

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.07.026

引用格式:董瑶,韩子晨,曲艳,等.草甸草原植物群落组成及物种生态位对氮添加的响应规律[J].草地学报,2026,34(7):2638—2646

DONG Yao, HAN Zi-chen, QU Yan, et al. Responses of Plant Community Composition and Species Niche to Nitrogen Addition in Meadow Steppe[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(7):2638—2646

草甸草原植物群落组成及物种生态位对氮添加的响应规律

董瑶,韩子晨,曲艳,张振豪,戎郁萍*

(中国农业大学草业科学与技术学院,北京 100193)

摘要:草原植物通过资源差异化利用实现物种共存,并影响群落结构与稳定性。为探讨氮沉降背景下草地利用方式对群落物种共存机制的影响,在呼伦贝尔辉河流域草甸草原刈割和围封草地设置 4 个氮添加水平(0, 2, 5, 10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$),探究植物群落多样性、种间总体关联及生态位特征对草地利用方式和氮沉降的响应规律。结果表明,刈割草地对氮添加响应更为敏感,高氮下物种多样性显著降低($P<0.05$),群落总体关联减弱并转为负关联;高度生态位重叠比例由 N_2 的 56.06% 降至 N_5 的 31.82%,低重叠比例升至 53.03%。围封草地总体关联相对稳定;羊草与贝加尔针茅在中氮阶段生态位宽度分别扩展至 2.77 和 2.67,高氮阶段收缩且重叠比例下降。氮添加通过改变资源可利用性重塑种间关系,而草地利用方式决定群落稳定性与生态位调节能力;草甸草原群落对氮添加呈现低氮促进、高氮抑制的响应。

关键词:氮添加;围封草地;刈割草地;种间关联;生态位特征

中图分类号:S812

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)07-2638-09

Responses of Plant Community Composition and Species Niche to Nitrogen Addition in Meadow Steppe

DONG Yao, HAN Zi-chen, QU Yan, ZHANG Zhen-hao, RONG Yu-ping*

(College of Grassland Science and Technology, China Agricultural University, Beijing 100193, China)

Abstract: Grassland plants achieve species coexistence through differentiated resource utilization, which directly affects the community structure and stability. To explore the impacts of grassland utilization patterns on the coexistence mechanism of community species under the background of nitrogen deposition, four nitrogen addition levels (0, 2, 5, 10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$) were set up in the mowing and fenced grasslands of the Huihe River Basin in Hulun Buir, and the response patterns of plant community diversity, overall interspecific association and niche characteristics to grassland utilization patterns and nitrogen deposition were investigated. The results indicated that mowing grassland was more sensitive to nitrogen addition. Under high nitrogen conditions, species diversity significantly decreased ($P<0.05$), and the overall community association weakened and turned negative. The proportion of high niche overlap decreased from 56.06% under N_2 to 31.82% under N_5 , while the proportion of low overlap increased to 53.03%. The overall correlation of the fenced grassland was relatively stable; the niche breadth of *Leymus chinensis* and *Stipa baicalensis* expanded to 2.77 and 2.67 in the medium nitrogen stage, respectively, but contracted and the overlapping ratio decreased in the high nitrogen stage. Nitrogen addition reshaped interspecific relationships by altering resource availability, while the utilization method of grasslands determined the stability of the community and the ability of ecological niche adjustment; the grassland steppe community exhibited a response of low nitrogen promoting and high nitrogen inhibiting to nitrogen addition.

收稿日期:2026-01-13;修回日期:2026-03-04

基金项目:财政部和农业部,国家现代农业产业技术体系(CARS-34);国家重点研发计划项目(2021YFD1300503)资助

作者简介:董瑶(1999-),女,汉族,内蒙古锡林浩特人,博士研究生,主要从事草地生态与管理研究,E-mail:dongyao0624@163.com;*通信作者 Author for correspondence, E-mail:rongyuping@cau.edu.cn

Key words: Nitrogen addition; Fenced grassland; Mowing grassland; Interspecific association; Niche characteristics

全球变化背景下,持续增加的大气氮沉降,已成为影响陆地生态系统结构和功能的重要因子。许多地区的氮沉降速率已超过 $10 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[1],并预计在2050年前后升至 $50 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[2],显著高于自然背景水平 $0.5 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ ^[3]。氮素是温带草地生态系统重要的限制性养分,其输入强度的改变不仅影响植物生产力^[4],还可能从资源层面重塑植物的竞争格局、生态位利用策略以及群落构建机制^[5-6]。呼伦贝尔草甸草原作为欧亚草原的核心区域,对氮沉降变化高度敏感,因此探究外源氮输入对该区域植物群落结构及生态位特征的影响具有重要意义。

草地植物之间存在竞争、互利或共存等种间关系,这些关系决定着群落的结构稳定性与资源利用格局。种间关联反映物种在空间分布上的联结程度,其中总体关联用于衡量群落整体稳定性,种对间关联则描述物种间竞争或促进作用的强弱,是揭示物种相互依存、相互制约及群落演替方向的重要指标^[7-8]。作为揭示物种关系与资源利用机制的另一核心理论,生态位理论自 Grinnell (1917) 提出以来不断发展完善, Hutchinson 的多维生态位框架使其成为植物群落生态学的重要理论支柱^[9-10]。在草地研究中,生态位理论被广泛用于描述植物在资源利用、功能定位和环境适应方面的差异^[11-12]。其中生态位宽度反映物种的资源利用范围和环境耐受能力,生态位重叠则量化不同物种在资源利用上的相似程度,可用于表征潜在的竞争强度和资源分化格局^[13]。已有研究表明,管理措施与养分输入能够显著改变草地群落的生态位格局。Zhou 等^[14]指出刈割可通过提高光照与养分可利用性增强物种多样性,从而缓解竞争排斥、促进生态位互补;同时也有研究发现,施肥可促进群落中优势种和伴生种的生态位分化,但在低剂量施肥条件下,不同物种间的资源利用趋同性增强,生态位重叠反而显著上升^[15],表明外源氮输入对生态位格局具有明显的剂量依赖性。

草地利用方式是调控植物群落结构和资源利用策略的关键因素,其中围封与刈割在北方草地治理和利用中应用广泛。草地围封通过减少牲畜采食和践踏对草原的干扰,改善退化草原植被结构和

群落特征^[16]。草地刈割通过非选择性地去除植物地上部分,促进一些物种的补偿生长,从而改变植物群落的结构和功能^[17]。在氮沉降持续加剧的背景下,探究草地利用方式与外源氮输入的叠加效应具有重要意义。有研究表明,刈割减缓了氮添加对植物物种多样性的影响,使氮添加与刈割的交互作用对植物净初级生产力的影响并不显著^[18];同时有研究发现围封和低氮的交互作用会促进植被恢复并提高植物多样性,但高氮会降低植物多样性和系统稳定性^[19]。在不同草地利用方式下,氮添加如何通过改变种间关联和生态位特征影响群落构建与物种共存机制,仍需进一步研究。

辉河国家级自然保护区位于大兴安岭森林向呼伦贝尔草原的过渡带,也是半湿润的草甸草原向干旱的典型草原的过渡带,保护区内有森林、草地、湿地和农田等多种土地利用类型。近年来,区域氮沉降水平呈上升趋势,对草地生态系统结构与功能产生潜在影响。气候变化背景下,草地养分输入和利用方式变化等使得草地生态系统日趋脆弱,导致保护区植被退化与生态功能下降的风险加剧^[20]。因此,本研究以呼伦贝尔辉河流域围封和刈割草地为研究对象,探究植物多样性、种间总体关联及生态位特征对氮添加的响应特征,阐明氮添加和草地利用方式对植物种间关系与资源利用格局的调控作用,为氮沉降背景下草甸草原的合理利用提供依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古呼伦贝尔市鄂温克族自治旗国家环境保护科学观测研究站($48^{\circ}55'55''\text{N}$, $119^{\circ}41'35''\text{E}$,图1),海拔633 m,温带大陆性季风气候,年均降雨量为320~500 mm,集中在6—8月,年均温为 $-2.4 \sim 2.2^{\circ}\text{C}$,无霜期100~120 d。草甸草原,草地优势种为羊草(*Leymus chinensis*)、贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)、寸草苔(*Carex duriuscula*)、菊叶委陵菜(*Potentilla tacetifolia*)等^[20],土壤为黑钙土。

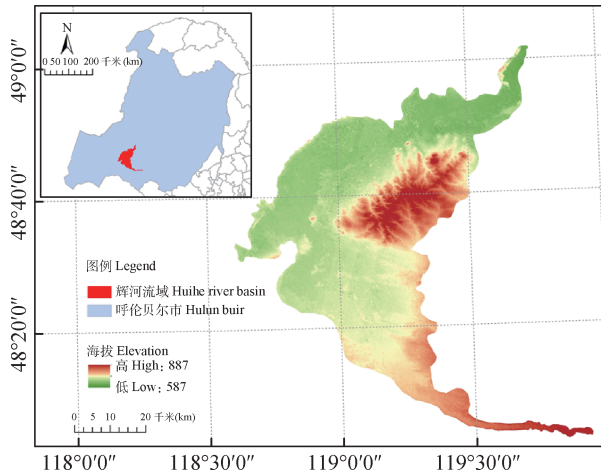


图 1 研究区地理位置及试验区示意图

Fig. 1 The location of the study area and schematic diagram of the pilot area

1.2 试验设计

本试验采用裂区试验设计。主区为草地利用方式,包括围封(F)与刈割(M);副区为氮添加水平,包括 N_0 (对照, $0\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), N_2 ($2\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), N_5 ($5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)和 N_{10} ($10\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)。其中, N_2 的施氮量约相当于中国年均大气氮沉降水平($2.1\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$), N_5 与 N_{10} 分别约为其2.5倍与5倍。试

验共8个处理,3个重复,总计24个小区。在生长季初期(5月末)进行氮添加处理。选用含氮量75%的 NH_4NO_3 作为氮源,按各处理设定施氮量称取肥料,并将其溶解于10 L当地清水中,均匀喷洒于对应小区。刈割处理于8月下旬进行,留茬高度为5 cm。

1.3 植物样品采集

2022年8月下旬,每个小区内随机选取3个 $50\text{ cm}\times 50\text{ cm}$ 样方进行植被群落调查,记录每个样方中的植物种类和数目,测定植物高度和密度,针刺法测定植物盖度,齐地面分种收获植物的地上部分,于 65°C 烘箱中烘干至恒重,称重得到植物地上生物量。

1.4 指标参数计算

1.4.1 重要值

$$\text{物种重要值: } IV_s = (H + A + C) / 3 \quad (1)$$

式(1)中, H 代表该物种的相对高度, A 表示该物种的相对多度, C 表示该物种的相对盖度。

样地植被调查中共记录到25种植物,为了准确分析种间关联和生态位特征,根据每个物种的重要值排名,选取了每个处理下重要值排名前5的物种。为此,本研究聚焦于11个关键物种(表1)。

表 1 不同处理下植物的重要值

Table 1 Important values of plants under different treatments

单位: %

物种 Species	刈割(M)				围封(F)			
	N_0	N_2	N_5	N_{10}	N_0	N_2	N_5	N_{10}
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	5.73	3.32	8.00	2.35	12.29	8.10	7.95	5.54
冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	11.80	8.83	—	14.41	9.28	8.18	11.99	12.93
星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	5.69	5.30	3.55	7.13	16.70	—	—	—
糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	3.70	5.46	—	1.80	4.02	3.06	3.19	7.77
羊草 <i>Leymus chinensis</i>	9.01	12.49	11.09	15.64	33.04	26.93	48.25	34.74
寸草苔 <i>Carex duriuscula</i>	15.31	27.40	15.48	13.18	—	8.11	—	—
茵陈蒿 <i>Artemisia capillaris</i>	11.41	10.21	17.68	16.17	—	—	—	2.21
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tacetifolia</i>	6.25	6.44	6.68	4.96	0.71	2.44	1.52	6.83
贝加尔针茅 <i>Stipa baicalensis</i>	4.63	—	17.63	—	10.52	14.88	—	11.08
酸模 <i>Rumex acetosa</i>	—	—	—	12.49	3.75	2.78	6.59	3.02
麻花头 <i>Saussurea komarovii</i>	3.21	0.99	1.36	3.16	—	14.94	14.67	4.36

注: M, 刈割草地; F, 围封草地。 N_0 、 N_2 、 N_5 、 N_{10} 分别表示氮添加量0、2、5、10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 。加粗表示每个处理下重要值前5的物种。下同

Note: M, Mowing grassland; F, Fenced grassland. N_0 , N_2 , N_5 , and N_{10} indicate nitrogen addition levels of 0, 2, 5, 10 $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$, respectively. Bold text indicates the top 5 species by importance under each treatment. The same applies below

1.4.2 物种多样性指数 选用 Shannon-Wiener 多样性指数、Simpson 多样性指数、Pielou 指数和 Margalaf 丰富度指数进行多样性测定, 计算公式如下:

$$\text{Shannon-Wiener 指数 } H = -\sum (P_i \ln P_i) \quad (2)$$

$$\text{Simpson 指数 } D = 1 - \sum P_i^2 \quad (3)$$

$$\text{Margalaf 丰富度指数 } M = \frac{S - 1}{\ln N} \quad (4)$$

$$\text{Pielou 指数 } J = \frac{H}{\ln N} \quad (5)$$

式(2)(3)中, P_i 为群落中第*i*个物种的相对重要值;(4)(5)中*S*表示样方内物种总数量,*N*是样方中所有物种个体的总数量。

1.4.3 种间总体关联指数 物种间联结指数 (Variance ratio, VR)采用公式(6)(7)(8)和(9)计算:

$$VR = \frac{S_T^2}{\sigma_T^2} \quad (6)$$

$$\sigma_T^2 = \sum_{i=1}^S P_i(1 - P_i) \quad (7)$$

$$S_T^2 = \left(\frac{1}{N}\right) \sum_{i=1}^N (T_j - t)^2 \quad (8)$$

$$P_i = \frac{n_i}{N} \quad (9)$$

式中, S 为调查地区总的物种数; N 为总样方数; n_i 为物种 i 出现的样方数; P_i 为物种出现的频度; T_j 为样方 j 内出现的物种总数; t 为全部样方中物种的平均数; S_T 为所有样方物种数的方差; σ_T 为所有物种出现的频度的方差。若 $VR=1$,种间总体无关联且随机分布; $VR>1$,则种间总体呈正关联; $VR<1$,种间总体呈负关联。

1.4.4 生态位宽度及重叠指数 生态位宽度指数(Coefficient of niche breadth)采用 Levins (1968)^[21]指数公式(10)计算:

$$B_i = \frac{1}{\sum_{j=1}^n P_{ij}^2} \quad (10)$$

式中, B_i 表示物种 i 的生态位宽度; n 表示样方的数量; P_{ij} 表示物种 i 在第 j 个样方中的个体数量占该物种在所有样方中个体总数的比例。 B_i 值越大,表明物种的生态位越宽,其利用资源的总量越多,竞争能力越强。

生态位重叠指数(Coefficient of niche overlap)采用 Pianka (1973)重叠指数^[22]公式(11)计算:

$$O_{ik} = \frac{\sum_{j=1}^n P_{ij} P_{kj}}{\sqrt{\left(\sum_{j=1}^n P_{ij}^2\right) \left(\sum_{j=1}^n P_{kj}^2\right)}} \quad (11)$$

式中, O_{ik} 是物种 i 和物种 k 的生态位重叠指数, P_{ij} 和 P_{kj} 分别是物种 i 和物种 k 在资源 j 上的重要值, n 是样地数量。 O_{ik} 值越高说明物种间共同利用资源量越大,可能存在资源利用性竞争。

1.5 统计分析

利用 Microsoft Office Excel 2016 对数据进行整理及重要值计算。以重要值为基础,在 R 4.3.0 软件中调用“spa”包计算植物的生态位宽度和生态位重叠指数(O_{ik}),并利用 Variance Ratio (VR) 方法计算群落物种间总体联结指数。不同氮添加水平及

草地利用方式下的多样性指数、生态位等指标在 SPSS 22.0 中进行统计检验。对符合正态分布且方差齐性的变量,采用单因素方差分析 (One-way ANOVA),并使用 LSD 法及 Duncan 氏多重比较进行组间差异比较;对不满足正态性或方差齐性的指标,采用 Kruskal - Wallis 非参数检验。所有统计差异的显著性标准均设定为 $P<0.05$,采用 R (ggplot2) 软件绘制图。

2 结果与分析

2.1 氮添加对围封和刈割草地植物多样性的影响

在刈割草地中,植物多样性对施氮处理表现出一定的响应(图2)。Shannon-Wiener 指数和 Margalef 指数在 N_2 处理下均达到较高值,且显著高于 N_{10} ($P<0.05$),而 Simpson 指数和 Pielou 指数在不同施氮水平间差异不显著。围封草地多样性指数随施氮量变化均无显著差异。多样性指标在刈割草地呈一定氮添加效应,而围封草地相对稳定。

2.2 氮添加对围封和刈割草地植物群落总体关联的影响

不同氮添加水平对植物群落总体关联具有显著影响(图3)。在无氮处理(N_0)下,刈割草地(M)与围封草地(F)均表现为负关联($VR<1$)。当施氮量提高至 N_2 时,两类草地的 VR 值均转为大于 1,呈现明显的正关联。随着施氮水平进一步增加,两类草地的响应发生分化:刈割草地在 N_5 和 N_{10} 处理中 VR 再次降至 1 以下,而围封草地在中、高氮水平下 VR 值均接近 1。

2.3 氮添加对围封和刈割草地生态位宽度的影响

刈割(M)与围封(F)草地在不同氮添加水平下物种生态位宽度总体呈现“中氮扩张,高氮收缩”的变化格局(图4)。刈割草地中寸草苔(Cd)、糙隐子草(Cs)、羊草(Lc)表现出中氮扩张、高氮收缩特征,委陵菜属植物(Pb、Pt)生态位宽度在 1.5~2.3 之间。围封草地中,羊草和贝加尔针茅(Sb)在 N_2 和 N_5 处理下分别达到 2.77 和 2.67,在 N_{10} 处理下降,且多数物种在 $N_0 \sim N_{10}$ 间的变化幅度大于刈割草地。菊叶委陵菜(Pt)在围封和刈割草地中的 N_{10} 条件下生态位宽度均未出现显著下降。

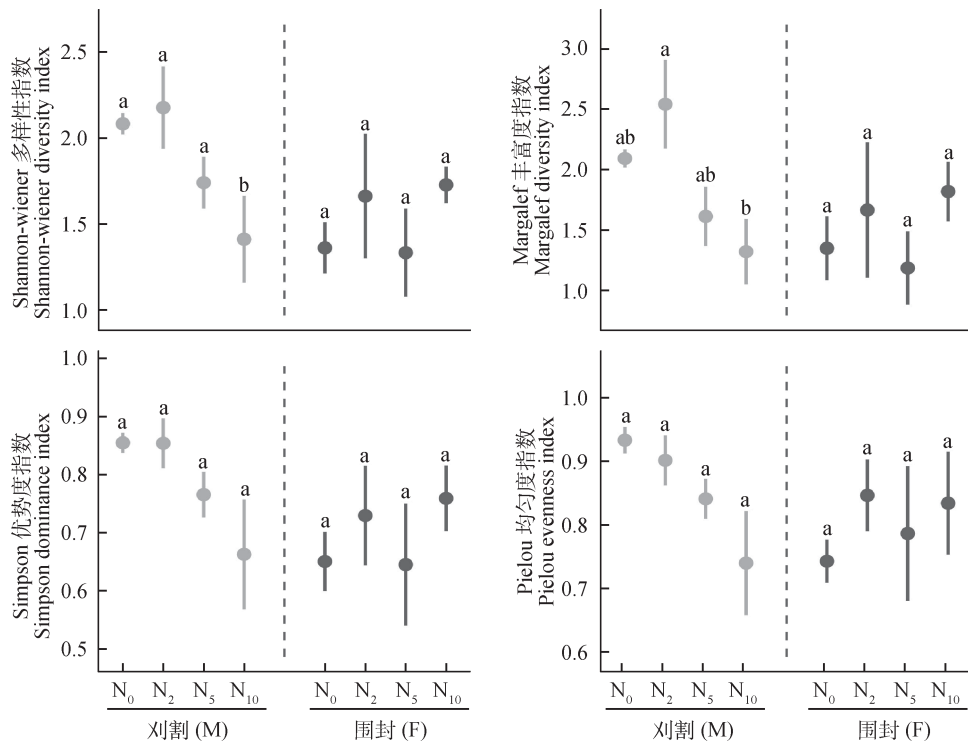


图 2 氮添加对围封和刈割草地植物多样性的影响

Fig. 2 Effects of nitrogen addition on plant diversity in fenced and mowing grasslands

注:不同小写字母表示同一草地利用方式下不同氮添加处理间差异显著 ($P < 0.05$)

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among different nitrogen addition levels within the same utilization method ($P < 0.05$)

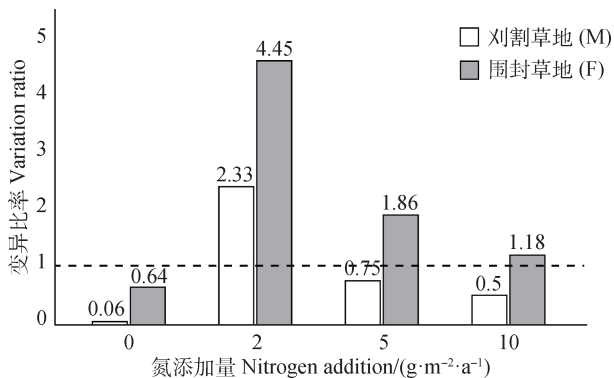


图 3 氮添加对围封和刈割草地植物群落种间关联的影响

Fig. 3 Effects of nitrogen addition on interspecific association of plant communities in fenced and mowing grasslands

2.4 氮添加对刈割和围封草地植物生态位重叠的影响

氮添加显著改变了刈割(M)与围封(F)草地的生态位重叠组成(图5)。刈割草地N₀高重叠物种对为31对,主要集中于寸草苔、星毛委陵菜和糙隐子草等组合;随施氮量升高,N₅与N₁₀高重叠对先下降后增加,寸草苔相关组合由高重叠向中、低重叠区间转移。围封草地N₀以低重叠为主,高重叠主要集

中于羊草与贝加尔针茅等优势禾草;N₂高重叠对增至26对,N₅低重叠对数最高,N₁₀高重叠对为27对,仍以优势禾草相关组合为主。

3 讨论

3.1 氮添加对围封和刈割草地植被特征的影响

物种多样性是衡量群落结构与功能稳定性的关键指标,不仅能反映群落动态变化,还能体现生物群落和生态系统的复杂性特征。本研究中,刈割草地Shannon-Wiener指数随氮添加呈现低、中氮提高,高氮降低的非线性响应。这表明典型草原受氮素限制较强,低剂量氮添加可缓解氮素对植物的约束,提高资源利用效率,从而提高物种丰富度与多样性^[23];当氮输入增加时,喜氮植物快速生长并形成对弱势物种的遮蔽效应,使光竞争加剧、群落下层植物衰退,导致多样性下降^[24]。随着土壤氮素由“限制-饱和-过量”转变,群落的限制因子逐渐从氮转向磷等其他资源,竞争排除作用增强,进一步降低多样性^[10,25]。刈割草地的物种丰富度、Shannon-Wiener指数、Simpson指数均高于围封草地,这

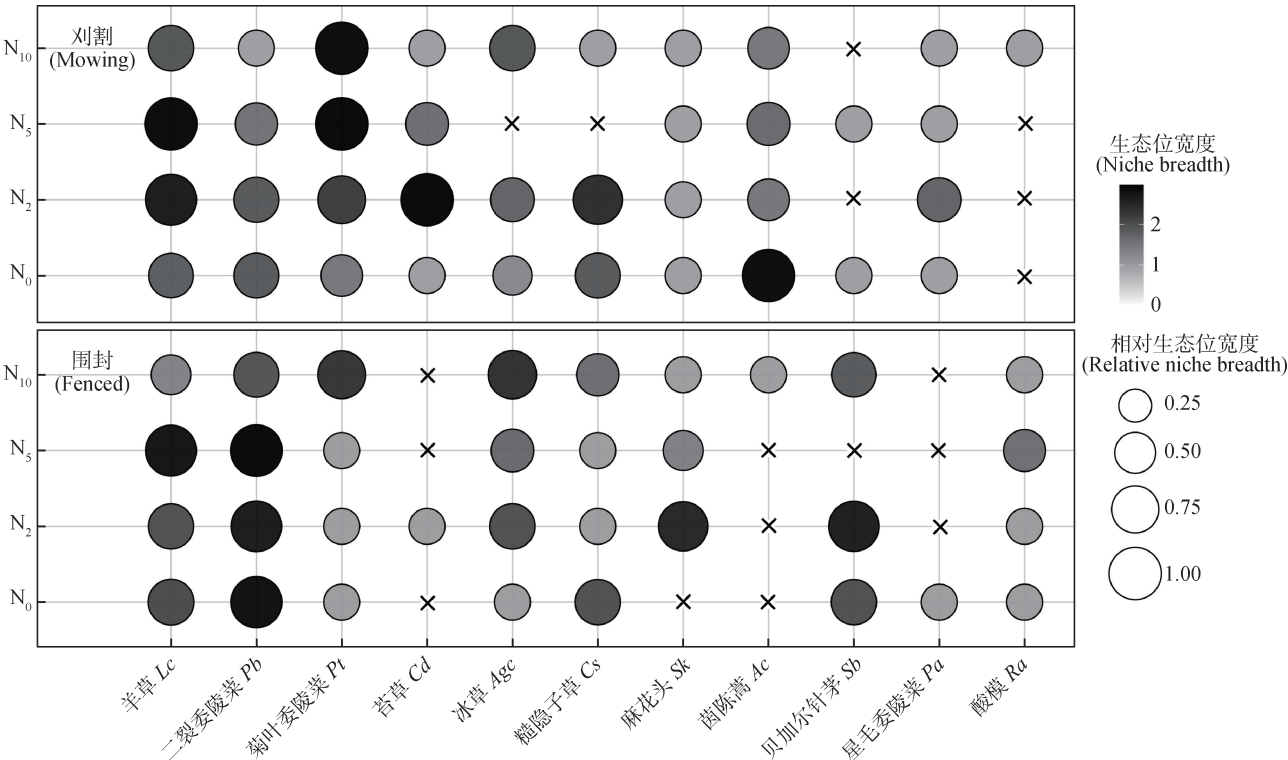


图 4 氮添加对围封和刈割草地生态位宽度的影响

Fig. 4 Effects of nitrogen addition on niche breadth in fenced and mowing grasslands

注:气泡大小表示标准化后的生态位宽度。当物种在某处理下未出现(重要值为 0)时,不计算生态位宽度,并以“×”表示

Note: Bubble size represents the normalized niche width. When the species did not appear under a certain treatment (the importance value was 0), the niche breadth was not calculated and expressed as “×”

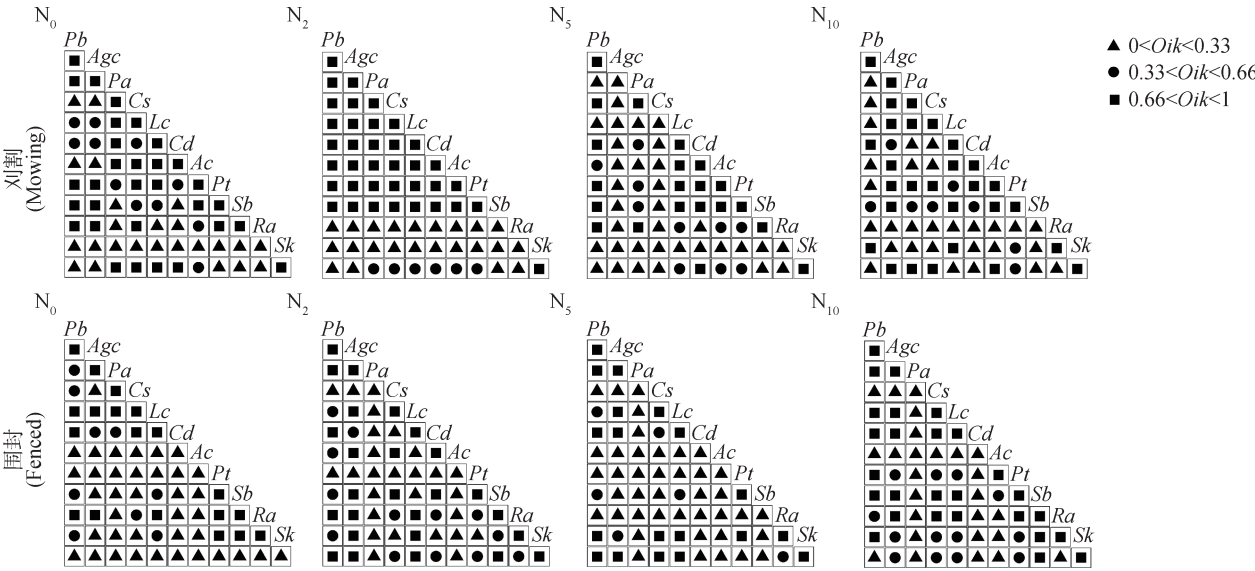


图 5 氮添加对围封和刈割草地植物生态位重叠的影响

Fig. 5 Effects of nitrogen addition on niche overlap of plants in fenced and mowing grasslands

注: O_{ik} 代表重叠指数。图中不同符号表示不同程度的生态位重叠: ■, 高度重叠 ($0.66 \leq O_{ik} < 1$); ●, 中度重叠 ($0.33 \leq O_{ik} < 0.66$); ▲, 低度重叠 ($O_{ik} < 0.33$)

Note: O_{ik} denotes the ecological overlap index. Different symbols in the figure indicate varying degrees of ecological niche overlap: ■, High overlap ($0.66 \leq O_{ik} < 1$); ●, Moderate overlap ($0.33 \leq O_{ik} < 0.66$); ▲, Low overlap ($O_{ik} < 0.33$)

与王琪、杨天成等人的研究结果相同^[26-27],刈割通过降低地上生物量和冠层遮蔽,改善了下层光照条件,并减少凋落物覆盖,有利于促进植物生长和提高相对生长速率^[28],同时长期围封形成的枯枝落叶积累,对植被更新有一定的物理抑制作用,延缓了草原植被的生殖更新过程^[29]。

3.2 氮添加对围封和刈割草地植物群落总体关联的影响

群落总体关联反映了群落中所有物种对在空间出现上的总体相互关系,是衡量群落内部是否以共存、随机分布或竞争分离为主的重要指标。研究发现,氮添加对植物群落种间总体关联的影响在不同草地下各异,这与张金屯^[7]研究提出的“资源竞争极化”假说相呼应。在无氮条件下,刈割和围封草地群落物种之间总体关联性均为负相关,说明在自然养分背景下植被处于演替的不稳定阶段,物种通过竞争性作用获取有限的氮素和水分,群落结构偏向资源分化和生态位隔离^[30]。这与温带草原普遍存在低养分条件下物种间竞争较强的研究结果相一致^[31]。低剂量氮添加使总体关联由负转正,表明适量外源氮输入缓解了氮限制,扩大了资源利用空间,弱化了单一资源维度上的竞争,从而促进物种共存并提升群落稳定性^[32-33]。在较高氮水平下,不同草地利用方式出现明显分化:刈割草地群落总体关联再次转变为负相关,而围封草地则维持在正相关水平。刈割持续削弱群落的垂直结构,使资源增加更易被优势种快速占据,这与Zhang等^[34]在温带草原发现的氮富集下刈割强化优势种支配、降低群落稳定性的结果一致。同时,在富养分条件下,光竞争被认为是导致多样性降低的关键机制^[35],本研究中高氮下弱势种被挤压、总体关联转向负值即体现了“高氮-高竞争”格局。围封草地因具有较完整的空间结构和较高的上下层生物量积累,深根-浅根、禾草-杂类草等不同生活型之间形成较强的资源互补^[36],从而缓冲了高氮带来的竞争强化,使群落总体关联保持稳定。

3.3 氮添加对围封和刈割草地生态位特征的影响

生态位宽度与生态位重叠能够反映植物的资源利用范围与竞争格局,是揭示氮添加条件下物种关系调整的重要指标^[37]。本研究发现,生态位响应呈现明显的物种特异性,且受草地利用方式调控。

在刈割草地中,生态位宽度整体呈“低氮扩展、高氮压缩”的特征,这与典型草原中植物对氮添加的响应规律一致^[33]:低、中氮缓解氮限制,促进物种共存,而高氮加剧优势种对光与养分的垄断^[38]。浅根、矮生或耐贫瘠型物种(如寸草苔、糙隐子草)因主要利用表层无机氮^[39]在低氮阶段可快速吸收新增氮素而短暂扩大生态位^[40];但随着优势禾草在高氮下迅速增长,光竞争增强,使其生态位出现明显收缩^[41]。刈割进一步削弱了群落垂直结构,使生活型间难以形成资源互补,因而高氮未扩大资源维度,反而强化竞争、降低生态位重叠。围封草地的生态位响应则更具可塑性,中氮水平(F_2 、 F_5)明显促进深根型、高大型禾草(如羊草、贝加尔针茅)的生态位扩展,与“适量施氮增强禾本科优势”的研究结论一致^[42]。围封维持了较完整的群落结构和较高的生物量积累,使新增氮素可在深浅根物种及冷季、暖季草本间实现资源互补,从而形成生态位协同扩张^[43-44]。杂类草因资源需求稳定,对氮添加的响应幅度较小。高氮阶段,围封草地生态位收缩与重叠比例下降,表明限制因子由氮转向光、水等非氮资源^[45-46]。鉴于氮沉降具有累积性,长期持续输入可能通过改变土壤过程与物种替代动态,使生态位格局的调整在时间尺度上表现出不同于短期响应的演变趋势。

4 结论

氮添加显著影响辉河流域草甸草原的群落结构与生态位特征,两种草地利用方式表现出不同的生态响应。刈割草地对氮输入更为敏感,物种丰富度与多样性随氮添加波动明显,高氮条件下多样性下降、总体关联减弱;围封草地结构相对稳定。两类草地均呈现“低氮促进、高氮抑制”的规律:低氮缓解氮限制并增强物种共存,高氮则重新强化竞争。生态位特征显示,刈割草地多数物种生态位宽度与重叠变化有限,可塑性较弱;围封草地优势物种在中氮阶段生态位扩展,高氮下再度收缩,表现出更强的资源利用调节能力。因此,氮添加通过影响资源可利用性重塑种间关系,而草地利用方式决定了群落响应的方向与幅度。

参考文献

- [1] DENTENER F, DREVET J, LAMARQUE J F, et al. Nitrogen and sulfur deposition on regional and global scales: A multi-

- model evaluation[J]. *Global Biogeochemical Cycles*, 2006, 20(4):4-21
- [2] GALLOWAY J N, DENTENER F J, CAPONE D G, et al. Nitrogen cycles: past, present, and future[J]. *Biogeochemistry*, 2004, 70(2):153-226
- [3] ERISMAN J W, SUTTON M A, GALLOWAY J, et al. How a century of ammonia synthesis changed the world[J]. *Nature Geoscience*, 2008, 1(10):636-639
- [4] 史金涛, 鱼小军, 杨安, 等. 氮磷肥施肥对西藏轻度退化高寒草甸生产力及土壤特性的影响[J]. *中国草地学报*, 2025, 47(10):96-110
- SHI J T, YU X J, YANG A, et al. Effects of combined nitrogen and phosphorus fertilization on productivity and soil characteristics of degraded Alpine meadow in Xizang[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2025, 47(10):96-110
- [5] XIANG C X, WANG X, CHEN Y N, et al. Nitrogen deposition enhances the competitive advantage of invasive plant species over common native species through improved resource acquisition and absorption[J]. *Ecological Processes*, 2024, 13(1):61
- [6] FRANCKSEN R M, TURNBULL S, RHYMER C M, et al. The effects of nitrogen fertilisation on plant species richness in European permanent grasslands: a systematic review and meta-analysis[J]. *Agronomy*, 2022, 12(12):2928
- [7] 张金屯. 数量生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2004:89-95
- ZHANG J T. Quantitative ecology [M]. Beijing: Science Press, 2004: 89-95
- [8] 赵丽娅, 钟韩珊, 齐开, 等. 围封和放牧对科尔沁沙地植物群落种间关联的影响[J]. *生态学报*, 2021, 41(9):3724-3733
- ZHAO L Y, ZHONG H S, QI K, et al. Effects of enclosure and grazing on interspecific association of plant communities in Horqin Sandy Land, Inner Mongolia [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(9):3724-3733
- [9] GRINNELL J. The niche-relationships of the California thrasher[J]. *The Auk*, 1917, 34(4):427-433
- [10] HUTCHINSON G E. Concluding remarks[J]. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 1957(22):415-427
- [11] VELAZCO S J E, ROSE M B, DE MARCO P J, et al. How far can i extrapolate my species distribution model? Exploring shape, a novel method[J]. *Ecography*, 2024, 2024(3):e06992
- [12] ROSENTHAL G. Selecting target species to evaluate the success of wet grassland restoration[J]. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 2003, 98(2):227-246
- [13] LIU Y X, LIU S L, SUN Y X, et al. Driving forces of cultivated land evolution in agro-pastoral areas on the Qinghai-Tibet Plateau based on ecological niche theory[J]. *Journal of Cleaner Production*, 2021, 313:127899
- [14] ZHOU J Q, WILSON G W T, COBB A B, et al. Phosphorus and mowing improve native alfalfa establishment, facilitating restoration of grassland productivity and diversity[J]. *Land Degradation & Development*, 2019, 30(6):647-657
- [15] LI W, CHENG J M, YU K L, et al. Niche and neutral processes together determine diversity loss in response to fertilization in an Alpine meadow community[J]. *PLoS One*, 2015, 10(8):e0134560
- [16] 王益涛, 刘建康, 武志嘉, 等. 围封对荒漠草原典型植物群落特征及多样性的影响[J]. *水土保持研究*, 2025, 32(1):121-130, 140
- WANG Y T, LIU J K, WU Z J, et al. Impact of enclosure on characteristics diversities of typical vegetation communities in desert grasslands[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2025, 32(1):121-130
- [17] LUO X, LI J P, XIE Y Z, et al. Enhanced primary productivity in fenced desert grasslands of China through mowing and vegetation cover interaction[J]. *Agronomy*, 2023, 13(8):2029
- [18] 姜乐天, 王青, 韩瑞鑫, 等. 刈割对狗牙根和多年生黑麦草功能性状和补偿性生长的影响[J]. *中国草地学报*, 2025, 47(11):49-60
- JIANG L T, WANG Q, HAN R X, et al. The effects of mowing on the functional traits and compensatory growth of *Cynodon dactylon* and *Lolium perenne*[J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2025, 47(11):49-60
- [19] 刘思洋, 李雪华, 骆永明, 等. 围封和放牧草地植物多样性对氮添加的响应差异[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(12):3635-3641
- LIU S Y, LI X H, LUO Y M, et al. Divergent response of plant diversity to nitrogen addition in enclosed and grazing glassland[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(12):3635-3641
- [20] 曲艳, 赵坤, 韩子晨, 等. 短期氮磷添加对呼伦贝尔辉河流域草地土壤温室气体排放的影响[J]. *草业学报*, 2024, 33(2):68-79
- QU Y, ZHAO K, HAN Z C, et al. Effects of short-term nitrogen and phosphorus addition on soil greenhouse gas emissions under different moisture conditions in the Hui River Basin of Hulun Buir[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(2):68-79
- [21] LEVINS R. Evolution in changing environments: some theoretical explorations[M]. Princeton, N. J.: Princeton University Press, 1968: 116
- [22] PIANKA E R. The structure of lizard communities[J]. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1973:53-74
- [23] 白玉婷, 卫智军, 闫瑞瑞, 等. 施肥对羊草割草地牧草产量及品质的影响[J]. *中国草地学报*, 2017, 39(4):60-66
- BAI Y T, WEI Z J, YAN R R, et al. Effects of fertilizer application on the yield of forage and Nutrient content in *Leymus chinensis* mowing meadow [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2017, 39(4):60-66
- [24] BITEW Y, ALEMAYEHU G, ADEGO E, et al. Impact of precursor crop and nitrogen fertilizer on the productivity of finger millet based cropping system and soil fertility in Lake Tana basin of Ethiopia[J]. *Journal of Plant Nutrition*, 2020, 43(12):1824-1839
- [25] JOHNSON C A, BRONSTEIN J L. Coexistence and competitive exclusion in mutualism[J]. *Ecology*, 2019, 100(6):e02708
- [26] 王琪, 郑佳华, 赵萌莉, 等. 刈割强度对大针茅草原植物群落特征和土壤理化性质的影响[J]. *草业学报*, 2023, 32(2):

- 26-34
WANG Q, ZHENG J H, ZHAO M L, et al. Effects of mowing intensity on community characteristics and soil physicochemical properties of *Stipa grandis* steppe, Inner Mongolia, China [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(2): 26-34
- [27] 杨天成, 李晓佳. 不同草地利用方式对内蒙古典型草原群落特征及草地健康的影响[J]. *草业科学*, 2022, 39(5): 841-849
YANG T C, LI X J. Effects of land use patterns on community characteristics and grassland health in Inner Mongolia [J]. *Pratacultural Science*, 2022, 39(5): 841-849
- [28] 巴雷. 松嫩草地羊草与其主要伴生种竞争与共存研究[D]. 长春: 东北师范大学, 2005: 12
BA L. Competition and coexistence of *Leymus chinensis* and its main companion species in the Songnen grasslands [D]. Changchun: Northeast Normal University, 2005: 12
- [29] 苏艳龙. 内蒙古荒漠草原不同围封年限围栏内外植被特征及土壤理化性质差异[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2023: 3-4
SU Y L. Differences and effects of vegetation and soil physical chemical properties inside and outside for different years of enclosure in Inner Mongolia desert grassland [D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2023: 3-4
- [30] CAO J, C Y P, JIANG Y, et al. Management of re-established artificial grasslands via grazing or fencing: effects on plant and soil properties [J]. *Grassland Research*, 2023, 2(1): 69-83
- [31] YANG Z P, MINGGAGUD H, WANG Q, et al. Interacting effects of nitrogen addition and mowing on plant diversity and biomass of a typical grassland in Inner Mongolia [J]. *Agronomy*, 2023, 13(8): 2125
- [32] NAMUHAN, WANG J, YANG G J, et al. Mechanisms of biodiversity loss under nitrogen enrichment: unveiling a shift from light competition to cation toxicity [J]. *New Phytologist*, 2024, 243(5): 1966-1979
- [33] JI S N, LU X W, LI X N, et al. Nitrogen addition strengthens the stabilizing effect of biodiversity on productivity by increasing plant trait diversity and species asynchrony in the artificial grassland communities [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14: 1301461
- [34] ZHANG Y H, LOREAU M, HE N P, et al. Mowing exacerbates the loss of ecosystem stability under nitrogen enrichment in a temperate grassland [J]. *Functional Ecology*, 2017, 31(8): 1637-1646
- [35] TAN T Y, XIA H M, HE C, et al. Trait-mediated competition for light underpins plant diversity loss under eutrophication [J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(9): e70521
- [36] LI D, NIE Y Y, XU L J, et al. Enclosure in combination with mowing simultaneously promoted grassland biodiversity and biomass productivity [J]. *Plants*, 2022, 11(15): 2037
- [37] 樊绪彬, 闫宝龙, 张书涵, 等. 氮添加对科尔沁典型草原植物种间关联及生态位的影响 [J]. *草地学报*, 2026, 34(3): 973-983
FAN X B, YAN B L, ZHANG S H, et al. Effects of nitrogen addition on interspecific association and niche of plants in typical steppe of horqin [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2025: 1-17, 2026, 34(3): 973-983
- [38] REICH P B, MOHANBABU N, ISBELL F, et al. High CO₂ dampens then amplifies N-induced diversity loss over 24 years [J]. *Nature*, 2024, 635(8038): 370-375
- [39] JING Y Y, XIAO H, XU C L, et al. Rest-grazing before soil thawing alters the below-ground distribution and extent of rooting in *Carex* subalpine meadows [J]. *Land Degradation & Development*, 2024, 35(2): 798-812
- [40] ZHANG H X, GAO Y Z, TASISA B Y, et al. Divergent responses to water and nitrogen addition of three perennial bunchgrass species from variously degraded typical steppe in Inner Mongolia [J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 647: 1344-1350
- [41] HE K J, QI Y, HUANG Y M, et al. Response of aboveground biomass and diversity to nitrogen addition - a five-year experiment in semi-arid grassland of Inner Mongolia, China [J]. *Scientific Reports*, 2016, 6: 31919
- [42] ZHANG C, XIN X P, ZHANG Y, et al. Response of temperate *Leymus chinensis* meadow steppe plant community composition, biomass allocation, and species diversity to nitrogen and phosphorus addition [J]. *Agronomy*, 2023, 13(1): 208
- [43] LIU X, MA Z W, HUANG X T, et al. How does grazing exclusion influence plant productivity and community structure in Alpine grasslands of the Qinghai-Tibetan Plateau? [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 23: e01066
- [44] CRAVEN D, ISBELL F, MANNING P, et al. Plant diversity effects on grassland productivity are robust to both nutrient enrichment and drought [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2016, 371(1694): 20150277
- [45] ESKELINEN A, HARPOLE W S, JESSEN M T, et al. Light competition drives herbivore and nutrient effects on plant diversity [J]. *Nature*, 2022, 611(7935): 301-305
- [46] LI H L, CHEN J, PEÑUELAS J, et al. Water limitation drives species loss in grassland communities after nitrogen addition and warming [J]. *Proceedings Biological Sciences*, 2024, 291(2031): 20240642

(责任编辑 刘婷婷)