

环青海湖地区天然草地和退耕恢复草地植物群落生物量对氮、磷添加的响应

李春丽^{1,2} 李奇¹ 赵亮¹ 赵新全^{1*}

¹中国科学院西北高原生物研究所高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810008; ²中国科学院大学, 北京 100049

摘要 植物群落生物量反映了植被的初级生产能力, 是陆地生态系统碳(C)输入的最主要来源, 往往受到自然界中氮(N)、磷(P)元素供应的限制。该试验以青藏高原环青海湖地区的高寒草原为研究对象, 探讨了天然草地和退耕恢复草地植被群落生物量对N (10 g·m⁻²)、P (5 g·m⁻²)养分添加的响应。N、P添加显著增加了天然草地禾草的生物量, 进而促使地上总生物量显著提高。退耕恢复草地禾草和杂类草的生物量对N添加均有一致的正响应, 从而促使地上总生物量显著增加174%, 群落地上和地下总生物量显著增加34%; 而P添加对恢复草地生物量各项参数均无显著影响。回归分析显示: 天然草地植物群落地上生物量随土壤中NO₃⁻-N含量的增加而增加($p < 0.05$), 退耕恢复草地植被地上、地下和总生物量均与土壤NO₃⁻-N含量显著正相关($p < 0.01$), 说明环湖地区高寒草原植物生长主要受N供应的限制, P的限制作用随土地利用方式的转变和群落演替阶段的不同而变化; 相比天然草地, 恢复草地在现阶段植被初级生产力受N的限制作用更强烈, 土壤中可利用N含量是限制其植被自然恢复和重建的关键因子。

关键词 高寒草原; 植物群落生物量; 氮添加; 磷添加; 退耕恢复草地; 青海湖流域

引用格式: 李春丽, 李奇, 赵亮, 赵新全 (2016). 环青海湖地区天然草地和退耕恢复草地植物群落生物量对氮、磷添加的响应. 植物生态学报, 40, 1015–1027. doi: 10.17521/cjpe.2016.0048

Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in natural and restored grasslands around Qinghai Lake Basin

LI Chun-Li^{1,2}, LI Qi¹, ZHAO Liang¹, and ZHAO Xin-Quan^{1*}

¹Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; and ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Plant biomass reflects the primary productivity of community vegetation, and is the main resource of carbon input in the terrestrial ecosystem. It is usually limited by nitrogen (N) and phosphorus (P) availability in the soil. Alpine grassland around Qinghai Lake Basin has experienced extensive land-use changes due to the cultivation of native grassland and vegetation recovery on cropped land. In this experiment, two grassland types were chosen, natural alpine grassland (NG) and its adjacent restored grassland (RG), to determine the responses of plant community biomass to N and P additions with different land-use.

Methods NH₄NO₃ and Ca(H₂PO₄)₂·H₂O were added in a completely randomized block design, with medium levels of 10 g N·m⁻² and 5 g P·m⁻². Soil NO₃⁻-N and available P contents, and the plant community biomass were measured in the two grasslands. Two-way ANOVA was used to determine the effects of nutrient additions on all measured indicators, and regression analysis was used to analyze the correlations between plant biomass and soil NO₃⁻-N and available P contents.

Important findings Results showed: (1) N and P additions both increased grass biomass in the NG, and significantly elevated the total aboveground biomass, with the promoting effect of N addition higher than that of P addition; N addition significantly increased both grass and forb biomass in the RG, and markedly promoted the total aboveground biomass, while P addition had no effects on the functional groups and total aboveground biomass ($p > 0.05$). (2) N and P additions both had no effects on the belowground and total biomass in the NG, whereas N addition significantly increased the total biomass by 34% in the RG, which suggested that the effect of N

收稿日期Received: 2016-01-26 接受日期Accepted: 2016-07-23

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: xqzhao@nwipb.cas.cn)

limitation on the vegetation primary productivity was stronger in the RG at present stage. (3) The aboveground biomass in the NG increased with soil NO_3^- -N content ($p < 0.05$), and the above- and below-ground as well as the total biomass were all positively correlated with soil NO_3^- -N content in the RG ($p < 0.01$). These results indicated that the plant growth in alpine grassland around Qinghai Lake Basin was prone to N limitation, and the effect of P limitation changed with land-use. Soil available N might be the key limiting factor for vegetation restoration and reconstruction in the RG. The “Grain for Green” project (the land-use policy) and atmospheric N deposition are benefiting both plant growth and C accumulation in the alpine grassland ecosystem around Qinghai Lake Basin.

Key words alpine grassland; plant community biomass; nitrogen addition; phosphorus addition; restored grassland; Qinghai Lake Basin

Citation: Li CL, Li Q, Zhao L, Zhao XQ (2016). Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in natural and restored grasslands around Qinghai Lake Basin. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1015–1027. doi: 10.17521/cjpe.2016.0048

生物量是植物群落在一定时间内积累的干物质总量,反映了群落植被的初级生产能力。它不仅是陆地生态系统碳(C)输入的最主要来源,也是全球C循环过程的重要组成部分(Scurlock *et al.*, 2002)。作为陆地植物最基本的营养元素,土壤中可利用氮(N)和磷(P)的供应往往制约着陆地生态系统的大多数过程,成为植物生长和植被生产力的主要限制因子(Vitousek & Howarth, 1991; Elser *et al.*, 2007; Chapin & Matson, 2011; Harpole *et al.*, 2011; Ågren *et al.*, 2012; Fisher *et al.*, 2012; Bracken *et al.*, 2015)。N是生命有机体的重要组成元素,是植物光合作用和初级生产过程中一个最重要的因子(Mooney *et al.*, 1987; Vitousek & Howarth, 1991),在生态系统C输入和C输出过程中的作用十分重要(Schlesinger & Andrews, 2000; LeBauer & Treseder, 2008)。P是有机体生命过程中不可或缺、需求量仅次于N的重要营养元素,在很多生态系统中,土壤可利用P含量较低,常常限制着初级生产力(Vance *et al.*, 2003)。N和P在植物的各种生理代谢中发挥着重要的作用,彼此独立而又相互影响,最终影响植物叶片的C固定(Ågren, 2004; Ågren *et al.*, 2012)。

草地是地球表面分布最广泛的植被类型之一,是陆地生态系统的重要组成部分,在气候调节和水土保持等方面具有重要的作用(Scurlock & Hall, 1998; Scurlock *et al.*, 2002; Hoekstra *et al.*, 2005)。大量的养分添加试验表明, N和P是限制草地生态系统植被初级生产力的关键因子,显著地影响着植物群落生物量的大小(Elser *et al.*, 2007; Bassin *et al.*, 2012; Borer *et al.*, 2014b; Fay *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2015; Yu *et al.*, 2015)。青藏高原地处高海拔地区,草地面积达 $1.28 \times 10^6 \text{ km}^2$,是我国主要的草地资源分

布区(谢高地等, 2003)。尽管其土壤中储存着大量的N、P,但由于低温的限制,土壤中可利用N、P的含量较低,极有可能限制该区域植物的生长(Bowman *et al.*, 1993; Jiang *et al.*, 2013)。许多养分添加试验结果也表明,该区域植被的初级生产力受土壤中N、P含量的限制(Li *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015)。作为青藏高原一个特殊的地理单元,青海湖流域由于其独特的环境特征和生物多样性组成而受到极大的关注。高寒草原是青海湖流域生态系统的主体,在区域生态系统C平衡中起着极为重要的作用(李以康等, 2012)。环青海湖地区一系列养分添加试验的结果表明N、P添加可促进该地区植物生长,使群落生物量大幅提升(车敦仁, 1990; 周国英等, 2005; 杨路存等, 2015),证实该地区植物生长受土壤中可利用养分含量的限制,但该地区高寒草原植物生长主要受N限制,还是P限制,或N、P共同限制尚不明确。近年来青藏高原东缘地区N沉降明显,并有逐年增加的趋势(Lü & Tian, 2007);加之,为改善脆弱的生态环境、减少水土流失,在该地区实施了大面积的退耕还林草工程,这些均可改变土壤中可利用营养元素的含量,从而影响植被的初级生产力。陈懂懂等(2014)对青海湖地区退耕后的土壤养分变化进行了研究,但到目前为止对退耕恢复草地植物群落生物量及其对N、P元素添加响应的研究还未见报道。土地利用方式的转变彻底改变了植被类型,直接改变了生态系统的结构和功能,进而影响生态系统生产力(Schimel *et al.*, 2000)和C、N、P的循环过程(Melillo *et al.*, 2003)。因此,研究环青海湖地区天然草地和退耕恢复草地植物群落生物量对N、P添加的响应,不仅有助于深入了解土地利用方式的转变和大气N沉降背景下高寒草原生态系统C输入过程的

变化, 而且可为环青海湖地区退耕草地植被恢复的健康发展和科学管理提供理论依据。

本研究选取环青海湖地区的高寒草原生态系统, 探讨天然草地和退耕恢复草地植物群落生物量对N、P添加的响应, 拟解决以下问题: (1) N、P添加如何通过影响不同功能群植物的生长而影响群落地上生物量? (2) 环青海湖地区高寒草原植物生长主要受N限制, P限制, 还是N、P共同限制? (3) 以天然草地为对照, 初步探讨退耕恢复中的草地生态系统在现阶段的植被恢复情况以及土壤养分对植物生长的相对限制作用。

1 材料和方法

1.1 试验地概况

青海湖流域位于青藏高原东北部, 地理位置介于36.25°–38.33° N、97.83°–101.33° E之间, 海拔较高, 气温偏低, 寒冷期长, 没有明显的四季之分, 太阳辐射强烈, 昼夜温差大, 干旱少雨(任杰和李幸福, 1992)。本试验地位于青海湖北岸的刚察县境内。该地区属于典型的高原大陆性气候, 年日照时间为2 907–3 090 h, 冬季寒冷, 夏秋温凉, 1月平均气温–17.5 °C, 7月平均气温11 °C, 年平均气温–0.6 °C。降水稀少, 蒸发量大, 年降水量370.5 mm, 年蒸发量1 500.6–1 847.8 mm。青海湖流域地带性土壤为栗钙土, 发育于洪冲积性黄土母质, 土壤发育年轻, 土层较薄, 水平分布规律不明显, 垂直分布规律明显, 一般为栗钙土-黑钙土-高山草甸土(杨萍, 2009)。试验地地理坐标37.35° N, 100.07° E, 海拔3 313 m, 物种组成以禾本科为主, 土壤类型为暗栗钙土。

天然高寒草原(natural alpine grassland, NG)植物群落总盖度较高(约80%), 种类组成较多, 以紫花

针茅(*Stipa purpurea*)、早熟禾(*Poa pratensis*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、赖草(*Leymus secalinus*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、花苜蓿(*Melissilus ruthenicus*)和阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)等为优势种。退耕恢复草地(restored grassland, RG)植物群落盖度较低(约40%), 群落结构简单, 种类组成较少, 以垂穗披碱草(*Elymus nutans*)为建群种。退耕10年后, 主要植物种有垂穗披碱草、赖草、早熟禾和鹅绒委陵菜(*Potentilla anserine*)等。

1.2 试验设计

2012年6月, 选择地势平坦、植被分布均匀的天然高寒草原和邻近的退耕草地为研究对象, 设立围栏避免大型动物采食和践踏。试验采取完全随机区组设计, 共4个处理, 分别为: 对照(CK)、N添加, P添加, N、P共添加。根据车墩仁(1990)在该地区多年的养分添加实验, 选择中等水平的养分添加量, 既保证添加效果, 又不会造成毒害作用。N的施用量为10 g·m⁻²·a⁻¹, 以NH₄NO₃形式添加; P的施用量为5 g·m⁻²·a⁻¹, 以Ca(H₂PO₄)₂·H₂O形式添加。每个处理6个重复, 共24个样方, 每个样方面积为3 m × 3 m, 样方间有1 m的缓冲区。2012年6月, 养分添加前在两个样地的缓冲区随机选取6个点, 取0–10、10–20和20–30 cm的土壤各3钻(3.5 cm直径土钻), 测定两个样地土壤的基本理化性质, 作为背景值(表1)。

由于青藏高原植物生长水热同期, 光照条件良好, 养分添加选择在植物生长期中期的6月中下旬(温度开始升高, 降水量增加, 植物生长发育节律旺盛)进行; 同时为保证施肥效果, 选择在阴雨天进行施肥, 雨水可使肥料迅速溶解进入土壤。将预先称好的颗粒状肥料一次性均匀撒在样方内进行养分添加, 对照处理不采取任何措施。从2012年开始, 连续

表1 环青海湖地区土壤理化性质(平均值±标准误差, n = 6)

Table 1 Chemical and physical properties of the soil around Qinghai Lake Basin (mean ± SE, n = 6)

土壤深度 Soil depth (cm)	草地类型 Grassland type	pH	容重 Bulk density (g·m ⁻³)	土壤有机碳 Soil organic carbon (g·kg ⁻¹)	全氮 Total nitrogen (g·kg ⁻¹)	全磷 Total phosphorus (g·kg ⁻¹)
0–10	NG	8.02 ± 0.03	0.73 ± 0.02	54.84 ± 1.52	5.76 ± 0.09	0.74 ± 0.02
	RG	8.34 ± 0.01	0.75 ± 0.02	31.74 ± 0.95	2.94 ± 0.06	0.80 ± 0.02
10–20	NG	8.33 ± 0.03	0.80 ± 0.05	41.04 ± 1.19	4.27 ± 0.15	0.71 ± 0.01
	RG	8.51 ± 0.02	0.85 ± 0.05	26.23 ± 0.61	2.82 ± 0.07	0.61 ± 0.02
20–30	NG	8.42 ± 0.02	0.85 ± 0.03	29.44 ± 1.54	3.06 ± 0.13	0.62 ± 0.04
	RG	8.65 ± 0.02	1.07 ± 0.04	24.21 ± 1.59	2.18 ± 0.08	0.63 ± 0.03

NG, 天然草地; RG, 退耕恢复草地。

NG, natural grassland; RG, restored grassland.

进行3年。

1.3 植物群落生物量和土壤速效养分含量的测定

地上生物量和地下生物量均用收获法测定。连续3年养分添加后,在2014年植物生长盛期(8月中下旬),在每个样方设置50 cm × 50 cm的小样方,齐地刈割每个小样方内植物的地上部分装入信封,于65 °C烘干至恒质量。植物地上部分分为2个功能群:1)禾草,即禾本科植物;2)杂类草,包括除禾本科以外的所有草本植物。

由于表土层对外界环境的变化更敏感(Song *et al.*, 2005; Liao *et al.*, 2009; Franzluebbers & Stuedemann, 2010),收获植物地上部分后,用8 cm直径的根钻取0–20 cm的表层土壤,每个样方3钻,混合均匀。带回实验室后拣去砾石,过20目筛,筛出的植物根系清洗干净,于65 °C烘箱烘至恒质量,计算单位面积的地下生物量。新鲜土壤样品(筛除根后)分为两部分:一部分鲜土样用于测定土壤NO₃⁻-N含量(KCl溶液浸提,连续流动化学分析仪(SKALAR Analytical B.V., Breda, Netherlands)测定);另一部分土样风干、磨碎、过100目筛后,测定土壤速效P含量(NaHCO₃溶液浸提, TU-18系列紫外-可见分光光度计(普析通用仪器有限责任公司,北京)测定)。

1.4 统计分析

实验数据的统计分析均在SPSS 16.0 (SPSS, Chicago, USA)中进行。用双因素方差分析确定N、P添加对土壤NO₃⁻-N和速效P含量、各功能群植物地上生物量及其在群落中所占的比例、群落地上生物量、地下生物量和总生物量的主效应及交互效应;*t*检验用于比较天然草地和恢复草地生物量的各项指标;采用线性或曲线回归分析方法分析各生物量指标与土壤速效养分的关系。所有数据在分析前进行正态分布和方差齐性检验,方差不齐时进行对数转换。

2 结果

2.1 N、P添加对土壤NO₃⁻-N和速效P含量的影响

N添加使天然草地和退耕恢复草地土壤NO₃⁻-N含量显著增加($p < 0.001$, 图1A),对土壤速效P含量没有明显影响(图1B);P添加极显著地增加了两草地土壤速效P含量($p < 0.001$, 图1D),对NO₃⁻-N含量没有影响(图1C)。

2.2 不同功能群植物地上生物量对N、P添加的响应

N、P添加均极显著地增加了天然草地禾草的生

物量($p < 0.01$),N添加使天然草地禾草生物量增加了95%,而P添加使其增加了76%(图2A);关于各功能群在地上总生物量中所占的比例,N添加有促使天然草地禾草比例增加、杂类草比例降低的趋势($p = 0.095$,表2)。

N添加显著地增加了退耕恢复草地禾草和杂类草的生物量($p < 0.05$),使禾草生物量增加183%,杂类草生物量增加103%(图2B);而对其比例均没有显著影响(表2)。

关于各功能群植物的生物量或其在地上总生物量中所占的比例,N、P均无交互作用(表2)。

2.3 植物群落生物量对N、P添加的响应

天然草地对照处理地上生物量为190 g·m⁻²,N、P添加均显著促进了植物的生长,使地上生物量分别增加了54%和42%(图3A);退耕恢复草地对照处理地上生物量为128 g·m⁻²,N添加使其提高了174% ($p < 0.001$,图3B),而P添加及N、P交互作用对其影响不显著(表2)。N、P添加对天然草地的地下和群落总生物量均无显著影响(表2),而N添加使退耕恢复草地群落总生物量显著增加了34% ($p < 0.01$,图3B)。

2.4 天然草地和退耕恢复草地植被生物量的比较

本研究中,P添加及N、P交互作用对退耕恢复草地生物量各项指标影响均不显著,所以对于天然草地和退耕恢复草地只做了对照和N单独添加的比较。

对照处理下,天然草地和退耕恢复草地的禾草生物量差异不显著,而N添加后恢复草地的禾草生物量显著高于天然草地($p < 0.05$,图4A);对照处理下,天然草地的杂类草生物量显著高于恢复草地的,但N添加后差异不显著(图4B)。

对照处理下,天然草地的地上、地下及总生物量分别为190、1 778和1 967 g·m⁻²,均显著高于退耕恢复草地的128、836和963 g·m⁻²。N添加后,退耕恢复草地的地上生物量显著高于天然草地的(图4C),但恢复草地的地下及总生物量依然显著低于天然草地的(图4C、4D)。

2.5 高寒草原植被生物量与土壤NO₃⁻-N和速效P含量的关系

随着土壤可利用养分含量的增加,植物生长被促进,植被生物量一般呈增加的趋势。基于表2的双因素方差分析,只显示了对N、P添加有明显响应指标的回归分析。本研究中,天然草地地上生物量和

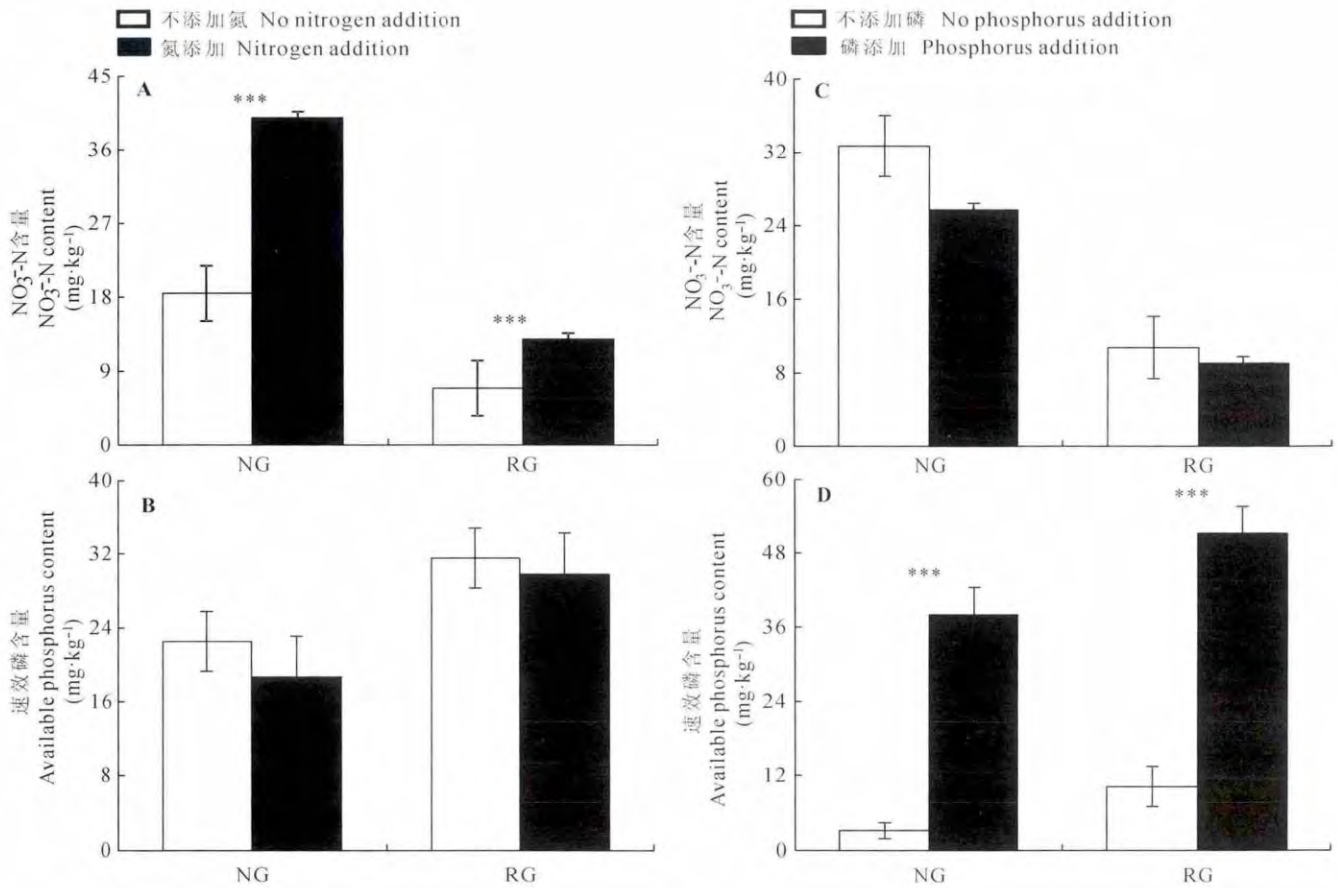


图1 N、P添加对天然草地(NG)和退耕恢复草地(RG) NO₃⁻-N (A, C)和速效磷(B, D)含量的影响(平均值±标准误差)。***, $p < 0.001$ 。
Fig. 1 Effects of nitrogen and phosphorus additions on the contents of soil NO₃⁻-N (A, C) and available phosphorus (B, D) in the natural alpine grassland (NG) and restored grassland (RG) (mean ± SE). ***, $p < 0.001$.

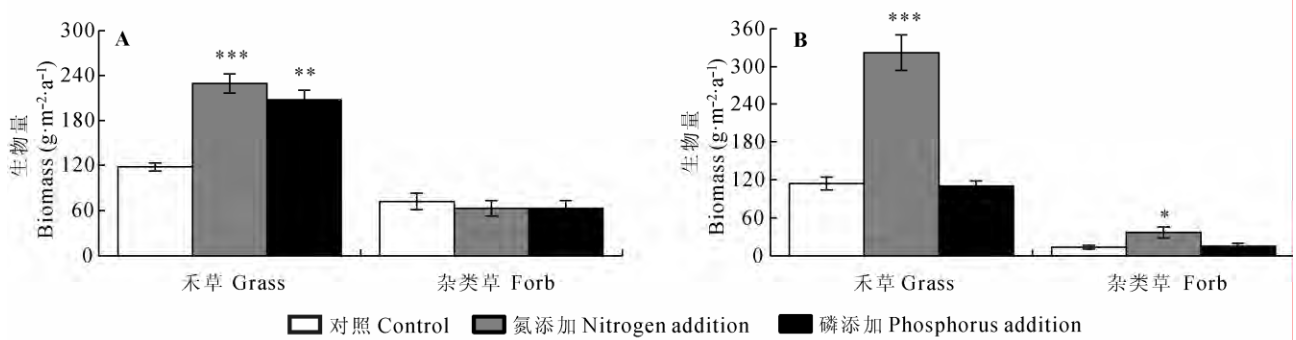


图2 N、P添加对天然草地(A)与退耕恢复草地(B)禾草和杂类草地上生物量的影响(平均值±标准误差)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。
Fig. 2 Effects of nitrogen and phosphorus additions on aboveground biomass of grass and forb in the natural grassland (A) and restored grassland (B) (mean ± SE). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

禾草生物量与土壤NO₃⁻-N含量均呈显著的正相关关系($p < 0.05$, 图5A、5C), 同时禾草生物量与土壤速效P含量亦呈显著正相关关系($p < 0.05$, 图5D), 其地上生物量与土壤速效P含量呈微显著正相关关系($p = 0.091$, 图5B)。退耕恢复草地各功能群和群落生物量均与土壤NO₃⁻-N含量显著正相关(图6)。

3 讨论

3.1 高寒草原N、P添加效应的比较

N是陆地生态系统中限制植物生长的关键因子, N添加可促进植物个体和群落地上生物量的增加, 植被地上生物量对N添加表现出一致的正响应

表2 氮、磷添加对群落生物量(g·m⁻²·a⁻¹)和不同功能群植物比例(%)影响的双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA of the effects of nitrogen and phosphorous additions on plant community biomass and percentage contribution of different functional groups

	草地类型 Grassland type	氮添加 N addition		磷添加 P addition		氮磷交互作用 N × P interaction	
		F	p	F	p	F	p
禾草生物量 Grass biomass	NG	25.350	< 0.001	9.036	0.007	0.168	0.686
	RG	81.215	< 0.001	0.044	0.836	0.149	0.704
禾草百分比 Grass percentage	NG	3.080	0.095	2.339	0.142	0.001	0.978
	RG	1.098	0.307	0.665	0.424	0.999	0.329
杂类草生物量 Forb biomass	NG	0.196	0.663	0.215	0.648	0.007	0.934
	RG	4.908	0.039	2.072	0.165	2.792	0.110
杂类草百分比 Forb percentage	NG	3.080	0.095	2.339	0.142	0.001	0.978
	RG	1.098	0.307	0.665	0.424	0.999	0.329
地上生物量 Aboveground biomass	NG	28.837	< 0.001	7.113	0.015	0.685	0.418
	RG	174.985	< 0.001	0.089	0.769	0.002	0.969
地下生物量 Belowground biomass	NG	0.636	0.435	0.526	0.477	0.205	0.655
	RG	1.282	0.271	0.000	0.989	0.031	0.862
总生物量 Total biomass	NG	1.117	0.303	0.725	0.404	0.241	0.629
	RG	14.692	< 0.01	0.004	0.953	0.038	0.847

NG, 天然草地; RG, 退耕恢复草地。

NG, natural grassland; RG, restored grassland.

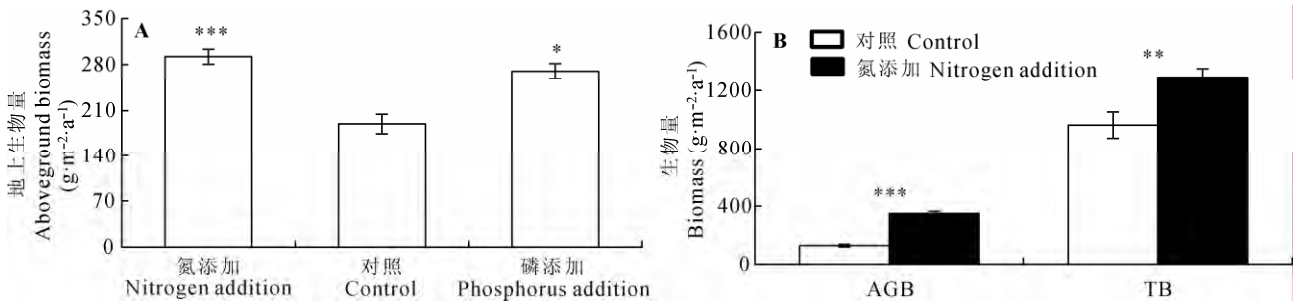


图3 N、P添加对天然草地地上生物量(A)和N添加对退耕恢复草地地上生物量(AGB)和总生物量(TB) (B)的影响(平均值±标准误差)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。

Fig. 3 Effects of nitrogen and phosphorus additions on aboveground biomass in the natural grassland (A), and effects of nitrogen addition on aboveground biomass (AGB) and total biomass (TB) (B) in the restored grassland (mean ± SE). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

(LeBauer & Treseder, 2008; Xia & Wan, 2008; Bassin *et al.*, 2012; Borer *et al.*, 2014b; Fay *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2015; Yu *et al.*, 2015); 同时, P的限制作用在陆地生态系统中亦是普遍存在的, P的添加也可显著增加植被的初级生产力(Elser *et al.*, 2007; Fay *et al.*, 2015)。在青藏高原高寒地区, 尽管土壤中全N和全P的含量较丰富, 但由于低温、土壤微生物活动弱、有机质分解矿化速度慢等条件的制约, 可利用养分的含量较低, 远不能满足植被迅速生长的需求(Jiang *et al.*, 2013)。通常情况下, 养分添加可有效地改善生态系统的营养限制, 降低物种对限制资源的竞争强度, 对植物生长有明显的促进作用, 从而提高草地生产力(Best & Jacobs, 2001; Fay *et al.*, 2015;

Li *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015)。

本研究中, 尽管P添加促进了天然草地地上和禾草生物量的增加(表2), 但其促进作用低于N的促进作用(图2A, 图3A)。对于退耕恢复草地, P添加的作用不显著, 同时N、P的交互作用亦不明显($p > 0.05$), 而N添加无论是对群落地上生物量还是对功能群生物量的促进作用均极显著($p < 0.01$)。这说明环青海湖地区N添加对地上生物量的促进作用大于P, 植被生长主要受N限制, 该地区高寒草原养分限制类型为N限制。这可能是由以下4个原因造成的:(1)自然状态下, N进入陆地生态系统的主要途径是固氮生物对大气中N₂的固定, 属于缓慢的生物学过程; 而P主要是通过原生矿物的风化作用进入生态

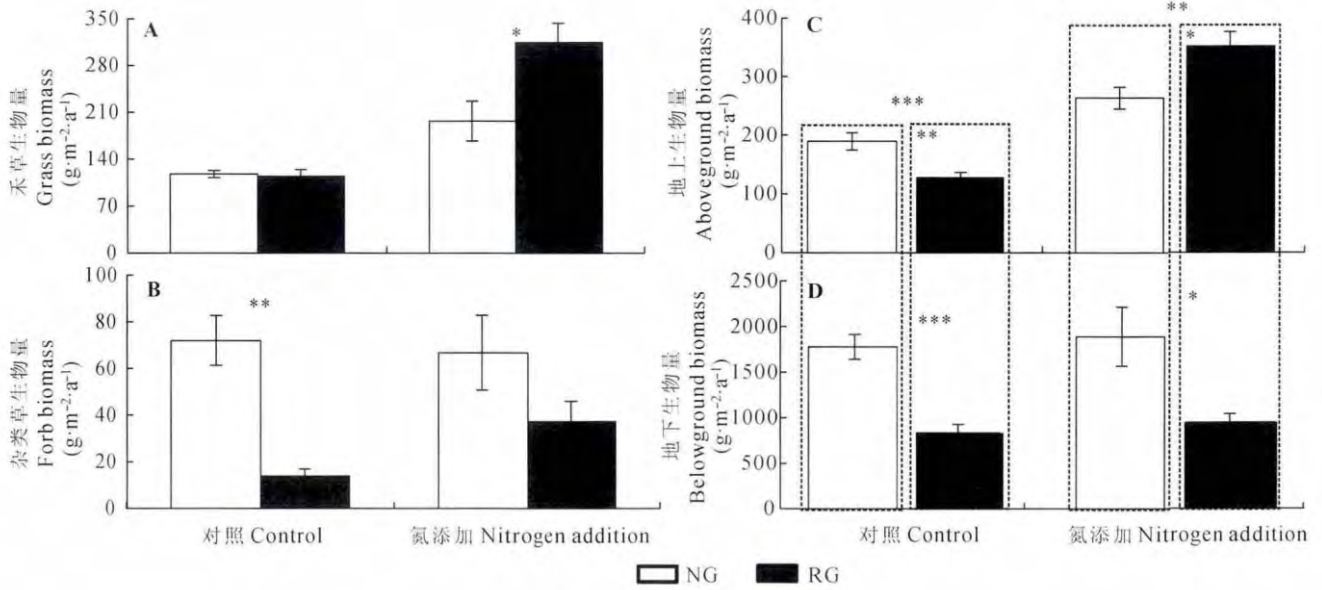


图4 天然草地(NG)与退耕恢复草地(RG)禾草生物量(A)、杂类草生物量(B)、地上生物量(C)、地下生物量(D)和总生物量(C, D)在对照和N添加处理下的比较(平均值±标准误差)。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$ 。
Fig. 4 Comparisons of grass biomass (A), forb biomass (B), aboveground biomass (C), belowground biomass (D) and total biomass (C, D) between natural grassland (NG) and restored grassland (RG) under control and N addition treatments (mean ± SE). *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

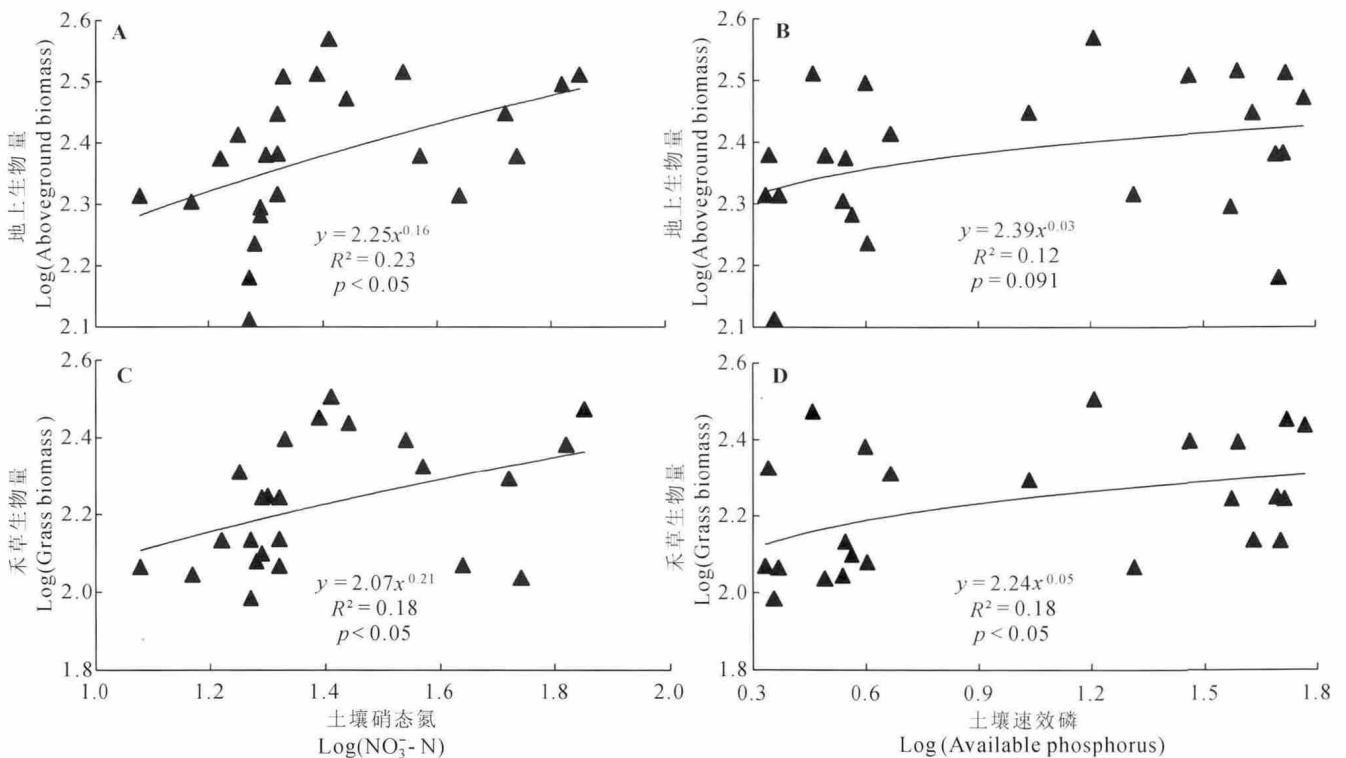


图5 天然草地地上生物量、禾草生物量与土壤 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ (A, C)和速效磷(B, D)含量的关系。
Fig. 5 Relationships between plant biomass and soil $\text{NO}_3^- \text{-N}$ (A, C), plant biomass and soil available phosphorus (B, D) in the natural grassland.

系统(Odum & Barrett, 2005)。研究者们普遍认为热带雨林等古老土壤中更易受P的限制, 而土壤层发育较年轻的温带和寒带生态系统则比较容易受到N

的限制(Yuan & Chen, 2009; Vitousek *et al.*, 2010)。因此, 土层发育年轻的青海湖流域, 可能更容易受到N的限制。(2)控制陆地生态系统N可利用性的反应

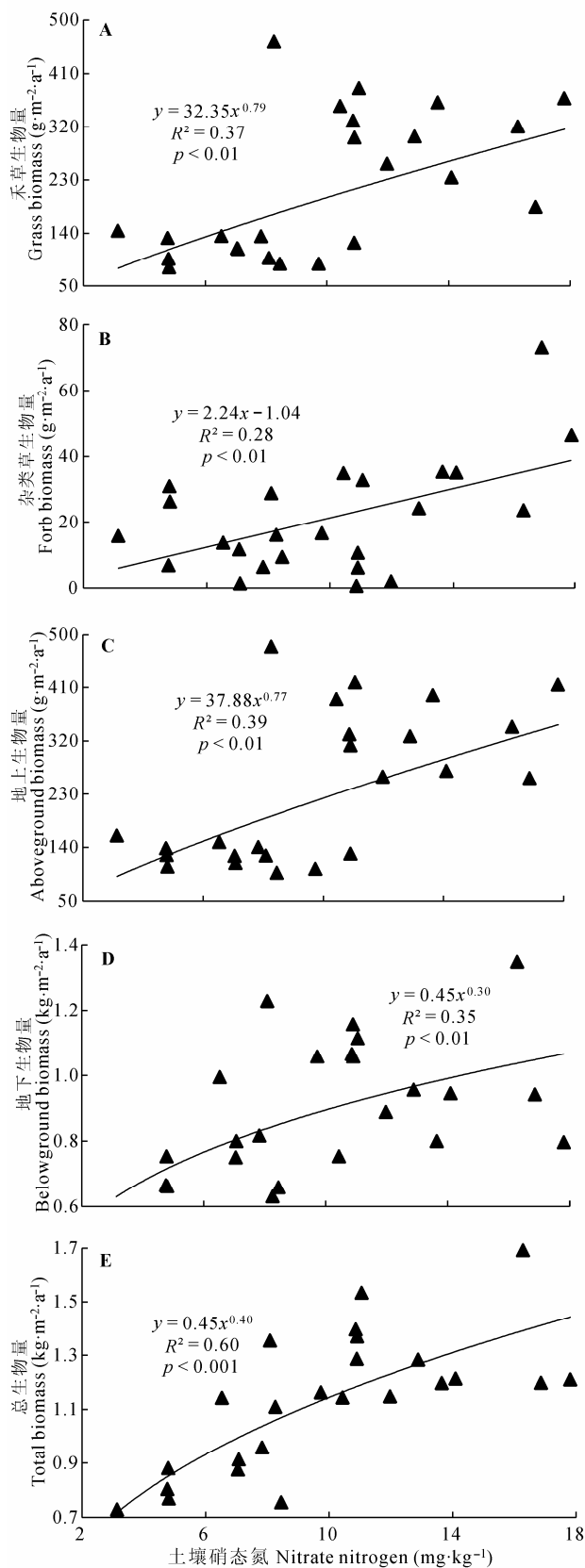


图6 退耕恢复草地群落生物量与土壤NO₃⁻-N含量的关系。
Fig. 6 Relationships between plant biomass and soil NO₃⁻-N in restored grassland.

主要为生物反应, 土壤N矿化过程遵循土壤呼吸的温度敏感性系数(Q_{10})法则, P矿化温度敏感性远低于N矿化过程(van Heerwaarden *et al.*, 2003)。因此, 高寒地区N可利用性往往比P更易受到低温的抑制(Fay *et al.*, 2015)。(3) P的许多无机结构和有机结构在土壤中保持着不溶形式, 易被土壤固定, 较N的移动性小, 根系只能在有P存在的土壤内将P吸收。环青海湖地区年降水量较小(370 mm), 土壤水分含量较低, P的吸收利用率较低, 不能使添加的P得到充分利用。(4)根据Liebig最小因子定律, 植物生长受限于生态系统中最受限制的因子。因此在本文中, 植被生物量对N、P共添加后的响应取决于N限制减缓或消除后, 是否有其他的生态因子限制, 如水分很可能是限制青藏高原高寒草原植物生长的另一个重要因子(Yang *et al.*, 2009)。这与前人在该地区的调查结果较为一致, 施N效果高于施P。而P添加对退耕恢复草地植物群落生物量没有显著影响, 原因可能有两个: (1)本研究中, 退耕恢复草地0–20 cm土壤NO₃⁻-N含量在对照处理下为7.25 mg·kg⁻¹, 明显低于天然草地的16.75 mg·kg⁻¹ ($p < 0.001$); 而退耕恢复草地速效磷含量在对照处理下为12.58 mg·kg⁻¹, 明显高于天然草地的速效磷含量 ($p < 0.01$)。天然草地开垦为耕地后, 土壤颗粒结构遭到破坏, 灌溉和施肥等措施使土壤中的可利用N更容易通过淋溶、挥发、硝化及反硝化等过程从生态系统中流失; 而P易被土壤固定, 不易流失(Wei *et al.*, 2009)。因此, 退耕地土壤的N含量背景值通常远远低于开垦前(即天然草地), 而可利用P含量较高; 退耕草地生态系统更容易受到可利用N的限制, P添加对退耕恢复草地的植物群落生物量影响不显著。(2)退耕10年后, 恢复草地在现阶段的地下生物量依然显著低于天然草地(图4D), 根系不发达, 对易被土壤固定的P元素的吸收有限, 因此不能对P添加做出明显的响应。尽管本研究结果显示, P添加对环青海湖地区退耕草地植物群落生物量的增加没有显著效应, N、P亦无交互作用, N是限制该地区植被生产力的主要养分因子, 但该试验只做了单一水平的养分添加, 若要准确、充分地探讨养分添加与该地区植被生长限制的关系, 确定其内在作用机制, 尚需进一步的研究支持。

3.2 不同功能型植物地上生物量对N、P添加的响应

不同功能群植物有不同的养分利用策略, 它们

对养分添加的响应也往往存在明显的差异,是群落中物种生态位互补与分化的结果,能很好地反映物种与环境及与其他物种之间的相互作用,使资源利用最大化、群落结构趋于稳定、生态与生产功能优化(Roscher *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2016)。在内蒙古草原进行的一系列N添加试验结果表明,N添加显著降低了草地生态系统的物种丰富度,使群落中物种生态位分化性降低,影响生态系统的稳定性(Bai *et al.*, 2010; Zhang *et al.*, 2014, 2016)。同时,Bai等(2010)在内蒙古草原长期的养分添加试验结果表明:随着N添加量的增加,天然草地一年生草地上生物量增加,其他功能群植物的生物量降低;恢复草地禾草生物量增加,杂类草生物量降低。Gao等(2011)研究发现水分是限制中牧和重牧草地生产力的关键因子,自然状况下N添加对各物种的相对生物量均无影响;而Chen等(2011)研究发现N添加使重牧退化草地一年生植物地上生物量显著增加,对多年生草地上生物量没有显著影响。本研究中,N添加3年后,天然草地和退耕恢复草地的物种丰富度均无较大变化,与上述结果存在差异,这可能是由不同草地类型、不同N添加量等因素引起的。

高寒草原的禾草植物一般处于群落的上层,植株较高,根系强大,对水分、养分和光辐射的竞争在群落中往往处于优势地位,具有较高的N、P养分利用效率。N、P添加缓解了群落的养分限制,在竞争中处于优势地位的禾草植物会对养分添加做出快速的响应,生长受到明显的促进,生物量大幅度提升。杂类草植物一般处于群落下层,在群落中所占比例较小,在资源竞争中处于不利地位。尽管N、P添加暂时缓解了养分限制,但由于处于群落上层的禾草植物对养分添加的响应更迅速明显,截获更多的光辐射资源,抵消或消除了养分添加对杂草植物的促进作用(Hautier *et al.*, 2009; Borer *et al.*, 2014a)。另外,天然草地植物群落总盖度高,使禾草植物的遮阴作用更明显,因此N添加没有显著影响杂类草生物量,且由于禾草生物量的大幅提升,使得杂类草比例有降低的趋势(表2);而退耕恢复草地植物群落总盖度低,虽然N添加在增加禾草生物量的同时提高了植物群落的总盖度,但亦同时显著增加了杂类草的生物量。另外,高寒草原开垦为耕地后,土壤颗粒结构遭到破坏,有机质分解加速,往往伴随着大量N元素的流失,再加上没有植物地上部分的养分

回归,土壤的N含量极其匮乏。退耕10年后,恢复草地虽然在一定程度上会使土壤N的含量增加,但土壤养分恢复缓慢,N在生态系统中的生物循环过程又受到该地区低温的限制,恢复草地在现阶段的N含量依然远远低于天然草地(陈懂懂等,2014)。因此,退耕恢复草地植被对N添加的响应更加迅速明显,利用效率更高,禾草和杂类草生物量都随土壤中可利用N含量的增加而显著增加($p < 0.01$,图6),从而使它们的比例没有明显变化。

3.3 群落生物量对N、P添加的响应

本研究结果显示,N添加显著增加了植被的地上生物量($p < 0.001$),这与许多研究结果(LeBauer & Treseder, 2008; Bai *et al.*, 2010; Lee *et al.*, 2010; Chen *et al.*, 2011; Gao *et al.*, 2011; Fay *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2015; Wang *et al.*, 2015)一致。Bai等(2010)在内蒙古草原的N添加试验结果表明,天然草地上生物量对N添加的响应强度高于重度放牧退化草地;而Gao等(2011)的研究发现限制资源(水分)的解除促使中等强度的放牧草地上净初级生产力增加135%,低于重牧草地上净初级生产力增加的218%。在本研究中,N添加对退耕恢复草地地上净初级生产力的促进作用(174%)高于天然草地(54%),与Gao等(2011)的研究结果有相似的规律,即随着关键限制因素的缓解,N添加使退化或恢复草地具有更大的生产潜能。同时,本研究中P添加亦显著提高了天然草地的地上生物量($p < 0.05$)。回归分析中,天然草地土壤速效P含量与地上生物量的相关性不显著($p = 0.091$,图5B),而与禾草生物量显著正相关($p < 0.05$,图5D)。这说明天然草地上生物量的增加主要是由于N、P添加后禾草生物量的大幅度增加。

与地上生物量对N、P添加一致的正响应不同,地下生物量对N、P添加的响应在不同的生态系统中差异较大。有研究认为因为养分添加增加了土壤中的速效养分,会使根系生物量降低(Gundersen *et al.*, 1998; Nadelhoffer, 2000);也有研究发现根系生物量对N添加没有响应(Henry *et al.*, 2006; Gao *et al.*, 2011);同时,有研究发现N添加后植物根系生物量增加(Majdi & Andersson, 2005)。本研究中,N、P添加对两草地的地下生物量均无显著影响,但退耕恢复草地的地下生物量与土壤 NO_3^- -N含量显著正相关($p < 0.01$,图6D)。其可能的原因是:(1)由Liebig最小因子定律得知,植物生长受限于生态系统中最

受限制的因子。根据上述分析,退耕地现阶段养分匮乏,N元素可能是限制植被生长的最关键因子;天然草地虽然N含量相对较高,但本研究地区植物生长依然受N、P供应的限制。根系生物量对N添加的响应取决于在N、P限制减缓或消除后,是否又受限于其他的生态因子,如水分等因子(Chapin & Matson, 2011; Gao *et al.*, 2011)。(2)根据植物竞争机制,养分添加提高了土壤中可利用资源的含量,使植物之间由地下部分对矿质资源的竞争转化为地上部分对光的竞争(Newman, 1973; Weiner, 1990)。养分添加会促使植物首先将更多的光合产物分配到地上部分,使地上生物量显著增加。(3)养分添加对地下生物量的效应取决于其对总生物量的影响和对地上、地下生物量的分配平衡(Gao *et al.*, 2011; 杨晓霞等, 2014)。本研究结果显示,退耕恢复草地地上生物量在N添加后的增加量(174%)高于天然草地(54%)。因此,受光合产物总量及其在地上地下分配比率的控制,退耕恢复草地的地下生物量对N添加的响应更明显。天然草地相对稳定,具有较高的系统稳定性和自我调控能力,N限制缓解后,植物一般会将更多的光合产物分配到地上部分以提高光资源的利用,来增加群落生产力(Hautier *et al.*, 2009)。退耕恢复草地处于群落演替初级阶段,N限制缓解后植被生长迅速,植物地下生物量的增加将给土壤留下较多的有机残体,随着有机残体的不断分解,促进了土壤有机质和N元素的积累,植物地上、地下部分对N添加的反馈作用更强。(4)本研究中,地下生物量考虑的是多年总地下生物量的积累,没有细分出活根和当年的净地下初级生产力(BNPP),会对N、P添加效果的分析产生影响(Chen *et al.*, 2011; Gao *et al.*, 2011)。N、P添加对BNPP的影响还需要进一步的试验研究,以便准确而细致地评估N、P添加对环青海湖地区高寒草地地下生物量的影响。

天然草地地下根系庞大,其根系生物量占总生物量的90%,对N添加的响应不明显,导致总生物量的变化不显著(表2);而退耕草地处于群落恢复阶段,总生物量在N添加后显著增加(图3B)。现阶段,退耕虽然在一定程度上改善了该地区的生态环境、减少了水土流失(Li *et al.*, 2016),但恢复草地的地上、地下生物量远远低于天然草地(对照处理下,图4C, 4D);N添加后,两种草地的植被地上生物量差异不显著。土壤中的N很容易通过淋溶、挥发、硝

化及反硝化等过程从生态系统中损失,而天然草地开垦为耕地会加速土壤N的流失(Vitousek *et al.*, 1997)。退耕后,植被的恢复会促进土壤的恢复,而土壤速效养分的增加促使生态系统向着正态方向演替。通常地下部分对养分添加的响应滞后于地上部分,土壤质量的改变又滞后于植被恢复(Gibson *et al.*, 2000; Zhou *et al.*, 2011)。豆科植物具有特殊的固氮能力,能够更好地适应贫瘠化的土壤;其植株地上部分的N含量较高,地上部分凋落后能为土壤和其他植物提供N元素,将豆科植物引入禾本科牧草可以代替化学肥料达到高产的目的(Carlsson & Huss-Danell, 2003; Gruber & Galloway, 2008)。因此,对于退耕地的恢复,可以适当引入具有固氮作用的豆科植物,如在该地区天然草地广泛生长的花苜蓿使喜N的禾本科植物(如垂穗披碱草)和固N的豆科植物相辅相生,促进植物群落向着最大程度利用环境资源的方向演替,构成最复杂的植物群落结构;未来全球变化背景下的N沉降有利于退耕草地植被的生长和恢复,退耕恢复草地有很大的固C潜力。

4 结论

3年的N、P添加试验结果表明:(1)N、P添加均可显著增加天然草地禾草生物量,但P的促进作用(76%)低于N的促进作用(95%);N、P添加后禾草植物生物量的显著增加,促进了天然草地地上生物量的显著提高。退耕恢复草地禾草和杂类草的生物量对N添加均有一致的正响应,进而促使地上生物量显著增加;P添加对不同功能群植物和地上总生物量均无显著影响,说明环青海湖地区高寒草原植物生长主要受N供应的限制,而P的限制作用则随土地利用方式的转变和群落演替阶段的不同而变化。(2)N、P添加对天然草地地下生物量和总生物量均无显著影响;N添加使恢复草地总生物量显著增加34%,说明在现阶段退耕恢复草地植被初级生产力受N的限制作用更强烈。(3)天然草地植物群落仅地上生物量随土壤中 NO_3^- -N含量的增加而增加,而退耕恢复草地植被的地上、地下和总生物量均与土壤 NO_3^- -N含量显著正相关,说明退耕恢复草地对N添加响应更加迅速敏感,土壤中可利用N含量可能是限制退耕草地植被自然恢复和重建的最关键因子。

综上所述,N是青藏高原环青海湖地区高寒草原植被生长的主要限制因子,退耕措施和全球变化

背景下的N沉降则有利于环青海湖地区高寒草原植物的生长和生态系统C的固定和积累。

基金项目 国家科技支撑计划(2014BAC05B04)和国家重点研发计划(2016YFC0501905)。

参考文献

- Ågren GI (2004). The C:N:P stoichiometry of autotrophs—Theory and observations. *Ecology Letters*, 7, 185–191.
- Ågren GI, Wetterstedt JÅ, Billberger MFK (2012). Nutrient limitation on terrestrial plant growth—Modeling the interaction between nitrogen and phosphorus. *New Phytologist*, 194, 953–960.
- Bai YF, Wu JG, Clark CM, Naeem S, Pan QM, Huang JH, Zhang LX, Han XG (2010). Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: Evidence from Inner Mongolia grassland. *Global Change Biology*, 16, 358–372.
- Bassin S, Schalajda J, Vogel A, Suter M (2012). Different types of sub-alpine grassland respond similarly to elevated nitrogen deposition in terms of productivity and sedge abundance. *Journal of Vegetation Science*, 23, 1024–1034.
- Best EP, Jacobs F (2001). Production, nutrient availability, and elemental balances of two meadows affected by different fertilization and water table regimes in The Netherlands. *Plant Ecology*, 155, 61–73.
- Borer ET, Seabloom EW, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Lind EM, Adler PB, Alberti J, Anderson TM, Bakker JD, Biederman L, Blumenthal D, Brown CS, Brudvig LA, Buckley YM, Cadotte M, Chu CJ, Cleland EE, Crawley MJ, Daleo P, Damschen EI, Davies KF, DeCrappeo NM, Du GZ, Firn J, Hautier Y, Heckman RW, Hector A, HilleRisLambers J, Iribarne O, Klein JA, Knops JMH, La Pierre KJ, Leakey ADB, Li W, MacDougall AS, McCulley RL, Melbourne BA, Mitchell CE, Moore JL, Mortensen B, O'Halloran LR, Orrock JL, Pascual J, Prober SM, Pyke DA, Risch AC, Schuetz M, Smith MD, Stevens CJ, Sullivan LL, Williams RJ, Wragg PD, Wright JP, Yang LH (2014a). Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, 508, 517.
- Borer ET, Seabloom EW, Mitchell CE, Cronin JP (2014b). Multiple nutrients and herbivores interact to govern diversity, productivity, composition, and infection in a successional grassland. *Oikos*, 123, 214–224.
- Bowman WD, Theodose TA, Schardt JC, Conant RT (1993). Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology*, 74, 2085–2097.
- Bracken MES, Hillebrand H, Borer ET, Seabloom EW, Cebrian J, Cleland EE, Elser JJ, Gruner DS, Harpole WS, Ngai JT (2015). Signatures of nutrient limitation and co-limitation: Responses of autotroph internal nutrient concentrations to nitrogen and phosphorus additions. *Oikos*, 124, 113–121.
- Carlsson G, Huss-Danell K (2003). Nitrogen fixation in perennial forage legumes in the field. *Plant and Soil*, 253, 353–372.
- Chapin FS III, Matson PA (2011). *Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology*. 2nd edn. Springer-Verlag, New York.
- Che DR (1990). Effects of phosphorus and nitrogen on cultivated grass yield Qinghai alpine grassland. *Chinese Qinghai Journal of Animal and Veterinary Science*, 1, 1–6. (in Chinese). [车敦仁 (1990). 青海高寒牧区栽培禾草施磷施氮的增产效应. 青海兽医畜牧杂志, 1, 1–6.]
- Chen DD, Li Q, Zou XY, Zhao XQ, Xu SX, Cai H, Zou JR, Zhao L (2014). How did soil organic carbon and total nitrogen change after “Grain for Green” in the Qinghai-Lake farm? *Acta Agretia Sinca*, 22, 469–474. (in Chinese with English abstract) [陈懂懂, 李奇, 邹小艳, 赵新全, 徐世晓, 蔡海, 邹婧汝, 赵亮 (2014). 青海湖农场退耕还林草后的土壤碳氮变化. 草地学报, 22, 469–474.]
- Chen Q, Hooper DU, Lin S (2011). Shifts in species composition constrain restoration of over grazed grassland using nitrogen fertilization in Inner Mongolian steppe, China. *PLOS ONE*, 6, 1–10.
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Fay PA, Prober SM, Harpole WS, Knops JMH, Bakker JD, Borer ET, Lind EM, MacDougall AS, Seabloom EW, Wragg PD, Adler PB, Blumenthal DM, Buckley Y, Chu CJ, Cleland EE, Collins SL, Davies KF, Du GZ, Feng XH, Firn J, Gruner DS, Hagenah N, Hautier Y, Heckman RW, Jin VL, Kirkman KP, Klein J, Ladwig LM, Li Q, McCulley RL, Melbourne BA, Mitchell CE, Moore JL, Morgan JW, Risch AC, Schutz M, Stevens CJ, Wedin DA, Yang LH (2015). Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 1(7), 1–5.
- Fisher JB, Badgley G, Blyth E (2012). Global nutrient limitation in terrestrial vegetation. *Global Biogeochemistry Cycles*, 26, GB3007. doi: 10.1029/2011GB004252
- Franzluubbers AJ, Stuedemann JA (2010). Surface soil changes during twelve years of pasture management in the Southern Piedmont USA. *Soil Science Society of America Journal*, 74, 2131–2141.
- 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.
- Gibson R, Hewitt A, Sparling G, Bosch O (2000). Vegetation change and soil quality in Central Otago Tussock Grasslands, New Zealand. *Rangeland Journal*, 22, 190–204.

- Gruber N, Galloway JN (2008). An Earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature*, 451, 293–296.
- Gundersen P, Emmett BA, Kjonaas OJ, Koopmans CJ, Tietema A (1998). Impact of nitrogen deposition on nitrogen cycling in forests: A synthesis of NITREX data. *Forest Ecology and Management*, 101, 37–55.
- Harpole WS, Ngai JT, Cleland EE, Seabloom EW, Borer ET, Bracken MES, Elser JJ, Gruner DS, Hillebrand H, Shurin JB (2011). Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 14, 852–862.
- Hautier Y, Niklaus PA, Hector A (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324, 636–638.
- Henry HAL, Chiariello NR, Vitousek PM, Mooney HA, Field CB (2006). Interactive effects of fire, elevated carbon dioxide, nitrogen deposition, and precipitation on a California annual grassland. *Ecosystems*, 9, 1066–1075.
- Hoekstra JM, Boucher TM, Ricketts TH, Roberts C (2005). Confronting a biome crisis: Global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8, 23–29.
- Jiang J, Zong N, Song MH, Shi PL, Ma WL, Fu G, Shen ZX, Zhang XZ, Ouyang H (2013). Responses of ecosystem respiration and its components to fertilization in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *European Journal of Soil Biology*, 56, 101–106.
- LeBauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371–379.
- Lee M, Manning P, Rist J, Power SA, Marsh C (2010). A global comparison of grassland biomass responses to CO₂ and nitrogen enrichment. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 365, 2047–2056.
- Li Q, Chen DD, Zhao L, Yang X, Xu SX, Zhao XQ (2016). More than a century of Grain for Green Program is expected to restore soil carbon stock on alpine grassland revealed by field ¹³C pulse labeling. *Science of Total Environment*, 550, 17–26.
- Li W, Cheng JM, Yu KL, Epstein HE, Guo L, Jing GH, Zhao J, Du GZ (2015). Plant functional diversity can be independent of species diversity: Observations based on the impact of 4-yr of nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow. *PLOS ONE*, 10(8), ED136040. doi: 10.1371/journal.pone.0136040.
- Li YK, Zhang FW, Lin L, Wang X, Cao GM, Guo XW, Han DR, Chen GC (2012). Spatiotemporal variation in soil nutrient of *Stipa purpurea* steppe fenced in the Qinghai Lake Region. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 18, 23–29. (in Chinese with English abstract) [李以康, 张发伟, 林丽, 王溪, 曹广民, 郭晓伟, 韩道瑞, 陈桂琛 (2012). 青海湖区紫花针茅草原封育导致的土壤养分时空变化特征. 应用与环境生物学报, 18, 23–29.]
- Liao QL, Zhang XH, Li ZP, Pan GX, Smith P, Jin Y, Wu XM (2009). Increase in soil organic carbon stock over the last two decades in China's Jiangsu Province. *Global Change Biology*, 15, 861–875.
- Lü CQ, Tian HQ (2007). Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: Synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 112, D22S05, doi: 10.1029/2006JD007990.
- Majdi H, Andersson P (2005). Fine root production and turnover in a Norway spruce stand in northern Sweden: Effects of nitrogen and water manipulation. *Ecosystems*, 8, 191–199.
- Melillo JM, Field CB, Moldan B (2003). *Interactions of the Major Biogeochemical Cycles: Global Change and Human Impacts*. Island Press, Washington D.C., USA. 320.
- Mooney HA, Vitousek PM, Matson PA (1987). Exchange of materials between terrestrial ecosystems and the atmosphere. *Science*, 238, 926–932.
- Nadelhoffer KJ (2000). The potential effects of nitrogen deposition on fine-root production in forest ecosystems. *New Phytologist*, 147, 131–139.
- Newman EI (1973). Competition and diversity in herbaceous vegetation. *Nature*, 244, 310.
- Odum EP, Barrett GW (2005). *Fundamentals of Ecology*. 5th edn. Thomson Brooks/Cole, California.
- Ren J, Li XF (1992). Analysis of complex ecological system of the Qinghai Lake catchment. *Journal of Lake Sciences*, 4, 48–55. (in Chinese with English abstract) [任杰, 李幸福 (1992). 青海湖流域复合生态系统分析. 湖泊科学, 4, 48–55.]
- Roscher C, Thein S, Schmid, Scherer-Lorenzen M (2008). Complementary nitrogen use among potentially dominant species in a biodiversity experiment varies between two years. *Journal of Ecology*, 96, 477–488.
- Schimel D, Melillo J, Tian HQ, McGuire AD, Kicklighter D, Kittel T, Rosenbloom N, Running S, Thornton P, Ojima D, Parton W, Kelly R, Sykes M, Neilson R, Rizzo B (2000). Contribution of increasing CO₂ and climate to carbon storage by ecosystems in the United States. *Science*, 287, 2004–2006.
- Schlesinger WH, Andrews JA (2000). Soil respiration and the global carbon cycle. *Biogeochemistry*, 48, 7–20.
- Scurlock JMO, Hall DO (1998). The global carbon sink: A grassland perspective. *Global Change Biology*, 8, 229–233.
- Scurlock JMO, Johnson K, Olson RJ (2002). Estimating net primary productivity from grassland biomass dynamics measurements. *Global Change Biology*, 8, 736–753.
- Song GH, Li LQ, Pan GX, Zhang Q (2005). Topsoil organic carbon storage of China and its loss by cultivation. *Biogeochemistry*, 74, 47–62.
- van Heerwaarden LM, Toet S, Aerts R (2003). Nitrogen and

- phosphorus resorption efficiency and proficiency in six sub-arctic bog species after 4 years of nitrogen fertilization. *Journal of Ecology*, 91, 1060–1070.
- Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL (2003). Phosphorus acquisition and use: Critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 157, 423–447.
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman D (1997). Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences. *Ecological Applications*, 7, 737–750.
- Vitousek PM, Howarth RW (1991). Nitrogen limitation on land and in the sea—How can it occur? *Biogeochemistry*, 13, 87–115.
- Vitousek PM, Porder S, Houlton BZ, Chadwick OA (2010). Terrestrial phosphorus limitation: Mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20, 5–15.
- Wang JS, Wang ZK, Zhang XZ, Zhang YJ, Ran CQ, Zhang JL, Chen BX, Zhang BS (2015). Response of *Kobresia pygmaea* and *Stipa purpurea* grassland communities in northern tibet to nitrogen and phosphate addition. *Mountain Research and Development*, 35, 78–86.
- Wei XR, Shao MG, Fu XL, Horton R, Li Y, Zhang XC (2009). Distribution of soil organic C, N and P in three adjacent land use patterns in the northern Loess Plateau, China. *Biogeochemistry*, 96, 149–162.
- Weiner J (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 360–364.
- Xia JY, Wan SQ (2008). Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, 179, 428–439.
- Xie GD, Lu CX, Xiao Y, Zheng D (2003). The economic evaluation of grassland ecosystem services in Qinghai-Tibet Plateau. *Journal of Mountain Science*, 21, 50–55. (in Chinese with English abstract) [谢高地, 鲁春霞, 肖玉, 郑度 (2003). 青藏高原高寒草地生态系统服务价值评估. *山地学报*, 21, 50–55.]
- Xu DH, Fang XW, Zhang RY, Gao TP, Bu HY, Du GZ (2015). Influences of nitrogen, phosphorus and silicon addition on plant productivity and species richness in an alpine meadow. *AoB PLANTS*, 7, 1–12.
- Yang LC, Liu HC, Li CB, Li F, Xu WH, Zhou GY (2015). Effects of nitrogen, phosphorus and potassium fertilizer applications on plant community structure in a degraded alpine steppe. *Chinese Journal of Ecology*, 34, 25–32. (in Chinese with English abstract) [杨路存, 刘何春, 李长斌, 李璠, 徐文华, 周国英 (2015). 氮磷钾不同施肥配方对退化高寒草原植物群落结构的影响. *生态学杂志*, 34, 25–32.]
- Yang P (2009). *Climate Change and Hydrological Response in Qinghai Lake*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou, 13–17. (in Chinese with English abstract) [杨萍 (2009). 青海湖小冰期以来的气候变化及其水文效应. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州, 13–17.]
- Yang XX, Ren F, Zhou HK, He JS (2014). Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 159–166. (in Chinese with English abstract) [杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生 (2014). 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. *植物生态学报*, 38, 159–166.]
- Yang YH, Fang JY, Ji CJ, Han WX (2009). Above- and below-ground biomass allocation in Tibetan grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 20, 177–184.
- Yu L, Song XL, Zhao JN, Wang H, Bai L, Yang DL (2015). Responses of plant diversity and primary productivity to nutrient addition in a *Stipa baicalensis* grassland, China. *Journal of Integrative Agriculture*, 14, 2099–2108.
- Yuan ZY, Chen HYH (2009). Global-scale patterns of nutrient resorption associated with latitude, temperature and precipitation. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 11–18.
- Zhang YH, Loreau M, Lu XT, He NP, Zhang GM, Han XG (2016). Nitrogen enrichment weakens ecosystem stability through decreased species asynchrony and population stability in a temperate grassland. *Global Change Biology*, 22, 1445–1455.
- Zhang YH, Lu XT, Isbell F, Stevens C, Han X, He NP, Zhang GM, Yu Q, Huang JH, Han XG (2014). Rapid plant species loss at high rates and at low frequency of N addition in temperate steppe. *Global Change Biology*, 20, 3520–3529.
- Zhou GY, Chen GC, Zhao YL, Wang SZ, Sun J (2005). Comparative studies on the influence of chemical fertilizer application and enclosure on alpine steppes in Qinghai Lake area II—Seasonal and annual biomass dynamics. *Practical Science*, 22(2), 59–63. (in Chinese with English abstract) [周国英, 陈桂琛, 赵以莲, 王顺忠, 孙菁 (2005). 施肥和围栏封育对青海湖地区高寒草原影响的比较研究II: 地上生物量季节动态. *草业科学*, 22(2), 59–63.]
- Zhou ZY, Li FR, Chen SK, Zhang HR, Li GD (2011). Dynamics of vegetation and soil carbon and nitrogen accumulation over 26 years under controlled grazing in a desert shrubland. *Plant and Soil*, 341, 257–268.

责任编辑: 吕晓涛 责任编辑: 王 葳