

# 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

杨倩<sup>1,2</sup> 王妮<sup>2\*</sup> 曾辉<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>北京大学深圳研究生院, 广东深圳 518055; <sup>2</sup>北京大学城市与环境学院, 北京 100871

**摘要** 人为干扰及气候变化导致内蒙古草地发生了大面积退化, 氮添加是促进退化草地生产力恢复的一项重要措施。该文基于2011年建立的氮肥添加实验平台, 以3个不同退化程度(中度退化、重度退化、极度退化)草地群落为研究对象, 设置对照、10、20、30、40和50 g·m<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup> 6种氮添加处理, 分析氮添加对退化草地恢复过程中群落多样性和生物量的影响。结果表明: (1) 氮添加降低了中度、重度退化草地恢复进程中物种丰富度和多样性, 对极度退化草地恢复进程中物种丰富度和多样性无明显影响。(2) 氮添加促进了3个不同退化程度草地恢复进程中群落地上生物量的增加。(3) 氮添加显著增加了群落中禾草的地上生物量及其在群落地上生物量中所占的比例, 降低了杂类草在群落地上生物量中的比例, 但对杂类草地上生物量无显著影响。研究表明在利用施肥措施治理退化草地的过程中, 需要充分考虑草地退化程度以及由氮添加引起的群落多样性和生产力的改变对草地生态系统功能的影响。

**关键词** 氮添加; 退化草地; 物种丰富度; 物种多样性; 地上生物量; 植物功能群

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. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0135

## Effects of nitrogen addition on the plant diversity and biomass of degraded grasslands of Nei Mongol, China

YANG Qian<sup>1,2</sup>, WANG Wei<sup>2\*</sup>, and ZENG Hui<sup>1,2\*</sup>

<sup>1</sup>Shenzhen Graduate School, Peking University, Shenzhen, Guangdong 518055, China; and <sup>2</sup>College of Urban and Environment, Peking University, Beijing 100871, China

### Abstract

**Aims** Anthropogenic disturbances and climate change have resulted in large scale degradation of grasslands across the landscapes in Nei Mongol. Fertilization, especially with nitrogen (N) addition, has been proposed and applied as an important management practice to promote primary production for these degraded grasslands. In this study, we examined the changes in plant diversity and biomass at three levels of degradations with N addition.

**Methods** Nitrogen addition experiment was installed in 2011. Six levels of N addition (0, 10, 20, 30, 40, and 50 g·m<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup>) were conducted at grasslands with three levels of degradations. Nitrogen was added at the beginning of each month from May to August each year. We investigated the changes in plant species richness and above-ground biomass by species in August, 2016. The total biomass of the community, as well as the biomass of each plant functional group (grasses and forbs) was calculated based on species composition.

**Important findings** We found that: (1) N addition decreased species richness and diversity at communities under moderate and severe degradations, but insignificant under extreme degradation. (2) N addition increased the aboveground biomass at communities under three levels of degradations. (3) N addition increased the above-ground biomass of the grasses and its proportion to the total biomass, but not on the total biomass of the forbs although it also decreased the proportion of aboveground biomass. These results indicate that the impacts of N addition on ecosystem function depended on plant function type. In addition, the fertilization effects should be examined at community level and by the degree of the degradation.

**Key words** nitrogen addition; grassland degradation; species richness; species diversity; aboveground biomass; plant functional group

收稿日期Received: 2017-05-30 接受日期Accepted: 2018-01-22

基金项目: 国家自然科学基金(31630009)和科技部重大研究计划(2016YFC0500701)。Supported by the National Natural Science Foundation of China (31630009), and the Projects of National Basic Research Program of China (2016YFC0500701).

\* 通信作者Corresponding authors (Wang W, wangw@urban.pku.edu.cn; Zeng H, zengh@pku.sz.edu.cn)

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. DOI: 10.17521/cjpe.2017.0135

草地是全球分布最广的一个植被类型(Scurlock & Hall, 1998), 其面积约占全球陆地总面积的25% (Xu *et al.*, 2012)。草地生态系统在支撑畜牧业生产、防风固沙、水土保持、涵养水源、生物多样性保护, 以及陆地生态系统碳循环中占据着重要地位(沈海花等, 2016)。内蒙古草地是欧亚草原的重要组成部分(Bai *et al.*, 2010), 是我国北方重要的生态安全屏障。但是近年来, 由于人为活动和气候变化等因素的影响, 内蒙古草地发生了大规模的退化(Quan *et al.*, 2015), 致使草地生态系统生态服务功能降低, 如生物多样性减少、生产力水平降低、水土流失加剧(Asner *et al.*, 2004; Kang *et al.*, 2007; 刘碧荣等, 2015), 从而对区域环境、社会和经济的可持续发展构成了严重威胁。因此, 制定适宜的管理措施促进退化草地的恢复是草地生态学亟待解决的重点问题。

施肥是维持草地生态系统养分平衡及促进生产力提高的重要管理措施(李禄军等, 2010)。国内外广泛开展的草地施肥实验表明, 氮添加在促进植物地上部分生长、增加地上生物量(Bai *et al.*, 2010; Stevens *et al.*, 2015; Harpole *et al.*, 2016; 李春雨等, 2016)的同时, 也会降低生态系统物种多样性(Stevens *et al.*, 2004; Isbell *et al.*, 2013; Niu *et al.*, 2017)。Zhang等(2014)在内蒙古温带草原的研究表明, 氮添加降低了物种丰富度, 其中, 对于特定的氮添加速率, 低频率、大量施氮致使物种更多地丧失。Clark和Tilman (2008)在美国明尼苏达草原为期23年的施肥实验表明, 即使在低水平氮添加速率下, 群落中的稀有种仍会丧失。物种丧失降低了群落多样性, 并影响了生态系统稳定性(Yang *et al.*, 2012; Song & Yu, 2015; 王晶等, 2016)和生态系统功能(Bai *et al.*, 2010; Yang *et al.*, 2012)。草地生态系统生产力的维持和可持续性在很大程度上依赖于物种多样性(Tilman *et al.*, 1996; Fang *et al.*, 2012)。因此, 了解氮添加对草地植物群落的影响规律, 揭示氮添加降低生物多样性的机制, 对于科学管理草地具有重要的意义。目前, 已有相关研究从土壤属性、种间竞争等方面对氮添加导致多样性降低的机制进行了探讨。例如: Zhang等(2014)研究表明, 氮添加导致物种丧失是由于土壤酸化和 $\text{NH}_4^+$ 毒害的共同作用; Hau-

tier等(2009)研究表明, 氮添加导致植物地上部分对光资源的竞争加剧, 从而使物种多样性降低; Rajaniemi等(2003)提出地下竞争假说来解释因氮添加而造成的物种多样性的下降。

全球范围内, 有关氮添加对草地生态系统影响以及氮添加降低物种多样性机制的报道中, 只有少量实验是从退化草地恢复的角度出发(Mountford *et al.*, 1993; Stevens, 2016)。相关研究表明, 退化草地在一定程度上受氮限制(Hooper & Johnson, 1999; 徐晓天, 2015), 草地施肥是促进退化草地恢复以及草地资源可持续利用的有效途径(张铜会等, 2008; 王晶等, 2016)。王晶等(2016)研究表明, 中高水平氮添加提高了轻度退化草地生产力, 对中度 and 重度退化草地恢复并无明显的促进作用; 且氮添加对3个不同退化程度草地的物种丰富度均无显著影响。Xu等(2015)在内蒙古5个不同退化梯度草地3年氮添加的实验表明, 氮添加对5个不同退化程度草地的物种丰富度均无显著影响, 而对地上生物量的影响与退化程度有关, 其中退化最严重的草地地上生物量增加最为明显。Bai等(2010)研究表明, 在成熟草地, 氮添加会增加地上生物量, 降低物种丰富度, 其中氮输入导致多年生禾草和多年生杂类草丧失, 提高了一年生草本的物种丰富度; 对于退化草地, 物种丰富度年际变化对氮添加的响应并不明显。由此可见, 在不同退化程度的草地, 氮添加对群落物种多样性和地上生物量影响的研究结论并不完全一致。

本研究在内蒙古设置中度、重度、极度3个不同退化程度草地氮添加实验, 拟解决以下3个科学问题: (1)氮添加如何影响不同退化草地恢复过程中物种多样性、植物功能群以及群落地上生物量? (2)在退化草地恢复过程中, 氮添加对草地多样性和生物量的影响是否随退化状况的不同而异? (3)氮添加对退化草地物种多样性影响的机制。本项研究可为退化草地恢复与科学管理提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究地自然概况

本研究实验样地位于内蒙古自治区克什克腾旗南端的乌兰布统草原(图1)。研究区年平均气温

-1.4 °C, 年降水量350–400 mm。降水主要集中在5–8月, 约占全年降水量的76%, 其中7、8月份的降水量占全年降水量的51%, 10月到次年4月的降水形式主要是降雪。研究区主要土壤类型为栗钙土, 表层土壤质地主要为粉砂和砂(Liu *et al.*, 2008)。研究区域主要物种有羊草(*Leymus chinensis*)、贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)、硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)、黄囊薹草(*Carex korshinskyi*)、腺毛委陵菜(*Potentilla longifolia*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)等。

## 1.2 实验设计

以往的研究表明, 植被退化与土壤退化是密切关联的(van de Koppel *et al.*, 1997), 植被退化表现为群落覆盖度下降和生产力降低(Su *et al.*, 2005), 生态系统承载力、稳定性和服务功能下降, 优良牧草的种类和比例减少, 劣质牧草及有害毒草比例增加等(穆少杰等, 2017)。土壤退化主要表现为水土流失、土壤质地逆向改变、土壤肥力下降以及动物和微生物活性下降等(Su *et al.*, 2005; 穆少杰等, 2017)。因此, 植被物种组成和土壤属性可以反映草地的退化状况。本研究将实验样地的植物划分为一

年生植物、退化指示种和顶极种3个类群。顶极种指原始类型的建群种, 如我国北方草甸草原有羊草、贝加尔针茅等原始建群种, 并伴生无芒雀麦(*Bromus inermis*)、拂子茅(*Calamagrostis epigeios*)等中生优良牧草。退化指示种指冷蒿、糙隐子草、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)、狼毒(*Stellera chamaejasme*)等适口性差或有毒植物, 这些物种随着退化程度增加而增加, 甚至会代替原来的优势植物而成为优势种(Liu *et al.*, 2008)。一年生植物主要有藜(*Chenopodium acuminatum*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、沙蓬(*Agriophyllum squarrosum*)等植物。根据3个植物类群的相对盖度(Liu *et al.*, 2008)以及土壤质地和土壤养分含量, 建立草地退化评估体系。根据退化评估体系, 计算3个样地草地退化指数(*GDI*), 将实验样地划分为中度退化草地、重度退化草地和极度退化草地(表1)。

$$GDI = (P_1 \times 1/3 + P_2 \times 2/3 + P_3) \times 1/3 + (STC \times 1/2 + STN \times 1/2) \times 1/3 + (1/Sand) \times 1/3$$

其中,  $P_1$ 、 $P_2$ 、 $P_3$ 分别代表一年生植物、退化指示种和顶极种的相对盖度,  $STC$ 、 $STN$ 分别代表土壤全碳含量和土壤全氮含量,  $Sand$ 表示土壤砂粒含量。

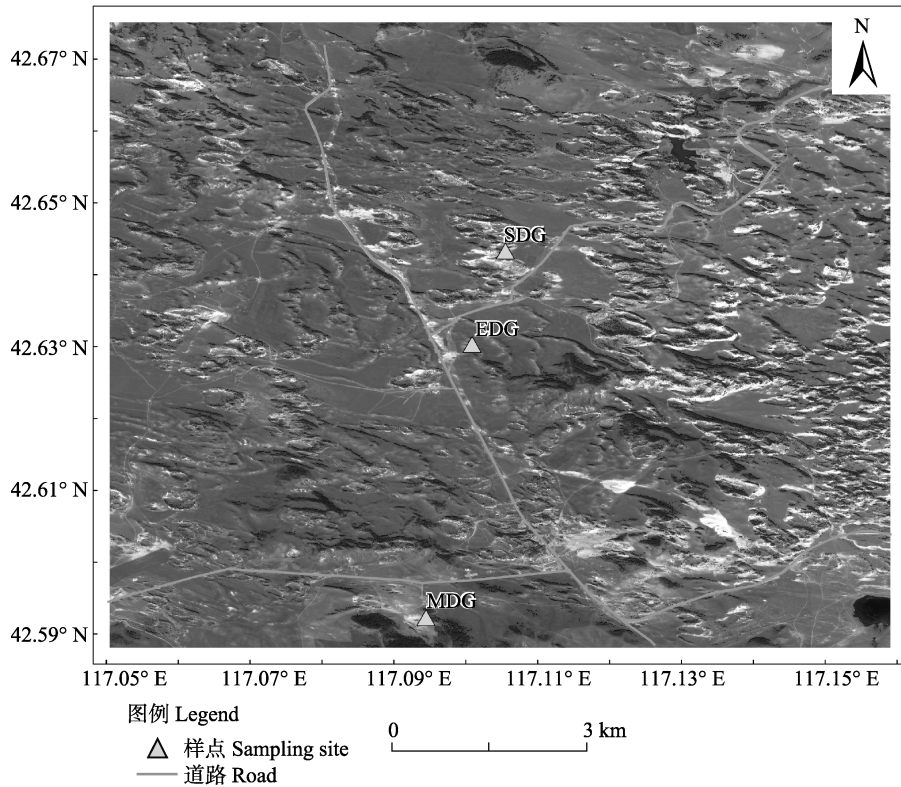


图1 研究区域及样地分布图。EDG, 极度退化草地; MDG, 中度退化草地; SDG, 重度退化草地。

Fig. 1 Study area and the spatial distribution of study sites. EDG, extremely degraded grassland; MDG, moderately degraded grassland; SDG, severely degraded grassland.

表1 实验样地的土壤和植被基本属性  
Table 1 Plant and soil characteristics at the experimental sites

名称 Term	极度退化草地 EDG	重度退化草地 SDG	中度退化草地 MDG
物种组成 Species composition	羊草、黄囊薹草、马唐、狗尾草、沙蓬藜等 <i>Leymus chinensis</i> ; <i>Carex korshinskyi</i> ; <i>Digitaria sanguinalis</i> ; <i>Setaria viridis</i> ; <i>Agriophyllum squarrosum</i> ; <i>Chenopodium acuminatum</i> et al.	拂子茅、贝加尔针茅、硬质早熟禾、黄囊薹草、腺毛委陵菜、星毛委陵菜、冷蒿、紫羊茅、冰草、狼毒、糙隐子草、阿尔泰狗娃花等 <i>Calamagrostis epigeios</i> ; <i>Stipa baicalensis</i> ; <i>Poa sphondylodes</i> ; <i>Carex korshinskyi</i> ; <i>Potentilla longifolia</i> ; <i>Potentilla acaulis</i> ; <i>Artemisia frigida</i> ; <i>Festuca rubra</i> ; <i>Agropyron cristatum</i> ; <i>Stellera chamaejasme</i> ; <i>Cleistogenes squarrosa</i> ; <i>Heteropappus altaicus</i> et al.	拂子茅、贝加尔针茅、羊草、硬质早熟禾、腺毛委陵菜、黄囊薹草、冷蒿、紫羊茅、冰草、糙隐子草、阴山胡枝子、阿尔泰狗娃花等 <i>Calamagrostis epigeios</i> ; <i>Stipa baicalensis</i> ; <i>Leymus chinensis</i> ; <i>Poa sphondylodes</i> ; <i>Potentilla longifolia</i> ; <i>Carex korshinskyi</i> ; <i>Artemisia frigida</i> ; <i>Festuca rubra</i> ; <i>Agropyron cristatum</i> ; <i>Cleistogenes squarrosa</i> ; <i>Lespedeza inschanica</i> ; <i>Heteropappus altaicus</i> et al.
顶级种相对盖度 Relative coverage of climax species (%)	34.48	39.53	54.05
退化指示种相对盖度 Relative coverage of degradation indicators (%)	34.48	32.56	29.73
一年生植物相对盖度 Relative coverage of annuals (%)	31.04	27.91	16.22
土壤全碳 Soil total carbon (%)	0.83	1.67	2.06
土壤全氮 Soil total nitrogen (%)	0.06	0.14	0.17
砂粒含量 Sand content (%)	66.10	57.30	58.40
草地退化指数 Grassland degradation index	0.379	0.543	0.642

EDG, extremely degraded grassland; MDG, moderately degraded grassland; SDG, severely degraded grassland.

实验样地于2011年春季建立并开始实施实验。每个退化样地采用完全随机设计方式进行布置, 共6个氮添加处理: 0 (对照)、10、20、30、40和50 g·m<sup>-2</sup>·a<sup>-1</sup>, 每个处理3个重复样方, 每个样方面积为6 m × 6 m, 共计18个样方, 每个样方之间设置1 m的缓冲区。3个退化梯度样地共计54个样方。

实验中所使用的氮肥为尿素, 每年施肥4次, 分别于5月、6月、7月、8月初进行, 每次施肥量为全年施肥总量的1/4。为保证施肥效果, 选择在阴雨天进行氮肥添加, 将预先称好的尿素均匀撒在样方内, 对照组不采取任何处理措施。

### 1.3 样品的采集与测定

于2016年生长季旺盛期(8月中下旬), 在每个实验样方内随机放置一个1 m × 1 m的样方, 进行群落调查, 为了避免边缘效应, 样方距边缘的距离大于50 cm, 然后测定样方内物种数, 以及每个物种的高度、盖度和个体数。地上生物量采用收获法测定。在每个实验样方内随机设置0.5 m × 0.5 m的小样方, 然后将样方内所有植物齐地收割, 带回实验室按照物种归类后装入信封, 置于65 °C烘箱烘至恒质量。称量各物种的质量, 累加后计算单位面积内群落地上生物量。本研究根据3个不同退化程度草地物种组成, 将植物分为禾草和杂类草2个功能群, 计算各功能

群生物量及其在群落总地上生物量中所占的比例。

物种丰富度指单位面积(1 m<sup>2</sup>)样方内出现的物种数。物种多样性用Shannon-Wiener多样性指数(*H*)进行测定, 其计算公式为:

$$H = \sum_{i=1}^n \left( \frac{b_i}{\sum_{i=1}^n b_i} \times 100 \right) \times \ln \left( \frac{b_i}{\sum_{i=1}^n b_i} \times 100 \right)$$

式中*n*是样方内物种数, *b<sub>i</sub>*是物种*i*的地上生物量(Zhang et al., 2014)。

通过计算生物量响应比率(处理组地上生物量与对照组地上生物量的比值), 来直接比较地上生物量对氮添加处理的响应。植物高度不对称性指数反映了物种对光的竞争能力, 使用株高的基尼系数(Gini)衡量功能群之间大小的不平等(Ren et al., 2010)。

$$G = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n |X_i - X_j|}{2n^2 \bar{X}}$$

上式中, *X<sub>i</sub>*和*X<sub>j</sub>*分别表示功能群*i*和*j*植株的平均高度, *n*表示功能群数量,  $\bar{X}$ 表示所有功能群植株的平均高度。

### 1.4 统计分析

采用Microsoft Excel 2007整理数据, 统计分析均在SPSS 19.0中完成。用双因素方差分析将退化梯

度和氮添加处理作为固定因子,分析各因子单独及交互作用对群落物种丰富度、物种多样性、地上生物量、各功能群地上生物量及其在群落地上生物量中所占的比例的影响。同一退化类型处理采用单因素方差分析, Duncan's多重比较的方法进行差异显著性检验( $p = 0.05$ )。以氮添加量为连续变量,对物种丰富度和地上生物量进行回归参数估计,以此确定氮添加量与物种丰富度、多样性和地上生物量之间的一般关系。作图在SigmaPlot 10.0中完成。

## 2 结果和分析

### 2.1 不同退化草地恢复进程中氮添加对群落物种丰富度和多样性的影响

氮添加和退化梯度对群落物种丰富度和多样性有显著影响,氮添加和退化类型的交互作用对物种丰富度有显著影响,对多样性无显著影响(表2)。氮添加显著降低了中度和重度退化草地恢复进程中群落物种丰富度和多样性,但对极度退化草地恢复进程中群落物种丰富度和多样性无显著性影响(图2)。其中,在中度退化草地,施氮量为40、50  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,物种丰富度明显降低;在重度退化草地施氮量为30  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,物种丰富度与对照组相比明显降低(图2A)。中度退化草地施氮量为40  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,多样性降低,重度退化草地施氮量为20  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,多样性降低(图2B)。

### 2.2 不同退化草地恢复进程中氮添加对群落地上生物量的影响

氮添加和退化梯度对群落地上生物量有显著的

影响,但它们的交互作用并不显著(表2)。在中度退化草地恢复过程中,氮添加促进了地上生物量的增加,增加了34.4%–114.4%,重度退化草地地上生物量增加了46.1%–170.4%,极度退化草地地上生物量增加了4.3%–233.7% (图3A)。3个退化草地地上生物量只有在较高的施氮量下产生明显的响应。与对照相比,在中度退化草地,氮添加量 $\geq 30 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,地上生物量明显增加;重度退化草地,氮添加量 $\geq 20 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,地上生物量明显增加;而在极度退化草地,氮添加量为40  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,与对照相比地上生物量明显增加(图3A)。在中度和极度退化草地,地上生物量响应比率随氮添加呈现先增加后降低的趋势,其中两个退化样地均是在氮添加量达到40  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 后,地上生物量响应比率降低(图3B)。重度退化草地地上生物量响应比率随氮添加量增加呈现先增加后基本保持不变的趋势(图3B)。

### 2.3 氮添加对植物功能群地上生物量的影响

氮添加和退化梯度对禾草地上生物量有显著的影响,但它们的交互作用并不显著;退化梯度对杂类草地上生物量有显著的影响,氮添加及氮添加与退化程度的交互作用对杂类草地上生物量影响不显著(表3)。其中,在3个不同退化草地恢复过程中,氮添加均显著增加了禾草地上生物量。与对照组相比,中度、重度和极度退化草地禾草地上生物量分别增加了3–10倍、2–5倍和2–10倍(图4)。对于杂类草来说,与对照组相比,3个不同退化程度草地杂类草地上生物量对氮添加的响应不明显(图4)。

氮添加和退化梯度对禾草、杂类草地上生物量在群落地上生物量中的比例有显著影响,但交互作用并不显著(表3)。在3个不同退化程度草地,氮添加显著增加了禾草的比例。其中,在中度和极度退化草地,氮添加量达到30  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,禾草比例明显增加;在重度退化草地,氮添加量为50  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ ,禾草比例明显增加,增加了35.8% (图5)。氮添加对杂类草比例的影响与禾草截然相反,在3个不同退化程度草地,氮添加降低了杂类草比例(图5)。

## 3 讨论

### 3.1 光资源竞争是氮添加对物种多样性影响的重要机制

本研究中,氮添加降低了群落物种丰富度和多样性,这与前人的研究结果(Fang *et al.*, 2012; Tian

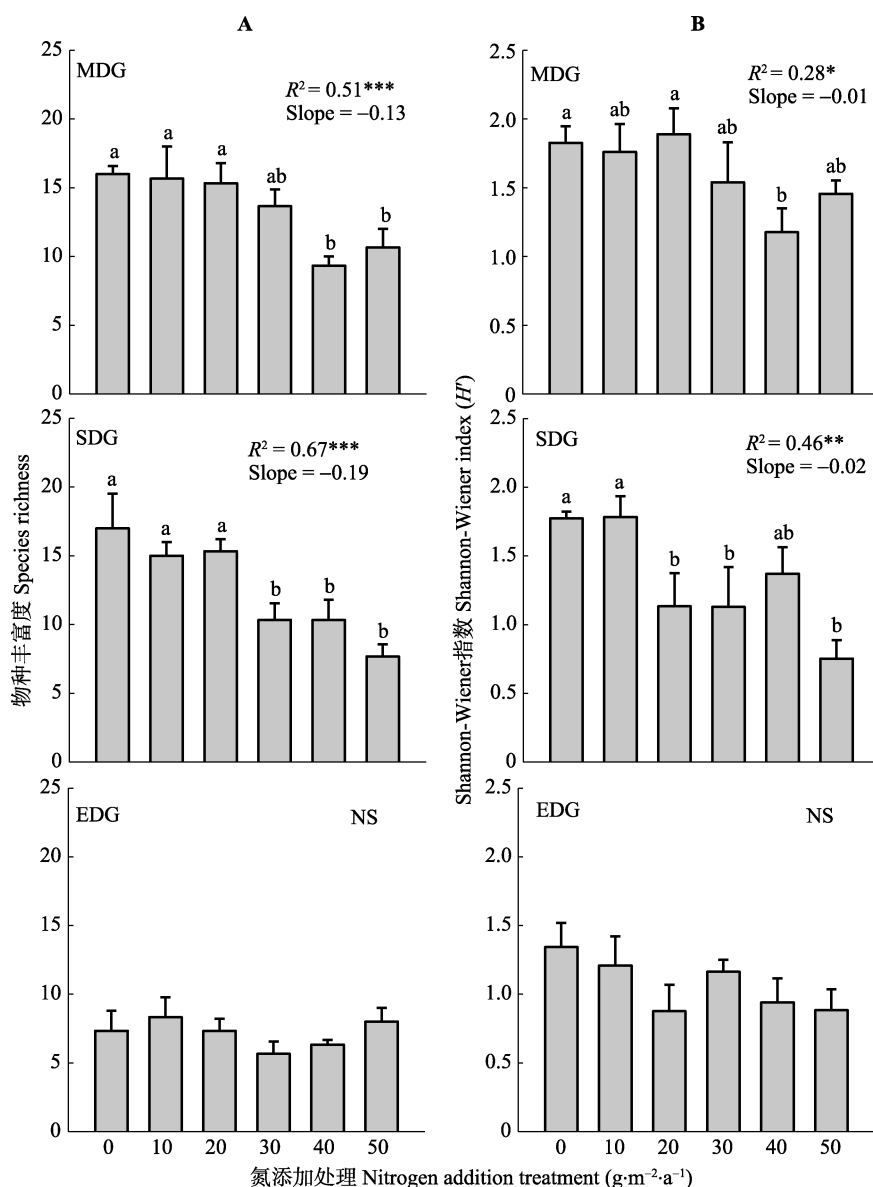
表2 氮添加处理、退化类型以及它们的交互作用对群落物种丰富度、多样性和地上生物量的双因素方差分析

Table 2 Results of two-way ANOVA on the effects of nitrogen (N) on plant species richness, species diversity and aboveground biomass under different levels of degradations

响应 Response	名称 Term	df	F	p
物种丰富度 Species richness	DT	2	40.64	<b>&lt;0.001</b>
	N	5	8.50	<b>&lt;0.001</b>
	DT × N	10	2.27	<b>0.035</b>
Shannon-Wiener指数 Shannon-Wiener index	DT	2	12.84	<b>&lt;0.001</b>
	N	5	5.06	<b>0.001</b>
	DT × N	10	1.50	0.179
地上生物量 Aboveground biomass	DT	2	42.08	<b>&lt;0.001</b>
	N	5	9.53	<b>&lt;0.001</b>
	DT × N	10	1.30	0.264

DT, 退化类型; N, 氮处理。加粗数字表示效应显著。

DT, degradation type; N, nitrogen (N) treatment. Bold numbers indicate the significant contributions to the total variation.

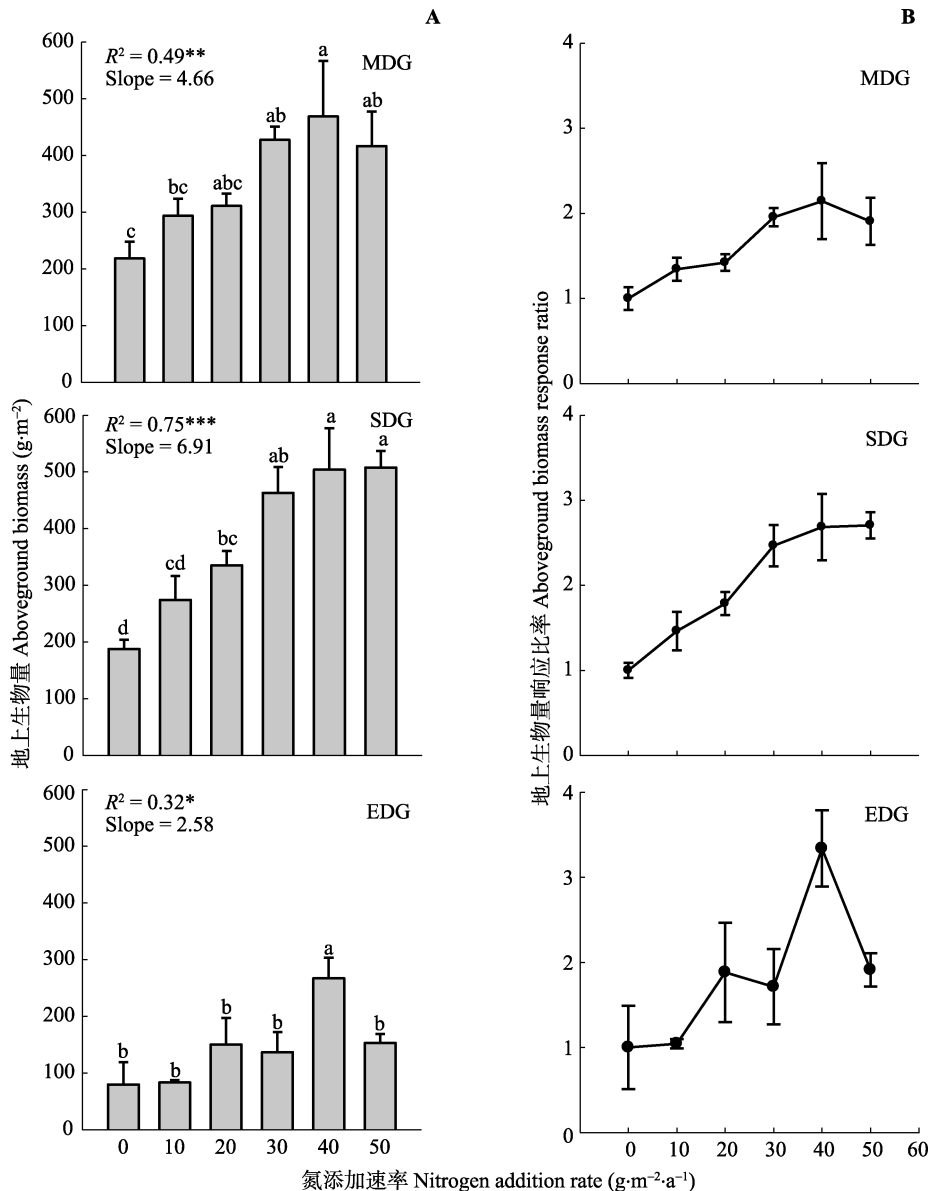


**图2** 氮添加对不同退化草地恢复进程中物种丰富度(A)、物种多样性(B)的影响(平均值±标准误差)。单因素方差分析, Duncan's 多重比较进行处理间差异分析, 不同字母表示差异显著 ( $p < 0.05$ )。每个样地, 以氮添加量为连续变量, 对物种丰富度进行回归参数估计(物种丰富度=截距+斜率×氮添加量)。NS,  $p > 0.05$ ; \*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ 。EDG, 极度退化草地; MDG, 中度退化草地; SDG, 重度退化草地。

**Fig. 2** Effects of nitrogen addition on plant species richness (A) and species diversity (B) at different degraded grasslands (mean  $\pm$  SE). The letters indicated significant differences in Duncan's multiple ( $p < 0.05$ ) range tests based on one-way ANOVA; NS indicates non-significant ( $p > 0.05$ ). For each site, regression confidants were estimated based on linear models with nitrogen treatment as the independent variables (species richness = Intercept + slope  $\times$  nitrogen addition amount). NS,  $p > 0.05$ ; \*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ . EDG, extremely degraded grassland; MDG, moderately degraded grassland; SDG, severely degraded grassland.

*et al.*, 2015, 2016; Niu *et al.*, 2017)一致, 但其影响在不同程度退化草地有所差异。我们的实验结果表明: 在中度和重度退化草地, 与对照组相比, 氮添加增加了基尼系数; 而在极度退化草地, 氮添加处理下的基尼系数与对照组相比, 没有增加(图6)。即在中度和重度退化草地, 氮添加致使禾草和杂类草植株高度不对称增加, 处于群落上层的禾草(如羊草、贝

加尔针茅等)对群落下层的杂类草(如星毛委陵菜等)的遮阴作用增强, 致使一些光竞争能力处于弱势的物种丧失, 从而降低了物种多样性(李禄军等, 2010)。而在极度退化草地, 功能群之间植株的高度不对称性没有增加, 植株之间对光资源的获取较为一致, 因此, 物种多样性没有发生显著变化。氮添加促进草地地上部分生长, 中度、重度退化草地植被



**图3** 氮添加对不同程度退化草地恢复进程中地上生物量(A)、地上生物量响应比率(B)的影响(平均值±标准误差)。单因素方差分析、Duncan's多重比较进行处理间差异分析,不同字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。每个样地,以氮添加量为连续变量,对地上生物量进行回归参数估计(地上生物量=截距+斜率×氮添加量)。\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ 。EDG, 极度退化草地; MDG, 中度退化草地; SDG, 重度退化草地。

**Fig. 3** Effects of nitrogen addition on aboveground biomass (A) and aboveground biomass response ratio (B) at different degraded communities (mean  $\pm$  SE). The letters indicate significantly different in Duncan's multiple ( $p < 0.05$ ) range tests from one-way ANOVA. For each site, regression coefficients were estimated by using a linear model with N treatment as the independent variable (aboveground biomass = intercept + slope  $\times$  nitrogen addition amount). \*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ . EDG, extremely degraded grassland; MDG, moderately degraded grassland; SDG, severely degraded grassland.

覆盖度增加(约60%),群落下层物种之间光资源竞争加剧(Hautier *et al.*, 2009; Ren *et al.*, 2010),致使一些物种丧失,从而降低了物种多样性;而在极度退化草地,虽然氮添加会促进地上部分生长,但由于草地退化极其严重,群落的盖度依然很低(约40%),植物生长受光限制的影响有限,因而物种多样性没有明显改变。因此,光资源竞争可能是氮添加影响

物种多样性的重要机制。

### 3.2 氮添加促进了不同退化草地群落地上生物量增加

氮添加促进了群落地上生物量增加,这与他人的研究结果(Bai *et al.*, 2008; Zhang *et al.*, 2015)一致,但3个不同退化程度草地对氮添加的响应存在差异。对于地上生物量响应比率,中度、极度退化草地的



表3 氮添加处理、退化类型以及两者的交互作用对不同功能群地上生物量及其在群落地上生物量中所占比例(%)的双因素方差分析  
Table 3 Results of two-way ANOVA on the effects of nitrogen (N)-treatment and degradation type on aboveground biomass of plant functional groups and their proportions of the community aboveground biomass

响应 Response	名称 Term	df	F	p
禾草生物量 Grass biomass	DT	2	11.70	<0.001
	N	5	11.76	<0.001
	DT × N	10	0.72	0.696
禾草百分比 Grass percentage (%)	DT	2	12.70	<0.001
	N	5	7.34	<0.001
	DT × N	10	0.81	0.616
杂类草生物量 Forb biomass	DT	2	28.28	<0.001
	N	5	1.13	0.358
	DT × N	10	1.35	0.238
杂类草百分比 Forb percentage (%)	DT	2	12.35	<0.001
	N	5	7.01	<0.001
	DT × N	10	0.80	0.738

DT, 退化类型; N, 氮处理。加粗数字表示效应显著。  
DT, degradation type; N, nitrogen treatment. Bold numbers indicate significant contributions to the total variation.

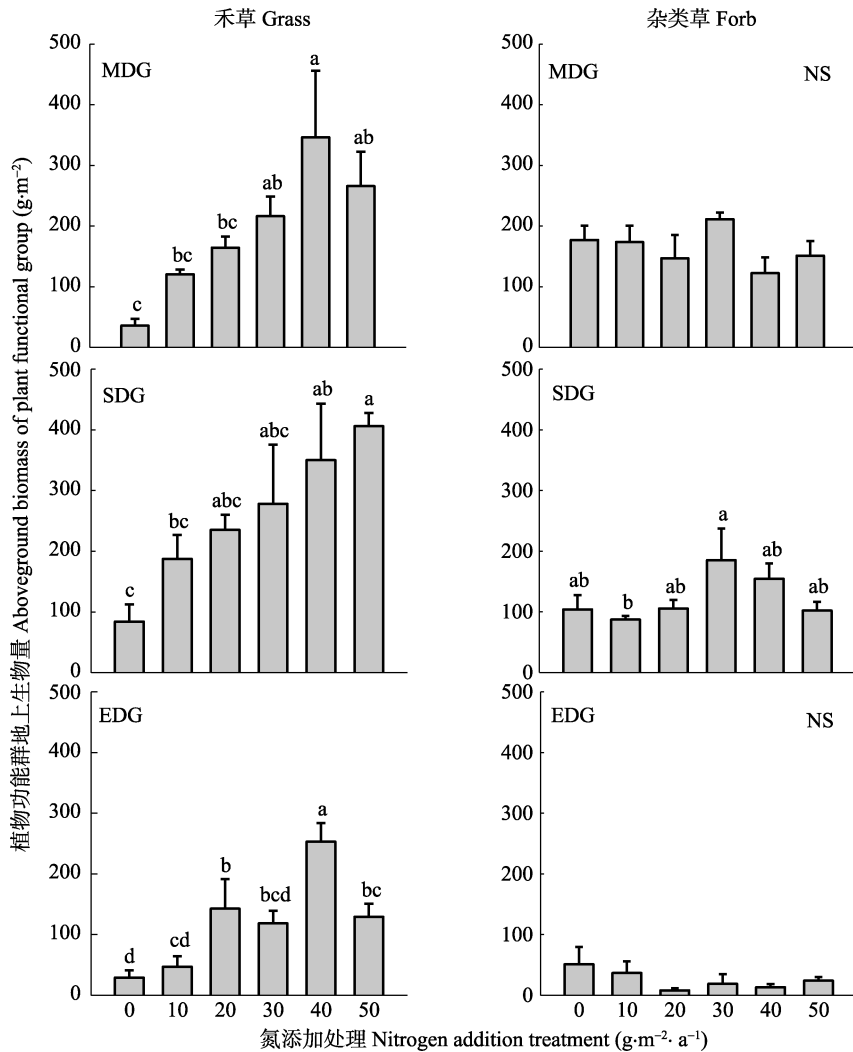


图4 氮添加对不同程度退化草地恢复进程中功能群地上生物量的影响(平均值±标准误差)。单因素方差分析、Duncan's多重比较进行处理间差异分析, 不同字母表示差异显著( $p < 0.05$ ), NS表示差异不显著。EDG, 极度退化草地; MDG, 中度退化草地; SDG, 重度退化草地。

Fig. 4 Change in aboveground biomass (mean  $\pm$  SE) with nitrogen addition on aboveground biomass by plant function groups under three levels of degraded grassland. The different letters indicate significant differences in Duncan's multiple ( $p < 0.05$ ) range tests from one-way ANOVA, NS indicates non-significant ( $p > 0.05$ ). EDG, extremely degraded grassland; MDG, moderately degraded grassland; SDG; severely degraded grassland.



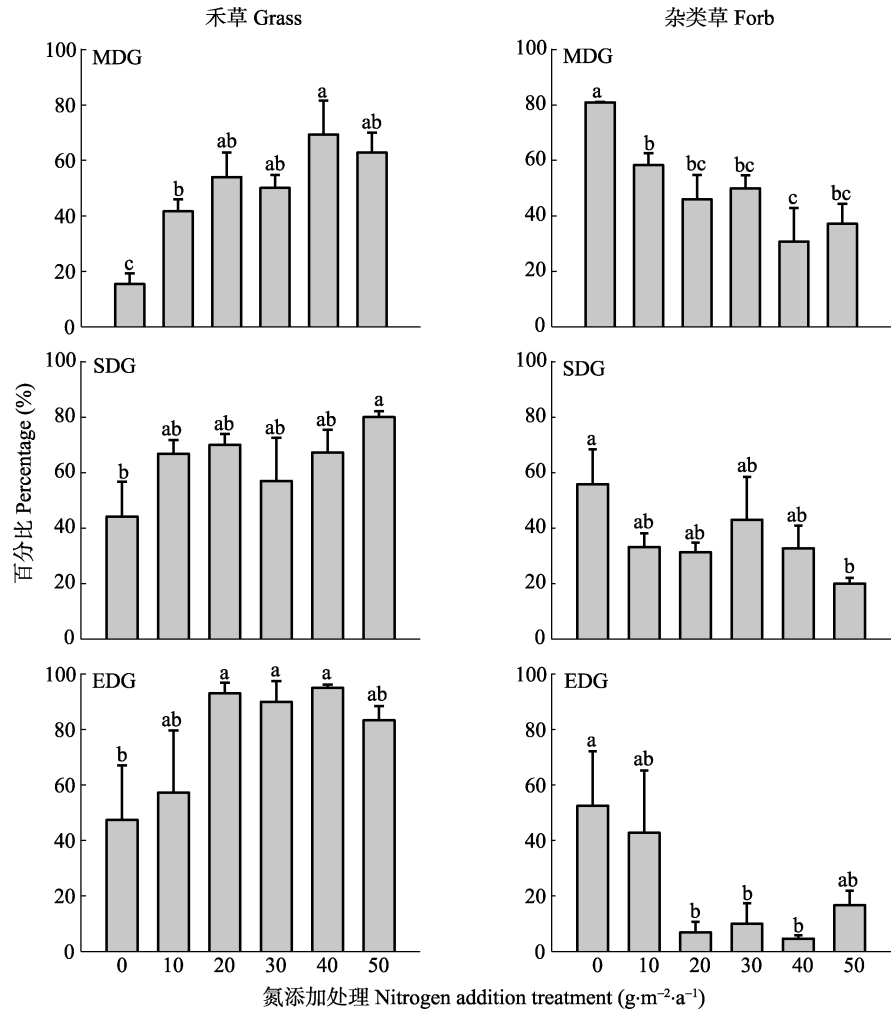


图5 氮添加对不同程度退化草地恢复进程中功能群地上生物量在群落地上总生物量中所占比例的影响(平均值±标准误差)。单因素方差分析、Duncan's多重比较进行处理间差异分析,不同字母表示差异显著( $p < 0.05$ )。EDG, 极度退化草地; MDG, 中度退化草地; SDG, 重度退化草地。

**Fig. 5** Proportion of aboveground biomass in the total biomass varied with nitrogen addition, plant functional groups (grass vs forb), and degradation level (mean  $\pm$  SE). The different letters indicate the significant difference from the Duncan's multiple ( $p < 0.05$ ) range tests (one-way ANOVA). EDG, extremely degraded grassland; MDG, moderately degraded grassland; SDG, severely degraded grassland.

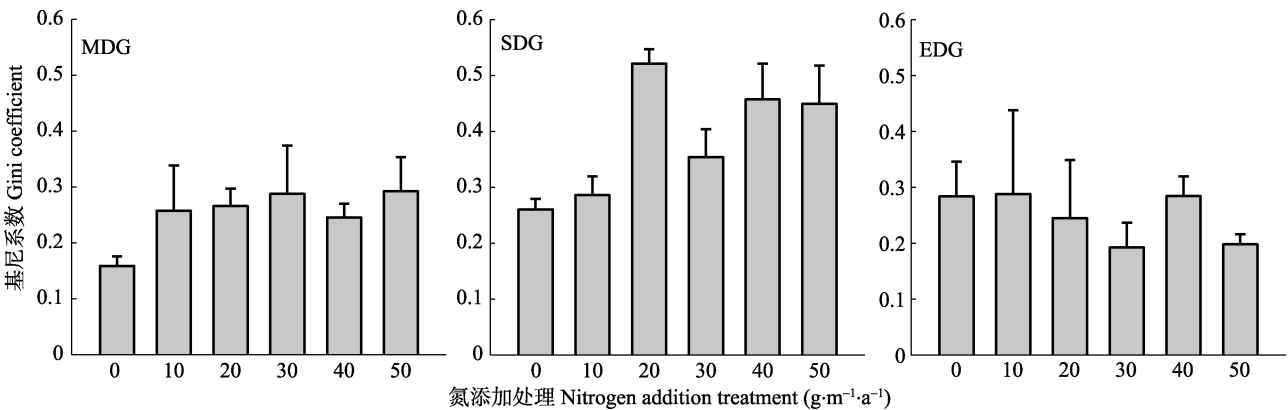


图6 氮添加对不同程度退化草地基尼系数(基于功能群植物高度不对称)的影响(平均值±标准误差)。EDG, 极度退化草地; MDG, 中度退化草地; SDG, 重度退化草地。

**Fig. 6** Change in Gini coefficients on the asymmetry of plant functional groups height with nitrogen addition rate at grasslands under three different levels of degradations (mean  $\pm$  SE). EDG, extremely degraded grassland; MDG, moderately degraded grassland; SDG, severely degraded grassland.

地上生物量响应比率呈先增加后降低的趋势, 重度退化草地呈先增加后基本保持不变的趋势。一些研究表明: 退化草地生态系统受氮限制(徐晓天, 2015), 氮添加促进了土壤可利用氮含量的增加(刘碧荣等, 2015), 解除了植物生长受氮限制的状态, 促进了植物地上部分生长, 增加了群落地上生物量(Bai *et al.*, 2010; Lü *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2014), 不同退化程度草地土壤性质特别是水分条件的差异可能是造成群落生物量对氮添加的响应有所差异的主要原因。氮添加促进植物群落地上生物量增加存在一个饱和临界值。当施氮速率低于饱和临界值, 地上生物量随氮添加而增加; 反之, 氮添加速率高于饱和临界值则会对植物生长产生毒害作用, 地上生物量随着氮添加会减少。Bai等(2010)在内蒙古典型草原的研究结果显示, 当施氮量为 $10.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 时, 地上生物量增加趋于饱和。本研究中 $20 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 与 $30 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ 的施氮量对草地地上生物量的促进作用基本一致, 说明本研究地的氮饱和临界值可能高于 $10.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ , 这可能与草地退化有关, 也可能与当地气候条件等有关。

### 3.3 氮添加显著增加了禾草的地上生物量

研究结果显示, 不同退化程度的草地群落氮添加均显著增加了禾草的地上生物量及其在群落地上生物量中所占比例, 而对杂类草地上生物量没有显著影响, 但显著降低了其在地上生物量中所占的比例。杨晓霞等(2014)在青藏高原高寒草甸的研究同样发现, 氮添加促进了禾草生物量及比例的增加, 对杂类草地上生物量影响不明显但降低了其比例。Xu等(2015)的研究结果表明, 氮添加对禾草的地上生物量影响比杂类草更为明显。同时该地区之前的研究结果表明, 氮添加促使禾草地上生物量增加, 但降低了杂类草地上生物量(Song *et al.*, 2011; He *et al.*, 2016; Tian *et al.*, 2016)。禾草根系比较发达(例如羊草、根茎型禾草), 具有更高的氮和水分利用效率(Song *et al.*, 2011; He *et al.*, 2016), 因此在施氮条件下, 禾草比杂类草更具有竞争优势, 使其地上部分快速生长, 生物量明显增加。另外, 禾草株型比较高, 一般处于群落上层, 可以获得更丰富的光资源(Hautier *et al.*, 2009), 合成的光合产物增加, 增加了地上生物量。总体来说氮添加促进禾草地上生物量显著增加, 且群落地上生物量增加主要是由于禾草地上生物量增加所引起的。

杂类草(如星毛委陵菜等)一般处于群落下层, 在资源竞争中处于劣势。虽然氮添加可以缓解植物生长所受的养分限制, 但是由于处于群落上层的禾草具有更高的水氮利用效率(Song *et al.*, 2011; He *et al.*, 2016), 对氮添加响应更为明显(Hautier *et al.*, 2009; 李春丽等, 2016), 禾草迅速生长使得其对下层杂类草的生长抑制作用增强, 杂类草在获取水分和养分资源中处于不利位置, 导致其生物量对氮添加响应不明显。另外, 禾草快速生长使其对低矮杂类草遮阴作用增强, 杂类草生长受光限制在一定程度上也抵消了氮添加的积极作用(李春丽等, 2016), 由于禾草地上生物量增加显著提高了群落地上生物量, 而杂类草地上生物量没有因施氮而发生明显改变, 因此杂类草所占比例降低。中度和重度退化草地中禾草的遮阴作用较强, 光资源可能是限制杂类草生长的重要因子; 而在极度退化草地, 禾草生长截取了多数的水分和养分, 杂类草对养分和水分资源的竞争也有可能是导致其生长受限的重要原因。

## 4 结论

在退化草地恢复过程中, 氮添加对群落多样性与群落地上生物量的影响与草地的退化程度有关。氮添加降低了中度、重度退化草地的物种丰富度和物种多样性, 对极度退化草地的物种丰富度和物种多样性无明显影响; 氮添加促进退化草地群落地上生物量增加, 特别是显著增加了群落中禾草地上生物量及其比例; 氮添加对杂类草地上生物量无影响, 但降低了杂类草在群落地上生物量所占比例。这一研究结果表明, 增施氮肥虽然可以促进草地生产力恢复, 但降低了群落的物种多样性。因此, 在利用施肥治理退化草地时, 不仅要充分考虑草地的退化程度, 还需要进一步权衡由氮添加引起的多样性和生产力的改变对草地生态系统功能造成的影响。

**致谢** 感谢北京大学生态与环境观测系统塞罕坝实验站的老师及同学在野外工作中给予的帮助。

## 参考文献

- Asner GP, Elmore AJ, Olander LP, Martin RE, Harris AT (2004). Grazing systems, ecosystem response, and global change. *Annual Review of Environment and Resources*, 29, 261–299.
- 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.
- Clark CM, Tilman D (2008). Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 451, 712–715.
- 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, e4736. DOI: 10.1371/journal.pone.0047369.
- 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, Chaneton EJ, Chu CJ, Cleland EE, D'Antonio C, Davies KF, Gruner DS, Hagenah N, Kirkman K, Knops JMH, La Pierre KJ, McCulley RL, Moore JL, Morgan JW, Prober SM, Risch AC, Schuetz M, Stevens CJ, Wragg PD (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 KJ, Qi Y, Huang YM, Chen HY, Sheng ZL, Xu X, Duan L (2016). Response of aboveground biomass and diversity to nitrogen addition a five-year experiment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China. *Scientific Reports*, 6, 31919. DOI: 10.1038/srep31919.
- Hooper DU, Johnson L (1999). Nitrogen limitation in dry land ecosystems: Responses to geographical and temporal variation in precipitation. *Biogeochemistry*, 46, 247–293.
- 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.
- 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 of London Series B—Biological Sciences*, 362, 997–1008.
- Li CL, Li Q, Zhao L, Zhao XQ (2016). Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in natural and restored grasslands around Qinghai Lake Basin. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 1015–1027. [李春丽, 李奇, 赵亮, 赵新全 (2016). 环青海湖地区天然草地和退耕恢复草地植物群落生物量对氮、磷添加的响应. 植物生态学报, 40, 1015–1027.]
- 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.]
- Liu BR, Wang CH, Zhang LH, Dong KH (2015). Effect of nitrogen addition and mowing on soil nitrogen mineralization in abandoned grasslands in Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 35, 6335–6343. [刘碧荣, 王常慧, 张丽华, 董宽虎 (2015). 氮添加和刈割对内蒙古弃耕草地土壤氮矿化的影响. 生态学报, 35, 6335–6343.]
- Liu HY, Yin Y, Tian YH, Ren J, Wang HY (2008). Climatic and anthropogenic controls of topsoil features in the semi-arid East Asian steppe. *Geophysical Research Letters*, 35(4), L04401. DOI: 10.1029/2007GL032980.
- Lü XT, Dijkstra FA, Kong DL, Wang ZW, Han XG (2014). Plant nitrogen uptake drives responses of productivity to nitrogen and water addition in a grassland. *Scientific Reports*, 4, 4817. DOI: 10.1038/srep04817.
- Mountford JO, Lakhani KH, Kirkham FW (1993). Experimental assessment of the effects of nitrogen addition under hay-cutting and aftermath grazing on the vegetation of meadows on a Somerset peat moor. *Journal of Applied Ecology*, 30, 321–332.
- Mu SJ, Zhu C, Zhou KX, Li JL (2017). The preventive strategies of degradation and the approaches to enhance carbon sequestration ability in Inner Mongolia Grassland. *Acta Agrestia Sinica*, 25(2), 217–225. [穆少杰, 朱超, 周可新, 李建龙 (2017). 内蒙古草地退化防治对策及碳增汇途径研究. 草地学报, 25(2), 217–225.]
- Niu DC, Yuan XB, Cease AJ, Wen HY, Zhang CP, Fu H, Elser JJ (2017). The impact of nitrogen enrichment on grassland ecosystem stability depends on nitrogen addition level. *Science of the Total Environment*, 9, 318. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2017.09.318.
- Quan Q, He NP, Zhang Z, Zhang YH, Gao Y (2015). Nitrogen enrichment and grazing accelerate vegetation restoration in degraded grassland patches. *Ecological Engineering*, 72, 172–177.
- Rajaniemi TK, Allison VJ, Goldberg DE (2003). Root competition can cause a decline in diversity with increased productivity. *Journal of Ecology*, 91, 407–416.
- Ren ZW, Li Q, Chu CJ, Zhao LQ, Zhang JQ, Ai DXC, 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.
- Scurlock JMO, Hall DO (1998). The global carbon sink: A grassland perspective. *Global Change Biology*, 4, 229–233.
- Shen HH, Zhu YK, Zhao X, Geng XQ, Gao SQ, Fang JY (2016). Grassland area, biomass and productivity in China: A literature survey and model evaluation. *Chinese Science*

- Bulletin*, 61, 139–154. [沈海花, 朱言坤, 赵霞, 耿晓庆, 高树琴, 方精云 (2016). 中国草地资源的现状分析. 科学通报, 61, 139–154.]
- Song L, Bao X, Liu X, Zhang Y, Christie P, Fangmeier A, Zhang F (2011). Nitrogen enrichment enhances the dominance of grasses. *Biogeosciences*, 8, 2341–2350.
- Song MH, Yu FH (2015). Reduced compensatory effects explain the nitrogen-mediated reduction in stability of an alpine meadow on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 207, 70–77.
- Stevens CJ (2016). How long do ecosystems take to recover from atmospheric nitrogen deposition? *Biological Conservation*, 200, 160–167.
- Stevens CJ, Dise NB, Mountford JO, Gowing DJ (2004). Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science*, 303, 1876–1879.
- Stevens CJ, Lind EM, Hautier Y, Harpole WS, Borer ET, Hobbie S, Seabloom EW, Ladwig L, Bakker JD, Chu CJ, Collins S, Davies KF, Firn J, Hillebrand H, La Pierre KJ, MacDougall A, Melbourne B, McCulley RL, Morgan J, Orrock JL, Prober SM, Risch AC, Schuetz M, Wragg PD (2015). Anthropogenic nitrogen deposition predicts local grassland primary production worldwide. *Ecology*, 96, 1459–1465.
- Su YZ, Li YL, Cui JY, Zhao WZ (2005). Influences of continuous grazing and livestock exclusion on soil properties in a degraded sandy grassland, Inner Mongolia, northern China. *Catena*, 59, 267–278.
- 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.
- Tian QY, Liu NN, Bai WM, Li LH, Zhang WH (2015). Disruption of metal ion homeostasis in soils is associated with nitrogen deposition-induced species loss in an Inner Mongolia steppe. *Biogeosciences*, 12, 3499–3512.
- Tilman D, Wedin D, Knops J (1996). Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 379, 718–720.
- van de Koppel J, Rietkerk M, Weissing FJ (1997). Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems. *Trends Ecology & Evolution*, 12, 352–356.
- 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, 王珊珊, 乔鲜果, 李昂, 薛建国, 哈斯木其尔, 张学耀, 黄建辉 (2016). 氮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.]
- Xu X, Niu SL, Sherry RA, Zhou XH, Zhou JH, Luo YQ (2012). Inter-annual variability in responses of belowground net primary productivity (*NPP*) and *NPP* partitioning to long-term warming and clipping in a tallgrass prairie. *Global Change Biology*, 17, 927–942.
- Xu XT (2015). *Growth and Restoration of Degraded Grasslands Under Control of Nitrogen and Water in Inner Mongolia, China*. PhD dissertation, Peking University, Beijing. [徐晓天 (2015). 养分和水分调控下内蒙古退化草原的生长与恢复. 博士学位论文, 北京大学, 北京.]
- Xu XT, Liu HY, Song ZL, Wang W, Hu GZ, Qi ZH (2015). Response of aboveground biomass and diversity to nitrogen addition along a degradation gradient in the Inner Mongolian steppe, China. *Scientific Reports*, 5, 10284. DOI: 10.1038/srep10284.
- 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.
- 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.]
- 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. [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, Feng JC, Isbell F, Lü XT, Han XG (2015). Productivity depends more on the rate than the frequency of N addition in a temperate grassland. *Scientific Reports*, 5, 12558. DOI: 10.1038/srep12558.
- Zhang YH, Lü XT, Isbell F, Stevens C, Han X, He NP, Zhang GM, Yu Q, Huang JH, Han XG (2014). Rapid plant species loss at high rates and at low frequency of N addition in temperate steppe. *Global Change Biology*, 20, 3520–3529.

责任编辑: 梁存柱 责任编辑: 王 蔚



扫码加入读者圈  
听语音, 看问答

DOI: 10.17521/cjpe.2017.0135