



养分添加对天山高寒草地植物多样性和地上生物量的影响

陈 丽¹ 田新民¹ 任正炜³ 董六文² 谢晨笛² 周小龙^{2*}

¹新疆大学生命科学与技术学院, 新疆生物资源基因工程重点实验室, 乌鲁木齐 830046; ²新疆大学资源与环境科学学院, 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046; ³兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

摘 要 为揭示高寒草地物种多样性和地上生物量以及二者之间关系对养分添加的响应模式, 该研究以天山高寒草地为对象, 通过两年的多重养分添加实验, 研究氮(N)、磷(P)、钾(K) 3种养分单独和组合添加对天山高寒草地群落物种多样性和地上生物量的影响。结果表明: (1)养分添加使当地植物物种多样性不同程度地减少, 其中以N + P、N + K、N + P + K添加的效应最为显著, 多重养分添加导致的土壤生态位维度降低是当地物种丧失的重要原因。(2)养分添加能显著提高群落地上生物量, 其中N为第一限制养分, 解除N限制后P和K成为限制养分, N + P + K复合添加对地上生物量的提高最为显著。(3)养分添加两年后, 地上生物量与物种丰富度之间无显著回归关系且地上生物量增加主要是由于禾草类生物量增加导致, 说明地上生物量主要由少数优势种决定而非群落物种数。

关键词 氮; 磷; 钾; 物种多样性; 地上生物量; 天山高寒草地; 巴音布鲁克

陈丽, 田新民, 任正炜, 董六文, 谢晨笛, 周小龙 (2022). 养分添加对天山高寒草地植物多样性和地上生物量的影响. 植物生态学报, 46, 280-289 DOI: 10.17521/cjpe.2021.0437

Effects of nutrient addition on plant diversity and above-ground biomass in alpine grasslands of Tianshan Mountains, China

CHEN Li¹, TIAN Xin-Min¹, REN Zheng-Wei³, DONG Liu-Wen², XIE Chen-Di², and ZHOU Xiao-Long^{2*}

¹Xinjiang Key Laboratory of Biological Resources and Genetic Engineering, College of Life Science and Technology, Xinjiang University, Ürümqi 830046, China; ²Key Laboratory of Oasis Ecology of Ministry of Education, College of Resources and Environmental Sciences, Xinjiang University, Ürümqi 830046, China; and ³State Key Laboratory of Grassland Agro-Ecosystems, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract

Aims The objectives were to reveal the response patterns of plant species diversity and above-ground biomass to nutrients addition and to clarify their relationships in alpine grasslands of Tianshan Mountains.

Methods The nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K) addition experiments were conducted in Tianshan alpine grasslands. The single factor effects and the interaction effects on plant species diversity and above-ground biomass were studied from 2019 to 2020.

Important findings 1) Nutrient addition reduced plant species diversity of local community. Especially, the addition of N + P, N + K and N + P + K showed significant effects, suggesting that the decrease of soil niche dimension caused by multiple-nutrient addition was an important reason for local species loss. 2) Nutrient addition significantly increased above-ground biomass of local plant communities, with the highest above-ground biomass being found under N + P + K treatment, indicating that N was the first limiting resource, P and K became the limiting resources after N limiting was alleviated. 3) There was a negative linear regression between species diversity and above-ground biomass following two years of nutrient addition, which indicated that the dominant species but not species diversity determined above-ground biomass at our study site.

Key words nitrogen; phosphorus; potassium; species diversity; above-ground biomass; Tianshan alpine grassland; Bayanbulak

收稿日期Received: 2021-11-25 接受日期Accepted: 2021-12-25

基金项目: 新疆维吾尔自治区创新环境(人才、基地)建设专项(自然科学基金)(2019D01C066)、新疆维吾尔自治区天山雪松计划(2020XS26)和国家自然科学基金(32060285)。Supported by the Natural Science Foundation of Xinjiang Uygur Autonomous Region (2019D01C066), Tianshan Cedar Project in Xinjiang Uygur Autonomous Region (2020XS26), and the National Natural Science Foundation of China (32060285).

* 通信作者Corresponding author (zhouxiaolong@xju.edu.cn)

Chen L, Tian XM, Ren ZW, Dong LW, Xie CD, Zhou XL (2022). Effects of nutrient addition on plant diversity and above-ground biomass in alpine grasslands of Tianshan Mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 280-289. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0437

草地是地球上分布范围最广的陆地生态系统类型, 占陆地生态系统面积的40%, 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(王明君等, 2010)。植物生产力和物种多样性是评价草地生态系统功能和结构的重要指标(王晶等, 2016)。生产力是草地最重要的生态系统功能, 很大程度上影响着其他生态系统功能(如凋落物分解、光截留率、土壤有机质含量), 其变化与群落物种组成和多样性有着密切联系(方精云等, 2018)。然而, 近几十年来由于化石燃料的燃烧和化学肥料的使用导致全球范围内的养分富集越来越严重(Galloway *et al.*, 2008; Clark *et al.*, 2017)。一方面养分富集可以缓解植物所受到的养分限制, 导致草地群落生产力的提高(Zhao *et al.*, 2019; 张馨文等, 2021)。另一方面养分富集会打破不同物种间原有的竞争平衡, 引起草地群落多样性的丧失(Hautier *et al.*, 2009; Isbell *et al.*, 2013; Niu *et al.*, 2018; Zhao *et al.*, 2019)。目前, 养分富集背景下的草地生物量与多样性变化机制已成为草地生态学关注的热点问题。

氮是全球范围内限制草地植物生长的最重要元素, 适当的氮沉降可以补充土壤养分, 在一定程度上能够缓解植物生长所受到的氮限制, 对植物生长起到良好的促进作用(LeBauer & Treseder, 2008)。氮的富集通常会导致喜氮且可以无性繁殖的禾草类物种生物量增加, 进而增加群落整体的生物量(李禄军等, 2010; Xu *et al.*, 2015; 王玉冰等, 2020), 该过程往往会通过光竞争来降低群落物种多样性, 因为禾草类物种高度较高, 在氮添加后占据群落上层空间, 造成群落下层的光资源减少与稀有种丧失(Wedin & Tilman, 1996; 杨倩等, 2018)。磷也是草地生态系统的重要限制养分, 尽管它的限制范围不及氮广泛(Vance *et al.*, 2003; Soons *et al.*, 2017; Gao *et al.*, 2018); 但仍然有一些研究发现, 添加磷也可以改变地上生物量、物种组成和物种丰富度(张彦东等, 2004; Fay *et al.*, 2015; 王玲等, 2019)。更为重要的是, Elser等(2007)发现, 氮和磷在陆地生态系统中具有类似的限制效应, 同时添加氮和磷组合比二者单独添加所产生的影响更为显著; 杨元武等(2017)也认为草原初级生产力同时受到氮和磷的限制。此外,

钾也是植物生长的限制因子。虽然Janssens等(1998)发现钾对植物生长的影响大于磷, 但大多数实验并没有发现钾的显著影响(贺星, 2014; 周小龙, 2016)。不同的草地类型其土壤性质与群落物种组成往往差异较大, 而阐明不同草地类型的养分限制状况可以为提高草地生产力提供重要信息, 具有重要的理论与实践意义。

群落物种多样性对养分添加的响应机理比较复杂, 大量研究表明养分添加导致植物群落物种多样性减少(Ren *et al.*, 2010; 贺星, 2014; 周小龙, 2016; 杜忠毓等, 2020)。近年来, Harpole和Tilman (2007)、Harpole等(2016)提出的生态位维度-多样性假说受到越来越多的关注, 该假说认为群落中的物种通过土壤中的限制性资源维系其共存关系, 养分添加导致土壤中限制性资源减少进而导致土壤生态位维度减少, 最终使得多样性下降。同时也有研究表明, 养分添加后物种多样性增加(张杰琦等, 2010)或维持不变(丁睿等, 2017)。造成植物物种多样性不同程度变化的原因可能在于土壤发育环境、养分循环特征、物种初始组成和非生物因子(如降雨和气温等)差异所致(沈景林等, 1999)。

多样性与生产力之间的关系一直是生态学的研究热点(Tilman & Downing, 1994; Huberty *et al.*, 1998; 王长庭等, 2005; 于丽等, 2015; Gao *et al.*, 2018; 刘万第等, 2021), 但其结果却并不一致。全球尺度上的meta分析结果显示, 二者关系表现各异(Tang *et al.*, 2017), 例如Waide等(1999)研究中发现大约200个生产力与多样性的关系中30%呈现单峰曲线关系, 26%呈现线性正相关关系, 12%呈现线性负相关关系, 32%显示二者关系不显著。针对多样性与生产力之间关系的一般模式以及产生这些模式的机制, 生态学家们进行了大量的实验研究提出诸多假说予以解释, 例如生态位互补假说和质量比假说。生态位互补假说认为生态系统功能由群落内物种的生态位分化程度所决定, 生态位分化程度高则能充分地利用各类资源有助于增强生态系统的功能(Tilman *et al.*, 1997)。质量比假说则认为群落的地上生物量取决于群落中占优势的物种, 与群落的物种数无关(Aarssen, 1997; Tilman *et al.*, 1997, 2001)。生

态位互补假说可以很好地解释生物量与多样性之间的正相关关系(周小龙, 2016; 刘万第等, 2021), 而质量比假说则可以解释二者之间的负相关关系(Finegan *et al.*, 2015; 周小龙, 2016)。目前在高寒草地中生产力变化受何种机制调控, 仍然是尚未解决的问题。

巴音布鲁克草原位于天山南麓, 是新疆最大的畜牧业基地, 也是新疆乃至中亚的生物多样性热点地区。同时又因其特殊的地理位置, 高寒的气候条件, 植物生长对环境的变化十分敏感, 也是生态脆弱区和气候变化的敏感区(Zhou *et al.*, 2019)。基于上述原因, 本研究以天山高寒草地为研究对象, 通过多重养分添加实验, 分析不同元素添加处理组合条件下, 天山高寒草地群落物种多样性和地上生物量的变化差异, 以及二者关系的响应模式, 最终解析二者关系的潜在生态学机制。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

本研究的野外工作依托中国科学院巴音布鲁克草原生态系统研究站(42.88°–42.89° N, 83.70°–83.72° E)开展。研究地点海拔约2 470 m, 年降水量265.7 mm, 年平均气温–4.8 °C, 年蒸发量1 022.9–1 247.5 mm, 年日照时间2 466–2 616 h, 全年积雪日达150–180天, 无绝对无霜期, 属于典型的高寒气候。植被类型为高寒草原, 优势物种为羊茅(*Festuca ovina*)、落草(*Koeleria macrantha*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)等。

1.2 实验设计

本研究基于全球营养网络(NutNet)巴音布鲁克站点的实验基础开展, 选择常年禁牧、生境均匀, 植被长势良好的典型高寒草原为研究对象, 通过使用尿素、磷酸二氢钙和硫酸钾, 换算为实际氮、磷和钾含量, 以10 g·m⁻²为养分添加单位, 进行不同养分类型的添加处理组合, 包括对照、氮(N)、磷(P)、钾(K)、N+P、N+K、P+K和N+P+K, 共计8个处理, 每个处理3次重复, 共计24个样方。实验布局采用随机区组设计, 每个处理的小区面积为25 m² (5 m × 5 m), 各个样地之间用1 m的缓冲带隔开。2018年进行背景调查, 养分添加试验于2019年开始进行, 将预先称好的颗粒状肥料一次性均匀撒在样方内进行养分添加。养分添加时间为每年的5月中旬,

为了保证养分添加效果, 养分添加选择在阴雨天进行。

1.3 测定方法

2019年8月中旬和2020年9月中旬(因新冠疫情原因推迟)进行植被调查, 并采用收获法对地上生物量进行测定。为避免边缘效应, 实验均在每个样方的核心区(4 m × 4 m)内进行, 在每个样方核心区内设置2个0.1 m × 1 m小样方用于植物群落组成和地上生物量的测定, 先统计小样方内每个物种的个数, 有无性分株的禾本科个体只记为1株; 然后将小样方内所有植物分物种剪下装入信封, 在65 °C下烘48 h至恒质量后将地上生物量按物种称量(精度为0.01 g), 对同一样方的2个0.1 m × 1 m小样方内各个物种的干物质质量累加计算地上生物量(g·m⁻²)。

1.4 植物多样性测定

采用物种丰富度、香农威纳指数(H')、辛普森指数(D)和均匀度指数(E)对群落的多样性进行评价, 本研究中物种丰富度指数用0.2 m²样方内出现的物种数表示, 即物种丰富度=出现在0.2 m²样方内的物种数。其余指数计算公式如下:

$$H' = -\sum p_i \ln p_i \quad (1)$$

$$D = 1 - \sum p_i^2 \quad (2)$$

$$E = H' / \ln S \quad (3)$$

式中, p_i 为第*i*个物种生物量占群落总生物量的比例; S 为样方中的物种总数(李新荣等, 2000; 杨利民等, 2001)。

1.5 数据处理

物种的相对多度定义为每个物种的生物量除以样方中所有物种的生物量总和, 为了评估各个处理中物种相对多度(SRA)的变化, 计算了每个处理中物种相对多度的对数响应比(RSRA), 计算公式为 $RSRA = \log(SRA_t/SRA_c)$, 其中 SRA_t 与 SRA_c 分别为养分添加和对照处理6个重复中的相对多度的均值, 若RSRA为正值则代表施肥以后该物种的相对多度是增加的; 若RSRA为负值则代表施肥以后该物种的相对多度是减小的(Niu *et al.*, 2010; Zhou *et al.*, 2016)。使用单因素方差分析和多重比较(HSD)对不同养分添加处理中的植物群落物种丰富度、地上生物量、物种多样性进行差异分析。使用一元线性回归对地上生物量和物种多样性之间的关系进行分析。所有数据利用SPSS 20.0软件进行统计分析和

GraphPad Prism 8.0软件作图。

2 结果和分析

2.1 养分添加对群落内常见种相对多度的影响

分析养分添加对群落内10种常见种相对多度的影响, 结果显示: 包含氮添加的处理中(N、N + P、N + K、N + P + K) 4种禾草类(羊茅、冰草(*Agropyron cristatum*)、落草、草地早熟禾)的相对多度显著增加, 但是养分添加对天山赖草(*Leymus tianschanicus*)和细果薹草(*Carex stenocarpa*)的相对多度的影响没有一致规律。与禾草类相反, 包含氮添加的处理中(N、N + P、N + K、N + P + K) 2种豆科植物(小花棘豆(*Oxytropis glabra*)和高山黄耆(*Astragalus alpinus*)的相对多度降低。养分添加对2种杂类草(莓叶委陵菜(*Potentilla fragarioides*)和二裂委陵菜(*P. bifurca*)相对多度的影响没有一致规律(表1)。

2.2 养分添加对天山高寒草地物种多样性的影响

用物种丰富度、香农威纳指数、辛普森指数和均匀度指数反映养分添加对群落植物多样性的影响。结果显示, 在所有的处理中物种丰富度几乎不发生变化(图1A、1B)。2019年均匀度指数几乎没有发生变化(图1G)。与对照相比, 2019年的香农威纳指数和辛普森指数只在N + P + K处理中差异显著(图1C、1E)。2020年香农威纳指数对P、N + P、N + K、P + K、N + P + K处理均响应显著(图1D), 2020年辛普森指数对N + P、N + K、N + P + K处理响应显著(图1F), 2020年均匀度指数对P、N + P、N + K、P + K、

N + P + K处理均响应显著(图1H)。此外, K添加对上述多样性指标几乎都不产生影响。

2.3 养分添加对天山高寒草地地上生物量的影响

为了检验养分添加在群落水平上对生物量的影响, 分析了不同养分添加后群落生物量的变化, 结果表明: 2019年的养分添加处理下群落地上生物量比对照增加了7.60%–53.84%, 其中N、N + P、N + K、N + P + K处理与对照相比差异显著(图2A)。与2019年类似, 2020年各养分添加处理中群落地上生物量比对照增加了18.75%–87.50%, 其中N、N + P、N + K、N + P + K处理与对照相比差异显著(图2B), 其中, 养分添加能显著增加禾草类的地上生物量, 而杂类草在总生物量中所占比例降低(图3)。

2.4 养分添加条件下地上生物量与物种多样性的关系

在养分添加条件下, 2019年植物群落地上生物量与植物丰富度、香农威纳指数、辛普森指数和均匀度指数无显著回归关系(图4)。2020年的植物群落地上生物量与物种丰富度无显著回归关系(图4A), 2020年的植物群落地上生物量随着香农威纳指数、辛普森指数、均匀度指数的增加而下降, 回归系数 R^2 分别为0.21、0.18、0.23 (图4B–4D)。

3 讨论和结论

3.1 多重养分添加导致物种多样性下降

通过连续两年养分添加实验, 结果发现氮添加及其组合(除2020年N + P + K组合外)对物种丰富度几

表1 2020年氮(N)、磷(P)、钾(K)养分添加对天山高寒草地群落内常见物种相对多度的影响

Table 1 Effect of nitrogen (N), phosphorus (P) and potassium (K) addition on common plant species in terms of species relative abundance in alpine grasslands of Tianshan Mountains in 2020

种名 Species	FG	RSRA _N	RSRA _P	RSRA _K	RSRA _{N+P}	RSRA _{N+K}	RSRA _{P+K}	RSRA _{N+P+K}
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	G	0.45	0.37	0.57	0.88	1.28	0.31	0.78
草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	G	0.45	0.53	0.14	0.67	0.34	0.09	0.84
落草 <i>Koeleria macrantha</i>	G	-0.03	-0.23	0.18	0.29	0.03	0.17	0.38
天山赖草 <i>Leymus tianschanicus</i>	G	0.48	0.06	-1.04	-1.49	0.21	-0.20	-0.13
细果薹草 <i>Carex stenocarpa</i>	G	-0.12	0.02	-0.04	0.37	-0.15	-0.20	0.50
羊茅 <i>Festuca ovina</i>	G	0.50	0.09	0.17	0.53	0.49	0.08	0.54
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	F	0.15	0.02	-0.15	0.08	-0.33	-0.09	0.07
莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i>	F	0.23	-0.67	-0.29	-0.09	0.12	-0.32	-0.44
高山黄耆 <i>Astragalus alpinus</i>	L	-0.56	0.28	0.01	-0.97	-1.06	0.17	-0.84
小花棘豆 <i>Oxytropis glabra</i>	L	-0.29	-0.08	0.41	-1.30	0.27	-0.49	-0.57

RSRA, 相对多度对数响应比。FG, 功能群。F, 杂类草; G, 禾草类; L, 豆科。

RSRA, log response of species relative abundance. FG, functional group. F, forb; G, grass; L, legume.

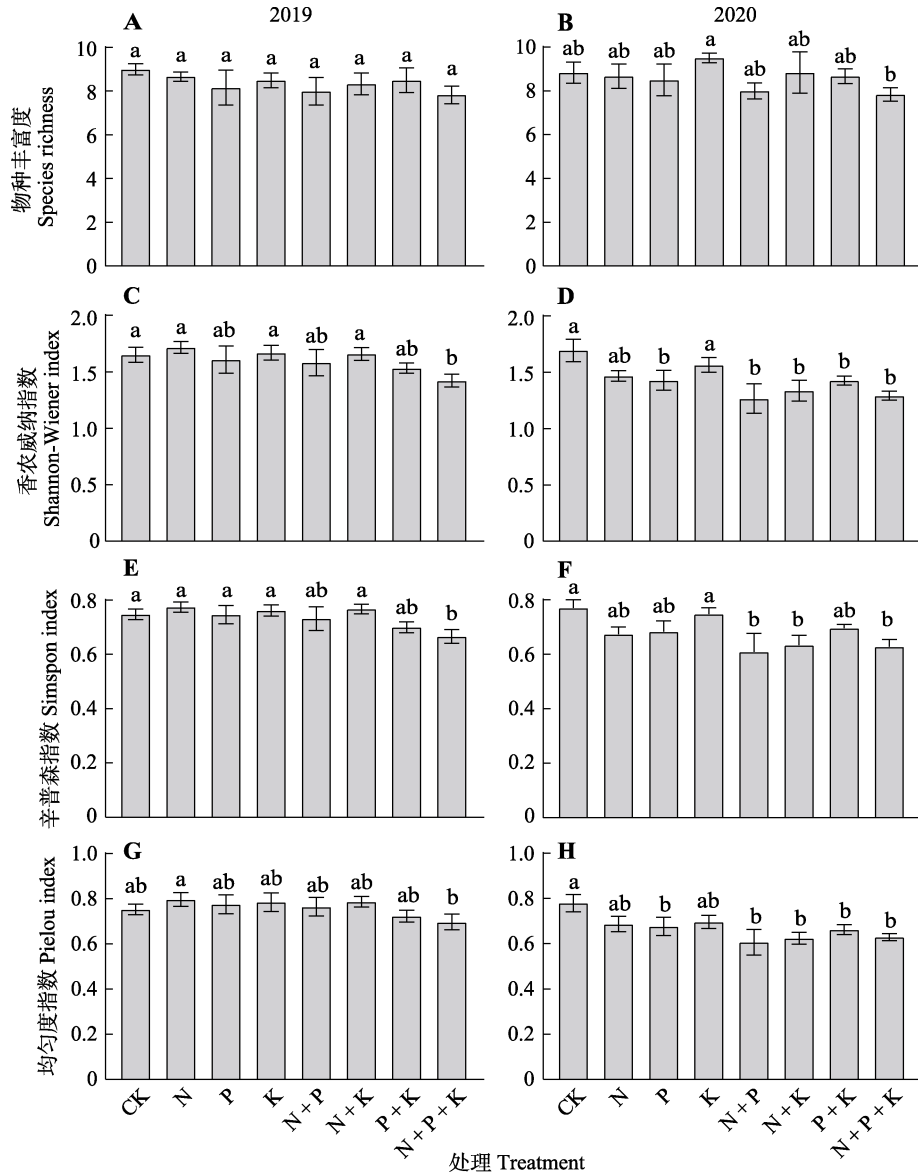


图1 养分添加对天山高寒草地群落物种多样性指数的影响(平均值±标准误, $n = 6$)。CK, 对照; N, 氮添加; P, 磷添加; K, 钾添加。不同的小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Effects of nutrient addition on plant species diversity index of alpine grassland community in Tianshan Mountains (mean \pm SE, $n = 6$). CK, control; N, nitrogen addition; P, phosphorus addition; K, potassium addition. Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($p < 0.05$).

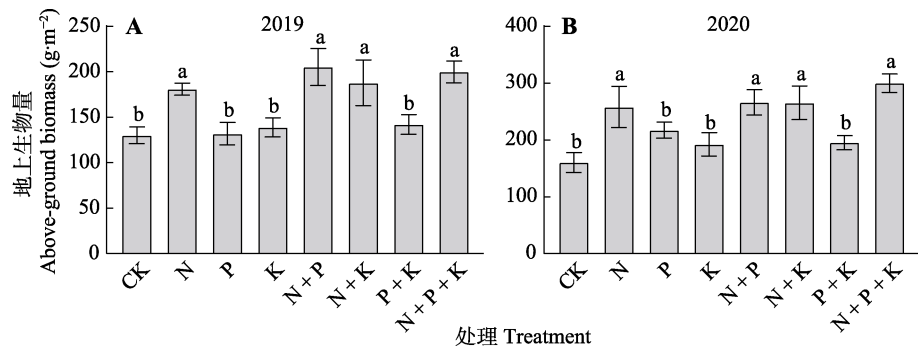


图2 养分添加对天山高寒草地地上生物量的影响(平均值±标准误, $n = 6$)。CK, 对照; N, 氮添加; P, 磷添加; K, 钾添加。不同的小写字母表示不同处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Effects of nutrient addition on above-ground biomass of alpine grassland in Tianshan Mountains (mean \pm SE, $n = 6$). CK, control; N, nitrogen addition; P, phosphorus addition; K, potassium addition. Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($p < 0.05$).

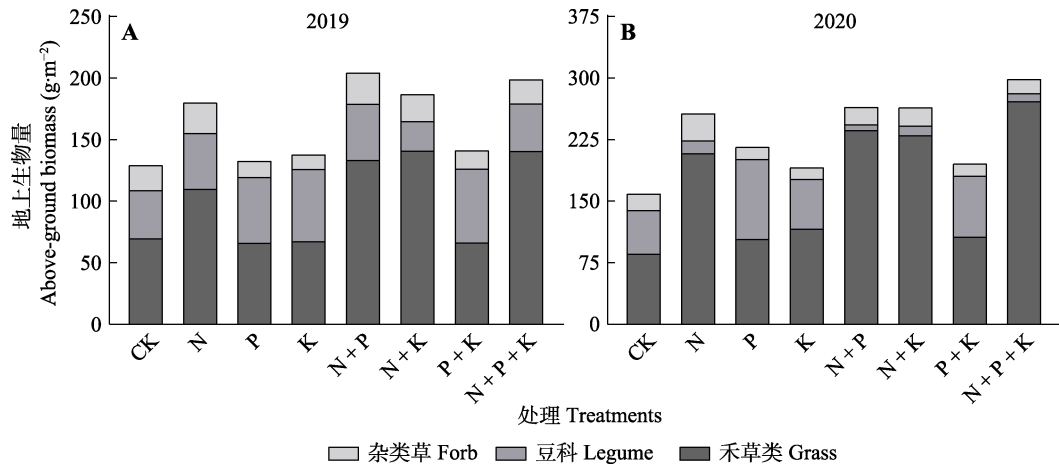


图3 养分添加对天山高寒草地植物功能群地上生物量的影响。CK, 对照; N, 氮添加; P, 磷添加; K, 钾添加。

Fig. 3 Effects of nutrient addition on aboveground biomass of plant functional groups in alpine grassland of Tianshan Mountains CK, control; N, nitrogen addition; P, phosphorus addition; K, potassium addition.

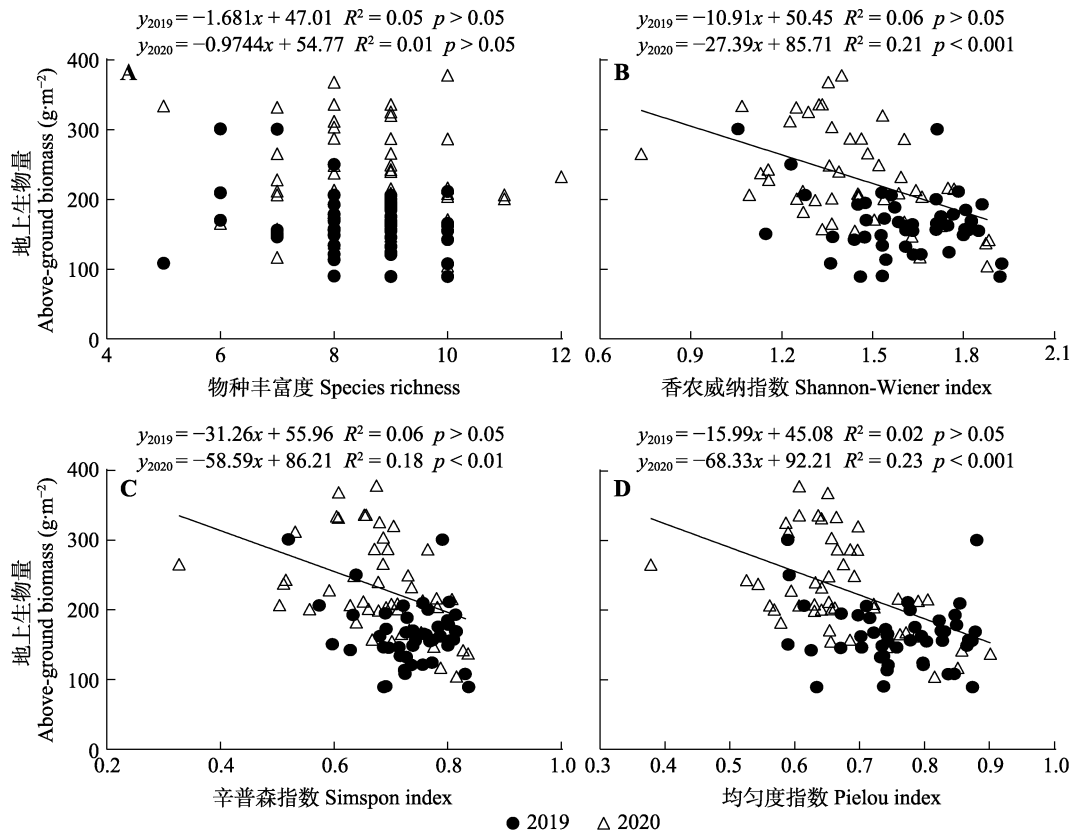


图4 养分添加下天山高寒草地地上生物量与物种多样性之间的关系。

Fig. 4 Relationship between aboveground biomass and species diversity in alpine grassland of Tianshan Mountains under nutrient addition.

乎没有影响,但是导致当地群落香农维纳指数与辛普森指数降低(图1),究其原因在于养分添加后,一些养分利用效率高的物种(如羊茅和落草)会快速生长且逐渐占据优势(Tian *et al.*, 2016),从而减少了其他物种(如莓叶委陵菜)所需的养分和空间,进而造

成稀有种数量减少甚至消失(表1; 图3)。同时,在包含氮添加的处理中,豆科物种因为固氮优势的丧失而引起相对多度减少(Salviaggiotti *et al.*, 2008; Nyfeler *et al.*, 2011; 李强等, 2021)(表1)和生物量降低(图3),最终导致当地群落均匀度下降(图1G、1H),群落物

种组成由禾草类(对照中53%)与豆科(对照中33%)共同占优势转变为禾草类占据绝对优势(N + P + K处理中91%)。大量研究表明物种对光资源的竞争也是导致群落组成和物种多样性变化的主要因素(Hautier *et al.*, 2009; 杨倩等, 2018), 即养分添加使土壤中的可利用养分增加, 物种之间的竞争由地下部分对养分的竞争转变为地上部分对光的竞争, 由于那些个体高度较高的物种(如禾草类)通过增加自身光合速率以及对周围植物的遮阴, 导致底层的光限制加剧, 进而排除小个体的物种(李禄军等, 2010; 杜忠毓等, 2020)。值得注意的是在本研究中, 相比较单独养分添加而言, 多重养分添加更易导致物种多样性的丧失, 尤其在N + P + K添加处理条件下, 该结果与经典的罗斯坦德公园草地实验(Silvertown *et al.*, 2006)一致, 说明养分添加导致生态位维度的下降是导致当地植物群落多样性丧失的重要原因, 支持生态位维度-多样性假说(图1)(Harpole & Tilman, 2007; Harpole *et al.*, 2016), 该假说认为物种对土壤限制资源的生态位分化是驱动物种多样性共存的主要机制, 即物种共存通过限制资源的数目而维系物种间的共存, 当受到一或两个因素的限制时大量物种可以共存, 而增加多种限制性资源的供应可以降低生态位维度进而导致物种丧失。

3.2 养分添加增加了群落及禾草类生物量

研究结果表明养分添加能显著增加高寒草地植物群落的地上生物量, 而这种增加主要是由于禾草类生物量增加所导致, 与之相反的是豆科和杂类草在总生物量中所占比例降低(图2, 图3), 这与前人的研究结果(邱波和罗燕江, 2004; Song *et al.*, 2011; 杨晓霞等, 2014; 于丽等, 2015; Tian *et al.*, 2016)一致, 其原因是禾草类植物具有较高的氮利用率(Song *et al.*, 2011), 同时禾草类物种植株高度较高, 在群落中占据上层空间以获取更多的光资源, 在养分充足时可以更快生长, 尤其是氮、磷的添加缓解了土壤养分对禾草类植物生长的限制, 其地上部分迅速生长导致禾草类生物量增加(邱波和罗燕江, 2004; Tian *et al.*, 2016; 张馨文等, 2021)。同以前的研究(Ren *et al.*, 2010; 贺星, 2014; 周小龙, 2016)一致, 本研究表明2019和2020年氮添加处理都能使草地植物群落地上生物量提高, 而磷、钾的单独添加以及混合添加对地上生物量都无显著影响(图2), 该

结果说明在本研究区域中, 氮为生物量的优先限制养分, 而非磷、钾。另一方面, 凡是包含氮元素的养分添加处理(N、N + P、N + K、N + P + K)都显著地提高生物量, 尤其是N + P + K混合养分添加处理条件下的地上生物量增加以及物种多样性减少都要比单独的养分添加处理更为剧烈, 这个结果表明在氮、磷和钾之间存在着交互作用, 解除氮限制以后磷和钾成为限制性养分, 这充分说明与养分的单独添加相比, 混合添加对草地植物群落地上生物量影响更为显著(周小龙, 2016; Gao *et al.*, 2018)。在本研究中, 相比较第一年而言, 第二年养分添加的效果更加明显, 这可能是土壤中的养分逐渐累积的效果使然。

3.3 群落优势种而非物种数决定养分添加条件下的地上生物量

在本研究中, 2019年植物群落地上生物量与4种多样性指数无显著关系。养分添加两年之后, 植物群落地上生物量与植物丰富度依然无显著回归关系; 但是植物群落地上生物量与香农威纳指数、辛普森指数和均匀度指数呈显著的负线性回归关系(图3), 这与青藏高原高寒草甸、内蒙古针茅草原以及罗斯坦德公园草地实验的结果(Crawley *et al.*, 2005; 马涛等, 2008; Silvertown *et al.*, 2006)一致。当前研究对多样性和生产力关系解释各异(江小雷等, 2004; Xia & Wan, 2008; Gao *et al.*, 2018; Liu *et al.*, 2021)。本研究表明养分添加后, 养分利用效率高的禾本科植物生物量增加导致群落地上生物量增加, 与前人研究(李禄军等, 2010; Xu *et al.*, 2015; 王玉冰等, 2020)一致, 即群落地上生物量主要取决于群落中占优势的物种(如N + P + K处理中占23%的羊茅和占53%的落草), 同时回归分析结果表明生物量与物种丰富度之间不存在显著回归关系, 本实验结果表明质量比假说是养分添加条件下天山高寒草地生物量变化的重要机制。

综上所述, 本研究表明: 1)短期的养分添加降低了群落的香农威纳指数与辛普森指数, 但不会导致当地群落丰富度剧烈下降。2)氮是天山高寒草地地上生物量的主要限制性养分, 氮添加以后地上生物量显著增加; 在解除氮限制以后磷和钾成为限制性养分。3)养分添加后群落生物量增加主要由禾草类生物量增加导致, 当地群落的地上生物量主要由优势种所决定, 而非群落物种数决定。

致谢 感谢中国科学院巴音布鲁克草原生态系统研究站在野外工作中提供便利。

参考文献

- Aarssen LW (1997). High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos*, 80, 183-184.
- Clark CM, Bell MD, Boyd JW, Compton JE, Davidson EA, Davis C, Fenn ME, Geiser L, Jones L, Blett TF (2017). Nitrogen-induced terrestrial eutrophication: cascading effects and impacts on ecosystem services. *Ecosphere*, 8, e01877. DOI: 10.1002/ecs2.1877.
- Crawley MJ, Johnston AE, Silvertown J, Dodd M, Mazancourt CD, Heard MS, Henman DF, Edwards GR (2005). Determinants of species richness in the Park Grass Experiment. *The American Naturalist*, 165, 179-192.
- Ding R, Wang BS, Wang HY, Zhang XF, Liu CH, Jin Y, Yang FJ (2017). Analysis of current research situation on impact of nitrogen & phosphorus addition on species diversity and productivity of grassland ecological system. *Journal of Heilongjiang Bayi Agricultural University*, 29(5), 8-12. [丁睿, 王宝生, 王洪义, 张小芳, 刘传宏, 金岩, 杨凤军 (2017). 氮磷添加对草原生态系统物种多样性及生产力的影响研究现状分析. 黑龙江八一农垦大学学报, 29(5), 8-12.]
- Du ZY, An H, Wang B, Wen ZL, Zhang YR, Wu XZ, Li QL (2020). Effects of nutrient addition and precipitation manipulation on plant species diversity and biomass of a desert grassland. *Acta Agrestia Sinica*, 28, 1100-1110. [杜忠毓, 安慧, 王波, 文志林, 张雅柔, 吴秀芝, 李巧玲 (2020). 养分添加和降水变化对荒漠草原植物群落物种多样性和生物量的影响. 草地学报, 28, 1100-1110.]
- 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 JY, Zhu JL, Shi Y (2018). The responses of ecosystems to global warming. *Chinese Science Bulletin*, 63, 136-140. [方精云, 朱江玲, 石岳 (2018). 生态系统对全球变暖的响应. 科学通报, 63, 136-140.]
- Fay PA, Prober SM, Harpole WS, Knops JMH, Bakker JD, Borer ET, Lind EM, MacDougall AS, Seabloom EW, Wragg PD, Adler PB, Blumenthal DM, Buckley YM, Chu CJ, Cleland EE, *et al.* (2015). Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 1, 15080. DOI: 10.1038/nplants.2015.80.
- Finegan B, Peña-Claros M, de Oliveira A, Ascarrunz N, Bret-Harte MS, Carreño-Rocabado G, Casanoves F, Díaz S, Velepucha PE, Fernandez F, Licona JC, Lorenzo L, Negret BS, 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.
- Galloway JN, Townsend AR, Erismann JW, Bekunda M, Cai ZC, Freney JR, Martinelli LA, Seitzinger SP, Sutton MA (2008). Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 320, 889-892.
- Gao YH, Cooper DJ, Zeng XY (2018). Nitrogen, not phosphorus, enrichment controls biomass production in alpine wetlands on the Tibetan Plateau, China. *Ecological Engineering*, 116, 31-34.
- Harpole WS, Sullivan LL, Lind EM, Firn J, Adler PB, Borer ET, Chase J, Fay PA, Hautier Y, Hillebrand H, MacDougall AS, Seabloom EW, Williams R, Bakker JD, Cadotte MW, *et al.* (2016). Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 537, 93-96.
- Harpole WS, Tilman D (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446, 791-793.
- Hautier Y, Niklaus PA, Hector A (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324, 636-638.
- He X (2014). *Effects of Nutrient Addition on Community Biomass and Diversity Varied Among Different Grassland Ecosystems of Inner Mongolia*. Master degree dissertation, Inner Mongolian University, Hohhot. [贺星 (2014). 养分添加对内蒙古草原生物量和多样性的影响. 硕士学位论文, 内蒙古大学, 呼和浩特.]
- Huberty LE, Gross KL, Miller CJ (1998). Effects of nitrogen addition on successional dynamics and species diversity in Michigan old-fields. *Journal of Ecology*, 86, 794-803.
- Isbell F, Reich PB, Tilman D, Hobbie SE, Polasky S, Binder S (2013). Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110, 11911-11916.
- Janssens F, Peeters A, Tallowin JRB, Bakker JP, Bekker RM, Fillat F, Oomes MJM (1998). Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil*, 202, 69-78.
- Jiang XL, Zhang WG, Yan L, Wang G (2004). Effects of plant species diversity on productivity of ecosystem. *Acta Prataculturae Sinica*, 13(6), 8-13. [江小雷, 张卫国, 严林, 王刚 (2004). 植物群落物种多样性对生态系统生产力的影响. 草业学报, 13(6), 8-13.]
- LeBauer DS, Treseder KK (2008). Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 89, 371-379.
- Li LJ, Yu ZY, Zeng DH, Ai GY, Li JS (2010). Effects of fertilizations on species composition and diversity of grassland in Keerqin Sandy Lands. *Acta Prataculturae Sinica*, 19(2), 109-115. [李禄军, 于占源, 曾德慧, 艾桂艳, 李晶石 (2010). 施肥对科尔沁沙质草地群落物种组成和多样性的影响. 草业学报, 19(2), 109-115.]

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0437

- Li Q, Huang YX, Zhou DW, Cong S (2021). Mechanism of the trade-off between biological nitrogen fixation and phosphorus acquisition strategies of herbaceous legumes under nitrogen and phosphorus addition. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 286-297. [李强, 黄迎新, 周道玮, 丛山 (2021). 土壤氮磷添加下豆科草本植物生物固氮与磷获取策略的权衡机制. 植物生态学报, 45, 286-297.]
- Li XR, Zhang JG, Liu LC, Chen HS, Shi QH (2000). Plant diversity in the process of succession of artificial vegetation types and environment in an arid desert region of China. *Acta Phytocologica Sinica*, 24, 257-261. [李新荣, 张景光, 刘立超, 陈怀顺, 石庆辉 (2000). 我国干旱沙漠地区人工植被与环境演变过程中植物多样性的研究. 植物生态学报, 24, 257-261.]
- Liu WD, Li XW, Huang WG, Ma HC, Ma HY, Wang WX (2021). Community diversity, patterns of productivity, and factors influencing them in *Stipa* in Ningxia grassland. *Acta Prataculturae Sinica*, 30(1), 12-23. [刘万弟, 李小伟, 黄文广, 马惠成, 马红英, 王文晓 (2021). 宁夏草原针茅属植物群落物种多样性和生产力格局及影响因素研究. 草业学报, 30(1), 12-23.]
- Ma T, Tong YF, Liu JX, Wu GL, Liu ZH (2008). Relationships of species diversity and productivity under the fertilization levels in alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau. *Grassland and Turf*, (4), 34-38. [马涛, 童云峰, 刘锦霞, 武高林, 刘振恒 (2008). 不同施肥处理高寒草甸植物群落物种多样性与生产力的关系. 草原与草坪, (4), 34-38.]
- Niu DC, Yuan XB, Cease AJ, Wen HY, Zhang CP, Fu H, Elser JJ (2018). The impact of nitrogen enrichment on grassland ecosystem stability depends on nitrogen addition level. *Science of the Total Environment*, 618, 1529-1538.
- Niu KC, Zhang ST, Zhao BB, Du GZ (2010). Linking grazing response of species abundance to functional traits in the Tibetan alpine meadow. *Plant and Soil*, 330, 215-223.
- Nyfelers D, Huguenin-Elie O, Suter M, Frossard E, Lüscher A (2011). Grass-legume mixtures can yield more nitrogen than legume pure stands due to mutual stimulation of nitrogen uptake from symbiotic and non-symbiotic sources. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 140, 155-163.
- Qiu B, Luo YJ (2004). Effects of fertilizer gradients on productivity and species diversity in a degraded alpine meadow. *Journal of Lanzhou University*, 40(3), 56-59. [邱波, 罗燕江 (2004). 不同施肥梯度对甘南退化高寒草甸生产力和物种多样性的影响. 兰州大学学报, 40(3), 56-59.]
- Ren ZW, Li Q, Chu CJ, Zhao LQ, Zhang JQ, Ai D, Yang YB, Wang G (2010). Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 3, 25-31.
- Salvagiotti F, Cassman KG, Specht JE, Walters DT, Weiss A, Dobermann A (2008). Nitrogen uptake, fixation and response to fertilizer N in soybeans: a review. *Field Crops Research*, 108, 1-13.
- Shen JL, Meng Y, Hu WL, Lian DW (1999). Experimental study of improvement measures on the depredated grassland in alpine areas. *Acta Prataculturae Sinica*, 16(1), 9-14. [沈景林, 孟杨, 胡文良, 连大伟 (1999). 高寒地区退化草地改良试验研究. 草业学报, 16(1), 9-14.]
- Silvertown J, Poulton P, Johnston E, Edwards G, Heard M, Biss PM (2006). The Park Grass Experiment 1856-2006: its contribution to ecology. *Journal of Ecology*, 94, 801-814.
- Song L, Bao X, Liu X, Zhang Y, Christie P, Fangmeier A, Zhang F (2011). Nitrogen enrichment enhances the dominance of grasses over forbs in a temperate steppe ecosystem. *Biogeosciences*, 8, 2341-2350.
- Soons MB, Hefting MM, Dorland E, Lamers LPM, Versteeg C, Bobbink R (2017). Nitrogen effects on plant species richness in herbaceous communities are more widespread and stronger than those of phosphorus. *Biological Conservation*, 212, 390-397.
- Tang ZS, Deng L, An H, Yan WM, Shangguan ZP (2017). The effect of nitrogen addition on community structure and productivity in grasslands: a meta-analysis. *Ecological Engineering*, 99, 31-38.
- Tian QY, Liu NN, Bai WM, Li LH, Chen JQ, Reich PB, Yu Q, Guo DL, Smith MD, Knapp AK, Cheng WX, Lu P, Gao Y, Yang A, Wang TZ, Li X, Wang ZW, Ma YB, Han XG, Zhang WH (2016). A novel soil manganese mechanism drives plant species loss with increased nitrogen deposition in a temperate steppe. *Ecology*, 97, 65-74.
- Tilman D, Downing JA (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 363-365.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300-1302.
- Tilman D, Reich PB, Knops J, Wedin D, Mielke T, Lehman C (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294, 843-845.
- Vance CP, Uhde-Stone C, Allan DL (2003). Phosphorus acquisition and use: critical adaptations by plants for securing a nonrenewable resource. *New Phytologist*, 157, 423-447.
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999). The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 30, 257-300.
- Wang CT, Long RJ, Wang QJ, Jing ZC, Ding LM (2005). Relationship between species diversity and productivity in four types of alpine meadow plant communities. *Chinese Journal of Ecology*, 24, 483-487. [王长庭, 龙瑞军, 王启基, 景增春, 丁路明 (2005). 高寒草甸不同草地群落物种多样性与生产力关系研究. 生态学报, 24, 483-487.]
- 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. [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.]
- Wang L, Shi JJ, Dong QM, Yin YL, Wang XL, Yu Y, Zhang CP (2019). Effects of nitrogen and phosphorus addition on community diversity and biomass of alpine steppe. *Acta Agrestia Sinica*, 27, 1633-1642. [王玲, 施建军, 董全民, 尹亚丽, 王晓丽, 俞畅, 张春平 (2019). 氮、磷添加对高寒草原群落多样性和生物量的影响. *草地学报*, 27, 1633-1642.]
- Wang MJ, Han GD, Cui GW, Zhao ML (2010). Effects of grazing intensity on the biodiversity and productivity of meadow steppe. *Chinese Journal of Ecology*, 29, 862-868. [王明君, 韩国栋, 崔国文, 赵萌莉 (2010). 放牧强度对草甸草原生产力和多样性的影响. *生态学杂志*, 29, 862-868.]
- 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. [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.]
- Wedin DA, Tilman D (1996). Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science*, 274, 1720-1723.
- Xia JY, Wan SQ (2008). Global response patterns of terrestrial plant species to nitrogen addition. *New Phytologist*, 179, 428-439.
- Xu DH, Fang XW, Zhang RY, Gao TP, Bu HY, Du GZ (2015). Influences of nitrogen, phosphorus and silicon addition on plant productivity and species richness in an alpine meadow. *AoB PLANTS*, 7, plv125. DOI: 10.1093/aobpla/plv125.
- Yang LM, Han M, Li JD (2001). Plant diversity change in grassland communities along a grazing disturbance gradient in the northeast china transect. *Acta Phytocologica Sinica*, 25, 110-114. [杨利民, 韩梅, 李建东 (2001). 中国东北样带草地群落放牧干扰植物多样性的变化. *植物生态学报*, 25, 110-114.]
- Yang Q, Wang W, Zeng H (2018). Effects of nitrogen addition on the plant diversity and biomass of degraded grasslands of Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 430-441. [杨倩, 王妮, 曾辉 (2018). 氮添加对内蒙古退化草地植物群落多样性和生物量的影响. *植物生态学报*, 42, 430-441.]
- Yang XX, Ren F, Zhou HK, He JS (2014). Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 159-166. [杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生 (2014). 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. *植物生态学报*, 38, 159-166.]
- Yang YW, Zhou HK, Li XL, Zhou XH, Gao JJ, Liu Y, Zhao XQ, Ye X (2017). Initial response of species diversity and productivity to nutrients addition on alpine meadow. *Acta Agriculturae Boreali-occidentalis Sinica*, 26, 159-166. [杨元武, 周华坤, 李希来, 周旭辉, 高健军, 刘玉, 赵新全, 叶鑫 (2017). 高寒草甸物种多样性和生产力对养分添加的初期响应. *西北农业学报*, 26, 159-166.]
- Yu L, Zhao JN, Wang H, Bai L, Liu HM, Yang DL (2015). Effects of nutrient addition on plant diversity and productivity in a *Stipa baicalensis* grassland in Inner Mongolia, China. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 8165-8173. [于丽, 赵建宁, 王慧, 白龙, 刘红梅, 杨殿林 (2015). 养分添加对内蒙古贝加尔针茅草原植物多样性与生产力的影响. *生态学报*, 35, 8165-8173.]
- Zhang JQ, Li Q, Ren ZW, Yang X, Wang G (2010). Effects of nitrogen addition on species richness and relationship between species richness and aboveground productivity of alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 34, 1125-1131. [张杰琦, 李奇, 任正炜, 杨雪, 王刚 (2010). 氮素添加对青藏高原高寒草甸植物群落物种丰富度及其与地上生产力关系的影响. *植物生态学报*, 34, 1125-1131.]
- Zhang XW, An H, Liu XP, Wen ZL, Wang B, Du ZY (2021). Effects of short-term nitrogen addition on plant community composition and stability of desert steppe. *Chinese Journal of Ecology*, 40, 2400-2409. [张馨文, 安慧, 刘小平, 文志林, 王波, 杜忠毓 (2021). 短期氮添加对荒漠草原植物群落组成及稳定性的影响. *生态学杂志*, 40, 2400-2409.]
- Zhang YD, Shen YX, Liu WY (2004). Fertilization effects of N, P on a grass community at the dry valley of Jinsha River. *Bulletin of Botanical Research*, 24, 59-64. [张彦东, 沈有信, 刘文耀 (2004). 金沙江干热河谷退化草地群落对氮磷施肥的反应. *植物研究*, 24, 59-64.]
- Zhao YN, Yang B, Li MX, Xiao RQ, Rao KY, Wang JQ, Zhang T, Guo JX (2019). Community composition, structure and productivity in response to nitrogen and phosphorus additions in a temperate meadow. *Science of the Total Environment*, 654, 863-871.
- Zhou XL (2016). *The Effect of Fertilization on Community Assembly and Production in Alpine Meadow Community*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. [周小龙 (2016). 高寒草甸植物群落结构组建和生产对施肥的响应机制. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Zhou XL, Li CZ, Li HL, Shi QD (2019). The competition-dispersal trade-off exists in forbs but not in graminoids: a case study from multispecies alpine grassland communities. *Ecology and Evolution*, 9, 1403-1409.
- Zhou XL, Wang YS, Zhang PF, Guo Z, Chu CJ, Du GZ (2016). The effects of fertilization on the trait-abundance relationships in a Tibetan alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 9, 144-152.

责任编辑: 张元明 编辑: 乔鲜果

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0437