

围封对荒漠草原物种多样性和功能多样性的影响

余 轩^{1,2}, 王 兴^{1,2}, 吴 婷^{1,2}, 王启学^{1,2}, 马 昀^{1,2}, 谢 莉^{1,2}, 宋乃平^{1,2}

(1.宁夏大学西北土地退化与生态系统恢复国家重点实验室培养基地,银川 750021;
2.宁夏大学西北退化生态系统恢复与重建教育部重点实验室,银川 750021)

摘要: 为揭示荒漠草原区域围封对不同土壤生境物种多样性和功能多样性的影响,以荒漠草原不同土壤生境下围封(15 年、10 年、6 年)和放牧(15 年、6 年、5 年)的草地植物群落为研究对象,基于方差分析和主成分分析的基础上,通过函数拟合分析,探讨植物物种多样性与功能多样性之间的关系。结果表明:(1)围封相对于自由放牧条件,灰钙土生境植物功能多样性显著增加($P<0.05$)。随着封育年限的增加,物种多样性呈显著降低趋势($P<0.05$),功能多样性未发生显著变化($P>0.05$);风沙土生境植物功能多样性和物种多样性未发生显著变化($P>0.05$)。(2)功能离散度表征的功能多样性与物种丰富度关系可用二次多项式 $Y=aX^2+bX+c$ 形式表示,随着封育年限的增加,二者的相关系数在灰钙土和风沙土生境均呈增加趋势。荒漠草原物种多样性与功能多样性整体正相关,且符合二次函数关系,物种多样性可以用来反映植物群落功能多样性的水平高低,但这种替代作用受封育年限和放牧的影响,随着封育年限增加,物种多样性反映功能多样性水平的能力增加,在未来荒漠草原多样性与生态系统功能关系及维持机制中,需要同时考虑多样性的多维度特征以及不同土壤生境类型。

关键词: 荒漠草原; 土壤; 物种多样性; 功能多样性

中图分类号: S812 **文献标识码:** A **文章编号:** 1009-2242(2021)06-0243-08

DOI: 10.13870/j.cnki.stbcxb.2021.06.033

Effects of Enclosure on Species Diversity and Functional Diversity of Desert Steppe

YU Xuan^{1,2}, WANG Xing^{1,2}, WU Ting^{1,2}, WANG Qixue^{1,2}, MA Yun^{1,2}, XIE Li^{1,2}, SONG Naiping^{1,2}

(1.Key Laboratory of Land Degradation and Ecosystem Restoration in Northwest China, Ningxia University, Yinchuan 750021; 2.Key Laboratory of Rehabilitation and

Reconstruction of Degraded Ecosystem in Northwest China, Ningxia University, Yinchuan 750021)

Abstract: Species diversity and functional diversity are the hot issues in ecology. The research on the relationship between them is the key to understand the function and process of community ecosystem. Based on variance analysis and principal component analysis, the relationship between plant species diversity and functional diversity was studied by using the function fitting analysis. The results showed that: (1) The vegetation functional diversity of limestone soil increased significantly ($P<0.05$) compared with the free grazing conditions. With the increase of the enclosure period, species diversity decreased significantly ($P<0.05$). The functional diversity did not change significantly ($P>0.05$). The plant functional diversity and species diversity in the aeolian soil area did not change significantly ($P>0.05$). (2) The relationship between functional diversity and species richness could be described by a quadratic polynomial $Y=aX^2+bX+c$. With the increase of the enclosure period, the correlation coefficient of the two factors increased in both habitats of limestone soil and aeolian soil. In conclusion, the species diversity was positively correlated with the functional diversity in desert steppe, showing a quadratic function relationship. The species diversity could be used to reflect the level of functional diversity of plant community, but the replacement effect was affected by the period of enclosure and grazing. With the increase of the enclosure period, the ability of species diversity to reflect functional diversity level increased. In the future, the multi-dimensional characteristics of diversity and different soil habitat types should be considered to maintain the relationship mechanism between diversity and ecosystem function.

Keywords: desert steppe; soil; species diversity; functional diversity

物种多样性和功能多样性对生态系统功能和结构起决定性作用,两者是生物多样性在不同层次上的体现^[1]。物种多样性是生物多样性在物种水平上的表现形式,不仅体现着生物之间及其与环境的关系,也体现生物资源的丰富性。功能多样性指某一群落内物种间功能特征的变化范围或特定生态系统中所有物种功能特征的数值和范围^[2]。功能多样性考虑到植物群落中冗余种和种间互补作用^[3],将植物功能性状与生态系统功能联系起来^[4],可用多个植物功能性状描述生态系统功能。因此,在研究多样性—生态系统功能关系时,不能简单地把物种多样性等同于功能多样性。

研究群落中物种多样性与功能多样性的关系是阐明群落中物种共存的关键机制,也是多样性与生态系统功能关系能够开展的基础。一般情况下,物种多样性与功能多样性的关系主要呈现为正相关^[2]。受扰动强度和环境影响的影响,两者之间的关系也表现出负相关^[5]、“S”形曲线^[6]以及不相关^[7]。Ding 等^[8]研究不同演替序列下物种多样性与功能多样性的关系发现,物种多样性与功能多样性呈现“S”形曲线,在演替序列的早期末期均存在一定的功能冗余,在遭受强烈扰动或严酷的环境选择作用下,植物的功能属性被限制在是适应其生存的一定范围内,表现出一定的趋同性。Liu 等^[9]对草甸草原、荒漠草原、典型草原的研究发现,物种多样性与功能多样性呈现正相关的关系,且两者的关系受到降水的影响,降水减少,两者关系增强。综上所述,由于植物受到物种组成、环境资源以及土地利用等因素的影响,全球各学者对物种多样性与功能多样性关系的描述尚未达成一致,因此有必要对不同区域不同生态系统展开研究。

荒漠化过程实质是以物理过程为主导的土壤中细颗粒物质的流失,加剧土壤的粗质化和贫瘠化,原生多年生优势种退出,植物群落功能和结构丧失^[10]。土壤长期被吹蚀,地表形成了原生灰钙土生境和风沙土生境嵌套分布的空间格局^[11],并最终表现为土壤生境异质性由低到高所表征的草地退化或沙化。围绕荒漠化防治,大量学者就植被覆盖度、生物量等恢复对荒漠化防治的效果进行研究,其中,多样性作为植被重要的组成部分,是连接生态系统结构和功能的桥梁。以往的研究主要集中在物种多样性,功能多样性的研究较少,且多数集中于匀质生境的研究,这使得目前对荒漠草原的保护多数立足于物种数量,而没有考虑到功能多样性,进而导致植被衰退、生态系统稳定性较低等植被恢复可持续问题突出的主要原因之一。

围绕围封对于草原群落特性进行了大量研究。郑翠玲等^[12]对沙化草地的研究表明,围封增加植物群落的高度,盖度,密度,生物量,但是增加程度受封育年限以及退化程度的影响;李媛媛等^[13]对高寒草地的植物群落研究结果表明,围封有利于改善植物群落结构,提高植物群落的盖度和生物量,促进其恢复演替;但是也有研究^[14]表明,围栏封育样地植物群落由少数优势种统治,群落多样性不高甚至低于中度干扰的自由放牧样地。

本研究选取宁夏盐池县荒漠草地围封和放牧的灰钙土和风沙土植物群落为研究对象,开展荒漠草原植物物种多样性和功能多样性的研究,以期回答如下科学问题:(1)基于不同土壤生境,物种多样性和功能多样性在围封后如何变化?是否相同?与封育年限是否有关?(2)荒漠草原生态系统的植物物种多样性和功能多样性在不同土壤生境下有何关系?以及封育年限对两者关系的影响如何?回答如上科学问题,可为深入开展荒漠草原物种多样性和功能多样性的研究提供科学依据,并且对于荒漠草原的植物多样性的保护提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏盐池县(106°30′—107°47′E,37°04′—38°10′N),气候属中典型的温带大陆性气候,年均气温 8.1℃,无霜期 150 天,年平均降水量 280 mm,且主要集中在 7—9 月,年平均蒸发量 2 710 mm。其主要土壤类型为风沙土及灰钙土,主要植物种类包括猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、短花针茅(*Stipa breviflora*)、牛枝子(*Lespedeza potaninii*)、苦豆子(*Sophora alopecuroides*)、赖草(*Leymus secalinus*)、中亚白草(*Pennisetum centrasiaticum*)、老瓜头(*Cynanchum komarovii*)、猫头刺(*Oxytropis aciphylla*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、披针叶黄华(*Thermopsis lanceolata*)等。

1.2 样地设置与群落调查

2018 年 8 月在宁夏盐池县皖记沟村、四墩子村、马儿庄村和杨寨子村(考虑到土壤、植被、水分等影响,以地势地貌相同为原则)分别选取了 4 对围封区及其对照处理放牧区,其中围封区不放牧且禁止人类活动,放牧区属于常年适度放牧(0.50~0.70 只羊/hm²)^[15]。每对围封区与放牧区的围栏年限一致,4 对试验区相距 20 km 以上。在皖记沟村、四墩子村、马儿庄村、杨寨子村分别设置 4,3,3,4 条长 100 m 的样带。其中皖记沟村、四墩子村、马儿庄村、杨寨子村

风沙土样带分别为 2,1,0,4 条,其余都为灰钙土样带,共 14 条样带。每条样带贯穿围封区与其相邻的放牧区,且每条样带为同类土壤。每条相邻样带相距 50 m 以上。每条以共有围栏为中心的样带,为了克服边缘效应对试验结果的影响,在围栏两侧各空出 10 m,每条样带每隔 10 m 设置 1 个 1 m×1 m 的样方,每条样带 10 个样方,试验区总共 140 个样方(表 1、图 1),每个样方 4 个角用 PVC 管进行固定。

于 2019 年 5—10 月,每月中旬在每个样方内进行 1 次野外植被调查,记录样方内植被的物种名、高度、盖度和密度。8 月在样方旁边选取相同大小的样方(1 m×1 m)齐地分种类剪下样方内所有植被,带回实验室进行 75 ℃烘干至恒重并称重,得出生物量,继续用研磨仪粉碎进行植物叶片全碳、全氮、全磷、碳氮比的测定,其中全碳、全氮、碳氮比用元素分析仪(意大利 DK6,UDK140)测定其百分含量,全磷用钼锑抗比色法测定^[16]。9 月在样方旁以样方内的植物

种类为标准,采集每种植物新鲜叶片 5~10 片,带回实验室进行叶面积的分析,以及叶片鲜重。干重的测量、计算比叶面积和叶干物质含量。样地土壤情况见表 2。

表 1 研究区样地基本概况

样地	围封年限/a	样带数	土壤类型
皖记沟	15	4	风沙土+灰钙土
马儿庄	10	3	灰钙土
四墩子	6	3	风沙土+灰钙土
杨寨子	5	4	风沙土

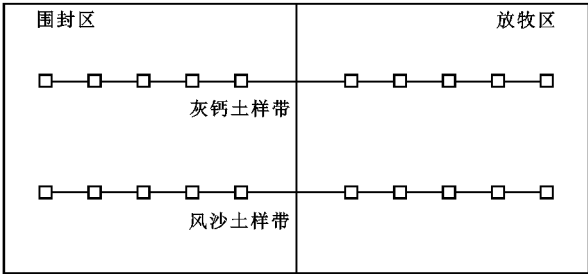


图 1 样带设置示意

表 2 研究区样地土壤情况

土壤类型	封育年限/a	全氮/%	有机碳/%	pH	电导率/($\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$)	全盐/%
灰钙土	15	0.07±0.01a	1.39±0.40a	7.91±0.11a	125.43±12.08a	0.39±0.03a
	10	0.06±0.01a	1.17±0.23ab	7.95±0.06a	113.75±6.53b	0.37±0.02b
	6	0.05±0.01b	0.91±0.32bc	7.91±0.06a	112.78±6.98b	0.36±0.02b
风沙土	15	0.04±0.01b	0.89±0.32bc	7.90±0.13a	107.40±16.80a	0.35±0.04a
	6	0.04±0.01b	0.87±0.12c	7.87±0.06a	98.52±6.18a	0.33±0.01a
	5	0.03±0.01c	0.63±0.30c	7.90±0.14a	77.99±20.27b	0.28±0.05b

注:表中数据为平均值±标准差;同列不同小写字母表示同一类型土壤不同封育年限在 $P<0.05$ 水平上差异显著。

1.3 植物多样性计算

本研究选取 4 个常见的物种多样性指数,分别是辛普森指数(Simpson index)、香浓维纳指数(Shannon-Wiener index)、均匀度指数(Pielou index)以及丰富度指数(Patrick index),计算公式为:

Shannon-Wiener 香农维纳指数多样性指数:

$$H = - \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i \quad (i=1,2,3,\cdots,s)$$

Pielou 均匀度指数: $J = (- \sum_{i=1}^s P_i \ln P_i) / \ln S$

Margalef 丰富度指数: $R = (S-1) / \ln N$

辛普森群落优势度指数: $DS = 1 - \sum_{i=1}^s P_i^2$

$$P_i = N_i / N$$

式中: S 为群落中的总物种数; N 为群落中全部种的总个体数; N_i 为种 i 的个体数。

选取草本植物比叶面积(specific leaf area,SAL, cm^2/g)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LD-MC, g/g)、叶全氮含量(leaf total nitrogen concentration,LTN,%)、叶全碳含量(leaf total carbon concentration,LTC,%)、叶碳氮含量比(leaf carbon-ni-

trogen ration, C/N,%) 和叶全磷含量(leaf total phosphorus concentration,LTP,%)的实测数据进行植物功能多样性的计算。功能丰富度主要衡量群落中共存物种占据生态位空间的大小,本研究选取功能体积 FR_{ic} ^[17];功能均匀度主要衡量物种性状在所占据空间的中的分布规律,本研究选取多维功能均匀度指数 FE_{ve} ^[18];功能离散度主要衡量群落功能性状多度分布在性状空间中的最大离散程度,本研究选用二次熵指数 Rao^[19] 以及功能分散指数 FD_{is} ^[20]。除此之外,本研究以功能性状加权平均值(community weighted mean trait, CWM)作为功能多样性的补充。不同功能性状的群落加权平均值用不同字母表示,比如叶面积加权平均值、叶干物质含量加权平均值、叶全磷加权平均值、叶全氮加权平均值、叶全碳加权平均值、叶碳氮比加权平均值分别用 SLA_{CWM} 、 $LD-MC_{CWM}$ 、 LTP_{CWM} 、 LTN_{CWM} 、 LTC_{CWM} 、 C/N_{CWM} 表示。以上功能指数的计算是基于每个样方下物种多度以及 6 个植物功能性状的高氏距离矩阵,所有功能多样性的计算是基于 R 语言“FD”函数包^[21]进行的。

FR_{ic} 的计算公式为:

$$FR_{ic} = \frac{SF_{ci}}{R_c}$$

式中: SF_{ci} 为群落 i 内物种所占据的生态位空间; R_c 为特征 C 的绝对值。

FE_{ve} 的计算公式为:

$$FE_{ve} = (\sum_{i=1}^{S-1} \min(PEW_i, \frac{1}{S-1}) - \frac{1}{S-1}) / (1 - \frac{1}{S-1})$$

式中: S 为物种数目; PEW_i 为物种 i 的加权均匀度。

Rao 的计算公式为:

$$Rao = (\sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j>i}^S d_{ij} w_i w_j)$$

式中: S 为物种数目; d_{ij} 为物种 i 与物种 j 间的欧式距离; w_i 为物种 i 的相对多度; w_j 为物种 j 的相对多度。

FD_{is} 的计算公式为:

$$FD_{is} = \sum a_j z_j / \sum a_j$$

式中: a_j 为物种 j 的多度; z_j 为物种 j 到加权质量的距离。

CWM 的计算公式为:

$$CWM_i = \sum_{i=1}^S P_i \times t_i$$

式中: CWM 为群落加权性状值; P_j 为物种 i 的相对多度; t_i 为物种 i 的性状值; S 为样方物种数目。

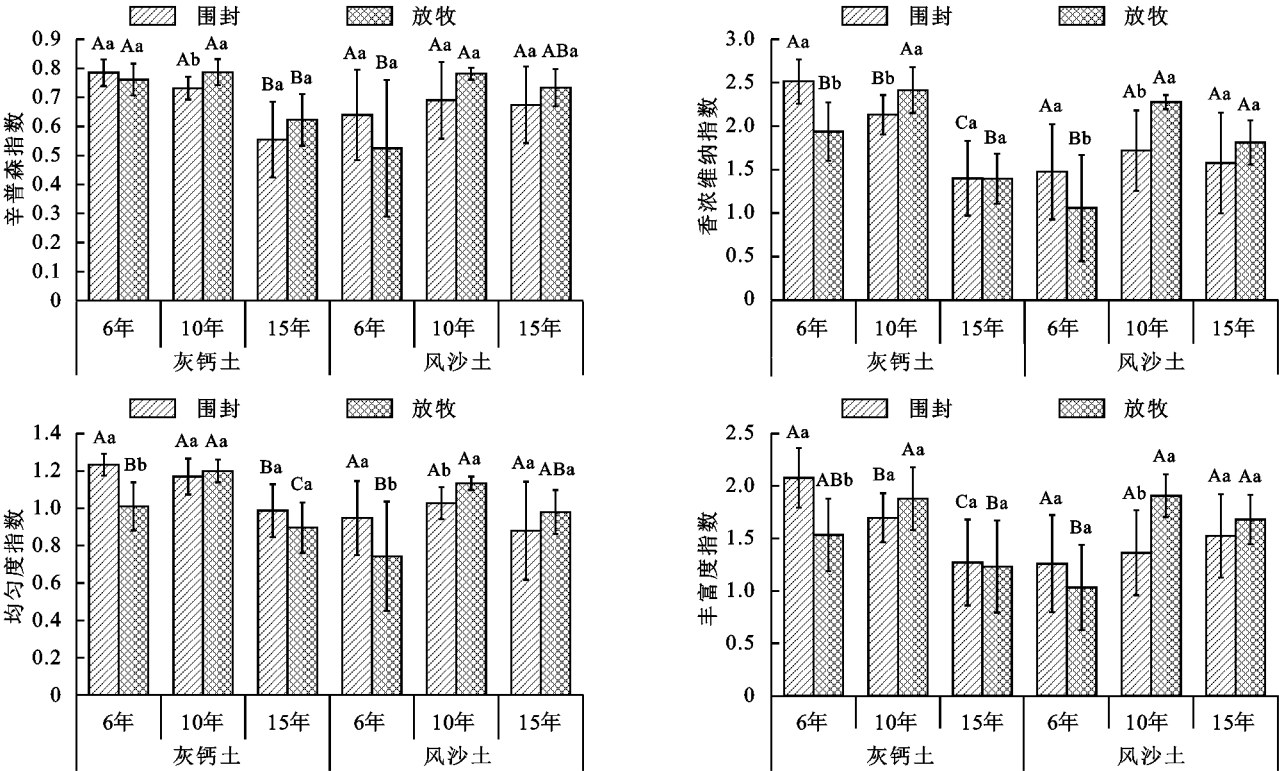
1.4 数据分析

基础数据在 Excel 2016 软件中完成, 功能多样性在 R3.4.0 中的 vegan、FD 函数包中完成, 用 SPSS 22.0 软件进行不同处理间物种多样性指数、功能多样性指数的方差分析。用 Origin 2018 软件对物种多样性指数和功能多样性指数进行主成分(principal component analysis, PCA)分析及绘图, 以 PCA 图中相关性强的指标继续在 Excel 2016 软件中进行拟合分析。

2 结果与分析

2.1 植物群落物种和功能多样性在不同生境下的差异

2.1.1 物种多样性 4 个物种多样性指数与封育年限的关系从整体上看, 灰钙土生境为 6 年和 10 年显著大于 15 年($P<0.05$); 风沙土放牧为 6 年显著大于 5 年($P<0.05$)。从围栏和放牧来看, 灰钙土和风沙土在围封 15 年时, 4 个物种多样性指数均未达到显著水平。以丰富度指数为例, 灰钙土围封为随着封育年限增加, 丰富度降低, 表现为 6 年(2.08)>10 年(1.70)>15 年(1.27)($P<0.05$); 灰钙土放牧为 10 年(1.88)>15 年(1.23)($P<0.05$), 风沙土生境下, 围封对丰富度没有显著影响, 表现为放牧 6 年(1.91)和 15 年(1.68)>5 年(1.03)($P<0.05$)(图 2)。



注:不同小写字母表示该指标在围封和放牧间差异显著($P<0.05$);不同大写字母表示该指标在同一土壤下不同年限间的差异显著($P<0.05$)。下同。

图 2 不同土壤生境下物种多样性指数对围封年限的响应

2.1.2 功能多样性 从整体上看, 围封和放牧对功能多样性的影响在灰钙土生境上达到显著水平($P<0.05$)。从封育年限来看, 灰钙土生境功能丰富度指

数围封 15 年显著低于围封 10 年($P<0.05$), 功能均匀度、功能分散度指数以及二次熵指数以放牧 10 年显著低于放牧 6 年和 15 年($P<0.05$)。风沙土生境

下,功能多样性的变化主要体现在封育年限对功能分散度指数和二次熵指数的变化上,且两者变化一致,均是放牧 6 年显著大于放牧 5 年和 15 年($P<0.05$)。

以功能丰富度(FR_{ic})指数为例,在灰钙土围封处理下,10 年(1.96)是 15 年(0.92)的 2.10 倍,差异达显著水平($P<0.05$),其他处理下均未达到显著水平。功能均匀度指数(FR_{ve})在灰钙土放牧处理下,

15 年(0.21)是 10 年(0.16)的 1.36 倍,差异达显著水平($P<0.05$),其他处理下均未达到显著水平。功能分散指数(FR_{is})和二次熵指数(Rao)只在灰钙土和风沙土放牧处理下达到显著水平,灰钙土放牧处理下均是 6 年 $>$ 15 年 $>$ 10 年,且 6 年和 10 年达到显著水平($P<0.05$)。风沙土放牧处理下,6 年显著大于 5 年和 15 年($P<0.05$)(图 3、表 3)。

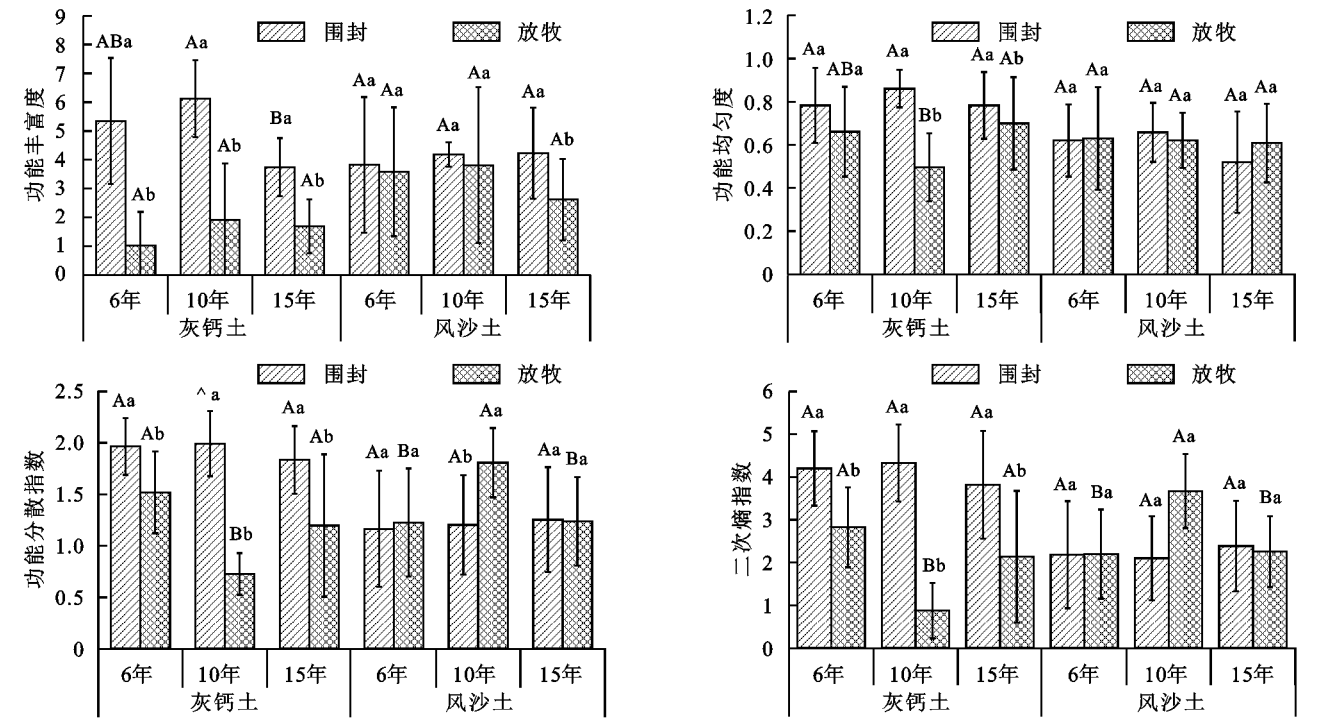


图 3 不同土壤生境下功能多样性指数对封育年限的响应

表 3 不同土壤生境下植物功能性状加权平均值对封育年限的响应

土壤类型	封育年限/a	围封/放牧	SLA _{CMW}	LDMC _{CMW}	LTP _{CMW}	LTN _{CMW}	LTC _{CMW}	C/N _{CMW}
灰钙土	6	围封	7.73±0.57Ab	0.47±0.04Ba	0.10±0.01Ab	1.47±0.04Ab	31.85±0.43Ba	22.39±0.96Ba
		放牧	12.91±2.55Ba	0.37±0.02Cb	0.19±0.02Aa	1.86±0.09Aa	27.43±1.41Cb	14.96±0.99Cb
	10	围封	7.51±0.56Aa	0.52±0.01Ab	0.09±0.01Ba	1.68±0.03Aa	36.68±0.93Aa	23.31±0.52Ab
		放牧	6.94±0.95Ba	0.55±0.01Aa	0.09±0.01Ca	1.52±0.05Bb	35.53±1.36Ab	24.14±0.75Aa
	15	围封	7.73±0.54Ab	0.47±0.04Ba	0.10±0.01Ab	1.47±0.04Ab	31.85±0.41Ba	22.39±0.91Ba
		放牧	22.36±11.72Aa	0.48±0.08Ba	0.13±0.03Ba	1.77±0.18Aa	31.00±1.76Ba	18.31±3.21Bb
风沙土	5	围封	12.86±2.10Ba	0.33±0.04Ba	0.15±0.02Aa	1.34±0.11Bb	25.11±5.19Bb	18.94±3.26Ba
		放牧	6.29±2.78Bb	0.34±0.04Ba	0.16±0.01Aa	1.55±0.10Aa	29.61±2.72Aa	19.59±1.88Aa
	6	围封	9.86±2.57Ba	0.48±0.01Aa	0.16±0.01Aa	1.70±0.13Aa	31.31±0.77Aa	18.76±2.11Ba
		放牧	7.92±2.51ABa	0.47±0.02Aa	0.16±0.03Aa	1.62±0.12Aa	28.42±2.10ABb	17.77±0.63ABb
	15	围封	24.81±4.86Aa	0.40±0.10Ba	0.11±0.02Bb	1.33±0.11Bb	29.59±3.93ABa	23.56±4.77Aa
		放牧	10.58±0.42Ab	0.37±0.09Ba	0.16±0.01Aa	1.65±0.16Aa	25.85±2.54Bb	16.28±0.92Bb

注:表中数据为平均值±标准差;不同小写字母表示该指标在围封和放牧间差异显著($P<0.05$);不同大写字母表示该指标在同一土壤下不同年限间的差异显著($P<0.05$)。

灰钙土生境下 LTC_{CMW}、C/N_{CMW}围封大于放牧,且 10 年 $>$ 15 年和 6 年($P<0.05$); SLA_{CMW}、LTP_{CMW}、LTN_{CMW}围封小于放牧,且 6 年和 15 年 $>$ 10 年($P<0.05$); LDMC_{CMW}围封放牧没有显著影响,但

10 年 $>$ 15 年和 6 年($P<0.05$)。风沙土生境下, SLA_{CMW}、LTC_{CMW}、C/N_{CMW}围封大于放牧($P<0.05$),封育年限对三者影响不同;LTP_{CMW}、LTN_{CMW}围封小于放牧,且 6 年 $>$ 5 年和 15 年($P<0.05$); LDMC_{CMW}围封放牧

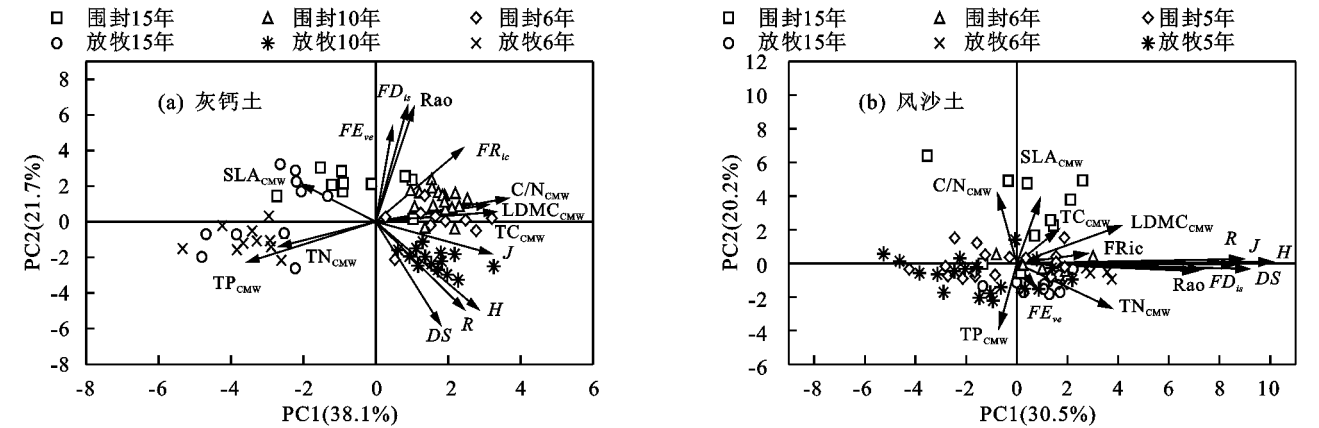
没有显著影响,但 6 年大于 5 年和 15 年($P<0.05$)。

2.2 功能性状多样性和物种多样性的关系

在灰钙土生境下,放牧表现为高物种多样性,围封表现为高功能多样性。由图 4a 可以看出,10 年和 6 年围栏>15 年围栏>15 年和 6 年放牧。在风沙土

生境下,功能多样性和物种多样性在放牧和围封上没有明显区分。

由图 4b 可以看出,6 年>15 年>5 年。综上,围封和放牧对功能多样性的影响主要表现在灰钙土生境上。



注:R 为丰富度指数;H 为香农维纳指数;DS 为辛普森指数;J 为均匀度指数;FR_{ic} 为功能丰富度;FE_{ve} 为功能均匀度;FD_{is} 为功能分散指数;Rao 为二次熵指数;SLA_{CMW} 为比叶面积加权平均值;LDMC_{CMW} 为叶干物质含量加权平均值;LTP_{CMW} 为叶全磷加权平均值;LTN_{CMW} 为叶全氮加权平均值;LTC_{CMW} 为叶全碳加权平均值;C/N_{CMW} 为叶碳氮比加权平均值。

图 4 各样地植物功能性状多样性和物种多样性的关系

2.3 功能分散度指数与物种丰富度指数和叶干物质含量加权平均值的相关性

功能离散度指数(FD_{is})与物种丰富度拟合关系以二次项函数为最优,灰钙土生境下,均是 15 年(围封 $R^2=0.72$;放牧 $R^2=0.71$)>10 年(围封 $R^2=0.28$;放牧 $R^2=0.09$)>6 年(围封 $R^2=0.25$;放牧 $R^2=0.04$);风沙土生境下,围封 15 年($R^2=0.72$)>6 年($R^2=0.48$)>5 年($R^2=0.14$)。放牧 6 年($R^2=0.87$)>15 年($R^2=0.66$)>5 年($R^2=0.06$)。综上,物种丰富度与功能分散度指数的拟合关系与封育年限增加趋势一致,即封育年限增加,两者拟合关系更优。

叶干物质含量加权平均值($LDMC_{CMW}$)与物种丰富度拟合关系均以二次项函数为最优,风沙土($R^2=0.42$)优于灰钙土($R^2=0.21$),风沙土生境下,6 年(围封 $R^2=0.74$;放牧 $R^2=0.79$)>15 年(围封 $R^2=0.40$;放牧 $R^2=0.41$)>5 年(围封 $R^2=0.04$;放牧 $R^2=0.17$)(表 4)。综上,叶干物质含量加权平均值与物种丰富度的拟合关系受土壤生境影响大,风沙土生境上拟合关系优于灰钙土生境,风沙土生境下为 6 年>15 年>5 年。

3 讨论

3.1 不同土壤生境下围封对物种多样性和功能多样性的影响

在一个群落中,功能多样性的大小由物种功能性状的值、范围和分布程度共同决定^[4],由于环境的筛选作用使得适应特定生境的物种功能性状出现趋同

适应,这使得功能多样性降低。本研究中,围封和放牧对功能多样性的影响主要表现在灰钙土生境上,由于土壤水分、养分等资源限制,导致围封样地物种生态位分化程度高于放牧样地,引起功能性状趋异,功能多样性增加。不同土壤生境,封育年限对于功能多样性的影响不同,灰钙土生境功能均匀度、功能分散度指数以及二次熵指数封育 10 年与 15 年和 10 年达到显著水平。风沙土生境,功能分散度指数和二次熵指数 6 年显著大于 5 年和 15 年。

生产力假说^[22]认为,高的环境能量形成高的生产力,而高的生产力承载高的物种多样性,比如,随着土壤氮含量等的增加,物种多样性呈现增加趋势,而随着干燥程度的增加^[5],物种多样性降低。短期围封有利于增加物种多样性,但是随着围封年限的增加,由于缺乏草食动物的影响,使得群落内的优势种占据主要位置,物种多样性降低^[23],反而是放牧有利于增加物种多样性,这与本研究结果相似,灰钙土生境下,6 年围封样地物种多样性高于 6 年放牧样地,6 年围封样地物种多样性高于 15 年围封样地。然而风沙土生境下,围封年限太低,植物还不能建立起稳定的生态系统,表现为 15 年和 6 年样地的物种多样性高于 5 年样地。

本研究中,灰钙土生境下,围封样地表现为较高的功能多样性,放牧样地表现为较高的物种多样性。风沙土生境下,围封表现为较高的物种多样性和功能多样性。这一方面得益于风沙土水分入渗强度高,满足多种生态属性的物种共存;另一方面,与不同土壤的物理化

学性质相关,灰钙土氮含量高(表 2),物种多样性高。灰钙土生境下,围封相较于放牧,没有牲畜的采食,植物不能更新生长,处于环境胁迫状态,使得功能多样性高而物种多样性低。说明群落内物种达到一定数量后,对于资源的吸收和利用达到平衡,生态位的分化达到最大,物种多样性、功能多样性和生产力达到最大,15 年样地随着植物群落、微环境的变化,出现植被衰退现象,物种多样性和功能多样性降低。

灰钙土生境相较于放牧,围封显著增加植物功能

多样性,放牧处理下,放牧 10 年时的功能多样性显著低于 6 年和 15 年;风沙土生境功能多样性的变化不显著,物种多样性放牧 6 年显著高于放牧 5 年。因此,荒漠草原区域退化草地以植物多样性为表征的植物群落结构改善和恢复,首先体现在植物群落功能多样性的变化响应,进一步基于功能多样性变化格局,探讨和验证退化草地植被恢复过程中植物群落组配理论机制,是实现未来荒漠草原区域生态系统生产力、稳定性等功能形成和维持的基础。

表 4 功能多样性指数与物种丰富度指数的拟合关系

指数	土壤类型	围封/放牧	封育年限/a	拟合方程	R^2
功能分散度	灰钙土	围封	15	$y = -0.9284x^2 + 3.2838x - 0.6979$	0.72
			10	$y = -1.2585x^2 + 3.6169x - 0.4575$	0.28
			6	$y = 1.2338x^2 - 4.8139x + 6.5522$	0.25
		放牧	15	$y = 1.0608x^2 - 4.0928x + 4.4470$	0.71
			10	$y = 0.1716x^2 - 0.4710x + 0.9912$	0.09
			6	$y = 0.2779x^2 - 0.7623x + 2.0042$	0.04
	风沙土	围封	15	$y = -2.1525x^2 + 6.7578x - 3.7396$	0.72
			6	$y = -4.0762x^2 + 13.5890x - 9.2137$	0.48
			5	$y = -0.2180x^2 + 0.9893x + 0.3093$	0.14
		放牧	15	$y = -6.9079x^2 + 22.2500x - 16.3040$	0.66
			6	$y = 18.7460x^2 - 71.2140x + 68.8220$	0.87
			5	$y = 0.3540x^2 - 0.4629x + 1.2715$	0.06
叶干物质含量 加权平均值	灰钙土	围封	15	$y = -0.0987x^2 + 0.3434x + 0.2057$	0.47
			10	$y = -0.1232x^2 + 0.4148x + 0.1780$	0.29
			6	$y = 0.0541x^2 - 0.1771x + 0.5981$	0.11
		放牧	15	$y = 0.0471x^2 - 0.2186x + 0.6650$	0.27
			10	$y = 0.0348x^2 - 0.1299x + 0.6641$	0.06
			6	$y = 0.0102x^2 - 0.0513x + 0.4264$	0.07
	风沙土	围封	15	$y = 0.2940x^2 - 0.9429x + 1.1080$	0.39
			6	$y = 9E-05x^2 + 0.0116x + 0.4647$	0.74
			5	$y = -0.0145x^2 + 0.0501x + 0.2912$	0.04
		放牧	15	$y = -1.1811x^2 + 3.8765x - 2.7468$	0.41
			6	$y = 1.2701x^2 - 4.7690x + 4.9037$	0.79
			5	$y = 0.0759x^2 - 0.1494x + 0.4041$	0.17

3.2 不同土壤生境物种多样性和功能多样性的关系

物种多样性高的群落生境异质性大,群落中各物种功能性状出现差异的概率也大,导致群落功能性状较高,而较高的功能性状促使物种利用资源的效率提高,物种间竞争增大,生态位重叠减弱,反过来又影响物种多样性^[24]。也有研究^[7,25]指出,随着环境胁迫的增加,物种多样性与功能多样性的关系也可由正相关转变为负相关或者不相关。本研究结果表明,2 种土壤生境下,整体上物种多样性与功能多样性正相关,即功能多样性指数增大,物种多样性指数也增大,这与杨祥祥等^[24]对沙地植物群落的研究结果一致,

其原因在于群落中的共存物种之间存在生态位分化,植物物种数量的减少引起植物功能性状的丢失或降低空间纬度,使得功能分散度降低^[25];相反地,物种数量升高,功能性状的异质性增大,生态位分化加强,群落对有限的资源的利用程度加强,进而加强群落的利用效率,功能分散度指数增加。

2 种土壤生境物种丰富度与功能多样性的拟合关系均符合 $Y = aX^2 + bX + c$ 函数,且随封育年限增加,拟合关系呈现出更优的趋势,需注意的是功能分散度指数与物种丰富度指数的拟合关系优于叶干物质含量加权平均值与物种丰富度的关系。功能多样

性与物种多样性的关系十分复杂,受到干扰形式、环境条件等影响,但功能多样性与生态系统功能关系更为紧密,能够决定物种多样性与生态系统功能关系的强度和作用形式。本研究中功能多样性与物种丰富度整体上呈现二次函数关系,但是也可以看出,物种丰富度与不同功能多样性指数的拟合关系不同。所以不能简单地以物种多样性代替功能多样性,还应结合具体生境和具体功能指标进行决策。

4 结论

研究揭示了不同土壤生境围封对物种多样性和功能多样性以及二者关系随封育年限的响应变化,灰钙土生境相较于放牧,围封显著增加植物功能多样性,放牧处理下,放牧 10 年时的功能多样性显著低于 6 年和 15 年;风沙土生境功能多样性的变化不显著,物种多样性放牧 6 年显著高于放牧 5 年。功能多样性与物种多样性的拟合分析表明,2 种土壤生境下,物种丰富度指数与功能分散度指数和叶干物质含量加权平均值的拟合均符合 $Y=aX^2+bX+c$ 函数,且封育年限对两者关系影响一致,均随封育年限的增加,拟合关系呈现更优的趋势。

参考文献:

- [1] 陈静,蒋万祥,贺诗水,等.新薛河底栖动物物种多样性与功能多样性研究[J].生态学报,2018,38(9):3328-3336.
- [2] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition[J].Ecology Letters,2002,5(3):402-411.
- [3] Daz S, Cabido M. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes[J].Trends in Ecology and Evolution,2001,10(39):646-655.
- [4] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: Back to basics and looking forward[J].Ecology Letters,2006,9(6):741-758.
- [5] Bello F D, Lepš J, Sebastià M T. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients[J].Ecography,2006,29(6):801-810.
- [6] Sasaki T, Okubo S, Okayasu T, et al. Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands[J].Ecology,2009,90(9):2598-2608.
- [7] 臧岳铭,朱志红,李英年,等.高寒矮蒿草草甸物种多样性与功能多样性对初级生产力的影响[J].生态学杂志,2009,28(6):999-1005.
- [8] Ding Y, Bu W S, Zang R G. Functional diversity increases with species diversity along successional gradient in a secondary tropical lowland rainforest [J]. Tropical Ecology,2014,55(3):393-401.
- [9] Liu G F, Xie X F, Ye D, et al. Plant functional diversity and species diversity in the Mongolian steppe[J]. PLoS One,2013,8(10):e77565.
- [10] 慈龙骏.我国荒漠化现状及防治对策[J].中国林业,1999(5):14-15.
- [11] 宋乃平,王兴,陈林,等.荒漠草原“土岛”生境群落物种共存机制[J].生物多样性,2018,26(7):667-677.
- [12] 郑翠玲,曹子龙,王贤,等.围栏封育在呼伦贝尔沙化草地植被恢复中的作用[J].中国水土保持科学,2005,3(3):78-81.
- [13] 李媛媛,董世魁,李小艳,等.围栏封育对三江源区退化高寒草地植物光合作用及生物量的影响[J].草地学报,2012,20(4):621-625.
- [14] 王顺霞.放牧方式对围栏草地植被和土壤环境质量影响的研究[D].陕西 杨凌:西北农林科技大学,2012.
- [15] 谢莉,宋乃平,孟晨,等.不同封育年限对宁夏荒漠草原土壤粒径及碳氮储量的影响[J].草业学报,2020,29(2):1-10.
- [16] 鲍士旦.土壤农化分析[M].3 版.北京:中国农业出版社,2000:218-270.
- [17] 李禄军,曾德慧.物种多样性与生态系统功能的关系研究进展[J].生态学杂志,2008,27(11):2010-2017.
- [18] Mouillot D, Mason W H N, Dumay O, et al. Functional regularity: A neglected aspect of functional diversity[J].Oecologia,2005,142(3):353-359.
- [19] Lepš J, Bello F D, Lavorel S, et al. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: Practical considerations matter[J].Preslia,2006,78(4):481-501.
- [20] 葛兆轩,孙国龙,袁业,等.河北省森林草原区草本植物物种多样性和功能多样性[J].草业学报,2017,26(7):35-44.
- [21] Laliberté E, Legendre P, Shipley B. FD: Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology version [J]. The American Naturalist,2014,163:780-785.
- [22] Currie D J, Francis A P. Regional versus climatic effect on taxon richness in angiosperms: Reply to qian and ricklefs [J].The American Naturalist,2004,163(5):780-785.
- [23] 高润梅,石晓东,郭跃东.山西文峪河上游河岸林群落稳定性评价[J].植物生态学报,2012,36(6):491-503.
- [24] 杨祥祥,李梦琦,何兴东,等.沙地植物群落功能多样性对物种多样性的影响[J].南开大学学报(自然科学版),2020,53(4):75-80.
- [25] 孔彬彬,卫欣华,杜家丽,等.刈割和施肥对高寒草甸物种多样性和功能多样性时间动态及其关系的影响[J].植物生态学报,2016,40(3):187-199.