

# 不同施氮水平对温带典型草原植物地上-地下生物量分配模式的影响

王晓薇<sup>1</sup>,牛萌楠<sup>1</sup>,张丽薇<sup>1</sup>,白文明<sup>2</sup>,李国勇<sup>1</sup>,陈安群<sup>1</sup>

(1.河南大学 生命科学学院;全球变化生态学国际联合实验室,河南 开封 475004;

2.中国科学院 植物研究所,北京 100093)

**摘要:**日益加剧的大气氮(N)沉降会增加陆地生态系统外源性氮输入,然而多水平氮沉降速率对生物量分配的研究相对缺乏.基于温带典型草原氮素添加梯度控制试验,分析了 8 个不同水平的氮素添加对生物量及其分配模式的影响.分析发现,N1,N2,N4,N8,N16,N32 和 N64 处理分别使地上生物量(Aboveground biomass,AGB)显著增加了 13.1%,27.5%,25.9%,25.5%,34.0%,54.1%和 62.1%.N32 和 N64 处理分别使地下生物量(Belowground biomass,BGB)提高 123.8%和 115.4%,而其他水平氮素添加处理没有显著影响 BGB.在氮素添加条件下,AGB 与 BGB 之间呈现异速生长关系且异速指数表明 BGB 比 AGB 积累增加更快,这与土壤含水量下降密切相关.研究结果不仅增强了对温带草原生物量生产响应氮沉降的认识,同时也为陆地碳循环模型构建提供科学依据.

**关键词:**氮沉降;草地;地上生物量;地下生物量;异速生长关系

**中图分类号:**S812

**文献标志码:**A

生物量分配是全球变化生态学和植物生态学中一个重要研究课题.在个体水平上,生物量分配通常采用植物根、茎、叶、果实之间的干质量之比或根冠比<sup>[1]</sup>.在群落或生态系统水平上,地上生物量(Aboveground biomass,AGB)与地下生物量(Belowground biomass,BGB)之间的异速关系常用来描述生物量分配<sup>[2]</sup>.植物生物量分配模式揭示了光合产物的利用,与植物生长发育、植被结构以及生态系统功能密切相关<sup>[3-5]</sup>.此外,生物量分配反映了植物对资源(如光、水分、养分等)供给的响应,表征植物的生态适应策略<sup>[6-8]</sup>.因此,开展资源供给变化条件下植物生物量分配模式的研究有利于提高植被结构动态和生态系统功能的准确预测能力.

日益加剧的大气氮沉降会增加陆地生态系统外源性氮输入,已成为重要的全球性环境问题<sup>[9]</sup>.研究表明,全球范围内大气氮沉降的程度和范围都在明显增加<sup>[10]</sup>,预计到 21 世纪中期,全球氮沉降量速率将达到  $2 \times 10^{14} \text{ g} \cdot \text{N} \cdot \text{a}^{-1}$ <sup>[11]</sup>.随着氮沉降的加剧,陆地生态系统的氮素有效性增强<sup>[12-14]</sup>,大大缓解了氮对植物生长和生物量生产的限制<sup>[15-16]</sup>.已有研究多通过氮素添加实验模拟大气氮沉降对生物量及其分配的影响,结果发现氮素添加对生物量及其分配模式的影响不尽相同<sup>[17-24]</sup>.潘庆民等<sup>[17]</sup>研究发现羊草种群的相对生物量随着氮素添加显著提高,但此结果仅适于羊草单一种群,无法上推到群落水平.BAI<sup>[21]</sup>研究表明对于成熟稳定的草地,氮素添加会降低植物群落的生物量.景明慧等<sup>[24]</sup>研究认为氮素添加对内蒙古典型草原群落地下生物量没有明显影响.还有研究表明在氮素添加水平较低的情况下,地下生物量表现为负响应,而地上生物量表现出正响应<sup>[25]</sup>.此外,关于氮素添加下生物量分配模式的研究结果也并不一致.在晋北农牧交错带草地上的一项氮素添加实验结果表明,植物群落地上生与地下生物量对于氮素添加的响应均是非线性的<sup>[26]</sup>.但是这一研究并未阐明地上与地下生物量之间的关系是否受氮素添加影响.对内蒙古温带草地 42 个优势物种以及青藏高寒草地 53 个优势物种的生物量调查分析发现,在自然条件下,植物地上-地下生物量之间呈现异

收稿日期:2021-05-01;修回日期:2021-08-22.

基金项目:国家自然科学基金(31770522;31971506)

作者简介:王晓薇(1997-),女,山西原平人,河南大学硕士研究生,研究方向为群落生态学,E-mail:wxx0331wxx@163.com.

通信作者:陈安群,E-mail:chenanqun03@163.com.

速生长关系,群落地下生物量分配更多<sup>[27]</sup>.SHIPLEY等<sup>[28]</sup>运用室内盆栽控制实验的方法探索植物叶与根的生长关系,发现地上-地下生物量异速生长关系在养分减少时发生了改变.养分供应减少时根系分配增加,符合最优分配理论.与之不同,PENG等<sup>[8]</sup>和YUE等<sup>[29]</sup>通过整合分析发现,氮素添加显著降低各生物群落的根冠比但未改变不同器官生物量之间的异速关系.总的来说,尽管以往关于氮素添加对生物量分配的影响已经开展大量研究,但是大多数研究都是基于两水平的氮素添加处理(对照和氮添加处理),多水平氮素添加对植物生物量分配模式研究相对匮乏.因此,相关研究结果无法真实反映日益加剧的大气氮沉降对生物量分配的影响.

草地约占陆地总面积的40.5%,储存了陆地生态系统中近30%的有机碳<sup>[30]</sup>,是陆地生态系统的重要组成部分.草地生产力相对较低,受人类干扰强度大,对资源供给变化的响应较为敏感.在草地上开展野外生态系统控制实验可操作性强,而且生物量数据相对容易获取,可以更好地探讨植物生物量分配模式对氮素添加的响应<sup>[31]</sup>.因此,本研究选择在内蒙古温带典型草原上开展多水平氮素添加控制实验,探讨温带草原植物生物量及其分配模式对氮素添加梯度的响应.基于对已有相关研究的总结,本研究提出以下2个假设:1)多水平氮素添加均会不同程度地增加温带典型草原植物生物量;2)氮素添加使地上生物量与地下生物量之间分配模式由异速关系转向等速关系.

## 1 研究区概况和方法

### 1.1 研究区概况

本研究在中国科学院植物研究所多伦恢复生态站进行.该生态站位于内蒙古自治区锡林郭勒盟多伦县境内(42°02'N,116°17'E,海拔高度为1324 m).研究区域气候属于大陆性温带季风气候,夏季温和湿润,冬季寒冷干燥,年平均气温为2.1℃,年平均降水量为385.5 mm,全年约90%降雨均集中于生长季.按中国土壤分类本区土壤类型为栗钙土,土壤pH约为6.84.该地区植被类型为典型温带干旱半干旱草原,优势种为多年生植物,包括克氏针茅(*Stipa Krylovii*)、冷蒿(*Artemisia Colgida*)、苔草(*Carex Korshinskyi*)、羊草(*Leymus Chinenss*)、菊叶委陵菜(*Potentilla tanacetifolia*)和冰草(*Agropyron Cristatum*)等.2003年7月,该生态站实验基地进行禁牧围封以排除外界干扰.

### 1.2 实验设计

本实验区设8个区组进行增氮和刈割处理,每个区组8块15 m×10 m的样地,每个样地周围围有宽为4 m的缓冲带.自2003年起每年的生长中期(7月初)进行氮素添加处理,人工均匀施尿素.每个区组随机分配8个氮梯度处理,分别为添加0(N0),1(N1),2(N2),4(N4),8(N8),16(N16),32(N32)和64(N64) g·N·m<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup>.自2005年起每年的9月进行刈割处理,其中4个区组割草,4个区组不割草.本研究仅于2015-2016年在不割草条件下增氮的4个区组进行数据采集.

### 1.3 植物样品采集与测定

在2015-2016年的生长季6月、7月和8月末取样,以此来调查氮素添加下生长季内的生物量变化及其分配对氮沉降的响应是否存在季节差异.在每个样地内随机选择一个0.5 m×0.5 m的样方.用剪刀沿茎基部剪下样方内的植物,装入纸袋做好标记带回实验室.然后在同一取样样方内,采用直径为5 cm的土钻,沿样方对角线靠中间打两钻0~20 cm的土壤,混合均匀过2 mm筛分离植物根系和土壤,用自来水分离出植物地下部分,装入纸袋做好标记带回实验室.然后,将取好的样品放入烘箱,在65℃下烘干48 h至恒质量,用电子天平称取植物样品干质量,地上部分对应AGB,地下部分对应BGB.

### 1.4 数据处理与分析

首先,对数据进行初步整理归纳,将生物量数据进行对数变换以使其符合正态分布.采用基于混合效应模型的重复测量方差分析(Repeated-measure analysis of variance, RMANOVA)检验氮素添加、观测时间及其相互作用对AGB和BGB的影响,应用最小二乘均值(Least Squares Means, LSMeans)拟合模型对氮素添加处理(N1, N2, N4, N8, N16, N32和N64)与对照处理(N0)进行成对比较.对2015-2016年的6次测量数据得出32个样地AGB和BGB平均值进行标准化主轴(Standardized major axis,

SMA)回归分析两者之间相关关系,并检验 SMA 回归方程斜率与 1.0 之间的差异显著性.另外,采用不同水平氮素添加处理下的 AGB 和 BGB 增量(氮素添加处理与对照之间差值)也进行 SMA 回归分析和斜率差异性检验.数据分析在 R version 4.0.3 中进行,SMA 分析在 SMATR(Standard Major Axis Tests and Routines Version 2.0)(<http://www.bio.mq.edu.au/ecology/SMATR/>)中进行,图表在 Microsoft Office Excel 2017 中绘制.

## 2 结果与分析

### 2.1 不同氮素添加水平对温带典型草原群落生物量的影响

多水平氮素添加条件下,温带典型草原群落 AGB 和 BGB 呈现显著的时间差异(图 1,表 1).对不同氮素添加水平下生物量数据进行重复测量方差分析结果显示,氮素添加显著影响 AGB 和 BGB(表 1),且其对 AGB 与 BGB 的影响呈现显著的时间波动(表 1).这表明氮素添加对 AGB 的影响随着观测时间发生变化.与 N0 相比,N1,N2,N4,N8,N16,N32 和 N64 分别使 AGB 显著增加了 13.1%,27.5%,25.9%,25.5%,34.0%,54.1% 和 62.1%(表 2).N32 和 N64 与 N0 相比使 BGB 显著地增加了 123.8% 和 115.4%(表 2),但是其余氮添加梯度下 BGB 与 N0 相比无显著差异(图 1).

表 1 氮素添加、观测时间及其交互作用对温带典型草原群落 AGB 和 BGB 影响的重复测量方差分析结果( $F$  值)

Tab. 1  $F$  values of repeated-measure two-way analysis of variance on the effects of nitrogen addition, measurement time and their interaction on AGB and BGB in a typical temperate steppe

试验组	df	AGB	BGB
N	7	11.40***	12.13***
Time	5	79.50***	14.07***
N×time	35	1.70*	0.90

注: \*  $P < 0.05$ , \*\*\*  $P < 0.001$ , df, 自由度.

表 2 氮素添加处理与对照处理间 AGB 和 BGB 的成对比较分析结果( $t$  值)

Tab. 2 Results( $t$  values) of pairwise tests on AGB and BGB between the nitrogen addition treatments and the control group

试验组	N1-N0	N2-N0	N4-N0	N8-N0	N16-N0	N32-N0	N64-N0
AGB	-1.98*	-3.88**	-3.80**	-3.84**	-4.96***	-6.94***	-7.20***
BGB	-0.06	-1.18	-3.42*	-1.48	-4.90*	-6.21*	-5.32*

注:  $P < 0.1$ , \*  $P < 0.05$ , \*\*  $P < 0.01$ , \*\*\*  $P < 0.001$ .

### 2.2 温带典型草原群落地上与地下生物量之间的相关关系

生物量数据的 SMA 分析结果发现,AGB 与 BGB 之间呈显著正相关关系(图 2),其斜率为 0.45(95%置信区间为 0.32~0.62)且与 1.0 差异显著( $P < 0.001$ ,图 2).这表明 BGB 比 AGB 积累更快,AGB-BGB 之间是异速关系.2015 和 2016 年不同水平氮素添加处理条件下 AGB 和 BGB 增量(氮素添加处理与对照之间差值,即  $\Delta$ AGB 和  $\Delta$ BGB)之间均呈现显著的正相关关系(图 3),其斜率分别为 0.14(95%置信区间为 0.10~0.22)和 0.24(95%置信区间为 0.16~0.36),均显著小于 1.0(两者  $P < 0.001$ ,图 3).这一结果说明随着氮素添加水平 BGB 的增加速率远大于 AGB 的增加速率,两者存在着异速增长关系. $\Delta$ AGB- $\Delta$ BGB 关系斜率与 AGB-BGB 关系斜率进行异质性检验,结果表明 2015 年以及 2016 年的  $\Delta$ AGB- $\Delta$ BGB 之间关系斜率与总 AGB-BGB 之间关系斜率相比均显著降低(2015 年,  $P = 0.001$ ; 2016 年,  $P = 0.015$ ),表明氮素添加处理未改变 AGB-BGB 之间异速关系,但将降低异速指数,即氮素添加条件下 BGB 增加更快.

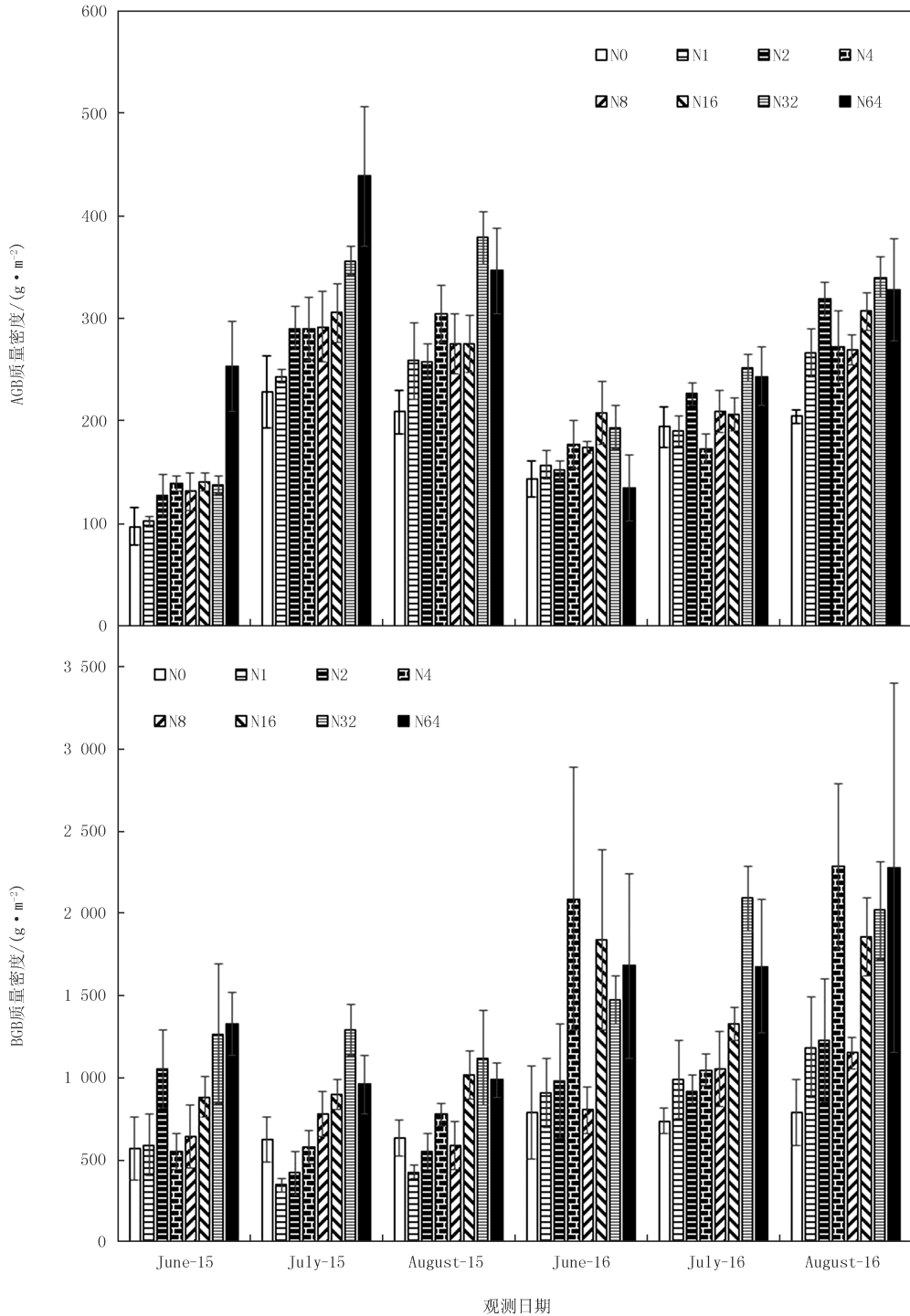


图1 不同水平氮素添加条件下温带典型草原群落AGB和BGB的变化

Fig.1 AGB and BGB under the multi-level nitrogen addition in a typical temperate steppe

### 3 讨论

本研究中,氮素添加显著提高了 AGB 和 BGB,符合提出的第一个假设.这也与王芳等<sup>[32]</sup>和沈豪等<sup>[33]</sup>的研究一致.已有研究表明,氮素不仅是植物结构的组成成分而且还在光合作用过程中发挥重要作用<sup>[34]</sup>,适量氮添加可以促进植物光合产物的提高<sup>[35]</sup>,生物量会随之增加.但也有研究发现长期持续的氮添加超过植物



氮需求时会对植物产生不利影响<sup>[36]</sup>,本研究中发现 10 年以上的氮添加仍然会提高生物量.这可能与本地自然植被比较稀疏,生物量提高潜力较大有关.大量研究表明,氮素添加会显著提高本地植物群落的盖度,进而大幅提高该生态系统生物量,也正因如此,关于长期氮素添加降低生物量的假说在该生态系统内可能需要更长的时间才会出现.此外,本研究发现氮素添加对 AGB 的影响随着观测时间发生变化,这与康树文<sup>[37]</sup>的研究结果基本一致.因为在植物生活史的不同时期,地上生物量变化较为显著,随着地上部生物量增多,光合速率会逐渐增加,对氮输入响应的阈值可能也会随之变化,进一步影响光合产物的变化对氮素添加的响应<sup>[38]</sup>.多水平氮素添加(N1,N2,N4,N8,N16,N32 和 N64)与 N0 相比,AGB 均显著增加,这与干旱草地上植物对氮素添加的响应结果一致<sup>[39]</sup>,这表明地上生物量对氮素添加极为敏感,土壤中可利用氮的增加使植物氮素限制得到缓解,加强植物间的光合作用和养分运输,植物将分配更多的生物量到地上组织,促进地上生物量积累.部分氮素添加(N1,N2,N4,N8 和 N16)与 N0 相比,BGB 差异并不显著,原因可能是半干旱草地受氮素限制程度较高<sup>[40]</sup>,研究所设置的低浓度氮素添加并没有完全满足植物地下部分生长的氮需求,且植物地上部分对氮素的响应比地下部分更敏感,所以出现了只有 N32 和 N64 浓度氮素添加下地下生物量显著增加的结果.

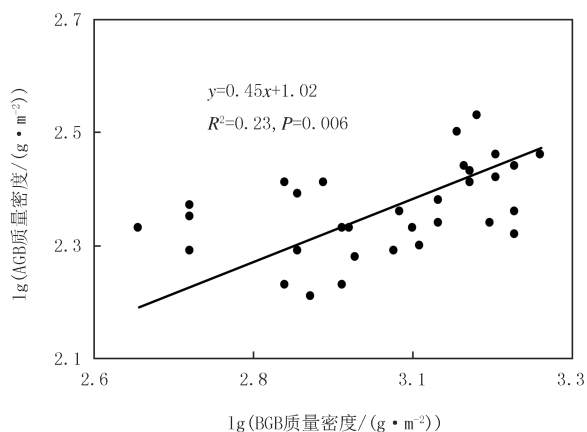


图2 温带典型草原群落AGB和BGB之间相关关系

Fig.2 Relationship between AGB and BGB in a typical temperate steppe

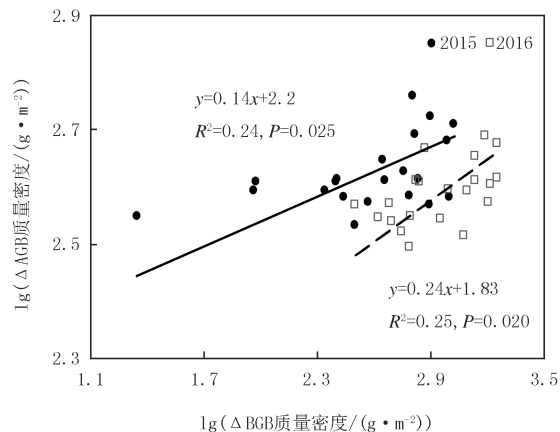


图3 2015-2016年不同水平氮添加条件下温带典型草原群落 ΔAGB和ΔBGB之间的关系

Fig.3 Relationships between ΔAGB and ΔBGB in 2015 and 2016 under different levels of nitrogen addition in a typical temperate steppe

地上生物量和地下生物量之间分配的相关关系用  $\lg(\text{AGB 质量密度}/(\text{g} \cdot \text{m}^{-2})) = \alpha \lg(\text{BGB 质量密度}/(\text{g} \cdot \text{m}^{-2})) + \lg \beta$  来表示,地上和地下生物量分配之间的增长关系可以用斜率  $\alpha$  来判断。 $\alpha$  等于 1.0,分配到地上和地下的生物量是等速的,该假说在维管束植物和森林生态系统中得到了验证<sup>[41]</sup>; $\alpha$  不等于 1.0,生物量分配是异速生长的,该假说在高寒草甸和灌丛中得到了验证<sup>[42-43]</sup>.以往有研究表明,草原生态系统在氮素添加后符合异速生长模式且地上生物量分配更多<sup>[23]</sup>.在本研究中,两年的 AGB-BGB 分配符合异速生长关系,斜率  $\alpha$  为 0.45,这表明在长期氮添加状态下,在氮水限制的半干旱草原中,群落生物量分配符合异速生长模型,但地下生物量分配更多.这并没有支持本研究提出的第二个假设,也与辛小娟等<sup>[23]</sup>的研究结果不一致.本研究中虽然减轻了氮素限制,但水分短缺也是温带典型草原的重要限制因素之一,地下生物量分配更多是为了获取更多的水资源.地上生物量增加 0.45 单位,地下生物量增加 1 单位,以此来获取更多的养分及水分.这与一般认为的氮输入增加后植物地下部分受到养分限制缓解,将更多的光合产物分配到地上部分来竞争更多光资源以谋求更好的发展不同<sup>[44]</sup>,此时主要原因是随着氮素增加土壤水分显著降低,植物分配更多地下生物量主要是为了减轻水分限制<sup>[45]</sup>.2015 年和 2016 年的  $\Delta\text{AGB}-\Delta\text{BGB}$  之间的回归关系均表明随着氮素添加水平 BGB 的增加速率远大于 AGB 的增加速率,存在异速关系,表明氮素添加处理未改变 AGB-BGB 之间异速生长关系,这与 PENG 等<sup>[8]</sup>和 YUE 等<sup>[29]</sup>的 Meta 分析结果一致.但斜率异质性检验结果表明,2015 和 2016 年的  $\Delta\text{AGB}-\Delta\text{BGB}$  之间关系斜率与总 AGB-BGB 之间关系斜率相比显著降低.这表明异速关

系虽未改变但异速指数降低,即氮素添加条件下 BGB 增加更快.本研究中在氮素添加条件下 BGB 增加更快,可能原因有以下几点:其一是土壤含水量随着氮梯度的增加而降低(数据未显示),那么此时植物由于受到水分限制,同时也导致不能充分利用氮素<sup>[46]</sup>,再有植物地上部分蒸腾作用水分散失多,所以为了吸收水分更多的生物量被分配到地下部分.其二是前人研究,约  $10 \text{ g} \cdot \text{N} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$  是内蒙古典型草原地上生物量的氮饱和量<sup>[47]</sup>,氮添加剂量继续增加可能仍会在一定程度上增加光合产物的量,但是由于地上生物量的氮饱和状态以及此时其他土壤养分限制,根据最优分配理论,更多的能量将分配到地下部分<sup>[28]</sup>.其三是随着 7 月增加氮输入后,虽然解除了一部分养分限制,但是植物老龄根增加了,降低了根系对养分的吸收效率,所以不得不分配更多的生物量到地下部分<sup>[48]</sup>.

综上所述,本研究中 AGB 随着氮素添加剂量的提高而增加,但是 BGB 仅在部分高剂量氮添加处理(N32 和 N64)中较对照相比有显著提高.在长期氮添加状态下,AGB-BGB 之间呈现异速关系且 BGB 比 AGB 积累更快.斜率差异性检验发现  $\Delta\text{AGB}-\Delta\text{BGB}$  关系斜率与 AGB-BGB 关系斜率相比显著降低,表明氮素添加处理未改变 AGB-BGB 之间异速关系,但降低了异速指数,即氮素添加条件下 BGB 增加更快.这与土壤含水量的降低有关.

**致谢:**感谢周振兴、宋欢欢、孙丹宇、李坤育以及中国科学院植物研究所多伦恢复生态站全体工作人员在野外实验工作中的帮助.

## 参 考 文 献

- [1] POORTER H, JAGODZINSKI A M, RUIZ-PEINADO R, et al. How does biomass distribution change with size and differ among species: An analysis for 1200 plant species from five continents[J]. *New Phytologist*, 2015, 208(3): 736-749.
- [2] MCCARTHY M C, ENQUIST B J. Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation[J]. *Functional Ecology*, 2007, 21(4): 713-720.
- [3] COUPLAND R T. *Natural grasslands: Introduction and western hemisphere*[M]. Amsterdam: Elsevier, 1992.
- [4] KUZYAKOV Y, DOMANSKI G. Carbon input by plants into the soil[J]. *Journal Plant Nutrition Soil Science*, 2000, 163(4): 421-431.
- [5] LIU R, YANG X J, GAO R R, et al. Allometry rather than abiotic drivers explains biomass allocation among leaves, stems and roots of *Artemisia* across a large environmental gradient in China[J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(2): 1026-1040.
- [6] YANG Y H, FANG J Y, MA W H, et al. Large-scale pattern of biomass partitioning across China's grasslands[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2010, 19(2): 268-277.
- [7] SMITH-MARTIN C M, XU X, MEDVIGY D, et al. Allometric scaling laws linking biomass and rooting depth vary across ontogeny and functional groups in tropical dry forest lianas and trees[J]. *New Phytologist*, 2019, 226(3): 714-726.
- [8] PENG Y F, YANG Y H. Allometric biomass partitioning under nitrogen enrichment: Evidence from manipulative experiments around the world[J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 28918.
- [9] LIU X J, ZHANG Y, HAN W X, et al. Enhanced nitrogen deposition over China[J]. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [10] GALLOWAY J N, DENTENER F J, CAPONE D G, et al. Nitrogen cycles: past, present, and future[J]. *Biogeochemistry*, 2004, 70(2): 153-226.
- [11] GALLOWAY J N, TOWNSEND A R, ERISMAN J W, et al. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions[J]. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [12] ZHANG C J, YANG Z L, SHEN J P, et al. Impacts of long-term nitrogen addition, watering and mowing on ammonia oxidizers, denitrifiers and plant communities in a temperate steppe[J]. *Applied Soil Ecology*, 2018, 130: 241-250.
- [13] DU E Z, TERRER C, PELLEGRINI A F A, et al. Global patterns of terrestrial nitrogen and phosphorus limitation[J]. *Nature Geoscience*, 2020, 13(3): 221-226.
- [14] GAO Y, SUN S N, XING F, et al. Nitrogen addition interacted with salinity-alkalinity to modify plant diversity, microbial PLFAs and soil coupled elements: a 5-year experiment[J]. *Applied Soil Ecology*, 2019, 137: 78-86.
- [15] VITOUSEK P M, HOWARTH R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur[J]. *Biogeochemistry*, 1991, 13(2): 87-115.
- [16] FRINK C R, WAGGONER P E, AUSUBEL J H. Nitrogen fertilizer: retrospect and prospect[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1999, 96(4): 1175-1180.
- [17] 潘庆民, 白永飞, 韩兴国, 等. 氮素对内蒙古典型草原羊草种群的影响[J]. *植物生态学报*, 2005, 29(2): 311-317.  
PAN Q M, BAI Y F, HAN X G, et al. Effects of nitrogen additions on a *Leymus chinensis* population in typical steppe of Inner Mongolia [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2005, 29(2): 311-317.

- [18] 韩会阁,尚振艳,牛得草,等.氮素添加对黄土高原典型草原植物比叶面积及其重要值的影响[J].草地学报,2015,23(1):69-74.  
HAN H G, SHANG Z Y, NIU D C, et al. Effect of nitrogen addition on the specific leaf area and important value of dominant species in the typical steppe of the loess plateau, China[J]. *Acta Agretrir Sinica*, 2015, 23(1): 69-74.
- [19] 郭旋,胡中民,李胜功,等.氮磷添加对内蒙古温带典型草原地下生物量的影响[J].生态学杂志,2021,40(4):929-939.  
GUO X, HU Z M, LI S G, et al. Effects of nitrogen and phosphorus additions on belowground biomass in a typical steppe of Inner Mongolia temperate grassland[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2021, 40(4): 929-939.
- [20] MACK M C, SCHUUR E A G, BRET-HARTE M S, et al. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization[J]. *Nature*, 2004, 431(7007): 440-443.
- [21] BAI Y F, WU J G, CLARK C M, et al. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16(2): 358-372.
- [22] SU J Q, LI X R, LI X J, et al. Effects of additional N on herbaceous species of desertified steppe in arid regions of China: a four-year field study[J]. *Ecological Research*, 2013, 28(1): 21-28.
- [23] 辛小娟,王刚,杨莹博,等.氮、磷添加对亚高山草甸地上/地下生物量分配的影响[J].生态科学,2014,33(3):452-458.  
XIN X J, WANG G, YANG Y B, et al. Effects of N, P addition on above/below ground biomass allocation in a sub-alpine meadow[J]. *Ecological Science*, 2014, 33(3): 452-458.
- [24] 景明慧,贾晓彤,张运龙,等.长期氮添加对内蒙古典型草原植物地上、地下生物量及根冠比的影响[J].生态学杂志,2020,39(10):3185-3193.  
JING M H, JIA X T, ZHANG Y L, et al. Effects of long-term nitrogen addition on community aboveground and belowground biomass and their ratio in a typical steppe of Inner Mongolia[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(10): 3185-3193.
- [25] WANG J, GAO Y Z, ZHANG Y H, et al. Asymmetry in above- and belowground productivity responses to N addition in a semi-arid temperate steppe[J]. *Global Change Biology*, 2019, 25(9): 2958-2969.
- [26] 蒯晓妍.不同水平氮添加对北方农牧交错带草地植物群落多样性和生产力的影响[D].太原:山西农业大学,2019.  
KUAI X Y. Effects of different levels of nitrogen addition on the diversity and productivity of grassland plant community in northern agropastoral ecotone[D]. Taiyuan: Shanxi Agricultural University, 2019.
- [27] 王亮,牛克昌,杨元合,等.中国草地生物量地上-地下分配格局:基于个体水平的研究[J].中国科学:生命科学,2010,40(7):642-649.  
WANG L, NIU K C, YANG Y H, et al. Patterns of above- and belowground biomass allocation in China's grasslands: evidence from individual-level observations[J]. *Scientia Sinica (Vita)*, 2010, 40(7): 642-649.
- [28] SHIPLEY B, MEZIANE D. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation[J]. *Functional Ecology*, 2002, 16(3): 326-331.
- [29] YUE K, FORNARA D A, LI W, et al. Nitrogen addition affects plant biomass allocation but not allometric relationships among different organs across the globe[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(3): 361-371.
- [30] KNAPP A K, FAY P A, BLAIR J M, et al. Rainfall variability, carbon cycling, and plant species diversity in a mesic grassland[J]. *Science*, 2002, 298(5601): 2202-2205.
- [31] KNAPP A K, SMITH M D. Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production[J]. *Science*, 2001, 291(5503): 481-484.
- [32] 王芳,张军辉,谷越,等.氮添加对树木光合速率影响的 meta 分析[J].生态学杂志,2017,36(6):1539-1547.  
WANG F, ZHANG J H, GU Y, et al. Meta-analysis of the effects of nitrogen addition on photosynthesis of forests[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, 36(6): 1539-1547.
- [33] 沈豪,董世魁,李帅,等.氮添加对高寒草甸植物功能群数量特征和光合作用的影响[J].生态学杂志,2019,38(5):1276-1284.  
SHEN H, DONG S K, LI S, et al. Effects of nitrogen addition on the quantitative characteristics and photosynthesis of different plant functional groups in an alpine meadow of Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(5): 1276-1284.
- [34] DAVIES W J, BACON M A, THOMPSON D S, et al. Regulation of leaf and fruit growth in plants growing in drying soil: exploitation of the plants' chemical signalling system and hydraulic architecture to increase the efficiency of water use in agriculture[J]. *Journal of Experimental Botany*, 2000, 51(350): 1617-1626.
- [35] FANG Y, XUN F, BA I W, et al. Long-Term Nitrogen Addition Leads to Loss of Species Richness Due to Litter Accumulation and Soil Acidification in a Temperate Steppe[J]. *PLoS ONE*, 2012, 7(10): e47369.
- [36] JOHN A, WILLIAM M D, KNUTE N, et al. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: Hypotheses revisited[J]. *BioScience*, 1998, 48(11): 921-934.
- [37] 康树文.氮磷添加对内蒙古典型草原植物群落结构和季节动态的影响[D].呼和浩特:内蒙古大学,2019.  
KANG S W. Effects of nitrogen and phosphorus additions on plant community structure and seasonal dynamics in typical grassland of Inner Mongolia[D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2019.
- [38] VOGT K A, GRIER C C, VOGT D J. Production, turnover, and nutrient dynamics of above- and below-ground detritus of world forests

- [J]. *Advances in Ecological Research*, 1986, 15: 303-377.
- [39] WANG J F, KNOPS J M H, BRASSIL C E, et al. Increased productivity in wet years drives a decline in ecosystem stability with nitrogen additions in arid grasslands[J]. *Ecology*, 2017, 98(7): 1779-1786.
- [40] MAO R, ZHANG X H, SONG C C. Effects of nitrogen addition on plant functional traits in freshwater wetland of Sanjiang Plain, Northeast China[J]. *Chinese Geographical Science*, 2014, 24(6): 674-681.
- [41] CHENG D L, NIKLAS K J. Above-and below-ground biomass relationships across 1534 forested communities[J]. *Annals of Botany*, 2007, 99: 95-102.
- [42] XIONG F, NIE X, YANG L, et al. Biomass partitioning pattern of *Rheum tanguticum* on the Qinghai-Tibet Plateau was affected by water-related factors[J]. *Plant Ecology*, 2021, 222(4): 1-11.
- [43] 陈国鹏, 杨克彤, 王立, 等. 甘肃南部 7 种高寒杜鹃生物量分配的异速生长关系[J]. *植物生态学报*, 2020, 44(10): 1040-1049.  
CHEN G P, YANG K T, WANG L, et al. Allometric relations for biomass partitioning of seven alpine *Rhododendron* species in south of Gansu[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(10): 1040-1049.
- [44] CHAPIN F S, BLOOM A J, FIELD C B, et al. Plant-responses to multiple environmental-factors[J]. *Bioscience*, 1987, 37: 49-57.
- [45] MA A N, YU G R, HE N P, et al. Above and below ground biomass relationships in China's grassland vegetation[J]. *Quaternary Sciences*, 2014, 34(4): 769-776.
- [46] PENG S Z, YANG S H, XU J Z, et al. Nitrogen and phosphorus leaching losses from paddy fields with different water and nitrogen managements[J]. *Paddy and Water Environment*, 2011, 9(3): 333-342.
- [47] WANG R Z, ZHANG Y H, HE P, et al. Intensity and frequency of nitrogen addition alter soil chemical properties depending on mowing management in a temperate steppe[J]. *Journal of Environmental Management*, 2018, 224: 77-86.
- [48] DOLEZAL J, JANDOVA V, MACEK M, et al. Contrasting biomass allocation responses across ontogeny and stress gradients reveal plant adaptations to drought and cold[J]. *Functional Ecology*, 2021, 35(1): 32-42.

## Effects of multi-level nitrogen addition on plant above-and below-ground biomass allocation in a typical temperate steppe

Wang Xiaowei<sup>1</sup>, Niu Mengnan<sup>1</sup>, Zhang Liwei<sup>1</sup>, Bai Wenming<sup>2</sup>, Li Guoyong<sup>1</sup>, Chen Anqun<sup>1</sup>

(1. International Joint Research Laboratory for Global Change Ecology; School of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, China;

2. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract:** Increasing atmospheric nitrogen (N) deposition will enhance exogenous N input to terrestrial ecosystems. However, plant biomass allocation in response to multi-level N deposition is still not clear. Here, a field manipulative experiment with N addition was conducted to examine the effect of multi-level N addition on plant biomass and its allocation (above- vs. below-ground biomass) in a typical temperate steppe, northern China. The results showed that N<sub>1</sub>, N<sub>2</sub>, N<sub>4</sub>, N<sub>8</sub>, N<sub>16</sub>, N<sub>32</sub> and N<sub>64</sub> significantly increased aboveground biomass (AGB) by 13.1%, 27.5%, 25.9%, 25.5%, 34.0%, 54.1% and 62.1% respectively. However, belowground biomass (BGB) was only stimulated under high-level N addition treatments (i.e. 123.8% for N<sub>32</sub>, 115.4% for N<sub>64</sub>). Under the long-term N addition treatment, there was an allometric relationship between AGB and BGB in this study, and the allometric exponent indicated that BGB increased faster than AGB resulting from the decreased soil moisture. The findings not only enhance the understanding of plant biomass allocation in response to N deposition in the temperate steppe, but also provide scientific basis for the construction of terrestrial carbon cycling model.

**Keywords:** nitrogen deposition; grassland; aboveground biomass; belowground biomass; allometric relationship

[责任编辑 刘洋 杨浦]