

氮磷供应条件对黄河三角洲滨海湿地植物群落结构的影响

刘晓玲^{1,3} 王光美^{1*} 于君宝^{1,2*} 冉越男^{1,3} 管博¹ 韩广轩¹ 王安东⁴ 赵亚杰⁴

(¹中国科学院烟台海岸带研究所, 中国科学院海岸带环境过程与生态修复重点实验室, 山东烟台 264003; ²鲁东大学资源与环境工程学院, 山东烟台 264025; ³中国科学院大学, 北京 100049; ⁴山东省黄河三角洲国家级自然保护区管理局, 山东东营 257091)

摘要 人类活动已从氮磷供应总量和供应比例两方面改变了环境的氮磷供应条件, 进而影响到生态系统的结构与功能。本研究以氮、磷分别供应量的几何平均值作为氮磷供应总量的度量, 设置 3 个氮磷供应总量水平及 3 个氮磷供应比例(5:1、15:1 和 45:1), 通过连续两年(2015—2016 年)的野外控制试验, 研究了氮磷供应条件变化对黄河三角洲滨海湿地植物群落结构的影响。结果显示: 氮磷供应总量对黄河三角洲滨海湿地物种多样性影响显著, 氮磷供应比例对其则无显著影响且与供应总量无显著交互作用; 物种丰富度和 Shannon 指数均以中供应量下最高, Pielou 指数则为低供应量下最高。氮磷供应条件对该区优势物种影响差异明显, 碱菀(*Tripolium vulgare*)、鹅绒藤(*Cynanchum chinense*)和芦苇(*Phragmites australis*)重要值受氮磷供应总量和供应比例影响均不显著, 碱蓬(*Suaeda glauca*)和盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)重要值只受氮磷供应总量显著影响, 随着供应量的增加, 碱蓬重要值显著上升而盐地碱蓬重要值显著下降。氮磷供应条件变化下, 碱蓬对群落物种多样性的影响最大, 盐地碱蓬次之, 芦苇则对其无显著影响。物种多样性和优势物种重要值对氮磷供应条件变化的反馈在年度间存在不同程度的差异, 表明黄河三角洲滨海湿地植物群落结构对氮磷供应条件变化的响应也受气温、降雨等自然条件变化的影响。

关键词 氮磷供应比例; 氮磷供应总量; 物种多样性; 优势种; 重要值

Effects of nitrogen and phosphorus supply on plant community structure of coastal wetland in the Yellow River Delta. LIU Xiao-ling^{1,3}, WANG Guang-mei^{1*}, YU Jun-bao^{1,2*}, RAN Yue-nan^{1,3}, GUAN Bo¹, HAN Guang-xuan¹, WANG An-dong⁴, ZHAO Ya-jie⁴ (¹Key Laboratory of Coastal Environmental Processes and Ecological Remediation, Chinese Academy of Sciences, Yantai Institute of Coastal Zone Research, Chinese Academy of Sciences, Yantai 264003, Shandong, China; ²College of Resource and Environmental Engineering, Ludong University, Yantai 264025, Shandong, China; ³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; ⁴Administration Bureau of the Yellow River Delta National Nature Reserve, Dongying 257091, Shandong, China).

Abstract: Human activities have significantly altered the environmental N and P status through changing both supply level and ratio, with consequences on ecosystem structure and function. To explore the effects of N and P supply on plant community structure of coastal wetland in the Yellow River Delta, a field manipulation experiment combined three supply levels and three N:P supply ratios (5:1, 15:1, 45:1) was conducted in 2015 and 2016. The results showed that the amount of N and P supply had significant effects on species diversity, while N:P supply ratio had neither significant main effects nor interactive effects. Species richness and Shannon index was

中国科学院科技服务网络计划项目(KFJ-EW-STS-127)、山东省高等学校优势学科人才团队培育计划项目“蓝黄两区滨海资源与环境团队”和山东省黄河三角洲生态环境重点实验室开放基金资助项目(2011KFJJ003)资助。

收稿日期: 2017-06-10 接受日期: 2017-11-14

* 通讯作者 E-mail: gmwang@yic.ac.cn; junbao.yu@gmail.com

highest at medium nutrient level, while Pielou index was maximal at low nutrient supply. Dominant species responded differently to the variation of relative supply of N and P. Neither supply level nor N: P supply ratio significantly affected the importance values of *Tripolium vulgare*, *Cynanchum chinense* and *Phragmites australis*. In contrast, supply level had significant effects on the importance values of *Suaeda glauca* and *Suaeda salsa*. With the increases of supply level, the importance value of *S. glauca* increased while that of *S. salsa* declined. Under different N and P supply treatments, *S. glauca* showed strongest impacts on species diversity, followed by *S. salsa*, while *P. australis* had little influence on species diversity. Meanwhile, the responses of the importance values of dominant species and species diversity to changes of N and P supply were different between 2015 and 2016, suggesting that the effects of N and P supply condition on plant community structure of coastal wetland would be mediated by air temperature, precipitation and other natural conditions.

Key words: N: P supply ratio; overall N and P supply; species diversity; dominant species; importance value.

自工业革命以来,人类活动对环境的影响日益加剧,化石燃料燃烧、土地利用方式变更以及化学肥料的大量施用,使活性氮化合物输入量已由1860年的15 Tg上升至165~259 Tg (Galloway *et al.*, 2002)。与此同时,与氮素相比,磷素输入增加并不显著,人类活动导致氮磷输入比例达22.8~44.6,已从供应总量和供应比例两方面改变了环境的氮磷供应条件 (Peñuelas *et al.*, 2012; Carnicer *et al.*, 2015)。

由于氮、磷需求量和利用效率的差异,氮磷供应条件,包括氮磷供应总量和供应比例的改变,会导致植物间相互作用的改变,进而影响植物群落的组成和结构 (Güsewell, 2005a; Bobbink *et al.*, 2010; Venterink, 2011)。然而,已有研究在探讨氮磷供应条件改变对群落结构的影响时,常采用单独改变某一元素供应量的方法 (Bai *et al.*, 2010; Lan *et al.*, 2012; Zhang *et al.*, 2014),在氮磷配施时也多保持某一元素供应量恒定,改变另一元素供应量 (李禄军等, 2010; 宗宁等, 2014; 高宗宝等, 2017),或者保持两元素供应比例不变同时改变各自供应量 (孙小妹等, 2014; Li *et al.*, 2015),因而不能区分氮磷供应总量和供应比例的各自效应。基于氮、磷元素对植物生长的协同效应常常表现为乘积效应而非加和效应, Güsewell等 (2003) 以氮、磷分别供应量的几何平均值作为氮磷供应总量的度量,设置不同氮磷供应总量水平,并在每一供应量下设置不同氮磷供应比例,清晰地评估了氮磷供应总量和供应比例对植物生长各自影响及交互作用。这种方法在探讨氮磷供应总量和供应比例各自影响的研究中已得到广泛应用 (Fujita *et al.*, 2010; Venterink *et al.*, 2010; Yuan *et al.*, 2013)。然而,上述研究多为采用沙培添加营

养液的短期盆栽控制试验,氮磷输入总量和输入比例对现实生态系统的影响仍有待探究。

另一方面,受植被类型、群落组成以及土壤养分本底等因素的影响,生态系统对氮磷供应条件改变的响应并不一致。施氮和氮磷混施显著降低了科尔沁沙质草地群落物种丰富度和多样性,单施磷肥则对其无显著影响 (李禄军等, 2010)。内蒙古贝加尔针茅草原植物多样性随养分添加不同程度减少,并以氮素添加效应更为显著 (于丽等, 2015)。在藏北高寒草甸,单独施氮提高了禾草植物的重要值和生物量,但对群落盖度和生物量均无显著影响,氮磷配施则显著提高群落盖度和生物量,并有利于莎草类植物的生长 (宗宁等, 2014)。目前,国内相关研究集中在草原和草甸生态系统,氮磷供应条件改变对湿地生态系统植物群落结构影响的研究较为少见。

黄河三角洲滨海湿地是我国暖温带最典型的新生湿地生态系统,兼具完整性和脆弱性特点。近年来,工农业经济的迅猛发展使该区大气氮沉降加剧,生活污水和工业污水排放量逐渐增大,加之黄河无机氮、无机磷等污染物的不断输入,以及土地利用状况的改变,显著改变了该区的养分状况 (Yu *et al.*, 2016),进而可能对其生态系统结构及功能产生影响。目前,对该区群落结构的研究多集中在野外调查基础上的群落分布格局方面 (宋创业等, 2008; 张绪良等, 2009; 王雪宏等, 2015),氮磷供应条件变化对群落结构的影响仍有待探究。本研究通过野外控制试验,参照 Güsewell等 (2003) 方法,设置不同氮磷供应总量及供应比例,分析氮磷供应条件变化对黄河三角洲滨海湿地植物群落结构的影响,主要探讨三方面的问题: (1) 氮磷供应总量和供应比例各

自对物种多样性的影响如何? (2) 氮磷供应条件改变对该区不同优势物种的影响有何差异? (3) 氮磷供应条件变化下,不同优势物种对群落物种多样性的影响如何?

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本研究依托中国科学院黄河三角洲滨海湿地生态试验站进行(37°45'52"N,118°58'52"E)。研究区属温带半湿润大陆性季风气候,年均温为12.6℃,年降水量550~640 mm,其中70%分布于5—9月,且存在较大季节和年度变异。受降雨及地下水位季节变化影响,试验区6—9月地面积水,为季节性淹水滨海湿地。土壤类型以潮土和盐碱土为主,植物物种组成以盐生植物为主,优势种主要包括碱蓬(*Suaeda glauca*)、芦苇(*Phragmites australis*)、盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)等。3种植物在黄河三角洲地区水盐梯度下具有明显的生态位分化,碱蓬在水深适中或较低,土壤含盐量为1.0%~1.5%的区域长势较好,芦苇主要分布在高含水量和中等盐分(1.0%)区域,盐地碱蓬则在较高土壤含盐量(0.9%~3.0%)的近海滩涂地区分布更广(贺强等,2008;马宗文等,2012)。尽管如此,3种植物仍具有一定的生态位重叠,野外条件下混生较为常见(张绪良等,2009)。

1.2 试验设计

2014年7月中旬,在试验站选取群落组成相对均一的样地进行围栏。试验采取随机设计,参照Güsewell等(2003,2005a)方法设置氮磷供应总量和氮磷供应比例。以3为倍数,设置低(L)、中(M)、高(H)3个供应量水平。研究表明,在群落水平上,植物组织N:P低于14时常表现为受氮限制,高于16则为磷限制,14~16为氮磷共同限制(Koerselman *et al.*,1996),因此在养分添加试验中,研究者常采用5:1、15:1、45:1这3个N:P供应比例来模拟氮限制、氮磷共同限制和磷限制条件(Güsewell *et al.*,2003;Güsewell,2005a,b;Venterink *et al.*,2010;Yuan *et al.*,2013)。结合全球尺度上22.8~44.6的氮磷输入比例(Peñuelas *et al.*,2012),本研究在每个供应量水平下也设置5:1、15:1、45:1这3个氮磷供应比例梯度,分别代表磷过量供应、氮磷平衡供应和氮过量供应情况。试验共计9个处理,每个处理4次重复,另设6个小区作为对照处理,共42个小区。小区面积为12.25 m²(3.5 m×3.5 m),用

高度30 cm砌块进行围封,砌块之上包裹防水土工布,并将防水土工布埋至砌块两侧地下40 cm,以阻断添加氮、磷营养的水平方向流动。小区之间设置2 m的缓冲带间隔。

各处理下氮磷供应量分别按照公式(1)和(2)计算:

$$N(g) = L(g) \cdot \sqrt{N:P} \quad (1)$$

$$P(g) = L(g) / \sqrt{N:P} \quad (2)$$

式中L(g)为N、P供应总量水平,为N、P分别供应量的几何平均值;N(g)和P(g)分别为N、P供应量。

研究区生长季(5—11月)年大气氮沉降量为2.26 g·m⁻²(宁凯等,2015),考虑到非生长季氮沉降及其他来源氮输入,以5 g·m⁻²设定为低供应量水平下氮磷均衡供应(N:P=15:1)时的年N供应量,从而计算出各处理下氮、磷元素的分别供应量(表1),此时各处理中最低氮供应量(5:1处理)为2.89 g·m⁻²,与华北地区年大气氮素混合沉降平均值(2.80 g·m⁻²)相当(张颖等,2006)。氮素通过尿素添加,磷素通过NaH₂PO₄添加。自2015年开始进行氮磷处理,于每年4月上旬植物萌芽期及6月下旬旺盛生长期,每次按表中50%供应量等量添加。添加时将肥料溶解在12 L水中,用喷雾器均匀喷洒在小区内,对照处理喷洒等量水分,至2016年已连续施肥2年。

1.3 植物群落特征调查

2014年7月中旬在试验开始前对植物群落特征进行本底调查,此后2015年和2016年于每年同期(7月中旬)进行调查。调查时对小区中央3 m×3 m范围进行调查,以排除边缘效应。记录各处理小区调查区域内出现的植物种类、物种数以及每物种的平均高度和盖度。其中,物种平均高度为随机选择的10株植物的平均值,株数小于10株的全部测量取平均值。

1.4 数据统计与分析

重要值: $P_i = (RH + RC) / 2$ 。式中:RH(相对高

表1 不同供应条件下氮、磷元素年供应量(g·m⁻²·a⁻¹)
Table 1 Annual supply of nitrogen and phosphorus for different supply conditions

N:P	氮供应量			磷供应量		
	低	中	高	低	中	高
5:1	2.89	8.67	26.01	0.58	1.73	5.19
15:1	5.00	15.00	45.00	0.33	1.00	3.00
45:1	8.67	26.01	78.03	0.19	0.58	1.73

度)为该物种的分高度与所有物种分高度之和的比值 RC (相对盖度)为该物种的分盖度与所有物种分盖度之和的比值(何兴东等 2004)。

本研究中,选用物种丰富度、Shannon 指数和 Pielou 指数作为物种多样性的测度。物种丰富度用小区调查区域内出现的物种数(S)表示,Shannon 指数和 Pielou 指数的计算公式如下(马克平等, 1995):

Shannon 指数:

$$H = - \sum P_i \ln P_i \quad (3)$$

Pielou 指数:

$$J = H / \ln S \quad (4)$$

式中 P_i 为小区中第 i 种植物的重要值, S 为小区调查区域内出现的物种数 H 为 Shannon 指数。

利用单因素方差分析检验各处理间多样性指数的差异,用重复测量方差分析方法分析氮磷供应比例和供应量及其交互作用对多样性指数及优势植物重要值的影响,用多因素方差分析方法分析 2015 年和 2016 年氮磷供应条件对优势植物重要值的影响,用最小显著差异(LSD)法进行多重比较。优势植物重要值对物种多样性指数影响利用 Pearson 相关性

分析分析。多样性指数用 R 语言(3.3.0 版)中 Vegan 包计算,用 SPSS 21.0 进行统计检验,显著性水平设为 $\alpha=0.05$,用 Origin 9.0 制图。

2 结果与分析

2.1 氮磷供应条件对物种多样性的影响

2014 年 7 月试验开始前,各处理设定小区的本底物种丰富度($P=0.593$)、Shannon 指数($P=0.389$)和 Pielou 指数($P=0.232$)均无显著差异。试验实施后,各处理物种多样性指数年度间均呈现明显变化(图 1),至 2016 年处理间物种丰富度($P=0.027$)、Shannon 指数($P=0.014$)和 Pielou 指数($P=0.025$)差异均达显著水平。

试验持续 2 年后,包括西来稗(*Echinochloa crus-galli* var. *zelayensis*)、假茅拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)、茵陈蒿(*Artemisia capillaries*)、藜(*Chenopodium album*)、田菁(*Sesbania cannabina*)、打碗花(*Calystegia hederacea*)等 6 种植物在对照及各处理间均消失。为确定处理间物种多样性差异是否只与自然演替有关,利用重复测量方差分析,将每一处理物种多样性指标年度变化与对照一一进行比

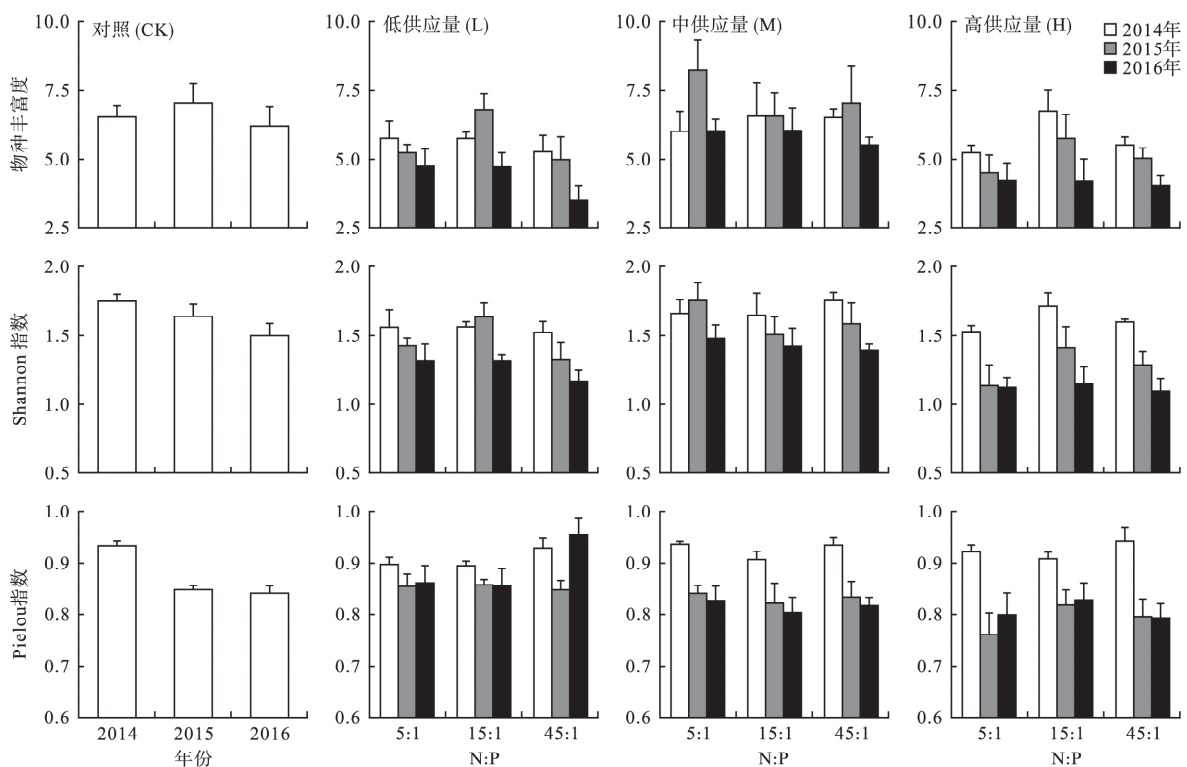


图 1 2014—2016 年不同氮磷供应条件下物种多样性变化(平均值±标准误差)

Fig.1 Variations of species diversity at different N and P supply conditions across 2014–2016 (mean±SE)

表 2 氮磷供应量 (SL)、供应比例 (SR) 与年份 (Y) 对物种多样性指数影响的重复测量方差分析

Table 2 Results of repeated-measures ANOVA for the effects of overall supply level (SL), N : P supply ratio (SR) and year (Y) on the species diversity index

参数	df	物种丰富度		Shannon 指数		Pielou 指数	
		F	P	F	P	F	P
SL	2	6.98	0.004	6.71	0.004	6.40	0.005
SR	2	1.14	0.334	0.62	0.545	1.30	0.290
SL×SR	4	0.62	0.652	0.98	0.436	1.27	0.305
Y	2	13.77	0.000	45.42	0.000	33.44	0.000
Y×SL	4	1.83	0.136	3.42	0.014	3.96	0.007
Y×SR	4	0.42	0.795	0.76	0.553	0.51	0.727
Y×SL×SR	8	1.12	0.362	1.02	0.434	1.01	0.442

较, 发现不同处理与对照物种多样性指标变化的差异并不一致, 说明氮磷供应条件变化可能对物种多样性有所影响。进一步对 9 个不同氮磷供应条件下物种多样性指数变化进行重复测量方差分析, 结果表明, 氮磷供应条件对物种丰富度 ($P = 0.047$)、Shannon 指数 ($P = 0.032$) 和 Pielou 指数 ($P = 0.048$) 均影响显著。在此基础上, 以供应比例、氮磷供应量和年份作为固定因素, 对各物种多样性指数进行重复测量方差分析, 结果显示 (表 2): 氮磷供应量对各物种多样性指数均影响显著, 氮磷供应比例则均无显著影响且与供应量间无交互作用。物种丰富度和 Shannon 指数均为中供应量下最高, 显著高于低、高供应量水平, Pielou 指数则为低供应量下最高, 中、高供应量水平下显著降低 (图 1)。不同年度之间, 供应量对物种多样性的影响也存在差异。2015 年, Pielou 指数以低供应量下最高, 但仅与高供应量下差异显著, 2016 年中、高供应量下均显著降低; Shannon 指数在 2015 年以中供应量水平最高, 但仅与高供应量水平间差异显著, 2016 年则显著高于低、高供应量水平。

2.2 氮磷供应条件对群落优势植物重要值的影响

2014 年试验开始前, 碱菀 (*Tripolium vulgare*) 和

鹅绒藤 (*Cynanchum chinense*) 在各试验小区的重要值居前 2 位。试验实施后, 碱菀和鹅绒藤重要值大幅下降, 碱蓬、芦苇则呈上升趋势。盐地碱蓬自 2015 年开始出现, 至 2016 年, 碱蓬、芦苇和盐地碱蓬的重要值已明显高于其他物种成为群落优势植物 (图 2)。

利用重复测量方差分析, 将各氮磷供应条件下 5 种植物重要值年度变化与对照进行一一比较, 发现不同氮磷供应条件下, 碱菀和鹅绒藤重要值年度变化均与对照一致, 而碱蓬、芦苇和盐地碱蓬年度变化则与对照存在差异。因此, 碱菀和鹅绒藤重要值的变化可能主要为自然演替导致, 碱蓬、芦苇和盐地碱蓬重要值的变化则可能与氮磷供应条件有关。进一步对 9 个不同氮磷供应条件下 5 种植物重要值的变化进行重复测量方差分析, 结果表明, 氮磷供应条件对碱蓬 ($P = 0.012$) 和盐地碱蓬 ($P = 0.046$) 重要值变化影响显著, 对碱菀 ($P = 0.752$)、鹅绒藤 ($P = 0.658$) 和芦苇 ($P = 0.338$) 重要值变化无显著影响。为确定氮磷供应比例和供应量是否会对各物种重要值的影响有交互作用而影响到氮磷供应条件的综合效应, 以氮磷供应比例和供应量作为固定因素, 对 5 种植物的重要值进行重复测量方差分析, 结果表明 (表 3), 氮磷供应量和供应比例对 5 种植物重要值的影响均无交互作用, 且两者对碱菀、鹅绒藤和芦苇重要值均无显著影响, 碱蓬和盐地碱蓬重要值不受氮磷供应比例影响, 受供应量影响显著。低、中供应量下, 碱蓬重要值无显著差异, 高供应量下则显著升高; 盐地碱蓬重要值以低供应量下最高, 中、高供应量下显著下降。不同年份间氮磷供应量对碱蓬和盐地碱蓬重要值的影响亦存在差异。碱蓬在 2015—2016 年均以高供应量下重要值显著较高, 低、中供应量水平无显著差异, 盐地碱蓬重要值在 2015 年各供应量之间差异不显著, 2016 年低供应量下显著高于中、高供应量水平。

表 3 氮磷供应量 (SL)、供应比例 (SR) 与年份 (Y) 对 5 种植物重要值影响的重复测量方差分析

Table 3 Results of repeated-measures ANOVA for the effects of overall supply level (SL), N : P supply ratio (SR) and year (Y) on the importance values of 5 species

参数	df	碱菀		鹅绒藤		碱蓬		芦苇		盐地碱蓬	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
SL	2	1.34	0.279	0.48	0.625	6.99	0.004	1.20	0.317	3.36	0.049
SR	2	0.44	0.652	0.12	0.890	2.87	0.074	0.55	0.584	0.15	0.861
SL×SR	4	0.59	0.674	0.95	0.452	1.41	0.258	1.52	0.225	0.52	0.722
Y	2	60.89	0.000	80.53	0.000	137.65	0.000	99.76	0.000	78.20	0.000
Y×SL	4	0.66	0.548	0.72	0.527	18.72	0.000	1.05	0.389	6.16	0.000
Y×SR	4	0.11	0.921	0.30	0.792	0.94	0.451	0.95	0.441	0.14	0.973
Y×SL×SR	8	0.54	0.733	0.97	0.450	0.90	0.521	1.38	0.226	0.69	0.698

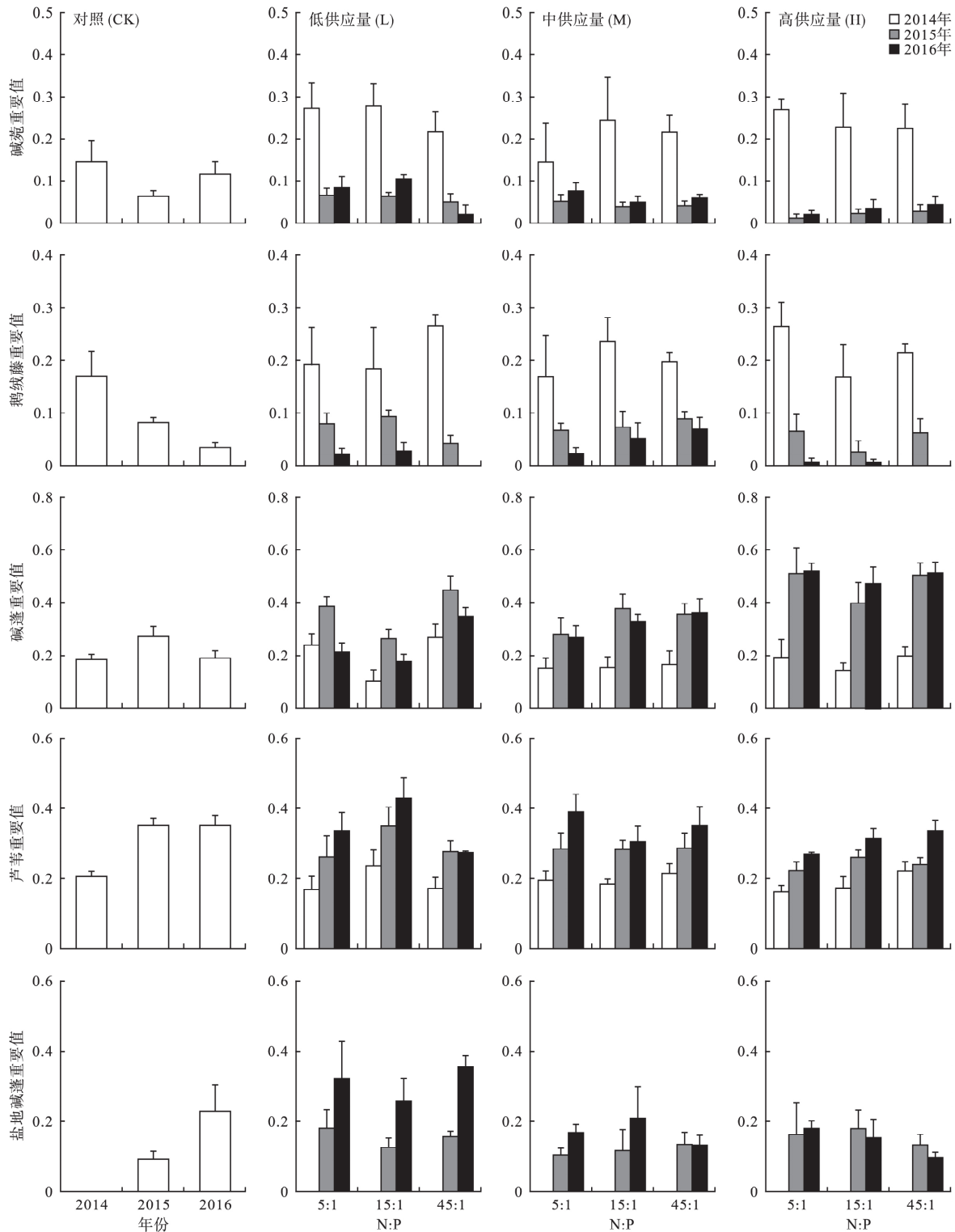


图2 2014—2016年不同氮磷供应条件下群落优势植物重要值变化(平均值 \pm 标准误差)

Fig.2 Variations of the importance values of the dominant species in the community at different N and P supply conditions across 2014–2016 (mean \pm SE)

分别对2015年和2016年3优势物种碱蓬、芦苇和盐地碱蓬的重要值进行三因素方差分析,比较不同氮磷供应条件下优势种重要值的差异,结果表

明(表4),各年度碱蓬和芦苇重要值均显著高于盐地碱蓬,2015年碱蓬重要值亦显著高于芦苇,2016年两者则无显著差异。供应量与物种重要值间存在

表 4 2015—2016 年氮磷供应量 (SL)、供应比例 (SR) 及物种 (S) 对群落优势植物重要值影响的三因素方差分析
Table 4 Results of three-way ANOVA for the effects of overall supply level (SL), N:P supply ratio (SR) and specie (S) on the importance values of the dominant species in the community across 2015–2016

参数	df	2015 年		2016 年	
		F	P	F	P
SL	2	1.840	0.165	1.564	0.216
SR	2	0.442	0.657	0.206	0.814
SL×SR	4	0.510	0.729	0.217	0.928
S	2	55.392	0.000	25.655	0.000
S×SL	4	3.097	0.020	17.398	0.000
S×SR	4	1.333	0.265	1.558	0.194
S×SL×SR	8	1.025	0.424	2.029	0.053

显著交互作用,不同供应量下 3 种植物重要值的差异在年度间有所不同。2015 年,低、中供应量下,碱

表 5 2015—2016 年物种多样性指数与优势物种重要值相关分析

Table 5 Results of correlation analysis between species diversity index and importance values of the dominant species across 2015–2016

多样性指数	碱蓬		芦苇		盐地碱蓬	
	2015 年	2016 年	2015 年	2016 年	2015 年	2016 年
物种丰富度	-0.680**	-0.372*	0.036	0.240	-0.182	-0.381*
Shannon 指数	-0.832**	-0.522**	0.067	0.134	-0.045	-0.176
Pielou 指数	-0.584**	-0.205	0.005	-0.290	0.280	0.529**

* , $P<0.05$; ** , $P<0.01$ 。

3 讨论

本研究 2 年的试验结果显示,黄河三角洲滨海湿地植物群落的物种组成和结构受氮磷供应总量影响显著,但不受氮磷供应比例的影响,两者之间亦无交互作用,即在相同供应量下,不同氮磷供应比例间物种多样性无显著差异。另一方面,尽管氮磷供应条件对该区优势物种影响存在差异,但供应比例对各物种重要值的变化均无显著影响,同样与氮磷供应量无交互作用。野外条件下关于氮磷输入比例对物种多样性影响的研究较为少见,相关盆栽控制试验研究也多集中在物种水平。这些研究中,氮磷供应比例对植物生长的影响均弱于供应量,但影响程度均达显著水平,且与供应量交互影响显著 (Güsewell *et al.*, 2003; Güsewell 2005a; Fujita *et al.*, 2010; Venterink *et al.*, 2010),甚至对竞争能力的影响超过供应量 (Venterink *et al.*, 2010)。盆栽控制试验采用沙培添加营养液方法,植物生长环境的氮磷供应比例即大致等于设定比例,且剔除了氮磷供应条件以外其他因素的影响,而野外试验受本底营养

蓬和芦苇重要值差异不显著,但均显著高于盐地碱蓬,高供应量下以碱蓬重要值最高,芦苇与盐地碱蓬差异不显著;2016 年,低供应量下,芦苇重要值显著高于碱蓬,中供应量下以盐地碱蓬重要值最低,芦苇与碱蓬差异不显著,高供应量下则以碱蓬重要值最高,盐地碱蓬最低,三者之间均差异显著。

2.3 群落优势植物对物种多样性的影响

相关分析结果表明(表 5) 3 种优势植物中,以碱蓬对群落物种多样性影响最大,其重要值在 2015 年与 Pielou 指数呈显著负相关,2015—2016 年与物种丰富度、Shannon 指数均呈显著负相关;盐地碱蓬重要值在 2016 年与物种丰富度呈显著负相关,与 Pielou 指数呈显著正相关;芦苇重要值则在 2 年间与各物种多样性指数均无显著相关。

状况影响,环境中氮磷供应比例与氮磷输入比例有所差异,并存在诸多自然因素(如温度、降雨等)的干扰,这可能是本研究野外条件下结果与已有盆栽模拟试验结果存在差异的原因之一。另一方面,氮磷供应比例变化对植物生长的影响可能是一个长期的过程。即使在盆栽控制试验条件下,高氮磷供应比例导致的营养回收效率下降和根系死亡增加等结果也均在第二年才表现出来 (Güsewell, 2005b; Venterink *et al.*, 2010)。本研究仅是野外条件下氮磷添加 2 年的结果,氮磷输入比例对该区植物群落的影响仍需长期结果的验证。

氮磷供应条件变化对黄河三角洲植物群落优势物种的影响亦表现出明显差异。氮磷供应比例和供应量对碱菀、鹅绒藤和芦苇的重要值均无显著影响,但三物种随时间推移变化趋势差异明显。碱菀与鹅绒藤 2015 年在各处理下重要值均大幅下降,可能主要受气温和降水等自然条件变化的影响。比较 2014—2016 年 4—6 月份气温和降水情况(表 6),2015 年 4 月平均气温明显较低而累积降雨量明显较高,在水分充足的情况下,出苗较早的碱蓬、芦苇

表 6 2014—2016 年研究区域 4—6 月气温及降雨量
Table 6 Air temperature and precipitation of study area in April to June across 2014–2016

年份	气温(°C)			降雨量(mm)		
	4月	5月	6月	4月	5月	6月
2014	14.3	20.8	23.2	5.0	66.1	78.5
2015	13.0	19.5	23.5	47.0	42.6	43.5
2016	14.7	19.1	24.0	15.1	39.7	62.7

及盐地碱蓬等植株高度、盖度快速增加,底层透光率降低,从而在萌芽阶段即对碱菟和鹅绒藤生长产生抑制。同期观测发现,不仅试验区各处理下碱菟和鹅绒藤重要值下降,在试验台站其他未扰动区域,2015年起至2016年两物种的盖度和频度也明显降低,印证了两物种重要值的下降主要为自然演替所致。芦苇自2015年起,各处理重要值皆上升且保持相对稳定,在对照及各氮磷供应条件下趋势一致(图2)。芦苇为黄河三角洲地区分布最广泛的植物(宗敏等,2017),其生长可能受养分限制较小,因而对氮磷供应条件的变化不敏感。内蒙古草原典型建群种羊草在持续2年氮磷添加的情况下,其种群生物量和相对生物量与对照相比也无明显变化,说明建群种和优势种在短期内往往具有保持种群相对稳定的能力(白雪等,2014)。碱蓬和盐地碱蓬同为黄河三角洲地区的优势物种,两者重要值随氮磷供应量变化的差异则是各自竞争能力的体现。尽管为同属一年生植物,碱蓬比盐地碱蓬竞争能力更强(He *et al.*, 2012),其嗜肥特性也使其在肥沃生境中具有更强的竞争能力。在氮磷供应量较低的情况下,两者重要值无显著差异,而随氮磷供应量的增加,两者竞争能力差异进一步拉大,相应地,碱蓬重要值显著上升而盐地碱蓬重要值显著降低。

优势物种对群落结构具有重要影响,群落结构对氮磷供应条件变化的响应很大程度上取决于优势物种的反应。相关分析结果表明(表5),氮磷供应条件变化下,碱蓬对物种多样性的影响最大,其重要值与各多样性指标均呈显著负相关,盐地碱蓬次之,芦苇由于供应条件对其重要值无显著影响,在各供应条件下差异不显著,从而对物种多样性影响较小。碱蓬在高供应量下重要值显著高于中、低供应量水平,而盐地碱蓬在低供应量下重要值显著高于中、高供应量水平,两者的共同作用使该区植物群落物种多样性在中供应量下最高。由此可见,该区氮磷供应条件变化对物种组成和多样性的影响,很大程度上来源于营养条件变化导致的物种间竞争和共存关系

的改变(Bobbink *et al.*, 2010)。

氮磷供应条件对黄河三角洲滨海湿地植物群落物种多样性和单个物种的影响,在年度间都存在不同程度差异(表2,表3)。这一方面是随试验持续时间增加而发生的变化,另一方面也与年度间自然条件,包括气温和降水等因素的变化有关。例如,在内蒙古草原,作为建群种的羊草对氮、磷添加的响应受年际间降水变化的影响显著,在正常降水年份其生长受N素限制,而在湿润年份则不受明显的养分限制(白雪等,2014)。而且,早期氮添加对羊草生物量未产生明显影响,但在4年后生物量显著降低而被一年生植物替代(Bai *et al.*, 2010)。作为优势种的芦苇尽管在试验实施的2年间受供应条件影响不显著,但随试验持续时间的增加其响应情况仍不得而知。因此,本试验结果只是早期的初步结果,氮磷供应条件对黄河三角洲植物群落的影响仍需要更长时间尺度上的研究。

致谢 感谢任葳、起德花以及中国科学院黄河三角洲滨海湿地生态试验站杨长利、马秀枝在野外试验工作中给予的帮助。

参考文献

- 白雪,程军回,郑淑霞,等. 2014. 典型草原建群种羊草对氮磷添加的生理生态响应. 植物生态学报, 38(2): 103–115.
- 高宗宝,王洪义,吕晓涛,等. 2017. 氮磷添加对呼伦贝尔草甸草原4种优势植物根系和叶片C:N:P化学计量特征的影响. 生态学杂志, 36(1): 80–88.
- 贺强,崔保山,赵欣胜,等. 2008. 水、盐梯度下黄河三角洲湿地植物种的生态位. 应用生态学报, 19(5): 969–975.
- 何兴东,高玉葆,刘惠芬. 2004. 重要值的改进及其在羊草群落分类中的应用. 植物研究, 24(4): 466–472.
- 李禄军,于占源,曾德慧,等. 2010. 施肥对科尔沁沙质草地群落物种组成和多样性的影响. 草业学报, 19(2): 109–115.
- 马克平,黄建辉,于顺利,等. 1995. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究. II. 丰富度,均匀度和物种多样性指数. 生态学报, 15(3): 268–277.
- 马宗文,谢正磊,段晓峰,等. 2012. 黄河三角洲自然保护区植物与土壤因子关系及生态位分析. 北京大学学报: 自然科学版, 48(5): 801–811.
- 宁凯,于君宝,屈凡柱,等. 2015. 黄河三角洲滨海地区植物生长季大气氮沉降动态. 地理科学, 35(2): 218–223.
- 宋创业,刘高焕,刘庆生,等. 2008. 黄河三角洲植物群落分布格局及其影响因素. 生态学杂志, 27(12): 2042–2048.

- 孙小妹, 肖美玲, 师瑞玲, 等. 2014. 营养元素添加对青藏高原亚高寒草甸物种多度分布格局的影响. 兰州大学学报: 自然科学版, **50**(6): 853-859.
- 王雪宏, 栗云召, 孟 焕, 等. 2015. 黄河三角洲新生湿地植物群落分布格局. 地理科学, **35**(8): 1021-1026.
- 于 丽, 赵建宁, 王 慧, 等. 2015. 养分添加对内蒙古贝加尔针茅草原植物多样性与生产力的影响. 生态学报, **35**(24): 8165-8173.
- 张绪良, 叶思源, 印 萍, 等. 2009. 黄河三角洲自然湿地植被的特征及演化. 生态环境学报, **18**(1): 292-298.
- 张 颖, 刘学军, 张福锁, 等. 2006. 华北平原大气氮素沉降的时空变异. 生态学报, **26**(6): 1633-1639.
- 宗 敏, 韩广轩, 栗云召, 等. 2017. 基于 MaxEnt 模型的黄河三角洲滨海湿地优势植物群落潜在分布模拟. 应用生态学报, **28**(6): 1833-1842.
- 宗 宁, 石培礼, 牛 犇, 等. 2014. 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, **25**(12): 3458-3468.
- Bai YF, Wu JG, Clark CM, et al. 2010. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: Evidence from inner Mongolia Grasslands. *Global Change Biology*, **16**: 358-372.
- Bobbink R, Hicks K, Galloway J, et al. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: A synthesis. *Ecological Applications*, **20**: 30-59.
- Carnicer J, Sardans J, Stefanescu C, et al. 2015. Global biodiversity, stoichiometry and ecosystem function responses to human-induced C-N-P imbalances. *Journal of Plant Physiology*, **172**: 82-91.
- Fujita Y, de Ruiter PC, Wassen MJ, et al. 2010. Time-dependent, species-specific effects of N : P stoichiometry on grassland plant growth. *Plant and Soil*, **334**: 99-112.
- Galloway JN, Cowling EB. 2002. Reactive nitrogen and the world: 200 years of change. *Ambio*, **31**: 64-71.
- Güsewell S, Bollens U. 2003. Composition of plant species mixtures grown at various N : P ratios and levels of nutrient supply. *Basic and Applied Ecology*, **4**: 453-466.
- Güsewell S. 2005a. Responses of wetland graminoids to the relative supply of nitrogen and phosphorus. *Plant Ecology*, **176**: 35-55.
- Güsewell S. 2005b. High nitrogen: Phosphorus ratios reduce nutrient retention and second-year growth of wetland sedges. *New Phytologist*, **166**: 537-550.
- He Q, Cui BS, Bertness MD, et al. 2012. Testing the importance of plant strategies on facilitation using congeners in a coastal community. *Ecology*, **93**: 2023-2029.
- Koerselman W, Meuleman AFM. 1996. The vegetation N : P ratio: A new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of Applied Ecology*, **33**: 1441-1450.
- Lan ZC, Bai YF. 2012. 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 of London B: Biological Sciences*, **367**: 3125-3134.
- Li W, Cheng JM, Yu KL, et al. 2015. Short-term responses of an alpine meadow community to removal of a dominant species along a fertilization gradient. *Journal of Plant Ecology*, **8**: 513-522.
- Peñuelas J, Sardans J, Rivas-Ubach A, et al. 2012. The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system. *Global Change Biology*, **18**: 3-6.
- Venterink HO, Güsewell S. 2010. Competitive interactions between two meadow grasses under nitrogen and phosphorus limitation. *Functional Ecology*, **24**: 877-886.
- Venterink HO. 2011. Does phosphorus limitation promote species-rich plant communities? *Plant and Soil*, **345**: 1-9.
- Yu JB, Zhan C, Li YZ, et al. 2016. Distribution of carbon, nitrogen and phosphorus in coastal wetland soil related land use in the Modern Yellow River Delta. *Scientific Reports*, **6**: 37940.
- Yuan YF, Guo WH, Ding WJ, et al. 2013. Competitive interaction between the exotic plant *Rhus typhina* L. and the native tree *Quercus acutissima* Carr. in Northern China under different soil N : P ratios. *Plant and Soil*, **372**: 389-400.
- Zhang YH, Lü XT, Isbell F, et al. 2014. Rapid plant species loss at high rates and at low frequency of N addition in temperate steppe. *Global Change Biology*, **20**: 3520-3529.

作者简介 刘晓玲,女,1993年生,硕士研究生,主要从事植物生态化学计量学方面的研究。E-mail: xiaolingliu@yic.ac.cn
责任编辑 魏中青
