DOI: 10. 11686/cyxb2025527 http://cyxb. magtech. com. cn
杨昀睿, 陈金宇, 赵丹, 等. 长期氮磷添加对呼伦贝尔草甸草原豆科功能群的影响. 草业学报, 2026, 35(12): 54－63.
YANG Yun-rui, CHEN Jin-yu, ZHAO Dan, *et al*. Effects of long-term nitrogen and phosphorus addition on the legume functional group in the Hulunbuir meadow steppe. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(12): 54－63.

长期氮磷添加对呼伦贝尔草甸草原豆科功能群的影响

杨昀睿[1], 陈金宇[1], 赵丹[1], 杨帆[1], 侯双利[2], 王智慧[1], 王洪义[1*]
(1. 黑龙江八一农垦大学园艺园林学院, 黑龙江 大庆 163319; 2. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 辽宁 沈阳 110016)

摘要: 豆科植物是重要的生物固氮功能群, 在提高草地生产力、维持群落稳定性和保障生态系统可持续性方面具有重要作用。为揭示长期氮、磷输入对豆科功能群特征及物种多样性的影响, 依托位于内蒙古呼伦贝尔草甸草原的氮、磷添加控制试验平台 2014－2024 年连续观测数据, 系统分析豆科功能群的盖度、高度、生物量、重要值和物种多样性变化。结果表明: 1)短期内(第 1 和 2 年), 氮添加提高了豆科功能群的相对盖度、相对生物量和地上生物量, 在中长期(第 3 年以后), 氮添加显著降低了豆科功能群的相对盖度、相对生物量及重要值; 而磷添加则对上述指标具有显著正向效应。2)氮添加($N_{10}P_0$)和氮磷添加($N_{10}P_4$)处理显著降低了豆科植物物种多样性, 自试验第 3 年起豆科物种数由 7 种降至 1 种; 与 CK 相比, 磷添加(N_0P_4)处理显著增加了豆科植物物种多样性, 使其出现频次平均提高了 45. 35%, 其中药用植物黄芪属的糙叶黄芪、斜茎黄芪和草木樨状黄芪增加明显。3)氮、磷添加对豆科功能群相对盖度、相对生物量、地上生物量、重要值具有显著交互作用, 但磷添加难以缓解氮增加导致的豆科物种丧失及对豆科功能群的负面影响。综上所述, 长期氮添加对呼伦贝尔草甸草原豆科功能群具有显著抑制作用, 磷添加对豆科功能群具有显著正向效应, 从增加天然草原固氮植物角度来看未来草地管理应重视磷肥的施入。

关键词: 氮添加; 磷添加; 豆科功能群; 呼伦贝尔草甸草原

Effects of long-term nitrogen and phosphorus addition on the legume functional group in the Hulunbuir meadow steppe

YANG Yun-rui[1], CHEN Jin-yu[1], ZHAO Dan[1], YANG Fan[1], HOU Shuang-li[2], WANG Zhi-hui[1], WANG Hong-yi[1*]
1. *College of Horticulture and Landscape Architecture, Heilongjiang Bayi Agricultural University, Daqing* 163319, *China*; 2. *Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang* 110016, *China*

Abstract: The legume functional group is important for biological nitrogen fixation and for enhancing grassland productivity, maintaining community stability, and supporting ecosystem sustainability. To elucidate the effects of long-term nitrogen (N) and phosphorus (P) addition on the characteristics and species diversity of the legume functional group, this study used data collected from 2014 to 2024 from a long-term N- and P-enrichment experiment in the meadow steppe of Hulunbuir, Inner Mongolia. Changes in the cover, height, biomass, importance value, and species diversity of the legume functional group over the 10-year period were determined. The results show that: 1) In the short term (years 1－2), N addition increased the relative cover, relative biomass, and aboveground biomass of the legume functional group; however, from year 3 onward, N addition significantly decreased the relative cover,

收稿日期: 2025-12-25; 改回日期: 2026-03-09
基金项目: 国家自然科学基金(32271650)和国家自然科学基金青年科学基金(32401361)资助。
作者简介: 杨昀睿(2000－), 男, 安徽界首人, 在读硕士。E-mail: yyr_la@163. com
*通信作者 Corresponding author. E-mail: why021@163. com

relative biomass, and importance value. In contrast, P addition exerted significant positive effects on these indices. 2) Treatments designated $N_{10}P_0$ and $N_{10}P_4$ (i. e. added N with nil or low P) markedly reduced legume species diversity, with the number of legume species declining from seven to one at the beginning of year 3. Compared with the control (CK), the N_0P_4 treatment significantly increased legume species diversity, with the mean occurrence frequency increasing by 45.35%. Notably, the mean occurrence frequencies of *Astragalus scaberrimus*, *Astragalus laxmannii*, and *Astragalus melilotoides* increased markedly during the experiment. 3) The addition of N and P had significant interactive effects on the relative cover, relative biomass, aboveground biomass, and importance value of the legume functional group, but P addition did not effectively mitigate the N-induced loss of legume species or the negative impacts of elevated N on the legume functional group. Overall, long-term N addition significantly inhibited the legume functional group in the Hulunbuir meadow steppe, whereas P addition exerted significant positive effects. From the perspective of increasing the abundance of N-fixing plants in natural grasslands, future grassland management should place greater emphasis on P fertilization.

Key words: nitrogen addition; phosphorus addition; legume functional group; Hulunbuir meadow steppe

草地作为陆地生态系统的重要组成部分,在涵养水源、保持水土、固碳和维持生物多样性等方面发挥着重要的生态功能[1]。自工业革命以来,大量化石燃料的燃烧和合成氮肥的施用显著强化了陆地生态系统中的氮生物地球化学循环,使大气氮沉降在许多地区持续升高[2-3]。大气氮沉降已演变为驱动陆地植物多样性和生态系统结构重组的重要全球变化因子[2]。大量野外控制试验和全球尺度综合分析表明,氮素可利用性增加通常在短期内提高草地地上净初级生产力,但同时带来物种多样性下降、功能群组成改变和群落结构简化等一系列后果,进而影响生态系统稳定性和多功能性[4]。

豆科植物是草地生态系统中重要的植物类群,通过与根瘤菌共生固氮,将大气中的N_2转化为可被植物吸收利用的氮素,是维持土壤氮库和推动生态系统氮循环的重要途径[5]。有研究表明,豆科植物及其共生固氮过程不仅有助于提高草地生产力和饲草蛋白含量,还可改善土壤理化性质和养分状况[6]。全球尺度的Meta分析结果显示,豆科植物及其生物固氮过程对氮、磷等矿质养分供应高度敏感:增加氮供应通常降低豆科结瘤数量和固氮比例,而适量磷添加则有利于维持根瘤形成、能量代谢和固氮过程,从而提升豆科功能群在群落中的维持能力[7-9]。在研究氮输入增加对豆科功能群影响的同时引入磷添加处理,不仅有助于揭示豆科功能群对不同养分输入的响应差异,也有助于判断磷输入能否缓解氮富集对豆科功能群的不利影响[10]。与其他功能群相比,豆科功能群在氮富集背景下往往更易衰退,这一特征在高寒草地的养分添加试验中得到验证[11]。然而,现有关于氮、磷添加对豆科功能群影响的控制试验大多持续时间较短,主要揭示群落结构的早期响应,对豆科功能群在长期干预下的物种替代、功能群重组及群落演替等缓慢过程的阐释仍然有限。事实上,短期养分添加反映的多是植物对资源增加的直接响应,而长期持续输入则可能通过土壤养分累积、群落冠层结构变化、光竞争加剧以及土壤化学环境改变等途径,使群落响应方向和强度发生转变。因此,针对豆科植物开展中长期氮、磷添加试验研究,有助于深入理解豆科植物在养分富集下的群落结构演变机制。

呼伦贝尔草原是欧亚温带草原的重要组成部分,以羊草(*Leymus chinensis*)和贝加尔针茅(*Stipa baicalensis*)等物种为建群种,是评估温带草地对氮沉降和养分富集响应的重要区域[12]。本研究以豆科植物为主要对象,开展为期11年的氮磷养分添加试验,系统分析长期氮、磷添加及其交互作用对呼伦贝尔草甸草原豆科功能群的影响,相关结果可为北方温带草地的养分管理提供依据。

1　材料与方法

1.1　研究区概况

本研究在中国科学院沈阳应用生态研究所额尔古纳森林草原过渡带生态系统定位研究站开展,站址位于内蒙古自治区呼伦贝尔市额尔古纳市黑山头镇(50°10′46″ N,119°22′56″ E)。该地区处于大兴安岭西侧森林向草

原的过渡带，地势较为平坦，属寒温带气候，年平均气温为－2.5 ℃，近年平均降水量为363 mm。土壤类型为黑钙土，植被类型为以羊草为优势种的草甸草原。试验样地自2013年起围封，禁止放牧和其他人为干扰，以保持较为自然的群落结构，为后续长期氮、磷添加控制试验提供相对一致的初始条件。

研究区内豆科植物包括米口袋属：狭叶米口袋(*Gueldenstaedtia stenophylla*)；黄芪属：糙叶黄芪(*Astragalus scaberrimus*)、斜茎黄芪(*Astragalus laxmannii*)、草木樨状黄芪(*Astragalus melilotoides*)；野豌豆属：野豌豆(*Vicia sepium*)；苜蓿属：扁蓿豆(*Medicago ruthenica*)；野决明属：披针叶黄华(*Thermopsis lanceolata*)。

1.2 试验设计与样地设置

本研究依托长期氮、磷添加控制试验平台开展。试验设置4种处理：对照处理(CK)、氮添加处理($N_{10}P_0$)、磷添加处理(N_0P_4)以及氮磷添加处理($N_{10}P_4$)。氮肥采用尿素[$CO(NH_2)_2$]，施用量为10 g N·m^{-2}·a^{-1}；磷肥采用过磷酸钙[$Ca(H_2PO_4)_2·H_2O$]，施用量为4 g P·m^{-2}·a^{-1}；$N_{10}P_4$处理即同时施加上述水平的氮肥和磷肥。每个小区为8 m×8 m，小区间有1 m的通道。每个处理重复5次，共20个小区。该试验平台自2014年开始施肥处理，此后每年5月下旬草地植被返青期施肥1次，以干施方式施用肥料。

1.3 植被调查与生物量测定

自2014－2024年，于每年8月初(植被地上生物量接近峰值)对试验小区内的植物群落进行调查。调查采用样方法，样方面积为1 m×1 m。所有样方均与样地边界保持0.5 m的距离，随机取样并尽量避免与往年样方位置重叠，以减少破坏性采样的累积影响。在每个样方中，记录分种植物的盖度、高度和物种多度等。盖度采用垂直投影法估算，将样方划分为100个10 cm×10 cm的网格，以各物种在样方中的垂直投影面积为依据，估算其盖度百分比。高度使用直尺测量各物种植株在自然状态下的株高，每个物种测5株取平均值(当样方内某物种个体数不足5株时，则测定全部个体并取其平均值)。物种多度以每个样方中记录的各物种个体数进行计算。完成群落调查后，剪取样方内所有地上部分植株，并按物种分类装袋(重点区分豆科和非豆科植物)，带回实验室，在65 ℃烘箱中烘干至恒重，称量各物种的干重，作为地上生物量数据。

1.4 数据处理与统计分析

本研究以豆科植物为对象，对其功能群特征和物种多样性进行量化表征。豆科功能群特征指标采用相对盖度(relative coverage，*RC*)、相对高度(relative height，*RH*)、相对多度(relative abundance，*RA*)和相对生物量(relative biomass，*RB*)计算，并据此得到物种重要值(important value，IV_i)：

$$RC_i=\frac{C_i}{\sum C};\ RH_i=\frac{H_i}{\sum H};\ RA_i=\frac{A_i}{\sum A};\ RB_i=\frac{B_i}{\sum B};\ IV_i=\frac{RC_i+RH_i+RA_i+RB_i}{4}$$

式中：C_i、H_i、A_i、B_i分别为物种i的盖度、高度、多度和地上生物量；$\sum C$、$\sum H$、$\sum A$和$\sum B$分别表示样方内所有植物物种盖度、高度、多度和地上生物量的总和。

豆科物种多样性采用Margalef丰富度指数(D)、Shannon-Wiener多样性指数(H')和Pielou均匀度指数(E)[13]表示：

$$D=\frac{S-1}{\ln A};\ H'=-\sum_{i=1}^{S}P_i\ln P_i;\ E=\frac{H'}{\ln S}$$

式中：P_i为群落中物种i的重要值，S为样方中的物种数，A为物种多度。当样方内仅出现1种豆科植物时，Shannon-Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数记为0；当豆科植物物种数小于或等于1时，Margalef丰富度指数记为0。

所有统计分析、方差分析采用R 4.3.0进行[14]，数据用平均值±标准误差表示，所有图均使用ggplot 2软件包进行制作[15]。

2 结果与分析

2.1 长期氮磷添加对豆科功能群生物量的影响

豆科功能群相对生物量和地上生物量在不同年份及养分处理间均存在显著差异，Y×N、Y×P、N×P、Y×N×P具有显著交互作用(表1)。由图1可知，在施氮处理下，试验第1年豆科相对生物量和地上生物量均高于相

表 1　豆科功能群特征与群落地上生物量三因素方差分析

Table 1　Three-way ANOVA of legume functional group characteristics and community aboveground biomass

处理 Treatment	豆科相对生物量 Legume relative biomass	豆科地上生物量 Legume aboveground biomass	群落地上总生物量 Total aboveground biomass	豆科相对盖度 Legume relative coverage	豆科相对高度 Legume relative height	豆科重要值 Legume importance values
Y	78.11***	120.23***	360.11***	4.62***	7.52***	19.02***
N	17.96***	400.38***	223.23***	1.25ns	6.46*	4.78*
P	799.81***	1104.15***	21.52***	59.58***	11.55**	150.79***
Y×N	276.71***	524.91***	67.60***	28.73***	12.98***	65.40***
Y×P	60.81***	13.75***	10.19***	5.21***	12.28***	25.28***
N×P	44.57***	22.10***	3.57ns	10.35**	0.11ns	11.74**
Y×N×P	78.10***	58.50***	0.02ns	0.78ns	0.05ns	2.32ns

Y：年份 Year；N：氮添加处理 The nitrogen addition treatment；P：磷添加处理 The phosphorus addition treatment；所示为 F 值 F values are shown；*：$P<0.05$；**：$P<0.01$；***：$P<0.001$；ns：$P>0.05$.

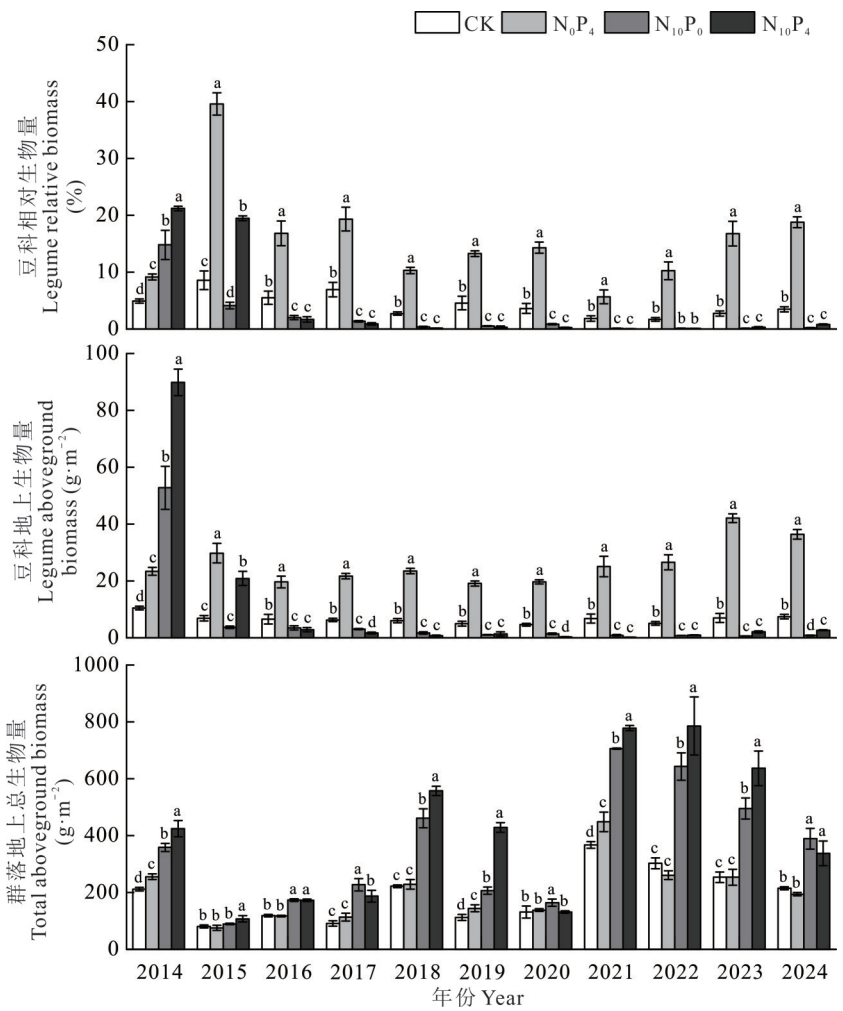

图 1　不同氮磷添加处理下豆科相对生物量、地上生物量及群落地上总生物量的年际变化

Fig. 1　Interannual variation in the relative biomass and aboveground biomass of legumes, and total aboveground biomass under different nitrogen and phosphorus addition treatments

不同小写字母表示同一年份不同处理间差异显著（$P<0.05$），下同 Different lowercase letters indicate significant differences among treatments in the same year ($P<0.05$), the same below.

应不施氮处理;第2年$N_{10}P_0$处理中二者迅速降至4.13%和3.68 g·m^{-2},此后长期维持在1.08%和1.75 g·m^{-2}左右的较低水平,$N_{10}P_4$处理中,试验第3年豆科相对生物量较第2年下降91.32%,此后始终低于0.92%,表明持续氮添加导致豆科功能群快速且难以恢复的衰退。与CK相比,N_0P_4处理显著提高了豆科功能群相对生物量和地上生物量,平均提高11.60%和19.54 g·m^{-2}。氮添加显著增加了群落地上总生物量,磷添加则无显著影响。

2.2 长期氮磷添加对豆科功能群相对盖度和相对高度的影响

在主效应方面,磷添加显著提高了豆科功能群的相对盖度和相对高度;氮添加显著降低了其相对高度,对相对盖度的主效应不显著,Y×N、Y×P交互作用对豆科功能群相对盖度和相对高度具有显著影响(表1)。在施氮处理下,短期(1和2年)提高了豆科相对盖度,中长期降低了其相对盖度,其中$N_{10}P_0$处理下第2年开始降至较低水平,此后持续低于8.0%(图2);$N_{10}P_4$处理中相对盖度在第3年明显下降,此后持续低于4.0%。在不施氮条件下,N_0P_4处理下豆科相对盖度显著高于其他处理(除2014年外)。试验期内N_0P_4处理豆科植物相对高度平均高于CK处理,而$N_{10}P_0$和$N_{10}P_4$处理平均低于CK处理。

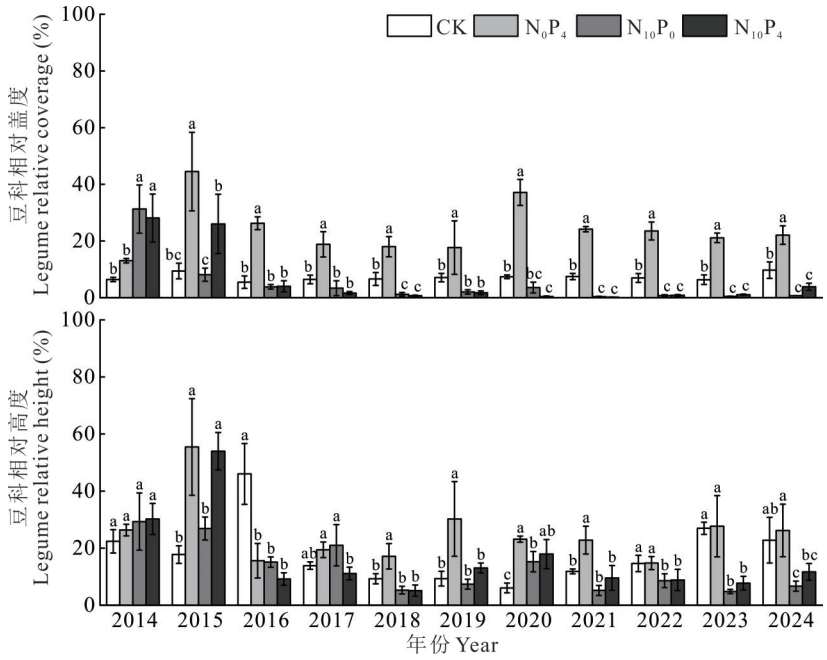

图2 不同氮磷添加处理下豆科相对盖度和相对高度的年际变化

Fig. 2 Interannual variation in the relative coverage and relative height of legumes under different nitrogen and phosphorus addition treatments

2.3 长期氮磷添加对豆科功能群重要值的影响

豆科功能群重要值在不同年份及养分处理间存在显著差异,氮、磷添加均对豆科功能群重要值具有显著影响,N×P交互作用也达到显著水平(表1)。在施氮条件下,豆科功能群重要值自试验第1年起即快速下降:$N_{10}P_0$处理的豆科重要值由第1年的约0.20降至0.08以下;$N_{10}P_4$处理在前两年维持在0.21~0.25的较高水平,此后持续低于0.05(图3)。在不施氮条件下,自试验第2年起,N_0P_4处理下豆科功能群重要值始终保持在较高水平,与CK相比,平均增加116.07%。

2.4 长期氮磷添加对豆科植物多样性的影响

自第3年起,$N_{10}P_0$和$N_{10}P_4$处理的豆科物种基本消失,各多样性指数连续多年为0或无有效数据,在施氮处理下显著低于不施氮处理(表2)。在不施氮条件下,CK和N_0P_4处理中豆科植物多样性的3个指数整体保持在较高水平。与CK相比,N_0P_4处理下,Margalef丰富度指数平均提高了5.26%,Shannon-Wiener多样性指数平均提高了49.21%,Pielou均匀度指数平均提高了24.62%。

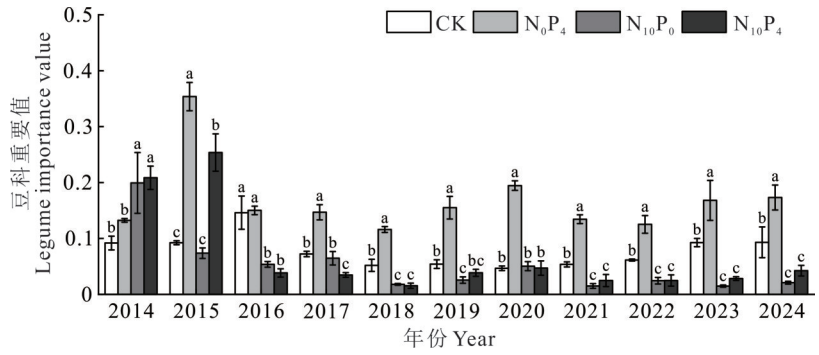

图 3　不同氮磷添加处理下豆科重要值的年际变化

Fig. 3　Interannual variation in the importance value of legumes under different nitrogen and phosphorus addition treatments

表 2　不同氮磷添加处理下豆科功能群内物种多样性指数的年际变化

Table 2　Interannual variation in the diversity indices of the legume functional group under different nitrogen and phosphorus addition treatments

年份 Year	Margalef丰富度指数 Margalef richness index				Shannon-Wiener多样性指数 Shannon-Wiener diversity index				Pielou均匀度指数 Pielou evenness index			
	CK	N_0P_4	$N_{10}P_0$	$N_{10}P_4$	CK	N_0P_4	$N_{10}P_0$	$N_{10}P_4$	CK	N_0P_4	$N_{10}P_0$	$N_{10}P_4$
2014	1.89± 0.13a	1.81± 0.01a	1.43± 0.04b	1.38± 0.06b	1.47± 0.09a	1.47± 0.01a	1.24± 0.04b	1.13± 0.04c	0.75± 0.04a	0.75± 0.01a	0.69± 0.02a	0.63± 0.02b
2015	0.77± 0.04c	1.52± 0.02b	0.73± 0.18c	1.79± 0.07a	0.79± 0.04b	1.33± 0.12a	0.43± 0.09c	1.38± 0.01a	0.72± 0.04a	0.74± 0.06a	0.63± 0.13a	0.71± 0.01a
2016	1.36± 0.07	0.36± 0.01	0	0	0.84± 0.18	0.48± 0.02	0	0	0.52± 0.11	0.70± 0.03	—	—
2017	0.70± 0.01	0.70± 0.01	0	0	0.53± 0.02	0.92± 0.02	0	0	0.49± 0.02	0.84± 0.02	—	—
2018	0.32± 0.02	0.62± 0.01	0	0	0.44± 0.02	0.97± 0.01	0	0	0.64± 0.03	0.88± 0.01	—	—
2019	0	0.68± 0.01	0	0	0	0.70± 0.04	0	0	—	0.64± 0.04	—	—
2020	0.56± 0.05	0.33± 0.02	0	0	0.66± 0.02	0.69± 0.01	0	0	0.96± 0.03	0.99± 0.01	—	—
2021	0	0.92± 0.05	0	—	0	1.05± 0.07	0	0	—	0.76± 0.05	—	—
2022	0.99± 0.05	0.33± 0.01	0	—	0.69± 0.02	0.68± 0.02	0	0	0.50± 0.01	0.97± 0.03	—	—
2023	1.04± 0.05	0.88± 0.05	0	0	0.87± 0.02	1.19± 0.03	0	0	0.63± 0.01	0.86± 0.02	—	—
2024	0.74± 0.08	0.61± 0.01	0	—	0.68± 0.02	0.89± 0.05	0	—	0.62± 0.02	0.81± 0.05	—	—

注：“—”表示无数据，不同小写字母表示同一年份不同处理间差异显著（$P<0.05$）。

Note：“—” indicates no data. Different lowercase letters indicate significant differences among treatments in the same year ($P<0.05$).

2.5　长期氮磷添加对豆科物种组成及种内动态的影响

7种豆科物种的生物量组成比例（图4）和在样方内出现频次（图5）随时间及养分处理发生明显变化（图4和图5）。$N_{10}P_0$和$N_{10}P_4$处理下，狭叶米口袋、糙叶黄芪、斜茎黄芪、草木樨状黄芪、野豌豆和扁蓿豆自试验第3年起减少甚至消失，后期豆科功能群仅剩披针叶黄华。磷添加在促进豆科植物生长的同时也优化了功能群内物种组成，

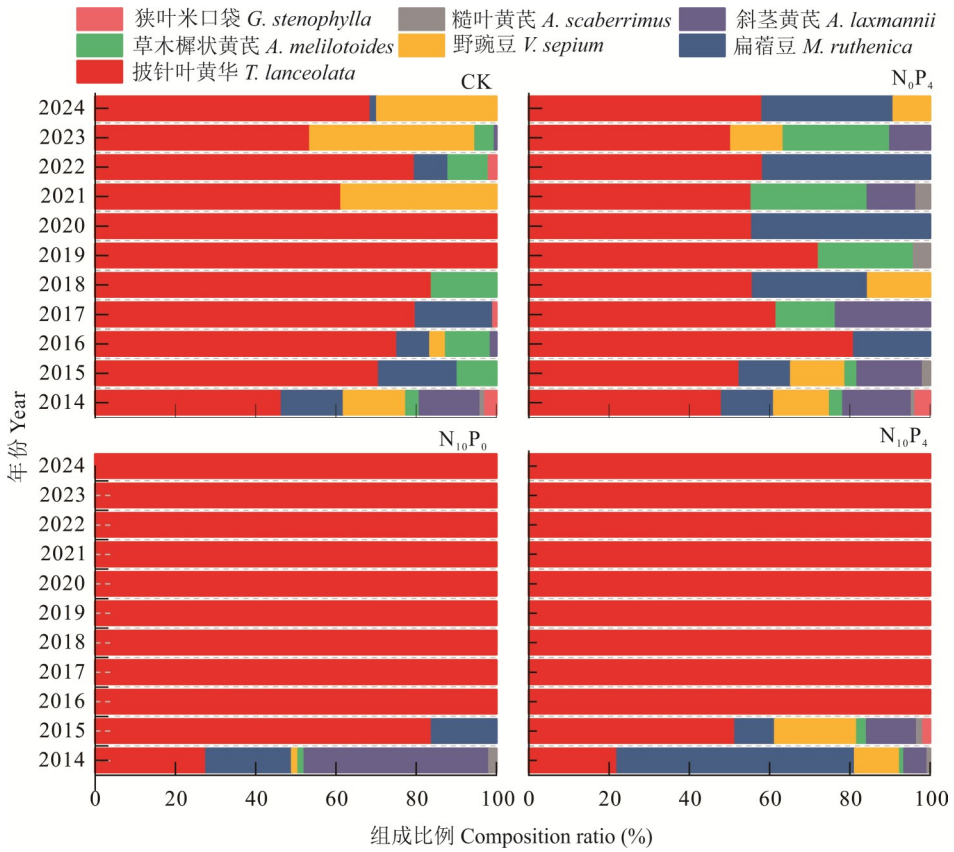

图4 不同氮磷添加处理下豆科功能群内各物种生物量组成比例的年际变化

Fig. 4 Interannual variation in biomass composition ratio of legume species within the legume functional group under different nitrogen and phosphorus addition treatments

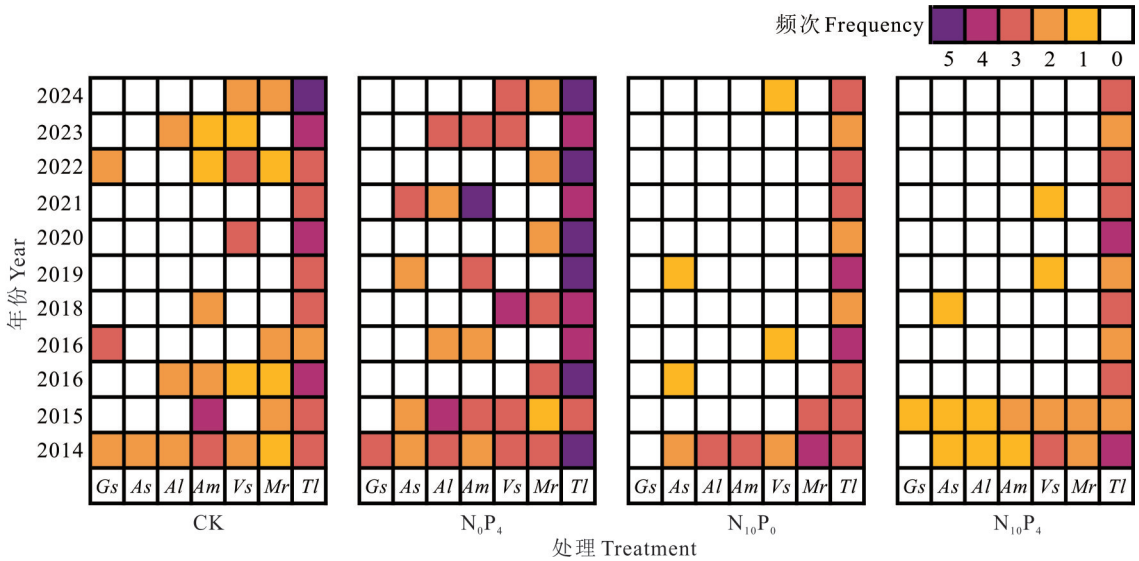

图5 不同氮磷添加处理下豆科物种出现频次

Fig. 5 Frequency of occurrence of legume species under different nitrogen and phosphorus addition treatments

Gs: 狭叶米口袋 *G. stenophylla*; *As*: 糙叶黄芪 *A. scaberrimus*; *Al*: 斜茎黄芪 *A. laxmannii*; *Am*: 草木樨状黄芪 *A. melilotoides*、*Vs*: 野豌豆 *V. sepium*; *Mr*: 扁蓿豆 *M. ruthenica*; *Tl*: 披针叶黄华 *T. lanceolata*.

与CK相比，N_0P_4处理中豆科植物在样方内出现频次平均提高了45.35%，增加了除披针叶黄华外其他豆科植物在豆科功能群内的生物量组成占比，平均提高了15.43%，其中药用植物黄芪属的糙叶黄芪、斜茎黄芪、草木樨状

黄芪出现年份明显增多。披针叶黄华在各处理下始终为豆科功能群内的优势种，在$N_{10}P_0$和$N_{10}P_4$处理中从第3年起其几乎占豆科生物量的100%。

3　讨论

3.1　长期氮磷添加对豆科功能群特征的影响

养分添加通过改变土壤养分供给格局，深刻影响植物功能群的竞争地位[16]。本研究基于11年的野外控制试验发现：氮添加对豆科功能群的影响具有时间效应，表现为短期促进、中长期抑制。$N_{10}P_0$处理下第1年豆科功能群相对生物量和地上生物量有所增加，但自第2年起迅速下降，并在随后的年份中长期处于较低水平。其原因可能是：在试验初期，研究区植物可能处于氮限制状态，群落中物种间竞争不激烈，可利用氮增加促进所有物种的生长，随着处理时间增长，氮添加显著抑制了豆科功能群生长。豆科功能群的响应方向发生转变，表明长期氮添加改变的不只是养分供给水平，而是群落内部的资源竞争格局。这一格局很可能由多重机制共同驱动。一方面，氮添加显著促进禾本科植物生长[17−18]，其冠层增加形成光竞争优势对包括豆科植物在内的下层物种形成遮阴，抑制了豆科等功能群生长。本研究中施氮后豆科相对高度和相对盖度长期处于低水平即为例证。另一方面，长期、高水平的无机氮供应会削弱豆科植物与根瘤菌的共生固氮过程，降低结瘤数量和固氮强度，而固氮相关的碳成本在短期内并不会同步消失，从而使豆科在与高效利用无机氮的非豆科物种竞争时处于劣势[19−20]。豆科功能群的衰退不仅意味着豆科植物自身生长受到抑制，更说明长期氮输入持续削弱了豆科功能群在群落中的竞争地位。

与氮添加不同的是，磷添加对豆科功能群具有显著的正向效应。N_0P_4处理显著提高了豆科功能群的相对盖度、相对高度、相对生物量、地上生物量和重要值。磷对豆科植物具有重要调控作用，磷是固氮过程能量代谢和核酸合成的关键元素，磷供应不足会限制根瘤形成和固氮酶活性，而适量磷添加则有利于提高豆科植株体内氮、磷含量和生物量[21]。青藏高原及其他地区高寒草甸多梯度氮磷添加试验的结果也表明，适度补磷不仅可以提高群落总生物量，还可在一定程度上提升豆科功能群的生物量和重要值[9,22]。

本研究中氮磷共同添加条件下，磷添加并未改变氮添加导致豆科功能群衰退的总体趋势。$N_{10}P_4$处理仅在试验前2年维持了相对较高的豆科生物量和重要值，自第3年起即出现与单施氮处理类似的趋势。结合本研究以及其他高寒和温带草地的试验结果[8,23−24]，可以推断，当氮输入超过一定水平并持续多年后，群落所面临的主要约束已由养分不足转变为土壤酸化和离子毒害等环境效应主导[25−27]，或者光和空间等资源的竞争，以及由此引起的种间关系重组。因此，在这一阶段，单纯提高磷素供应难以实质性改变豆科功能群的竞争地位，也难以阻止其在群落中的持续弱化。

3.2　长期氮磷添加对豆科功能群物种多样性的影响

本研究表明，长期氮磷添加显著影响豆科植物Margalef丰富度指数、Shannon-Wiener多样性指数和Pielou均匀度指数。施氮处理下豆科多样性呈持续下降趋势，自第3年起，$N_{10}P_0$和$N_{10}P_4$两种处理的豆科物种数只有1或2种，甚至为0，对应的Margalef指数、Shannon-Wiener指数和Pielou指数多接近于0或失去统计学意义。这表明，在长期10 $g\cdot m^{-2}\cdot a^{-1}$添加N强度下，不仅豆科功能群生物量和重要值持续下降，而且其内部物种组成也明显减少。与功能群尺度上的数量下降相比，物种多样性的持续降低更能说明豆科植物在群落中的生态位被不断压缩。其原因既与氮添加量有关也与N的累积效应有关，两者都能产生土壤酸化和离子毒害进而影响除禾本科物种外其他物种的丧失[28]。另外，导致豆科物种多样性降低还可能与N富集后植物根系可以直接利用外源有效N而减少了自身的固氮过程有关，并可能改变其与土壤微生物的互作关系，进而影响了其他养分的吸收，产生养分限制，抑制了豆科植物生长[29]。与施氮相比，磷添加显著提高了豆科植物物种多样性水平，即使个别年份CK处理下豆科多样性接近于0，N_0P_4处理的多样性指数仍保持0.68～1.05的较高水平，这更有力地证明磷素对豆科植物的正向效应。

物种水平的分析表明，本研究涉及的7种豆科植物对长期氮磷添加的响应存在显著差异。试验初期，7个物种在群落中均有分布；随处理时间延长，与CK相比，N_0P_4处理中糙叶黄芪、斜茎黄芪、草木樨状黄芪、扁蓿豆和披针叶黄华在样方中的出现频次显著增加（图5），其对应相对生物量占比也较大（图4），而$N_{10}P_0$和$N_{10}P_4$两种处理物

种出现频次明显降低,仅有披针叶黄华在各年份均有出现。扁蓿豆、狭叶米口袋、斜茎黄芪等物种自第3年起迅速减少直至基本消失,反映出这些物种对氮富集高度敏感,结合前人对豆科-根瘤菌体系的研究,可以推测,这类物种对共生固氮的依赖程度较高,在无机氮水平显著升高后,其固氮系统容易受到抑制,而自身因植株矮小或蔓生参与上部冠层竞争的能力相对有限,因此在种间竞争中处于明显劣势[5,8,30]。披针叶黄华在各处理下始终为豆科优势种,说明不同豆科物种对长期养分添加的耐受能力存在明显差异。可能与其叶片和根系养分化学计量具有较强可塑性有关[31],使其在固氮与直接利用无机氮之间可能具备一定的调节能力,但具体机制仍有待以后从功能性状和固氮过程等方面深入比较。

4 结论

在呼伦贝尔草甸草原开展11年的氮磷养分添加试验表明,短期内(1和2年),氮和氮磷添加可促进呼伦贝尔草甸草原豆科功能群的增长,提高其相对盖度、相对生物量和地上生物量,但长期氮和氮磷添加则抑制豆科功能群的生长,显著降低了其相对盖度、相对生物量、地上生物量、重要值以及物种多样性;磷添加对上述指标均有正向作用,提高了豆科功能群在群落中的竞争力,但施磷并不能改变氮可利用性增加对豆科功能群的负面影响。就豆科物种而言,磷添加对黄芪属的糙叶黄芪、斜茎黄芪、草木樨状黄芪具有促进作用,披针叶黄华对氮、磷可利用性增加均具有适应性,对豆科功能群的稳定具有重要维持作用。本研究揭示了豆科功能群对长期氮磷输入的响应,为草地固氮植物维持和草地施肥管理可提供指导。

参考文献 References:

[1] Zhao Y Y, Liu Z F, Wu J G. Grassland ecosystem services: A systematic review of research advances and future directions. Landscape Ecology, 2020, 35(4): 793-814.

[2] Katoch R, Parmar V, Sankhyan N K, *et al*. Grasslands in focus: Evaluating and monitoring ecosystem services//Revealing ecosystem services through geospatial technologies: Beyond the surface. Cham: Springer Nature Switzerland, 2025: 59-80.

[3] Galloway J N, Townsend A R, Erisman J W, *et al*. Transformation of the nitrogen cycle: Recent trends, questions, and potential solutions. Science, 2008, 320(5878): 889-892.

[4] Han W J, Cao J Y, Liu J L, *et al*. Impacts of nitrogen deposition on terrestrial plant diversity: A Meta-analysis in China. Journal of Plant Ecology, 2019, 12(6): 1025-1033.

[5] Yang B J, Qiao N, Xu X L, *et al*. Symbiotic nitrogen fixation by legumes in two Chinese grasslands estimated with the ^{15}N dilution technique. Nutrient Cycling in Agroecosystems, 2011, 91(1): 91-98.

[6] Xie K Y, Wang Y X, Wan J C, *et al*. Mechanisms and factors affecting nitrogen transfer in mixed legume/grass swards: A review. Acta Prataculturae Sinica, 2020, 29(3): 157-170.
谢开云, 王玉祥, 万江春, 等. 混播草地中豆科/禾本科牧草氮转移机理及其影响因素. 草业学报, 2020, 29(3): 157-170.

[7] Tang J, Li W, Wei T, *et al*. Patterns and mechanisms of legume responses to nitrogen enrichment: A global Meta-analysis. Plants, 2024, 13(22): 3244.

[8] Tognetti P M, Prober S M, Báez S, *et al*. Negative effects of nitrogen override positive effects of phosphorus on grassland legumes worldwide. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2021, 118(28): e2023718118.

[9] Ren F, Song W M, Chen L, *et al*. Phosphorus does not alleviate the negative effect of nitrogen enrichment on legume performance in an alpine grassland. Journal of Plant Ecology, 2017, 10(5): 822-830.

[10] Vázquez E, Schleuss P M, Borer E T, *et al*. Nitrogen but not phosphorus addition affects symbiotic N_2 fixation by legumes in natural and semi-natural grasslands located on four continents. Plant and Soil, 2022, 478(1): 689-707.

[11] Shen H, Dong S K, Ditommaso A, *et al*. Eco-physiological processes are more sensitive to simulated N deposition in leguminous forbs than non-leguminous forbs in an alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau. Science of the Total Environment, 2020, 744: 140612.

[12] Yang Y F. Vegegraphy of China (Volume 18, Part 1: *Leymus chinensis* grassland). Beijing: Science Press, 2025.
杨允菲. 中国植被志(第十八卷第一册羊草草地). 北京: 科学出版社, 2025.

[13] Magurran A E. Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Publishing, 2003.

[14] R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R foundation for statistical

computing, 2021.

[15] Wickham H. Data analysis//ggplot2: Elegant graphics for data analysis. Cham: Springer International Publishing, 2016: 189-201.

[16] 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.

[17] Song L, Bao X M, Liu X J, *et al*. Nitrogen enrichment enhances the dominance of grasses over forbs in a temperate steppe ecosystem. Biogeosciences, 2011, 8(8): 2341-2350.

[18] Wang Y L, Niu G X, Rousk K, *et al*. Nitrogen addition drives local extinction of legumes in meadow steppe. Journal of Ecology, 2025. 113: 2248-2262.

[19] Luo Z P, Xie F. Mechanisms of nitrate regulation of symbiotic nitrogen fixation in legumes and rhizobia. Biotechnology Bulletin, 2019, 35(10): 34-39.
罗振鹏, 谢芳. 硝酸盐调控豆科植物与根瘤菌共生固氮的机制研究. 生物技术通报, 2019, 35(10): 34-39.

[20] Streeter J, Wong P P. Inhibition of legume nodule formation and N_2 fixation by nitrate. Critical Reviews in Plant Sciences, 1988, 7(1): 1-23.

[21] Yao Y B, Yuan H M, Wu G W, *et al*. Nitrogen fixation capacity and metabolite responses to phosphorus in soybean nodules. Symbiosis, 2022, 88(1): 21-35.

[22] Chen H, Wang R B, Pan Z Z, *et al*. Effects of nitrogen and phosphorus addition on plant biomass and species diversity in alpine meadows of the Gannan region. Chinese Journal of Grassland, 2025, 47(6): 1-9.
陈欢, 王瑞兵, 潘珍珍, 等. 氮磷添加对甘南高寒草甸植物生物量和物种多样性的影响. 中国草地学报, 2025, 47(6): 1-9.

[23] Zong N, Shi P L. Differential responses of community structure and production, and the sensitivities of different alpine grasslands to nitrogen addition. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(12): 4000-4010.
宗宁, 石培礼. 不同类型高寒草地群落结构与生产对施氮的响应及其敏感性. 生态学报, 2020, 40(12): 4000-4010.

[24] 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: 103984.

[25] Tian D S, Niu S L. A global analysis of soil acidification caused by nitrogen addition. Environmental Research Letters, 2015, 10(2): 024019.

[26] Stevens C J, Duprè C, Dorland E, *et al*. Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. Environmental Pollution, 2010, 158(9): 2940-2945.

[27] Wang Y B, Sun Y H, Ding W, *et al*. Effects and pathways of long-term nitrogen addition on plant diversity and primary productivity in a typical steppe. Chinese Journal of Plant Ecology, 2020, 44(1): 22-32.
王玉冰, 孙毅寒, 丁威, 等. 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.

[28] Tian Q Y, Liu N N, Bai W M, *et al*. A novel soil manganese mechanism drives plant species loss with increased nitrogen deposition in a temperate steppe. Ecology, 2016, 97(1): 65-74.

[29] Lan Z C, Bai Y F. Testing mechanisms of N-enrichment-induced species loss in a semiarid Inner Mongolia grassland: Critical thresholds and implications for long-term ecosystem responses. Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 2012, 367(1606): 3125-3134.

[30] Schwember A R, Schulze J, Del Pozo A, *et al*. Regulation of symbiotic nitrogen fixation in legume root nodules. Plants, 2019, 8(9): 333.

[31] Li Q, Philp J, Denton M D, *et al*. Stoichiometric homeostasis of N:P ratio drives species-specific symbiotic N fixation inhibition under N addition. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1076894.