

DOI: 10.5846/stxb202011112916

张璞进, 黄建辉, 木兰, 单玉梅, 晔霁罕, 温超, 常虹, 任婷婷, 陈世革, 白永飞. 氮水添加对放牧背景下荒漠草原生产力的影响. 生态学报, 2022, 42 (13): 5458-5470.

Zhang P J, Huang J H, Mu L, Shan Y M, Ye R H, Wen C, Chang H, Ren T T, Chen S P, Bai Y F. Influence of nitrogen and water addition on the primary productivity of *Stipa breviflora* in a desert steppe under different grazing intensities. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42 (13): 5458-5470.

氮水添加对放牧背景下荒漠草原生产力的影响

张璞进¹, 黄建辉^{2,3}, 木 兰^{1,4,*}, 单玉梅¹, 晔霁罕¹, 温 超^{1,4}, 常 虹^{1,4}, 任婷婷², 陈世革², 白永飞²

1 内蒙古自治区农牧业科学院, 呼和浩特 010031

2 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

3 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 100049

4 内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021

摘要:水分与氮素作为干旱和半干旱草原生产力的共同限制性因子在退化草原的生态快速修复过程中备受关注。以不同放牧强度背景下的短花针茅荒漠草原为研究对象,开展围封模拟放牧利用实验,同时添加氮素和水分。通过分析历史放牧强度与年份对生产力的影响,以及添加氮素和水分对不同功能群植物生物量的作用,探讨放牧强度对短花针茅草原生产力的内在作用机制,以及如何实现荒漠草原资源合理开发和可持续利用。研究结果显示,降雨量与放牧强度决定着短花针茅草原的植物群落结构。氮素和水分添加可分别提升 11%—29% 和 12%—32% 的群落地上生物量,且二者存在显著的交互作用。不同功能群植物的地上生物量对氮素与水分添加的响应存在差异,多年生丛生禾草对氮素和水分添加响应最敏感。氮素与水分添加可显著提高多年生丛生禾草的地上生物量,但与自然降水量相关。氮素添加对地上生物量的影响在正常降雨和稍早年份作用显著,而水分添加在干旱年份作用显著。在正常降雨年份,以半灌木植物为优势种的轻度放牧背景以添加水分对提升生产力最宜,以多年生丛生禾草和半灌木为共优种的中度放牧背景和以多年生丛生禾草为优势种的重度放牧以同时添加水分和氮素对提升生产力最为宜;在干旱年份不同放牧强度背景下均以同时添加水分和氮素对提升生产力最为宜。我们的结果表明了养分与资源的改善有利于退化短花针茅草原的快速恢复和可持续生产。

关键词:荒漠草原;放牧强度;氮素;水分;生物量

Influence of nitrogen and water addition on the primary productivity of *Stipa breviflora* in a desert steppe under different grazing intensities

ZHANG Pujin¹, HUANG Jianhui^{2,3}, MU Lan^{1,4,*}, SHAN Yumei¹, YE Ruhan¹, WEN Chao^{1,4}, CHANG Hong^{1,4}, REN Tingting², CHEN Shiping², BAI Yongfei²

1 Inner Mongolia Academy of Agricultural and Animal Husbandry Sciences, Hohhot 010031, China

2 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

3 College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China

4 School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China

Abstract: Nitrogen and water as a co-limitation of primary productivity in steppe has attracted much attention in the rapid restoration of the degraded grassland. In this study, we take desert steppe of *Stipa breviflora* under different grazing intensities as study object, and simulation grazing, nitrogen addition, and water addition were carried out at the fenced site.

基金项目:国家自然科学基金地区基金(31960246,31860138);内蒙古农牧业创新基金项目(2020CXJMM11);内蒙古科技计划项目(2019GG015)

收稿日期:2020-11-11; 网络出版日期:2022-03-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: 47327543@qq.com

By analyzing the effects of historical grazing intensity, year, nitrogen addition, and water addition on total aboveground biomass and plant biomass of different functional groups, we discovered the regulation mechanism of sustainable utilization of *Stipa breviflora* in a desert steppe under different grazing intensities. The results showed that rainfall and grazing intensity determined the structure of plant community in the desert steppe of *Stipa breviflora*. Nitrogen addition and water addition enhanced total aboveground biomass by 11%—29% and 12%—32%, respectively, with significantly interaction. The response of plant growth to nitrogen and water addition was different in different functional groups, and perennial bunch grasses were most sensitive to nitrogen and water addition. Nitrogen addition and water addition significantly increased aboveground biomass affecting the perennial bunch grasses, but associated with rainfall. The effect of nitrogen addition on aboveground biomass was significant in normal rainfall and lightly dry years, while water addition was significant in dry years. In normal rainfall years, water addition to increase productivity is most appropriate in the light grazing grassland which is with semi-shrubs as dominant species, while combined nitrogen and water addition to enhance productivity is most appropriate in the moderate grazing grassland which is with semi-shrubs and perennial bunch grasses as co-dominant species, and in the heavy grazing grassland which is with perennial bunch grasses as dominant species. In dry years, combined nitrogen and water addition to increase productivity is most appropriate in grassland under different grazing intensities. Our results show that the improvement of nutrients and resources is beneficial to the rapid recovery and sustainable production of the degraded *Stipa breviflora* steppe.

Key Words: desert steppe; grazing intensity; nitrogen; water; primary productivity

我国拥有天然草原近 4 亿 hm^2 , 是我国陆地最大的陆地生态系统, 占国土面积的 41.7%。草原是我国少数民族的居住地, 也是重要的放牧畜牧业基地, 同时也是北方和京津冀地区的生态安全屏障。因此, 保护草原、充分发挥其生态功能, 对促进草原地区经济的持续发展、弘扬中华草原生态文明、促进各民族团结发挥着重要作用^[1]。自 20 世纪 60 年代以来, 由于过牧、重刈、滥垦、开矿等人类活动和气候剧烈的波动, 我国草原都发生了不同程度的退化^[2-3], 表现为群落生物量下降、物种数减少、个体小型化、群落物种组成改变, 并出现植被逆向演替、土壤肥力降低、地表侵蚀加剧等现象^[4-7], 导致草地生产与生态功能不相协调, 生态系统自我恢复能力减弱或失去恢复功能, 生产不可持续^[3]。因此, 揭示放牧对草原生产力的内在影响机制, 探讨实现草原资源合理开发和可持续利用的调控机制是草原放牧生态系统研究的核心问题。

在过牧背景下, 草原的输出大于输入, 养分和水分的不平衡使生产力下降, 植物高度和盖度减小, 长此以往, 草地产生了退化, 近些年通过长期持续实施禁牧封育、轮牧、延迟放牧、季节性休牧、草畜平衡等管理措施, 有效遏制了草原退化的势头, 草原退化现状有所好转, 但所需恢复时间均较长^[3]。氮素和水分对植物的生长发育具有重要的作用, 在干旱的草原生态系统中是主要限制性因子^[8-11], 也是快速修复退化草原土壤养分循环与生态过程的关键要素。研究结果显示, 氮素添加通过增加土壤氮的可利用性和植物水分利用效率促进植物生长, 提高生产力^[8, 10, 12]。水分添加通过提升土壤水分的可利用性^[9], 激发土壤微生物活动, 而改变土壤氮利用效率^[13], 提高生产力。同时, 氮素和水分添加通过影响土壤氮初期矿化速率^[14-15]和微生物活动来加快土壤有机质分解及养分释放速率^[16], 进而提高群落净初级生产力。氮添加与生产力间的关系可能会因水分有效性而改变。全球的草原氮添加研究显示氮添加能提高生产力^[17], 并且是影响生产力的关键性因子^[18]。然而, 干旱可能会降低氮添加对生产力的促进作用^[19], 有研究证实, 在干旱环境中氮添加对生产力没有影响^[20]。这可能是因为在受水分限制的背景下无法充分利用添加的氮素, 而随着水分有效性的增加, 土壤中 N 的移动性和生物有效性增加。研究表明, 水分有效性能增加氮素添加对生产力的正效应, 生产力对氮添加的响应受降水变化影响^[11, 21-22]。因此, 氮素与水分对生产力的影响存在显著交互作用, 增加水分有效性可增强氮素对生产力的促进作用。也有研究表明, 氮素添加对生产力的影响与放牧强度和植物功能群的组成有关^[23-24]。王晶等^[23]的研究表明, 添加高水平和中水平氮素均可显著提升典型草原轻度放牧背景下植物

群落地上生物量和多年生根茎型禾草生物量,降低了杂类草的生物量,对中牧和重牧背景下地上生物量和不同功能群的生物量没有显著影响;而杨倩等^[25]研究显示,氮素添加促进了不同退化程度草地的生物量的增加,显著的增加了群落中禾草的生物量和占比,降低了杂类草的占比和生物量,但差异不显著。因此,关于氮素与水分添加对退化草原生产力恢复的影响还有待进一步探讨,包括氮素和水分存在怎样的协同作用,不同草地群落是否存在差异性响应等。

我国的荒漠草原主体分布在内蒙古阴山山脉以北的乌兰察布高原和鄂尔多斯高原的中西部地区,约占内蒙古草原面积的 11% 左右,在维护我国北方生态安全和发展草原畜牧业中具有极其重要的地位。荒漠草原是草原植被中自然条件最差的类型,其植物组成简单,植被稀疏低矮,生态系统脆弱而敏感,在气候变化和人为活动干扰下不稳定且波动性强,容易发生退化演替^[26]。由于受自然条件的限制,荒漠草原退化后恢复难度极大。本研究以不同放牧强度背景下的短花针茅荒漠草原为研究对象,开展围封模拟放牧实验,采用添加氮素和水分的恢复措施,通过分析放牧强度、年份和氮素补充和水分添加对群落生产力恢复的影响,解决以下几个问题:(1)影响短花针茅荒漠草原生产力的主要因素是什么;(2)在不同放牧背景下短花针茅荒漠草原生产力是如何响应氮、水添加的;(3)不同功能群植物对氮水添加的响应如何影响群落生产力,以此探讨不同放牧强度下短花针茅荒漠草原恢复与可持续生产的氮、水调控机制,为在以养分和水分平衡为基础构建荒漠草原草畜平衡理论和技术方法提供基础数据与科学依据。

1 实验设计与方法

1.1 研究区概况

在内蒙古乌兰察布市四子王旗王府一队布设研究样地,地理坐标为北纬 41°47'17",东经 111°53'46",平均海拔 1450 m。样地所在地区为典型中温带大陆性季风气候类型,春季早且多风,夏季热而少雨,多年平均降雨量为 270 mm,且集中在 5—8 月,蒸发量大,年均风速 4—5 m/s,年均温 3℃ 左右。研究区土壤为淡栗钙土类型,植被为荒漠化草原类型。植物群落低矮稀疏,以多年生丛生小禾草短花针茅(*Stipa breviflora*)为优势种;以多年生丛生小禾草无芒隐子草(*Cleistogenes songorica*)和多年生丛生禾草克氏针茅(*Stipa sareptana* var. *krylovii*),以及半灌木冷蒿(*Artemisia frigida*)为亚优势种;以半灌木木地肤(*Kochia prostrata*)和多年生杂类草银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、细叶葱(*Allium tenuissimum*)、多根葱(*Allium polyrhizum*)等为主要伴生种,一年生草本栉叶蒿(*Neopallasia pectinata*)和刺沙蓬(*Salsola tragus*)等在多雨年份可成为群落的亚优势种。

在研究样地于 2002 年建立了荒漠草原放牧控制试验平台,布设了 6 个载畜率水平的放牧试验,基于前 2 年研究结果在 2004 年改设为随机区组试验,设 3 个区组作为 3 次重复,每个区组内设 4 个处理,既 4 个载畜率水平:0、0.93、1.82 和 2.71 只羊/hm²,分别表示对对照样地(no grazing, NG)、轻度放牧(lightly grazed, LG)、中度放牧(moderately grazed, MG)和重度放牧(heavily grazed, HG),每区组内的 4 个处理采用完全随机排列,共计 12 个实验区(图 1)。整个实验样地面积约为 50 hm²,每个实验区的面积基本相等,对照、轻度、中度和重度对应放牧的羊只数为 0 只、4 只、8 只和 12 只,放牧试验从每年的 5 月份开始 10 月份结束,且只在白天放牧。

1.2 实验设计

为了探讨历史不同放牧强度的草地生产力受外来资源添加的影响,在每个实验区布设一个面积为 7 m×7 m 的处理围栏,内设 4 个处理亚区:对照(no nitrogen and water addition)、单加氮素(nitrogen addition alone)、单加水分(water addition alone)和同时加氮素加水分(combined nitrogen and water addition)。每个处理亚区的面积 2 m×2 m,亚区间留 1 m 缓冲区,亚区四周埋入土深 30 cm 外露 10 cm 高的镀锌铁皮,具体处理围栏设置见图 1。在轻度、中度和重度放牧的每个处理亚区中进行留茬 5 cm 高的模拟放牧。从 2013 年开始进行氮素和水分添加实验,每年添加 40% 的研究区历史年平降雨量^[27—28],约 108 mm,分 12 次在 6、7、8 月份添加,每月添加 4 次,每次添加 9 mm/m²;采用硝酸铵钙(5Ca(NO₃)₂·NH₄NO₃·10H₂O)添加氮素,分 3 次在

6 月、7 月和 8 月的月初添加, 每次添加 21.42 g/m^2 (相当于 3.33 g N/m^2)^[29-31]。

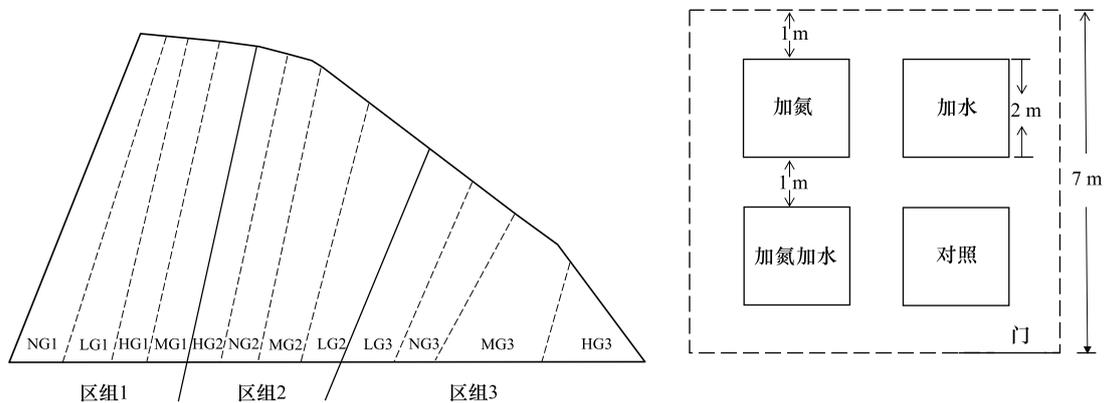


图 1 放牧控制试验平台与氮素和水分添加示意图

Fig.1 The schematic diagram of grazing, nitrogen and water controlled experiment

NG: 无放牧 no grazing; LG: 轻度放牧 lightly grazed; MG: 中度放牧 moderately grazed; HG: 重度放牧 heavily grazed

1.3 样品采集与分析

分别于 2013 年和 2014 年的 7 月中旬和 8 月下旬、2015 年的 8 月中旬, 在轻度放牧、中度放牧和重度放牧处理样方中实施留茬 5 cm 的刈割 (模拟放牧), 分种收集 5 cm 以上的植物地上部分; 同时, 在放牧对照区的每个处理中, 设置 $50 \text{ cm} \times 50 \text{ cm}$ 的采样样方, 分种齐地收集地上部分。根据荒漠草原植物种的生活型对植物种进行功能群分类: 半灌木 (semi-shrubs, SS); 多年生丛生禾草 (perennial bunch grasses, PB); 多年生杂类草 (perennial forbs, PF); 一、二年生草本 (annual or biennial herbs, AB), 计算各个植物功能群的生物量, 以及通过各个种的干物质质量累加计算植物群落年度地上总生物量 (aboveground biomass, AGB)。所有植物样品采用烘干法测定干重。

1.4 统计分析

地上生物量进行四因素 (年份、历史放牧强度、氮素添加、水添加) 方差分析 (Four-way ANOVA), 同一因素下的地上生物量进行单因素方差分析, 用 Duncan 多重比较法进行差异显著性检验 ($\alpha=0.05$)。数据分析在 SAS 9.0 (SAS Institute Inc., Cary, NC, USA) 软件中完成。

2 结果与分析

2.1 地上生物量的年际间变化特征

四子王旗近 40 年 5—9 月份平均降雨量为 258 mm, 放牧实验平台气象站监测数据显示, 2013 年 5—9 月降雨量为 256 mm, 2014 年同期为 100 mm, 2015 年为 155 mm。其中, 2013 年为正常降雨年份, 2014 年和 2015 年均为干旱年份, 地上总生物量分别为 121 g/m^2 , 4 g/m^2 , 8 g/m^2 。年份对地上总生物量 (AGB) 和多年生丛生禾草 (PB)、多年生杂类草 (PF)、半灌木 (SS) 的生物量有显著影响 (表 1), 随着降雨量减少显著降低 (图 2), 降低 50% 以上, 一、二年生草本 (AB) 只在 2013 年群落中出现。

2.2 放牧强度对地上生物量的影响

放牧强度显著地影响了地上总生物量 (AGB) 和多年生丛生禾草 (PB) 的生物量 (表 1)。在正常降雨量年份 2013 年, 对照样地的 AGB 为 91 g/m^2 , 放牧提升了 AGB, 提升 12%—43%, 且轻度放牧处理的 AGB 显著高于重度、中度和对照样地, 为 160 g/m^2 。在干旱年份 2014 与 2015 年, 对照样地的 AGB 分别为 99 g/m^2 和 70 g/m^2 , 放牧普遍降低了群落的 AGB, 降低 80% 以上, 且随着放牧强度的增加呈显著下降趋势 (图 3)。

表 1 年份、放牧强度、氮素和水因子对群落地上生物量的四因素方差分析

Table 1 Four-way ANOVA for community aboveground biomass using year, grazing intensity, nitrogen addition, water addition

因子 Effect	<i>df</i>	地上总生物量 AGB	多年生丛生禾草 PB	多年生杂类草 PF	半灌木 SS	<i>dw</i>	一、二年生草本 AB
年份 Y	2	124.8 ***	76.51 ***	47.99 ***	26.44 ***		—
放牧强度 GI	2	5.02 **	2.47 **	0.71	2.9	2	6.2 **
氮素添加 N	1	1.63	5.28 *	0.03	0.04	1	0.29
水添加 W	1	0.65	1.36	2.62	0.33	1	0.01
Y×GI	4	2.92 *	2.63 *	0.27	0.62	—	—
Y×N	2	1.23	3.9 *	0.06	0.01	—	—
GI×N	2	0.35	1.01	1.04	0.63	2	1.29
Y×W	2	0.35	0.53	1.81	0.27	—	—
GI×W	2	0.42	0.17	0.4	0.39	2	0.29
N×W	1	0.65	0.01	0.81	1.68	1	5.23 *
Y×GI×NI	4	0.30	0.83	1.13	0.63	—	—
Y×GI×W	4	0.42	0.13	0.51	0.44	—	—
Y×N×W	2	0.59	0.1	0.49	1.41	—	—
GI×N×W	2	0.61	0.31	3.00	0.19	2	2.4
Y×GI×N×W	4	0.66	0.46	2.45	0.17	—	—
误差 Error	107					24	

1. ***, $P < 0.001$; **, $P < 0.01$; *, $P < 0.05$; AGB:地上生物量 Aboveground biomass; PB:多年生丛生禾草 Perennial bunch grasses; PF:多年生杂类草 Perennial forbs; SS:半灌木 Semi-shrubs; AB:一、二年生草本 Annual or biennial herbs; Y:年份 Year; GI:放牧强度 Grazing intensity; N:氮素添加 nitrogen addition, W:水分添加 water addition;

2.放牧强度只分析了轻度、中度和重度放牧的影响

不同功能群植物在不同降雨量年份对放牧强度的响应不同(图 3)。PB 的地上生物量在对照样地高于放牧样地;在正常降雨量年份的 2013 年,随着放牧强度增加,PB 地上生物量呈增加趋势,且重牧下显著高于轻牧;而在干旱年份 2014 与 2015 年 PB 的地上生物量随着放牧强度的增加而降低。在正常降雨量年份与干旱年份随着放牧强度的增加,PF、SS 和 AB 的地上生物量基本呈下降趋势(图 3)。年份与放牧强度对 AGB 和 PB 的地上生物量有交互作用(表 1),这可能主要因为 PB 的地上生物量在降雨量正常年份与干旱年份不同的响应结果导致的(图 3)。

2.3 氮素和水分添加对地上生物量的影响

氮素与水分添加可提升不同功能群植物的地上生物量,进而增加植物群落地上总生物量(图 4,5),且氮素与水分添加对 PB 的地上生物量有显著作用(表 1),但与降雨量相关,氮素添加在 2013 年与 2015 年对 PB 的地上生物量有显著促进作用(图 4),水分添加在 2014 和 2015 年对 PB 的地上生物量有影响显著(图 5)。氮素添加在 2013 年、2014 年和 2015 年分别提升 22%、11%和 29%的地上总生物量,水分添加在 2013 年、2014 年和 2015 年分别提升 12%、23%和 32%的地上总生物量。

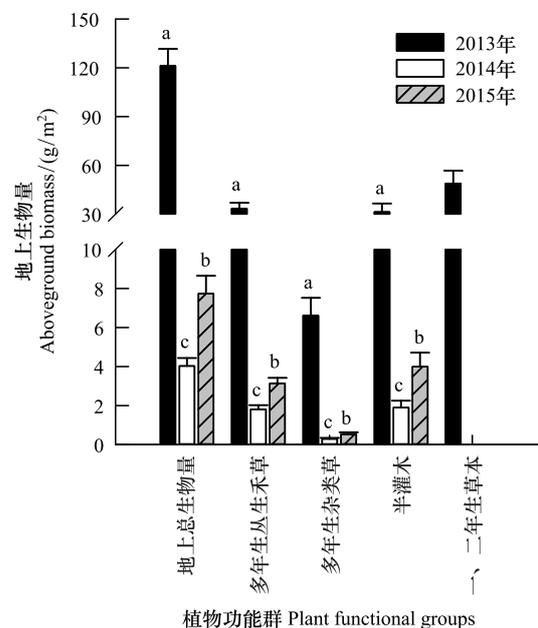


图 2 年际变化对地上总生物量的影响

Fig.2 The effect of year changes on aboveground biomass
不同的小写字母表示差异显著 ($P < 0.05$)

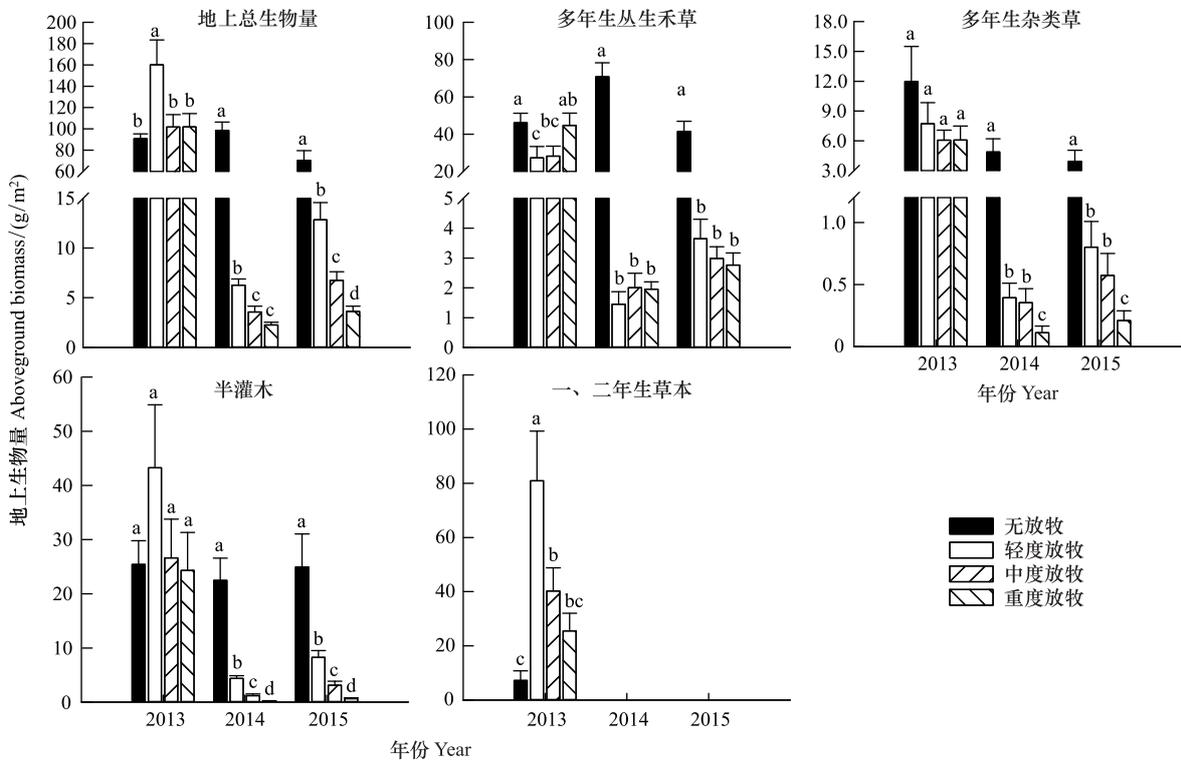


图 3 放牧强度对地上总生物量的影响

Fig.3 The effect of grazing intensity on aboveground biomass

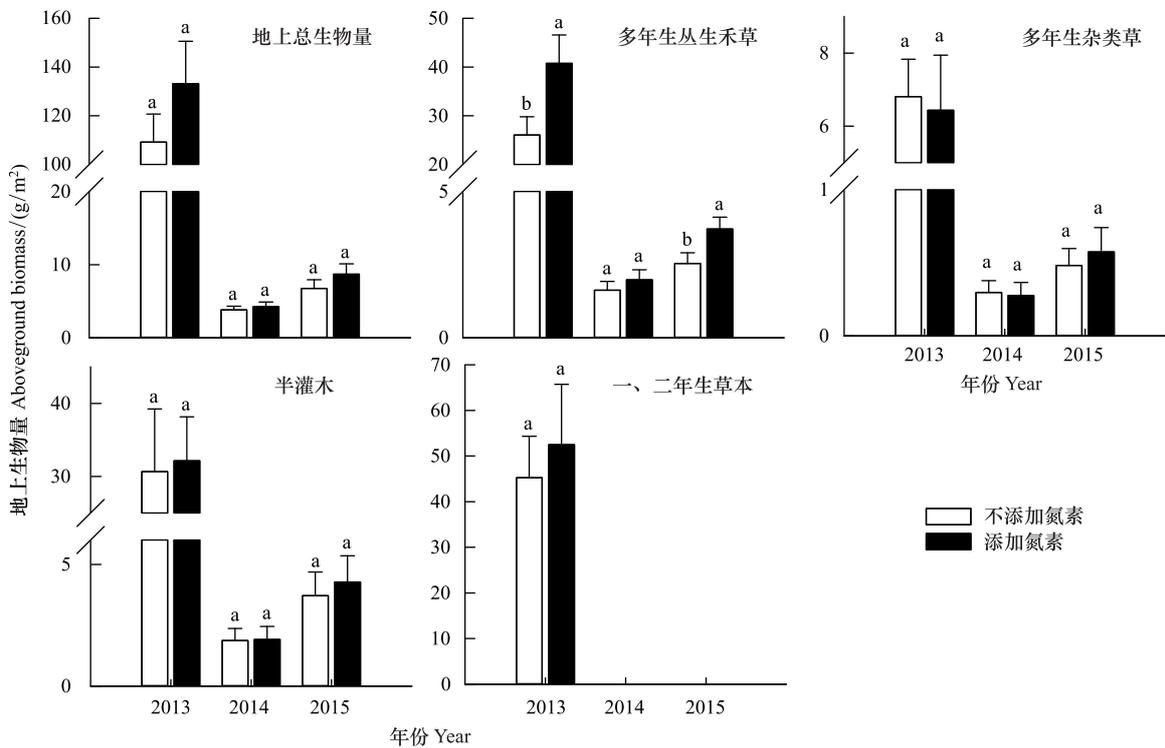


图 4 氮素添加对地上总生物量的影响

Fig.4 The effect of nitrogen addition on aboveground biomass

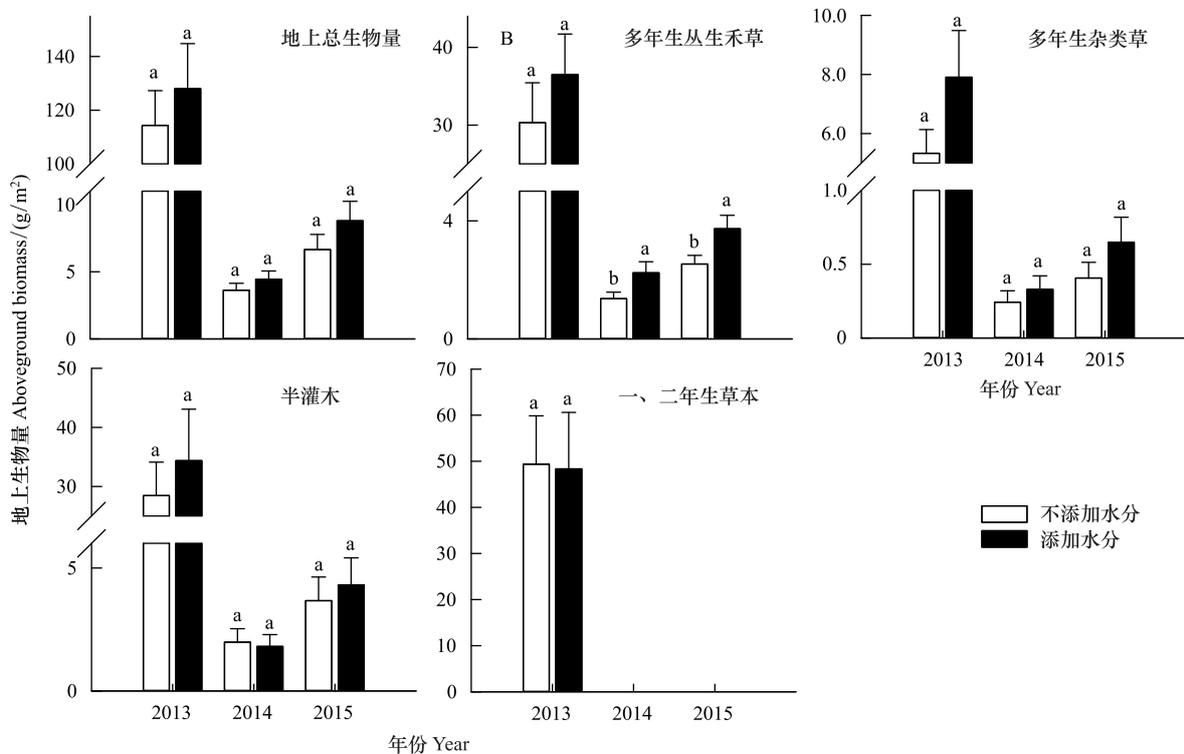


图5 水分添加对地上总生物量的影响

Fig.5 The effect of nitrogen addition on aboveground biomass

2.4 不同放牧强度背景下地上生物量对氮素和水分添加的响应特征

在对照样地,植物地上生物量对氮素和水分添加并不敏感,而在放牧样地植物地上生物量对氮素和水分添加的响应受自然降雨量多少影响(图6)。在正常降雨量年份2013年,不同放牧强度下的生物量约70—140 g/m²,在轻度放牧背景下,同时添加氮素和水分可提升47%的地上总生物量,主要是分别提升了65%和15%的AB和PB地上生物量,提升地上总生物量的效果好,而单独添加水分虽没有提升地上总生物量,但分别提升了13%和23%的PB和SS地上生物量,降低了40%的AB地上生物量,对提升植物群落的稳定性效果最好;在中度放牧背景下,水分和氮素添加并没有提高地上总生物量,主要是因为氮素和水分添加降低了30%—45%的AB地上生物量,同时添加氮素和水分可提升12%和11%的PB和SS地上生物量,降低30%的AB地上生物量,增加了群落的稳定性;在重度放牧背景下,水分和氮素添加均提高了地上总生物量,同时添加氮素和水分可提升68%的地上总生物量,其中提高39%的PB地上生物量,6%的SS和24%的AB地上生物量,群落稳定性最好。在降雨相对较少的干旱年份(2014和2015年),不同放牧强度下的地上生物量约2—15 g/m²,氮素和水分添加基本都提高了植物地上总生物量和不同功能群植物的生物量,同时添加氮素和水分对提升地上总生物量的效果最好,可提升65%—85%,对PB、PF和SS的地上生物量均有提升作用。

2.5 氮素和水分添加对不同植物功能群地上生物量占比的影响

总的来说,研究区的短花针茅群落以PB功能群占优势;SS为亚优势种;PF多为伴生种,在群落中占有稳定的比例;AB只出现在正常降雨年份的2013年,成为群落的亚优势种,甚至是优势种(图7)。降雨量和放牧强度对不同功能群植物在群落中的地上生物量占比产生显著影响,随着降雨量的减少,AB与SS的地上生物量占比减少,PB的地上生物量占比增加;在放牧背景下,随着放牧强度的增加,PB的地上生物量占比增加,AB与SS的地上生物量占比减少。在对照、中度与重度放牧样地中以PB的地上生物量占比最高,约占30%—87%,而在轻度放牧样地中以SS的地上生物量占比最高,约占30%—70%;氮素和水分添加改变了不

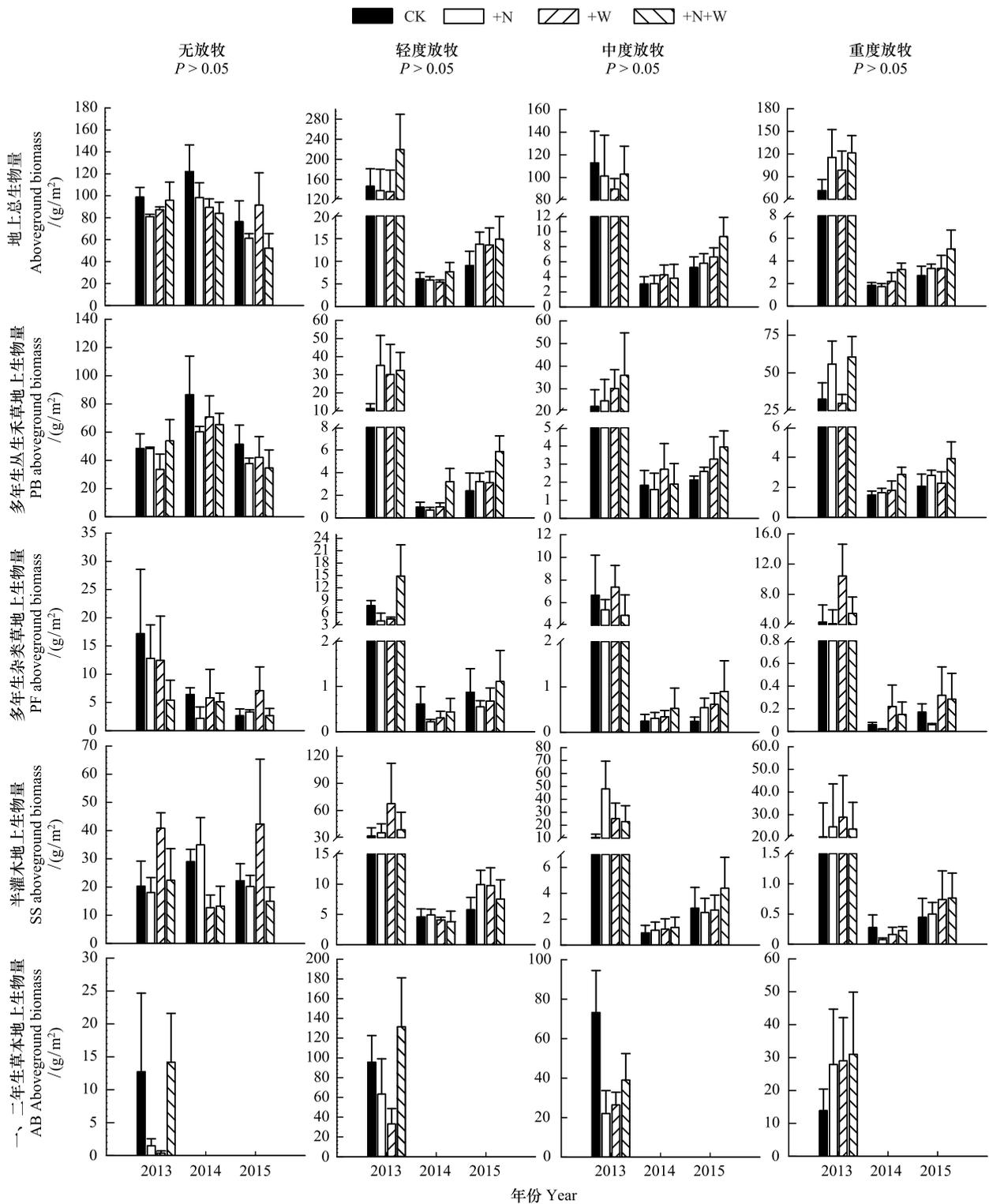


图 6 不同放牧背景下植物地上总生物量对氮素和水分添加的响应

Fig.6 The effect of nitrogen addition, water addition on aboveground biomass under different grazing intensities

CK; 对照 no nitrogen and water addition; +N; 单加氮素 nitrogen addition alone; +W; 单加水分 water addition alone; +N+W; 同时加氮加水 combined nitrogen and water addition, NS 表示不同氮素添加与水分添加处理间无显著差异 ($P > 0.05$)

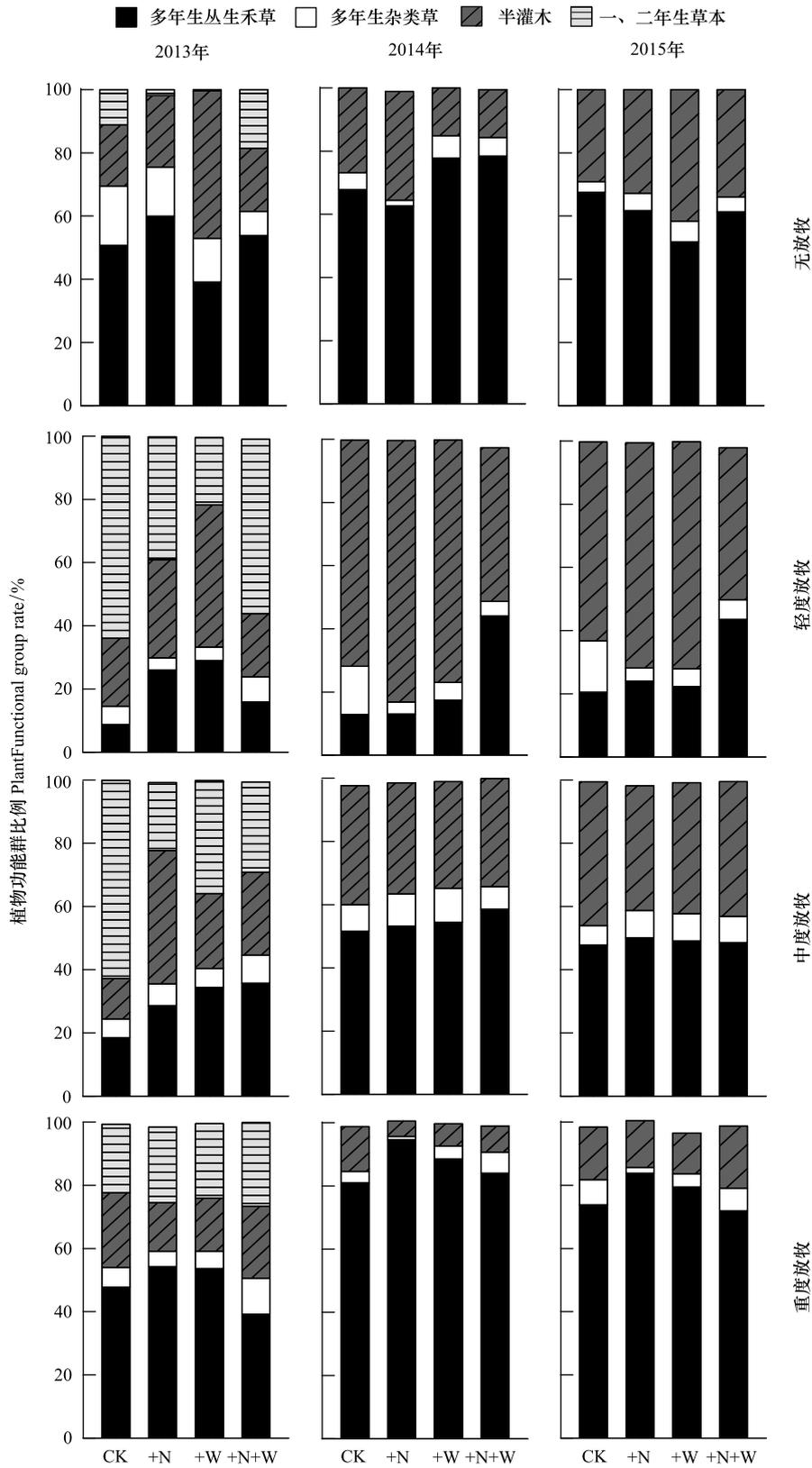


图 7 不同放牧背景下植物功能群生物量所占比例对氮素和水分添加的响应

Fig.7 Effects of nitrogen and water addition on relative aboveground biomass of the compositional plant functional groups under different grazing intensity

同放牧强度下植物群落的结构,在轻度放牧样地中,在正常降雨年份的 2013 年,AB 和 SS 的地上生物量分布占 64%、22%,氮素与水分添加增加了 PB 和 SS 的地上生物量占比,降低了 AB 的地上生物量占比;在干旱年份 2014 和 2015 年,SS 和 PB 的地上生物量分别占约 65%、15%,单独添加水分与氮素增加了 PB 和 SS 的地上生物量占比,降低了 PF 的地上生物量占比,同时添加氮素与水分,增加了 PB 的地上生物量占比,降低了 PF 和 SS 的地上生物量占比。在中度放牧样地中,在正常降雨年份 2013 年,AB 和 PB 的地上生物量分布占 63%、19%,氮素与水分添加增加了 PB 和 SS 的地上生物量占比,降低了 AB 的地上生物量占比;在干旱年份 2014 和 2015 年,PB 和 SS 的地上生物量分别占约 50%、40%,氮素与水分添加增加了 PB 和 PF 的地上生物量占比,降低了 SS 的地上生物量占比,但变化并不大。在重度放牧样地中,在正常降雨年份 2013 年,PB 和 AB 的地上生物量分布占 50%、20%,单独添加水分与氮素增加了多年生 PB 和 AB 的地上生物量占比,降低了 PF 和 SS 的地上生物量占比,同时添加氮素与水分增加了 PF 和 AB 的地上生物量占比,降低了 PB 和 SS 的地上生物量占比;在干旱年份 2014 和 2015 年,PB 和 SS 的地上生物量分别占约 75%、15%,氮素与水分添加增加了 PB 的地上生物量占比,降低了 PF 和 SS 的地上生物量占比。

3 讨论

3.1 荒漠草原对降水、放牧和氮水添加的响应

降水量和放牧是影响内蒙古草原生产力的主要因素^[32-33],生产力随降水量增加而增加^[34-35],而地上生产力随放牧强度的增加而显著降低^[36-38]。本研究结果显示,荒漠草原的生产力在正常降雨年份显著高于少雨年份;而放牧强度对生产力的影响与降雨量存在显著的交互作用,在少雨年份地上生物量随放牧强度的增加而降低,均显著低于对照,而在正常降雨年份,轻度放牧背景下的地上生物量显著高于对照、中牧和重牧样地,这与已有研究结果相一致^[39-40]。水分和放牧强度为影响荒漠草原植物群落生产力的共同限制性因子,放牧通过家畜的选择性采食、践踏、排泄物等直接或间接对草原植物生产力产生影响,从而影响草原生态系统的物质循环和能量分配^[4-5, 41-42]。随着放牧强度的增大,地上生物量在最适放牧率以下时,随着放牧率的增大而增加,反之随着放牧率的增大而降低^[40],适度放牧能促进植物的补偿性生长,提升草原生产力^[5]。也有研究指出,放牧对地上生物的影响与降雨相关,随着年平均降水量的增加,放牧对地上生物量的负效应先减小后增大^[39-40],本研究结果也与之相一致。

有研究表明,草地生产力除受降水量和放牧影响外,也受多种养分共同限制^[43-44]。本研究显示,荒漠草原的生产力不仅受养分限制,同时也受水分限制,添加氮素与水分可提升荒漠草原的生产力,它们是荒漠草原的共同限制性因子,二者有正交互作用,这与杜忠毓等^[45]和李静等^[46]的研究结果相一致;此外,氮素和水分添加对群落生产力的影响也受年降水量多少的制约,反映出降水对研究区群落生产力形成的重要影响作用,结果表明,水分添加在干旱年份影响显著,而氮素添加在正常降雨年份影响显著,这与 Lü 等在内蒙古典型草原的研究结果一致^[11]。有研究表明在干旱生态系统中,水分供给是影响植被生产力的限制性因子,而当降雨量达到一定程度时,氮素又成为提升生产力的关键因子^[22,47]。因此,水分与氮素两个因素在决定草原生产力上是相互协调的共同限制因子^[11]。

3.2 不同放牧背景下植物群落生产力对外源添加物氮素与水分的响应

本研究结果显示,不同植物功能群的生物量和生物量占比在不同放牧背景下是不同的,旱生多年生丛生禾草是短花针茅荒漠草原的优势种,它是须根型浅层土壤分布植物^[48-49],这类植物能够快速吸收浅层土壤中的养分与水分资源^[50-51],此外,旱生多年生丛生禾草同时具有无性与有性繁殖方式,且主要通过地面芽分蘖进行无性方式繁殖,较为耐牧,随着放牧强度的增加虽然生物量在降低但在群落中生物量占比却在增加;半灌木主要是冷蒿,它是群落的亚优势种,具有分布较深的轴根,拥有有性繁殖与旺盛的营养繁殖策略^[52],更加耐牧^[53],在轻度放牧干扰下对其生长与营养繁殖最有利^[54],因此,轻度放牧样地中以 SS 的地上生物量和地上生物量占比最高;多年生杂类草是轴根型植物,根系分布较深^[49],主要利用较深土层的水分与养分,可以通过

地上芽繁殖,一旦地上部分被啃食,生长瞬间终止,PF的这一特征决定了其在群落中的伴生地位,占有一定的稳定比例,受外界干扰波动较小;一、二年生草本植物是典型的机会主义者,为旱中生和中生植物,当降雨条件适当时迅速萌发生长^[55],在正常降雨和丰雨年份可成为群落的亚优势种甚至是优势种^[26],并通过快速生长增加其对养分和水分的竞争能力,从而对其它功能群植物产生影响,这一现象在本研究中的轻度放牧背景下尤为明显,因为在适度干扰下有利于提高群落的生产力、物种多样性和群落的稳定性,具有更多的一、二年生植物种质资源。

不同功能群植物由于生理与生殖特征的差异,导致了它们对水分、养分响应存在显著的差异,研究表明,草原群落不同功能群植物对氮素和水分的响应是不同的^[11,56-57],丛生禾草和根茎型禾草对氮素和水分的响应比杂类草要敏感^[23,25,45-46],研究结果支持这一观点。本研究显示,氮素与水分添加对多年生丛生禾草的生长具有显著的促进作用,比半灌木和杂类草对氮素和水分添加的响应更加敏感,这可能因为多年生丛生禾草具须状浅层分布根系,与轴根较深分布根系的植物相比(如半灌木和杂类草),能截留和吸收更多的水分和养分资源^[50-51],具有更高的氮、水利用效率^[58-59]。

因此,不同放牧背景下植物群落生产力对氮素和水分的响应因不同植物功能群在群落中的地上生物量和地上生物量占比不同,一方面受不同功能群植物对氮素和水分添加的响应敏感性影响,另一方面,受不同功能群植物因资源竞争产生的竞争作用影响,比如群落中优势功能群植物可以吸收更多的养分和水分资源,丛生禾草对营养元素的高效利用效率^[58-59],高大植物能够获得更多的光资源^[60],一、二年生草本对水分具有更高的敏感性^[55],这些特性都会促进它们自身的生长,进而对其它植物的生长产生竞争抑制作用。我们的研究表明,在正常降雨年份,以半灌木植物为优势种的轻度放牧背景以添加水分对提升生产力和群落稳定性为宜,以多年生丛生禾草和半灌木为共优种的中度放牧背景和以多年生丛生禾草为优势种的重度放牧背景以同时添加水分和氮素对提升生产力和群落稳定性为宜;在干旱年份,不同放牧强度背景下均以同时添加水分和氮素对提升生产力和群落稳定性为宜。

4 结论

在内蒙古荒漠草原上,放牧和降水是影响群落生产力的主要因素,且二者具有交互作用;氮素和水分同为群落生产力的共同限制性因子,添加氮素和水分可促进地上生产力的提升,二者具有交互作用;不同放牧强度背景下群落生产力和稳定性的提升因植物群落中不同植物功能群的生物量和生物量占比不同,在不同降雨年份最适的氮素和水分添加措施不同。结果表明对内蒙古退化荒漠草原实施氮素和水分添加措施时需要考虑放牧背景和植物群落组成特征。

参考文献 (References):

- [1] 李建东,方精云. 中国草原的生态功能研究. In. 北京: 科学出版社; 2017.
- [2] 杨汝荣. 我国西部草地退化原因及可持续发展分析. 草业科学, 2002, 19(1): 23-27.
- [3] 李博. 中国北方草地退化及其防治对策. 中国农业科学, 1997, 30(6): 1-9.
- [4] 高英志,韩兴国,汪诗平. 放牧对草原土壤的影响. 生态学报, 2004, 24(4): 790-797.
- [5] 李永宏,汪诗平. 放牧对草原植物的影响. 中国草地, 1999, 21: 11-19.
- [6] 刘钟龄,王炜,郝敦元,梁存柱. 内蒙古草原退化与恢复演替机理的探讨. 干旱区资源与环境, 2002, 16(1): 84-91.
- [7] 王炜,梁存柱,刘钟龄,郝敦元. 草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析. 植物生态学报, 2000, 24(3): 268-274.
- [8] Bai Y F, Wu J G, Xing Q, Pan Q M, Huang J H, Yang D L, Han X G. Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. Ecology, 2008, 89(8): 2140-2153.
- [9] Harpole W S, Potts D L, Suding K N. Ecosystem responses to water and nitrogen amendment in a California grassland. Global Change Biology, 2007, 13(11): 2341-2348.
- [10] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. Ecology, 2008, 89(2): 371-379.

- [11] Lü X T, Liu Z Y, Hu Y Y, Zhang H Y. Testing nitrogen and water co-limitation of primary productivity in a temperate steppe. *Plant and Soil*, 2018, 432(1/2): 119-127.
- [12] Gao Y Z, Chen Q, Lin S, Giese M, Brueck H. Resource manipulation effects on net primary production, biomass allocation and rain-use efficiency of two semiarid grassland sites in Inner Mongolia, China. *Oecologia*, 2011, 165(4): 855-864.
- [13] Wang C H, Wan S Q, Xing X R, Zhang L, Han X G. Temperature and soil moisture interactively affected soil net N mineralization in temperate grassland in Northern China. *Soil Biology and Biochemistry*, 2006, 38(5): 1101-1110.
- [14] Dijkstra F A, Hobbie S E, Reich P B, Knops J M H. Divergent effects of elevated CO₂, N fertilization, and plant diversity on soil C and N dynamics in a grassland field experiment. *Plant and Soil*, 2005, 272(1/2): 41-52.
- [15] Sirulnik A G, Allen E B, Meixner T, Allen M F. Impacts of anthropogenic N additions on nitrogen mineralization from plant litter in exotic annual grasslands. *Soil Biology and Biochemistry*, 2007, 39(1): 24-32.
- [16] Liu W X, Zhang Z, Wan S Q. Predominant role of water in regulating soil and microbial respiration and their responses to climate change in a semiarid grassland. *Global Change Biology*, 2009, 15(1): 184-195.
- [17] Fay P, Prober S, Harpole W, Knops J, Bakker J, Borer E, Lind E, Macdougall A, Seabloom E, Wragg P J N P. Grassland productivity limited by multiple nutrients. 2015, 1(7): 15080.
- [18] Stevens C J, Lind E M, Hautier Y, Harpole W S, Borer E T, Hobbie S, Seabloom E W, Ladwig L, Bakker J D, Chu C J, Collins S, Davies K F, Firn J, Hillebrand H, Pierre K J L, MacDougall A, Melbourne B, McCulley R L, Morgan J, Orrock J L, Prober S M, Risch A C, Schuetz M, Wragg P D. Anthropogenic nitrogen deposition predicts local grassland primary production worldwide. *Ecology*, 2015, 96(6): 1459-1465.
- [19] Reich P B, Hobbie S E, Lee T D. Plant growth enhancement by elevated CO₂ eliminated by joint water and nitrogen limitation. *Nature Geoscience*, 2014, 7(12): 920-924.
- [20] Yahdjian L, Gherardi L, Sala O E. Nitrogen limitation in arid-subhumid ecosystems: a meta-analysis of fertilization studies. *Journal of Arid Environments*, 2011, 75(8): 675-680.
- [21] Seagle S W, McNaughton S J. Simulated effects of precipitation and nitrogen on Serengeti grassland productivity. *Biogeochemistry*, 1993, 22(3): 157-178.
- [22] Clare E K, Jane C, Salli D, Adam T C, Aaron S D, Jacob M J, Amy E K, Charlotte E R, Jared T, Wei X J. Water availability modifies productivity response to biodiversity and nitrogen in long-term grassland experiments. *Ecological Applications*, 2021, 31(6): e02363.
- [23] 王晶, 王姗姗, 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.
- [24] 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: 10284.
- [25] 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.
- [26] 卫智军. 中国荒漠草原生态系统研究. 北京: 科学出版社; 2013.
- [27] 张学珍, 李侠祥, 徐新创, 张丽娟. 基于模式优选的 21 世纪中国气候变化情景集合预估. *地理学报*, 2017, 72(9): 1555-1568.
- [28] Li J J, Huang Y, Xu F W, Wu L J, Chen D M, Bai Y F. Responses of growing-season soil respiration to water and nitrogen addition as affected by grazing intensity. *Functional Ecology*, 2018, 32(7): 1890-1901.
- [29] 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.
- [30] 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.
- [31] Lü C, Tian H Q. Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: Synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research Atmospheres*, 2007, 112(D22): D22S05.
- [32] 牛建明. 气候变化对内蒙古草原分布和生产力影响的预测研究. *草地学报*, 2001, 9(4): 277-282.
- [33] 安渊, 李博, 扬持, 徐柱, 阎志坚, 韩国栋. 内蒙古大针茅草原草地生产力及其可持续利用研究 I. 放牧系统植物地上现存量动态研究. *草业学报*, 2001, 10(2): 22-27.
- [34] 马文红, 方精云, 杨元合, 安尼瓦尔·买买提. 中国北方草地生物量动态及其与气候因子的关系. *中国科学: 生命科学*, 2010, 40(7): 632-641.
- [35] 韩芳, 牛建明, 刘朋涛, 那日苏, 张艳楠, 王海. 气候变化对内蒙古荒漠草原牧草气候生产力的影响. *中国草地学报*, 2010, 32(5): 57-65.
- [36] 王国杰, 汪诗平, 郝彦宾, 蔡学彩. 水分梯度上放牧对内蒙古主要草原群落功能群多样性与生产力关系的影响. *生态学报*, 2005, 25(7): 1649-1656.

- [37] 王艳芬, 汪诗平. 不同放牧率对内蒙古典型草原牧草地上现存量 and 净初级生产力及品质的影响. 草业学报, 1999, 8(1): 15-20.
- [38] 王艳芬, 汪诗平. 不同放牧率对内蒙古典型草原地下生物量的影响. 草地学报, 1999, 7(3): 198-203.
- [39] Guo C Y, Zhao D S, Zheng D, Zhu Y. Effects of grazing on the grassland vegetation community characteristics in Inner Mongolia. *Journal of Resources and Ecology*, 2021, 12(3): 319-331.
- [40] 汪诗平, 王艳芬, 李永宏, 陈佐忠. 不同放牧率对草原牧草再生性能和地上净初级生产力的影响. 草地学报, 1998, 6(4): 275-281.
- [41] Krzic M, Broersma K, Thompson D J, Bomke A A. Soil properties and species diversity of grazed crested wheatgrass and native rangelands. *Journal of Range Management*, 2000, 53(3): 353.
- [42] 仁青吉, 崔现亮, 赵彬彬. 放牧对高寒草甸植物群落结构及生产力的影响. 草业学报, 2008, 17(6): 134-140.
- [43] Fay P A, Prober S M, Harpole W S, Knops J M H, Bakker J D, Borer E T, Lind E M, MacDougall A S, Seabloom E W, Wragg P D, Adler P B, Blumenthal D M, Buckley Y M, Chu C J, Cleland E E, Collins S L, Davies K F, Du G Z, Feng X H, Firn J, Gruner D S, Hagenah N, Hautier Y, Heckman R W, Jin V L, Kirkman K P, Klein J, Ladwig L M, Li Q, McCulley R L, Melbourne B A, Mitchell C E, Moore J L, Morgan J W, Risch A C, Schütz M, Stevens C J, Wedin D A, Yang L H. Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 2015, 1: 15080.
- [44] Harpole W S, Ngai J T, Cleland E E, Seabloom E W, Borer E T, Bracken M E S, Elser J J, Gruner D S, Hillebrand H, Shurin J B, Smith J E. Nutrient co-limitation of primary producer communities. *Ecology Letters*, 2011, 14(9): 852-862.
- [45] 杜忠毓, 安慧, 文志林, 王波, 张馨文. 荒漠草原植物群落结构及其稳定性对增水和增氮的响应. 生态学报, 2021, 41(6): 2359-2371.
- [46] 李静, 红梅, 闫瑾, 张宇晨, 梁志伟, 叶贺, 高海燕, 赵巴音那木拉. 短花针茅荒漠草原植被群落结构及生物量对水氮变化的响应. 草业学报, 2020, 29(9): 38-48.
- [47] Hooper D U, Johnson L. Nitrogen limitation in dryland ecosystems: Responses to geographical and temporal variation in precipitation. *Biogeochemistry*, 1999, 46: 247-293.
- [48] 陈世鑽. 内蒙古草原植物根系类型. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社; 1987.
- [49] 陈世鑽, 张昊, 王立群, 占布拉, 赵萌莉. 中国北方草地植物根系. 长春: 吉林大学出版社; 2001.
- [50] 李江文, 王忠武, 任海燕, 靳宇曦, 韩梦琪, 王舒新, 韩国栋. 荒漠草原建群种短花针茅功能性状对长期放牧的可塑性响应. 西北植物学报, 2017, 37(9): 1854-1863.
- [51] 王亚婷, 王玺, 赵天启, 贾丽欣, 杨阳, 乔芙蓉, 张峰, 赵萌莉. 不同放牧强度上内蒙古短花针茅草原植物功能群水分和氮素利用效率相关分析. 生态环境学报, 2017, 26(6): 964-970.
- [52] 占布拉, 陈世鑽, 张昊, 曹亮晓, 布仁吉雅. 冷蒿的特性和生态地理分布的研究. 内蒙古农牧学院学报, 1999, 20(1): 1
- [53] 杨持, 宝音陶格涛, 李良. 冷蒿种群在不同放牧强度胁迫下构件的变化规律. 生态学报, 2001, 21(3): 405-408.
- [54] 杜利霞, 李青丰, 董宽虎. 放牧强度对短花针茅草原冷蒿繁殖特性的影响. 草地学报, 2007, 15(4): 367-370.
- [55] 张景光, 周海燕, 王新平, 李新荣, 王刚. 沙坡头地区一年生植物的生理生态特性研究. 中国沙漠, 2002, 22(4): 350-353.
- [56] Gong X Y, Chen Q, Lin S, Brueck H, Dittert K, Taube F, Schnyder H. Tradeoffs between nitrogen- and water-use efficiency in dominant species of the semiarid steppe of Inner Mongolia. *Plant and Soil*, 2011, 340(1/2): 227-238.
- [57] 毛伟, 李玉霖, 孙殿超, 王少昆. 养分和水分添加后沙质草地不同功能群植物地上生物量变化对群落生产力的影响. 中国沙漠, 2016, 36(1): 27-33.
- [58] Song L, Bao X, Liu X, Zhang Y, Christie P, Fangmeier A, Zhang F. Nitrogen enrichment enhances the dominance of grasses over forbs in a temperate steppe ecosystem. *Biogeosciences*, 2011, 8(8): 2341-2350.
- [59] He K J, Qi Y, Huang Y M, Chen H Y, Sheng Z L, Xu X, Duan L. Response of aboveground biomass and diversity to nitrogen addition: a five-year experiment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China. *Scientific Reports*, 2016, 6: 31919.
- [60] 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.