

DOI: 10.5846/stxb202011202984

樊勇明, 李伟, 温仲明, 郭倩, 刘晶, 杨雪, 郑诚, 杨玉婷, 姜艳敏, 张博. 黄土区不同恢复年限草地群落生物量及根冠比对氮添加的响应. 生态学报, 2021, 41(24): 9824-9835.

Fan Y M, Li W, Wen Z M, Guo Q, Liu J, Yang X, Zheng C, Yang Y T, Jiang Y M, Zhang B. Responses of grassland community biomass and root-shoot ratio to nitrogen addition in different restoration years on the Loess Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2021, 41(24): 9824-9835.

黄土区不同恢复年限草地群落生物量及根冠比对氮添加的响应

樊勇明¹, 李伟^{1,2}, 温仲明^{1,2,*}, 郭倩¹, 刘晶¹, 杨雪¹, 郑诚¹, 杨玉婷¹, 姜艳敏², 张博²

¹ 西北农林科技大学草业与草原学院, 杨陵 712100

² 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心, 杨陵 712100

摘要: 大气氮沉降增加作为全球变化的主要环境问题之一, 已引发人们的广泛关注, 持续的氮沉降对草地生态系统的组成、结构和功能产生重要影响。为深入了解草地恢复进程中群落生物量和根冠比对氮沉降的响应, 以黄土区 3 个不同恢复年限 (初期 12a、中期 28a 和后期 37a) 的天然草地为研究对象, 通过设置 6 个氮添加水平, CK(0)、N1(2.34g m⁻²a⁻¹)、N2(4.67g m⁻²a⁻¹)、N3(9.34g m⁻²a⁻¹)、N4(18.68g m⁻²a⁻¹)、N5(37.35g m⁻²a⁻¹) 来测定草地群落地上生物量、地下生物量和总生物量, 并计算根冠比和氮响应效率(NRE)。结果表明: (1) 地上生物量在恢复中期最大, 随氮添加梯度增加, 地上生物量在恢复初期和恢复后期呈不显著上升趋势, 对氮添加表现为非线性的正响应($\Delta\text{NRE}>0$), 在恢复中期呈不显著下降趋势, 对氮添加表现为非线性的负响应($\Delta\text{NRE}<0$)。 (2) 群落地下生物量对氮添加无显著响应, 总生物量只有在恢复后期的 N4 添加水平下, 与对照存在显著差异。 (3) 根冠比在恢复初期时, N3 添加水平下显著高于对照和其他氮添加水平, 其余恢复年限对氮添加无显著响应。综上所述, 通过分析比较黄土区不同恢复年限草地群落的地上、地下及总生物量和根冠比对氮添加的响应。建议对该区域开展试点实验, 实行适应性草地管理, 如进行两年一次刈割或轻度放牧(2 只羊/hm²), 来探寻更科学有效的管理措施, 使草地实现系统性恢复, 进而满足生态系统容量和社会需求的变化。

关键词: 氮添加; 地上生物量; 地下生物量; 根冠比; 恢复草地; 氮响应效率

Responses of grassland community biomass and root-shoot ratio to nitrogen addition in different restoration years on the Loess Plateau

FAN Yongming¹, LI Wei^{1,2}, WEN Zhongming^{1,2,*}, GUO Qian¹, LIU Jing¹, YANG Xue¹, ZHENG Cheng¹, YANG Yuting¹, JIANG Yanmin², ZHANG Bo²

¹ College of Grassland Agriculture, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

² Research Center of Soil and Water Conservation and Ecological Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Education, Yangling 712100, China

Abstract: As one of the main environmental problems of global change, the increase of atmospheric nitrogen deposition has aroused widespread concern. Continuous nitrogen deposition has an important impact on the composition, structure and function of grassland ecosystems. In order to deeply understand the response of community biomass and root-shoot ratio to nitrogen deposition in the process of grassland restoration, this study took 3 natural grasslands with different recovery years

基金项目: 陕西省自然科学基金(2020JM-162); 国家自然科学基金项目(41671289)

收稿日期: 2020-11-20; 网络出版日期: 2021-08-04

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zmwen@ms.iswc.ac.cn

(early 12 years, middle 28 years, and late 37 years) on the Loess Plateau as the research object. Six nitrogen addition levels, CK (0), N1 ($2.34 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$), N2 ($4.67 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$), N3 ($9.34 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$), N4 ($18.68 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$), N5 ($37.35 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$) were used to measure the aboveground biomass, underground biomass, and total biomass of grassland communities, and the root-shoot ratio and nitrogen response efficiency (NRE). The results showed that: (1) The aboveground biomass was the largest in the middle stage of restoration. With the increase of nitrogen addition gradient, the aboveground biomass showed an insignificant upward trend in the early and late stages of restoration, a non-linear positive response to nitrogen addition ($\Delta \text{NRE} > 0$), an insignificant downward trend in the middle stages of restoration, and a non-linear negative response to nitrogen addition ($\Delta \text{NRE} < 0$). (2) The underground biomass of the community had no significant response to nitrogen addition, and the total biomass was significantly different from that of the control only at the N4 addition level in the later stage of restoration. (3) At the early stage of restoration, the root-shoot ratio at the N3 addition level was significantly higher than that of the control and other nitrogen addition levels, while the other restoration years had no significant response to nitrogen addition. In conclusion, the responses of aboveground, underground, total biomass and root-shoot ratio of grassland communities with different restoration years on the Loess Plateau to nitrogen addition were analyzed and compared. We suggest that pilot experiments should be carried out in this region to implement adaptive grassland management, such as biennial cutting or light grazing (2 sheep/hm^2), to explore more scientific and effective management measures to achieve systematic restoration of grassland, so as to meet the changes of ecosystem capacity and social needs.

Key Words: nitrogen addition; aboveground biomass; underground biomass; root-shoot ratio; restoration grassland; nitrogen response efficiency

自工业革命以来,随着工业用氮的增加和农业生产中氮肥的大量使用,大气中氮含量迅速增加,导致了氮沉降在世界范围内的发生^[1-3]。氮素是限制陆地生态系统植物生长发育和生产力的主要因素之一^[4],随着氮沉降的增加,陆地生态系统的结构和功能受到严重影响^[5-6]。草地生态系统作为陆地生态系统的重要组成部分,其生产力约占陆地总初级生产力的 $1/3$ ^[7],具有重要的生态系统服务功能^[8]。草地生态系统中的生产力是生态系统服务功能中供给功能的主要部分^[9]。

草地植物群落的生物量是生态系统初级生产力的重要组成部分。其对草地生态系统结构和功能的形成具有重要作用^[10],是研究草地状况的量化指标之一,也是草地生态系统管理的重要依据^[11]。草地生态系统的地上最大生物量通常近似等同于当年的净地上部分生产力。可以反映该草地的健康状况及其生产潜力^[12]。为预测氮沉降对草地生态系统的影响,已发表了大量的文章,有研究认为,对于养分贫瘠的草地,一定量的氮添加能提高草地生态系统的净初级生产力^[13]。但是对于成熟稳定的同类草地,氮输入增加会致使植物群落净初级生产力降低^[14-15]。前期研究广泛被接受的结论是氮添加对草地生态系统生产力的促进作用存在阈值^[16],即低氮输入会提高草地群落净初级生产力,长期高氮输入不仅不会增加草地群落产量,还可能会导致净初级生产力降低。

草地群落的生物量 80% 以上集中在地下^[17-18],地下生物量是草地群落碳蓄积的重要组成部分,在草地生态系统碳循环中起着关键作用^[19],准确测定草地群落地下生物量对预测草地生态系统与氮沉降的关系以及草地资源的管理和合理利用具有重要意义^[20-21]。目前地下生物量对氮添加响应的相关研究较多,但结果存在很大差异,景明慧等^[22]研究认为,氮添加对群落地下生物量没有显著影响,薄正熙等^[23]认为氮添加显著增加了群落地下生物量。而陈文年等^[24]研究表明随着氮添加量的增加,群落地下生物量呈先增大后减少的趋势。群落地下生物量与周围土壤环境息息相关,氮添加后环境的改变必然对植物地下部分产生影响。

植物群落根冠比不仅是植物光合作用产物分配的重要体现,也是草地生态系统碳循环的重要特征,对草地群落地下生物量和植被碳储量的估算具有重要的价值,在氮沉降的背景下,也可用于评估植物对生态环境的适应性^[25],以期实现对草地资源更好的管理和利用。目前关于氮添加对草地群落根冠比的影响已经进行

了相关的研究,但结果并不一致;习励玮等^[26]研究认为,群落地下生物量随着氮添加有降低的趋势,地上、总生物量及根冠比则有增加的趋势。也有研究认为,氮添加使群落地上生物量增加,而对地下生物量没有影响,根冠比随氮添加量的增加而降低^[27-28]。还有研究认为,氮添加会同时促进群落地上地下生物量的增加,但对地上生物量的促进效果大于地下,根冠比增大^[29]。在草地生态系统中,根冠比的精准测定,将有利于中国草原碳储量的估算,对草地生产也具有十分重要的意义。

前期对植物群落生物量和根冠比对氮添加响应的研究,主要集中在同一草地对长期施氮或不同放牧强度的草地对施氮的响应^[15, 30-34],而很少涉及不同恢复年限的草地对氮添加的响应。本研究依托宁夏云雾山国家级草原自然保护区于 2013a 建立的长期氮添加实验平台,通过分析 3 个不同恢复年限天然草地群落地上生物量、地下生物量和总生物量以及根冠比对 6 个氮添加处理的响应,以期为该区域草地资源后续的合理利用和管理提供理论指导,并进一步为草地资源可持续利用及草地生态环境建设提供决策支持。

1 材料与方法

1.1 研究区自然概况

研究区位于宁夏固原市东北部的云雾山草原自然保护区(106°21′—106°27′E, 36°10′—36°17′N),海拔 1800—2100m。该区域气候属于中温带半干旱区,年平均气温 7℃,最冷月 1 月(平均最低气温-14℃),最热月 7 月(22—25℃),年降水量 400—450mm,降雨季节分配不均,全年 65%—75%的降水集中在 7—9 月,蒸发量 1330—1640mm。年日照时数为 2500h,无霜期 112—140d。

该研究区植被主要是温带典型草原物种,其原有建群种和优势种是本氏针茅(*Stipa capillata*)、白莲蒿(*Artemisia sacrorum*)、大针茅(*Stipa grandis*),伴生种类型以猪毛蒿(*A. scoparia*)、百里香(*Thymus mongolicus*)、星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)为主,样地基本概况见表 1。

表 1 实验样地的土壤和植被基本属性

Table 1 Plant and soil characteristics at the experimental sites

恢复年限/a Restore time	土壤全磷 Soil total phosphorus/ (g/kg)	土壤全氮 Soil total nitrogen/ (g/kg)	土壤有机质 Soil organic matter/ (g/kg)	土壤 pH Soil pH	物种丰富度 Richness	优势种 Dominant species
12	0.57	1.95	32.92	8.38	11.00	本氏针茅(<i>Stipa capillata</i> Linn.)、阿尔泰狗娃花(<i>Heteropappus altaicus</i>)、百里香(<i>Thymus mongolicus</i>)
28	0.68	2.87	43.46	8.24	9.31	大针茅(<i>Stipa grandis</i>)、白莲蒿(<i>Artemisia sacrorum</i>)、甘菊(<i>Dendranthema lavandulifolium</i>)
37	0.66	2.99	43.91	8.17	8.61	甘青针茅(<i>Stipa przewalskyi</i>)、早熟禾(<i>Poa annua</i>)、白莲蒿(<i>Artemisia sacrorum</i>)

1.2 实验设计

实验设计于 2013 年 5 月,选取地势、土壤类型一致,地形、地貌相似的,不同恢复年限的天然草地进行施肥试验,分别为恢复 12 年(2007 年封禁)、恢复 28 年(1991 年封禁)和恢复 37 年(1982 年封禁)草地,三块草地在封禁前都是自由放牧草地,放牧强度为重度放牧,载畜率为 5—8 只羊单位/hm²。草地群落密度仅 3—8 株/m²,主要以蒿属(冷蒿、茵陈蒿等)为主,植株生长高度为 10—13cm,覆盖度为 30%左右,生物量不足 750kg/hm²。每个恢复年限 6 个施肥处理,所施肥料为尿素(CO(NH₂)₂),施肥梯度分别为 CK(0)、N1(2.34g m⁻²a⁻¹)、N2(4.67g m⁻²a⁻¹)、N3(9.34g m⁻²a⁻¹)、N4(18.68g m⁻²a⁻¹)、N5(37.35g m⁻²a⁻¹)。2013 年开始施肥时,1982a 封育草地群落密度为 54 株/m²,植株生长高度为 17cm,覆盖度为 86%,生物量为 328.44g/m²;1991 年封育草地群落密度为 146 株/m²,植株生长高度为 21cm,覆盖度为 90%,生物量为 281.66kg/m²;2007 年封育草

地群落密度为 109 株/m²,植株生长高度为 13cm,覆盖度为 83%,生物量为 198.32kg/m²。根据样地大小和统计学要求,采用随机区组设计来布局,每个小区大小为 4m×6m,每个处理重复 6 次,每个小区缓冲带为 2m。为了保证试验的一致性,避免相邻小区因为施肥梯度的不同,而造成局部微环境对植物的筛选效应,从而影响群落物种多样性和生物量,试验设计中不同恢复年限的天然草地试验布局和施氮处理都一致。施肥于每年生长季初进行,即每年 4 月中下旬(大部分物种已返青),选择阴雨天气一次性将肥料撒播于不同的试验小区内,一直持续至今。从 2013 年开始施肥至 2019 年,7 年间的平均降水量为 516mm,高于多年间的平均值,7 年间总体年降水量呈增加趋势。自 2013 年施氮实验以来,每年都进行植物群落物种数据的调查采集,同时用收获法进行地上生物量的测定,2019 年采集地上生物量时,方框内的植物在前 3a 内未被收割过。

1.3 样品采集与测定

长期定位监测表明,研究区 8 月中下旬生物量达到较大值,本实验于 2019 年生长季高峰期(8 月中下旬)进行群落调查。在每个 4m×6m 的实验样方内随机放置一个 0.5m×0.5m 的样方框,进行群落调查,为了避免边缘效应,样方距边缘的距离大于 50cm,然后测定样方内物种数,以及每个物种的高度、盖度和个体数。地上生物量采用收获法测定。将每个样方内所有植物分种齐地收割后装入信封,带回实验室置于 65℃ 烘箱烘干至恒重。称量各物种的质量,累加后计算单位面积内群落地上生物量。地上生物量收获后,用 5cm 直径的根钻在 0—60cm 各取 3 钻,放入根袋带回实验室。用水将植物根系冲洗干净后,于 65℃ 烘干至恒重,称重并记录干重。

根冠比计算方法:

根冠比 = 地下生物量 / 地上生物量

近年来,有研究提出了一种新的方法来检测植物地上生物量 (ANPP) 对氮添加的响应,既氮响应效率 (nitrogen response efficiency, NRE: ANPP 对每单位氮添加的响应) 和相邻氮添加水平之间的 NRE 差异 (Δ NRE)^[35-36],其计算公式如下:

$$NRE = 100\% \times \frac{ANPP_{处理} - ANPP_{对照}}{ANPP_{对照} \times \text{氮添加量}}$$

$$\Delta NRE = \frac{NRE2 - NRE1}{Nrate2 - Nrate1}$$

其中 NRE2 和 Nrate2 表示较高水平的氮响应效率和氮添加量, NRE1 和 Nrate1 表示较低水平的氮响应效率和氮添加量。

这种检测方法表明:如果 NRE>0 植物生物量高于对照组, NRE<0 植物生物量低于对照组, NRE=0 植物生物量与对照组相同; Δ NRE \neq 0 表示非线性响应。 Δ NRE=0 表示线性响应,具体情况如下:如果 NRE2>NRE1,且 Δ NRE>0,则植物 ANPP 对氮添加的响应为快于线性响应的非线性响应(图 1),如果 NRE2<NRE1,且 Δ NRE<0,则植物 ANPP 对氮添加的响应为慢于线性响应的非线性响应(图 1),如果 NRE2<0、NRE1>0,且 Δ NRE<0,则植物 ANPP 对氮添加的响应为先增加后降低的非线性响应(图 1),如果 NRE2=NRE1 则 Δ NRE=0 时,会出现三种情况:(1)如果 NRE2=NRE1>0,则植物 ANPP 显示线性正响应(图 1);(2)NRE2=NRE1<0,则植物 ANPP 显示线性负响应(图 1);(3)NRE2=NRE1=0,则植物 ANPP 不显示任何响应(图 1)。假设在线性响应条件下,当氮作为植物生长的限制条件时,随着氮输入的增加,植物 ANPP 将持续升高,此时 NRE 最高且稳定,但在 N 开始饱和后, NRE 随着 N 的连续富集而减少。因此, ANPP 非线性的 N 添加拐点发生在进一步添加 N 开始降低 NRE 的点上,既当 Δ NRE 从零变为负值时,则认为该点为 ANPP 非线性阶段的 N 添加拐点^[37]。本研究数据中不存在线性响应,本研究只研究草地群落生物量对氮添加的非线性响应。

1.4 数据分析

利用 SPSS 软件进行数据分析,利用 Sigmaplot 软件进行作图。不同恢复年限草地群落的地上生物量、地下生物量、总生物量和根冠比对氮添加水平的响应采用单因素方差分析 (One-way ANOVA),采用 Duncan's 多重比较的方法进行差异显著性检验 ($P=0.05$)。以氮添加量为连续变量,进行回归参数估计。

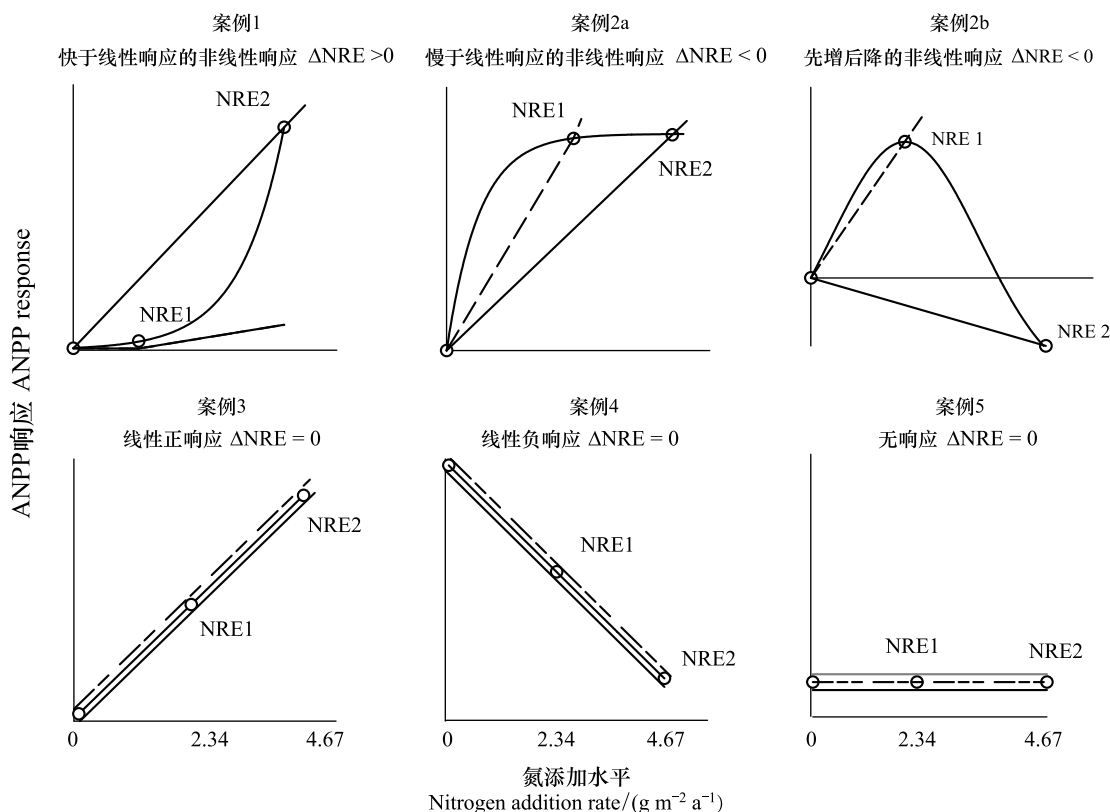


图1 ANPP 对氮添加响应的概念图^[35]

Fig.1 Conceptual figure on response of ANPP to nitrogen addition^[35]

ANPP:地上净初级生产力 Aboveground net primary productivity; NRE:每单位氮添加的 ANPP 响应(由直线的斜率表示) ANPP Response per unit N addition (indicating by the slopes in the straight lines); Δ NRE:相邻氮添加水平的 NRE 差值(由斜率之间的差异表示) The difference in NRE between different N levels addition rates (indicating by the difference between the slopes)

2 结果与分析

2.1 不同恢复年限草地群落地上生物量对氮添加的响应

恢复年限不同,草地群落地上生物量对氮添加梯度的响应不同(图2)。随着氮梯度的增加,恢复12年时,群落生物量呈现总体上升增加的趋势,增幅范围为47%—88%;恢复28年时,呈现总体下降的趋势,降幅范围为4%—36%;恢复37年时,呈现总体上升增加的趋势,增幅范围为15%—33%。在CK至N4五个水平间,群落地上生物量均表现为恢复28年大于37年大于12年,既草地在恢复初期生产力逐渐提高,在恢复的中期达到最大,恢复后期生产力会下降,在N5水平上则表现为恢复37年(373.21g/m²)大于28a(346.54g/m²)大于12a(346.15g/m²),是由于高氮对恢复中期的地上生物量有限制作用。方差分析结果显示,在恢复12年时,N1、N2、N3的地上生物量与对照相比无显著差异($P>0.05$),N4、N5的地上生物量显著高于对照和N3($P<0.05$),在恢复初期12年时,氮素是植物群落的限制因素,高氮梯度可以促进植物地上生物量的生长;在恢复28年和37年时,对照组地上生物量和不同氮添加水平间均无显著差异($P>0.05$),各氮添加水平处理间也无显著差异($P>0.05$),经过长期的恢复和7a的氮肥添加实验,土壤肥力得到改善,氮肥不作为植物生长的主要限制因素,因此氮添加处理对地上生物量的影响较小。

NRE和 Δ NRE在不同恢复年限间对氮添加的响应结果(图3)所示,恢复28年时,随着氮添加水平的升高,NRE呈现上升的趋势,且 Δ NRE先大于0后小于0,表明恢复28年草地群落对氮添加的响应为非线性的负相应,即氮添加对群落地上生物量产生了抑制作用,随氮添加水平升高,抑制作用越强,但每单位氮对生物

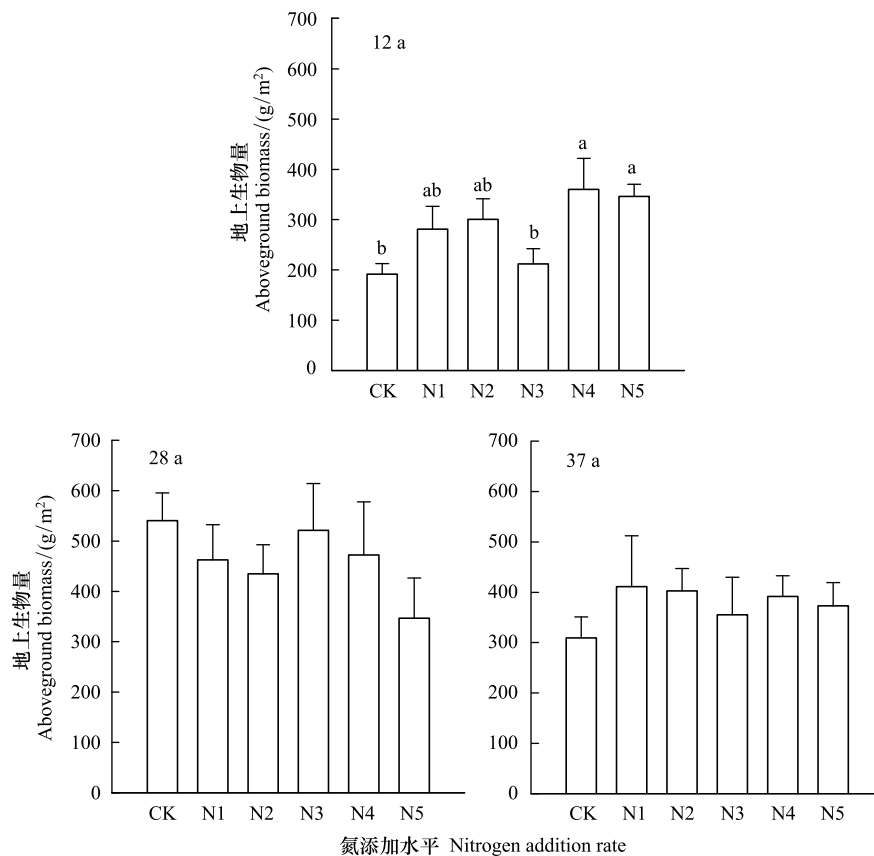


图 2 氮添加对地上生物量的影响

Fig.2 Effects of nitrogen addition on aboveground biomass

6个氮添加水平分别为:CK(0)、N1($2.34\text{g m}^{-2}\text{a}^{-1}$)、N2($4.67\text{g m}^{-2}\text{a}^{-1}$)、N3($9.34\text{g m}^{-2}\text{a}^{-1}$)、N4($18.68\text{g m}^{-2}\text{a}^{-1}$)、N5($37.35\text{g m}^{-2}\text{a}^{-1}$);每个处理的地上生物量表示6个重复的平均值(误差棒表示SE)。不同小写字母表示所有处理在 $P<0.05$ 水平差异显著

量的抑制作用减弱。恢复12年和37年时,群落地上部分的NRE均大于0,随着氮添加水平的提高,NRE总体呈下降的趋势,表明每单位氮对群落地上生物量的促进作用减弱,恢复37年时 ΔNRE 始终小于0,恢复12年时 ΔNRE 先为负后为正又变为负,表明恢复12年和37年群落对氮添加为非线性的正响应,氮添加促进群落生物量增加,但随氮添加水平升高,每单位氮对生物量的促进作用减弱。

2.2 不同恢复年限草地群落地下生物量和总生物量对氮添加的响应

氮添加对地下生物量和总生物量的结果(图4)如下:恢复12、28年时,对照组地下生物量和总生物量对不同氮添加水平间均无显著差异($P>0.05$),恢复37年时,对照组地下生物量对不同氮添加水平间均无显著差异($P>0.05$),但总生物量对照组与N4添加水平下存在显著差异($P<0.05$),表明在不同恢复年限间,地下生物量对氮添加的响应较小,本研究认为这是由于氮添加于土壤,再反馈于根系需要很长时间。恢复12年和恢复37年时地上生物量和总生物量均呈现总体上升趋势,恢复28年时则相反,呈现总体下降趋势。在恢复12年时,地下生物量和总生物量最高出现于N5添加水平下,分别为对照组的1.20倍和1.21倍;在恢复37年时,地下生物量和总生物量最高出现于N4添加水平下,分别为对照组的1.73倍和2.21倍;但在恢复28年时,地下生物量和总生物量最低出现于N5添加水平下,分别为对照组的0.58倍和0.60倍;在恢复12年和37年时,氮添加对地下生物量和总生物量有促进作用,在高施氮梯度下,促进作用强于低施氮。恢复28年时则表现为相反,即对地下生物量和总生物量有抑制作用,且随氮梯度升高,抑制作用越强。这是由于恢复12年和恢复37年的优势种为禾本科牧草,对氮添加响应敏感,而恢复28年白莲蒿在群落中占比较大,导致出现这种现象。

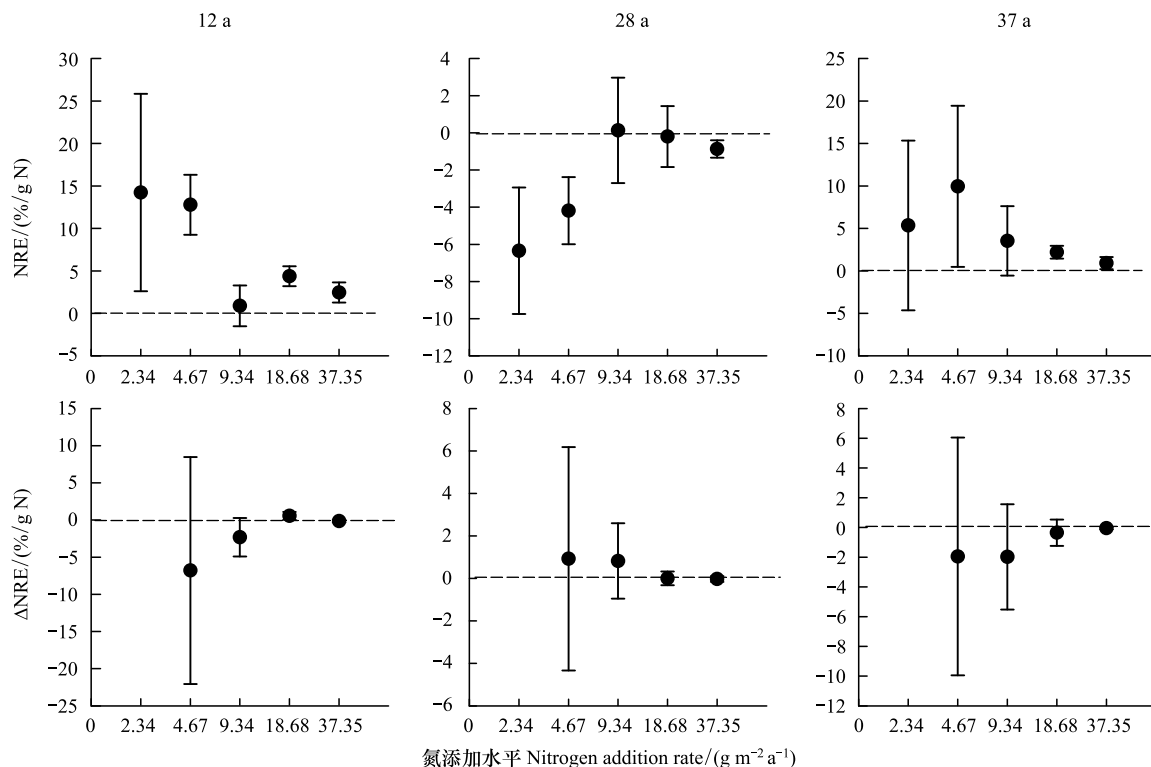


图3 地上部分 NRE 和 Δ NRE 在不同氮添加水平的变化

Fig.3 Changes in aboveground NRE and Δ NRE with different ranges of N addition rate

图中的点表示平均值,线段表示标准误差

2.3 不同恢复年限草地群落根冠比对氮添加的响应

根冠比对氮添加的响应结果(图5)如下:恢复12年和恢复28年的草地群落根冠比总体有下降的趋势,而恢复37年根冠比则表现为整体上升的趋势。恢复12年时,方差分析结果显示,N1、N4、N5添加水平下的根冠比显著低于对照组($P < 0.05$),而N3水平下的根冠比显著高于对照和其他氮添加水平($P < 0.05$)。其中对照组根冠比为7.83,N1、N2、N4、N5的根冠比分别降低了55%、32%、46%、40%,而N3水平比对照增加了17%,表明中等梯度的氮添加,可以促使根冠比增大,过低或过高的氮添加会导致根冠比降低。氮添加后对地下生物量影响较小,这是由于地上生物量对氮添加的响应不同导致的。恢复28年时,对照组根冠比为3.83,N1、N2水平比对照组增加均未超过10%,N3、N4、N5与对照相比,分别降低了11%、29%、3%,表明低氮梯度促使根冠比增大,高氮梯度降低。恢复37年时,各氮添加水平均比对照增加,增加最少为N2水平,增加了58%,最多为N5水平,增加了113%,表明氮添加致使根冠比增大,氮添加梯度越大,增幅越强,恢复37年的土质疏松,优势种为禾草,氮添加会促进须根系的增加来使植物获取更多的养分。

3 讨论

本研究通过对黄土高原不同恢复年限天然草地的氮添加试验,结果表明,恢复12年群落地上生物量随氮添加呈增加趋势,氮添加后生物量增加了47%—88%,且在氮水平到达N5($37.35 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$)时,与对照组呈显著相关,即氮添加未达饱和阈值水平。恢复37年,群落地上生物量增加了15%—33%,随氮添加量增加,地上生物量总体呈上升趋势,但和对照均无显著关系,恢复28年则表现为相反的情况,呈下降趋势,降低了4%—36%,和对照无显著关系。但总体上恢复28年的地上生物量高于恢复12年和37年,与以往研究结果存在差异,Bai等^[15]在进行了4a的氮添加试验,结果发现地上生物量增加了98%—271%,氮饱和阈值为 $10.5 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$;

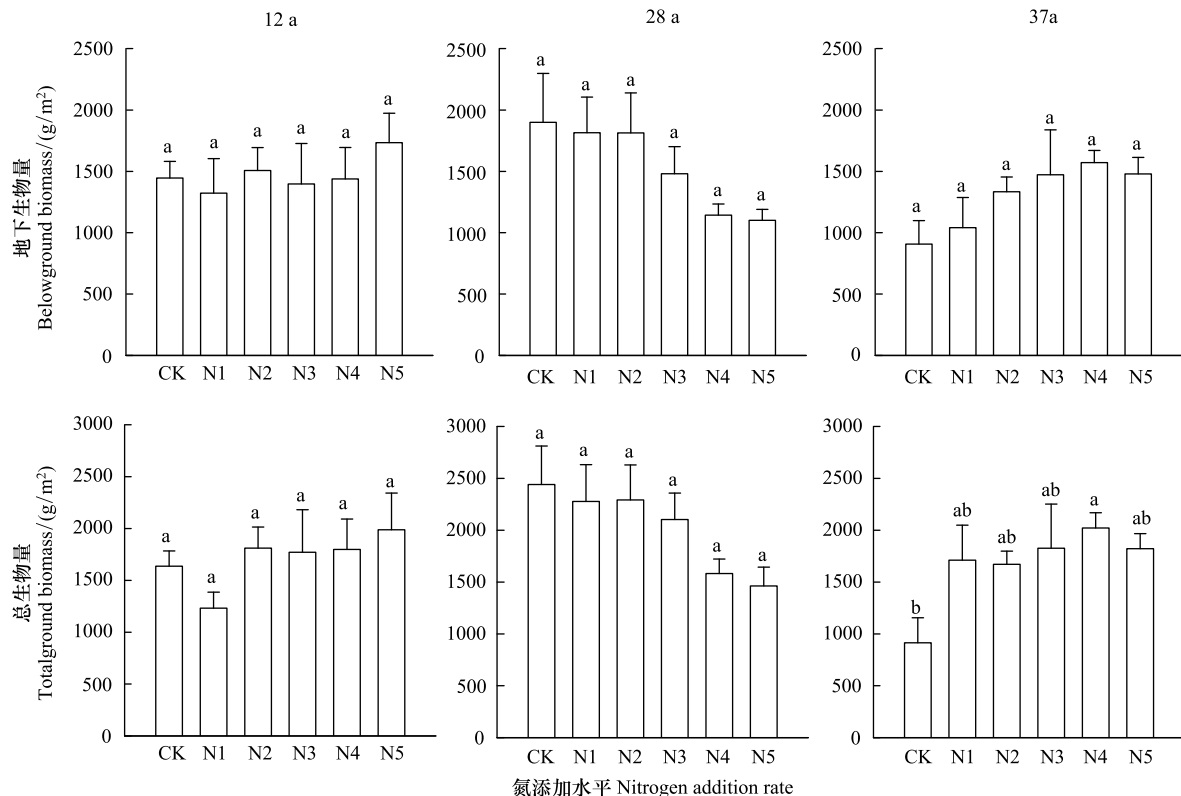


图4 氮添加对地下生物量和总生物量的影响

Fig.4 Effects of nitrogen addition on belowground biomass and total biomass

Lan 等^[38]进行了 10a 的氮添加实验发现地上生物量的氮饱和阈值为 $17.5 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$,而在同一样地上连续 18a 的氮添加处理下,发现不同氮添加水平下群落地上生物量差异不显著^[30]。景明慧等^[22]在进行了 7a 的氮添加试验发现地上生物量增加了 37%—117%,氮饱和阈值为 $22.4 \text{ g m}^{-2} \text{ a}^{-1}$;综合分析其原因,本研究认为在同样的氮添加条件下,恢复年限较短(12 年)时长期氮添加会提高地上生物量,与 Bai 等^[15]、景明慧等^[22]和 Lan 等^[38]的研究结果一致,恢复年限较长(37 年)时长期氮添加会提高地上生物量,但与对照差异不显著,与王玉冰等^[30]连续 18a 的氮添加结果相似;恢复年限处于中间状态(28 年)时,虽然长期氮添加后生物量与对照无显著差异,但总体生物量呈下降趋势;以往研究很少出现这种结果,王玉冰等^[30]认为初级生产力主要是由群落内优势物种的生物量及功能性状所决定,本研究中,封育 12a 和 37a 的优势物种主要为针茅属的禾本科,其根系为须根系,易于吸收养分而提高植物叶氮含量,进而通过提高植物光合速率来提高地上生物量。而 Bai 等^[39]和杨晓霞等^[40]研究也认为,植物功能群地上净初级生产力对长期氮添加的响应不同,氮添加均显著增加了禾草的地上生物量。杨倩等^[41]研究认为,草地土壤性质的差异是造成地上生物量对氮添加响应有所不同的原因之一,Luo 等^[42]研究发现,在草地恢复过程中,随着根系生物量、根系中的 C/N 比、微生物 C 量以及土壤碳库的增加,改变了土壤原有的性质,会致使土壤净 N 矿化速率和 N 的生物有效性快速下降。植物与土壤资源有效性的互作效应将表现为负反馈,限制了植物生产力的进一步提高^[43]。本研究认为这是造成封育 28a 优势种为白莲蒿草地群落生物量下降的主要原因。

草地群落生物量大约有 80% 以上集中分布在地下,在生态系统碳循环中起重要作用^[17]。本试验研究样地植物以多年生为主,从实验开始到取样,已经过 7a,地下生物量是 7a 实验处理效果的累积,可以很好的反应地下生物量对氮添加的响应。本研究表明,氮添加对不同恢复年限草地群落的地下生物量均无显著影响,但地下生物量随氮含量增加的变化趋势不同,恢复 28 年有下降趋势,恢复 12 年和 37 年时有上升趋势。与前人研究结果有所差异;刁励玮等^[26]研究认为,施氮对群落地下生物量影响不显著,但地下生物量随着氮添加

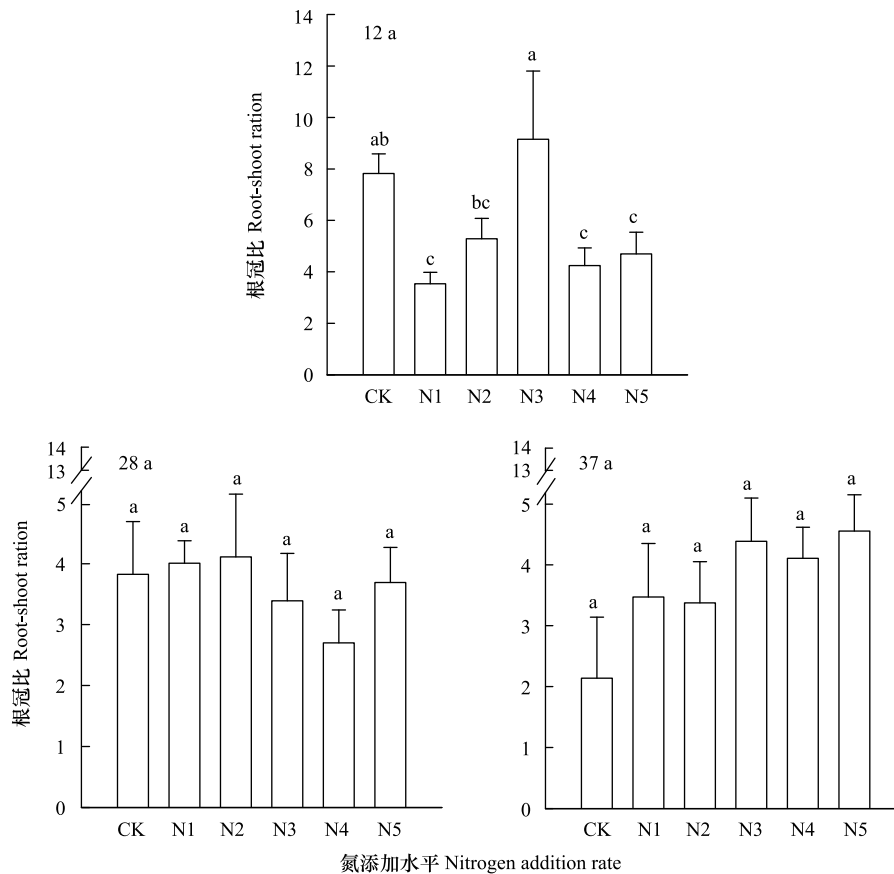


图5 氮添加对根冠比的影响

Fig.5 Effects of nitrogen addition on root-shoot ratio

不同小写字母表示处理间差异显著 ($P < 0.05$)

年限的增加有降低的趋势。Xu 等^[44]研究表明,地下生物量随氮添加量增加有降低趋势,郭璇等^[45]研究认为,地下生物量有随着氮添加剂量增加而增加的趋势。这可能与草地群落的结构和恢复演替进程有关,有研究表明,群落地下生物量对氮添加响应的差异与草地群落的优势种有关,氮添加会降低杂类草的地下生物量,增加禾草的地下生物量^[39,44]。恢复 12 年和 37 年草地群落以禾草为主,因此添加氮后地下生物量有上升趋势。恢复 28 年时,处于三个恢复期的中间状态,优势物种为菊科的白莲蒿。有研究发现,当草地生态系统植被由深根系向浅根系物种发生转变^[46],长期氮添加处理对地下生物量的促进作用在处理后期转为抑制作用^[26],其次氮添加对不同根系形态的响应不同^[47],白莲蒿为根蘖型粗根系植物,主根不甚发达,水平根发达,早期不定根存在死亡现象,植株老龄后,主根会出现腐烂、枯死等现象^[48]。本研究认为这是导致恢复 28 年草地添加氮后地下生物量有下降趋势的主要原因。除此之外,苏淑兰等^[49]研究认为,不同管理方式对草地的地下生物量也会有影响,因此,今后在研究地下生物量时,应充分考虑草地的管理利用方式、群落间的物种组成,以及群落中根系形态的分布比例,系统化的来研究地下生物量对氮添加的响应。

根冠比反映了植物对环境的响应策略,是指示草原生态系统碳循环的关键指标^[50],通过氮添加试验,来预测草地生态系统氮沉降变化时,地上、地下生物量分配具有重要意义。本研究经过 7a 的氮添加处理后,恢复 12 年草地群落地上地下生物量均增加,地上生物量增幅大于地下,根冠比下降;恢复 28 年,地上地下生物量均减少,地上生物量减少幅度小,根冠比下降;恢复 37 年和恢复 12 年相似,但地上生物量增幅小于地下,根冠比上升。贺星等^[29]经过 3a 试验处理,发现氮添加处理后均使群落的根冠比下降,主要是因为植物生长明显受氮限制,景明慧等^[22]认为,根冠比下降,是由于地上生物量对氮添加响应更加敏感。本研究中,经过长期

恢复后,不同恢复期的群落结构和土壤理化性质均存在一定差异。恢复 12 年时,草地群落地上部分垂直空间分布不均,氮添加后会促进植物地上部分生长,进而提高了植物群落垂直空间的密度^[51],并因此引发了光照限制,地上部分的光合产物分配增加,进而导致根冠比降低。恢复 28 年时,粗根系半灌木的白莲蒿在群落中占比较大,对外源氮输入不敏感,经过长期施氮后,土壤养分状况改善,会促使主根数量减少,增加不定根数量,致使地下生物量减少,进而导致根冠比下降。恢复 37 年时,土质疏松,土壤中营养物质含量高,氮添加后对群落地上生物量的促进作用明显减弱,但氮添加后可能影响植物根系内部的分配^[52],促使群落粗根和细根的比例在土层中发生变化^[47],增加了地下生物量,致使根冠比升高。本研究通过对不同恢复期根冠比的探讨,可以为未来估测中国草原碳储量提供有力的数据支撑。

4 结论

本研究以黄土高原不同恢复年限天然草地为对象,旨在通过探讨氮添加处理对不同恢复期草地群落地上、地下生物量和根冠比的影响,为该区域草地的后续管理与利用提供理论指导与科学建议。研究结果表明,经过 7a 的氮添加后,恢复 12 年的草地,地上地下和总生物量均呈增加趋势,地上生物量对氮添加表现为非线性的正响应,但根冠比降低;恢复 28 年的草地,地上地下和总生物量表现为相反的趋势,地上生物量对氮添加表现为非线性的负响应,同时根冠比也下降;恢复 37 年时,地上地下生物量、总生物量和根冠比均呈上升趋势,地上生物量对氮添加表现为非线性的正响应。通过对比不同恢复年限草地生物量对氮添加的响应,揭示了氮添加后生物量的变化趋势,在氮沉降背景下,本研究建议对该区域开展试点实验,实行适应性草地管理,如进行两年一次刈割或轻度放牧(2 只羊/hm²),通过科学的控制来管理和监测,实时调整有关措施,使草地实现系统性恢复,进而满足生态系统容量和社会需求的变化。本研究仅仅从氮添加对生物量的影响进行了初步探讨,尚未形成系统的理论支撑,未来仍需对氮添加后影响恢复草地的过程、机制及途径等理论问题进行系统性深入研究,进而实现以草地生态系统稳定平衡和多功能协同为目标的管理利用方式。本研究虽然进行了 7a 的连续观测,但观测时间尺度还远远不够,需要更长时间尺度的观测,同时应从生态系统整体出发,关注植被-土壤-微生物-环境协同响应氮沉降的内在机制。

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] Zhu J X, Wang Q F, He N P, Smith M D, Elser J J, Du J Q, Yuan G F, Yu G R, Yu Q. Imbalanced atmospheric nitrogen and phosphorus depositions in China: implications for nutrient limitation. *Journal of Geophysical Research*, 2016, 121(6): 1605-1616.
- [3] Gruber N, Galloway J N. An earth-system perspective of the global nitrogen cycle. *Nature*, 2008, 451(7176): 293-296.
- [4] LeBauer D S, Treseder K K. Nitrogen limitation of net primary productivity in terrestrial ecosystems is globally distributed. *Ecology*, 2008, 89(2): 371-379.
- [5] Niu S L, Wu M Y, Han Y, Xia J Y, Li L H, Wan S Q. Water-mediated responses of ecosystem carbon fluxes to climatic change in a temperate steppe. *New Phytologist*, 2008, 177(1): 209-219.
- [6] 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.
- [7] Hoekstra J M, Boucher T M, Ricketts T H, Roberts C. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 2005, 8(1): 23-29.
- [8] Wragg N, Strodthoff J, Cuchillo H M, Isselstein J, Kayser M. Phytodiversity of temperate permanent grasslands: ecosystem services for agriculture and livestock management for diversity conservation. *Biodiversity and Conservation*, 2011, 20(14): 3317-3339.
- [9] 白永飞, 赵玉金, 王扬, 周楷玲. 中国北方草地生态系统服务评估和功能分区助力生态安全屏障建设. *中国科学院院刊*, 2020, 35(6): 675-689.
- [10] 李金花, 李镇清, 任继周. 放牧对草原植物的影响. *草业学报*, 2002, 11(1): 4-11.
- [11] 任继周. *草业科学研究方法*. 北京: 中国农业出版社, 1998.

- [12] 韩梦琪, 王忠武, 靳宇曦, 康静, 李江文, 王悦华, 王舒新, 韩国栋. 短花针茅荒漠草原物种多样性及生产力对长期不同放牧强度的响应. 西北植物学报, 2017, 37(11): 2273-2281.
- [13] 韩会阁, 尚振艳, 牛得草, 傅华. 氮素添加对黄土高原典型草原植物比叶面积及其重要值的影响. 草地学报, 2015, 23(1): 69-74.
- [14] Mack M C, Schuur E A G, Bret-Harte M S, Shaver G R, Chapin III F S. Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature*, 2004, 431(7007): 440-443.
- [15] Bai Y F, Wu J G, Clark C M, Naeem S, Pan Q M, Huang J H, Zhang L X, Han G H. 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.
- [16] Fang Y, Xun F, Bai W M, Zhang W H, Li L H. Long-term nitrogen addition leads to loss of species richness due to litter accumulation and soil acidification in a temperate steppe. *PLoS One*, 2012, 7(10): e47369.
- [17] Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 2006, 12(1): 84-96.
- [18] 胡中民, 樊江文, 钟华平, 韩彬. 中国草地地下生物量研究进展. 生态学杂志, 2005, 24(9): 1095-1101.
- [19] Scurlock J M O, Hall D O. The global carbon sink: a grassland perspective. *Global Change Biology*, 1998, 4(2): 229-233.
- [20] 马文红, 杨元合, 贺金生, 曾辉, 方精云. 内蒙古温带草地生物量及其与环境因子的关系. 中国科学 C 辑: 生命科学, 2008, 38(1): 84-92.
- [21] Schenk H J, Jackson R B. The global biogeography of roots. *Ecological Monographs*, 2002, 72(3): 311-328.
- [22] 景明慧, 贾晓彤, 张运龙, 曹娟, 周伟, 王杰, 庾强. 长期氮添加对内蒙古典型草原植物地上、地下生物量及根冠比的影响. 生态学杂志, 2020, 39(10): 3185-3193.
- [23] 薄正熙, 游成铭, 胡中民, 郭群, 何利元, 杜勇明, 李胜功, 干友民. 氮素与水分添加对内蒙古温带典型草原生物量的影响. 应用与环境生物学报, 2017, 23(4): 658-664.
- [24] 陈文年, 陈发军. 青藏高原高山草甸群落生物量及多样性对氮素添加的响应. 草业科学, 2017, 34(5): 1082-1089.
- [25] Niklas K J. Modelling below- and above-ground biomass for non-woody and woody plants. *Annals of Botany*, 2005, 95(2): 315-321.
- [26] 刁励玮, 李平, 刘卫星, 徐姗, 乔春连, 曾辉, 刘玲莉. 草地生态系统生物量在不同气候及多时间尺度上对氮添加和增雨处理的响应. 植物生态学报, 2018, 42(8): 818-830.
- [27] 毛晋花, 邢亚娟, 闫国永, 王庆贵. 陆生植物生物量分配对模拟氮沉降响应的 Meta 分析. 生态学报, 2018, 38(9): 3183-3194.
- [28] 严月, 朱建军, 张彬, 张艳杰, 鲁顺保, 潘庆民. 草原生态系统植物地下生物量分配及对全球变化的响应. 植物生态学报, 2017, 41(5): 585-596.
- [29] 贺星, 马文红, 梁存柱, 红梅, 柴曦, 赵巴音那木拉, 张宇平, 杨绍欢, 张佳鑫, 辛晓平. 养分添加对内蒙古不同草地生态系统生物量的影响. 北京大学学报: 自然科学版, 2015, 51(4): 657-666.
- [30] 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.
- [31] 宗宁, 石培礼, 牛犇, 蒋婧, 宋明华, 张宪洲, 何永涛. 氮磷施肥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.
- [32] 杨中领, 苏芳龙, 苗原, 钟明星, 肖蕊. 施肥和放牧对青藏高原高寒草甸物种丰富度的影响. 植物生态学报, 2014, 38(10): 1074-1081.
- [33] 张璐璐, 王孝安, 朱志红, 李英 a. 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.
- [34] 赵洁, 李伟, 井光花, 魏琳, 程积民. 黄土区封育和放牧草地物种多样性和地上生物量对氮素添加的响应. 草业学报, 2017, 26(8): 54-64.
- [35] Tian D H, Wang H, Sun J, Niu S L. Global evidence on nitrogen saturation of terrestrial ecosystem net primary productivity. *Environmental Research Letters*, 2016, 11(2): 024012.
- [36] Iversen C M, Bridgham S D, Kellogg L E. Scaling plant nitrogen use and uptake efficiencies in response to nutrient addition in peatlands. *Ecology*, 2010, 91(3): 693-707.
- [37] Aber J, McDowell W, Nadelhoffer K, Magill A, Berntson G, Kamakea M, McNulty S, Currie W, Rustad L, Fernandez I. Nitrogen saturation in temperate forest ecosystems: hypotheses revisited. *Bioscience*, 1998, 48(11): 921-934.
- [38] Lan Z C, Bai Y F. Testing mechanisms of N-enrichment-induced species loss in a semiarid Inner Mongolia grassland: critical thresholds and implications for long-term ecosystem responses. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2012, 367(1606): 3125-3134.
- [39] 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.
- [40] 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.

- [41] 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.
- [42] Luo C Y, Xu G P, Wang Y F, Wang S P, Lin X W, Hu Y G, Zhang Z H, Chang X F, Duan J C, Su A L, Zhao X Q. Effects of grazing and experimental warming on DOC concentrations in the soil solution on the Qinghai-Tibet plateau. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(12): 2493-2500.
- [43] Baer S G, Kitchen D J, Blair J M, Rice C W. Changes in ecosystem structure and function along a chronosequence of restored grasslands. Ecological Applications, 2002, 12(6): 1688-1701.
- [44] Xu Z W, Ren H Y, Li M H, Brunner I, Yin J F, Liu H Y, Kong D L, Lü X T, Sun T, Cai J P, Wang R Z, Zhang Y Y, He P, Han X G, Wan S Q, Jiang Y. Experimentally increased water and nitrogen affect root production and vertical allocation of an old-field grassland. Plant and Soil, 2017, 412(1/2): 369-380.
- [45] 郭旋, 胡中民, 李胜功, 郭群. 氮磷添加对内蒙古温带典型草原地下生物量的影响. 生态学杂志, 2021, 40(4): 929-939.
- [46] Clark C M, Tilman D. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. Nature, 2008, 451(7179): 712-715.
- [47] 祁瑜, 黄永梅, 王艳, 赵杰, 张景慧. 施氮对几种草地植物生物量及其分配的影响. 生态学报, 2011, 31(18): 5121-5129.
- [48] 张昊, 陈世璜, 杨尚明. 白莲蒿的特性和生态地理分布的研究. 内蒙古农业大学学报: 自然科学版, 2001, 22(1): 74-78.
- [49] 苏淑兰, 李洋, 王立亚, 郭丁, 康海军, 李旭东, 傅华. 围封与放牧对青藏高原草地生物量与功能群结构的影响. 西北植物学报, 2014, 34(8): 1652-1657.
- [50] Wang L M, Li L H, Chen X, Tian X, Wang X K, Luo G P. Biomass allocation patterns across china's terrestrial biomes. PLoS One, 2014, 9(4): e93566.
- [51] 潘庆民, 白永飞, 韩兴国, 杨景成. 氮素对内蒙古典型草原羊草种群的影响. 植物生态学报, 2005, 29(2): 311-317.
- [52] Zerihun A, Montagu K D. Belowground to aboveground biomass ratio and vertical root distribution responses of mature *Pinus radiata* stands to phosphorus fertilization at planting. Canadian Journal of Forest Research, 2004, 34(9): 1883-1894.