

不同降水条件下荒漠草原植物的养分含量及回收对增温和氮素添加的响应

康 静, 韩国栋, 任海燕*, 朱 毅, 张 欣, 王悦骅

(内蒙古农业大学 草原与资源环境学院, 草地资源教育部重点实验室, 农业部饲草栽培、加工与高效利用重点实验室, 内蒙古自治区草地管理与利用重点实验室, 呼和浩特 010011)

摘 要: 为了探讨荒漠草原植物养分回收特征对长期增温和氮素添加的响应以及自然降水变异对其的调控作用, 该研究依托实施 12 年的模拟增温和氮素添加实验平台, 在相对多雨的 2016 年(超过长期均值 52%)和相对少雨的 2017 年(低于长期均值 16%), 以常见 C_3 植物银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)和 C_4 植物木地肤(*Kochia prostrata*)为研究对象, 测定分析绿叶和枯叶的氮磷含量及回收效率。结果表明: (1) 在相对多雨年(2016 年), 增温使 2 种植物的绿叶氮、枯叶氮、绿叶磷、枯叶磷含量分别增加了 14.32%、25.45%、17.97% 和 46.47%, 氮、磷回收效率分别显著减小了 9.41% 和 16.99% ($P < 0.05$); 氮素添加使 2 种植物的绿叶氮、枯叶氮、绿叶磷、枯叶磷含量分别提高了 17.32%、25.62%、20.21% 和 51.41%, 而氮、磷回收效率显著降低了 9.33% 和 18.89% ($P < 0.05$); 增温+氮素添加共同处理显著增加了植物氮磷含量、降低了氮磷回收效率。(2) 在相对少雨年(2017 年), 增温、氮素添加、增温+氮素添加处理对植物叶片氮磷含量、回收效率均无显著影响。(3) 叶片氮磷含量在物种间差异极显著 ($P < 0.0001$), 而氮磷回收效率在物种间无显著差异。(4) 回归分析表明, 植物叶片氮磷含量随着土壤无机氮、有效磷及含水量的增加而增加, 植物氮磷回收效率则随着土壤养分和水分的可利用性的增加而降低。研究认为, 荒漠草原植物养分回收对全球变化的响应受自然降水变异的调控。

关键词: 全球变暖; 氮沉降; 回收效率; 温带草地

中图分类号: Q948.112+.3 **文献标志码:** A

Responses of Plant Nutrient Contents and Resorption to Warming and Nitrogen Addition under Different Precipitation Conditions in a Desert Grassland

KANG Jing, HAN Guodong, REN Haiyan*, ZHU Yi, ZHANG Xin, WANG Yuehua

(Key Laboratory of Grassland Resources of Ministry of Education, Key Laboratory of Forage Cultivation, Processing and High Efficient Utilization of Ministry of Agriculture, and Key Laboratory of Grassland Management and Utilization of Inner Mongolia Autonomous Region, College of Grassland Resources and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011, China)

Abstract: Based on a 12-year simulated warming and nitrogen(N) addition experiment, we explored the effects of warming and N addition on nutrient resorption for two common species, C_3 plant *Convolvulus*

收稿日期: 2019-05-12; **修改稿收到日期:** 2019-09-03

基金项目: 国家自然科学基金(31760146); 中国科学院“西部之光”人才培养引进计划; 内蒙古自治区科技重大专项; 教育部重点实验室滚动支持项目(IRT_17R59)

作者简介: 康 静(1992—), 女, 在读硕士研究生, 主要从事草地资源与管理方面的研究。E-mail: kangjingnmg@163.com

* 通信作者: 任海燕, 副教授, 主要从事草地生态与管理学研究。E-mail: renhy@imau.edu.cn

ammannii and C_4 plant *Kochia prostrata*, in 2016 with 52% above the long-term mean precipitation and in 2017 with 16% below the long-term mean. Plant N and phosphorus(P) contents, and resorption efficiencies were measured and analyzed. The results showed that: (1) in the wet year (2016), warming led to increases of 14.32% in green leaf N, 25.45% in senesced leaf N, 17.97% in green leaf P, 46.47% in senesced leaf P, and the N and P resorption efficiency significantly decreased by 9.41% and 16.99% ($P < 0.05$). N addition enhanced N contents in green and senesced leaves by 17.32% and 25.62%, and P contents in green and senesced leaves by 20.21% and 51.41%, but it significantly reduced N and P resorption efficiency by 9.33% and 18.89% ($P < 0.05$). Combined warming and N addition increased leaf N and P contents, and decreased resorption efficiency. (2) In the dry year(2017), warming and N addition, had no significant effect on these plant nutrient characteristics. (3) Significant differences in leaf N and P contents were found between the two species, and those of resorption efficiency were not observed. (4) Regression analysis indicated that N and P concentrations in plant leaves increased with soil N, P and water availability, while the resorption efficiency of plant N and P decreased with soil N, P and water availability. Research showed that the responses of nutrient resorption to warming and N addition could be mediated by variations of natural precipitation in a desert steppe.

Key words: global warming; nitrogen deposition; resorption efficiency; temperate grassland

最新研究揭示气候变化临界点的到来可能比人们想象的更快^[1]。《IPCC 全球升温 1.5 °C 特别报告》指出,全球每 10 年升温(0.2 ± 0.1) °C,目前全球气温较工业化前已经升高 1 °C,按照这一趋势,2030 年到 2052 年之间将达到 1.5 °C^[2]。有研究预测增温效应在较干旱地区可能会更加明显^[3],从而影响土壤微生物活性、植物群落结构、生产力及碳(C)、氮(N)、磷(P)等元素的生物地球化学循环过程^[4-7]。氮沉降问题已成为全球关注的问题,特别是中国,氮沉降有继续增加的趋势,有研究预测中国活性氮排在 2030 年将达到 1.05×10^8 t^[8]。氮、磷是植物生长发育所必需的营养物质,生态系统的稳定与否取决于植物生长对养分供应的依赖^[9]。氮沉降增加所引起的土壤中可利用氮、磷含量的变化会影响植物生产力和物种组成^[10]。在全球变化背景下,增温和氮沉降增加对群落结构和生产力影响方面的研究已大量开展,然而在自然降水不同的年份植物养分回收如何响应长期增温和氮沉降仍然不清楚。

养分回收是植物将养分从衰老组织转移到贮存结构或新组织的过程,衰老叶片中被重新吸收的养分可供植物在下一生长季生长发育所用,从而减少植物对外界土壤养分供给的依赖,适应贫瘠环境^[11],该过程对生态系统中营养元素的循环具有重要意义。养分回收是植物获取氮素的重要途径之一,尤其是在水分限制的干旱半干旱草原^[12]。有研究报道增温对养分回收效率没有产生显著影响^[13],也有研究表明增温使土壤微生物活性增强^[4]、促进矿化导致土壤无机氮和有效磷含量增加^[14-15],从而降低养分回收效率^[16],因此增温对养分回收的影响

还未得到一致的结论。氮沉降作为全球变化的另一个重要方面,也影响着植物养分回收过程^[17]。安甲等^[18]对黄土高原典型草原的研究发现长芒草叶片氮含量随着氮添加量的增加而增加,磷含量无明显变化,而氮回收效率(NRE)和磷回收效率(PRE)却随着氮添加量的增加而显著降低;Yuan 等^[16]基于全球数据整合分析表明氮素添加降低 NRE、磷素添加降低 PRE。氮沉降对 PRE 的影响较为复杂,因为氮的有效性改变后可以影响磷的可利用性^[19]。Lü 等^[20]研究发现氮素添加增加了植物磷含量,Rowe 等^[21]研究表明氮素添加降低植物磷含量,Li 等^[22]却发现氮素添加对植物磷含量无影响。此外,增温和氮沉降对养分回收的影响可能会受到自然降水波动的调控,因为在水分限制的生态系统中水分是影响土壤微生物活性和养分循环最重要的因素^[23]。例如,降水控制实验表明水分添加降低 NRE、增加 PRE^[24]。增温和氮沉降的主效应对养分循环的影响在全球变化模拟实验中已有报道,然而二者之间的交互作用常被预测,却很少被观测到^[25]。因此,需要开展更多的研究去检验增温和氮素添加是否对植物和土壤养分特征有交互作用,主效应和交互作用是否依赖于自然降水变异。

内蒙古荒漠草原是欧亚大陆草原干旱半干旱地区的重要组成部分,土壤养分贫瘠,对环境变化和人为干扰十分敏感,并且有研究预测未来该地区气温升高、氮沉降增加^[26]。因此本研究在 2 个不同的降水年份(2016 自然降水量高于长期年均降水量 52%,2017 年低于长期均值 16%),选择 2 个常见物种为研究对象,即 C_3 植物银灰旋花(*Convolvulus*

ammannii)和 C_4 植物木地肤(*Kochia prostrata*)。该研究的目的是探究自然降水变异下植物养分回收对长期增温和氮素添加的响应规律,以为准确评估和预测未来全球变化情景下草地生态系统物质循环和生产力维持提供依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

实验样地位于内蒙古农牧科学院综合试验示范中心基地(111°53'E,41°46'N;海拔 1 456 m)。该地区属典型的温带大陆性季风气候,夏季炎热、冬季寒冷,多年平均气温为 3.70℃,7 月份平均气温最高为 20.70℃,1 月份平均气温最低为 -15.7℃。2016 年生长季(5~9 月)平均气温为 15.77℃,7 月温度最高为 19.60℃,2017 年生长季平均气温为 17.75℃,最高气温出现在 7 月份,为 23.16℃,2017 年平均温度高于 2016 年(图 1)。多年平均降水量为 222 mm(2004~2017 年,图 2),其中 85%降水集中在生长季 5~9 月。与多年平均降水量相比,2016 年降水量(337 mm)超过多年平均降水量 52%,且 6、7 月降水较多,而 2017 年降水量(185 mm)比多年均值低 16%(图 2)。土壤为栗钙土,该土壤类型的特点是缺磷、少氮而钾有余,有机质含量较低,土壤较为贫瘠。实验区的常见物种包括 C_4 植物木地肤(*K. prostrata*)和无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*),以及 C_3 植物银灰旋花(*C. ammannii*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)和短花针茅(*Stipa breviflora*)。

1.2 实验设计

实验样地于 2006 年 5 月建立,采用裂区设计。增温作为主因子,氮素添加作为副因子,共设置 12

个 3 m×4 m 的主区,主区间距离为 3 m,从 12 个主区中随机选取 6 个进行增温处理,其余 6 个不增温。每个主区被分为 2 个 3 m×2 m 的小区,对其中一个小区进行氮素添加处理,另一个不添加氮素,因此有 4 个处理,每个处理设 6 个重复,共有 24 个实验小区。处理包括对照(Control,CK)、氮素添加(Nitrogen,N)、增温(Warming,W)、增温和氮素添加共同处理(Warming + N,WN)。增温处理通过距离地面 2.25 m 处悬挂一个红外辐射器(MSR-2420, Kalglo Electronics Inc. Bethlehem, PA, USA)实现,常年持续不间断加热,输出功率为 2 000 W。为了消除辐射器遮荫或其他因素带来的实验误差,在不增温小区相同的位置,安装了与辐射器大小、形状相同的倒三角铁皮。全年地表增温幅度平均达到 1.3℃。氮素添加处理于每年 6 月底进行,将 NH_4NO_3 溶于水后用喷壶均匀喷洒在小区内,氮素添加速率为 $10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ [27]。同时在不加氮的小区喷洒等量水,避免水带来的实验误差。

1.3 样品采集和化学分析

两种常见植物银灰旋花和木地肤的盖度分别占群落总盖度的 22.6%和 17.3%,在群落组成中占有重要地位。因此在实验处理的第 11 年(2016 年)和 12 年(2017 年),于植物生长旺季 8 月中旬,在每个小区采集 2 种植物的绿色成熟叶片,并将采集过叶片的植株做好标记,至 10 月末收集枯黄叶片。对所采集的植物叶片,于 105℃下杀青 10 min 后,在 65℃的烘箱中烘 48 h 至恒重,然后称重。用球磨仪将烘干的样品磨碎,使用自动凯氏定氮仪(Kjektec System 1026 distilling unit, Kjeltec Systems, Sweden)

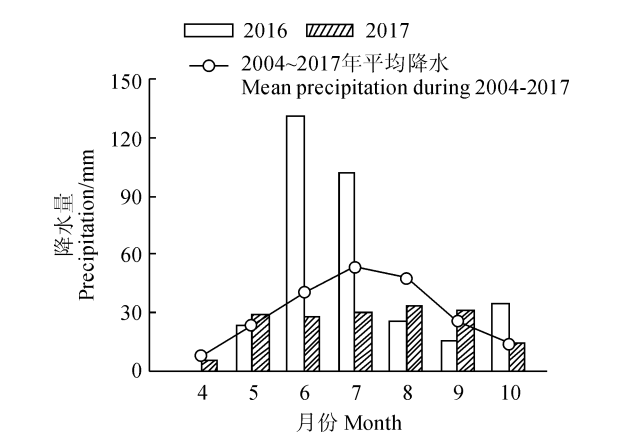


图 2 2016~2017 年生长季降水量和 2004~2017 年平均降水量的季节变化

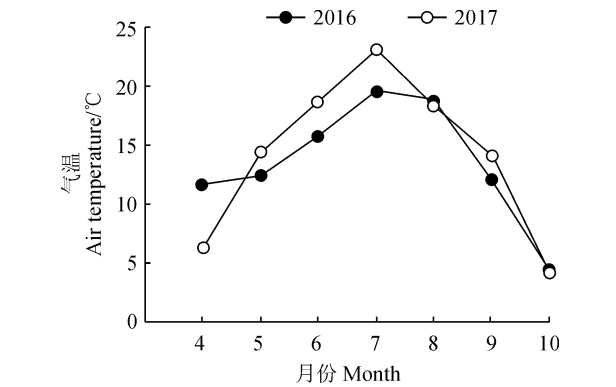


图 1 2016~2017 年生长季大气温度的月动态变化
Fig. 1 Monthly dynamic variations of air temperature during the growing seasons in 2016 and 2017

Fig. 2 Seasonal variations of natural precipitation during the growing season in 2016, 2017 and in 2004—2017

测定叶片氮含量,植物磷含量使用钼锑抗比色法进行分析测定。土壤含水量(0~10 cm)使用土壤水分传感器监测,每两个小时记录一次数据。土壤无机氮含量使用全自动流动注射分析仪(FIAstar 5000 Analyzer;Foss Tecator,Hillerod,Denmark)进行测定,土壤有效磷含量使用钼锑抗比色法进行测定^[28]。

1.4 数据分析

(1)回收效率的计算公式 回收效率是指成熟绿色叶片和枯黄叶片养分含量减少的百分比,计算公式如下:

$$RE(\%)=[1-(N_s/N_g)\times MLCF]\times 100^{[16,29]}$$

式中:RE 表示养分回收效率; N_g 和 N_s 分别表示成熟绿色叶片和枯黄叶片的养分含量;MLCF (mass loss correction factor)是质量损失校正因子,MLCF 的平均值为 0.73。

(2)统计分析 本研究使用重复测定方差分析检验了增温和氮素添加对植物绿叶和枯叶的氮磷含

量、氮磷回收效率的影响及其交互作用。进一步使用回归分析,检验了植物氮磷含量及回收效率与土壤可利用氮磷、含水量之间的关系。所有的统计分析均使用 SPSS20.0 软件完成,使用 Sigmaplot 软件 (Version 12.5)作图。

2 结果与分析

2.1 增温和氮素添加对植物氮含量及氮回收效率的影响

增温和氮素添加对绿叶和枯叶氮含量、氮回收效率(NRE)均有显著影响($P < 0.05$),且年份间差异极显著($P < 0.000\ 1$,表 1)。增温和氮素添加对绿叶氮含量有显著的交互作用($P < 0.05$)。在相对多雨年(2016 年),与对照相比,增温、氮素添加、增温与氮素添加共同处理使银灰旋花绿叶氮含量分别增加了 14.42%、14.52%和 18.53%,木地肤绿叶氮含量分别增加了 14.22%、20.11%和 23.63%($P < 0.05$,图 3, I),使银灰旋花枯叶氮含量分别增加

表 1 增温和氮素添加对植物养分含量及回收效率影响的重复测定方差分析结果(F 值)
Table 1 Repeated-measures of ANOVA results (F-value) of the effects of warming and N addition on plant nutrient concentrations and resorption efficiency

	氮含量 N concentration/(mg · g ⁻¹)		磷含量 P concentration/(mg · g ⁻¹)		回收效率 Resorption efficiency/%	
	N _g	N _s	P _g	P _s	NRE	PRE
增温 Warming (W)	21.51**	11.41**	4.46	20.67**	6.81*	3.32
氮素添加 Nitrogen (N)	35.95***	15.55**	7.07*	30.96***	9.19*	5.45*
年 Year (Y)	25.55***	96.08***	36.99***	179.24***	33.57***	41.56***
W × N	6.67*	2.96	2.74	25.95***	2.31	6.10*
W × Y	4.01	16.27***	2.40	15.06***	4.72*	3.73
N × Y	4.87*	14.27***	3.01	21.24***	2.98	5.38*
W × N × Y	2.12	2.62	0.80	5.05*	2.35	2.84
物种 Species (S)	184.26***	184.14***	21.64***	0.05	0.06	0.00
W × S	0.22	0.56	0.01	1.03	0.11	0.02
N × S	0.53	0.15	0.01	0.06	0.00	0.52
S × Y	0.57	1.32	0.20	0.14	2.93	0.03
W × N × S	0.19	0.19	1.13	0.08	0.62	0.62
W × S × Y	0.04	0.85	0.01	0.17	0.11	0.01
N × S × Y	1.54	1.86	0.00	0.54	0.03	0.13
W × N × S × Y	0.04	0.18	0.31	0.02	0.61	0.32

注:N_g. 绿叶氮含量;N_s. 枯叶氮含量;NRE. 氮回收效率;P_g. 绿叶磷含量;s. 枯叶磷含量;PRE. 磷回收效率;*、**和*** 分别表示差异显著($P < 0.05$)和差异极显著($P < 0.01$, $P < 0.000\ 1$)

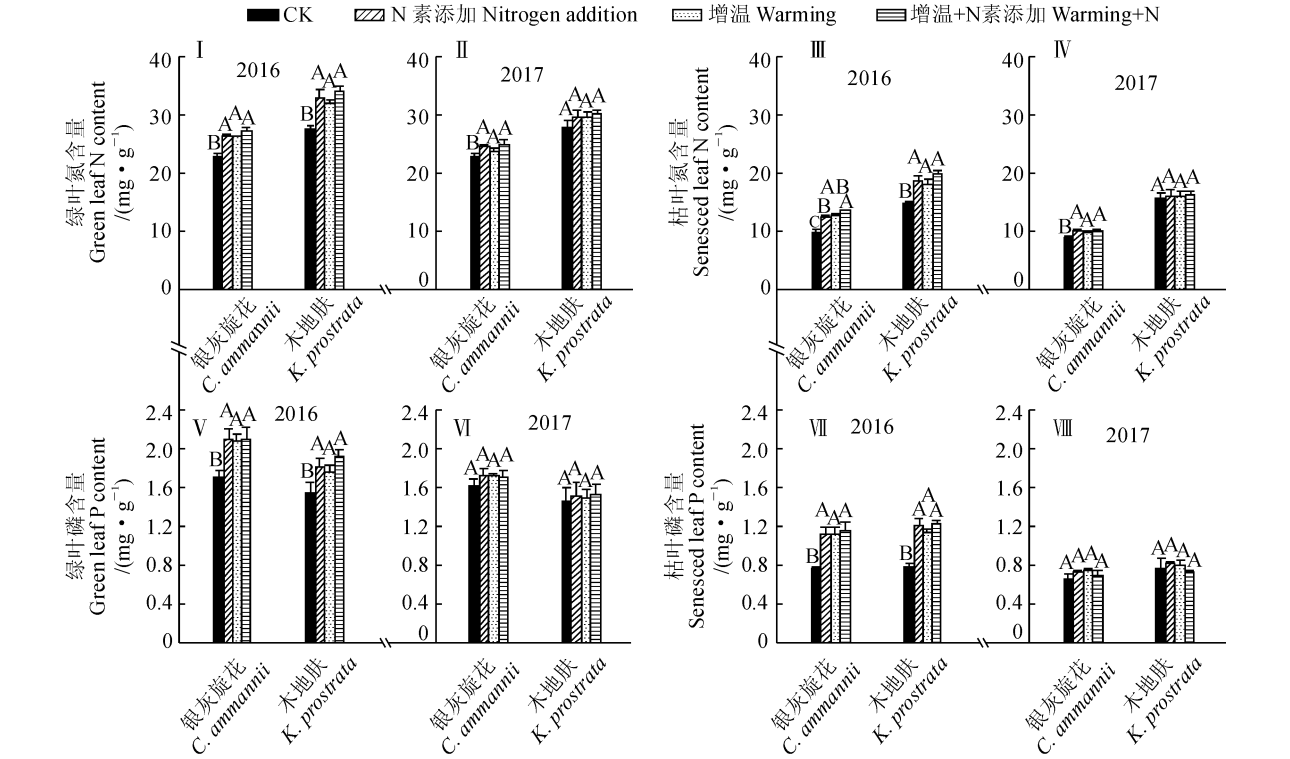
Note:N_g. Green leaf N concentration;N_s. Senesced leaf N concentration;NRE. N resorption efficiency;P_g. Green leaf P concentration;P_s. Senesced leaf P concentration;PRE. P resorption efficiency;*、** and *** indicate significant and extremely significant differences at 0.05,0.01 and 0.000 1 levels, respectively

了 29.48%、26.49%和 37.69%;木地肤枯叶氮含量分别增加了 21.41%、24.74%和 32.53%(图 3, III),因此,增温、氮素添加、增温与氮素添加共同处理,使枯叶氮含量增加的百分比均高于绿叶。增温、氮素添加、增温与氮素添加共同处理分别使银灰旋花 NRE 显著降低了 10.07%、9.42%和 12.34%(图 4, I),分别使木地肤 NRE 显著降低了 8.74%、9.23%和 10.62%(图 4, II)。然而在相对少雨年(2017 年),增温、氮素添加、增温与氮素添加共同处理,对木地肤绿叶、枯叶氮含量无影响,而显著提高银灰旋花绿叶、枯叶氮含量(图 3, II、IV),对木地肤和银灰旋花 NRE 均无显著影响(图 4, I、II)。尽管绿叶、枯叶氮含量在物种间存在极显著的差异($P < 0.0001$),但是 NRE 在物种间无显著差异($P > 0.05$,表 1)。2 种植物绿叶、枯叶氮含量平均值分别为 27.71 和 14.00 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$,NRE 平均为 63.75%。

2.2 增温和氮素添加对植物磷含量及磷回收效率的影响

增温仅对枯叶磷含量有显著影响,氮素添加对绿叶和枯叶磷含量、PRE 均有显著影响($P < 0.05$,

表 1),增温与氮素添加的交互作用对绿叶磷含量无影响($P > 0.05$),对枯叶磷含量和 PRE 影响显著。绿叶和枯叶磷含量、PRE 在年份间均有极显著的差异($P < 0.0001$)。分年份、分物种比较处理间差异的方差分析结果表明,相对多雨年,增温使银灰旋花绿叶磷含量显著提高了 21.76%,木地肤绿叶磷含量影响提高了 14.17%(图 3, V);使银灰旋花和木地肤枯叶磷含量分别显著提高了 48.04%和 44.90%(图 3, VII),增温使枯叶磷增加的百分比高于绿叶磷;使银灰旋花、木地肤 PRE 分别显著降低 15.05%和 18.92%(图 4, III、IV)。氮素添加使银灰旋花绿叶磷含量显著增加 23.66%,木地肤绿叶磷含量显著增加 16.75%(图 3, V);氮素添加使银灰旋花、木地肤枯叶磷含量分别显著增加 47.71%和 55.10%(图 3, VII),而使 PRE 分别显著降低 14.84%和 22.93%(图 4, III、IV)。增温与氮素添加交互作用同样使 2 种植物绿叶、枯叶磷含量显著增加,使 PRE 显著降低。在相对少雨年,增温、氮素添加以及增温与氮素添加交互作用对 2 种植物绿叶、枯叶磷含量和 PRE 均无显著影响。2 个物种绿叶和

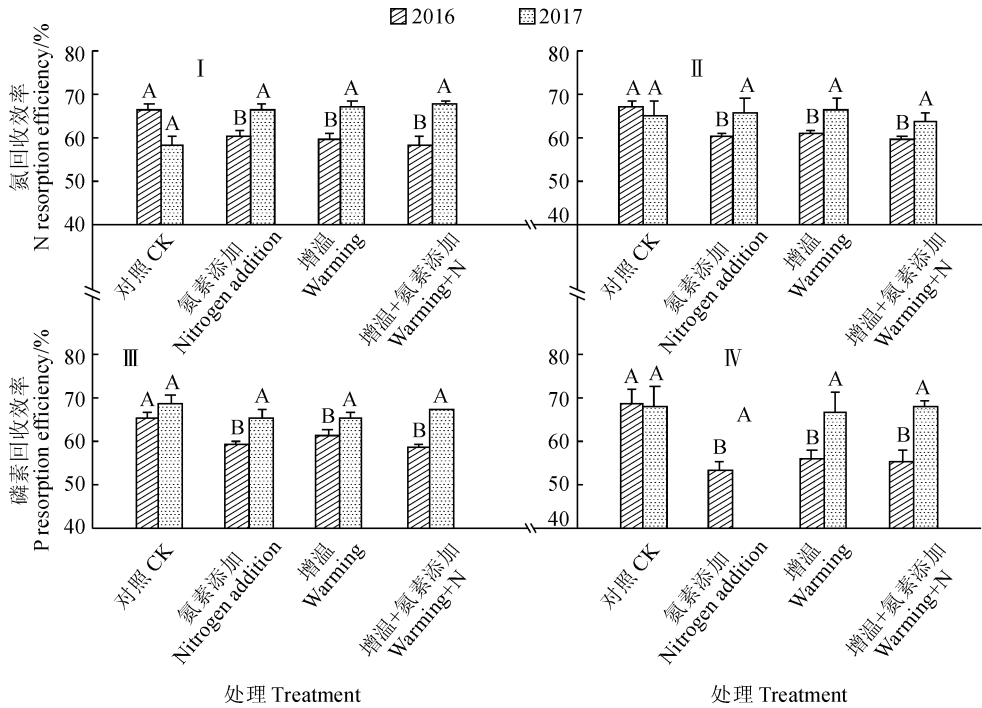


不同大写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)。下同

图3 银灰旋花(*C. ammannii*)和木地肤(*K. prostrata*)绿叶和枯叶氮磷含量对增温和氮素添加的响应

Different capital letters indicate significant differences between different treatments at 0.05 level ($P < 0.05$). The same as below

Fig. 3 Responses of N and P concentrations in green and senesced leaves of *C. ammannii* and *K. prostrata* to warming and N addition



I、Ⅲ. 银灰旋花; Ⅱ、Ⅳ. 木地肤

图 4 氮磷回收效率对增温和氮素添加的响应

I、Ⅲ. *Convolvulus ammannii*; Ⅱ、Ⅳ. *Kochia prostrata*

Fig. 4 Responses of N and P resorption efficiency to warming and nitrogen addition

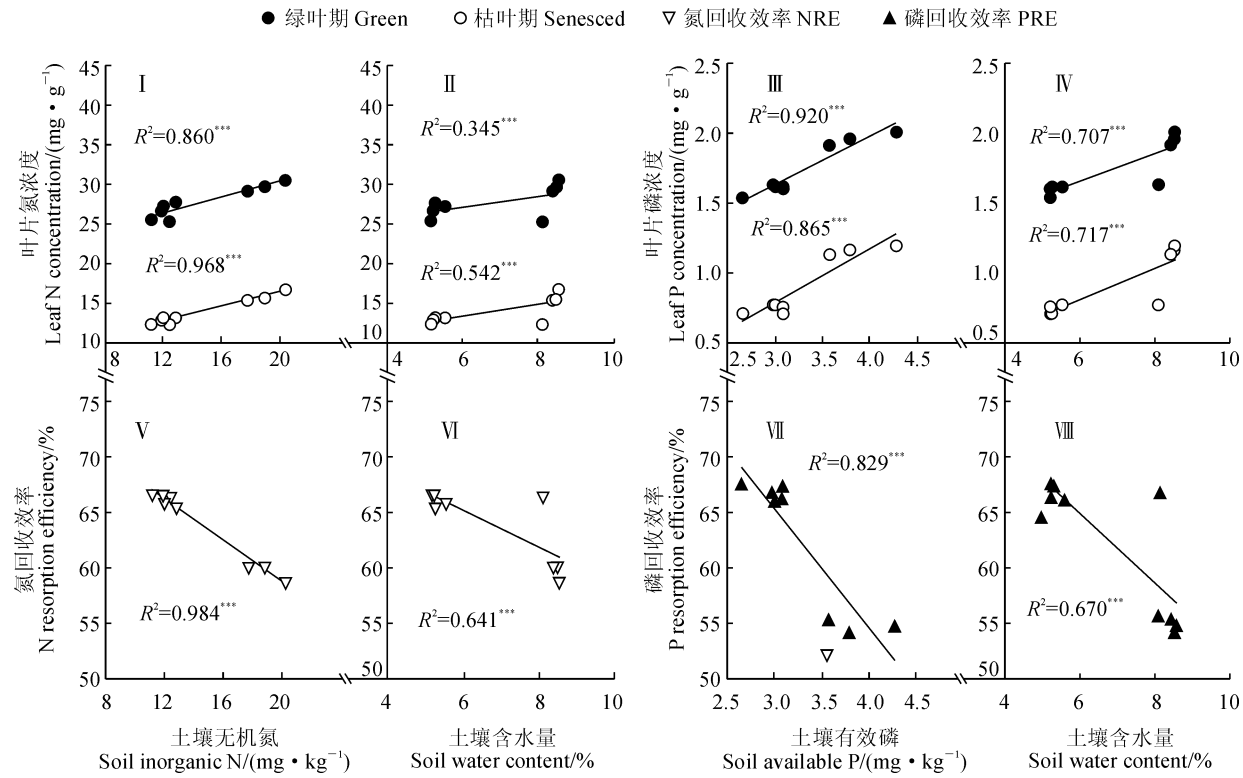


图 5 植物养分特征与土壤可利用养分和水分的关系

Fig. 5 Relationships between plant nutrient characteristics and soil nutrient and water availability

枯叶磷含量在相对多雨年均显著高于相对少雨年, PRE 在相对多雨年显著低于相对少雨年。同 NRE 一样, PRE 在物种间也不存在显著差异 ($P > 0.05$)。绿叶、枯叶磷含量平均值分别为 1.74 和 0.91 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, PRE 平均为 62.07%。

2.3 植物养分特征与土壤可利用养分和水分的关系

此研究通过对植物叶片绿叶期、枯黄期氮磷含量与土壤无机氮、有效磷、含水量之间相关性进行分析,并建立回归方程,研究了两个自然降水不同年份中影响养分回收变化的潜在因子,结果表明:绿叶期与枯叶期氮含量与土壤无机氮、含水量及磷含量与土壤有效磷均具有极显著的正相关关系 ($P < 0.001$; 图 5, I ~ IV), 即随着土壤各指标含量的增加,植物氮磷含量随之增加;而 NRE 与土壤无机氮、PRE 与土壤有效磷及 NRE、PRE 与土壤含水量均有极显著的负相关关系 ($P < 0.001$; 图 5, V ~ VIII), 即随着土壤各指标含量的增加, NRE、PRE 明显下降,土壤无机氮可以解释 NRE 变异的 98.4%, 土壤有效磷对 PRE 变异的解释为 82.92%。

3 讨 论

3.1 植物叶片的氮磷含量及其回收特征

C₃ 植物银灰旋花和 C₄ 植物木地肤绿叶和枯叶氮含量、绿叶磷含量在物种间差异极显著 ($P < 0.0001$), 枯叶磷含量、NRE、PRE 在物种间都没有显著差异 ($P > 0.05$, 表 1), 这表明即使是生活在同一生境中的不同物种, 养分含量也会有差异, 这可能是由物种的遗传特性决定的。尽管叶片养分含量在两个物种间有显著差异, 但是绿叶和枯叶养分含量的变化速率相似, 因此可能导致回收效率在两个物种间没有显著差异。绿叶氮含量可以表征植物对氮的获取的能力, 植物中绿叶氮含量较高被看作是植物持有有限氮素并适应贫瘠环境的一种策略^[30], 木地肤绿叶氮、磷含量平均值分别为 30.53 和 1.64 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 银灰旋花绿叶氮、磷含量平均值分别为 24.88 和 1.85 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 可以发现木地肤绿叶氮含量较高, 说明木地肤获取氮的能力更强, 更易在氮素缺乏的环境中生长。两种植物 NRE、PRE 的平均值分别为 63.75%、62.07%, 高于 Yuan 等^[31]通过整合分析 (Meta-analysis) 所得到的结果 (NRE 为 46.9%, PRE 53.5%), 而与 Vergutz 等^[29] Meta-analysis 得到的结果相似 (NRE 为 62.1%, PRE 为 64.9%), 一方面, 这与所研究的对象有关, 另一方面, 与是否考虑了质量损失有关。Yuan 和 Chen 的

研究对象多为乔木和灌木, 没有考虑质量损失, 而 Vergutz 等考虑了植物叶片衰老过程中的质量损失, 因此养分回收效率高于其他研究, 本研究同样将植物衰老叶片的质量损失考虑了进来。在相对多雨年份, 银灰旋花枯叶氮、磷含量分别为 12.27 和 1.05 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 木地肤枯叶氮、磷含量分别为 17.86 和 1.1 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 在相对少雨年银灰旋花枯叶氮、磷含量分别为 9.82 和 0.70 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 木地肤枯叶氮、磷含量分别为 16.04 和 0.77 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, Killingbeck 认为植物衰老叶片中的氮含量低于 7 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和磷含量低于 0.5 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 那么该物种的养分被完全回收, 而当氮含量高于 10 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 和磷含量高于 0.8 $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$, 则回收是不完全的^[32], 依据这一标准, 本研究中在相对多雨年 2 种植物的 N、P 元素都没有被完全回收, 而在相对少雨年, 2 种植物磷元素被回收得较完全, 银灰旋花氮元素被回收得较完全, 而木地肤氮元素没有被完全回收。

3.2 增温对植物氮磷含量及氮磷回收效率的影响

本研究发现现在相对多雨年, 增温显著提高了 2 种植物的氮、磷含量, 这可能是由于温度升高使土壤酶活性增强, 进而提高植物光合能力和养分再分配能力^[33], 促进植物对养分元素的吸收^[34]; 也可能是由于在相对多雨年, 增温显著提高了土壤的养分可利用性引起的^[28], Reich 等^[35]研究表明, 土壤某种矿物质增加, 植物体内对应的矿物质会随之增加。NRE、PRE 随着土壤养分可利用性的增加而显著降低, 这与其他增温实验得到的结果一致^[36-37]。Yuan 等^[16]研究发现植物养分回收效率会因为土壤养分的增加而降低, 本文中发现 NRE、PRE 分别与土壤无机氮、有效磷呈极显著线性负相关关系, 也说明了养分高, 回收效率反而低。增温使 NRE 显著降低, 这可能是由于增温下枯叶中氮含量提高的百分比高于绿叶, 进而使 NRE 显著降低; 也可能是因为增温延缓了叶片衰老, Peñuelas 等^[38]研究发现增温使生长季延长, 而生长季延长延迟了叶绿体的分解, 即延迟了叶片的衰老^[39], 使叶片因遭受霜冻加快衰老或死亡, 加剧了植物氮磷的不完全回收, 进而使 NRE、PRE 显著降低^[37]。在相对少雨年, 增温对土壤养分没有影响, 可能是由于土壤微生物活性受到水分可利用性的限制, 且土壤湿度越低, 微生物活性对水分的变化越敏感^[40], 微生物活性受到抑制, 降低土壤养分有效性或对其没有影响。在相对少雨年, 植物中氮、磷含量和 NRE、PRE 不受增温的影响可能是由于自然降水量较少, 植物已经适应了暖干化的气

候,而使增温效应没有起到作用。

3.3 氮素添加对植物氮磷含量及氮磷回收效率的影响

本研究发现,在相对多雨年氮素添加处理使植物绿叶和枯叶氮、磷含量显著增加,与 Cui 等^[41]的研究结果一致,可能是由于增加氮输入促进了氮磷耦合作用^[42],但是氮素添加对叶片磷含量的影响还存在着不确定性,Lü 等^[43]研究表明氮输入使植物氮含量的增加程度高于磷含量,氮素添加限制了植物对磷的需求,而植物在生长发育过程中需要维持体内元素平衡,对磷的吸收能力增强,进而增加了成熟绿叶的磷含量。枯黄叶片中的磷含量没有发生明显的改变是由于植物加强了对枯黄叶片中磷的回收利用程度^[44],而宾振钧等^[45]对青藏高原高寒草甸的研究发现氮肥添加对 6 种植物叶片磷含量没有显著影响。氮添加对植物叶片磷含量的影响较复杂,研究结果的不同是由多种因素决定的,例如植物所处的生境、植物生活型的差异、群落物种结构的差异,特别是气候变化所驱动的多个环境因子的变化。

在相对多雨年,氮素添加使 2 种植物 NRE、PRE 显著降低,一方面可能是氮素添加显著增加了土壤无机氮和有效磷^[28],Yuan 和 Chen^[16]研究表明土壤养分对植物养分回收有负面影响,NRE、PRE 分别与土壤无机氮、有效磷呈显著负相关关系也证实了该观点;另一方面可能是植物从土壤中直接吸收氮磷需要消耗的能量要低于植物自身进行养分回收所消耗的能量,植物会更加依赖土壤中的养分,减弱对衰老组织中养分的依赖性,从而使 NRE、PRE 降低^[46]。氮磷回收效率是植物、土壤氮、磷循环的重要桥梁,受到生物因素和非生物因素的共同影响,因此氮素添加对其的影响机理还有待进行更细致的研究,不能从单一的因素对其进行解释。在相对少雨年,氮素添加对 NRE、PRE 没有产生影响,但是氮素添加下,NRE、PRE 显著高于多雨年,可能是因为少雨年气温较多雨年高,降水却少,暖干化的环境不利

于植物生长,植物通过从衰老叶片中吸收更多的养分以应对较为不利的生长环境。可以发现降水相对多的年份氮素添加在某种程度上减弱了植物—土壤系统间氮磷循环,从而对生态系统养分循环产生影响。

3.4 增温和氮素添加共同处理对氮磷回收效率的影响

在相对多雨年,增温与氮素添加共同处理显著的降低了植物 NRE、PRE,而在相对少雨年,增温与氮素添加共同处理对植物氮磷回收效率没有影响。NRE、PRE 受到植物自身养分状况、土壤养分状况、水热条件等因素的影响,而这些因素共同对养分回收效率起作用,而增温与氮素添加共同处理包含了很多的生物化学反应,并受到其他因素的共同调控,其结果是由各种因素综合起来引起的,其机制还有待进一步研究。

4 结 论

本研究发现在自然降水相对多的年份增温和氮素添加显著增加了叶片氮磷含量,降低了 NRE、PRE,然而在降水相对少的年份增温和氮素添加对植物养分特征没有产生显著影响,叶片氮磷含量在多雨年较高,而 NRE、PRE 在少雨年较高。进一步研究发现植物氮磷含量、回收效率与土壤水分和养分的可利用性显著正相关。此外,与 C₃ 植物相比较,C₄ 植物被称作“CO₂ 泵”,在高温、光照强烈和干旱的条件下,C₄ 植物能够关闭气孔、减少水分散失,利用叶片内细胞间隙中含量很低的 CO₂ 进行光合作用^[47-48],因此 C₄ 植物具有较高的光合效率和水分利用效率。但是本研究发现荒漠草原 C₄ 植物和 C₃ 植物的养分回收效率没有显著差异,均随着自然降水变异而改变。这些结果表明在水分限制的荒漠草原,自然降水变异调控了植物养分回收对增温和氮素添加的响应,植物可以通过调节自身的养分含量改变养分回收策略以应对暖干化的气候。

参考文献:

[1] GREEN J K, SENEVIRATNE S I, BERG A M, *et al.* Large influence of soil moisture on long-term terrestrial carbon uptake[J]. *Nature*,2019,**565**(7 740): 476-479.

[2] Intergovernmental Panel on Climate change (IPCC). Special Report on Global Warming of 1.5 °C[M]. UK: Combridge University Press, 2018.

[3] DE BOECK H J, BASSIN S, VERLINDEN M, *et al.* Simulated heat waves affected alpine grassland only in combination with drought[J]. *The New Phytologist*, 2016, **209** (2): 531-541.

[4] 于成德. 中国北方半干旱草原土壤微生物对全球变化的响应[D]. 河南开封: 河南大学, 2016.

[5] 赵艳艳, 周华坤, 姚步青, 等. 长期增温对高寒草甸植物群落

- 和土壤养分的影响[J]. 草地学报, 2015, **23**(4): 665-671.
- ZHAO Y Y, ZHOU H K, YAO B Q, *et al.* The influence of long-term simulating warming to the plant community and soil nutrient of alpine meadow[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2015, **23**(4): 665-671.
- [6] GU F X, ZHANG Y D, HUANG M, *et al.* Effects of climate warming on net primary productivity in China during 1961-2010[J]. *Ecology and Evolution*, 2017, **7**(17): 6 736-6 746.
- [7] YUAN Z, CHEN H. Decoupling of nitrogen and phosphorus in terrestrial plants associated with global changes[J]. *Nature Climate Change*, 2015, **5**(5): 465-469.
- [8] 郑循华, 符聪斌, 徐星凯, 等. 亚洲氮循环案例研究[J]. AM-BIO-人类环境杂志, 2002, **31**(2): 79-87, 198.
- ZHENG X H, FU C B, XU X K, *et al.* The Asian nitrogen cycle case study[J]. *Ambio*, 2002, **31**(2): 79-87, 198.
- [9] 张璐璐, 李 艳, 王孝安, 等. 刈割与施肥对高寒草甸土壤和植物 N、P 化学计量学特征的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(11): 2 256-2 264.
- ZHANG L L, LI Y, WANG X A, *et al.* The effects of clipping and fertilizing on the N, P eco-stoichiometric characters of soil and plants in alpine meadow[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(11): 2 256-2 264.
- [10] ISBELL F, REICH P B, TILMAN D, *et al.* Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2013, **110**(29): 11 911-11 916.
- [11] AERTS R, CHAPIN F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: A Re-evaluation of processes and patterns [J]. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 1-67.
- [12] DENG M, LIU L, JIANG L, *et al.* Ecosystem scale trade-off in nitrogen acquisition pathways[J]. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, **2**(11): 1 724-1 734.
- [13] AERTS R, CORNELISSEN J H C, VAN LOGTESTIJN R S P, *et al.* Climate change has only a minor impact on nutrient resorption parameters in a high-latitude peatland[J]. *Oecologia*, 2007, **151**(1): 132-139.
- [14] FRÖBERG M, GRIP H, TIPPING E, *et al.* Long-term effects of experimental fertilization and soil warming on dissolved organic matter leaching from a spruce forest in Northern Sweden[J]. *Geoderma*, 2013, 200-201: 172-179.
- [15] SARDANS J, PEÑUELAS J, ESTIARTE M. Warming and drought alter soil phosphatase activity and soil P availability in a Mediterranean shrubland[J]. *Plant and Soil*, 2006, **289**(1-2): 227-238.
- [16] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Negative effects of fertilization on plant nutrient resorption[J]. *Ecology*, 2015, **96**(2): 373-380.
- [17] 王乔姝怡, 郑成洋, 张欲阳, 等. 氮添加对武夷山亚热带常绿阔叶林植物叶片氮磷化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 2016, **40**(11): 1 124-1 135.
- WANGQIAO S Y, ZHENG C Y, ZHANG X Y, *et al.* Impacts of nitrogen addition on foliar nitrogen and phosphorus stoichiometry in a subtropical evergreen broad-leaved forest in Mount Wuyi[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, **40**(11): 1 124-1 135.
- [18] 安 卓, 牛得草, 文海燕, 等. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及 C : N : P 化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 2011, **35**(8): 801-807.
- AN Z, NIU D C, WEN H Y, *et al.* Effects of N addition on nutrient resorption efficiency and C : N : P stoichiometric characteristics in *Stipa bungeana* of steppe grasslands in the Loess Plateau, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(8): 801-807.
- [19] PEÑUELAS J, SARDANS J, RIVAS-UBACH A, *et al.* The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system[J]. *Global Change Biology*, 2012, **18**(1): 3-6.
- [20] LÜ X, KONG D L, PAN Q M, *et al.* Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland[J]. *Oecologia*, 2012, **168**(2): 301-310.
- [21] ROWE E C, SMART S M, KENNEDY V H, *et al.* Nitrogen deposition increases the acquisition of phosphorus and potassium by heather *Calluna vulgaris*[J]. *Environmental Pollution*, 2008, **155**(2): 201-207.
- [22] LI L, GAO X P, LI X Y, *et al.* Nitrogen (N) and phosphorus (P) resorption of two dominant alpine perennial grass species in response to contrasting N and P availability[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2016, 127: 37-44.
- [23] WANG S, WANG X B, HAN X G, *et al.* Higher precipitation strengthens the microbial interactions in semi-arid grassland soils[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, **27**(5): 570-580.
- [24] LÜ X, HAN X G. Nutrient resorption responses to water and nitrogen amendment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China[J]. *Plant and Soil*, 2010, **327**(1-2): 481-491.
- [25] HENRY H A L, MOISE E R D. Grass litter responses to warming and N addition: temporal variation in the contributions of litter quality and environmental effects to decomposition[J]. *Plant and Soil*, 2015, **389**(1-2): 35-43.
- [26] ZHAO C Z, LIU Q. Effects of soil warming and nitrogen fertilization on leaf physiology of *Pinus tabulaeformis* seedlings [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2012, **34**(5): 1 837-1 846.
- [27] BAI Y F, WU J G, CLARK C M, *et al.* Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands [J]. *Global Change Biology*, 2010, **16**(1): 358-372.
- [28] REN H Y, KANG J, YUAN Z Y, *et al.* Responses of nutrient resorption to warming and nitrogen fertilization in contrasting wet and dry years in a desert grassland[J]. *Plant and Soil*, 2018, **432**(1-2): 65-73.
- [29] VERGUTZ L, MANZONI S, PORPORATO A, *et al.* Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nu-

trients in leaves of terrestrial plants[J]. *Ecological Monographs*, 2012, **82**(2): 205-220.

[30] CARRERA A L, SAIN C, BERTILLER M B. Patterns of nitrogen conservation in shrubs and grasses in the Patagonian monte, Argentina [J]. *Plant and Soil*, 2000, **224** (2): 185-193.

[31] YUAN Z Y, CHEN H Y H. Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2009, **18** (1): 11-18.

[32] KILLINGBECK K T. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency [J]. *Ecology*, 1996, **77**(6): 1 716-1 727.

[33] SARDANS J, PEÑUELAS J, ESTIARTE M. Warming and drought change trace element bioaccumulation patterns in a Mediterranean shrubland[J]. *Chemosphere*, 2008, **70** (5): 874-885.

[34] SARDANS J, PEÑUELAS J. Introduction of the factor of partitioning in the lithogenic enrichment factors of trace element bioaccumulation in plant tissues [J]. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2006, **115**(1-3): 473-498.

[35] REICH P B, OLEKSYN J. Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2004, **101**(30): 11 001-11 006.

[36] AN Y, WAN S Q, ZHOU X H, *et al.* Plant nitrogen concentration, use efficiency, and contents in a tallgrass prairie ecosystem under experimental warming[J]. *Global Change Biology*, 2005, **11**(10): 1 733-1 744.

[37] SUSEELA V, THARAYIL N, XING B S, *et al.* Warming and drought differentially influence the production and resorption of elemental and metabolic nitrogen pools in *Quercus rubra*[J]. *Global Change Biology*, 2015, **21** (11): 4 177-4 195.

[38] PENUELAS J. PHENOLOGY: responses to a warming world [J]. *Science*, 2001, **294**(5 543): 793-795.

[39] PROIETTI P. Gas exchange in senescing leaves of *Olea europaea* L[J]. *Photosynthetica*, 1998, **35**(4): 579-587.

[40] LIU W X, ZHANG Z, WAN S Q. Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland[J]. *Global Change Biology*, 2009, **15**(1): 184-195.

[41] CUI Q, LÜ X, WANG Q B, *et al.* Nitrogen fertilization and fire act independently on foliar stoichiometry in a temperate steppe[J]. *Plant and Soil*, 2010, **334**(1-2): 209-219.

[42] KOLLER E K, PRESS M C, CALLAGHAN T V, *et al.* Tight coupling between shoot level foliar N and P, leaf area, and shoot growth in arctic dwarf shrubs under simulated climate change[J]. *Ecosystems*, 2016, **19**(2): 326-338.

[43] LÜ X, REED S C, YU Q, *et al.* Nutrient resorption helps drive intra-specific coupling of foliar nitrogen and phosphorus under nutrient-enriched conditions [J]. *Plant and Soil*, 2016, **398**(1-2): 111-120.

[44] 吕晓涛. 生物多样性、水分和氮素添加对典型草原优势植物养分利用的影响[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2010.

[45] 宾振钧, 王静静, 张文鹏, 等. 氮肥添加对青藏高原高寒草甸 6 个群落优势种生态化学计量学特征的影响[J]. *植物生态学报*, 2014, **38**(3): 231-237.

BIN Z J, WANG J J, ZHANG W P, *et al.* Effects of N addition on ecological stoichiometric characteristics in six dominant plant species of alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau, China [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(3): 231-237.

[46] LÜ X, REED S, YU Q, *et al.* Convergent responses of nitrogen and phosphorus resorption to nitrogen inputs in a semiarid grassland[J]. *Global Change Biology*, 2013, **19**(9): 2 775-2 784.

[47] EHLEINGER J, BJÖRKMAN O. Quantum yields for CO₂ uptake in C₃ and C₄ plants[J]. *Plant Physiology*, 1977, **59** (1): 86-90.

[48] SAGE R F, KUBIEN D S. The temperature response of C₃ and C₄ photosynthesis[J]. *Plant Cell & Environment*, 2007, **30**(9): 1 086-1 106.

(编辑:潘新社)