

# 高寒草甸植物化学计量比对磷添加的分层响应

孙小妹<sup>1</sup> 陈菁菁<sup>2</sup> 李金霞<sup>1</sup> 李 良<sup>1</sup> 韩国君<sup>1</sup> 陈年来<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>甘肃农业大学资源与环境学院, 草业生态系统教育部重点实验室, 兰州 730070; <sup>2</sup>甘肃农业大学生命科学技术学院, 兰州 730070

**摘 要** 为了探明氮(N)限制的植物群落中物种水平和功能群水平的碳(C)、N、磷(P)含量以及C:N:P对P添加的响应是否一致, 明确P添加对群落物种构成改变的内在机制。以青藏高原高寒草甸为研究对象, 通过P添加试验, 研究了功能群水平和物种水平生态化学计量比对P添加的响应, 以及P添加对物种水平的优势度和功能群水平生物量的影响。结果表明: 在青藏高原高寒草甸连续5年添加P显著改变了植物的C、N、P含量以及C:N:P, 且在物种水平和功能群水平(不含典型物种)的响应规律基本一致。在禾本科、莎草科和杂类草功能群(不含典型物种)和相应物种水平上P添加对C含量影响不显著。P添加显著增加了禾本科、莎草科、豆科和杂类草4个功能群(不含典型物种)和相应物种水平的植物P含量, 降低了C:P和N:P。禾本科和莎草科的N含量和C:N对P添加在物种水平和功能群水平上(不含典型物种)的响应规律一致, 表现为N含量显著降低, C:N显著增加; P添加使豆科物种水平上N含量显著增加而C:N显著降低, 但在功能群水平上(不含典型物种)无显著作用; 杂类草的N含量和C:N对P添加在物种水平和功能群水平上(不含典型物种)的响应规律均不一致。在N限制的生境中添加P, 禾本科物种在群落中逐渐占据优势跟其增高的N、P利用效率相关, 而杂类草由于逐渐降低的N和P利用效率使其生物量在群落中所占的比重逐渐下降。

**关键词** 磷添加; C:N:P; 物种优势度; 高寒草甸

孙小妹, 陈菁菁, 李金霞, 李良, 韩国君, 陈年来 (2018). 高寒草甸植物化学计量比对磷添加的分层响应. 植物生态学报, 42, 78–85. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0253

## Hierarchical responses of plant stoichiometry to phosphorus addition in an alpine meadow community

SUN Xiao-Mei<sup>1</sup>, CHEN Jing-Jing<sup>2</sup>, LI Jin-Xia<sup>1</sup>, LI Liang<sup>1</sup>, HAN Guo-Jun<sup>1</sup>, and CHEN Nian-Lai<sup>1\*</sup>

<sup>1</sup>College of Resource and Environmental Sciences, Gansu Agricultural University, Key Laboratory of Grassland Ecosystem of Ministry of Education, Lanzhou 730070, China; and <sup>2</sup>College of Life Science and Technology, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China

### Abstract

**Aims** Terrestrial carbon (C), nitrogen (N), phosphorus (P) stoichiometry will reflect the effects of adjustment to local growth conditions as well as species' replacements. However, it remains unclear about the hierarchical responses of plant C:N:P to P addition at levels of species and functional groups in the N-limited alpine meadow.

**Methods** A field experiment of P enrichment was conducted in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau during 2009–2013. The stoichiometric patterns of four functional groups (grass, sedge, legume and forb) and five representative species, *Elymus nutans* (grass), *Kobresia humilis* (sedge), *Oxytropis ochrocephala* (legume), *Taraxacum lugubre* (rosette forb), *Geranium pylzowianum* (upright forb) were investigated in 2013, and the effects of P addition on species dominance and plant biomass were also analyzed.

**Important findings** Both plant nutrition content and C:N:P varied significantly after five years' P addition, and the responses were consistent at species- and functional group (exemplar species excluded)-levels in the alpine meadow. P addition had neutral effect on C concentrations of grasses, sedges and forbs at both species- and functional group (exemplar species excluded)-levels. P fertilization increased plant P concentrations and thus decreased C:P and N:P of the four functional groups (exemplar species excluded) and the corresponding species. N concentrations significantly decreased and C:N increased in grasses and sedges after P addition, and the species-level responses were consistent with the functional group (exemplar species excluded) level. P addition significantly increased N contents and decreased C:N in *Oxytropis ochrocephala*, but had neutral effect on N contents and C:N

收稿日期Received: 2017-10-09 接受日期Accepted: 2018-01-10

基金项目: 国家自然科学基金(31270472). Supported by the National Natural Science Foundation of China (31270472).

\* 通信作者Corresponding author (chenl@gsau.edu.cn)

at the functional group (exemplar species excluded) level of the legumes. While N contents and C:N in forbs responded to P addition differently at species and functional group (exemplar species excluded) levels. In the N-limited alpine meadow, species dominance of grasses increased gradually after P addition due to the increased N and P use efficiencies, while the biomass proportion of forbs decreased because of the lowered nutrition use efficiency.

**Keywords** P addition; C:N:P; species dominance; alpine meadow community

Sun XM, Chen JJ, Li JX, Li L, Han GJ, Chen NL (2018). Hierarchical responses of plant stoichiometry to phosphorus addition in an alpine meadow community. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 78–85. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0253

生态化学计量学是研究生物系统能量平衡和多重化学元素(主要是碳(C)、氮(N)、磷(P))平衡的科学(Sterner & Elser, 2002), 利用种间植物组织中养分含量及其计量比特征的差异反映土壤中养分条件、植物特征和生理机制的差异(Méndez & Karlsson, 2005; Ventura *et al.*, 2008)。例如营养资源添加, 扰动土壤-植物的化学计量比过程, 植物中主要的生产组织会改变它们的营养元素含量与计量比来适应外界变化的养分生境。其中能够反映植物生存策略的C:N、C:P不仅反映植物的生长速率(Sun *et al.*, 2016), 而且与植物的N、P利用策略有关(Han *et al.*, 2014), 植物N:P在一定程度上能反映植物生长的养分限制元素(Güsewell, 2004)。

N和P是植物生长所需的基本元素, 近几十年来, 由于人类大力发展农业和工业, N、P排放量增加不仅改变了区域或全球的N、P循环模式, 而且对自然群落的结构和构成、生态系统的生产力和功能稳定性等构成威胁(Suding *et al.*, 2005; Peñuelas *et al.*, 2013; Yan *et al.*, 2015; Koerner *et al.*, 2016)。增加的N、P沉降通过打破C、N和P在植物体内的平衡, 改变了植物的C:N:P计量比特征。先前的研究发现P的富集通常会增加植物体内的P含量, 相应降低C:P(Mayor *et al.*, 2014; Hong *et al.*, 2015; Mao *et al.*, 2016); 然而P富集对植物体内N含量、C:N和N:P的影响效应通常跟植被限制元素类型相关。例如, 受P限制的生态系统, P添加使植物迅速增长, 由于稀释效应通常使植物N含量下降, 故而C:N增加而N:P下降(Feller *et al.*, 2007; Yuan & Chen, 2015)。而在N限制的生态系统, 由于物种间不同的养分利用策略, N含量、C:N和N:P对P添加的响应无一致性规律(Yuan & Chen, 2015)。因此, 关于植物计量比特征对P添加的响应还有待进一步验证。

由于物种间对P富集的差异性响应会影响物种

的生长速率而改变物种的竞争能力, 使群落的物种组成和构成发生变化。为了具体探究P富集导致哪些物种丧失, 基于功能群的物种多样性研究是综合评价物种和群落对环境波动响应的有效工具(Sun *et al.*, 2016)。因为功能群是生态系统中物种的生长模式、特征和对环境因素响应特征相似的集合体, 例如在资源匮乏的生境中, 不同的功能群对限制因子采取不同的策略, 可能影响竞争层级而决定群落的构成和结构(Wang *et al.*, 2013)。所以P富集不仅改变了物种水平的生态化学计量比过程, 而且调节了功能群水平的计量比特征。而基于功能群的计量比特征更能准确反映物种间对于P富集响应的差异性, 从而对群落的构成和结构的改变做出解释。因此, 我们以已经探明受N限制的高寒草甸群落为研究对象(Sun *et al.*, 2016), 分析P添加对物种水平和功能群水平C、N、P含量以及C:N、C:P和N:P的影响, 探究P添加对群落物种构成改变的内在机制, 为天然草原的保护和恢复提供参考资料。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

本实验在甘肃省合作市(34.92° N, 102.88° E; 海拔3 000 m)进行。该地气候类型为寒温湿润的高原气候, 年平均气温2.4 °C, 年降水量545 mm, 年蒸发量为1 200 mm。植被类型为多年生草本植物占优势的亚高寒草甸, 主要物种为禾本科的垂穗披碱草(*Elymus nutans*)和羊茅(*Festuca ovina*), 莎草科的矮嵩草(*Kobresia humilis*)和薹草(*Scirpus triquetus*), 豆科的黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)和黄花苜蓿(*Medicago falcata*), 以及杂类草川甘蒲公英(*Taraxacum lugubre*)、甘青蒿(*Artemisia tangutica*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)和甘青老鹳草(*Geranium pylzowianum*)等。

## 1.2 试验设计

本试验采用完全随机设计,于2009年在青藏高原高寒草甸群落设定不同浓度的P添加实验,设定4个处理(C、P5、P10、P15),P添加量分别为0、5、10、15  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,所施磷肥为磷酸二氢钠( $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ )。每个处理设3个重复,共12个小区,每小区面积为 $5\text{ m}\times 5\text{ m}$ 。各小区间有1 m的缓冲带,缓冲带不施肥。每个小区内设有4个亚样方( $0.5\text{ m}\times 0.5\text{ m}$ ),其中两个用于长期物种、多度与盖度的调查,一个用于地上生物量的测定,另外一个用于植株高度测定。为使肥料效应能充分体现对群落结构的影响,施肥于试验的前一年8月底至9月初进行。通常选择雨天添加营养元素,使肥料颗粒溶解同时满足施肥后植物对水分的需求(Luo *et al.*, 2006)。

## 1.3 样品采集与室内测定

分别在施肥样地中选取群落共有物种作为研究对象,包括:垂穗披碱草(禾本科)、矮嵩草(莎草科)、黄花棘豆(豆科)、川甘蒲公英(莲座状杂类草)与甘青老鹳草(直立型杂类草)。地上净生物量产出测定于2013年8月中旬齐地面剪取每个处理地上部分装袋,3次重复。单独封装5个典型种,其他物种按照禾本科、莎草科、豆科、杂类草4类功能群单独装袋,带回实验室 $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘干48 h至恒质量并称量记录(精确到0.001 g),然后用于C、N、P含量的测定。4类功能群C、N、P含量的测定中不包括5个典型种的植物样。植物样地上部分经研磨后用 $80\text{ }\mu\text{m}$ 的筛子过筛。采用重铬酸钾容量法测定植物全C(外加热法);采用 $\text{HClO}_4\text{-H}_2\text{SO}_4$ 消煮后的溶液经定容、沉淀和稀释后用SmartChem 200化学分析仪(WestCo Scientific Instrument, Brookfield, USA)分析测定样品全N和全P(Sun *et al.*, 2016)。

## 1.4 数据分析

方差分析采用Duncan多重比较法比较不同处理间在物种水平上5个典型物种地上部分C、N、P含量及计量比特征和物种优势度的差异,在功能群水平上4个功能群的C、N、P含量及计量比特征和生物量产出对P添加响应的差异,以及同一处理不同功能群间的指标差异。物种优势度用相对生物量来表示,也就是每个物种的地上生物量占群落的生物量的百分数。以上统计分析都是在SPSS 16.0中完成,作图用GraphPad Prism。

## 2 结果和分析

### 2.1 P添加对物种优势度和各功能群生物量产出的影响

比较4个功能群地上生物量平均值,禾本科>杂类草>莎草>豆科的生物量积累(图1A)( $p < 0.05$ )。禾本科地上生物量随P添加量的增加而显著上升( $p < 0.05$ ),而杂类草的地上生物量显著下降( $p < 0.01$ ),P添加对莎草科和豆科物种的地上生物量影响不显著(图1A)。

比较物种优势度发现,垂穗披碱草的物种优势度最高,川甘蒲公英的最低(图1B)。物种优势度与各功能群地上生物量产出对P添加的响应规律基本一致。禾本科物种垂穗披碱草的物种优势度随P添加显著增加( $p < 0.05$ );莎草科的矮嵩草和豆科黄花

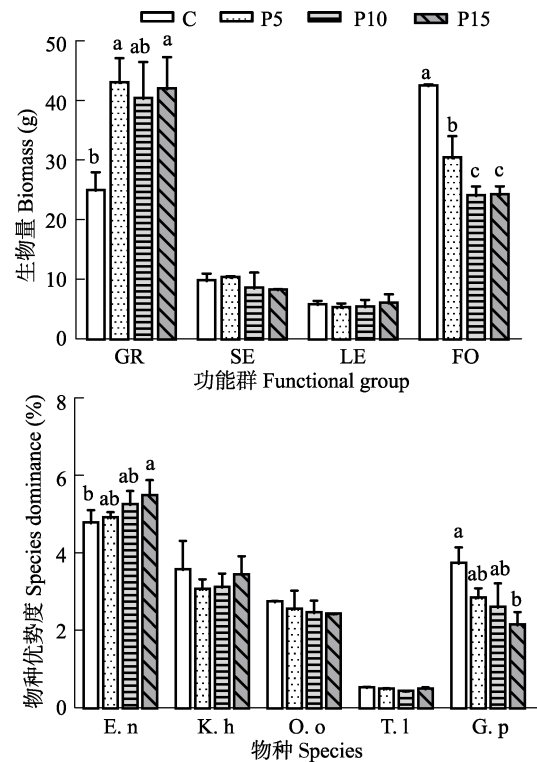


图1 P添加对典型物种优势度和各功能群生物量(平均值 $\pm$ 标准误差,  $n=3$ )的影响。C、P5、P10、P15分别指P添加量为0、5、10、15  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。GR, 禾本科; SE, 莎草科; LE, 豆科; FO, 杂类草; E.n, 垂穗披碱草; K.h, 矮嵩草; O.o, 黄花棘豆; T.l, 川甘蒲公英; G.p, 甘青老鹳草。不同小写字母表示处理间差异显著( $p < 0.05$ )。

Fig. 1 Effects of P addition on species dominance of exemplary species and biomass of each functional group (mean  $\pm$  SE,  $n=3$ ). C, P5, P10, P15, nutrient addition 0, 5, 10, 15  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ . GR, grasses; SE, sedges; LE, legumes; FO, forbs; E.n, *Elymus nutans*; K.h, *Kobresia humili*; O.o, *Oxytropis ochrocephala*; T.l, *Taraxacum lugubre*; G.p, *Geranium pylzowianum*. Different lowercase letters indicate significant differences between treatments ( $p < 0.05$ ).

棘豆的物种优势度对P添加响应不显著; 杂类草中莲座状杂类草川甘蒲公英对P添加响应不显著, 而直立型杂类草甘青老鹳草的物种优势度随P添加显著下降, 与杂类草对P添加的响应规律一致(图1B)。

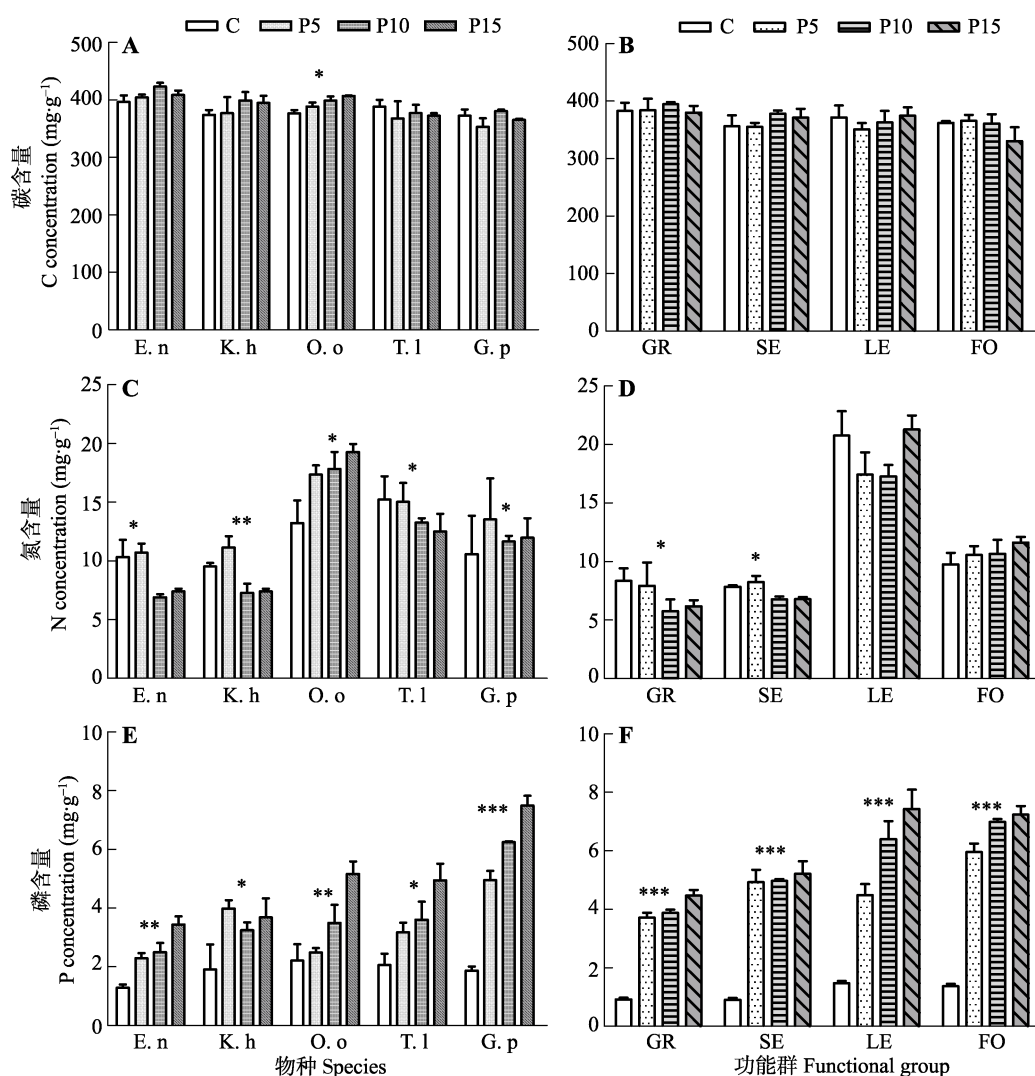
## 2.2 物种水平和功能群水平C、N、P含量对P添加的响应

除豆科(不含典型物种)外, C含量在其他3个功能群(不含典型物种)和物种水平对P添加的响应规律一致, P添加对C含量的影响不显著(图2A、2B)。

禾本科和莎草科的N含量对P添加在物种水平和功能群水平(不含典型物种)上的响应规律一致, 均表现出显著降低( $p < 0.05$ ); 而豆科在物种水平上

显著增加, 但在功能群水平上(不含典型物种)无显著差异; P添加对杂类草功能群水平上(不含典型物种)的N含量无显著影响, 但是物种水平上莲座状物种川甘蒲公英的N含量随P添加显著下降, 而直立型杂类草甘青老鹳草则显著上升( $p < 0.05$ )。在物种水平和功能群水平上(不含典型物种), P添加后, 均是豆科系列的植物N含量显著高于其他物种和功能群( $p < 0.05$ )(图2C、2D)。

植物P含量在4个功能群水平(不含典型物种)和相应物种水平对P素添加的响应规律一致, 均随P素添加量增加显著增加( $p < 0.05$ )(图2E、2F)。与对照相比, 杂类草的P含量相较于其他3个物种和功能群



**图2** P添加对物种水平和功能群水平C、N、P含量的影响(平均值±标准误差,  $n = 3$ )。Duncan's多重比较: \*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ 。C、P5、P10、P15分别指P添加量为0、5、10、15 g·m⁻²·a⁻¹。GR, 禾本科; SE, 莎草科; LE, 豆科; FO, 杂类草; E.n, 垂穗披碱草; K.h, 矮嵩草; O.o, 黄花棘豆; T.l, 川甘蒲公英; G.p, 甘青老鹳草。

**Fig. 2** Effects of P addition on C, N and P concentration at exemplar species and functional group levels (mean ± SE,  $n = 3$ ). \*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$  among treatments following Duncan's multiple range tests. C, P5, P10, P15, nutrient addition 0, 5, 10, 15 g·m⁻²·a⁻¹. GR, grasses; SE, sedges; LE, legumes; FO, forbs; E.n, *Elymus nutans*; K.h, *Kobresia humili*; O.o, *Oxytropis ochrocephala*; T.l, *Taraxacum lugubre*; G.p, *Geranium pylzowianum*.

的增幅要高。

### 2.3 物种水平和功能群水平计量比特征对P添加的响应

比较物种间和功能群间(不含典型物种)的C:N大小, 垂穗披碱草和矮嵩草的C:N平均值显著高于其他3个物种, 功能群禾本科的C:N平均值要显著高于其他3个功能群(图3A、3B)。5个代表种的C:N对P添加的响应规律不同, 其中垂穗披碱草和矮嵩草的C:N随P添加量增加显著增加( $p < 0.05$ ); 而黄花棘豆和甘青老鹳草的C:N在对照处理显著大于P添加处

理, 而P5、P10和P15处理间差异不显著; P添加对川甘蒲公英的C:N影响不显著(图3A)。功能群水平上(不含典型物种)禾本科和莎草科的C:N对P添加的响应规律分别与物种水平的响应规律一致( $p < 0.05$ ); P添加对功能群豆科(不含典型物种)的C:N影响不显著, 而显著降低功能群杂类草(不含典型物种)的C:N, 这与直立型杂类草甘青老鹳草的响应规律一致(图3B)。

比较物种间的C:P值大小, 垂穗披碱草的C:P显著高于其他4个物种(图3C)。随P添加量的增加, 5个

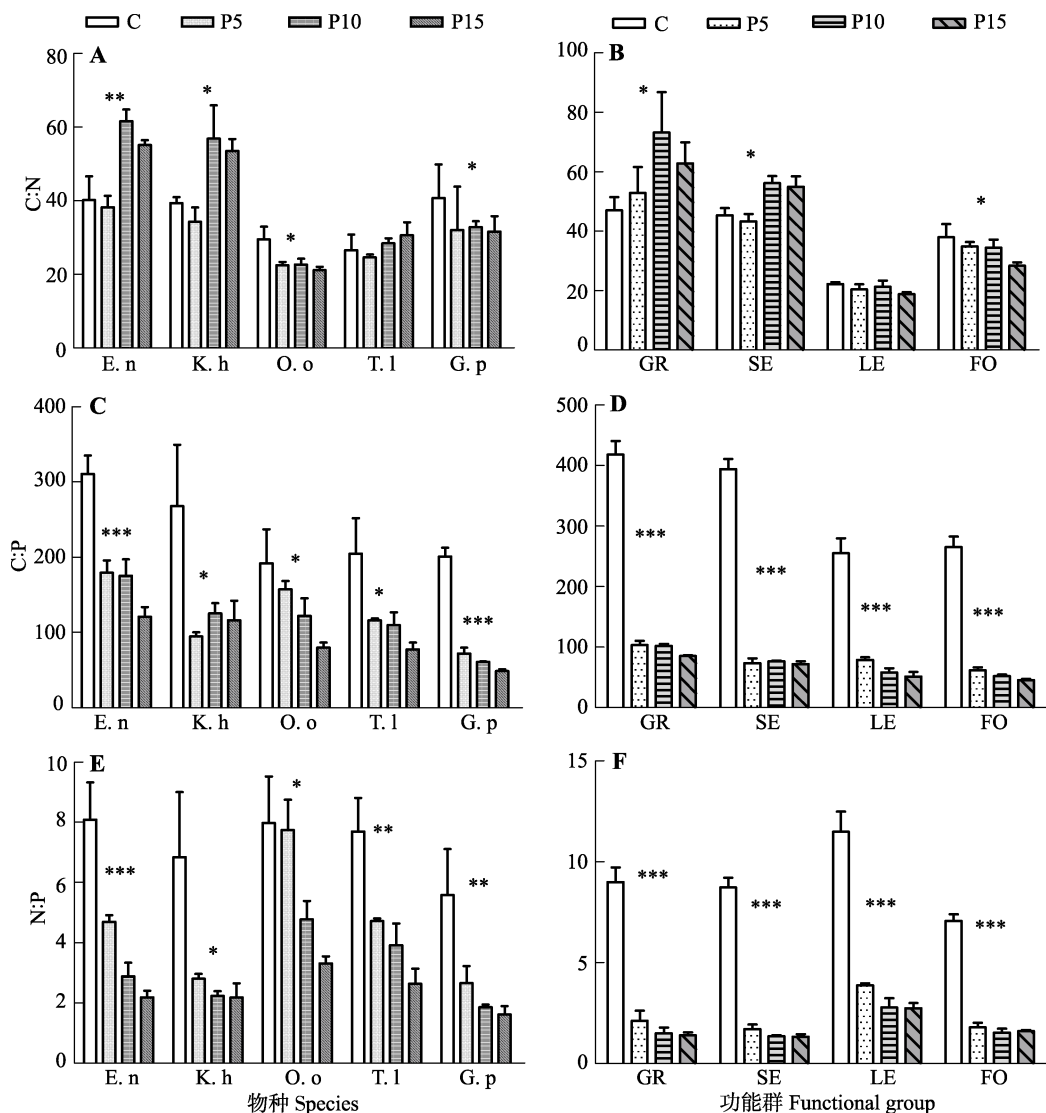


图3 P添加对物种水平和功能群水平计量比特征的影响(平均值 $\pm$ 标准误差,  $n = 3$ )。Duncan's多重比较: \*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$ 。C、P5、P10、P15分别指P添加量为0、5、10、15  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。GR, 禾本科; SE, 莎草科; LE, 豆科; FO, 杂类草; E.n, 垂穗披碱草; K.h, 矮嵩草; O.o, 黄花棘豆; T.l, 川甘蒲公英; G.p, 甘青老鹳草。

**Fig. 3** Effects of P addition on C:N:P stoichiometric characters at exemplar species and functional groups-levels (mean  $\pm$  SE,  $n = 3$ ). \*\*\*,  $p < 0.001$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*,  $p < 0.05$  among treatments following Duncan's multiple range tests. C, P5, P10, P15, nutrient addition 0, 5, 10, 15  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ . GR, grasses; SE, sedges; LE, legumes; FO, forbs; E.n, *Elymus nutans*; K.h, *Kobresia humili*; O.o, *Oxytropis ochrocephala*; T.l, *Taraxacum lugubre*; G.p, *Geranium pylzowianum*.



代表种的C:P显著下降( $p < 0.05$ )。4个功能群水平(不含典型物种)上C:P的变化规律跟相应物种水平上的变化规律一致, 均随土壤P添加量的增加而显著下降( $p < 0.05$ )(图3D)。

物种水平上N:P随P添加的变化规律与C:P相似, 随P添加量的增加N:P显著下降( $p < 0.05$ ); 且在任何处理下, 5个代表种的N:P  $< 10$  (图3E)。在功能群水平上, 4个功能群(不含典型物种)的N:P与相应物种水平上的变化规律一致, 随P添加量的增加N:P显著下降( $p < 0.001$ ); 且在P添加处理下, 4个功能群的N:P  $< 13$  (图3F)。

### 3 结论和讨论

我们发现在青藏高原高寒草甸连续5年添加P显著改变了植物的营养物质含量, 故而植物的生态化学计量比也相应发生了变化, 并且物种水平和功能群水平的响应规律基本一致。在P添加处理下, 除豆科外, C含量在其他3个功能群和相应物种水平对P添加的响应规律一致: P添加对C含量的影响不显著(图2A、2B)。Mao等(2016)在我国东北的温带湿地添加不同梯度的P, 结果发现P添加对优势种小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)与狭叶甜茅(*Glyceria spiculosa*)的整株有机碳影响也不显著。由于组成植物体组织的结构性物质(C)较功能性和贮藏性物质(N、P)受环境的影响较小而相对稳定(Sterner & Elser, 2002), 这是植物组织C含量不随土壤P添加量的增加而增大的原因。

P添加显著增加了物种水平和功能群水平植物组织中的P含量(图2E、2F), 相应降低了C:P(图3C、3D), 这与之前的研究结果相一致(Mayor *et al.*, 2014; Hong *et al.*, 2015; Yuan & Chen, 2015; Chen *et al.*, 2016; Li *et al.*, 2017)。土壤P含量与土壤母质的理化性质相关, 土壤中的P主要源于岩石的风化和淋洗。因此, 土壤P在土壤发育时间较长、温暖地区被高度淋溶的土壤中是植物生长主要的限制因子; 而岩石中N的风化过程是一个温度敏感的生物过程(Heerwaarden *et al.*, 2003; Reich & Oleksyn, 2004)。青藏高原高寒草甸由于低温限制微生物的活性和抑制土壤有机质的分解和矿化, 土壤N是主要的限制因子。我们之前的研究也表明, 在青藏高原高寒草甸N是提高地上净生物量产出的关键限制因子(Sun *et al.*, 2016)。因此, 本研究中物种水平和功能

群水平植物组织中的C:P对P添加的负响应归因于物种对非限制营养元素P的奢侈利用。

随着P添加量增加, 物种间地上部分的N含量和C:N响应规律不一致, 且豆科和杂类草系列在物种水平和功能群水平的响应规律也不一致(图2C、2D; 图3A、3B)。先前的研究发现P添加对植物N含量的影响有正效应(Iversen *et al.*, 2010; Mao *et al.*, 2016)、负效应(Feller *et al.*, 2007; Ostertag, 2010)或者无显著影响(Mayor *et al.*, 2014; Yan *et al.*, 2015)。这些结果的不一致是由于植物物种养分利用策略的差异性以及生境中可利用养分不同造成的(Danger *et al.*, 2008; Townsend & Asner, 2013)。P添加使豆科植物的N含量和C:N在物种水平上分别显著增加和降低, 但是功能群水平上无显著影响(图2C、2D; 图3A、3B)。由于豆科植物能与固氮菌结合形成互惠共生体, 通过生物固氮作用一般能满足豆科植物对氮的需求, 因此相比于其他功能群, 豆科植物更倾向于P限制(Dybzinski *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2011)。P对豆科作物的生长和结瘤固氮均有重要的作用, 苗淑杰等(2006)的研究表明随着P添加浓度的增加, 大豆(*Glycine max*)的根瘤数、根瘤干质量和植株N含量均显著增加。然而陈凌云等(2010)发现, 氮磷复合肥添加对豆科植物花苜蓿(*Medicago ruthenica*)、异叶米口袋(*Gueldenstaedtia diversifolia*)和甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*)叶片的N含量无显著影响, 主要增加了豆科植物对P的养分吸收。植物对N、P的吸收能力具有物种特异性(Güsewell, 2004)可能是造成P添加使豆科和杂类草物种水平和功能群水平N含量响应规律不一致的原因。随P添加量增加, 禾本科在功能群和物种水平上N含量显著降低, 而C:N显著增加。由于禾草具有庞大的根系系统和更快的生长速率, 能够迅速吸收与利用土壤中的可溶性N、P等速效养分, 使叶片积累大量的N以保证高效的光合效率, 随着光合产物的积累, 固定的碳水化合物无法及时地输出至其他器官, 造成了叶片中N的稀释(Evans, 1989)。故而稀释效应可能是造成P添加使禾本科物种水平和功能群水平N含量显著下降, C:N增加的原因。

P添加显著增加了物种水平和功能群水平的P含量, 尽管N含量有增加有降低, 但是参试物种和功能群水平的N:P均显著下降(图3E、3F)。这与其他受N限制的森林(Ostertag, 2010)、草地(Li *et al.*, 2011)

和亚北极苔原(de Long *et al.*, 2016)生态系统的的结果一致。本研究中发现P处理使物种水平的N:P < 10, 而功能群水平的N:P < 13 (图3E、3F)。考虑到植物的N:P比可作为判断N限制或P限制的一个重要指标, N:P < 13和> 16分别表示植被受N限制和P限制(Güsewell, 2004), 我们的结果表明P的添加潜在加剧了高寒草甸群落的N限制。

叶片C:N和C:P能够反映出植物对N和P利用效率的高低(Vitousek, 1982)。禾本科物种垂穗披碱草的C:N和C:P平均值要高于其他4个物种, 除豆科外杂类草的C:N和C:P平均值则低于其他物种。比较代表种的物种优势度发现, 禾本科物种垂穗披碱草的物种优势度随P添加显著提高, 而直立型杂类草甘青老鹳草的物种优势度显著下降; 相应地在功能群水平上禾本科的生物量显著增加, 而杂类草的生物量显著下降。表明物种间由于养分利用效率的差异改变了物种的竞争能力, 禾本科物种具有逐渐增高的C:N和C:P而在群落中占据优势, 相应杂类草由于逐渐降低的N和P利用效率而在群落中的竞争能力下降, 但是由于杂类草物种数目最大, 仍在决定群落结构方面起重要作用。

综合分析表明, 在青藏高原高寒草甸连续5年添加P显著改变了植物的C、N、P含量以及C:N:P计量比特征, 并且物种水平和功能群水平的响应规律基本一致。除豆科系列外, C含量在其他3个功能群和相应物种水平上P添加对C含量的影响不显著; P添加显著增加了物种水平和功能群水平植物中的P含量, 降低了C:P和N:P。物种水平和功能群水平的N含量和C:N对P添加的响应规律不一致。在N限制的生境中添加P, 禾本科物种具有逐渐增高的C:N和C:P而在群落中具有强的竞争能力, 相应禾本科功能群水平的生物量显著增加; 而杂类草由于逐渐降低的N和P利用效率而使其在群落中生物量所占的比重有所下降。

**致谢** 草业生态系统教育部重点实验室暨甘肃省草学优势学科开放课题(2017-Q-03)资助本研究, 兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站杜国祯教授以及韩菲、师瑞玲、肖美玲等同学在野外工作中给予帮助, 在此感谢。

## 参考文献

Chen LY, Zhao J, Zhang RY, Wang SM, Wang G (2010). Ef-

fects of nitrogen and phosphorus fertilization on legumes in *Potentilla fruticosa* shrub in alpine meadow. *Ecological Science*, 29, 512–517. [陈凌云, 赵君, 张仁懿, 王绍美, 王刚 (2010). 氮磷复合肥添加对高寒草甸金露梅灌丛中豆科植物的影响. *生态科学*, 29, 512–517.]

Chen X, Liu WY, Song L, Li S, Wu Y, Shi XM (2016). Physiological Responses of two epiphytic bryophytes to nitrogen, phosphorus and sulfur addition in a subtropical montane cloud forest. *PLOS ONE*, 11, e0161492. DOI: 10.1371/journal.pone.0161492.

Danger M, Daufresne T, Lucas F, Pissard S, Lacroix G (2008). Does Liebig's law of the minimum scale up from species to communities? *Oikos*, 117, 1741–1751.

de Long JR, Sundqvist MK, Gundale MJ, Giesler R, Wardle DA (2016). Effects of elevation and nitrogen and phosphorus fertilization on plant defence compounds in subarctic tundra heath vegetation. *Functional Ecology*, 30, 314–325.

Dybzinski R, Fargione JE, Zak DR, Fornara D, Tilman D (2008). Soil fertility increases with plant species diversity in a long-term biodiversity experiment. *Oecologia*, 158, 85–93.

Evans JR (1989). Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of  $C_3$  plants. *Oecologia*, 78, 9–19.

Feller IC, Lovelock CE, McKee KL (2007). Nutrient addition differentially affects ecological processes of *Avicennia germinans* in nitrogen versus phosphorus limited mangrove ecosystems. *Ecosystems*, 10, 347–359.

Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243–266.

Han X, Sistla SA, Zhang Y, Lu XT, Han XG (2014). Hierarchical responses of plant stoichiometry to nitrogen deposition and mowing in a temperate steppe. *Plant and Soil*, 382, 175–187.

Heerwaarden LMV, 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.

Hong JT, Wang XD, Wu JB (2015). Effects of soil fertility on the N:P stoichiometry of herbaceous plants on a nutrient-limited alpine steppe on the northern Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 391, 179–194.

Iversen CM, Bridgham SD, Kellogg LE (2010). Scaling plant nitrogen use and uptake efficiencies in response to nutrient addition in peatlands. *Ecology*, 91, 693–707.

Koerner SE, Avolio ML, La Pierre KJ, Wilcox KR, Smith MD, Collins SL (2016). Nutrient additions cause divergence of tallgrass prairie plant communities resulting in loss of ecosystem stability. *Journal of Ecology*, 104, 1478–1487.

Li L, Gao XP, Gui DW, Liu B, Zhang B, Li XY (2017). Stoichiometry in aboveground and fine roots of *Serip-*

- hidium korovinii* in desert grassland in response to artificial nitrogen addition. *Journal of Plant Research*, 130, 1–9.
- Li LJ, Zeng DH, Yu ZY, Fan ZP, Mao R, Peri PL (2011). Foliar N/P ratio and nutrient limitation to vegetation growth on Keerqin sandy grassland of Northeast China. *Grass & Forage Science*, 66, 237–242.
- Luo YJ, Qin G, Du GZ (2006). Importance of assemblage-level thinning: A field experiment in an alpine meadow on the Tibet Plateau. *Journal of Vegetation Science*, 17, 417–424.
- Mao R, Chen HM, Zhang XH, Shi FX, Song CC (2016). Effects of P addition on plant C:N:P stoichiometry in an N-limited temperate wetland of Northeast China. *Science of the Total Environment*, 559, 1–6.
- Mayor JR, Wright SJ, Turner BL (2014). Species-specific responses of foliar nutrients to long-term nitrogen and phosphorus additions in a lowland tropical forest. *Journal of Ecology*, 102, 36–44.
- Méndez M, Karlsson PS (2005). Nutrient stoichiometry in *Pinigicula vulgaris*: Nutrient availability, plant size, and reproductive status. *Ecology*, 86, 982–991.
- Miao SJ, Qiao YF, Han XZ (2006). Requirement of phosphorous for soybean cultivars nodulation and nitrogen fixation. *Soil and Crop*, 22, 276–278. [苗淑杰, 乔云发, 韩晓增 (2006). 大豆结瘤固氮对磷素的需求. 土壤与作物, 22, 276–278.]
- Ostertag R (2010). Foliar nitrogen and phosphorus accumulation responses after fertilization: An example from nutrient-limited Hawaiian forests. *Plant and Soil*, 334, 85–98.
- Peñuelas J, Poulter B, Sardans J, Ciais P, van der Velde M, Bopp L, Boucher O, Godderis Y, Hinsinger P, Llusia J, Nardin E, Vicca S, Obersteiner M, Janssens IA (2013). Human-induced nitrogen-phosphorus imbalances alter natural and managed ecosystems across the globe. *Nature Communications*, 4, 2934–2943.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Sterner RW, Elser JJ (2002). *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Suding KN, Collins SL, Gough L, Clark C, Cleland EE, Gross KL (2005). Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102, 4387–4392.
- Sun XM, Yu KL, Shugart HH, Wang G (2016). Species richness loss after nutrient addition as affected by N:C ratios and phytohormone GA<sub>3</sub> contents in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 9, 201–211.
- Townsend AR, Asner GP (2013). Multiple dimensions of resource limitation in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 4864–4865.
- Ventura M, Liboriussen L, Lauridsen TL, Søndergaard M, Jeppesen E (2008). Effects of increased temperature and nutrient enrichment on the stoichiometry of primary producers and consumers in temperate shallow lakes. *Freshwater Biology*, 53, 1434–1452.
- Vitousek P (1982). Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119, 553–572.
- Wang N, Xu SS, Jia X, Gao J, Zhang WP, Qiu YP (2013). Variations in foliar stable carbon isotopes among functional groups and along environmental gradients in China—A meta-analysis. *Plant Biology*, 15, 144–151.
- Yan ZB, Kim NY, Han WX, Guo YL, Han TS, Du EZ (2015). Effects of nitrogen and phosphorus supply on growth rate, leaf stoichiometry, and nutrient resorption of *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Soil*, 388, 147–155.
- Yuan ZY, Chen HY (2015). Negative effects of fertilization on plant nutrient resorption. *Ecology*, 96, 373–380.
- Zhang RY, Gou X, Bai Y, Zhao J, Chen LY, Song XY (2011). Biomass fraction of graminoids and forbs in N-limited alpine grassland: N:P stoichiometry. *Polish Journal of Ecology*, 59, 105–114.

责任编辑: 韩文轩 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈  
听语音, 看问答