

DOI: 10.11686/cyxb2024231

http://cyxb.magtech.com.cn

王瑞兵, 陈欢, 潘珍珍, 等. 基于资源类型和数目的高寒草甸物种丧失机制研究. 草业学报, 2025, 34(5): 1-11.

WANG Rui-bing, CHEN Huan, PAN Zhen-zhen, *et al.* Mechanisms of species diversity loss in an alpine meadow community after adding different types and numbers of resources. *Acta Prataculturae Sinica*, 2025, 34(5): 1-11.

基于资源类型和数目的高寒草甸物种丧失机制研究

王瑞兵^{1,2}, 陈欢^{1,2}, 潘珍珍^{1,2}, 赵维³, 蚌绍豪³, 周小龙^{1,2}, 任正炜^{3*}

(1. 新疆大学生态与环境学院, 新疆乌鲁木齐 830017; 2. 新疆大学绿洲生态教育部重点实验室, 新疆乌鲁木齐 830017; 3. 兰州大学生态学院, 甘肃兰州 730000)

摘要:关于资源添加导致草地物种多样性丧失的模式能够被诸多竞争假说(光竞争假说、生态位维度一多样性假说、氮损害假说、凋落物假说)予以解释。然而,针对不同资源添加类型和数目驱动的物种多样性丧失机制是单独的还是协同的却鲜有研究。为了回答这一问题,以青藏高原甘南高寒草甸为对象,构建不同类型(氮、磷、钾)和数目(0/1/2/3)的资源添加处理,对物种多样性丧失的4种机制进行综合探讨。结果表明:1)相较于对照,氮素添加显著增加了植物地上净初级生产力,减小了物种丰富度,而磷或钾添加则无显著变化;2)氮素添加和资源添加数目都对物种丰富度减小产生直接负效应,这与生态位维度一多样性假说和氮损害假说所蕴含的地下土壤竞争机制有关;3)在氮素添加和资源添加数目处理下,植物地上净初级生产力的增加所引起光照可利用性减小都间接导致物种丰富度的减小,这与地上光竞争假说预测相符。综上,无论在资源类型(氮元素)还是资源添加数目处理下,生态位维度一多样性假说、氮损害假说和光竞争假说所体现的地上和地下多种竞争机制具有驱动草地物种多样性丧失的可能性,研究结果将为高寒草甸物种多样性的维持和保护提供具有可供参考的生态学理论依据。

关键词:光竞争;生态位维度;氮损害;物种丰富度;高寒草甸

Mechanisms of species diversity loss in an alpine meadow community after adding different types and numbers of resources

WANG Rui-bing^{1,2}, CHEN Huan^{1,2}, PAN Zhen-zhen^{1,2}, ZHAO Wei³, BANG Shao-hao³, ZHOU Xiao-long^{1,2}, REN Zheng-wei^{3*}

1. College of Ecology and Environment, Xinjiang University, Urumqi 830017, China; 2. Key Laboratory of Oasis Ecology, Xinjiang University, Urumqi 830017, China; 3. College of Ecology, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract: The patterns of species diversity loss upon resource addition in grassland communities can be explained by several competitive hypotheses, including the light competition hypothesis, the niche dimensionality-diversity hypothesis, the nitrogen detriment hypothesis, and the litter hypothesis. Nevertheless, few studies have explored whether the mechanism of species diversity loss can be attributed to the type and number of added resources. To address this question, we conducted a field experiment with different numbers (0, 1, 2, and 3) and types (nitrogen, phosphorus, and potassium) of added resources, with the aim of exploring the four mechanisms of species diversity loss in an alpine meadow of Gannan on the Qinghai-Tibet Plateau. The results yielded the following findings: 1) Compared with the control, nitrogen addition resulted in a notable increase in aboveground net primary productivity,

收稿日期: 2024-06-17; 改回日期: 2024-07-25

基金项目: 国家自然科学基金(32060285)资助。

作者简介: 王瑞兵(1996-), 女, 甘肃白银人, 在读硕士。E-mail: 1469793474@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: renzhw@lzu.edu.cn

and a reduction in species richness. However, neither phosphorus addition nor potassium addition significantly affected these variables. 2) Both nitrogen addition and the number of added resources had a direct negative impact on species richness. This was related to belowground soil competition that underlies the niche dimension-diversity hypothesis and the nitrogen detriment hypothesis. 3) As plant aboveground net primary productivity increased, light limitation became more intense, and this indirectly led to the loss of species richness, consistent with the aboveground light competition hypothesis. In conclusion, our results indicate that, with the addition of nitrogen or a number of added resources, aboveground and belowground ecological mechanisms act synergistically to drive losses in grassland species diversity, consistent with the multiple competition hypothesis. The findings of this study can serve as a basis for the formulation of an ecological theory that will contribute to the long-term maintenance and conservation of grassland species diversity in alpine ecosystems.

Key words: light competition; niche dimension; nitrogen detriment; species richness; alpine meadow

自然界中的生物多样性决定着生态系统的过程、功能和服务价值^[1]。然而,工业革命以来人类活动所导致的大气氮沉降和资源富集化对全球各种类型的生态系统产生了剧烈的影响;其中,占据全球陆地面积40%的草地植物群落,其物种多样性丧失程度更是日趋严重^[2]。因此,探索草地群落物种多样性丧失的模式和机制已经成为当前生态学家研究的热点问题并具有重要的现实意义^[3]。

当前,针对施肥导致不同草地类型的物种多样性丧失的模式^[4-5],可以被不同竞争假说予以解释^[6-7],其中具有代表性的包括以下4种:1)光竞争假说(light competition hypothesis):该假说认为资源添加引起的植物生产力增加导致群落到达地表的光照透射率减小,进而促使光限制条件下的光照大小不整齐性增加,最终加剧物种间的竞争排除过程,致使生长速率较小的物种丧失^[8]。这种施肥引起的光照限制取决于植物生产力的增加幅度,且植物生产力的增加幅度又取决于土壤资源的限制性,相关研究更是认为,氮元素能够促进植物生产力显著增加,甚至氮磷添加要比单一的氮或磷添加更易于促进植物生产力的增加^[9]。近年来很多研究基于不同的资源添加处理(N添加、NP添加或NPK添加)和光照梯度处理(冠层遮阴、荧光管补光、刈割和地表光照测量)^[10-11]并结合大尺度分析^[12],充分证实了由植物生产力介导的光照可利用性在物种竞争排除过程中扮演的关键角色。2)生态位维度-多样性假说(niche dimensionality-diversity hypothesis):该假说认为土壤限制资源数目所表征的生态位分化是驱动物种共存的主要机制^[13],即群落内物种通过土壤限制资源的数目维系共存关系。与以往涉及氮元素添加的研究不同,有研究主要从资源添加数目的角度入手,选取植物所需资源,例如氮、磷、钾和水,通过不同处理组合构建0/1/2/3/4资源添加数目梯度,以此分析添加资源数目(即生态位维度的减小)如何影响群落中物种多样性的变化,其结果均显示,资源添加数目的增加导致群落内物种数目减少,从而证实土壤限制资源数目对于物种多样性的直接影响^[4]。3)氮损害假说(nitrogen detriment hypothesis):该假说认为氮元素作为主要限制资源,要比磷或钾元素更易于影响物种多样性,甚至氮元素的摄入会通过各种途径,例如土壤酸化^[14-15]、离子毒害^[16-17]、土壤微生物群的变化^[18]以及增加对各种应激因子的敏感性^[19]等,影响植物的正常生长、繁殖和存活,致使物种多样性丧失。4)凋落物假说(litter hypothesis):该假说认为资源添加引起植物地上净初级生产力和凋落物增加的同时,会通过累积凋落物使其对地表物种的遮阴以及其机械阻碍作用增加,从而增大种子萌发和建植过程中的死亡率^[20-21],或者部分通过影响到达土壤的光照水平,最终导致物种多样性丧失^[22-23]。

综上所述,基于不同类型和数目的资源添加所产生的草地群落特征和环境的变化,对物种丧失都有其各自角度的机制阐释。相关研究也在不同类型的草地群落中,借助不同的试验手段具有针对性地进行试验验证予以支持或否定^[8,24]。当下,生态学家们普遍认为每种假说均具有足够的说服力去辨析和解释物种多样性丧失的机制,且各种机制甚至存在共同驱动物种多样性丧失的可能性。为此,本研究以青藏高原甘南高寒草甸为对象,选取氮、磷、钾3种元素,从资源类型和数目的角度入手,借助施肥手段,通过分析氮、磷和钾元素对于群落特征的相对影响程度,构建涉及氮添加和非氮添加以及资源添加数目的处理,主要研究如下问题:1)在氮添加和资源添加

数目处理下,植物地上净初级生产力、凋落物量、物种丰富度、群落透光率以及土壤pH的变化有何差异;2)基于不同竞争机制所蕴含的生态关系,通过结构方程模型的构建,判定是否存在不同且多种竞争机制协同驱动物种多样性的变化?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区域位于青藏高原东缘的甘肃省甘南藏族自治州玛曲县,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°53' E),平均海拔3492 m,年均气温为1.2℃,6—8月最高温25℃,最低温0℃,以高原寒温带半湿润季风气候为主,降水较多且相对集中(6—8月),年均降水量为620 mm,本地霜期超过270 d,没有绝对的无霜期,年均风速 $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$,年均太阳辐射为2580 h。该地区主要以高寒草甸为主。主要优势种为:垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、波伐早熟禾(*Poa poophagorum*)、四川嵩草(*Kobresia setschwanensis*)、小花草玉梅(*Anemone rivularis*)和钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*)等。据前期调查发现,研究区内的物种丰富度为30~36个 $\cdot 0.25 \text{ m}^{-2}$,植物地上净初级生产力为90~130 $\text{g}\cdot 0.25 \text{ m}^{-2}$ [25]。

1.2 试验设计

本研究于2019年开始布置。试验期间,仅允许在非生长季节(每年10月—次年4月)进行放牧活动。试验设计包括对照(CK)、氮(N)、磷(P)、钾(K)、氮+磷(NP)、氮+钾(NK)、磷+钾(PK)和氮+磷+钾(NPK)8个不同的处理组合,每个处理5个重复,共计40个样方。所施肥料为尿素[$\text{CO}(\text{NH}_2)_2$]、磷酸二氢钙[$\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$]、硫酸钾(K_2SO_4),施肥量均为 $10 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$,N、P、K添加总量均为 $10 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$,NP、NK、PK添加总量均为 $20 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$,NPK添加总量是 $30 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 。基于每个处理添加的资源数目将其划分4个梯度,即0(CK),1(N、P和K),2(NP, NK和PK)和3(NPK),以此表征资源添加数目。试验采取随机区组设计,每个处理的样地面积为 25 m^2 ($5 \text{ m}\times 5 \text{ m}$),各个样地之间留一个间距为1 m的缓冲带,一则为了避免边缘效应,二则可作为观测样方时的过道,减少人为对样方植被的破坏。同时将每个 $5 \text{ m}\times 5 \text{ m}$ 的样方平均划分为4份,并随机选取其中一个 $2.5 \text{ m}\times 2.5 \text{ m}$ 的区域,在其中心位置设置一个 $0.5 \text{ m}\times 0.5 \text{ m}$ 的永久样方,以便长期跟踪观测群落物种组成和结构,剩余样方可用于生物量获取、土壤样品的采集和未来试验所需。资源添加试验于2019年开始,在每年5月中下旬选择阴雨天,按照试验设计,将肥料均匀地施入试验小区。

1.3 样品采集与测定

2023年8月,当生物量达到峰值时,在每个永久样方中进行群落调查,记录每个样方内的物种数目,记为物种丰富度;同时,在永久样方以外的剩余试验面积内,用 $50 \text{ cm}\times 50 \text{ cm}$ 的样方框随机选择样方,采用刈割法将样方中的植物齐地面剪取,获得植物地上部分和凋落物,然后分别装袋带回实验室,置于烘箱内以75℃恒温干燥48 h至恒重,称量记录群落的地上净初级生产力和凋落物量。

8月中旬,选择晴朗无云的一天,在中午11:00—14:00,于每个 $5 \text{ m}\times 5 \text{ m}$ 的样方内,随机测量植物地表(5个重复)和冠层(3个重复)的光照数据,以获取和计算群落透光率(地表光照/冠层光照)。所用仪器为植物冠层分析仪(AccuPAR LP-80,美国)。此外,生物量测定结束后,在每个样方内使用土钻在0~20 cm土层进行土壤样品的采集,取样装入已编号的塑料密封袋中,带回实验室,风干、磨碎、过筛(0.2 mm)。土壤pH使用pH计(雷磁pHS-3C型pH计,上海)测定(水土比=2.5:1)。

1.4 数据分析

试验所有数据用Excel做预处理,利用R-4.3.1统计软件开展数据分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)与多重比较(LSD)的方法,分别分析不同资源添加数目和类型处理对植物地上净初级生产力、物种丰富度、凋落物量、群落透光率、土壤pH的影响;使用R“stats”包lm()函数检验植物地上净初级生产力、物种丰富度、凋落物量、群落透光率、土壤pH与资源添加数目之间的关系,以及分别分析上述变量间的拟合关系。最后,借助R“lavvan”包sem()函数构建结构方程模型(structural equation modelling, SEM) [26-27],基于不同竞争假说所蕴含的生态过程构建初始饱和模型,使用数据拟合并检验挑选出最优模型,尝试理清物种多样性丧失的直接和间接

途径,以及各个假说在物种丧失中的相对解释程度^[28]。具体操作中,统计分析前对所有数据进行对数转换;然后,在初始模型构建的基础上,分析资源添加数目、氮添加处理中群落透光率、凋落物量、土壤pH和地上净初级生产力及物种丰富度之间的生态关系,采用最大似然法对结构方程模型进行拟合,通过比较拟合指数(comparative fit index, CFI)、标准化残差均方根(standardized root mean square residual, SRMR)、近似均方根误差(root-mean-square error of approximation, RMSEA)、卡方检验的 P 值进行模型优度的评价^[29]。拟合优度的临界值为 $CFI > 0.95$, $SRMR < 0.09$, $RMSEA < 0.06$, $P > 0.05$ 。所有绘图使用R ggplot2包完成。

2 结果与分析

2.1 氮、磷和钾处理下群落特征、群落透光率及土壤pH的变化差异

试验结果表明(图1),相比于对照,植物地上净初级生产力、物种丰富度和群落透光率在氮添加处理下存在显著变化($P < 0.05$),其中植物地上净初级生产力增加66.67%,而物种丰富度和群落透光率分别减少36.36%和71.84%,在磷或钾添加处理下无显著变化($P > 0.05$)。另外,凋落物量和土壤pH在氮、磷和钾添加处理中均无显著变化。

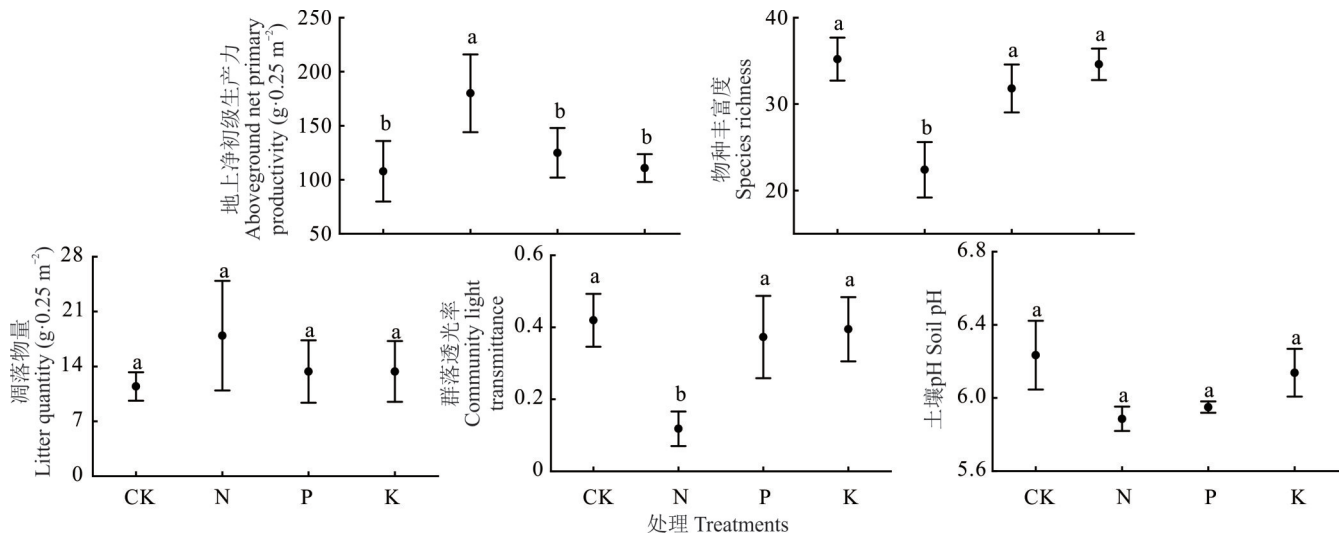


图1 氮、磷和钾添加对群落特征、群落透光率及土壤pH的影响

Fig. 1 Effects of N, P and K addition on community characteristics, community light transmittance and soil pH

CK: 对照; N: 氮添加; P: 磷添加; K: 钾添加。不同小写字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$), 下同。CK: Control; N: Nitrogen addition; P: Phosphorus addition; K: Potassium addition. Different lowercase letters indicate significant differences ($P < 0.05$) among different treatments, the same below.

2.2 氮和非氮处理下群落特征、群落透光率及土壤pH的变化差异

试验结果表明(图2),相比于对照,植物地上净初级生产力在涉及氮添加处理下显著增加($P < 0.05$),其增加幅度为74.07%,但在非氮添加处理下无显著变化($P > 0.05$)。物种丰富度、群落透光率和土壤pH在涉及氮添加处理下均显著减小($P < 0.05$),其减少幅度分别为40.91%、73.03%和5.62%。另外,凋落物量在3个处理下均无显著差异($P > 0.05$)。

2.3 群落特征、群落透光率和土壤pH对资源添加数目的响应

结果表明(图3),随着资源添加数目的增加,植物地上净初级生产力显著增加,而物种丰富度、群落透光率以及土壤pH则显著减小($P < 0.05$)。凋落物量无显著变化($P > 0.05$)。

2.4 群落特征与群落透光率、土壤pH之间的关系

植物地上净初级生产力与群落透光率具有显著的负线性回归关系,即群落透光率随着植物地上净初级生产力的增加而显著降低。群落透光率与物种丰富度呈显著的正线性回归关系,即随着群落透光率的增加,物种丰富

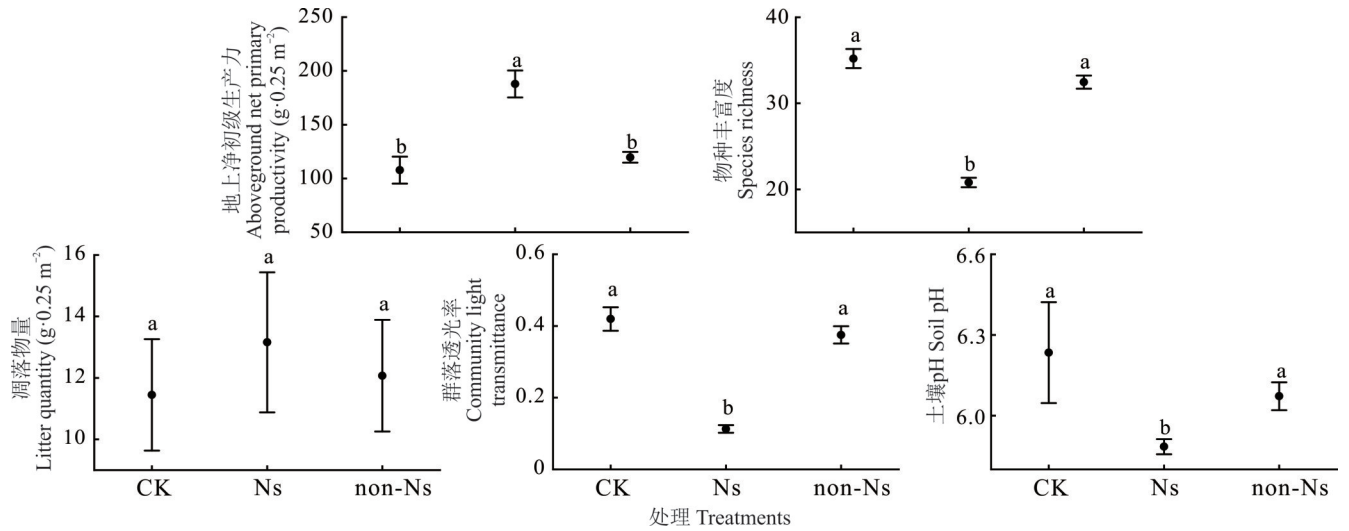


图 2 氮添加与否对群落特征、群落透光率及土壤 pH 的影响

Fig. 2 Effects of nitrogen addition or non-nitrogen addition on community characteristics, community light transmittance and soil pH

Ns: 涉及氮添加的处理; non-Ns: 非氮添加的处理。Ns: Nitrogen addition treatments; non-Ns: Non-nitrogen addition treatments. 下同 The same below.

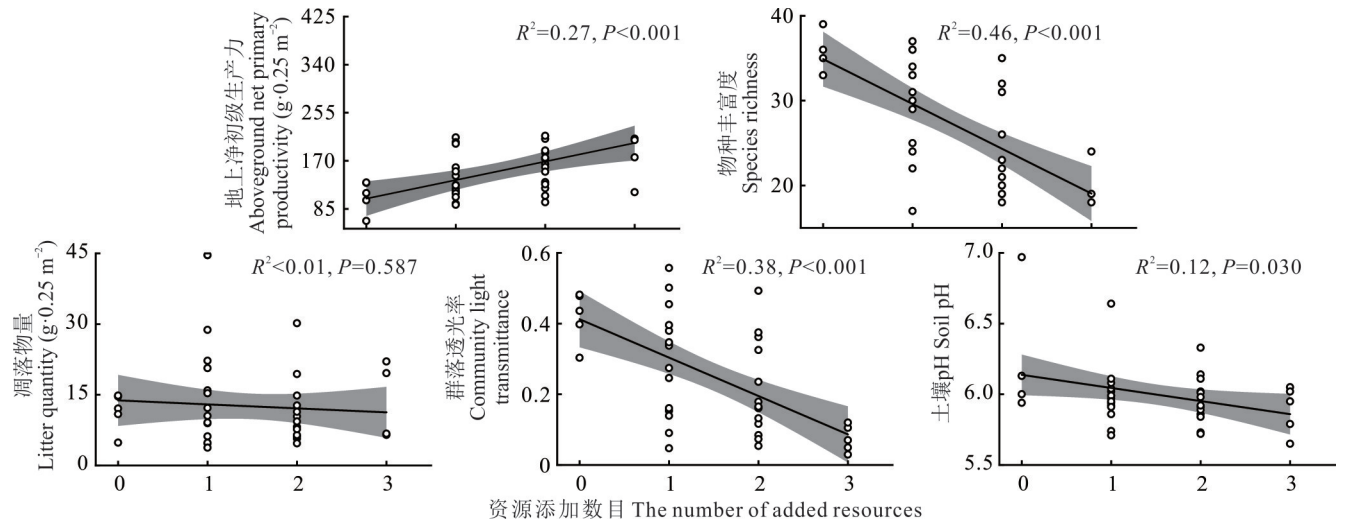


图 3 资源添加数目与群落特征、群落透光率和土壤 pH 的拟合关系

Fig. 3 Fitting relationship between the number of added resources and community characteristics, community light transmittance and soil pH

阴影部分为 95% 的置信区间。The shaded area is a 95% confidence interval.

度也随之增加。此外,物种丰富度与土壤 pH 也具有显著的正线性回归关系。凋落物量与群落透光率以及物种丰富度之间虽呈负线性回归关系,但统计不显著(图 4)。

2.5 资源添加数目和氮素添加对物种丰富度的直接和间接影响

模型结果显示,增加资源添加数目促使地上净初级生产力显著增加($\lambda=0.54$),群落透光率显著减少($\lambda=-0.38$),进而导致物种丰富度降低。同时,资源添加数目的增加也对物种丰富度具有直接负效应($\lambda=-0.21$)。基于效应结果发现,群落透光率对物种丰富度的影响最大(0.75),其他依次为资源添加数目(-0.68)、地上净初级生产力(-0.36)、凋落物量(-0.13)和土壤 pH(-0.03)(图 5a)。

氮素添加促使地上净初级生产力显著增加($\lambda=0.69$),群落透光率显著降低($\lambda=-0.60$),进而导致物种丰富度降低。氮添加也会引起土壤 pH 显著降低($\lambda=-0.53$)。此外,氮素添加也会对物种丰富度的降低产生直接负

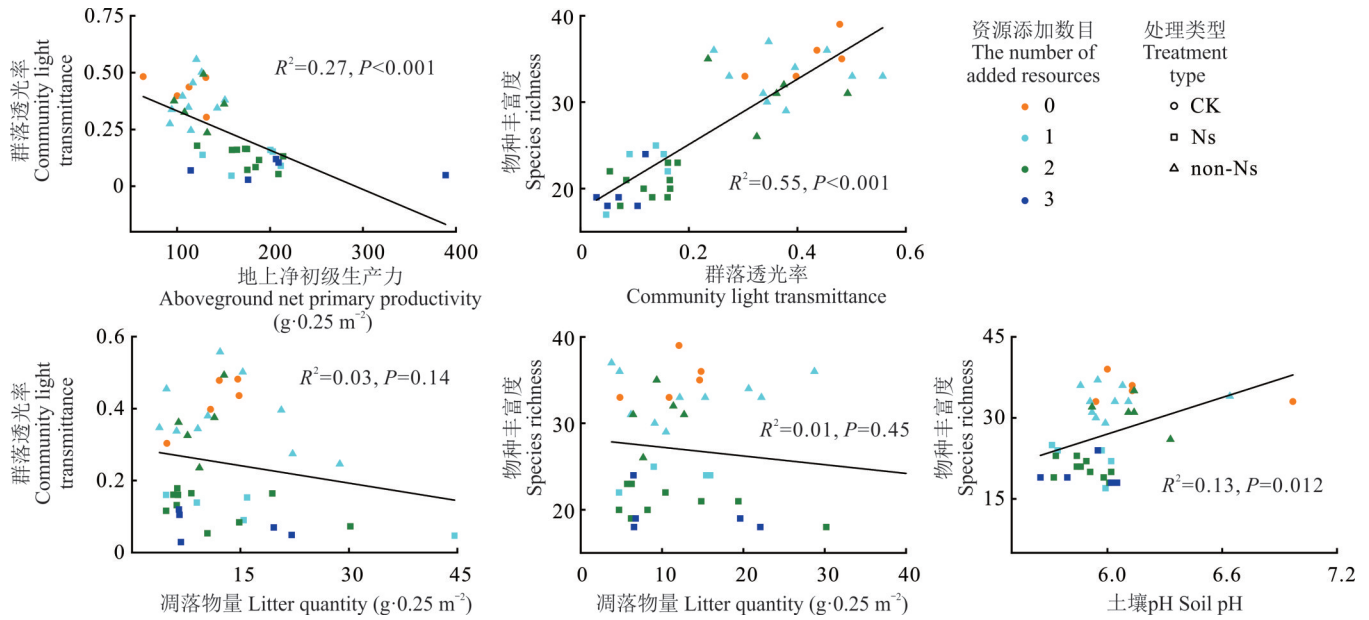


图4 群落特征与群落透光率、土壤 pH 之间的拟合关系

Fig. 4 The fitting relationship between community characteristics, community light transmittance and soil pH

不同的颜色代表不同的资源添加类型:0代表对照,1~3分别代表不同的资源添加数目。Different colors represent different types of resource addition: 0 represents the control, 1—3 represent different number of added resources.

效应($\lambda = -0.53$)。效应结果表明,氮素添加对物种丰富度的影响最大(-0.86),其他依次为群落透光率(0.50)、地上净初级生产力(-0.13)、土壤 pH(-0.12)和凋落物量(-0.06)(图 5b)。

3 讨论与结论

3.1 资源添加对植物地上净初级生产力和物种丰富度的影响

资源添加是补给土壤营养元素和维持植物生产力的主要措施,许多研究表明氮素添加能够增加植物地上净初级生产力^[30-31];尤其是在青藏高原亚高寒草甸和高寒草甸群落的氮磷添加试验中发现,氮添加可显著增加植物地上净初级生产力;而非氮添加(如磷或钾元素添加)则没有显著增加地上净初级生产力。更为重要的是,氮分别与磷或钾的组合添加比单一添加任一元素更能显著促进地上净初级生产力的增加^[32-33]。与之相反,Niinemets等^[34]研究表明,磷是限制植物地上净初级生产力的主要资源,且氮磷共同添加比单一的磷添加对生产力增加的影响更显著。上述研究均已说明氮或磷元素在不同草地群落中的限制性,而且二者之间存在着显著的交互作用,致使植物地上净初级生产力的增加较单一地添加氮或磷元素更为显著。本研究认为氮是影响植物地上净初级生产力的主要限制元素。与本研究同期的另一个研究^[35]结果发现,氮和磷元素之间对植物地上净初级生产力并不存在显著的交互作用($F_{N \times P} = 2.08$, $P = 0.17$),这也就是为什么本研究中将所有涉及氮元素的添加放在一起的缘故。由此可见,在本试验区域影响植物生长的主要限制资源是氮元素。另一方面,有关资源添加对物种丰富度影响的研究表明,氮添加能够显著减少物种丰富度^[1],本研究结果与之相一致。然而,也有研究发现氮添加使物种丰富度增加^[36],或对物种丰富度并没有影响^[37]。造成不同结果的原因或许与草原类型、群落演替阶段、群落物种组成和环境因素有关^[38]。此外,也有研究发现,磷添加对物种多样性的影响要大于氮添加^[39],而在本研究中,磷添加对物种多样性丧失的影响并没有体现出来,这从某种程度上反映出该地区磷元素的限制作用较弱。与植物地上净初级生产力的响应类似,与本试验同期的另一个研究^[35]也未发现氮和磷存在显著的交互作用($F_{N \times P} = 1.07$, $P = 0.32$),也不会对物种丰富度造成较单一的氮或磷添加更为显著的影响,这在本区域的其他研究结果中也得以证实^[40]。与之不同的是,任正炜^[33]在青藏高原高寒草甸的研究则认为氮和磷之间存在显著的交互作用,致使物种丰富度减小的速率更为剧烈。相较于氮或磷元素,针对钾元素对于植物地上净初级生产力和物种丰富度影响的研究相对较少,尽管 Janssens 等^[41]发现钾对植物生长的影响大于磷,但在大多数试验中,钾的作用还是不太明显^[33,42],本研究结果与其一致。

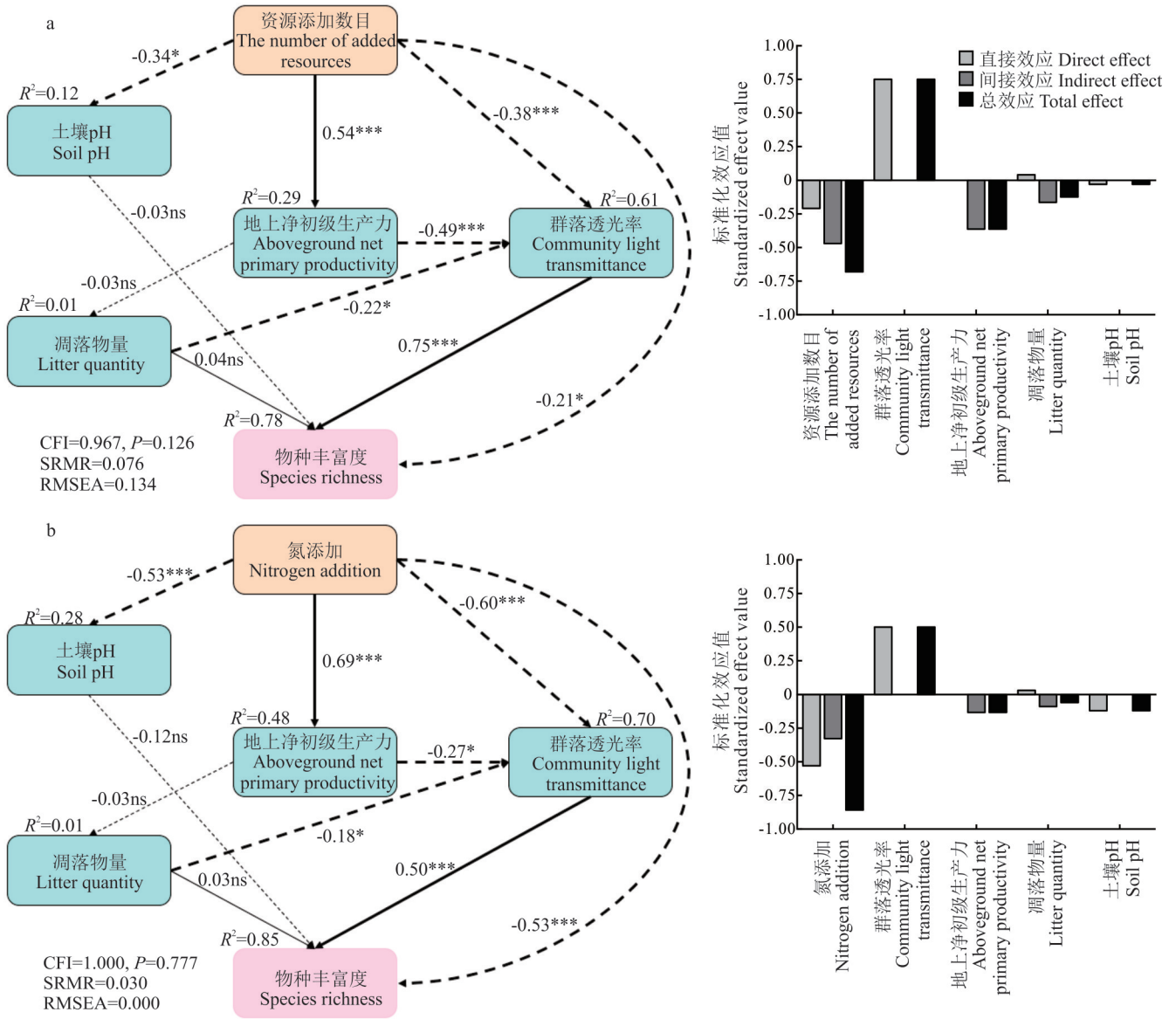


图 5 基于资源添加数目和氮添加解释物种丰富度减小的结构方程模型分析

Fig.5 Structural equation model analysis based on the number of resource addition and nitrogen addition to explain the decrease of species richness

方框内的变量为模拟变量, R^2 表示混合模型中固定效应所解释的方差。带箭头的线条表示模型拟合路径, 其中粗线代表显著的关系; 细线代表不显著的关系。实线表示正效应; 虚线表示负效应。各路径旁的数字表示标准路径系数 (λ), *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$ 。Variables in the rectangles are model variables, and R^2 represents the variance explained by the fixed effect in the mixed model. The lines with arrows represent the model fitting path, where the thick lines represent significant relationships; The thin line represents an insignificant relationship. The solid line indicates a positive effect; the dotted line represents the negative effect. The numbers next to each path represent the standard path coefficients (λ), *: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$, ***: $P < 0.001$. CFI: 比较拟合指数 Comparative fit index; SRMR: 标准化残差均方根 Standardized root mean square residual; RMSEA: 近似均方根误差 Root-mean-square error of approximation.

3.2 基于氮添加和资源添加数目驱动物种丧失的不同生态途径

在本研究中, 随着地上净初级生产力的增加, 使得光照限制加强, 导致物种丰富度显著降低, 这与光竞争假说的预测相一致^[8]。资源添加后, 矮小的植物与高大的植物相比, 将面临更加激烈的光竞争, 因为它们往往无法短期内提高自身株高以抗衡高大物种, 从而在光竞争中处于劣势地位^[43]。从结构方程模型中可以看出, 光限制的加强主要取决于地上净初级生产力的增加和凋落物量的积累, 其中地上净初级生产力起主要作用。对于凋落物而言, 该试验区实施冬季放牧措施, 期间牦牛对当年累积的凋落物进行啃食, 从而有效地消除了可能阻碍物种萌发

与初期生长的不利因素^[44]。然而,在线性回归模型结果中则发现,凋落物量不受资源添加的影响,但通过群落透光率对物种丰富度产生负效应;这种结果的不一致性可能在于凋落物量的时间累积效应。例如,当年的凋落物量可能不会造成光照限制,但是每年残余的凋落物量会随着时间的推移逐渐累积,使得底层植物光照限制增强,从而对植物的光周期造成影响^[44],最终影响种子萌发、繁殖等生命活动^[45]。

随着资源添加数目的增加,物种丰富度显著降低,地上净初级生产力显著增加,这与之前的研究结果一致^[4,46]。物种多样性在很大程度上受制于生态位空间和制约物种生存与繁殖的限制资源数量,将某些资源由受限状态提升至非限状态,从本质上进行了“生态位破坏”^[46]。因此,增加资源添加数目,使得限制资源数量减少,即生态位维度降低,物种间可能发生的竞争空间随之缩减,直接导致群落内的物种多样性丧失。因此,在本研究中,推论物种多样性丧失是由于物种对限制资源的竞争排斥所导致的,这种竞争排斥源于限制资源数目的减少、限制资源特征的转变,又或是资源比例的变化有利于在不平衡或极端资源比例中占据竞争优势的物种^[13,47]。这一结果符合生态位维度—多样性假说的预测,但是仍然有研究对该假说提出质疑。例如,DeMalach等^[10]和Harpole等^[48]曾围绕着光竞争假说和生态位维度—多样性假说,通过利用全球45个草地样点的数据分析进行了验证和讨论。DeMalach等^[10]认为,生态位维度—多样性假说看似新颖,但是这种限制资源数目和物种多样性关系似乎过于“简单”。该假说所蕴含的资源添加数目和物种多样性之间负的拟合关系只是一个模式,而非机制。Harpole等^[48]对此进行了反驳,当土壤中的限制资源数目减少后(即资源添加数目的增加),即使群落特征(地上净初级生产力和盖度)和光照透射率无显著变化,物种多样性也会随之丧失,从而证实了较高的生态位维度维系了较高的物种多样性。

氮添加对于物种丰富度的直接负效应也可以被氮损害假说予以解释;尤其是Band等^[24]借助于Meta分析方法,不仅强调了氮元素的重要作用,而且还认为氮富集引起的土壤酸化和毒害也是导致物种丰富度减小的重要原因之一。具体而言,土壤高水平的氮素可以通过多种途径损害植物机能,例如降低土壤pH,导致土壤酸化^[14]。本研究中,相较于对照,涉及氮的处理使得土壤pH显著降低,但是土壤酸化并未进一步地导致物种丰富度的减小。除了土壤酸化以外,土壤毒害也是造成物种丧失的因素,尽管没有直接证据表明,但不排除其中的可能性。有研究发现,高浓度氮沉降会诱发土壤释放一系列植物毒性金属离子,诸如铝离子(Al^{3+})、锰离子(Mn^{2+})和铁离子(Fe^{3+})。其中,锰离子尤为显著,其易于迁移并大量沉积于植物叶片组织内,干扰光合作用过程及植株生长发育^[49-50]。另外,高水平的氮素还可能通过调整土壤微生物群落结构^[18]或增强植物对应激因素的敏感反应^[19]等途径,间接作用于植物生长进程。综上所述,无论氮元素还是资源添加数目,都从不同侧面表现出,地下土壤资源所导致的生态机制(生态位维度、酸化或毒害)都有解释物种丰富度减小的可能性和理论依据。

针对资源添加数目或氮添加对物种丧失的直接和间接影响,本研究发现共有4条路径对物种丰富度发挥作用。资源添加数目和群落透光率对物种丰富度有直接的负效应和正效应,群落透光率的直接正效应大于资源添加数目的直接负效应。在氮添加对物种丰富度影响的模型中,同样有4条路径对物种丰富度发挥作用。氮添加和群落透光率对物种丰富度有直接的负效应和正效应,氮添加的直接负效应大于群落透光率的直接正效应。综合两个结构方程模型结果,揭示了施肥导致物种丰富度降低的两个重要模式。首先,氮对物种丰富度既有直接影响也有间接影响,其直接影响远远大于间接影响。其次,氮对物种丰富度的直接影响远大于资源添加数目的直接影响。

综上,本研究表明氮是影响植物生产力和物种丰富度的主要限制元素。无论是资源添加数目还是氮素添加,都对物种丰富度具有直接影响;且都存在多种竞争机制(氮损害、光照限制和生态位维度减小)共同驱动物种多样性的丧失途径,从而说明无论是氮元素添加还是资源添加数目,导致物种多样性丧失的驱动途径源于地上植物群落特征和地下土壤养分的共同作用。为此,这一研究深化了以往对高寒草甸生态系统氮沉降或资源富营养化后物种丧失复杂机制的认知,有助于未来为物种多样性保护与管理提供建设性的重要科学依据。

参考文献 References:

- [1] Isbell F, Reich P B, Tilman D, *et al.* Nutrient enrichment, biodiversity loss, and consequent declines in ecosystem productivity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013, 110(29): 11911–11916.
- [2] Stevens C J. Recent advances in understanding grasslands. *F1000Research*, (2018-08-30) [2024-06-15]. <https://doi.org/10.12688/f1000research.15050.1>.
- [3] Cleland E E, Harpole W S. Nitrogen enrichment and plant communities. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 2010, 1195(1): 46–61.
- [4] Harpole W S, Sullivan L L, Lind E M, *et al.* Addition of multiple limiting resources reduces grassland diversity. *Nature*, 2016, 537(7618): 93–96.
- [5] Midolo G, Alkemade R, Schipper A M, *et al.* Impacts of nitrogen addition on plant species richness and abundance: A global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2018, 28(3): 398–413.
- [6] Rajaniemi T K. Explaining productivity-diversity relationships in plants. *Oikos*, 2003, 101(3): 449–457.
- [7] Raza S, Na M, Wang P, *et al.* Dramatic loss of inorganic carbon by nitrogen-induced soil acidification in Chinese croplands. *Global Change Biology*, 2020, 26(6): 3738–3751.
- [8] Hautier Y, Niklaus P A, Hector A. Competition for light causes plant biodiversity loss after eutrophication. *Science*, 2009, 80(324): 636–638.
- [9] Fay P A, Prober S M, Harpole W S, *et al.* Grassland productivity limited by multiple nutrients. *Nature Plants*, 2015, 1(7): 15080.
- [10] DeMalach N, Kadmon R. Light competition explains diversity decline better than niche dimensionality. *Functional Ecology*, 2017, 31: 1834–1838.
- [11] DeMalach N, Zaady E, Kadmon R. Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. *Ecology Letters*, 2017, 20(1): 60–69.
- [12] Borer E T, Seabloom E W, Gruner D S, *et al.* Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation. *Nature*, 2014, 508(7497): 517–520.
- [13] Harpole W S, Tilman D. Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature*, 2007, 446(7137): 791–793.
- [14] Crawley M J, Johnston A E, Silvertown J, *et al.* Determinants of species richness in the park grass experiment. *The American Naturalist*, 2005, 165(2): 179–192.
- [15] Ke Y, Yu Q, Wang H, *et al.* The potential bias of nitrogen deposition effects on primary productivity and biodiversity. *Global Change Biology*, 2022, 29(4): 1054–1061.
- [16] Horswill P, O’ Sullivan O S, Phoenix G K, *et al.* Base cation depletion, eutrophication and acidification of species-rich grasslands in response to long-term simulated nitrogen deposition. *Environmental Pollution*, 2008, 155(2): 336–349.
- [17] Tian Q, Yang L, Ma P, *et al.* Below-ground-mediated and phase-dependent processes drive nitrogen-evoked community changes in grasslands. *Journal of Ecology*, 2020, 108(5): 1874–1887.
- [18] Farrer E C, Suding K N. Teasing apart plant community responses to N enrichment: The roles of resource limitation, competition and soil microbes. *Ecology Letters*, 2016, 19(10): 1287–1296.
- [19] Stevens C J, Dupré C, Dorland E, *et al.* Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental Pollution*, 2010, 158(9): 2940–2945.
- [20] Gross F. Species richness in a successional grassland: Effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, 1998, 79(8): 2593–2602.
- [21] Lamb E G, Kembel S W, Cahill J F. Shoot, but not root, competition reduces community diversity in experimental mesocosms. *Journal of Ecology*, 2009, 97(1): 155–163.
- [22] Matsushima M, Chang S X. Effects of understory removal, N fertilization, and litter layer removal on soil N cycling in a 13-year-old white spruce plantation infested with Canada bluejoint grass. *Plant Soil*, 2007, 292: 243–258.
- [23] DeMalach N. Toward a mechanistic understanding of the effects of nitrogen and phosphorus additions on grassland diversity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2018, 32: 65–72.
- [24] Band N, Kadmon R, Mandel M, *et al.* Assessing the roles of nitrogen, biomass, and niche dimensionality as drivers of species loss in grassland communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(10): e2112010119.
- [25] Ren Z W, Zhao W, Bang S H, *et al.* The role of nutrients, light, and litter in species loss in an alpine meadow community.

Acta Oecologica, 2024, 122(1): 103984.

- [26] Rosseel Y. Lavaan: An R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 2012, 48(2): 1–36.
- [27] Song S, Zhu J, Zheng T, *et al.* Long-term grazing exclusion reduces species diversity but increases community heterogeneity in an alpine grassland. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2020, 8: 66.
- [28] Wang X, Li F Y, Tang K, *et al.* Land use alters relationships of grassland productivity with plant and arthropod diversity in Inner Mongolian grassland. *Ecological Applications*, 2020, 30(3): e02052.
- [29] Howard A L. Handbook of structural equation modeling. *Structural Equation Modeling: A Multidisciplinary Journal*, 2013, 20(2): 354–360.
- [30] Zhao Y, Yang B, Li M, *et al.* Community composition, structure and productivity in response to nitrogen and phosphorus additions in a temperate meadow. *The Science of the Total Environment*, 2019, 654: 863–871.
- [31] Li W, Gan X L, Jiang Y, *et al.* Nitrogen effects on grassland biomass production and biodiversity are stronger than those of phosphorus. *Environmental Pollution*, 2022, 309: 119720.
- [32] Shi R L. The mechanism of species loss under addition of nitrogen and phosphorus at sub-alpine meadow in Tibetan Plateau. Lanzhou: Lanzhou University, 2014.
师瑞玲. 氮磷添加引起青藏高原亚高寒草甸物种多样性丧失的机理研究. 兰州: 兰州大学, 2014.
- [33] Ren Z W. Effects of resource additions on species diversity of alpine meadow on Qinghai–Tibetan Plateau. Lanzhou: Lanzhou University, 2010.
任正炜. 资源添加对青藏高原高寒草甸物种多样性的影响. 兰州: 兰州大学, 2010.
- [34] Niinemets Ü, Kull K. Co-limitation of plant primary productivity by nitrogen and phosphorus in a species-rich wooded meadow on calcareous soils. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 2005, 28(3): 345–356.
- [35] Pan Z Z, Wang R B, Chen H, *et al.* Response of aboveground productivity to nutrient addition driven by species diversity in an alpine meadow community. *Acta Ecologica Sinica*, (2024-11-06)[2024-11-21]. <https://doi.org/10.20103/j.stxb.202406191417>.
潘珍珠, 王瑞兵, 陈欢, 等. 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*, (2024-11-06)[2024-11-21]. <https://doi.org/10.20103/j.stxb.202406191417>.
- [36] Liess A, Lange K, Schulz F A, *et al.* Light, nutrients and grazing interact to determine diatom species richness via changes to productivity, nutrient state and grazer activity. *Journal of Ecology*, 2009, 97(2): 326–336.
- [37] Yang X, Yang Z, Tan J, *et al.* Nitrogen fertilization, not water addition, alters plant phylogenetic community structure in a semi-arid steppe. *Journal of Ecology*, 2018, 106(3): 991–1000.
- [38] Wang L, Shi J J, Dong Q M, *et al.* Effects of nitrogen and phosphorus addition on community diversity and biomass of alpine steppe. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(6): 1633–1642.
王玲, 施建军, 董全民, 等. 氮、磷添加对高寒草原群落多样性和生物量的影响. *草地学报*, 2019, 27(6): 1633–1642.
- [39] Ceulemans T, Merckx R, Hens M, *et al.* Plant species loss from European semi-natural grasslands following nutrient enrichment—is it nitrogen or is it phosphorus? *Global Ecology and Biogeography*, 2013, 22(1): 73–82.
- [40] Zhou X L, Guo Z, Zhang P F, *et al.* Different categories of biodiversity explain productivity variation after fertilization in a Tibetan alpine meadow community. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(10): 3464–3474.
- [41] Janssens F, Peeters A, Tallowin J R, *et al.* Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil*, 1998, 202(1): 69–78.
- [42] Yang Y J, Zhou H K, Ye X, *et al.* Short-term responses of plant community structure and function to nitrogen, phosphorus and potassium additions in an alpine meadow of Qinghai-Xizang Plateau. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(11): 2317–2323.
杨月娟, 周华坤, 叶鑫, 等. 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.
- [43] Cheng Y K, Liu X, Song Z P, *et al.* Divergent trait responses to nitrogen addition in tall and short species. *Journal of Ecology*, 2023, 111(7): 1443–1454.
- [44] Zhu J, Zhang Y, Liu Y. Effects of short-term grazing exclusion on plant phenology and reproductive succession in a Tibetan alpine meadow. *Scientific Reports*, 2016, 6(1): 27781.
- [45] Zhang J Q, Li Q, Ren Z W, *et al.* Effects of nitrogen addition on species richness and relationship between species richness and aboveground productivity of alpine meadow of the Qinghai–Tibetan Plateau, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, 24(10): 1125–1131.

- 张杰琦, 李奇, 任正炜, 等. 氮素添加对青藏高原高寒草甸植物群落丰富度及其与地上生产力关系的影响. 植物生态学报, 2010, 24(10): 1125–1131.
- [46] Harpole W S, Suding K N. A test of the niche dimension hypothesis in an arid annual grassland. *Oecologia*, 2011, 166(1): 197–205.
- [47] Cardinale B J, Hillebrand H, Harpole W S, *et al.* Separating the influence of resource ‘availability’ from resource ‘imbalance’ on productivity-diversity relationships. *Ecology Letters*, 2009, 12(6): 475–487.
- [48] Harpole W S, Sullivan L L, Lind E M, *et al.* Out of the shadows: Multiple nutrient limitations drive relationships among biomass, light and plant diversity. *Functional Ecology*, 2017, 31(9): 1839–1846.
- [49] Bobbink R, Hicks K, Galloway J N, *et al.* Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 30–59.
- [50] Bai W, Guo D, Tian Q, *et al.* 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.