氮素添加对内蒙古退化草原生产力的短期影响

王 晶^{1,2} 王姗姗^{1,2} 乔鲜果^{1,2} 李 昂¹ 薛建国¹ 哈斯木其尔^{1,2} 张学耀^{1,2}
黄建辉^{1*}

¹中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093; ²中国科学院大学生命科学学院, 北京 100049

摘 要 不合理的土地利用方式以及气候变化导致我国草原生态系统普遍退化, 主要表现在土壤养分降低、植被覆盖度减少、生产力下降。外源氮素添加是促进退化草原尽快恢复的一项重要措施, 尤其是对那些退化较为严重的草原。该研究选取内蒙古东乌珠穆沁旗不同退化程度(轻度、中度和重度)的草原群落, 于2014–2015年开展连续两年的氮素添加实验, 设置对照(不添加)、低水平(5.0 g N·m⁻²·a⁻¹)、中水平(10.0 g N·m⁻²·a⁻¹)和高水平(20.0 g N·m⁻²·a⁻¹) 4种氮素添加处理, 探讨退化草原群落生产力在恢复过程中对不同水平氮素添加的响应。结果显示: (1)高、中水平氮素添加显著提高了轻度退化群落的地上生物量, 分别比对照增加了53.1%、51.6%, 氮素各水平添加对中度、重度群落地上生物量无显著影响; (2)高、中水平氮素添加显著提高了轻度退化群落中多年生根茎型禾草地上生物量, 分别比对照增加了45.1%、47.7%, 而多年生杂类草地上生物量分别比对照减少了37.4%、42.1%, 但中度和重度退化群落各功能群生物量的响应不显著; (3)三种水平氮素添加对轻、中、重度退化群落物种丰富度在试验期间均没有显著影响。研究结果表明氮素添加有助于提高轻度退化草原中多年生根茎型禾草的生物量, 进而提高群落的生物量, 但多年生杂类草会被逐渐替代, 导致生物量降低, 可见施氮对草原恢复的影响取决于草原退化程度。

关键词 退化草原; 氮添加; 地上生物量; 植物功能群; 物种丰富度

引用格式: 王晶, 王姗姗, 乔鲜果, 李昂, 薛建国, 哈斯木其尔, 张学耀, 黄建辉 (2016). 氮素添加对内蒙古退化草原生产力的短期影响. 植物生态学报, 40, 980–990. doi: 10.17521/cjpe.2016.0141

Influence of nitrogen addition on the primary production in Nei Mongol degraded grassland

WANG Jing^{1,2}, WANG Shan-Shan^{1,2}, QIAO Xian-Guo^{1,2}, LI Ang¹, XUE Jian-Guo¹, HASI Muqier^{1,2}, ZHANG Xue-Yao^{1,2}, and HUANG Jian-Hui^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ²College of Life Sciences, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract

Aims Irrational utilization and global climate change have caused degradation of grassland ecosystems in northern China with low soil fertility, decreased vegetation coverage and productivity. Nitrogen addition has been suggested an effective way to enhance restoration of those degraded grasslands. In this study, we selected a typical steppe with three different degrading levels, including lightly, moderately and heavily degraded communities, in East Ujimqin, Nei Mongol. Our objectives of this study are to examine if and how nitrogen (N) addition can enhance restoration of those degraded grasslands.

Methods Treatments with four levels of N addition (0, 5.0, 10.0 and 20.0 g N·m⁻²·a⁻¹) were conducted to each of the three degraded communities from 2014 to 2015. Nitrogen was applied as urea in June of both years. Aboveground biomass was collected at the species level in 1 m × 1 m plot in August each year, all species biomass was summed as net primary production, and biomass of plant functional groups was calculated by perennial rhizome grasses, perennial bunchgrasses, perennial forbs, shrubs and semi-shrubs, annuals and biennials.

Important findings Our results showed that the high (20.0 g N·m⁻²·a⁻¹) and medium level N addition (10.0 g N·m⁻²·a⁻¹) significantly increased the aboveground biomass of the slightly degraded community by 53.1% and 51.6% compared with no N addition. N addition had no significant effects on the moderately and heavily degraded communities. N addition with high and medium levels increased aboveground biomass of perennial rhizome grasses by 45.1% and 47.7%, but decreased that of perennial forbs by 37.4% and 42.1% at the slightly degraded

收稿日期Received: 2016-04-18 接受日期Accepted: 2016-05-26

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: jhhuang@ibcas.ac.cn)

community. Our results indicated that N addition could increase the growth of perennial rhizome grasses, and the growth of perennial forbs was suppressed consequently. Our results suggest that even the application of N fertilizers can only be helpful to restoration of those slightly degraded grasslands. Besides, N addition had no significant effects on species richness in different degraded communities indicating the fact that the study may not last long enough. For the purpose of increasing aboveground biomass of degraded grassland, we should not only consider the type and quantity of fertilization, but also the attribute of the degraded communities. In addition, the response of degraded community in biomass may strongly be impacted by degrading level of studied grassland.

Key words degraded grassland; nitrogen addition; aboveground biomass; plant functional group; species richness

Citation: Wang J, Wang SS, Qiao XG, Li A, Xue JG, Hasi M, Zhang XY, Huang JH (2016). Influence of nitrogen addition on the primary production in Nei Mongol degraded grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 980–990. doi: 10.17521/cjpe.2016.0141

草原生态系统是陆地上最大的生态系统类型, 约占陆地面积的24%, 不仅是畜牧业生产的重要基地, 也是防止土地风蚀沙化、涵养水源的重要生态屏障。我国是世界上第二大草地资源国家, 草原总面积达4亿hm² (孙鸿烈, 2005)。自20世纪80年代以来, 由于人类活动及气候变化的影响, 我国天然草原出现不同程度的退化, 表现为生产力降低、生物多样性减少, 生态系统服务功能减弱等严重问题 (刘钟龄等, 2002; Kang *et al.*, 2007)。草原退化导致地表覆盖度降低, 加重了土壤风蚀、沙化等过程, 促使土壤养分流失, 使得草原退化陷入恶性循环。

氮素作为植物的重要营养元素之一, 对植物生长发育起着至关重要的作用。已有研究表明氮素添加可以促进草原生态系统地上部生长, 引起地上生物量增加 (LeBauer & Treseder, 2008; Song *et al.*, 2012; Huff *et al.*, 2015), 同时也可以改变土壤有效氮含量, 提高土壤氮初期矿化速率 (Sirulnik *et al.*, 2007), 加快土壤有机物分解及养分释放速率, 进而提高群落净初级生产力 (Mansson & Falkengren-Grerup, 2003; Ring *et al.*, 2011)。

氮素添加也能影响草原生态系统物种多样性和群落稳定性 (Tilman & Downing, 1994; Gough *et al.*, 2000; Bai *et al.*, 2004)。一方面, 氮素添加能促使群落中稀有种丢失 (Wedin & Tilman, 1996; Suding *et al.*, 2005; Lan & Bai, 2012; Huff *et al.*, 2015), 降低物种多样性, 最终导致生态系统稳定性下降 (Yang *et al.*, 2012); 另一方面, 氮素添加能提高生物量对降水量变化的敏感性, 从而增加生物量年际变异, 降低群落稳定性 (Hautier *et al.*, 2014)。欧洲和北美的施肥实验也显示, 氮素添加可加速物种生长速率和优势度, 减少物种丰富度 (Clark & Tilman, 2008)。

因此, 氮素添加对草原群落的影响具有两面性, 一方面提高群落净初级生产力, 另一方面降低群落物种丰富度。Bai等(2010)在内蒙古典型草原的研究表明, 天然草原氮素添加可以显著提高群落的初级生产力, 但减少群落的物种丰富度。大量研究表明氮素添加能促进退化群落生产力的恢复, 但不同的草地类型恢复程度差异较大 (李本银等, 2004; 张铜会等, 2008)。对非洲稀树草原氮添加实验表明, 氮素添加并不能提高群落生产力, 加水则有助于养分贫瘠草原生产力的提高 (Seagle & McNaughton, 1993)。因此, 关于氮素添加对不同退化程度草原生产力的恢复有待进一步探讨。

植物生产力和物种多样性是生态系统结构和功能的重要指标, 研究氮素增加对退化草原植物生产力和物种多样性的影响, 对于治理退化草原尤为重要。本研究以群落地上生物量为主要划分依据, 同时考虑了群落中功能群的组成, 将研究样地划分为轻度退化、中度退化和重度退化三个不同退化程度的群落, 旨在研究外源氮素添加对草原生产力的恢复是否与退化程度有关? 氮素添加对退化草原恢复的影响是否受植物功能群组成的限制?

1 材料和方法

1.1 研究地概况

本研究在中国科学院植物研究所东乌珠穆沁草原生态系统管理研究站展开, 研究样地位于内蒙古锡林郭勒盟东乌珠穆沁旗乌里雅斯太镇(45.49° N; 116.97° E, 海拔867 m)。该地区属于北温带大陆性气候, 年平均气温1.4 °C, 2013年(处理前)年降水量为194 mm, 2014年(处理开始)年降水量为199 mm, 2015年为213 mm。降水集中在6–8月, 约占全年降

doi: 10.17521/cjpe.2016.0141

水量的70%。该区主要土壤类型为栗钙土。研究地的主要物种有大针茅(*Stipa grandis*)、羊草(*Leymus chinensis*)、黄囊薹草(*Carex korshinskii*)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)、银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)等。由于长期过度放牧,导致该地区草原普遍处于不同程度的退化状态,生产力显著降低,严重影响当地的畜牧业生产(Li *et al.*, 2012)。

1.2 试验设计

将本底群落地上生物量作为主要划分标准,同时考虑了该样地群落组成,将研究地划分为轻度退化(I区)、中度退化(II区)、重度退化(III区) 3个不同程度的退化群落(李博, 1997; 姜晔等, 2010)。实验设计为裂区设计, 3种不同退化群落即为3个裂区, 每一个裂区内采用完全随机方式进行氮素添加, 设置对照(不添加N)、低水平(5.0 g N·m⁻²·a⁻¹)、中水平(10.0 g N·m⁻²·a⁻¹)以及高水平(20.0 g N·m⁻²·a⁻¹) 4种处理。轻度退化群落设8次重复共32个样方, 中度退化群落设6次重复共24个样方, 重度退化群落设8次重复共32个样方, 每个样方的面积为10 m × 10 m。

2013年本底调查结果显示, 轻度退化群落地上生物量为190.0 g·m⁻², 该类型中多年生根茎型禾草、多年生丛生型禾草、多年生杂类草生物量占群落中总生物量的比例相近, 3个功能群对群落总生物量的贡献比例达77.1%; 中度退化群落地上生物量为154.0 g·m⁻², 多年生丛生型禾草生物量占群落中总生物量的比例最大达43.9%, 多年生杂类草生物量占群落中总生物量的比例38.2%; 重度退化群落地上生物量为108.9 g·m⁻², 多年生杂类草生物量占群落中总生物量比例最大达52.6%, 多年生丛生型

禾草生物量占群落总生物量比例37.6% (表1)。

为了保证施肥效果, 施肥时间选择在生长季雨季来临之前, 通常选择5月底或6月初。将预先称好相应剂量的颗粒状尿素肥料一次性均匀撒在样方内进行养分添加。2014年和2015年施肥日期分别为5月28日和6月4日。对照处理不采取任何措施。

1.3 群落生物量测定

于2013–2015年每年8月中旬, 在每个处理小区内随机放置面积为1 m × 1 m的样方, 进行群落调查, 按物种测定株高、密度(株丛数)、地上生物量。将样方内物种齐地面刈割, 带回实验室于70 °C烘干至恒量, 按不同物种分别称取生物量(精度为0.01 g), 通过对每个小样方内各个种的干物质质量累加计算样方总地上生物量(g·m⁻²), 由于该样地植物在冬季地上部分全部凋亡, 因此每年植物群落的地上生物量可以代表群落的地上净初级生产力(ANPP)。根据样地内物种成分划分为5种功能型类群, 包括多年生根茎型禾草(PR)、多年生丛生禾草(PB)、多年生杂类草(PF)、灌木及半灌木(SS)和一、二年生植物(AB)。其中多年生根茎型禾草主要有羊草, 多年生丛生型禾草主要有大针茅、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等, 多年生杂类草主要有黄囊薹草、二裂委陵菜、银灰旋花等, 灌木及半灌木主要有冷蒿(*Artemisia frigida*)、狭叶锦鸡儿(*Caragana stenophylla*)等, 一、二年生植物主要有猪毛菜(*Salsola collina*)、猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、灰绿藜(*Chenopodium glaucum*)等。

1.4 土壤养分测定

2015年6–8月每月月底采集土壤样品, 每个小

表1 未添加氮处理时不同退化群落属性表(平均值±标准误差)
Table 1 Properties of the degraded community before the N addition treatment (mean ± SE)

	轻度退化 Slightly degraded	中度退化 Moderately degraded	重度退化 Heavily degraded
地上净初级生产力 ANPP (g·m ⁻²)	190.04 ± 12.45 ^a	154.02 ± 14.60 ^b	108.85 ± 6.53 ^c
物种丰富度 Species richness	10.36 ± 0.32 ^a	8.95 ± 0.34 ^b	7.34 ± 0.34 ^c
多年生根茎型禾草 PR (%)	20.08 ± 1.88 ^a	16.49 ± 2.24 ^b	10.42 ± 1.75 ^c
多年生丛生型禾草 PB (%)	27.13 ± 2.64 ^a	43.91 ± 3.67 ^b	37.58 ± 3.5 ^b
多年生杂类草 PF (%)	29.92 ± 2.16 ^a	38.15 ± 2.85 ^b	52.55 ± 3.5 ^c
一、二年生植物 AB (%)	21.59 ± 2.07 ^a	2.39 ± 0.82 ^b	2.84 ± 1.03 ^b
灌木及半灌木 SS (%)	2.80 ± 0.65 ^{ns}	3.34 ± 1.32 ^{ns}	5.74 ± 2.29 ^{ns}

单因素方差分析不同退化程度群落地上净初级生产力及物种丰富度, 以及功能群比例之间的差异, Duncan's多重比较进行不同退化程度间差异分析, 不同字母表示有显著性差异($p < 0.05$), ns表示无显著性差异($p > 0.05$)。
Significant differences between degraded grasslands were reported from one-way ANOVA as ns, $p > 0.05$, and with the different letters were significantly different in Duncan's multiple $p < 0.05$; AB, annuals and biennials; ANPP, aboveground net primary production; PB, perennial bunchgrasses; PF, perennial forbs; PR, perennial rhizome grasses; SS, shrubs and semi-shrubs.

区样方内随机选取3个采样点,用直径3.5 cm的土钻于0–10 cm深度取样,去除根系和石块等杂物后,将同一小区内的土壤混合均匀,采用四分法将混合均匀的土样带回实验室分装保存,其中一部分采用称量法测定土壤含水量,一部分置于4 °C冰箱中保存,以用于土壤无机氮的测定。采用KCl浸提,全自动流动分析仪(FLAstar 5000 Analyzer, Foss Tecator, Hillerød, Denmark)测定土壤铵态氮和硝态氮含量。

1.5 数据分析

数据分析利用SAS v.8.0 (SAS Institute, Cary, USA, 2001)统计分析软件。采用混合线性模型(mixed linear model)方法分析氮添加对不同退化程度群落生物量及物种丰富度的影响。2013年群落调查本底值作为该模型中的协变量,将氮素添加处理和退化程度作为固定效应,年份作为随机效应,分析各因子单独及交互作用对群落初级生产力及物种丰富度的影响(表2)。同一年份同一退化类型处理间的差异采用非平衡单因素方差分析方法,用Duncan多重比较法进行差异显著性检验($\alpha = 0.05$)。

表2 氮素添加量(CN)、退化程度(T)、处理年限(Y)以及它们的交互作用对群落地上净初级生产力及物种丰富度的线性混合模型分析。其中氮添加量(CN)、退化类型(T)作为固定效应,处理年限(Y)作为随机效应
Table 2 Analyses with mixed linear model for species richness and above-ground biomass using treatment (N), type (T) and their interactions as fixed effects, year (Y) as random effect

	df	地上净初级生产力 Aboveground net primary production		物种丰富度 Species richness	
		F	p	F	p
Type (T)	2	18.02	0.000 1	3.98	0.020 5
CN	3	3.17	0.026 0	1.85	0.140 8
Y	1	36.70	0.000 1	28.91	0.000 1
CN × Y	5	3.17	0.026 0	1.85	0.140 9
CN × T	6	0.58	0.745 9	1.80	0.101 2
T × Y	2	10.87	0.000 1	3.98	0.020 5
CN × T × Y	12	0.58	0.745 8	1.81	0.101 1

2 结果和分析

2.1 氮素添加对退化群落土壤氮含量的影响

不同退化程度群落中土壤铵态氮和硝态氮含量均随氮素添加水平增加而增加(图1)。其中轻度退化区中水平(10.0 g N·m⁻²·a⁻¹)和高水平(20.0 g N·m⁻²·a⁻¹)氮素添加处理后土壤硝态氮含量分别为11.3 mg N·kg⁻¹和15.1 mg N·kg⁻¹,显著高于对照($p < 0.01$)(图1I)。

中度退化区高水平处理土壤铵态氮含量显著高于对照($p < 0.05$),其他水平无显著性差异。高水平、中水平处理土壤硝态氮含量分别为12.0和12.9 mg N·kg⁻¹,显著高于对照($p < 0.05$)(图1II)。

重度退化区土壤铵态氮与土壤硝态氮随着氮素增加有一定程度的增加趋势,但与对照相比均无显著性差异。另外,氮素添加后,轻度退化区土壤无机氮含量较中度退化区、重度退化区无机氮含量高,土壤养分状况最好,显示有较高的养分保持能力。氮素各水平处理并未对三个分区中0–10 cm土层中土壤含水量造成影响,保持在6.0%–8.5%之间(图1III)。

2.2 氮素添加对退化群落地上生物量的影响

年际间群落地上生物量差异显著($p < 0.01$)(图2)。在轻度退化区,氮素添加显著提高了群落地上生物量,且处理效应发生在施肥的第二年。与对照相比,高水平、中水平氮素添加使群落地上生物量分别增加了53.1%和51.6%,高于低水平处理群落地上生物量(图2I)。

中度退化区,3个水平氮素添加均未显著提高群落地上生物量,年际间群落地上生物量增加也较为缓慢,2015年比2013年仅增加7.7% (图2II)。

重度退化区不同氮素处理均未显著提高群落地上生物量,但年际间群落地上生物量变化较大,2015年与2013年相比,对照组年际之间增加了35.9%,处理组年际之间平均增加了43.5% (图2III)。

就恢复程度而言,2015年生物量与2013年相比,氮素添加促使轻度退化群落生产力提高了34.8%,比中度、重度退化区恢复程度分别高20.1%和13.6%。

2.3 氮素添加对植物功能群地上生物量的影响

氮素添加没有改变群落物种丰富度(图3)。在轻度退化区,高、中水平氮素添加显著提高了群落中多年生根茎型禾草生物量,降低了多年生杂类草生物量,但对多年生丛生型禾草,一、二年生植物,灌木及半灌木地上生物量均无显著影响。与对照相比,高、中水平氮素添加处理后轻度退化群落中多年生根茎型禾草地上生物量显著增加了45.1%、47.7%,而多年生杂类草地上生物量减少了37.4%、42.1%。2013–2015年,多年生丛生型禾草生物量占群落总生物量比例处于27.6%–31.2%之间。灌木及半灌木生物量占群落总生物量的比例仅为1.1%–2.6%,一、

图1 2015年不同浓度氮素处理对不同退化类型中0–10 cm土层土壤铵态氮、土壤硝态氮、土壤含水量的线性混合模型分析(平均值±标准误差)。采用Duncan多重比较进行处理间的差异分析,相同字母表示处理间差异不显著,不同字母表示差异显著($p < 0.05$)。I、II、III分别表示轻度退化、中度退化、重度退化。

Fig. 1 Seasonal average soil inorganic N ($\text{NH}_4^+\text{-N}$, $\text{NO}_3^-\text{-N}$) soil moisture (0–10 cm) in the 2015 from the different degraded communities (means $\pm$ SE). Bars with different letters were significantly different ($p < 0.05$) in Duncan's multiple range tests reported from the linear mixed model. I, II, and III represents slightly degraded, moderately degraded and heavily degraded community, respectively.

二年生植物生物量在群落中的比例为10.4%–20.1% (图4I)。

在中度退化区,尽管各植物功能群生物量占群落生物量比例有变化,但各功能群生物量对不同水平氮素添加并无显著响应。多年生丛生型禾草在群落中的比例逐年增加,多年生根茎型禾草占群落中的比例几乎不变。而多年生杂类草与灌木及半灌木

在群落中的比例呈下降趋势,一、二年生植物有轻微上升。与2013年相比,多年生丛生型禾草和一、二年生植物生物量在群落中的比例分别提高了12.9%和2.4%,而多年生杂类草、灌木及半灌木在群落中的比例分别下降了11.7%和1.0% (图4II)。

在重度退化区,植物功能群生物量对不同浓度氮素添加的响应并无显著差异,多年生根茎型禾草

图2 氮素添加对不同退化区年际间地上生物量的影响(平均值±标准误差)。Duncan's多重比较进行处理间差异分析,不同字母表示有显著性差异($p < 0.05$)。I、II、III分别表示轻度退化、中度退化、重度退化。

Fig. 2 Effects of nitrogen addition on above ground biomass of the different degraded communities during the three years (mean $\pm$ SE). The different letters were significantly different in Duncan's multiple $p < 0.05$. I, II, and III represents slightly degraded, moderately degraded and heavily degraded community, respectively.

及一、二年生植物在群落中的比例增加,多年生杂类草在群落中的比例减少。与2013年相比,2015年多年生根茎型禾草和一、二年生植物生物量在群落总生物量的比例分别提高了7.9%和18.1%;多年生杂类草在群落中的比例下降了25.6%。多年生丛生型禾草相对生物量维持在36.2%左右(图4III)。

3 讨论

3.1 氮素添加对不同退化程度群落结构的影响

我们的初步研究结果显示,氮素添加促使轻度

图3 2014–2015年氮素添加对不同退化区物种丰富度的线性混合模型分析(平均值±标准误差)。

Fig. 3 Effects of nitrogen addition on plant species richness of the different degraded blocks between 2014 and 2015 (mean $\pm$ SE).

退化群落植物地上生物量显著增加,表明该退化生态系统在一定程度上受到氮的限制。这一研究结果与前人在其他草原生态系统所做的氮添加试验结果(LeBauer & Treseder, 2008; Clark & Tilman, 2008; Huff *et al.*, 2015)一致。本研究中,高水平氮素(20.0 g N·m⁻²·a⁻¹)与中水平氮素(10.0 g N·m⁻²·a⁻¹)添加对地上生物量的增加效应相近,表明中水平氮素浓度可能更接近该退化群落的氮饱和临界值。一个早期的研究显示,内蒙古典草原植物群落生产力随氮素添加量的增加而增加,但在17.5 g N·m⁻²·a⁻¹左右趋于饱和(Bai *et al.*, 2010; Fang *et al.*, 2012)。我们的研究结果显示,退化群落对氮素响应的临界值略低于天然草原的氮饱和临界值。这可能与草原退化程度有关,也与研究期间温度和水分等环境因子的变化有关。

过去的研究结果显示氮素添加在提高生产力的同时,更有可能降低物种丰富度(Wedin & Tilman, 1996; Lan & Bai, 2012)。进一步的研究表明,对于未退化的草原群落,氮素增加可能造成生物多样性的降低,但对于具有较高退化程度的群落,氮素添加可能对物种多样性的影响较低(Bai *et al.*, 2010)。Quan等(2015)在不同退化程度草原的研究表明,施用氮素5.0 g N·m⁻²·a⁻¹或10.0 g N·m⁻²·a⁻¹,中度退化群落的物种丰富度均无显著变化,但Shannon-Wiener多样性指数显著提高。本研究结果表明氮素添加没有显著改变群落物种丰富度,可能与群落所处的退化程度有关,也可能与本研究持续时间较短有关。相关研究也发现从施肥处理的第三年开始物

图4 氮素添加对不同退化区年间群落中植物功能群所占比例的影响。I、II、III 分别表示轻度退化、中度退化、重度退化。AB, 一、二年生植物; PB, 多年生丛生型禾草; PF, 多年生杂类草; PR, 多年生根茎型禾草; SS, 灌木及半灌木。
Fig. 4 Effects of nitrogen addition on relative aboveground biomass of the compositional plant functional groups in the different degraded communities during the three years. I, II, and III represents slightly degraded, moderately degraded and heavily degraded community, respectively. AB, annuals and biennials; PB, perennial bunchgrasses; PF, perennial forbs; PR, perennial rhizome grasses; SS, shrubs and semi-shrubs.

种数常常下降(Lan & Bai, 2012; Zhang *et al.*, 2014b), 氮素添加对物种丰富度的影响存在时间上的累积效应(de Schrijver *et al.*, 2011; Cleland *et al.*, 2013)。

3.2 氮素添加对不同退化程度群落生物量的影响

本研究中, 不同退化类型群落地上生物量对氮素添加的响应不一致。在轻度退化区, 各个水平氮素添加均显著提高了群落地上生物量, 且群落地上生物量的增加主要是由于多年生根茎型禾草生物量增加所引起的。Bai等(2010)在退化草原氮素添加研

究中也发现, 氮素添加显著提高了多年生根茎型禾草和多年生丛生型禾草的地上生物量, 降低了多年生杂类草地上生物量。Chen等(2005)的研究表明, 氮素添加提高了羊草的最大光合速率, 加快了羊草碳水化合物的累积。同时氮素添加也能够提高羊草的叶片宽度, 增大羊草比叶面积, 促进羊草个体的健壮(万宏伟等, 2008; Pan *et al.*, 2011; 黄菊莹等, 2012)。袁志友(2004)的研究表明禾本科植物具有较高的氮素利用效率。因此, 在轻度退化区, 氮素添加

促进了多年生根茎型禾草的生长, 加快了其恢复进程。

在中度退化区, 各个水平氮素添加并未引起群落地上生物量的显著增加, 群落地上生物量随恢复时间的增长也较为缓慢, 但群落中多年生根茎型禾草相对生物量仍呈上升趋势, 而多年生杂类草的相对生物量呈下降趋势, 表明氮素添加虽然改善了土壤无机氮含量, 但对中度退化区群落地上生物量的恢复并不明显。有研究表明干旱半干旱区草原生态系统主要受水分限制, 而湿润地区植物主要受土壤养分限制(Hu *et al.*, 2010; Li *et al.*, 2011)。另外, 典型草原群落净初级生产力也与生长季降水量相关(Bai *et al.*, 2008)。在土壤氮可利用性较高的情况下, 生态系统也可能受到土壤磷或其他营养元素的限制(Koerselman & Meuleman, 1996; Elser *et al.*, 2007)。

在重度退化区, 氮素添加并未显著改变土壤中无机氮的含量, 这可能是由于重度退化区地表植被覆盖度低, 施入的氮肥产生挥发, 以致进入土壤中的有效氮含量减少(Clough *et al.*, 2003; Rochette *et al.*, 2013; Zhang *et al.*, 2014a)。但随着时间的推移, 重度退化区地上生物量有较大幅度增长, 甚至在未添加氮素的对照组, 年际之间生物量差异显著。这主要是由于一、二年生植物生物量大幅度增加及多年生根茎型禾草生物量增加导致。可见, 处于不同退化程度的草原在恢复过程中, 不同功能群植物对氮素添加的响应有显著差异。灰绿藜、刺穗藜(*Chenopodium aristatum*)、黄蒿(*Artemisia sphaerocephala*)、猪毛菜等一、二年生植物具有耐贫瘠、繁殖快等特点, 在本底年份就属于该群落内的优势种。藜科植物属于典型的R策略物种, 具备很强的种子繁殖能力, 属于一定意义上的“机会主义者”, 一旦条件适宜就会大量萌发(Wilson & Lee, 2000)。根据英国生态学家Grime (1979)提出的C-S-R理论, 一、二年生小型草本植物属于胁迫忍耐杂草性植物, 耐贫瘠, 是典型的R对策繁殖策略物种(Wilson & Lee, 2000)。因此, 在养分相对贫乏的重度退化区, 一、二年生植物恢复程度较大。另外, 蒿属植物根际能够分泌酚酸类物质, 具有强烈的排他性, 并能长期适应养分匮乏的环境, 从而扩大其自身种群繁殖(Delabays *et al.*, 2008; Jessing *et al.*, 2013)。重度退化区的植被覆盖度较低, 生长在草原上的羊草具备游击型克隆构型, 其节间长度比密集型羊草(林地

中羊草)节间长度要长, 这将有利于羊草向更远的空间斑块拓殖(巴雷等, 2002; 廖明隽等, 2002; 葛俊和邢福, 2012), 因而推测重度退化区内羊草种群的增加是由于其占领空间斑块, 以便获得更好的养分与光照条件来促进自身生长引起的。

综上所述, 不同退化群落的地上生物量对氮素添加的响应方式并不完全一致, 这可能有以下原因: (1)不同退化程度的群落中优势种不一致。不同物种对氮素的最低需求不同, 而且随着氮浓度的增加, 植物的氮素利用效率也存在一定的分异(Tilman, 1982; Eckstein & Karlsson, 2001; Hill *et al.*, 2006); (2)不同退化群落中影响群落地上生物量的限制因子并不完全一致。有研究表明水分(Standish *et al.*, 2012; Cleland *et al.*, 2013)、磷(Elser *et al.*, 2007)、光(Borer *et al.*, 2014)都能影响草原生态系统的地上生物量, 具体哪一个因子成为限制因子要根据具体退化情况而定。我们的研究结果也表明: 不同退化程度的群落, 应该采取不同的恢复策略。例如养分添加可能只是对轻度退化的群落有效, 而退化程度较重的群落可能还需要配合其他措施, 才能达到其快速恢复的效果。

4 结论

在内蒙古退化草原为期两年的氮素添加实验表明: (1)氮素添加对退化草原生产力的恢复受退化程度影响。高、中水平氮素添加有助于轻度退化草原的恢复, 氮素添加对中度、重度退化草原的恢复并无明显的促进作用; (2)氮素添加对退化草原恢复的影响受植物功能群组成的限制。其中多年生根茎型禾草、多年生杂类草对氮素添加更为敏感, 氮素添加有助于提高多年生根茎型禾草的生物量, 降低多年生杂类草的生物量。因此, 在退化草原治理上, 除需要考虑所施肥料的种类和剂量外, 还应考虑草原的退化程度以及退化群落的功能群组成, 因地制宜地采取相应的草原管理方式, 以期在短期内更为有效地加快草原恢复进程。

基金项目 国家自然科学基金(31670483和31430016)和中国科学院战略性先导科技专项(XDB15010401)。

致谢 感谢中国科学院植物研究所东乌珠穆沁草原生态系统管理研究站的老师及同学在野外实验及室内分析工作给予的帮助。

参考文献

- Ba L, Wang DL, Liu Y, Wang X, Sun W (2002). Analysis on competition and coexistence patterns of *Aneurolepidium chinense* and its main companion species. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 13, 50–54. (in Chinese with English abstract) [巴雷, 王德利, 刘颖, 王旭, 孙伟 (2002). 羊草与其主要伴生种竞争与其共存的格局分析. 应用生态学报, 13, 50–54.]
- Bai YF, Han XG, Wu JG, Chen ZZ, Li LH (2004). Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 431, 181–184.
- 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 grasslands. *Global Change Biology*, 16, 358–372.
- Bai YF, Wu JG, Xing Q, Pan QM, Huang JH, Yang DL, Han XG (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. *Ecology*, 89, 2140–2153.
- 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 (2014). Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, 508, 517–520.
- Chen SP, Bai YF, Zhang LX, Han XG (2005). Comparing physiological responses of two dominant grass species to nitrogen addition in Xilin River Basin of China. *Environmental and Experimental Botany*, 53, 65–75.
- Clark CM, Tilman D (2008). Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451, 712–715.
- Cleland EE, Collins SL, Dickson TL, Farrer EC, Gross KL, Gherardi LA, Hallett LM, Hobbs RJ, Hsu JS, Turnbull L, Suding KN (2013). Sensitivity of grassland plant community composition to spatial vs. temporal variation in precipitation. *Ecology*, 94, 1687–1696.
- Clough TJ, Sherlock RR, Mautner MN, Milligan DB, Wilson PF, Freeman CG, McEwan MJ (2003). Emission of nitrogen oxides and ammonia from varying rates of applied synthetic urine and correlations with soil chemistry. *Australian Journal of Soil Research*, 41, 421–438.
- de Schrijver A, de Frenne P, Ampoorter E, van Nevel L, Demey A, Wuyts K, Verheyen K (2011). Cumulative nitrogen input drives species loss in terrestrial ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, 20, 803–816.
- Delabays N, Slacanin I, Bohren C (2008). Herbicidal potential of artemisinin and allelopathic properties of *Artemisia annua* L.: From the laboratory to the field. *Journal of Plant Diseases and Protection*, 21, 317–322.
- Eckstein RL, Karlsson PS (2001). Variation in nitrogen-use efficiency among and within subarctic graminoids and herbs. *New Phytologist*, 150, 641–651.
- 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.
- Fang Y, Xun F, Bai WM, Zhang WH, Li LH (2012). Long-term nitrogen addition leads to loss of species richness due to litter accumulation and soil acidification in a temperate steppe. *PLOS ONE*, 7, e47369. doi:10.1371/journal.pone.0047369.
- Ge J, Xing F (2012). A review of adaptive strategies of clonal plants to interspecific competition. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 587–596. (in Chinese with English abstract) [葛俊, 邢福 (2012). 克隆植物对种间竞争的适应策略. 植物生态学报, 36, 587–596.]
- Gough L, Osenberg CW, Gross KL, Collins SL (2000). Fertilization effects on species density and primary productivity in herbaceous plant communities. *Oikos*, 89, 428–439.
- Grime JP (1979). Plant strategies and vegetation processes. *Wiley*, 23, 197–200.
- Hautier Y, Seabloom EW, Borer ET, Adler PB, Harpole WS, Hillebrand H, Lind EM, MacDougall AS, Stevens CJ, Bakker JD, Buckley YM, Chu CJ, Collins SL, Daleo P, Damschen EI, Davies KF, Fay PA, Firn J, Gruner DS, Jin VL, Klein JA, Knops JMH, La Pierre KJ, Li W, McCulley RL, Melbourne BA, Moore JL, O'Halloran LR, Prober SM, Risch AC, Sankaran M, Schuetz M, Hector A (2014). Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. *Nature*, 508, 521–525.
- Hill JO, Simpson RJ, Moore AD, Chapman DF (2006). Morphology and response of roots of pasture species to phosphorus and nitrogen nutrition. *Plant and Soil*, 286, 7–19.
- Hu ZM, Yu GR, Fan JW, Zhong HP, Wang SQ, Li SG (2010). Precipitation-use efficiency along a 4500-km grassland transect. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 842–851.
- Huang JY, Yu HL, Yuan ZY, Li LH (2012). Effects of long-term increased soil N on leaf traits of several species in typical Inner Mongolia grassland. *Acta Ecologica Sinica*, 32, 1419–1427. (in Chinese with English abstract) [黄菊莹, 余海龙, 袁志友, 李凌浩 (2012). 长期N添加对典型草原几个物种叶片性状的影响. 生态学报, 32, 1419–1427.]

- Huff LM, Potts DL, Hamerlynck EP (2015). Ecosystem CO₂ exchange in response to nitrogen and phosphorus addition in a restored, temperate grassland. *American Midland Naturalist*, 173, 73–87.
- Jessing KK, Cedergreen N, Mayer P, Libous-Bailey L, Strobel BW, Rimando A, Duke SO (2013). Loss of artemisinin produced by *Artemisia annua* L. to the soil environment. *Industrial Crops and Products*, 43, 132–140.
- Jiang Y, Bi XL, Huang JH, Bai YF (2010). Patterns and drivers of vegetation degradation in Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1132–1141. (in Chinese with English abstract) [姜晔, 毕晓丽, 黄建辉, 白永飞 (2010). 内蒙古锡林河流域植被退化的格局及驱动力分析. 植物生态学报, 34, 1132–1141.]
- Kang L, Han XG, Zhang ZB, Sun OJ (2007). Grassland ecosystems in China: Review of current knowledge and research advancement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 362, 997–1008.
- Koerselman W, Meuleman AFM (1996). The vegetation N:P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, 33, 1441–1450.
- Lan ZC, Bai YF (2012). Testing mechanisms of N-enrichment-induced species loss in a semiarid Inner Mongolia grassland: Critical thresholds and implications for long-term ecosystem responses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences*, 367, 3125–313.
- LeBauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371–379.
- Li A, Wu JG, Huang JH (2012). Distinguishing between human-induced and climate-driven vegetation changes: A critical application of RESTREND in Inner Mongolia. *Landscape Ecology*, 27, 969–982.
- Li B (1997). The rangeland degradation in North China and its preventive strategy. *Scientia Agricultura Sinica*, 30(6), 1–9. (in Chinese with English abstract) [李博 (1997). 中国北方草地退化及其防治对策. 中国农业科学, 30(6), 1–9.]
- Li BY, Wang JY, Zhao SJ, Zhang HW, Zhao MX (2004). The influence of fertilizers on the soil fertility, population structure and yield of herbage grown in degraded grassland. *Grassland of China*, 26(1), 14–17. (in Chinese with English abstract) [李本银, 汪金舫, 赵世杰, 张宏伟, 赵明旭 (2004). 施肥对退化草地土壤肥力、牧草群落结构及生物量的影响. 中国草地, 26(1), 14–17.]
- Li JZ, Lin SH, Taube F, Pan QM, Dittert K (2011). Above- and below-ground net primary productivity of grassland influenced by supplemental water and nitrogen in Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 340, 253–264.
- Liao MJ, Wang QB, Song MH, Dong M (2002). Clonal architecture and ramet population characteristics of *Leymus chinensis* from different habitats in the Xilin River watershed. *Acta Phytoecologica Sinica* 26, 33–38. (in Chinese with English abstract) [廖明隽, 王其兵, 宋明华, 董鸣 (2002). 内蒙古锡林河流域不同生境中羊草的克隆构型和分株种群特征. 植物生态学报, 26, 33–38.]
- Liu ZL, Wang W, Hao DY, Liang CZ (2002). The discussion about the mechanism of degradation and restoration in Inner Mongolia grassland. *Journal of Arid Land Resources and Environment*, 16(1), 84–91. (in Chinese with English abstract) [刘钟龄, 王伟, 郝敦元, 梁存柱 (2002). 内蒙古草原退化与恢复演替机理的探讨. 干旱区资源与环境, 16(1), 84–91.]
- Mansson KF, Falkengren-Grerup U (2003). The effect of nitrogen deposition on nitrification, carbon and nitrogen mineralisation and litter C:N ratios in oak (*Quercus robur* L.) forests. *Forest Ecology and Management*, 179, 455–467.
- Pan QM, Bai YF, Wu JG, Han XG (2011). Hierarchical plant responses and diversity loss after nitrogen addition: Testing three functionally-based hypotheses in the Inner Mongolia grassland. *PLOS ONE*, 6, e20078. doi:10.1371/journal.pone.0047369.
- Quan Q, He NP, Zhang Z, Zhang YH, Gao Y (2015). Nitrogen enrichment and grazing accelerate vegetation restoration in degraded grassland patches. *Ecological Engineering*, 75, 172–177.
- Ring E, Jacobson S, Hogbom L (2011). Long-term effects of nitrogen fertilization on soil chemistry in three Scots pine stands in Sweden. *Canadian Journal of Forest Research*, 41, 279–288.
- Rochette P, Angers DA, Chantigny MH, Gasser MO, MacDonald JD, Pelster DE, Bertrand N (2013). NH₃ volatilization, soil NH₄⁺ concentration and soil pH following sub-surface banding of urea at increasing rates. *Canadian Journal of Soil Science*, 93, 261–268.
- Seagle SW, McNaughton SJ (1993). Simulated effects of precipitation and nitrogen on Serengeti grassland productivity. *Biogeochemistry*, 22, 157–178.
- Sirulnik AG, Allen EB, Meixner T, Allen MF (2007). Impacts of anthropogenic N additions on nitrogen mineralization from plant litter in exotic annual grasslands. *Soil Biology & Biochemistry*, 39, 24–32.
- Song L, Ba XM, Liu XJ, Zhang FS (2012). Impact of nitrogen addition on plant community in a semi-arid temperate steppe in china. *Journal of Arid Land*, 4, 3–10.
- Standish RJ, Fontaine JB, Harris RJ, Stock WD, Hobbs RJ (2012). Interactive effects of altered rainfall and simulated nitrogen deposition on seedling establishment in a global biodiversity hotspot. *Oikos*, 121, 2014–2025.
- Suding KN, Collins SL, Gough L, Clark C, Cleland EE, Gross KL, Milchunas DG, Pennings S (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 HL (2005). *China Ecosystem*. Science Press, Beijing. 489–499. (in Chinese) [孙鸿烈 (2005). 中国生态系统. 科学出版社, 北京. 489–499.]
- Tilman D (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton, USA. 12–33.
- Tilman D, Downing JA (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363–365.
- Wan HW, Yang Y, Bai SQ, Xu YH, Bai YF (2008). Variations in leaf functional traits of six species along a nitrogen addition gradient in *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 611–621. (in Chinese with English abstract) [万宏伟, 杨阳, 白世勤, 徐云虎, 白永飞 (2008). 羊草草原群落6种植物叶片功能特性对氮素添加的响应. 植物生态学报, 32, 611–621.]
- Wedin DA, Tilman D (1996). Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science*, 274, 1720–1723.
- Wilson JB, Lee WG (2000). C-S-R triangle theory: Community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. *Oikos*, 91, 77–96.
- Yang HJ, Jiang L, Li LH, Li A, Wu MY, Wan SQ (2012). Diversity-dependent stability under mowing and nutrient addition: Evidence from a 7-year grassland experiment. *Ecology Letters*, 15, 619–626.
- Yuan ZY (2004). *Nutrient Use Efficiency of Main Plants in an Agro-Pastoral Ecotone of Northern China*. PhD dissertation. Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing. 15–25. (in Chinese with English abstract) [袁志友 (2004). 农牧交错区主要植物的氮素利用效率. 博士论文, 中国科学院植物研究所, 北京. 15–25.]
- Zhang TH, Zhao HL, Li YL, Cui JY, Han TB, Zhang H (2008). Effect of irrigation and fertilizer on grassland productivity in Horqin Sandy Land. *Acta Prataculturae Sinica*, 17(1), 36–42. (in Chinese with English abstract) [张铜会, 赵哈林, 李玉霖, 崔建垣, 韩天宝, 张华 (2008). 科尔沁沙地灌溉与施肥对退化草地生产力的影响. 草业学报, 17(1), 36–42.]
- Zhang YH, Han X, He NP, Long M, Huang JH, Zhang GM, Wang QB, Han XG (2014a). Increase in ammonia volatilization from soil in response to N deposition in Inner Mongolia grasslands. *Atmospheric Environment*, 84, 156–162.
- Zhang YH, Lü XT, Isbell F, Stevens C, Han X, He NP, Zhang GM, Yu Q, Huang JH, Han XG (2014b). Rapid plant species loss at high rates and at low frequency of N addition in temperate steppe. *Global Change Biology*, 20, 3520–3529.

特邀编委: 陈 槐 责任编辑: 王 葳

植物生态学报官网

微信订阅号
期刊及学科
相关信息发布

微信服务号
稿件状态查询
全文检索浏览