## DOI: 10.20103/j.stxb.202406191417

潘珍珍,王瑞兵,陈欢,赵维,蚌绍豪,任正炜,周小龙.物种多样性驱动高寒草甸地上生产力对养分添加的响应.生态学报,2025,45(4): 1865-1877.

Pan Z Z, Wang R B, Chen H, Zhao W, Bang S H, Ren Z W, Zhou X L.Response of aboveground productivity to nutrient addition driven by species diversity in an alpine meadow community. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(4):1865-1877.

# 物种多样性驱动高寒草甸地上生产力对养分添加的 响应

潘珍珍1,王瑞兵1,陈 欢1,赵 维2,蚌绍豪2,任正炜2,周小龙1,\*

1 新疆大学生态与环境学院 绿洲生态教育部重点实验室,乌鲁木齐 830017
 2 兰州大学生态学院,兰州 730000

摘要:为进一步了解养分添加下草地物种多样性如何驱动地上生产力变化,在青藏高原高寒草甸开展养分添加实验,通过调查 植物群落和测定功能性状,基于功能性状和物种多样性两种途径解析养分添加对高寒草甸地上生产力的驱动机制。结果表明: (1)氮和氮磷混合添加显著增加了群落地上生产力,分别增加 67%和 49.1%,其中氮是高寒草甸植物群落地上生产力的主要限 制性养分。(2)氮和氮磷混合添加显著降低物种丰富度、香农维纳指数和功能丰富度;(3)植株高度在氮和氮磷混合添加后显 著增加,分别增加 24.2%和 29.6%;比叶面积在磷和氮磷混合添加后显著增加,分别增加 22.1%和 34.6%;而叶片干物质含量仅 在氮添加下显著增加 10.1%,叶绿素含量仅在磷添加下显著降低 5.5%。(4)地上生产力与功能多样性之间不存在显著的线性 回归关系,但与物种多样性和叶片干物质含量之间分别存在显著负线性回归和正线性回归关系。(5)功能多样性和功能性状 对群落地上生产力解释非常有限,然而物种多样性可以很好解释地上生产力的变化;这与质量比假说的预测相一致。综上,表 明中期养分添加条件下高寒草甸群落地上生产力的增加主要是由优势种的功能性状所驱动,且物种多样性比功能多样性更好 解释高寒草甸地上生产力变化。

关键词:物种多样性;功能多样性;功能性状;地上生产力;养分添加;高寒草甸

# Response of aboveground productivity to nutrient addition driven by species diversity in an alpine meadow community

PAN Zhenzhen<sup>1</sup>, WANG Ruibing<sup>1</sup>, CHEN Huan<sup>1</sup>, ZHAO Wei<sup>2</sup>, BANG Shaohao<sup>2</sup>, REN Zhengwei<sup>2</sup>, ZHOU Xiaolong<sup>1,\*</sup> 1 College of Ecology and Environment, Key Laboratory of Oasis Ecology of Education Ministry, Xinjiang University, Urumqi 830017, China 2 College of Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

**Abstract**: To gain further insight into how changes in grassland species diversity affect aboveground productivity in response to nutrient addition, this study conduced nutrient addition experiments in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. By investigating plant communities and measuring functional traits, this study aimed to analyze the mechanism by which nutrient addition drives aboveground productivity, based on functional traits and species diversity. The results indicated that: (1) Nitrogen addition alone and combined nitrogen-phosphorus addition significantly increased the community's aboveground productivity by 67% and 49.1%, respectively, suggesting nitrogen is the primary limiting nutrient for the aboveground productivity. (2) Nitrogen addition alone and combined nitrogen introgen with phosphorus resulted in a notable reduction in species richness, the Shannon-Wiener index, and functional richness. (3) Plant height significantly increased

基金项目:国家自然科学基金(32060285)

收稿日期:2024-06-19; 网络出版日期:2024-11-06

<sup>\*</sup> 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhouxiaolong@ xju.edu.cn

by 24.2% following nitrogen addition alone and by 29.6% with combined nitrogen-phosphorus addition. Additionally, the specific leaf area significantly increased by 22.1% with phosphorus addition alone and by 34.6% with combined nitrogen-phosphorus addition. The leaf dry matter content significantly increased by 10.1% in response to nitrogen addition, while the leaf chlorophyll content notably decreased by 5.5% under phosphorus addition. (4) No significant linear regression relationship was found between aboveground productivity and functional diversity. However, a significant negative linear regression relationship was found with species diversity, while a positive relationship was observed with leaf dry matter content. (5) Functional diversity and functional traits have limited explanatory power for aboveground productivity, whereas species diversity provides a more effective explanation for the changes in aboveground productivity. This finding is consistent with the predictions of the mass ratio hypothesis. In conclusion, this study shows that the increase in aboveground productivity of alpine meadow communities under medium-term nutrient addition conditions is primarily driven by the functional traits of dominant species, and species diversity provides a better explanation for the changes in aboveground productivity of alpine meadow in comparison to functional diversity.

Key Words: species diversity; functional diversity; functional traits; aboveground productivity; nutrient addition; alpine meadow

生物多样性-生产力关系是理解和预测生物多样性丧失对生态系统功能和服务影响的基础<sup>[1-3]</sup>。长期以 来,生物多样性与生产力之间的关系一直是生态学研究的热点问题之一<sup>[4-5]</sup>。基于全球多个生态系统(包括 森林、草原、海洋及湖泊等)的研究发现,生物多样性与生产力之间呈现不同的关系,例如,正相关关系<sup>[6]</sup>,负 相关关系<sup>[7-8]</sup>,驼峰型曲线<sup>[9-10]</sup>或无显著关系<sup>[11]</sup>。为解释生物多样性与生产力之间错综复杂的关系,生态学 家进行了大量实验研究并提出诸多假说予以解释,如质量比假说(Mass ratio hypothesis)和生态位互补假说 (Niche complementary hypothesis)。前者认为,群落生产力主要由群落中优势种的多度及其群落水平加权性状 (Community-level Weighted Mean,CWM)所决定<sup>[12-13]</sup>,后者则认为,不同物种在资源利用方式和时间等方面各 异,生态位分化的多物种共存时能更加充分且有效地利用有限时空资源,从而提高群落生产力<sup>[14]</sup>。功能离散 度量化了群落内物种功能性状多度分布在功能空间中的离散程度<sup>[15]</sup>,可作为验证生态位互补假说的指 标<sup>[16]</sup>。截至目前,关于生物多样性-生产力关系仍存在较大的争议,高寒草甸的地上生产力对养分添加的响 应符合哪种假说有待进一步验证。

植物生产力是为草食动物提供食物的关键,这取决于生物多样性、群落功能特征和养分限制<sup>[17-19]</sup>。氮和磷通常被认为是影响植物生长发育和形态建成的主要限制元素,主要是因为氮和磷均是植物生长发育必需的大量元素,其中氮主要参与植物叶绿体能量的代谢转化和光合产物的合成及运输<sup>[20]</sup>,而磷在植物能量代谢、核酸和生物膜合成等生物学过程中发挥着重要作用<sup>[21]</sup>,因此在受氮或磷限制的生态系统中,养分添加被广泛地用来增加植物生产力<sup>[22]</sup>,但同时也会造成群落结构的单一化以及物种多样性的丧失<sup>[23]</sup>。截至目前,在青藏高原海北高寒草甸和甘南高寒草甸开展的诸多养分添加实验研究对于判定限制高寒草甸植物生产力的主要养分是氮限制、磷限制还是氮磷共同限制仍未得到一致结论<sup>[24-26]</sup>。

植物生产力与生物多样性之间呈现出不同的关系,出现这种迥异最重要原因之一是生物多样性是一个多 方面的概念,可以用多种指标衡量<sup>[27]</sup>。但以前的研究大多集中在物种多样性<sup>[28–30]</sup>,而对多样性的其他组分 关注较少,特别是功能多样性<sup>[31]</sup>。事实上,群落应对养分添加的变化机制可能取决于物种的功能特征<sup>[32]</sup>。 养分添加后,物种多样性通常减少,而功能多样性没有观察到一致的趋势<sup>[33–35]</sup>。因此,物种多样性在许多情 况下都不是功能多样性的良好替代<sup>[34,36]</sup>。有研究表明,物种多样性和功能多样性都对生态系统过程有显著 影响,但功能多样性是解释植物生产力的主要因素<sup>[14,37]</sup>。也有研究表明,功能多样性和群落水平加权性状更 好解释草地生产力的变化<sup>[38–40]</sup>。因此,确定生产力的变化及其与物种多样性、群落功能特征和养分限制的关 系具有重要的理论和实践意义。 本研究以甘肃甘南高寒草甸为研究对象,设置氮和磷养分添加实验,通过调查植物群落物种组成,植物功能性状和地上生产力,以此来解析高寒草甸地上生产力对养分添加的响应及物种多样性和功能多样性对其潜在的生态调控和相对贡献。为此,本研究试图回答以下科学问题:(1)植物地上生产力和群落物种组成如何响应养分添加?(2)养分添加下,高寒草甸物种多样性、功能多样性和功能性状如何变化?(3)物种多样性、功能多样性和功能性状如何变化?(3)物种多样性、功能多样性和功能性状如何调控高寒草甸地上生产力?

## 1 材料与方法

## 1.1 研究区域概况

研究区域位于青藏高原东缘的甘肃甘南草原生态系统国家野外科学观测研究站(33°40′N,101°86′E),该 研究区位于甘肃省甘南藏族自治州玛曲县,平均海拔 3492 m,年均降水量为 620 mm 左右,降雨主要集中在 6—8月份;年均气温为1.2℃,最冷月1月和最热月7月的温度分别为-10.7℃和11.7℃。年均霜冻期大约有 270 d,年均光照为 2580 h。气候属明显的高原大陆性高寒湿润区,土壤类型为亚高山草甸土,植被类型为高 寒草甸,主要优势种为垂穗披碱草(Elymus nutans)、四川嵩草(Kobresia setschwanensis)、小花草玉梅(Anemone rivularis)等。

## 1.2 实验设计

本研究依托全球营养网络(NutNet)甘南草原生态系统野外科学观测研究站点(阿孜点)的实验研究方案 开展。2019年5月,在研究区域内选取生境均匀,植被长势良好的天然草场建立实验样地,实验地在生长季 完全禁牧,仅在非生长季放牧,放牧时间为每年10月至翌年4月,放牧牲畜为牦牛(Bos grunniens),每年放牧 数量大约300头左右,采取分批不定期、不定量的适度放牧方式<sup>[41-42]</sup>。通过使用尿素(CO(NH<sub>2</sub>)<sub>2</sub>)、磷酸二 氢钙(Ca(H<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>)<sub>2</sub>),换算为实际氮、磷含量,以10g/m<sup>2</sup>为养分添加量单位进行添加。采用随机区组设计,共 设置对照(CK)、氮添加(N)、磷添加(P)、氮磷混合添加(NP)4种处理,每种处理5个重复,共计20个样方, 每个样方大小为5m×5m,且每个样方之间留有1m的缓冲带,同时将每个5m×5m的样方平均划分成4个 2.5m×2.5m的子样方,并随机选取其中一个子样方在其中心位置设置一个0.5m×0.5m的永久样方,用于植 物群落结构和物种组成的调查。于每年5月中下旬,将预先称好的颗粒状肥料一次性均匀撒施在样方内进行 养分添加,并选择在小雨天进行施肥,以保证施肥效果。

## 1.3 植物群落调查

自 2019 年始,每年在植物生产力积累达到高峰期时(8 月中下旬),在每个样方中的永久样方内进行植物 群落调查,记录植物群落物种组成、测量植株高度,并采用目测估计法估算分盖度和群落总盖度。同时,在除 永久样方外的剩余样方面积中随机选取一块 0.5 m×0.5 m的小样方用于收集地上生产力,用剪刀齐地面剪取 植物地上部分,带回实验室进行不同物种生产力分拣,在 75℃ 烘箱中持续 48 h 烘干至恒重,分别称量干重。 1.4 植物功能性状测定

2023 年 8 月测定群落内 30 个常见物种(占群落内物种数 80%以上)的功能性状,包括植株高度(Height, m)、叶绿素(Chlorophyll,mg/cm<sup>2</sup>)、比叶面积(Specific Leaf Area,SLA,cm<sup>2</sup>/g)和叶干物质含量(Leaf Dry Matter Content,LDMC,g/g)。自 6 月起,依据不同植物的物候期进行取样,在每块样方内对每个物种分别采集 3 片子 叶,即随机选择 3 株成熟健康的植株,使用直尺自地面至植物花序顶部测量植株高度,在每株相同的位置采集 一片生长健康且完整的子叶,利用叶绿素仪(SPAD-502 Plus)测量对应叶片的叶绿素含量,并将叶片分别装入 自封袋,依次编号带回实验室。在实验室内,使用叶面积扫描仪(EPSON V300)对叶片进行扫描并转换为图 像,再用软件 Image J 计算叶面积;然后,称量叶片鲜重;最后,将叶片放入 75℃的烘箱中烘 48 h 至恒重,并称 量叶片干重,用于后续计算叶片干物质含量和比叶面积。

## 1.5 数据分析

物种的相对多度为样方内每个物种的地上生产力与该样方内所有物种的地上生产力的比值[43]。基于群

落调查数据,使用'vegan'软件包计算植物群落物种多样性指数,并用物种丰富度(Species richness)、辛普森 指数(Simpson index)、香农维纳指数(Shannon-Weiner index)和 Pielou 均匀度指数(Pielou evenness)来表征物 种多样性;基于植物功能性状和群落调查数据,使用 FD 软件包中'dbFD'函数计算了植物群落功能多样性指 标和植物功能性状的群落平均加权性状值(Community-level Weighted Mean, CWM),并用功能丰富度 (Functional richness)、功能均匀度(Functional evenness)、功能离散度(Functional dispersion)和 Rao 二次熵指数 (Rao index)来表征功能多样性。

获得以上指标后,首先对数据进行正态和方差齐性检验,同时采用单因素方差分析(One-way ANOVA)和 多重比较(LSD)的方法对物种多样性、功能多样性和群落平均加权性状值及地上生产力等指标进行分析,并 采用双因素方差(Two-way ANOVA)分析氮添加和磷添加及其交互作用对地上生产力、物种多样性和功能多 样性的影响。然后使用线性回归模型分析地上生产力和物种多样性、功能多样性和群落平均加权性状值之间 的拟合关系。最后,为了确定不同养分添加和生物多样性及功能性状对地上生产力的影响,对由一系列指数 构成的物种多样性、功能多样性和功能性状分别进行第一主成分的得分提取,用于表征其在结构方程模型 (SEM)中的变量<sup>[44]</sup>,并使用'lavaan'软件包构建 SEM。基于先验知识提出了一个假设模型,并采用最大似然 估计法对模型进行卡方检验,并使用卡方检验( $\chi^2$ )、P值、拟合优度指数(GFI)和比较拟合指数(CFI)检验模 型对数据的拟合程度。所有数据均在 R 4.3.1 中进行分析。

## 2 结果与分析

2.1 养分添加对群落地上生产力和群落组成的影响

结果表明,相较于对照,磷添加对地上生产力没有 显著影响(P>0.05),而氮添加与氮磷混合添加显著增 加了地上生产力(P < 0.05),分别增加 67% 和 49.1% (图1),且氮磷之间无交互作用(表1);不同养分添加 均显著增加禾本科植物垂穗披碱草的相对多度,其相对 多度由对照中的 11% 增加到氮添加处理中的 39%、磷 添加处理中的 29% 和氮磷混合添加处理中的 47%:同 时,养分添加降低豆科植物和杂类草植物的相对多度, 从而改变了群落物种组成。总体而言,植物群落由杂类 草(小花草玉梅、鹅绒委陵菜)、豆科植物(披针叶黄 华)、禾本科植物(垂穗披碱草)、莎草科植物(四川嵩 草)共同占优势的群落转变为禾本科植物和莎草科植 物占绝对优势的群落(表2)。



图1 养分添加对高寒草甸地上生产力的影响(平均差±标准误) Fig.1 Effects of nutrient addition on aboveground productivity of alpine meadow (Mean±SE)

CK: 对照 Control; N: 氮添加 Nitrogen addition; P: 磷添加 Phosphorus addition; NP: 氮磷混合添加 Combined nitrogen-phosphorus addition; 不同小写字母表示不同处理之间差异显著(P<0.05)

## 2.2 养分添加对物种多样性、功能多样性和群落水平 功能性状的影响

相较于对照,氮添加导致物种丰富度、香农维纳指数、辛普森指数和均匀度指数均显著降低,氮磷混合添 加导致物种丰富度和香农维纳指数显著降低,而磷添加对物种丰富度、香农维纳指数、辛普森指数和均匀度指 数均无显著影响(图2)。养分添加导致功能丰富度均显著降低,功能均匀度和 Rao 指数均无显著变化,功能 离散度仅在施氮后显著降低(图2)。

在群落加权平均值水平上(CWM),相较于对照,植株高度在氮和氮磷混合添加后显著增加,分别增加 24.2%和 29.6%;比叶面积在磷和氮磷混合添加后显著增加,分别增加 22.1%和 34.6%;而叶片干物质含量仅 在氮添加下显著增加10.1%,叶绿素含量仅在磷添加下显著降低5.5%(图3)。

## 表1 氮添加、磷添加及其交互作用对地上生产力、物种多样性以及功能多样性的双因素方差分析

## Table 1 Two-way ANOVA of nitrogen addition, phosphorus addition and their interaction on aboveground productivity, species diversity and

变量	氮	磷	氮×磷					
Variables	Ν	Р	N×P					
地上生产力 Aboveground productivity	18.335 ***	0.007	2.075					
物种丰富度 Species richness	99.674 ***	3.585	1.067					
香农维纳指数 Shannon-Weiner index	29.291 ***	0.394	1.312					
辛普森指数 Simpson index	10.924 **	0.718	0.693					
均匀度指数 Pielou evenness	5.729 *	1.522	0.97					
功能丰富度 Functional richness	4.757 *	4.835 *	2.778					
Rao 指数 Rao index	4.22	0.925	0.434					
功能离散度 Functional dispersion	5.176 *	0.95	0.558					
功能均匀度 Functional evenness	0.516	4.057	0.444					

数字为 F 值; \*\*\* , P<0.001; \*\* , P<0.01; \* , P<0.05

## 表 2 高寒草甸养分添加后群落内常见物种相对多度变化(平均值±标准误)

## Table 2 Changes in relative abundance of common species in the community after nutrient addition in alpine meadow (Mean±SE)

种名 Species	PFG	$RA_{C}$	$RA_N$	$RA_{P}$	$RA_{NP}$
四川嵩草 Kobresia setschwanensis	S	0.283±0.095a	0.299±0.082a	0.303±0.040a	$0.080 \pm 0.019 \mathrm{b}$
高山薹草 Carex pseudosupina	S	0.030±0.012a	0.035±0.016a	0.033±0.021a	$0.090 \pm 0.037 a$
垂穗披碱草 Elymus nutans	G	0.113±0.039a	$0.391{\pm}0.051\mathrm{b}$	$0.294 \pm 0.057 \mathrm{b}$	$0.473 \pm 0.059 \mathrm{b}$
溚草 Koeleria cristata	G	0.153±0.075a	$0.013{\pm}0.005{\rm b}$	$0.063 \pm 0.012a$	$0.097 \pm 0.028a$
草地早熟禾 Poa pratensis	G	$0.108 \pm 0.014$ a	$0.074 \pm 0.024$ a	$0.038 \pm 0.013a$	$0.073 \pm 0.038a$
波伐早熟禾 Poa poophagorum	G	$0.006 \pm 0.002 a$	$0.037 \pm 0.024a$	$0.021 \pm 0.014a$	$0.034 \pm 0.026a$
胡氏剪股颖 Agrostis gigantea	G	0.035±0.013a	$0.005 \pm 0.002 a$	$0.007 \pm 0.002a$	$0.051 \pm 0.040a$
米口袋 Gueldenstaedtia verna	L	0.001±0.001a	$0.001 \pm 0.0004$ a		
黄花棘豆 Oxytropis ochrocephala	L	0.001±0.001a			
多枝黄耆 Astragalus polycladus	L	0.001±0.001a	$0.001 \pm 0.001 a$		
披针叶黄华 Thermopsis lanceolata	L	$0.044 \pm 0.022a$	$0.010{\pm}0.001{\rm b}$	$0.067 \pm 0.016a$	$0.005{\pm}0.003{\rm b}$
小花草玉梅 Anemone rivularis	F	$0.067 \pm 0.012a$	0.038±0.011a	0.074±0.041a	$0.042 \pm 0.018a$
钝裂银莲花 Anemone obtusiloba	F	$0.016 \pm 0.008a$	$0.003 \pm 0.003 a$	$0.014 \pm 0.008a$	
条叶银莲花 Anemone coelestina	F	$0.002 \pm 0.001 a$	$0.001 \pm 0.001 a$		
鹅绒委陵菜 Potentilla anserina	F	$0.037 \pm 0.034$ a	$0.014 \pm 0.009a$	$0.009 \pm 0.007 a$	$0.026 \pm 0.020a$
莓叶委陵菜 Potentilla fragarioides	F	0.021±0.011a	$0.003 \pm 0.003 a$	$0.007 \pm 0.003 a$	
瑞玲草 Saussurea nigrescens	F	0.017±0.012a	$0.010 \pm 0.010a$	0.003±0.001a	$0.005 \pm 0.005 a$
展毛翠雀 Delphinium kamaonense	F	$0.012 \pm 0.006a$	$0.002 \pm 0.001 a$	$0.004 \pm 0.002a$	$0.001{\pm}0.001{\rm b}$
乳浆大戟 Euphorbia esula	F	$0.004 \pm 0.001$ a	0.002±0.001a	0.003±0.001a	$0.004 \pm 0.002a$
高山紫菀 Aster alpinus	F	$0.001 \pm 0.001$ a	$0.001 \pm 0.001 a$	0.002±0.001a	
卷耳 Cerastium arvense	F	$0.013 \pm 0.004$ a		$0.006 \pm 0.004$ a	$0.001{\pm}0.001{\rm b}$
棱子芹 Pleurospermum uralense	F	$0.001 \pm 0.001$ a	$0.006 \pm 0.003 a$	$0.001 \pm 0.001$ a	
独一味 Phlomoides rotata	F	$0.010 \pm 0.004$ a	$0.011 \pm 0.005 a$	$0.004 \pm 0.002a$	$0.001{\pm}0.001{\rm b}$
星状风毛菊 Saussurea stella	F	0.011±0.005a	0.021±0.017a	$0.019 \pm 0.008a$	$0.002{\pm}0.002{\rm b}$
甘青老鹳草 Geranium pylzowianum	F	$0.001 \pm 0.001$ a		$0.001 \pm 0.001$ a	0.001±0.001a
高山唐松草 Thalictrum alpinum	F	$0.001 \pm 0.001$ a		$0.002 \pm 0.002a$	
毛果婆婆纳 Veronica eriogyne	F	$0.002 \pm 0.001 a$		$0.005 \pm 0.003 a$	
蒙古蒿 Artemisia mongolica	F	$0.001 \pm 0.001$ a		$0.001 \pm 0.001$ a	
泽漆 Euphorbia helioscopia	F	0.002±0.001a	$0.016{\pm}0.006{\rm b}$	$0.009{\pm}0.004{\rm b}$	$0.014 \pm 0.006 \mathrm{b}$
酸模 Rumex acetosa	F	0.012±0.007a	$0.029 \pm 0.002a$	0.011±0.004a	$0.003 \pm 0.001 a$

PFG:植物功能群 Plant functional group;RA<sub>C</sub>:对照处理中相对多度 Relative abundance in control plots;RA<sub>N</sub>:氮添加处理中相对多度 Relative abundance in nitrogen addition plots;RA<sub>P</sub>:磷添加处理中相对多度 Relative abundance in phosphorus addition plots;RA<sub>N</sub>:氮磷混合添加处理中相对 多度 Relative abundance in combined nitrogen-phosphorus addition plots;S:莎草科 Sedges;F:杂类草 Forbs;G:禾本科 Grasses;L:豆科 Legumes;不同 小写字母表示不同处理之间差异显著(P <0.05)



**图 2 养分添加对高寒草甸群落物种多样性和功能多样性的影响**(平均差±标准误)

2.3 地上生产力与物种多样性、功能多样性和群落水平植物功能性状之间的关系

线性回归分析结果显示,地上生产力与表征物种多样性的四个指标之间存在显著的负线性回归关系(P < 0.05),而地上生产力与表征功能多样性的四个指标之间均不存在显著的线性回归关系(图 4)。地上生产力与群落水平植物功能性状之间的关系除叶片干物质含量外均不存在显著的线性回归关系,地上生产力随着叶片干物质含量(P < 0.05)的增加而增加(图 5)。

结构方程模型结果发现,氮和氮磷混合添加显著增加了群落水平植物功能性状,同时显著降低了物种多样性,而功能多样性仅在氮添加中显著降低;磷添加对上述指标没有显著影响。功能多样性和功能性状对群落地上生产力的影响不显著,而群落地上生产力随物种多样性下降而显著增加(图6)。多样性指标与功能性状可以解释 63.1%的群落地上生产力变化。

Fig.2 Effects of nutrient addition on species diversity and functional diversity of alpine meadow community (Mean±SE)

 不同小写字母表示不同处理之间差异显著(P <0.05)</td>



图 3 养分添加对高寒草甸群落水平植物功能性状群落平均加权性状值的影响(平均差±标准误)

Fig.3 Effects of nutrient addition on the average weighted trait values of plant functional traits at community level in alpine meadow (Mean±SE)

不同小写字母表示不同处理之间差异显著(P<0.05)

## 3 讨论

3.1 高寒草甸地上生产力对中期养分添加的响应

本研究结果表明,氮和氮磷混合添加显著增加了高寒草甸地上生产力,这与前人研究结果一致<sup>[26,45-46]</sup>。 Zhou 等<sup>[26]</sup>在青藏高原甘南高寒草甸的研究发现,氮和磷共同限制草地生产力,但杨晓霞等<sup>[25]</sup>对青藏高原海 北高寒草甸连续四年的养分添加实验发现,磷是影响高寒草甸植物生长的限制性养分。本研究结果却表明, 氮是高寒草甸地上生产力的主要限制性养分,这与孙小妹等<sup>[24]</sup>的研究结果一致。地上生产力的增加主要是 由于养分添加后,禾本科(如垂穗披碱草)生产力的大幅增加所致(表 2)。这主要是由于垂穗披碱草植株较 高,处在群落的上层,能够摄取更丰富的光资源<sup>[47]</sup>,且具有发达的须根,在争夺水分和氮元素方面展现出较强 的竞争优势,从而明显促进了它的生长,致使其生产力显著增加成为优势种。

3.2 养分添加对高寒草甸物种多样性、功能多样性和群落水平功能性状的影响

本研究中,氮添加后,表征物种多样性的四个指标均显著降低(图2),究其原因是养分添加后杂类草的减少<sup>[34]</sup>,氮添加后增加了禾草的优势,对光和土壤资源的竞争加剧,从而导致了杂类草的丧失。Li等<sup>[48]</sup>的研究表明,氮添加导致的土壤酸化也是致使物种多样性降低的原因之一。氮磷混合添加显著降低了物种丰富度和香农维纳指数,而磷添加对表征物种多样性的四个指标无明显影响,表明磷添加可能影响了土壤对无机氮的利用形式、浓度以及矿化过程<sup>[49]</sup>,进而影响了植物对氮的吸收利用。已有研究表明,养分添加所导致的植物 利用形式、浓度以及矿化过程<sup>[49]</sup>,进而影响了植物对氮的吸收利用。已有研究表明,养分添加所导致的植物 群落物种多样性丧失主要源于光资源竞争加剧所致<sup>[47,50]</sup>。具体来说,土壤养分的增加有利于养分利用率较高的植物(如垂穗披碱草),它们能够迅速吸收和利用养分,从而加快生长速度,在群落上层形成密集的冠层 结构,导致对下方生长相对矮小植物的光线遮蔽程度增大<sup>[51]</sup>,进而限制了这些物种的光合作用及生存空间, 最终导致群落物种多样性降低。

养分添加引起的功能多样性变化主要由两种相反的机制所引起,一是养分添加后物种间竞争排斥和物种 丧失,导致功能多样性降低<sup>[52-53]</sup>,二是由于养分添加后资源充足,现存物种之间的竞争和生态位分化加剧,进



图 4 高寒草甸地上生产力与物种多样性和功能多样性之间的线性回归关系

Fig.4 The linear regression relationship between aboveground productivity and species diversity and functional diversity in alpine meadow

而功能多样性增加<sup>[54-55]</sup>。本研究中,养分添加并未导致功能均匀度和 Rao 指数显著变化,说明群落内不同物 种在功能空间内分布的均匀程度也几乎没有变化。然而,养分添加后功能丰富度显著降低,主要由两方面的 原因,首先,生态位维度-多样性假说指出土壤中限制性资源数目所驱动的生态位分化是驱使群落内物种共存 的重要机制,即生态位维度是决定群落内物种共存的重要驱动因素<sup>[56]</sup>,氮添加后,氮不再成为限制性因子,导 致土壤生态位维度降低和物种多样性下降,进而丧失物种的性状从功能空间中消失,导致功能空间缩小即功 能丰富度降低。其次是由于养分添加后性状趋同导致功能空间的下降所致<sup>[57]</sup>。功能离散度与群落内物种生 态位分化密切相关,氮添加后功能离散度显著下降,表明群落内优势物种靠近性状中心,物种生态位分化降 低,物种间对资源的竞争加剧。

与以前的研究结果<sup>[26]</sup>一致,本研究中,在群落水平上,氮和氮磷混合添加显著增加了植株高度,同时氮添加也显著增加了叶片干物质含量(图3),一方面是因为氮添加缓解了该高寒草甸植物生长所面临的氮限制, 植物为了获取更多的光资源,植株高度快速增加。另一方面是因为氮添加后,土壤中可供植物吸收的氮化合物增多,植物能够吸收更多的氮用于蛋白质、核酸等生物分子的合成,促进了植物细胞分裂和生长,从而增加 了叶片的干物质积累和植株高度。本研究中磷添加显著降低了叶绿素含量(图3),究其原因是过量的磷对植物地上部分和根系的生长产生了一定的抑制,破坏植物体内离子间的平衡,抑制铁离子向原卟啉分子(C<sub>34</sub>H<sub>34</sub>



图 5 高寒草甸地上生产力与群落水平植物功能性状之间的线性回归关系

#### Fig.5 Linear regression relationship between aboveground productivity and plant functional traits at community level in alpine meadow



图 6 养分添加对高寒草甸地上生产力影响途径的结构方程模型分析结果

Fig.6 Structural equation model analysis results of the effects of nutrient addition on the aboveground productivity of alpine meadow community

实线和虚线箭头分别表示变量间显著(P < 0.05)和不显著(P > 0.05)的关系;单向箭头表示变量间的因果关系,双向箭头表示变量间的相关关系,路径上的数字表示标准化路径系数;\*,P < 0.05;\*\*,P < 0.01;\*\*\*,P < 0.001; $R^2$ 表示某一变量被其他变量的方差解释量; $X^2 = 7.856$ ,P = 0.097,df = 4,GFI=0.996,CFI=0.945

N<sub>4</sub>O<sub>4</sub>)的运输,进而影响叶绿素合成<sup>[58]</sup>。与此同时,磷和氮磷混合添加显著增加了比叶面积,主要是由于养 分添加后,禾草高度显著增加,在群落上方形成郁闭空间,生长相对矮小的植物因光照不足导致叶片变薄,从 而导致比叶面积增加<sup>[59]</sup>。 3.3 物种多样性比功能多样性更好解释养分添加后地上生产力变化

本研究中表征功能多样性的四个指标与地上生产力之间不存在显著的线性回归关系(图4),这表明功能 多样性对高寒草甸地上生产力变化的解释非常有限,尤其在结构方程模型中,功能多样性对地上生产力的路 径系数不显著,进一步验证了这一观点。然而,地上生产力与植物功能性状之间的关系除叶片干物质含量外 均不存在显著的线性回归关系(图5),这可能是由于以下两方面的原因所致:首先,功能多样性和生态系统功 能之间的联系存在环境依赖性,这种依赖性与物种性状的大小以及物种如何划分到可用的生态位空间有 关<sup>[60]</sup>。其次,高寒草甸可能有多个功能冗余物种,高冗余度可以提供保险,并对养分添加后物种丧失做出补 偿反应<sup>[61]</sup>,尽管功能多样性对养分添加的响应趋于稳定,但群落地上生产力仍保持在较高水平,因此地上生 产力与功能多样性和功能性状之间没有显著相关性。与之相反,本研究中表征物种多样性的四个指标与地上 生产力之间存在显著的线性负相关关系,这与 Grace 等<sup>[5]</sup>的研究结果相一致,可以很好地解释地上生产力的 变化,SEM 结果也进一步验证了这一结论(图6)。

前期研究表明生产力的两种驱动机制,即生态位互补假说和质量比假说,可能会随着群落的演替发生变化<sup>[62]</sup>,如短期养分添加条件下,质量比假说更好解释群落生产力变化<sup>[39]</sup>,中期养分添加条件下两种机制同时发挥作用<sup>[26]</sup>,长期养分添加条件下,随着物种逐渐丧失,质量比假说发挥重要作用<sup>[62]</sup>。这主要是因为在短期养分添加条件下,性状变异作为初始条件发挥作用,促进具有特定性状的物种的优势,导致其优势地位的增加,从而驱动群落生产力的增加<sup>[39]</sup>;而在中期养分添加条件下,群落结构发生变化,物种间生态位分化加剧,实现资源利用互补,同时,质量比假说仍发挥作用,与生态位互补假说共同作用于群落生产力<sup>[26]</sup>;但长期养分添加促进了土壤限制性资源的供应<sup>[63]</sup>,生态位维度降低导致物种逐渐丧失<sup>[56]</sup>,因此,质量比假说再次成为主导因素。

本研究中,群落地上生产力与功能离散度之间不存在线性回归关系,说明生态位互补假说未得到支持。 质量比假说认为群落生产力主要取决于群落中优势种的功能特征<sup>[12]</sup>,本研究中表征物种多样性的四个指标 与群落地上生产力之间均存在显著的负线性回归关系,且叶片干物质含量与地上生产力之间存在显著的正线 性回归关系,因此很好地支持了质量比假说,说明在中期养分添加群落中优势种的功能特征驱动了地上生产 力的增加,这与 Li 等<sup>[34]</sup>的研究结果一致。

综上,本研究表明,氮是青藏高原东缘高寒草甸植物群落生产力的主要限制性养分。物种多样性对养分 添加后群落地上生产力的响应比功能多样性和群落水平植物功能性状更敏感,能更好解释群落地上生产力的 变化。我们的研究结果支持质量比假说,说明在养分添加下,高寒草甸群落地上生产力的增加主要是由优势 种的功能性状所驱动。未来需要进一步长期调查,以更好厘清功能多样性的驱动因素及其对生态系统功能的 影响。

## 参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] Fraser L H, Pither J, Jentsch A, Sternberg M, Zobel M, Askarizadeh D, Bartha S, Beierkuhnlein C, Bennett J A, Bittel A, Boldgiv B, Boldrini I I, Bork E, Brown L, Cabido M, Cahill J, Carlyle C N, Campetella G, Chelli S, Cohen O, Csergo A M, Díaz S, Enrico L, Ensing D, Fidelis A, Fridley J D, Foster B, Garris H, Goheen J R, Henry H A L, Hohn M, Jouri M H, Klironomos J, Koorem K, Lawrence-Lodge R, Long R J, Manning P, Mitchell R, Moora M, Müller S C, Nabinger C, Naseri K, Overbeck G E, Palmer T M, Parsons S, Pesek M, Pillar V D, Pringle R M, Roccaforte K, Schmidt A, Shang Z H, Stahlmann R, Stotz G C, Sugiyama S I, Szentes S, Thompson D, Tungalag R, Undrakhbold S, van Rooyen M, Wellstein C, Wilson J B, Zupo T. Worldwide evidence of a unimodal relationship between productivity and plant species richness. Science, 2015, 349 (6245): 302-305.
- [3] Tilman D, Isbell F, Cowles J M. Biodiversity and ecosystem functioning. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 2014, 45: 471-493.

1875

- [4] Kessler M, Salazar L, Homeier J, Kluge J. Species richness-productivity relationships of tropical terrestrial ferns at regional and local scales. Journal of Ecology, 2014, 102 (6): 1623-1633.
- [5] Grace J B, Anderson T M, Seabloom E W, Borer E T, Adler P B, Harpole W S, Hautier Y, Hillebrand H, Lind E M, Pärtel M, Bakker J D, Buckley Y M, Crawley M J, Damschen E I, Davies K F, Fay P A, Firn J, Gruner D S, Hector A, Knops J M H, MacDougall A S, Melbourne B A, Morgan J W, Orrock J L, Prober S M, Smith M D. Integrative modelling reveals mechanisms linking productivity and plant species richness. Nature, 2016, 529: 390-393.
- [6] Duffy J E, Godwin C M, Cardinale B J. Biodiversity effects in the wild are common and as strong as key drivers of productivity. Nature, 2017, 549 (7671): 261-264.
- [7] Soliveres S, van der Plas F, Manning P, Prati D, Gossner M M, Renner S C, Alt F, Arndt H, Baumgartner V, Binkenstein J, Birkhofer K, Blaser S, Blüthgen N, Boch S, Böhm S, Börschig C, Buscot F, Diekötter T, Heinze J, Hölzel N, Jung K, Klaus V H, Kleinebecker T, Klemmer S, Krauss J, Lange M, Morris E K, Müller J, Oelmann Y, Overmann J, Pašalić E, Rillig M C, Schaefer H M, Schloter M, Schmitt B, Schöning I, Schrumpf M, Sikorski J, Socher S A, Solly E F, Sonnemann I, Sorkau E, Steckel J, Steffan-Dewenter I, Stempfhuber B, Tschapka M, Türke M, Venter P C, Weiner C N, Weisser W W, Werner M, Westphal C, Wilcke W, Wolters V, Wubet T, Wurst S, Fischer M, Allan E. Biodiversity at multiple trophic levels is needed for ecosystem multifunctionality. Nature, 2016, 536 (7617): 456-459.
- [8] Sandau N, Naisbit R E, Fabian Y, Bruggisser O T, Kehrli P, Aebi A, Rohr R P, Bersier L F. Understanding negative biodiversity-ecosystem functioning relationship in semi-natural wildflower strips. Oecologia, 2019, 189 (1): 185-197.
- [9] 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.
- [10] Marquard E, Weigelt A, Roscher C, Gubsch M, Lipowsky A, Schmid B. Positive biodiversity-productivity relationship due to increased plant density. Journal of Ecology, 2009, 97 (4): 696-704.
- [11] Adler P B, Seabloom E W, Borer E T, Hillebrand H, Hautier Y, Hector A, Harpole W S, O'Halloran L R, Grace J B, Anderson T M, Bakker J D, Biederman L A, Brown C S, Buckley Y M, Calabrese L B, Chu C J, Cleland E E, Collins S L, Cottingham K L, Crawley M J, Damschen E I, Davies K F, DeCrappeo N M, Fay P A, Firn J, Frater P, Gasarch E I, Gruner D S, Hagenah N, Lambers J H R, Humphries H, Jin V L, Kay A D, Kirkman K P, Klein J A, Knops J M H, La Pierre K J, Lambrinos J G, Li W, MacDougall A S, McCulley R L, Melbourne B A, Mitchell C E, Moore J L, Morgan J W, Mortensen B, Orrock J L, Prober S M, Pyke D A, Risch A C, Schuetz M, Smith M D, Stevens C J, Sullivan L L, Wang G, Wragg P D, Wright J P, Yang L H. Productivity is a poor predictor of plant species richness. Science, 2011, 333 (6050): 1750-1753.
- [12] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology, 1998, 86 (6): 902-910.
- [13] Finegan B, Peña-Claros M, de Oliveira A, Ascarrunz N, Bret-Harte M S, Carreño-Rocabado G, Casanoves F, Díaz S, Eguiguren Velepucha P, Fernandez F, Licona J C, Lorenzo L, Salgado Negret B, Vaz M, Poorter L. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. Journal of Ecology, 2015, 103 (1): 191-201.
- [14] Tilman D, Lehman C L, Thomson K T. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94 (5): 1857-1861.
- [15] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos, 2005, 111 (1): 112-118.
- [16] Luo W T, Griffin-Nolan R J, Ma W, Liu B, Zuo X A, Xu C, Yu Q, Luo Y H, Mariotte P, Smith M D, Collins S L, Knapp A K, Wang Z W, Han X G. Plant traits and soil fertility mediate productivity losses under extreme drought in C3 grasslands. Ecology, 2021, 102 (10); e03465.
- [17] Borer E T, Seabloom E W, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Lind E M, Adler P B, Alberti J, Anderson T M, Bakker J D, Biederman L, Blumenthal D, Brown C S, Brudvig L A, Buckley Y M, Cadotte M, Chu C J, Cleland E E, Crawley M J, Daleo P, Damschen E I, Davies K F, DeCrappeo N M, Du G Z, Firn J, Hautier Y, Heckman R W, Hector A, HilleRisLambers J, Iribarne O, Klein J A, Knops J M H, La Pierre K J, Leakey A D B, Li W, MacDougall A S, McCulley R L, Melbourne B A, Mitchell C E, Moore J L, Mortensen B, O'Halloran L R, Orrock J L, Pascual J, Prober S M, Pyke D A, Risch A C, Schuetz M, Smith M D, Stevens C J, Sullivan L L, Williams R J, Wragg P D, Wright J P, Yang L H. Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. Nature, 2014, 508 (7497): 517-520.
- [18] Onipchenko V G, Makarov M I, Akhmetzhanova A A, Soudzilovskaia N A, Aibazova F U, Elkanova M K, Stogova A V, Cornelissen J H C. Alpine plant functional group responses to fertiliser addition depend on abiotic regime and community composition. Plant and Soil, 2012, 357 (1): 103-115.
- [19] Ren Z W, Li Q, Chu C J, Zhao L Q, Zhang J Q, Dexiecuo Ai D A, 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.
- [20] Sade N, Umnajkitikorn K, Rubio Wilhelmi M D M, Wright M, Wang S H, Blumwald E. Delaying chloroplast turnover increases water-deficit stress tolerance through the enhancement of nitrogen assimilation in rice. Journal of Experimental Botany, 2018, 69 (4): 867-878.

- [21] Sui L, Tang C Y, Cheng K, Yang F. Biochar addition regulates soil phosphorus fractions and improves release of available phosphorus under freezing-thawing cycles. Science of the Total Environment, 2022, 848: 157748.
- [22] Frink C R, Waggoner P E, Ausubel J H. Nitrogen fertilizer: retrospect and prospect. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1999, 96 (4): 1175-1180.
- [23] Soons M B, Hefting M M, Dorland E, Lamers L P M, Versteeg C, Bobbink R. Nitrogen effects on plant species richness in herbaceous communities are more widespread and stronger than those of phosphorus. Biological Conservation, 2017, 212: 390-397.
- [24] 孙小妹,陈菁菁,李金霞,李良,韩国君,陈年来.高寒草甸植物化学计量比对磷添加的分层响应.植物生态学报,2018,42(1):78-85.
- [25] 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.
- [26] Zhou X L, Guo Z, Zhang P F, Li H L, Chu C J, Li X L, Du G Z. Different categories of biodiversity explain productivity variation after fertilization in a Tibetan alpine meadow community. Ecology and Evolution, 2017, 7 (10): 3464-3474.
- [27] Ricotta C. Through the jungle of biological diversity. Acta Biotheoretica, 2005, 53 (1): 29-38.
- [28] Crawley M J, Johnston A E, Silvertown J, Dodd M, de Mazancourt C, Heard M S, Henman D F, Edwards G R. Determinants of species richness in the Park Grass Experiment. The American Naturalist, 2005, 165 (2): 179-192.
- [29] 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, Korner C, Leadley P W, Loreau M, Minns A, Mulder C P, 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.
- [30] Jucker T, Avăcăriţei D, Bărnoaiea I, Duduman G, Bouriaud O, Coomes D A. Climate modulates the effects of tree diversity on forest productivity. Journal of Ecology, 2016, 104 (2): 388-398.
- [31] Shipley B, Vile D, Garnier E. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. Science, 2006, 314 (5800): 812-814.
- [32] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology, 2002, 16 (5): 545-556.
- [33] De Bello F D, Lavorel S, Lavergne S, Albert C H, Boulangeat I, Mazel F, Thuiller W. Hierarchical effects of environmental filters on the functional structure of plant communities: a case study in the French Alps. Ecography, 2013, 36 (3): 393-402.
- [34] Li W, Cheng J M, Yu K L, Epstein H E, Guo L, Jing G H, Zhao J, Du G Z. Plant functional diversity can be independent of species diversity: Observations based on the impact of 4-yrs of nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow. PLoS One, 2015, 10 (8): e0136040.
- [35] Niu K C, Choler P, de Bello F, Mirotchnick N, Du G Z, Sun S C. Fertilization decreases species diversity but increases functional diversity: a three-year experiment in a Tibetan alpine meadow. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2014, 182: 106-112.
- [36] De Bello F, Thuiller W, Lepš J, Choler P, Clément J C, Macek P, Sebastià M T, Lavorel S. Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. Journal of Vegetation Science, 2009, 20 (3): 475-486.
- [37] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science, 1997, 277 (5330); 1300-1302.
- [38] Yang Y T, Chen Z F, Xu B C, Ghanizadeh H, Li W, Ding C Q, Zhou R L, Wen Z M. Contrasting patterns of community-weighted mean traits and functional diversity in driving grassland productivity changes under N and P addition. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1145709.
- [39] 董六文,任正炜,张蕊,谢晨笛,周小龙.功能多样性比物种多样性更好解释氮添加对高寒草地生物量的影响.植物生态学报,2022,46 (8):871-881.
- [40] 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.
- [41] 赵维, 蚌绍豪, 周小龙, 张世挺, 任正炜. 短期施肥和围封对高寒草甸生物量和物种丰富度的影响. 生态学杂志, 2023, 42 (11): 2630-2637.
- [42] Ren Z W, Zhao W, Bang S H, Zhou X L, Liang D F, Yao W W. The role of nutrients, light, and litter in species loss in an alpine meadow community. Acta Oecologica, 2024, 122(1): 103984.
- [43] Zhou X L, Wang Y S, Zhang P F, Guo Z, Chu C J, Du G Z. The effects of fertilization on the trait-abundance relationships in a Tibetan alpine meadow community. Journal of Plant Ecology, 2016, 9 (2): 144-152.
- [44] Lohbeck M, Poorter L, Martínez-Ramos M, Bongers F. Biomass is the main driver of changes in ecosystem process rates during tropical forest succession. Ecology, 2015, 96 (5): 1242-1252.
- [45] 周娟娟,刘云飞,王敬龙,魏巍. 短期养分添加对西藏沼泽化高寒草甸地上生物量、植物多样性和功能性状的影响. 草业学报, 2023, 32 (11):17-29.

## http://www.ecologica.cn

- [46] Li J J, Yang C, Liu X L, Shao X Q. Inconsistent stoichiometry response of grasses and forbs to nitrogen and water additions in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2019, 279: 178-186.
- [47] Hautier Y, Niklaus PA, Hector A. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. Science, 2009, 324 (5927): 636-638.
- [48] Li W B, Gan X L, Jiang Y, Cao F F, Lü X T, Ceulemans T, Zhao C Y. Nitrogen effects on grassland biomass production and biodiversity are stronger than those of phosphorus. Environmental Pollution, 2022, 309: 119720.
- [49] Wang C H, Zhu F, Zhao X, Dong K H. The effects of N and P additions on microbial N transformations and biomass on saline-alkaline grassland of Loess Plateau of Northern China. Geoderma, 2014, 213 (1): 419-425.
- [50] Simkin S M, Allen E B, Bowman W D, Clark C M, Belnap J, Brooks M L, Cade B S, Collins S L, Geiser L H, Gilliam F S, Jovan S E, Pardo L H, Schulz B K, Stevens C J, Suding K N, Throop H L, Waller D M. Conditional vulnerability of plant diversity to atmospheric nitrogen deposition across the United States. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2016, 113 (15): 4086-4091.
- [51] 杨月娟,周华坤,叶鑫,姚步青,王文颖,赵新全,张灏.青藏高原高寒草甸植物群落结构和功能对氮、磷、钾添加的短期响应.西北植物 学报,2014,34(11):2317-2323.
- [52] Mayfield M M, Bonser S P, Morgan J W, Aubin I, McNamara S, Vesk P A. What does species richness tell us about functional trait diversity? Predictions and evidence for responses of species and functional trait diversity to land-use change. Global Ecology and Biogeography, 2010, 19 (4): 423-431.
- [53] Laughlin D C. Nitrification is linked to dominant leaf traits rather than functional diversity. Journal of Ecology, 2011, 99 (5): 1091-1099.
- [54] Mason N W H, de Bello F, Doležal J, Lepš J. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. Journal of Ecology, 2011, 99 (3): 788-796.
- [55] Mouchet M A, Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. Functional Ecology, 2010, 24 (4): 867-876.
- [56] Harpole W S, Tilman D. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. Nature, 2007, 446 (7137): 791-793.
- [57] Schellberg J, da S Pontes L. Plant functional traits and nutrient gradients on grassland. Grass and Forage Science, 2012, 67 (3): 305-319.
- [58] 徐彦红, 左意才, 席溢, 许钟丹, 李斌. 不同钙磷配比及浓度对多花黑麦草生长特性的影响. 中国农业科技导报, 2020, 22 (5): 174-180.
- [59] Cheng Y K, Liu X, Song Z P, Ma M J, Zhou S R, Allan E. Divergent trait responses to nitrogen addition in tall and short species. Journal of Ecology, 2023, 111 (7): 1443-1454.
- [60] Schmid B, Hector A. The value of biodiversity experiments. Basic and Applied Ecology, 2004, 5 (6): 535-542.
- [61] Tilman D, Reich P B, Knops J M H. Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. Nature, 2006, 441 (7093): 629-632.
- [62] Loreau, M. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. Oikos, 2000, 91 (1): 3-17.
- [63] 秦瑞敏,程思佳,马丽,张中华,魏晶晶,苏洪烨,史正晨,常涛,胡雪,阿的哈则,袁访,李珊,周华坤.围封和施肥对高寒草甸群落特征和植被碳氮库的影响.草业学报,2024,33 (4):1-11.