

DOI: 10.11686/cyxb2019177

http://cyxb.magtech.com.cn

李子雁, 刘尊驰, 鄢创, 等. 内蒙古草原不同土壤 pH 条件下植物生物量和多样性的关系: 样带调查和控制实验的比较研究. 草业学报, 2020, 29(1): 38-49.

Li Z Y, Liu Z C, Yan C, *et al.* The biomass-diversity relationship depends upon soil pH variations in Inner Mongolian grasslands: Insight from comparison between gradient observations and manipulative experiments. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(1): 38-49.

内蒙古草原不同土壤 pH 条件下植物生物量和多样性的关系: 样带调查和控制实验的比较研究

李子雁¹, 刘尊驰¹, 鄢创², 张静静¹, 时新荣^{1,2}, 袁志友^{1,2*}

(1.西北农林科技大学,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,陕西 杨凌 712100;2.中国科学院水利部水土保持研究所,黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室,陕西 杨凌 712100)

摘要:生物量与多样性的关系一直是生态学研究热点问题,已有研究显示二者的关系受环境因子的影响,但是关于土壤 pH 变化对草原植物群落生物量和多样性的影响及其在样带空间调查实验与定点控制实验之间差异的研究还无报道。采用样带调查实验和控制实验相结合的方法,研究了在自然条件下内蒙古草原样带上植物群落生物量和多样性的关系变化及其与土壤 pH 的关系,同时通过外源添加硫酸或氢氧化钠溶液,研究人为改变土壤 pH 后草原植物群落生物量和多样性的关系变化,并比较样带调查实验和控制实验两种方法所得结果的差异及机制。研究结果表明:1)在样带空间梯度上,土壤 pH 变化主要受土壤类型、植被类型及干旱指数的影响。沿天然的 pH 梯度,地上生物量与土壤 pH 间呈现为显著的 U 型曲线关系,物种丰富度与土壤 pH 也呈显著的 U 型曲线关系,生物量与多样性二者之间为显著正相关关系;2)在定位的酸碱控制实验中,地上生物量与土壤 pH 间呈显著的上凸单峰曲线关系,物种丰富度与土壤 pH 之间也呈显著的单峰曲线关系,生物量与多样性的关系因植被类型而异:在荒漠草原二者为正相关,而在典型草原二者无显著相关性。可以看出,草原生物量和多样性与土壤 pH 密切相关,并且在样带上和控制实验中呈现出相反的结果,多样性和生物量的关系也不完全相同。两种研究方法出现差异的原因是样带观察反映的是生态系统长期适应的结果,而控制实验结果反映的是生态系统对环境变化的短期响应,这种时空尺度的差异造成了两种研究方法所得结果的不同。

关键词:控制实验;调查实验;土壤 pH;温带草原;生物量;多样性

*The biomass-diversity relationship depends upon soil pH variations in Inner Mongolian grasslands: Insight from comparison between gradient observations and manipulative experiments

LI Zi-yan¹, LIU Zun-chi¹, YAN Chuang², ZHANG Jing-jing¹, SHI Xin-rong^{1,2}, YUAN Zhi-you^{1,2*}

1.State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; 2.Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract: The relationship between biomass and diversity is a hot topic in ecological research. Although studies have found that this relationship is influenced by environmental factors, no study has tested the congruence of

* 收稿日期:2019-03-13;改回日期:2019-04-16

基金项目:国家自然科学基金面上项目(31570438),陕西省百人计划(A289021701),陕西省自然科学基金基础研究计划(2018JZ3002)和国家重点研发计划(2016YFA0600801)经费资助项目资助。

作者简介:李子雁(1994),女,河北涿鹿人,在读硕士, E-mail: 18792659836@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zzyuan@ms.iswc.ac.cn

biomass-diversity responses to changing soil pH obtained from studies using an observational approach and studies using manipulative experiments in grasslands. Here, we combined manipulative and observational approaches to investigate the biomass-diversity relationship response to soil pH in Inner Mongolian grasslands. We found: 1) Along a natural transect, soil pH was mainly affected by soil and grassland types, and aridity index. The relationship between aboveground biomass and soil pH showed a U-shaped curve. Species richness showed a significant U-shaped curve in relation to soil pH. Diversity was positively correlated to aboveground biomass. 2) In the acid/alkaline addition experiments, the relationship between aboveground biomass and soil pH was characterized by a one-peak curve. This was also true for species richness in relation to soil pH. The biomass-diversity relationship depended on grassland types: A positive correlation could be found in desert grasslands, but not in typical/meadow grasslands. Our study suggested that the relationships between biomass and diversity in temperate grasslands were dependent upon the variations in soil pH. The observation that results from manipulative experiments were opposite to those from observational studies might be attributed to the fact that the observations along transects reflect the results of long-term adaptation. In contrast, results from manipulative experiments reflect the short-term response to environmental changes.

Key words: manipulative experiments; observational studies; soil pH; temperate grasslands; biomass; diversity

生物量与多样性的关系是当今生态学研究的核心问题之一^[1-4]。植物群落的生物量是群落功能的代表性指标,多样性则是群落结构的表现形式,研究生物量与多样性的关系就是研究群落功能和结构的关系^[5]。作为土壤重要化学性质之一的土壤 pH 无论对生物量还是多样性都具有直接或间接的影响作用。近年来,由于大气酸沉降和过度氮添加导致的土壤 pH 下降、土壤盐基离子的流失和重金属活化^[6]以及多种原因导致土壤盐碱化日益严重,而这种变化对草原植物群落生物量和多样性的影响尚不明确。

梯度样带调查和定点控制实验是目前常用的两种预测生态系统对环境变化响应的研究方法,样带调查实验随机选择研究对象,可发现变量之间的相关性,但不能排除其他因素的影响;控制实验可以通过人为选择和控制变量,讨论小尺度空间对快速环境变化的短期影响机制^[7]。以往研究发现植物生物量与生物多样性关系的表现形式不同,包括单峰曲线、线性正相关、负相关和无显著相关等^[8],如单峰曲线能解释约 65% 的研究结果,而正相关是第二种最常见的关系模式^[9-11]。其中,在自然梯度的调查实验中,由于不同干扰和环境因子的作用,多样性与生物量间的关系产生了多种不同的结果^[12]。在控制实验中,多样性与生物量间的关系多表现为线性正相关,生物量随着物种丰富度的增加而增加^[13],符合“生态位互补理论”。

在我国内蒙古自治区,自西向东存在明显的气候、植被类型和土壤类型的梯度变化^[14],受降水和温度等因素的影响,可以预测,土壤 pH 也会形成自西向东的变化梯度。在 pH 梯度样带上,群落的结构和物种组成均是与环境长期适应的最优势组合,群落多样性和生物量随土壤 pH 的变化趋势受群落均匀度、密度的不同以及土壤养分的空间异质性的影响^[15],多样性与生物量的关系不一定都为正相关^[16]。在控制实验中,土壤 pH 的瞬时变化虽不足以引起物种组成和群落结构的变化,但土壤 pH 作为影响生物量与多样性的最主要因素,脱离天然的最适 pH,群落生物量和多样性可能均呈下降的趋势^[17],多样性和生物量可能会受土壤 pH 的影响而呈现出非线性关系。因此,可以预测天然的 pH 梯度样带调查实验和酸碱控制实验可能会产生两种不同的关于土壤 pH 与生物量和多样性的关系,以及不同的多样性和生物量关系^[18]。

本研究以样带调查实验和酸碱控制实验相结合的方法,研究我国北方温带草原群落生物量和多样性与土壤 pH 的关系,以及多样性与生物量之间关系受 pH 影响的程度,比较两种常用研究方法所得结果的异同,并探讨相关机制。拟回答的问题有:1)我国北方温带草原天然土壤 pH 梯度及其与主要环境因子间的关系;2)样带调查实验和酸碱控制实验中,植物群落生物量、多样性与土壤 pH 间的关系对比,是否一致?3)样带调查实验和酸碱控制实验中,植物群落生物量和多样性间的关系是否存在差异?

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本实验研究区域位于内蒙古自治区。根据内蒙古地区 100 个气象站的多年气象资料,内蒙古地区自西向东降水量逐级递增,存在明显的降水量梯度,西南部地区年均降水量约为 200 mm,部分地区年均降水量在 150 mm 以下(沙漠地区除外),而东北部地区年均降水量在 400 mm 左右,部分地区年均降水量可达 500 mm 以上。年平均气温由西向东逐渐递减,年平均气温最高可达 10.1 °C,最低约为-4.0 °C,干旱指数逐渐升高(干旱指数 0.10~0.20 为干旱区,0.20~0.50 为半干旱区,0.50~0.65 为干性半湿润区^[19])。植被类型自西向东由荒漠草原、典型草原向草甸草原过渡(表 1)。荒漠草原建群种由旱生丛生小禾草组成,常混生大量旱生小半灌木;典型草原建群种由典型旱生植物组成,以丛生禾草为主,伴生有中旱生杂类草及根茎苔草(*Carex* spp.),或混生旱生灌木或小半灌木;草甸草原由多年生丛生禾草及根茎性禾草占优势。土壤类型自西向东的过渡大致为棕钙土、栗钙土、黑钙土^[20-21]。

1.2 样带设置

2016 年 10 月,沿降水逐级递增的梯度,自西南→东北方向选取从杭锦旗至额尔古纳地形开阔、植被类型具有代表性的观测样点共 9 个,每个点建立大小为 50 m×50 m 的围封样地,剔除放牧干扰,形成跨度约 1430 km 的调查样带,体现植被类型由荒漠草原→典型草原→草甸草原的过渡,其中每种植被类型各 3 个重复。地理区域范围为 39°46′33″-50°10′23″ N、108°39′53″-119°23′43″ E,海拔为 520~1536 m,年降水量变化范围为 229~356 mm,年平均气温为-1.54~7.31 °C,干旱指数 0.256~0.495(表 1)。

1.3 研究方法

2017 年 4-5 月,在杭锦旗到额尔古纳 9 个围封样地中,各设置 4 个 2 m×2 m 的调查样方。分别在 3 种植被类型的样地中各选取一块样地设置酸碱控制实验,在四子王旗、东乌旗和额尔古纳 3 个围封样地中,根据 Chen 等^[6]在锡林浩特所做的加酸梯度实验,分别设置 6 个 2 m×2 m 的酸碱控制实验样方,酸处理样方内施加 H⁺ 浓度为 8.28 mol·m⁻² 的稀硫酸溶液,碱处理样方内施加 OH⁻ 浓度为 8.28 mol·m⁻² 的氢氧化钠稀溶液(拟改变土壤 pH±1 个单位),每组设置 3 个重复,与样带调查样方进行拉丁方随机排列,样方之间设置 2 m 的缓冲带。样带调查样方共 36 个,酸碱控制实验样方共 18 个,9 个样地共 54 个样方。

2017 年 8 月沿由杭锦旗到额尔古纳的路线进行采样,采用 0.75 m×0.75 m 的物种调查框,利用草原群落学调查方法,调查样方内出现的物种,记录每个物种的盖度、多度、平均高度以及出现的频度,每个样方的物种丰富度,同时记录样地的经纬度、海拔、草原群落类型和土壤类型。根据草原植物的生理形态特征,将不同的草原植物分成禾草、非禾草(禾本科植物、非禾本科植物)两个功能型,采用收割法获得地上生物量。植物样品在 65 °C 的烘箱内烘干至恒重,利用电子天平称量其干重。在每个样方中随机选取两个取样点,用直径 7 cm 根钻取 0~30 cm 土层土壤,0~10 cm 为第一层,10~30 cm 为第二层,各取 2 份土芯。每样方中相同层次的 2 份土芯混合作为该样方测定土样(取样时除去土壤表面动植物残体)。取少许土样盛放于铝盒,用于含水量的测定,其余土壤过 2 mm 筛以挑取植物根系,无根部分风干研磨用于土壤理化性质的测定。酸碱度用 pH 计测定:称取通过 2 mm 筛孔的风干土壤 10.0 g 于 50.0 mL 高型烧杯中,加入 25 mL 纯水,用玻璃棒剧烈搅动 1~2 min,静置 30 min,此时应避免空气中氨或挥发性酸气体等的影响,然后用 pH 计测定。

1.4 气象数据的获取和处理

本研究采用的气象数据均由中国气象数据网国家气象科学共享服务平台下载,利用样地坐标使用 ArcGIS 软件进行 Kriging 插值法^[22]提取样地年均降水量和年均气温。干旱指数即年降水量与潜在蒸发能力的比值,干旱指数数据由 CGIAR-CSI 网站下载,利用 ArcGIS 软件提取。

1.5 多样性指数和重要值的计算

群落植物多样性指数的计算采用物种丰富度,重要值(优势度)是表征物种在群落中地位和作用的重要指标,本研究采用的计算公式如下:

表 1 样地基本情况
Table 1 Background information of studied plots

样地 Site	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude (m)	年均温 Mean annual temperature (°C)	年降水量 Mean annual precipitation (mm)	干旱 指数 Aridity index	草原类型 Grassland type	土壤类型 Soil type	有机碳含量 Organic carbon content (g • kg ⁻¹)	全氮含量 Total nitrogen content (g • kg ⁻¹)	碳氮比 C/N	全磷含量 Total phosphorus content (mg • kg ⁻¹)
杭锦旗 Hangjinqi	39°46'33"	108°39'53"	1416	7.31	275	0.304	荒漠草原 Desert grassland	棕钙土 Brown cal- cic soil	10.00	1.05	9.55	320
达拉旗 Damoqi	41°42'2"	110°5'60"	1536	5.17	230	0.297	荒漠草原 Desert grassland	淡栗钙土 Light chestnut soil	15.80	2.05	7.71	298
四子王旗 Siziwangqi	41°56'8"	111°58'28"	1505	3.39	275	0.264	荒漠草原 Desert grassland	暗栗钙土 Dark chestnut soil	15.60	2.13	7.33	289
东苏旗 Dongsuqi	43°49'42"	113°57'27"	1072	2.12	252	0.256	典型草原 Typical grassland	棕钙土 Brown calcic soil	8.18	1.25	6.54	204
锡林浩特 Xilinhot	43°56'28"	115°51'37"	1091	2.47	258	0.325	典型草原 Typical grassland	栗钙土 Chestnut soil	30.20	2.95	10.20	268
东乌旗 Dongwuqi	45°34'47"	116°57'22"	848	1.44	272	0.309	典型草原 Typical grassland	淡黑钙土 Light chernozem	21.70	2.68	8.09	353
鄂温克旗 2 Ewenkeqi2	48°32'59"	119°6'31"	691	-0.58	335	0.431	草甸草原 Meadow grassland	石灰性黑钙土 Calcic chernozem	23.10	2.58	8.96	195
鄂温克旗 1 Ewenkeqi1	48°55'59"	119°41'21"	705	-0.93	355	0.469	草甸草原 Meadow grassland	石灰性黑钙土 Calcic chernozem	13.90	1.03	13.60	185
额尔古纳 Eergana	50°10'23"	119°23'43"	520	-1.54	341	0.495	草甸草原 Meadow grassland	黑钙土 Chernozem	23.80	2.53	9.44	155

$$\text{物种丰富度 } S = N(\text{样方内出现的物种总数目}) \quad (1)$$

$$\text{重要值} = (\text{相对多度} + \text{相对高度} + \text{相对盖度})/3 \quad (2)$$

1.6 数据处理

统计分析使用 RGui(3.5.2)软件,在进行数据分析之前,对各类数据进行正态分布检验(单个样本 K-S 检验),检验数据均符合正态分布。采用单因素方差分析,分析土壤 pH、草原植物群落生物量和多样性的差异。将干旱指数、年均温、年降水、植被类型、土壤类型和土壤 pH 代入逐步回归模型(stepwise),剔除对于回归方程没有显著影响或具有多重共线性的变量,得出影响土壤 pH 的主要环境因素^[23]。利用回归分析,分析生物量、多样性与土壤 pH 的关系,以及生物量与多样性的关系。采用 Canoco(5.0)软件,对生物量和多样性与年均温、年降水、干旱指数、土壤 pH 和土壤养分等环境因子之间的相关性进行冗余分析(redundancy analysis, RDA)。

2 结果与分析

2.1 样带观察

2.1.1 土壤 pH 在样带随天然水热梯度的变化 样带上,土壤 pH 具有显著性差异,在干旱梯度 0.256~0.495 内,表层土壤 pH 自西向东逐渐降低,变化范围为 6.60~8.90,平均值为 7.60,变异系数为 11.9%。将自变量干旱指数(x_1)、年均温(x_2)、年降水(x_3)、草原类型(x_4)、土壤类型(x_5)和因变量土壤 pH(y)代入逐步回归模型,由于变量对于回归方程没有显著影响或变量间具有多重共线性, x_2 和 x_3 被剔除,得到关于干旱指数、植被类型、土壤类型与土壤 pH 的回归模型^[24](表 2)。方程显示干旱指数每升高 0.1 个单位,土壤 pH 大约升高 0.759 个单位。

表 2 样带上不同点土壤 pH 与环境条件的逐步回归

Table 2 Results of stepwise regression for soil pH and environment conditions along the transect

系数 Coefficients	估量 Estimate	标准误差 Standard error	t 值 t value	P 值 P value
截距 Intercept	8.120	0.314	25.90	<0.001
干旱指数 Aridity index (x_1)	7.590	1.550	4.90	<0.001
草原类型 Grassland type (x_4)	-1.210	0.143	-8.45	<0.001
土壤类型 Soil type (x_5)	-0.198	0.051	-3.87	<0.001

剩余标准误差 Residual standard error:0.362;自由度 Degrees of freedom:32;多重 R^2 Multiple R-squared:0.853;调整 R^2 Adjusted R^2 :0.839;F 值 F :61.8.

2.1.2 在样带上沿土壤 pH 梯度生物量与多样性的关系 对样带调查的 36 个样方的结果进行单因素方差分析,不同土壤 pH 梯度地上生物量、禾草重要值、非禾草重要值、物种丰富度均存在显著性差异,呈现自西向东先降低后升高的趋势(表 3)。

沿土壤 pH 梯度草原植物群落生物量的变化,沿 pH 梯度样带,草原植物群落地上生物量的差异显著(表 3)。在干旱梯度 0.256~0.495 内,植物群落地上生物量的变化范围为 47.7~169.0 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,平均值为 95.4 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,变异系数为 52.3%。回归分析可知,地上生物量与土壤 pH 间呈现 U 型曲线关系(图 1),当土壤 pH 为 7.60 时,草原植物群落地上生物量最小约为 49.8 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$,土壤 pH 大于或小于 7.60 地上生物量均呈现增大的趋势($R^2=0.391, P<0.001$)。

沿土壤 pH 梯度草原植物群落多样性的变化,沿 pH 梯度样带,草原植物群落物种丰富度存在显著性差异(表 3)。在干旱梯度 0.256~0.495 范围内,物种丰富度的变化范围为 6.0~13.8,平均值为 9.72,变异系数为 32.9%。通过回归分析可知,物种丰富度与土壤 pH 间的关系为 U 型曲线关系(图 1),当土壤 pH 为 7.70 时,草原植物群落的物种丰富度最小约为 6.99,而随着土壤 pH 的升高或降低群落的物种丰富度逐渐增大($R^2=0.273, P<0.01$)。

表 3 样带上 9 个点土壤 pH、生物量和多样性的比较

Table 3 Results of one-way ANOVA of soil pH, biomass and diversity along the transect

样地 Site	土壤 pH Soil pH		地上生物量 Aboveground biomass (g · m ⁻²)	重要值 Important value		物种丰富度 Species richness
	0~10 cm	10~30 cm		禾草 Gramineae	非禾草 Non-gramineae	
杭锦旗 Hangjinqi	8.90±0.038d	9.00±0.064d	169.0±23.20b	0.278±0.096ab	0.722±0.096de	13.70±1.08c
达茂旗 Damaoqi	8.67±0.067d	8.88±0.082d	77.8±14.50a	0.304±0.075abc	0.696±0.075cde	9.25±2.68ab
四子王旗 Siziwangqi	8.22±0.059c	8.65±0.053cd	92.2±3.63a	0.251±0.054a	0.749±0.054e	8.25±0.43ab
东苏旗 Dongsuqi	7.23±0.196b	8.55±0.489cd	58.4±15.40a	0.362±0.094abcd	0.638±0.094bcde	10.50±2.50bc
锡林浩特 Xilinhaote	8.34±0.159c	8.71±0.132d	88.9±9.17a	0.449±0.118cd	0.551±0.118bc	6.00±1.22a
东乌旗 Dongwuqi	6.82±0.180a	7.74±0.600b	47.7±13.60a	0.613±0.085e	0.387±0.085a	9.75±1.09b
鄂温克旗 2 Ewenkeqi2	6.60±0.117a	6.70±0.101a	163.0±56.30b	0.423±0.301bcd	0.577±0.301bcd	13.80±2.28c
鄂温克旗 1 Ewenkeqi1	6.74±0.073a	6.76±0.058a	68.1±43.20a	0.472±0.088d	0.528±0.088b	7.25±2.28ab
额尔古纳 Eerguna	6.88±0.434a	7.87±1.090bc	93.5±25.60a	0.406±0.045bcd	0.594±0.045bcd	9.00±2.55ab

注：表中数据为均值±标准差；不同小写字母表示不同样地间在 0.05 水平差异显著。

Note: Data in the table are mean±standard deviation. Lowercase letters represent the difference within the different sites at 0.05 level.

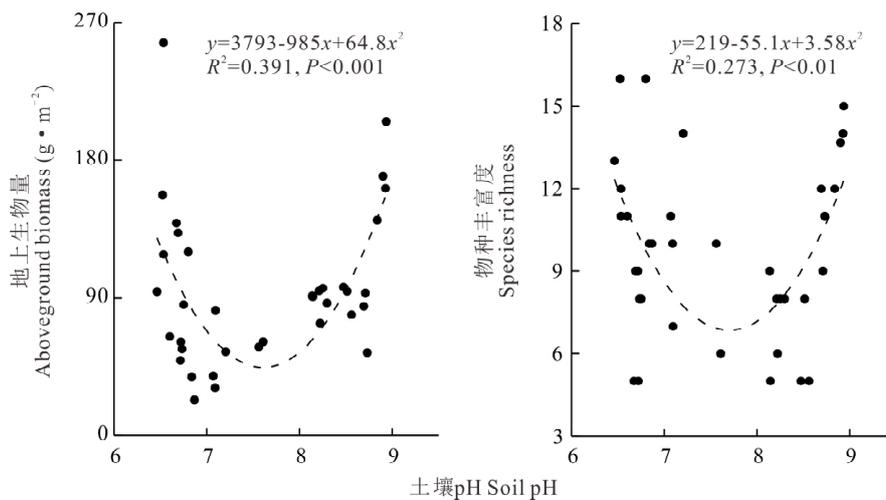


图 1 在样带上沿 pH 梯度生物量和多样性与土壤 pH 的关系

Fig.1 Relationship between biomass, diversity and soil pH along the pH gradient transect

沿土壤 pH 梯度样带生物量和多样性的关系,对生物量与物种丰富度间进行回归分析(图 2),生物量与物种丰富度间呈显著正相关($R^2 = 0.133, P < 0.05$),生物量随物种丰富度的增加而增大。对生物量和多样性与多种环境因子,包括年均温、年降水、干旱指数、土壤有机碳、全氮、全磷含量、碳氮比和表层土壤 pH(表 1 和表 3),进行冗余分析。结果表明,环境因子总体上可以解释 66.7%生物量和多样性的变化,其中年降水量对生物量和多样性的变化的解释量最大,达到了 30.5%,其次是碳氮比和土壤 pH,解释量分别为 11.8%和 6.2%。由 RDA 排序图可以看出(图 3),生物量与物种丰富度随年降水量的增加而增加($P < 0.01$),碳氮比和土壤 pH 与生物量和多样性成正比($P < 0.05$),而其他因子对生物量和多样性的变化影响不显著。

2.2 控制实验

2.2.1 酸碱处理对土壤 pH 的影响

对进行酸碱控制的 3 个实验样地的土壤表层 pH 进行方差分析,酸碱处理后样方与对照样方之间 0~30 cm 土壤 pH 差异显著(图 4)。酸处理可使 0~10 cm 土壤 pH 平均降低 1.69 个单位,10~30 cm 土壤 pH 平均降低 0.67 个单位;碱处理可使 0~10 cm 土壤 pH 平均升高 1.79 个单位,10~30

cm 土壤 pH 平均升高 0.27 个单位。

2.2.2 酸碱处理对生物量的影响 对 3 种植被类型样地进行酸碱处理后植物群落生物量进行方差分析(表 4),结果显示,不同处理对 3 种植被类型生物量均产生了显著影响,施酸或施碱处理造成植物群落地上生物量的显著降低,对照处理下生物量最大。

2.2.3 酸碱处理对多样性的影响 对控制实验禾草和非禾草重要值的方差分析显示(表 4),酸碱处理对荒漠草原禾草、非禾草重要值的影响显著,施酸或施碱禾草的重要值增加,非禾草的重要值降低。典型和草甸草原禾草、非禾草重要值变化不显著。对不同样地酸碱控制实验植物群落多样性进行方差分析,显示施酸或施碱处理后荒漠草原和典型草原群落物种丰富度均显著降低;草甸草原不同处理间群落物种丰富度差异不显著。

2.2.4 控制实验中生物量与 pH 之间的关系 回归分析表明不同样地生物量与表层土壤 pH 之间的关系呈现显著的单峰曲线关系(图 5)。在荒漠草原的酸碱控制实验,当土壤 pH 为 8.03 时,生物量达到最大约为 $86.6 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,pH 的增大或减少都会导致地上生物量的降低($R^2 = 0.944, P < 0.001$);在典型草原,当土壤 pH 为 5.25 时,生物量达到最大约为 $53.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,pH 的增大或减少都会导致生物量的降低($R^2 = 0.735, P < 0.01$);在草甸草原,当土壤 pH 为 6.55 时,生物量达到最大约为 $84.7 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,pH 的增大或减少都会导致生物量的降低($R^2 = 0.709, P < 0.05$)。

2.2.5 控制实验植物群落物种丰富度等多样性指数与 pH 的关系 回归分析表明,在荒漠草原和典型草原的酸碱控制实验中物种丰富度与表层土壤 pH 间的关系呈现显著的单峰曲线关系(图 6),荒漠草原物种丰富度与表层土壤 pH 的二项拟合曲线极值处所对应的 pH 是 7.70,pH 变大或变小曲线均呈现下降趋势;典型草原物种丰富度与表层土壤 pH 的二项拟合曲线极值处所对应的 pH 是 7.12,pH 变大或变小曲线均呈现下降趋势。在草甸草原进行的酸碱控制实验中物种丰富度与表层土壤 pH 间也呈现相同的单峰曲线关系,但结果不显著。

2.2.6 控制实验下随土壤 pH 变化生物量和多样性之间的关系 对生物量与物种丰富度间进行回归分

析,可知荒漠草原的生物量与物种丰富度呈显著的线性正相关(图 7),生物量随着物种丰富度的增大而增大;典型草原的地上生物量与物种丰富度等多样性指数间无显著相关关系。

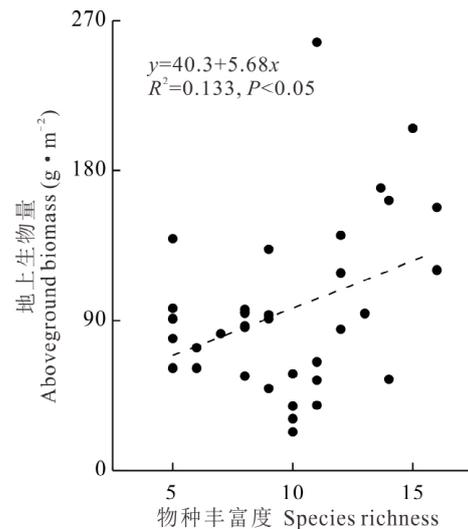


图 2 在样带上沿 pH 梯度生物量与物种丰富度的关系

Fig.2 Relationship between biomass and species richness along the pH gradient transect

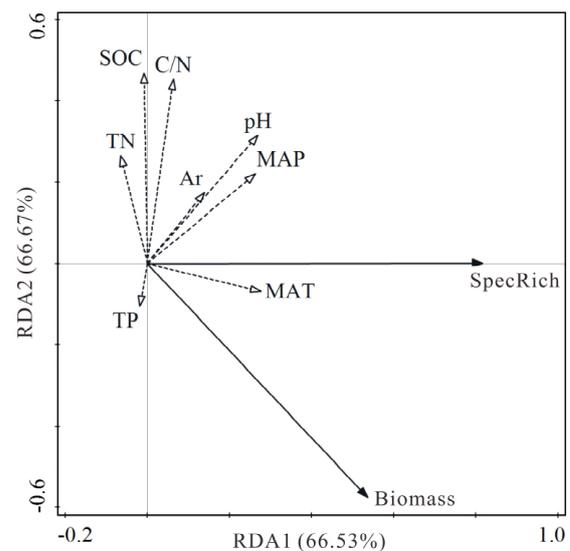


图 3 生物量和物种丰富度与各种环境因子的 RDA 排序

Fig.3 RDA ordination of biomass, species richness and environmental factors

Biomass, SpecRich, MAT, MAP, Ar, SOC, TN, C/N, TP, pH 分别代表生物量、物种丰富度、年均温、年降水量、干旱指数、有机碳、全氮含量、碳氮比、全磷和土壤 pH。Biomass, SpecRich, MAT, MAP, Ar, SOC, TN, C/N, TP and pH represent biomass, species richness, mean annual temperature, mean annual precipitation, aridity index, organic carbon, total nitrogen, carbon nitrogen ratio, total phosphorus and soil pH.

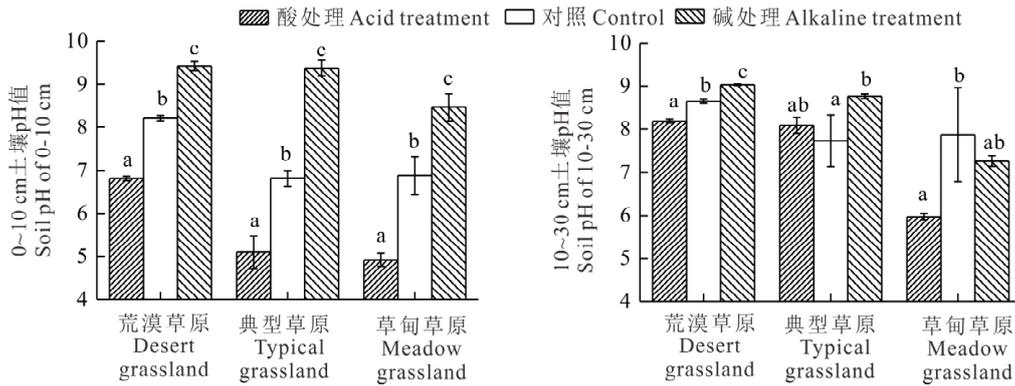


图 4 酸碱控制实验不同土层土壤 pH 的变化

Fig.4 Changes in soil pH in different soil layers under acid/alkaline manipulative experiments

图中不同小写字母表示不同处理在 0.05 水平差异显著。Lowercase letters represent the difference within different treatments at 0.05 level.

表 4 酸碱处理对土壤 pH、生物量和多样性的影响

Table 4 Effect of acid/alkaline addition on soil pH, biomass and diversity

项目 Item	处理 Treatment	土壤 pH Soil pH		地上生物量 Aboveground biomass (g · m ⁻²)	重要值 Important value		物种丰富度 Species richness
		0~10 cm	10~30 cm		禾草 Gramineae	非禾草 Non-gramineae	
荒漠草原 Desert grasslands	对照 Control	8.22±0.059	8.65±0.053	92.2±3.63	0.251±0.054	0.748±0.054	8.25±0.433
	酸处理 Acid addition	6.81±0.048**	8.19±0.046**	36.2±3.01**	0.361±0.015**	0.639±0.015**	7.33±0.471**
	碱处理 Alkaline addition	9.43±0.105**	9.03±0.017**	20.3±1.96**	0.701±0.024**	0.299±0.024**	4.67±0.471**
典型草原 Typical grassland	对照 Control	6.82±0.180	7.74±0.600	47.7±13.60	0.613±0.085	0.387±0.085	9.75±1.090
	酸处理 Acid addition	5.10±0.383**	8.09±0.190	53.7±5.88*	0.547±0.107	0.453±0.107	6.00±0.000**
	碱处理 Alkaline addition	9.38±0.180**	8.77±0.488	20.7±2.38*	0.527±0.174	0.473±0.174	5.67±1.250**
草甸草原 Meadow grasslands	对照 Control	6.88±0.434	7.87±1.090	83.7±13.30	0.406±0.045	0.594±0.045	9.00±2.550
	酸处理 Acid addition	4.93±0.152**	5.97±0.079	52.5±16.60*	0.397±0.032	0.603±0.032	10.00±1.410
	碱处理 Alkaline addition	8.47±0.315**	7.26±0.120	41.4±8.12*	0.440±0.137	0.560±0.137	9.67±1.700

注:表中数据为均值±标准差;“*”和“**”分别表示对照与酸碱处理间差异显著(P<0.05)或极显著(P<0.01)。

Note: Data in the table are mean±standard deviation. “*” and “**” mean significant difference at level of P<0.05 or P<0.01 among control and acid or alkaline addition, respectively.

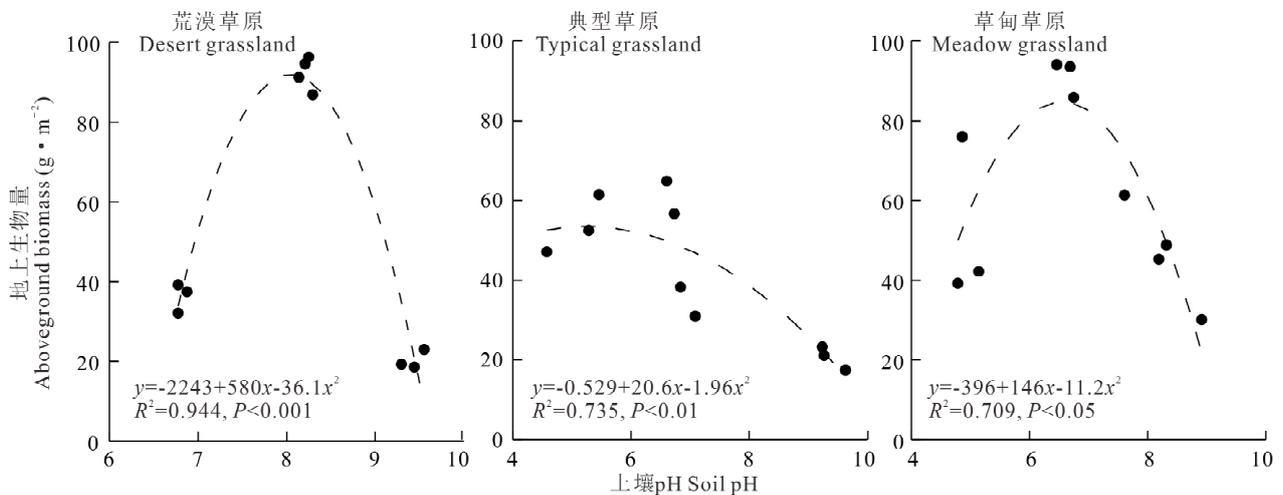


图 5 酸碱控制实验中地上生物量与土壤 pH 的关系

Fig.5 Relationship between aboveground biomass and soil pH in manipulative experiments

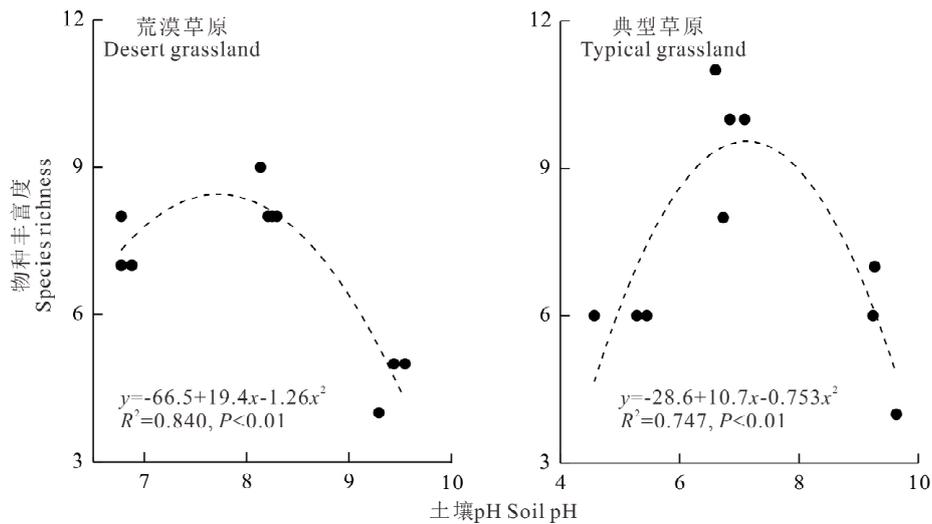


图6 控制实验多样性与土壤 pH 的关系

Fig.6 Relationship between diversity and soil pH in manipulative experiments

3 讨论

我国北方温带草原沿温度和降水梯度,形成了独特的自西向东逐渐减低的土壤 pH 梯度,与 Sun 等^[25]在中国东北样带(Northeast China transect)研究的土壤 pH 变化趋势相似。土壤 pH 随干旱指数的升高而升高,而干旱指数、温度和土壤 pH 是土壤碳氮磷的重要驱动因素^[19]。在样带尺度上,草原植物群落生物量和多样性与土壤 pH 间均呈现 U 型曲线关系,生物量与多样性间呈正相关关系;而在酸碱控制实验中,生物量和多样性与土壤 pH 间呈现单峰曲线关系,生物量与多样性的关系在荒漠草原的控制实验中呈正相关关系,在典型草原控制实验中却无显著的相关性,两种实验方法所得结果相反。Yuan 等^[26]的研究认为,土壤养分含量与气候变化的关系在控制实验和调查实验中可能得到相悖的结论,本实验研究结果与其理论推导结论一致。

在 pH 梯度样带上,草原植物群落生物量和多样性与土壤 pH 间呈现 U 型曲线关系,是由于样带调查实验反映的是生态系统长期适应的结果,群落多样性和生物量受群落均匀度、密度的不同以及土壤养分的空间异质性的影响,表现出随土壤 pH 的升高先降低后升高的趋势。生物量与多样性间呈正相关关系,受年降水量、碳氮比土壤 pH 等因素的综合影响。在许多研究中,认为生物量与物种丰富度间正相关^[27-28],然而在不同生态系统中由于环境因子的作用,生物量和多样性之间的关系并没有固定的规律^[29]。Kahmen 等^[30]对环境干扰的研究发现,地下生物量与物种丰富度间呈现正相关关系,而地上生物量与物种丰富度间呈现负相关关系。Klironomos 等^[31]对丛枝菌根对生物量和多样性影响的研究认为,生物量和多样性的关系在一定范围内呈正相关,超过环境的容纳力,生物量随物种丰富度的增加逐渐趋近水平,而丛枝菌根的存在降低了群落的饱和物种数。由此可见,生物量和多样性的关系与生态系统中的限制因子关系紧密。自然梯度上的观测实验往往不为研究单一环境条件的变化而设计,允许潜在的因素影响实验结果,即因为影响植物群落功能的因素很多,在物种多样性的实验中只

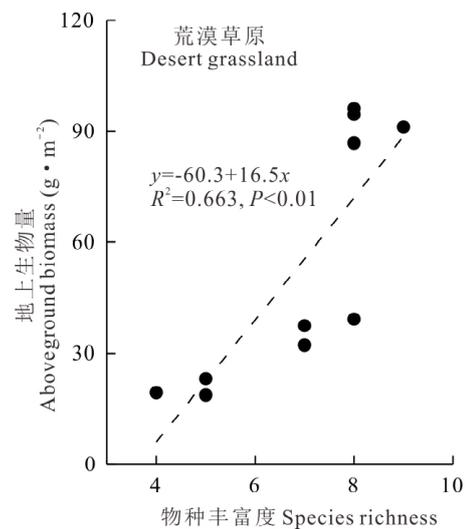


图7 控制实验中地上生物量与多样性的关系

Fig.7 Relationship between aboveground biomass and diversity in manipulative experiments

观测部分或者一种因素, 在实验中真正起到关键作用的因素可能被忽略^[32]。

在酸碱控制实验中, 生物量和多样性与土壤 pH 间呈现单峰曲线关系, 原因在于酸碱控制实验反映了植物群落应对短期土壤 pH 变化的快速响应, 土壤 pH 的快速增大或减小均不利于植物群落的生存, 群落生物量和多样性均呈下降的趋势^[6]。生物量与多样性的关系在荒漠草原的控制实验中呈正相关关系, 在典型草原控制实验中却无显著的相关性, 造成这一差异的原因在于, 荒漠草原的非禾本科物种具有较高的重要值(表 4), 是群落生物量的主要组成部分, 土壤 pH 的升高和降低导致非禾本科植物重要值显著降低, 群落的物种丰富度越小生物量越低, 这也符合“生态位互补理论(nichecomplementary effect)”^[33]; 而典型草原的禾本科物种具有较高的重要值, 是群落生物量的主要组成部分, 土壤 pH 的变化对禾本科物种的重要值没有产生显著的影响, 其他非禾本科物种的增加或减少对群落生物量影响不大, 群落的多样性变化对生物量没有显著影响, 二者不存在相关性, 这与“冗余种”理论相吻合^[34-35]。生物量和多样性的关系受限制因子的影响, 在酸碱控制实验中, 人为地使土壤 pH 成为了草原群落的主要限制因子, 生物量和多样性与土壤 pH 的关系呈现相同的单峰曲线关系, 随土壤 pH 的降低与升高生物量和多样性均呈下降趋势, 实验处理状态下并没有达到环境最大容纳力, 因此多样性与生物量呈正相关关系。此外, 控制实验人工地选择物种具有取样的积极选择效应, 即从物种库中选取的物种数越多, 生物量高的物种出现的几率就会相应增加, 使系统生物量随之升高, 并不是物种多样性的增加造成的^[36]。

在大尺度梯度样带调查实验中环境因子的空间异质性影响群落生物量和多样性与土壤 pH 的关系, 符合“环境异质性假说”, 而在控制实验中生物量和多样性的关系可能反映了草原植物群落对土壤 pH 条件变化的真实快速的反应。如果控制实验可以进行足够长的时间, 调查实验和控制实验之间的差异可能会减少, 因为群落内的长期相互作用可能使植物物种向着天然梯度的方向发展。然而, 这一过程将是十分漫长的, 在实验样地中可能发生植物物种替代或群落结构变化以达到类似于天然 pH 梯度变化的结果, 这在人类时间尺度上是不可能的。由于植物物种对环境条件反作用会改变长期实验的效应, 生物量和多样性在短期控制实验中的响应可能不适用于长期的控制实验。调查研究可以更好地指示生态系统群落多样性和生物量与土壤 pH 的关系在多种环境条件的影响下, 较长时间尺度(世纪到数百万年)上的变化。控制实验可以更好地预测土壤 pH 条件对群落多样性和生物量的短期影响^[7, 26]。

4 结论

本研究通过样带空间调查与定点控制实验的对比研究, 分析了内蒙古草原植物群落生物量和多样性的关系变化, 及其与土壤 pH 的关系在自然条件下和人为改变土壤 pH 的差异及机制。可以看出, 草原生物量和多样性与土壤 pH 密切相关, 并且在样带上和控制实验中呈现出相反的结果, 多样性和生物量的关系也不完全相同。样带调查实验反映了草原生态系统植物群落适应天然的水热和 pH 梯度条件等长期变化的结果, 酸碱控制实验展示了不同植被类型草原植物群落应对瞬时土壤 pH 条件变化的短期响应, 时空尺度的差异造成了两种研究方法所得结果的不同。因此, 样带空间调查实验和定点控制实验作为生态学研究的两种主要手段, 前者适用于时空大尺度变化的研究, 后者适用于小尺度范围瞬时环境变化的讨论。

参考文献 References:

- [1] Ammer C. Diversity and forest productivity in a changing climate. *New Phytologist*, 2019, 221(1): 50-66.
- [2] Symstad A J, Chapin F S, Wall D H, *et al.* Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning. *Bioscience*, 2003, 53(1): 89-98.
- [3] Loreau M. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos*, 2000, 91(1): 3-17.
- [4] Zheng X X, Jin T T, Mu L F, *et al.* The Relationship between plant species richness in Hulunbeier grassland and biomass and environmental factors. *Chinese Journal of Grassland*, 2008, 30(6): 74-81.
郑晓翻, 靳甜甜, 木丽芬, 等. 呼伦贝尔草原物种多样性与生物量、环境因子的关系. *中国草地学报*, 2008, 30(6): 74-81.
- [5] Zhu Y, Kang M Y, Liu Q R, *et al.* Relationship between biodiversity and aboveground biomass in alpine meadow on Mt. Helan, China. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2007, 13(6): 771-776.
朱源, 康慕谊, 刘全儒, 等. 贺兰山高山草甸生物多样性和地上生物量的关系. *应用与环境生物学报*, 2007, 13(6): 771-

776.

- [6] Chen D M, Lan Z C, Bai X, *et al.* Evidence that acidification-induced declines in plant diversity and productivity are mediated by changes in below-ground communities and soil properties in a semi-arid steppe. *Journal of Ecology*, 2013, 101(5): 1322–1334.
- [7] Li M C, Zhu J J, Sun Y R. Uncertainty analysis in physio-ecological response of plant to climate change. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2009, 29(1): 207–214.
李明财, 朱教君, 孙一荣. 植物对气候变化生理生态响应的不确定性分析. *西北植物学报*, 2009, 29(1): 207–214.
- [8] Zheng X X, Wang R D, Jin T T, *et al.* Relationships between biodiversity and biomass under different regimes of grassland use in Hulunbeir, Inner Mongolia. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, 28(11): 5392–5400.
郑晓翻, 王瑞东, 靳甜甜, 等. 呼伦贝尔草原不同草地利用方式下生物多样性与生物量的关系. *生态学报*, 2008, 28(11): 5392–5400.
- [9] Waide R B, Willig M R, Steiner C F, *et al.* The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 1999, 30(1): 257–300.
- [10] Mittelbach G G, Steiner C F, Scheiner S M, *et al.* What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 2001, 82(9): 2381–2396.
- [11] Veen C G F, Putten W H V D, Bezemer T M. Biodiversity-ecosystem functioning relationships in a long-term non-weeded field experiment. *Ecology*, 2018, 99(8): 1836–1846.
- [12] Jiang L, Wan S, Li L. Species diversity and productivity: Why do results of diversity-manipulation experiments differ from natural patterns? *Journal of Ecology*, 2010, 97(4): 603–608.
- [13] Bai Y F, Li L H, Wang Q B, *et al.* Changes in plant species diversity and productivity along gradients of precipitation and elevation in the Xilin River basin, Inner Mongolia. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2000, 24(6): 667–673.
白永飞, 李凌浩, 王其兵, 等. 锡林河流域草原群落植物多样性和初级生产力沿水热梯度变化的样带研究. *植物生态学报*, 2000, 24(6): 667–673.
- [14] Wang S P, Zhou G S, Lü Y C, *et al.* Distribution of soil carbon, nitrogen and phosphorus along Northeast China Transect (NECT) and their relationships with climatic factors. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2002, 26(5): 513–517.
王淑平, 周广胜, 吕育财, 等. 中国东北样带(NECT)土壤碳、氮、磷的梯度分布及其与气候因子的关系. *植物生态学报*, 2002, 26(5): 513–517.
- [15] Storch D, Bohdalková E, Okie J. The more-individuals hypothesis revisited: The role of community abundance in species richness regulation and the productivity-diversity relationship. *Ecology Letters*, 2018, 21(6): 920–937.
- [16] He J S, Fang J Y, Ma K P, *et al.* Biodiversity and ecosystem productivity: Why is there a discrepancy in the relationship between experimental and natural ecosystems? *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2003, 27(6): 835–844.
贺金生, 方精云, 马克平, 等. 生物多样性与生态系统生产力: 为什么野外观测和受控实验结果不一致? *植物生态学报*, 2003, 27(6): 835–844.
- [17] Chen D M, Wang Y, Lan Z C, *et al.* Biotic community shifts explain the contrasting responses of microbial and root respiration to experimental soil acidification. *Soil Biology & Biochemistry*, 2015, 90: 139–147.
- [18] Chase J M, Leibold M A. Spatial scale dictates the productivity-biodiversity relationship. *Nature*, 2002, 416: 427–430.
- [19] Jiao F, Shi X R, Han F P, *et al.* Increasing aridity, temperature and soil pH induce soil C–N–P imbalance in grasslands. *Scientific Reports*, 2016, 6: e19601.
- [20] Fan J W, Wang K, Harris W, *et al.* Allocation of vegetation biomass across a climate-related gradient in the grasslands of Inner Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 2009, 73(4/5): 521–528.
- [21] Office of Soil Survey of Inner Mongolia Autonomous Region. *Soil taxonomy of Inner Mongolia, China*. Beijing: China Agriculture Press, 1994.
内蒙古自治区土壤普查办公室. *中国内蒙古土种志*. 北京: 中国农业出版社, 1994.
- [22] Wang Y N, Xie J M, Guo X. Application of geostatistical interpolation method in ArcGIS. *Software Guide*, 2008, 7(12): 36–38.
王艳妮, 谢金梅, 郭祥. ArcGIS中的地统计克里格插值法及其应用. *软件导刊*, 2008, 7(12): 36–38.
- [23] Zhang W T. SPSS11 statistical analysis course (Advanced Chapter). Beijing: Hope Electronic Press, 2002.
张文彤. *SPSS11 统计分析教程(高级篇)*. 北京: 希望电子出版社, 2002.
- [24] Deng X D, Li H S. *Statistical data analysis method and technology*. Beijing: Economy&Management Publishing House, 2014.
邓旭东, 李红松. *统计数据分析方法与技术*. 北京: 经济管理出版社, 2014.
- [25] Sun P P, Zhuge Y P, Zhang J B, *et al.* Soil pH was the main controlling factor of the denitrification rates and N₂/N₂O emis-

- sion ratios in forest and grassland soils along the Northeast China Transect (NECT). *Soil Science and Plant Nutrition*, 2012, 58(4): 517–525.
- [26] Yuan Z Y, Jiao F, Shi X R, *et al.* Experimental and observational studies find contrasting responses of soil nutrients to climate change. *Elife*, 2017, 6: e23255.
- [27] Wang M, Xu B, Zhang D Y, *et al.* Changes in plant community biomass and biodiversity along soil moisture content gradients in Xilin River basin, Inner Mongolia. *Journal of Beijing Normal University (Natural Science Edition)*, 2016, 52(4): 445–449.
王萌, 徐冰, 张大勇, 等. 内蒙古草原锡林河流域植物群落生物量及多样性沿土壤水分含量梯度的变化. *北京师范大学学报(自然科学版)*, 2016, 52(4): 445–449.
- [28] Morin X, Fahse L, Jactel H, *et al.* Long-term response of forest productivity to climate change is mostly driven by change in tree species composition. *Scientific Reports*, 2018, 8(1): e5627.
- [29] Aarssen L W, Laird R A, Pither J. Is the productivity of vegetation plots higher or lower when there are more species? Variable predictions from interaction of the ‘sampling effect’ and ‘competitive dominance effect’ on the habitat templet. *Oikos*, 2003, 102(2): 427–432.
- [30] Kahmen A, Perner J, Buchmann N. Diversity-dependent productivity in semi-natural grasslands following climate perturbations. *Functional Ecology*, 2005, 19(4): 594–601.
- [31] Klironomos J N, McCune J, Hart M, *et al.* The influence of arbuscular mycorrhizae on the relationship between plant diversity and productivity. *Ecology Letters*, 2000, 3(2): 137–141.
- [32] Huston M A. Hidden treatments in ecological experiments: Re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia*, 1997, 110(4): 449–460.
- [33] Hector A, Schmid B, Beierkuhnlein C, *et al.* Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 1999, 286: 1123–1127.
- [34] Johnson K H, Vogt K A, Clark H J, *et al.* Biodiversity and the productivity and stability of ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 1996, 11(9): 372–377.
- [35] Hooper D U, Chapin F S, Ewel J J, *et al.* Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1): 3–35.
- [36] Tilman D, Wedin D, Knops J. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, 1996, 379: 718–720.