植物生态学报 2025, **49** (1): 148-158
Chinese Journal of Plant Ecology
DOI: 10.17521/cjpe.2024.0148
CSTR: 32100.14.cjpe.2024.0148

有机肥和无机肥对退化草原羊草种群密度和个体生物量的影响

郝毅晴[1,2] 刘 伟[1*] 杨 阳[1,2] 安冰儿[1,2] 范 冰[3] 李 超[4] 崔久辉[3] 程延彬[3] 孙佳美[1] 潘庆民[1,2*]

[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, 国家植物园, 北京 100 093; [2]中国科学院大学, 北京 100 049; [3]内蒙古呼伦贝尔农垦集团, 海拉尔, 内蒙古 021000; [4]内蒙古锡林郭勒盟林业和草原资源中心, 锡林浩特, 内蒙古 026000

摘 要 羊草(*Leymus chinensis*)草原是中国北方温带草原具代表性的植物群落类型。过度放牧导致羊草种群在群落中的比例大幅度降低。施用有机肥或无机肥可以显著促进羊草种群的恢复, 但其背后的机制迄今尚不清楚。该研究以呼伦贝尔退化羊草草原为对象, 探讨了相同的氮、磷添加水平下, 有机肥和无机肥对植物群落、羊草种群和个体的影响。结果表明: 在植物群落水平, 有机肥和无机肥添加均显著提高了群落地上生物量(2021–2023年), 且有机肥的增产效果显著大于无机肥, 但是, 第2年和第3年, 有机肥处理显著降低了植物物种多样性。在羊草种群水平, 施用有机肥和无机肥均显著提高了羊草种群地上生物量以及羊草在群落中的比例, 且有机肥处理效果优于无机肥。在处理第3年, 无机肥和有机肥处理羊草种群密度分别比对照提高了1.79和8.89倍。在羊草个体水平, 无机肥和有机肥处理的第3年, 羊草个体生物量分别比对照增加了85.3%和69.1%。羊草种群密度可解释其种群生物量变化的81.8%, 而个体生物量只能解释6.2%。以上结果表明, 施用无机肥或有机肥促进羊草种群优势地位的恢复主要是通过密度调节进行的。

关键词 退化草地恢复; 群落生物量; 物种多样性; 密度调节; 个体生物量调节

郝毅晴, 刘伟, 杨阳, 安冰儿, 范冰, 李超, 崔久辉, 程延彬, 孙佳美, 潘庆民 (20 25). 有机肥和无机肥对退化草原羊草种群密度和个体生物量的影响. 植物生态学报, 49, 148-158. DOI: 10.17521/cjpe.2024.0148

Effects of organic and inorganic fertilizers on density and individual biomass of *Leymus chinensis* in degraded grasslands

HAO Yi-Qing[1,2], LIU Wei[1*], YANG Yang[1,2], AN Bing-Er[1,2], FAN Bing[3], LI Chao[4], CUI Jiu-Hui[3], CHENG Yan-Bin[3], SUN Jia-Mei[1], and PAN Qing-Min[1,2*]

[1]State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, China National Botanical Garden, Beijing 100093, China; [2]University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; [3]Inner Mongolia Hulun Buir State Farm, Hailar, Nei Mongol 021000, China; and [4]Forestry and Grassland Resources Center of Xilin Gol League, Inner Mongolia, Xilinhot, Nei Mongol 026000, China

Abstract

Aims *Leymus chinensis* grassland is one of the most representative vegetation types in northern temperate grassland of China. Overgrazing causes great decline in the proportion of *L. chinensis* biomass to community biomass. Application of organic and inorganic fertilizers can significantly promote the recovery of *L. chinensis* population, but the underlying mechanisms are still poorly understood.

Methods In a degraded *L. chinensis* grassland in Hulun Buir, the effects of organic and inorganic fertilizers on plant community, *L. chinensis* populations and individuals were explored with the same amount of nitrogen (10 $g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$) and phosphorus (3 $g \cdot m^{-2} \cdot a^{-1}$) application.

Important findings At the plant community level, the application of organic and inorganic fertilizers both consistently and significantly increased above-ground biomass in all three years (2021–2023), with the higher biomass under organic fertilizer application. While the application of organic fertilizer significantly reduced the

收稿日期Received: 2024-05-09 接受日期Accepted: 2024-11-12
基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(A类) (X DA26020101)、国家重点研发计划(2022YFF1302100)、国家自然科学基金(32230069)和内蒙古自治区科技成果转化专项资金项目(2020CG0124)。 Supported by the Strategic Priority Research Program of the Chinese Academy of Sciences (XDA26020101), the National Key R&D Program of China (2022YFF1302100), the National Natural Science Foundation of China (32230069), and the Nei Mongol Autonomous Region Science and Technology Achievement Transformation Special Fund Project (2020CG0124).
* 通信作者Corresponding authors (Liu W, lw076@ibcas.ac.cn; Pan QM, pqm@ibcas.ac.cn)

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

species richness in the second and third year at community level. At the population level, both organic and inorganic fertilizers significantly increased the aboveground biomass of *L. chinensis* and its proportion in community-level biomass, with higher values under organic fertilizer application. In the third year, the density of *L. chinensis* with inorganic and organic fertilizer treatments significantly increased by 1.79 and 8.89 times, respectively. At the individual level, the biomass of *L. chinensis* with inorganic and organic fertilizer treatments significantly increased by 85.3% and 69.1%, respectively. Variance partition analysis suggested that the population density and individual biomass respectively explained 81.8% and 6.2% of the variation in population biomass of *L. chinensis*. Our results suggested that the application of organic or inorganic fertilizer can promote the restoration of degraded *L. chinensis* grassland. The increase in population density rather than individual biomass of *L. chinensis* is the predominant mechanism for its population recovery.

Key words restoration of degraded grasslands; community biomass; species richness; density-dependent regulation; individual biomass-dependent regulation

Hao YQ, Liu W, Yang Y, An BE, Fan B, Li C, Cui JH, Cheng YB, Sun JM, Pan QM (2025). Effects of organic and inorganic fertilizers on density and individual biomass of *Leymus chinensis* in degraded grasslands. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 49, 148-158. DOI: 10.17521/cjpe.2024.0148

羊草(*Leymus chinensis*)草原是我国温带草原区具有典型性和代表性的群落类型(姜恕等, 1985), 总面积约22万km^2, 见于内蒙古高原及其外围地区的草原地带, 主要分布在呼伦贝尔、锡林郭勒和大兴安岭两麓的丘陵地区。由于过度放牧和连年刈割等不合理利用, 目前我国羊草草原严重退化, 生产力水平下降, 物种多样性降低(李永宏, 1988; 姜亚东等, 2023)。从群落物种组成看, 羊草种群的优势地位被个体矮小的糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)等取代(李永宏, 1988; 康萨如拉等, 2020)。与此同时, 退化羊草草原的土壤养分损失严重。研究表明, 在严重退化的羊草草原, 0–100 cm土层的有机质和全氮损失均超过了50% (He et al., 2008)。因此, 补充养分是退化羊草草原恢复的重要措施(潘庆民等, 2021)。

关于养分添加对草原群落的影响, 已有的研究多集中于多年围封的未退化群落, 目的是探究氮沉降对草原生态系统生物多样性和功能的影响。一般认为, 长期氮添加可以促进草原生产力的提升, 但导致生物多样性降低(Wang et al., 2017; Chen et al., 2018)。但是, 在内蒙古典型草原的研究发现, 退化羊草群落与未退化羊草群落对氮添加的响应存在显著差异(Bai et al., 2010)。在未退化羊草群落, 连续4年氮添加后群落地上生物量显著提升, 物种多样性显著降低, 群落结构也发生了显著变化, 一年生植物成为优势种, 多年生根茎禾草、丛生禾草和多年生杂类草的地上生物量显著降低(Bai et al., 2010)。在与之毗邻的退化羊草群落, 连续4年的氮添加促进了群落地上生物量的增加, 但物种多样性没有显著降低, 羊草恢复了其在群落中原有的优势地位(Bai et al., 2010)。这说明短期(<4年)养分添加可以促进退化草原的恢复, 且不会引起生物多样性显著降低(戚智彦等, 2023)。然而, 迄今关于养分添加促进退化草原恢复的研究还相当有限, 在种群和个体水平, 羊草如何因养分添加而改变, 迄今还不清晰。

氮添加可以提高禾本科植物地上生物量、盖度及其在群落中的比例, 同时通过光竞争抑制杂类草的生长(Xu et al., 2012; Yu et al., 2015)。羊草属于多年生根茎禾草, 具有无性(营养)繁殖和有性(种子)繁殖两种繁殖方式。在天然草原, 羊草种子繁殖因结实率低、实生苗生长缓慢等原因, 对羊草种群维持与更新的贡献较小。而营养繁殖由于分蘖苗分化快、生长快, 是天然羊草种群维持与更新的主要方式(王昱生, 1993)。前人研究发现, 在土壤养分匮乏的环境中, 羊草植株矮小, 个体数少, 营养繁殖受到抑制, 但抽穗多; 相反, 在土壤肥沃、水热条件适宜的生境中, 羊草植株高大, 个体数多, 营养繁殖得到促进, 但抽穗少(王俊峰, 2007)。这是因为当环境条件恶劣时, 为了抵御不良环境并维持种群的延续, 羊草会增加种子的生产, 以提高其生存力; 当环境条件良好时, 为了维持与扩大种群, 羊草会向营养生长和营养繁殖投入更多的能量, 以提高其竞争力(王仁忠和祖元刚, 2001; Benson & Hartnett, 2006)。因此, 草原退化导致的土壤养分匮乏, 影响了蘖芽的分化和发育, 制约着羊草种群的恢复(潘庆民等, 2023)。在过度放牧导致严重退化的羊草草原, 羊草蘖芽库降低89.8% (潘庆民等, 2023)。因此, 在退化羊草草原施用氮肥可以显著提高羊草种群的

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

生物量, 加速羊草种群的恢复(潘庆民等, 2005)。但是, 其背后的机制尚不清楚。植物种群的地上生物量主要由种群密度和植株个体生物量构成。养分添加促进羊草种群恢复, 可能源于种群密度的增加, 也可能是个体生物量增加所致, 或是二者共同的作用效果。但是, 羊草对养分添加的响应是以密度调节为主还是以个体生物量调节为主, 尚鲜见报道。

在草原牧区, 腐熟的牛羊粪是很好的有机肥, 含有丰富的氨基酸、蛋白质、有机质等有机养分, 也含有氮、磷、钾等无机养分, 对于增加土壤肥力, 改善土壤结构, 提高植物生产力具有十分重要的作用(Ryals et al., 2014; 杨国萍和齐绍武, 2015)。因此, 有机肥替代化肥或者有机肥-无机肥相结合可能是草原养分管理的重要措施。但是, 关于有机肥对草原群落和种群的影响, 研究尚少(Gravuer et al., 2019), 特别是在相同的氮和磷含量水平下, 有机肥和无机肥处理对植物群落、优势植物种群和植株个体的影响以及在促进优势种群恢复中的作用, 还未见报道。对这些问题的探索, 可以为退化草原羊草种群恢复相关技术研发提供理论依据。

呼伦贝尔草甸草原是我国最好的天然草场之一(李博等, 1980), 由于受到人类活动的影响, 目前退化严重, 具有较大恢复潜力。为此, 本研究以呼伦贝尔退化羊草草原为研究对象, 通过施用氮、磷含量相同的有机肥和无机肥, 调查群落生物量、物种多样性以及羊草种群密度和种群生物量、羊草单株生物量等指标, 探究无机肥和有机肥对退化羊草草原植物群落以及对羊草种群水平和羊草个体水平的影响及其机制, 以期为退化羊草草原恢复与可持续利用的技术研发提供依据。本研究假设, 无机肥和有机肥均对退化草原的恢复有促进作用, 由于无机肥是速效养分, 便于植物吸收利用, 对植物群落的促进作用可能更为显著。同时, 由于羊草以无性繁殖为主, 养分添加后羊草密度增加对种群生物量的贡献可能大于个体生物量增加的贡献。

1 材料和方法

1.1 研究区域概况

试验区位于内蒙古自治区呼伦贝尔市海拉尔区谢尔塔拉镇。2021年, 中国科学院植物研究所在该镇具有代表性的退化羊草草原上建立了天然草地恢复技术研发平台(49.30° N, 120.00° E, 海拔680 m)。该区域属于寒温带半干旱大陆性季风气候, 春季多风少雨, 蒸发量大; 夏季温凉短暂, 降水集中; 秋季降温快, 霜冻早; 冬季严寒, 地面积雪时间长。年平均气温为–1.5 ℃, 最冷月(1月)平均气温为–30.8 ℃, 最热月(7月)平均气温为25.8 ℃。年降水量为350–370 mm, 年日照时间平均为2 800 h, 无霜期平均130天。试验区地势平坦, 土壤类型为黑钙土。草原类型为草甸草原, 原生植被以羊草为优势种。本试验区处理前草原利用方式以打草为主, 冬季和春季放牧。根据李博(1997)草原退化分类标准, 该草原处于中度退化状态, 具有区域典型代表性。

1.2 试验设计

本试验于2021–2023年进行。为了探究有机肥和无机肥对退化羊草草原群落和羊草种群的影响, 设置了对照(不施肥)、无机肥添加、有机肥添加3个处理。有机肥处理用同一批次的商品化颗粒有机肥, 以保证各小区所使用的有机肥氮磷等养分含量一致。无机肥处理用尿素($CO(NH_2)_2$)和磷酸二铵($(NH_4)_2HPO_4$), 二者均为农业常用肥料。参考前人在羊草草原无机氮添加的研究结果(Bai et al., 2010), 氮添加水平设置为10 g ·m^{-2}·a^{-1} (该值为群落生产力的氮饱和点, 低于该水平氮添加的效应不能充分体现, 高于该水平则造成氮的浪费)。施用有机肥和无机肥的两个处理保持氮和磷施用量相同。有机肥处理中根据有机肥的含氮量与设定的氮水平, 确定有机肥用量。无机肥处理中先根据有机肥中磷的含量, 确定无机肥处理需要补充的磷肥量, 磷用量为3 g·m^{-2}·a^{-1}。再根据氮和磷用量确定尿素和磷酸二铵的施用量。同一小区的肥料混匀后于每年4月5–20日撒施, 撒施作业在雨前进行以提高肥效。每个处理设置6次重复, 共18个小区。每小区面积为10 m × 10 m, 采用完全随机排列。

1.3 测定指标和方法

群落地上生物量和物种丰富度采用样方法(1 m × 1 m)测定, 于2021–2023年的8月1–5日进行。记录样方内的物种数、羊草种群密度后, 将样方内植物群落分物种齐地面收获, 带回实验室于105 ℃杀青0.5 h, 65 ℃烘干48 h后, 用精度为0.01 g的天平称量, 得到每个物种的地上生物量, 同一样方内所有物种地上生物量之和为群落地上生物量。样方调查结束后, 在每小区用3 cm 内径的土钻取0–10 cm 土壤样品带回实验室, 过2 m m筛去除根和其他杂质后分

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

成两部分。一部分鲜土用来测定土壤无机氮含量，另一部分晾干后测定土壤pH。采用比色法测定土壤硝态氮(NO_3^--N)和铵态氮(NH_4^+-N)含量。采用电位法测定土壤pH。

1.4 数据处理

采用单因素方差分析确定有机肥和无机肥处理对群落地上生物量、物种丰富度、羊草地上生物量、羊草占群落生物量比例、羊草种群密度及羊草个体生物量的影响。处理之间的差异用Duncan多重比较法进行显著性检验($\alpha = 0.05$)。以每个样方内的物种数来表征群落的物种丰富度。羊草个体生物量通过公式(1)计算。

$$\text{个体生物量} = \frac{\text{种群生物量}}{\text{种群密度}} \quad (1)$$

通过广义线性混合效应模型分析羊草种群密度的增加和羊草个体生物量的增加对羊草种群地上生物量增加的贡献(Lai et al., 2022)。羊草种群地上生物量增加指的是每年施肥处理下羊草地上生物量与对照(CK)处理下羊草地上生物量的平均值的差值。一元线性回归用来分析羊草种群密度、羊草个体生物量与土壤铵态氮、硝态氮、土壤pH的相关性。以上数据分析和作图均在R 4.3.0软件中进行。

2 结果和分析

2.1 无机肥和有机肥添加对群落地上生物量与物种丰富度的影响

由图1可以看出，无机肥和有机肥添加均显著提高了群落地上生物量。2021年，无机肥和有机肥添加处理的群落地上生物量比对照分别增加了54.7%和69.2%，两个养分添加的处理之间差异不显著。2022年，无机肥和有机肥添加处理的群落地上生物量比对照分别增加了48.8%和123.8%。2023年，无机肥和有机肥添加处理的群落地上生物量比对照分别增加了44.6%和95.6%，且2022年和2023年有机肥添加处理的群落地上生物量显著高于无机肥添加处理。

由图2可以看出，无机肥和有机肥添加对群落物种丰富度的影响在3个年份之间存在显著差异。2021年，无机肥和有机肥添加对群落物种丰富度均无显著影响。但是，在2022和2023年，与对照相比，有机肥添加显著降低了群落物种丰富度。2022和2023年，有机肥处理的物种数比对照分别减少了29.7%和49.5%。

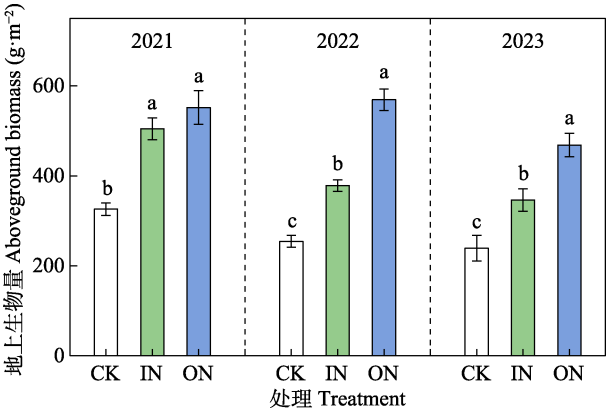


图1 无机肥(IN)和有机肥(ON)添加对呼伦贝尔退化草原群落地上生物量的影响(2021–2023年) (平均值±标准误, n = 6)。CK, 对照。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Effects of inorganic (IN) and organic (ON) fertilization on community aboveground biomass of a degraded grassland in Hulun Bu ir (2021–2023) (mean ± *SE*, n = 6) . CK , control. Different l owercase l etters i ndicate significant differences among treatments ($p < 0.05$).

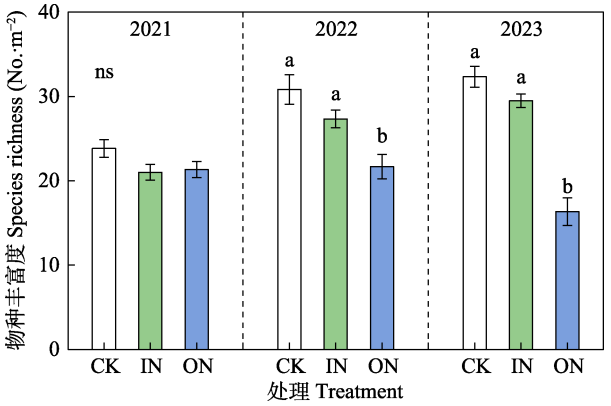


图2 无机肥(IN)和有机肥(ON)添加对呼伦贝尔退化草原群落物种丰富度的影响(2021–2023年) (平均值±标准误, n = 6)。CK, 对照。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$), ns代表处理间差异不显著($p > 0.05$)。

Fig. 2 Effects of inorganic (IN) and organic (ON) fertilization on s pecies r ichness of a d egraded g rassland in Hu lun Buir (2021–2023) (mean ± *SE*, n = 6). CK , co ntrol. Dif ferent lowercase letters i ndicate s ignificant d ifferences am ong treatments ($p < 0.05$), ns r epresents n on-significant d ifference among treatments ($p > 0.05$).

2.2 无机肥和有机肥添加对羊草种群地上生物量及其占群落地上生物量比例的影响

由图3可以看出，无机肥和有机肥添加显著提高了羊草地上生物量(图3A)。2021年，有机肥与无机肥添加均显著提高了羊草地上生物量，特别是有机肥添加处理，羊草地上生物量比对照增加了7.1倍(图3A); 20 22年，无机肥添加处理的羊草地上生物量比对照增加了2.8倍，而有机肥添加增加了11.4倍

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0148

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

(图3A); 20 23年, 无机肥和有机肥添加羊草地上生物量比对照分别增加了3.6和14.4倍(图3A)。

无机肥和有机肥添加均显著提高了羊草种群地上生物量占群落地上生物量的比例(简称: 羊草比例, 下同) (图3B)。2021年, 无机肥和有机肥添加羊草比例由对照的5.8%分别提高到20.4%和25.2% (图3B), 分别提高了2.5和3.3倍。2022年, 无机肥和有机肥添加处理羊草比例由对照的12.5%分别提高到30.8%和66.5%, 分别提高了1.5和4.3倍(图3B)。2023年, 无机肥和有机肥添加羊草比例由对照的9.6%分别提高到34.4%和79.9%, 分别提高了2.6和7.3倍(图3B)。

2.3 无机肥和有机肥添加对羊草种群密度和羊草个体生物量的影响

无机肥和有机肥添加均可显著促进羊草种群密度(图4A)。2021年, 无机肥和有机肥添加处理羊草种群密度比对照分别增加了1.8和4.6倍(图4A); 2022年, 分别增加了1.9和6.5倍(图4A); 2023 年, 分别增加了1.8和8.9倍(图4A)。从羊草个体生物量的变化看, 无机肥添加对羊草个体生物量促进作用在2021和2023年达到显著水平(图4B), 比对照分别增加60.0%和85.3%, 但是在2022年未达到显著水平。有机肥添加处理对羊草个体生物量的促进作用在2021–2023年均达到显著水平(图4B), 比对照分别增加68.7%、57.5%和69.1%。

2.4 密度调节和个体生物量调节在羊草种群恢复中的作用

变异来源分析表明, 无机肥和有机肥添加促进羊草种群地上生物量增加的机制主要源于羊草种群密度的增加, 同时羊草个体生物量的增加也起到了一定作用。2021–2023年, 羊草种群密度分别解释羊草种群生物量变异的65.6%、77.2%和81.8%。而羊草个体生物量对羊草种群地上生物量的解释度由2021年的26.8%降低到2023年的6.2%（图5）。

2.5 土壤无机氮及pH对羊草种群密度和个体生物量的影响

相关性分析(图6)结果表明, 土壤铵态氮含量、硝态氮含量及pH对羊草种群密度和个体生物量具有显著影响。土壤铵态氮含量、土壤硝态氮含量与

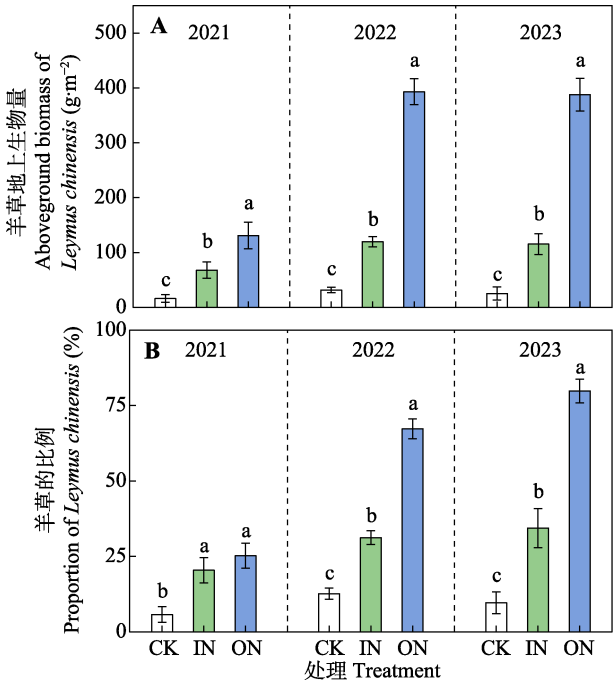


图3 无机肥(IN)和有机肥(ON)添加对羊草种群地上生物量及其在群落地上生物量占比的影响(2021–2023年) (平均值±标准误, $n = 6$)。CK, 对照。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 3 Effects of inorganic (IN) and organic (ON) fertilization on aboveground b iomass of *Leymus chinensis* and its proportion in community ab oveground biom ass (2021–2023) (mean ± *SE*, n = 6). CK, co ntrol. Different lo wercase le tters indicate significant differences among treatments ($p < 0.05$).

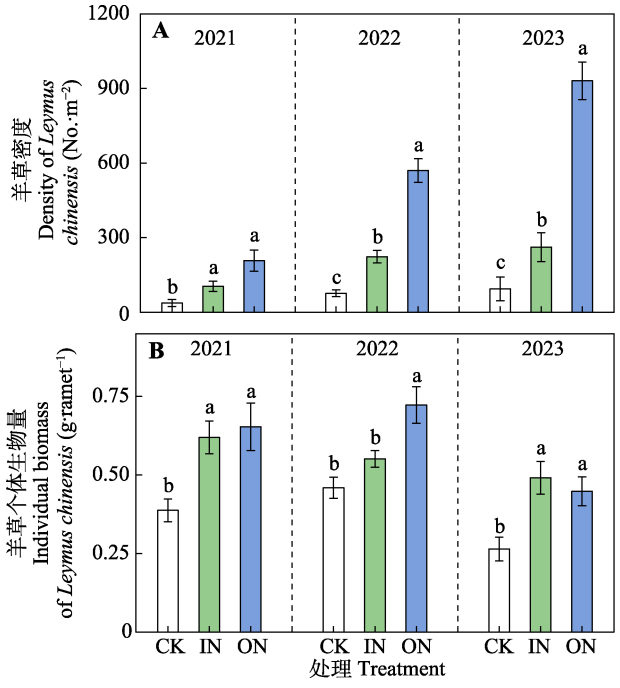


图4 无机肥(IN)和有机肥(ON)添加对羊草种群密度和羊草个体生物量的影响(2021–2023年) (平均值±标准误, $n = 6$) 。CK, 对照。不同小写字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 4 Effects of inorganic (IN) and organic (ON) fertilization on population dens ity and individual biomass of *Leymus chinensis* (2021–2023) (mean ± *SE*, n = 6). CK , control. Different l owercase l etters i ndicate significant differences among treatments ($p < 0.05$).

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

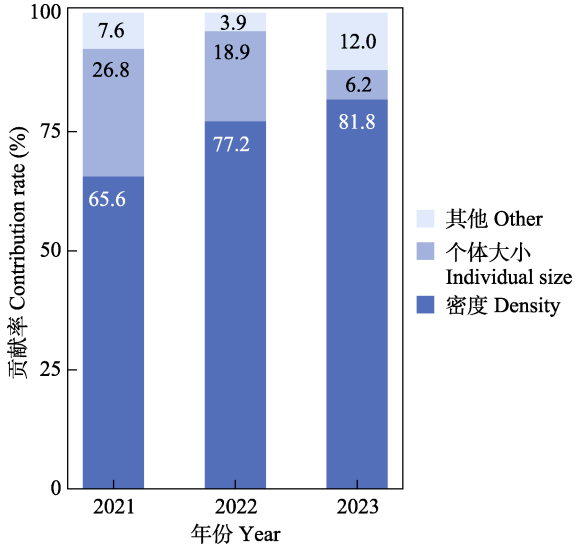


图5 羊草种群密度和个体生物量对羊草种群地上生物量变异的贡献(2021–2023年)。

Fig. 5 Con tributions of p opulation d ensity and individual biomass o f *Leymus chinensis* to var iation of its abov eground population biomass (2021–2023).

羊草种群密度显著正相关(R^2 = 0.369, p < 0.01; R^2 = 0.327, p < 0.05)。土壤pH与羊草种群密度显著负相关(R^2 = 0.594, p < 0.001)。土壤铵态氮含量与羊草个体生物量没有显著相关性, 而土壤硝态氮含量与羊草个体生物量显著正相关(R^2 = 0.443, p < 0.01)。土壤pH与羊草种群密度显著负相关(R^2 = 0.5 60, p < 0.001)。

3 讨论

3.1 有机肥和无机肥添加对群落地上生物量、物种丰富度和羊草占群落生物量比例的影响

本研究表明, 有机肥和无机肥添加均能显著提高群落地上生物量。前人研究表明, 内蒙古草原地上生物量在很大程度上受土壤养分限制(Bai et al ., 2008), 草原退化后, 土壤养分损失进一步加剧了草原的养分限制(He et al., 2008)。因此, 添加有机或无机养分可以显著提高草原的地上生物量。值得关注的是, 有机肥与无机肥添加对群落地上生产力的促进作用随添加时间的延长而呈现出差异。在2021年, 有机肥与无机肥的增产效果无显著差异, 但是在2022和2023年, 有机肥的效果显著强于无机肥的效果, 这一结果并不符合本研究的假设。因为无机肥是速效养分, 能够直接被植物吸收利用, 一般认为对草原生产力的促进作用要强于有机肥(Gravuer et al., 2019)。例如, He等(2018)的研究发现, 在温带典型草原连续两年添加有机肥, 草原群落生物量没有显著变化。分析两个试验不同结果的原因, 我们推测可能与施肥年份的降水有关。施入土壤中的养分通常随着水分吸收而进入植物体内, 降水充足则有利于植物对养分的吸收(Bai et al., 2 008), 降水缺乏则养分损失严重(潘庆民等, 2004)。在He等(2018)的研究中, 两个年份的降水量分别为250.2和227.8 m m, 显著低于该区域400 mm 的平均年降水量, 说明干旱年份施入的有机肥可能很少转化为土壤中的有效养分, 因为该研究施入有机肥后土壤有效氮和有效磷含量都没有显著变化。本研究前两年(2021和2022年)的降水量分别为500.7和410.5 mm , 均高于常年降水量(360.00 mm), 第3年(2023年)为351.8 mm, 略低于常年降水量, 但是显著高于He等(2018)两个试验年份的降水量。并且, 本研究在返青期雨前施肥, 施肥后肥料的养分很快随雨水渗入土壤中, 减少了肥料的损失, 能够满足羊草春季蘖芽分化的养分需求。因此, 本研究无机肥和有机肥添加均取得了显著效果。在本研究中, 有机肥与无机肥处理实际添加的氮、磷量是相同的。在2022和2023年, 有机肥处理的群落地上生物量显著高于无机肥处理的群落地上生物量, 说明在氮、磷水平相同的情况下, 有机肥比无机肥促进群落生物量增产的短期效果可能更为显著。一方面是由于有机肥中含有丰富的有机质, 有机质的添加能够降低土壤密度, 改善土壤总孔隙度, 为土壤微生物提供碳源, 提高土壤酶活性。另一方面, 有机肥中含有植物生长所需的多种元素。相对于无机肥的速效性来说, 有机肥中土壤微生物活性的增加能够持续活化土壤养分, 满足植物生长全生育期对养分的需求(Shang et al ., 2020; 且天真等, 2023)。这些特性使得有机肥的增产效应随着时间推移变得更强(Seabloom et al., 2021)。

大量研究表明, 养分添加会导致未退化草原群落多样性丧失, 且随着时间推移, 该负面影响进一步加强(Yang et al., 2019; Seabloom et al., 2021)。然而, 本研究中, 连续3年的无机肥添加对退化草原群落的物种丰富度无显著影响, 这与Bai等(2010)在锡林郭勒退化羊草草原的研究结果一致。他们发现在退化草原上连续4年的养分添加没有显著降低物种丰富度。这些结果共同说明, 在退化草原群落, 短期(3–4年)无机肥添加并没有导致物种多样性降低。其原因可以归纳为两点: (1)与未退化群落比较, 退

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0148

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

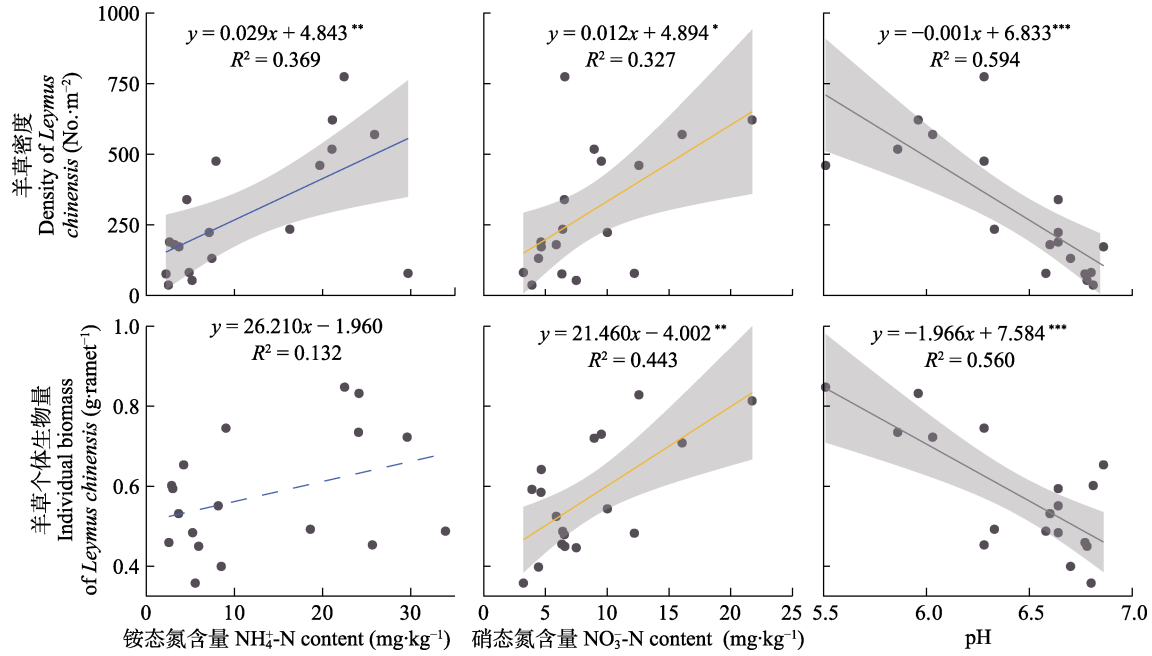


图6 土壤无机氮含量、pH与羊草种群密度、个体生物量的相关性(2022年)。实线和阴影表示具有95%置信区间的回归线。图中显示了两变量间的统计值(R^2和显著性水平)和线性回归方程。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$。

Fig. 6 Correlation between soil inorganic nitrogen content, pH and population density and individual biomass of *Leymus chinensis* (2022). The lines and shades represent the regression lines with 95% confidence intervals. Statistics (R^2 and p values) and the equations for the linear regression are shown. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; ***, $p < 0.001$.

化群落的生物多样性已经显著降低。施肥改善了土壤养分状况, 有利于一些丢失物种的回归。(2)养分添加导致的物种多样性降低, 主要因为养分添加促进了植物生长, 使植物的种间竞争加强, 特别是随着土壤养分供给的增加, 地上光竞争被认为是导致物种减少的主要原因(Hautier et al., 2009)。草原退化后, 植被稀疏, 地表裸露, 养分添加的前3年, 植被开始恢复, 不同物种之间并不存在显著的竞争排除。因此, 对于中度退化的呼伦贝尔羊草草原而言, 施用无机肥, 氮添加量在10 g·m^{-2}·a^{-1}左右, 2–3年内可以促进退化草原的恢复, 并且不会引起植物多样性的降低。这一结果对于通过补充无机养分在维持多样性的情况下促进退化草原生产力的提升具有重要参考价值。

本研究的另一个重要结果是: 施用有机肥处理的第2和第3年, 植物多样性均显著下降, 而施用无机肥处理的植物多样性没有显著变化。2022和2023年有机肥处理的物种丰富度比无机肥处理分别减少了20.7%和44.6%。这一结果颠覆了有机肥优于无机肥的传统认知。前人研究已经证明, 养分添加促进了植物的生长, 随着群落郁闭度的增加, 物种之间的光竞争加剧是植物种减少的主要原因(Hautier et al., 2009), 考虑到本研究中有机肥和无机肥处理添加的氮含量和磷含量是相同的, 而有机肥处理第二年群落地上生物量显著高于无机肥处理, 说明养分添加对物种多样性的影响也与肥料类型有关。因此, 对于退化草原恢复的养分调控, 应根据土壤肥力状况和植被生长需求, 确定适宜的肥料用量。从本研究结果看, 相同用量的氮和磷条件下, 有机肥对群落生产力的促进效应显著优于无机肥, 但连续施用会导致物种多样性下降。因此, 施用有机肥恢复呼伦贝尔退化羊草草原应考虑有机肥用量和施用频次。

羊草草原恢复的关键是恢复羊草种群在群落中的优势地位。本研究表明, 通过补充养分可以快速提高羊草比例, 恢复羊草在群落中的优势地位。2021年, 未施肥的对照区羊草在群落中的比例只有5.8%, 而两个施肥处理的羊草比例提高到20.4%–25.2%。2022和2023年, 施用无机肥的处理, 羊草比例分别提高到30.8%和34.4%; 而施用有机肥的处理, 羊草比例分别为66.5%和79.9%, 羊草完全恢复了其在群落中的优势地位。已有研究表明, 通过施用草地改良剂或同时补充氮、磷养分, 可以使退化的羊草种群在1–2年内得到恢复(方精云等, 2016; 戚智彦等, 2023)。这些研究结果共同说明, 对

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

于中度退化、采用传统围封措施需要20–25年才能恢复的羊草草原(李博等, 1980), 通过补充养分可实现快速恢复。这为我国大面积退化的羊草草原的快速恢复提供了参考。

3.2 有机肥和无机肥添加促进羊草种群恢复的机制

为什么羊草种群生物量占群落生物量的比例在3年内从5.8%快速恢复到79.9%? 氮添加可以通过叶片增大和株高增加的形态性状改变, 维持相对稳定的光合生理过程来提高其适应能力(白雪等, 2014)。羊草在获得充足的养分后, 可以通过提高其比叶面积、单位叶片叶绿素含量和含氮量等性状, 提高净光合速率, 使氮得到最优化配置以提高自身的光竞争力(万宏伟等, 2008)。这些结果从植物生理角度解释了羊草植株个体增大的机制。但是, 本研究结果表明, 羊草个体生物量对羊草种群生物量变异的贡献只有6.2%–26.8%, 而羊草种群密度可以解释羊草种群生物量变化的65.6%–81.8%。可见, 羊草种群的快速恢复主要源于羊草种群密度的快速增加。有机肥添加处理下羊草种群密度由2021年对照的37.2株·m^{-2}提高到2023年的930.7株·m^{-2}, 第一年增加了4.6倍, 第二年增加了6.5倍, 第三年增加了8.9倍。而羊草个体生物量的增幅在57.5%–85.3%之间。这些结果充分说明密度调节是促进羊草种群恢复的重要机制, 而个体生物量的调节作用相对较弱。因此, 针对羊草种群恢复措施的研发可以聚焦羊草种群密度的调控。而羊草种群密度的快速增加主要有如下两个原因: 其一, 羊草是克隆繁殖为主的植物, 根茎是其主要的无性繁殖器官。羊草根茎具有觅养行为(王昱生和盖晓春, 1995), 能在养分富集区快速分蘖增殖, “密集”生长(李静等, 2006)。其二, 陈佐忠等(1984)在内蒙古锡林河流域测定了122个植物种的叶片养分含量, 发现羊草对氮和钾需求较高。羊草草原退化后, 羊草种群之所以难以恢复, 一方面缘于持续的放牧压力和家畜对羊草的选择性采食行为, 另一方面, 退化草原养分含量低也是一个重要的制约因素。羊草作为喜氮植物(陈佐忠等, 1984), 补充氮肥可以显著促进其克隆生长和分蘖的增加。本研究的结果也符合这一观点, 土壤铵态氮、硝态氮含量的增加均显著提高了羊草种群密度(图6)。在本研究中, 有机肥对羊草种群恢复的促进效果非常显著, 可能是因为有机肥对土壤肥力的改良延长了养分作用的时间, 增加羊草根茎上的越冬芽数量, 为羊草的种群扩张和增产提供了基础(杨宇, 2 010), 氮供应充足的条件下, 羊草地下总芽数和根茎节间芽产生的二次根茎数量和长度均增加(王俊峰, 2011)。

氮添加促进植物分蘖增加有其内在的植物生理学和分子生物学机制。在所有矿质元素中, 氮对分蘖的促进作用最为明显(刘永强等, 2023)。而无机氮源与有机氮源的氮对分蘖的调控机制不尽相同。(1)无机氮, 包括硝态氮和铵态氮均可以通过调控氮代谢与内源植物激素来促进分蘖芽的生长(Liu et al., 2011)。同为禾本科植物, 水稻(*Oryza sativa*)植株中的氮水平在调节发芽后的分蘖芽生长中起着重要作用(Liu et al., 2011)。高浓度硝酸盐可显著提高细胞分裂素合成基因*OsIPTs*的表达水平, 促进细胞分裂素积累, 进而促进水稻分蘖的生长(Xu et al., 2015); 也可通过抑制油菜素内酯信号基因*OsTCP19*的表达, 使分蘖芽伸长, 进而促进分蘖(Liu et al., 2021)。虽然铵态氮和硝态氮均可增加水稻分蘖, 但是铵态氮在氮调控水稻分蘖中起关键作用(Gu et al ., 2022)。铵态氮可特异性诱导生长素输出载体*OsPIN9*的基因的表达, 使水稻主茎秆生长素转运能力明显增强, 且向根冠连接处和根尖区域的转运增多, 刺激分蘖芽生长(Gu et al., 2022)。(2)有机氮主要以氨基酸形式运输, 因此氨基酸转运蛋白在植物发育过程中的营养分配中起着不可或缺的作用(张米欢等, 2022)。中性氨基酸渗透酶1和氨基酸通透酶4通过影响细胞分裂素、生长素等激素途径正调控水稻分蘖(Ji et al., 2020; Fang et al ., 2 021); 碱性氨基酸转运蛋白OsAAP3和碱性及中性氨基酸通透酶5则负调控水稻分蘖(Lu et al., 2018; Wang et al., 2019)。因此, 本研究中氮添加可能通过调控植物内源氮代谢或植物生长发育相关激素从而增加羊草分蘖。而有机肥中的氨基酸还通过调控氨基酸转运蛋白, 使有机肥添加下羊草分蘖数显著高于无机肥。需要指出的是, 上述结果多来源于水稻等农作物的研究, 水稻是丛生的, 而羊草是典型的根茎禾草, 氮如何调控与羊草分蘖相关的基因表达、激素水平, 进而作用于羊草的分蘖发生还有待于深入研究。

呼伦贝尔草甸草原具有良好的自然禀赋, 水热条件良好, 生产潜力大, 不仅具有重要的生态功能, 也具有重要的生产功能。但由于过度利用, 导致原

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0148

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

有优势种羊草的比例降低, 牧草产量下降。从管理角度看, 可以选择该区域地势平坦、土壤肥沃的退化草甸草原, 通过补充养分恢复原有优势种羊草, 从而发挥其生产功能。羊草种群恢复后可维持相对较高的生产力, 但在刈割或放牧等持续利用的情况下, 若维持该优势种和生产力, 需要根据养分平衡状况进行养分添加。从经济角度看, 通过养分补充恢复草原不需要连年施肥, 因为连年施肥并不会持续提高牧草产量, 相反会导致植物多样性下降而影响生态系统的功能。这部分结果还需要进一步的实验验证, 以实现退化草甸草原的可持续管理和利用。

4 结论

综上所述, 本研究结果表明: (1)施用有机肥或无机肥均可以快速促进退化草甸草原羊草种群的恢复, 包括羊草种群密度、个体生物量以及羊草生物量占群落地上生物量的比例。(2)对于退化草甸草原, 短期(2–3年)内施用10 g N·m^{-2}的无机肥未导致植物多样性降低, 因此, 在通过补充养分促进草原恢复时, 确定合理施肥量和施肥年限至关重要。考虑到等量氮磷水平的有机肥添加在第二年导致植物多样性降低, 在退化草甸草原恢复过程中可降低有机肥用量或避免连年使用。(3)密度调节在退化草甸草原羊草种群恢复中起关键作用, 羊草种群恢复技术研发可根据羊草克隆繁殖的特性采用密度调控措施。

参考文献

Bai X , Che ng JH, Zheng SX , Zhan SX , Ba i YF (2014). Ecophysiological re sponses of *Leymus chinensis* to nitrogen and p hosphorus ad ditions in a typical s teppe. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 38, 103-115. [白雪, 程军回, 郑淑霞, 詹书侠, 白永飞 (201 4). 典型草原建群种羊草对氮磷添加的生理生态响应. 植物生态学报, 38, 103-115.]

Bai Y, Wu J, Clark CM, Naeem S, Pan Q, Huang J, Zhang L, Han X (201 0). Tr adeoffs and thresh olds in the effects of nitrogen add ition on biodiversity and ecos ystem functioning: evidence fr om Inn er Mo ngolia Gr asslands. *Global Change Biology*, 16, 358-372.

Bai YF, Wu JG, Xing Q , Pa n QM, Huang JH, Yang D L, Han XG (200 8). Pr imary p roduction and rain use efficiency across a pr ecipitation gr adient on t he Mongolia Plateau. *Ecology*, 89, 2140-2153.

Benson EJ, Hartnett DC (2006). The role of seed and vegetative reproduction i n pla nt recruitment and de mography in tallgrass prairie. *Plant Ecology*, 187, 163-178.

Chen JB , Do ng CC , Y ao XD, Wang W (2018). Eff ects of nitrogen addition o n plant biomass a nd t issue e lemental content in different degradation stages of temperate steppe in Northern China. *Journal of Plant Ecology*, 11, 730-739.

Chen ZZ, Hu ang DH, Zhang HF (1984). The content lev els of chemical el ements of pla nts i n the castanozems typical steppe zon e of Nei Monggol. *Acta Botanica Sinica*, 26, 209-215. [陈佐忠, 黄德华, 张鸿芳 (198 4). 内蒙古栗钙土典型草原地带植物化学元素含量的水平及其分组. 植物学报, 26, 209-215.]

Fang JY , Pan QM, G ao SQ , Jing H C, Zhan g WH (2 016). “Small vs. Large Area” Princi ple: protecting and restoring a large area of natural gra ssland by establishing a small area of c ultivated p asture. *Pratacultural Science*, 33, 1913-1916. [方精云, 潘庆民, 高树琴, 景海春, 张文浩 (2016). “ 以小保大”原理: 用小面积人工草地建设换取大面积天然草地的保护与修复. 草业科学, 33, 1913-1916.]

Fang ZM, Wu BW, Ji YY (2021). The am ino ac id tr ansporter OsAAP4 contributes to rice tillerin g and gr ain yield b y regulating neutral amino acid allo cation through two splicing varian ts. *Rice*, 14 , 2. DOI: 10.1186/s1 2284-020-00446-9.

Gravuer K, Gen net S, Th roop HL (2019). Organic amendment additions to ra ngelands: a meta-analysis of multiple ecosystem outc omes. *Global Change Biology*, 25 , 1152-1170.

Gu PY, Luo FF, Tao WQ, Li Y, Wang DJ, Wu X, Ju XX, Chao L, Zhan g Y L (2 022). H igher nitrogen content and aux in export from rice t iller enhance low-a mmonium-dependent tiller o utgrowth. *Journal of Plant Physiology*, 268, 153562. DOI: 10.1016/j.jplph.2021.153562.

Hautier Y, N iklaus PA, H ector A (2009). Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 324, 636-638.

He F, Tong ZY, Wang LX, Zheng GL, Li XL (2018). Effect of fertilizer a dditions on pla nt c ommunities a nd soil properties in a t emperate grassland steppe. *Polish Journal of Environmental Studies*, 27, 1533-1540.

He NP, Yu Q , Wu L, Wang YS, Han XG (2008). Carbon and nitrogen store and storage potential as affected by land-use in a *Leymus chinensis* grassland of No rthern China. *Soil Biology & Biochemistry*, 40, 2952-2959.

Ji YY, Hua ng WT, Wu BW , F ang ZM, Wa ng XL (2020). The amino acid transporter AAP1 mediates growth and gr ain yield by r egulating neutral ami no ac id u ptake a nd reallocation in *Oryza sativa*. *Journal of Experimental Botany*, 71, 4763-4777.

Jiang S , Qi QH , K ong DZ (1985). A comparative stu dy on production of *Leymus chinensis* and *Stipa grandis* steppe communities at Baiinsile livestock farm in Inner Mongolia region//Inner M ongolia G rassland Ecos ystem Resear ch

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

Station, Academia Sinica. *Research on Grassland Ecosystem: No. 1*. Science Press, Beijing. 12-23. [姜恕, 戚秋慧, 孔德珍 (1985). 羊草草原群落和大针茅草原群落生物量的初步比较//中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站, 草原生态系统研究: 第一集. 科学出版社, 北京. 12-23.]

Jiang YD, Liu X, Zheng Y, Guo WX, Zhao TQ (2023). Degradation status of grassland resources and exploration of ecological restoration in Inner Mongolia. *Grassland and Prataculture*, 35(1), 57-61. [姜亚东, 刘鑫, 郑颖, 郭威星, 赵天启 (2023). 内蒙古草地资源退化现状及生态修复探索. 草原与草业, 35(1), 57-61.]

Kang S, Niu JM, Zhang Q, Han GD, Bao HF (2020). State transition and sustainability during grazing-induced degradation of *Leymus chinensis* grassland. *Chinese Journal of Ecology*, 39, 3147-3154. [康萨如拉, 牛建明, 张庆, 韩国栋, 宝海风 (2020). 羊草草原退化演替中的状态转变和可持续性. 生态学杂志, 39, 3147-3154.]

Lai JS, Zou Y, Zhang S, Zhang XG, Mao LF (2022). glmm.hp: an R package for computing individual effect of predictors in generalized linear mixed models. *Journal of Plant Ecology*, 15, 1302-1307.

Li B (1997). Grassland degradation in Northern China and its control countermeasures. *Scientia Agricultura Sinica*, 30(6), 2-10. [李博 (1997). 中国北方草地退化及其防治对策. 中国农业科学, 30(6), 2-10.]

Li B, Sun HL, Zeng SD, Pu HX (1980). Discussion on grassland vegetation resources and their utilization direction in Hulunbuir pastoral area. *Natural Resources*, 2(4), 30-36. [李博, 孙鸿良, 曾泗弟, 浦汉昕 (1980). 呼伦贝尔牧区草场植被资源及其利用方向的探讨. 自然资源, 2(4), 30-36.]

Li J, Ma XF, Guo P, Bao GZ (2006). Effects of fertilizer and auxin supply on clonal architectures of *Leymus chinensis*. *Pratacultural Science*, 23 (1), 18-21. [李静, 马小凡, 郭平, 包国章 (2006). 施肥及施加植物激素对羊草克隆构型的影响. 草业科学, 23(1), 18-21.]

Li YH (1988). The divergence and convergence of *Aneurolepidium chinense* steppe and *Stipa grandis* steppe under the grazing influence in Xilin River Valley, Inner Mongolia. *Acta Phytoecologica et Geobotanica Sinica*, 12, 189-196. [李永宏 (1988). 内蒙古锡林河流域羊草草原和大针茅草原在放牧影响下的分异和趋同. 植物生态学与地植物学学报, 12, 189-196.]

Liu Y, Ding YF, Wang QS, Meng DX, Wang SH (2011). Effects of nitrogen and 6-benzylaminopurine on rice tiller bud growth and changes in endogenous hormones and nitrogen. *Crop Science*, 51, 786-792.

Liu YQ, Li WW, Liu XY, Chu CC (2023). Molecular mechanism of tillering response to nitrogen in rice. *Hereditas* (*Beijing*), 45(5), 367-378. [刘永强, 李威威, 刘昕禹, 储成才 (2023). 水稻分蘖氮响应调控机理研究进展. 遗传, 45(5), 367-378.]

Liu YQ, Wang HR, Jiang ZM, Wang W, Xu RN, Wang QH, Zhang ZH, Li AF, Liang Y, Ou SJ, Liu XJ, Cao SY, Tong HN, Wang YH, Zhou F, et al. (2021). Genomic basis of geographical adaptation to soil nitrogen in rice. *Nature*, 590, 600-605.

Lu K, Wu BW, Wang J, Zhu W, Nie HP, Qian JJ, Huang WT, Fang ZM (2018). Blocking amino acid transporter OsAAP3 improves grain yield by promoting outgrowth buds and increasing tiller number in rice. *Plant Biotechnology Journal*, 16, 1710-1722.

Pan QM, Bai YF, Han XG, Yang JC (2004). Studies on the fate of labelled nitrogen applied to a *Leymus chinensis* community of typical steppe in Inner Mongolia grassland. *Acta Phytoecologica Sinica*, 28, 665-671. [潘庆民, 白永飞, 韩兴国, 杨景成 (2004). 内蒙古典型草原羊草群落氮素去向的示踪研究. 植物生态学报, 28, 665-671.]

Pan QM, Bai YF, Han XG, Yang JC (2005). Effects of nitrogen additions on a *Leymus chinensis* population in typical steppe of Inner Mongolia. *Acta Phytoecologica Sinica*, 29, 311-317. [潘庆民, 白永飞, 韩兴国, 杨景成 (2005). 氮素对内蒙古典型草原羊草种群的影响. 植物生态学报, 29, 311-317.]

Pan QM, Sun JM, Yang YH, Liu W, Li A, Peng YF, Xue JG, Xia H, Huang JH (2021). Issues and solutions on grassland restoration and conservation in China. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 36, 666-674. [潘庆民, 孙佳美, 杨元合, 刘伟, 李昂, 彭云峰, 薛建国, 夏昊, 黄建辉 (2021). 我国草原恢复与保护的问题与对策. 中国科学院院刊, 36, 666-674.]

Pan QM, Yang YH, Huang JH (2023). Limiting factors of degraded grassland restoration in China and related basic scientific issues. *Bulletin of National Natural Science Foundation of China*, 37, 571-579. [潘庆民, 杨元合, 黄建辉 (2023). 我国退化草原恢复的限制因子及需要解决的基础科学问题. 中国科学基金, 37, 571-579.]

Qi ZY, Lv YX, Liu W, Sun JM, Wang J, Pan QM (2023). Mechanism for the restoration of degraded typical steppe by nitrogen and phosphorus co-addition. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 34, 75-82. [戚智彦, 吕亚香, 刘伟, 孙佳美, 王璟, 潘庆民 (2023). 氮磷养分共同添加促进退化典型草原恢复的机制. 应用生态学报, 34, 75-82.]

Qie TZ, Wu D, Zhang DJ, Li J, Liu LY, Qiao X, Wang HW, Jia SH (2023). Effects of different years of application of organic fertilizer on physical and chemical properties of soil. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 51 (12), 135-141. [且天真, 武迪, 张德建, 李娟, 刘凌悦, 乔旭, 王宏伟, 贾赛红 (2023). 不同年限施用有机肥对土壤理化性质的影响. 安徽农业科学, 51(12), 135-141.]

Ryals R, Kaiser M, Torn MS, Berhe AA, Silver WL (2014). Impacts of organic matter amendments on carbon and nitrogen dynamics in grassland soils. *Soil Biology &*

DOI: 10.17521/cjpe.2024.0148

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology

Biochemistry, 68, 52-61.

Seabloom EW, Adler P B, A lberti J , Bi ederman L, B uckley YM, C adotte M W, Co llins S L, D ee L, F ay P A, F irn J , Hagenah N , Harpole WS, Hautier Y , Hec tor A, H obbie SE, et al. (2021). In creasing effects of ch ronic nutrient enrichment on p lant di versity loss and ecosystem productivity ov er time. *Ecology*, 102 , e0 3218. DOI: 10.1002/ecy.3218.

Shang LR, W an LQ, Zh ou XX, Li S, Li XL (2020). Effects of organic f ertilizer on so il nutrient status, e nzyme a ctivity, and bacterial communi ty di versity in *Leymus chinensis* steppe in Inn er Mongolia, China. *PLoS ONE*, 15, e0240559. DOI: 10.1371/journal.pone.0240559.

Wan HW, Y ang Y, Bai SQ, Xu YH, Bai YF (2008). Variations in le af func tional traits of s ix species along a nitr ogen addition g radient in *Leymus chinensis* ste ppe i n In ner 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.]

Wang J, Wu BW, Lu K, Wei Q, Qian JJ, Chen YP, Fang ZM (2019). The amino acid permease 5 (OsAAP5) regulates tiller number an d g rain y ield in rice. *Plant Physiology*, 180, 1031-1045.

Wang JF (2007). *Effects of Fertilizing and Shading on Sexual Reproduction in Leymus chinensis*. M aster d egree dissertation, Northeast Normal University, Changchun. [王俊峰 (2 007). 施肥及遮光对羊草有性生殖的影响. 硕士学位论文, 东北师范大学, 长春.]

Wang JF (2011). *Sexual Reproduction and Clonal Growth of Leymus chinensis in Response to Nitrogen Application, Waters, and Warming*. PhD dissertation, Northeast Normal University, Changchun. [王俊峰 (2011). 氮、水和温度对羊草有性生殖及克隆生长的影响. 博士学位论文, 东北师范大学, 长春.]

Wang J , Knops JMH , Br assil CE, Mu C (2017). In creased productivity i n we t y ears drives a dec line in ecosystem stability wit h ni trogen a dditions i n arid gra sslands. *Ecology*, 98, 1779-1786.

Wang RZ, Zu YG (2001). Bio mass and en ergy allo cation in *Leymus chinensis* p opulation. *Bulletin of Botanical Research*, 21, 299-303. [王仁忠, 祖元刚 (2001). 羊草种群生物量和能量生殖分配的研究. 植物研究, 21 , 299-303.]

Wang YS (1993). Dy namics of a clonal *Leymus chinensis* population in the So ngnen step pe in No rtheastern C hina. *Acta Ecologica Sinica*, 13, 29 1-299. [王昱生 (1 993). 羊草(*Leymus chinensis*)种群无性系种群动态的初步研究. 生态学报, 13, 291-299.]

Wang YS, G ai XC (1995). Stu dy on the gr owth p attern and resource al location of *Leymus chinensis* cl onal plant population. *Acta Phytoecologica Sinica*, 19 , 293 -301. [王昱生, 盖晓春 (1995). 羊草无性系植物种群觅养生长格局与资源分配的研究. 植物生态学报, 19, 293-301.]

Xu JX, Zha MR, Li Y, D ing YF, Chen L, D ing CQ, Wang SH (2015). The inte raction betwee n nitroge n a vailability and auxin, cytokinin, a nd st rigolactone in th e control o f sh oot branching in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Cell Reports*, 34, 1647-1662.

Xu ZW, W an SQ , Ren HY , Han XG, J iang Y (2012). Influences o f land us e h istory and s hort-term nitrog en addition on com munity s tructure in tem perate grasslands. *Journal of Arid Environments*, 87, 103-109.

Yang GP, Q i S W (2015). R esearch advances about eff ects o f organic f ertilizer on soil environment an d tob acco leaf quality. *Journal of Anhui Agricultural Sciences*, 43 (14), 171-175. [杨国萍, 齐绍武 (20 15). 有机肥对土壤环境及烟叶品质影响的研究进展. 安徽农业科学, 43(14), 171-175.]

Yang G, Lü X, Stevens CJ, Zhang G, Wang H, Wang Z, Zhang Z, Liu Z, H an X (2019). M owing mitig ates the n egative impacts of N ad dition on plant sp ecies diversity . *Oecologia*, 189, 769-779.

Yang Y (2010). *Nitrogen Application Effects on Belowground Bud, Aboveground Shoot or Ramet Density and Biomass of Leymus chinensis in Songnen Plains*. Ma ster de gree dissertation, Northeast Normal University, Changchun. [杨宇 (201 0). 氮肥对羊草地下芽和地上植株密度及生物量的影响. 硕士学位论文, 东北师范大学, 长春.]

Yu L, S ong XL, Zhao J N, Wa ng H, Bai L, Y ang DL (2015). Responses of plant div ersity an d primary p roductivity to nutrient addition in a *Stipa baicalensis* gr assland, Ch ina. *Journal of Integrative Agriculture*, 14, 2099-2108.

Zhang MH, Hu DP, Zhang DC (2022). Ad vances in mo lecular mechanism of ri ce ti llering. *Biotic Resources*, 44(1), 26-35. [张米欢, 胡东坡, 张德春 (2 022). 水稻分蘖的分子机理研究进展. 生物资源, 44(1), 26-35.]

责任编委: 王德利 责任编辑: 乔鲜果

©植物生态学报 Chinese Journal of Plant Ecology