

DOI: 10.5846/stxb202006011413

曹丰丰, 刘瑞雪, 黄国柱, 吴泓瑾, 赵传燕, 李伟斌. 短期氮添加对祁连山亚高山草地生产力及植物多样性的影响. 生态学报, 2021, 41(12): 5034-5044.

Cao F F, Liu R X, Huang G Z, Wu H J, Zhao C Y, Li W B. Effect of short-term nitrogen addition on productivity and plant diversity of subalpine grassland in Qilian Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(12): 5034-5044.

短期氮添加对祁连山亚高山草地生产力及植物多样性的影响

曹丰丰, 刘瑞雪, 黄国柱, 吴泓瑾, 赵传燕, 李伟斌*

兰州大学草地农业生态系统国家重点实验室; 兰州大学农业农村部草牧业创新重点实验室; 兰州大学草地农业教育部工程研究中心; 兰州大学草地农业科技学院, 兰州 730020

摘要: 全球氮沉降速率的急剧增加已显著地改变了生态系统的生产力及稳定性, 特别是在受 N 限制较严重的亚高山草地生态系统。虽然氮沉降增加对草地生产力和植物多样性影响的研究报道已经很多, 但是氮素沉降的生态效应因气候区、草地系统类型、加氮水平、氮肥类型和试验时间长短等不同而差别很大。为了评估氮沉降增加对亚高山草地植物物种多样性和生产力的影响, 通过在祁连山中部亚高山草地设置不同氮添加水平(0、2、5、10、15、25 g N m⁻² a⁻¹ 和 50 g N m⁻² a⁻¹) 的短期氮沉降增加模拟试验, 探讨了生产力和物种多样性对不同水平氮添加的响应。结果显示: 氮添加增加了禾本科(垂穗披碱草、赖草和草地早熟禾)和莎草科(矮嵩草)的地上生产力及其在群落生产力中所占的比例, 主要表现在氮添加增加了禾本科和莎草科的株高和株数, 降低了其他科(鹅绒委陵菜和葛缕子)的株高和株数; 与生产力相比, 植物多样性对氮添加的响应较慢, 总体随着氮添加量的增加呈下降趋势但未达到显著水平; 植物多样性与生产力呈显著的负相关关系。研究结果表明氮添加有助于提高禾本科和莎草科的生产力, 进而提高群落生产力, 但其他科的植物会被逐渐替代, 导致群落植物物种多样性降低。研究结果可为我国亚高山草地的持续性管理提供一定的理论基础。

关键词: 亚高山草地生态系统; 氮沉降; 物种多样性; 地上生产力

Effect of short-term nitrogen addition on productivity and plant diversity of subalpine grassland in Qilian Mountains

CAO Fengfeng, LIU Ruixue, HUANG Guozhu, WU Hongjin, ZHAO Chuanyan, LI Weibin*

State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystem; Ministry of Agriculture and Rural Affairs Key Laboratory of Grassland Livestock Industry Innovation; Ministry of Education Engineering Research Center of Grassland Industry, College of Pastoral Agriculture Science and Technology; Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: Global atmospheric nitrogen deposition has increased steadily since the 20th century, and has significantly changed the stability and productivity of terrestrial ecosystems, especially in the N-limited alpine grassland ecosystems. Although there have been many research reports on the effects of increased nitrogen deposition on grassland productivity and plant diversity, the ecosystem effects of nitrogen deposition varied depending on the climate zones, grassland types, nitrogen addition levels, nitrogen types and experiment duration. In this study, we manipulated the rates of nitrogen addition (0, 2, 5, 10, 15, 25, and 50 g N m⁻² a⁻¹) in an subalpine grassland in Qilian Mountains, China, between 2018 and 2019, and assessed the effect of the short-term simulated nitrogen deposition on plant species diversity and productivity. The results

基金项目: 国家重点研发计划(2019YFC0507401); 兰州大学中央高校基本科研业务费专项资金(zujbky-2019-kb43); 国家自然科学基金项目(31901130); 中国博士后科学基金资助项目(2020M673532)

收稿日期: 2020-06-01; 网络出版日期: 2021-04-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liweibin@lzu.edu.cn

showed that nitrogen addition significantly increased the aboveground productivity of Gramineae (*Elymus nutans*, *Leymus secalinus* and *Poa pratensis*) and Cyperaceae (*Kobresia humilis*) and their proportion of the aboveground productivity in the community, which was mainly manifested in the significantly increased plant height and number of Gramineae and Cyperaceae with nitrogen addition. Compared to the Gramineae and Cyperaceae, nitrogen addition decreased the plant height and number for other families (*Potentilla anserine* and *Carum carvi*). In addition, the response of plant diversity to nitrogen addition was much slower than the response of the primary productivity, and the plant diversity generally decreased as the nitrogen addition rates increasing, although the decreased trend was not significant. Moreover, we found a significantly negative correlation between plant diversity and their productivity. These results showed that nitrogen addition could improve the productivity of both Gramineae and Cyperaceae, which subsequently improving the community productivity, whereas other families would be excluded gradually, leading to the loss of plant species diversity. Our results provide a synthetic understanding of the effects of simulated nitrogen deposition on plant species diversity and productivity in alpine grassland, as well as the theoretical basis for the sustainable management in subalpine Grassland in China.

Key Words: subalpine grassland ecosystem; nitrogen deposition; species diversity; aboveground productivity

近年来,由于气候变化和人类活动的影响,全球范围内大气氮沉降量急剧增加。其中,我国平均大气氮沉降速率已从 1980 的 $13.2 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 增加至 2010 的 $21.1 \text{ kg hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$,且今后还将继续增加^[1],已成为继欧洲和北美后氮沉降的新“热点”区域。氮沉降增加对草地生态系统的影响具有两面性:一方面,氮沉降增加可以提高土壤中的氮营养元素含量,在一定程度上有利于提高植物群落的生产力^[2-5];另一方面,过量的氮沉降增加能够引起土壤酸化且改变不同物种的竞争能力,从而影响植物群落的多样性^[6-8]。草地生产力和植物多样性都是评价草地生态系统结构和功能的重要指标^[9],明确氮沉降对亚高山草地植物群落生产力及物种多样性的影响对于草地生态系统的可持续管理以及积极应对全球氮沉降量增加具有极大的现实意义。

国内外学者通过模拟氮沉降试验展开了相关研究,结果表明氮沉降增加对草地生态系统地上生产力的研究结果基本一致,即氮沉降增加促进了植物地上部分的生物量^[10-11]。而氮沉降增加对物种多样性影响的研究结论并不完全一致,目前植物物种多样性对氮添加的响应主要存在正效应^[12]、负效应^[13]和无明显效应^[14]3 种结果,且引起这三种结果的主要原因在不同的研究中并不一致。例如:郑华平等^[15]在高寒沙化草地的研究结果表明氮添加增加物种多样性的主要原因是沙化草地物种丰富度基数低,植被群落间竞争引起的负效应要远远低于施肥驱动增加的丰富度。王玉冰等^[16]对内蒙古典型草原长达 18 年的氮添加试验结果表明氮添加降低了群落物种多样性且丧失程度随着施氮年份的延长而增大;而且物种多样性的降低是植物本身特性(生长速率大小)与光竞争共同造成的。张云海^[7]对内蒙古温带草原的 5 年氮添加试验也得出了相似的结果,但物种多样性的降低主要是由于土壤酸化和铵离子毒害所引起的。另外,张涛等^[17]在青藏高原高寒草地的氮添加试验结果显示氮添加对物种多样性并无显著影响,分析原因后认为可能是由于其他限制因子(如磷和水分等)使物种间的竞争并不能达到降低物种多样性的程度。除此之外,也有研究结果表明氮添加对草地群落物种多样性的影响还与草地的退化程度有关^[18]。由此可见,在不同草地生态系统中,不同物种在植物群落中所占的比例不同,且它们对氮素添加的响应规律也不一致,最终使群落植物多样性对氮素添加的响应出现差异。

物种多样性与生产力的关系一直以来是国内外学者关注的焦点,处理好两者的关系可以提高草地群落的稳定性,实现生态系统的可持续发展^[13]。然而,上述生产力和物种多样性对氮添加的不同步响应增加了两者关系变化的复杂性。现有的相关研究结果仍存在较大争议,两者之间可能呈正相关、负相关、驼峰型关系或无显著的相关关系^[19-21]。综上所述,氮沉降对草地生产力、植物多样性以及二者关系的影响仍无一致定论,且主要原因与不同研究地的基底物种组成和土壤属性(如氮限制程度和 pH 等)有关。因此,为了进一步提高对氮沉降增加背景下草地生态系统结构和功能影响的认识,还需要对不同草地类型生产力和物种多样性的变化

程度展开研究,尤其是现有研究结果相对较少的亚高山草地系统。

祁连山是我国西北地区主要的生态安全屏障和天然草牧业发展区,而亚高山草地在祁连山的分布较广。同时又因其特殊的地理位置,极端高冷的气候条件,植物生长对环境的变化十分敏感^[22]。氮沉降的急剧增加将会影响到亚高山草地群落的结构和功能等,对亚高山草地的利用和植物多样性维持带来了极大的影响。虽然氮沉降增加对草地生产力和植物多样性影响的研究报道已经很多,但是氮素沉降的生态效应因气候区、草地系统类型、加氮水平、氮类型和试验时间等不同而差别很大。因此,本研究以祁连山中部亚高山草地为研究对象,通过模拟不同水平的氮沉降增加试验,探讨了氮沉降增加对祁连山亚高山草地生态系统生产力及其物种多样性的影响,为大气氮沉降持续增加背景下该生态系统的适应性管理提供科学依据,并解决以下科学问题:(1)在大气氮沉降不断增加的条件下,亚高山草地群落的地上生产力如何变化。(2)亚高山草地群落的植物物种多样性怎样变化。(3)植物物种多样性和生产力的关系是呈现一个怎样的模式。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于祁连山国家级自然保护区中部的天涝池流域(38°20′—38°30′N,99°44′—99°59′E),属于祁连山中段黑河上游。研究区属于亚高山半干旱、半湿润山地森林草原气候:年均气温-0.6—2.0℃,年降水量435.5 mm且主要集中在5—9月,占全年降水量的89.2%;年蒸发量1051.7 mm,年平均相对湿度为60%,年日照时数1892.6 h,无霜期90 d^[23]。本研究以海拔3010 m的亚高山草地为研究对象,土壤类型为山地灰褐土,该区地势平坦、草种分布均一,主要建群物种有垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、葛缕子(*Carum carvi*)、赖草(*Leymus secalinus*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、车前(*Plantago asiatica*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)等,盖度接近100%,生长季的平均生长高度为30 cm左右^[24]。在本实验开始之前,此实验区域内没有任何实验处理。

1.2 试验设计

本试验采用随机区组试验设计,共设立7个氮添加处理水平(0、2、5、10、15、25 g N m⁻² a⁻¹和50 g N m⁻² a⁻¹)和1个完全对照处理(CK;既不添加氮肥,也不加水或砂子)。每个处理设置6个重复。试验小区为6 m×6 m的正方形,共48个样方,小区之间设置了>1 m的缓冲带。所使用的氮肥为尿素(总N≥46.0%),氮添加处理于2018年8月底开始,平均每两月施肥一次:在生长季(5—10月),把称好的尿素溶解在5 L水里,然后用喷雾器均匀地喷施到对应的实验小区内;在非生长季(11月—翌年4月),将称好的尿素与等量经过焙烧的细砂混合,再均匀地撒入对应的实验小区内^[7]。为了避免除氮素以外的其它因素的影响,除了完全对照处理以外,所有实验小区每年均加入了完全等量的水和砂子。

1.3 样方本底调查

1.3.1 本底植物多样性调查

在2018年氮处理开始前(8月中旬),在每个实验样方内随机选取一个2 m×0.5 m的小样方,进行群落调查,为了避免边缘效应,小样方距小区边缘的距离大于50 cm,分别记录样方内的物种数,并测定各物种的株高和株数,最后通过计算得出物种多样性指数。

1.3.2 本底植物地上生产力

植物多样性调查结束后,将样方内的所有植物齐地收割,按物种分类并装入纸袋带回实验室。置于烘箱将其杀青(75℃)并烘干至恒重(65℃,48 h),然后称重。对所有物种的生物量进行累加以计算单位面积内的群落生物量,并以此代表当年群落的地上净初级生产力^[25]。之后计算了样地内各物种的相对生产力(相对生产力为该物种的地上生物量占群落总生物量的比率),结果如表1所示。

1.3.3 土壤样品获取与测定

在每个刚剪完地上植物的样方内,利用直径为5 cm的土钻收集样方内不同深度(0—10 cm和10—

30 cm)的土壤样品,每个小区内随机取 2 钻,然后将其混合。随后将收集的土壤样品风干、磨细过筛(60 目),用于测定土壤 pH、土壤全氮和全磷。土壤全氮和全磷用硫酸消煮-流动注射分析仪法测定,土壤 pH 用酸度计(PB-10, Sartorial, Germany)测定,其中水土比 2.5:1^[26],结果如表 2 所示。

表 1 样区内主要物种名录及其地上相对生产力
Table 1 List of main species in the sample area and their relative productivity above ground

物种 Species	简写 Abbreviation	科 Family	相对生产力±标准误差/% Relative productivity+Standard error
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> Griseb.	<i>E.n.</i>	禾本科	38.46±2.17
葛缕子 <i>Carum carvi</i> L	<i>C.c</i>	伞形科	25.48±1.97
矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i> (C.A.Mey ex Trautv) Serg.)	<i>K.h.</i>	莎草科	10.93±0.75
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i> L	<i>P.a.</i>	蔷薇科	7.31±0.88
赖草 <i>Leymus secalinus</i> Tzvel	<i>L.s.</i>	禾本科	6.70±1.03
草地早熟禾 <i>Poa pratensis</i> L.	<i>P.p.</i>	禾本科	5.60±0.57
甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i> Maxim	<i>P.k.</i>	玄参科	1.17±0.29
播娘蒿 <i>Descurainia sophia</i> (L.) Webb.ex Prantl	<i>D.s..</i>	十字花科	0.85±0.78
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i> L	<i>P.v.</i>	蓼科	0.47±0.23
高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i> (Maxim.) Ovcz.	<i>R.t.</i>	毛茛科	0.44±0.11
车前 <i>Plantago asiatica</i> L.	<i>Pl.a.</i>	车前科	0.37±0.14
翦股颖 <i>Agrostis stolonifera</i> L.	<i>A.s.</i>	禾本科	0.22±0.10
野胡萝卜 <i>Daucus carota</i> L.	<i>D.c.</i>	伞形科	0.21±0.05
湿地繁缕 <i>Stellaria uda</i> Williams	<i>S.u.</i>	石竹科	0.18±0.05
毛蕊老鹳草 <i>Geranium platyanthum</i> Duthie	<i>G.p.</i>	牻牛儿苗科	0.16±0.06
卷耳 <i>Cerastium arvense</i> L.	<i>C.a.</i>	石竹科	0.11±0.05
草玉梅 <i>Anemone rivularis</i> Buch.-Ham.	<i>A.r.</i>	毛茛科	0.11±0.05
洽草 <i>Koeleria macrantha</i> (Ledebour) Schultes	<i>K.m.</i>	禾本科	0.10±0.005

表 2 研究区土壤背景值
Table 2 Soil background value in the study area

土壤深度/cm Soil depth	pH	N 含量/(g/kg) Nitrogen content	P 含量/(g/kg) Phosphorus content
0—10	6.68±0.02	11.14±0.34	1.38±0.05
10—30	6.88±0.02	7.81±0.30	1.16±0.04

1.4 生物多样性测定与植物样品采集

在 2019 年生长期旺盛期(8 月中旬),对每个样方进行植物群落多样性调查、地上生产力的测定,方法同上。

1.5 数据处理

1.5.1 物种多样性指数的计算方法

采用 Shannon-Wiener 多样性指数(H)、Patrick 丰富度指数(R)和 Pielou 均匀度指数(E)评价群落多样性水平,各指标计算公式如下^[27]:

$$H = - \sum P_i \ln P_i \tag{1}$$

$$R = S \tag{2}$$

$$E = H / \ln S \tag{3}$$

$$P_i = W_i / W \tag{4}$$

式中, P_i 是物种 i 的相对生物量, S 为群落中的物种数, W_i 是该样方中物种 i 的干重, W 是该样方中所有物种的干重之和^[28]。

1.5.2 对氮沉降增加变化率计算

虽然本研究通过采用随机区组试验设计以减少样地在空间上的本底差异对试验结果的影响,但是为了验证分析结果的可靠性,本研究在分析各指标绝对量随不同氮添加水平的变化规律的同时,以 2018 年氮添加之前的本底调查数据为参照,分析了各指标在氮添加前后的变化速率(本文中将其简称之为变化率;CR)与氮添加水平间的关系。其计算公式如下:

$$CR = (V_{\text{氮添加后}} - V_{\text{氮添加前}}) / V_{\text{氮添加前}} \quad (5)$$

式中, V 表示各指标变量。

1.5.3 统计分析

使用 Excel 2010 将获取的基础数据进行整理与分析,采用 SPSS 24.0 进行数据统计分析。为了保证正态性和均匀性,在分析前对氮添加速率进行了对数转化。对氮添加量与地上生产力和物种多样性以及各指标的变化率进行线性回归分析。同时对物种多样性各指标和它们的变化率与群落地上生产力进行相关性分析。绘图利用 SigmaPlot 14.0 完成。

2 结果

2.1 群落地上生产力对氮沉降的响应

完全对照(CK)和未添加氮(N0)的群落地上生产力和群落地上生产力对氮沉降的变化率之间并无显著差异(图 1)。群落地上生产力($R^2 = 0.81$, $P < 0.05$)和群落地上生产力变化率($R^2 = 0.87$, $P < 0.05$)都随着氮添加量的增加而显著增加。不同浓度的氮添加处理均提高了草地群落地上生产力,当氮添加浓度为 $50 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 时,群落地上生产力较未添加氮时($0 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)提高了 37%。不同浓度氮添加促进了草地群落地上部分的生长,说明此生态系统存在一定程度的氮限制,氮添加后土壤中的可利用氮元素含量提高使得植物快速增长。

在物种水平上,本研究选取了相对生产力最高的 6 个主要建群物种,并对其株高和株数对氮添加的响应分析表明氮添加对植物株高和株数的影响存在明显的种间差异(图 2):氮添加提高了垂穗披碱草(*E.n.*)、矮嵩草(*K.h.*)、赖草(*L.s.*)和草地早熟禾(*P.p.*)的株高和株数,但是降低了葛缕子(*C.c.*)和鹅绒委陵菜(*P.a.*)的株高和株数。说明氮添加增加了禾本科(垂穗披碱草、赖草、草地早熟禾)和莎草科(矮嵩草)的地上生产力和

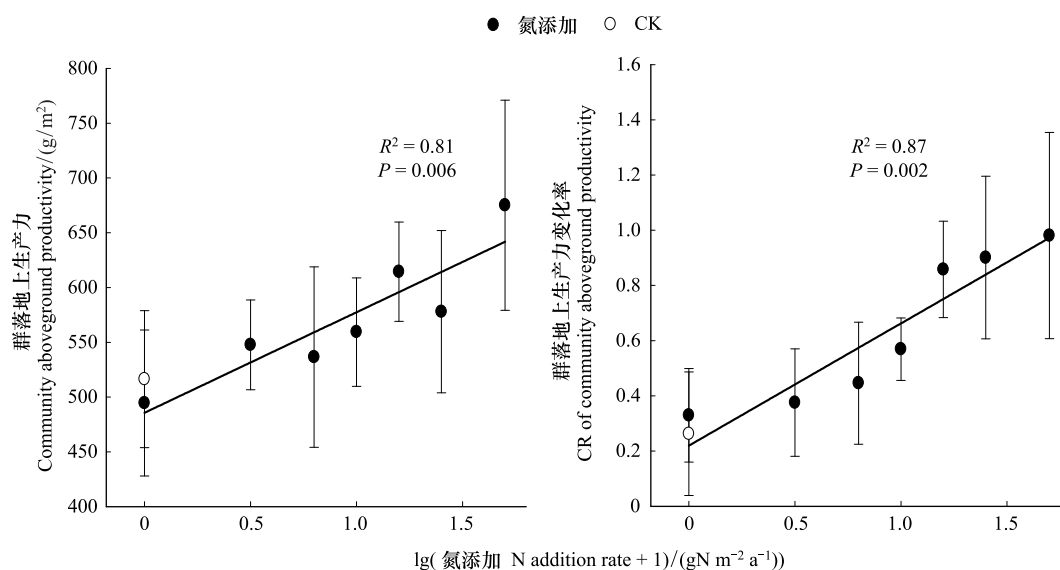


图 1 氮添加对群落地上生产力及变化率的影响

Fig.1 Effects of nitrogen addition on aboveground productivity and change rate of communities

竞争力,而降低了伞形科(葛缕子)和蔷薇科(鹅绒委陵菜)的地上生产力和竞争力。

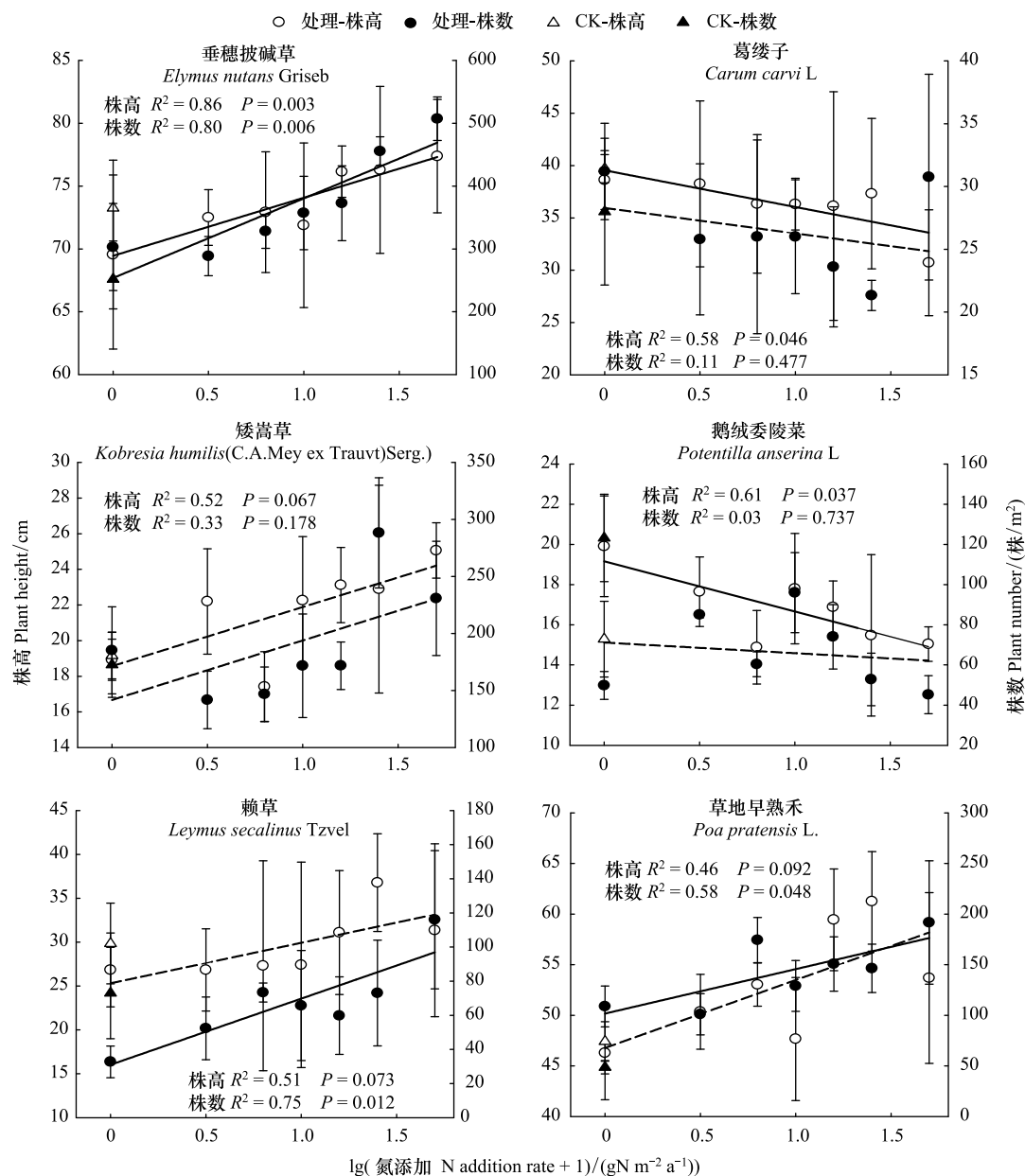


图2 氮添加对主要物种株高与株数的影响

Fig.2 Effects of nitrogen addition on plant height and number of major species

对主要物种按照相对生产力大小排序

2.2 物种多样性对氮沉降的响应

完全对照(CK)和未添加氮(N0)的物种多样性指数和物种多样性指数对氮沉降的变化率之间并无显著差异(图3)。香农指数($R^2 = 0.17$)和香农指数变化率($R^2 = 0.17$)均随着氮添加量的增加而降低,但在统计学上并不显著。同样,Pielou 均匀度($R^2 = 0.23$)和 Pielou 均匀度变化率($R^2 = 0.07$)也随着氮添加量呈下降趋势。Patrick 丰富度指数与氮添加量无关,而 Patrick 丰富度变化率随着氮添加量的增加而降低($R^2 = 0.24$)。所有指数及其变化率均在氮添加量为 $50 \text{ g N m}^{-2} \text{a}^{-1}$ 时最低,说明氮添加处理降低了群落种类的多样性和群落中物种分配的均匀程度以及物种数。

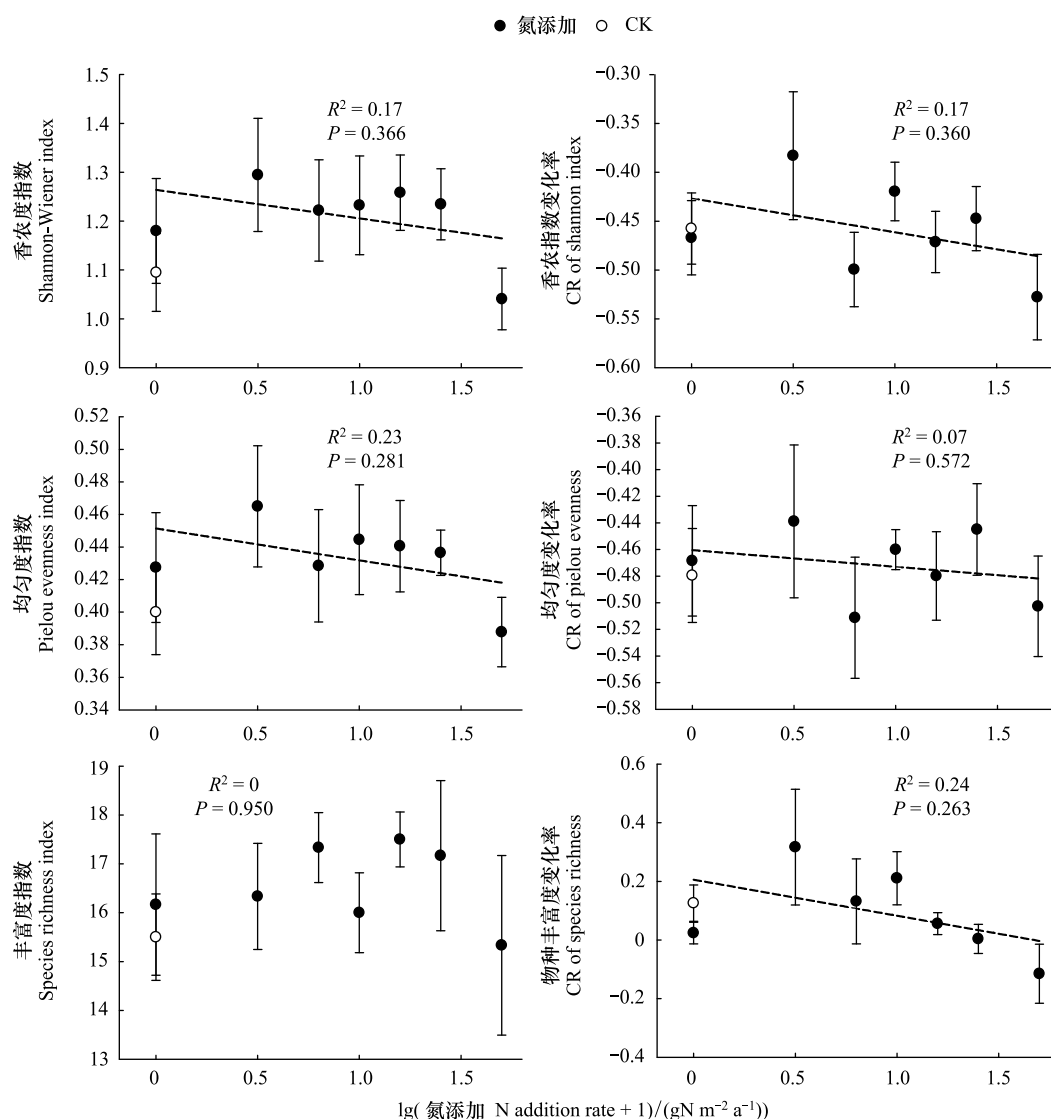


图3 氮添加对物种多样性及其变化率的影响

Fig.3 Effects of nitrogen addition on species diversity and change rate

2.3 地上生产力与物种多样性的关系

香农指数(图4; $R^2 = 0.10$, $P < 0.05$)与群落地上生产力呈显著的负相关关系,香农指数变化率(图4; $R^2 = 0.11$, $P < 0.05$)也与群落地上生产力变化率呈显著的负相关关系,而且与前两者关系的拟合度相近。Pielou 均匀度指数(图4; $R^2 = 0.13$, $P < 0.05$)与群落地上生产力呈显著的负相关关系,Pielou 均匀度指数变化率(图4; $R^2 = 0.10$, $P < 0.05$)也与群落地上生产力变化率呈显著的负相关关系;说明氮添加提高了群落地上生产力而降低了群落均匀度,使得群落分布不均匀化。而丰富度指数(图4; $R^2 = 0.00$, $P > 0.05$)与群落地上生产力无相关关系,丰富度指数变化率与群落地上生产力变化率关系同样不显著(图4; $R^2 = 0.01$, $P > 0.05$)。

3 讨论

本研究表明,随着氮素添加量的增加,群落地上生产力随之增加,说明氮素仍是该地区植物生产力的一个重要限制因子。之前的研究结果表明随着氮素水平的增加,地上生产力可能存在一个阈值,超过这个阈值后,氮肥效应对地上生产力的影响将减弱^[28]。而本研究并未发现阈值的可能原因有两个:(1)施氮时间较短。前

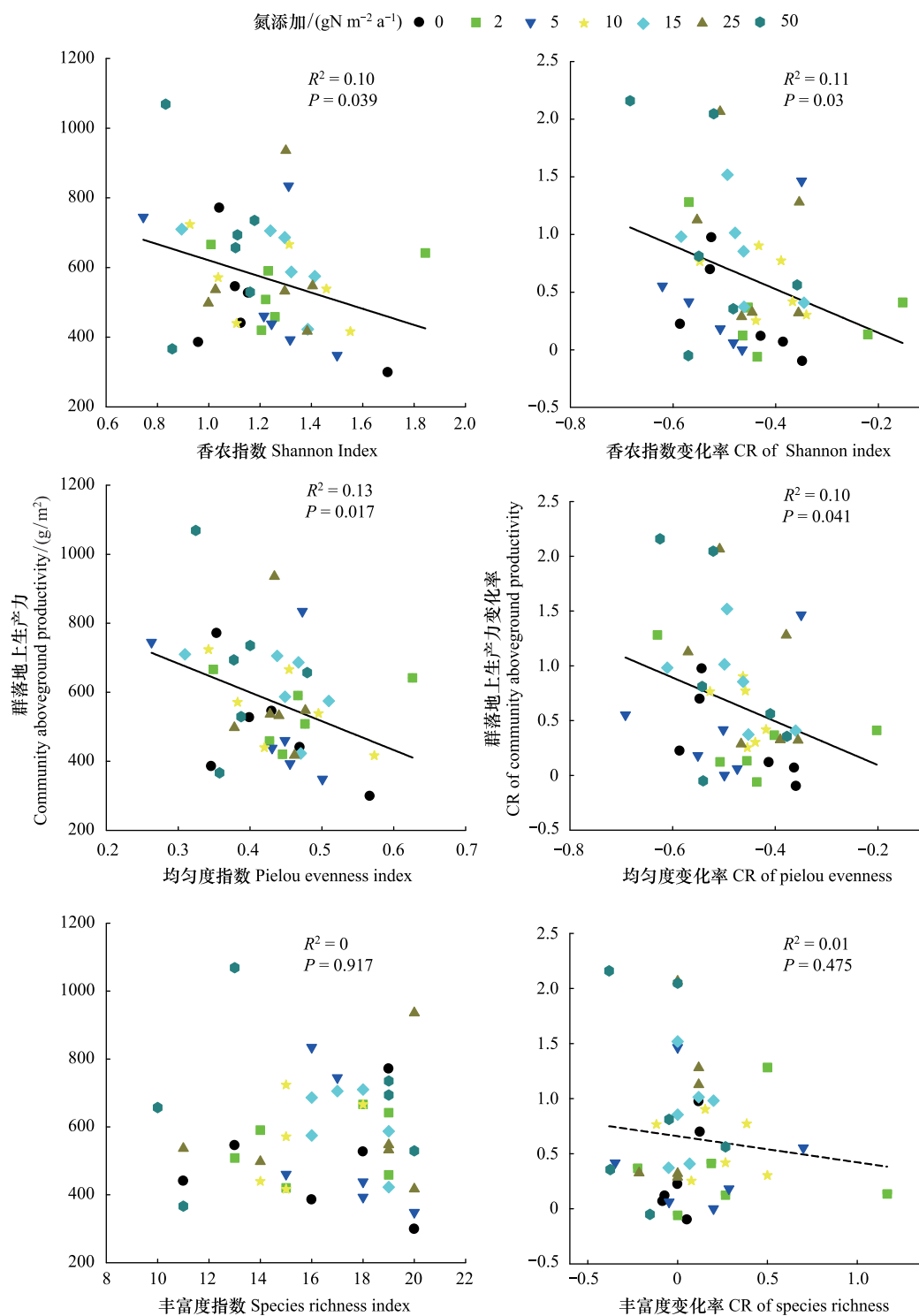


图4 物种多样性与地上生产力的关系

Fig.4 The relationship between species diversity and aboveground productivity

人通过综述氮沉降对中国陆地生物多样性的研究结果发现大多数模拟氮沉降试验的氮添加时间超过一年, 添加 3—10 年时间的占有所有研究的 35%^[29]; 而本研究分析了短期氮添加对亚高山草地的生产力及植物多样性的影响, 氮添加时间较短(一年时间), 生态系统所积累的氮素总量较少; (2) 该区域氮限制较严重。张光德等在该地区对草地生态系统土壤生态化学计量进行了研究, 结果表明该区草地生态系统的 $\text{N}:\text{P} = 4.12$ 远低于

10, 受氮限制的程度较大^[30]。通过比较完全对照(CK)和未添加氮(N0)的生产力和生产力对氮沉降的变化率发现两组之间并无显著差异(图1), 说明水和沙的少量添加并未对研究结果产生明显影响; 另外, 本研究通过计算群落生产力对氮沉降增加的变化率消除了空间上因群落组成、土壤性质等本底差异对结果造成的不确定性, 结果表明, 群落地上生产力对添加的变化率也与氮添加水平成正比; 这些结果进一步证实了本研究试验设计的合理性, 同时也夯实了本研究氮添加促进地上生产力的结论。有研究指出在未来几十年内中国北方草原区域的大气氮沉降^[1,31]和降雨量仍会持续增加^[32]。基于本试验的研究结果可以推测在未来几十年内(氮沉降量未达到阈值), 本研究区内亚高山草地生态系统的生产力将会增加。这有利于吸收大气中的二氧化碳以固持在草原生态系统, 因此, 氮沉降的增加在提高草地地上生产力的同时也会在一定程度上减缓全球变暖的步伐。本研究也发现氮添加提高禾本科和莎草科的地上生产力和竞争力, 降低了其他科草(如伞形科和蔷薇科)的地上生产力和竞争力, 说明短期氮添加使得植物群落中各物种的相对地位发生变化。

生物多样性是维持生态系统功能和提供生态系统服务的关键^[33], 而很多研究结果表明氮沉降增加对生物多样性具有很大的威胁, 特别是草地生态系统^[34-36]。本研究结果表明多样性指数和多样性指数变化率均随着氮添加量的增加而降低, 即氮添加降低了该系统的物种多样性及均匀度。说明高氮沉降量对该草地生态系统多样性的影响较大, 即氮沉降增加的越高, 草地生态系统多样性丧失越多, 这与前人的研究结果一致^[37-39]。氮沉降增加使物种多样性降低的原因可能有: (1) 光资源的竞争导致植物多样性下降。氮添加后, 土壤中可利用氮元素增加, 高寒草地的氮限制被解除, 具有高氮素利用率的植物(如禾本科和莎草科)快速生长, 其株高不断增加(图2), 此时物种间的竞争转为对地上光资源的竞争, 高个体物种遮蔽了个体较矮的物种, 使矮小的数量减少或者丧失, 进而使群落物种多样性降低^[39]; (2) 不同物种资源利用策略的不同导致群落植物多样性降低。氮添加后土壤中的有效氮含量明显增加, 加速了营养投资回报快的资源获取型物种(如较高生长速率的垂穗披碱草)的生长, 而抑制了使资源保守型物种(如较低生长速率的鹅绒委陵菜)的生长^[17,40]; (3) 氮添加提高了植物群落总密度(禾本科草的株数明显提高, 而其他科草的株数无明显变化; 图2), 使群落透光率降低, 物种多样性减少^[11]。

虽然有关植物群落的物种多样性和地上生产力之间的关系报道很多, 但是至今仍存在争议。本研究表明物种多样性与地上生产力呈显著的负相关关系。这与前人在高寒草地和亚高寒草地的研究结果相似^[41-42], 而张涛等^[17]和张璐璐等^[43]都对青藏高原高寒草地进行了氮添加试验, 但两者关系有不相关、显著负相关和微弱负相关。生产力与多样性出现各种关系可能是由于草地的生态因子对生产力和多样性关系的影响很复杂, 致使物种多样性和生产力的关系出现多种模式。有研究表明物种多样性和生产力之间的关系是依赖环境的, 生产力和多样性也势必会出现各种各样的关系^[44], 环境因素对地上生产力的影响可能远远高于多样性的效应。本研究主要基于短期试验的观测数据, 仅代表氮沉降增加初期物种多样性或物种组成与生产力之间的关系; 但由于植物对环境变化的适应性, 本研究还需要连续观测更长的时间以分析亚高山草地对长期氮沉降增加的影响规律。

4 结论

研究发现短期氮添加促进了祁连山中部亚高山草地地上部分的生长, 提高了生产力, 且 $50 \text{ g N m}^{-2} \text{ a}^{-1}$ 的氮添加并未达到阈值, 说明本研究区氮限制程度较高, 即群落生产力将随氮添加量的增加持续增加。然而, 短期氮添加降低了该草地生态系统的多样性, 高氮添加量使群落物种多样性降低较多, 其对亚高山草地群落结构的影响也最深刻, 使得草地的稳定性不断下降, 草地的可持续性利用将受到一定程度的威胁。在短期氮沉降背景下, 群落多样性与地上生产力呈显著的负相关关系。

参考文献 (References):

- [1] Liu X J, Zhang Y, Han W X, Tang A H, Shen J L, Cui Z L, Vitousek P, Erisman J W, Goulding K, Christie P, Fangmeier A, Zhang F S.

- Enhanced nitrogen deposition over China. *Nature*, 2013, 494(7438): 459-462.
- [2] 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.
- [3] Wang J, Gao Y Z, Zhang Y H, Yang J J, Smith M D, Knapp A K, Eissenstat D M, Han X G. Asymmetry in above- and belowground productivity responses to N addition in a semi-arid temperate steppe. *Global Change Biology*, 2019, 25(9): 2958-2969.
- [4] Li W B, Zhang H X, Hang G Z, Liu R X, Wu H J, Zhao C Y, McDowell N G. Effects of nitrogen enrichment on tree carbon allocation: a global synthesis. *Global Ecology and Biogeography*, 2020, 29(3): 573-589.
- [5] Li W B, Jin C J, Guan D X, Wang Q K, Wang A Z, Yuan F H, Wu J B. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: a meta-analysis. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 82: 112-118.
- [6] Zhang Y H, Loreau M, Lü X T, He N P, Zhang G M, Han X G. Nitrogen enrichment weakens ecosystem stability through decreased species asynchrony and population stability in a temperate grassland. *Global Change Biology*, 2016, 22(4): 1445-1455.
- [7] 张云海. 温带草原生态系统结构和功能对氮沉降的响应[D]. 北京: 中国科学院大学, 2014.
- [8] 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.
- [9] 王晶, 王珊珊, 乔鲜果, 李昂, 薛建国, 哈斯木其尔, 张学耀, 黄建辉. 氮素添加对内蒙古退化草原生产力的短期影响. *植物生态学报*, 2016, 40(10): 980-990.
- [10] 李禄军, 曾德慧, 于占源, 艾桂艳, 杨丹, 毛琰. 氮素添加对科尔沁沙质草地物种多样性和生产力的影响. *应用生态学报*, 2009, 20(8): 1838-1844.
- [11] 李春丽, 李奇, 赵亮, 赵新全. 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*, 2016, 40(10): 1015-1027.
- [12] 沈景林, 孟杨, 胡文良, 连大伟. 高寒地区退化草地改良试验研究. *草业学报*, 1999, 16(3): 4-7, 12-12.
- [13] 于丽, 赵建宁, 王慧, 白龙, 刘红梅, 杨殿林. 养分添加对内蒙古贝加尔针茅草原植物多样性与生产力的影响. *生态学报*, 2015, 35(24): 8165-8173.
- [14] Xu X T, Liu H Y, Song Z L, Wang W, Hu G Z, Qi Z H. Response of aboveground biomass and diversity to nitrogen addition along a degradation gradient in the Inner Mongolian steppe, China. *Scientific Reports*, 2015, 5(1): 10284.
- [15] 郑华平, 陈子萱, 王生荣, 牛俊义. 施肥对玛曲高寒沙化草地植物多样性和生产力的影响. *草业学报*, 2007, 16(5): 34-39.
- [16] 王玉冰, 孙毅寒, 丁威, 张恩涛, 李文怀, 迟永刚, 郑淑霞. 长期氮添加对典型草原植物多样性与初级生产力的影响及途径. *植物生态学报*, 2020, 44(1): 22-32.
- [17] 张涛, 陈晓鹏, 赵景学, 王喜明, 张蕊, 白彦福, 李银凤, 郭瑞英, 尚占环. 碳、氮添加对高寒草甸植物群落物种多样性和生物量的影响. *生态环境学报*, 2015, 24(10): 1604-1610.
- [18] 杨倩, 王妮, 曾辉. 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*, 2018, 42(4): 430-441.
- [19] Grime J P. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 1973, 242(5396): 344-347.
- [20] Mittelbach G G, Steiner C F, Scheiner S M, Gross K L, Reynolds H L, Waide R B, Willig M R, Dodson S I, Gough L. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 2001, 82(9): 2381-2396.
- [21] 李晓刚, 朱志红, 周晓松, 袁芙蓉, 樊瑞俭, 许曼丽. 刈割、施肥和浇水对高寒草甸物种多样性、功能多样性与初级生产力关系的影响. *植物生态学报*, 2011, 35(11): 1136-1147.
- [22] 宗宁, 段呈, 耿守保, 柴曦, 石培礼, 何永涛. 增温施氮对高寒草甸生产力及生物量分配的影响. *应用生态学报*, 2018, 29(1): 59-67.
- [23] 郭朝霞, 马文瑛, 赵传燕, 李进军, 汪有奎, 席亚丽, 魏生龙. 积雪对祁连山亚高山草甸土壤呼吸速率的影响. *生态学报*, 2019, 39(9): 3297-3308.
- [24] 解欢欢, 马文瑛, 赵传燕, 乔雨, 赵宇豪, 王方圆. 祁连山亚高山草地土壤呼吸和生态系统呼吸对降雨的响应. *生态学杂志*, 2016, 35(11): 2875-2882.
- [25] 姜恕. 草原生态系统试验地的设置及其植被背景//中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. 草原生态系统研究: 第3集. 北京: 科学出版社, 1988: 1-12.
- [26] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [27] 王攀, 朱湾湾, 牛玉斌, 樊瑾, 余海龙, 赖江山, 黄菊莹. 氮添加对荒漠草原植物群落组成与微生物生物量生态化学计量特征的影响. *植物生态学报*, 2019, 43(5): 427-436.
- [28] 邱波, 罗燕江. 不同施肥梯度对甘南退化高寒草甸生产力和物种多样性的影响. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2004, 40(3): 56-59.
- [29] Han W J, Cao J Y, Liu J L, Jiang J, Ni J. Impacts of nitrogen deposition on terrestrial plant diversity: a meta-analysis in China. *Journal of Plant Ecology*, 2019, 12(6): 1025-1033.
- [30] 张光德, 赵传燕, 戎战磊, 毛亚花. 祁连山中部不同植被类型土壤生态化学计量特征研究. *兰州大学学报: 自然科学版*, 2019, 55(4):

533-540.

- [31] 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.
- [32] Chen H P, Sun J Q, Chen X L, Zhou W. CGCM projections of heavy rainfall events in China. *International Journal of Climatology*, 2012, 32(3): 441-450.
- [33] Cardinale B J, Duffy J E, Gonzalez A, Hooper D U, Perrings C, Venail P, Narwani A, Mace G M, Tilman D, Wardle D A, Kinzig A P, Daily G C, Loreau M, Grace J B, Larigauderie A, Srivastava D S, Naeem S. Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 2012, 486(7401): 59-67.
- [34] Pan Q M, Bai Y F, Wu J G, Han X G. Hierarchical plant responses and diversity loss after nitrogen addition: testing three functionally-based hypotheses in the Inner Mongolia grassland. *PLoS One*, 2011, 6(5): e20078.
- [35] Payne R J, Dise N B, Field C D, Dore A J, Caporn S J M, Stevens C J. Nitrogen deposition and plant biodiversity: past, present, and future. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2017, 15(8): 431-436.
- [36] Clark C M, Tilman D. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature*, 2008, 451(7179): 712-715.
- [37] 张杰琦, 李奇, 任正伟, 杨雪, 王刚. 氮素添加对青藏高原高寒草甸植物群落物种丰富度及其与地上生产力关系的影响. *植物生态学报*, 2010, 34(10): 1125-1131.
- [38] 李文娇, 刘红梅, 赵建宁, 修伟明, 张贵龙, 皇甫超河, 杨殿林. 氮素和水分添加对贝加尔针茅草原植物多样性及生物量的影响. *生态学报*, 2015, 35(19): 6460-6469.
- [39] Rajaniemi T K. Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. *Journal of Ecology*, 2002, 90(2): 316-324.
- [40] Suding K N, Collins S L, Gough L, Clark C, Cleland E E, Gross K L, Milchunas D G, Pennings S. Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2005, 102(12): 4387-4392.
- [41] 齐瑞. 青藏高原亚高寒草甸植物群落对氮磷添加的响应[D]. 兰州: 兰州大学, 2013.
- [42] 陈超, 朱志红, 李英年, 姚天华, 潘石玉, 卫欣华, 孔彬彬, 杜家丽. 高寒草甸种间性状差异和物种均匀度对物种多样性与功能多样性关系的影响. *生态学报*, 2016, 36(3): 661-674.
- [43] 张璐璐, 王孝安, 朱志红, 李英年. 模拟放牧强度与施肥对青藏高原高寒草甸群落特征和物种多样性的影响. *生态环境学报*, 2018, 27(3): 406-415.
- [44] 高本强, 袁自强, 王斌先, 高慧, 张荣. 施肥和刈割对亚高山草甸物种多样性与生产力及其关系的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(5): 417-424.