

水氮添加条件下高寒草甸主要植物种氮素吸收分配的同位素示踪研究

邓建明^{2*} 姚步青^{1*} 周华坤^{1**} 赵新全¹ 魏 晴³ 陈 哲^{1,4} 王文颖³

¹中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ²兰州大学生命科学学院, 兰州 730000; ³青海师范大学生命与地理科学学院, 西宁 810008; ⁴中国科学院大学, 北京 100049

摘 要 资源利用方式的分化可以减小物种间对相同资源的竞争, 是群落物种多样性维持的主要机制。在全球变化背景下, 土壤温度和水分条件的变化可能影响高寒草甸生态系统植物的氮素(N)营养。该实验在经N、水处理3年的高寒草甸开展, 通过¹⁵NH₄¹⁵NO₃的¹⁵N稳定性同位素注射, 比较高寒草甸主要植物种对N、水处理的响应方式, 以及N吸收能力、分配和根冠比特点, 研究其营养吸收和资源分配方式的分化。结果发现不同植物种对N、水处理响应差异显著, N吸收能力、根N含量和根冠比等功能性状种间差异显著; 回归分析发现植物种N吸收能力和根N含量之间的关系不显著, 和根冠比之间呈显著线性负相关。说明高寒草甸生态系统不同植物种间N吸收具有生态位分化, 并且存在N营养吸收能力和资源分配策略的权衡。

关键词 ¹⁵N标记, 高寒草甸, N吸收, 生态位分化, 氮素添加, 水分添加

Nitrogen uptake and allocation characteristics of alpine meadow main species under water and nitrogen additions based on ¹⁵N isotope

DENG Jian-Ming^{2*}, YAO Bu-Qing^{1*}, ZHOU Hua-Kun^{1**}, ZHAO Xin-Quan¹, WEI Qing³, CHEN Zhe^{1,4}, and WANG Wen-Ying³

¹Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; ²School of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; ³Department of Life and Geography Sciences, Qinghai Normal University, Xining 810008, China; and ⁴University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Resource-use differentiation among species, which can reduce species competition for the same resources, is the main mechanism to maintain species diversity. Changes in soil temperature and moisture conditions, in the context of global change, may affect nitrogen (N) nutrition of plants of alpine meadow ecosystems. Our objective is to compare the characteristics of N uptake and resource allocation of dominant species of alpine meadow with changes in soil N and water.

Methods An alpine meadow was treated with N and water addition for three years using the method of ¹⁵N isotope injection. We determined the growth responses of dominant species to the N and water additions, as well as the features of N uptake capacity, N allocation and root to shoot ratio.

Important findings The species showed significantly different responses to the N and water treatments, with respect to functional traits of species in N absorption capacity, root N content and root to shoot ratio. There was no significant relationship between N absorption capacity and root N content, whereas N absorption capacity was negatively correlated with root to shoot ratio across all plant species. These results indicated there was ecological niche differentiation in N uptake and a trade-off between the N absorption capacity and resource allocation strategies among species.

Key words ¹⁵N label, alpine meadow, N-absorption, niche differentiation, nitrogen addition, water addition

一个多世纪以来, 群落构建机制一直是生态学研究的中心议题。生态位理论认为, 群落中物种的共存是以生态位分化为前提的, 生态位相同的物种

可能因对相同资源的竞争而不能稳定共存(Hutchinson, 1959; Vandermeer, 1972; Silvertown, 2004)。针对这一假设已对各种特定生态系统群落开展了的大

收稿日期Received: 2013-01-04 接受日期Accepted: 2013-04-07

* 并列第一作者 Equally contributing author (E-mail: dengjm@lzu.edu.cn; bqyao@nwipb.cas.cn)

** 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: qhzhhk@yahoo.com)

量研究, 包括对物种出生率、死亡率和拓殖能力 (Chave, 2004; Hubbell, 2006) 的检验, 自然群落中群落组分种对环境的响应、物种功能性状与群落结构变化的比较 (Fargione *et al.*, 2003; Adler, 2004; Harpole & Tilman, 2006; Chu *et al.*, 2007; Kraft *et al.*, 2008; Niu *et al.*, 2008), 物种是否可相互替代以及物种间相互作用是否等价的检验 (Kelly *et al.*, 2008), 也有物种入侵和拓殖成功率与入侵物种的属性以及群落结构关系的研究 (Fargione *et al.*, 2003; MacDougall *et al.*, 2009)。大多数研究结果表明, 各群落组分种的生态功能是不对称的, 各组分种对环境变化的响应也不尽相同, 群落结构维持和动态变化与组分种的功能属性密切相关 (牛克昌等, 2009)。和动物不同, 不同植物种有相似的资源需求和资源获取途径 (Connell, 1978; Silvertown *et al.*, 1999; McKane *et al.*, 2002), 同一群落植物种间或功能群间互补的资源利用方式经常被用来解释生态位分化不明显的生态系统中植物群落物种的共存 (Hooper, 1998; Caldeira *et al.*, 2001; Fridley, 2001; van Ruijven & Berendse, 2003; Lambers *et al.*, 2004), 但有关机理的研究相对缺乏 (van Ruijven & Berendse, 2003)。

青藏高原是我国内陆及周边地区的主要生态屏障 (赵新全, 2009), 高寒草甸是青藏高原最为主要的植被类型。该生态系统物种多样性高, 已鉴定出种子植物45科173属411种 (周兴民和吴珍兰, 2006)。这些植物在地上部分和地下部分空间重叠度高, 以矮生嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸为例, 每 m^2 物种数可达50种以上 (赵新全, 2009), 植物种间对相同资源的竞争非常激烈, 已在其物候 (周华坤等, 2002)、资源分配 (赵彬彬等, 2009) 和光合特性 (师生波等, 2006) 等方面发现存在显著的生态位分化。然而, 由于气候条件严酷, 适应该地区的优势种以寒冷中生多年生草本植物为主 (周兴民和吴珍兰, 2006)。由于多年生植物年际间营养吸收的区分比较困难, 植物营养吸收特点方面的研究较少。

青藏高原气候系统特征独特。高寒草甸生态系统极其脆弱, 是气候变化的敏感区域, 也是生物多样性的重点保护区 (赵新全, 2009)。40多年的气象数据显示, 青海省全年气温的增温率明显高于全国。由于常年气温较低, 高寒草甸土壤矿化作用缓慢, 土壤有机质含量丰富。气温逐年升高使得土壤有机质分解加快, 土壤中植物可利用N含量增大 (赵新

全, 2009)。另一方面, 40年来该地区年降水量略有下降, 但年内降水分布格局变化较大, 表现为冬春降水增多, 夏秋降水减少 (赵新全, 2009)。氮(N)和水是干旱半干旱地区生态系统影响植物生长的主要限制因子 (Harpole *et al.*, 2007), 这些环境因子的变化对该地区生态系统结构和功能可能产生重要影响, 因此有必要开展土壤N、水含量变化条件下高寒草甸主要植物种N营养吸收特性的研究。

稳定性同位素技术是生态学研究诸多领域中具有广阔应用前景的一门新技术 (苏波等, 1999)。近年来, 稳定性同位素 ^{15}N 方法在生态系统N素循环研究中发挥了极为重要的作用 (Jonesa *et al.*, 2005; Harrisona *et al.*, 2008; Gioseffi *et al.*, 2012)。利用 ^{15}N 标记法的示踪优越性, 可以方便地对高寒草甸多年生植物进行N素吸收和分配的研究。本研究通过人工增施N、水处理模拟气候变化, 采用 ^{15}N 标记的方法, 研究土壤N、水含量变化的条件下, 高寒草甸不同植物种N素吸收和资源分配特点。

1 实验地点和实验方法

1.1 实验地点概况

实验地点在青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测实验站。该站位于青藏高原东北隅, 地处 $37^{\circ}29' - 37^{\circ}45' N$, $101^{\circ}12' - 101^{\circ}23' E$, 平均海拔3 200 m, 是世界上海拔最高的草甸类型的定位研究站。年平均气温 $-1.7^{\circ}C$, 最高气温 $23.7^{\circ}C$, 最低气温 $-37.1^{\circ}C$; 年降水量为426–860 mm (赵新全, 2009)。本研究以该地区最主要的植被类型矮生嵩草草甸为研究对象。其建群种和优势种为嵩草、禾草、薹草和可食杂类草等。土壤类型为高山草甸土, 土壤形成时间比较年轻, 有机质分解缓慢, 淋溶较弱, 大多盐基饱和 (周兴民和吴珍兰, 2006)。

1.2 研究方法和数据处理

1.2.1 实验处理、同位素标记和样地设置

本实验于2009年开始, 共6个处理, 其中养分处理2个水平: 不施N (N0) 和施N (N1, $10.0 g N m^{-2} \cdot a^{-1}$)。水分处理3个水平: 夏季增雨 (W1, 6–8月人工增水 $140 mm \cdot a^{-1}$), 冬春增雪 (W2, 1–3月人工增水 $50 mm \cdot a^{-1}$) 和不增水 (W0)。每个处理设6个重复, 共36个小区, 小区面积为 $3 m \times 6 m$ 。

2010年, 在每个小区内设置12个直径30 cm、高45 cm的PVC微区, 其中6个进行标记处理 (标记微

区), 6个作为对照(非标记微区), 共432个微区。2011年7月份开始标记, 标记的同位素为 $^{15}\text{NH}_4^{15}\text{NO}_3$ (丰度5%)。使用量为每个微区2.02 g硝酸铵(依据 $10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 的添加量换算得来)。施用同位素时, 在标记微区采用注射法进行同位素施肥。为了使肥料在微区内分布均匀, 采用专门设计的3层20孔(外层10孔, 中层6孔, 内层3孔, 中心1孔)圆盘作为注射孔均匀分布的统一标尺。标记前, 把每个微区的同位素硝酸铵配成400 mL的溶液, 用一个针长35 mm的特制注射器把同位素肥料均匀施入0–30 cm土壤中。每孔注射20 mL标记溶液。注射前先用一个钢针钻一个深30 cm的洞, 钢针抽出后把注射器插到底, 然后一边匀速推液体一边向上拔针, 当针头拔出地面时, 液体注射完毕。

1.2.2 同位素样品的取样时间、植物种和方法

取样时间为植物生长季的最大生物量期(8月下旬)。取样植物包括垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、矮生嵩草、美丽风毛菊(*Saussurea superba*)、异叶米口袋(*Gueldenstaedtia diversifolia*)和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)。取样时选择3个标记微区和3个非标记微区。取出植物和土壤(注意不破坏植物地上部分), 用自来水把根系上的土壤冲干净, 最后把根系在蒸馏水中轻轻漂摆, 根据地上部分的植物种把根系逐渐分开, 然后按根和地上部分分样; 样品在80 °C下烘干, 称重。同位素样品用质谱仪(DELTA V Advantage, Thermo Fisher Scientific, West Palm Beach, USA)分析。

1.2.3 数据分析

每个微区内各植物种所占比重以相对丰度(物

种生物量/每个微区内总生物量)表示。 ^{15}N 分配以植物地上部分 $\delta^{15}\text{N}$ 和地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ 的比值表示。 ^{15}N 吸收能力以植物地上部分、地下部分总 $\delta^{15}\text{N}$ 和单位质量根的比值表示。数据方差分析和回归分析用SPSS 13.0统计软件进行。

2 结果和分析

2.1 植物种对N、水添加的总体响应特点

所有测定指标包括: 地上部分生物量、根冠比、N素分配、N素吸收能力, 所有指标均存在显著的种间差异($p < 0.001$, 表1)。N添加显著影响不同物种地上部分生物量、地上部分 $\delta^{15}\text{N}$ 和 ^{15}N 在植物地上部分和地下部分的分配。所有指标在水分添加处理下都有显著变化。除根冠比外, N素和水分添加的交互作用对所有指标都有显著影响。

2.2 不同处理微区地上部分生物量和物种相对丰度

不施N条件下, 两种增水处理都对地上部分生物量没有显著影响(表2)。施N可以显著增大地上部分生物量, 其中冬春增雪并施N条件下群落地上部分生物量最大。不同植物种对水肥处理的响应有差异。在所有处理微区下, 垂穗披碱草都是优势种, 其相对丰度可达50%以上。和对照相比, 夏季增雨和冬春增雪条件下相对丰度都显著增大; 施N对垂穗披碱草相对丰度影响不明显, 仅在同时冬春增雪的条件下显著增大。冬春增雪处理可减小矮生嵩草相对丰度, 其他所有条件下, 矮生嵩草相对丰度变化不显著。相反, 异叶米口袋和美丽风毛菊在夏季增雨并施N的条件下相对丰度最大, 其他条件下相对丰度变化不显著。和对照相比, 施N条件下鹅绒委陵

表1 地上部分生物量、根冠比、 $\delta^{15}\text{N}$ 地上部分、 $\delta^{15}\text{N}$ 地下部分、 ^{15}N 分配和 ^{15}N 吸收能力的方差分析结果

Table 1 Results of ANOVA for aboveground biomass, root to shoot ratio, $\delta^{15}\text{N}_{\text{Aboveground}}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{Belowground}}$, ^{15}N allocation, and ^{15}N absorption capability

	地上部分生物量 Aboveground biomass	根冠比 Root shoot ratio	$\delta^{15}\text{N}$ 地上部分 $\delta^{15}\text{N}_{\text{Aboveground}}$	$\delta^{15}\text{N}$ 地下部分 $\delta^{15}\text{N}_{\text{Belowground}}$	^{15}N 分配($\delta^{15}\text{N}_{\text{地上部分}}/\delta^{15}\text{N}_{\text{地下部分}}$) ^{15}N allocation ($\delta^{15}\text{N}_{\text{Belowground}}/\delta^{15}\text{N}_{\text{Aboveground}}$)	^{15}N 吸收能力 ^{15}N absorption capability
物种 Species (S)	430.407***	516.956***	824.440***	679.706***	226.575***	414.199***
N处理 N treatment (N)	53.854***	0.020	79.763***	1.073	49.848***	63.005***
水分处理 Water treatment (W)	6.410**	10.558***	161.192***	87.222***	4.365*	102.997***
物种×N处理 S × N	14.586***	0.849	33.536***	8.971***	6.907***	12.010***
物种×水分处理 S × W	11.515***	8.600***	30.235***	19.966***	6.173***	16.559***
物种×N处理×水分处理 S × N × W	8.483***	22.194***	66.099***	64.992***	9.027***	32.964***

以物种(自由度为4), N处理(自由度为1)和水分处理(自由度为2)作为固定因子。表中数值为F值, *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Using species ($df = 4$), N-treatment ($df = 1$), water treatment ($df = 2$), as fixed-effects. Values in the table are F, *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

表2 不同处理下单个微区内总地上部分生物量和5种植物的相对丰度(平均值±标准偏差)

Table 2 Total aboveground biomass of single micro-regions and relative abundances of five plants under different treatments (mean ± SD)

	N0W0	N0W1	N0W2	N1W0	N1W1	N1W2
地上部分生物量 Aboveground biomass (g)	22.871 ± 2.561 ^{bcd}	16.609 ± 1.197 ^d	18.110 ± 2.431 ^{cd}	24.105 ± 3.730 ^{bcd}	27.091 ± 1.442 ^{bc}	38.850 ± 5.745 ^a
相对丰度 Relative abundance						
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	0.600 ± 0.039 ^c	0.704 ± 0.016 ^{ab}	0.728 ± 0.041 ^{ab}	0.632 ± 0.049 ^{bc}	0.542 ± 0.035 ^c	0.704 ± 0.034 ^{ab}
矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	0.040 ± 0.009 ^a	0.030 ± 0.007 ^{ab}	0.018 ± 0.003 ^b	0.032 ± 0.006 ^{ab}	0.035 ± 0.005 ^a	0.042 ± 0.010 ^a
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	0.061 ± 0.015 ^{cde}	0.073 ± 0.009 ^{cd}	0.064 ± 0.015 ^{cde}	0.092 ± 0.017 ^{bc}	0.173 ± 0.025 ^a	0.025 ± 0.006 ^c
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	0.057 ± 0.025 ^{bcd}	0.068 ± 0.011 ^{ab}	0.027 ± 0.003 ^d	0.056 ± 0.005 ^{bcd}	0.098 ± 0.010 ^a	0.075 ± 0.008 ^{ab}
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	0.099 ± 0.007 ^a	0.026 ± 0.004 ^e	0.047 ± 0.001 ^{cde}	0.085 ± 0.019 ^{ab}	0.064 ± 0.003 ^{bc}	0.057 ± 0.004 ^{cd}
其他植物 Other plants	0.074 ± 0.003 ^{ab}	0.022 ± 0.005 ^d	0.077 ± 0.006 ^{ab}	0.064 ± 0.009 ^{bc}	0.040 ± 0.002 ^{cd}	0.083 ± 0.008 ^{ab}

N0W0, 不施N不增水(对照); N0W1, 不施N夏季增雨; N0W2, 不施N冬季增雪; N1W0, 施N不增水; N1W1, 施N夏季增雨; N1W2, 施N冬季增雪。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

N0W0, no nitrogen fertilization and no water addition (control); N0W1, no nitrogen fertilization and water addition in summer; N0W2, no nitrogen fertilization and snow addition in winter; N1W0, nitrogen fertilization and no water addition; N1W1, nitrogen fertilization and water addition in summer; N1W2, nitrogen fertilization and snow addition in winter. Different lowercase letters indicate significant difference between treatments ($p < 0.05$).

表3 不同处理下5种植物根冠比(平均值±标准偏差)

Table 3 Root and shoot ratios of five plants under different treatments (mean ± SD)

	N0W0	N0W1	N0W2	N1W0	N1W1	N1W2
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	0.495 ± 0.026 ^{Ca}	0.515 ± 0.029 ^{CDa}	0.519 ± 0.016 ^{Ba}	0.573 ± 0.093 ^{Ca}	0.475 ± 0.049 ^{Ca}	0.554 ± 0.034 ^{Ca}
矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	3.021 ± 0.227 ^{Abc}	3.737 ± 0.200 ^{Ab}	3.616 ± 0.254 ^{Ab}	4.770 ± 0.395 ^{Aa}	2.191 ± 0.139 ^{Bc}	3.009 ± 0.284 ^{Bbc}
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	3.881 ± 0.591 ^{Ab}	3.346 ± 0.156 ^{Bb}	3.392 ± 0.461 ^{Ab}	2.530 ± 0.326 ^{Bb}	3.424 ± 0.298 ^{Ab}	5.136 ± 1.093 ^{Aa}
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	1.001 ± 0.173 ^{Ba}	0.957 ± 0.058 ^{Cab}	0.766 ± 0.072 ^{Bb}	1.152 ± 0.001 ^{Ca}	0.641 ± 0.194 ^{Cb}	0.622 ± 0.115 ^{Cb}
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	0.558 ± 0.028 ^{Cc}	0.358 ± 0.001 ^{Dd}	0.939 ± 0.099 ^{Ba}	0.911 ± 0.097 ^{Cab}	0.496 ± 0.001 ^{Ccd}	0.746 ± 0.078 ^{Cb}

N0W0, 不施N不增水(对照); N0W1, 不施N夏季增雨; N0W2, 不施N冬季增雪; N1W0, 施N不增水; N1W1, 施N夏季增雨; N1W2, 施N冬季增雪。不同大写字母表示种间差异显著($p < 0.05$);不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

N0W0, no nitrogen fertilization and no water addition (control); N0W1, no nitrogen fertilization and water addition in summer; N0W2, no nitrogen fertilization and snow addition in winter; N1W0, nitrogen fertilization and no water addition; N1W1, nitrogen fertilization and water addition in summer; N1W2, nitrogen fertilization and snow addition in winter. Different capital letters indicate significant difference between species ($p < 0.05$); different lowercase letters indicate significant difference between treatments ($p < 0.05$).

菜相对丰度差异不显著, 其他所有处理条件下, 其相对丰度均显著减小。

2.3 不同处理植物根冠比

总体来说, 植物种间相比, 矮生嵩草和异叶米口袋具有最大的根冠比, 垂穗披碱草和鹅绒委陵菜根冠比最小(表3)。不同植物种根冠比对不同水肥处理的响应也不相同: 和对照相比, 两种增水处理对垂穗披碱草、矮生嵩草和异叶米口袋的根冠比影响不显著。美丽风毛菊在冬春增雪条件下根冠比显著减小。两种增水方式对鹅绒委陵菜根冠比有不同的影响, 和对照相比, 夏季增雨条件下根冠比显著减小, 而冬春增雪条件下根冠比显著增大。施N条件下

仅有矮生嵩草和鹅绒委陵菜根冠比显著增大, 其他所有植物种或类群变化均不显著。两种增水且施N条件下美丽风毛菊根冠比均显著减小, 异叶米口袋和鹅绒委陵菜在施N且冬春增雪条件下根冠比显著增大, 其他植物种和类群在这两种处理下根冠比变化均不显著。

2.4 不同处理植物¹⁵N吸收能力

几乎在所有条件下, 垂穗披碱草均表现出最大的¹⁵N吸收能力, 而矮生嵩草和异叶米口袋的¹⁵N吸收能力最小(表4)。¹⁵N吸收能力在不同条件下的变化特点因植物种而异。和对照相比, 两种增水条件下¹⁵N吸收能力均显著增大的只有矮生嵩草, 异叶

表4 不同处理下5种植物¹⁵N吸收能力(平均值±标准偏差)Table 4 ¹⁵N absorption capability of five plants under different treatments (mean ± SD)

	N0W0	N0W1	N0W2	N1W0	N1W1	N1W2
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	0.971 ± 0.099 ^{Abcd}	0.992 ± 0.068 ^{Bbc}	0.808 ± 0.033 ^{Ad}	0.919 ± 0.099 ^{Abcd}	1.395 ± 0.122 ^{ABa}	1.103 ± 0.048 ^{Ab}
矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	0.132 ± 0.005 ^{Dd}	0.178 ± 0.008 ^{Dc}	0.198 ± 0.011 ^{Db}	0.134 ± 0.006 ^{Dd}	0.234 ± 0.007 ^{Ca}	0.150 ± 0.007 ^{Dd}
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	0.179 ± 0.010 ^{Db}	0.224 ± 0.010 ^{Da}	0.174 ± 0.005 ^{Db}	0.222 ± 0.014 ^{Da}	0.237 ± 0.005 ^{Ca}	0.163 ± 0.011 ^{Db}
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	0.593 ± 0.053 ^{Cbc}	0.580 ± 0.049 ^{Cbc}	0.726 ± 0.069 ^{Bb}	0.375 ± 0.001 ^{Cc}	1.678 ± 0.390 ^{Aa}	0.668 ± 0.077 ^{Cb}
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	0.740 ± 0.029 ^{Bc}	1.308 ± 0.000 ^{Aa}	0.463 ± 0.038 ^{Cd}	0.749 ± 0.048 ^{Bc}	1.001 ± 0.001 ^{Bb}	0.933 ± 0.063 ^{Bb}

N0W0, 不施N不增水(对照); N0W1, 不施N夏季增雨; N0W2, 不施N冬季增雪; N1W0, 施N不增水; N1W1, 施N夏季增雨; N1W2, 施N冬季增雪。不同大写字母表示种间差异显著($p < 0.05$);不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

N0W0, no nitrogen fertilization and no water addition (control); N0W1, no nitrogen fertilization and water addition in summer; N0W2, no nitrogen fertilization and snow addition in winter; N1W0, nitrogen fertilization and no water addition; N1W1, nitrogen fertilization and water addition in summer; N1W2, nitrogen fertilization and snow addition in winter. Different capital letters indicate significant difference between species ($p < 0.05$); different lowercase letters indicate significant difference between treatments ($p < 0.05$).

米口袋仅在夏季增雨条件下增大, 而鹅绒委陵菜有不同的响应, 在夏季增雨条件下¹⁵N吸收能力最大, 而在冬春增雪条件下最小。垂穗披碱草和美丽风毛菊¹⁵N吸收能力在不同增水条件下变化均不显著。单纯施N仅仅可以增大异叶米口袋对¹⁵N的吸收能力, 其他植物种或类群变化均不显著。施N且夏季增雨可显著增大所有植物种或类群的¹⁵N吸收能力, 而大多数植物种或类群在施N且冬春增雪条件下变化不显著, 只有鹅绒委陵菜在该条件下¹⁵N吸收能力显著增大。

2.5 不同处理植物地上部分、地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ 浓度及其¹⁵N的分配

由表5可知, 垂穗披碱草地上部分 $\delta^{15}\text{N}$ 在施N且夏季增雨的条件下最大, 其他所有条件下差异不显著; 地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ 则在所有条件下差异不显著。矮生嵩草在两种增水条件下地上部分 $\delta^{15}\text{N}$ 均显著增大, 而在施N并增水条件下变化不一致: 施N且夏季增雨条件下地上部分 $\delta^{15}\text{N}$ 增大, 而在施N且冬春增雪条件下减小; 仅施N和施N且冬春增雪条件下地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ 最低, 其他条件下差异不显著。异叶米口袋在所有条件下, 地上部分、地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ 变化均不显著。美丽风毛菊地上部分 $\delta^{15}\text{N}$ 在施N条件下最小, 施N且夏季增雨条件下最大, 其他所有条件下差异不显著; 其地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ 变化趋势和地上部分相似, 同时在两种增水和施N且冬春增雪条件下均显著降低。鹅绒委陵菜在夏季增雨条件下地上部分 $\delta^{15}\text{N}$ 最大, 而在冬春增雪条件下最小; 地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ 变化和地上部分相一致。

地上部分、地下部分¹⁵N分配特点因植物种而异(表5)。和对照相比, 垂穗披碱草在施N且夏季增雨条件下地上部分、地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ 比增大, 矮生嵩草在施N条件下增大, 异叶米口袋在所有条件下差异不显著, 除了在施N并夏季增雨条件下, 其他所有条件下美丽风毛菊地上部分、地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ 比均增大, 在施N和两种施N增水条件下, 鹅绒委陵菜地上部分、地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ 比均增大。

2.6 不同植物¹⁵N吸收能力和¹⁵N分配及其与根冠比之间的关系

对¹⁵N吸收能力和¹⁵N分配、根冠比分别进行回归分析, 结果显示, 5种植物单位质量根¹⁵N吸收能力和植物¹⁵N分配相关性不显著($p = 0.117$) (图1), 和根冠比呈显著负相关关系(图1)。

3 讨论和结论

近年来, 养分和水分添加实验已在世界各地进行了大量的研究(Harpole *et al.*, 2007; Menge & Field, 2007; Gao *et al.*, 2011; Gong *et al.*, 2011; Lü *et al.*, 2012)。比较一致的观点是: 养分和水分添加可以增大生态系统生产力, 但由于养分添加改变了生态系统营养供给状况, 竞争能力较强的植物种可以获取更多的资源, 抑制了其他竞争能力较弱的植物种的生长。本研究结果显示, 单独水分添加处理对群落地上部分生物量的影响效果并不明显(表2), 原因是实验地点位于祁连山脉东南部, 是青藏高原的一个多雨地区。实验期间降雨量较大, 2011年1–8月该地区的总降雨量达384.9 mm (海北高寒草地生态

表5 不同处理下5种植物地上部分、地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ (‰)和 ^{15}N 分配(地上部分 $\delta^{15}\text{N}$ /地下部分 $\delta^{15}\text{N}$) (平均值±标准偏差)

Table 5 $\delta^{15}\text{N}$ (‰) of aboveground and belowground, and ^{15}N allocation (aboveground $\delta^{15}\text{N}$ / underground $\delta^{15}\text{N}$) of five plants under different treatments (mean ± SD)

	N0W0	N0W1	N0W2	N1W0	N1W1	N1W2
地上部分 $\delta^{15}\text{N}$ Aboveground $\delta^{15}\text{N}$						
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	4069 ± 244 ^{Abc}	4425 ± 150 ^{Aab}	3952 ± 112 ^{Abc}	3845 ± 326 ^{Abc}	5023 ± 418 ^{Ba}	4321 ± 173 ^{Aab}
矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	2396 ± 119 ^{Cbc}	3268 ± 39 ^{Ca}	3181 ± 275 ^{Ba}	2599 ± 72 ^{Bb}	3200 ± 110 ^{Da}	2100 ± 181 ^{Cc}
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	850 ± 174 ^{Dab}	958 ± 180 ^{Dab}	657 ± 84 ^{Dbc}	1145 ± 213 ^{Da}	909 ± 90 ^{Eab}	947 ± 166 ^{Dab}
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	3431 ± 332 ^{Bb}	3446 ± 350 ^{Cb}	3108 ± 225 ^{Bb}	2140 ± 214 ^{Cc}	6407 ± 641 ^{Aa}	3252 ± 130 ^{Bb}
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	3235 ± 285 ^{Bb}	4044 ± 120 ^{Ba}	1982 ± 200 ^{Cc}	4006 ± 191 ^{Aa}	3963 ± 400 ^{Ca}	4593 ± 333 ^{Aa}
地下部分 $\delta^{15}\text{N}$ Belowground $\delta^{15}\text{N}$						
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	2980 ± 210 ^{Bab}	3548 ± 308 ^{Aa}	2638 ± 207 ^{Aab}	2818 ± 565 ^{Aab}	2893 ± 547 ^{Bab}	3151 ± 246 ^{Aab}
矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	646 ± 117 ^{Cab}	1034 ± 47 ^{Ca}	1138 ± 199 ^{Ca}	475 ± 74 ^{Cc}	1011 ± 299 ^{Cab}	514 ± 66 ^{Cc}
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	479 ± 144 ^{Cabc}	564 ± 156 ^{Dab}	416 ± 35 ^{Dbcd}	354 ± 47 ^{Cbcd}	702 ± 70 ^{Da}	376 ± 45 ^{Cbcd}
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	3246 ± 169 ^{Ab}	2427 ± 98 ^{Bc}	2451 ± 112 ^{Ac}	1649 ± 165 ^{Be}	5849 ± 585 ^{Aa}	2211 ± 168 ^{Bcd}
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	3389 ± 342 ^{Abc}	3842 ± 380 ^{Aa}	1871 ± 190 ^{Be}	2867 ± 182 ^{Ad}	2979 ± 300 ^{Bcd}	3515 ± 244 ^{Aab}
^{15}N 分配 ^{15}N allocation						
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	1.369 ± 0.121 ^{Bb}	1.251 ± 0.073 ^{BCb}	1.506 ± 0.165 ^{Bb}	1.392 ± 0.216 ^{Cb}	2.236 ± 0.419 ^{Ba}	1.375 ± 0.092 ^{Cb}
矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	3.774 ± 0.556 ^{Abc}	3.166 ± 0.182 ^{Abc}	2.825 ± 0.257 ^{Abc}	5.564 ± 0.935 ^{Aa}	3.719 ± 0.760 ^{Abc}	4.099 ± 0.185 ^{Ab}
异叶米口袋 <i>Gueldenstaedtia diversifolia</i>	1.914 ± 0.452 ^{Bab}	1.750 ± 0.354 ^{Bb}	1.578 ± 0.097 ^{Bb}	3.312 ± 1.006 ^{Ba}	1.296 ± 0.130 ^{Cb}	2.509 ± 0.148 ^{Bab}
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	1.055 ± 0.052 ^{Cd}	1.422 ± 0.080 ^{Bab}	1.267 ± 0.035 ^{BCc}	1.297 ± 0.130 ^{Cbc}	1.095 ± 0.110 ^{Cd}	1.473 ± 0.057 ^{Ca}
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	0.956 ± 0.020 ^{Ce}	1.052 ± 0.021 ^{Cde}	1.059 ± 0.100 ^{Ccde}	1.398 ± 0.122 ^{Cab}	1.330 ± 0.150 ^{Cbc}	1.315 ± 0.186 ^{Cbcd}

N0W0, 不施N不增水(对照); N0W1, 不施N夏季增雨; N0W2, 不施N冬季增雪; N1W0, 施N不增水; N1W1, 施N夏季增雨; N1W2, 施N冬季增雪。不同大写字母表示种间差异显著($p < 0.05$);不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

N0W0, no nitrogen fertilization and no water addition (control); N0W1, no nitrogen fertilization and water addition in summer; N0W2, no nitrogen fertilization and snow addition in winter; N1W0, nitrogen fertilization and no water addition; N1W1, nitrogen fertilization and water addition in summer; N1W2, nitrogen fertilization and snow addition in winter. Different capital letters indicate significant difference between species ($p < 0.05$); Different lowercase letters indicate significant difference between treatments ($p < 0.05$).

系统国家野外科学观测研究站数据)。只有在施N的条件下, 增水处理尤其是冬季增雪才能显著增加地上部分生物量(表2), 印证了该生态系统有机质分解缓慢, 植物可利用N普遍比较缺乏的特点。和其他研究结果相一致(Harpole *et al.*, 2007; Gong *et al.*, 2011), 该生态系统主要优势植物垂穗披碱草在大多数处理条件下都显示较大的相对丰度, 原因可能与该植物种具有较强的根部N吸收能力和较大地上部分生物量分配有关(表2-4)。不同水肥条件下, 不同植物在生长、生物量分配和N吸收能力等特性方面均存在显著的种间差异(表1-5)。另外, 几乎所有测定特性交互作用显著(表1), 说明无论是生长响应还是N吸收能力、资源分配特性, 都具有明显的植物

种间N、水响应敏感性差异。因此这些高寒草甸主要建群种间存在着环境响应和营养吸收利用策略方面的生态位分化。

有研究发现竞争能力较强的植物种往往具有较大的资源获取能力, 或可以优先将资源配置到与最短缺营养的获取相关的组织(Chapin, 1980; Caldwell & Richards, 1986; Gordon *et al.*, 1989; Harrison *et al.*, 2008)。也就是说, N吸收能力较强的植物种, 其根部N分配将会更多。本实验结果显示, 植物种N吸收能力和 ^{15}N 分配间回归分析相关性不显著(图1), 这可能是由于该实验选取植物种的根系类型及其在土壤的分布深浅差异较大, 也可能与土壤N供应水平有关。

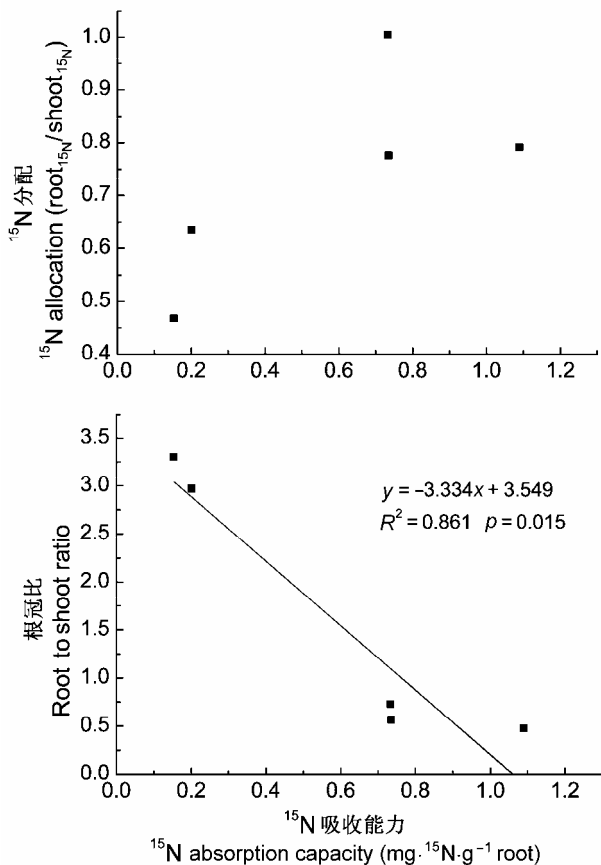


图1 ^{15}N 分配、根冠比和 ^{15}N 吸收能力间的回归关系。
Fig. 1 Regression relationships between ^{15}N allocation, root to shoot ratio and ^{15}N absorption capacity.

营养吸收能力和资源分配策略的权衡是植物间共存的机制之一。植物对土壤N营养条件变化的响应可因种间N吸收能力的差异而不同。竞争能力较弱的植物种通过增大根生物量的分配(Clarkson, 1985; Caldwell, 1987)或通过资源获取组织在空间上的分离来减小共存物种对相同资源的竞争(Parrish & Bazzaz, 1976; Berendse, 1981; Veresoglou & Fitter, 1984; Aarssen, 1989)。本实验测定的主要建群种在N吸收方式上的表现出了这种权衡: 垂穗披碱草具有最强的N吸收竞争能力(表2, 表3), 同时, 根部N浓度也是本实验测定的物种中最大的, 矮生嵩草正好相反, 但其最大的根部生物量分配可以弥补N吸收能力的不足。当所有测定物种一起回归分析时发现, 这两种机制在种间也存在权衡(图1), 说明这种营养吸收策略在青藏高原高寒草甸主要建群种间具有普遍性。

本实验是在8月份取样的, 虽然高寒草甸的大

多数植物种在该时期是营养生长盛期, 但这些物种间存在明显的物候差异(周华坤等, 2002), 在不同物候期植物营养吸收变化很大(马玉寿等, 2003)。另外, 观察发现本实验所涉及的这些植物种的根在土层的分布有很大的分化, 尽管没有定量测定植物根在地下部分的空间分布特点, 但不可否认, 这种差异对减缓种间的营养吸收竞争可能会起重要作用。因此, 如果考虑这些时间生态位分化和物种对空间资源的利用权衡, 这些植物营养吸收特性的实际生态位分化可能更大。

基金项目 国家重点基础研究发展计划项目(2009CB421102)、国家自然科学基金(41030105和31172247)、国家自然科学基金青年基金(31201836)、中国科学院战略性先导科技专项子课题(XDA050-70202)和国家科技支撑课题专题(2011BAC09B06-02)。

参考文献

- Aarssen LW (1989). Competitive ability and species coexistence: a "plants eye" view. *Oikos*, 56, 386–401.
- Adler PB (2004). Neutral models fail to reproduce observed species-area and species-time relationships in Kansas grasslands. *Ecology*, 85, 1265–1272.
- Berendse F (1981). Competition between plant populations with different rooting depths. II. Pot experiments. *Oecologia*, 48, 334–341.
- Caldeira MC, Ryel RJ, Lawton JH, Pereira JS (2001). Mechanisms of positive biodiversity-production relationships: insights provided by $\delta^{13}\text{C}$ analysis in experimental Mediterranean grassland plots. *Ecology*, 82, 419–433.
- Caldwell MM (1987). Competition between root systems in natural communities. In: Gregory PJ, Lake JV, Rose DA eds. *Root Development and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Caldwell MM, Richards JH (1986). Competing root systems: morphology and models of absorption. In: Givnish TJ ed. *On the Economy of Plant Form and Function*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Chapin FS III (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecological System*, 11, 233–260.
- Chave J (2004). Neutral theory and community ecology. *Ecology Letters*, 7, 241–253.
- Chu CJ, Wang YS, Du GZ, Maestre F, Luo YJ, Wang G (2007). On the balance between niche and neutral processes as drivers of community structure along a successional gradient: insights from alpine and sub-alpine meadow communities. *Annals of Botany*, 100, 807–812.
- Clarkson DT (1985). Factors affecting mineral nutrient acquisition by plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 36, 77–115.

- 77–115.
- Connell JH (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302–1310.
- Fargione J, Brown CS, Tilman D (2003). Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100, 8916–8920.
- Fridley JD (2001). The influence of species diversity on ecosystem productivity: How, where and why? *Oikos*, 93, 514–526.
- Gao YZ, Chen Q, Lin S, Giese M, Brueck H (2011). Resource manipulation effects on net primary production, biomass allocation and rain-use efficiency of two semiarid grassland sites in Inner Mongolia, China. *Oecologia*, 165, 855–864.
- Gioseffi E, de Neergaard A, Schjoerring JK (2012). Interactions between uptake of amino acids and inorganic nitrogen in wheat plants. *Biogeosciences*, 9, 1509–1518.
- Gong XY, Chen Q, Lin S, Brueck H, Dittert K, Taube F, Schnyder H (2011). Tradeoffs between nitrogen- and water-use efficiency in dominant species of the semiarid steppe of Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 340, 227–238.
- Gordon DR, Menke JW, Rice KJ (1989). Competition for soil water between annual plants and blue oak (*Quercus douglasii*) seedlings. *Oecologia*, 79, 533–541.
- Harpole WS, Tilman D (2006). Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters*, 9, 15–23.
- Harpole WY, Potts D, Suding KN (2007). Ecosystem responses to water and nitrogen amendment in a California grassland. *Global Change Biology*, 13, 2341–2348.
- Harrison KA, Bolb R, Bardgett RD (2008). Do plant species with different growth strategies vary in their ability to compete with soil microbes for chemical forms of nitrogen? *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 228–237.
- Hooper DU (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, 79, 704–719.
- Hubbell SP (2006). The neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology*, 87, 1387–1398.
- Hutchinson GE (1959). Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93, 145–159.
- Jones DL, Healey JR, Willett VB, Farrar JF, Hodge A (2005). Dissolved organic nitrogen uptake by plants—an important N uptake pathway? *Soil Biology & Biochemistry*, 37, 413–423.
- Kelly CK, Bowler MG, Pybus O, Harvey PH (2008). Phylogeny, niches, and relative abundance in natural communities. *Ecology*, 89, 962–970.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322, 580–582.
- Lambers JSR, Harpole WS, Tilman D, Knops J, Reich PB (2004). Mechanisms responsible for the positive diversity-productivity relationship in Minnesota grasslands. *Ecology Letters*, 7, 661–668.
- Lü XT, Kong DL, Pan QM, Simmons ME, Han XG (2012). Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland. *Oecologia*, 168, 301–310.
- Ma YS, Lang BN, Li QY, Shi JJ, Dong QM (2003). Effect of fertilizing nitrogen rate and time on *Kobresia pygmaea* meadow grassland. *Pratacultural Science*, 20, 47–50. (in Chinese with English abstract) [马玉寿, 郎百宁, 李青云, 施建军, 董全民 (2003). 施氮量与施氮时间对小嵩草草甸草地的影响. *草业科学*, 20, 47–50.]
- MacDougall AS, Gilbert B, Jonathan M, Levine JM (2009). Plant invasions and the niche. *Journal of Ecology*, 97, 609–615.
- McKane RB, Johnson LC, Shaver GR, Nadelhoffer KJ, Rastetter EB, Fry B, Giblin AE, Kielland K, Kwiatkowski BL, Laundre JA, Murray G (2002). Resource-based niches provide a basis for plant species diversity and dominance in arctic tundra. *Nature*, 415, 68–71.
- Menge DL, Field CB (2007). Simulated global changes alter phosphorus demand in annual grassland. *Global Change Biology*, 13, 2582–2591.
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009). Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘恂宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009). 群落构建的中性理论和生态位理论. *生物多样性*, 17, 579–593.]
- Niu KC, Luo YJ, Choler P, Du GZ (2008). The role of biomass allocation strategy in diversity loss due to fertilization. *Basic and Applied Ecology*, 9, 485–493.
- Parrish JAD, Bazzaz FA (1976). Underground niche separation in successional plants. *Ecology*, 57, 1281–1288.
- Shi SB, Li HM, Wang XY, Yue XG, Xu WH, Chen GC (2006). Comparative studies of photosynthetic characteristics in typical alpine plants of the Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 30, 40–46. (in Chinese with English abstract) [师生波, 李惠梅, 王学英, 岳向国, 徐文华, 陈桂琛 (2006). 青藏高原几种典型高山植物的光合特性比较. *植物生态学报*, 30, 40–46.]
- Silvertown J (2004). Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, 19, 605–611.
- Silvertown J, Dodd ME, Gowing G, Mountford JO (1999). Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature*, 400, 61–63.
- Su B, Han XG, Huang JH (1999). Application of ¹⁵N natural abundance method to the research on nitrogen cycling in natural ecosystems. *Acta Ecologica Sinica*, 19, 408–416. (in Chinese with English abstract) [苏波, 韩兴国, 黄建辉

- (1999). ^{15}N 自然丰度法在生态系统氮素循环研究中的应用. *生态学报*, 19, 408–416.]
- van Ruijven J, Berendse F (2003). Positive effects of plant species diversity on productivity in the absence of legumes. *Ecology Letters*, 6, 170–175.
- Vandermeer JH (1972). Niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 3, 107–132.
- Veresoglou DS, Fitter AH (1984). Spatial and temporal patterns of growth and nutrient uptake of five co-existing grasses. *Journal of Ecology*, 72, 259–272.
- Zhao BB, Niu KC, Du GZ (2009). The effect of grazing on above-ground biomass allocation of 27 plant species in an alpine meadow plant community in Qinghai-Tibetan Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 29, 1596–1606. (in Chinese with English abstract) [赵彬彬, 牛克昌, 杜国祯 (2009). 放牧对青藏高原东缘高寒草甸群落27种植物地上生物量分配的影响. *生态学报*, 29, 1596–1606.]
- Zhao XQ (2009). *Alpine Meadow Ecosystem and Global Climate Change*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵新全 (2009). 高寒草甸生态系统与全球变化. 科学出版社, 北京.]
- Zhou HK, Zhou L, Zhao XQ, Liu W, Li YN, Yan ZL, Zhao XX (2002). A quantitative study on the plant population phenology in *Kobresia humilis* meadow. *Acta Agrestia Sinica*, 10, 279–286. (in Chinese with English abstract) [周华坤, 周立, 赵新全, 刘伟, 李英年, 严作良, 赵旭霞 (2002). 矮生嵩草草甸植物种群物候学定量研究. *草地学报*, 10, 279–286.]
- Zhou XM, Wu ZL (2006). *Vegetation and Plant Keys in Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station of Chinese Academy of Sciences*. Qinghai People's Press, Xining. (in Chinese) [周兴民, 吴珍兰 (2006). 中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站植被与植物检索表. 青海人民出版社, 西宁.]

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 李 敏