

刈割、施肥和浇水对高寒草甸物种多样性、功能多样性与初级生产力关系的影响

李晓刚 朱志红* 周晓松 袁芙蓉 樊瑞俭 许曼丽

陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062

摘要 通过在高寒矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸为期4年的刈割(留茬1 cm、3 cm及不刈割)、施肥(尿素 $7.5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ +磷酸二铵 $1.8\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 、不施肥)和浇水($20.1\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 、不浇水)控制实验, 对该生态系统中功能多样性与物种多样性的变化及其与初级生产力关系进行了研究。结果表明: 刈割和施肥显著影响植物性状和生产力, 而浇水作用微弱。刈割对物种多样性无影响, 但对不同功能多样性指数的影响不同; 施肥降低了物种多样性和以所有性状(除植株高度外)量化的功能多样性; 浇水仅对物种丰富度有微弱影响。各功能多样性的平均值能更好地反映群落物种间的功能差异。功能多样性和物种多样性呈正相关或不相关, 且二者与初级生产力的关系可表现为正相关、负相关和不相关, 说明三者间的关系是性状依赖的, 并受生境资源状况和刈割扰动的影响。植物功能性状对群落初级生产力有更加直接的影响。在考虑生物多样性对生态系统功能的影响时, 应更加注重对植物功能属性变化的研究。

关键词 生物多样性, 生态系统功能, 放牧, 生境资源, 植物性状

Effects of clipping, fertilizing and watering on the relationship between species diversity, functional diversity and primary productivity in alpine meadow of China

LI Xiao-Gang, ZHU Zhi-Hong*, ZHOU Xiao-Song, YUAN Fu-Rong, FAN Rui-Jian, and XU Man-Li

College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

Abstract

Aims Although much attention has been paid for the relationship between the biodiversity and ecosystem functioning, little is known about the ecosystem consequences of changes. In addition, the question whether species diversity (*SD*) can co-vary with functional diversity (*FD*) is unanswered. We used the Rao index to quantify *FD* in order to explore this question through comparison of different components of biodiversity and their effects on primary productivity (*PP*).

Methods A field manipulation experiment was conducted in alpine meadow at the Haibei Research Station of the Chinese Academy of Sciences from 2007 to 2010. The experiment used a split-plot design with clipping treatment in the whole plot using three clipping levels (stubbled 1 cm, 3 cm and unclipped). Subplots were treated with fertilizer (urea $7.5\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ + ammonium phosphate $1.8\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ and unfertilized) and watering ($20.1\text{ kg}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ and unwatered). General linear model univariate ANOVA, correlation analysis and regression analysis were used to analyze the effects of the treatments on plant functional traits, biodiversity and *PP*, as well as the relationship among them.

Important findings The clipping and fertilizing treatments had important effects on plant traits and *PP*. There were no significant differences in *SD* among the clipping treatments, whereas the *FD* quantified by distinct traits showed different trends across clipping treatments. Fertilization increased *PP* but decreased both *SD* and *FD* (except *FD_H*). Watering affected weakly only the Richness index (*R*). Correlation analysis indicated that the *FD_{6 traits}* reflected functional divergence better than the *FD* calculated by the single trait. Regression analysis showed that there was a significantly positive and no correlation between *SD* and *FD*, respectively, and the relationship among *SD*, *FD* and *PP* followed three patterns: significantly positive, negative or no correlation, i.e., the relation forms were not only trait-dependent but also were related to disturbance and soil resources. Plant functional traits have a more direct influence on *PP*.

收稿日期Received: 2011-04-25 接受日期Accepted: 2011-08-15

* 通讯作者Author for correspondence (E-mail: zhuzhihong@snnu.edu.cn)

Key words biodiversity, ecosystem functioning, grazing, habitat resources, plant trait

生物多样性与生态系统功能的关系是当前备受关注的热点问题(Hillebrand & Matthiessen, 2009; 赵新全, 2009)。以往很多研究过分强调物种多样性的作用, 甚至只以群落物种数目来研究其与生态系统功能的关系, 而忽略了群落物种功能多样性的作用, 这实际上隐含着物种多样性等同于功能多样性的假定, 因而混淆了生物多样性不同成分的生态功能效应(Díaz & Cabido, 2001)。由于物种分布的地域限制, 不同生态系统的物种组成与数目有很大的差异, 而传统的功能群定性分类主要强调物种的形态特征而非功能属性。因此, 仅以物种多样性来研究生物多样性的生态系统功能效应势必存在很大的局限性。近10年来, 功能多样性(functional diversity)的研究逐渐受到重视(Naeem, 2002; de Bello *et al.*, 2006; Petchey & Gaston, 2006)。功能多样性是指影响植物功能的形态、生理或物候性状的组成与变化(Hillebrand & Matthiessen, 2009), 它包含种间功能性状差异、物种组成及其相对多度等基本成分(Lepš *et al.*, 2006)。研究生物多样性与自然生态系统功能的关系首先需要确认物种多样性与功能多样性的关系, 这是揭示生物多样性作用机制、预测干扰对生态系统功能影响及制定生态系统管理策略的关键(张全国和张大勇, 2003)。已有的研究显示二者之间的关系有正相关(Petchey & Gaston, 2002)、负相关(de Bello *et al.*, 2006)、S形曲线(Sasaki *et al.*, 2009)和不相关(藏岳铭等, 2009) 4种形式。Petchey和Gaston (2002)认为二者对初级生产力的影响是一致的, 而Díaz和Cabido (2001)和藏岳铭等(2009)则认为二者相对独立地影响生产力。出现上述争议的原因, 一是由于相关研究多是通过剔除物种或人工组建群落来进行的(Díaz *et al.*, 2003), 而在复杂条件下的自然群落中的研究较少, 因此所提供的信息尚不足以揭示自然群落中物种多样性与功能多样性的关系(Loreau, 2004); 二是因为自然生态系统中多种扰动因素和生境资源的异质性产生的复杂影响往往导致实际的观察结果与理论预期不一致(贺金生等, 2003; 张全国和张大勇, 2003)。本研究通过在青藏高原高寒草甸进行的一项为期4年的刈割、施肥和浇水控制试验, 试图以功能多样性的量化研究为切入点探讨以下2个问题: (1)刈割扰动和土壤资

源获得性变化将如何影响群落物种多样性、功能多样性和初级生产力的关系? (2)物种多样性与功能多样性对初级生产力的影响是否具有等值性? 哪一个与初级生产力的关系更为密切? 高寒草甸生态系统是全球变化的敏感区域和生物多样性重点保护区, 普遍存在的过度放牧是引起该系统退化的重要因素(赵新全, 2009)。由于地处高寒, 该系统土壤N、P矿化率较低, 可利用养分缺乏, 不能满足植物生长的需要(赵新全, 2009)。因此, 研究该自然生态系统在刈割扰动和生境资源变化条件下物种多样性、功能多样性与初级生产力的关系, 有助于我们深入认识上述争论的问题。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本研究在青海省海北藏族自治州门源回族自治县境内的中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站矮嵩草草甸内进行。该站位于青藏高原东北隅(37°29'–37°45' N, 101°12'–101°23' E), 海拔3 200 m, 年平均气温–1.7 °C, 最冷月(1月)平均气温为–14.8 °C, 最热月(7月)平均气温为9.8 °C, 年平均降水量为580 mm, 6–9月降水量占全年降水量的68.6% (李英年等, 2004)。矮嵩草草甸地势平缓, 为当地冬春草场(每年11月至次年5月底放牧, 6至10月休闲, 家畜转至夏季高山牧场)。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计

实验样地建于2007年4月底。为3个刈割水平、2个施肥水平、2个水分添加水平, 3区组, 每区组3个4 m × 4 m大样方的3因子裂区嵌套设计。主区为刈割处理, 留茬高度分别为1 cm、3 cm和不刈割, 刈割量分别为地上生物量的60%–70%、45%–50%和0, 模拟家畜重度(H1)、中度(H3)和不放牧(NH)利用强度。每年6月中旬刈割, 将刈割部分置于60 °C烘箱中烘干72 h, 称重。副区嵌套于主区中, 用4块长2 m、宽0.25 m的铁皮十字形纵切嵌入草地0.25 m深处, 将每个主区大样方分隔成4个2 m × 2 m的副区样方, 设置4个副区处理(图1), 即: 1) NFNW: 不施肥, 不浇水; 2) F: 仅施肥; 3) W: 仅浇水; 4) FW: 既施肥又浇水。刈割、施肥和浇水处理在副区样方中

doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.01136

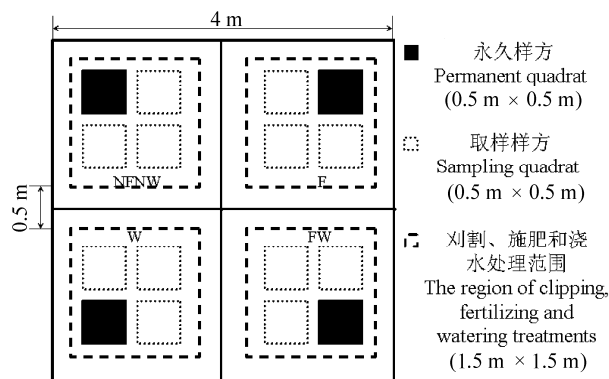


图1 副区处理样方设置图。F, 仅施肥; FW, 既施肥, 又浇水; NFNW, 不施肥, 不浇水; W, 仅浇水。

Fig. 1 Quadrat design layout of subplot. F, fertilized only; FW, fertilized and watered; NFNW, unfertilized and unwatered; W, watered only.

央1.5 m × 1.5 m范围内进行。每个副区样方内再设4个0.5 m × 0.5 m观测样方, 其中1个为长期观察物种组成变化的永久样方, 剩余3个用于植物性状测定。

每年施肥量以当地建植人工草地时的中等施肥量225 kg·km⁻²尿素为依据, 分3次施完, 分别于5–7月中旬进行。每次洒施尿素2.5 g·m⁻² (含N 20.4%), 磷酸二铵0.6 g·m⁻² (含N 5.9%, P 28.0%)。施肥后用喷壶浇水4.5 kg·m⁻², 浇水总量为年降水量的2.4%。对2007和2008年的数据分析显示, 浇水的作用不显著, 故2008年后每次浇水量增至6.7 kg·m⁻², 为年降水量的3.6%。

1.2.2 取样测定

每年8月初进行群落调查, 计测永久样方的物种数、盖度、密度和高度。通常取样物种的累计相对多度(relative abundance)达到80%就能体现关键的生态过程(Garnier *et al.*, 2004), 物种相对多度常用的替代指标有生物量、盖度、密度或频度等(Lepš *et al.*, 2006)。本文以物种重要值计测其相对多度, 以综合反映群落特征的变化。据2009年的测定结果, 重要值累计达80%时包含有26个物种, 但由于有些物种的个别性状测定很困难, 致使无法依据相同性状对全部物种计算功能多样性, 因此2010年8月测定时最终确定了其中的19个物种, 其累计重要值大于70%。

2010年8月初, 在每个副区处理的3个植物性状测定样方中随机选取5株所测物种的健康植株, 计测株高、总叶片数; 用手持式激光叶面积仪(CI-203, 美国CID公司中国分公司, 北京)测定总叶面积, 计

算平均叶面积。将其齐地面剪下, 60 °C烘干72 h, 称取茎、叶干重, 计算平均单个植株地上重、比叶重(specific leaf weight, *SLW*, kg·m⁻²)和比叶面积(specific leaf area, *SLA*, m²·kg⁻¹); 性状测定结束后, 将永久样方内的植物齐地面刈割, 60 °C烘干72 h, 称重。以两次刈割的干重之和作为群落地上初级生产力(primary productivity, *PP*)的估计。

1.3 数据计算与统计分析

1.3.1 重要值IV

物种重要值(important value, *IV*)计算公式(任继周, 1998):

$$IV = (\text{相对密度} + \text{相对盖度} + \text{相对高度}) / 3$$

1.3.2 物种多样性SD

物种多样性SD以均匀度指数*J*、Simpson指数*D*和物种丰富度*R*来表征(马克平和刘玉明, 1994):

$$J = H' / H'_{\max}; D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2; R = S$$

式中, *H'*为Shannon-Wiener指数; *S*为永久样方内的物种数; *P_i*为样方中第*i*个物种的重要值。

1.3.3 功能多样性FD

功能多样性FD采用Rao系数(Lepš *et al.*, 2006)计算:

$$FD = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} P_i P_j$$

式中, *S*为物种数; *P_i*和*P_j*分别为第*i*和第*j*个物种在群落中的重要值; *d_{ij}*为物种*i*、*j*之间性状的相异性, 即种间差异。0 ≤ *d_{ij}* ≤ 1, *d_{ij}* = 0或*d_{ij}* = 1分别表示两物种的性状完全相同或不同。本文分别计算了植株地上重(*AGW*)、植株高度(*H*)、叶干重(*LDW*)、叶面积(*A*)、比叶面积(*SLA*)和比叶重(*SLW*) 6个性状中每个性状(以*FD_{trait}*表示)以及6个性状合并后(以*FD_{6 traits}*表示)的功能多样性值。

1.3.4 统计分析

以刈割、施肥和浇水作为固定因素, 区组作为随机因素, 用SPSS 16.0-GLM中Univariate ANOVA分析各处理因素及其交互作用对所测变量的影响。平均值间的多重比较采用Duncan氏检验。统计分析前对数据进行正态性和方差齐次性检验, 并分别对百分比数据和生物量数据进行反正弦和对数转换, 对数量数据进行平方根转换。分别用SPSS 16.0-Correlate和Regression程序分析有关变量间的相关

性以及物种多样性、功能多样性和初级生产力间的回归关系。以上统计检验的显著水平设为 $p < 0.05$ 。文中的微弱作用指显著水平 $0.05 < p < 0.10$ 。

2 结果和分析

2.1 物种多样性

刈割对物种多样性(包括均匀度指数、辛普森指数和物种丰富度)无显著影响,但施肥对其有显著降低作用(表1)。由于这3个物种多样性指标在施肥处理间的变化一致,文中仅以物种丰富度图示其结果(图2)。浇水仅微弱增加物种丰富度(表1)。

2.2 功能多样性

FD_{LDW} 和 $FD_{6\text{ traits}}$ 受刈割的显著影响(表2),二者在中度和重度刈割处理间无显著差异,但均显著高于不刈割处理(图2),说明刈割增大了叶干重和综合性状的种间差异。刈割对 FD_{AGW} 影响微弱, FD_{AGW} 在中度与重度刈割间无差异,但均显著高于不刈割。刈割对 FD_H 、 FD_A 、 FD_{SLA} 和 FD_{SLW} 无显著影响(表2)。

施肥极显著降低了 FD_{SLA} 、 FD_{SLW} ,微弱降低 $FD_{6\text{ traits}}$ (表2;图2)。浇水对功能多样性的影响不显著。施肥×浇水的交互作用对 FD_{AGW} 影响微弱,浇

表1 刈割、施肥和浇水对高寒草甸物种多样性和初级生产力影响的方差分析
Table 1 ANOVA for the effects of clipping, fertilizing and watering on the species diversity and primary productivity in alpine meadow

变异来源 Source of variance		自由度 <i>df</i> (<i>m</i> , <i>n</i>)	<i>J</i>		<i>D</i>		<i>R</i>		<i>PP</i>	
			<i>F</i> -test	<i>p</i>	<i>F</i> -test	<i>p</i>	<i>F</i> -test	<i>p</i>	<i>F</i> -test	<i>p</i>
主区	B	2, 4	3.824	0.118	0.704	0.547	1.998	0.250	0.342	0.729
Whole plot	C	2, 4	1.040	0.433	0.623	0.581	1.357	0.355	18.100	0.010*
副区	F	1, 18	5.134	0.036*	6.354	0.021*	22.392	0.000**	62.006	0.000**
Subplot	W	1, 18	1.427	0.248	1.999	0.174	3.910	0.064†	0.080	0.781
	C × F	2, 18	1.900	0.178	1.589	0.231	2.303	0.129	6.765	0.006**
	C × W	2, 18	0.085	0.919	1.446	0.262	1.377	0.278	0.237	0.792
	F × W	1, 18	2.543	0.128	2.465	0.134	1.742	0.203	1.073	0.314
	C × F × W	2, 18	2.075	0.155	1.044	0.373	0.090	0.914	2.041	0.159
总变异	Total variance	35								

†, $0.05 < p < 0.10$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. *m*, 处理自由度; *n*, 误差自由度. B, 区组; C, 刈割; D, 辛普森指数; F, 施肥; J, 均匀度指数; PP, 初级生产力; R, 物种丰富度指数; W, 浇水. ×, 交互作用。
†, $0.05 < p < 0.10$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. *m*, degree of freedom in treatment; *n*, degree of freedom in error. B, block; C, clipping; D, Simpson index; F, fertilizing; J, evenness index; PP, primary productivity; R, species richness index; W, watering. ×, interaction.

表2 刈割、施肥和浇水对高寒草甸功能多样性影响的方差分析
Table 2 ANOVA for the effects of clipping, fertilizing and watering on the functional diversity in alpine meadow

变异来源 Source of variance		自由度 <i>df</i> (<i>m</i> , <i>n</i>)	FD_{AGW}		FD_H		FD_A		FD_{LDW}		FD_{SLA}		FD_{SLW}		$FD_{6\text{ traits}}$	
			<i>F</i> -test	<i>p</i>	<i>F</i> -test	<i>p</i>	<i>F</i> -test	<i>p</i>	<i>F</i> -test	<i>p</i>	<i>F</i> -test	<i>p</i>	<i>F</i> -test	<i>p</i>	<i>F</i> -test	<i>p</i>
主区	B	2, 4	0.658	0.566	1.221	0.386	0.210	0.819	2.887	0.167	0.247	0.792	0.510	0.635	3.379	0.138
Whole plot	C	2, 4	6.025	0.062†	2.214	0.225	1.656	0.299	11.353	0.022*	0.074	0.930	0.235	0.801	7.975	0.040*
副区	F	1, 18	1.475	0.240	0.721	0.407	0.488	0.494	1.440	0.246	8.598	0.009**	8.729	0.008**	4.335	0.052†
Subplot	W	1, 18	0.298	0.592	0.196	0.664	1.708	0.208	0.351	0.561	1.543	0.230	0.004	0.949	0.027	0.871
	C × F	2, 18	1.089	0.358	0.023	0.978	0.754	0.485	0.620	0.549	0.561	0.580	0.609	0.555	0.322	0.729
	C × W	2, 18	0.126	0.883	0.187	0.831	1.102	0.354	1.851	0.186	0.558	0.582	0.263	0.771	0.126	0.882
	F × W	1, 18	3.756	0.068†	1.243	0.280	1.010	0.328	0.056	0.816	0.016	0.902	0.014	0.907	0.308	0.586
	C × F × W	2, 18	0.140	0.870	0.018	0.982	1.641	0.221	0.898	0.425	1.707	0.209	1.763	0.200	0.914	0.419
总变异	Total variance	35														

†, $0.05 < p < 0.10$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. FD_A 、 FD_{AGW} 、 FD_H 、 FD_{LDW} 、 FD_{SLA} 、 FD_{SLW} 和 $FD_{6\text{ traits}}$ 分别表示以叶面积、地上重、植株高度、叶干重、比叶面积、比叶重和6个性状合并计算的功能多样性。*m*、*n*、B、C、F、W、×同表1。
†, $0.05 < p < 0.10$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. FD_A 、 FD_{AGW} 、 FD_H 、 FD_{LDW} 、 FD_{SLA} 、 FD_{SLW} 和 $FD_{6\text{ traits}}$ indicate the functional diversity calculated by the leaf area (*A*), above ground weight (*AGW*), plant height (*H*), leaf dry weight (*LDW*), specific leaf area (*SLA*), specific leaf weight (*SLW*) and the average of the six traits, respectively. *m*, *n*, B, C, F, W and × are the same as in Table 1.

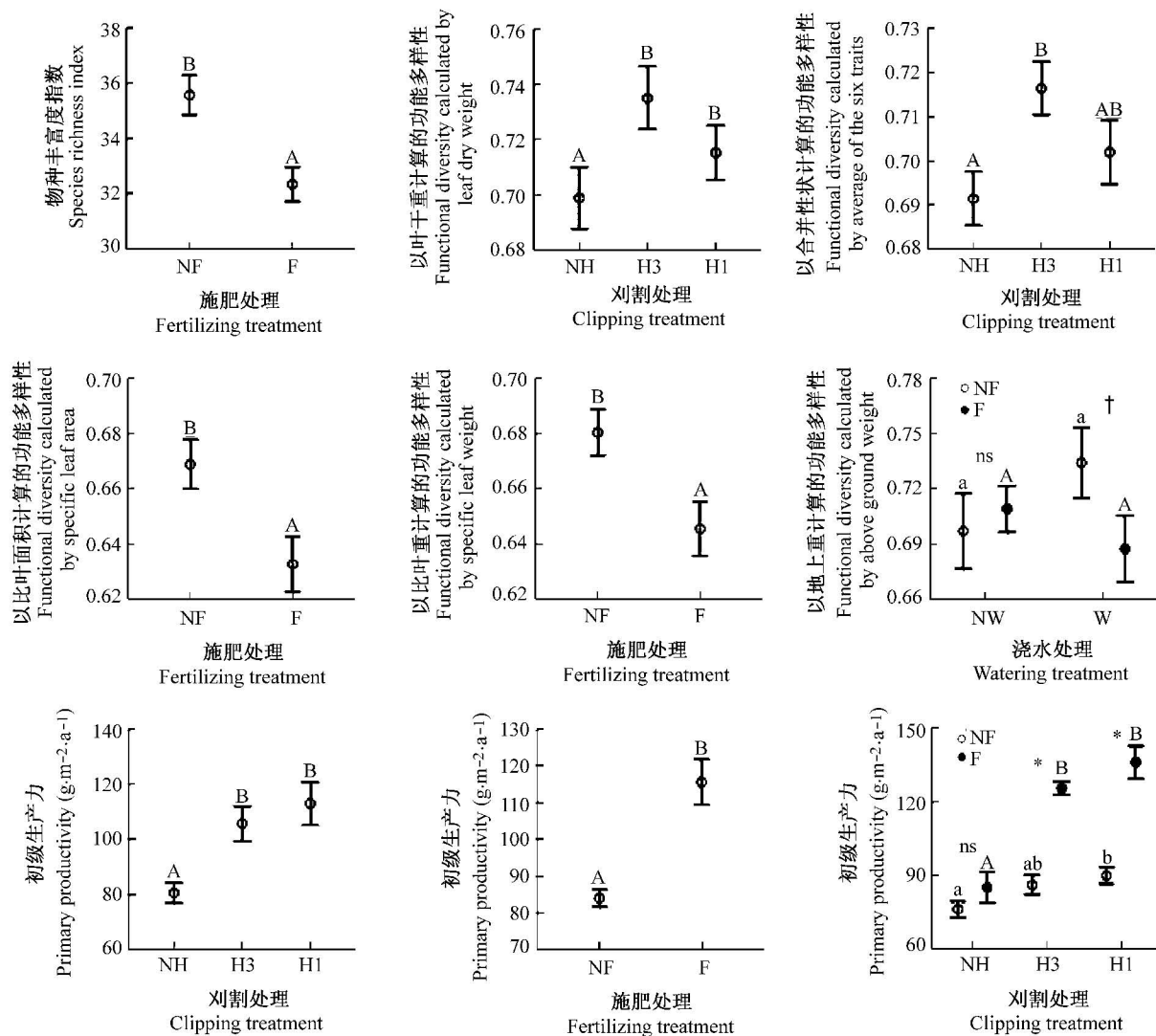


图2 刈割、施肥和浇水对物种多样性、功能多样性和初级生产力的影响(平均值±标准误差, $n = 36$)。F、H1、H3、NF、NH、NW和W分别表示施肥、重度刈割、中度刈割、不施肥、不刈割、不浇水和浇水处理。标准误差上方相同的大写(或小写)字母表示处理间差异不显著($p > 0.05$)。ns、†、*分别表示交互作用的显著性 $p > 0.10$ 、 $0.05 < p < 0.10$ 、 $p < 0.05$ 。

Fig. 2 Effects of clipping, fertilizing and watering on the species diversity, functional diversity and primary productivity (mean $\pm$ SE, $n = 36$). F, H1, H3, NF, NH, NW and W indicate fertilized, stubbled 1 cm, stubbled 3 cm, unfertilized, unclipped, unwatered and watered treatments, respectively. The same upper case (or lower case) letter above error bars indicates no difference ($p > 0.05$) among treatments. ns, † and * indicate significance of interaction effect $p > 0.10$, $0.05 < p < 0.10$, $p < 0.05$, respectively.

水后 FD_{AGW} 在未施肥群落高于施肥群落, 若不浇水则恰恰相反(表2; 图2)。

FD_6 traits与单个性状计算的功能多样性均存在极显著正相关关系(表3), 说明 FD_6 traits在总体上能很好地表示群落物种间的功能差异。 FD_{LDW} 与 FD_{AGW} 和 FD_A 之间为极显著正相关关系, 说明它们在种间的变化趋势相同。尽管比叶重和比叶面积互为倒数, 但其 FD_{SLW} 与 FD_{SLA} 为极显著正相关关系, 说明群落物种间在比叶面积和比叶重上的差异性

是同时增加或减小的。

FD_6 traits是各单一性状量化的功能多样性的算术平均值(Lepš *et al.*, 2006), 逐步回归结果表明这些性状中 FD_{SLA} 对 FD_6 traits的变化影响最大($Y = 0.042 + 0.177X_1 + 0.167X_2 + 0.161X_3 + 0.159X_4 + 0.144X_5 + 0.133X_6$, $Y = FD_6$ traits, $X_1 = FD_{SLA}$, $X_2 = FD_A$, $X_3 = FD_{AGW}$, $X_4 = FD_H$, $X_5 = FD_{SLW}$, $X_6 = FD_{LDW}$, $R^2 = 0.976$, $n = 36$, $p < 0.01$), 说明该性状是决定群落种间差异的重要性状, 其次是 FD_A 。偏回

表3 群落植物功能多样性指数的相关系数
Table 3 Correlation coefficient of plant functional diversity index in community

植物性状 Plant trait	FD_{AGW}	FD_H	FD_A	FD_{LDW}	FD_{SLA}	FD_{SLW}
FD_H	0.305					
FD_A	0.242	-0.074				
FD_{LDW}	0.470**	0.173	0.644**			
FD_{SLA}	0.106	-0.051	0.023	-0.015		
FD_{SLW}	0.169	0.002	-0.077	-0.116	0.855**	
FD_6 traits	0.726**	0.416**	0.464**	0.610**	0.575**	0.560**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. FD_A 、 FD_{AGW} 、 FD_H 、 FD_{LDW} 、 FD_{SLA} 、 FD_{SLW} 和 FD_6 traits分别表示以叶面积、地上重、植株高度、叶干重、比叶面积、比叶重和6个性状合并计算的功能多样性。
*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. FD_A 、 FD_{AGW} 、 FD_H 、 FD_{LDW} 、 FD_{SLA} 、 FD_{SLW} and FD_6 traits indicate the functional diversity calculated by the leaf area (A), above ground weight (AGW), plant height (H), leaf dry weight (LDW), specific leaf area (SLA), specific leaf weight (SLW) and the average of the six traits, respectively.

表4 刈割、施肥和浇水对高寒草甸植物性状值影响的方差分析
Table 4 ANOVA for the effects of clipping, fertilizing and watering on the value of plant traits in alpine meadow

变异来源 Source of variance		自由度 $df(m, n)$	$AGW(g)$		$H(cm)$		$A(cm^2)$		$LDW(g)$		$SLA(m^2 \cdot kg^{-1})$		$SLW(kg \cdot m^{-2})$	
			F -test	p	F -test	p	F -test	p	F -test	p	F -test	p	F -test	p
主区	B	2, 4	4.167	0.105	0.368	0.713	0.822	0.502	0.021	0.980	2.689	0.182	1.885	0.265
Whole plot	C	2, 4	328.859	0.000**	125.486	0.000**	70.935	0.001**	115.615	0.000**	13.014	0.018*	4.109	0.107
副区	F	1, 18	0.038	0.849	28.371	0.000**	43.711	0.000**	10.968	0.004**	10.473	0.005**	5.571	0.030*
Subplot	W	1, 18	0.262	0.615	0.029	0.868	0.888	0.358	0.797	0.384	3.719	0.070†	2.018	0.173
	C × F	2, 18	0.489	0.621	2.009	0.163	2.037	0.159	2.405	0.158	2.730	0.092†	0.606	0.556
	C × W	2, 18	0.130	0.879	0.133	0.877	0.199	0.821	0.894	0.427	0.778	0.474	1.122	0.347
	F × W	1, 18	0.135	0.717	1.497	0.237	0.668	0.424	0.291	0.596	1.409	0.251	0.381	0.545
	C × F × W	2, 18	0.128	0.881	0.816	0.458	0.358	0.704	0.181	0.836	2.297	0.129	0.575	0.573
总变异	Total variance	35												

†, $0.05 < p < 0.10$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. A, 叶面积; AGW, 地上重; H, 植株高度; LDW, 叶干重; SLA, 比叶面积; SLW, 比叶重。m、n、B、C、F、W、× 同表1。
†, $0.05 < p < 0.10$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. A, leaf area; AGW, above ground weight; H, plant height; LDW, leaf dry weight; SLA, specific leaf area; SLW, specific leaf weight. m, n, B, C, F, W, and × are the same as in Table 1.

归系数的大小表明 FD_{AGW} 、 FD_H 、 FD_{SLW} 、 FD_{LDW} 对 FD_6 traits的影响力逐渐减弱。这6个性状的功能多样性能解释 FD_6 traits变异的97.6%。

2.3 初级生产力

群落初级生产力随刈割强度增加而显著增加(表1; 图2), 施肥能极显著增加生产力(表1; 图2), 浇水对生产力无影响(表1)。刈割×施肥的交互作用显著影响生产力(表1), 特别是刈割后施肥能显著提高群落生产力, 而在不刈割条件下, 初级生产力最低, 且在施肥处理间无显著差异(图2)。其他处理间的互作对生产力影响不显著(表1)。

2.4 性状值

刈割和施肥对植物性状值的变化影响显著(表4)。由于地上重、植株高度、叶面积、叶干重均随刈割强度的增加而极显著降低, 文中仅以植株高度图示其结果(图3)。比叶面积受刈割显著影响, 在中度刈割下最小, 在不刈割和重度刈割间

无差异(图3)。施肥显著增加植株高度、叶面积、叶干重和比叶面积(表4), 文中仅以比叶面积图示(图3)。施肥显著减小了比叶重(表4; 图3)。浇水仅微弱降低比叶面积(表4)。刈割×施肥的交互作用对比叶面积也有较弱影响(表4; 图3)。不施肥时, 比叶面积在不刈割和重度刈割处理中显著高于中度刈割处理, 但在前两者间无显著差异; 施肥后不同刈割处理间的比叶面积无差异。

植株高度与叶面积、地上重和叶干重之间及叶面积与地上重和叶干重之间均极显著正相关(表5)。这是由于本文所测物种如美丽风毛菊(*Saussurea pulchra*)、麻花艸(*Gentiana macrophylla*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)等的叶干重占地上部分干重的绝大部分。叶面积与比叶面积间的显著正相关(表5)表明叶面积越大, 叶干重也越大, 因此地上重也越大。植株高度还与比叶面积显著正相关。比叶面积与

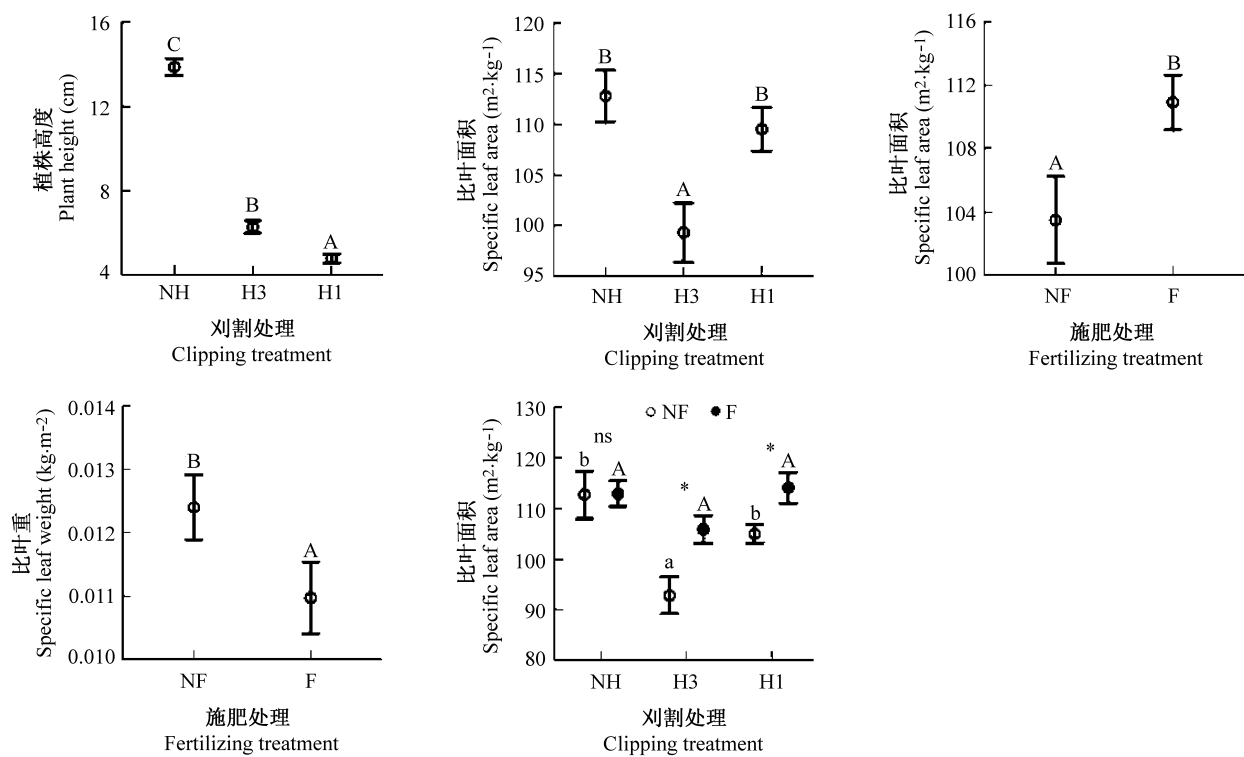


图3 刈割和施肥对植物性状值的影响(平均值±标准误差, $n = 36$)。F、H1、H3、NF、NH分别表示施肥、重度刈割、中度刈割、不施肥、不刈割。标准误差上方相同的大写(或小写)字母表示处理间差异不显著($p > 0.05$)。ns和*分别表示交互作用的显著性 $p > 0.10$ 和 $p < 0.05$ 。

Fig. 3 Effects of clipping and fertilizing on the value of plant traits (mean ± SE, $n = 36$). F, H1, H3, NF, NH indicate fertilized, stubbled 1 cm, stubbled 3 cm, unfertilized, unclipped treatments, respectively. The same upper case (or lower case) letter above error bars indicates no difference ($p > 0.05$) among treatments. ns and * indicate significance of interaction effect $p > 0.10$ and $p < 0.05$, respectively.

表5 群落植物性状值的相关系数

Table 5 Correlation coefficients of the value of plant traits in community

植物性状 Plant trait	AGW (g)	H (cm)	A (cm ²)	LDW (g)	SLA (m ² ·kg ⁻¹)
H (cm)	0.931**				
A (cm ²)	0.921**	0.953**			
LDW (g)	0.959**	0.968**	0.977**		
SLA (m ² ·kg ⁻¹)	0.234	0.333*	0.405*	0.262	
SLW (kg·m ⁻²)	0.189	0.073	0.057	0.192	-0.485**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. A, 叶面积; AGW, 地上重; H, 植株高度; LDW, 叶干重; SLA, 比叶面积; SLW, 比叶重。
*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. A, leaf area; AGW, above ground weight; H, plant height; LDW, leaf dry weight; SLA, specific leaf area; SLW, specific leaf weight.

比叶重间呈极显著负相关关系。

2.5 物种多样性、功能多样性及初级生产力的相互关系

由于浇水处理仅对物种丰富度有微弱的影响, 而对生产力和功能多样性无影响(表1, 表2), 本文仅对刈割和施肥处理梯度上多样性和生产力

的关系进行分析。同时, 由于生态系统功能更多地依赖于群落中主要物种的功能属性, 而Simpson指数对主要物种的变化较敏感, 因此本文以Simpson指数说明物种多样性、功能多样性与生产力的关系。在刈割(NH、H3、H1)和施肥(NF、F)处理梯度上, 物种多样性与 FD_6 traits、 FD_{AGW} 和 FD_H

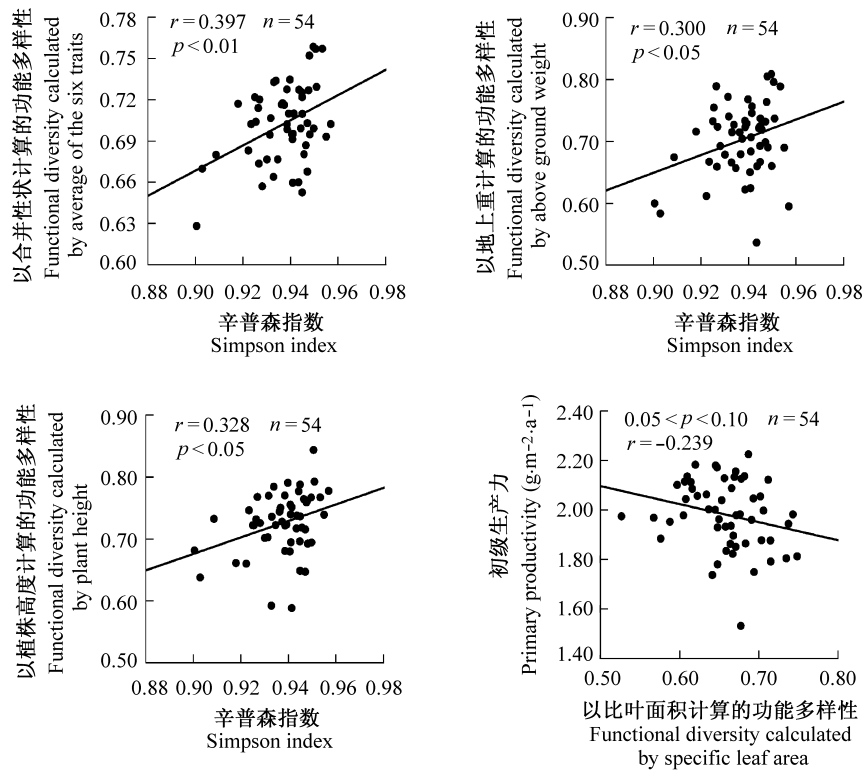


图4 刈割和施肥处理整合梯度中物种多样性、功能多样性和初级生产力(对数尺度)的关系。

Fig. 4 Relationships between species diversity, functional diversity and primary productivity (logarithmic scale) in integral gradients of clipping and fertilizing treatments.

呈正相关(图4), 与其他功能多样性指数不相关, 且物种多样性与生产力不相关。以不同性状计算的各功能多样性指数中只有 FD_{SLA} 与初级生产力呈微弱的负相关关系(图4)。在刈割(NH、H3、H1)和施肥(F)处理梯度上, 物种多样性只与 FD_6 traits呈正相关关系(图5), 而与其他功能多样性指数不相关; 同时物种多样性和 FD_H 与初级生产力呈微弱的正相关关系(图5)。在刈割(NH、H3、H1)和不施肥(NF)处理梯度上, 功能多样性、物种多样性和初级生产力三者之间均不相关。在不刈割(NH)和施肥(NF、F)处理梯度上, 物种多样性与功能多样性不相关, 与初级生产力呈微弱的负相关关系(图5); 功能多样性与生产力不相关。在中度刈割(H3)和施肥(NF、F)处理梯度上, 物种多样性与 FD_{AGW} 和 FD_{SLW} 呈正相关(图5), 与生产力不相关; FD_{SLA} 和 FD_6 traits与初级生产力呈微弱的负相关关系(图5)。在重度刈割(H1)和施肥(NF、F)处理梯度上, 功能多样性、物种多样性和初级生产力三者之间均不相关。

将植物性状值、物种多样性和功能多样性同时与初级生产力进行的逐步回归分析结果表明: 在刈割(NH、H3、H1)与施肥(NF、F)处理的整合梯度上, 植物地上重和叶面积共同影响生产力($Y = 109.470 - 559.389X_1 + 29.100X_2$, Y =初级生产力, X_1 =地上重, X_2 =叶面积, $R^2 = 0.311$, $n = 54$, $p < 0.01$); 在刈割(NH、H3、H1)和不施肥(NF)处理梯度上, 对生产力影响较大的是叶干重($Y = 110.208 - 1479.735X$, Y =初级生产力, X =叶干重, $R^2 = 0.211$, $n = 27$, $p < 0.05$); 而在刈割(NH、H3、H1)与施肥(F)处理梯度上, 对生产力影响较大的是地上重($Y = 153.648 - 273.031X$, Y =初级生产力, X =地上重, $R^2 = 0.428$, $n = 27$, $p < 0.01$)。不刈割(NH)的施肥(NF、F)处理梯度上, 植株高度对生产力影响明显($Y = 11.697 + 5.872X$, Y =初级生产力, X =植株高度, $R^2 = 0.279$, $n = 18$, $p < 0.05$); 在刈割后(H3、H1)的施肥(NF、F)处理梯度上, 比叶面积对生产力产生显著影响($Y = -31.886 + 1.333X$, Y =初级生产力, X =比叶面积, $R^2 = 0.304$, $n = 36$,

doi: 10.3724/SP.J.1258.2011.01136

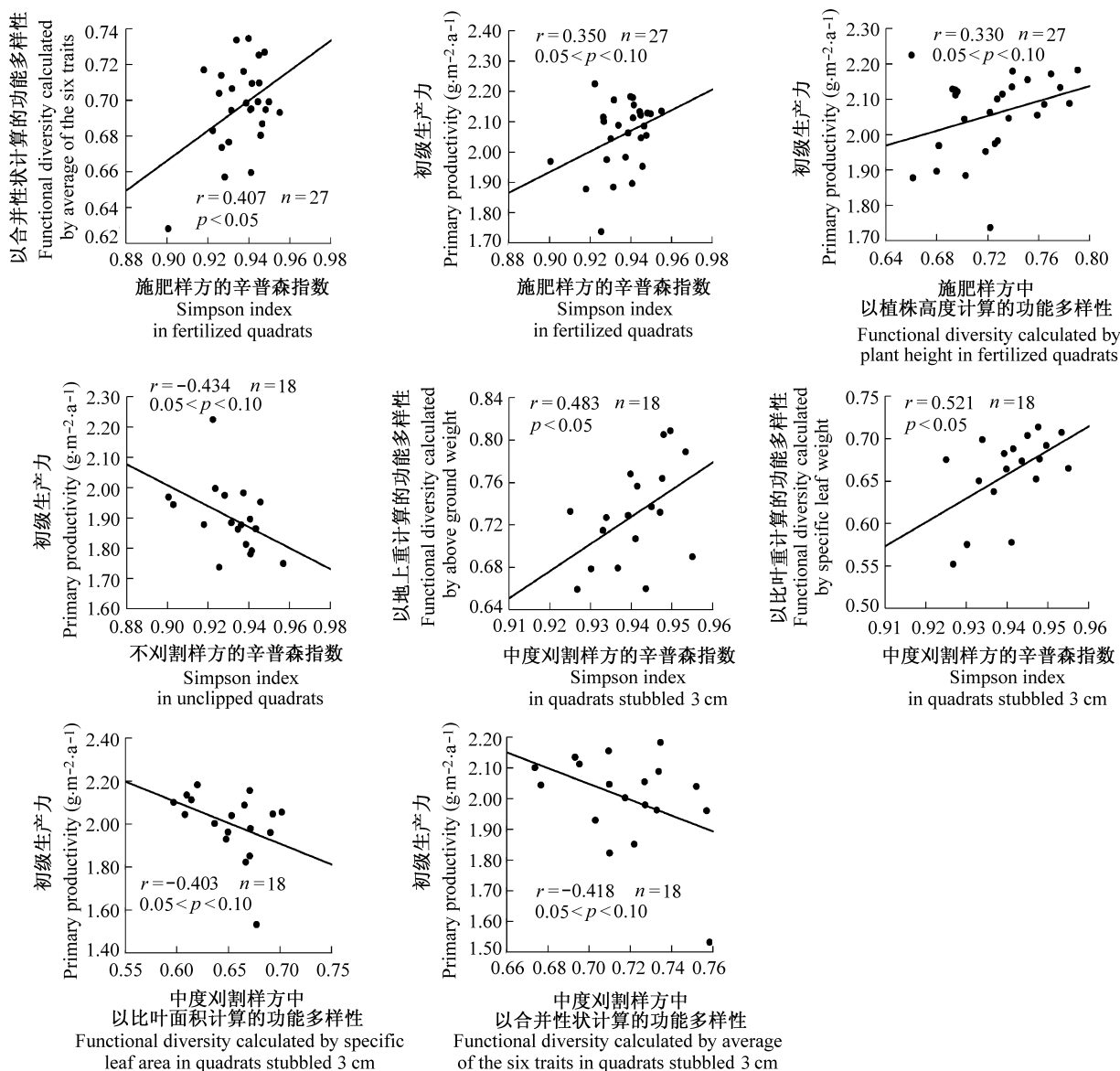


图5 刈割和施肥处理组合梯度中物种多样性、功能多样性和初级生产力(对数尺度)的关系。

Fig. 5 Relationships between species diversity, functional diversity and primary productivity (logarithmic scale) in different gradients of clipping and fertilizing treatments.

$p < 0.01$)。这些结果表明功能多样性、物种多样性与生产力的关系既是性状依赖的, 又与生境资源及外界干扰相关, 与群落初级生产力变化最为密切的是实施刈割和施肥处理后植物性状值的变化, 且不同的植物性状对生产力的影响不同。

3 讨论和结论

3.1 不同处理对物种多样性、功能多样性和初级生产力的影响

刈割对群落多样性、植物性状和初级生产力

的影响各异。连续4年的刈割对物种多样性无显著影响的结果(表1)与朱志红和王刚(1996)对该地区矮嵩草甸在长期放牧后物种多样性变化的研究相似, 但群落生产力已随刈割强度的增加而增加(图2)。周晓松等(2011)在本实验样地的研究显示, 随着刈割强度的增大, 高大禾本科植物的重要值减小, 矮生阔叶类杂草逐渐占据优势地位, 即群落逐渐向以低矮植物为优势种的方向转变。因此矮生和阔叶类杂草在刈割后引发的超补偿是引起生产力增加的重要原因。另外, 植物的不同性状

及其种间相对差异对刈割也有不同响应。例如, 叶干重随着刈割强度的增加而显著降低(表4), 但 FD_{LDW} 在刈割的群落要显著高于不刈割群落(图2), 说明刈割增加了群落物种间叶干重的差异。这与 de Bello 等(2006)在地中海区域的研究结果相似。其原因在于刈割引起的竞争释放导致群落植物功能特性多样化, 有利于物种以不同方式对有限的资源进行最大利用(Hooper, 1998; de Bello *et al.*, 2006)。又如尽管植株高度因刈割而降低(表4; 图3), 但 FD_H 在不同刈割处理群落间却无差异(表2), 说明植株高度在植物种间的相对差异并未因刈割而改变。这与草地群落在受到长期放牧利用后矮化的现象相符。

施肥能解除土壤养分缺乏的限制作用, 在提高生产力的同时减少植物的光资源获得, 导致物种多样性下降(Tilman, 1982), 因而对于塑造群落多样性格局、植株性状和初级生产力有重要作用。本研究结果(表1; 图2)与此相符。周晓松等(2011)在本实验样地的研究显示, 施肥后高大禾本科植物垂穗披碱草及莎草科植物矮蒿草、阔叶双子叶植物美丽风毛菊等重要值显著增加是在物种水平上提高生产力的重要原因。且施肥与刈割处理存在一定的拮抗作用, 施肥后重要值增大的物种在刈割后重要值往往会减小。施肥后株高、叶面积、叶干重和比叶面积等性状值的显著增加(表4; 图3)引起植物叶片变薄, 叶片光合面积增加, 植株生长加速, 这是在植物功能性状水平上提高群落初级生产力的因素。本研究中施肥后高的比叶面积对应于高的生产力的结果与李伟绮(2010)的研究结果相似。比叶面积随着刈割强度的增加出现先减小后增加的趋势(表4; 图3), 表明该性状值与刈割强度之间可能存在着非线性关系。施肥后 FD_{SLA} 和 FD_{SLW} 显著减小(表2; 图2)表明解除土壤养分限制后, 种间竞争加强会减小物种间该性状的差异, 进而提高群落初级生产力。这与藏岳铭等(2009)的研究结果一致。虽然本研究在2008年以后增加了浇水量, 但其对多样性格局和生产力仍无显著影响(表1), 说明与土壤养分因子相比, 水分不是引起高寒草甸地区生物多样性和生产力变化的主要限制因素。

3.2 功能多样性与物种多样性的关系

物种多样性与功能多样性总体上表现出的正

相关关系(图4)与 de Bello 等(2006)的研究结果相似, 与生态位分化理论和极限相似原理的预测相吻合, 即共存物种的功能属性必将有所不同, 尤其是当物种多样性的增加扩大了现存植物功能性状的范围, 或者当每个物种的功能性状具有唯一性时, 二者将趋于正相关(Díaz & Cabido, 2001; Sasaki *et al.*, 2009)。这种关系也表明该群落的低功能冗余特征, 即物种多样性的降低会导致功能性状丢失或性状空间维度降低(Petchey *et al.*, 2007)。但功能多样性与物种多样性的关系既是性状依赖的, 又与环境资源及外界干扰有关(图4, 图5), 又进一步证实了 Mayfield 等(2005)关于两者关系是性状依赖的观点, 说明二者并不必然具有共变的趋势, 或者说物种多样性不一定等同于功能多样性, 二者之间呈现何种关系是有条件的。de Bello 等(2006)的研究中也证实了功能多样性与物种多样性之间可能不相关。因为包括扰动在内的环境选择压力就像一个过滤器(Weiher *et al.*, 1998), 当选择压力大时, 物种性状组成将被限制在适应该选择压力的范围内(Díaz & Cabido, 2001), 物种丰富度的增加只能引起生态位的进一步分化并减小种间性状差异, 而功能多样性则不再增加(Sasaki *et al.*, 2009)。de Bello 等(2006)认为, 功能多样性对物种多样性的依赖程度与物种性状库的幅度及与物种在可用生态位的空间分布有关。本研究结果表明物种多样性与功能多样性之间存在一定的正相关关系, 但此关系会因性状、扰动和资源条件的不同而变化。因此, 功能多样性是不同于物种多样性的一个生物多样性组分, 基于群落水平的物种多样性与基于物种性状的功能多样性之间可能存在互补性, 而不是绝对的替代关系。

3.3 初级生产力与物种多样性和功能多样性的关系

刈割、施肥处理和植物性状共同影响初级生产力与物种多样性和功能多样性的关系。在刈割(NH、H3、H1)和施肥(NF、F)处理梯度上, 物种多样性与初级生产力不相关的结果与赵陆强和王刚(2009)的研究结果相似, 也与 Lawton 等人的观点一致(Lawton & Brow, 1993; Lawton, 1994), 即物种多样性与生态系统功能是无关的, 对生态系统功能产生影响的是物种而不是物种丰富度。尽

管刈割对物种多样性无显著影响,但刈割消除了优势物种对其他物种的光竞争抑制作用,而且施肥能显著提高群落生产力,因此群落物种多样性与生产力在刈割(NH、H3、H1)和施肥(F)处理梯度上表现出正相关(图5)。在不刈割(NH)中的施肥(NF、F)处理梯度上,物种多样性和生产力呈负相关的现象(图5)与施肥后少数竞争优势物种对群落初级生产力的贡献较大有关。本研究中不刈割群落的生产力与4个优势种(矮嵩草、垂穗披碱草、粗喙薹草(*Carex scabrostris*)、异针茅(*Stipa aliena*))的生产力的逐步回归分析($Y = 71.667 + 2.823X$, Y =初级生产力, X =矮嵩草, $R^2 = 0.611$, $n = 36$, $p < 0.01$)结果表明,仅矮嵩草即可解释群落生产力变异的61.1%,表明在土壤养分获得性高而无刈割扰动时,生产力的提高主要依赖于群落中少数物种的作用。

有研究发现,与物种多样性相比,植物种的功能属性和功能多样性与生态系统过程的关系更加一致,并且功能属性又比功能多样性与生态系统过程的关系更为密切(Díaz & Cabido, 2001)。本研究为此观点提供了新的证据。对不同的刈割与施肥处理整合梯度上植物性状值、物种多样性和功能多样性与生产力进行的逐步回归分析表明,仅植物性状与生产力关系密切,而功能多样性与物种多样性的作用并不显著,且在与生产力密切相关的植物性状中,地上重、叶干重与生产力呈负相关趋势,叶面积、比叶面积和植株高度与生产力呈正相关趋势。对于群落中功能多样性与生产力之间的微弱相关或不相关的现象(图4, 图5),Hooper (1998)认为功能多样性并不一定与初级生产力相关,尽管群落间功能多样性存在较大差异,但在外界选择压力的作用下,物种可通过不同的性状组合对资源进行互补性利用而对群落生产力产生更大影响。我们推测,自然群落中物种多样性、功能多样性与初级生产力之间的关系应更多地表现为饱和增加模式,即存在一定的物种冗余和功能冗余。由于本研究主要计算了群落中19个物种的功能多样性,如果能包括群落的所有物种,则功能多样性的变化范围会更大,很可能出现这种模式。因为该群落中毕竟存在大量重要值很低且对生产力贡献很小的物种(周晓松等, 2011)。

综上所述,高寒草甸放牧生态系统中群落物

种多样性和功能多样性的关系受刈割或放牧利用水平、生境资源获得性和物种性状的共同影响而表现出一定的可变性,生态系统初级生产力的变化与此有关,由于物种多样性在刈割处理梯度上并未出现明显变化,因此,仅以物种多样性来解释生物多样性的生态系统功能效应在机制上显得过于狭窄。要深入揭示生物多样性的生态系统功能效应,应当更加注重对植物功能属性变化的研究。

致谢 国家自然科学基金(31070382)资助。

参考文献

- de Bello F, Lepš J, Sebastià MT (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, 29, 801–810.
- Díaz S, Cabido M (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Díaz S, Symstad AJ, Chapin FS III, Wardle DA, Huenneke LF (2003). Functional diversity revealed by removal experiments. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 140–146.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- He JS (贺金生), Fang JY (方精云), Ma KP (马克平), Huang JH (黄建辉) (2003). Biodiversity and ecosystem productivity: Why is there a discrepancy in the relationship between experimental and natural ecosystems? *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 27, 835–843. (in Chinese with English abstract)
- Hillebrand H, Matthiessen B (2009). Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 12, 1405–1419.
- Hooper DU (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, 79, 704–719.
- Lawton JH (1994). What do species do in ecosystems? *Oikos*, 71, 367–374.
- Lawton JH, Brow VK (1993). Redundancy in ecosystems. In: Schulze ED, Money HA eds. *Biodiversity and Ecosystem Function. Ecological Studies Analysis and Synthesis*. Springer-Verlag, Berlin. 99, 255–297.
- Lepš J, de Bello F, Lavorel S, Berman S (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78, 481–501.

- Li WQ (李伟琦) (2010). *Effects of Available Soil Space on Functional Traits-Productivity Relationship* (生境空间对植物功能多样性与生产力关系的影响). Master Degree Dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. 7–28. (in Chinese with English abstract)
- Li YN (李英年), Wang QX (王勤学), Gu S (古松), Fu YL (伏玉玲), Du MY (杜明远), Zhao L (赵亮), Zhao XQ (赵新全), Yu GR (于贵瑞) (2004). Integrated monitoring of alpine vegetation types and its primary production. *Acta Geographica Sinica* (地理学报), 59, 40–48. (in Chinese with English abstract)
- Loreau M (2004). Does functional redundancy exist? *Oikos*, 104, 606–611.
- Ma KP (马克平), Liu YM (刘玉明) (1994). Measurement of biotic community diversity I: α diversity (Part 2). *Chinese Biodiversity* (生物多样性), 2, 231–239. (in Chinese)
- Mayfield MM, Boni MF, Daily GC, Ackerly D (2005). Species and functional diversity of native and human-dominated plant communities. *Ecology*, 86, 2365–2372.
- Naeem S (2002). Disentangling the impacts of diversity on ecosystem functioning in combinatorial experiments. *Ecology*, 83, 2925–2935.
- Petchey OL, Evans KL, Fishburn IS, Gaston KJ (2007). Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. *Journal of Animal Ecology*, 76, 977–985.
- Petchey OL, Gaston KJ (2002). Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 5, 402–411.
- Petchey OL, Gaston KJ (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9, 741–758.
- Ren JZ (任继周) (1998). *Research Approaches on Grass Science* (草业科学研究方法). China Agriculture Press, Beijing. 15–16. (in Chinese)
- Sasaki T, Okubo S, Okayasu T, Jamsran U, Ohkuro T, Takeuchi K (2009). Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Ecology*, 90, 2598–2608.
- Tilman D (1982). *Resource Competition and Community Structure*. Princeton University Press, Princeton.
- Weiher E, Clarke GDP, Keddy PA (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.
- Zang YM (臧岳铭), Zhu ZH (朱志红), Li YN (李英年), Wang WJ (王文娟), Xi B (席博) (2009). Effects of species diversity and functional diversity on primary productivity of alpine meadow. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 28, 999–1005. (in Chinese with English abstract)
- Zhang QG (张全国), Zhang DY (张大勇) (2003). Biodiversity and ecosystem functioning: recent advances and trends. *Biodiversity Science* (生物多样性), 11, 351–363. (in Chinese with English abstract)
- Zhao LQ (赵陆强), Wang G (王刚) (2009). Relationship between species diversity and productivity of alpine meadows in Gannan Prefecture. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)* (兰州大学学报(自然科学版)), 45, 82–86, 93. (in Chinese with English abstract)
- Zhao XQ (赵新全) (2009). *Global Change and Ecological System in Alpine Meadow* (高寒草甸生态系统与全球变化). Science Press, Beijing. 78. (in Chinese)
- Zhou XS (周晓松), Zhu ZH (朱志红), Li YN (李英年), Yuan FR (袁芙蓉), Fan RJ (樊瑞俭) (2011). Research on the community compensatory mechanism under clipping, fertilizing and watering treatment in alpine meadow. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)* (兰州大学学报(自然科学版)), 47, 50–57. (in Chinese with English abstract)
- Zhu ZH (朱志红), Wang G (王刚) (1996). An approach to analyzing nature of community structure: with examples of alpine meadow and alpine brushland. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 20, 184–192. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 黄建辉 责任编辑: 王 葳