

围封与放牧管理对高寒草甸植物功能性状和功能多样性的影响

石明明¹, 牛得草^{1*}, 王莹¹, 袁晓波¹,
贺磊¹, 韩炳宏², 宗文杰³, 傅华¹

(1 草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州大学 草地农业科技学院, 兰州 730020; 2 青海省海南藏族自治州兴海县气象局, 青海 兴海 813399; 3 甘肃省玛曲县畜牧兽医局, 甘肃玛曲 747300)

摘要:植物功能性状能够响应生存环境的变化并直接决定着生态系统功能。为了揭示围封与放牧管理对物种共存和驱动群落构建的影响机理, 该研究以青藏高原东缘高寒草甸为对象, 分析了围封与放牧处理对植物功能性状和功能多样性的影响。结果显示: (1) 在群落水平, 放牧显著降低了比叶面积和植物高度; 在物种水平, 放牧群落中多数杂类草比叶面积减小, 而莎草类和禾草类的比叶面积在处理间无显著差异。 (2) 叶干物质含量与比叶面积在围封和放牧处理中均呈显著负相关关系, 在放牧处理中, 叶干物质含量与植物高度呈显著的二次函数关系, 即随着叶干物质含量的增大, 植物高度先减小后增大; 在同等比叶面积的情况下, 与围封相比, 放牧降低了叶干物质含量; 在相同叶干物质含量的情况下, 与围封相比, 放牧降低了植物高度。 (3) 放牧在总体上降低了种间性状的平均差异, 植物性状表现出趋同响应, 具体表现为放牧减小了叶干物质含量和植物高度的种间差异; 与围封相比, 放牧显著提高了功能均匀度, 减小了功能分离度。研究表明, 不同植物种对放牧的响应模式存在差异, 放牧降低了种间对光资源的竞争, 可能增加了对土壤养分的竞争, 放牧驱动群落构建的过程中, 土壤养分是非常重要的作用因子, 说明放牧影响物种共存依赖于对多种资源的竞争。

关键词:放牧; 植物功能性状; 功能多样性; 种间竞争; 高寒草甸

中图分类号: Q948.1

文献标志码: A

Effect of Fencing and Grazing Management on the Plant Functional Traits and Functional Diversity in an Alpine Meadow on the Tibetan Plateau

SHI Mingming¹, NIU Decao^{1*}, WANG Ying¹, YUAN Xiaobo¹,
HE Lei¹, HAN Binghong², ZONG Wenjie³, FU Hua¹

(1 State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystem, College of Pastoral Agriculture Science and Technology, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China; 2 The Meteorology Station, Xinghai County, Hainan Tibetan Autonomous Prefecture, Xinghai, Qinghai 813399, China; 3 Maqu Animal Husbandry and Veterinary Bureau, Maqu, Gansu 747300, China)

Abstract: Plant functional traits could respond to the variation of habitat and directly influenced ecosystem function. In order to explore the underlying mechanisms of how fencing and grazing affected species coexistence and community assembly, we analyzed effects of fencing and grazing on plant functional traits and functional diversity in an alpine meadow on the Tibetan Plateau. The results showed that: (1) grazing sig-

收稿日期: 2017-02-17; 修改稿收到日期: 2017-04-20

基金项目: 公益性行业(农业)科研专项经费(201203041); 长江学者和创新团队发展计划(IRT13019); 国家自然科学基金(31572458, 41671106)

作者简介: 石明明(1990—), 男, 在读研究生, 主要从事草地生态学方面的研究。E-mail: shim2016@163.com

* 通信作者: 牛得草, 博士, 副教授, 主要从事草地生态学和草地营养生物学研究。E-mail: xiaocao0373@163.com

nificantly decreased specific leaf area and plant height at the community level. Under grazing, specific leaf area tended to decrease for forbs at the species level, however, there was no significant difference for sedges and grasses compared with fencing. (2) Leaf dry matter content was significantly negative correlated with specific leaf area. Leaf dry matter content and plant height was significantly quadratic functional correlation in the grazing treatment. Plant height decreased first and then increased with the increase of leaf dry matter content in the grazing treatment. Leaf dry matter content were lesser for grazing than that for fencing in the case of equal specific leaf area. Plant height was lesser for grazing than that for fencing in the case of equal leaf dry matter content. (3) Grazing decreased the average dissimilarity of traits among species, caused traits convergence on the whole. Dissimilarity of leaf dry matter content and plant height among species was significantly lesser for grazing than that for fencing. Functional evenness significantly increased, and functional divergence significantly decreased after grazing. The results indicated that different species had different response modes to grazing and fencing treatments. Grazing decreased competition for light among neighboring while could increase competition for soil nutrient. Soil nutrient was a key factor in the process of community assembly driven by grazing. Therefore, the influence of grazing on species coexistence attributed to competition for multiple resources.

Key words: grazing; plant functional traits; functional diversity; interspecific competition; alpine meadow

植物性状的功能多样性是近年来全球范围内倍受关注的重要领域之一,是生态研究的热点^[1-2]。植物功能性状是指能够反映植物对生存环境变化响应和适应并对生态系统功能有一定影响的植物性状,可以划分为:形态性状、生理性状和物候性状三大类^[3]。物种被认为是功能性状的集合,物种功能性状对群落内物种共存、生态位分化、功能多样性与生态系统功能的维持具有重要影响^[4]。功能多样性是指影响生态系统功能的植物有机体功能性状的数值、变化范围和分布特征,它包括种间(或种内)功能性状差异、物种组成和物种相对多度等成分^[5]。功能多样性作为生物多样性的重要组成部分,是研究生物多样性的生态系统功能效应的关键,可以弥补以物种数目为基础研究生物多样性影响生态系统功能的局限性^[6];相比于物种丰富度,功能多样性能更有效地解释植物群落对干扰的响应机制^[7]。

一般认为物种共存和生物多样性对环境因子改变的响应主要与竞争排斥和生态位分化两个相反的机制有关,竞争排斥使群落多样性降低,而生态位分化使群落多样性增加^[8-9]。一个群落的构建是两者共同作用的过程,而在这一系列的筛选分化过程中,植物功能性状也随之变化,竞争排斥导致性状变异范围值降低,而生态位分化导致群落中物种彼此相似性降低,表现为性状变异范围值增加^[10-11]。加强植物功能性状的研究能有效、科学地揭示生物对生态系统功能多样性和群落构建的影响^[12-13]。

放牧是草地最主要的利用形式之一,对植物群落构建及其生物多样性维持发展具有重要影响^[14-16]。植物种间资源竞争导致植物特征功能多样性的改变

可以有效的解释放牧对群落构建的影响,如放牧移除了植物地上生物量,使植物种间光竞争减少,导致植物群落叶片碳含量的功能多样性降低^[17]。

青藏高原作为物种最为丰富、对气候变化及人类活动反应较为敏感的陆地生态系统,在维持生物多样性、全球养分循环和调节气候等生态系统服务方面具有重要作用^[18]。近年来,由于长期的过牧经营,使草地的植被盖度和初级生产力降低,生物多样性减少,草地严重退化,生物的生存受到了严重的威胁^[19,20]。先前的研究多集中在放牧对草地生产力、植被盖度和物种多样性的影响等方面^[15],而基于植物性状的功能多样性对放牧响应的研究很少报道。陈超等^[21]采用刈割模拟家畜采食的实验处理,指出重度刈割在总体上引起植物性状种间差异减少,植物性状表现出趋同响应,并且由 Rao 指数计测功能多样性在刈割处理下表现为增加。考虑到自然放牧对草地的影响较为复杂(如选择性采食等),刈割处理所提供的信息尚不足以揭示植物功能多样性对放牧的响应机制,本研究以青藏高原高寒草甸为研究对象,分析了围封和放牧处理下植物功能性状和功能多样性的变化,以期加深放牧管理驱动植物群落结构变化过程的理解,为高寒草甸多样性保护和草地管理提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究样地位于青藏高原东缘玛曲县县城以西 10 km 处的亚高山草甸类草地(33°50'N,102°8'E),平均海拔为 3 433 m,具有明显的高原气候特征,属

于典型的寒温湿润气候;年均温度 1.5 ℃,最冷月(1 月)的平均气温为-10 ℃,最热月(7 月)的平均气温为 11.7 ℃,日平均通过 0℃ 的活动积温为 1 520 ℃;年降水量 600~800 mm,主要集中在生长季节(6~9 月份);全年日照时数为 2 290 h 左右。土壤为亚高山草甸土。植物群落中以莎草科的禾叶嵩草(*Kobresia graminifolia*)为优势种,伴生种有垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)、莓叶委陵菜(*Potentilla fragarioides*)、长毛凤毛菊(*Saussurea hieracioides*)、兰石草(*Lancea tibetica*)等^[22]。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计 2012 年 5 月,在研究区选择地势平坦、退化程度均匀的草地,分别设置围封和放牧处理,互为对照,每个处理设 3 个重复小区,各小区面积为 50 m×50 m,随机排列。当年 5 月份,对围封处理样地进行围栏封育,放牧处理样地仅定桩固定,围栏外样地放牧强度为每公顷 2~2.5 头牦牛。同时在每个重复小区内等距离平行设置 3 条样线,定桩标记,用于生态监测。

1.2.2 群落调查和植物性状的测量 2014 年 8

月,于地上活体生物量达到最大值时^[23],在每个重复小区内沿每条样线随机选取 3 个 50 cm×50 cm 的样方,记录样方中的物种名称,测量各物种的高度(随机测 5 株)、密度和盖度。将样方内植物分种齐地面剪下,带回实验室,65 ℃烘干至恒重,计算地上生物量。

基于先前的研究 17 种共有植物种被选择进行性状测定(表 1),这些物种的地上生物量总和占地上总生物量的 80%以上,植被盖度达 90%以上,能够反映重要的生态过程^[24]。故选取以上 17 个植物种为研究对象,在每个重复小区内随机选取 10 株被测物种的健康植株作为测定比叶面积(SLA)、叶干物质含量(LDMC)、叶分配(LA)和植物高度(Hs)的植物材料。比叶面积是指叶面积和叶干重之比,叶干物质含量是指叶干重和叶饱和鲜重之比,叶分配是指植株的叶干重和植株地上总干重之比^[25]。

1.2.3 数据计算和统计分析 群落水平的功能性状值(community-level weighted means, CWM)由各物种性状值以物种多度为权重计算,公式^[26]:

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

表 1 研究区 17 种植物基本信息表
Table 1 List of basic information of the 17 species

编号 No.	物种 Species	功能群 Function group	相对生物量 Relative biomass/%		盖度 Cover/%	
			放牧 Grazing	围封 Fencing	放牧 Grazing	围封 Fencing
1	禾叶嵩草 <i>Kobresia graminifolia</i>	SG	40.49	32.96	30	40
2	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	GG	1.40	9.27	3	10
3	洽草 <i>Koeoeria cristata</i>	GG	1.66	9.64	4	12
4	长毛凤毛菊 <i>Saussurea hieracioides</i>	FG	0.02	3.10	1	1
5	条叶银莲花 <i>Anemone trullifolia</i>	FG	1.46	10.30	5	5
6	蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	FG	1.87	1.21	4	1
7	莓叶委陵菜 <i>Potentilla fragarioides</i>	FG	23.05	8.45	15	3
8	圆叶筋骨草 <i>Ajuga ovalifolia</i>	FG	5.96	3.45	5	2
9	兰石草 <i>Lancea tibetica</i>	FG	0.13	1.37	1	3
10	鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	FG	3.65	3.14	2	4
11	钝裂银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	FG	4.83	0.71	12	2
12	棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	FG	0.29	0.15	2	1
13	黄芪 <i>Astragalus membranaceus</i>	FG	3.45	0.02	3	2
14	乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i>	FG	0.94	1.46	2	4
15	湿生扁蕾 <i>Gentianopsis paludosa</i>	FG	0.01	0.05	1	3
16	火绒草 <i>Leontopodium japonicum</i>	FG	0.24	0.70	1	1
17	乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>	FG	0.32	0.28	2	2

注: SG. 莎草类; GG. 禾草类; FG. 杂类草
Notes: SG. sedge; GG. graminoids; FG. forbs

表 2 种间性状差异和功能多样性指数计算公式

Table 2 The formula of trait dissimilarity among species and functional diversity indices

指数 Index	计算公式 Formula	参数含义 Terms meaning	参考文献 Reference
种间性状差异 Trait dis-similarity among species	$d = \sum_i p_i (x_i - \bar{x})^2$	p_i 为第 i 个物种的相对多度; x_i 为第 i 个物种的性状值; $\bar{x}$ 为群落中所以物种性状的平均值 p_i is the relative abundance of the i -th species; x_i is the mean trait value of i -th species; $\bar{x}$ is the grand mean	[5]
功能丰富度 Functional richness	$FR_c = \frac{SF_c}{R_c}$	SF_c 为群落 i 内物种所占据的生态位空间; R_c 为性状 c 的绝对值范围 SF_c is the niche space filled by the species within the community; R_c is the absolute range of the trait	[29]
功能均匀度 Functional evenness	$FE_w = \frac{\sum_{i=1}^{s-1} \min\left(PEW_i, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$	s 为物种数, PEW_i 为物种 i 的局部加权均匀度 s is the number of species; PEW_i is the partial weighted evenness of species i	[30]
功能分离度 Functional divergence	$FD_w = \frac{\sum_{i=1}^s w_i \left(dG_i - \frac{1}{S} \sum_{i=1}^s dG_i \right) + \frac{1}{S} \sum_{i=1}^s dG_i}{\sum_{i=1}^s w_i \left dG_i - \frac{1}{S} \sum_{i=1}^s dG_i \right + \frac{1}{S} \sum_{i=1}^s dG_i}$	s 为物种数; w_i 为物种 i 的相对丰富度; dG_i 为物种 i 到功能空间重心的欧氏距离 s is the number of species; w_i is the relative abundance of the i -th species; dG_i is euclidean distance of the i -th species to center of gravity	[31]
功能离散度 Functional dispersion	$FD_{is} = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j}$	a_j 为物种 j 的多度; z_j 为物种 j 到功能空间重心的距离 a_j is the abundance of species j ; z_j is the distance of species j to center of gravity	[32]

式中 S 为群落物种数目, P_i 和 t_i 分别为群落中第 i 个物种的相对多度和性状值。

本研究计算了每个功能性状种间的差异值,多性状种间差异值为所有功能性状种间差异值的平均值。功能多样性指数采用了广泛使用的功能丰富度(functional richness, FR_c)、功能均匀度(functional evenness, FE_w)、功能分离度(functional divergence, FD_w)和功能离散度(functional dispersion, FD_{is}),各自描述了功能空间的不同层面,较好地共同表达了功能多样性特征^[27]。各指数的计算公式见表 2。

采用 SPSS 16.0 软件中的 One-Way ANOVA 检验分析群落水平功能性状、种间性状差异和功能多样性在处理间的差异性;植物功能性状间的关系采用直线或曲线拟合回归方法分析。功能多样性指数利用 R 3.3.1 程序 FD 软件包中的 dbFD 函数进行计算^[28]。

2 结果与分析

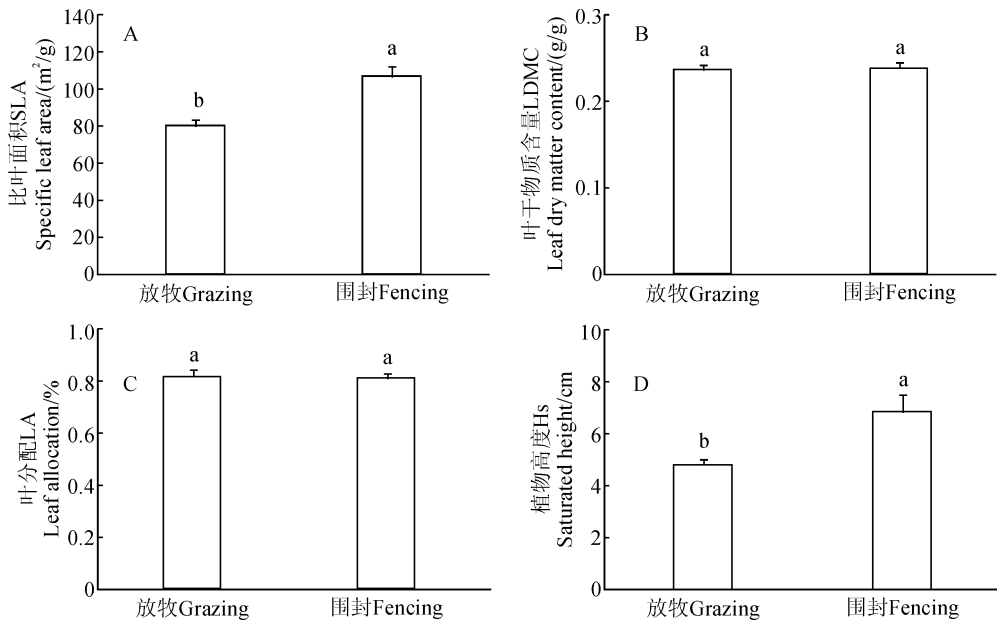
2.1 围封与放牧对植物功能性状的影响

在群落水平,不同植物性状对围封与放牧处理具有不同的响应(图 1)。与围封相比,放牧显著降低了比叶面积和植物高度[SLA: $t(4) = 4.409$, $P = 0.012$; Hs: $t(4) = 2.853$, $P = 0.046$; 图 1, A、D],而叶干物质含量和叶分配在处理间无显著变化[LDMC: $t(4) = 0.252$, $P = 0.814$; LA: $t(4) = -0.265$, $P = 0.804$; 图 1, B、C]。基于物种水平的主成分分析显示(图 2),叶干物质含量和比叶面积在第一轴上具有较高的载荷,叶分配在第二轴上具

有较高的载荷,且前两个 PCA 轴的累计方差贡献率为 71.82% (第一轴和第二轴分别为 41.33% 和 30.49%)。PCA 排序表明,沿第一主成分轴上放牧处理的物种分布比较集中,而围封处理的物种分布比较松散;禾叶嵩草(*Kobr-g*)、垂穗披碱草(*Elym-n*)和洽草(*Koeo-c*)分布在右边,具有较高的叶干物质含量,较低的比叶面积,乳白香青(*Ana-p-l*)、湿生扁蕾(*Gent-p*)、和蒲公英(*Tara-m*)等杂类草分布在左边,具有较低的叶干物质含量,较高的比叶面积(图 2,表 3)。放牧降低了多数杂类草的比叶面积,而莎草类和禾草类的比叶面积在处理间差异不显著(表 3)。沿第二主成分轴上放牧处理的物种主要分布在正上方,而围封处理的物种分布在第一主成分轴的两侧,表明放牧处理的多数物种具有较高的叶分配(放牧中 58% 的物种叶分配高于围封,其中 35% 的物种达到显著性水平,而围封中仅 11% 的物种显著高于放牧)(图 2,表 3)。

2.2 围封与放牧处理下植物功能性状相关性分析

回归分析显示,比叶面积与叶干物质含量的关系在围封和放牧处理中分别符合函数 $y = 0.349 - 0.0009x$ 和 $y = 0.327 - 0.001x$,二者呈显著的负相关关系(图 3, A)。叶干物质含量与植物高度的关系(图 3, E),在放牧处理中符合二次函数 $y = 36.255 - 285.204x + 613.547x^2$,即植物高度随叶干物质含量的增大先减小后增大;在围封处理中可以用二次函数 $y = 29.166 - 205.106x + 436.029x^2$ 进行较好的拟合,但未达到显著性水平。其他植物性状之间在围封和放牧处理中均没有明显的相关关系。在比叶面积相同的情况下,与围封相比,放牧降低了叶干



不同的字母表示差异显著($P<0.05$),下同

图1 围封和放牧对群落植物功能性状的影响

Different letters indicate significant differences ($P<0.05$). The same as below

Fig. 1 Effects of fencing and grazing on plant functional traits in community level

物质含量(图3,A)。在叶干物质含量相同的情况下,与围封相比,放牧降低了植物高度(图3,E)。

2.3 围封与放牧对植物种间性状差异值的影响

放牧处理下植物多性状的种间差异显著小于围封处理[$t(4)=4.426, P=0.011$;图4,A],说明放牧在总体上降低了种间性状的平均差异,植物性状表现出趋同响应。具体表现在放牧显著减小了叶干物质含量和植物高度的种间差异[LDMC: $t(4)=3.292, P=0.030$; Hs: $t(4)=3.033, P=0.039$;图4,C,E),而比叶面积和叶分配的种间差异没有显著变化[SLA: $t(4)=0.568, P=0.600$; LA: $t(4)=-0.092, P=0.931$;图4,B,D]。

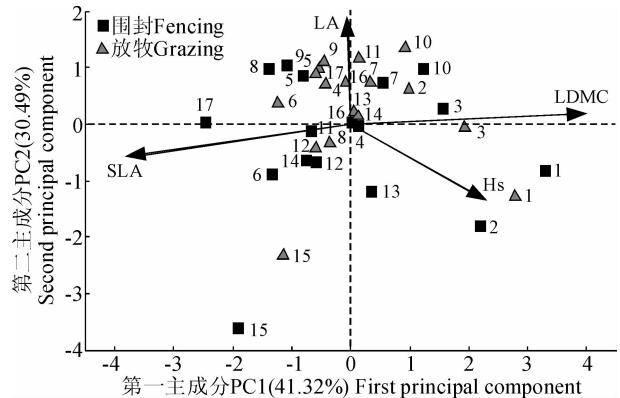
2.4 围封与放牧对植物功能多样性的影响

在综合表征功能多样性的4个指数中,放牧显著提高了功能均匀度[$t(4)=-3.824, P=0.019$;图5,B],减小了功能分离度[$t(4)=3.912, P=0.017$;图5,C],而功能丰富度和功能离散度在放牧与围封处理间变化不显著[FRic: $t(4)=0.568, P=0.614$; FDis: $t(4)=0.466, P=0.666$;图5,A,D]。

3 讨论

3.1 围封与放牧对植物功能性状的影响

植物功能性状决定着生态系统功能,可以反映物种的生存策略和对特定环境的适应性^[7,24,33],如在干旱胁迫的条件下,为防止水分散失,植物趋于增



图内1~17代表物种,详见表1;字母含义详见图1

图2 围封和放牧群落植物功能性状的主成分分析

1~17 represent species (see Table 1 for species codes definitions; see Fig. 1 for the implication of letters

Fig. 2 Principal component analysis showing the relationships among 4 plant functional traits for all species in fencing and grazing communities

厚其叶片以保持与湿润地区相似的光合生产能力和水分利用效率^[34]。本研究结果显示,在群落水平,放牧显著降低了比叶面积和植物高度,而对叶干物质含量和叶分配没有显著影响,说明不同植物功能性状对放牧的响应具有一定差异。比叶面积的大小能直接反映植物光合速率大小,比叶面积越大,光合能力越强,在一定程度上也反映了植物的生长速率^[35]。放牧处理下,植物分配更多的资源用于抵抗放牧压力,比叶面积较低,这与Cruz等^[36]在半干旱

表 3 围封和放牧对各物种功能性状的影响
Table 3 Effects of fencing and grazing on plant functional traits in species level

物种 Species	比叶面积 SLA			干物质含量 LDMC			叶分配 LA			高度 Hs	
	围封 Fencing	放牧 Grazing		围封 Fencing	放牧 Grazing		围封 Fencing	放牧 Grazing		围封 Fencing	放牧 Grazing
禾叶嵩草 <i>K. graminifolia</i>	21.14±6.84a	18.39±2.94a		0.38±0.03a	0.36±0.01a		0.73±0.10a	0.55±0.12a		12.27±3.18a	11.37±0.81a
垂穗披碱草 <i>E. nutans</i>	76.43±17.98a	87.43±0.74a		0.30±0.03a	0.31±0.01a		0.79±0.01b	0.92±0.01a		19.71±2.69a	7.40±0.35b
洽草 <i>K. cristata</i>	74.19±4.34a	45.35±15.15a		0.34±0.01a	0.30±0.00b		0.85±0.01a	0.89±0.03a		10.10±1.16a	15.30±3.64a
长毛凤菊 <i>S. hieracioides</i>	84.12±1.93a	68.26±3.16b		0.22±0.01a	0.20±0.01a		0.85±0.02a	0.80±0.06a		6.92±2.62a	1.00±0.29a
条叶银莲花 <i>A. trullifolia</i>	105.20±6.54a	85.36±4.20a		0.19±0.00a	0.19±0.01a		0.96±0.01a	0.96±0.01a		4.30±0.31a	4.47±0.29a
蒲公英 <i>T. mongolicum</i>	159.86±7.67a	99.38±3.30b		0.16±0.01a	0.14±0.00a		0.87±0.02a	0.85±0.06a		12.44±5.81a	3.68±0.62a
莓叶委陵菜 <i>P. fragarioides</i>	97.19±3.08a	74.13±2.10b		0.31±0.01a	0.27±0.01a		0.88±0.03a	0.84±0.01a		3.70±1.05a	2.57±0.15a
圆叶筋骨草 <i>A. ovalifolia</i>	109.08±12.60a	58.82±3.48b		0.16±0.01a	0.18±0.00a		0.94±0.02a	0.73±0.03b		2.38±0.36a	0.83±0.17b
兰石草 <i>L. tibetica</i>	127.39±7.20a	108.44±0.76a		0.21±0.01b	0.25±0.01a		0.95±0.02a	0.93±0.01a		1.50±0.29a	1.62±0.07a
鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i>	65.15±13.42a	51.52±5.73a		0.33±0.02a	0.29±0.01a		0.89±0.02a	0.93±0.01a		3.33±0.10a	2.77±0.62a
钝裂银莲花 <i>A. obtusiloba</i>	110.75±5.25a	65.59±1.94b		0.21±0.00a	0.22±0.01a		0.78±0.01b	0.96±0.02a		3.60±0.17a	4.25±0.49a
棘豆 <i>O. ochrocephala</i>	114.60±2.15a	84.54±5.05b		0.23±0.00a	0.19±0.00b		0.61±0.07a	0.63±0.01a		2.50±0.59a	2.25±0.43a
黄芪 <i>A. membranaceus</i>	84.25±2.71a	90.45±8.20a		0.27±0.00a	0.22±0.02a		0.50±0.06b	0.88±0.01a		7.97±0.29a	4.00±0.58b
乳浆大戟 <i>E. esula</i>	162.13±2.01a	117.33±7.51b		0.28±0.00b	0.30±0.00a		0.69±0.00b	0.77±0.01a		3.65±0.66a	2.95±0.32a
湿生扁蕾 <i>G. paludosa</i>	190.85±33.90a	143.45±16.27a		0.16±0.03a	0.14±0.00a		0.33±0.01b	0.60±0.01a		11.38±0.79a	13.88±4.98a
火绒草 <i>L. japonicum</i>	94.48±4.49a	81.93±13.08a		0.22±0.01b	0.24±0.01a		0.88±0.01a	0.82±0.01b		9.00±0.58a	2.08±0.51b
乳白香青 <i>A. lactea</i>	220.64±6.65a	112.86±12.71b		0.20±0.00a	0.23±0.02a		0.91±0.01b	0.95±0.00a		3.25±0.43a	3.63±0.51a

注:同行同一项目不同字母表示差异显著($P<0.05$)
Note: Different letters indicate significant differences ($P<0.05$)

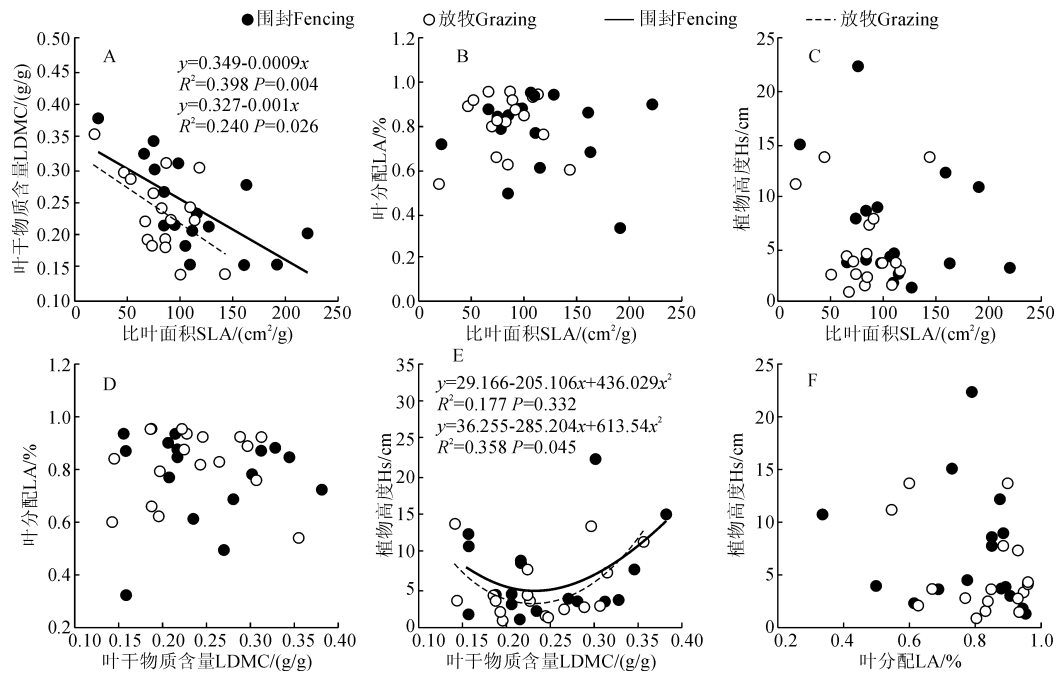


图3 围封和放牧群落植物比叶面积、叶干物质含量、叶分配、植物高度之间的相关关系
Fig. 3 Relative correlation between plant functional traits in fencing and grazing communities

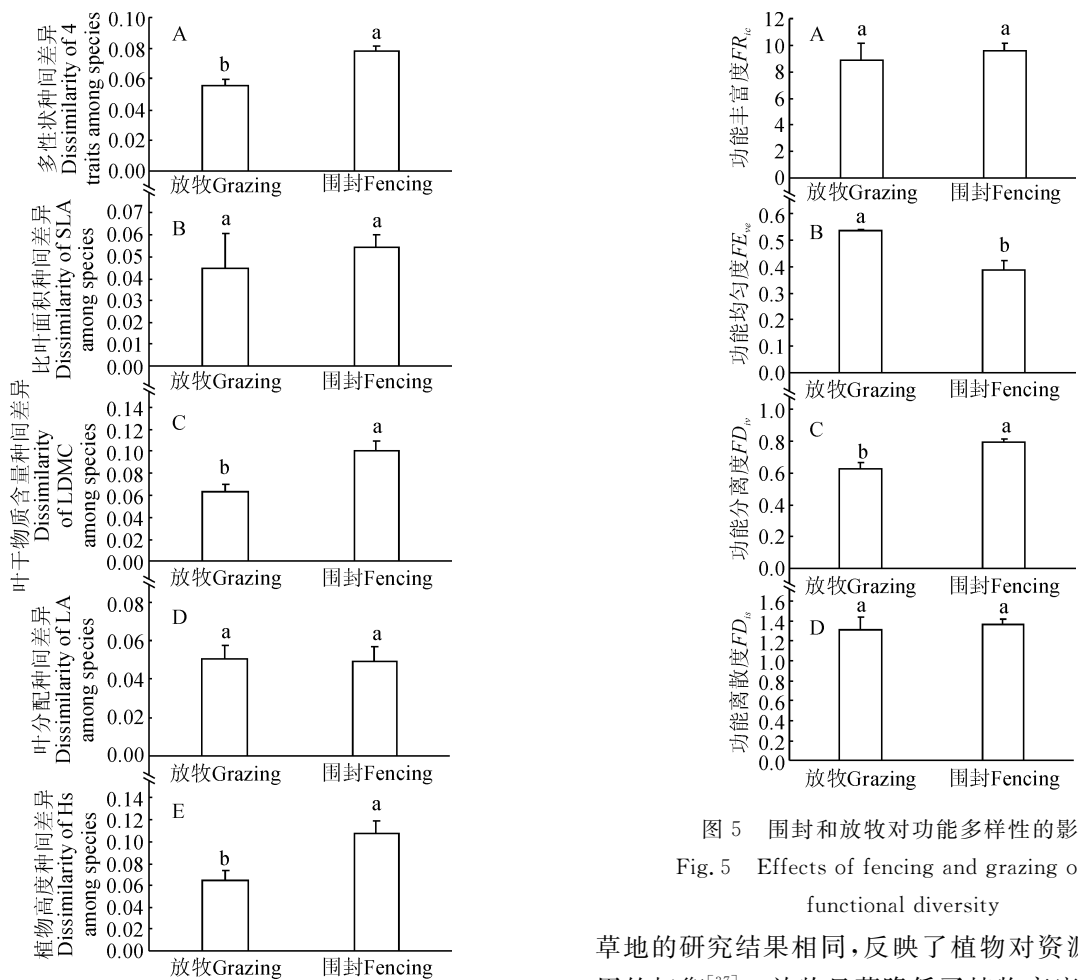


图4 围封和放牧对植物种间差异值的影响
Fig. 4 Effects of fencing and grazing on the trait dissimilarity among species

图5 围封和放牧对功能多样性的影响
Fig. 5 Effects of fencing and grazing on the functional diversity

草地的研究结果相同,反映了植物对资源获取和利用的权衡^[37]。放牧显著降低了植物高度,符合放牧导致植物群落矮化以提高自身耐牧性的现象^[7],这一响应规律与植物的避牧性策略相关,是植物避免

牲畜采食和践踏损坏的生存策略^[38]。植物功能特征的差异可以表征植物不同的生长策略^[39],如低比叶面积和高叶干物质含量的物种具有生长速率慢的特征,表现为生态保守性策略,而高比叶面积和低叶干物质含量的物种具有生长速率快的特征,表现为生态开放性策略^[36]。本研究中禾叶蒿草、垂穗披碱草和恰草具有低比叶面积和高叶干物质含量的特征,而湿生扁蕾、火绒草和乳白香青等杂类草具有较高的比叶面积和较低的叶干物质含量,放牧降低了杂类草的比叶面积,而对莎草类和禾草类的影响不显著,反映了不同生长策略的植物对放牧的响应不同,杂类草的生态策略从开放性策略转向保守性策略^[40]。

植物的资源分配策略反映了植物对环境的适应性^[41]。在养分资源有限的条件下,某个功能性状资源分配的增多势必会使其他性状分配到的资源减少,使他们之间成负相关关系^[42]。本研究结果显示,叶干物质含量与比叶面积成显著的负相关关系,这与 Wilson 等^[43]的研究结果一致。在相同比叶面积的情况下,围封地植物将更多资源投入到叶干物质含量,以提高光合能力和光资源利用能力,在叶干物质含量相同的情况下,与围封相比,放牧减小了植物高度放牧,说明放牧与围封处理改变了植物的资源分配策略,反映了放牧后植物在适应环境的生态策略发生了改变。

3.2 围封与放牧对植物功能多样性的影响

植物功能性状在种间的差异是植物种适应不同环境条件所作出的生理上和形态上的响应^[44-45]。本研究中放牧在总体上降低了所选功能性状(比叶面积、叶干物质含量、叶分配、植物高度)的种间平均差异,植物性状表现出趋同响应,这与陈超等^[21]刈割实验中的研究结果一致,支持了强烈环境筛选(如放牧)引起群落性状趋同的观点^[46]。放牧显著降低了叶干物质含量和植物高度的种间差异,这是因为牲畜放牧移除一些植物的地上部分,使得植物种间对资源(如光)的竞争减弱,植物光合相关性状表现为趋同响应^[47-48]。群落功能多样性的改变体现放牧驱动群落构建的过程涉及到共存物种间对多种资源的竞争^[8,49-51]。本研究结果表明放牧显著增加了功能均匀度,降低了功能分离度。功能均匀度可被认为是群落内物种功能特征分布的均匀程度,体现了群落内物种对有效资源的利用效率,越高说明资

源利用越充分、均匀^[30]。放牧群落中植物的快速生长和再生作用增加了植物对限制养分的需求,增加了植物种间对养分的竞争,势必会促进植物地下养分吸收相关功能性状多样化,提高群落的养分资源利用能力^[40]。功能分离度体现了物种多度在功能空间的分布特征^[52],放牧群落中禾叶蒿草和莓叶委陵菜具有明显的优势度,其在功能性状空间占有较大的比列,群落表现为功能性状较集中分布,功能分离度较低。功能丰富度放牧低于围封,功能丰富度取决于物种所占据的功能生态位和功能特征值的范围^[53],放牧群落叶干物质含量和植物高度种间差异显著低于围封,功能性状空间范围较低,导致功能丰富度降低。

放牧引起的竞争释放效应降低了物种对光资源的竞争,可能会促使植物转变为对土壤养分和水资源的竞争^[54-55],因此,放牧影响群落的构建过程是植物功能性状对种间竞争和环境因子的作用发生综合响应的结果。据报道,在养分受限制的高寒草甸地区植物对土壤养分(尤其是 P)的竞争非常强烈,放牧大量的消耗土壤有效 P,可能增加植物对土壤养分的竞争,进而影响群落的构建和生态系统功能^[17,40,56]。在物种水平,放牧虽然减弱了对适口性差的杂类草的光竞争抑制作用,但杂类草的光合能力却是降低的(比叶面积降低),可能的原因是杂类草对地下养分弱竞争能力的响应^[39,57],可见,放牧驱动植物功能性状的变化过程中,土壤养分是非常重要的作用因子^[40]。因此,将来关于植物功能性状多样性的研究也应加强地下过程相关性状的研究。

4 结 论

不同植物功能性状对围封与放牧处理响应存在差异,放牧降低了比叶面积和植物高度,而叶干物质含量和叶分配在处理间无显著差别,反映了植物对资源获取和利用存在权衡。

放牧在总体上降低了植物功能性状(比叶面积、叶干物质含量、叶分配、植物高度)的种间平均差异及分离度,反映了植物种对光资源的竞争减弱。

放牧可能导致植物对地上资源的竞争转变为对地下资源的竞争,因此,在高寒草甸地区,今后关于植物功能性状多样性的研究应加强地下过程相关性状的研究。

参考文献:

- [1] WRIGHT I J, REICH P B, Cornelissen J H C, *et al.* Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services[J]. *Journal of Ecology*, 2011, **99**(1):135-147.
- [2] MIDGLEY G F. Biodiversity and ecosystem function[J]. *Science*, 2012, **335**(6 065):174-5.
- [3] LAVOREL S, GRIGULIS K, *et al.* Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services[J]. *Journal of Ecology*, 2011, **99**(1):135-147.
- [4] KICHENIN E, WARDLE D A, PELTZER D A, *et al.* Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient[J]. *Functional Ecology*, 2013, **27**(5):1 254-1 261.
- [5] LEPS J, DE BELLO F, LAVOREL S, *et al.* Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter[J]. *Preslia*, 2006, **78**(4): 481-501.
- [6] MARIE V, FRANCESCO D B, MATTYP B, *et al.* Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms[J]. *Biodiversity and Conservation*, 2010, **19**(10):2 921-2 947.
- [7] DIAZ S, CABIDO M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, **16**(11):646-655.
- [8] HILLERISLAMBERS J, ADLER P B, *et al.* Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory[J]. *Ecology, Evolution, and Systematics*, 2012, **43**(43):227-248.
- [9] CARDINALE B J. Towards a general theory of biodiversity for the Anthropocene[J]. *Elementa Science of the Anthropocene*, 2013, 1:.
- [10] CORNWELL W K, ACKERLY D D. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California[J]. *Ecological Monographs*, 2009, **79**(1):109-126.
- [11] 陈 宁. 亚高寒草甸群落组分种的性状收敛与分歧模式及其影响因素[D]. 兰州:兰州大学, 2013.
- [12] CIANCARUSO M V, BATALHA M A, GASTON K J, *et al.* Including intraspecific variability in functional diversity[J]. *Ecology*, 2009, **90**(1):81-89.
- [13] MESSIER J, MCGILL B J, LECHOWICZ M J. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology[J]. *Ecology Letters*, 2010, **13**(7):838-848.
- [14] SASAKI T, OKAYASU T, JAMSRAN U, *et al.* Threshold changes in vegetation along a grazing gradient in Mongolian rangelands[J]. *Journal of Ecology*, 2008, **96**(1): 145-154.
- [15] 臧岳铭, 朱志红, 等. 高寒矮嵩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): 999-1 005.
ZANG Y M, ZHU Z H, *et al.* Effects of species diversity and functional diversity on primary productivity of alpine meadow[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, **28**(6):999-1 005.
- [16] FRANK D A. The interactive effects of grazing ungulates and aboveground production on grassland diversity[J]. *Oecologia*, 2005, 143: 629-634.
- [17] NIU K, MESSIER J, HE J S, *et al.* The effects of grazing on foliar trait diversity and niche differentiation in Tibetan alpine meadows[J]. *Ecosphere*, 2015, **6**(9):.
- [18] 孙鸿烈, 郑 度, 姚檀栋, 等. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设[J]. 地理学报, 2012, **67**(1):3-12.
SUN H L, ZHENG D, YAO T D, *et al.* Protection and construction of the National Ecological Security Shelter Zone on Tibetan Plateau[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2012, **67**(1):3-12.
- [19] 张永超, 牛得草, 韩 潼, 等. 补播对高寒草甸生产力和植物多样性的影响[J]. 草业学报, 2012, **21**(2):305-309.
ZHANG Y C, NIU D C, HAN T, *et al.* Effect of reseeding on productivity and plant diversity on alpine meadow[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, **21**(2):305-309.
- [20] 韩 潼, 牛得草, 张永超, 等. 施肥对玛曲县高寒草甸植物多样性及生产力的影响[J]. 草业科学, 2011, **28**(6):926-930.
HAN T, NIU D C, ZHANG Y C, *et al.* Effects of fertilization on characteristics of Maqu alpine meadow communities and production[J]. *Pratacultural Science*, 2011, **28**(6):926-930.
- [21] 陈 超, 朱志红, 李英年, 等. 高寒草甸种间性状差异和物种均匀度对物种多样性与功能多样性关系的影响[J]. 生态学报, 2016, **36**(3):661-674.
CHEN C, ZHU Z H, LI Y N, *et al.* Effects of interspecific trait dissimilarity and species evenness on the relationship between species diversity and functional diversity in an alpine meadow[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(3): 661-674.
- [22] 石明明, 张永超, 张典业, 等. 高寒草甸草地微斑块植物特征及其土壤性质的研究[J]. 草业学报, 2015, **24**(9): 197-205.
SHI M M, ZHANG Y C, ZHANG D Y, *et al.* Plant traits and soil properties in pasture mini-patches in an alpine meadow[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2015, **24**(9): 197-205.
- [23] WU G L, DU G Z, LIU Z H, *et al.* Effect of fencing and grazing on a Kobresia-dominated meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Plant and Soil*, 2009, **319**(1-2): 115-126.
- [24] GARNIER E, NAVAS M L. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review[J]. *Agronomy for Sustainable Development*, 2012, **32**(2):365-399.
- [25] LAPORTE M A, ISABELLEMOUGENOT, GARNIER E. ThesauForm—Traits: A web based collaborative tool to develop a thesaurus for plant functional diversity research[J]. *Ecological Informatics*, 2012, **11**(3):34-44.
- [26] 路兴慧, 臧润国, 等. 抚育措施对热带次生林群落植物功能性状和功能多样性的影响[J]. 生物多样性, 2015, **23**(1):79-88.
LU X H, ZANG R G, *et al.* Effects of tending on the functional traits and functional diversity of woody plants in a secondary tropical lowland rain forest[J]. *Biodiversity Science*, 2015, **23**(1):79-88.
- [27] SCHLEUTER D, DAUFRESNE M, *et al.* A user's guide to functional diversity indices [J]. *Ecological Monographs*, 2010, **80**(3):469-484.
- [28] R Development Core Team, 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria
- [29] MASON N W H, MOUILLOT D, *et al.* Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity[J]. *Oikos*, 2005, **111**(1):112-118.
- [30] MOUCHET M A, VILLEGGER S, MASON N W H, *et al.* Functional diversity measures: an overview of their redun-

- dancy and their ability to discriminate community assembly rules[J]. *Functional Ecology*, 2010, **24**(4):867-876.
- [31] VILLEGGER S, MASON N W H, *et al.* New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology[J]. *Ecology*, 2008, **89**(8):2 290-2 301.
- [32] LALIBERTE E, LEGENDRE P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. [J]. *Ecology*, 2010, **91**(1):299-305.
- [33] DIAZ S, LAVOREL S, DE BELLO F, *et al.* Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2007, **104**(52): 20 684-20 689.
- [34] 胡梦瑶, 张 林, 等. 西藏紫花针茅叶功能性状沿降水梯度的变化[J]. 植物生态学报, 2012, **36**(2):136-143.
HU M Y, ZHANG L, *et al.* Variations in leaf functional traits of *Stipa purpurea* along a rainfall gradient in Xizang, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, **36**(2): 136-143.
- [35] LAPORTE M, ISABELLE M, GARNIER E. ThesauForm-Traits; A web based collaborative tool to develop a thesaurus for plant functional diversity research[J]. *Ecological Informatics*, 2012, **11**(3):34-44.
- [36] CRUZ P, QUADROS F L F D, THEAU J P, *et al.* Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil[J]. *Range-land Ecology & Management*, 2010, **63**(63):350-358.
- [37] 陈莹婷, 许振柱. 植物叶经济谱的研究进展[J]. 植物生态学报, 2014, **38**(10):1 135-1 153.
CHEN Y T, XU Z Z. Review on research of leaf economics spectrum[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(10):1 135-1 153.
- [38] 盛芝露. 退化梯度上高山草甸植物群落功能多样性研究[D]. 昆明:云南大学, 2015.
- [39] 李 超, 赵广东, 王 兵, 等. 中亚热带樟科 3 种植物幼苗叶结构型性状的种间差异及其相关性[J]. 植物科学学报, 2016, **34**(1):27-37.
LI C, ZHAO G D, WANG B, *et al.* Interspecific differences and correlation among leaf structural traits of three plant seedlings of Lauraceae in the mid-subtropical zone of china [J]. *Plant Science Journal*, 2016, **34**(1):27-37.
- [40] NIU K, HE J S, ZHANG S, *et al.* Grazing increases functional richness but not functional divergence in Tibetan alpine meadow plant communities[J]. *Biodiversity & Conservation*, 2015, in press:1-12.
- [41] CHARNOV E L. The Theory of Sex Allocation[M]. Princeton: Princeton University Press, 1982.
- [42] CAO G X, WORLEY A C. Life history trade-offs and evidence for hierarchical resource allocation in two monocarpic perennials[J]. *Plant Biology*, 2013, **15**(1):158-165.
- [43] WILSON P J, THOMPSON K E N, HODGSON J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies[J]. *New Phytologist*, 1999, 143: 155-162.
- [44] 唐 艳. 东北主要温带植物叶性状的种间差异及其相关关系[D]. 哈尔滨:东北林业大学, 2011.
- [45] 周晓松, 朱志红, 等. 刈割、施肥和浇水处理下高寒矮嵩草草甸补偿机制[J]. 兰州大学学报(自然科学版), 2011, **47**(3): 50-57.
ZHOU X S, ZHU Z H, *et al.* Community compensatory mechanism under clipping, fertilizing and watering treatment in alpine meadow[J]. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 2011, **47**(3): 50-57.
- [46] GRIME J P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2006, **17**(2):255-260.
- [47] WILSEY B, POLLEY H. Effects of seed additions and grazing history on diversity and productivity of subhumid grasslands[J]. *Ecology*, 2003, **84**:920-931.
- [48] BORER E T, SEABLOOM E W, GRUNER D S, *et al.* Herbivores and nutrients control grassland plant diversity via light limitation[J]. *Nature*, 2014, 508:517-520.
- [49] RICOTTA C, MORETTI M. CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology[J]. *Oecologia*, 2011, **167**:181-188.
- [50] SPASOJEVIC M J, SUDING K N. Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes[J]. *Journal of Ecology*, 2012, **100**:652-661.
- [51] KARADIMOU E, TSIRIPIDIS I, KALLIMANIS A S, *et al.* Functional diversity reveals complex assembly processes on sea-born volcanic islands[J]. *J Veg Sci*, 2014, 26:501.
- [52] 李新娥. 亚高寒草甸阳坡—阴坡梯度上植物功能性状及群落构建机制研究[D]. 兰州:兰州大学, 2011.
- [53] 张金屯, 范丽宏. 物种功能多样性及其研究方法[J]. 山地学报, 2011, **29**(5):513-519.
ZHANG J D, FAN L H. Development of species functional diversity and its measurement methods [J]. *Journal of Mountain Science*, 2011, **29**(5):513-519.
- [54] YAMAUCHI A, YAMAMURA N. Herbivory promotes plant production and reproduction in nutrient-poor conditions: effects of plant adaptive phenology[J]. *American Naturalist*, 2004, **163**(1):138-153.
- [55] HOOPER D U, CHAPIN F S, EWEL J J, *et al.* Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge[J]. *Ecological Monographs*, 2005, **75**(1), 3-35.
- [56] 杨晓霞, 任 飞, 周华坤, 等. 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应[J]. 植物生态学报, 2014, **38**(2): 159-166.
YANG X X, REN F, ZHOU H K, *et al.* Responses of plant community biomass to nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow on the Qinghai-Xizang Plateau[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, **38**(2):159-166.
- [57] 祁 建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎叶属性的比较[J]. 生态学报, 2008, **28** (1):122-128.
QI J, MA K M, ZHANG Y X. Comparisons o leaf traits of *Quercus liaotungensis* Koidz on different slope positions in Dongling Moutain in of Beijing[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28** (1):122-128.