

DOI: 10.5846/stxb201902250342

宗宁, 石培礼. 不同类型高寒草地群落结构与生产对施氮的响应及其敏感性. 生态学报, 2020, 40(12): 4000-4010.

Zong N, Shi Pe L. Differential responses of community structure and production, and the sensitivities of different alpine grasslands to nitrogen addition. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12): 4000-4010.

不同类型高寒草地群落结构与生产对施氮的响应及其敏感性

宗 宁^{1,*}, 石培礼^{1,2}

1 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101

2 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

摘要: 大气氮沉降增加被认为是目前重要的环境问题, 会引起生物多样性的丧失和生态系统稳定性的降低。但作为草地改良的管理措施, 养分添加被广泛应用于退化草地的恢复。但由于不同类型草地所处气候与群落组成的差异, 对氮输入的响应可能不同。通过在藏北高原高寒草甸与高寒草甸草原设定长期氮添加梯度试验(对照, 25, 50, 100, 200 kg N hm⁻² a⁻¹), 来探讨氮输入对生物多样性与生产的影响, 并估算不同类型高寒草地的氮饱和阈值。施氮对高寒草甸物种多样性指数无影响, 而随着施氮量的提高高寒草甸草原植物物种数和多样性指数均逐渐降低。开始施肥前两年, 随着施氮量提高高寒草甸地上生物量呈现逐渐增加趋势, 随着施肥时间的延长地上生物量呈现先增加后降低的趋势。在高寒草甸草原随着施氮量提高地上生物量均呈现先增加后降低的趋势。随着施氮量提高, 开始施氮前三年高寒草甸禾草植物地上生物量逐渐提高; 随着施氮时间的延长, 禾草和豆科植物地上生物量呈现先增加后降低的趋势。高寒草甸莎草植物地上生物量由施氮开始时的逐渐增加转变为先增加后降低趋势, 最后变为逐渐降低的趋势, 这说明施氮不利于莎草植物的生长。施氮只在施肥第四年显著提高杂草植物地上生物量。高寒草甸草原呈现不同的规律, 开始施氮前三年随着施氮量提高, 禾草植物地上生物量呈现先增加后降低的趋势; 随着施氮时间的延长, 禾草地上生物量逐渐提高。莎草和杂草植物地上生物量呈现先增加后降低趋势。利用对氮输入响应最敏感的植物功能群禾草生物量估算的高寒草甸和高寒草甸草原的氮饱和阈值分别是 109.5、125.8 kg N hm⁻² a⁻¹, 这说明高寒草甸氮敏感性显著高于高寒草甸草原。由此可见, 未来氮沉降增加会对不同类型高寒草地产生不同的影响, 在不同类型高寒草地进行施肥恢复时也应将氮饱和阈值的差异考虑在内。

关键词: 高寒草地; 群落结构; 功能群; 施氮; 敏感性; 饱和阈值

Differential responses of community structure and production, and the sensitivities of different alpine grasslands to nitrogen addition

ZONG Ning^{1,*}, SHI Peili^{1,2}

1 Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modelling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

2 College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: Increasing Nitrogen (N) deposition is widely considered to be an environmental problem that leads to biodiversity loss and reduced ecosystem resilience. However, N fertilization is also an important management measure that enhances

基金项目: 国家重点研发计划项目(2017YFA0604802); 国家自然科学基金项目(41703079, 31870406); 第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK0302)

收稿日期: 2019-02-25; 网络出版日期: 2020-04-28

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zongning@igsnrr.ac.cn

community primary production and coverage, thereby promoting the restoration of degraded grasslands. Currently, empirical evaluations of these contrasting impacts are scarce. In this study, we evaluated the dual effects of N enrichment on biodiversity and ecosystem functioning at different organizational levels (i.e., plant species, functional groups, and community) by adding N at 0, 25, 50, 100, and 200 kg N hm⁻² a⁻¹ to two types of alpine grasslands in the northern Tibetan Plateau: alpine meadow and alpine meadow-steppe. We also estimated the N saturation thresholds of the different alpine grassland types. Nitrogen addition had no effect on species diversity in the alpine meadow type. On the other hand, plant species number and diversity decreased gradually with increasing N addition rate in the alpine meadow-steppe. The aboveground biomass increased gradually with increasing N addition rate in the first two years of fertilization in the alpine meadow. With extended fertilization time (after 2015), the aboveground biomass first increased and then decreased in the alpine meadow-steppe. Additionally, in the alpine meadow-steppe, the aboveground biomass first showed an increasing trend followed by a decreasing trend under increasing N addition rates. At the start of fertilization (before 2015), grass aboveground biomass in the alpine meadow increased with increasing N addition rate, and the grass and legumes aboveground biomass increased with the extension of N addition time (after 2016). Sedge aboveground biomass changed from a gradual increase at the beginning of N addition (2014) to an initial increase followed by a decrease (2015), and finally to a gradual decreasing trend (2017) in the alpine meadow, indicating that N addition is not conducive to sedge growth. Nitrogen addition only significantly increased the aboveground biomass of other forbs in 2016. The alpine meadow-steppe showed different biomass patterns. In the first three years of N addition (before 2015), the grass aboveground biomass initially increased and then decreased with increasing N addition rate. Under an extended N addition period (after 2016), grass biomass gradually increased. The aboveground biomass of sedges and forbs initially increased and then decreased. The N saturation thresholds of the alpine meadow and the alpine meadow-steppe, as estimated by the responses of grasses, were 109.5 and 125.8 kg N hm⁻² a⁻¹, respectively. The sensitivity of the alpine meadow was significantly higher than that of the alpine meadow-steppe. This shows that increased N deposition in the future will have different effects on different types of alpine grasslands. These differences in N saturation thresholds should also be taken into account when fertilization is carried out aiming to recover different types of alpine grasslands.

Key Words: alpine grasslands; community structure; plant functional group; nitrogen addition; sensitivity; saturation threshold

氮素是限制陆地生态系统生产最重要的元素^[1]。近几十年来,工业发展和农业施肥导致的氮输入增加在一定程度上缓解了陆地生态系统的氮限制,也对生态系统的功能产生重要影响^[2-4]。虽然氮输入增加对不同生态系统的影响存在较大差别,一般来说氮输入增加会促进生产力提高,故长久以来施肥被作为一种改良退化草地养分状况的重要管理措施^[5-6]。施氮能显著改善草地植物群落结构,有助于草地生产力的恢复,改善土壤表层土壤肥力。但由于氮输入增加会促进一些机会主义物种的生长^[7-8],引起土壤理化性质的改变,因此会降低植物物种丰富度,这种物种丰富度的降低反过来会降低群落生产和稳定性^[9-12]。

但目前尚不清楚的是氮输入增加对群落组成和功能的改变是依赖于施氮剂量还是群落原有组成。已有研究表明,对于养分贫瘠的草地,氮输入增加会缓解生态系统氮限制,引起生态系统物种多样性的增加^[11]。与之相反,对于成熟稳定的同类草地,氮输入增加会打破生态系统内部的物种共存,导致物种丰富度的降低^[11]。量化不同类型草地对外源氮输入增加的响应显得非常有必要。但目前研究广泛认可的结论是生态系统对氮输入增加存在饱和现象^[11,13-16],即低氮输入会提高草地生产,而长期高氮输入不仅不会持续增加草地生产,还可能会引起生产力降低,转折点的氮输入剂量被称为饱和阈值。已有研究表明,内蒙古温带草地对氮输入的饱和阈值为 105 kg N hm⁻² a⁻¹^[11],半干旱草地的氮饱和阈值为 91.7 kg N hm⁻² a⁻¹^[15],而美国落基山地区高寒草地的氮饱和阈值为 46 kg N hm⁻² a⁻¹^[13-14],与青藏高原的其他研究结果接近(50 kg N hm⁻² a⁻¹)^[16]。

目前关于羌塘高原不同类型高寒生态系统对氮输入响应的研究仍然十分缺乏。

青藏高原作为世界上海拔最高的地区,对气候变化十分敏感^[17]。羌塘高原地处西藏高原腹地,是西藏高原的主体部分之一,平均海拔在 4500 m 以上。由于海拔高、气温低,植物生存环境条件比较严酷,各生态因子常常处于植物生存的阈值边缘,植物生长受到养分有效性的限制^[18]。高寒草地占据了青藏高原面积的 60% 以上,是维持高原地区生产力和畜牧业发展的基础。羌塘高原自东向西水分逐渐降低,植被也呈现地带性分布特征。东部是以高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)为优势种的高寒草甸,向西过渡到以紫花针茅(*Stipa purpurea*)和线叶苔草(*Kobresia duthiei*)为优势种的高寒草甸草原^[19]。高山嵩草作为地带性植被,是成熟稳定的高寒植被群落;而高寒草甸草原地处高寒草甸向典型高寒草原的过渡地带,植物种类兼具草甸和草原的特征,因此两者对外源氮输入的响应可能不同。本研究选取羌塘高原高寒草甸和高寒草甸草原为研究对象,设置长期施氮梯度试验,对比研究外源氮输入增加对不同类型高寒草地的影响,并利用施氮梯度试验研究不同类型高寒草地的氮敏感性,为青藏高原高寒草地的管理提供科学指导。

1 研究区概况与实验方法

1.1 研究区概况

羌塘高原(29°53′—36°32′N, 78°41′—92°16′E)地处藏北高原腹地,是西藏高原的主体部分之一,平均海拔在 4500 m 以上。本实验分别在藏北羌塘高原高寒草甸和高寒草甸草原区开展。高寒草甸样地位于西藏自治区那曲县境内(31°34′N, 92°34′E, 海拔 4570 m),气候为大陆性高原气候。研究区所在地点多年平均气温-0.9℃。多年平均降雨量 444.9 mm,主要集中在 6—8 月。土壤为高寒草甸土,土壤有机质含量高。植被是以高山嵩草为优势种的高寒草甸,群落盖度在 80% 以上,并且伴生有紫花针茅、藏豆(*Stracheya tibetica*)等植物^[19-20]。高寒草甸草原样地位于西藏自治区班戈县境内(31°23′N, 90°14′E, 海拔 4590 m),气候为大陆性高原气候。班戈县多年平均气温-1.0℃,多年平均降雨量 335.4 mm,主要集中在 6—8 月。土壤为高寒草原土,土壤相对贫瘠。植被是以紫花针茅为优势种的高寒草甸草原,群落盖度在 30%—50%,并且伴生有线叶苔草、弱小火绒草(*Leontopodium pusillum*)、藏沙蒿(*Artemisia annua*)、丛生棘豆(*Oxytropis caespitosula*)等植物^[19-20]。

1.2 试验设计与样品采集

在高寒草甸和高寒草甸草原区分别选取植被均匀的区域进行长期施肥实验布设。样地布设采取随机区组设计,共设置 5 个区组,每个区组有 5 个重复。每个区组设置 5 种施肥处理,施肥梯度依次为对照(N0)、25(N25)、50(N50)、100(N100)、200(N200) kg N hm⁻² a⁻¹。施肥小区大小为 4 m × 4 m,相邻两个小区之间设置 2 m 的缓冲带。实验布设于 2013 年并开始进行养分添加处理,肥料种类为尿素,每年植物返青期(6 月初)将肥料一次性施加进去。所有施肥区域用围栏围住,属于全年禁牧区,无牛羊放牧活动干扰。

植物群落特征调查采用样方法。2014—2017 年每年植物生长旺盛期(8 月中旬)进行,每年群落调查和样品采集一次。每种施氮处理随机选取三个重复进行调查和取样,每个样地内随机选取 0.5 m × 0.5 m 样方,将样方框用细绳均匀分为 10 × 10 个 25 cm² 的栅格,以植物群落所占栅格数确定群落总盖度及每个植物种的分盖度,并数出每种植物的株丛数。为了便于统计比较,本文将所有植物物种划分为 4 个功能群:禾草、莎草、豆科和其他杂草。调查完成后齐地面、分物种剪取样方内植物地上部分,装入信封内带回实验室,置于 65℃ 烘箱内烘干 48 h 至恒重,称重后换算到每平方米作为地上生物量(精度为 0.001 g)。在剪掉植物的样方四角和中间位置用土钻(直径 3.8 cm)分别钻取 20 cm 深度的土壤,混合均匀作为一个土壤样品,每年在生长季旺盛期取样一次。过 2 mm 筛剔除植物根系和石块,风干后利用凯氏定氮法测定土壤全氮含量。不同样地的气象数据来自中国气象数据网(<http://data.cma.cn/>)。

1.3 数据计算与统计分析

群落物种综合 α 多样性指数采用如下公式进行计算。

(1) 辛普森 (Simpson) 指数:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S (P_i)^2$$

(2) 香农-威纳 (Shannon-Weiner) 指数:

$$H' = - \sum_{i=1}^S (P_i) (\log_2 P_i)$$

(3) Pielou 均匀度指数:

$$E = \frac{H'}{H_{\max}} = \frac{H'}{\ln(S)}$$

式中: P_i 代表第 i 个物种数量占群落总个体数量的比例, S 代表样地内物种总数。

植物群落对施氮的敏感性用响应曲线来计算。采用 Bowman 等^[13,16] 的计算方法估算群落动态对外源氮输入的饱和阈值:将不同施氮剂量下群落生物量相对于不施氮处理改变的百分率进行回归拟合。有研究表明,群落生产随施氮量增加呈抛物线趋势,拟合曲线顶点对应的施氮量作为氮饱和阈值^[13,16]。

以年份为重复测定因子,利用重复测定方差分析施氮对群落结构(物种数、多样性指数)与生物量(群落与各个功能群地上生物量)的影响。在每个采样年份,利用单因素方差分析研究施氮梯度对群落结构(物种数、多样性指数)与生物量(群落与各个功能群地上生物量)的影响。显著性水平为 $P < 0.05$,所有的统计分析在 SPSS 16.0 软件中进行,所有的图件用 Origin Pro 8.0 进行制作。

2 结果

2.1 群落结构与物种多样性

施氮对高寒草甸物种数的影响存在年际间差异(表 1, $P = 0.066$)。2016 年随着施氮量的提高,物种数逐渐增加,2017 年呈现逐渐降低的趋势(图 1)。然而,施氮对高寒草甸物种多样性指数均无显著影响(图 1; 表 1, $P > 0.05$)。高寒草甸草原呈现不同的规律。随着施氮量的提高,高寒草甸草原物种数和多样性指数均呈现逐渐降低的趋势(图 1; 表 1, $P < 0.01$),显著差异一般出现在 N50 或 N100 处理下。

2.2 群落及各植物功能群地上生物量

不管在高寒草甸还是高寒草甸草原,施氮对群落总地上生物量均产生显著影响(表 1, $P < 0.001$),且存在年际间差异(表 1, $P < 0.001$)。在高寒草甸,施肥第二年(2014 年)随着施氮量提高,地上生物量呈现逐渐增加趋势(图 2)。随着施肥时间的延长(2015 年以后),地上生物量呈现先增加后降低的趋势,最大生物量出现在 N50 处理中(图 2)。在高寒草甸草原,随着施氮量提高,地上生物量均呈现先增加后降低的趋势(图 2)。

不管在高寒草甸还是高寒草甸草原,施氮对禾草植物地上生物量产生显著影响(表 1, $P < 0.001$),且存在年际间差异(表 1, $P < 0.001$)。开始施氮几年(2015 年之前),随着施氮量提高,高寒草甸禾草植物地上生物量逐渐提高。随着施氮时间的延长(2016 年以后),禾草植物地上生物量呈现先增加后降低的趋势,最大生物量出现在 N50 处理中(图 2)。高寒草甸草原呈现不同的趋势。开始施氮几年(2015 年之前),随着施氮量提高,禾草植物地上生物量呈现先增加后降低的趋势,最大生物量出现在 N50 或 N100 处理中。随着施氮时间的延长(2016 年以后),高寒草甸草原禾草地上生物量逐渐提高(图 2)。

不管在高寒草甸还是高寒草甸草原,施氮对豆科植物地上生物量的影响存在年际间差异(表 1, $P < 0.001$)。施氮对高寒草甸豆科植物地上生物量有显著影响(表 1, $P = 0.001$),施氮前几年(2015 年之前)对豆科植物地上生物量的影响存在不一致规律。随着施氮时间的延长和施氮剂量的增加,豆科植物地上生物量呈现逐渐降低的趋势(图 2)。重复测定方法分析显示,施氮对高寒草甸草原豆科植物地上生物量无显著影响(表 1, $P = 0.112$),从每年的分析来看,施氮对豆科植物地上生物量的影响只在施肥的后几年出现(图 2)。

不管在高寒草甸还是高寒草甸草原,施氮对莎草植物地上生物量产生显著影响(表 1, $P < 0.05$),且存在年际间差异(表 1, $P < 0.001$),但对两者影响不同。随着施氮时间的延长,高寒草甸莎草植物地上生物量呈现不

同的趋势。随着施氮剂量的提高,莎草植物地上生物量由施氮开始时(2014年)的逐渐增加转变为先增加后降低的趋势(2015年),最后变为逐渐降低的趋势(2017年)(图2)。这说明随着施氮时间的延长,施氮不利于莎草植物的生长。在高寒草甸草原,施氮对莎草植物地上生物量的影响呈现相对一致的趋势:随着施氮剂量的提高,莎草植物地上生物量呈现先增加后降低的趋势,最大生物量出现在 N25 或 N50 处理(图2)。

表 1 利用重复测定分析方法对高寒草甸和高寒草甸草原植物物种数、辛普森、香农-威纳、Pielou 多样性指数,群落禾草、豆科、莎草和其他杂草植物地上生物量分析

Table 1 Repeated measure ANOVA on plant species number, Simpson diversity, Shannon-Wiener index, Pielou index, aboveground biomass (AGB) of total community, grasses, legumes, sedges and other forbs in alpine meadow and meadow-steppe, respectively

草地类型 Grassland type	指标 Factor	年份 Year		氮梯度 N level		年份 × 氮梯度 Year × N level	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
高寒草甸 Alpine meadow	植物物种数 Plant species number	3.920	0.066	1.720	0.198	5.720	<0.005
	辛普森指数 Simpson index	0.298	0.593	0.410	0.799	1.325	0.306
	香农-威纳指数 Shannon-Wiener index	0.001	0.988	0.500	0.736	2.006	0.145
	Pielou 指数 Pielou index	3.540	0.079	0.340	0.846	2.317	0.105
	群落地上生物量 AGB of community	13.739	<0.001	20.725	<0.001	13.408	<0.001
	禾草地上生物量 AGB of grasses	94.246	<0.001	190.527	<0.001	21.685	<0.001
	豆科地上生物量 AGB of legumes	18.121	<0.001	9.142	0.001	9.263	<0.001
	莎草地上生物量 AGB of sedges	17.343	<0.001	3.175	0.045	7.382	<0.001
	杂草地上生物量 AGB of other forbs	1.834	0.155	2.747	0.068	1.661	0.109
高寒草甸草原 Alpine meadow steppe	植物物种数 Plant species number	4.741	0.046	7.213	0.002	5.481	0.006
	辛普森指数 Simpson index	1.077	0.316	24.513	<0.001	0.369	0.827
	香农-威纳指数 Shannon-Wiener index	1.209	0.289	24.394	<0.001	1.815	0.178
	Pielou 指数 Pielou index	0.781	0.391	10.847	<0.001	1.790	0.183
	群落地上生物量 AGB of community	204.491	<0.001	30.808	<0.001	8.156	<0.001
	禾草地上生物量 AGB of grasses	47.624	<0.001	15.008	<0.001	3.768	0.009
	豆科地上生物量 AGB of legumes	65.982	<0.001	2.252	0.112	5.821	<0.001
	莎草地上生物量 AGB of sedges	19.438	<0.001	70.071	<0.001	7.899	<0.001
	杂草地上生物量 AGB of other forbs	49.546	<0.001	12.445	<0.001	9.058	<0.001

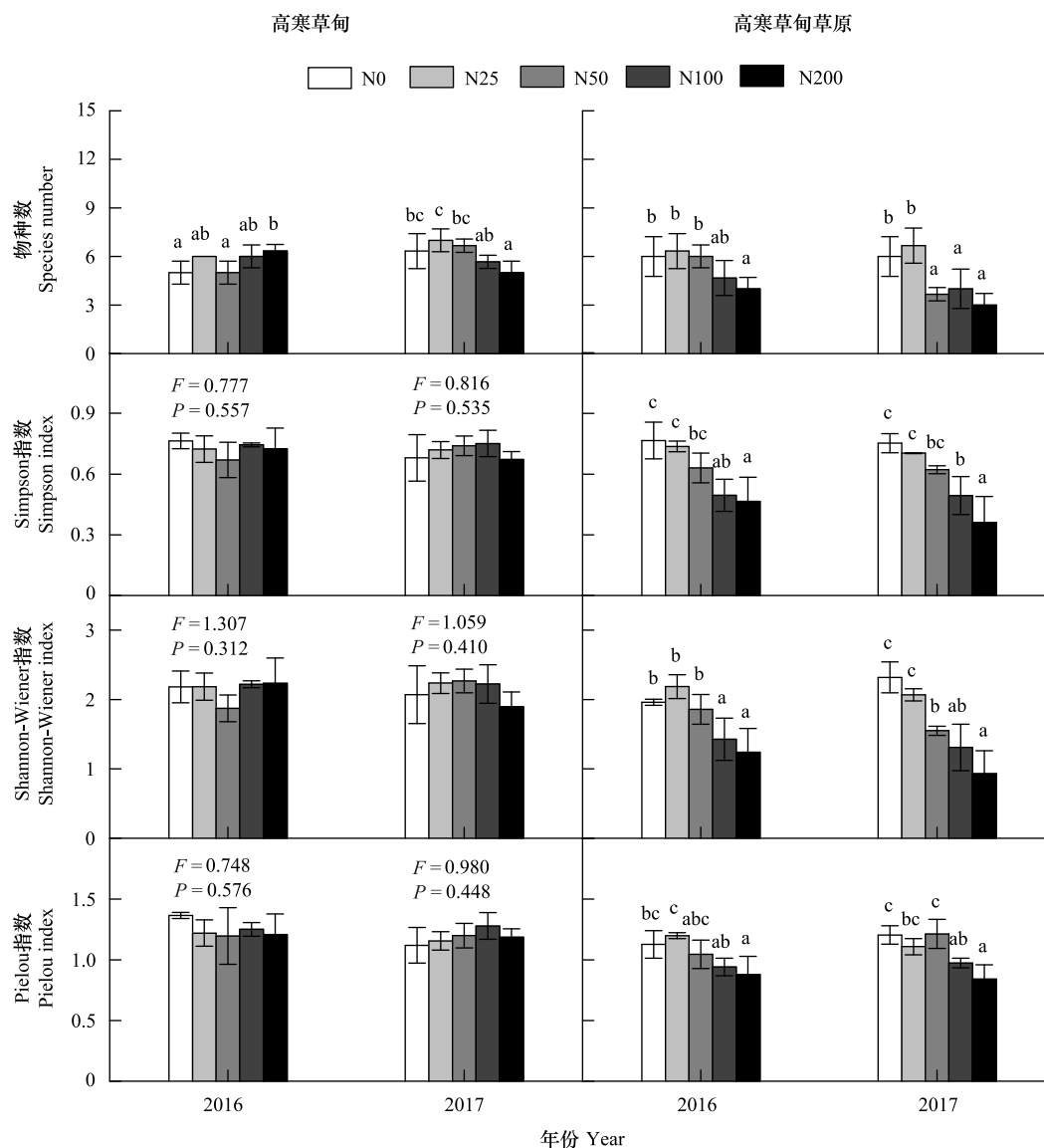


图1 施氮对高寒草甸和高寒草甸草原物种多样性、辛普森指数、香农威纳指数和 Pielou 多样性指数的影响

Fig.1 Effects of nitrogen addition on plant species number, Simpson index, Shannon-Wiener index and Pielou index in alpine meadow and alpine meadow-steppe, respectively

N0, N25, N50, N100, N200 代表分别对照, 25, 50, 100, 200 kg N hm⁻² a⁻¹; 图中数据代表每个处理 4 个重复的均值, 误差棒代表标准差; 相同年份的不同小写字母代表不同施氮梯度有显著差异 ($P < 0.05$), 未标出的代表差异不显著 ($P > 0.05$)

重复测定方差分析显示, 施氮对高寒草甸其他杂草植物地上生物量无显著影响 (表 1, $P = 0.068$), 年际之间也无显著差异 (表 1, $P = 0.155$)。通过对每年施氮影响的单独分析发现, 显著影响只出现在 2016 年, 随着施氮剂量的提高, 杂草植物地上生物量逐渐增加 (图 2)。施氮对高寒草甸草原其他杂草植物地上生物量存在显著影响 (表 1, $P < 0.001$), 年际之间也无显著差异 (表 1, $P < 0.001$)。随着施氮剂量的提高, 杂草植物地上生物量呈现先增加后降低趋势 (图 2)。

2.3 不同类型草地敏感性及其影响因子分析

禾草植物是对氮输入最敏感的植物功能群, 所以利用禾草植物的反应进行氮饱和阈值的估算。不管是高寒草甸还是高寒草甸草原, 随着施氮剂量的增加, 禾草植物的响应比呈现先增加后降低的单峰趋势 (图 3)。

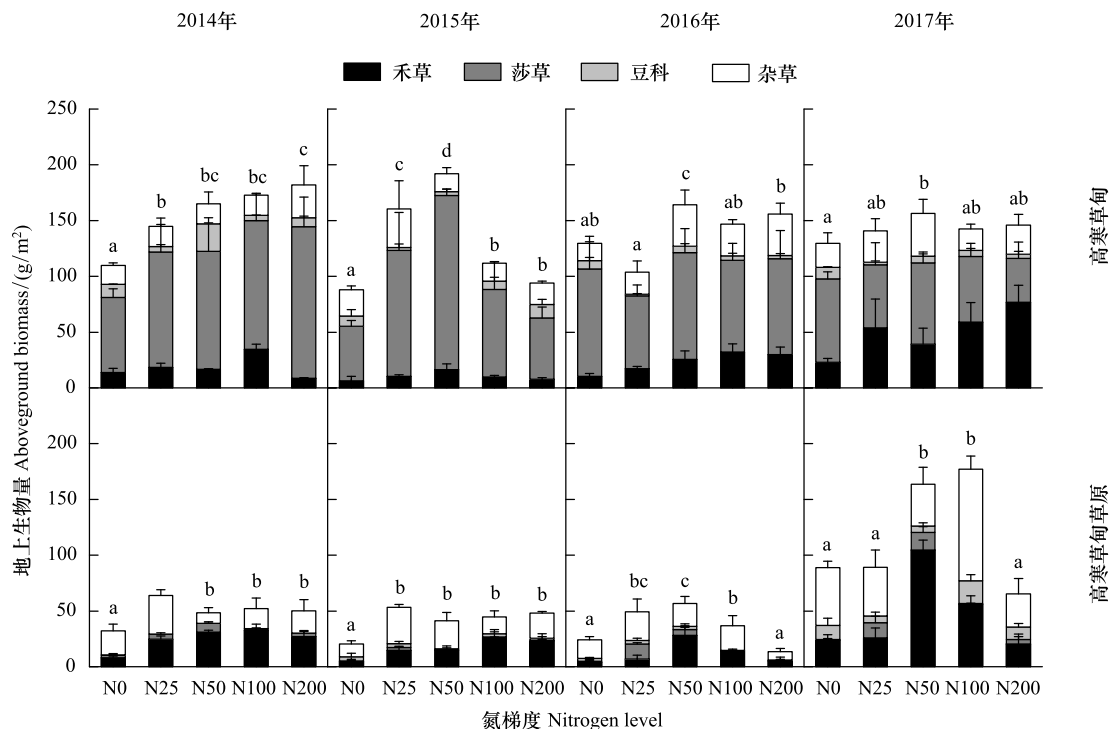


图2 施氮对高寒草甸和高寒草甸草原群落总地上生物量的影响

Fig.2 Effects of nitrogen addition on aboveground biomass of total community in alpine meadow and alpine meadow-steppe, respectively

高寒草甸和高寒草甸草原的饱和阈值分别是 109.5 、 $125.8 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$, 高寒草甸草原对施氮的敏感性低于高寒草甸(图3)。

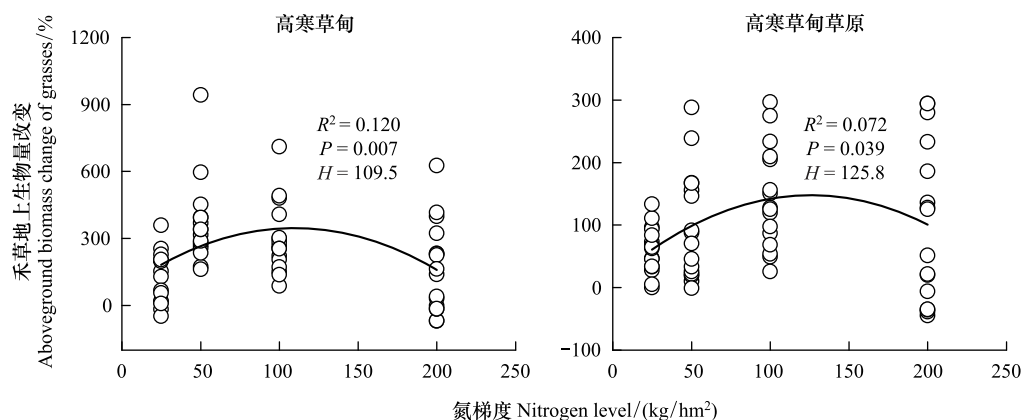


图3 不同高寒草地施氮的敏感性分析

Fig.3 Analysis on the sensitivity of different alpine grasslands to nitrogen addition

H 代表拟合抛物线顶点对应的氮梯度

通过对高寒草甸和高寒草甸草原降雨量分析发现,2013—2017年平均降雨量分别是 498.3 、 343.6 mm , 高寒草甸比高寒草甸草原降雨量高 45% (图4, $P=0.005$)。同时,通过对两种高寒草地土壤总氮含量分析发现,高寒草甸总氮含量显著高于高寒草甸草原(图4, $P<0.001$)。进一步分析发现,两种高寒草地氮饱和阈值

与降雨量、土壤基肥养分含量均呈负相关关系(图4),即随着降雨量的降低高寒草地对外源氮输入越来越不敏感。这也说明高寒草地对氮输入的响应不仅受气候因子的调控,还受与气候因子相关的土壤基肥养分含量的影响。

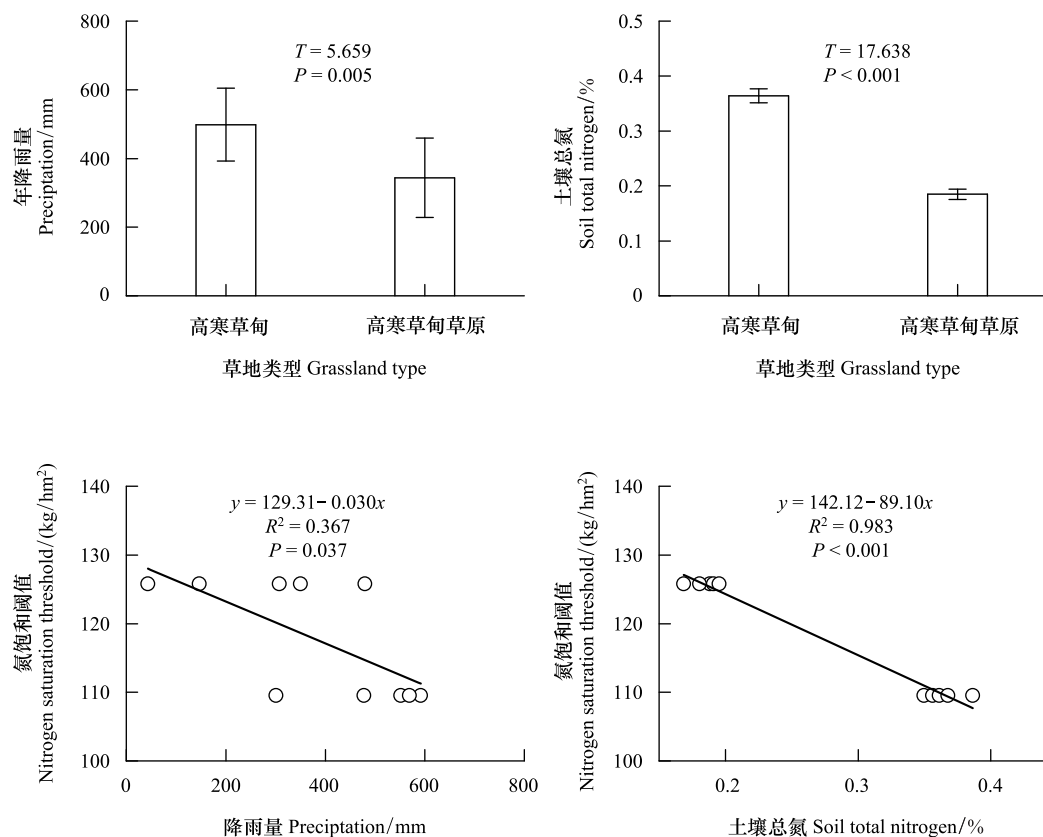


图4 不同高寒草地 2013—2017 年均降雨量与土壤总氮含量比较及其与氮饱和和阈值的关系

Fig.4 Comparison of precipitation from 2013 to 2017 and soil total nitrogen in different grassland types, as well as the correlations between these two factors and nitrogen saturation threshold

3 讨论

我们的研究的表明,外源氮输入对高寒草甸物种丰富度存在年际间差异:2016 年随着施氮量的提高,物种丰富度逐渐增加,2017 年呈现逐渐降低的趋势,且施氮对高寒草甸物种多样性指数均无显著影响。高寒草甸作为成熟稳定的高寒生态系统类型,对施氮的响应较慢。高寒草甸的优势物种为高山嵩草,属于寒中生密丛型多年生草本植物,须根系相当发达,与其他植物根系交织一起形成草毡层,对外源氮输入增加的响应不敏感。高寒草甸草原呈现不同的规律,随着施氮量的提高物种丰富度和多样性均呈现逐渐降低的趋势,这与多数已有研究结论一致。Bai 等^[11]研究了氮素添加对内蒙古成熟和退化草原生物多样性和生态系统功能的影响,发现氮素添加明显降低了成熟草原的物种丰富度。Ren 等^[21]通过添加氮、磷、钾和水等营养物质研究了不同组合的资源添加对高寒草甸植物群落物种丰富度和生产力的影响,结果表明,随着施加资源组合数量的增加物种多样性降低。一般来讲,氮肥作为速效养分,极易在短时间内被喜氮植物吸收利用,使其生物量极大增加。施肥提高了土壤中可利用资源的含量,使植物之间由地下部分对矿质资源的竞争转化为地上部分对光的竞争。物种之间对光的竞争降低了植物群落的物种多样性。Hautier 等^[22]认为,在施氮后的草原群落植被

下层增加光照,可以有效地缓解植物多样性的降低。Ren 等^[21]认为物种之间对群落下层光的竞争是资源添加导致物种多样性降低的主要原因之一。同时,施氮导致的土壤理化性质的改变也是引起物种多样性降低丧失的重要原因^[23-24]。

施肥第二年,随着施氮量提高,高寒草甸地上生物量呈现逐渐增加趋势,随着施肥时间的延长地上生物量呈现先增加后降低的趋势;随着施氮量提高,高寒草甸草原地上生物量均呈现先增加后降低的趋势。这与已有的多数研究结论一致,即生态系统生产对氮输入增加存在饱和现象,即低氮输入会提高草地生产,而过量氮输入不仅不会持续增加草地生产,还可能会引起生产力降低^[11,13-14,16]。但高寒草甸在施肥开始初期表现出地上生物量逐渐增加的趋势,这说明高寒草甸生产受氮限制,高剂量施氮依然会促进群落生产。研究表明,生态系统对氮输入的响应并不总是线性的,氮输入导致的氮饱和会使得生态系统向不同的方向发展,氮饱和发生在当外源氮输入超过植物和微生物的需求时^[25]。

对于外源氮输入增加,高寒草地中不同植物功能群的响应存在差异。随着施氮剂量的增加,高寒草甸禾草植物虽然表现出先增加后降低的趋势,但其在群落中的比例随着氮输入年份的增长逐渐增加,而莎草植物比例随着施氮时间的增长呈现逐渐降低的趋势。高寒草甸草原中莎草植物所占比例较低,随着施氮剂量的增加,莎草植物虽然表现出先增加后降低的趋势,所以高剂量施氮不利于莎草植物生长。与之相反的是,禾草比例随着施氮时间的延长,沿施氮梯度的增加逐渐升高。杂草植物比例随着施氮时间的延长,沿施氮梯度的增加逐渐降低。禾草是高寒草甸草原的植物优势功能群,长期氮输入使得禾草植物在群落中优势度进一步增加。禾草对氮输入反应敏感,氮肥作为速效养分,极易在短时间内被对氮素需求强烈的禾草植物吸收利用,从而使其生物量增加^[26-27]。同时,由于禾草植物高度比较高,处于植物群落的上方,不会受到光资源的限制^[22],故其生产受到施肥处理的显著促进。长期氮输入会改变高寒草地的群落结构,使得禾草植物在群落中优势度逐渐增加。这虽然会增加可食性牧草所占的比例,但单一功能群植物的提高会造成生物多样性的丧失和群落稳定性的降低,不利于高寒草地的气候异常等外界干扰的抵抗。

同时利用禾草和群落总生物量的反应估算的高寒草甸和高寒草甸草原的氮饱和阈值分别是 109.5、125.8 kg N hm⁻² a⁻¹,高寒草甸草原对施氮的敏感性低于高寒草甸。高寒草甸地处羌塘高原东部半湿润区,对氮输入的反应比较敏感,但由于群落结构的差异,本研究高寒草甸的研究结果高于在青藏高原当雄高寒草原化草甸的研究结果(50 kg N hm⁻² a⁻¹)^[16]。高寒草甸草原的饱和阈值接近于内蒙古温带草原的研究结果,Bai 等^[11]研究发现,能引起温带草原地上生物量、物种丰富度和植物功能群组成产生显著变化的阈值是 105 kg N hm⁻² a⁻¹。已有研究表明,相对于较少降雨的干旱地区,高降雨量地区的施肥会引起更大群落生产力的变化。一般来讲,天然草地的植被生产力通常受水分和养分的共同限制,这在本文的相关分析中得到验证(图 4)。降雨较少的干旱地区(如高寒草甸草原区)群落生产的主要限制因子是水分,低的水分可利用性导致添加的养分不能变成植被易于吸收利用的形态。降雨较多的地区(如高寒草甸区)水分不是群落生产的主要限制因子,而养分多寡变成主要的限制因素,故对外源养分输入更加敏感。高寒草甸草原地处高寒草甸向典型高寒草原的过渡地带,植物种类兼具高寒草甸和草原的特征,植物群落结构对外源氮输入响应更加显著。

确定不同类型高寒草地氮的饱和阈值对于不同类型草地的管理十分重要。受气候变化和人类过度放牧的共同影响,青藏高原高寒草地呈现大面积退化趋势^[28]。对于退化草地的恢复改良来说,合理、平衡的施肥对退化草地的恢复与改良具有积极的作用^[5-6],如果施肥量高于氮饱和阈值,不仅不会改善草地质量,反而会引起群落功能降低、土壤酸化等一系列的环境问题,故施肥量的选择应该在不同类型高寒草地的氮饱和阈值内。

参考文献 (References):

- [1] Vitousek P M, Howarth R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? Biogeochemistry, 1991, 13(2): 87-115.

- [2] Galloway J N, Schlesinger W H, Levy II H, Michaels A, Schnoor J L. Nitrogen fixation; anthropogenic enhancement-environmental response. *Global Biogeochemical Cycles*, 1995, 9(2): 235-252.
- [3] Phoenix G K, Booth R E, Leake J R, Read D J, Grime J P, Lee J A. Effects of enhanced nitrogen deposition and phosphorus limitation on nitrogen budgets of semi-natural grasslands. *Global Change Biology*, 2003, 9(9): 1309-1321.
- [4] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, Likens G E, Matson P A, Schindler D W, Schlesinger W H, Tilman D G. Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecological Applications*, 1997, 7(3): 737-750.
- [5] 孙磊, 王向涛, 魏学红, 杨晓梅, 武高林. 不同恢复措施对西藏安多高寒退化草地植被的影响. *草地学报*, 2012, 20(4): 616-620.
- [6] 宗宁, 石培礼, 牛犇, 蒋婧, 宋明华, 张宪洲, 何永涛. 氮磷配施对藏北退化高寒草甸群落结构和生产力的影响. *应用生态学报*, 2014, 25(12): 3458-3468.
- [7] Bobbink R, Hornung M, Roelofs J G M. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*, 1998, 86(5): 717-738.
- [8] Stevens C J, Dise N B, Mountford J O, Gowing D J. Impact of nitrogen deposition on the species richness of grasslands. *Science*, 2004, 303(5665): 1876-1879.
- [9] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, Caldeira M C, Diemer M, Dimitrakopoulos P G, Finn J A, Freitas H, Giller P S, Good J, Harris R, Hogberg P, Huss-Danell K, Joshi J, Jumpponen A, Körner C, Leadley P W, Loreau M, Minns A, Mulder C P H, O'Donovan G, Otway S J, Pereira J S, Prinz A, Read D J, Scherer-Lorenzen M, Schulze E D, Siamantziouras A S D, Spehn E M, Terry A C, Troumbis A Y, Woodward F I, Yachi S, Lawton J H. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 1999, 286(5442): 1123-1127.
- [10] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379(6567): 718-720.
- [11] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Naeem S, Pan Q M, Huang J H, Zhang L X, Han X G. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, 2010, 16(1): 358-372.
- [12] Clark C M, Tilman D. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 2008, 451(7179): 712-715.
- [13] Bowman W D, Gartner J R, Holland K, Wiedermann M. Nitrogen critical loads for alpine vegetation and terrestrial ecosystem response: are we there yet? *Ecological Applications*, 2006, 16(3): 1183-1193.
- [14] Bowman W D, Murgel J, Blett T, Porter E. Nitrogen critical loads for alpine vegetation and soils in Rocky Mountain National Park. *Journal of Environmental Management*, 2012, 103: 165-171.
- [15] Chen W Q, Zhang Y J, Mai X H, Shen Y. Multiple mechanisms contributed to the reduced stability of Inner Mongolia grassland ecosystem following nitrogen enrichment. *Plant and Soil*, 2016, 409(1/2): 283-296.
- [16] Zong N, Shi P L, Song M H, Zhang X Z, Jiang J, Chai X. Nitrogen critical loads for an alpine meadow ecosystem on the Tibetan Plateau. *Environmental Management*, 2016, 57(3): 531-542.
- [17] Chen H, Zhu Q A, Peng C H, Wu N, Wang Y F, Fang X Q, Gao Y H, Zhu D, Yang G, Tian J Q, Kang X M, Piao S L, Ouyang H, Xiang W H, Luo Z B, Jiang H, Song X Z, Zhang Y, Yu G R, Zhao X Q, Gong P, Yao T D, Wu J H. The impacts of climate change and human activities on biogeochemical cycles on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Global Change Biology*, 2013, 19(10): 2940-2955.
- [18] 曹广民, 张金霞. 中国嵩草草甸. 北京: 科学出版社, 2001.
- [19] Wu J S, Shen Z X, Zhang X Z. Precipitation and species composition primarily determine the diversity-productivity relationship of alpine grasslands on the Northern Tibetan Plateau. *Alpine Botany*, 2014, 124(1): 13-25.
- [20] Zhao G S, Shi P L, Wu J S, Xiong D P, Zong N, Zhang X Z. Foliar nutrient resorption patterns of four functional plants along a precipitation

- gradient on the Tibetan Changtang Plateau. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(18): 7201-7212.
- [21] Ren Z W, Li Q, Chu C J, Zhao L Q, Zhang J Q, Ai D, Yang Y B, Wang G. Effects of resource additions on species richness and ANPP in an alpine meadow community. *Journal of Plant Ecology*, 2010, 3(1): 25-31.
- [22] Hautier Y, Niklaus P A, Hector A. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 2009, 324(5927): 636-638.
- [23] Chen D M, Lan Z C, Bai X, Grace J B, Bai Y F. Evidence that acidification-induced declines in plant diversity and productivity are mediated by changes in below-ground communities and soil properties in a semi-arid steppe. *Journal of Ecology*, 2013, 101(5): 1322-1334.
- [24] Wei C Z, Yu Q, Bai E, Lü X T, Li Q, Xia J Y, Kardol P, Liang W J, Wang Z W, Han X G. Nitrogen deposition weakens plant-microbe interactions in grassland ecosystems. *Global Change Biology*, 2013, 19(12): 3688-3697.
- [25] Aber J D, Nadelhoffer K J, Steudler P, Melillo J M. Nitrogen saturation in northern forest ecosystems: excess nitrogen from fossil fuel combustion may stress the biosphere. *Bioscience*, 1989, 39(6): 378-386.
- [26] Walker M D, Webber P J, Arnold E H, Ebert-May D. Effects of interannual climate variation on aboveground phytomass in alpine vegetation. *Ecology*, 1994, 75(2): 393-408.
- [27] Wang W Y, Ma Y G, Xu J, Wang H C, Zhu J F, Zhou H K. The uptake diversity of soil nitrogen nutrients by main plant species in *Kobresia humilis* alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Science China Earth Sciences*, 2012, 55(10): 1688-1695.
- [28] Gao Q Z, Li Y E, Wan Y F, Lin E D, Xiong W, Jiangcun W Z, Wang B S, Li W F. Grassland degradation in Northern Tibet based on remote sensing data. *Journal of Geographical Sciences*, 2006, 16(2): 165-173.