

# 青藏高原高寒草甸土壤无机氮对增温和降水改变的响应

武丹丹<sup>1,2</sup> 井新<sup>3</sup> 林笠<sup>3</sup> 杨新宇<sup>3</sup> 张振华<sup>1</sup> 贺金生<sup>1,3,†</sup>

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; 3. 北京大学城市与环境学院生态学系, 地表过程分析与模拟教育部重点实验室, 北京 100871;

† 通信作者, E-mail: jshe@pku.edu.cn

**摘要** 基于海北站野外长期增温和降水改变控制平台, 研究高寒草甸生态系统生长季土壤无机氮对增温和降水改变的响应。结果表明, 增温使铵态氮降低 47.5% ( $p = 0.001$ ), 硝态氮降低 46.1% ( $p = 0.021$ )。降水的改变对无机氮的影响存在不对称性, 增加降水使铵态氮增加 74.7% ( $p = 0.046$ ), 硝态氮增加 154% ( $p = 0.017$ ); 减少降水使铵态氮降低, 对硝态氮无显著影响。铵态氮、硝态氮随着土壤湿度的增加而增加, 与土壤温度无显著关系。这表明增温和降水改变主要通过改变土壤湿度而不是土壤温度影响生长季土壤无机氮。因此预测, 未来气候变化背景下, 土壤湿度的增加可能导致青藏高原高寒草甸土壤无机氮的可利用性增加。

**关键词** 青藏高原; 全球气候变化; 氮循环; 土壤水分; 铵态氮; 硝态氮

中图分类号 P593

## Responses of Soil Inorganic Nitrogen to Warming and Altered Precipitation in an Alpine Meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau

WU Dandan<sup>1,2</sup>, JING Xin<sup>3</sup>, LIN Li<sup>3</sup>, YANG Xinyu<sup>3</sup>, ZHANG Zhenhua<sup>1</sup>, HE Jinsheng<sup>1,3,†</sup>

1. Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049; 3. Key Laboratory for Earth Surface Processes (MOE), Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871;

† Corresponding author, E-mail: jshe@pku.edu.cn

**Abstract** Based on the warming and altered precipitation experiment platform at Haibei research station, this study investigated the responses of soil inorganic nitrogen to warming and altered precipitation in the growing season in alpine meadow. The results show that 1) warming significantly decreases  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  by 47.5% ( $p=0.001$ ) and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  by 46.1% ( $p=0.021$ ); 2) effect of decreased precipitation on soil inorganic nitrogen is unequal to the effect of increased precipitation, increased precipitation significantly increases  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  by 74.7% ( $p=0.046$ ) and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  by 154% ( $p=0.017$ ), while decreases precipitation tends to reduce  $\text{NH}_4^+\text{-N}$ , but has no significant effect on  $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ; 3)  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  and  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  are positively correlated with soil moisture, but has no correlations with soil temperature. Thus, soil moisture induced by warming and altered precipitation, is the main factor affecting inorganic nitrogen availability in the growing season. This study suggests that inorganic nitrogen availability will increase in tandem with increasing soil moisture, under the background of climate change in alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau.

**Key words** Qinghai-Tibetan Plateau; global climate change; nitrogen cycling; soil moisture;  $\text{NH}_4^+\text{-N}$ ;  $\text{NO}_3^-\text{-N}$

土壤无机氮包括铵态氮和硝态氮,主要来自土壤有机氮的矿化作用,极易被植物吸收利用,不仅是陆地生产力的限制因子<sup>[1-2]</sup>,也是影响植物群落物种组成的重要因素<sup>[3-4]</sup>。草地生态系统氮矿化过程受多种因素的共同影响,温度和水分作为调节生物学过程的关键因子,对土壤氮矿化过程有至关重要的作用<sup>[5]</sup>。在全球气候变化背景下,增温和降水的改变正深刻而广泛地影响着草地生态系统物质循环功能,尤其是地下生态过程的土壤氮循环。

增温对土壤无机氮的影响过程较为复杂:一方面,增温会增加微生物活动,促进土壤氮矿化<sup>[6]</sup>;另一方面,增温导致的土壤湿度降低可能会使草地生态系统面临严重的水分限制,从而抵消增温对氮矿化的正效应<sup>[7]</sup>。有研究指出,在土壤孔隙含水量(WFPS)为 55%时,硝化作用达到最强<sup>[8]</sup>,矿化作用在土壤质量含水量为 0.40% 时最强<sup>[9]</sup>,所以当增温使土壤湿度接近最适值时,矿化作用增强。降水的改变主要通过影响土壤温湿度和土壤通气性来影响氮矿化。大量学者研究了增温或降水改变对氮矿化的影响,但得到的结果并不一致。研究发现,增温会增加氮矿化作用<sup>[10]</sup>,或对矿化作用没有影响<sup>[11]</sup>;对硝化速率的影响也不一致,可能是增加<sup>[12-13]</sup>,也可能没有影响<sup>[14-15]</sup>。干旱或减少土壤水分会降低氮矿化速率<sup>[13,16]</sup>,而对硝化作用的影响因生态系统的不同存在较大差异<sup>[12-13,17]</sup>。目前,对于增温和降水改变(同时考虑增减水)这两种因素共同作用的研究还很少,已有的几个研究增温和降水改变交互作用的野外实验结果并不一致。有研究发现干旱会减弱增温对总氮矿化作用的正效应<sup>[13]</sup>,也有研究发现增温和改变降雨对氮矿化和硝化速率的影响不存在交互作用<sup>[11,15]</sup>。

高寒草甸是青藏高原的主要植被类型之一,覆盖面积约  $70 \times 10^4 \text{ km}^2$ , 约占青藏高原可利用性草地的 50%<sup>[18]</sup>。土壤中储存着大量的有机氮库,但是由于平均气温较低,有机氮矿化速率较低,使得土壤中可利用氮仅占土壤氮库的约 1%。随着全球气候变化的加剧,青藏高原正经历着明显的增温过程,自 1960 年以来,每 10 年增加  $0.2^\circ\text{C}$ ,且近几十年该区降水也有增加趋势<sup>[19]</sup>。然而,降水格局的改变存在极大的不确定性<sup>[20]</sup>,增加了对青藏高原地下氮循环过程预测的不确定性。因此,在青藏高原高寒草甸生态系统中,作为氮循环关键部分的土壤无机氮如何响应增温和降水改变这一问题,亟待深入

研究。

本文以青藏高原高寒草甸生态系统为研究对象,利用野外模拟增温和降水改变(增加/减少 50%降水)实验平台,采用离子交换树脂袋法,研究生长季土壤无机氮的可利用性及其主要影响因素。本研究拟解决两个问题: 1) 增温和降水改变对青藏高原高寒草甸生长季土壤无机氮的影响; 2) 增温和降水改变如何影响土壤温度、土壤水分与土壤无机氮的关系。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地点概况

研究地点位于青海省海北藏族自治州门源县境内的中国科学院海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(海北站)( $37^\circ37'N$ ,  $101^\circ12'E$ , 平均海拔 3200 m)。该区属于典型的高原大陆性气候,四季区分不明显,只分冷暖季。暖季短暂且凉爽湿润,冷季漫长而干冷。年均温  $-2^\circ\text{C}$ , 年降雨量 500 mm, 全年 80% 的降水在植物生长季(5—9 月), 因此雨热同期。2014 年生长季日均温为  $7.1^\circ\text{C}$ , 降雨量为 471 mm。受低温影响, 该区土壤中有有机质和总氮含量养分丰富, 而有效养分较为贫乏。0~10 cm 土壤理化性质见表 1。本研究以高寒矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸为研究对象。矮嵩草草甸植物生长低矮、群落总覆盖度高(90%以上)、种类较多。群落结构一般为简单的单层结构, 初级生产力较高, 其植物群落优势种为矮嵩草(*Kobresia humilis*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、早熟禾(*Poa annua*)、异针茅(*Stipa aliena*)、麻花苳(*Gentiana straminea*)、黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)和花苜蓿(*Medicago ruthenica*)等。

表 1 0~10 cm 土壤理化性质  
Table 1 Soil physical and chemical properties at the depth of 0-10 cm

理化性质	测定值
pH	7.85
土壤粉粒/ %	11.85
土壤黏粒/ %	65.33
土壤砂粒/ %	22.82
土壤全碳/(g · kg <sup>-1</sup> )	78.18
土壤有机碳/(g · kg <sup>-1</sup> )	63.10
土壤全氮/(g · kg <sup>-1</sup> )	5.75

## 1.2 研究方法

### 1.2.1 实验设计

基于 2011 年在海北站建成的增温-降水实验平台,按照增温(两水平:对照和增温)和降水(三水平:减水 50%、对照和增水 50%)两因素完全随机区组设计,共 6 种处理(不增温+不改变降水、不增温+减水 50%、不增温+增水 50%、增温+不改变降水、增温+减水 50%、增温+增水 50%),每个处理设 6 个重复。随机选取其中的 4 个小区开展实验。

增温处理采用红外灯管加热法,两个 1200 W 红外加热灯管(220 V,长 1000 mm,宽 22 mm)平行悬挂于距地表 150 cm 处。增温小区与对照小区冠层温度差设置为 0.56 °C。减水 50%的处理采用集雨棚截留来模拟减水,4 个透明的聚碳酸树脂通道(投影面积占整个小区面积的 50%)以 15°角固定在距地表 150 cm 处加热灯管的上方,截留的雨水通过管道流入白色聚乙烯塑料雨水采集器。每次降雨,将减水处理小区采集器的雨水添加到增水小区,确保达到增水 50%。为减少或消除辐射器遮荫或者其他因素造成的试验误差,在相应对照小区上方均设置与红外灯管大小形状相同的 2 个“假灯”以及 4 个虚拟透明聚碳酸树脂通道。另外,在每个小区四周埋入铁皮,以减少地表径流的影响。为排除围封的影响,冬季根据当地实际情况采取自由放牧。

### 1.2.2 可利用性无机氮的测定方法

土壤无机氮的可利用性测定选用离子交换树脂袋法。该方法可以有效地排除人工培养对土壤的破坏和干扰,操作简便,测定结果可靠,可以完整地反映一定时间段内无机氮的累积量等特点<sup>[21-22]</sup>。首先用尼龙布缝制长 11 cm,宽 5 cm 的树脂袋,分别称取 5 g 阴/阳离子交换树脂置于不同的尼龙树脂袋内,共准备阴/阳离子交换树脂袋各 28 个,其中 4 个为空白对照。我们在每个处理样方深度为 0~10 cm 处放置一个阳离子交换树脂袋、一个阴离子交换树脂袋,约 40 天后取出。树脂袋取出后,先用去离子水冲洗掉表面土壤,之后每个树脂袋均用 50 mL 2 mol/L KCl 浸提,浸提液用连续流动注射分析仪(Skalar Analytical, Breda, The Netherlands)分别测定铵态氮和硝态氮。我们把单位时间内离子交换树脂袋里吸收铵态氮、硝态氮的量作为土壤铵态氮、硝态氮水平,用每天每克树脂吸收的氮 ng N/(day·g resin)表示,反映一段时间内氮素的供给水平<sup>[21]</sup>。2014 年生长季内共测定 3 次,测定时

间段分别为 2014 年的 5 月 26 日至 6 月 30 日、7 月 19 日至 8 月 30 日、8 月 30 日至 10 月 9 日。

### 1.2.3 环境因子的测定

在增温-降水实验平台中,利用 EM-50 (Decagon devices, USA)监测土壤 5 cm 温湿度,每小时自动记录一次。

### 1.2.4 数据统计分析

首先采用重复测量方差分析法,检验增温和降水改变以及取样时间对土壤铵态氮、硝态氮、土壤湿度的影响,采用 Turkey's HSD 进行多重比较。采用单因素方差分析与 Turkey's HSD 检验同一取样时间内增温或者降水不同水平间的差异。将铵态氮、硝态氮与土壤温度、湿度进行回归分析。所有统计均在 R 2.3.0 中完成,所有作图均用 SigmaPlot 10.0 完成。

## 2 实验结果

### 2.1 增温和降水改变对土壤湿度的影响

由图 1 可知,生长季内日均气温大致呈单峰型,在 7 月底、8 月初达到最高。生长季内降雨较均匀地分布在各个月份。土壤温度也大致呈单峰型,但土壤湿度变化较大,主要受降雨影响(降雨后土壤湿度上升)。值得注意的是,生长季中期降雨后土壤湿度的波动幅度比生长季前期和后期大。增温和降水改变对土壤湿度的影响存在显著的交互作用( $p < 0.01$ ,表 2)。减少降水和降水不变的情况下,增温显著降低土壤湿度;增加降雨时,增温对土壤湿度的影响不显著(图 2)。

### 2.2 增温和降水改变对铵态氮和硝态氮的影响

总体来看,对照和增温处理铵态氮的均值分别为 192.2 和 100.9 ng N/(day·g resin),增温使土壤铵态氮显著降低 47.5% ( $p < 0.01$ ,表 2,图 3(a))。减少降水、对照和增加降水的铵态氮均值分别为 76.1, 132.3 和 231.2 ng N/(day·g resin)。降水改变对铵态氮影响达到极显著水平( $p < 0.001$ ,表 2),但增水 50%和减水 50%对铵态氮的影响存在不对称性。其中,增加降水使铵态氮显著增加 74.7% ( $p = 0.046$ ),减少降水使其减少 42.5%,但统计结果并不显著(图 3(c))。

总体来看,对照和增温处理硝态氮的均值分别为 99.2 和 53.5 ng N/(day·g resin),增温使土壤硝态氮显著降低 46.1% ( $p < 0.05$ ,表 2,图 3(b))。减少

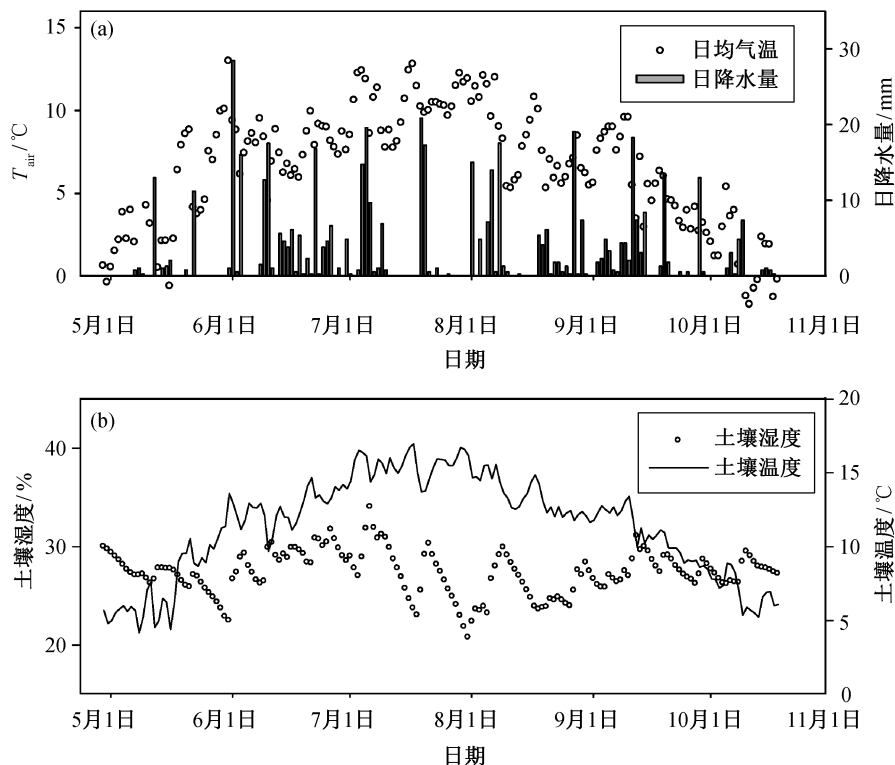


图 1 2014 年生长季日均气温( $T_{air}$ )和日降水量(a)以及 5 cm 土壤温度和土壤湿度(b)的动态  
Fig. 1 Daily air temperature ( $T_{air}$ ) and daily precipitation (a), soil temperature and soil moisture at depth of 5 cm (b) during growing season in 2014

表 2 增温、降水改变、取样时间影响下铵态氮、硝态氮、土壤湿度的重复测量方差分析结果  
Table 2 Summary of repeated-measurement ANOVA on the effects of warming (W), precipitation changes (P) and sampling date (D), and their interaction on  $NH_4^+-N$ ,  $NO_3^- -N$ , and soil moisture at 5 cm depth

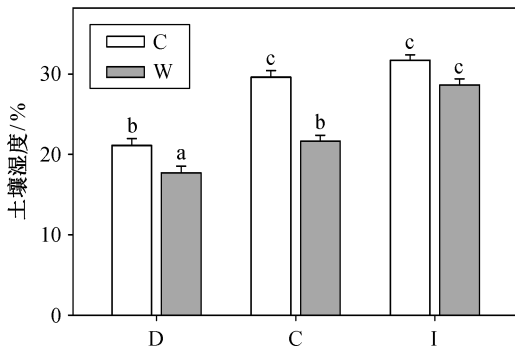
因素模型	铵态氮 $NH_4^+-N$		硝态氮 $NO_3^- -N$		土壤湿度 SM	
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
增温(W)	12.18	<b>0.001</b>	5.72	<b>0.021</b>	80.22	<b>&lt;0.001</b>
降水改变(P)	12.02	<b>&lt;0.001</b>	7.15	<b>0.002</b>	138.68	<b>&lt;0.001</b>
取样时间(D)	14.60	<b>&lt;0.001</b>	7.21	<b>0.002</b>	13.31	<b>&lt;0.001</b>
W×P	1.65	0.203	0.42	0.661	7.76	<b>0.001</b>
W×D	1.97	0.151	4.07	<b>0.023</b>	0.36	0.699
P×D	1.20	0.324	0.25	0.912	3.22	<b>0.020</b>
W×P×D	1.41	0.243	0.24	0.913	0.41	0.801

说明: 加粗数字表示效应显著。

降水、对照和增加降水的硝态氮均值分别为 51.4, 50.2 和 127.4 ng N/(day·g resin)。降水改变对其有显著影响( $p < 0.01$ , 表 2), 但增水 50%和减水 50%对硝态氮的影响存在不对称性。其中, 增加降水使硝态氮增加 154% ( $p = 0.046$ ), 减少降水的影响不显著(图 3(d))。

### 2.3 生长季不同时期无机氮的动态

土壤铵态氮和硝态氮在生长季的不同时期表现出明显的变化, 但这种变化并不相似。铵态氮在生长季前期和后期较高, 中期最低; 硝态氮在生长季前期最高, 中期和后期基本上一致(图 3)。就其绝对值而言, 硝态氮在无机氮中所占的比例低于铵态



C 代表对照, W 代表增温, D 代表减少 50%降水, I 代表增加 50%降水; 不同小写字母表示处理间差异显著( $p < 0.05$ )

图 2 增温、改变降水对土壤湿度的影响(平均值±标准误差)  
Fig. 2 Effects of warming and precipitation changes on soil moisture (mean ± SE)

氮, 硝态氮在 0.75~474.84 ng N/(day·g resin) 之间, 而铵态氮则在 0.54~662.02 ng N/(day·g resin) 之间, 前者均值为 76.33 ng N/(day·g resin), 后者为 146.53 ng N/(day·g resin)。

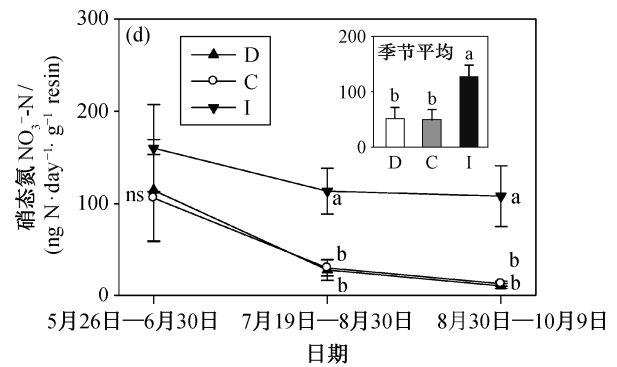
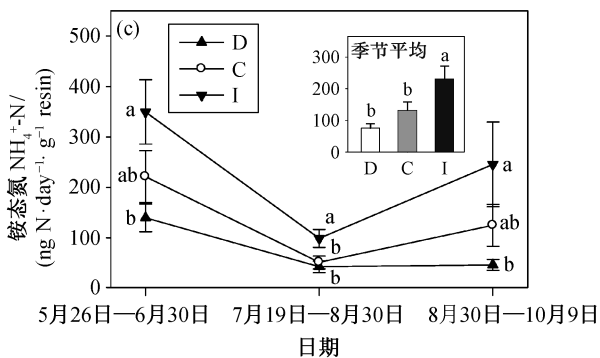
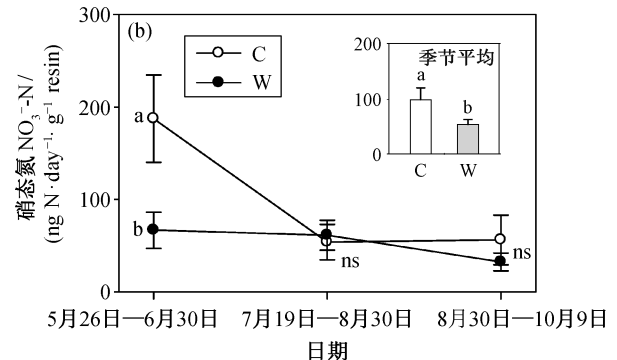
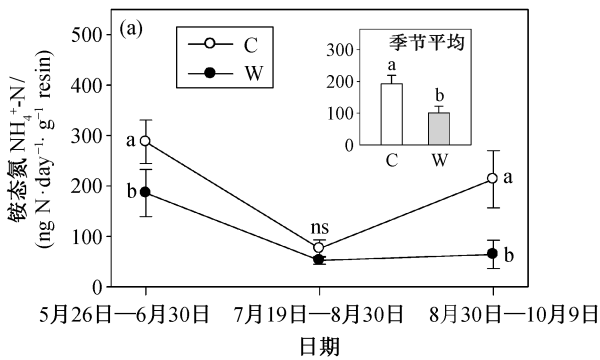
## 2.4 铵态氮、硝态氮与土壤温湿度的关系

将铵态氮、硝态氮与 5 cm 土壤湿度做回归函数拟合, 发现两者均与土壤湿度呈二项式关系, 随着土壤湿度的增加, 两者均呈上升趋势。但是, 当土壤湿度低于 22% 时, 这种增加趋势不明显(图 4(a) 和(b))。铵态氮、硝态氮与土壤温度均无显著关系(图 4(c)和(d))。

## 3 讨论

### 3.1 增温对无机氮的影响

本文研究结果显示, 增温显著降低了铵态氮、硝态氮, 这与许多前人的研究不一致。例如, 有研究表明增温促进氮的矿化作用<sup>[10,23-26]</sup>, 也有研究结果显示增温对矿化没有显著影响<sup>[11,15-16]</sup>或对氮的可利用性无显著影响<sup>[21,27]</sup>。本研究发现增温在生长季不同时期对无机氮的影响存在显著差异。增温对铵态氮的降低作用主要表现在生长季前期和后期, 对中期铵态氮没有影响; 增温仅仅降低生长季前期的硝态氮, 对中期和后期无影响。研究结果不一致的



C 代表对照, W 代表增温, D 代表减少 50%降水, I 代表增加 50%降水。ns 表示同一取样时间内, 不同处理之间没有显著差异; 不同小写字母表示同一取样时间内不同处理间差异显著( $p < 0.05$ )

图 3 增温、降水改变对铵态氮((a)和(c))、硝态氮((b)和(d))的动态和均值(柱图显示平均值±标准误差)的影响  
Fig. 3 Effects of warming and precipitation changes on dynamics and means (insets mean ± SE) of ammonium((a) and (c)) and nitrate ((b) and (d)) nitrogen

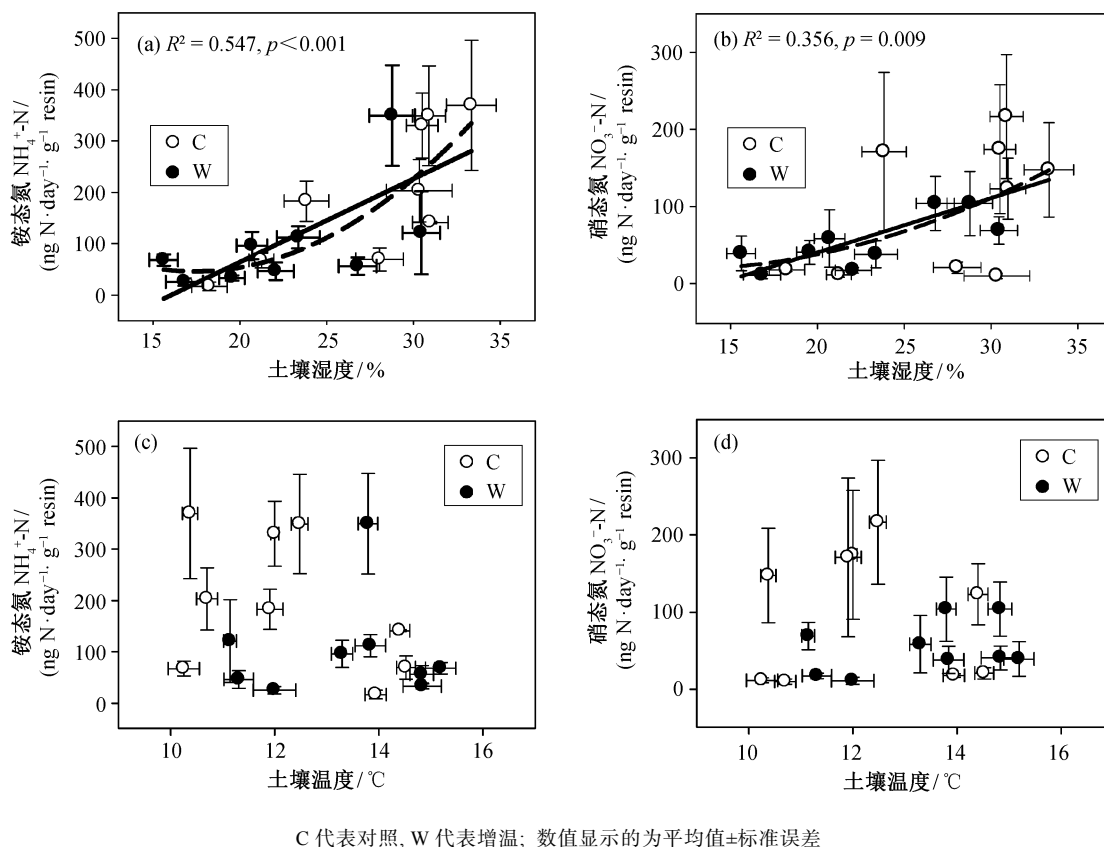


图 4 铵态氮((a)和(c))、硝态氮((b)和(d))与土壤温、湿度的回归关系

Fig. 4 Relationships between ammonium nitrogen  $\text{NH}_4^+\text{-N}$  ((a) and (c)), nitrate nitrogen  $\text{NO}_3^-\text{-N}$  ((b) and (d)) and soil temperature, soil moisture

原因主要是取样时间的不同。Wang 等<sup>[27]</sup>指出, 增温对氮矿化的影响存在年际差异。因此, 增温和降水改变对无机氮可利用性的影响可能也存在年际差异, 这一点有待进一步研究。

我们认为增温在生长季前期和后期导致铵态氮和硝态氮下降可能是由于以下原因: 1) 增温导致的土壤湿度的下降(图 2)限制了微生物的矿化作用; 2) 研究发现, 在以月为单位的时间尺度上, 植物因素对土壤可利用氮的影响要大于微生物因素<sup>[28]</sup>, 因此增温使植物在生长季前期消耗了更多的铵态氮和硝态氮; 3) 离子交换树脂袋法需要充足的土壤水分来保证树脂和土壤界面的离子交换, 因此, 当土壤水分较低时, 可能会使树脂不能完全吸附土壤中的离子<sup>[22,29]</sup>。生长季中期植物生长较快, 对无机氮需求均较大, 无论增温或对照的土壤无机氮含量均大幅度下降, 没有显著差异。

### 3.2 降水改变对无机氮的影响

本研究发现无机氮在生长季不同时期受降水改

变的影响存在显著差异, 这与 Jamieson 等<sup>[30]</sup>的研究结果相似。Giese 等<sup>[22]</sup>指出, 氮的可利用性由季节性降水控制。然而, 在我们研究的 3 个取样期间内, 降雨量相差并不大, 分别为 140.5, 141.5, 104.4 mm。我们注意到, 生长季中期土壤湿度受降水事件的影响存在大幅度的波动(图 1(b))。因此, 我们认为降雨导致的土壤湿度的变化才是影响氮可利用性的真正原因。

本研究发现增加降水会显著增加铵态氮和硝态氮, 这可能是因为增加降水后土壤湿度也增加了(图 2)。很多研究发现土壤水分是影响土壤矿化作用的关键因素之一, 在一定范围内矿化速率随土壤湿度的增加而增加<sup>[31-33]</sup>, 我们的研究支持了这一结论。然而, 减少降水对铵态氮和硝态氮无影响, 这可能是由于对照和减少降水处理样地土壤湿度较低, 致使离子交换树脂吸附不完全, 未能检出差异<sup>[22]</sup>。Zhou 等<sup>[34]</sup>也发现增加降水可以显著增加土壤硝态氮含量。然而, Matias 等<sup>[35]</sup>发现降水改变对

无机氮的影响因生境的不同而不同。他们的研究显示,降水改变对森林土壤无机氮没有显著影响;灌丛的土壤无机氮的增加效应仅表现在减水效应;而在开阔场地(open areas, 裸露土壤, 仅分布少量草本)中,土壤无机氮随降水的增加而增加。Auyeung等<sup>[11]</sup>发现降水改变对土壤矿化作用影响很小,但减少降水显著降低氮矿化作用和硝化作用的 Q10(温度敏感性指标, 意义为温度每升高 10 °C, 矿化或硝化速率的变化值), 因此, 降水改变对无机氮的影响存在不一致性, 具体的机理有待进一步研究。

### 3.3 无机氮与土壤温湿度的关系

刘颖慧等<sup>[32]</sup>通过室内培养实验, 研究了不同湿度梯度(13%, 26%, 39%, 52%, 66%)与土壤氮矿化量的关系, 发现土壤氮的矿化量与湿度呈二项式关系, 而在我们的研究中二项式关系并不显著。这可能是由于在我们的研究中, 生长季内 5 cm 土壤湿度在 14%~35%之间, 土壤湿度范围较小, 没有达到二项式关系的拐点。我们的结果显示, 随着土壤湿度增加, 铵态氮和硝态氮均呈上升趋势, 与刘颖慧等的实验结果一致。Auyeung 等<sup>[11]</sup>却发现氮矿化作用、硝化作用均与土壤湿度呈负相关关系, 这主要是因为他们的研究中包含所有季节的数据(该地区冬季土壤湿度最大, 生物的活动却最弱), 而我们仅研究了生长季。我们的研究还发现铵态氮和硝态氮均与土壤温度无显著关系, 与 Baumann 等<sup>[36]</sup>的研究一致。这可能是由于生长季土壤温度较高, 水分代替温度成为微生物活动的主要限制因子<sup>[37]</sup>。综上所述, 我们认为, 在生长季影响土壤无机氮可利用性的主要直接因素是土壤湿度而不是土壤温度, 增温和降水改变主要通过影响土壤湿度间接影响土壤无机氮。这也进一步表明, 在青藏高原地区的生长季, 土壤湿度是比土壤温度更重要的影响土壤氮库的因素<sup>[36]</sup>。我们预测, 在未来气候变化背景下, 土壤湿度的增加可能导致青藏高原高寒草甸土壤无机氮可利用性增加。

致谢 感谢宋维民博士和米兆荣博士给予的帮助, 感谢海北高寒草甸生态系统定位站对本工作的支持。

### 参考文献

- [1] Vitousek P. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *American Naturalist*, 1982, 119(4): 553–572
- [2] Aerts R, Chapin F S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 2000, 30: 1–67
- [3] Tilman D. Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs*, 1987, 57(3): 189–214
- [4] Wedin D, Tilman D. Competition among grasses a nitrogen gradient-initial conditions and mechanisms of competition. *Ecological Monographs*, 1993, 63(2): 199–229
- [5] 王常慧, 邢雪荣, 韩兴国. 草地生态系统中土壤氮素矿化影响因素的研究进展. *应用生态学报*, 2004, 15(11): 2184–2188
- [6] Chapin F S III, Matson P A, Mooney H A. *Principles of terrestrial ecosystem ecology*. New York: Springer-Verlag, 2002: 172–176
- [7] Bai E, Li S L, Xu W H, et al. A meta-analysis of experimental warming effects on terrestrial nitrogen pools and dynamics. *The New phytologist*, 2013, 199: 441–451
- [8] Szukics U, Abell G C J, Hodl V, et al. Nitrifiers and denitrifiers respond rapidly to changed moisture and increasing temperature in a pristine forest soil. *Fems Microbiology Ecology*, 2010, 72(3): 395–406
- [9] 周才平, 欧阳华. 温度和湿度对暖温带落叶阔叶林土壤氮矿化的影响. *植物生态学报*, 2001, 25(2): 204–209
- [10] Rustad L E, Campbell J L, Marion G M, et al. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*, 2001, 126(4): 543–562
- [11] Auyeung D S N, Suseela V, Dukes J S. Warming and drought reduce temperature sensitivity of nitrogen transformations. *Global Change Biology*, 2013, 19(2): 662–676
- [12] Grundmann G L, Renault P, Rosso L, et al. Differential-effects of soil-water content and temperature on nitrification and aeration. *Soil Science Society of America Journal*, 1995, 59(5): 1342–1349
- [13] Larsen K S, Andresen L C, Beier C, et al. Reduced N cycling in response to elevated CO<sub>2</sub>, warming, and drought in a Danish heathland: synthesizing results of the CLIMATE project after two years of treatments. *Global Change Biology*, 2011, 17(5): 1884–1899

- [14] Shaw M R, Harte J. Response of nitrogen cycling to simulated climate change: differential responses along a subalpine ecotone. *Global Change Biology*, 2001, 7(2): 193–210
- [15] Niboyet A, Le Roux X, Dijkstra P, et al. Testing interactive effects of global environmental changes on soil nitrogen cycling. *Ecosphere*, 2011, 2(5): art56
- [16] Emmett B A, Beier C, Estiarte M, et al. The response of soil processes to climate change: results from manipulation studies of shrublands across an environmental gradient. *Ecosystems*, 2004, 7(6): 625–637
- [17] Breuer L, Kiese R, Butterbach-Bahl K. Temperature and moisture effects on nitrification rates in tropical rain-forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, 2002, 66(3): 834–844
- [18] Zhao X Q, Zhou X M. Ecological basis of Alpine meadow ecosystem management in Tibet: Haibei alpine meadow ecosystem research station. *Ambio*, 1999, 28(8): 642–647
- [19] Chen H, Zhu Q A, Peng C H. The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2013, 19(10): 2940–2955
- [20] 吴绍洪, 尹云鹤, 郑度, 等. 青藏高原近 30 年气候变化趋势. *地理学报*, 2005, 60(1): 3–11
- [21] Jing X, Wang Y H, Chung H. No temperature acclimation of soil extracellular enzymes to experimental warming in an alpine grassland ecosystem on the Tibetan Plateau. *Biogeochemistry*, 2014, 117(1): 39–54
- [22] Giese M, Gao Y Z, Lin S, et al. Nitrogen availability in a grazed semi-arid grassland is dominated by seasonal rainfall. *Plant and Soil*, 2011, 340(1/2): 157–167
- [23] Schmidt I K, Jonasson S, Shaver G R, et al. Mineralization and distribution of nutrients in plants and microbes in four arctic ecosystems: responses to warming. *Plant and Soil*, 2002, 242(1): 93–106
- [24] Melillo J M, Stuedler P A, Aber J D, et al. Soil warming and carbon-cycle feedbacks to the climate system. *Science*, 2002, 298: 2173–2176
- [25] Butler S M, Melillo J M, Johnson J E, et al. Soil warming alters nitrogen cycling in a New England forest: implications for ecosystem function and structure. *Oecologia*, 2012, 168(3): 819–828
- [26] Ma L N, Lu X T, Liu Y, et al. The effects of warming and nitrogen addition on soil nitrogen cycling in a temperate grassland, Northeastern China. *Plos One*, 2011, 6(11): e27645
- [27] Wang S P, Duan J C, Xu G P, et al. Effects of warming and grazing on soil N availability, species composition, and ANPP in an alpine meadow. *Ecology*, 2012, 93(11): 2365–2376
- [28] Jackson L E, Burger M, Cavagnaro T R. Roots nitrogen transformations, and ecosystem services. *Annual Review of Plant Biology*, 2008, 59: 341–363
- [29] 王永生, 杨世琦. 离子交换树脂法在土壤 N 素研究中的应用进展. *土壤通报*, 2011, 42(4): 1020–1024
- [30] Jamieson N, Barraclough D, Unkovich M, et al. Soil N dynamics in a natural calcareous grassland under a changing climate. *Biology and Fertility of Soils*, 1998, 27(3): 267–273
- [31] 王常慧, 邢雪荣, 韩兴国. 温度和湿度对我国内蒙古羊草草原土壤净氮矿化的影响. *生态学报*, 2004, 24(11): 2472–2476
- [32] 刘颖慧, 李悦, 牛磊, 等. 温度和湿度对内蒙古草原土壤氮矿化的影响. *草业科学*, 2014, 31(3): 349–354
- [33] 李玉霖, 陈静, 崔夺, 等. 不同湿度条件下模拟增温对科尔沁沙质草地土壤氮矿化的影响. *中国沙漠*, 2013, 33(6): 1775–1781
- [34] Zhou X Q, Chen C R, Wang Y F, et al. Effects of warming and increased precipitation on soil carbon mineralization in an Inner Mongolian grassland after 6 years of treatments. *Biology and Fertility of Soils*, 2012, 48(7): 859–866
- [35] Matias L, Castro J, Zamora R. Soil-nutrient availability under a global-change scenario in a Mediterranean mountain ecosystem. *Global Change Biology*, 2011, 17(4): 1646–1657
- [36] Baumann F, He J S, Schmidt K, et al. Pedogenesis, permafrost, and soil moisture as controlling factors for soil nitrogen and carbon contents across the Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2009, 15(12): 3001–3017
- [37] Zhang Z H, Duan J C, Wang S P, et al. Effects of land use and management on ecosystem respiration in alpine meadow on the Tibetan plateau. *Soil and Tillage Research*, 2012, 124: 161–169