

DOI: 10.11686/cyxb2024103

http://cyxb.magtech.com.cn

霍佳娟, 宋明华. 青藏高原高寒草甸不同退化阶段植物氮利用速率变化. 草业学报, 2025, 34(2): 16-26.

HUO Jia-juan, SONG Ming-hua. Changes in nitrogen uptake rate of plant species in different degradation stages of an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(2): 16-26.

青藏高原高寒草甸不同退化阶段植物氮利用速率变化

霍佳娟^{1,2}, 宋明华^{1*}

(1. 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101; 2. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 氮(N)是植物生长繁殖的必需元素,以多种形式存在于生态系统中。高寒草甸位置特殊,气候严酷,土壤有效氮匮乏。过度放牧引起草甸发生退化演替,土壤速效养分流失严重,导致植物的氮素利用模式发生改变。以青海省黄南州泽库县高寒草甸为研究对象,选取轻度、中度、重度退化、侵蚀、严重侵蚀以及黑土滩6个退化阶段,利用稳定性同位素¹⁵N示踪的方法量化小嵩草对铵态氮(NH₄⁺-N)和硝态氮(NO₃⁻-N)吸收速率沿不同退化阶段的变化,以及草甸退化后期多度较高物种:小嵩草、橐吾、香薷对无机氮利用的差异。结果表明:沿退化序列,小嵩草对总无机氮的吸收速率呈波动下降趋势,其中对NH₄⁺-N的吸收速率同总无机氮的吸收速率变化趋势一致,对NO₃⁻-N的吸收速率呈波动上升趋势。除侵蚀和黑土滩阶段外,小嵩草对NH₄⁺-N的吸收速率均为地下器官显著高于地上器官;除重度退化和黑土滩阶段外,其他阶段小嵩草对NO₃⁻-N的吸收速率均为地下器官显著高于地上器官。退化后期,小嵩草在嵩草占优势斑块和杂草占优势斑块中对NO₃⁻-N吸收方式无显著差异,而其在杂草占优势的斑块中对NH₄⁺-N的吸收速率显著高于嵩草占优势的斑块。杂草斑块中的优势植物橐吾和香薷对NH₄⁺-N和NO₃⁻-N吸收方式差异显著,橐吾对NH₄⁺-N的吸收速率显著高于NO₃⁻-N,而香薷对二者的吸收速率无显著差异。综上,在高寒草甸不同退化阶段,植物物种采用不同的无机氮获取策略适应土壤养分状况,维持自身生存。深入认识草地不同退化阶段植物对土壤无机氮素的吸收利用能够深入理解物种共存机制,进而指导退化草地的合理恢复。

关键词: 高寒草甸;退化序列;无机氮的不同化学形态;氮吸收速率;¹⁵N示踪技术

Changes in nitrogen uptake rate of plant species in different degradation stages of an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau

HUO Jia-juan^{1,2}, SONG Ming-hua^{1*}

1. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 2. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Nitrogen (N) is an essential element for plant growth and reproduction, and it exists in various chemical forms in soils. The location of alpine meadows on the Tibetan Plateau is unique, where the climate is severe with low temperature. The low temperature restricts decomposition of soil organic matter and leads to scarce available N in the soil, which further limits plant growth. Moreover, overgrazing causes grassland degradation and succession, resulting in severe loss of available nutrients in soil and changes in the N use patterns of plants. In this study, a ¹⁵N labeling experiment was conducted in an alpine meadow in Zeku County, Qinghai Province to trace plant utilization of ammonium nitrogen (NH₄⁺-N) and nitrate nitrogen (NO₃⁻-N) in plant communities exhibiting different degradation stages. Six degradation stages, including lightly, moderately, and severely degraded grasslands, and

收稿日期: 2024-04-02; 改回日期: 2024-06-17

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32371664)和第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZKK0302)资助。

作者简介: 霍佳娟(1998-), 女, 内蒙古乌兰察布人, 在读硕士。E-mail: 13848291401@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: songmh@igsrr.ac.cn

eroded, severely eroded grasslands, and bare black soil, were selected based on prior knowledge on plant community succession during the degradation of the alpine meadows. The uptake rates of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ by the dominant sedge species *Kobresia pygmaea* were measured in the six degradation stages. Additionally, we also quantified the uptake rates of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ and $\text{NO}_3^-\text{-N}$ by forb species *Ligularia sibirica* and *Elsholtzia ciliata*, the dominant species in patches in the later degradation stages. The results showed that along the degradation stages, the uptake rate of total inorganic nitrogen by *K. pygmaea* showed a fluctuating downward trend. The uptake rate of ammonium nitrogen was consistent with the trend of total inorganic nitrogen uptake rate, while the uptake rate of nitrate nitrogen showed a fluctuating upward trend. Except for the erosion and bare black soil stages, the uptake rate of ammonium nitrogen by *K. pygmaea* is significantly higher in underground organs than in aboveground organs. Except for the severe degradation and bare black soil stages, the uptake rate of nitrate nitrogen by *K. pygmaea* in underground organs was significantly higher than that in aboveground organs in all other stages. In the later stage of degradation, there was no significant difference in the uptake mode of nitrate nitrogen between patches dominated by *K. pygmaea* or patches dominated by forb species. However, the uptake rate of ammonium nitrogen was significantly higher in the patches dominated by the forb species than in the patches dominated by *K. pygmaea*. In patches, the dominant forb species, *L. sibirica* and *E. ciliata*, have significant differences in the uptake of ammonium and nitrate nitrogen. *L. sibirica* has a significantly higher uptake rate of $\text{NH}_4^+\text{-N}$ than $\text{NO}_3^-\text{-N}$, while *E. ciliata* has no significant difference in the uptake rate of the two inorganic N forms. In summary, at different stages of degradation in the alpine meadow, plant species adopt different inorganic nitrogen acquisition strategies to adapt to soil nutrient conditions, by which maintains plant species coexistence. A deeper understanding of the absorption and utilization of soil inorganic nitrogen by plants at different stages of grassland degradation can provide insight into the mechanisms of species coexistence and guide the restoration of degraded grasslands.

Key words: alpine meadow; degradation sequence; different chemical forms of inorganic nitrogen; nitrogen uptake rate; ^{15}N tracing

氮(nitrogen)作为植物生长发育的必需元素,是决定草地生态系统生产力的重要因子^[1]。土壤氮素包括无机氮和有机氮两种,其中无机氮仅占土壤总氮的1%~5%,是植物吸收利用的主要氮源,主要包括硝态氮($\text{NO}_3^-\text{-N}$)和铵态氮($\text{NH}_4^+\text{-N}$)两种形态^[2]。植物对土壤中不同化学形态氮素的利用方式多样,不同物种对有限氮资源往往存在不同的获取策略^[3-5],即使同一物种在应对不同环境压力时也会改变自身对不同形态氮素的吸收偏好^[6],以便更有效地吸收和利用氮素,维持自身生存。

除生境异质性外,外界干扰导致的生境养分条件变化也是影响植物氮素利用方式的重要因素。这些干扰作用于一系列生物和非生物因子,如植物的自身功能特性、土壤动物和微生物的活动,以及土壤的温度、含水量、pH值和养分含量等,从而间接影响植物对氮素的利用^[7-10]。例如,放牧对草地养分循环的影响有别于森林、湿地等其他生态系统,并且家畜的采食、践踏、排泄等也均会对土壤氮矿化造成显著影响^[7]。其中,过度放牧往往导致土壤养分循环改变、氮素丢失、土壤质地恶化,进而对植物氮素利用产生影响。

在高寒草地生态系统中,退化现象常导致土壤碳、氮流失,水分有效性下降,生态系统生产力和植物物种丰富度降低,一年生伴生植物增多^[11-14]。为应对退化带来的养分缺失,植物群落演化出不同的策略。已有研究表明,随放牧强度的增加不同植物叶片 ^{15}N 值含量的变化存在显著差异^[11-14];草地共存植物物种在捕获不同化学形态氮素方面具有高度的多样性,可以同时吸收多种形态的氮,其中包括不同复杂程度的氨基酸^[15],氮越匮乏的生态系统,诸如北极和高山冻土区,植物绕过矿化过程直接吸收氨基酸的现象越显著^[16-17]。随着高寒草甸的退化,土壤有效氮含量显著降低,优势物种对多形态氮的吸收偏好也随之改变,这种变化与全球变暖等环境压力存在交互作用^[18]。

尽管高寒草甸的退化对土壤氮循环和植物适应性策略影响的研究被广泛关注,但对于高寒草甸优势植物氮利用偏好沿不同退化阶段如何变化,不同植物物种养分利用方式的可塑性反应及其对生境养分压力的响应方式如何等问题的研究仍显不足。氮稳定同位素($\delta^{15}\text{N}$)示踪技术为研究生态系统植物氮素利用方式提供了新的思路,并已被广泛应用^[19]。目前利用 $\delta^{15}\text{N}$ 在高寒草甸生态系统开展的研究多集中于探讨环境因子对氮素矿化速率的影响^[20],评价土壤氮素状态以及示踪氮肥去向^[21]。

高寒草甸广泛分布于青藏高原东北缘,其生态价值高,土壤碳储量丰富^[10]。然而,在过度放牧的持续影响下,高寒草甸出现了不同程度的退化,土壤养分的流失成为当地生态安全的严重威胁。因此,研究退化草地土壤可利用氮以及植物氮素吸收策略的变化显得尤为重要。本研究以青海省黄南藏族自治州泽库县的高寒草甸退化序列为研究对象,利用 ^{15}N 示踪法量化小嵩草在不同退化阶段对不同形态无机氮(NH_4^+-N , NO_3^--N)吸收速率的变化规律,并对比不同物种在退化后期的氮素利用模式。旨在深入理解退化过程中草甸优势物种共存机制,为三江源退化草甸的保护和修复提供科学建议。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于青海省黄南藏族自治州泽库县,该地区属于高寒草甸生态系统($100^{\circ}34' - 102^{\circ}08' \text{ E}$, $34^{\circ}45' - 35^{\circ}32' \text{ N}$,海拔 3655 m),年均温 -2.4°C ,年均降水量 437.2 mm,属大陆性高原气候。日照强烈,冷季漫长,雨热同季,干湿季分明,土壤类型为高山草甸土和山地草甸土。泽库县主要植物物种为小嵩草(*Kobresia pygmaea*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、橐吾(*Ligularia sibirica*)、香薷(*Elsholtzia ciliata*)等。土壤铵态氮含量始终高于硝态氮含量(表 1)。

表 1 不同植被斑块氮含量

Table 1 Nitrogen content of different vegetation patches

群落植被类型 Community vegetation type	总氮含量 Total nitrogen content ($\text{g}\cdot\text{kg}^{-1}$)	铵态氮含量 NH_4^+-N content ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)	硝态氮含量 NO_3^--N content ($\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$)
轻度退化小嵩草占优势群落 Light degraded <i>K. pygmaea</i> dominant community	4.95	17.12	1.40
中度退化小嵩草占优势群落 Moderate degraded <i>K. pygmaea</i> dominant community	7.77	13.75	2.90
重度退化杂草斑块 Severe degraded forb patch	6.78	21.19	1.51
重度退化小嵩草斑块 Severe degraded <i>K. pygmaea</i> patch	5.96	20.97	1.19
侵蚀杂草斑块 Erode degraded forb patch	3.87	21.23	2.83
侵蚀小嵩草斑块 Erode degraded <i>K. pygmaea</i> patch	5.42	18.34	2.19
严重侵蚀杂草斑块 Severe erosion forb patch	5.09	22.33	1.57
严重侵蚀小嵩草斑块 Severe erosion <i>K. pygmaea</i> patch	5.42	23.34	1.55
黑土滩杂草斑块 Bare forb patch	3.80	14.45	2.34
黑土滩小嵩草斑块 Bare <i>K. pygmaea</i> patch	3.69	11.35	1.94

1.2 试验设计

1.2.1 样地选择 本实验结合研究区植被覆盖度以及鼠洞分布,在已有草地破碎化分类序列^[22]基础上进一步细化分类序列,选取了 6 个草甸退化阶段,分别是轻度退化、中度退化、重度退化、侵蚀、严重侵蚀和黑土滩阶段。序列具体划分标准如表 2 所示。

1.2.2 样方设置及样本获取 2019 年 8 月,在泽库县退化高寒草甸选取了包含以上 6 个退化阶段的演替序列。轻度和中度退化阶段植被盖度相对较高且未开裂,所以随机选取植被区域进行标记;重度退化、侵蚀、严重侵

表 2 高寒草甸退化序列划分标准

Table 2 Division principle of degradation sequence of alpine meadow

退化序列 Degenerate sequence	划分标准 Division principle
轻度退化 Light degraded	植被覆盖约 80%，伴随些许鼠洞。Vegetation coverage is approximately 80%，with the presence of a small number of rodent burrows.
中度退化 Moderate degraded	植被覆盖度大于 60%，鼠洞增加，草皮未开裂。Vegetation coverage exceeds 60%，with an increase in rodent burrows and the turf remaining uncracked.
重度退化 Severe degraded	植被覆盖度达 50%，草皮开裂，斑块显现。Vegetation coverage reaches 50%，with turf cracking and patches becoming apparent.
侵蚀 Erode degraded	裸地和斑块增加，开裂程度大于 5 cm。Bare ground and patches increase，with crack width exceeding 5 cm.
严重侵蚀 Severe erosion	裸地面积增加，大于植被斑块面积，开裂加深。Bare ground area increases，surpassing the area of vegetation patches，with deepening cracks.
黑土滩 Bare	杂草和裸地面积占主要，伴随少数或没有嵩草秃斑，植物物种单一。Dominated by weeds and bare ground，minimal tall grass，and low species diversity.

蚀和黑土滩阶段草甸出现裂缝，斑块显现，物种组成差异较大，所以选择了小嵩草占优势和杂草类植物占优势的两种植被斑块进行 $\delta^{15}\text{N}$ 标记。因此，共对 10 种群落类型开展了氮同位素示踪实验(表 1)。

对于选取的每个样地随机设置 12 个 $15\text{ cm} \times 15\text{ cm}$ 的小样方，即放置 $15\text{ cm} \times 15\text{ cm}$ 铁丝框并固定 4 角。共包括 3 种处理，分别是硝态氮($\text{Na}^{15}\text{NO}_3$)、铵态氮[($^{15}\text{NH}_4$) $_2\text{SO}_4$]、对照(未添加 ^{15}N 标记)处理，每种处理 4 个重复。分别将铵态氮和硝态氮溶于蒸馏水中，混合均匀。后采用 9 点注射法^[23]分 3 段，每段 3 mL 将标记样品注入样方内，标记部分的 ^{15}N 原子百分比在($^{15}\text{NH}_4$) $_2\text{SO}_4$ 中为 98.4%，在 $\text{Na}^{15}\text{NO}_3$ 中为 98.2%。

4 h 后，紧贴铁丝框挖取样方内所有植物，深度为 15 cm，取出后将完整植株与土壤进行分离，并将植物根部清洗干净后分种收集装入信封。土壤过 2 mm 筛后装入自封袋保存，用于指标测定。本研究在小嵩草占优势斑块中选取小嵩草，以及在杂草类占优势的斑块中选取橐吾和香薷进行植物 ^{15}N 样品分析。

1.2.3 指标测定 植物样品 $65\text{ }^\circ\text{C}$ 烘干 48 h，直至彻底干燥，分别称取其地上和地下生物量。取 10 g 鲜土，加入 40 mL 的 $0.5\text{ mol}\cdot\text{L}^{-1}$ 的 K_2SO_4 溶液，振荡静置，过滤后使用全自动化学分析仪 FIASTAR 5000(双通道土壤氮分析仪系统，FOSS，Hoana，瑞典)测定土壤有效 NH_4^+ 、 NO_3^- ，作为土壤无机氮库本底值。将烘干后的 ^{15}N 标记植物样品与对应土壤样品用球磨机(BM-500，奥地利)粉碎，后续利用质谱仪(precisION，英国)测定标记与未标记的对照样品的 $\delta^{15}\text{N}$ 值，根据下述公式换算得到植物氮吸收速率。

1.2.4 氮吸收速率计算 同位素质谱仪测得结果表示为 $\delta^{15}\text{N}$ ，换算得到样品原子百分含量^[24]，公式如下：

$$\text{Atom}_{\text{sam}}(\%) = \frac{R_{\text{sta}} \times (1000 + \delta)}{1000 + R_{\text{sta}} \times (1000 + \delta)} \times 100 \quad (1)$$

式中： Atom_{sam} 为样品原子百分含量， R_{sta} 为标准大气氮同位素比率($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$)， δ 为测得的 $\delta^{15}\text{N}$ 值；

植物对标记物中 ^{15}N 吸收量(APE, atomic percentage exceeds, 原子百分超)^[18]按下式计算：

$$\text{APE}(\%) = \text{Atom}_{\text{labeled}} - \text{Atom}_{\text{control}} \quad (2)$$

式中： $\text{Atom}_{\text{labeled}}$ 为标记后的原子百分含量， $\text{Atom}_{\text{control}}$ 为对照组原子百分含量；

植物单位面积吸收 ^{15}N 量 $^{15}\text{N}_{\text{uptake}}(\text{g})$ ^[18]：

$$^{15}\text{N}_{\text{uptake}} = \frac{\text{Biomass} \times N_{\text{content}} \times \text{APE} \times 15}{\text{Atom}_{\text{labeled}} \times 15 + (100 - \text{Atom}_{\text{labeled}}) \times 14} \quad (3)$$

式中： Biomass 为吸收部分生物量(g)， N_{content} 为植物体中氮含量， $\text{Atom}_{\text{labeled}}$ 为标记后的原子百分含量， $\text{Atom}_{\text{control}}$ 为对照组原子百分含量；后续计算吸收 NH_4^+ 和 NO_3^- (g) 含量，后换算为 μg ，见下式：

$$N_{\text{uptake}} = \frac{^{15}\text{N}_{\text{uptake}} \times \text{Soil}N_{\text{content}}}{^{15}\text{N}_{\text{add}}} \quad (4)$$

式中： $^{15}N_{add}(g)$ 为添加的示踪剂中 ^{15}N 含量， $SoilN_{content}$ 为土壤中 $NH_4^+(g)$ 含量； N_{uptake} 表示植物单位面积吸收的 NH_4^+-N 或 NO_3^--N 的量(g)。

植物的 NH_4^+ 和 NO_3^- 吸收速率($\mu g \cdot g^{-1} \text{root} \cdot h^{-1}$)计算公式如下：

$$N_{\text{uptake rate}} = \frac{N_{\text{uptake}}}{Biomass_{\text{root}} \times \text{hour}} \quad (5)$$

式中： $N_{\text{uptake rate}}$ 为 NH_4^+ 和 NO_3^- 吸收速率($\mu g \cdot g^{-1} \text{root} \cdot h^{-1}$)， $Biomass_{\text{root}}$ 为根生物量(g)，hour为标记时长(h)。

硝态氮与铵态氮吸收速率的比值为 R ，计算公式为：

$$R = NO_3^- - N_{\text{uptake rate}} / NH_4^+ - N_{\text{uptake rate}}$$

1.3 统计分析

采用单因素方差分析法(one-way ANOVA)分析退化序列下小嵩草(均为小嵩草优势斑块)对铵态氮和硝态氮的总吸收速率以及地上、地下吸收速率之间的差异,以及小嵩草在嵩草优势斑块与杂草优势斑块对不同形态无机氮吸收速率的差异。采用Independent sample t-test分析不同类型杂草(杂草类占优势斑块)对不同形态无机氮吸收速率的差异。使用软件R 3.6.2完成统计分析,采用Sigmaplot 14.0绘图。

2 结果与分析

2.1 高寒草甸不同退化阶段小嵩草对不同化学形态无机氮素吸收速率的变化

由图1可知,不同退化阶段小嵩草对 NH_4^+-N 的吸收速率差异显著($P < 0.05$)。相较于轻度退化阶段,其他退化阶段 NH_4^+-N 吸收速率均显著降低,至严重侵蚀阶段显著增加后,黑土滩阶段再次显著降低($P < 0.05$)。不同退化阶段 NO_3^--N 吸收速率差异显著,但变化趋势与 NH_4^+-N 不同,中度退化阶段 NO_3^--N 吸收速率显著增加,重度退化阶段显著降低,至侵蚀阶段 NO_3^--N 吸收速率显著增加($P < 0.05$),后续严重侵蚀与黑土滩阶段维持稳定,无显著变化($P > 0.05$)。

对总无机氮吸收速率而言,变化趋势与 NH_4^+-N 吸收速率相似。较轻度退化阶段,除严重侵蚀阶段外,其他所有退化阶段总氮吸收速率均显著降低,中度、重度阶段持续显著降低($P < 0.05$),至严重侵蚀和黑土滩阶段总无机氮吸收速率有所回升,同中度退化阶段无显著差异。

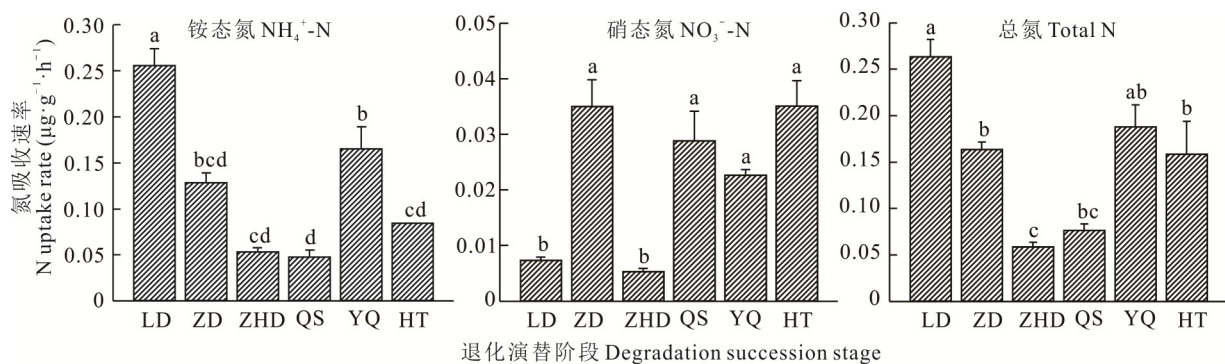


图1 不同形态氮素总吸收速率沿退化演替进程变化

Fig. 1 The total uptake rate of different forms of nitrogen changed along the degradation succession process

LD: 轻度退化 Light degraded; ZD: 中度退化 Moderate degraded; ZHD: 重度退化 Severe degraded; QS: 侵蚀 Erode degraded; YQ: 严重侵蚀 Severe erosion; HT: 黑土滩 Bare. 不同小写字母表示不同退化阶段间差异显著($P < 0.05$)。Different lowercase letters indicate significant differences among different stages of degradation. 下同 The same below.

由图2可知,小嵩草的 NH_4^+-N 吸收速率除侵蚀和黑土滩阶段外,其他退化阶段均表现为地下部分显著高于地上部分($P < 0.05$)。小嵩草地上和地下部分 NO_3^--N 吸收速率的显著差异发生在除重度退化和黑土滩外的其他退化阶段,即地下部分吸收速率显著高于地上部分($P < 0.05$)。

退化进程中物种相对氮形态偏好分析结果表明(图 3),小嵩草以吸收利用铵态氮为主,且地上、地下部分以及总体的氮素利用偏好沿退化进程均存在显著变化,并且趋势相似。中度退化阶段相较于轻度退化阶段小嵩草地上部分的 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收速率比值显著降低($P<0.05$),并且后续退化阶段变化不显著($P>0.05$)。相较于轻度退化阶段,除重度退化阶段外,其他阶段地下部分氮素吸收比值均显著降低($P<0.05$)。除此之外,硝态氮与铵态氮总吸收速率比值存在同样变化趋势,即相较于轻度退化阶段,其他退化阶段比值均显著减小($P<0.05$)。

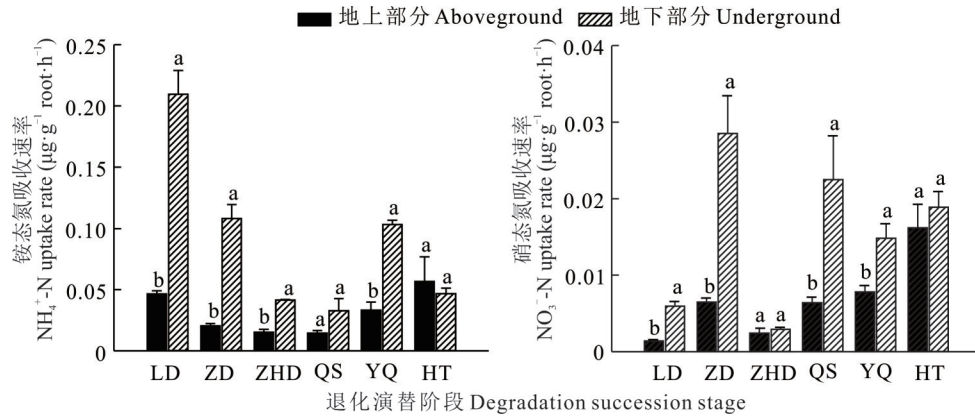


图 2 各演替阶段不同形态氮素地上地下吸收速率对比

Fig. 2 Comparison of aboveground and underground uptake rates of different forms of inorganic nitrogen with different succession stages

不同小写字母代表同一退化阶段下地上部分与地下部分差异显著($P<0.05$)。Different lowercase letters represent significant differences between aboveground and underground under the same succession stage ($P<0.05$).

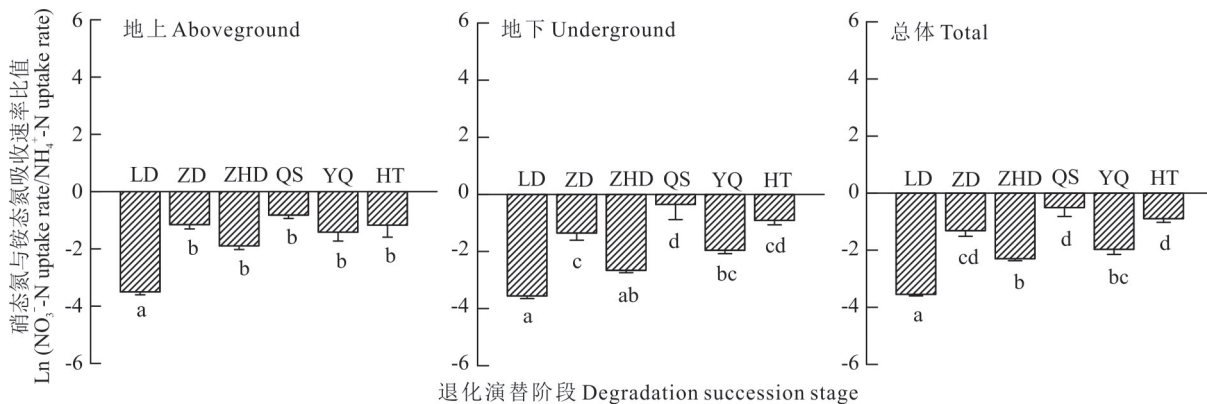


图 3 退化演替进程中植物相对氮形态偏好

Fig. 3 Relative N form preference of plant with the process of degradation succession

不同小写字母代表不同退化阶段下各指标间差异显著($P<0.05$)。Different lowercase letters represent significant differences among different degradation stages ($P<0.05$).

2.2 高寒草甸不同植物物种对不同化学形态无机氮素的吸收速率对比

本研究对比了重度退化阶段与严重侵蚀阶段小嵩草在嵩草占优势斑块和杂草类占优势斑块中对不同形态无机氮素的吸收速率差异(图 4)。结果表明,在重度退化与严重侵蚀阶段,不论是小嵩草总 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收速率,还是地下部分 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收速率均表现为杂草占优势斑块显著高于嵩草占优势斑块($P<0.05$)。对于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 来说,除重度退化阶段地上部分小嵩草 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收速率在嵩草占优势斑块中显著高于杂草占优势斑块($P<0.05$)外,其他条件下小嵩草 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收速率在嵩草和杂草占优势的斑块中均无显著差异($P>0.05$)。

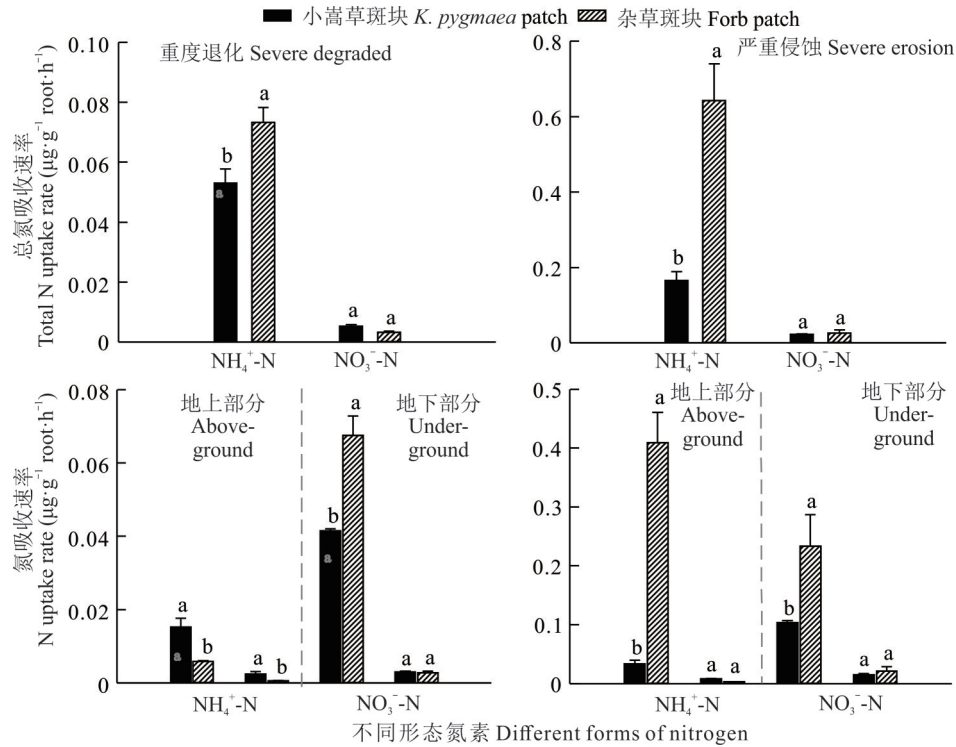


图4 不同类型斑块小嵩草氮吸收速率对比

Fig. 4 Comparison of nitrogen uptake rate of *K. pygmaea* under different types of patches

不同小写字母代表同一退化阶段不同斑块间差异显著 ($P < 0.05$)。Different lowercase letters represent significant differences between different patches under the same degradation stage ($P < 0.05$).

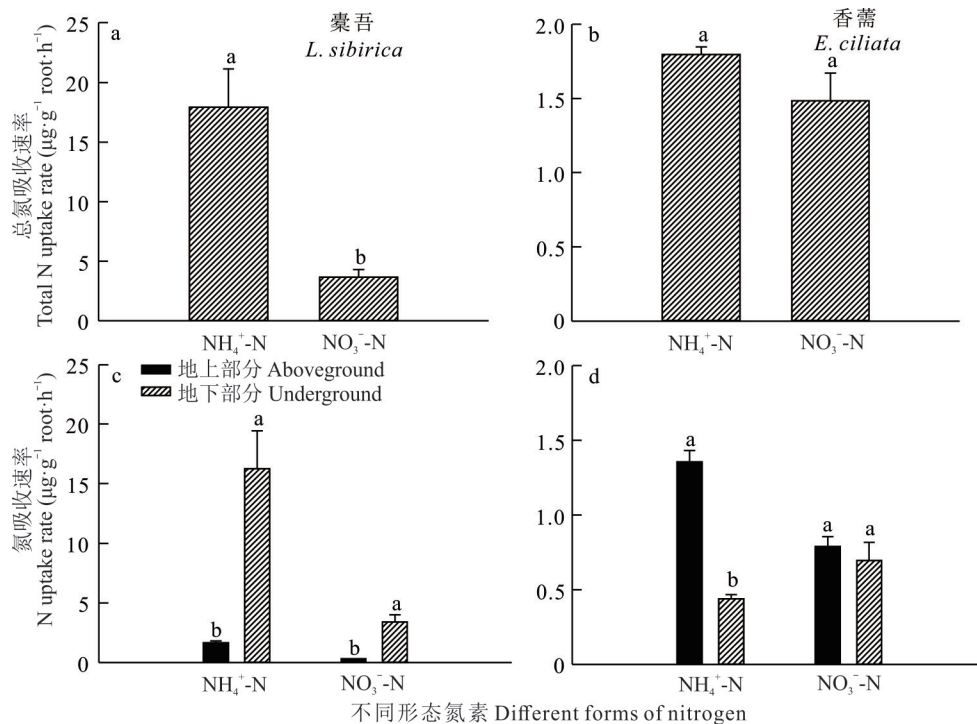


图5 退化后期优势杂草氮吸收速率对比

Fig. 5 Comparison of nitrogen uptake rate of dominant species in the later stage of degradation

图 a, b 中不同小写字母表示不同氮素形式间差异显著 ($P < 0.05$)。图 c, d 中不同小写字母表示同一氮素形式不同部位间差异显著 ($P < 0.05$)。In figure a and b, different lowercase letters indicate significant differences between different nitrogen forms ($P < 0.05$). In figure c and d, different lowercase letters indicate significant differences between different positions of the same nitrogen form ($P < 0.05$).

橐吾对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收速率显著高于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$, 其中 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的地下吸收速率均显著高于地上吸收速率 ($P < 0.05$); 香薷对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的总吸收速率无显著差异, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的地上吸收速率显著高于地下吸收速率, 而 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的地上、地下吸收速率无显著差异。

本研究分析了退化阶段代表性杂草类植物橐吾和香薷对铵态氮和硝态氮吸收速率的差异(图 5)。结果表明, 橐吾对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收速率显著高于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ($P < 0.05$), 其中地下部分对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的吸收速率均显著高于地上部分的吸收速率 ($P < 0.05$); 香薷对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的总吸收速率无显著差异 ($P > 0.05$), 地上部分对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收速率显著高于地下部分的吸收速率 ($P < 0.05$), 而地下部分与地上部分对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 的吸收速率无显著差异 ($P > 0.05$)。

3 讨论

3.1 退化序列下小嵩草氮吸收速率的变化

沿退化序列, 小嵩草对不同形态无机氮的吸收速率并非线性变化趋势, 而呈波动变化, 并且硝态氮与铵态氮变化各异。其中, 所有退化阶段, 小嵩草对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的吸收速率均显著高于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 。这与研究区土壤本底 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量密切相关, $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 含量虽有波动, 但始终占据优势(表 1)。小嵩草 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收速率呈互补状态, 前者降低, 后者补充。这表明在高寒草甸退化过程中, 小嵩草的无机氮吸收偏好逐渐由 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 向 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 转变。结果符合已有结论, 即沙化后草地莎草科植物偏好吸收 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ ^[9], 可能与退化进程中草地土壤水分减少, pH 增加有关^[18], 或是为避免植物与微生物竞争氮源, 微生物通常以 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 为主要利用类型^[25]。本研究由于土壤 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 含量较低且其含量并未随退化进程呈显著变化^[18], 小嵩草的无机氮吸收偏好转变受到了制约, 如果可以适时补充土壤 $\text{NO}_3^-\text{-N}$, 可能会增强小嵩草在退化演替过程中的竞争优势, 减缓退化推进, 其中侵蚀阶段硝态氮吸收速率增加极显著, 可能是人为干扰的关键时期。当然, 嵩草本身由于地理环境特殊, 偏好吸收有机氮分子^[16], 持续增加的退化压力, 可能使小嵩草在退化后期放弃无机氮的竞争, 选择有机氮, 减小竞争压力, 维持生长^[20]。因此, 在退化后期虽然 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 吸收速率仍然波动下降, 但 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收速率并没有持续增加, 即总无机氮吸收速率呈下降趋势。

无论是 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 还是 $\text{NO}_3^-\text{-N}$, 小嵩草的地上、地下吸收速率的显著差异主要体现在进入黑土滩之前的退化阶段, 并且对于 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 而言, 重度退化和侵蚀阶段小嵩草地上、地下吸收速率之间的差异缩小, 严重侵蚀阶段显著增强, 后到黑土滩不再有差异。同样小嵩草地上、地下对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收速率的差异在重度退化阶段消失, 而侵蚀阶段差异的显著性再次增强, 至黑土滩阶段消失。总之, 退化早期阶段小嵩草地上地下无机碳获取速率差异更为显著。退化早期, 根系无机氮获取能力相对活跃。有研究表明, 莎草科植物地上组织对土壤氮获取能力较低^[4], 因此地下部分吸收速率显著高于地上部分。后续退化阶段地上、地下吸收速率差异缩小, 一定程度上表明随草甸退化加重, 小嵩草地下部分的无机氮获取能力逐渐下降。可能是由于退化加重过程中, 小嵩草在有限资源竞争中处于劣势, 其群落优势地位逐渐被取代, 符合退化草地物种变化规律, 即毒杂草逐渐占领优势, 因为一年生植物较多年生植物氮素利用策略更具竞争力。小嵩草对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收比率也印证了这一结论, 即影响其总氮吸收速率的主要是地下部分, 其无机氮吸收速率随退化加重呈波动变化, 进而对地上部分造成影响(图 3)。

综上, 为避免竞争小嵩草沿退化序列逐渐趋向于吸收利用 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 以维持生存。退化草甸硝态氮含量较低, 导致退化后期无法满足小嵩草的吸收偏好转变。相较于速生植物, 小嵩草对无机氮的利用率处于劣势, 所以整个退化序列总无机氮吸收速率呈下降趋势。退化后期小嵩草是否通过大量吸收氨基酸来参与竞争? 若是, 土壤可利用氮呈何种比例时其难以维持生长, 完全被毒杂草取代? 都值得被进一步研究。

3.2 高寒草甸退化后期不同物种对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收模式的差异

退化后期, 小嵩草对 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的总吸收速率、地上和地下吸收速率, 除重度退化地上部分外, 其他部分吸收速率均表现为杂草斑块显著高于嵩草斑块, 而小嵩草对 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 吸收速率, 地上、地下吸收速率均无显著差异(图 4)。已有研究表明, 高山莎草科植物虽为非菌根植物, 但可以通过主动转运的方式以高于 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 和 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 的

速率吸收氨基酸^[26]。加之草地退化后期,土壤养分流失严重,有机碳含量下降,pH增加,水分下降等^[18],可能驱使小嵩草将氮素吸收模式转变为偏好吸收氨基酸以维持嵩草斑块的存在,而杂草斑块已经完成演替,小嵩草不占据优势地位。因此,退化后期,杂草斑块铵态氮吸收速率显著高于嵩草斑块。硝态氮可能由于其含量太低,不体现显著差异。这也在一定程度上表明,退化后期即使是小嵩草占优势的小斑块,已经开始转变氮素获取策略。试图通过形成物种对不同化学形态氮素利用特异性来促进物种共存,维持群落多样性,进而减缓退化的加重,符合当前关于资源可塑性导致生态位分化互补的研究结果^[27]。

杂草斑块主要优势植物为橐吾和香薷,是两种功能性状差异较大的植物。橐吾是多年生植物,根系粗壮,丛幅较大;而香薷是一年生植物,植株较小,为浅根系植物。橐吾对无机氮的吸收速率显著高于香薷,并且二者对 NH_4^+ -N和 NO_3^- -N的吸收模式存在差异。其中,橐吾对 NH_4^+ -N的吸收速率显著高于 NO_3^- -N,且均为地下部分显著高于地上部分;而香薷对二者总吸收率无显著差异。这些结果再次印证物种之间通过不同的氮素利用模式来维持物种共存,或者逃避与其他优势植物竞争,以保证自身生长^[27]。橐吾吸收速率更快,说明粗根系速生植物在退化后期更具优势,优先利用土壤含量更高的氮形态。同时,橐吾可通过降低凋落物分解,抑制微生物活动来阻止氮素释放^[28],一定程度上抑制了其他植物的氮素获取。香薷类矮小植物尽可能获取更多的可利用氮素维持生长发育,因此对不同化学形态氮素吸收不具较强的选择性。在退化后期的贫瘠养分状态下,香薷更多的是通过快速繁殖来完成竞争,同样符合生态位互补理论^[27]。

综上所述,高寒草甸退化序列下不同优势植物物种通过不同的氮素获取策略缓解氮素利用的竞争,是群落维持自身稳定,抵抗退化的内在机制。但由于退化草甸土壤氮的高度局限性,在退化后期物种的氮素竞争加剧,毒杂草以其自身优势占据优势地位,反馈作用使得退化持续加重,直至成为黑土滩裸地。

4 结论

青藏高原高寒草甸优势物种小嵩草沿退化演替过程中6个典型的群落发展阶段对土壤中总无机氮(NH_4^+ -N和 NO_3^- -N)的吸收速率呈波动下降的变化趋势。其中小嵩草对 NH_4^+ -N的吸收速率沿退化演替的变化趋势同总无机氮的吸收速率相似,而对硝态氮的吸收速率呈波动上升趋势。退化后期,小嵩草在杂草占优势的斑块中对铵态氮的吸收速率显著高于嵩草占优势的斑块。杂草斑块中的优势植物橐吾对 NH_4^+ -N的吸收速率显著高于 NO_3^- -N,而香薷对二者的吸收速率无显著差异。研究结果表明,在高寒草甸不同退化阶段,植物物种采用不同的无机氮获取策略适应土壤养分状况,维持自身生存。深入认识草地不同退化阶段植物对土壤无机氮素的吸收利用能够深入理解物种共存机制,进而为高寒草甸的保护和退化修复提供科学建议。

参考文献 References:

- [1] Zhang S H, Zhang Y, Ma X Y, *et al.* Mechanisms underlying loss of plant biodiversity by atmospheric nitrogen deposition in grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(4): 1252–1261.
张世虎, 张悦, 马晓玉, 等. 大气氮沉降影响草地植物物种多样性机制研究综述. *生态学报*, 2022, 42(4): 1252–1261.
- [2] Zhang Y X, Yao T, Wang G J, *et al.* Characteristics of vegetation and soil inorganic nitrogen concentrations under different disturbed habitats in a weak alpine ecosystem. *Acta Prataculturae Sinica*, 2014, 23(4): 245–252.
张玉霞, 姚拓, 王国基, 等. 高寒生态脆弱区不同扰动生境草地植被及土壤无机氮变化特征. *草业学报*, 2014, 23(4): 245–252.
- [3] 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. *Science China, Earth Science*, 2012, 42(8): 1264–1272.
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. *中国科学: 地球科学*, 2012, 42(8): 1264–1272.
- [4] 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. *Journal of Natural Resources*, 2014, 29(2): 249–255.
王文颖, 周华坤, 杨莉, 等. 高寒藏嵩草(*Kobresia tibetica*)草甸植物对土壤氮素利用的多元化特征. *自然资源学报*, 2014,

- 29(2): 249—255.
- [5] Andrews M, Raven J A, Lea P J. Do plants need nitrate? The mechanisms by which nitrogen form affects plants. *Annals of Applied Biology*, 2013, 163(2): 174—199.
- [6] Raab T K, Monson L. Soil amino acid utilization among species of the cyperaceae: plant and soil processes. *Ecology*, 1999, 80(7): 2408—2419.
- [7] Wang C H, Xing X R, Han X G. Advances in study of factors affecting soil N mineralization in grassland ecosystems. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004(11): 2184—2188.
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(11): 2184—2188.
- [8] Rennenberg H, Dannenmann M, Gessler A, *et al.* Nitrogen balance in forest soils: nutritional limitation of plants under climate change stresses. *Plant Biology*, 2010, 11(S1): 4—23.
- [9] Cao Y Z. The effects of simulated desertification on dominant plant species growth and nutrient uptake in Horqin grassland. Shenyang: Shenyang University, 2020.
曹彦卓. 模拟沙化对科尔沁草地优势植物生长及养分吸收的影响. 沈阳: 沈阳大学, 2020.
- [10] Xu L H, Yao B Q, Wang W Y, *et al.* Nitrogen absorption and distribution characteristics in different organs of the main plants in *Kobresia humilis* meadow. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, 38(5): 957—966.
徐隆华, 姚步青, 王文颖, 等. 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. *西北植物学报*, 2018, 38(5): 957—966.
- [11] Du Y, Guo X, Geng Z, *et al.* Effect of grazing intensity on soil and plant $\delta^{15}\text{N}$ of an alpine meadow. *Polish Journal of Environmental Studies*, 2017, 26(3): 1071—1075.
- [12] Babel W, Biermann T, Coners H, *et al.* Pasture degradation modifies the water and carbon cycles of the Tibetan highlands. *Copernicus Publications*, 2014, 11(23): 6633—6656.
- [13] Wang C T, Long R J, Wang Q L, *et al.* Changes in plant diversity, biomass and soil C, in alpine meadows at different degradation stages in the headwater region of Three Rivers, China. *Land Degradation & Development*, 2009, 20(2): 187—198.
- [14] Cui S, Meng F, Suonan J, *et al.* Responses of phenology and seed production of annual *Koenigia islandica* to warming in a desertified alpine meadow. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2017, 247: 376—384.
- [15] Harrison K A, Bardgett B R D. Preferences for different nitrogen forms by coexisting plant species and soil microbes. *Ecology*, 2007, 88(4): 989—999.
- [16] Nordin A, Schmidt I K, Schmidt G R, *et al.* Nitrogen uptake by arctic soil microbes and plants in relation to soil nitrogen supply. *Ecology*, 2004, 85(4): 955—962.
- [17] Chapin F S, Moilanen L, Kielland K. Preferential use of organic nitrogen for growth by a non-mycorrhizal arctic sedge. *Nature*, 1993, 361(6408): 150—153.
- [18] Pang Z, Jiang L, Wang S, *et al.* Differential response to warming of the uptake of nitrogen by plant species in non-degraded and degraded alpine grasslands. *Journal of Soils and Sediments*, 2019, 19(5): 2212—2221.
- [19] Zhou C L, Li Y K, Cao G M, *et al.* Carbon and nitrogen stable isotopes technology in the researches on alpine meadow ecosystem in Qinghai—Tibet Plateau: Progress and prospect. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2020, 31(10): 3568—3578.
周春丽, 李以康, 曹广民, 等. 碳氮稳定同位素技术在青藏高原高寒草甸生态系统研究中的应用: 进展与展望. *应用生态学报*, 2020, 31(10): 3568—3578.
- [20] Kang Q. The study on soil nitrogen dynamics and the uptake of alpine plant species to soil resolved nitrogen in alpine grassland. Xining: Qinghai Normal University, 2016.
康清. 高寒草地土壤氮素及高寒牧草对土壤氮素吸收特征研究. 西宁: 青海师范大学, 2016.
- [21] Wei Q. The effects of fertilizer and water additions on main plants n absorption and utilization stand in *Kobresia humilis* meadow based on ^{15}N isotope labeled. Xining: Qinghai Normal University, 2014.
魏晴. 利用 $\delta^{15}\text{N}$ 同位素示踪技术研究矮嵩草草甸主要植物种氮素吸收利用对水肥添加的响应. 西宁: 青海师范大学, 2014.
- [22] Ma Y S, Lang B N, Li Q Y, *et al.* Study on rehabilitating and rebuilding technologies for degenerated alpine meadow in the Changjiang and Yellow river source region. *Practical Science*, 2002, 19(9): 1—5.
马玉寿, 郎百宁, 李青云, 等. 江河源区高寒草甸退化草地恢复与重建技术研究. *草业科学*, 2002, 19(9): 1—5.

- [23] Liu M, Adl S, Cui X, *et al.* *In situ* methods of plant-microbial interactions for nitrogen in rhizosphere. *Rhizosphere*, 2020, 13: 100186.
- [24] Paul D, Skrzypek G, Fôrizs I. Normalization of measured stable isotopic compositions to isotope reference scales—A review. *Rapid Communications in Mass Spectrometry Rcm*, 2007, 21(18): 3006—3014.
- [25] Fang Y T, Mo J M, Per G, *et al.* Nitrogen transformations in forest soils and its responses to atmospheric nitrogen deposition: A review. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(7): 1523—1531.
方运霆, 莫江明, Per Gundersen, 等. 森林土壤氮素转换及其对氮沉降的响应. *生态学报*, 2004, 24(7): 1523—1531.
- [26] Raab T K, Lipson D A, Monson R K. Non-mycorrhizal uptake of amino acids by roots of the alpine sedge *Kobresia myosuroides*: Implications for the alpine nitrogen cycle. *Oecologia*, 1996, 108(3): 488—494.
- [27] Ashton I W, Miller A E, Bowman W D, *et al.* Niche complementarity due to plasticity in resource use: Plant partitioning of chemical N forms. *Ecology*, 2010, 91(11): 3252—3260.
- [28] Liang D F, Jiang H Y, Li H L. Effects of *Ligularia virgaurea* on litter decomposition and nitrogen release in alpine meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 2022, 41(5): 895—902.
梁德飞, 蒋宏宇, 李宏林. 黄帚橐吾对高寒草甸凋落物分解及氮释放的影响. *生态学杂志*, 2022, 41(5): 895—902.