

DOI: 10.5846/stxb201812022624

牛玉斌,余海龙,王攀,樊瑾,王艳红,黄菊莹.氮磷添加对荒漠草原植物群落多样性和土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响.生态学报,2019,39(22): - .

Niu Y B, Yu H L, Wang P, Fan J, Wang Y H, Huang J Y. Effects of nitrogen and phosphorus addition on plant community diversity and soil C:N:P ecological stoichiometry in a desert steppe of China. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(22): - .

氮磷添加对荒漠草原植物群落多样性和土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响

牛玉斌¹, 余海龙¹, 王攀¹, 樊瑾¹, 王艳红², 黄菊莹^{3,*}

1 宁夏大学资源环境学院, 银川 750021

2 浙江农林大学省部共建亚热带森林培育国家重点实验室, 杭州 311300

3 宁夏大学环境工程研究院, 银川 750021

摘要:为了深入了解 P 添加是否有助于缓解 N 沉降增加引起的植物群落多样性降低等问题, 本文以宁夏盐池县长期围封的荒漠草原为研究对象, 探讨了连续两年(2015—2016 年) 5 g/m²/a 的 N 水平下, P 添加对植物生物量、群落多样性和土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响, 分析了植物群落多样性与土壤 C:N:P 比及其他关键因子的关系。结果表明: 少量 N 添加下, 增施 P 肥促进了植物生物量积累, 但中高量 P 添加抑制了多数植物生长, 使牛枝子(*Lespedeza potaninii*)、草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)和苦豆子(*Sophora alopecuroides*)等物种重要性降低; 随着 P 添加量增加, Shannon-Wiener 多样性指数和 Patrick 丰富度指数先增加后降低, Simpson 优势度指数逐渐增加, Pielou 均匀度指数变化幅度较小; 随着 P 添加量增加, 土壤 C:P 和 N:P 比逐渐降低; 土壤 N:P 比、C:P 比、全 P 含量、速效 P 浓度以及微生物量 C:P 比与植物群落多样性关系密切, 意味着 N 沉降增加下趋于解耦的土壤元素平衡关系可能会影响到植物群落组成。综合以上结果, 适量 P 添加可以通过提高土壤 P 有效性、增加凋落物归还量和刺激微生物 P 释放等途径, 调节土壤 P 供给和植物 P 需求间的压力, 从而缓解 N 添加引起的植物群落多样性降低。

关键词:脆弱生态系统; 大气 N 沉降增加; P 添加; P 受限性; 植物群落组成

Effects of nitrogen and phosphorus addition on plant community diversity and soil C:N:P ecological stoichiometry in a desert steppe of China

NIU Yubin¹, YU Hailong¹, WANG Pan¹, FAN Jin¹, WANG Yanhong², HUANG Juying^{3,*}

1 College of Resources and Environment, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

2 State Key Laboratory of Subtropical Silviculture, Zhejiang A&F University, Hangzhou 311300, China

3 Institute of Environmental Engineering, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract: In order to deeply understand whether P addition could alleviate the N deposition-induced decrease in plant community diversity, we explored the effects of P addition on plant biomass, community diversity, and soil C:N:P ecological stoichiometry under 2-year of 5 g/m²/a of N addition (2015—2016) in a long-term fenced desert steppe, located in Yanchi County, Ningxia, north-western China. We also analysed the relationships between plant community diversity indices and soil C:N:P ecological stoichiometry as well as other key soil factors. The results showed that combined with low N addition, low P addition promoted plant biomass accumulation, but moderate and high P addition inhibited the growth of most species, resulting in decreases in the importance values of *Lespedeza potaninii*, *Astragalus melilotoides*, and *Sophora*

基金项目: 宁夏高等学校科学研究项目(NGY2017003)

收稿日期: 2018-12-02; 网络出版日期: 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: juyinghuang@163.com

alopecuroides. With the increase of P addition, both Shannon-Wiener diversity index and Patrick richness index increased firstly and then decreased, while there were gradual increase in Simpson dominance index and little change in Pielou evenness index. Increasing P addition reduced soil C:P and N:P ratios; soil N:P ratio, C:P ratio, total P content, available P concentration, and microbial biomass C:P ratio were tightly related to plant diversity indices, indicating that the decoupling of elemental stoichiometry in soils will exert great impacts on plant community composition under increasing N deposition. Taken together, these results might suggest an appropriate amount of P addition could regulate the pressure between soil P supply and plant P demand through increasing soil availability, raising litter return amount, stimulating microbial P release, and other approaches, to further alleviate the N addition-induced decrease in plant community diversity.

Key Words: fragile ecosystems; increase of atmospheric N deposition; P addition; P limitation; plant community composition

自工业革命以来,化石燃料燃烧和农牧业集约化发展等人类活动导致全球大气活性氮(N_r)排放快速上升^[1]。近期的研究指出,2010 年我国 N 沉降总量约为 7.6×10^{12} g,已成为继美国和欧洲以来的第三大 N 沉降区^[2-3]。空间分布上,我国 N 沉降总量具有东高西低、沿海高于内陆的区域分异特征。就西北地区而言,2000—2010 年宁夏大部分区域 N 沉降速率达到 $2.0 \text{ g/m}^2/\text{a}$,部分区域 N 沉降速率甚至超过 $4.0 \text{ g/m}^2/\text{a}$,高于西北地区的平均水平^[4]。长期 N 沉降增加加速了土壤 N 循环,引起土壤碳(C):N:磷(P)比失衡和植物 P 限制增强,进一步导致植物种丧失和生态系统退化^[5]。P 是细胞间能量传递和核苷酸结构组成的重要元素,在植物生长发育的多个生理生态活动中扮演着重要角色。同时,P 又是多数陆地生态系统植物生长的主要限制因子之一^[6]。施 P 肥提高了土壤 P 有效性,因此可能会缓解 N 沉降增加引起的植物群落多样性降低。然而,目前针对 N 添加下增施 P 肥是否会有助于提高植物群落多样性的研究还较为缺乏,尤其是针对宁夏荒漠草原开展的相关研究更是少见。

生态化学计量学是研究生态系统多种化学元素平衡关系的一个新兴生态学研究领域,为研究土壤-植物相互作用的养分平衡制约关系提供了新思路^[7]。土壤-植被系统 C:N:P 比可以指示系统 C 饱和状态和养分受限类型^[8-9]。其中,土壤 C:N 和 C:P 比的高低,决定着微生物活动的变化趋势(释放或固持)。微生物量 C:N:P 比则决定了凋落物分解过程中养分的释放与否,进而影响着植物获得有效养分的情况。因此,C、N、P 在土壤和微生物之间传递和转化的耦合关系,对于维持植物群落结构稳定性具有重要意义^[10]。然而,近年来随着 N 沉降的急剧增加,土壤和微生物量 C:N:P 计量平衡关系趋于解耦,导致生态系统服务功能降低^[11-13]。土壤-植被系统 N:P 比失衡已被认为是 N 沉降增加引起植物种丧失的重要机制之一^[14]。目前,已有较多研究将植物 C:N:P 平衡关系应用于解释 N 沉降增加引起的物种丧失机理^[5,15],但从土壤和微生物量 C:N:P 生态化学计量特征角度的探讨还比较缺乏。

宁夏荒漠草原是我国典型的生态脆弱区。近几十年来全球变化的不断增强和人类活动的持续干扰,进一步加剧了区域植被的退化。尽管模型估测的 N 沉降量低于我国南方等地区,但宁夏荒漠草原对 N 沉降比较敏感^[16],且即使是低剂量的 N 沉降,其长期影响也是不容忽视的^[17]。因此,有必要在宁夏荒漠草原开展 N 沉降效应的研究。鉴于此,2011 年项目组在宁夏荒漠草原设置了模拟 N 沉降增加的野外试验。结果表明,低于 $5-10 \text{ g/m}^2/\text{a}$ 的 N 添加促进了植物生长,随着 N 添加量的增加植物种数有减少趋势^[18]。那么,少量 N 添加下施 P 肥是否会缓解 N 沉降增加引起的植物群落多样性降低? 为了回答这一问题,项目组于 2015 年设置了 N 和 P 添加的原位试验,研究了少量 N 添加下施用 P 肥对宁夏荒漠草原植物生物量和群落多样性的影响,分析了引起植被群落组成发生改变的关键土壤因子,研究结果可为充分认识全球变化下地上群落结构和地下生态过程的内在联系提供新思路。

1 材料与方

1.1 研究区概况

N 和 P 添加试验设立于 1998 年开始围封的宁夏盐池县柳杨堡乡杨寨子村草地内。该草地(北纬 37.80°, 东经 107.45°, 海拔约 1367m)地处毛乌素沙地西南边缘,是黄土高原向鄂尔多斯台地的过渡地带。试验区属于中温带大陆性气候,年平均气温为 7.7℃,其中,一月平均气温为-8.9℃,七月平均气温为 22.5℃;年均蒸发量为 2131.8 mm,年均降水量为 289.4 mm,且 75%以上的降水集中在植物生长季(5—9 月份)^[19]。试验区内主要土壤类型为灰钙土,主要土壤质地为沙壤土;主要植被类型为荒漠草原,植物群落结构简单,多为连续片状分布,并且年际变化大。自退耕还林还草政策的实施以来,与未围封草地相比围栏内草地植被恢复良好,物种组成以一年生和多年生草本为主,如猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、牛枝子(*Lespedeza potaninii*)、草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、中亚白草(*Pennisetum centrasiticum*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、冰草(*Agropyron cristatum*)和针茅(*Stipa capillata*)等。

1.2 试验设计

2015 年 1 月,在围栏草地内选择地势平坦、植被均匀有代表性的地段作为 N 和 P 添加处理的长期试验样地。N 肥施用量以 2011—2013 年于宁夏盐池县四份子乡围栏草地设立的 N 添加原位试验的观测结果为主要依据^[18],同时参考了区域大气 N 沉降水平^[4]。P 肥施用量以 2011—2013 年设立的 N:P 供给盆栽试验的观测结果为主要依据^[20],同时参考了研究区土壤 P 供给水平。2015 年 4 月底在选定的试验样地,按照随机区组试验设计,设置了 7 个水平的 N 和 P 添加处理:在统一施用 5 g/m²/a 纯 N 的基础上,通过添加不同量的 P 肥(0、0.5、1.0、2.0、4.0、8.0 和 16.0 g/m²/a)形成 7 个 N 和 P 添加处理,分别为 N5P0、N5P0.5、N5P1、N5P2、N5P4、N5P8 和 N5P16。每个试验小区面积为 8 m×8 m,小区之间设置了 1.5 m 宽的缓冲带,每个处理 5 次重复。所施 N 肥为含 34%纯 N 的 NH₄NO₃(分析纯),所施 P 肥为含 51.7% P₂O₅的 KH₂PO₄(分析纯)。施用,将每个样方年施用量平分 4 等分,于 5—8 月每月初选择阴天或者雨后傍晚将 NH₄NO₃和 KH₂PO₄溶于少量体积的水中,用撒壶在该水平样方中来回均匀喷洒。同时,为避免因水分施用量不同而造成的试验误差,在对照样地(N10P0 处理)喷洒同体积的清水。

2016 年 8 月中旬,在每个小区内随机选择 3 个 1 m×1 m 的小样方进行植被群落调查。调查内容包括植物物种组成、物种数、高度和频度等。植被调查结束后,齐平地剪下植物地上部分,按物种分装入牛皮纸袋带回实验室烘干(65℃,48h)并称重。本试验选择目前常用的四个指数:Patrick 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度指数对植物群落多样性进行评价。各指标计算公式如下^[21]:

重要值: $P_i = (\text{相对生物量} + \text{相对高度} + \text{相对频度})/3$

Patrick 丰富度指数: $R = S$

Shannon-Wiener 多样性指数: $H = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$

Pielou 均匀度指数: $E = H/\ln S$

Simpson 优势度指数: $D = \sum_{i=1}^S P_i^2$

式中, S 为群落中物种数, P_i 为种 i 的相对重要值。

同期,用内径为 5 cm 的土钻采取每个小区 0—20cm 的土壤样品,每个小区取 3 钻,混匀后带回实验室。在实验室,将混匀后的土样过 2 mm 筛后分为两部分:一部分自然风干,用于有机 C 含量、全 N 含量、全 P 含量和速效 P 浓度的测定^[22];另一部分 4℃ 下冷藏保存,用于 pH、NH₄⁺-N 浓度、NO₃⁻-N 浓度和微生物量的测定。其中,有机 C 含量采用重铬酸钾容量-外加加热法测定;全 N 含量采用凯氏定氮法测定;全 P 含量采用 HClO₄-H₂SO₄法测定;速效 P 浓度采用 0.5mol/L NaHCO₃法测定;CaSO₄·2H₂O 溶液中浸提后,采用连续流动分析仪(Auto Analyzer 3, SEAL Analytical GmbH, Hanau, Germany)分析新鲜土样 NH₄⁺-N 和 NO₃⁻-N 浓度; pH 采用便

携式酸度计测定;微生物量 C、N 和 P 含量采用改进的氯仿熏蒸法测定。称取过 2 mm 筛的新鲜土样 2 份,一份进行氯仿熏蒸,一份不进行熏蒸。熏蒸与未熏蒸的土壤样品用 0.5 mol/L K_2SO_4 溶液振荡浸提 30 min,浸提液用中速定量滤纸过滤,并通过 0.45 μm 微孔滤膜,用总有机碳分析仪测定微生物量 C 和 N 含量。两份土样经 0.5 mol/L $NaHCO_3$ 溶液浸提、振荡、过滤后,消化钼蓝比色法测定微生物量 P 含量。

1.4 数据处理与分析

原始数据的整理分析在 Excel 2003 中完成,图的绘制在 Origin 9.0 中完成,数据的统计学分析在 SPSS 19.0 和 Canoco 4.5 中完成。数据分析前,进行了植物指标的方差齐性检验。通过方差齐性检验的指标,采用 One-Way ANOVA 进行单因素方差分析,采用最小显著性差异法(LSD)进行处理间的多重比较。未通过齐性检验的指标,利用非参数检验(Mann-Whitney)进行处理间的显著性分析。对植物群落多样性指数和土壤因子的对应关系进行冗余分析(RDA)。由于各植物群落多样性指数之间差异较大,RDA 排序过程中对数据进行了转换,转换公式为 $Y' = \log(1 * Y + 1)$ 。图中数据为平均值+标准误($n=5$),表中数据为平均值±标准误($n=5$)。

2 结果与分析

2.1 N 和 P 添加对植物生物量和群落多样性的影响

5 g/m²/a 的 N 添加下,植物群落地上生物量随 P 添加量增加呈现出先略有增加后降低的趋势(图 1);随着 P 添加量增加,牛枝子、草木樨状黄芪和苦豆子种群生物量亦呈现出先增加后降低的趋势,猪毛蒿种群生物量持续增加,猪毛菜种群生物量持续降低(图 2),说明增施 P 肥促进了多数植物生物量积累,但中高量 P 肥抑制了牛枝子、草木樨状黄芪和苦豆子的生长。

5 g/m²/a 的 N 添加下,少量 P 添加对牛枝子、苦豆子、猪毛蒿和猪毛菜重要值影响较小;中高量 P 添加降低了牛枝子、苦豆子、猪毛蒿和其他物种重要值,提高了猪毛蒿重要值。此外,N5P16 处理下草木樨状黄芪和苦豆子重要值为 0,表明高量 P 添加导致两个物种从群落中逐渐被淘汰(表 1)。

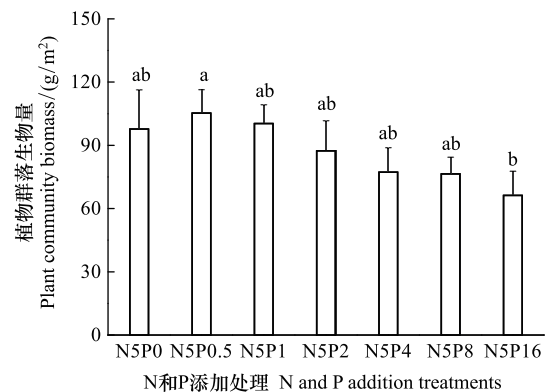


图 1 N 和 P 添加对植物群落生物量的影响

Fig.1 Effects of N and P addition on plant community biomass
N5P0、N5P0.5、N5P1、N5P2、N5P4、N5P8 和 N5P16 代表在统一施用 5.0 g N/m²/a 的基础上,分别施入 0.0、0.5、1.0、2.0、4.0、8.0 和 16.0 g/m²/a 的 P;不同小写字母表示群落生物量在 N 和 P 添加处理间差异显著($P<0.05$),相同字母表示差异不显著($P>0.05$)

表 1 N 和 P 添加对植物种重要值的影响

Table 1 Effects of N and P addition on importance value of the studied species

处理 Treatments	牛枝子 <i>Lespedeza potaninii</i>	草木樨状黄芪 <i>Astragalus melilotoides</i>	苦豆子 <i>Sophora alopecuroides</i>	猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	其他物种 Other species
N5P0	0.19±0.01 a	nd	0.14±0.03 a	0.18±0.02 c	0.45±0.04 a	0.04±0.03 a
N5P0.5	0.19±0.01 a	0.02±0.02 b	0.15±0.04 a	0.21±0.01 c	0.43±0.03 a	0.01±0.01 a
N5P1	0.18±0.01 a	0.04±0.02 b	0.14±0.06 a	0.23±0.01 c	0.41±0.03 a	nd
N5P2	0.18±0.02 a	0.15±0.02 a	0.09±0.04 ab	0.26±0.07 c	0.29±0.09 ab	0.04±0.03 a
N5P4	0.19±0.03 a	0.12±0.01 a	0.06±0.04 ab	0.42±0.03 b	0.15±0.07 b	0.06±0.03 a
N5P8	0.13±0.04 ab	0.10±0.03 a	0.02±0.02 b	0.48±0.04 ab	0.22±0.10 b	0.05±0.03 a
N5P16	0.09±0.04 b	nd	nd	0.55±0.07 a	0.27±0.03 ab	0.09±0.06 a

N5P0、N5P0.5、N5P1、N5P2、N5P4、N5P8 和 N5P16 代表在统一施用 5.0 g N/m²/a 的基础上,分别施入 0.0、0.5、1.0、2.0、4.0、8.0 和 16.0 g/m²/a 的 P;nd 代表该处理下无相应物种;不同小写字母表示重要值在 N 和 P 添加处理间差异显著($P<0.05$),相同字母表示差异不显著($P>0.05$)

5 g/m²/a 的 N 添加下,增施 P 肥改变了植物群落多样性(图 3):随着 P 添加量增加 Shannon-Wiener 多样

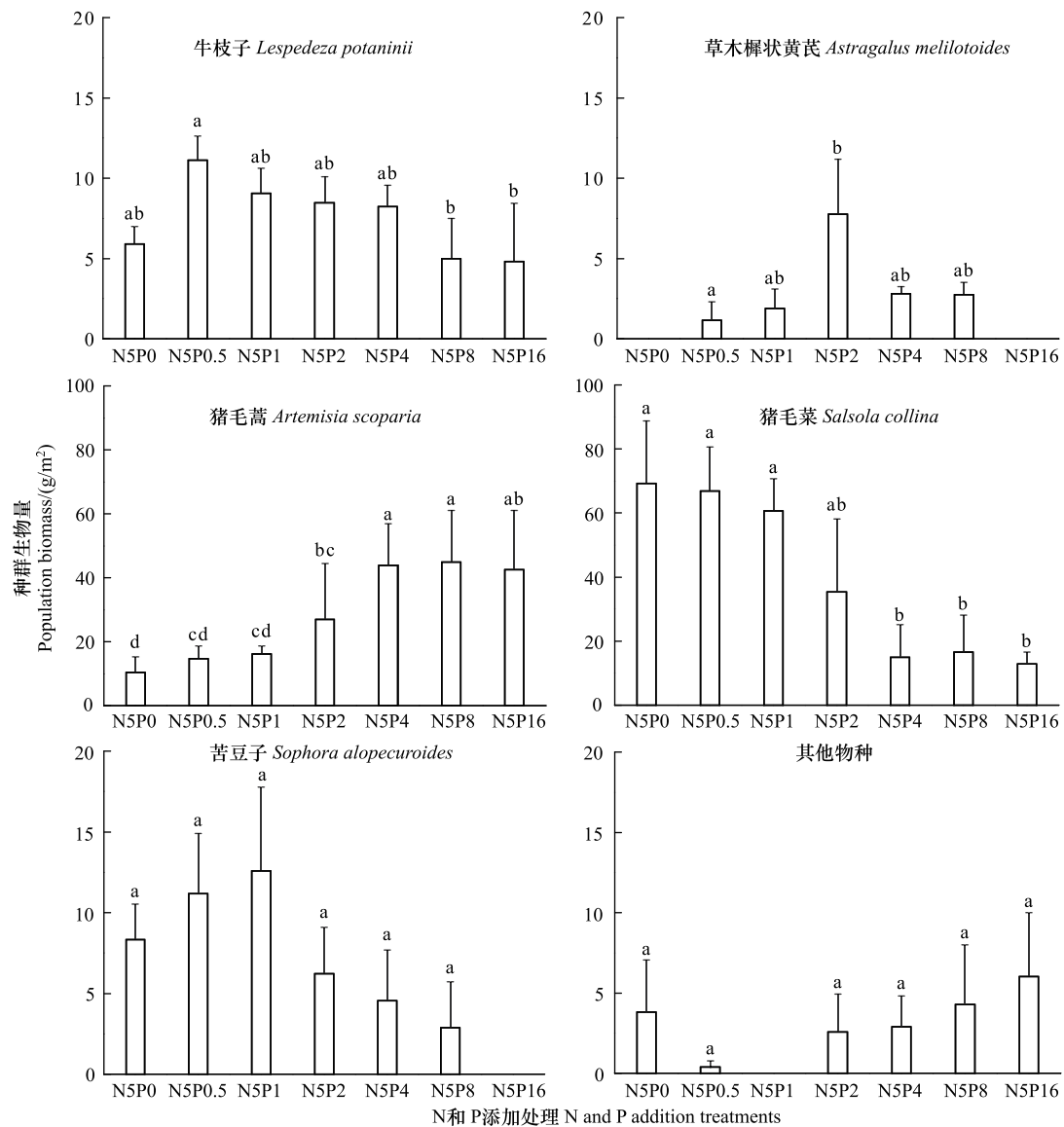


图2 N和P添加对植物种群生物量的影响

Fig.2 Effects of N and P addition on population biomass of the studied species

N5P0、N5P0.5、N5P1、N5P2、N5P4、N5P8 和 N5P16 代表在统一施用 5.0 g N/m²/a 的基础上,分别施入 0.0、0.5、1.0、2.0、4.0、8.0 和 16.0 g/m²/a 的 P;植被群落调查时,N5P0 和 N5P16 处理未发现草木樨状黄芪,N5P16 处理未发现苦豆子,N5P1 处理未发现其他物种,故相应处理上无数据;不同小写字母表示种群生物量在 N 和 P 添加处理间差异显著 ($P < 0.05$),相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$)

性指数和 Patrick 丰富度指数呈现出先增加后降低的趋势,二者均在 2 g/m²/a 的 P 添加水平下达到最大值;沿着 P 添加量增加梯度, Simpson 优势度指数呈现出先略有降低后持续增加的趋势。总体而言,中少量 P 添加对 Simpson 优势度指数的影响未达到显著水平;与 N5P0 处理相比较,除 N5P4 处理以外其他几个 N 和 P 添加处理显著降低了 Pielou 均匀度指数。

2.2 N 和 P 添加对土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响

5 g/m²/a 的 N 添加下,增施 P 肥改变了土壤 C:N:P 生态化学计量特征(图 4):随着 P 添加量增加,有机 C 含量和全 N 含量没有明显的变化,全 P 含量则持续增高;C:N 比呈现先增加后降低的变化趋势,其最大值出现在 N5P1 处理下。C:P 比亦呈现出先增加后降低的变化趋势,但少量 P 添加的影响未达到显著水平。N:P 比呈现逐渐降低的趋势,且在 N5P8 和 N5P16 处理下达到显著水平。

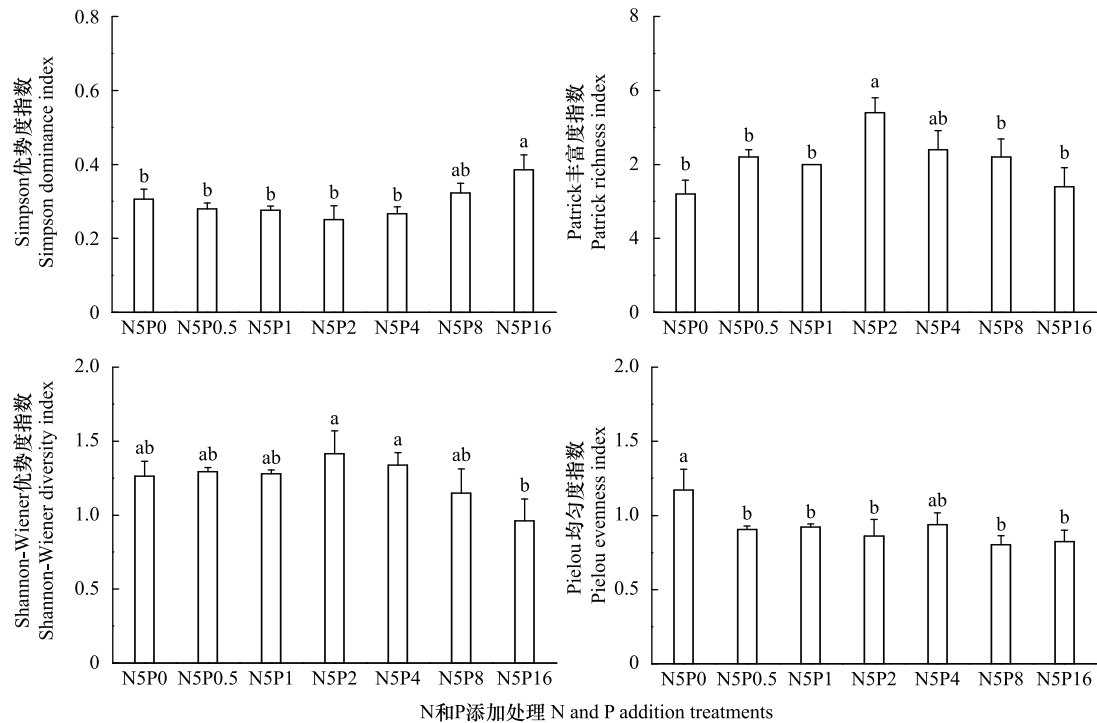


图3 N和P添加对植物群落多样性指数的影响

Fig.3 Effects of N and P addition on plant community diversity indices

N5P0、N5P0.5、N5P1、N5P2、N5P4、N5P8 和 N5P16 代表在统一施用 $5.0 \text{ g N/m}^2/\text{a}$ 的基础上,分别施入 $0.0, 0.5, 1.0, 2.0, 4.0, 8.0$ 和 $16.0 \text{ g/m}^2/\text{a}$ 的 P;不同小写字母表示同一指标在 N 和 P 添加处理间差异显著 ($P < 0.05$),相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$)

2.3 植物群落多样性指数与土壤因子关系的 RDA 排序

对植物群落多样性指数与土壤因子的关系进行了 RDA 排序(图 5):前两个排序轴的特征值分别为 0.787 和 0.208,占总特征值的 99.5%。植物群落多样性指数与土壤因子两个排序轴的相关度均为 1,表明前两个轴的物种环境相关度很高,共解释物种和环境总方差的 99.5%。

图 5 中,实线箭头越长土壤因子对植物群落多样性的影响程度越高;实线箭头与虚线箭头之间的夹角表示土壤因子与植物群落多样性指数的相关关系,锐角为正相关,钝角为负相关。根据图 5 中箭头的长度可以看出,对植物群落多样性影响最大的土壤因子分别是土壤 N:P 比、土壤全 P 含量、土壤速效 P 浓度和微生物量 C:P 比。根据实线与虚线的夹角可以看出,Patrick 丰富度指数分别与土壤 N:P 比、C:P 比以及 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度正相关,与土壤全 P 含量、速效 P 浓度以及微生物量 C:P 比负相关;Shannon-Wiener 多样性指数分别与土壤 N:P 比、C:P 比以及 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度正相关,与土壤全 P 含量和速效 P 浓度负相关;Simpson 优势度指数分别与土壤全 P 含量和速效 P 浓度正相关,与土壤 N:P 比、C:P 比以及 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度负相关;Pielou 均匀度指数分别与土壤 N:P 比和微生物量 C:P 比正相关,与土壤全 P 含量和速效 P 浓度负相关。

3 讨论

3.1 少量 N 添加下增施 P 肥对荒漠草原植物群落组成的影响

研究发现,在 P 受限制的情况下降低 N 的添加量或提高 P 的添加量会促进植物生物量的积累^[23]。对青藏高原高寒草甸植物^[24]、内蒙古温带典型草原植物^[25]以及陕西黄土丘陵森林-草地区植物^[26]的研究进一步证实,N 添加下增施 P 肥依然对植物生长有促进作用。本研究中,少量 N 添加下随着施 P 量增加,植物群落和种群生物量均表现出先增加后降低的趋势。这可能是因为宁夏荒漠草原土壤 P 有效性比较低,而 $5.0 \text{ g/m}^2/\text{a}$ 的 N 添加进一步加剧了土壤 P 限制。逐渐施入的 KH_2PO_4 提高了土壤 P 的供给能力,缓解了 N 添加引

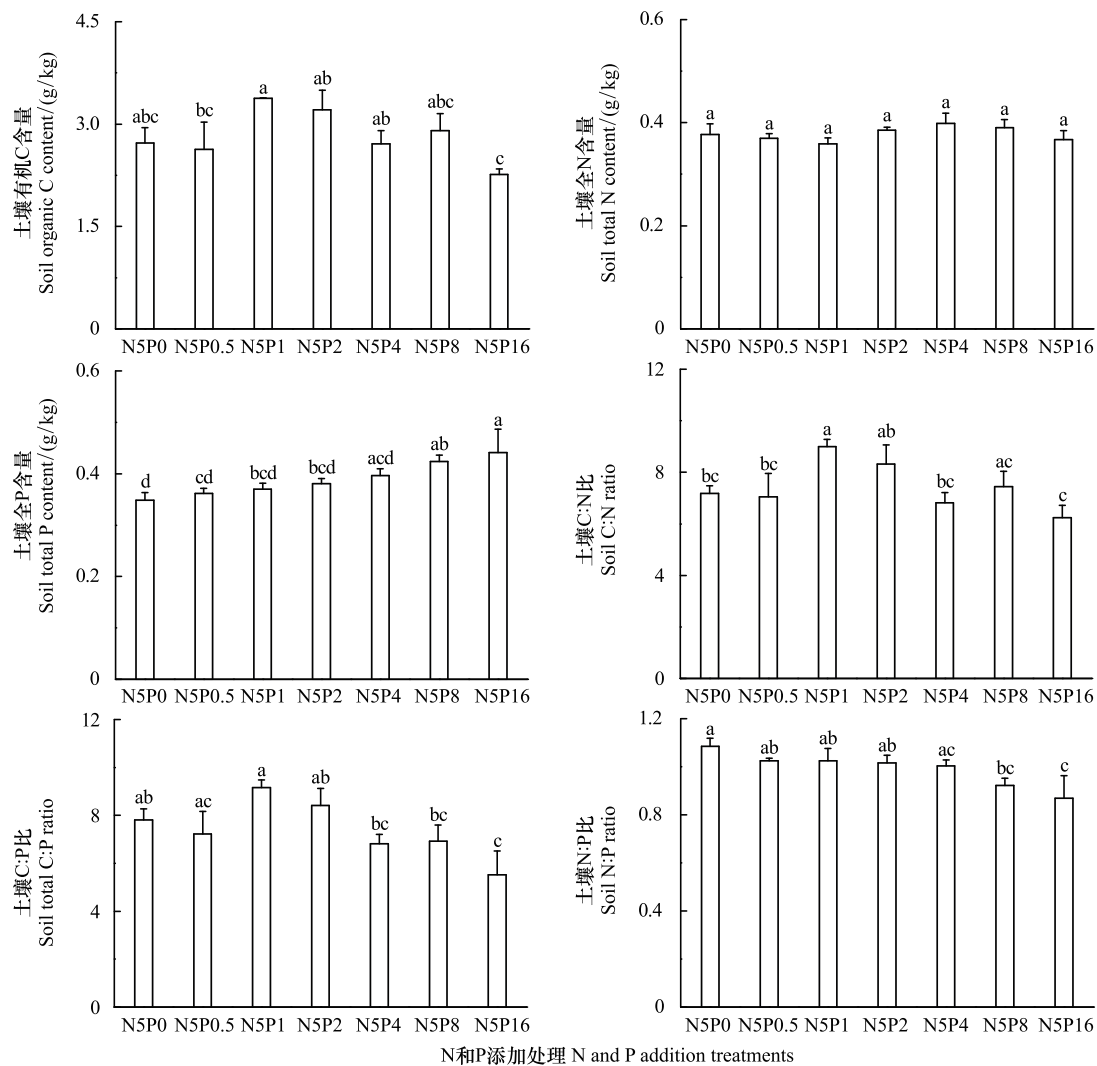


图 4 N 和 P 添加对土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响

Fig.4 Effects of N and P addition on soil C:N:P ecological stoichiometry

N5P0、N5P0.5、N5P1、N5P2、N5P4、N5P8 和 N5P16 代表在统一施用 $5.0 \text{ g N/m}^2/\text{a}$ 的基础上,分别施入 $0.0, 0.5, 1.0, 2.0, 4.0, 8.0$ 和 $16.0 \text{ g/m}^2/\text{a}$ 的 P;不同小写字母表示同一指标在 N 和 P 添加处理间差异显著 ($P < 0.05$),相同字母表示差异不显著 ($P > 0.05$)

起的土壤和植物间的 P 供需压力,因此促进了植物生物量的积累。然而,持续增加的 KH_2PO_4 添加量可能超出了植物自身的内稳态调节能力^[27]。此时, P 肥在植物体内的过量积累,不仅产生了毒害作用,而且使 N 受限性增加,从而抑制了牛枝子、草木樨状黄芪、苦豆子和猪毛菜地上部分的生长,导致植物群落和种群生物量下降(图 1 和图 2),与甘肃亚高寒草甸植物的结果一致^[28]。

N 添加下,植物 P 受限性增加是群落多样性降低的重要机制之一^[5,15]。增施 P 肥增强了土壤 P 有效性,从而提高了植物群落多样性^[29]。本研究中,适量增施 P 肥提高了 Shannon-Wiener 多样性指数和 Patrick 丰富度指数;中高量增施 P 肥降低了植物群落多样性,与青藏高原高寒草甸的研究结果类似^[30]。N 和 P 共同添加下植物群落组成的变化趋势,主要取决于物种竞争和共存关系的改变^[31-33]。适量 P 添加下几个主要植物种重要值变化幅度小,表明土壤肥力水平较高时,几个物种具有较好的共存关系(表 1)。随着 P 肥的持续施入,几个豆科植物重要值降低,猪毛蒿重要值增加。其可能原因,一方面在于中高量 P 添加对牛枝子和苦豆子等多年生植物根系产生的 P 毒效应;另一方面在于降水在介导 N 和 P 肥效中发挥了重要作用。研究区 2015 年和 2016 年降水量分别为 365.6 mm 和 347.8 mm (高于多年平均值,且主要集中在 4—9 月),雨水丰沛期与施肥时间(每年 5—8 月)基本一致。此外,为提高肥料利用效率,我们在进行 N 和 P 处理时大多选择雨后的傍

晚施入。因此,在水肥资源较为丰富的情况下,一、二年生藜科植物猪毛蒿凭借其较强的生存能力(R 对策)开始大量繁殖^[34-36],与其他物种产生资源竞争关系,导致群落多样性降低。

3.2 少量 N 添加下增施 P 肥对荒漠草原土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响

研究表明,短期 N 添加对土壤 C 含量的影响无一致的规律性,但可以提高 N 和 P 有效性^[37]。随着 N 的逐渐输入,土壤 N 有效性上升,N 和 P 相对稳定的平衡关系受到影响。N 添加下元素的非同步变化,导致土壤 N:P 比升高、C:N 比降低^[13]。增施 P 肥提高了 P 与土壤有机物的结合、加速了有机物分解和养分释放,从而降低了土壤 N:P 和 C:P 比^[38-39],因此可能会缓解 N 添加引起的土壤元素化学计量比失衡。本研究中,土壤 C:N 比变化较小,反映了环境变化下较为紧密的 C 和 N 耦合关系^[11];由于试验样地土壤类型为灰钙土,土壤中游离态的 CaCO_3 易与 P 结合形成溶解度较低的磷酸钙盐^[40-41]。因此少量增施 P 肥对土壤 C:P 和 N:P 比影响较小,但高量 P 添加显著降低了二者。低的土壤 C:P 和 N:P 比意味着生态系统主要受 N 限制,反之则意味着主要为 P 限制^[8-9]。结合植物生物量和群落多样性的变化特点,以上结果可能证实了适量 P 添加有助于缓解土壤 P 限制,但高 P 添加反而会导致植物群落 N 受限性增强。

3.3 植物群落多样性与土壤 C:N:P 生态化学计量特征及其他关键因子的关系

依据利比希(Liebig)最小因子定律和 Shelford 耐性定律,土壤中 N 和 P 的相对丰富或不足影响着植物 N 和 P 利用策略。因此土壤 C:N:P 平衡关系在维持植物群落结构方面发挥着重要的作用^[42-44]。针对沙地的研究发现,植物群落多样性随土壤 C:N 和 N:P 比增加而增加^[45]。本研究中,多样性指数与土壤 N:P 和 C:P 比正相关,与土壤全 P 含量和速效 P 浓度负相关(图 5)。综合植物群落组成和土壤 C:N:P 比的变化情况而言,以上结果进一步证实 P 添加增强了土壤 P 供给能力,调节了土壤元素化学计量平衡关系,从而提高了植物群落多样性;但随着 P 的持续施入,土壤 C:P 和 N:P 比降低幅度过大,导致多数植物在群落中的优势度降低、植物群落组成趋于单一;相比之下, C 和 N 间较为紧密的耦合关系(图 4),使得土壤 C:N 比对植物群落多样性的影响较小,与针对沙地植物群落的研究结果不同;此外,微生物量 C:P 比与多样性指数具有一定的相关性,不仅反映了微生物和植物对土壤 P 资源的竞争与依存关系,而且意味着微生物对 P 的固持与释放会影响到植物群落结构^[10,12]。

4 结论

综合以上分析,少量 N 添加下增施 P 肥促进了植物生长发育,但过量 P 添加降低了植物群落多样性;N 沉降增加下趋于解耦的土壤元素计量平衡关系会直接影响到植物群落组成;适量 P 添加可以通过降低土壤 C:P 和 N:P 比、提高凋落物归还量和刺激微生物 P 释放等直接或间接途径,提高土壤 P 的可利用性,从而调节土壤 P 供给和植物 P 需求间的压力、缓解 N 添加引起的植物群落多样性降低。然而,过量 P 添加不仅增加了

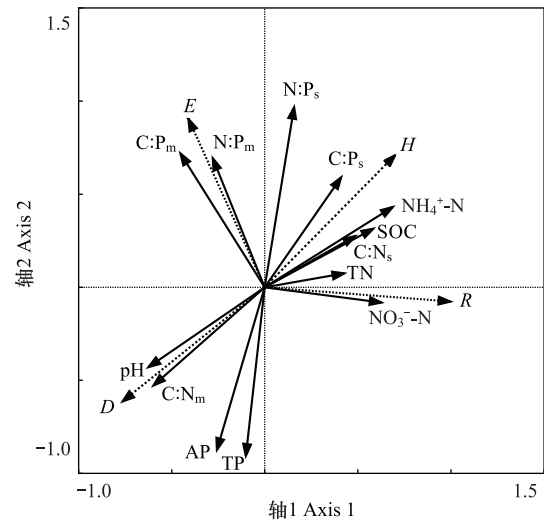


图 5 植物群落多样性指数与土壤因子关系的 RDA 排序图

Fig. 5 RDA ordination diagram of the relationships between plant community diversity indices and soil factors

R、H、E 和 D 分别代表 Patrick 丰富度指数、Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou 均匀度指数和 Simpson 优势度指数;SOC、TN、TP、 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 、AP、C:N_s、C:P_s、N:P_s、C:N_m、C:P_m 和 N:P_m 分别代表土壤有机 C 含量、土壤全 N 含量、土壤全 P 含量、土壤 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 浓度、土壤 $\text{NO}_3^-\text{-N}$ 浓度、土壤速效 P 浓度、土壤 C:N 比、土壤 C:P 比、土壤 N:P 比、微生物量 C:N 比、微生物量 C:P 比和微生物量 N:P 比

P 毒风险,而且引起了 N 限制,导致多数植物生长受阻和群落组成单一。由于本项研究仅是连续两年 N 和 P 添加后的野外试验观测结果,而短期控制试验效应易受到降水等气候因子变化的影响,因此有必要通过长期的定位观测对本项研究结果进行反复验证。

参考文献 (References):

- [1] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, Bekunda M, Cai Z C, Freney J R, Martinelli L A, Seitzinger S P, Sutton M A. Transformation of the nitrogen cycle: recent trends, questions, and potential solutions. *Science*, 2008, 320(5878): 889-892.
- [2] 郑丹楠, 王雪松, 谢绍东, 段雷, 陈东升. 2010 年中国大气氮沉降特征分析. *中国环境科学*, 2014, 34(5): 1089-1097.
- [3] Liu X J, Duan L, Mo J M, Du E Z, Shen J L, Lu X K, Zhang Y, Zhou X B, He C N, Zhang F S. Nitrogen deposition and its ecological impact in China: an overview. *Environmental Pollution*, 2011, 159(10): 2251-2264.
- [4] 顾峰雪, 黄玫, 张远东, 闫慧敏, 李洁, 郭瑞, 钟秀丽. 1961—2010 年中国区域氮沉降时空格局模拟研究. *生态学报*, 2016, 36(12): 3591-3600.
- [5] Li Y, Niu S L, Yu G R. Aggravated phosphorus limitation on biomass production under increasing nitrogen loading: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2016, 22(2): 934-943.
- [6] Vitousek P M, Porder S, Houlton B Z, Chadwick O A. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 5-15.
- [7] Sterner R W, Elser J J. *Ecological Stoichiometry: the Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton: Princeton University Press, 2002.
- [8] Tian H Q, Chen G S, Zhang C, Melillo J M, Hall C A S. Pattern and variation of C:N:P ratios in China's soils: a synthesis of observational data. *Biogeochemistry*, 2010, 98(1/3): 139-151.
- [9] 王绍强, 于贵瑞. 生态系统碳氮磷元素的生态化学计量学特征. *生态学报*, 2008, 28(8): 3937-3947.
- [10] Zechmeister-Boltenstern S, Keiblinger K M, Mooshammer M, Peñuelas J, Richter A, Sardans J, Wanek W. The application of ecological stoichiometry to plant-microbial-soil organic matter transformations. *Ecological Monographs*, 2015, 85(2): 133-155.
- [11] Yang Y H, Fang J Y, Ji C J, Datta A, Li P, Ma W H, Mohammad A, Shen H H, Hu H F, Knapp B O, Smith P. Stoichiometric shifts in surface soils over broad geographical scales: evidence from China's grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, 23(8): 947-955.
- [12] Mayor J R, Mack M C, Schuur E A G. Decoupled stoichiometric, isotopic, and fungal responses of an ectomycorrhizal black spruce forest to nitrogen and phosphorus additions. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 88: 247-256.
- [13] Yue K, Fornara D A, Yang W Q, Peng Y, Li Z J, Wu F Z, Peng C H. Effects of three global change drivers on terrestrial C:N:P stoichiometry: a global synthesis. *Global Change Biology*, 2017, 23(6): 2450-2463.
- [14] Stevens C J, Thompson K, Grime J P, Long C J, Gowing D J G. Contribution of acidification and eutrophication to declines in species richness of calcifuge grasslands along a gradient of atmospheric nitrogen deposition. *Functional Ecology*, 2010, 24(2): 478-484.
- [15] Zhan S X, Wang Y, Zhu Z C, Li W H, Bai Y F. Nitrogen enrichment alters plant N:P stoichiometry and intensifies phosphorus limitation in a steppe ecosystem. *Environmental and Experimental Botany*, 2017, 134: 21-32.
- [16] 段雷, 郝吉明, 谢绍东, 周中平. 用稳态法确定中国土壤的硫沉降和氮沉降临界负荷. *环境科学*, 2002, 23(2): 7-12.
- [17] Clark C M, Tilman D. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 2008, 451(7179): 712-715.
- [18] 黄菊莹, 余海龙. 四种荒漠草原植物的生长对不同氮添加水平的响应. *植物生态学报*, 2016, 40(2): 165-176.
- [19] 黄菊莹, 余海龙, 刘吉利, 马飞, 韩磊. 控雨对荒漠草原植物、微生物和土壤 C、N、P 化学计量特征的影响. *生态学报*, 2018, 38(15): 5362-5373.
- [20] Huang J Y, Yu H L, Lin H, Zhang Y, Searle E B, Yuan Z Y. Phosphorus amendment mitigates nitrogen addition-induced phosphorus limitation in two plant species in a desert steppe, China. *Plant and Soil*, 2016, 399(1/2): 221-232.
- [21] 张金屯. *数量生态学*. 北京: 科学出版社, 2004.
- [22] 鲍士旦. *土壤农化分析* (第三版). 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [23] Güsewell S. Responses of wetland graminoids to the relative supply of nitrogen and phosphorus. *Plant Ecology*, 2005, 176(1): 35-55.
- [24] 杨晓霞, 任飞, 周华坤, 贺金生. 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*, 2014, 38(2): 159-166.
- [25] 何利元, 胡中民, 郭群, 李胜功, 白文明, 李凌浩. 氮磷添加对内蒙古温带草地上生物量的影响. *应用生态学报*, 2015, 26(8): 2291-2297.
- [26] 张少康, 刘海威, 焦峰. 黄土丘陵区微地形梯度下草地群落及土壤对氮、磷添加的响应. *水土保持研究*, 2018, 25(1): 76-83.
- [27] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *The New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.

- [28] 张仁懿, 史小明, 李文金, 王刚, 郭睿. 氮、磷添加对亚高寒草甸地上生物量的影响. 生态科学, 2016, 35(5): 15-20.
- [29] 赵一楠. 氮、磷添加及 AM 真菌调控对松嫩草地土壤养分与植物群落特征的影响[D]. 长春: 东北师范大学, 2017.
- [30] Li J H, Yang Y J, Li B W, Li W J, Wang G, Knops J M H. Effects of nitrogen and phosphorus fertilization on soil carbon fractions in alpine meadows on the Qinghai-Tibetan Plateau. PLoS One, 2014, 9(7): e103266.
- [31] Bai W M, Guo D L, Tian Q Y, Liu N N, Cheng W X, Li L H, Zhang W H. Differential responses of grasses and forbs led to marked reduction in below-ground productivity in temperate steppe following chronic N deposition. Journal of Ecology, 2015, 103(6): 1570-1579.
- [32] Xu X L, Ouyang H, Cao G M, Richter A, Wanek W, Kuzyakov Y. Dominant plant species shift their nitrogen uptake patterns in response to nutrient enrichment caused by a fungal fairy in an alpine meadow. Plant and Soil, 2011, 341(1/2): 495-504.
- [33] Peng Y F, Yu P, Zhang Y, Sun G, Ning P, Li X X, Li C J. Temporal and spatial dynamics in root length density of field-grown maize and NPK in the soil profile. Field Crops Research, 2012, 131: 9-16.
- [34] Wilson J B, Lee W G. C-S-R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. Oikos, 2000, 91(1): 77-96.
- [35] 杜峰, 山仑, 陈小燕, 梁宗锁. 陕北黄土丘陵区撂荒演替研究-撂荒演替序列. 草地学报, 2005, 13(4): 328-333.
- [36] 李璠. 施肥对高寒草原群落结构的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.
- [37] 周纪东, 史荣久, 赵峰, 韩斯琴, 张颖. 施氮频率和强度对内蒙古温带草原土壤 pH 及碳、氮、磷含量的影响. 应用生态学报, 2016, 27(8): 2467-2476.
- [38] 白玉婷, 卫智军, 代景忠, 闫瑞瑞, 刘文亭, 王天乐. 施肥对羊草割草地植物群落和土壤 C: N: P 生态化学计量学特征的影响. 生态环境学报, 2017, 26(4): 620-627.
- [39] 俄胜哲, 杨志奇, 曾希柏, 王亚男, 罗照霞, 袁金华, 车宗贤. 长期施肥黄绵土有效磷含量演变及其与磷素平衡和作物产量的关系. 应用生态学报, 2017, 28(11): 3589-3598.
- [40] Tunesi S, Poggi V, Gessa C. Phosphate adsorption and precipitation in calcareous soils; the role of calcium ions in solution and carbonate minerals. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 1999, 53(3): 219-227.
- [41] Cross A F, Schlesinger W H. Biological and geochemical controls on phosphorus fractions in semiarid soils. Biogeochemistry, 2001, 52(2): 155-172.
- [42] Zhang X N, Yang X D, Li Y, He X M, Lv G H, Yang J J. Influence of edaphic factors on plant distribution and diversity in the arid area of Xinjiang, Northwest China. Arid Land Research and Management, 2018, 32(1): 38-56.
- [43] Busch V, Klaus V H, Penone C, Schäfer D, Boch S, Prati D, Muller J, Socher S A, Niinemets Ü, Peñuelas J, Hölzel N, Fischer M, Kleinebecker T. Nutrient stoichiometry and land use rather than species richness determine plant functional diversity. Ecology and Evolution, 2018, 8(1): 601-616.
- [44] Jiao F, Wen Z M, An S S. Changes in soil properties across a chronosequence of vegetation restoration on the Loess Plateau of China. Catena, 2011, 86: 110-116.
- [45] 杨祥祥, 李梦琦, 何兴东, 尤万学, 余殿, 张彩华, 陈娜. 沙地土壤 C: N: P 比对早期植物群落物种多样性的影响. 土壤学报, 2019, 56(1): 242-249.