



长期氮添加对典型草原植物多样性与初级生产力的影响及途径

王玉冰^{1,2} 孙毅寒^{1,2} 丁 威³ 张恩涛^{1,2} 李文怀¹ 迟永刚^{4*} 郑淑霞^{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, 北京 100049; ³江西师范大学生命科学学院, 南昌 330022; ⁴浙江师范大学地理与环境科学学院, 浙江金华 321004

摘 要 氮(N)沉降对陆地生态系统的结构和功能已产生了重要的影响, N也是中国北方草原植物生长和初级生产力的主要限制性元素。物种多样性和功能多样性是揭示生物多样性对生态系统功能维持机制的关键指标, 然而, 关于长期N添加下草原物种多样性与功能多样性的关系, 及其对初级生产力的影响途径及机制, 尚不十分清楚。为此, 该研究依托在内蒙古典型草原建立的长期N添加实验平台, 实验处理包括1个完全对照(不添加任何肥料)和6个N添加水平(0、1.75、5.25、10.50、17.50和28.00 g·m⁻²·a⁻¹), 研究了长期N添加对典型草原物种多样性、功能多样性和初级生产力的影响大小及途径。结果表明: 1) N添加显著降低了典型草原的物种丰富度和Shannon-Wiener指数, 但对功能多样性(包括功能性状多样性指数和群落加权性状值)无显著的影响。2) 结构方程模型分析表明, 功能多样性主要受物种丰富度的影响, 但是物种多样性减少并没有导致功能多样性降低, 其原因主要是功能群组成发生了改变, 即群落内多年生根茎禾草所占比例显著增加, 以致群落加权性状值变化不大。3) N通过影响物种丰富度和功能群组成, 间接影响群落加权性状值, 进而影响群落净初级生产力。其中, 群落加权性状值是最重要的影响因子, 可解释48%的初级生产力变化, 表明初级生产力主要是由群落内优势物种的生物量及功能性状所决定, 因此该研究的结果很好地支持了质量比假说。

关键词 植物功能性状; 物种多样性; 功能多样性; 群落加权性状; 功能群组成; 生物多样性; 地上净初级生产力

王玉冰, 孙毅寒, 丁威, 张恩涛, 李文怀, 迟永刚, 郑淑霞 (2020). 长期氮添加对典型草原植物多样性与初级生产力的影响及途径. 植物生态学报, 44, 22–32. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0260

Effects and pathways of long-term nitrogen addition on plant diversity and primary productivity in a typical steppe

WANG Yu-Bing^{1,2}, SUN Yi-Han^{1,2}, DING Wei³, ZHANG En-Tao^{1,2}, LI Wen-Huai¹, CHI Yong-Gang^{4*}, and ZHENG Shu-Xia^{1*}

¹State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ²University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ³College of Life Sciences, Jiangxi Normal University, Nanchang 330022, China; and ⁴College of Geography and Environmental Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China

Abstract

Aims Nitrogen (N) deposition has made great impacts on the structure and function of terrestrial ecosystems in recent decades, and N is known as the main limiting element of plant growth and primary productivity in the northern grassland of China. Species diversity and functional diversity have been widely recognized as key indicators of the mechanisms of biodiversity maintenance for ecosystem functions. However, the effect of long-term N addition on the relationship between species diversity and functional diversity, and the corresponding impacts on primary productivity have rarely been studied; particularly the underpinning mechanisms remain unclear. Our objective is to examine the effects and pathways of long-term N addition on species diversity, functional diversity and primary productivity in a typical steppe.

Methods A manipulative N addition experiment located in a typical steppe of the Nei Mongol grassland has been conducted for 18 years. The experimental design included seven levels of N addition rate (i.e., control, 0, 1.75, 5.25, 10.50, 17.50, 28.00 g·m⁻²·a⁻¹) with nine replicates for each treatment. The plant functional traits of dominant species, species richness and composition, and aboveground net primary productivity (ANPP) were

收稿日期Received: 2019-10-01 接受日期Accepted: 2020-01-09

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0500801)和国家自然科学基金(41671046、31400393和31600365)。Supported by the National Key R&D Program of China (2016YFC0500801), and the National Natural Science Foundation of China (41671046, 31400393 and 31600365).

* 通信作者Corresponding author (Chi YG: chiyonggang@zjnu.cn; Zheng SX: zsx@ibcas.ac.cn)

determined. In addition, species diversity, functional attribute diversity and community-weighted mean traits were calculated.

Important findings 1) N addition significantly reduced species richness and Shannon-Wiener index, but had little effect on functional diversity, including functional attribute diversity and community-weighted mean traits. 2) Structural equation model analyses showed that functional diversity was mainly affected by species richness, whereas the decrease in species diversity didn't lead to the decrease in functional diversity. The community-weighted mean traits did not change under N addition, which was mainly due to the shift in functional group composition, that is, the proportion of perennial rhizome grass in plant community increased greatly under N addition. 3) The effect of N addition on *ANPP* was through direct pathways of species richness and shift in functional group composition, and further via an indirect pathway of community-weighted mean traits. Particularly, the community-weighted mean traits were the most important factors and explained 48% of total variation in *ANPP*, implying that the primary productivity is mainly determined by the biomass and functional traits of dominant species in the plant community. Our results well supported the mass-ratio hypothesis.

Key words plant functional trait; species diversity; functional diversity; community-weighted mean traits; functional group composition; biodiversity; aboveground net primary productivity

Wang YB, Sun YH, Ding W, Zhang ET, Li WH, Chi YG, Zheng SX (2020). Effects and pathways of long-term nitrogen addition on plant diversity and primary productivity in a typical steppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44, 22–32. DOI: 10.17521/cjpe.2019.0260

在全球变化背景下, 大气氮(N)沉降加剧了世界范围内生物多样性的丧失, 对自然生态系统的结构和功能产生了重要影响(Tylianakis *et al.*, 2008; Pardo *et al.*, 2011)。N是我国北方草原植物生长和初级生产力的主要限制性元素(Bai *et al.*, 2010), N沉降不仅影响了植物的生长和繁殖, 也影响着草原生态系统的结构和功能(Pardo *et al.*, 2011)。大量的研究表明, N沉降会导致草原生物多样性减少(Duprè *et al.*, 2010; Payne *et al.*, 2017), 即使较低的N添加速率经过长期的N添加处理, 物种丰富度也会显著降低, 但是群落初级生产力随着N可利用性增加而增加(Clark & Tilman, 2008; Lan & Bai, 2012)。

生物多样性既受外界环境因素的影响, 又与植物的功能性状密切相关。植物功能性状不仅可以反映植物的资源利用策略和生活史差异(Bennett *et al.*, 2016), 也可用于研究植物对环境的响应与适应、物种之间的相互作用及共存机制, 以及生物多样性对生态系统功能的维持机制(Violle *et al.*, 2007; Mokany *et al.*, 2008)。由于不同植物利用资源的固有差异性, N添加会提高土壤有效N含量, 也会选择性地增加具有特定性状(如高比叶面积)的物种, 因为这些性状有利于植物快速地吸收和利用新增的N。这种差异性响应可能会导致物种间相互作用和优势等级的变化, 进而改变群落内物种组成和结构, 最终影响生态系统功能(Knops & Reinhart, 2000; Gross *et al.*, 2009; Bai *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2011)。在生物多样性与生态系统功能关系的研究中, 早期的研

究将物种多样性作为最重要的生物多样性指标(Hooper & Vitousek, 1998)。近10年来, 功能多样性的研究逐渐受到重视, 基于功能性状的方法, 被广泛应用于探究生物多样性变化对生态系统功能的影响(Suding *et al.*, 2005; Pérez-Ramos *et al.*, 2017)。物种多样性和功能多样性已成为揭示生物多样性对生态系统功能维持机制的关键指标(Cadotte, 2017)。研究表明, 物种多样性和功能多样性之间的关系是复杂的, 在不同的研究中呈现出不同的结果, 如正相关(Naeem & Wright, 2003)、负相关(de Bello *et al.*, 2006)或无相关性(Li *et al.*, 2015)。李晓刚等(2011)在高寒草甸4年的施肥实验也表明, 物种多样性与功能多样性呈正相关或无相关关系。因此, 关于物种多样性与功能多样性之间的关系仍存在较大的争议, 尤其是长期N添加对物种多样性与功能多样性之间的关系有何影响, 尚不十分清楚。

从植物功能性状角度考虑, 关于功能多样性如何影响生态系统功能主要有两种假说: 1)质量比假说, 认为群落生物量的主要贡献者即群落内优势物种的多度及其性状值决定了生态系统功能, 此假设基于性状的研究主要集中在群落加权性状平均值(*CWM*)方面(Grime, 1998; Spasojevic & Suding, 2012; Finegan *et al.*, 2015); 2)生态位互补假说, 认为群落内物种性状的差异性和生态位分化促使植物更有效地利用资源, 从而提高生态系统功能, 此假设基于性状的研究主要集中在功能性状多样性方面(Petchey & Gaston, 2002)。Maire等(2012)对草原群落

的研究发现,两种假说共同解释物种相对丰度的变异,但沿着肥力梯度,两种假说的相对解释度发生变化;Bernhardt-Röemermann等(2010)对森林生态系统的研究发现,N添加促进了不同功能群物种共存,功能多样性与土壤N含量呈正相关关系;Valencia等(2015)在地中海干旱草原的研究发现,CWM和功能性状多样性两者同时影响着生态系统功能。在草原生态系统长期N添加下,哪一种假说能更好地预测生态系统功能,有待于进一步研究。我们推测,N添加后,如果物种间的竞争起主要作用,喜N物种占优势,其他物种被竞争排斥导致物种丰富度下降,群落组成发生变化,进而影响生态系统功能(如初级生产力),则支持质量比假说;如果物种间资源利用互补性增加,不同生态位物种共存导致物种丰富度增加,资源充足引起的竞争限制了物种的相似性,使物种间性状差异加大,群落功能性状多样性增加,进而改善生态系统功能,则支持生态位互补假说。

本研究依托中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站的长期N添加实验平台,以典型草原为研究对象,研究了长期N添加对草原生态系统物种多样性、功能多样性和初级生产力的影响大小及途径,探讨了N添加下生物多样性对初级生产力的维持机制。主要回答两个方面的科学问题:(1)长期N添加(连续施N 18年)对典型草原的物种多样性(物种丰富度和Shannon-Wiener指数)和功能多样性(功能性状多样性和CWM)及两者之间的关系有何影响?(2)长期N添加对典型草原初级生产力的影响大小及途径有哪些(如生物多样性、功能群替代)?本研究用物种多样性和功能多样性表示生物多样性,生长季高峰期的群落生物量代表初级生产力。

1 材料和方法

1.1 研究区概况与实验设计

研究区位于内蒙古锡林河流域的中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站的长期围封样地,地理坐标为116.70° E, 43.63° N, 海拔约1 265 m。样地围封于1979年,植被类型属于温带半干旱典型草原,土壤为暗栗钙土。该区域的年降水量为346.1 mm,其中80%集中于生长季(5–8月);年平均气温为0.3 °C,其中最冷月(1月)平均气温为–21.6 °C,最热月(7月)平均气温为19.0 °C。群落类型属于典型的羊

草(*Leymus chinensis*)群落,以广旱生根茎禾草羊草为主要建群种,其他优势种和常见种包括:大针茅(*Stipa grandis*)、羽茅(*Achnatherum sibiricum*)、冰草(*Agropyron cristatum*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)和黄囊薹草(*Carex korshinskyi*)等。

N添加实验平台始建于1999年,自2000年开始进行N添加处理。实验处理包括7个N水平(含对照),9个区组重复,共计63个实验小区。采用完全随机设计,小区面积为5 m × 5 m,小区间均有1 m宽的缓冲过道。实验处理包括1个完全对照(不添加任何肥料)和6个N添加水平(0、1.75、5.25、10.50、17.50和28.00 g·m⁻²·a⁻¹)。每年生长季中期(7月1–5日),进行N添加处理,N肥为硝酸铵(NH₄NO₃)。为了保证N是唯一的限制性元素,除了完全对照以外,其他处理都添加了等量的磷(P₂O₅ 10 g·m⁻²·a⁻¹)、硫(0.2 mg·m⁻²·a⁻¹)和其他微量元素(锌190 mg·m⁻²·a⁻¹, 锰160 mg·m⁻²·a⁻¹和硼31 mg·m⁻²·a⁻¹)。2017年(即N添加处理的第18年),我们选取了5个区组重复,共计35个实验小区,进行了群落调查、植物功能性状观测与采样。

1.2 群落调查与植物功能性状测定

群落调查于植物生长季高峰期(8月初)进行,在每个小区内设置一个0.5 m × 1.0 m样方,为避免边缘效应,样方距离小区边缘至少0.5 m。调查样方内物种组成、总盖度,并分物种测定其高度(营养枝和生殖枝)和密度(株丛数),然后按物种分类,齐地面剪割,称量其鲜质量,然后将样品放入烘箱内(65 °C, 48 h)烘干至恒质量,测定其干质量。样方内所有物种的数量和地上生物量之和,即为群落的物种丰富度和净初级生产力(ANPP, g·m⁻²·a⁻¹)。本研究选取群落内6个优势种和常见种,进行植物功能性状和生物量对N添加的响应研究,包括:羊草、大针茅、羽茅、冰草、糙隐子草和黄囊薹草。这6个物种可划分为3类功能群,即多年生根茎禾草(羊草)、多年生丛生禾草(大针茅、羽茅、冰草、糙隐子草)和多年生杂类草(黄囊薹草)。每一物种或功能群的相对生物量(RAB)为其地上生物量与群落生物量之比。

选择与植物生长和资源利用策略密切相关的6个功能性状进行观测,包括:植株高度(PH)、株丛生物量(PB)、茎叶比(SLR)、比叶面积(SLA)、叶片干物质含量(LDMC)和叶片N含量(LNC)。在每一实

验小区, 每个物种随机选取3株生长状况良好的植株, 先测量其自然生长状态的株高, 然后将地上部分剪下带回实验室, 进行分茎、叶和果穗处理, 同时记录叶片数量。将叶片样品在黑暗环境中浸泡12 h, 取出后用吸水纸吸去叶片表面的水分, 用1/10 000天平称质量, 即为饱和鲜质量。利用LI-3100C型便携式叶面积仪(LI-COR, Lincoln, USA)测定新鲜叶片的叶面积, 然后将各部分样品放入烘箱内(65 °C, 48 h)烘干至恒质量, 称质量后可计算得到PB (茎、叶和果穗生物量之和)、SLR (茎生物量与叶生物量之比)、SLA (叶片面积与叶片质量之比)和LDMC (叶片干质量与叶片饱和鲜质量之比)。LNC采用CHNOS元素分析仪(vario El III, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)测定。

1.3 数据计算和统计分析

物种多样性用物种丰富度和Shannon-Wiener指数(H')表示。

$$H' = -\sum_{i=1}^S w_i \times \ln(w_i) \quad (1)$$

式中, w_i 为物种*i*在群落中的相对生物量, S 为该群落中的物种数。

功能多样性用功能性状多样性指数(FAD) (Walker *et al.*, 1999)和CWM (Lavorel *et al.*, 2008)表示。 FAD 是按株丛性状(PH 、 PB 、 SLR)、叶片性状(SLA 、 $LDMC$ 、 LNC)和整株性状(包括株丛性状和叶片性状共6个指标)分3类进行计算; CWM是对6个性状指标分别计算, 即 PH_{CWM} 、 PB_{CWM} 、 SLR_{CWM} 、 SLA_{CWM} 、 $LDMC_{CWM}$ 、 LNC_{CWM} 。所用公式如下:

$$FAD = \sum_{j=1}^S \sum_{k=1}^S ED_{jk} \quad (2)$$

其中:

$$ED_{jk} = \left[\sum_{i=1}^S (A_{ij} - A_{ik})^2 \right] \quad (3)$$

式中, ED_{jk} 为物种*j*和*k*的功能性状之间的欧式距离, S 为物种数, A_{ij} 和 A_{ik} 分别表示物种*j*和*k*的性状*i*的数值。

$$CWM = \sum_{i=1}^S w_i \times x_i \quad (4)$$

式中, S 为物种数, w_i 为物种*i*在群落中的相对生物量, x_i 为物种*i*的性状值。

物种多样性和功能多样性的计算使用R语言

“FDiversity”程序包。统计分析使用SPSS 17.0软件, 通过单因素方差分析和Duncan's多重比较方法, 分析N添加对物种多样性和功能多样性的影响。采用Amos 21.0软件的结构方程模型(SEM), 分析N添加对初级生产力影响的直接与间接途径, 包括物种丰富度、功能性状多样性指数、群落加权性状值和功能群组成变化对初级生产力的影响大小和方向等。在SEM分析之前, 对6个群落加权性状值(PH_{CWM} 、 PB_{CWM} 、 SLR_{CWM} 、 SLA_{CWM} 、 $LDMC_{CWM}$ 、 LNC_{CWM})进行主成分分析, 提取第一主成分(PC1), 其PC1的解释量为82%。功能性状多样性指数由6个性状指标计算; 功能群组成变化通过计算多年生根茎禾草与多年生丛生禾草的生物量比值反映。为了便于分析和解释, 在运行SEM之前, 所有变量均进行 $\lg(x+1)$ 对数转化以满足正态分布。

2 结果和分析

2.1 N添加对物种多样性和功能多样性的影响

内蒙古典型草原的物种多样性(包括物种丰富度和Shannon-Wiener指数)沿着N添加梯度均呈显著降低的趋势($p < 0.001$, 图1)。在完全对照小区(不添加任何肥料), 物种丰富度和Shannon-Wiener指数分别为9.11和1.83; 与对照相比, 高N ($28.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)处理下物种丰富度(3.00)和Shannon-Wiener指数(0.37)分别降低了约67%和80%; 高N处理导致了约6个物种丧失。

方差分析表明, 以株丛性状(PH 、 PB 、 SLR)、叶片性状(SLA 、 $LDMC$ 、 LNC)和整株性状(包括株丛性状和叶片性状共6个指标)计算的功能性状多样性指数, N添加对其影响均不显著, 回归分析也表明, 3个功能性状多样性指数沿N添加梯度无显著变化($p > 0.05$, 图2)。以株丛性状、叶片性状和整株性状计算的功能性状多样性指数的变化范围分别为3.2–19.3, 3.2–18.4和5.0–27.6。相关分析表明, 物种多样性(包括物种丰富度和Shannon-Wiener指数)与3个功能性状多样性指数均呈极显著的正相关关系($p < 0.001$)。各N添加处理下, 以株丛性状和叶片性状计算的6个群落加权性状值的差异均不显著, PH_{CWM} 、 PB_{CWM} 、 SLR_{CWM} 、 SLA_{CWM} 、 $LDMC_{CWM}$ 和 LNC_{CWM} 的变化范围分别为15.2–32.2、0.4–1.2、0.3–0.7、39.8–90.0、177.9–348.9和61.6–144.0 (图3)。

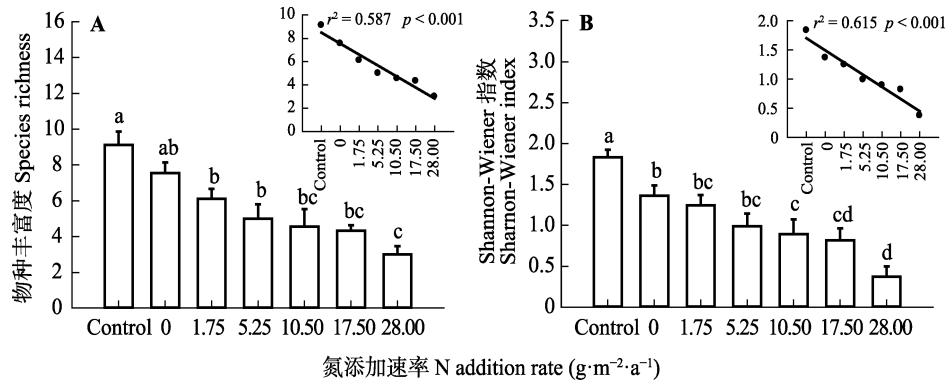


图1 氮添加对典型草原物种丰富度(A)和Shannon-Wiener指数(B)的影响(平均值+标准误差)。Control, 完全对照, 不添加任何肥料。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Effects of N addition on species richness (A) and Shannon-Wiener index (B) in a typical steppe (mean + SE). Control, absolute control, no fertilizer added. Different lowercase letters indicate significant difference among treatments ($p < 0.05$).

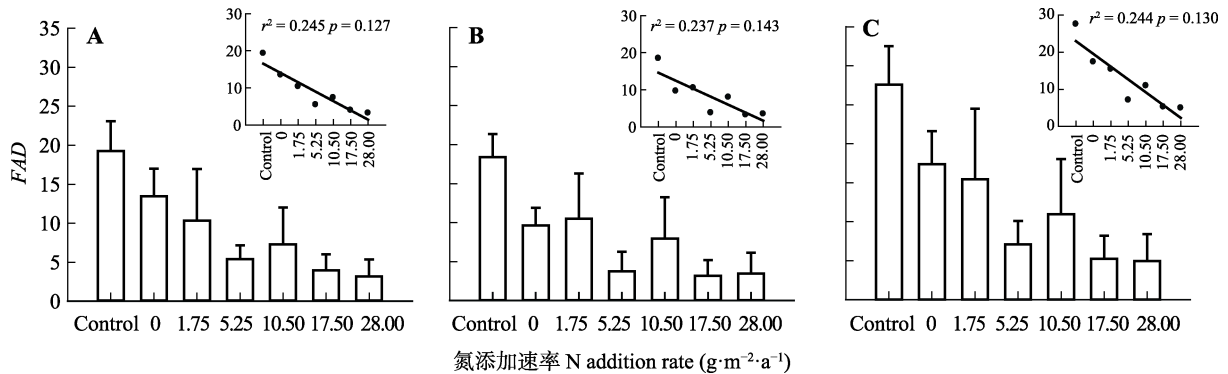


图2 氮添加对典型草原群落功能性状多样性(FAD)的影响(平均值+标准误差)。A 株丛性状多样性, 以株高、株丛生物量和茎叶比计算。B 叶片性状多样性, 以比叶面积、叶片干物质含量和叶片N含量计算。C 整株性状多样性, 以株丛性状和叶片性状共6个指标计算。Control, 完全对照, 不添加任何肥料。各处理间差异不显著($p > 0.05$)。

Fig. 2 Effect of N addition on functional attribute diversity (FAD) in a typical steppe (mean + SE). A, Plant trait functional diversity, calculated by plant height (PH), individual biomass (PB) and stem:leaf biomass ratio (SLR). B, Leaf trait functional diversity, calculated by specific leaf area (SLA), leaf dry mass content (LDMC), and leaf N content (LNC). C, Whole-plant trait functional diversity, calculated by six indices of plant and leaf traits. Control, absolute control, no fertilizer added. No significant difference among treatments ($p > 0.05$).

2.2 N添加对优势物种生物量和群落ANPP的影响

在完全对照小区, 6个优势种和常见种羊草、大针茅、冰草、羽茅、糙隐子草和黄囊薹草的RAB分别为1.9%、12.7%、16.3%、21.3%、0.6%和2.2%。沿着N添加梯度, 6个物种RAB的变化趋势不同(图4), 其中, 羊草RAB显著增加($p < 0.001$), 而冰草、大针茅和黄囊薹草的RAB显著降低($p < 0.05$); 糙隐子草和羽茅的RAB无明显变化趋势($p > 0.05$)。将6个物种按功能群归类, 沿着N添加梯度, 多年生根茎禾草的RAB呈显著增加趋势($p < 0.001$), 而多年生丛生禾草和杂类草的RAB呈显著降低趋势($p < 0.05$), 尤其是自N添加水平 $5.25 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 开始, 多年生根茎禾草和多年生丛生禾草的生物量变化呈明显的补偿效应。与完全对照相比, 多年生根茎禾草的RAB增

加了约916%, 而多年生丛生禾草的RAB降低了约78%。

群落ANPP在各N添加处理下均无显著差异(图5), ANPP的变化范围为 $120.3\text{--}133.1 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 。

2.3 N添加影响ANPP的直接与间接途径

SEM分析结果显示, N添加对典型草原群落ANPP没有直接的影响(图6)。N添加显著降低了物种丰富度(标准化回归系数(β) = -0.62 , $p < 0.001$), 但增加了多年生根茎禾草与多年生丛生禾草的生物量比值($\beta = 0.24$, $p < 0.05$), 即导致功能群组成发生变化。N添加对功能性状多样性和群落加权性状值无直接影响。N添加通过影响物种丰富度进而影响功能性状多样性($\beta = 0.83$, $p < 0.001$), 物种丰富度可解释功能性状多样性变化的68%。N添加通过降低

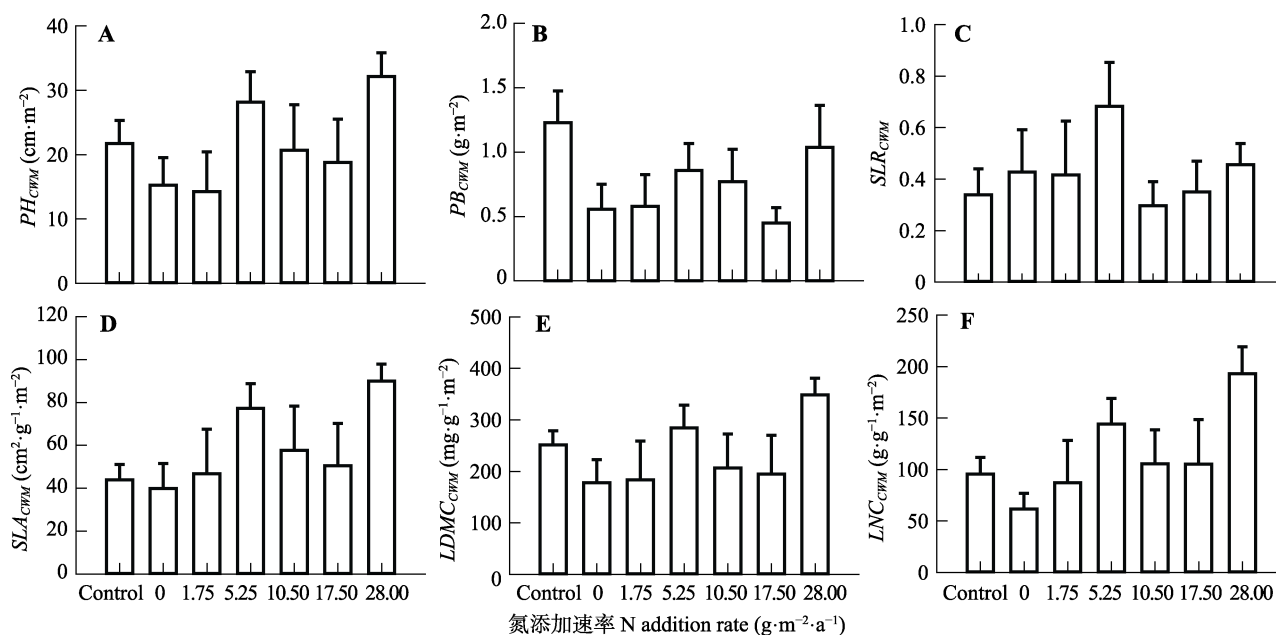


图3 氮添加对典型草原群落加权性状的影响(平均值+标准误差)。群落性状加权值: PH_{CWM} 株高; PB_{CWM} 株丛生物量; SLR_{CWM} 茎叶比; SLA_{CWM} 比叶面积; $LDMC_{CWM}$ 叶片干物质含量; LNC_{CWM} 叶片氮含量。Control, 完全对照, 不添加任何肥料。各处理间差异不显著($p > 0.05$)。

Fig. 3 Effects of N addition on community-weighted mean traits in a typical steppe (mean + SE). Community-weighted mean traits included community-weighted plant height (PH_{CWM}), individual biomass (PB_{CWM}), stem:leaf biomass ratio (SLR_{CWM}), specific leaf area (SLA_{CWM}), leaf dry mass content ($LDMC_{CWM}$), and leaf N content (LNC_{CWM}). Control, absolute control, no fertilizer added. No significant difference among treatments ($p > 0.05$).

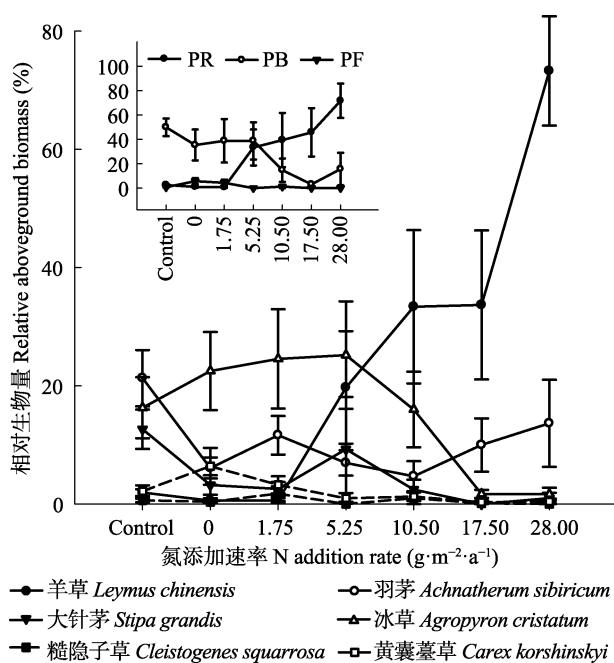


图4 氮添加对典型草原6个优势物种相对生物量(RAB)的影响(平均值±标准误差)。PR, 多年生根茎禾草; PB, 多年生丛生禾草; PF, 多年生杂类草。Control, 完全对照, 不添加任何肥料。

Fig. 4 Effects of N addition on the relative aboveground biomass (RAB) of six dominant species in a typical steppe (mean ± SE). PR, perennial rhizome grasses; PB, perennial bunch grasses; PF, perennial forbs. Control, absolute control, no fertilizer added.

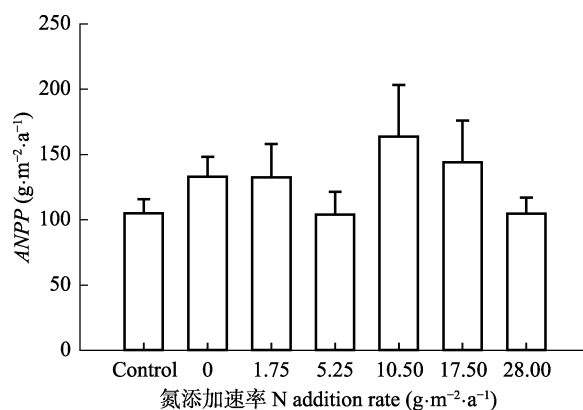


图5 氮添加对典型草原群落初级生产力(ANPP)的影响(平均值+标准误差)。Control, 完全对照, 不添加任何肥料。各处理间差异不显著($p > 0.05$)。

Fig. 5 Effect of N addition on aboveground net primary productivity (ANPP) in a typical steppe (mean + SE). Control, absolute control, no fertilizer added. No significant difference among treatments ($p > 0.05$).

物种丰富度和改变功能群组成, 进而对群落加权性状值产生影响。典型草原ANPP主要受群落加权性状值的影响, 二者之间呈负相关关系, 群落加权性状值能够解释ANPP变化的48% ($\beta = 0.70, p < 0.001$)。因此, N添加通过影响物种丰富度、功能群组成, 间接影响群落加权性状值, 进而影响ANPP。

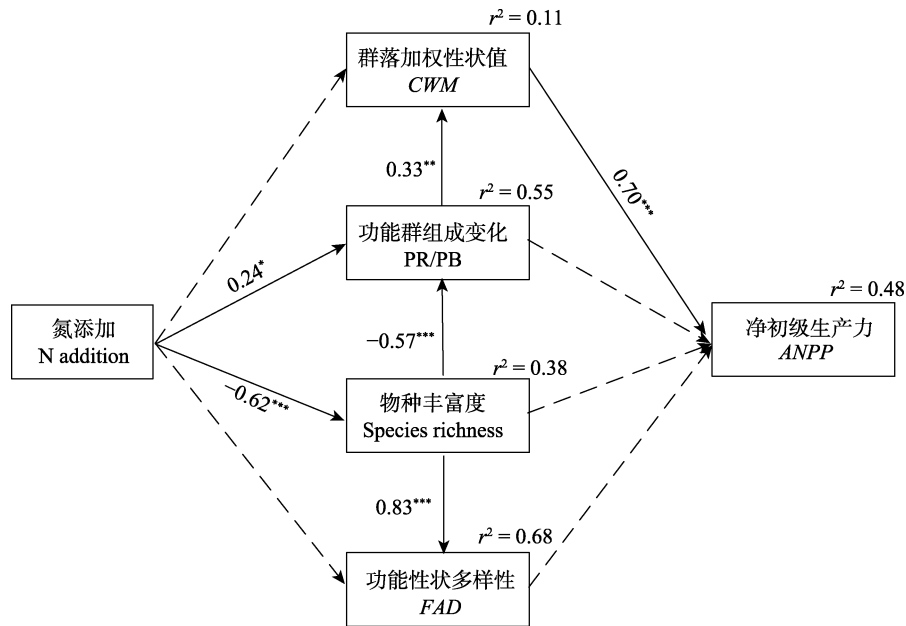


图6 氮添加对典型草原净初级生产力(ANPP)影响途径的结构方程模型(SEM)分析结果。 $\chi^2 = 3.611$, $p = 0.89$, $df = 8$, $n = 13$, $RMSEA < 0.001$, $AIC = 29.61$, $CFI = 1.000$ 。实线和虚线分别表示变量之间作用关系显著($p < 0.05$)和不显著($p > 0.05$)。正负数值表示标准化回归系数(β); *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$; r^2 值表示某一变量被其他变量的方差解释量。

Fig. 6 Structural equation model (SEM) analyses of pathways of N addition on aboveground net primary productivity (ANPP). Results of SEM fitting: $\chi^2 = 3.611$, $p = 0.89$, $df = 8$, $n = 13$, $RMSEA < 0.001$, $AIC = 29.61$, $CFI = 1.000$. ANPP, aboveground net primary productivity; CWM, community-weighted mean traits; FAD, functional attribute diversity; PR/PB, biomass ratio of perennial rhizome grass to perennial bunchgrass, indicating a shift in functional group composition. Solid and dashed arrows indicate significant ($p < 0.05$) and non-significant ($p > 0.05$) effects, respectively. Values associated with solid arrows represent standardized path coefficients (β); *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$. r^2 values associated with response variables indicate the proportion of variation explained by relationships with other variables.

3 讨论

3.1 长期N添加对草原物种多样性和功能多样性的影响

我们的研究发现, N添加显著降低了典型草原的物种丰富度和Shannon-Wiener指数, 表明在内蒙古典型草原, 物种多样性对N可利用性较为敏感, 这与先前依托该实验平台的研究结果较为一致(Bai *et al.*, 2010; Lan & Bai, 2012; Lan *et al.*, 2015)。我们的结果显示, 经过连续18年的N添加处理(2000–2017年), 即使在低N添加水平下, 物种多样性仍然降低, 如与完全对照相比, 低N处理下($1.75 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)物种丰富度降低了约25%, 较之前N添加处理10年的研究结果(Lan & Bai, 2012)还降低了10%, 表明长期N添加导致物种多样性的丧失程度随着施N年份的延长而增大。本实验中, 沿着N添加梯度, 植物生物量除了多年生根茎禾草(羊草)增加外, 其他多年生丛生禾草和杂草类都倾向于减少。其原因可能是, N添加后土壤有效N含量明显增加(Chen *et al.*, 2019), 更有利于营养投资回报快的

资源获取型物种(如较高生长速率的羊草)的快速生长, 从而使资源保守型物种(如较低生长速率的大针茅)的生长受到抑制(Orwin *et al.*, 2010; Lan & Bai, 2012)。例如, 在内蒙古典型草原, 羊草的SLA ($112.93 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)和叶片N含量($25.07 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)显著高于大针茅的SLA ($103.26 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)和叶片N含量($22.62 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)(Lan & Bai, 2012), 表明羊草的生长速率明显高于大针茅。另外, 该实验平台早期的研究也表明, 土壤可利用N增加后, 物种间的竞争作用可能由对地下资源(如水分和养分)的竞争逐渐转变为对地上光资源的竞争(Spasojevic & Suding, 2012), 光照成为限制性因子, 这也导致光竞争能力较弱的物种(如群落下层的黄囊薹草和糙隐子草, 其株高显著低于羊草和大针茅)被排斥, 以致群落物种丰富度降低(万宏伟等, 2008; Pan *et al.*, 2011)。此外, Lan和Bai (2012)在本实验样地的研究表明, 长期N添加会导致土壤酸化, 使部分不耐酸的物种被排除, 也是群落物种多样性降低的原因之一。

功能多样性能够反映物种间功能性状的差异性程度, 也是近年来被广泛关注的生物多样性关键指

标。以往的研究表明, 施肥对功能性状多样性的影响既可能是正效应, 也可能是负效应, 其作用机制不同, 前者是由于施肥加剧了物种间的竞争排斥导致功能性状多样性降低(Hooper *et al.*, 2005); 而后者是由于施肥后资源充足, 共存物种间的生态位分化促使性状差异性增大, 进而功能性状多样性增加(Mouchet *et al.*, 2010)。然而, 我们的研究表明, 无论是以株丛性状(*PH*、*PB*和*SLR*)、叶片性状(*SLA*、*LDMC*和*LNC*), 还是以整株性状(6个株丛和叶片指标)计算得到的功能性状多样性和群落水平加权性状值沿N添加梯度均无显著变化。SEM结果显示, 功能性状多样性主要受物种丰富度的影响, 物种丰富度与功能性状多样性呈显著正相关关系, 这与李晓刚等(2011)在高寒草甸的研究结果较为一致。尽管功能性状多样性也呈略微降低的趋势, 但未达到显著水平。群落加权性状值除了受物种丰富度的影响外, 还受功能群组成的影响, N添加使群落内多年生根茎禾草(羊草)所占比例显著增加, 高N处理下, 羊草的5个性状的群落加权性状值(除了*PB_{CWM}*)均显著高于其他物种($p < 0.05$), 以致群落加权性状值变化不大。因此, 在内蒙古典型草原, 尽管18年的N添加处理显著降低了物种多样性, 但是其对功能多样性影响并不显著。

3.2 长期N添加对草原初级生产力的影响大小及途径

我们的研究发现, 经过连续18年的N添加处理(2000–2017年), 不同N添加水平下群落ANPP差异不显著, 这与该样地早期的研究结果不同: 即经过连续4年(2000–2003年)和在此基础上持续6年(2004–2009年)的N添加处理, N添加显著提高了群落ANPP(Bai *et al.*, 2010; Lan & Bai, 2012)。分析其原因, 可能是由于在长期N添加下, 不同物种或功能群对N添加的响应具有明显的差异性, 呈现较强的补偿效应, 以致群落水平ANPP无显著变化。本研究中, 在完全对照小区, 多年生根茎禾草(羊草)的相对生物量(*RAB*)仅为1.9%, 而随着N添加量增加, 羊草*RAB*显著增加, 在最高N添加水平($28.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)下, 羊草*RAB*高达73.3%。与之相反, 一二年生物种(如大籽蒿(*Artemisia sieversiana*)、猪毛蒿(*A. scoparia*)等)在低N和中N添加处理下快速生长, 其*RAB*显著增加, 与完全对照和施N对照(仅添加磷和微量元素)相比, *RAB*平均增加了约4倍; 但在高N添加

($28.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)处理下, 一二年生物种的*RAB*近乎为0。多年生丛生禾草*RAB*沿N添加梯度显著降低, 与完全对照相比, 其*RAB*降低了约69%。Cardinale等(2007)研究认为, 随着时间的推移和物种间高度多样化的组合, 物种间的互补效应逐渐增强, 我们的观点与此一致。

在草原生态系统中, 尽管物种多样性对N添加较为敏感, 但是物种多样性与生态系统功能之间并未呈现出很强的相关性, 我们的结果也表明, 物种多样性与初级生产力之间没有显著的相关性, 即物种多样性不能很好地解释群落生产力的变化, 这与李晓刚等(2011)在高寒草甸和Xu等(2018)在典型草原的研究结果一致。越来越多的研究发现, 基于功能性状的方法, 即功能多样性能更好地预测生态系统功能, 强调植物物种本身性状而非物种数量对生态系统过程的影响更大(Kardol & Wardle, 2010; Brym *et al.*, 2011; Gagic *et al.*, 2015; Xu *et al.*, 2018)。我们的研究发现, N添加通过降低物种丰富度进而影响群落功能多样性, 这可能是因为物种多样性可以调节群落内物种间功能性状差异的空间, 扩大共存物种功能性状的范围, 从而对功能多样性产生影响(Kraft *et al.*, 2015)。相关分析也表明, 物种多样性与功能性状多样性之间呈显著正相关关系, 这与其他研究结果(de Bello *et al.*, 2006; 李晓刚等, 2011)也较为一致。本研究发现N添加通过影响物种丰富度和功能群组成, 间接影响群落加权性状值, 进而影响ANPP。已有研究表明群落加权性状平均值能够很好地解释生态系统功能(Finegan *et al.*, 2015; Kunstler *et al.*, 2016; Prado-Junior *et al.*, 2016; Xu *et al.*, 2018), 尤其是优势物种的功能性状值驱动了生态系统功能(Orwin *et al.*, 2010; Laughlin, 2014)。本研究发现群落加权性状平均值是影响ANPP最重要的因子, 其解释了48%的ANPP变异, 即初级生产力主要是由群落内优势物种的生物量及功能性状所决定, 因此, 我们的结果很好地支持了质量比假说(Grime, 1998)。我们也发现生态位互补性(由功能性状多样性间接反映)对初级生产力无显著的影响, 与Xu等(2018)在典型草原的研究结果略有不同, 其发现功能性状多样性对群落生产力有负效应。我们分析其原因可能与选择的功能多样性指数不同有关, Xu等(2018)选用功能分散指数(FD_{b}), 而本研究采用*FAD*指数, 由于不同的功能多样性指数代表的含

义略有不同, 其对结果可能有一定的影响。

施肥作为一项维持草原生态系统养分平衡的常规管理措施, 有助于草地生产力的恢复与提高。在内蒙古草原, 长期过度放牧导致生态系统功能严重退化, 而N添加能够减缓地下养分资源的限制, 促进群落净初级生产力, 从而有利于生态系统功能的恢复。本研究发现尽管长期N添加会导致物种多样性减少甚至丧失, 其对功能多样性的影响并不显著, 而功能多样性对于草原生物多样性、生态系统功能和稳定性的维持尤为重要。当选用施肥方式作为草地适应性管理措施时, 应充分考虑其对草原生态系统结构和功能影响的短期和长期效应。

致谢 感谢中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站的所有老师和工作人员, 同时也感谢河南师范大学和江西师范大学的志愿者们, 在野外试验中给予的帮助。

参考文献

- 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.
- Bennett JA, Riibak K, Tamme R, Lewis RJ, Pärtel M (2016). The reciprocal relationship between competition and intraspecific trait variation. *Journal of Ecology*, 104, 1410–1420.
- Bernhardt-Römermann M, Römermann C, Pillar VD, Kuderhatsch T, Fischer A (2010). High functional diversity is related to high nitrogen availability in a deciduous forest—Evidence from a functional trait approach. *Folia Geobotanica*, 45, 111–124.
- Brym ZT, Lake JK, Allen D, Ostling A (2011). Plant functional traits suggest novel ecological strategy for an invasive shrub in an understorey woody plant community. *Journal of Applied Ecology*, 48, 1098–1106.
- Cadotte MW (2017). Functional traits explain ecosystem function through opposing mechanisms. *Ecology Letters*, 20, 989–996.
- Cardinale BJ, Wright JP, Cadotte MW, Carroll IT, Hector A, Srivastava DS, Loreau M, Weis JJ (2007). Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 18123–18128.
- Chen DM, Xing W, Lan ZC, Saleem M, Wu Y, Hu SJ, Bai YF (2019). Direct and indirect effects of nitrogen enrichment on soil organisms and carbon and nitrogen mineralization in a semi-arid grassland. *Functional Ecology*, 33, 175–187.
- Clark CM, Tilman D (2008). Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451, 712–715.
- de Bello F, Lepš J, Sebastià MT (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, 29, 801–810.
- Duprè C, Stevens CJ, Ranke T, Bleeker A, Peppeler-Lisbach C, Gowing DJG, Dise NB, Dorland E, Bobbink R, Diekmann M (2010). Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: The contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. *Global Change Biology*, 16, 344–357.
- Finegan B, Peña-Claros M, de Oliveira A, Ascarrunz N, Bret-Harte MS, Carreño-Rocabado G, Casanoves F, Díaz S, Eguiguren Velepucha P, Fernandez F, Licona JC, Lorenzo L, Salgado Negret B, Vaz M, Poorter L (2015). Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 103, 191–201.
- Gagic V, Bartomeus I, Jonsson T, Taylor A, Winqvist C, Fischer C, Slade EM, Steffan-Dewenter I, Emmerson M, Potts SG, Tschardtke T, Weisser W, Bommarco R (2015). Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices. *Proceedings of the Royal Society B*, 282, 20142620. DOI: 10.1098/rspb.2014.2620.
- Grime JP (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Gross N, Kunstler G, Liancourt P, de Bello F, Suding KN, Lavorel S (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: A trait-based framework. *Functional Ecology*, 23, 1167–1178.
- Hooper DU, Chapin III FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Hooper DU, Vitousek PM (1998). Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, 68, 121–149.
- Kardol P, Wardle DA (2010). How understanding aboveground-belowground linkages can assist restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 25, 670–679.
- Knops JM, Reinhart K (2000). Specific leaf area along a nitrogen fertilization gradient. *The American Midland Naturalist*, 144, 265–272.
- Kraft NJB, Godoy O, Levine JM (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the*

- United States of America*, 112, 797–802.
- Kunstler G, Falster D, Coomes DA, Hui F, Kooyman RM, Laughlin DC, Poorter L, Vanderwel M, Vieilledent G, Wright SJ, Aiba M, Baraloto C, Caspersen J, Cornelissen JHC, Gourlet-Fleury S, Hanewinkel M, Herault B, Kattge J, Kurokawa H, Onoda Y, Peñuelas J, Poorter H, Uriarte M, Richardson S, Ruiz-Benito P, Sun IF, Ståhl G, Swenson NG, Thompson J, Westerlund B, Wirth C, Zavalala MA, Zeng HC, Zimmerman JK, Zimmermann NE, Westoby M (2016). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529, 204–207.
- 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, 3125–3134.
- Lan ZC, Jenerette GD, Zhan SX, Li WH, Zheng SX, Bai YF (2015). Testing the scaling effects and mechanisms of N-induced biodiversity loss: Evidence from a decade-long grassland experiment. *Journal of Ecology*, 103, 750–760.
- Laughlin DC (2014). Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters*, 17, 771–784.
- Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams NSG, Garden D, Dorrough J, Berman S, Quéfier F, Thébault A, Bonis A (2008). Assessing functional diversity in the field—Methodology matters! *Functional Ecology*, 22, 134–147.
- Li W, Cheng JM, Yu KL, Epstein HE, Guo L, Jing GH, Zhao J, Du GZ (2015). Plant functional diversity can be independent of species diversity: Observations based on the impact of 4-yr of nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow. *PLOS ONE*, 10, e0136040. DOI: 10.1371/journal.pone.0136040.
- Li XG, Zhu ZH, Zhou XS, Yuan FR, Fan RJ, Xu ML (2011). Effects of clipping, fertilizing and watering on the relationship between species diversity, functional diversity and primary productivity in alpine meadow of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1136–1147. [李晓刚, 朱志红, 周晓松, 袁芙蓉, 樊瑞俭, 许曼丽 (2011). 刈割、施肥和浇水对高寒草甸物种多样性、功能多样性与初级生产力关系的影响. *植物生态学报*, 35, 1136–1147.]
- Maire V, Gross N, Börger L, Proulx R, Wirth C, da Silveira Pontes L, Soussana JF, Louault F (2012). Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist*, 196, 497–509.
- Mokany K, Ash J, Roxburgh S (2008). Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 96, 884–893.
- Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, Mouillot D (2010). Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 24, 867–876.
- Naeem S, Wright JP (2003). Disentangling biodiversity effects on ecosystem functioning: Deriving solutions to a seemingly insurmountable problem. *Ecology Letters*, 6, 567–579.
- Orwin KH, Buckland SM, Johnson D, Turner BL, Smart S, Oakley S, Bardgett RD (2010). Linkages of plant traits to soil properties and the functioning of temperate grassland. *Journal of Ecology*, 98, 1074–1083.
- 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.0020078.
- Pardo LH, Fenn ME, Goodale CL, Geiser LH, Driscoll CT, Allen EB, Baron JS, Bobbink R, Bowman WD, Clark CM, Emmett B, Gilliam FS, Greaver TL, Hall SJ, Lilleskov EA, Liu LL, Lynch JA, Nadelhoffer KJ, Perakis SS, Robin-Abbott MJ, Stoddard JL, Weathers KC, Dennis RL (2011). Effects of nitrogen deposition and empirical nitrogen critical loads for ecoregions of the United States. *Ecological Applications*, 21, 3049–3082.
- Payne RJ, Dise NB, Field CD, Dore AJ, Caporn SJ, Stevens CJ (2017). Nitrogen deposition and plant biodiversity: Past, present, and future. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 15, 431–436.
- Pérez-Ramos IM, Díaz-Delgado R, de la Riva EG, Villar R, Lloret F, Marañón T (2017). Climate variability and community stability in Mediterranean shrublands: The role of functional diversity and soil environment. *Journal of Ecology*, 105, 1335–1346.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Prado-Junior JA, Schiavini I, Vale VS, Arantes CS, van der Sande MT, Lohbeck M, Poorter L (2016). Conservative species drive biomass productivity in tropical dry forests. *Journal of Ecology*, 104, 817–827.
- Spasojevic MJ, Suding KN (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: The importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology*, 100, 652–661.
- 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.
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J, Wardle DA (2008). Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 11, 1351–1363.
- Valencia E, Maestre FT, Le Bagousse-Pinguet Y, Quero JL, Tamme R, Börger L, García-Gómez M, Gross N (2015).

DOI: 10.17521/cjpe.2019.0260

- Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *New Phytologist*, 206, 660–671.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999). Original articles: Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2, 95–113.
- 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. [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.]
- Xu ZW, Li MH, Zimmermann NE, Li SP, Li H, Ren HY, Sun H, Han XG, Jiang Y, Jiang L (2018). Plant functional diversity modulates global environmental change effects on grassland productivity. *Journal of Ecology*, 106, 1941–1951.
- Yang HJ, Li Y, Wu MY, Zhang Z, Li LH, Wan SQ (2011). Plant community responses to nitrogen addition and increased precipitation: The importance of water availability and species traits. *Global Change Biology*, 17, 2936–2944.

责任编辑: 吕晓涛 责任编辑: 李 敏