

矮嵩草草甸主要植物不同器官对氮素的吸收及分配特征研究

徐隆华^{1,4}, 姚步青^{1,2}, 王文颖³, 马真¹, 石国玺^{1,5}, 周华坤^{1,2*}

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 青海省寒区恢复生态学重点实验室, 西宁 810008; 2 青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 西宁 810016; 3 青海师范大学, 西宁 810008; 4 山东省莱芜市农业局, 土壤肥料工作站, 山东莱芜 272100; 5 天水师范学院生物工程与技术学院, 甘肃省农业固体废弃物资源化利用重点实验室, 甘肃天水 741000)

摘要:以高寒矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸 7 个主要植物种为研究对象, 利用 ¹⁵N 同位素标记技术, 通过分析不同器官对氮素的吸收及分配特征, 揭示主要植物种在群落中的生态适应性、竞争力和地位。结果显示: (1) 矮嵩草的叶和茎、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)的叶, 以及双柱头蔗草(*Scirpus distigmaticus*)和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)的叶、茎、根均偏好累积硝态氮, 早熟禾(*Poa annua*)的穗和叶以及甘肃马先蒿(*Pedicularis kansuensis*)和短穗兔耳草(*Lagotis brachystachya*)的根均偏好积累铵态氮。(2) 矮嵩草对吸收的甘氨酸和硝态氮主要分配于叶中, 铵态氮分配于茎中; 双柱头蔗草对吸收的甘氨酸和硝态氮主要分配于茎中, 铵态氮分配于叶中; 垂穗披碱草和早熟禾对吸收的硝态氮和铵态氮主要分配于叶中; 垂穗披碱草对吸收的甘氨酸主要分配于根中, 而早熟禾将较多的甘氨酸分配到穗中; 甘肃马先蒿对吸收的硝态氮主要分配于叶中, 铵态氮分配于根中; 鹅绒委陵菜对吸收的甘氨酸、硝态氮和铵态氮主要分配于叶中; 短穗兔耳草对吸收的甘氨酸主要分配于叶中, 硝态氮和铵态氮主要分配于根中。(3) 在牧草生长盛期, 矮嵩草草甸土壤的有机氮和无机氮主要贡献于甘肃马先蒿的花、早熟禾的穗、垂穗披碱草的根和鹅绒委陵菜的茎叶。研究表明, 高寒矮嵩草草甸主要植物不同器官对氮素的吸收及分配呈现多元化特征, 因不同植物种的生物学特性和生态适应习性而异。

关键词:高寒矮嵩草草甸; 植物器官; 土壤氮素; ¹⁵N 标记技术

中图分类号: Q945.18 文献标志码: A

Nitrogen Absorption and Distribution Characteristics in Different Organs of the Main Plants in *Kobresia humilis* Meadow

XU Longhua^{1,4}, YAO Buqing^{1,2}, WANG Wenyong³,
MA Zhen¹, SHI Guoxi^{1,5}, ZHOU Huakun^{1,2*}

(1 Key Laboratory of Restoration Ecology of Cold Region in Qinghai Province, Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; 2 State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining 810016, China; 3 Qinghai Normal University, Xining 810008, China; 4 Soil and Fertilizer Workstation, Agricultural Bureau of Laiwu, Shandong Province, Laiwu, Shandong 272100, China; 5 Key Laboratory of Utilization of Agriculture Solid Waste Resources, College of Bioengineering and Biotechnology, Tianshui Normal University, Tianshui, Gansu 741000, China)

Abstract: Using ¹⁵N tracer technique, we quantify the characteristics of nitrogen absorption and distribu-

收稿日期: 2018-01-01; 修改稿收到日期: 2018-04-08

基金项目: 省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室开放研究 (2017-KF-02); 青海省科技厅项目 (2016-ZJ-910); 国家自然科学基金 (31472135, 31672475, 31572354); 青海省创新平台建设专项 (2017-ZJ-Y20, 2016-ZJ-Y01); 中国科学院科技服务网络计划 (STS 计划 KFJ-STZ-ZDTP-036) 和国家重点研发计划课题 (2016YFC0501901) 资助

作者简介: 徐隆华 (1987-), 女, 博士研究生, 主要进行恢复生态学研究。E-mail: xulh1016@163.com

* 通信作者: 周华坤, 研究员, 主要从事草地生态学研究。E-mail: hkzhou@nwipb.cas.cn

tion by organs of seven plant species in the *Kobresia humilis* alpine meadow, in order to reveal the ecological adaptability, competitiveness and position in the community of the main plants. The results showed: (1) the leaf and stem of *K. humilis*, the leaf of *Elymus nutans*, the leaf and stem and root of *Scirpus distigmaticus* and *Pedicularis kansuensis* can effectively accumulate nitrate nitrogen. The ear and leaf of *Poa annua*, the root of *P. kansuensis* and *Lagotis brachystachya* Maxim can effectively accumulate ammonium nitrogen. (2) Glycine and nitrate nitrogen absorbed by *K. humilis* mainly allocated in leaf and ammonium nitrogen allocated in stem. Glycine and nitrate nitrogen absorbed by *S. distigmaticus* mainly allocated in stem, ammonium nitrogen allocated in leaf. Inorganic nitrogen absorbed by *E. nutans* and *P. annua* allocated mainly in leaf. The glycine absorbed by *E. nutans* mainly allocated in root and by *P. annua* allocated in ear. Nitrate nitrogen mainly allocated in leaf and ammonium nitrogen allocated in root absorbed by *P. kansuensis*. The glycine and inorganic nitrogen absorbed by *P. anserina* mainly allocated in leaf. Glycine absorbed by *L. brachystachya* mainly allocated in leaf, while nitrate nitrogen and ammonium nitrogen mainly allocated in root. (3) Organic nitrogen and inorganic nitrogen in soil of *K. humilis* meadow mainly contributed to the flower of *P. kansuensis*, the ear of *P. annua*, the root of *E. nutans* and shoot of *P. anserina* at herbage growth stage. Absorption and distribution of nitrogen has diversified characteristics in different organs of the main plants in *K. humilis* meadow, that differed in the biological characteristics and ecological habits of different plant species.

Key words: *Kobresia humilis* alpine meadow; plant organs; soil nitrogen; ^{15}N tracer technique

青藏高原是世界上最大的高寒草地生态系统,也是高海拔地区最大放牧场所之一,其丰富的动植物资源为青藏高原畜牧业发展及国民经济发展提供了有力的物质基础^[1-2]。高寒矮嵩草草甸牧用价值较高、分布范围较广,是青藏高原主要植被类型,占青藏高原草地面积的 33%^[3-4],其自然生态系统具有丰富的碳氮储量^[5],而氮元素是植物体内蛋白质和叶绿素的重要组成,能刺激植物的生长,尤能促进分蘖及新生组织发育,当牧草含氮充足时,光合作用增强,碳的代谢加快,热量积累增加,反之当牧草缺氮时,植株矮小,细胞组织收缩,细胞壁变厚,细胞内容物减少^[6]。

目前对矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸与氮素关系的研究主要集中在氮素添加^[7-10]、氮素形态吸收^[11-13]等方面。国内外研究证实,在高寒草地生态系统,植物每年摄取的氮量远高于土壤氮净矿化量。表明高寒草地植物除了吸收土壤无机氮外还可以吸收有机氮。高寒草地的物种因营养富集对无机氮及有机氮的吸收产生化学生态位转移,说明生长在同一个群落的不同植物会对有限的氮资源产生种间竞争,发生生态位分化,共同生存的物种对氮素的吸收能力存在差异和多元化的特点,植物在吸收无机氮及有机氮上有种间差异性^[14-17]。植物在生长过程中将吸收到的氮再分配到不同器官中,这对于器官建成和产量形成具有深刻影响。借助于 ^{15}N 同位素示踪技术,可以充分了解植物吸收不同氮素后在体内的运转及分配方式^[18-21]。Schleuss 应用 ^{15}N 标记

技术研究高寒嵩草(*K. myosuroides*)草甸发现 ^{15}N 分配到嵩草根中比茎叶中的多,这与嵩草发达的根系统有关,即可以吸收更多的氮素以适应敏感脆弱的高寒草甸生态系统^[2]。综述以上利用 ^{15}N 示踪有机氮和无机氮在植物体内分配的研究大多集中在农作物和经济作物方面,对高寒草甸吸收有机氮和无机氮的研究主要集中在群落和物种水平,而关于矮嵩草草甸植物不同器官对不同形态氮素吸收及分配的研究未见报道。

全球气候变暖的趋势将会影响草地生态系统的功能过程。气温升高影响植物的生长发育、土壤生态系统氮循环,进而影响植物对氮素的吸收及分配^[22]。已有研究表明温度变化对土壤氮素间的转化有显著影响^[23]。温度升高会导致土壤中的无机氮增多,因此利于对无机氮尤其是硝态氮需求量高的植物生长^[12]。而在气温升高的大环境下,矮嵩草草甸植物将对此有何响应鲜有报道。

因此,本研究以高寒矮嵩草草甸为研究对象,利用 ^{15}N 同位素标记技术,原位定量研究 7 个主要植物种不同器官对土壤有机氮(甘氨酸)和无机氮(硝态氮和铵态氮)的吸收和分配规律,以及土壤甘氨酸和无机氮对主要植物种不同器官生长的贡献。这有助于揭示在全球变暖的大环境下各个植物种在群落中的生态适应性、竞争力和地位,加深对陆地高寒草甸生态系统氮循环的理解,为青藏高原高寒草甸生态系统多样性维持机制和可持续发展模式提供科学依据。

1 研究区自然地理概况

本试验在黄河源区果洛州玛沁县军牧场进行(34°17'N~34°25'N, 100°26'E~100°43'E), 海拔4 120 m。平均气温在0℃以下, 年降水量为420~560 mm, 多集中在5~10月份。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土, 土壤表层和亚表层中的有机质含量丰富。矮嵩草草甸为该地区主要的冬春草场^[24]。建群种为矮嵩草, 主要的伴生种有: 双柱头蘆草(*Scirpus distigmaticus*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、早熟禾(*Poa annua*)、短穗兔耳草(*Lagotis brachystachya*)、甘肃马先蒿(*Pedicularis kansuensis*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)等。

2 材料和方法

2.1 样地设置

在矮嵩草草甸植被生长均匀地段设置3个小区, 每个小区设置12个96 cm×96 cm的微区, 其中9个进行标记处理(标记微区), 3个作为对照(非标记微区), 这样一共有36个微区。标记处理用的3种¹⁵N标记的化合物为¹⁵NH₄Cl、K¹⁵NO₃和¹⁵N甘氨酸, ¹⁵N浓度均为11 mmol·L⁻¹(98%丰度), 每个微区289个注射点, 注射点用6 cm×6 cm的网格固定, 在每个网格交叉点用注射器注射2 mL溶液到土壤5 cm深度处, 这样每个处理微区注射¹⁵N 103.455 mg·m⁻²。

2.2 取样及分析

试验于2012年8月20号开始, ¹⁵N注射48 h后, 每个注射微区中四周留出各3 cm的缓冲地带, 从微区中心90 cm×90 cm的区域取矮嵩草、垂穗披碱草、早熟禾、双柱头蘆草、甘肃马先蒿、鹅绒委陵菜、短穗兔耳草的植株, 取样时不要破坏植物地上部分, 整体取出植物和土壤, 用自来水把环刀土壤冲干净, 把根系放在蒸馏水中轻轻漂摆, 根据地上的植物种把根系逐渐分开, 然后按根、茎、叶和花穗等器官分样; 一个微区中同种植物地上部分合并成1个植物样品, 这样每个处理、每种植物包括3个重复样品。样品在80℃下烘干, 研磨, 用元素分析仪(Flash EA 1112HT)-同位素质谱仪(Finnigan MAT Delta V advantage)分析对照和标记植物^δ¹⁵N丰度和氮含量(mg·g⁻¹)。

2.3 计算与统计

本研究利用稳定氮同位素示踪法测定植物种对不同氮化合物的吸收、累积值。

$$\delta^{15}\text{N}(\text{‰}) = (R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}} - 1) \times 1000 \quad (1)$$

式(1)中 R_{sample} 指样品的¹⁵N/¹⁴N, R_{standard} 指大气中N₂的¹⁵N/¹⁴N。

进一步计算植株不同器官对3种氮源的吸收、累积值¹⁵N_{uptake}(μmol·g⁻¹)以及吸收的氮素来自¹⁵N标记物的回收比例¹⁵N_{recovery}(%)。

$$^{15}\text{N}_{\text{uptake}} = [T/(F_{\text{sample}} - F_{\text{ref}})]/F_{\text{tracer}} \quad (2)$$

式(2)中 T 指样品中氮浓度(g·g⁻¹), F_{sample} 指标记样品中¹⁵N的原子百分率, 即¹⁵N/¹⁴N+¹⁵N, F_{ref} 指未标记样品中¹⁵N的原子百分率, F_{tracer} 指示踪物中¹⁵N的原子百分率。

$$^{15}\text{N}_{\text{recovery}} = \frac{F_{\text{sample}} - F_{\text{ref}}}{F_{\text{tracer}} - F_{\text{ref}}} \times \frac{N_{\text{pool}}}{N_{\text{tracer}}} \quad (3)$$

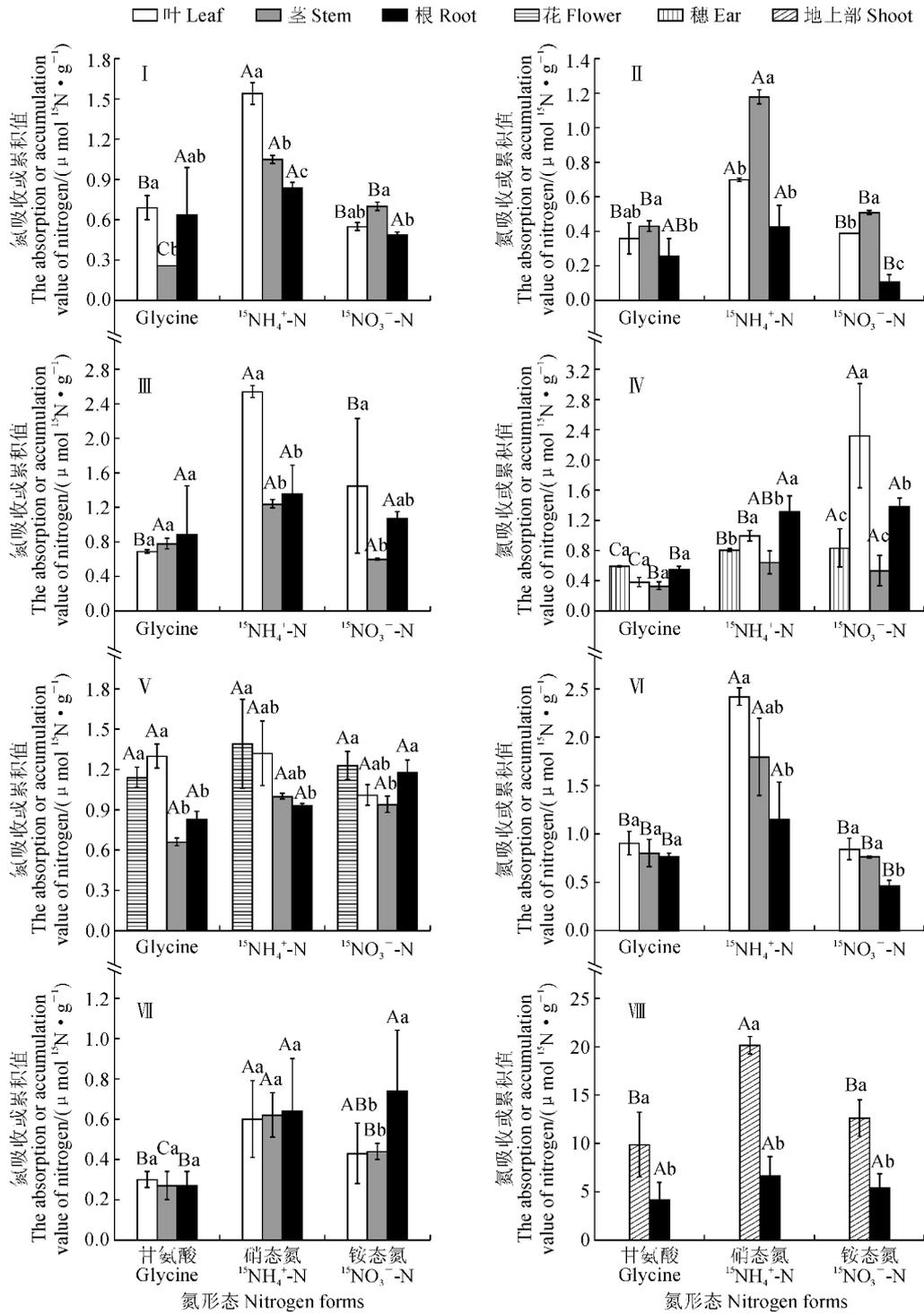
式(3)中 N_{pool} 和 N_{tracer} 指氮在植物不同库中和标记物中的含量(mg)。

用单因素方差分析(one-way ANOVA, LSD)和 t 检验比较不同处理间各参数差异显著性, 统计分析均在Excel 2007和SPSS 19统计软件上完成, 用Origin 8.5软件(USA, OriginLab Corporation)对数据进行绘图。

3 结果与分析

3.1 植株不同器官对3种氮源的吸收、累积值及其分配比例

研究区高寒矮嵩草草甸中7种主要植物的器官对¹⁵N-Gly、¹⁵NH₄⁺和¹⁵NO₃⁻的吸收值见图1。图1显示, 矮嵩草的叶、茎对硝态氮的吸收均显著高于铵态氮和甘氨酸, 且叶对硝态氮的吸收均显著高于茎和根(图1, I); 另外, 矮嵩草对甘氨酸的吸收叶显著高于茎, 对铵态氮的吸收茎显著高于根($P < 0.05$)。双柱头蘆草的叶、茎对硝态氮的吸收均显著高于铵态氮和甘氨酸, 且茎对硝态氮、铵态氮的吸收均显著高于叶和根(图1, II)。垂穗披碱草的叶对硝态氮的吸收显著高于铵态氮和甘氨酸, 且叶对硝态氮的吸收显著高于茎和根(图1, III); 另外垂穗披碱草对铵态氮的吸收叶显著高于茎($P < 0.05$)。早熟禾的穗、叶对铵态氮的吸收显著高于甘氨酸和硝态氮, 且茎、根对铵态氮是吸收显著高于甘氨酸(图1, IV); 另外早熟禾对硝态氮的吸收根显著高于穗和茎, 对铵态氮的吸收叶显著高于穗、茎、根($P < 0.05$)。甘肃马先蒿对硝态氮的吸收花显著高于根(图1, V), 对甘氨酸的吸收花、叶显著高于茎、根, 对铵态氮的吸收花显著高于茎($P < 0.05$)。鹅绒委陵菜的叶、茎、根对硝态氮的吸收显著高于甘氨酸和



I. 矮蒿草; II. 双柱头蕪草; III. 垂穗披碱草; IV. 早熟禾; V. 甘肃马先蒿; VI. 鹅绒委陵菜; VII. 短穗兔耳草; VIII. 植物群落。
 不同大写字母表示同一器官对不同氮源的吸收值差异显著 ($P < 0.05$), 不同小写字母表示不同器官对同一氮源的吸收或累积值差异显著 ($P < 0.05$)

图 1 矮蒿草草甸植物不同器官对甘氨酸、硝态氮和铵态氮的吸收或累积值

I, II, III, IV, V, VI, VII and VIII represent the plants of *K. humilis*, *S. distigmaticus*, *E. nutans*, *P. annua*, *P. kansuensis*, *P. anserine*, *L. brachystachya* and phytocoenosium, respectively. Different capital letters indicate that the same organ absorb different nitrogen sources are significantly different ($P < 0.05$), and different lowercase letters indicate that different organs absorb or accumulate values the same nitrogen source are significantly different ($P < 0.05$)

Fig. 1 The absorb values or accumulate values of nitrogen in organs of plants in *Kobresia humilis* meadow

铵态氮(图 1, VI), 对于硝态氮、铵态氮的吸收叶显著高于根($P < 0.05$)。短穗兔耳草的叶、茎、根对硝态氮的吸收显著高于甘氨酸(图 1, VII), 对铵态氮的吸收根显著高于茎、叶($P < 0.05$)。由图 1, VIII 可知, 高寒矮嵩草草甸的植物群落对硝态氮的吸收地上部显著高于铵态氮、甘氨酸, 对甘氨酸、硝态氮、铵态氮的吸收地上部和根部差异显著($P < 0.05$)。

由表 1 可以看出, 在植物生长最旺盛的时期, 从不同物种对同种氮源的分配角度来分析, 对甘氨酸来说, 甘肃马先蒿的叶对其分配比例显著高于双柱头蕨草、早熟禾和短穗兔耳草; 鹅绒委陵菜的茎对其分配比例显著高于矮嵩草和短穗兔耳草; 垂穗披碱草的根对其分配比例显著高于双柱头蕨草和短穗兔耳草($P < 0.05$)。对硝态氮来说, 垂穗披碱草的叶对其分配比例显著高于双柱头蕨草和短穗兔耳草; 鹅绒委陵菜的茎对其分配比例显著高于其他物种的茎; 垂穗披碱草的根对其分配比例显著高于双柱头蕨草($P < 0.05$)。对铵态氮来说, 垂穗披碱草的叶对其分配比例显著高于矮嵩草和短穗兔耳草; 甘肃马先蒿茎对其分配比例显著高于短穗兔耳草; 早熟禾的根对其分配比例显著高于矮嵩草、双柱头蕨草和鹅绒委陵菜($P < 0.05$)。

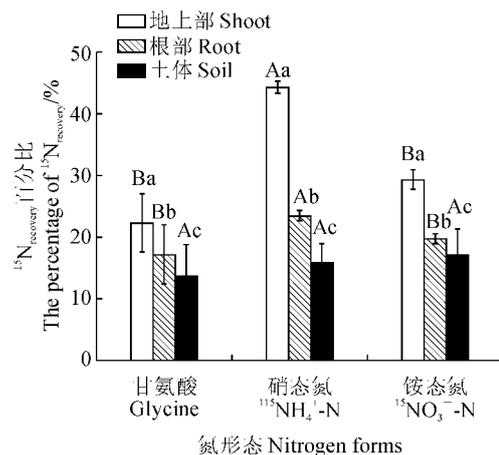
由表 1 可以看出, 同一物种对 3 种氮源的分配不同。其中: 矮嵩草对吸收的甘氨酸主要分配于叶中, 硝态氮分配于叶中, 铵态氮分配于茎中。双柱头蕨草对吸收的甘氨酸主要分配于茎中, 硝态氮分配于茎中, 铵态氮分配于叶中。垂穗披碱草对吸收的甘氨酸主要分配于根中, 硝态氮和铵态氮分配于叶中。早熟禾对吸收的硝态氮和铵态氮分配于叶中。甘肃马先蒿对吸收的硝态氮主要分配于叶中, 铵态氮分配于根中。鹅绒委陵菜对吸收的甘氨酸、硝态氮和铵态氮主要分配于叶中, 短穗兔耳草对吸收的甘氨酸主要分配于叶中, 硝态氮和铵态氮主要分配于根中。

3.2 植株不同器官对 ^{15}N 的回收率

氮素对于植物器官建成具有重要的影响, 器官吸收的 ^{15}N 占该器官总氮量的百分数代表当前时期氮素对该器官建成和发育的重要性, 其百分数的大小则反映了氮素在不同器官的代谢和分配情况。由表 2 可以看出对甘氨酸的回收率鹅绒委陵菜的叶达到 2.33%, 显著高于其他植物的叶($P < 0.05$), 其次是矮嵩草、垂穗披碱草、甘肃马先蒿的叶, 对甘氨酸回收率最小的是短穗兔耳草的叶; 对甘氨酸的回收率鹅绒委陵菜、垂穗披碱草的茎显著高于其他植物

的茎($P < 0.05$), 最小的是矮嵩草的茎; 对甘氨酸的回收率垂穗披碱草的根最高为 4.58%, 且显著高于除甘肃马先蒿和鹅绒委陵菜以外的其他几种植物的根($P < 0.05$), 最小的是二柱头蕨草的根。对硝态氮来说, 鹅绒委陵菜的叶、茎对其回收率显著高于其他植物的叶、茎($P < 0.05$), 其次是垂穗披碱草的叶、茎, 最小的是短穗兔耳草的叶、茎; 垂穗披碱草的根对其回收率最高达 5.04%, 且显著高于其他植物的根($P < 0.05$), 最小的是二柱头蕨草的根。对铵态氮来说, 垂穗披碱草、鹅绒委陵菜对其回收率显著高于其他植物的叶($P < 0.05$), 其次是矮嵩草, 最小的是短穗兔耳草; 对铵态氮的回收率矮嵩草的茎显著高于其他植物的茎, 最小的是短穗兔耳草的茎($P < 0.05$); 垂穗披碱草的根对其回收率最高达 5.54%, 且显著高于其他植物的根, 最小的是双柱头蕨草的根($P < 0.05$)。

由图 2 可知研究区对 3 种氮源的回收率均表现为地上部>根部>土体, 且地上部显著高于根部和土体($P < 0.05$)。研究区地上部对甘氨酸、硝态氮和铵态氮中 ^{15}N 的回收率分别达到 22.3%、44.3%和 29.3%。地上部、根部对硝态氮中 ^{15}N 的回收率显著高于甘氨酸及铵态氮($P < 0.05$)。



不同大写字母表示不同氮源在同一库的回收百分比差异显著, 不同小写字母表示同种氮源在天上部、根部和土体间的回收百分比差异显著($P < 0.05$)

图 2 研究区地上部、根部和土体中 $^{15}\text{N}_{\text{recovery}}$ 的比例
Different capital letters represent the difference between different nitrogen sources in the same pool is significant and different lowercase letters represent the difference among aboveground, root and soil to the same nitrogen source are significant ($P < 0.05$)

Fig. 2 The recovery proportion of nitrogen from ^{15}N in aboveground, root and soil

表 1 植株不同器官对 3 种氮源的分配比例
Table 1 Allocation proportion of the three nitrogen sources absorbed by organs

物种 Species	分配比例 Allocation proportion/%					
	甘氨酸 Glycine		硝态氮 $^{15}\text{NH}_4^+ - \text{N}$		铵态氮 $^{15}\text{NO}_3^- - \text{N}$	
	叶 Leaf	茎 Stem	根 Root	叶 Leaf	茎 Stem	根 Root
矮蒿草 <i>K. humilis</i>	4.90±0.66ab	1.87±0.01b	4.54±1.56ab	5.74±0.49ab	3.92±0.01b	3.11±0.17abc
双柱头蕨草 <i>S. distigmaticus</i>	2.58±0.92b	3.03±1.1ab	1.84±0.25b	2.61±0.42b	4.41±0.01b	1.58±0.10c
垂穗披碱草 <i>E. nutans</i>	4.86±0.01ab	5.54±0.72a	6.29±2.79a	9.46±2.14a	4.60±0.01b	5.07±0.03a
早熟禾 <i>P. annua</i>	2.79±0.91b	2.44±0.58ab	3.97±1.85ab	6.99±3.2ab	2.43±0.01c	4.93±2.24ab
甘肃马先蒿 <i>P. kansuensis</i>	9.21±0.33a	4.69±0.47ab	5.86±0.86ab	4.92±2.16ab	3.71±1.69b	3.45±0.55abc
鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i>	6.41±0.86ab	5.64±1.02a	5.25±0.28ab	8.96±0.42a	6.66±1.25a	4.27±0.7ab
短穗兔耳草 <i>L. brachystachya</i>	2.16±0.21b	1.89±0.46b	1.91±0.51b	2.23±0.83b	2.33±0.43c	2.39±0.9bc
合计 Total	28.05	25.1	29.66	40.91	28.06	24.8

注: 同列不同字母表示不同植物同一器官对同种氮源的分配比例差异显著 ($P < 0.05$)

Note: Different letters in the same column indicate that the same organ in different plants to the distribution ratio of the same nitrogen source are significantly different

表 2 植株吸收或累积的氮素来自 ^{15}N 的比例
Table 2 The recovery proportion of nitrogen from ^{15}N absorbed or accumulated by organs

物种 Species	^{15}N 回收率 $^{15}\text{N}_{\text{recovery}}/\%$					
	甘氨酸 Glycine		硝态氮 $^{15}\text{NH}_4^+ - \text{N}$		铵态氮 $^{15}\text{NO}_3^- - \text{N}$	
	穗(花)/叶 Ear(Flower)/Leaf	茎 Stem	根 Root	穗(花)/叶 Ear(Flower)/Leaf	茎 Stem	根 Root
矮蒿草 <i>K. humilis</i>	1.77b	0.69b	1.66b	1.54c	2.72c	2.53c
双柱头蕨草 <i>S. distigmaticus</i>	0.94c	1.12b	1.35b	1.38d	3.06b	1.86d
垂穗披碱草 <i>E. nutans</i>	1.77b	2.01a	4.58a	3.93b	3.18b	5.04a
早熟禾 <i>P. annua</i>	6.31a/1.02c	1.08b	1.81b	1.46b/2.90c	1.70e	2.43c
甘肃马先蒿 <i>P. kansuensis</i>	3.61b/1.73b	0.72b	2.56ab	6.19a/3.05c	2.26d	4.14b
鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i>	2.33a	2.05a	3.82a	4.40a	3.74a	4.52b
短穗兔耳草 <i>L. brachystachya</i>	0.79c	0.70b	1.39b	1.31d	1.52f	2.58c

注: 不同字母表示不同植物的同一器官对同种氮源回收率的差异显著 ($P < 0.05$)

Note: Different letters indicated that the same organ of different plants to the recovery of nitrogen are significantly different

4 讨 论

4.1 植物器官对氮的吸收或累积偏好及其分配

牧草在牧业经济中是一类重要的饲料来源,特别是用来饲养反刍动物,它们能有效地把纤维性碳水化合物和低质氮源转化成肉、奶和羊毛中的蛋白质^[25]。高寒矮蒿草草甸中莎草科和禾本科植物的茎叶是反刍动物主要的食物来源,因此,研究牧草器官对氮素吸收利用偏好有着重要的理论及实践意义。在八月下旬,矮蒿草的叶对硝态氮的累积显著高于铵态氮($P < 0.05$),茎对无机氮的累积值高于甘氨酸。二柱头薹草的茎对硝态氮的累积显著高于铵态氮和甘氨酸($P < 0.05$)。尽管莎草科的 2 种植物对土壤氮素依赖性低,但是把吸收到的有限的氮源分配到茎叶中,以促进植株的光合作用加快自身的生长繁殖,这是莎草科植物适应环境的一种表现。垂穗披碱草的叶对硝态氮的累积显著高于甘氨酸($P < 0.05$),早熟禾的穗对铵态氮的累积显著高于硝态氮和甘氨酸($P < 0.05$),叶对铵态氮的累积值最大,茎对铵态氮的累积显著高于甘氨酸($P < 0.05$)。禾本科的 2 种植物穗和茎叶对无机氮的累积值较高,垂穗披碱草偏好吸收分配硝态氮,早熟禾偏好吸收分配铵态氮,说明占据同一生态位的两种植物在氮素吸收上存在竞争关系,为了适应环境而具有了不同的偏好吸收方式。2 种匍匐类植物对于无机氮的吸收有竞争关系,鹅绒委陵菜茎叶对硝态氮的累积能力显著高于短穗兔耳草,这与鹅绒委陵菜的快速繁殖生长特性有关。

在牧草器官对氮素的吸收以及分配上,根系起到重要作用。植物根系不仅可以吸收土壤硝态氮、铵态氮等无机氮源,还可以有效利用土壤中的可溶性有机氮。土壤中的可溶性有机氮有尿素、氨基酸和多胺等,其中氨基酸是该组分的主要组成部分。根系利用的主要氮素形式是硝态氮和铵态氮,氮素形态不同对植物生理代谢过程影响不同^[26]。硝态氮可以促进根系长度生长以及表面积增大和密度的增加,铵态氮能促进植物侧根和根毛的生长^[27]。植物根系对硝态氮的吸收是一个逆化学势梯度的耗能主动吸收过程,而对铵态氮的吸收是逆电势进行的,是一个主动吸收过程^[28]。

高寒矮蒿草草甸植物通过根系吸收不同形态的氮素,然后转运到植物的茎叶等其他器官中。本研究中,植物根系有直根系和须根系之分,这就决定了群落之间的养分竞争表现形式具有“不一致性”。甘

肃马先蒿为直根系植物,与其他 6 种植物的根系在生态和生理特征有所差别,并且草地生态系统中植物的种间竞争或化感作用会影响根系生长^[29]。甘肃马先蒿的根系对 3 种氮源的吸收值总和低于禾本科的 2 种植物的根,但是高于莎草科和其他 2 种匍匐茎类植物,甘肃马先蒿根系偏好吸收铵态氮,这可能与铵态氮促进侧根和根毛生长有关。两种匍匐茎类植物的根系对于无机氮的偏好也明显不同,鹅绒委陵菜根系偏好吸收硝态氮,而短穗兔耳草根系偏好吸收铵态氮。本试验中禾本科和莎草科的 4 种植物的根系均偏好吸收无机氮,禾本科植物的根对无机氮的吸收显著高于莎草科,这是由于莎草科的矮蒿草和二柱头薹草对于土壤氮素具有较低的依赖性。同科植物的根系对于氮素形态的偏好差异也非常明显,垂穗披碱草根系偏好吸收硝态氮并将其主要分配到叶中,早熟禾的根系偏好吸收铵态氮,并将其主要分配到叶中,这是由于 2 种禾本科植物占据相同的生态位,因营养竞争而采取的吸收策略。根系间的相互作用促进植物对氮素的吸收,从生态学角度分析,在资源可利用性减少的情况下,植物的生态位宽度应该增加,使单位面积的报酬达到最大,根系吸收空间的扩大可获得更多的氮素。

矮蒿草草甸植物群落根系在垂直分布上处于不同的土层,大大降低了养分竞争的强度^[2, 30]。矮蒿草具有发达的短根茎,分蘖力强,双柱头薹草植株矮小,根短,这 2 种莎草科植物的根主要分布在土壤表层 0~2.5 cm;鹅绒委陵菜根肥大,根长 0.91~5.17 cm^[31],短穗兔耳草根多数,簇生,长度在 3~9 cm^[24],这 2 种匍匐茎类植物植株呈粗网状平铺在地面上,根部主要分布在土壤上层 0~10 cm;甘肃马先蒿为直根系植物,根部长 4~10 cm^[32],分布在土壤上层 0~10 cm。垂穗披碱草具有发达的须根系,早熟禾也具有发达的根系,2 种禾本科植物分蘖能力强,根系垂直分布广且表面积大,主要分布在土壤中层 10~20 cm。本研究的矮蒿草草甸生态系统,群落中不同的植物种占据不同的生态位,植物根系在 N 素吸收上存在差异,这样不仅减小了种间竞争,而且提高了植物群落对土壤有效氮源的利用效率。

由于人类活动引起全球大气温室气体增加,并导致全球气温升高。大气 CO₂ 浓度的变化不仅影响全球气候变化,而且影响植物的生长发育、土壤生态系统氮循环以及微生物活性,进而影响植物对氮素的吸收。土壤氮素形态间的转化对温度变化十分敏感,温度升高将提高土壤氮素的净矿化速率。净

矿化速率可客观反映土壤氮素的矿化作用,土壤矿化作用的产物包括铵态氮和硝态氮,二者可以在土壤中相互转化^[33]。温度升高会导致土壤中的无机氮增多,因此利于对无机氮尤其是硝态氮需求量高的植物生长^[12]。由以上研究结果可推断,未来气候变暖温度升高的情况下,禾本科植物如垂穗披碱草和早熟禾更适合生长繁殖。

4.2 甘氨酸和无机氮对植物器官生长的贡献

由于生态系统的不同及物种组成差异,植物吸收的氨基酸占植物吸收总氮量的百分比不同^[34-35]。本试验研究结果表明,在高寒矮嵩草草甸生态系统中,甘氨酸吸收在植物氮预算中占有重要地位。因此,在速效氮为限制因子的高寒草地中,可以形成丰富的物种多样性,并且植物可以有效利用限制性氮源。

3种氮源对群落地上部的贡献显著大于根部和土体($P < 0.05$),尤其是硝态氮对地上部的贡献显著高于甘氨酸和铵态氮。这一方面说明在该时期高寒矮嵩草草甸地上部偏好累积硝态氮,另一方面说明硝态氮对该时期群落地上部的贡献高于其他2种氮源。在8月下旬矮嵩草、双柱头蕨草和鹅绒委陵菜都处于果后营养期,有机氮和无机氮主要贡献于地上部;甘肃马先蒿都处于花期,因此硝态氮更多的贡献于花,这是甘肃马先蒿为了繁殖生长而采取的营养分配策略;早熟禾在该时期处于结实期,6.31%的甘氨酸和4.31%的铵态氮贡献于穗中,这一方面是由于早熟禾偏好吸收铵态氮,另一方面早熟禾处于生殖生长阶段,需要更多的氮素供应到穗中。垂穗披碱草和短穗兔耳草在该期处于营养生长,有机氮和无机氮更多地贡献到根,这可能是为了吸收更多的氮素营养供应到地上部。综上所述,有机氮和无机氮对于植物的生长都具有重要作用,在8月下旬,土壤中甘氨酸主要贡献于早熟禾的穗、鹅绒委陵菜的茎叶和垂穗披碱草的根,硝态氮主要贡献于甘

肃马先蒿的花、鹅绒委陵菜的茎叶和垂穗披碱草的根,铵态氮主要贡献于早熟禾的穗、矮嵩草的茎和垂穗披碱草的根。

5 结 论

物种之间对氮素和土壤氮素资源的竞争是限制草地生态系统生产力的重要因素。因此,通过研究植物器官对不同形态氮化合物的吸收、累积偏好、分配机制以及不同氮源对植物器官的贡献率,对优化人工草地生态系统物种配制,指导高寒草甸土壤施肥并提高氮素资源有效性具有重要意义。本研究发现高寒矮嵩草草甸不同物种对3种氮源的吸收分配特征如下:(1)矮嵩草和双柱头蕨草的叶、茎均偏好累积硝态氮,垂穗披碱草的叶偏好累积硝态氮,早熟禾的穗、叶偏好累积铵态氮,甘肃马先蒿的根偏好吸收铵态氮,鹅绒委陵菜的叶、茎、根偏好累积硝态氮,短穗兔耳草的根偏好吸收铵态氮。(2)矮嵩草对吸收的甘氨酸和硝态氮主要分配于叶中,铵态氮分配于茎中。双柱头蕨草对吸收的甘氨酸和硝态氮主要分配于茎中,铵态氮分配于叶中。垂穗披碱草和早熟禾对吸收的硝态氮和铵态氮分配于叶中。垂穗披碱草对吸收的甘氨酸主要分配于根中,而早熟禾将较多的甘氨酸分配到穗中。甘肃马先蒿对吸收的硝态氮主要分配于叶中,铵态氮分配于根中。鹅绒委陵菜对吸收的3种氮源主要分配于叶中,短穗兔耳草对吸收的甘氨酸主要分配于叶中,有机氮主要分配于根中。(3)在8月牧草生长盛期,高寒矮嵩草草甸土壤的有机氮和无机氮主要贡献于甘肃马先蒿的花,早熟禾的穗,垂穗披碱草的根和鹅绒委陵菜的茎叶。本研究发现高寒矮嵩草草甸主要植物不同器官对氮素的吸收及分配呈现多元化特征,因不同植物种的生物学特性和生态适应习性而异。

参考文献:

- [1] 周华坤,赵新全,周立,等. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究[J]. 草业学报, 2005, 14(3): 31-40.
ZHOU H K, ZHAO X Q, ZHOU L *et al.* A study on correlations between vegetation degradation and soil degradation in the 'Alpine Meadow' of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2005, 14(3): 31-40.
- [2] SCHLEUSS P M, HEITKAMP F, SUN Y, *et al.* Nitrogen uptake in an alpine *Kobresia* pasture on the Tibetan Plateau: lo-

calization by¹⁵N labeling and implications for a vulnerable ecosystem[J]. *Ecosystems*, 2015, 18: 946-957.

- [3] 周兴民. 中国高草草甸[M]. 北京: 科学出版社, 2001.
- [4] 龙瑞军,董世魁,胡自治. 西部草地退化的原因分析与生态恢复措施探讨[J]. 草原与草坪, 2005, 6: 3-7.
LONG R J, DONG S K, HU Z Z. Grassland degradation and ecological restoration in Western China[J]. *Grassland and Turf*, 2005, 6: 3-7.
- [5] LIU W, CHEN S, QIN X, *et al.* Storage, patterns, and con-

- trol of soil organic carbon and nitrogen in the northeastern margin of the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Environ Res Lett*, 2012, 7: 1-12.
- [6] 黄秀声,钟珍梅,黄勤楼,等. 利用¹⁵N示踪技术研究8种禾本科牧草对氮肥的吸收和转化效率[J]. 核农学报, 2014, 28(9): 1 677-1 684.
HUANG X S, ZHONG Z M, HUANG Q L, et al. Fertilizer-N uptake and conversion efficiency in 8 species of Gramineous pastures by using ¹⁵N-tracing technique[J]. *Journal of Nuclear Agricultural Sciences*, 2014, 28(9): 1 677-1 684.
- [7] 叶鑫,周华坤,刘国华,等. 高寒矮生嵩草草甸主要植物物候特征对养分和水分添加的响应[J]. 植物生态学报, 2014, 38(2): 147-158.
YE X, ZHOU H K, LIU G H, et al. Responses of phenological characteristics of major plants to nutrient and water additions in *Kobresia humilis* alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(2): 147-158.
- [8] 杨月娟,周华坤,叶鑫,等. 青藏高原高寒草甸植物群落结构和功能对氮、磷、钾添加的短期响应[J]. 西北植物学报, 2014, 1(11): 2 317-2 323.
YANG Y J, ZHOU H K, YE X, et al. Short-term responses of plant community structure and function to nitrogen, phosphorus and potassium additions in an alpine meadow of Qinghai-Xizang Plateau [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 1(11): 2 317-2 323.
- [9] 杨月娟,张灏,周华坤,等. 青藏高原高寒草甸花期物候和群落结构对氮、磷、钾添加的短期响应[J]. 草业学报, 2015, 24(8): 35-45.
YANG Y J, ZHANG H, ZHOU H K, et al. Short-term responses of flowering phenology and community structure to nitrogen, phosphorus and potassium in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, 24(8): 35-45.
- [10] 魏晴,周华坤,姚步青,等. 矮嵩草草甸氮素利用率对养分添加与冬季增雪的短期响应[J]. 生态学杂志, 2015, 34(2): 491-496.
WEI Q, ZHOU H K, YAO B Q, et al. Short-term effects of nutrient additions and snow increase in winter on nitrogen utilization rate of *Kobresia humilis* meadow[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(2): 491-496.
- [11] 王文颖,马永贵,徐进,等. 高寒矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸植物吸收土壤氮素的多元化途径研究[J]. 中国科学:地球科学, 2012, 42(8): 1 264-1 272.
WANG W Y, MA Y G, XU J, et al. The uptake diversity of soil nitrogen nutrients by main plant species in *Kobresia humilis* alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Sci China Earth Sci*, 2012, 42(8): 1 264-1 272.
- [12] 王文颖,周华坤,杨莉,等. 高寒矮嵩草草甸植物对土壤氮素利用的多元化特征[J]. 自然资源学报, 2014, 29(2): 249-255.
WANG W Y, ZHOU H K, YANG L, et al. The uptake strategy of soil nitrogen nutrients by different plant species in alpine *Kobresia tibetica* Meadow on the Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Journal of Natural Resources*, 2014, 29(2): 249-255.
- [13] FISK M C, SCHMIDT S K. Nitrogen mineralization and microbial biomass nitrogen dynamics in three alpine tundra communities[J]. *Soil Science Society of America Journal*, 1995, 59: 1 036-1 043.
- [14] MILLER A E, BOWMAN W D, SUDING K N. Plant uptake of inorganic and organic nitrogen: neighbor identity matters[J]. *Ecology*, 2007, 88: 1 832-1 840.
- [15] MILLER A E, BOWMAN W D. Variation in nitrogen-15 natural abundance and nitrogen uptake traits among co-occurring alpine species: do species partition by nitrogen form? [J] *Oecologia*, 2002, 130(4): 609-616.
- [16] MILLER A E, BOWMAN W D. Alpine plants show species-level differences in the uptake of organic and inorganic nitrogen[J]. *Plant and Soil*, 2003, 250: 283-292.
- [17] XU X L, OUYANG H, CAO G M, et al. Dominant plant species shift their nitrogen uptake patterns in response to nutrient enrichment caused by a fungal fairy in an alpine meadow[J]. *Plant Soil*, 2011, 341: 495-504.
- [18] 许玉兰,刘庆城. 氨基酸肥效研究[J]. 氨基酸和生物资源, 1997, 19(2): 1-6.
XU Y L, LIU Q C. Study on the fertilizer efficiency of amino acids[J]. *Amino acids and Biotic resources*, 1997, 19(2): 1-6.
- [19] 黄见良,邹应斌,彭少兵,等. 水稻对氮素的吸收、分配及其在组织中的挥发损失[J]. 植物营养与肥料学报, 2004, 10(6): 579-583.
HUANG J L, ZOU Y B, PENG S B, et al. Nitrogen uptake, distribution by rice and its losses from plant tissues[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2004, 10(6): 579-583.
- [20] 杨明,宋海星,徐浩然,等. 不同品种油菜生长后期体内氮素转运及再分配差异研究[J]. 中国生态农业学报, 2012, 20(10): 1 289-1 294.
YANG M, SONG H X, XU H R, et al. Transport and re-distribution of nitrogen at late growth stages in different oil-seed rape cultivars[J]. *Chinese Journal of Eco-Agriculture*, 2012, 20(10): 1 289-1 294.
- [21] 李晶,姜远茂,等. 供应铵态和硝态氮对苹果幼树生长及^{d15}N利用特性的影响[J]. 中国农业科学, 2013, 46(18): 3 818-3 825.

- LI J, JIANG Y M, *et al.* Effects of ammonium and nitrate nitrogen on growth and properties of ^{15}N distribution of apple trees[J]. *Scientia Agricultura Sinica*, 2013, **46**(18): 3 818-3 825.
- [22] 刘贤赵,张勇,宿庆,等. 陆生植物氮同位素组成与气候环境变化研究进展[J]. 地球科学进展, 2014, **29**(2): 216-226.
LIU X Z, ZHANG Y, SU Q, *et al.* Progress of research on relationships between terrestrial plant nitrogen isotope composition and climate environment change[J]. *Advances in Earth Science*, 2014, **29**(2): 216-226.
- [23] 王其兵,李凌浩,等. 气候变化对草甸草原土壤氮素矿化作用影响的实验研究[J]. 植物生态学报, 2000, **24**(6): 687-692.
WANG Q B, LI L H, *et al.* Field experimental studies on the effects of climate change on nitrogen mineralization of meadow steppe soil[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(6): 687-692.
- [24] 周华坤,赵亮,赵新全,等. 短穗兔耳草的克隆生长特征[J]. 草业科学, 2006, **23**(12): 60-64.
ZHOU H K, ZHAO L, ZHAO X Q, *et al.* Characteristics of clonal growth of *Lagotis brachystachya* [J]. *Pratacultural Science*, 2006, **23**(12): 60-64.
- [25] 张慧茹,郑蕊,杨晓琴. 宁夏区内抗旱牧草硝酸还原酶活性的比较研究[J]. 宁夏大学学报(自然科学版), 2002, **23**(3): 278-280.
ZHANG H R, ZHENG R, YANG X Q. Comparing nitrate reductase activity for five drought-resistance forages in Ningxia[J]. *Journal of Ningxia University* (Natural Science Edition), 2002, **23**(3): 278-280.
- [26] 刘晓静,叶芳,张晓玲. 外源氮素形态对紫花苜蓿不同生育期根系特性的影响[J]. 草业学报, 2015, **24**(6): 53-63.
LIU X J, YE F, ZHANG X L. Effects of exogenous nitrogen forms on root characteristics of alfalfa at different growth stages[J]. *Acta Pratacultural Sinica*, 2015, **24**(6): 53-63.
- [27] LINKOHR B I, WILLIAMSON L C, FITTER A H, *et al.* Nitrate and phosphate availability and distribution have different effects on root system architecture of *Arabidopsis*[J]. *The Plant Journal*, 2002, **29**(6): 751-760.
- [28] 谢开云. 氮素添加对紫花苜蓿和无芒雀麦种间关系及氮素平衡的影响[D]. 北京:中国农业大学, 2015.
- [29] 魏卫东. 甘肃马先蒿化感作用对禾本科牧草种子萌发及幼苗生长的影响[J]. 种子, 2010, **29**(12): 48-51.
WEI W D. Effect of allelopathic action of *Pedicularis kansuensis* Maxim on seed germination and seedling growth in Gramineous grass species[J]. *Seed*, 2010, **29**(12): 48-51.
- [30] 郭忠录,钟诚,蔡崇法,等. 高等植物篱/大豆间作根系相互作用对生长和氮素吸收利用的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2008, **14**(1): 59-64.
GUO Z L, ZHONG C, CAI C F, *et al.* Effect of root interaction on growth and N uptake in a hedgerow and soybean intercropping system[J]. *Plant Nutrition and Fertilizer Science*, 2008, **14**(1): 59-64.
- [31] 周华坤,赵新全,周立,等. 高寒草甸退化对鹅绒委陵菜克隆生长特征的影响[J]. 生态学报, 2006, **26**(2): 508-520.
ZHOU H K, ZHAO X Q, ZHOU L, *et al.* Alpine meadow degradation alter the clonal growing characteristics of *Potentilla anserina* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(2): 508-520.
- [32] 陈哲,周华坤,赵新全,等. 高寒草甸退化对甘肃马先蒿生长状况与花期资源分配的影响[J]. 生态环境学报, 19, (12): 2 800-2 807.
CHEN Z, ZHOU H K, ZHAO X Q, *et al.* The effect of alpine meadow degradation on *Pedicularis kansuensis*'s growth and resource allocation in blooming date[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 19(12): 2 800-2 807.
- [33] 王其兵,李凌浩,白永飞,等. 气候变化对草甸草原土壤氮素矿化作用影响的实验研究[J]. 植物生态学报, 2000, **24**(6): 687-692.
WANG Q B, LI L H, BAI Y F, *et al.* Field experimental studies on the effects of climate change on nitrogen mineralization of meadow steppe soil[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(6): 687-692.
- [34] CHAPIN F S III, MOILANEN L, KIELLAND K. Preferential usage of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal sedge[J]. *Nature*, 1993, 361: 150-152.
- [35] LIPSON D A, NASHOLM T. The unexpected versatility of plants: Organic nitrogen use and availability in terrestrial ecosystems[J]. *Oecologia*, 2001, 128: 305-316.

(编辑:潘新社)