

功能多样性比物种多样性更好解释氮添加对高寒草地生物量的影响

董六文¹ 任正炜² 张蕊³ 谢晨笛¹ 周小龙^{1*}

¹新疆大学生态与环境学院, 绿洲生态教育部重点实验室, 乌鲁木齐 830046; ²兰州大学生态学院, 兰州 730000; ³新疆大学图书馆, 乌鲁木齐 830046

摘要 为进一步了解氮添加条件下群落功能多样性如何驱动生物量变化, 该研究在位于天山山脉的巴音布鲁克高寒草地开展氮添加实验, 通过连续两年调查群落物种组成并测量常见物种的功能性状, 分析物种多样性、功能多样性及群落水平功能性状的响应模式及其在驱动生物量变化中的相对贡献。结果表明, 短期氮添加同时增加群落地上和地下生物量, 且地上生物量的增加比例高于地下生物量, 氮添加导致功能多样性降低但是物种多样性未发生显著变化; 氮添加增加群落水平上的植株高度和叶片碳含量, 但导致比叶面积、种子质量及叶片磷含量下降; 物种多样性对生物量变化解释非常有限, 而功能多样性与群落水平功能性状可以很好地解释生物量变化, 以上研究结果支持质量比假说。综上, 该研究表明功能多样性与群落水平功能性状比物种多样性对短期氮添加的响应更加迅速, 且两者在解释高寒草地群落生物量对氮添加的响应中起到关键作用。

关键词 地上生物量; 地下生物量; 功能性状; 功能多样性; 物种多样性; 氮添加; 天山; 高寒草地

董六文, 任正炜, 张蕊, 谢晨笛, 周小龙 (2022). 功能多样性比物种多样性更好解释氮添加对高寒草地生物量的影响. 植物生态学报, 46, 871-881. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0028

Functional diversity rather than species diversity can explain community biomass variation following short-term nitrogen addition in an alpine grassland

DONG Liu-Wen¹, REN Zheng-Wei², ZHANG Rui³, XIE Chen-Di¹, and ZHOU Xiao-Long^{1*}

¹College of Ecology and Environment, Key Laboratory of Oasis Ecology, Ministry of Education, Xinjiang University, Ürümqi 830046, China; ²College of Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China; and ³Library of Xinjiang University, Ürümqi 830046, China

Abstract

Aims To further understand how community functional diversity drives biomass change following nitrogen (N) addition, a nitrogen addition experiment was conducted in an alpine grassland.

Methods Species composition of community and six functional traits of common species were measured in a short-term N addition experiment in Bayanbulak alpine grassland of Tianshan Mountains. We compared the response patterns of species diversity, functional diversity, and community level traits, and quantified the relative contribution of those factors to community biomass variation.

Important findings Both aboveground and belowground biomass increased following short-term N addition, with higher proportional enhancement of aboveground biomass. N addition reduced functional diversity, but did not affect species diversity. At the community level, height and leaf carbon content increased following N addition, whereas specific leaf area, seed mass, and leaf phosphorus content decreased. The variations of species diversity contributed less to the variations of community biomass change, whereas functional diversity and community level traits explained most of the variation of community biomass. Our results support the mass ratio hypothesis. In conclusion, community level functional traits and functional diversity were sensitive to short-term N addition, and played a key role in driving community biomass.

Key words aboveground biomass; belowground biomass; functional traits; functional diversity; species diversity; nitrogen addition; Tianshan; alpine grassland

收稿日期Received: 2022-01-14 接受日期Accepted: 2022-04-10

基金项目: 新疆维吾尔自治区自然科学基金(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), the 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)

Dong LW, Ren ZW, Zhang R, Xie CD, Zhou XL (2022). Functional diversity rather than species diversity can explain community biomass variation following short-term nitrogen addition in an alpine grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 871-881. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0028

近几十年来,化石燃料的燃烧以及化学肥料的大量使用造成全球范围内氮沉降急剧增加。草地作为地球上分布范围最广的陆地生态系统,具有植物个体小和生活史相对较短的特点,且比其他生态系统更易受到氮沉降的影响。氮沉降对草地生态系统的影响主要有两个方面:一方面氮沉降可以缓解生态系统的氮限制,对植物生长发育产生促进作用,进而增加群落生物量(Fay *et al.*, 2015; Kotas *et al.*, 2017);另一方面,有效氮的增加打破了物种间原有的资源竞争平衡,导致一些物种被竞争排除,最终引起群落中物种多样性降低(Harpole & Tilman, 2007; Harpole *et al.*, 2016)。但是不同的添加时间常常导致实验结果不同(Humbert *et al.*, 2016),且氮添加导致草地生物量与物种多样性变化的机制尚有争论(Isbell *et al.*, 2013)。

当前在全球范围内开展了大量氮添加实验以探究草地生物量的响应。迄今为止,大部分研究结果都表明氮添加增加草地群落地上生物量,这一结论在多种类型的草地研究当中都已得到证实,如荒漠草原(何玉惠等, 2015)、典型草原(Lü *et al.*, 2018)、高寒草原(Li *et al.*, 2015a)、高寒草甸(Ren *et al.*, 2010)、沼泽化草甸(Vivanco *et al.*, 2015)以及人工草地(Fridley, 2003)。然而,前期的研究只关注于地上生物量,针对氮添加条件下地下生物量变化所开展的研究较少。事实上,草地群落的地下生物量远远大于地上生物量,对群落总生产力变化起着重要作用。主要有两种假说来解释地上和地下生物量对氮添加的响应:其一,最优分配假说认为,氮限制解除后,植物会将一部分原来分配到地下的生物量重新分配到地上部分的茎和叶,以获取限制性的光资源,从而适应加剧的光竞争,因此氮添加会导致群落地下生物量下降;其二,等速生长假说认为,氮添加后植物不再受氮限制,光合速率加快且植物个体增大,因此植物可以将更多的光合产物按比例分配到地上和地下,最终使得地上与地下生物量共同增加。当前的大部分氮添加实验结果都支持第一种假说(Ram *et al.*, 1991; 辛小娟等, 2014),但第二种假说在观察实验也获得了一些证据支持(Enquist & Niklas, 2002)。高寒草原的地下生物量对氮添加的响

应符合哪种假说仍有待进一步验证。

在不同类型的草地中所开展的研究普遍证实氮添加导致植物群落物种多样性下降(Ren *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2011)。以往的研究都只关注于群落内的物种多样性变化,对氮添加后群落功能多样性和群落水平功能性状的响应模式关注较少,而阐明氮添加导致的群落结构和生态系统功能变化需将基于功能性状的研究纳入其中(McGill *et al.*, 2006; Suding & Goldstein, 2008)。首先,多样性包含不同方面,不仅指群落内的物种多样性,也包括功能多样性;物种多样性与功能多样性之间关系复杂,不仅仅局限于简单的正相关关系(Niu *et al.*, 2014; Li *et al.*, 2015b)。其次,群落内物种具有不同的生理、形态和物候特征,因此对生态系统功能的贡献不同,而物种多样性在计算过程中将所有物种视为同等贡献,从而导致各个物种功能性状信息的丢失。再次,当前解释生态系统功能变化的假说可借助功能性状的途径进行验证。例如,质量比假说认为,生态系统功能主要是由群落内优势种的特性所决定(Grime, 1998),物种的功能性状值与群落内多度加权获得的群落加权性状值是检验该假说的有力指标(García-Palacios *et al.*, 2017);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(Tilman *et al.*, 1997; Hector, 1998),功能离散度作为衡量生态位分化的经典指标可以对该假说进行验证(Luo *et al.*, 2021)。此外,氮添加后群落的变化应该是一个层级响应的过程(Smith *et al.*, 2009):首先是功能性状的变化,然后是物种多度的变化,最终导致物种的迁入与迁出,即物种多样性变化。因此,在短期氮添加的条件下群落水平上的功能性状变化可能比物种多样性变化更加敏感,进而更好地解释群落生物量的变化。

位于天山山脉南麓的巴音布鲁克草原是新疆乃至中亚的生物多样性热点地区,同时也是新疆最大的畜牧业基地,在物种保护、水源涵养、水土保持及南疆水资源调配方面具有重要意义。前期的研究表明该地区的氮沉降量已接近当地生态系统功能变化的阈值(李凯辉, 2012),阐明当地生产力与多样性对氮添加的响应机制已成为迫切需求。因此本研究

在当地建立氮添加实验, 通过调查功能性状和群落物种组成变化, 基于性状和物种两种途径, 试图回答以下科学问题: 1) 氮添加第一年与第二年群落地上与地下生物量如何变化? 物种多样性、功能多样性与群落水平性状值对短期氮添加如何响应? 2) 基于功能多样性和物种多样性的途径对生物量变化的解释能力如何?

1 材料和方法

1.1 区域概况

本研究的研究地点位于天山山脉南麓的巴音布鲁克草原, 实验样地选在中国科学院巴音布鲁克草原生态系统研究站(42.52°–42.53° N, 83.41°–83.43° E)。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(李凯辉, 2012)。植被类型为高寒草原, 土壤为栗钙土, 优势物种为羊茅(*Festuca ovina*)、落草(*Koeleria cristata*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)等。

1.2 实验设计

2018年4月, 选择生境均匀的典型高寒草地建立实验样地, 使用围栏进行围封, 避免马、牛、羊等大型家畜的放牧, 但是小型野生哺乳动物(如鼠兔)可以出入。氮添加实验于2018年5月开始, 构建包含对照与氮添加两种处理的实验样地, 每块样地大小为5 m × 5 m, 均匀分成两个半区, 其中一个半区进行样方调查, 另一个半区进行植物与土壤采样。样地间用1 m缓冲带隔开。样地分布采用完全随机设计, 每个处理共有6个重复。选用尿素(CO(NH₂)₂)进行氮添加, 每m²添加21.4 g尿素以保证纯氮添加量为10 g·m⁻²。每年5月中旬将预先称好的颗粒状肥料一次性均匀撒在样方内。为了保证养分添加效果, 养分添加选择在阴雨天进行。

1.3 功能性状测量

基于“叶片-高度-种子框架”(Westoby, 1998)和“全球叶片经济型谱”框架(Wright *et al.*, 2004), 本研究选择6种具有重要生态学意义的功能性状: 植株高度、比叶面积、种子质量、叶片碳含量、叶片氮含量及叶片磷含量, 选择群落内8种常见种(占群落内物种数80%和生物量90%以上)对上述植物功能性状进行测定(表1)。

表1 天山高寒草地氮添加2年后群落内常见物种相对多度变化(平均值±标准误)

Table 1 Relative abundance of common species after two years nitrogen addition in Tianshan alpine grassland (mean ± SE)

种名 Species	PFG	RA _C	RA _N
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	G	15.28 ± 0.05	31.64 ± 0.01
草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i>	G	13.51 ± 0.02	17.30 ± 0.03
落草 <i>Koeleria cristata</i>	G	15.77 ± 0.02	2.02 ± 0.01
细果藁草 <i>Carex stenocarpa</i>	G	0.54 ± 0.01	0.01
羊茅 <i>Festuca ovina</i>	G	0.20	32.35 ± 0.01
紫花针茅 <i>Stipa purpurea</i>	G	7.45 ± 0.01	6.28 ± 0.02
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	F	5.15 ± 0.01	3.27 ± 0.01
莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i>	F	4.23 ± 0.01	0.98
多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i>	F	0.05	0.01
天山蒲公英 <i>Taraxacum tianschanicum</i>	F	0.04 ± 0.01	0.21 ± 0.01
防风 <i>Saposhnikovia divaricata</i>	F	0.48 ± 0.01	0.25 ± 0.01
斜茎黄耆 <i>Astragalus adsurgens</i>	L	29.05 ± 0.02	4.72 ± 0.01
小花棘豆 <i>Oxytropis glabra</i>	L	7.77 ± 0.02	0.46

PFG, 植物功能群; RA_C, 对照中相对多度; RA_N, 氮添加处理中相对多度。F, 杂类草; G, 禾草类; L, 豆科。

PFG, plant functional group; RA_C, relative abundance in control plots; RA_N, relative abundance in nitrogen addition plots. F, forbs; G, graminoids; L, legume.

于2018与2019年的8月初(即氮添加第一年与第二年), 在每块样地中对每个物种分别随机选择3株完整植株剪下后带回实验室, 使用直尺测量植株高度; 从每个植株上选取一片健康成熟叶片使用扫描仪测定叶面积, 烘干后使用电子天平测定叶片干质量, 精确至0.000 1 g。同期, 在样地中采集足量常见种的叶片, 在室内烘箱70 °C烘干, 研磨过筛进行叶片碳、氮、磷含量测定。叶片碳含量测定使用重铬酸钾外加热法, 叶片氮含量测定使用半微量凯氏定氮法, 叶片磷含量测定使用钼锑抗比色法(鲍士旦, 2012)。种子采集于每年的8月初至9月中旬进行, 在种子充分成熟并自然脱落时采集, 采集时挑选植株将繁殖部分整体剪下装入信封。在室内风干(温度约15 °C)后, 对种子进行剥离、筛选并将种子的附属结构去除(如菊科的冠毛和禾本科的芒)仅保留胚、胚乳和种皮。每个物种在将种子混合后再随机选取100粒种子称质量, 重复3次并精确至0.000 1 g。本研究中种子质量均为百粒质量。

1.4 群落物种组成与生物量测定

每年8月中旬, 使用样方法对群落物种组成进行调查, 样方大小为0.5 m × 0.5 m。通过目测法估计样方总盖度和物种分盖度, 统计样方中物种个体数(禾草类每个无性分株记为一株), 随后按物种剪取其地上部分装入信封, 在温度为70 °C的烘箱进行烘

干后称质量, 将每个物种的生物量相加获得群落地上生物量。最后, 根据当地植物根系普遍的聚集分布情况(柳妍妍等, 2013), 在每个样方内使用土钻钻取3个20 cm深度的土壤样品, 混装至土壤袋中, 使用50目的筛子将植物根系与土壤分离, 土壤用于理化性质测量, 植物根系用水充分洗净, 然后在70 °C烘干后称质量并换算为地下生物量。

1.5 数据分析

物种的相对多度为样方中每个物种地上生物量除以样方中所有物种的地上生物量总和(Zhou *et al.*, 2016)。使用群落均值加权性状值(CWM traits)获得对照与氮添加处理中群落水平上的功能性状变化。计算公式如下: $CWM = \sum M_i \times Trait_i$, 式中 M_i 代表特定样方内第 i 个物种的生物量, $Trait_i$ 是特定样方内第 i 个物种的功能性状值。使用物种丰富度、香农-维纳指数、辛普森指数和均匀度指数来表征物种多样性; 本研究选用4种指标来代表功能多样性: 功能丰富度、功能离散度、功能均匀度和Rao指数, 其中功能丰富度表示群落内物种所占据的功能空间的规模; 功能均匀度表示具有不同性状的物种在功能空间里分布的均匀程度; 功能离散度表示群落内不同物种在功能空间内分布的分散程度; Rao指数则包含了功能丰富度和功能离散度两方面的信息, 取决于群落内物种所占据的功能空间范围和物种之间的相似度(Mason *et al.*, 2005)。

获得上述指标后, 首先使用非参数检验(Wilcoxon test)比较氮添加处理与对照中的各个指标之间的差异是否显著。因为地上生物量、地下生物量和总生物量对氮添加的响应模式相同, 所以在后续分析中只使用总生物量。然后对总生物量和物种多样性、功能多样性及群落均值加权性状值分别进行一元线性回归。随后使用上述指标构建多元回归模型, 并通过逐步回归筛选出最优指标组合, 并对模型的方差膨胀因子(VIF)进行检验。最后挑选一元线性回归中显著的指标对其标准化后构建多元回归模型, 并对各个指标的独立效应进行分解, 进而比较各个指标对总生物量的解释能力。

所有数据均在R语言中进行分析, 物种多样性的各类指标使用“vegan”包, 群落均值加权性状值与功能多样性的各个指标使用“FD”包, 多元线性模型筛选及检验用到了“MASS”、“car”及“hier.part”包, 绘图使用“ggplot2”包。

2 结果和分析

2.1 短期氮添加对群落物种相对多度的影响

两年的氮添加显著增加了冰草(*Agropyron cristatum*)与羊茅这两种禾草的相对多度, 分别由对照中的15.28%和0.20%增加到氮添加处理中的31.64%和32.35%。同时, 氮添加导致两种豆科植物(斜茎黄耆(*Astragalus adsurgens*)和小花棘豆(*Oxytropis glabra*))的相对多度分别从对照中的29.05%和7.77%下降到4.72%和0.46%(表1)。氮添加2年之后当地群落由禾本科(52.21%)与豆科(36.82%)共同占优势, 转变为禾本科植物占据绝对优势(89.59%)。

2.2 群落生物量、物种多样性、功能多样性及群落水平功能性状对短期氮添加的响应

氮添加第一年与第二年, 地上地下生物量、物种多样性及功能多样性各指标的变化趋势基本一致。氮添加第一年, 相较于对照, 氮添加处理中地上、地下与总生物量分别增加60.25%、21.75%和25.91%, 但是均未达到显著水平; 氮添加第二年, 群落地上、地下和总生物量均显著增加($p < 0.05$), 增加幅度分别为64.49%、21.66%和31.56%(图1)。表征群落物种多样性的4个指标在氮添加第一年与第二年均有降低趋势, 但没有显著差异(图2)。氮添加导致群落Rao指数和功能离散度降低, 在氮添加第一年未达到显著水平, 在氮添加第二年达到显著水平, 但是氮添加对功能丰富度和功能均匀度没有显著影响(图3)。氮添加第一年与第二年群落水平功能性状的变化趋势一致, 即群落水平上的植物高度和叶片碳含量显著增加, 比叶面积、种子质量与叶片磷含量均显著降低, 而叶片氮含量没有显著差异(图4)。在功能群水平上, 禾草类的植株高度(11.76 cm)高于杂类草(8.38 cm)而其比叶面积($125 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)则低于杂类草($143 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)和豆科($169 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$), 而豆科植物种子质量(0.253 g)和叶片氮含量($45.93 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)大于禾草类(种子质量0.078 g, 叶片氮含量 $13.56 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)和杂类草(种子质量0.04 g, 叶片氮含量 $25.51 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$)。

2.3 群落生物量与物种多样性、功能多样性和群落功能性状之间的关系

群落生物量与物种多样性之间不存在显著的线性回归关系。氮添加第一年群落生物量与功能多样性之间不存在显著回归关系, 氮添加第二年群落生

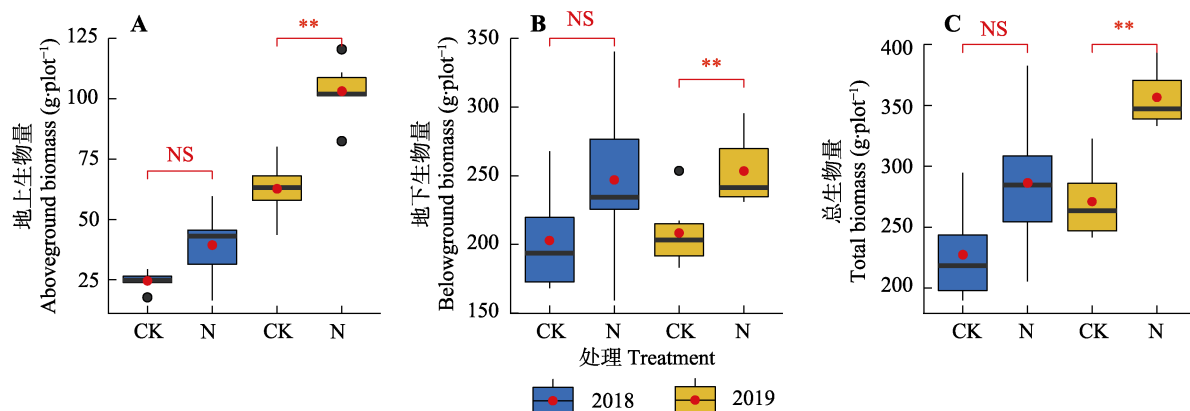


图1 氮添加对天山高寒草地群落生物量的影响(平均值±标准误)。CK, 对照; N, 氮添加。**, $p < 0.01$; NS, $p > 0.05$ 。

Fig. 1 Effects of nitrogen addition on community biomass in Tianshan alpine grassland (mean \pm SE). CK, control; N, nitrogen addition. **, $p < 0.01$; NS, $p > 0.05$.

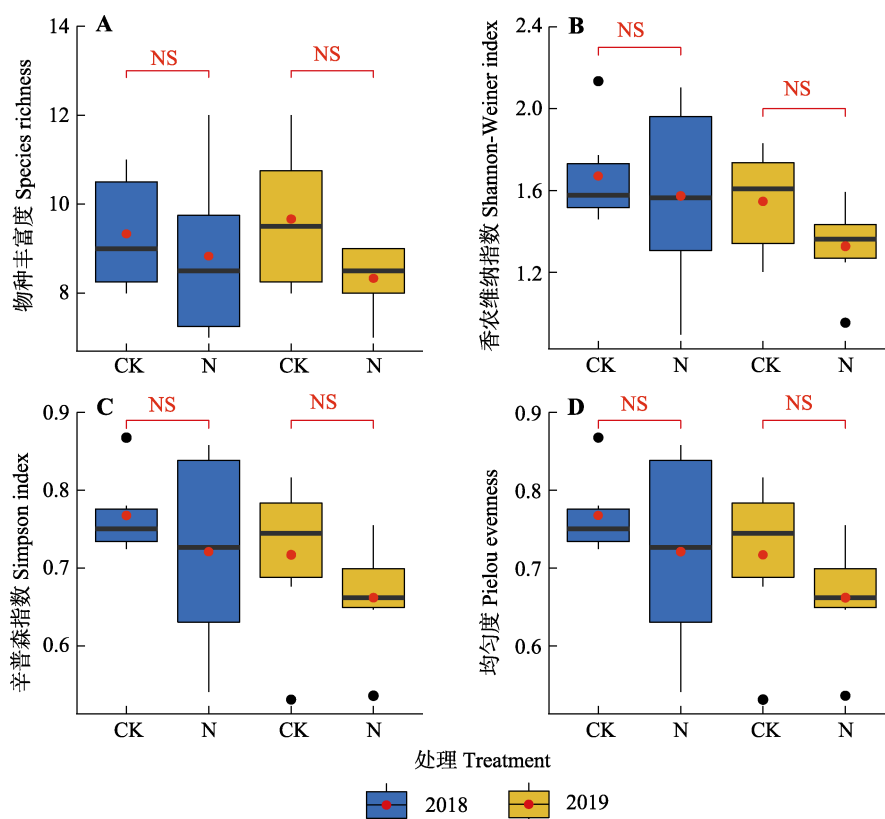


图2 氮添加对天山高寒草地群落物种多样性的影响(平均值±标准误)。CK, 对照; N, 氮添加。NS, $p > 0.05$ 。

Fig. 2 Effects of nitrogen addition on species diversity in Tianshan alpine grassland (mean \pm SE). CK, control; N, nitrogen addition. NS, $p > 0.05$.

物量随着Rao指数(斜率(slope) = -17.65 , $p < 0.05$)和功能离散度(slope = -51.13 , $p < 0.05$)的增加而下降(图5)。群落生物量与群落水平功能性状之间的关系较为复杂, 氮添加第二年群落生物量随着高度(slope = 12.71 , $p < 0.05$)和叶片碳含量(slope = 3.50 , $p < 0.05$)的增加而增加; 而群落生物量随着比叶面积(slope = -1.19 , $p < 0.05$)、种子质量(slope = -789.32 , $p < 0.05$)和叶片磷含量(slope = -85.95 , $p <$

0.001)的增加而下降; 氮添加第一年群落生物量随着叶片氮含量增加而下降(slope = -7.81 , $p < 0.05$), 与其他功能性状之间均未出现显著关系(图6)。

逐步回归结果表明, 对群落生物量解释最优的指标组合为功能离散度+种子质量+叶片碳含量+叶片磷含量的组合, 该组合可以解释高达69.75%的群落生物量变化。对VIF进行检验的结果表明二者膨胀系数(VIF = 1)模型符合标准(VIF < 10)。挑选一元

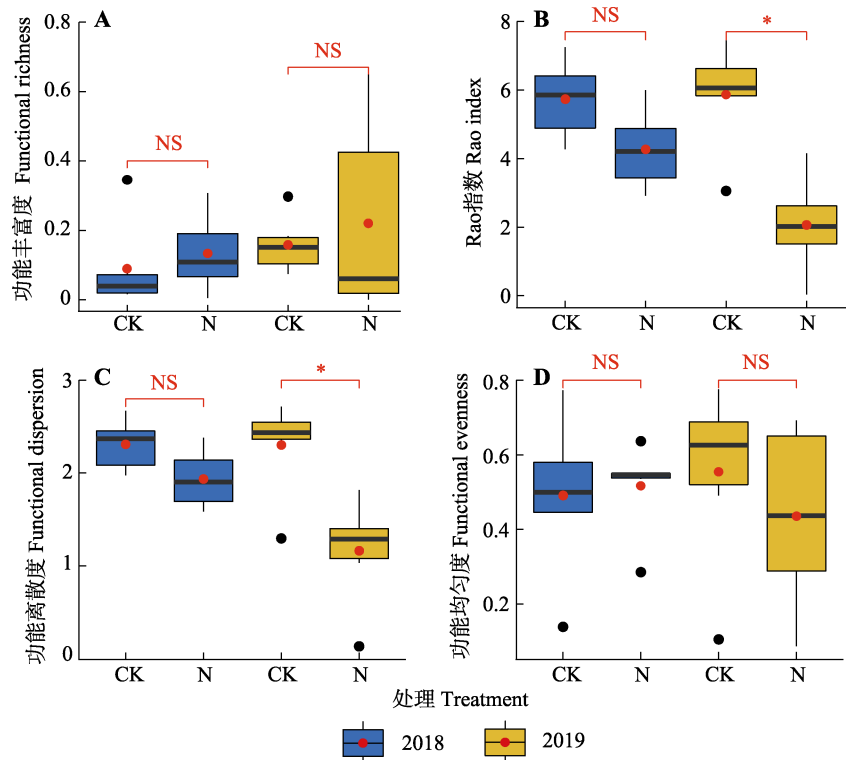


图3 氮添加对天山高寒草地群落功能多样性的影响(平均值±标准误)。CK, 对照; N, 氮添加。*, $p < 0.05$; NS, $p > 0.05$ 。

Fig. 3 Effects of nitrogen addition on functional diversity in Tianshan alpine grassland (mean \pm SE). CK, control; N, nitrogen addition. *, $p < 0.05$; NS, $p > 0.05$.

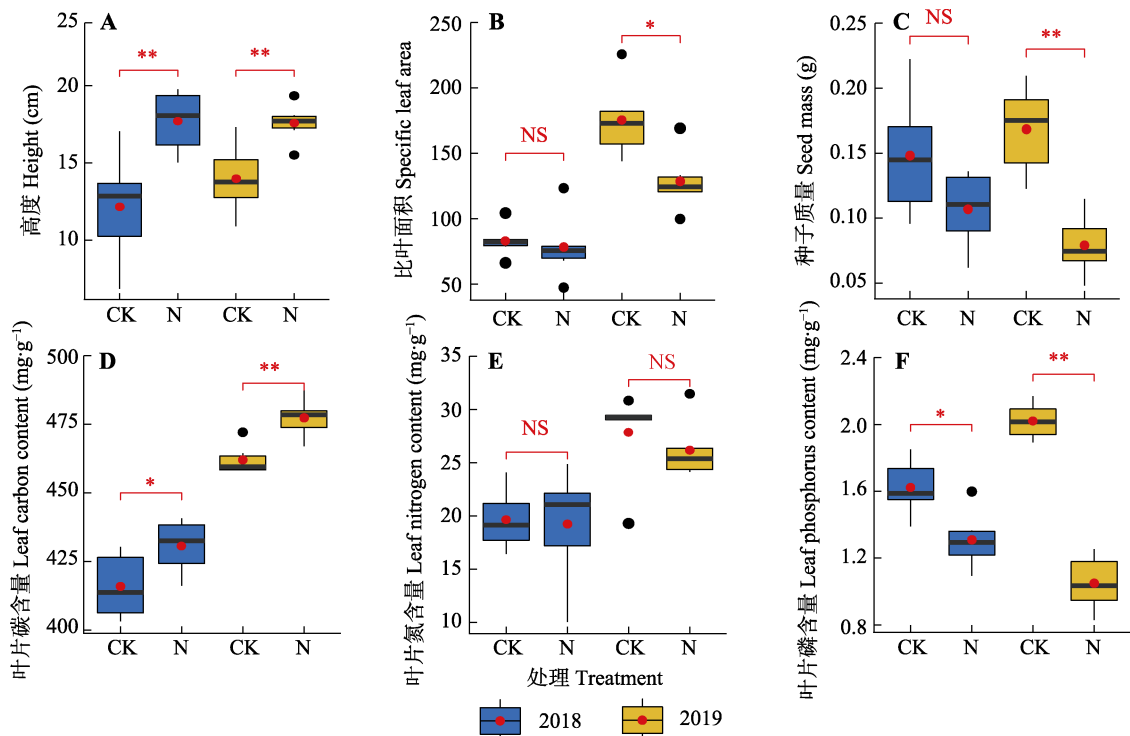


图4 氮添加对天山高寒草地群落水平功能性状群落均值加权性状值的影响(平均值±标准误)。CK, 对照; N, 氮添加。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; NS, $p > 0.05$ 。

Fig. 4 Effects of nitrogen addition on community level functional traits and community weighted mean in Tianshan alpine grassland (mean \pm SE). CK, control; N, nitrogen addition. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; NS, $p > 0.05$.

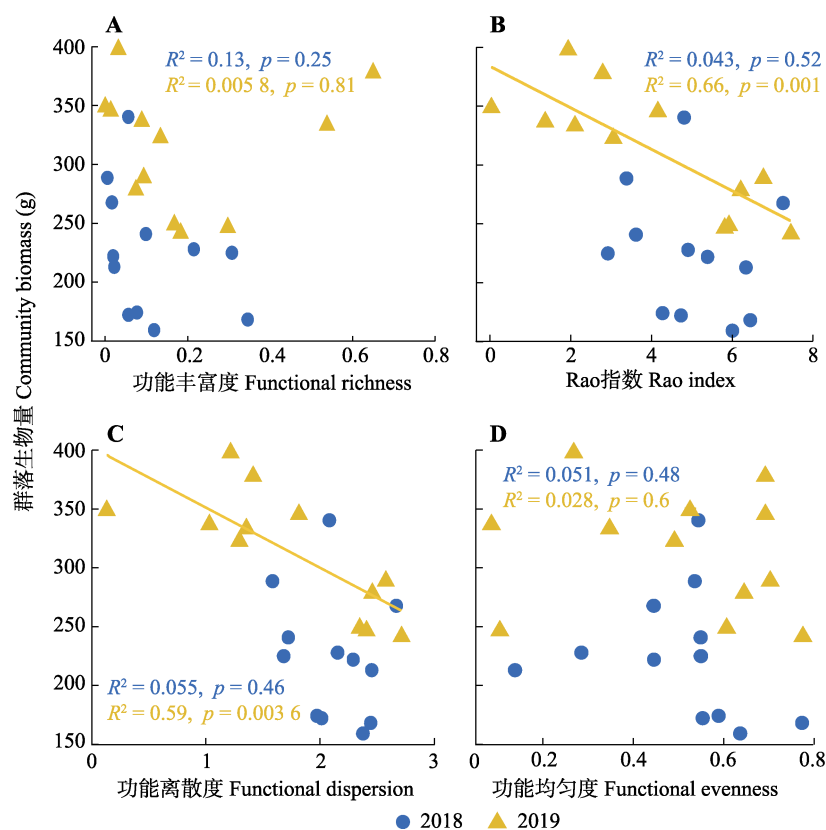


图5 天山高寒草地群落总生物量与功能多样性之间的线性回归关系。

Fig. 5 Linear regression relationships between total community biomass and functional diversity in Tianshan alpine grassland.

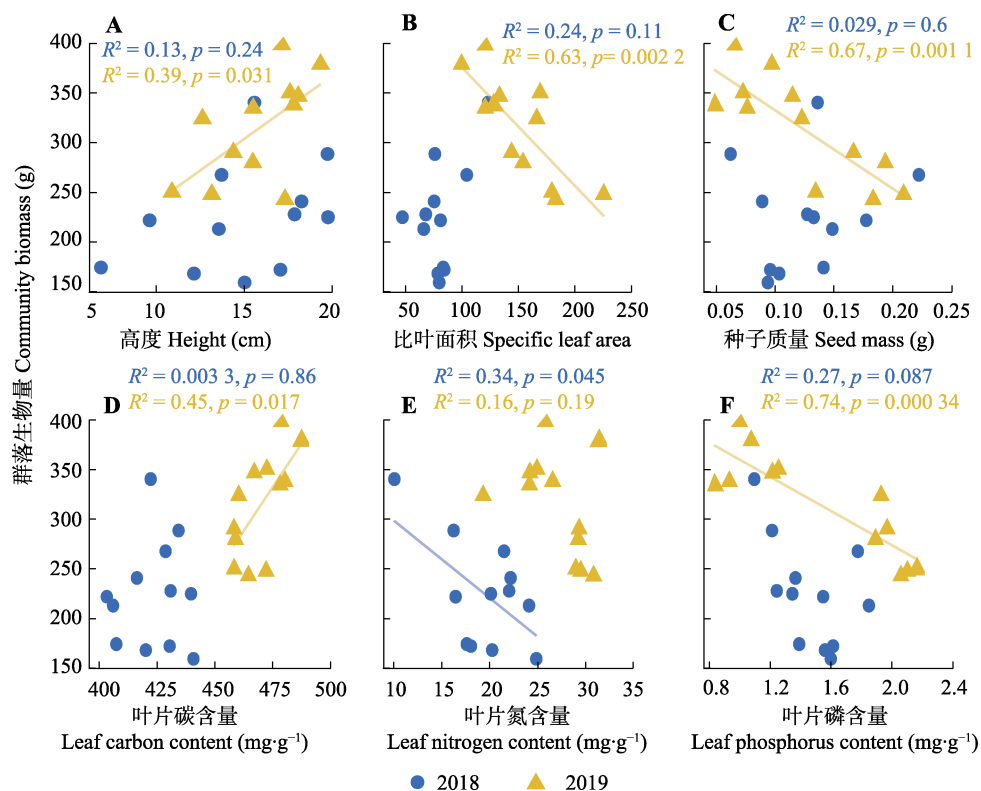


图6 天山高寒草地群落总生物量与功能性状之间的线性回归关系。

Fig. 6 Linear regression relationships between total community biomass and functional traits in Tianshan alpine grassland.

回归中显著的变量标准化后拟合多元回归模型并对每个变量的解释能力进行比较, 结果表明解释能力最好的指标为叶片碳含量(26.13%), 解释能力最低的指标为叶片氮含量(4.88%), 功能离散度和Rao指数分别可以解释14.5%和12.96%。

3 讨论

3.1 短期氮添加同时增加天山高寒草地的地上和地下生物量

研究结果表明, 为期两年的氮添加导致高寒草地群落地上、地下及总生物量均显著增加(图1)。与前期的研究结果(Ren *et al.*, 2010)一致, 地上生物量的增加主要是禾草类生物量的增加所致。在本研究中, 冰草和羊茅两种禾草的生物量增加尤为显著, 二者在群落中的生物量占比分别从对照中的15.28%和0.20%增加到氮添加处理中的31.64%和32.35% (表1), 这可能与两种植物高度较高且可以无性繁殖有关, 使得它们能够对氮添加产生快速的响应。最优资源分配假说认为在养分充足的环境中(如氮添加), 植物会将更多的资源分配到地上部分以获得充足的光资源, 从而导致地上生物量增加而地下生物量减少, 本研究的结果并不支持该假说。在本研究中地上与地下生物量同时增加, 但是地上生物量的增加比例(64.5%)要高于地下生物量的增加比例(21.7%), 因此也不能严格支持等速生长假说。本研究中地下生物量的增加可能有两方面原因: 一是解除氮限制以后植物获得更多的光合产物进而向地下部分分配; 二是氮添加处理中须根系的禾本科植物快速增加占据了原来土壤中的空缺。

3.2 短期氮添加降低天山高寒草地的功能多样性

研究结果表明短期氮添加未导致功能丰富度和功能均匀度发生变化, 但是显著降低功能离散度和Rao指数(图3)。这说明短期氮添加并未导致群落功能空间规模变化, 功能性状值的范围在对照与短期氮添加处理中没有太大变化; 不同物种在功能空间内分布的均匀程度也几乎没有变化。然而, 氮添加后功能离散度显著降低, 表明优势种在功能空间中的分布呈现聚集趋势, 这可能是由于氮添加群落中物种的功能性状都朝着相同方向变化, 如增加高度以适应加剧的光竞争, 增加叶片氮含量以提高光合效率(图4)。功能离散度与群落内物种的生态位占据与资源利用程度具有密切联系, 氮添加导致功能离

散度下降, 表明氮添加导致群落内优势种朝着功能空间中心靠近, 对资源的竞争加剧。这可能是由两方面的原因造成的: 首先, 生态位维度-多样性假说指出土壤中的限制性因子驱动的生态位分化是维系群落内物种共存的重要机制, 施加氮肥后氮不再成为限制性因子, 因此导致生态位维度减少和物种丧失(Harpole & Tilman, 2007); 其次, 氮添加后群落内的物种之间的竞争由对地下土壤养分的竞争转为对地上光资源的竞争, 导致对光资源和地上空间资源的竞争加剧(Hautier *et al.*, 2009)。

本研究中为期两年的氮添加对物种多样性未产生显著影响(图2), 这可能是因为实验处理年限相对较短, 群落结构尚未达到稳定状态。该结果也表明氮添加在不引起物种多样性变化的情况下可以导致功能多样性变化, 这和以前的研究结果有着很大的不同。如Li等(2015b)在高寒草甸为期4年的氮磷添加实验表明, 养分添加导致物种丰富度和香农-维纳多样性指数下降, 但是功能丰富度与Rao指数保持不变, 养分添加后群落内物种的生态位分化和性状冗余物种的保险作用对该结果有着重要的贡献。而Niu等(2014)的研究表明施肥第二年和第三年后物种丰富度与香农-维纳多样性指数下降而功能丰富度与Rao指数增加, 因为群落内存活物种的生态位分化加剧, 抵消了物种丧失的影响。同样, 前期在青藏高原的研究表明, 为期5年的氮添加导致物种丰富度和功能丰富度同时下降, 因为物种的丧失同时导致功能性状从群落中消失(Zhou *et al.*, 2017)。本研究与上述研究的不同之处在于上述研究均在高寒草甸群落中开展, 当地群落的物种数目(每m²五六十种)和稀有种数目更多, 因此性状冗余物种更多, 而且青藏高原高寒草甸群落植物平均高度更高, 氮添加以后可以很快地在群落上层形成郁闭空间, 强烈的光竞争导致稀有种迅速丧失。然而, 本研究的研究地点位于天山高寒草原, 植株高度较低, 稀有种较少, 导致物种丧失可能需要更长时间。综上, 我们认为氮添加以后群落功能多样性的变化取决于土壤养分与光照环境变化所导致的性状分化过程与物种丧失所导致的性状丢失过程之间的权衡, 而权衡的结果则与氮添加的时间和群落组成的初始状态有关。

3.3 短期氮添加改变天山高寒草地群落水平功能性状

本研究中5种功能性状在群落水平上对氮添加

有着显著的响应, 其中高度与叶片碳含量在氮添加处理中显著增加, 而比叶面积、种子质量和叶片磷含量则随着氮添加而降低。由群落水平功能性状的计算公式可知, 群落水平上功能性状的变化受到功能性状与物种多度两方面的影响。与前期研究结果(Li *et al.*, 2015b; Zhou *et al.*, 2018)相一致, 本研究中氮添加导致群落水平上高度显著增加, 这主要有两方面的原因: 一是氮添加后群落内物种的资源竞争由地下的养分竞争转变为地上的光竞争, 因此群落内物种增加高度以获得更多光资源; 二是氮添加后高度更高的禾草类植物的相对多度增加。本研究中群落水平上比叶面积和叶片碳含量变化主要是由于禾草类植物大量增加, 与杂类草相比, 禾草类植物具有更加致密紧实的叶片, 比叶面积较小而叶片碳含量高, 因此禾草类植物的大量增加引起群落水平上比叶面积的降低和叶片碳含量的增加。与此同时, 群落水平上种子质量的下降主要是由于豆科植物相对多度降低所致, 因为在我们的研究地点豆科植物有着远大于杂类草和禾草类植物的种子质量。叶片磷含量的降低主要是由于稀释效应导致, 即氮添加后群落内物种的叶面积普遍增大而叶片磷含量变化不大, 因此单位面积上的磷含量下降。与其他研究不同的是, 本研究中群落水平上氮添加处理中叶片氮含量没有增加, 这可能是因为豆科植物具有较高的叶片氮含量, 氮添加后豆科植物的多度降低抵消了群落内其他物种叶片氮含量增加的影响。

本研究结果表明, 群落水平上的功能性状对氮添加的响应较为敏感, 结合功能多样性与物种多样性的变化模式, 可以认为氮添加后群落的变化是一个层级响应的过程: 群落内的物种首先通过调节功能性状适应环境的变化, 具有不同性状的物种的表现与适应能力不同, 因此导致群落内物种相对多度的改变, 而竞争排除与物种丧失过程则相对滞后。

3.4 功能多样性与群落水平功能性状能更好解释群落生物量变化

本研究中表征物种多样性的4个指标与群落生物量之间均不存在显著的回归关系, 表明物种多样性对群落生物量变化的解释能力非常有限。这可能是由于群落生物量与物种多样性变化不同步所导致, 在本研究中地上、地下和总生物量在氮添加后均显著增加, 而表征物种多样性的几个指标则均未发生显著变化。与此相反, 表征功能多样性的4个指标中

有2个指标(功能离散度和Rao指数)可以很好地解释群落生物量变化, 同时6种功能性状均可以很好地解释群落生物量变化。多元回归和逐步筛选的结果也表明功能离散度、种子质量、叶片碳含量和叶片磷含量是解释生物量变化的最优组合指标, 该模型可以解释69.75%的生物量变化。上述结果表明功能性状在解释短期氮添加导致的生物量变化中起到了重要作用, 忽略物种之间性状差异的物种多样性会导致信息的丢失, 无法有效地解释短期氮添加群落的生物量变化。在本研究中, 生物量与5种群落水平功能性状之间的关系在氮添加第一年并不显著, 在氮添加第二年则变得显著(图6), 这说明氮添加对两者关系的影响具有累积效应, 随着氮添加时间的增加, 生物量与群落水平功能性状的线性回归关系均变得显著(图1, 图4)。

本研究中群落生物量与功能离散度之间呈负的线性回归关系, 说明生态位互补假说并未得到支持。质量比假说认为群落生物量主要由优势种的特征所决定, 群落均值加权性状值可以作为验证该假说的有力指标(Häger & Avalos, 2017)。本研究中生物量与群落均值加权性状值之间普遍存在着线性回归关系, 因此很好地支持了质量比假说。综上所述, 我们的研究结果符合质量比假说, 说明在短期氮添加群落中优势种的功能性状驱动了生物量的增加。

综上, 本研究表明天山高寒草地中, 功能多样性与群落水平功能性状对短期氮添加响应迅速, 而物种多样性对短期氮添加的响应不敏感; 物种多样性变化与群落生物量变化并不是同步发生, 生物量变化快于物种多样性变化, 氮添加导致群落地上和地下生物量同时增加, 但是地上生物量的增加比例高于地下生物量; 在短期氮添加群落中, 物种多样性对生物量变化的解释能力非常有限, 而基于功能性状的途径可以很好地解释群落的生物量变化。优势植物类群在生物量变化中起着决定作用。

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

- Bao SD (2000). *Analysis of Soil Agrochemistry*. 3rd ed. China Agriculture Press, Beijing. 30-34, 265-270. [鲍士旦 (2000). 土壤农化分析. 3版. 中国农业出版社, 北京. 30-34, 265-270.]

- Enquist BJ, Niklas KJ (2002). Global allocation rules for patterns of biomass partitioning in seed plants. *Science*, 295, 1517-1520.
- 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.
- Fridley JD (2003). Diversity effects on production in different light and fertility environments: an experiment with communities of annual plants. *Journal of Ecology*, 91, 396-406.
- García-Palacios P, Shaw EA, Wall DH, Hättenschwiler S (2017). Contrasting mass-ratio vs. niche complementarity effects on litter C and N loss during decomposition along a regional climatic gradient. *Journal of Ecology*, 105, 968-978.
- Grime JP (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902-910.
- Häger A, Avalos G (2017). Do functional diversity and trait dominance determine carbon storage in an altered tropical landscape? *Oecologia*, 184, 569-581.
- Harpole WS, Tilman D (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 446, 791-793.
- Harpole WS, Sullivan LL, Lind EM, Firm 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.
- Hautier Y, Niklaus PA, Hector A (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324, 636-638.
- He YH, Liu XP, Xie ZK (2015). Effect of nitrogen addition on species diversity and plant productivity of herbaceous plants in desert grassland of the Loess Plateau. *Journal of Desert Research*, 35(1), 66-71. [何玉惠, 刘新平, 谢忠奎 (2015). 氮素添加对黄土高原荒漠草原草本植物物种多样性和生产力的影响. *中国沙漠*, 35(1), 66-71.]
- Hector A (1998). The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos*, 82, 597-599.
- Humbert JY, Dwyer JM, Andrey A, Arlettaz R (2016). Impacts of nitrogen addition on plant biodiversity in mountain grasslands depend on dose, application duration and climate: a systematic review. *Global Change Biology*, 22, 110-120.
- 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.
- Kotas P, Choma M, Šantrůčková H, Lepš J, Tříska J, Kaštovská E (2017). Linking above- and belowground responses to 16 years of fertilization, mowing, and removal of the dominant species in a temperate grassland. *Ecosystems*, 20, 354-367.
- Li KH (2012). *Responses of Plant Community and Greenhouse Gas Emission to Elevated N Deposition in Alpine Grassland in Xinjiang*. PhD dissertation, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. 29-38. [李凯辉 (2012). 新疆高寒草原植被群落与温室气体排放对氮沉降的响应. 博士学位论文, 中国科学院大学, 北京. 29-38.]
- Li KH, Liu XJ, Song L, Gong YM, Lu CF, Yue P, Tian CY, Zhang FS (2015a). Response of alpine grassland to elevated nitrogen deposition and water supply in China. *Oecologia*, 177, 65-72.
- Li W, Cheng JM, Yu KL, Epstein HE, Guo L, Jing GH, Zhao J, Du GZ (2015b). Plant functional diversity can be independent of species diversity: observations based on the impact of 4-yrs of nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow. *PLOS ONE*, 10, e0136040. DOI: 10.1371/journal.pone.0136040.
- Liu YY, Hu YK, Wang X, Gong YM (2013). Vertical differentiation of plant species diversity and biomass in alpine grassland in the middle section of Tianshan Mountains southern slope, Xinjiang of Northwest China. *Chinese Journal of Ecology*, 32, 311-318. [柳妍妍, 胡玉昆, 王鑫, 公延明 (2013). 天山南坡中段高寒草地物种多样性与生物量的垂直分异特征. *生态学杂志*, 32, 311-318.]
- Lü XT, Liu ZY, Hu YY, Zhang HY (2018). Testing nitrogen and water co-limitation of primary productivity in a temperate steppe. *Plant and Soil*, 432, 119-127.
- Luo WT, Griffin-Nolan RJ, Ma W, Liu B, Zuo XA, Xu C, Yu Q, Luo YH, Mariotte P, Smith MD, Collins SL, Knapp AK, Wang ZW, Han XG (2021). Plant traits and soil fertility mediate productivity losses under extreme drought in C₃ grasslands. *Ecology*, 102, e03465. DOI: 10.1002/ecy.3465.
- Mason NWH, Moullot D, Lee WG, Wilson JB (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112-118.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178-185.
- Niu KC, Choler P, Bello F, Mirotchnick N, Du GZ, Sun SC (2014). Fertilization decreases species diversity but increases functional diversity: a three-year experiment in a Tibetan alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 182, 106-112.
- Ram J, Singh SP, Singh JS (1991). Effect of fertilizer on plant biomass distribution and net accumulation rate in an alpine meadow in central Himalaya, India. *Journal of Range Management*, 44, 140-143.
- Ren ZW, Li Q, Chu CJ, Zhao LQ, Zhang JQ, Dexiecuo A,

- 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.
- Smith MD, Knapp AK, Collins SL (2009). A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic resource alterations induced by global change. *Ecology*, 90, 3279-3289.
- Suding KN, Goldstein LJ (2008). Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist*, 180, 559-562.
- Tilman D, Lehman CL, Thomson KT (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 1857-1861.
- Vivanco L, Irvine IC, Martiny JBH (2015). Nonlinear responses in salt marsh functioning to increased nitrogen addition. *Ecology*, 96, 936-947.
- Westoby M (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213-227.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- Xin XJ, Wang G, Yang YB, Ren ZW (2014). Effects of N, P addition on above/below ground biomass allocation in a subalpine meadow. *Ecological Science*, 33, 452-458. [辛小娟, 王刚, 杨莹博, 任正炜 (2014). 氮、磷添加对亚高山草甸地上/地下生物量分配的影响. *生态科学*, 33, 452-458.]
- 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.
- Zhou XL, Guo Z, Zhang PF, Du GZ (2018). Shift in community functional composition following nitrogen fertilization in an alpine meadow through intraspecific trait variation and community composition change. *Plant and Soil*, 431, 289-302.
- Zhou XL, Guo Z, Zhang PF, Li HL, Chu CJ, Li XL, Du GZ (2017). Different categories of biodiversity explain productivity variation after fertilization in a Tibetan alpine meadow community. *Ecology and Evolution*, 7, 3464-3474.
- 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: 吕晓涛 编辑: 乔鲜果