, Xu SL. Soil carbon pool in China and its global significance. *Journal of Environmental Sciences*, 1996, **2**: 249-254
- [4] Zhu J, Zhang Y, Yang X, et al. Warming alters plant phylogenetic and functional community structure. *Journal of Ecology*, 2020, **108**, doi: 10.1111/1365-2745.13448
- [5] Zhu J, Zhang Y, Jiang L. Experimental warming drives a seasonal shift of ecosystem carbon exchange in Tibetan alpine meadow. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, **233**: 242-249
- [6] 曹广民,张金鑫. 中国高草草甸. 北京: 科学出版社, 2001
- [7] Liu X, Zhang Y, Han W, et al. Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, **494**: 459-462
- [8] Niu S, Wu MY, Han YI, et al. Nitrogen effects on net ecosystem carbon exchange in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 2010, **16**: 144-155
- [9] Wang Y, Jiang Q, Yang Z, et al. Effects of water and nitrogen addition on ecosystem carbon exchange in a meadow steppe. *PLoS One*, 2015, **10**(5): 0127695
- [10] Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 2007, **10**: 1135-1142
- [11] Hungate BA, Dukes JS, Shaw MR, et al. Atmospheric science, nitrogen and climate change. *Science*, 2003, **302**: 1512-1513
- [12] Luo Y, Su B, Currie WS, et al. Progressive nitrogen limitation of ecosystem responses to rising atmospheric carbon dioxide. *BioScience*, 2004, **54**: 731-739
- [13] Tian D, Niu SL. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, 2015, **10**: 1714-1721
- [14] Guo H, Ye C, Zhang H, et al. Long-term nitrogen & phosphorus additions reduce soil microbial respiration but increase its temperature sensitivity in a Tibetan alpine meadow. *Soil Biology and Biochemistry*, 2017, **113**: 26-34
- [15] Wang C, Liu D, Bai E. Decreasing soil microbial diversity is associated with decreasing microbial biomass under nitrogen addition. *Soil Biology and Biochemistry*, 2018, **120**: 126-133
- [16] 全国土壤普查办公室. 中国土壤分类系统. 北京: 农业出版社, 1992
- [17] 武倩,韩国栋,王忠武,等. 模拟增温和氮素添加对荒漠草原生态系统碳交换的影响. 生态学杂志, 2016, **35**(6): 1427-1434
- [18] 敖小蔓,孟倩,徐智超,等. 氮、磷添加对呼伦贝尔草原生态系统净CO₂交换的影响. 草业科学, 2020, **37**(8): 1428-1439
- [19] Xia J, Niu S, Wan S. Response of ecosystem carbon exchange to warming and nitrogen addition during two hydrologically contrasting growing seasons in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 2009, **15**: 1544-1556
- [20] 孙学凯,林力涛,于占源,等. 施氮对沙质草地生态系统碳交换特征的影响. 生态学杂志, 2019, **38**(1): 110-118
- [21] 张杰琦,李奇,任正炜,等. 氮素添加对青藏高原高寒草甸植物群落物种丰富度及其与地上生产力关系的影响. 植物生态学报, 2010, **34**(10): 1125-1131
- [22] Wan S, Xia J, Liu W, et al. Photosynthetic over-compensation under nocturnal warming enhances grassland carbon sequestration. *Ecology*, 2009, **90**: 2700-2710
- [23] 马涛,童云峰,刘锦霞,等. 不同施肥处理高寒草甸植物群落物种多样性与生产力的关系. 草原与草坪, 2008(4): 34-38
- [24] Zhu J, Zhang Y, Jiang L. Experimental warming drives a seasonal shift of ecosystem carbon exchange in Tibetan alpine meadow. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, **233**: 242-249
- [25] 宗宁,石培礼,赵广帅,等. 降水量变化对藏北高寒

- 草地养分限制的影响研究. 植物生态学报, 2021, **45** (5): 444-455
- [26] 王长庭, 王根绪, 刘伟, 等. 施肥梯度对高寒草甸群落结构功能和土壤质量的影响. 生态学报, 2013, **33** (10): 3101-3113
- [27] Henry HAL, Kim MK. Responses of net ecosystem CO₂ exchange and plant biomass to warming and nitrogen addition in a temperate grass-dominated system. 96th ESA Annual Convention, Melbourne, 2011
- [28] 陈伏龙, 王怡璇, 吴泽斌, 等. 气候变化和人类活动对干旱区内陆河径流量的影响——以新疆玛纳斯河流域肯斯瓦特水文站为例. 干旱区研究, 2015, **32** (4): 692-697
- [29] 赵亮, 徐世晓, 伏玉玲, 等. 积雪对藏北高寒草甸 CO₂ 和水汽通量的影响. 草地学报, 2005, **13** (3): 242-247
- [30] 郑佳华, 张峰, 赵天启, 等. 氮、磷、钾配对大针茅割草地上生物量的影响. 中国草地学报, 2020, **42** (5): 64-71
- [31] 周一平, 张玉革, 马望, 等. 氮添加和干旱对呼伦贝尔草原 5 种植物性状的影响. 生态环境学报, 2020, **29** (1): 41-48
- [32] Tian D, Niu SL. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. *Environmental Research Letters*, 2015, **10**: 1714-1721
- [33] Zhao C, Zhu L, Liang J, et al. Effects of experimental warming and nitrogen fertilization on soil microbial communities and processes of two subalpine coniferous species in Eastern Tibetan Plateau, China. *Plant and Soil*, 2014, **382**: 189-201
- [34] Zheng LQ, Huang FL, Reena N, et al. Physiological and transcriptome analysis of iron and phosphorus interaction in rice seedlings. *Plant Physiology*, 2009, **151**: 262-274

作者简介 李文宇, 男, 1996 年生, 硕士研究生。主要从事全球变化生态学研究。E-mail: lwy3408221996@163.com

责任编辑 孙 菊

封面说明

封面图片由中国林业科学研究院森林生态环境与自然保护研究所博士研究生王丽君同学拍摄于湖北省秭归三峡库区森林生态系统国家定位观测研究站(30°46′ N, 110°55′ E)。该站位于三峡库区库首的湖北省秭归县兰陵溪小流域, 此处距长江三峡大坝上游约 5 km, 代表区域为秦岭南坡大巴山落叶常绿阔叶混交林区, 属于亚热带大陆性季风气候, 温暖湿润, 四季分明, 雨热同季, 年均气温为 18.0 °C, 年均降水量为 1400 mm。2009 年以来, 库区生态屏障区造林绿化工作稳步推进, 森林生态系统质量逐步改善, 生态服务功能得到有效提升, 水土流失呈逐年减少趋势。生态经济林种植规模不断扩大, 相关产业链条不断延伸, 促进了当地农村产业结构调整 and 移民群众增收致富, 农民生产生活环境得到进一步改善, 农村面貌有了较大改观。