

降雨变化对荒漠草原植物群落多样性与土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响

高江平¹, 赵锐锋^{1*}, 张丽华¹, 王军锋¹, 谢忠奎²

(1. 西北师范大学地理与环境科学学院, 兰州 730070; 2. 中国科学院西北生态环境资源研究院皋兰生态与农业综合试验站, 兰州 730000)

摘要: 研究降雨格局变化对植物群落多样性、土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响, 以及关键土壤因子与植物群落多样性间的关系, 对于荒漠草原植物群落多样性的保护具有重要意义. 本文以黄土高原西部荒漠草原为研究对象, 通过 3 a 野外降雨控制试验(减少 40% 降雨、减少 20% 降雨、自然降雨、增加 20% 降雨和增加 40% 降雨), 探讨干湿年份下降雨变化对植物群落多样性及其土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响, 以及降雨变化下土壤 C:N:P 生态化学计量特征及关键土壤因子与植物群落多样性的关系. 结果表明, 在正常年份与偏干年份(2013 年与 2015 年), Patrick 丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数分别以降雨 20% 处理显著低于对照和增雨 40% 处理, 在偏湿年份(2014 年), Patrick 丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数对降雨处理无显著差异. 在正常年份与偏干年份, 随降雨量的增加土壤有机碳(SOC)、全氮(TN)、全磷(TP)、碳氮比(C:N)、碳磷比(C:P)和氮磷比(N:P)呈降低趋势, 其中, C:N 显著降低; 在偏湿年份, 随降雨量增加土壤 SOC、TN、C:P 和 N:P 呈上升趋势. 在正常年份, 降雨处理对土壤含水量影响不显著, 导致土壤含水量对植物群落影响有限, SOC、TN、N:P、C:N 和微生物量氮(MBN)对植物群落多样性的影响更为突出; 在偏湿年份, 年降雨量丰富, 降雨量增加导致土壤养分上升, 水分不是限制植物生长的最重要因素, 土壤含水量、土壤养分与生态化学计量特征共同调节和控制着植物群落多样性; 在偏干年份, 降雨处理对土壤含水影响显著, 且降雨量增加导致土壤养分流失较多, 因此, 土壤含水量成为影响植物群落多样性的最主要因素. 由此可知, 在不同干湿年份, 植物群落多样性与土壤 C:N:P 生态化学计量特征对降雨变化的响应不同; 土壤 C:N:P 对植物群落多样性的影响也不同, 本文的研究结果旨在为未来降雨变化下荒漠草原的保护与管理提供一定的理论依据.

关键词: 荒漠草原; 降雨变化; 植物群落多样性; 土壤 C:N:P; 干湿年份

中图分类号: X171 文献标识码: A 文章编号: 0250-3301(2021)02-0977-11 DOI: 10.13227/j.hjxx.202007041

Effects of Precipitation Changes on Plant Community Diversity and Soil C:N:P Ecological Stoichiometric Characteristics in a Desert Steppe of China

GAO Jiang-ping¹, ZHAO Rui-feng^{1*}, ZHANG Li-hua¹, WANG Jun-feng¹, XIE Zhong-kui²

(1. College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China; 2. Gaolan Comprehensive Experimental Station of Ecology and Agriculture, Northwest Institute of Ecology and Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China)

Abstract: Studying the influence of precipitation patterns on plant community diversity, soil C:N:P ecological stoichiometric characteristics, and the relationships between key soil factors and plant community diversity is of great significance for the protection of plant community diversity in desert grasslands. This paper was studied in the desert steppe of the west of Loess Plateau using a three-year precipitation manipulation experiment (40% reduction in precipitation, 20% reduction in precipitation, natural precipitation, 20% increase in precipitation, and 40% increase in precipitation), explored the influence of changes in precipitation in dry and wet years on the diversity of plant community and soil C:N:P ecological stoichiometric characteristics. And we also explored the relationship between soil C:N:P ecological stoichiometric characteristics and the key soil factors and the diversity of plant community under changes in precipitation. The results showed that in a normal year and the drier year (2013 and 2015), Patrick richness and Shannon-Wiener diversity index were significantly low under the 20% reduction treatment compared with the control and 40% increase treatments, respectively. During the wetter year, Patrick richness and Shannon-Wiener diversity index were no different between any of the precipitation treatments. In the normal year and the drier year, the soil organic carbon (SOC), total nitrogen (TN), and total phosphorus (TP) contents and the carbon-nitrogen ratio (C:N), carbon-phosphorus ratio (C:P), and nitrogen-phosphorus ratio (N:P) all decreased with an increase in precipitation (the decrease in the C:N ratio was statistically significant). During the wetter year, SOC, TN, C:P, and N:P increased with an increase in precipitation. During the normal year, precipitation treatments had no significant influence on soil water content, having a limited influence on the plant community. TN, N:P, SOC, C:N, and microbial biomass nitrogen (MBN) had a more prominent influence on plant community diversity. In the wetter year, precipitation was abundant

收稿日期: 2020-07-04; 修订日期: 2020-08-07

基金项目: 国家自然科学基金项目(41761043, 41201196, 41261047); 甘肃省科技计划项目(20YF3FA042); 西北师范大学青年教师科研能力提升计划项目(NWNU-LKQN2020-06, NWNU-LKQN-17-7)

作者简介: 高江平(1992~), 男, 硕士研究生, 主要研究方向为荒漠草原植物群落对降雨变化的响应, E-mail: gaojiangpingwl@126.com

* 通信作者, E-mail: zhaoruifeng@126.com

leading to a rise in soil nutrients. Water was not the most important factor limiting to plant growth whereas soil water content, soil nutrients, and ecological stoichiometric characteristics jointly regulate plant community diversity. In the drier years, precipitation treatments had a significant impact on soil water content, whereby an increase in precipitation led to high losses of soil nutrients. Therefore, soil water content was the most important factor affecting plant community diversity during drier years. These observations indicate that under dry and wet years, plant community diversity and soil C: N: P ecological stoichiometric characteristics have variable responses to precipitation and soil C: N: P effect on plant community were also different. These results provide a theoretical basis for the protection and management of desert steppe systems under future projected changes in precipitation.

Key words: desert grassland; change of precipitation; plant community diversity; soil C: N: P; wet and dry years

自 1880 年以来,全球平均气温每 10 a 上升 0.065℃, 伴随而来的是极端降雨事件频繁发生^[1~3], 进而导致生态系统结构与功能的显著变化. 一方面, 水分是干旱、半干旱区植物生长的主要限制因子, 而降雨是该地区主要的水分获得途径, 因此, 降雨变化影响植物群落结构与组成^[4~7]; 另一方面, 水分也影响着土壤 N 和 P (指土壤全氮和全磷的含量) 等养分元素的有效性, 从而改变土壤 C: N: P 生态化学计量比, 导致土壤 C: N: P 生态化学计量平衡关系趋于解耦^[8,9], 进而改变地上植被组成^[10]. 探究土壤 C: N: P 生态化学计量与植物群落多样性的关系, 对于深入认识和保护荒漠草原生态系统具有重要而深远的意义. 因此, 有必要就降雨变化对植物群落结构与组成和土壤 C: N: P 生态化学计量特征的影响及二者之间关系开展相关研究.

近年来, 国内外学者就植物群落多样性和土壤 C: N: P 对于降雨变化的响应取得了大量研究成果. 在干旱的生态系统中, 水分是植物生长的主要限制性因子, 土壤水分的变化在不同程度上影响着植物的生长. 例如, 在一些控制试验中发现, 降雨增加显著增加植物群落多样性^[11~13]. 也有研究表明, 灌木植物的物种丰富度随降雨的减少而下降, 草本植物的物种丰富度随降雨减少而增加^[14,15]. 此外, 仍有研究发现, 降雨变化对荒漠草原植物群落多样性的影响不显著^[16]. 这与不同生活型植物对于降雨变化的响应不同有关^[17], 也与降雨处理的时间长短有关^[16]. 另外, 降雨变化影响着土壤有机质分解与养分的迁移转化, 导致土壤 C: N: P 生态化学计量的动态变化. 有研究表明, 降雨增加显著降低了土壤有机碳 (SOC)、全氮 (TN) 和氮磷比 (N: P)^[18]. 也有研究表明, 降雨变化对土壤 SOC、TN 和全磷 (TP) 含量的影响不显著^[19]. 这与降雨变化后淋溶作用的大小有关^[20], 也与凋落物和根系分泌物的输入有关^[21]. 由此可知, 降雨变化对植物群落多样性与土壤 C: N: P 生态化学计量特征影响的研究结果仍不一致, 有待于进一步研究.

土壤 C: N: P 生态化学计量比反映了 SOC 水平和养分供给状况^[22], 因此, 土壤 C、N 和 P 的迁移和转化, 调节和控制着植物生长, 从而影响群落多样性的

变化^[18]. 有研究表明, 植物群落多样性与土壤碳氮比 (C: N) 和 N: P 呈正相关关系^[23]. 也有研究指出, 植物群落多样性与 TN 和 TP 含量具有显著正相关关系^[24]. 此外, 还有研究表明, 植物群落多样性与土壤 TN、速效磷 (AP) 以及 N: P 呈负相关^[25]. 可见, 降雨变化条件下植物群落多样性和土壤 C: N: P 生态化学计量特征间关系的研究结果存在不一致性. 同时, 界定干湿年份降雨梯度对二者关系的研究仍鲜见报道.

黄土高原西部荒漠草原由于降雨量少、气候干旱和植被稀疏, 导致其生态环境十分脆弱, 因此, 物种多样性极易遭到破坏, 且一旦破坏, 很难恢复^[26]. 因此, 本文以黄土高原西部荒漠草原为研究对象, 在 2013~2015 年, 采用野外控制试验的方法, 分析干湿年份不同降雨处理下荒漠草原植物群落多样性和土壤 C: N: P 生态化学计量特征, 以及 C: N: P 生态化学计量等土壤因子对植物群落多样性的影响, 旨在为全球气候变化背景下荒漠草原植被恢复与保护提供一定的理论依据.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本试验地点位于中国科学院西北生态环境资源研究院皋兰生态与农业综合试验站. 该站点 (36°13' N, 103°47' E) 位于黄土高原西部甘肃省兰州市皋兰县, 海拔 1 780 m. 具有典型的温带大陆性气候特征, 年平均降雨量为 263 mm, 其中 70% 的降雨发生在生长季 (5~9 月), 年平均潜在蒸发量为 1 786 mm. 年平均气温为 8.4℃, 1 月平均气温为 -9.1℃, 7 月平均气温为 20.7℃^[27]. 试验区主要土壤类型属于普通钙积土, 主要植被类型为荒漠草原, 优势物种主要为短花针茅 (*Stipa breviflora* Griseb.) 和灌木亚菊 [*Ajania fruticulosa* (Ledeb.) Poljak.]. 伴生物种有蝎虎驼蹄瓣 (*Zygophyllum mucronatum* Maxim.)、茵陈蒿 (*Artemisia capillaris* Thunb.)、阿尔泰狗娃花 [*Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr.]、糙隐子草 [*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng.] 和狗尾草 [*Setaria viridis* (L.) P. Beauv.] 等. 样方调查统计结果显示, 3 a 试验地 15 个样方中共出现植物 15 科 23 属 24 种 (表 1).

表 1 研究地植物科属种组成

Table 1 Plant families, genera, and species groups in the study site

科	属	种
菊科	亚菊属	灌木亚菊 [<i>Ajania fruticulosa</i> (Ledeb.) Poljak.]
	蒿属	茵陈蒿 (<i>Artemisia capillaris</i> Thunb.)
	蒿属	黄花蒿 (<i>Artemisia annua</i> L.)
	狗娃花属	阿尔泰狗娃花 [<i>Heteropappus altaicus</i> (Willd.) Novopokr.]
百合科	葱属	碱韭 (<i>Allium polyrhizum</i> Turcz. ex Regel.)
	天门冬属	戈壁天门冬 [<i>Asparagus gobicus</i> Ivanova ex Grubov]
禾本科	画眉草亚科隐子草属	糙隐子草 [<i>Cleistogenes squarrosa</i> (Trin.) Keng.]
	狗尾草属	狗尾草 [<i>Setaria viridis</i> (L.) P. Beauv.]
	针茅属	短花针茅 (<i>Stipa breviflora</i> Griseb.)
	画眉草亚科锋芒草属	锋芒草 [<i>Tragus racemosus</i> (L.) All.]
蒺藜科	骆驼蓬属	骆驼蓬 (<i>Peganum harmala</i> L.)
	骆驼蓬属	蝎虎骆驼蓬 (<i>Zygophyllum mucronatum</i> Maxim.)
鸢尾科	鸢尾属	马蔺 (<i>Iris ensata</i> Thunb.)
藜科	猪毛菜属	刺沙蓬 (<i>Salsola ruthenica</i> Iljin.)
旋花科	旋花属	田旋花 (<i>Convolvulus arvensis</i> L.)
大戟科	大戟属	地锦 (<i>Euphorbia humifusa</i> Willd.)
亚麻科	亚麻属	垂果亚麻 (<i>Linum nutans</i> Maxim.)
怪柳科	红砂属	红砂 [<i>Reaumuria soongarica</i> (Pall.) Maxim.]
十字花科	念珠芥属	蜆果芥 [<i>Torularia humilis</i> (C. A. Mey.) O. E. Schulz.]
茄科	枸杞属	枸杞 (<i>Lycium barbarum</i> L.)
豆科	黄芪属	黄芪 (<i>Leguminosae.</i>)
车前科	车前属	车前 (<i>Plantago asiatica</i> L.)
天南星科	天南星属	红根 (<i>Arisaema calcareum</i> H. Li)

1.2 试验设计

选择植被较均匀的地段作为降雨处理的试验样地,采用遮雨棚进行控制降雨试验,依据研究区近 50 年的降雨变率(-41.1% ~ 39.2%),在自然降雨量的基础上:减雨 40%、减雨 20%、对照(自然降雨)、增雨 20% 和增雨 40% 这 5 个降雨试验梯度^[27]. 设置 15 个 2.5 m × 2.5 m 固定小区. 每个小区四周用防锈铁皮埋深 30 cm,以防止样方内表层水分与养分的径向流动. 每个处理 3 次重复. 小区布设采用完全随机区组设计. 2013 ~ 2015 年生长季(5 ~ 9 月)进行降雨控制试验.

减雨处理:利用遮雨棚截留每次降雨量的 20% 和 40%. 遮雨棚由金属框架组成,四周敞开,顶部均匀地安装 10 cm 宽的透明遮雨板(夹角为 60°, 开口

向上的 V 型丙烯酸板),通过遮挡样方面积的 20% 和 40% 来实现减雨处理. 遮雨棚离地面大约 0.5 m. 在遮雨棚框架较低端安装集雨槽,将截留的降雨收集到密闭容器中. 增雨处理:将减雨截留的降雨在每次降雨事件后人工均匀地喷洒到增雨 20% 和 40% 的样方中(图 1).

1.3 数据收集

于 2013 ~ 2015 年植物生长季(5 ~ 9 月),在每个样方设置两个固定小样方(50 cm × 50 cm),每月测定各降雨处理下植物的物种丰富度、密度、盖度和高度.

分别在 2013、2014 和 2015 年的 8 月,用土钻采集 0 ~ 5、5 ~ 10 和 10 ~ 20 cm 的土壤样品,每个样方沿对角线取 3 次重复,分层混合均匀后运回实验室.

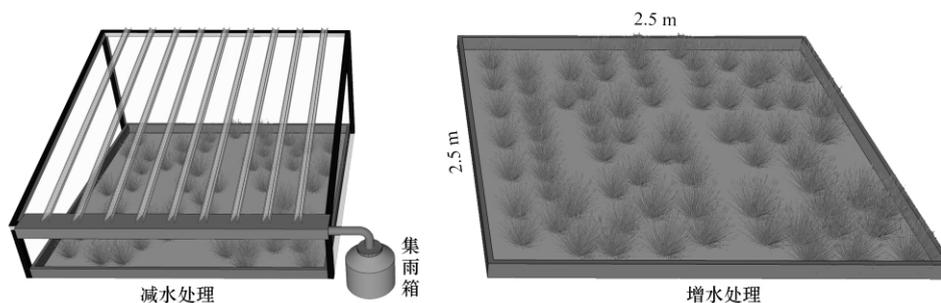


图 1 降雨控制装置示意

Fig. 1 Precipitation control device

将混匀后的土样过 2 mm 筛后分为两部分:一部分过 0.25 mm 筛子后自然风干,并用于测定 SOC、TN 和 TP; 另一部分过 1 mm 筛后存放于 4℃ 冷藏箱,测定 AP、速效钾 (AK)、微生物量碳 (MBC)、MBN、铵态氮 ($\text{NH}_4^+\text{-N}$) 和硝态氮 ($\text{NO}_3^-\text{-N}$)。其中,采用重铬酸钾氧化法进行 SOC 的测定; 采用凯氏定氮法进行 TN 的测定; 采用硫酸-高氯酸消煮法进行 TP 的测定; 采用碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法进行 AP 测定; 采用乙酸铵提取-火焰光度法进行 AK 的测定; 采用氯仿-熏蒸浸提法测定 MBC 和 MBN; 采用流动注射分析仪测定新鲜土样 $\text{NH}_4^+\text{-N}$ 与 $\text{NO}_3^-\text{-N}$; 采用酸度计法测定土壤酸碱度 (pH 值) [28]。

在 2013、2014 和 2015 年的 8 月,用土钻采集 0 ~ 60 cm 深的土样,取土深度为 0 ~ 20、20 ~ 40 和 40 ~ 60 cm,采用烘干法测定土壤含水量 (SWC)。

1.4 数据处理与分析

植物群落多样性指数计算公式 [29] 见式 (1) ~ (4)。

Patrick 物种丰富度指数:

$$R = S \quad (1)$$

Shannon-Weiner 多样性指数:

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

Pielou 均匀度指数:

$$E = H / \ln S \quad (3)$$

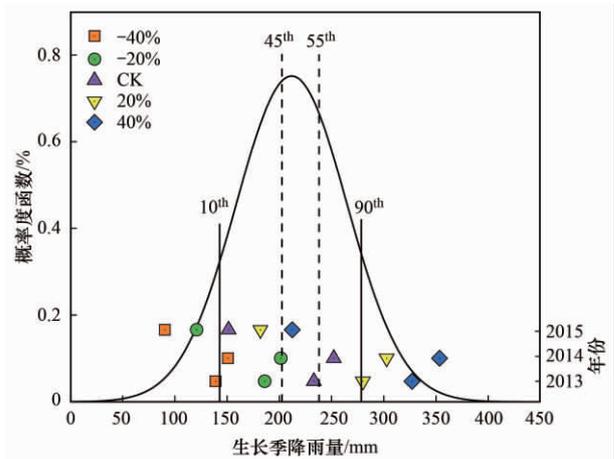
Simpson 优势度指数:

$$D = \sum_{i=1}^S P_i^2 \quad (4)$$

式中, S 为样方中的物种数, P_i 为第 i 种植物的株数占总株数的比例。

极端降雨年份被定义为统计学上罕见发生的年份 [30], 先前已有研究将小于历史年降雨量第 10 百分位与大于第 90 百分位定义为极端干旱和极端湿润, 第 45 ~ 55 百分位定义为正常年份 [31, 32], 利用皋兰气象站过去 50 多年 (1957 ~ 2012 年) 生长季降雨量的概率密度函数 (probability density functions) 和试验期间生长季降雨量, 确定 2013、2014 和 2015 年分别属于正常年份、偏湿年份和偏干年份 (图 2)。

采用 Origin 17.0 绘制各指标柱状图, 采用 SPSS 25.0 进行双因素方差分析 (Two-way ANOVA), 分析不同降雨处理、年份以及交互作用对植物群落多样性及其土壤 C:N:P 生态化学计量特征等指标的影响。采用最小显著性差异法 (LSD) 进行降雨处理间的多重比较。采用 Canoco 4.5 进行植物群落多样性指数与土壤因子对应关系的冗余分析 (redundancy analysis, RDA)。



-40%、-20%、CK、20% 和 40% 分别代表减雨 40%、减雨 20%、对照、增雨 20% 和增雨 40%, 下同

图 2 55 a (1957 ~ 2012 年) 生长季降雨量的概率密度函数

Fig. 2 Probability density function of precipitation during the growing season for a 55 year period (1957-2012)

2 结果与分析

2.1 降雨处理对土壤水分的影响

由表 2 和图 3 可知, 2013 年 0 ~ 20 cm 土层土壤含水量在不同降雨处理间未表现出显著差异; 2014 年 0 ~ 20 cm 土层中减雨处理显著低于增雨处理 ($P < 0.05$); 2015 年 0 ~ 20 cm 土层土壤含水量减雨处理显著低于增雨 40% 处理 ($P < 0.05$); 总体来看, 从减雨处理到增雨处理, 3 a 0 ~ 20 cm 土层土壤含水量呈增加趋势, 20 ~ 60 cm 土壤含水量均没表现出显著差异。0 ~ 60 cm 土层含水量在年际之间差异显著, 即 2015 年土壤含水量显著低于 2013 年和 2014 年土壤含水量 ($P < 0.05$)。

表 2 年份、降雨处理及其二者交互作用对土壤含水量影响的双因素方差分析¹⁾

Table 2 Two-way ANOVAs for the effects of years, precipitation treatments, and their interactions on soil moisture content

变异来源	土壤含水量		
	0 ~ 20 cm	20 ~ 40 cm	40 ~ 60 cm
年	87.38 ***	14.45 ***	4.27 *
降雨处理	5.48 **	1.59	1.74
年 × 降雨处理	0.38	0.1	0.27

1) * 表示 $P < 0.05$; ** 表示 $P < 0.01$; *** 表示 $P < 0.001$

2.2 降雨处理对植物群落多样性的影响

由图 4 可知, 2013 年和 2015 年, Patrick 丰富度和 Shannon-Wiener 多样性分别以减雨 20% 处理显著低于对照和增雨 40% 处理 ($P < 0.05$); 2014 年, Patrick 物种丰富度指数与 Shannon-Wiener 多样性指数在不同降雨处理间未表现出显著差异。总体而言, 3 a Patrick 丰富度和 Shannon-Wiener 多样性指数在减雨 20% 处理下

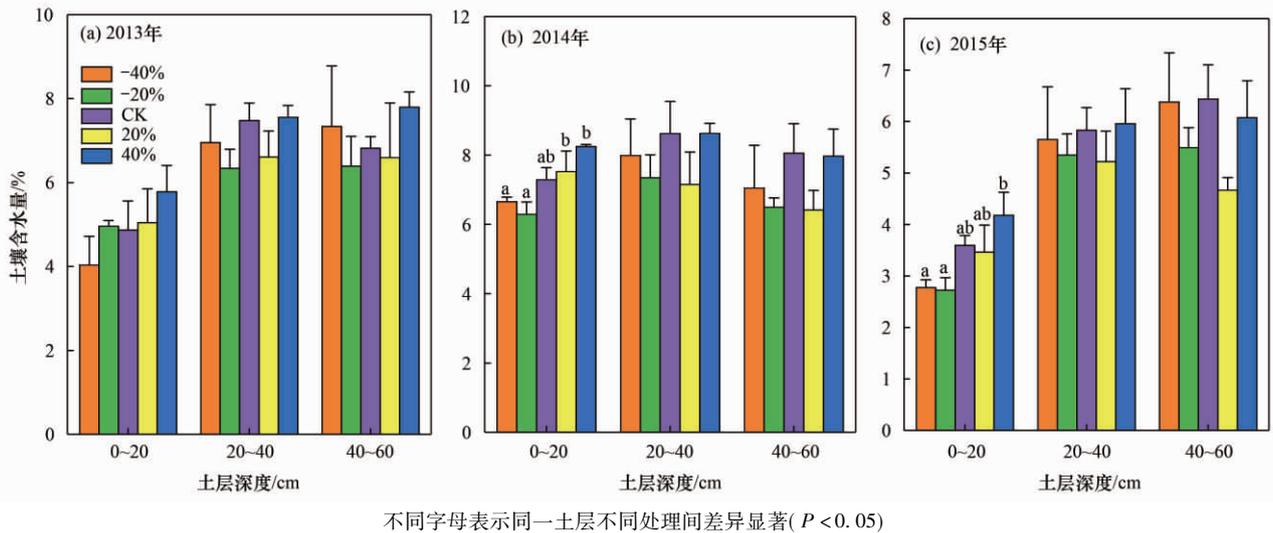
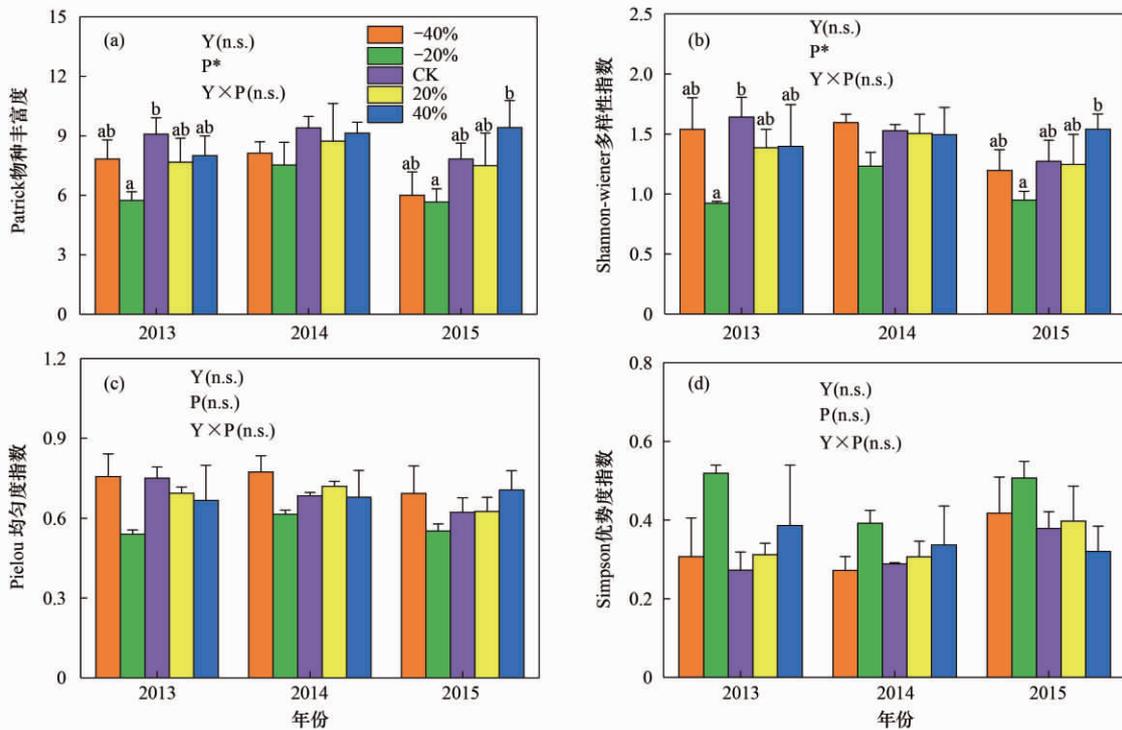


图3 降雨处理对土壤含水量的影响

Fig. 3 Effects of precipitation treatment on soil water content and temperature



P 表示降雨; Y 表示年份; n. s. 表示 $P > 0.05$; * 表示 $P < 0.05$; 不同小写字母表示同一年份不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

图4 降雨处理对于植物群落 Patrick 丰富度、Shannon-Wiener 多样性、Pielou 均匀度和 Simpson 优势度指数的影响

Fig. 4 Effects of precipitation treatment on plant community Patrick richness, Shannon-Wiener diversity, Pielou evenness, and Simpson dominance

达到最小值. 对于 Pielou 均匀度指数和 Simpson 优势度指数, 3 a 降雨处理间均未表现出显著差异, 然而, Pielou 均匀度指数、Simpson 优势度指数分别在减雨 20% 处理下较低和较高. 此外, 年份、年份与降雨处理的交互作用对植物群落多样性指数均没有显著影响(图 4).

2.3 降雨处理对土壤 C: N: P 生态化学计量等土壤因子的影响

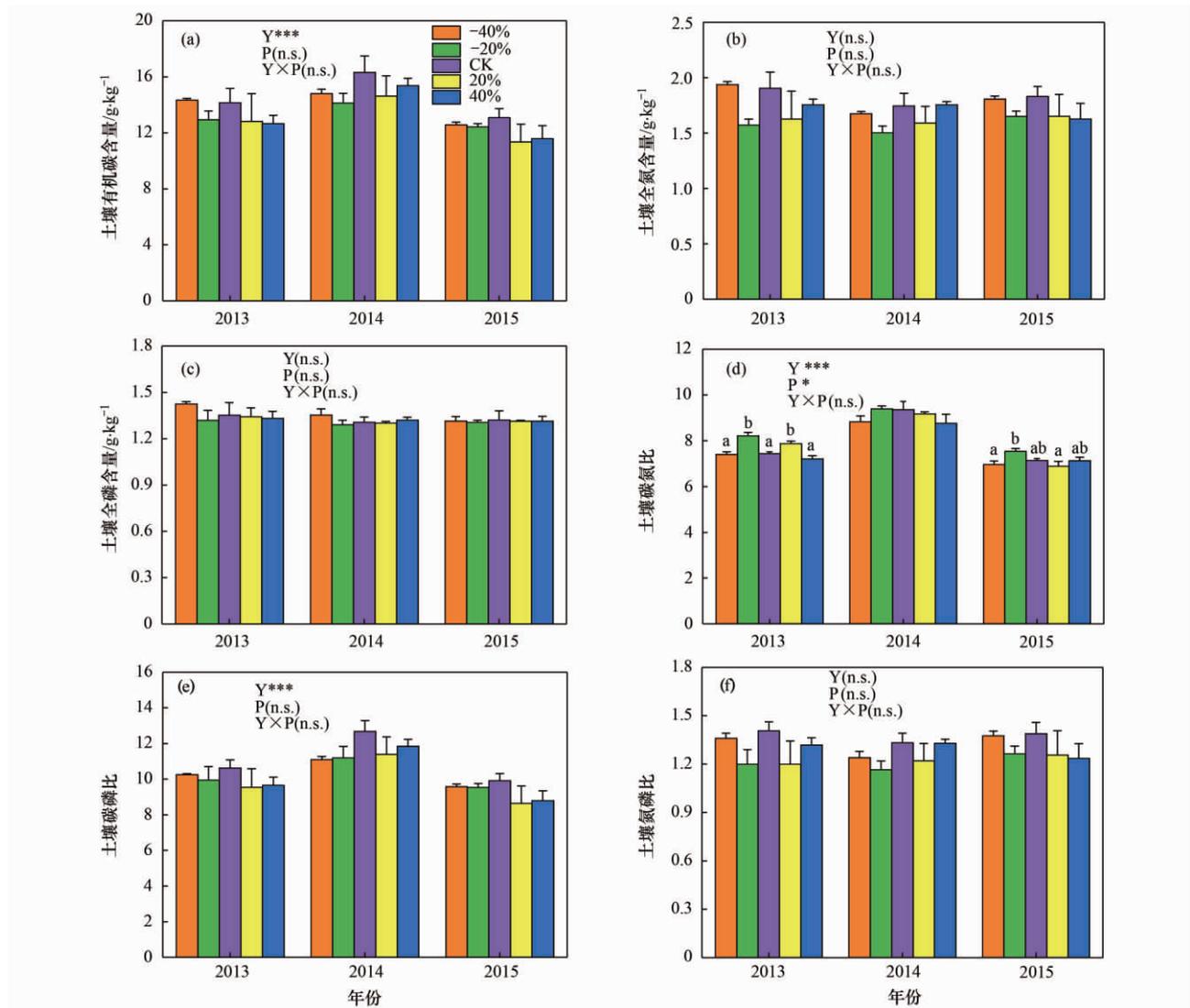
由图5可知, 在 2013 年和 2015 年, SOC 和 TN 含

量在各降雨处理间均无显著差异, 随降雨量的增加而降低. 在 2014 年, SOC 和 TN 含量在各降雨处理间均无显著差异, 随降雨量的增加而上升. 土壤 TP 含量在 3 a 不同降雨处理间均未表现出显著差异, 随降雨量的增加而降低. 总体而言, 在正常年份和偏干年份, 随降雨量的增加 SOC 和 TN 均呈降低趋势; 在偏湿年份, SOC 和 TN 含量随着降雨量的增加呈上升趋势.

土壤 C: N, 2013 年, 减雨 40%、对照和增雨

40% 处理显著低于减雨 20% 和增雨 20% 处理 ($P < 0.05$)；2015 年, 减雨 40% 和增雨 20% 处理显著低于减雨 20% ($P < 0.05$)。土壤 C:P 和 N:P, 在 3 a 不同降雨处理间均未表现出显著差异。总体而言, 在

正常年份和偏干年份, 土壤 C:P 和 N:P 随降雨量的增加均呈降低趋势; 在偏湿年份, 随着降雨量的增加呈上升趋势。此外, 2014 年, SOC、C:N 和 C:P 显著高于 2013 年和 2015 年(图 5)。



P 表示降雨; Y 表示年份; n. s. 表示 $P > 0.05$; * 表示 $P < 0.05$; *** 表示 $P < 0.001$

图 5 降雨处理对土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响

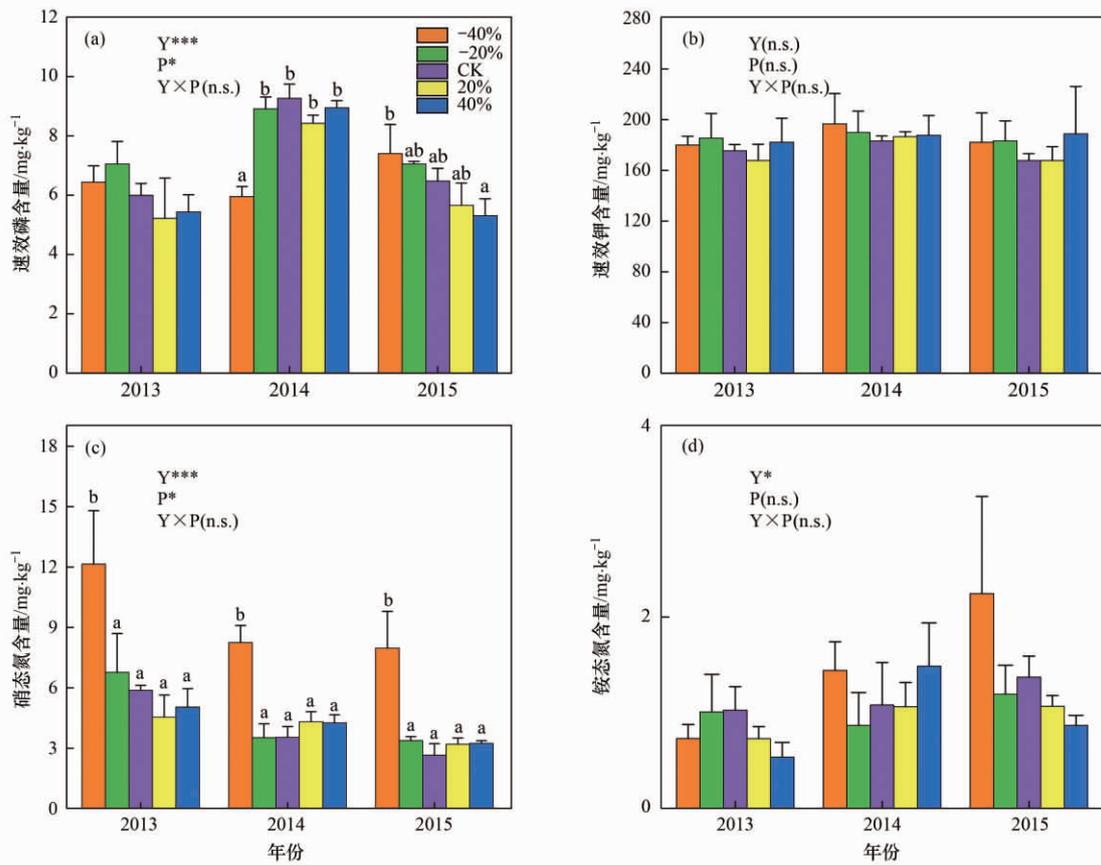
Fig. 5 Effect of precipitation treatment on soil C:N:P ecological stoichiometric characteristics

如图 6 可知, 2014 年减雨 20% 处理的土壤 AP 含量显著低于其他降雨处理; 2015 年增雨 40% 处理的土壤 AP 含量显著低于减雨 40% 处理 ($P < 0.05$), 2013 年和 2015 年随降雨量增加呈减小趋势; 2014 年随降雨量增加呈增加趋势。土壤 AK 在 3 a 降雨处理间均无显著差异。3 a 土壤 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 均减雨 40% 处理显著高于其他降雨处理。土壤 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$, 在 3 a 降雨处理间均无显著差异。另外, 土壤 AP, 2014 年显著高于 2013 年 ($P < 0.05$); 土壤 $\text{NO}_3^- \text{-N}$, 2014 和 2015 年显著低于 2013 年 ($P < 0.05$); 土壤 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$, 2013 年显著低于 2015 年 ($P < 0.05$)。

2.4 土壤 C:N:P 生态化学计量特征等因子与植物群落多样性指数之间的关系

对 3 a 植物群落多样性指数与土壤因子的关系进行了 RDA 排序(表 3), 结果显示, 2013 ~ 2015 年排序轴 1 和轴 2 分别解释了植物与环境间关系的 93.2% 和 6.5%、78.7% 和 21% 及 81.7% 和 12.1%, 表明排序轴 1 和轴 2 均包含了大部分排序信息, 因此, 使用前两轴的数据能够充分解释土壤因子与植物多样性间关系。

由表 4 和图 7 可知, 在正常降雨年份, 第一排序轴反映 TN (-0.593 0)、N:P (-0.535 2)、SOC (-0.462 8) 和 C:N (0.461 7) 的变化情况, 从左到



P 表示降雨; Y 表示年份; n. s. 表示 $P > 0.05$; * 表示 $P < 0.05$; *** 表示 $P < 0.001$

图 6 降雨处理对土壤速效磷、速效钾、铵态氮和硝态氮的影响

Fig. 6 Effects of precipitation treatment on available P, available K, ammonium N, and nitrate N

表 3 2013~2015 年植物与土壤因子的 RDA 分析结果

Table 3 RDA analysis results of plant and soil factors during 2013–2015

项目	2013 年		2014 年		2015 年	
	轴 1	轴 2	轴 1	轴 2	轴 1	轴 2
特征值	0.932	0.065	0.787	0.210	0.817	0.121
物种-环境相关性	1.000	1.000	1.000	1.000	0.966	0.999
累计百分比方差 (物种数据)	93.2	99.7	78.7	99.7	81.7	93.8
物种-环境关系	93.2	99.7	78.7	99.7	86.8	99.7
总特征值	1.000		1.000		1.000	
总典范特征值	1.000		1.000		0.941	

右 TN、N: P 和 SOC 呈增加趋势, 从左到右 C: N 呈减小趋势; 第二排序轴反映 MBN (-0.4833) 和 SWC (-0.4276), 从下到上呈增加趋势. 在偏湿年份, 第一排序轴反映 TN (-0.6587)、 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ (-0.6382)、SOC (-0.6308)、N: P (-0.5854)、C: P (-0.5525) 和 SWC (-0.5375) 的变化情况, 且从左到右均呈增加趋势; 第二排序轴反映 pH (-0.5384)、MBC (0.5130)、MBN (0.4745)、C: N (0.4578) 和 AP (0.4006) 的变化情况, 从上到下呈增加趋势. 在偏干年份, 第一排序轴反映 SWC (-0.7051) 和 MBC (-0.4134) 的变化情况, 从上到下呈减小趋势, 第二排序轴反映 C: N_m (0.6924)、 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ (0.5199) 和 N: P (0.4296) 的

变化情况, 从上到下呈增加趋势. 由此可知, 在正常降雨年份, 影响植物群落多样性的因素是 SWC、TN、N: P、SOC、C: N 和 MBN. 在偏干年份, 土壤水分较少, 水分是限制植物生长的最重要因素, 导致 SWC 成为影响植物群落多样性的最主要因子, 此外, 植物群落多样性还受 MBC、N: P 和 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 等因素的影响. 在偏湿年份, 年降雨量较为丰富, 水分不是限制植物生长的最重要因素, 土壤含水量通过改变土壤养分与生态化学计量特征 (TN、 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 、SOC、N: P、C: P、pH、MBC、MBN、C: N 和 AP) 进而调节和控制着植物群落多样性. 因此, 植物群落多样性受到土壤含水量、养分与生态化学计量特征的共同影响.

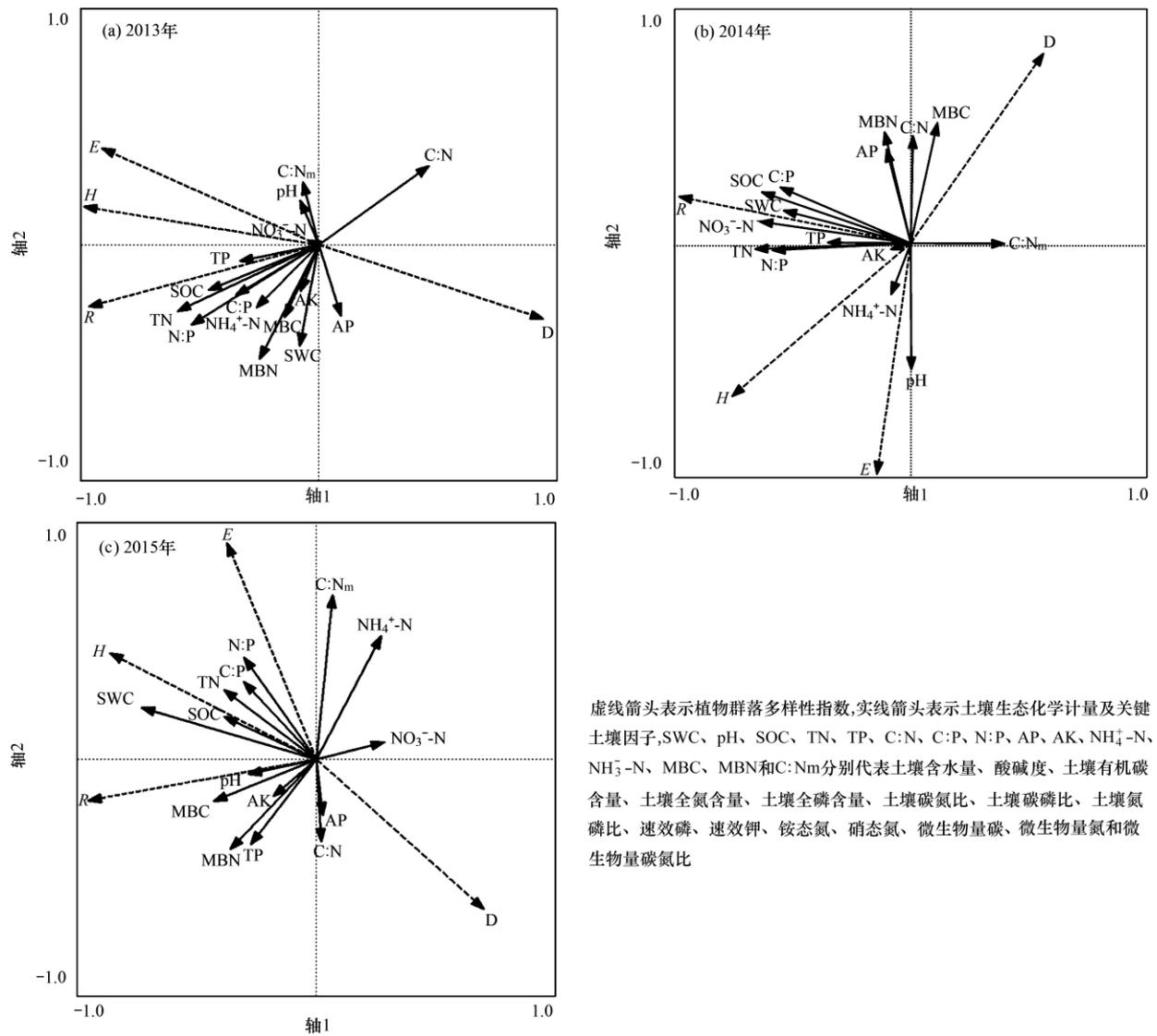


图7 植物群落多样性与土壤生态化学计量及关键土壤因子关系的 RDA 排序图

Fig. 7 RDA sequence diagram of relationships between plant community diversity and soil ecological stoichiometry and key soil factors

表4 RDA 前两轴与关键土壤因子以及土壤生态化学计量的相关系数

Table 4 Correlation coefficients for the redundancy analysis ordination first two axes and key soil factors and ecological stoichiometry

项目	2013年		2014年		2015年	
	轴1	轴2	轴1	轴2	轴1	轴2
土壤含水量	-0.0797	-0.4276	-0.5375	0.1393	-0.7051	0.2182
酸碱度	-0.0776	0.1871	0.0019	-0.5384	-0.2740	-0.0615
有机碳	-0.4628	-0.1918	-0.6308	0.2177	-0.3714	0.1796
全氮	-0.5930	-0.2806	-0.6587	-0.0246	-0.3725	0.2936
全磷	-0.3313	-0.0684	-0.3519	0.0034	-0.2642	-0.3573
碳氮比	0.4617	0.3340	0.0089	0.4578	0.0201	-0.3446
碳磷比	-0.3485	-0.2135	-0.5525	0.2385	-0.2920	0.3270
氮磷比	-0.5352	-0.3386	-0.5854	-0.0302	-0.2912	0.4296
速效磷	0.0934	-0.3011	-0.1029	0.4006	0.0268	-0.2344
速效钾	-0.0764	-0.1961	-0.0846	-0.0255	-0.1730	-0.1550
铵态氮	-0.2618	-0.2654	-0.0832	-0.2182	0.2621	0.5199
硝态氮	-0.0410	0.0186	-0.6382	0.0926	0.2728	0.0720
微生物量碳	-0.1442	-0.3068	0.1128	0.5130	-0.4134	-0.1755
微生物量氮	-0.2491	-0.4833	-0.1103	0.4745	-0.3461	-0.3780
微生物量碳氮比	-0.0672	0.2657	0.3962	-0.0021	0.0660	0.6924

3 讨论

3.1 植物群落多样性对降雨处理的响应

在我国西北荒漠草原,水分是控制植物生长与植物群落多样性的主要限制因子^[16]. 本研究结果表明,在正常年份与偏干年份(2013 和 2015 年), Patrick 丰富度和 Shannon-Wiener 多样性分别以减雨 20% 处理显著低于对照和增雨 40% 处理($P < 0.05$). 同时, Pielou 均匀度指数在减雨 20% 处理下趋于最低, Simpson 优势度指数在减雨 20% 处理下趋于最高. 这可能是因为减雨 20% 处理植物群落以灌木亚菊 [*Ajanía fruticulosa* (Ledeb.) Poljak.] 为优势种,伴生种及其密度较小,灌木亚菊优势地位上升,对资源的竞争使其他物种生态位降低,导致减雨 20% 处理群落优势度较高,均匀度较小,物种丰富度和多样性也相对较低^[33]. 与之相反,增雨 40% 处理物种丰富度增加,伴生种密度较高,导致增雨 40% 处理群落优势度较低.

在偏湿年份(2014 年), Patrick 物种丰富度指数与 Shannon-Wiener 多样性指数在不同降雨处理下未表现出显著差异. 这是由于偏湿年份的自然降雨量较多,植物群落空间异质性下降,例如,减雨 20% 处理增加了骆驼蓬 (*Peganum harmala* L.)、枸杞 (*Lycium barbarum* L.)、蚓果芥 [*Torulária humilis* (C. A. Mey.) O. E. Schulz.]、碱韭 (*Allium polyrhizum* Turcz. ex Regel.) 和糙隐子草 [*Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng.] 等物种,导致各降雨处理间多样性指数差距缩小. 可见,在正常年份与偏干年份,植物群落多样性对降雨处理的响应更为敏感. 在偏湿年份,植物群落多样性对降雨处理的响应不敏感.

3.2 土壤 C: N: P 生态化学计量特征对降雨处理的响应

降雨量大小调控着土壤有机质分解和养分迁移转化等过程,从而改变土壤 C: N: P 生态化学计量特征. 本文研究表明,在正常年份与偏干年份, SOC 和 TN 含量在各降雨处理间均无显著差异,随降雨量的增加而降低,导致 C: N 和 C: P 随降雨量增加而降低. 这与朱湾湾等^[18]对宁夏荒漠草原的研究结果相似,即随着降雨量增加, SOC 和 TN 呈降低趋势. 可能是由于水分增多引起植物对 MBC 和 MBN 消耗增加^[34]以及土壤中 C 和 N 淋溶损失增强^[20]等方面综合作用的结果,且这种影响在过量增加降雨条件下尤为明显. 另一方面,本文研究结果也表明,在偏湿年份, SOC 和 TN 含量在各降雨处理间均无显著差异,随降雨量的增加而呈上升趋势.

这与李佳佳等^[21]研究结果一致,可能是因为 2014 年降雨较多,降雨处理促进植物生长,凋落物和根系分泌物较多^[35,36],而且植物盖度增加,淋溶作用较小,使得土壤中输入的 SOC 和 TN 含量大于由淋溶作用损失的 SOC 和 TN 含量. 另外,张晗等^[37]认为较高的土壤含水量条件下,嫌气性微生物的固氮能力强,有助于土壤 SOC 和 TN 的积累. 因此,导致 SOC 和 TN 含量随降雨量增加而上升. 此外, 3 a 土壤 TP 含量随降雨处理无显著变化. 这与以往的研究结果相似^[38],主要是因为 TP 除受降雨淋溶作用外,还会受到母质与植物地上凋落物补给的影响,因此,其相对变化较小.

本研究结果还表明,在偏干年份,增雨 40% 处理的土壤 AP 含量显著低于减雨 40% 处理($P < 0.05$). 总体而言,在正常年份与偏干年份,土壤 AP 含量随降雨量增加呈降低趋势. 这与柴锦隆等^[39]的研究结果一致,主要是由于降雨量较少,导致植物盖度相对较低,降雨量增大加速了土壤 AP 的淋溶,同时,增雨处理下物种较为丰富,植物吸收作用较强,使得土壤 AP 降低. 在偏湿年份,减雨 20% 处理的土壤 AP 含量显著低于其他降雨处理,随降雨量增加而上升,可能是由于降雨处理促进植物生长,植物盖度增加,淋溶作用相比于正常年份与偏干年份而言相对较小;还可能是因为植物生长对 P 的利用较少,使得土壤 AP 随降雨量增加而上升. 而 3 a 土壤 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 均减雨 40% 处理显著高于其他降雨处理,总体而言, 3 a 土壤 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 含量也随着降雨量增加而下降. 这主要是因为减雨 40% 处理植物均匀度较高,降雨淋溶作用相对较弱,同时,降雨量减少抑制植物生长,植物吸收较少^[40],因此,减雨 40% 处理土壤 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 含量积累较多.

3.3 不同干湿年份下土壤 C: N: P 生态化学计量特征等因子与植物群落多样性之间的关系

依据利比希 (Liebig) 最小因子定律,土壤中 N 和 P 的多寡影响着植物 N 和 P 利用策略. 之前有研究指出限制性营养元素类型不同会通过影响生产力进而对物种组成和物种丰富度产生影响^[41]. 本文研究表明,在正常降雨年份,影响植物群落多样性的因素是 SWC、TN、N: P、SOC、C: N 和 MBN. 在偏干年份,土壤水分较少,水分是限制植物生长的最重要因素,导致 SWC 成为影响植物群落多样性的最主要因子,此外,植物群落多样性还受 MBC、N: P 和 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 等因素的影响; 本文这一研究结果与针对宁夏荒漠草原^[18]与科尔沁沙地^[23]的研究结果相似,即 SWC、TN、TP、pH 和 N: P 与植物群落多样性具有较强的相关关系. 这可能是因为正常年份,

降雨处理刚开始,降雨处理对土壤含水量影响不显著 [图 3(a)],因此,土壤含水量对植物群落影响有限;在偏干年份,降雨较少,植物物种数较少,植物群落盖度较低,降雨量增加导致土壤养分流失较多,且降雨处理对土壤含水影响显著 [图 3(c)],使得土壤水分成为影响植物群落多样性的最主要因素。在偏湿年份,本研究结果表明,植物群落多样性与较多土壤因子具有较强的关系,例如: TN、NO₃⁻-N、SOC、N:P、C:P、SWC、pH、MBC、MBN、C:N 和 AP。这与李一春等^[25]的研究结果不同。可能是由于偏湿年份降雨较为丰富,降雨量增加导致土壤养分上升 [图 5 和图 6],水分不是限制植物生长的最重要因素,土壤含水量、土壤养分与生态化学计量特征共同调节和控制着植物群落多样性。因此,植物群落多样性受到土壤含水量、养分与生态化学计量特征的共同影响。总体而言,土壤含水量对植物群落多样性的影响随降雨处理的时间而显著增强,这主要与降雨处理的滞后效应有关。

本试验采用野外控制试验来改变降雨量的大小,同时也考虑了年际降雨量大小,从而探究降雨变化对植物群落多样性和 C:N:P 生态化学计量的影响。本研究发现,年际降雨量的大小对荒漠草原植物群落也有一定影响。因此,在今后研究中,在控制降雨的同时,还应考虑到年际降雨量对生态系统的影响。此外,本文为连续 3 a 控制降雨处理下的试验观测结果,今后还需从较长时间尺度上深入揭示降雨变化对植物群落多样性和土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响。

4 结论

(1) 在正常年份和偏干年份,植物群落多样性对降雨处理的响应较为敏感;在偏湿年份,植物群落多样性对降雨处理的响应不敏感。

(2) 在正常年份与偏干年份,随降雨量的增加土壤 SOC、TN、TP、C:N、C:P 和 N:P 呈降低趋势,其中,C:N 显著降低;在偏湿年份,随降雨量增加土壤 SOC、TN、C:P 和 N:P 呈上升趋势。

(3) 在正常年份,降雨对土壤含水量影响不显著,导致土壤含水量对植物群落影响有限,TN、N:P、SOC、C:N 和 MBN 对植物群落多样性的影响更为突出;在偏湿年份,年降雨丰富,降雨量增加导致土壤养分上升,水分不是限制植物生长的最重要因素,土壤含水量、土壤养分与生态化学计量特征共同调节和控制着植物群落多样性;在偏干年份,降雨处理对土壤含水影响显著,且降雨量增加导致土壤养分流失较多,使得土壤含水量成为影响植物群落

多样性的最主要因素。

参考文献:

- [1] IPCC. Summary for policymakers of climate change 2013: the physical science basis. Contribution of working group I to the Fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change [R]. Cambridge: Cambridge University Press, 2013. 20-23.
- [2] Kulmatiski A, Beard K H. Woody plant encroachment facilitated by increased precipitation intensity [J]. *Nature Climate Change*, 2013, **3**(9): 833-837.
- [3] Padilla F M, Mommer L, de Caluwe H, *et al.* Effects of extreme rainfall events are independent of plant species richness in an experimental grassland community [J]. *Oecologia*, 2019, **191**(1): 177-190.
- [4] Knapp A K, Ciais P, Smith M D. Reconciling inconsistencies in precipitation-productivity relationships: Implications for climate change [J]. *New Phytologist*, 2017, **214**(1): 41-47.
- [5] Yang H J, Wu M Y, Liu W X, *et al.* Community structure and composition in response to climate change in a temperate steppe [J]. *Global Change Biology*, 2011, **17**(1): 452-465.
- [6] Dudley J, Hallett L M, Larios L, *et al.* Lagging behind: have we overlooked previous-year rainfall effects in annual grasslands? [J]. *Journal of Ecology*, 2017, **105**(2): 484-495.
- [7] Zhong M X, Song J, Zhou Z X, *et al.* Asymmetric responses of plant community structure and composition to precipitation variabilities in a semi-arid steppe [J]. *Oecologia*, 2019, **191**(3): 697-708.
- [8] Yang Y H, Fang J Y, Ji C J, *et al.* Stoichiometric shifts in surface soils over broad geographical scales: evidence from China's grasslands [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2014, **23**(8): 947-955.
- [9] Delgado-Baquerizo M, Maestre F T, Gallardo A, *et al.* Decoupling of soil nutrient cycles as a function of aridity in global drylands [J]. *Nature*, 2013, **502**(7473): 672-676.
- [10] Elser J J, Fagan W F, Kerkhoff A J, *et al.* Biological stoichiometry of plant production: metabolism, scaling and ecological response to global change [J]. *New Phytologist*, 2010, **186**(3): 593-608.
- [11] Zavaleta E S, Shaw M R, Chiariello N R, *et al.* Grassland responses to three years of elevated temperature, CO₂, precipitation, and N deposition [J]. *Ecological Monographs*, 2003, **73**(4): 585-604.
- [12] Ma Q H, Liu X D, Li Y B, *et al.* Nitrogen deposition magnifies the sensitivity of desert steppe plant communities to large changes in precipitation [J]. *Journal of Ecology*, 2020, **108**(2): 598-610.
- [13] 吴珂, 徐文轩, 杨维康. 模拟短期降雨量变化对准噶尔荒漠植物群落的影响 [J]. *水土保持研究*, 2019, **26**(5): 100-106. Wu K, Xu W X, Yang W K. Impact of rainfall changes on plant community in Junggar desert [J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2019, **26**(5): 100-106.
- [14] O'connor T G. Composition and population responses of an African savanna grassland to rainfall and grazing [J]. *Journal of Applied Ecology*, 1994, **31**(1): 155-171.
- [15] Bález S, Collins S L, Pockman W T, *et al.* Effects of experimental rainfall manipulations on Chihuahuan Desert grassland and shrubland plant communities [J]. *Oecologia*, 2013, **172**(4): 1117-1127.
- [16] 孙岩, 何明珠, 王立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响 [J]. *生态学报*, 2018, **38**(7): 2425-2433. Sun Y, He M Z, Wang L. Effects of precipitation control on plant diversity and biomass in a desert region [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(7): 2425-2433.

- [17] Yang H J, Li Y, Wu M Y, *et al.* Plant community responses to nitrogen addition and increased precipitation: the importance of water availability and species traits [J]. *Global Change Biology*, 2011, **17**(9): 2936–2944.
- [18] 朱湾湾, 王攀, 樊瑾, 等. 降水量及 N 添加对宁夏荒漠草原土壤 C: N: P 生态化学计量特征和植被群落组成的影响 [J]. *草业学报*, 2019, **28**(9): 33–44.
Zhu W W, Wang P, Fan J *et al.* Effects of precipitation and N addition on soil C: N: P ecological stoichiometry and plant community composition in a desert steppe of Ningxia, Northwestern China [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2019, **28**(9): 33–44.
- [19] 王誉陶, 李建平, 井乐, 等. 模拟降雨对黄土高原典型草原土壤化学计量及微生物多样性的影响 [J]. *生态学报*, 2020, **40**(5): 1517–1531.
Wang Y T, Li J P, Jing L, *et al.* Effects of different precipitation treatments on soil ecological chemistry and microbial diversity in the Loess plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(5): 1517–1531.
- [20] Huang J Y, Yu H L, Li L H, *et al.* Water supply changes N and P conservation in a perennial grass *Leymus chinensis* [J]. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2009, **51**(11): 1050–1056.
- [21] 李佳佳, 樊妙春, 上官周平. 黄土高原南北样带刺槐林土壤碳、氮、磷生态化学计量特征 [J]. *生态学报*, 2019, **39**(21): 7996–8002.
Li J J, Fan M C, Shangguan Z P. Ecological stoichiometry characteristics of soil carbon, nitrogen, and phosphorus of the *Robinia pseudoacacia* forest on the north-south strip of the Loess Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(21): 7996–8002.
- [22] Peñuelas J, Sardans J, Rivas-Ubach A, *et al.* The human-induced imbalance between C, N and P in Earth's life system [J]. *Global Change Biology*, 2012, **18**(1): 3–6.
- [23] 杨祥祥, 李梦琦, 何兴东, 等. 沙地土壤 C: N: P 比对早期植物群落物种多样性的影响 [J]. *土壤学报*, 2019, **56**(1): 242–249.
Yang X X, Li M Q, He X D, *et al.* Effects of soil C: N: P ratio on species diversity of preliminary plant communities on Sandy Land [J]. *Acta Pedologica Sinica*, 2019, **56**(1): 242–249.
- [24] 宁志英, 李玉霖, 杨红玲, 等. 沙化草地土壤碳氮磷化学计量特征及其对植被生产力和多样性的影响 [J]. *生态学报*, 2019, **39**(10): 3537–3546.
Ning Z Y, Li Y L, Yang H L, *et al.* Stoichiometry and effects of carbon, nitrogen, and phosphorus in soil of desertified grasslands on community productivity and species diversity [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(10): 3537–3546.
- [25] 李一春, 余海龙, 王攀, 等. 降水量对荒漠草原植物群落多样性和 C: N: P 生态化学计量特征的影响 [J]. *中国草地学报*, 2020, **42**(1): 117–126.
Li Y C, Yu H L, Wang P, *et al.* Effects of precipitation on plant community diversity and C: N: P ecological stoichiometry in a desert steppe of Ningxia, Northwestern China [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2020, **42**(1): 117–126.
- [26] 张玉宝, 谢忠奎, 王亚军, 等. 黄土高原西部荒漠草原植被恢复的土壤水分管理研究 [J]. *中国沙漠*, 2006, **26**(4): 574–579.
Zhang Y B, Xie Z K, Wang Y J, *et al.* Management of soil moisture for desert steppe vegetation rehabilitation in western Loess Plateau [J]. *Journal of Desert Research*, 2006, **26**(4): 574–579.
- [27] Zhang L H, Xie Z K, Zhao R F, *et al.* Plant, microbial community and soil property responses to an experimental precipitation gradient in a desert grassland [J]. *Applied Soil Ecology*, 2018, **127**: 87–95.
- [28] 鲍士旦. 土壤农化分析 [M]. (第三版). 北京: 中国农业出版社, 2002.
- [29] 张金屯. 数量生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2004.
- [30] Knapp A K, Avolio M L, Beier C, *et al.* Pushing precipitation to the extremes in distributed experiments: recommendations for simulating wet and dry years [J]. *Global Change Biology*, 2017, **23**(5): 1774–1782.
- [31] Smith M D. The ecological role of climate extremes: current understanding and future prospects [J]. *Journal of Ecology*, 2011, **99**(3): 651–655.
- [32] Knapp A K, Hoover D L, Wilcox K R, *et al.* Characterizing differences in precipitation regimes of extreme wet and dry years: implications for climate change experiments [J]. *Global Change Biology*, 2015, **21**(7): 2624–2633.
- [33] 白春利, 阿拉塔, 陈海军, 等. 氮素和水分添加对短花针茅荒漠草原植物群落特征的影响 [J]. *中国草地学报*, 2013, **35**(2): 69–75.
Bai C L, Alata, Chen H J, *et al.* Effects of addition of nitrogen and water on plant community characteristics of *Stipa breviflora* desert steppe [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2013, **35**(2): 69–75.
- [34] Ren H Y, Xu Z W, Huang J H, *et al.* Nitrogen and water addition reduce leaf longevity of steppe species [J]. *Annals of Botany*, 2011, **107**(1): 145–155.
- [35] Callesen I, Raulund-Rasmussen K, Westman C J, *et al.* Nitrogen pools and C: N ratios in well-drained Nordic forest soils related to climate and soil texture [J]. *Boreal Environment Research*, 2007, **12**(6): 681–692.
- [36] Li H, Li J, He Y L, *et al.* Changes in carbon, nutrients and stoichiometric relations under different soil depths, plant tissues and ages in black locust plantations [J]. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2013, **35**(10): 2951–2964.
- [37] 张晗, 欧阳真程, 赵小敏. 不同利用方式对江西省农田土壤碳氮磷生态化学计量特征的影响 [J]. *环境科学学报*, 2019, **39**(3): 939–951.
Zhang H, Ouyang Z C, Zhao X M. 2019. Effects of different land use types on ecological stoichiometry characteristics of Carbon, Nitrogen and Phosphorus in farmland soils in Jiangxi Province, China [J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2019, **39**(3): 939–951.
- [38] 汪涛, 杨元合, 马文红. 中国土壤磷库的大小、分布及其影响因素 [J]. *北京大学学报(自然科学版)*, 2008, **44**(6): 945–952.
Wang T, Yang Y H, Ma W H. Storage, patterns and environmental controls of soil phosphorus in china [J]. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 2008, **44**(6): 945–952.
- [39] 柴锦隆, 徐长林, 张德罡, 等. 模拟践踏和降水对高寒草甸土壤养分和酶活性的影响 [J]. *生态学报*, 2019, **39**(1): 333–344.
Chai J L, Xu C L, Zhang D G, *et al.* Effects of simulated trampling and rainfall on soil nutrients and enzyme activity in an alpine meadow [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(1): 333–344.
- [40] 郭雄飞. 生物炭对间作体系中刨花润楠生长及土壤养分年际变化的影响 [J]. *生态学报*, 2019, **39**(13): 4910–4920.
Guo X F. Effects of biochar on *Machilus pauhoi* growth and soil nutrient interannual variation in an intercropping system [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(13): 4910–4920.
- [41] Venterink H O, Wassen M J, Verkroost A W M, *et al.* Species richness-productivity patterns differ between N-, P-, and K-limited wetlands [J]. *Ecology*, 2003, **84**(8): 2191–2199.