

甘南高寒草甸坡向梯度对植物群落 功能多样性的影响

刘旻霞, 张国娟, 南笑宁, 宋佳颖, 蒋晓轩, 夏素娟

(西北师范大学 地理与环境科学学院, 兰州 730070)

摘要:植物群落功能多样性对于维持生态系统功能具有十分重要的意义。该研究以青藏高原高寒草甸植物群落为研究对象,运用 R 软件程序包(FD、Vegan)与单因素方差分析法,分析高寒草甸不同坡向植物群落功能多样性的变化及其与环境因子的关系,以揭示微生境梯度上植物对环境的适应策略以及群落种间功能特征及生态系统内部结构和功能的变化机制。结果显示:(1)青藏高原高寒草甸的北坡和西北坡的物种丰富度、植物株高、比叶面积、叶片有机碳、叶片氮以及叶片磷显著高于其他坡向,且坡向间差异显著($P < 0.05$)。(2)在北坡到南坡的变化中,功能丰富度差异比较明显($P < 0.05$),株高、比叶面积、叶片有机碳、叶片氮及叶片磷等功能丰富度均呈递减趋势。(3)北坡的株高功能均匀度、西北坡比叶面积、叶片有机碳、叶片氮及叶片磷等功能均匀度均显著高于南坡,且多元性状功能均匀度在坡向间差异显著($P < 0.05$)。(4)北坡的比叶面积、叶片氮功能离散度及西北坡的株高、叶片有机碳、叶片磷等功能离散度均高于南坡,且坡向间差异显著($P < 0.05$)。(5)植物群落功能多样性与土壤含水量、土壤有机碳、土壤全氮、土壤全磷呈显著正相关关系($P < 0.05$),与坡度、土壤 pH、土温、照度呈显著负相关关系($P < 0.05$)。

关键词:高寒草甸; 坡向; 功能性状; 功能丰富度; 功能均匀度; 功能离散度

中图分类号:Q948.114; Q948.15⁺6

文献标志码:A

Effect of Slope Aspect Gradients on Functional Diversity of Plant Community in Alpine Meadow of Gannan

LIU Minxia, ZHANG Guojuan, NAN Xiaoning, SONG Jiaying, JIANG Xiaoxuan, XIA Sujuan

(College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: The functional diversity of plant communities is very important for maintaining ecosystem functions. In this test, R software package (FD, vegan) and single factor analysis of variance (ANOVA) were used to analyze the relationship between functional diversity and environmental factors of alpine meadow communities in different slope directions, so as to reveal the adaptation strategies of plants to the environment, the functional characteristics of community species and the change mechanism of internal structure and function of ecosystem on microhabitat gradient. The results showed that: (1) the species richness, plant height, specific leaf area, leaf organic carbon, leaf nitrogen and leaf phosphorus in the north and northwest slopes were significantly higher than those in other slopes of the alpine meadow in the Qinghai Tibet Plateau, and the differences were significant ($P < 0.05$). (2) The difference of functional richness was obvious ($P < 0.05$), plant height, specific leaf area, leaf organic carbon, leaf nitrogen and leaf phosphorus showed a decreasing trend from north to south slopes. (3) The functional evenness of plant height, specific leaf area, leaf organic carbon, leaf nitrogen and leaf phosphorus in north slope were significantly

收稿日期: 2020-06-15; 修改稿收到日期: 2020-08-06

基金项目: 国家自然科学基金(31760135, 31360114)

作者简介: 刘旻霞(1972—), 女, 博士, 教授, 主要从事植物生态学与环境生态学研究。E-mail: xiaminl@163.com

higher than those in south slope, and the functional uniformity of multiple traits was significantly different between different slopes ($P < 0.05$). (4) The specific leaf area, leaf nitrogen function dispersion of north slope and plant height, leaf organic carbon and leaf phosphorus functional dispersion of northwest slope were higher than those of south slope, and the difference between slopes was significant ($P < 0.05$). (5) Plant community functional diversity was positively correlated with soil water content, soil organic carbon, soil total nitrogen and soil total phosphorus ($P < 0.05$), and negatively correlated with declivity, soil pH, soil temperature and illumination ($P < 0.05$).

Key words: alpine meadow; slope aspect; functional trait; functional richness; function evenness; functional dispersion

环境筛选、物种间相互作用对山地植物群落功能多样性起着重要的作用,环境筛选使群落中的物种具有相似的生态特征以适应环境,而物种间相互作用则使得群落中物种的相似性减小,以实现群落中物种的稳定共存^[1]。植物功能多样性反映的是生态系统中功能性状的变化差异。植物性状是某一特定环境中种间、种内与环境变化共同作用的结果,也是功能多样性的基础;功能多样性的变化可以通过功能性状的变化体现出来。功能性状多样性对植物群落构建和生态系统功能或过程产生一定的影响^[2]。因此,通过对植物群落功能多样性的研究,可以反映出生态系统的生产力与恢复力^[3]。植物群落功能多样性已成为量化生物体性状值与范围的一个指标,可通过影响生物体本身的性能,进而影响生态系统功能^[4]。功能多样性主要通过功能丰富度、功能均匀度以及功能离散度等指数来计测,功能多样性较高,意味着恢复力以及入侵抵抗力也相对较强,生产力也较高^[5]。功能丰富度反映植物对群落生态位空间的占据尺度;功能均匀度指植物的功能性状在空间的分布规律;而功能离散度则体现了植物的功能性状在其空间中的最大离散程度,反映出性状在群落空间的互补性。

青藏高原高寒草甸是高寒生态系统物种及遗传基因最丰富、最集中的地区之一,在全球高寒生态系统保护中具有重要地位^[6]。随着全球气候变暖,超载放牧,游客数量增加等,导致高寒草甸草场退化、沙化及毒杂草入侵等现象频发,这引起了众多学者的关注。孔彬彬等^[7]研究表明,高寒草甸的刈割方式会显著增加物种多样性和功能多样性,而施肥则降低了物种多样性,对功能多样性的增加仅有微弱影响;朱慧雨等^[8]研究发现,将功能多样性概念引入多样性-生态系统功能稳定性的研究,有助于更加全面地阐释多样性与生态系统功能间的关系。另一方面,对功能多样性与生产力关系进行研究,有利于维护生物多样性,加强植物与土壤环境的保护,对有效

维持生物多样性具有重要意义^[9]。目前,基于高寒草甸植物群落功能多样性的相关研究较少,尤其是在微生境、微气候梯度上的研究,鉴于此,本研究以高寒草甸植物群落为研究对象,对其坡向梯度上植物功能多样性进行研究,以此揭示微生境梯度上植物对环境的适应策略以及该区植被的分布格局,为高寒草甸群落构建机制的理论研究和植被恢复重建提供科学依据。

1 研究区概况及方法

1.1 研究区概况

本试验区域位于青藏高原东北部,甘、青、川三省接壤处的甘南玛曲县阿孜站的高寒草甸区,其为高寒湿润型气候;年均温 1.2°C ,1 月份为一年之中的最冷月,月均温 -10°C ,7 月份为一年之中的最热月,月均温 11.7°C ,年无霜期 90 d 左右;6 ~ 9 月份降水较为充沛,年均降水量为 620 mm。北坡的主要物种有扁蕾(*Gentianopsis barbata*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、莓叶委陵菜(*Potentilla fragarioides*)、乳浆大戟(*Euphorbia esula*)、金露梅(*Potentilla fruticosa*)、长毛风毛菊(*Saussurea hieracioides*)、玲玲香青(*Anaphalis hancockii*)、黄芪(*Astragalus membranaceus*)和圆叶堇菜(*Viola rockiana*)等,种类较多;而南坡的主要物种有矮嵩草(*Kobresia humilis*)、狼毒(*Euphorbia fischeriana*)、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)和米口袋(*Leontopodium leontopodioides*)等,种类较少,植被类型为高寒草甸植物。土壤为高寒草甸土。样地概况见表 1。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置 2018 年 7 月中下旬在玛曲县兰州大学高寒草甸生态系统定位研究站附近选取试验样地,因该时段属于植物群落的成熟期,草地生产力达到全年最高,且试验周期较短,因此可以忽略植物功能性状在试验期间的变异。运用 360° 电子罗盘对坡向进行定位,将所选山坡分为南坡(0°)、西南坡

表 1 试验样地概况
Table 1 Area profile of test sample

坡向 Slope	经度 Longitude	纬度 Latitude	海拔 Altitude/m	坡向赋值 Slope aspect/°
北坡 North slope	101°56'26" E	33°48'50" N	3 675	180
西北坡 Northwest slope	101°56'25" E	33°48'50" N	3 675	135
西坡 West slope	101°56'24" E	33°48'48" N	3 675	90
西南坡 Southwest slope	101°56'25" E	33°48'45" N	3 675	45
南坡 South slope	101°56'26" E	33°48'45" N	3 675	0

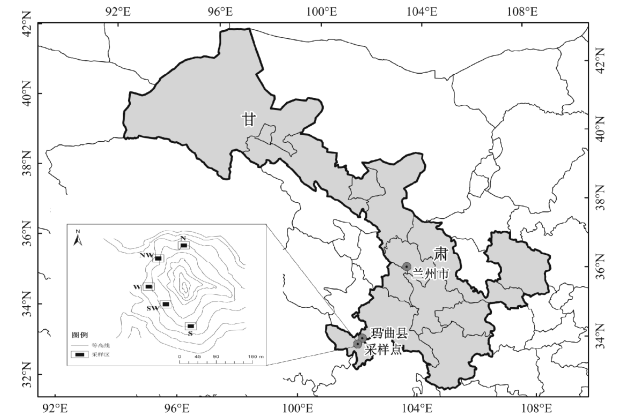
(45°)、西坡(90°)、西北坡(135°)和北坡(180°),所选样地为连续山体,东坡方向处于山脊位置(图 1)。在每个坡向的同一海拔高度上布置 8 个间距为 1 m 的 50 cm×50 cm 的小样方。调查并记录每个样方中的各种指标(物种的盖度、高度、以及每个物种的个数),并对各项环境指标(坡位、坡向、坡度、海拔高度等)进行测量。

1.2.2 环境因子的测定及样品采集 采用照度计和土温计从 7:00~19:00 每隔 1 h 对光照度与土壤温度进行测量,每组进行 5 次重复,最后取其平均值。选前 3 d 内没有发生降雨的天气进行土壤的采集,在每个样方内按照对角线取样法用直径为 5 cm 的土钻取大约 1 000 g 左右的土壤样品(土层厚度为 0~20 cm),混合均匀后装入自封袋,带回实验室进行后续实验的测试。

1.2.3 植物功能性状的选取及测定 本试验选取植物的株高(plant height, PH)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶片碳含量(leaf carbon content, LCC)、叶片氮含量(leaf nitrogen content, LNC)和叶片磷含量(leaf phosphorus content, LPC) 5 个功能性状指标,参照 Pérez-Harguindeguy 等的新植物功能性状测量手册进行测定。每个物种随机选择 8~10 株测其株高,最后取其平均值,并采集 50 片左右成熟健康、无病虫害的叶片,做好标记装入自封袋带回实验室,测量每个物种的叶面积、鲜重以及植物的养分含量(叶片有机碳含量、叶片全氮含量、叶片全磷含量)。比叶面积=叶面积/叶片干重。

1.2.4 分析测试 土壤含水量(Soil Water Content, SWC)运用烘干法进行测定;用电位法测定土壤的 pH;用重铬酸钾容量法(外加热法)测定土壤的有机碳含量;运用微量凯氏法测定土壤全氮含量;用钼锑抗比色法测定土壤全磷含量^[10]。植物养分的测定方法同土壤。

1.2.5 功能多样性指数计算 物种丰富度 R 代表群落中物种的数目;功能丰富度 FRic 由 Mason 等^[11]于 2005 年提出的 functional range 指数计算一



N. 北坡; NW. 西北坡; W. 西坡; SW. 西南坡; S. 南坡。下同
图 1 研究区样地布置
N. North slope; NW. Northwest slope; W. West slope;
SW. Southwest slope; S. South slope. Same below
Fig. 1 Sampling plots of the study area

元性状的功能丰富度;多元性状功能丰富度值由一元性状功能丰富度平均值所得,表示测量多少生态位空间被现有物种所占据。功能均匀度 FEve 由 Mouillot 等^[12]在 2005 年提出,是衡量物种性状平均值在已占据的性状空间中是否分布规律。功能离散度 FDis 是由 Laliberte 等^[13]提出的一种较直观的功能离散度指数,用来描述物种功能和性状空间中物种簇(若干物种聚集在一起)所处位置的差异程度。公式见表 2。

1.2.6 数据分析 通过 R 3.5.2 软件中的“FD”和“Vegan”包协助计算 5 个坡向各样方的功能多样性指数、单因素方差分析(One-Way ANOVA)法及 LSD 后置检验法检验坡向对植物功能性状及功能多样性指数的影响差异,以及对环境因子与功能多样性指数的 RDA 冗余分析。

2 结果与分析

2.1 各坡向环境因子变化特征

由图 2 可以看出,光照度(LI)日变化在不同坡向差异显著,总体趋势为南坡大于北坡,最大值出现在 13:00 的南坡,而最小值在 7:00 的西坡;土温(ST)

表 2 植物群落多样性指数计算方法
Table 2 Plant community diversity indexes

多样性指数 Diversity index	公式 Formula	
物种丰富度指数 Richness index	$R=S$	(1) (1)式中, S 表示样方中所观察的物种数目 S is the number of species in the sample
功能丰富度 FRic	$FRic = \frac{SFic}{Rc}$	(2) (2)式中, $FRic$ 表示在 i 群落中,特征 c 所占据的功能丰富度 $FRic$ represents the characteristic c occupied the functional richness in the i community
一元性状 功能均匀度 FRO	$FRO = \sum_{i=1}^{S-1} \min\left(PEW_{i,i+1}, \frac{1}{S-1}\right)$	(3) (3)、(4)、(5)式中, $PEW_{i,i+1}$ 表示在群落中, i 物种和 $i+1$ 物种性状差异的百分比; A_i 表示群落中 i 物种的相对多度; C_i 表示群落中, i 物种的性状值
	$PEW_{i,i+1} = \frac{EW_{i,i+1}}{\sum_{i=1}^{S-1} EW_{i,i+1}}$	(4) $PEW_{i,i+1}$ represents the percentage of i species and $i+1$ species in the community; A_i represents the relative abundance in the community; C_i represents the trait value of species i in the community
	$EW_{i,i+1} = \frac{ C_{i+1} - C_i }{(A_{i+1} + A_i)}$	(5)
多元性状 功能均匀度 FEve	$FEve = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min\left(PEW_i, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$	(6) (6)、(7)、(8)式中, PEW_i 表示分支长的权重, EW 表示均匀度权重
	$PEW_i = \frac{EW_1}{\sum_{i=1}^{S-1} EW_i}$	(7) PEW_i represents the weight of branch length, EW represents the weight of uniformity
	$EW_1 = \frac{dist(i,j)}{w_i + w_j}$	(8)
功能离散度 FDis	$c = [c_i] = \frac{\sum a_j x_{ij}}{\sum a_j}$	(9) (9)、(10)式中, z_j 表示群落中物种 j 到重心 c 的加权欧几里得距离
	$FDis = \frac{\sum a_j z_j}{\sum a_j}$	(10) z_j represents the weighted Euclidean distance from species j to the center of gravity c in the community

日变化也存在显著性差异。12:00 之前西北坡以及北坡的 ST 比其他 3 个坡向高,13:00 之后西坡、西南坡以及南坡的 ST 总体上均高于其他坡向,最大值在 14:00 的南坡,最小值为 7:00 的西坡。

图 3 显示,土壤含水量(SWC)、土壤 pH、坡度(SG)、土壤有机碳(SOC)、土壤全氮(STN)以及土壤全磷(STP)在不同坡向具有显著性差异。SWC 的变化趋势为北坡>西北坡>西坡>西南坡>南坡,坡向间差异显著($P<0.05$);土壤 pH 与 SWC 的变化相反,即南坡明显高于北坡,南坡较为偏碱性(8.28),北坡偏酸性(6.65),各坡向差异显著($P<0.05$);不同坡向的 SG 变化趋势也较为明显,北坡较小(22.04°),南坡较大(30.41°);北坡与西北坡的 SOC、STN、STP 均高于其他坡向,且西坡相对较低,分别为: SOC(48.42 g·kg⁻¹)、STN(3.67 g·kg⁻¹)、STP(0.48 g·kg⁻¹),坡向间差异显著($P<0.05$)。

2.2 不同坡向物种丰富度与植物功能性状的变化趋势

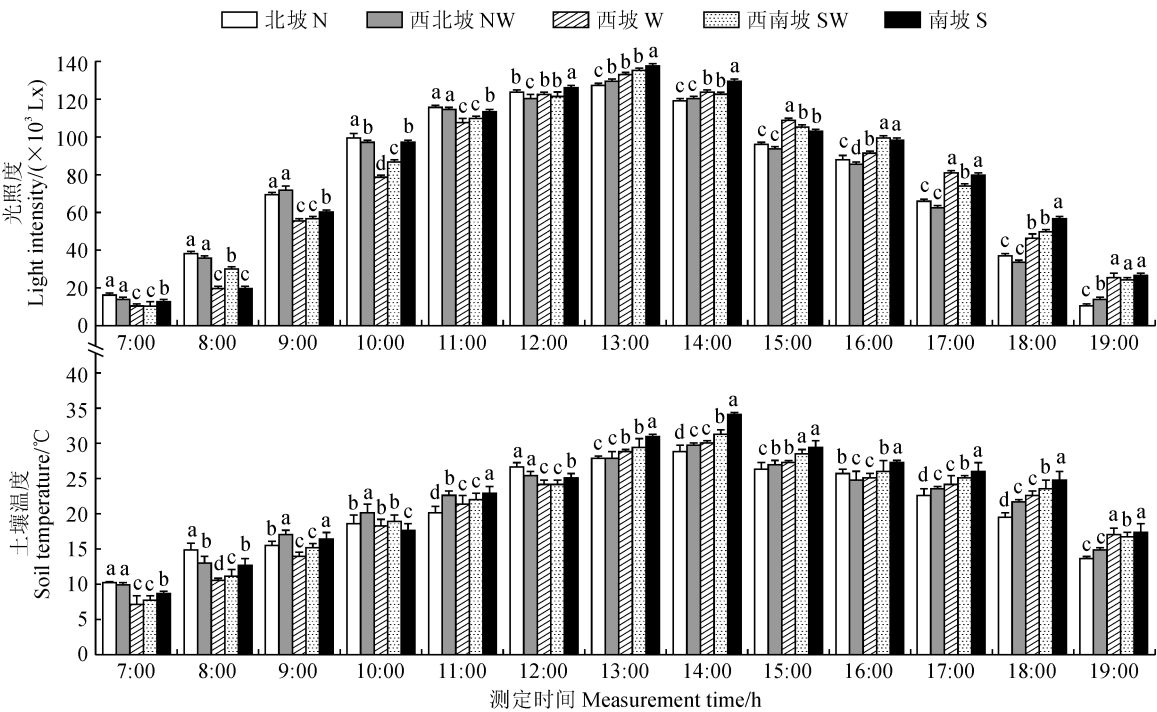
图 4 显示,不同坡向植物群落中的物种丰富度

与植物功能性状均具有显著性差异($P<0.05$)。其中 SR、PH、SLA、LPC 在各个坡向的变化趋势一致,均由北坡向南坡递减,坡向间差异显著($P<0.05$);各坡向的 LCC 变化趋势为西北坡>北坡>西坡>西南坡>南坡,坡向间差异显著($P<0.05$);北坡的 LNC 明显高于西坡,各坡向均有显著差异($P<0.05$)。

2.3 不同坡向植物功能多样性变化特征

由图 5 可以看出,各坡向的 FRic、PH、FRic、SLA、FRic、LCC、FRic、LNC 以及 FRic、LPC 差异性显著($P<0.05$)。FRic、PH 由北坡向南坡递减,坡向间差异显著($P<0.05$)。FRic、SLA 由北坡向南坡递减的趋势,坡向间差异显著($P<0.05$)。西北坡的 FRic、LCC、FRic、LNC、FRic、LPC 均高于其他坡向,其变化趋势均为西北坡>北坡>西南坡>西坡>南坡,各坡向间有显著差异($P<0.05$)。不同坡向的 FRic 也存在一定差异,西北坡的 FRic 明显高于南坡,坡向间有显著差异($P<0.05$)。

图 6 表明, FEve、PH、FEve、SLA、FEve、LCC、



不同小写字母表示坡向间差异显著($P<0.05$),下同

图 2 不同坡向光照度与土温的变化

Different normal letter indicate significant difference among slope aspects ($P<0.05$), The same as below

Fig. 2 Variation of light intensity and soil temperature in different slope aspects

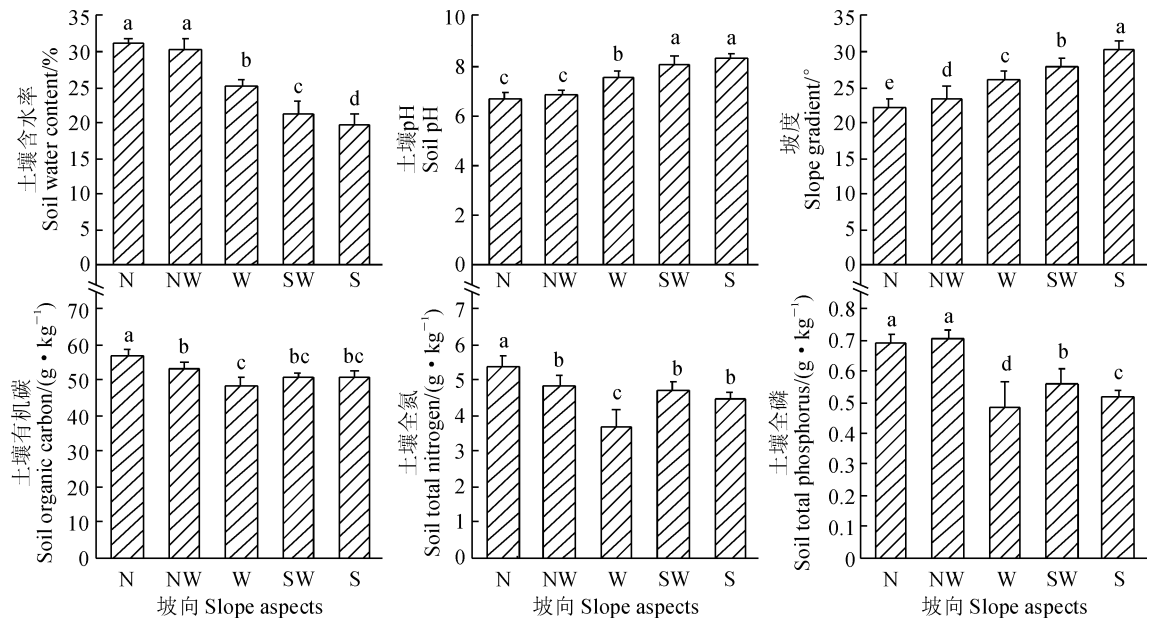


图 3 不同坡向环境因子的变化趋势

Fig. 3 Variation trend of environmental factors in different slope aspects

FEve, LNC 以及 FEve, LPC 在不同坡向间差异显著($P<0.05$)。FEve, PH 在西北坡较高(0.65),南坡较低(0.42),坡向间有显著差异($P<0.05$); FEve, SLA 由北坡向南坡的变化趋势为先降低后升高再降低,北坡较高,南坡较低;西坡 FEve, LCC 的

值较低(0.22),北坡较高(0.49),坡向间有显著差异($P<0.05$); FEve, LNC 与 FEve, LPC 在各坡向的变化趋势一致,均为北坡>西北坡>西南坡>西坡>南坡,坡向间差异显著($P<0.05$)。FEve 随着坡向的变化也具有显著差异($P<0.05$),北坡较高(0.76),

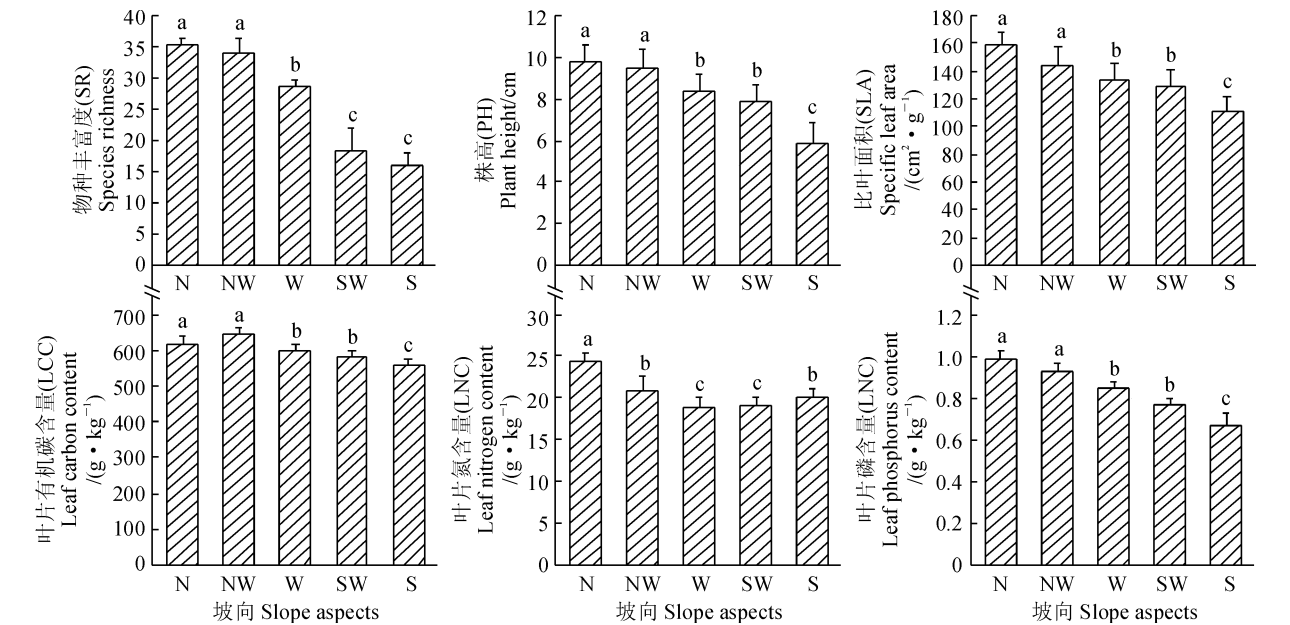
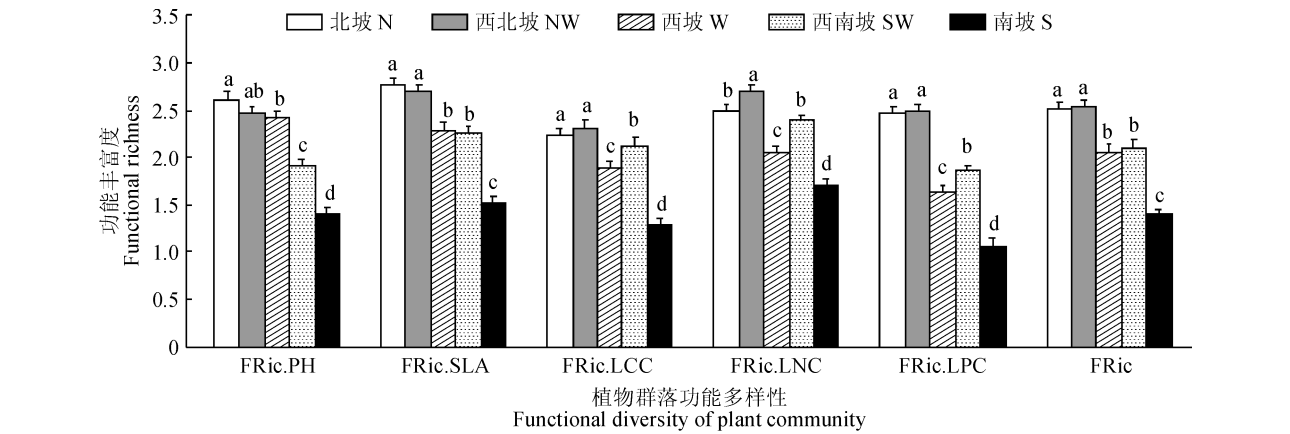


图 4 不同坡向物种丰富度与植物功能性状的变化趋势

Fig. 4 Variation trend of species richness and plant functional traits in different slope aspects



FRic. PH. 株高功能丰富度; FRic. SLA. 比叶面积功能丰富度; FRic. LCC. 叶片有机碳含量功能丰富度; FRic. LNC. 叶片氮含量功能丰富度; FRic. LPC. 叶片磷含量功能丰富度; FRic. 多元性状功能丰富度

图 5 不同坡向植物群落功能丰富度

FRic. PH. Plant height FRic; FRic. SLA. Specific leaf area FRic; FRic. LCC. Leaf carbon content FRic; FRic. LNC. Leaf nitrogen content FRic; FRic. LPC. Leaf phosphorus content FRic; FRic. Functional richness

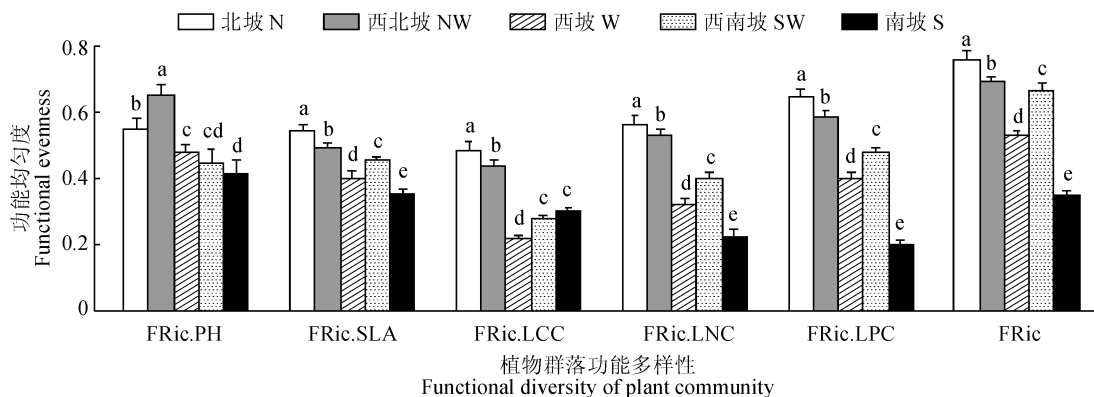
Fig. 5 Plant community functional richness in different slope aspects

南坡较低(0.35)。

FD_{is}. PH、FD_{is}. SLA、FD_{is}. LCC、FD_{is}. LNC 以及 FD_{is}. LPC 均随着坡向的变化而变化,坡向间差异显著($P<0.05$)。西北坡 FD_{is}. PH 值显著高于南坡;FD_{is}. SLA 随坡向由北坡向南坡递减;西北坡的 FD_{is}. LCC 与 FD_{is}. LPC 均高于南坡;北坡的 FD_{is}. LNC 值明显大于南坡,且其具有显著差异($P<0.05$),FD_{is} 随着坡向的变化也具有显著差异($P<0.05$),西北坡较高,南坡较低(图 7)。

2.4 不同坡向植物群落功能多样性与环境因子的 RDA 分析

把不同坡向的环境因子作为环境要素,植物群落功能多样性作为物种,对两组变量进行冗余分析(RDA)。FRic、FD_{is}. LPC、FD_{is}. FE_{ve}. LPC、FRic. LPC、FD_{is}. SLA、FRic. LCC、FRic. SLA、FE_{ve}. SLA、FRic. LNC、FRic. PH、FE_{ve}. LN、FD_{is}. LNC、FE_{ve}. FD_{is}. LCC、FD_{is}. PH、FE_{ve}. PH、FE_{ve}. LCC 与 SWC 极显著正相关($P<0.01$),与 SOC、STP 显

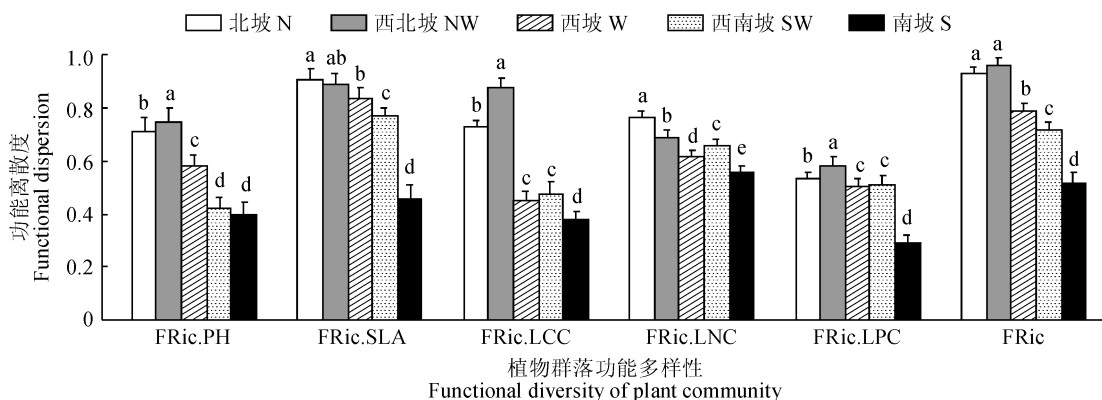


FEve. PH. 株高功能均匀度; FEve. SLA. 比叶面积功能均匀度; FEve. LCC. 叶片有机碳含量功能均匀度; FEve. LNC. 叶片氮含量功能均匀度; FEve. LPC. 叶片磷含量功能均匀度; FEve. 多元性状功能均匀度

图 6 不同坡向植物群落功能均匀度

FEve. PH. Plant height FEve; FEve. SLA. Specific leaf area FEve; FEve. LCC. Leaf carbon content FEve; FEve. LNC. Leaf nitrogen content FEve; FEve. LPC. Leaf phosphorus content FEve; FEve. Functional uniformity

Fig. 6 Plant community functional evenness in different slope aspects



FDIs, PH, 株高功能离散度; FDis, SLA, 比叶面积功能离散度; FDis, LCC, 叶片有机碳含量功能离散度; FDis, LNC, 叶片氮含量功能离散度; FDis, LPC, 叶片磷含量功能离散度; FDis, 多元性状功能离散度

图 7 不同坡向植物群落功能离散度

FDis, PH. Plant height FDis; FDis, SLA. Specific leaf area FDis; FDis, LCC. Leaf carbon content FDis; FDis, LNC. Leaf nitrogen content FDis; FDis, LPC. Leaf phosphorus content FDis; FDis. Functional dispersion

Fig. 7 Plant community functional dispersion in different slope aspects

著正相关($P<0.05$),与 STN 的相关性不显著,与 ST、LI、pH、SG 显著负相关($P<0.05$)(图 8)。

表 3 显示,第 1 排序轴解释信息量达 92.50%,第 2 排序轴为 4.70%。说明排序轴反映了环境因子与物种功能多样性之间的大部分信息。LI、ST、pH、SG 与第一物种轴 (SPEC AX1) 呈正相关,其中,ST 与 SPEC AX1 呈极显著正相关 ($P<0.01$),SWC、SOC、STN、STP 与 SPEC AX1 呈负相关,SWC 与 SPEC AX1 呈极显著负相关 ($P<0.01$)。

3 讨 论

3.1 环境因子对不同坡向的响应

山地环境下的植物受大地形因子(海拔)与小地形因子(坡向和坡位)的共同影响^[14]。南坡与北坡的

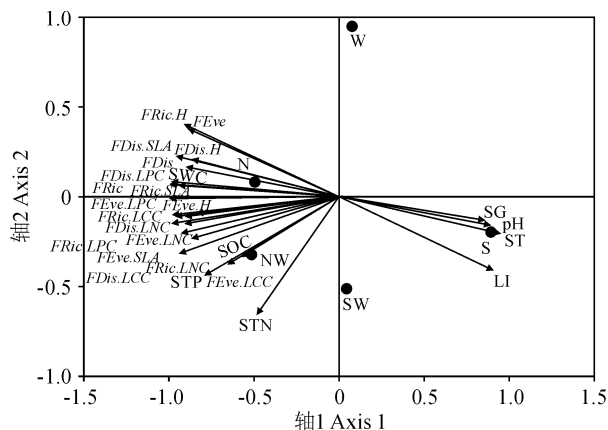


图 8 植物群落功能多样性与环境因子的 RDA 二维排序图
Fig. 8 RDA two-dimensional ordination diagram of functional diversity of plant community and environmental factors

表 3 环境因子与排序轴之间的相关性分析
Table 3 Correlations between environment factors and ordination axes

环境因子 Environmental factor	相关性系数 Correlation coefficient			
	第一物种轴 SPEC AX1	第二物种轴 SPEC AX2	第三物种轴 SPEC AX3	第四物种轴 SPEC AX4
光照度 LI	0.8989 *	−0.4159	−0.1246	−0.0583
土温 ST	0.9506 * *	−0.2368	0.1352	−0.1483
土壤含水量 SWC	−0.9010 * *	0.2088	−0.3801	0.0112
土壤 pH	0.8930 *	−0.2058	0.3965	−0.0546
坡度 SG	0.8634 *	−0.1854	0.4404	−0.1619
土壤有机碳 SOC	−0.5874 *	−0.2644	−0.4966	0.5817
土壤全氮 STN	−0.4934	−0.6013 *	−0.3384	0.5295
土壤全磷 STP	−0.7979 *	−0.3882	−0.4454	0.1197
种-环境相关性	0.9250	0.0470	0.0210	0.0070

注:表中 * * 表示极显著差异($P<0.01$); * 表示显著差异($P<0.05$)
Note: * * mean extremely significant difference ($P<0.01$); * means significant difference ($P<0.05$)

环境因子具有很大差异。本研究中,南坡坡度明显大于北坡(北坡 22.04°,南坡 30.41°),这使其承雨面较小,且雨季容易引起水土流失,直接导致南坡土壤养分的降低、土壤的严重矿化。此外,光照度、土温、土壤含水量、土壤 pH、土壤养分在坡向间差异显著(图 2~3)。其中光照度与土温总体趋势为南坡大于北坡,这与其他研究结果一致^[15],即南坡与西南坡较高的温度、光照度及较为贫瘠的土壤使得此处的植物种类较少,植被覆盖度低,光照直接照射至地面,使得地表的温度增速较快,而北坡与西北坡有灌木的出现以及植被的盖度高,因此其 ST 也伴随着 LI 的减少而降低。土壤 pH 值从南坡向北坡逐渐降低,南坡土壤偏碱性,北坡偏酸性,这是因为土壤 pH 值会随着降水量的减少而增大,即土壤的碱性增强。在这个梯度上,北坡相比南坡具有较高的土壤水分与养分资源,群落的结构也具有很大变化,南坡以禾本科等抗性强的物种为主,而北坡良好的水分以及养分条件允许灌木金露梅生存并伴有其他杂草的生长^[16],西坡的土壤养分也相对较低,这可能由于西坡属于南北坡的过渡地带,土壤风化严重,受人为干扰、放牧等外界影响较大,导致土壤养分降低。

3.2 不同坡向的物种丰富度及植物功能性状

南坡与北坡各种环境因子综合影响植物群落中的物种与植物功能性状的分布。De Bello 等^[17]研究表明,物种丰富度随着生境湿度的增加而增加,即

最湿润的地方其物种多样性最高,这与本研究结果一致,北坡的物种丰富度高于南坡,这是由资源供给所决定的。植物功能性状可以直接影响生态系统的能量流动与物质循环,间接改变其他非生物条件,调节生态系统过程^[18]。本研究结果表明,西北坡及北坡的 PH 和 SLA 均高于其他坡向(图 4),这是因为北坡、西北坡有相对较高的土壤含水量和养分含量,土壤发育更好,这使得各种植物能够很好的生长,这与刘旻霞^[19]对甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应中的研究结果一致。

3.3 植物群落功能多样性对坡向梯度的响应

功能多样性是生物多样性的重要组成,可以准确预测生态系统的功能或过程变化,是生态系统功能或过程的主要决定者^[20]。功能丰富度(FRic)是群落中物种对功能生态位空间范围大小的测度指标。FRic 的高低表示植物对资源环境利用效率和群落生产力的大小。本研究结果显示,北坡与西北坡的 FRic、PH、FRic、SLA、FRic、LCC、FRic、LNC、FRic、LPC、FRic 均高于其他坡向,南坡相对较低(图 5),且北坡与西北坡的物种丰富度高于其他坡向,表明功能丰富度对环境压力具有更好的响应:一方面环境压力可增加功能性状的同质性,南坡由于受各种因素如土壤含水量低、坡度高等影响容易造成土壤营养成分流失的影响,限制了植物对资源的利用,未对生态位空间进行充分利用^[21];另一方面,南坡的植物种类较北坡显著减少,而物种的减少也

限制了功能性状的数值与范围,进而使得功能丰富度下降。这与其他的研究结果一致,即功能性状值变异增大,增加了生境中资源的利用效率,使得群落功能多样性指数升高,生态系统功能增强^[22],因此北坡与西北坡的生态系统功能较其他坡向强。

高的 FEve 意味着该群落物种在功能空间内的分布较为规则均匀,资源利用效率高,物种分布紧密,其稳定性和生产力都较高;相反,低的 FEve 使得其他物种的入侵机会急剧增加^[23]。朱云云等^[24]对黄土高原不同坡向草地群落功能多样性的研究表明,坡向对株高的功能均匀度响应明显,对比叶面积功能均匀度响应不明显,对株高和比叶面积综合功能均匀度响应明显。与半阳坡相比,阴坡植物的株高在生态位空间的分布更规律,资源利用更充分;阴坡和半阴坡的多元功能均匀度显著比半阳坡在生态位空间的分布更规律,资源利用也更充分。与黄土高原草地群落功能多样性不同,高寒草甸的植物群落功能多样性表现出显著的差异性,随着坡向的不同,其功能均匀度的变化规律也各不相同。本研究结果显示,与南坡相比,西北坡植物的 FEve、PH 以及北坡的 FEve、SLA、FEve、LCC、FEve、LNC、FEve、LPC 均高于其他坡向(图 6),由此可以看出,北坡的 FEve 在生态位空间的分布显著比南坡更规律,对环境的适应能力较高,因此其生态系统功能也相应的增强;随着坡向的转变,南坡的功能均匀度逐渐降低,这说明南坡的植物在各种环境因子胁迫下对资源的利用效率降低,群落共存物种对资源的竞争更加激烈,生态系统功能也随之降低^[25]。

FDis 能够反映生态位的重叠及种间竞争的强弱,性状平均值的离散度说明群落中生态位分化、资源利用与竞争程度的高低^[26]。本研究结果表明,北

坡、西北坡的 FDis、SLA、FDis、LNC 及 FDis、PH、FDis、LCC、FDis、LPC 均高于南坡(图 7),说明其离散程度高,生态位分化程度高,且资源利用较充分,资源竞争强度较弱,生态系统也更稳定,而南坡植物的生存则要面临更强的资源竞争,生态系统的稳定性也较弱。这与 BRIAN 等^[27]的研究结果一致,体现了植物群落对不同环境变化表现出的响应策略。

3.4 植物群落功能多样性与环境因子之间的关系

坡向会改变相关的环境因子来间接影响植物群落在物种分布格局、资源利用等方面的协调与平衡^[14],而植物群落功能多样性会随环境因子、群落类型以及分布区域的不同而不同。本研究发现,ST、SWC、LI、pH、SG 及土壤养分均会影响植物群落功能多样性的大小及植物群落结构组成的变化,其中 ST、SWC 是影响植物生长及分布的主导因素,这与其他研究结果一致^[21,28],即南坡较低的土壤含水量、养分含量及较高温度照度限制了植物的生长,因此南坡的功能多样性显著低于北坡与西北坡。

综上所述,青藏高原高寒草甸坡向梯度上,植物在北坡和西北坡对群落内的生态位空间和资源利用更充分;西坡、西南坡以及南坡的功能多样性较低,由于受土壤含水量及土壤养分等的限制,对生态位空间的占据能力有限,致使其对生态位空间的使用不足。自然条件下生态系统的功能往往受到环境因子和植物功能性状的共同作用,较高的多样性可以增加植物群落的生产力和生态系统的稳定性,且多样性水平越高,越有利于生态系统功能发展。环境因子对甘南高寒草甸坡向梯度上植物群落功能多样性有着显著的影响,其中土壤含水量及土壤温度是主导因素。

参考文献:

[1] 董世魁, 汤琳, 张相锋, 等. 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系[J]. 生态学报, 2017, **37**(5): 1 472-1 483.
DONG S K, TANG L, ZHANG X F, *et al.* Relationship between plant species diversity and functional diversity in alpine grasslands[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(5): 1 472-1 483.

[2] ZHANG J T, FAN L H, LI M. Functional diversity in plant communities: theory and analysis methods[J]. *African Journal of Biotechnology*, 2012, **11**(5): 1 014-1 022.

[3] 宋云峰, 陈声文, 王薇, 等. 负密度制约和生境过滤对古田山幼苗功能多样性年际变化的影响[J]. 生物多样性, 2017, **25**

(9): 959-965.

SONG Y F, CHEN S W, WANG W, *et al.* Effects of negative density dependence and habitat filtering on the functional diversity of seedlings in the subtropical forest of Gutianshan[J]. *Biodiversity Science*, 2017, **25**(9): 959-965.

[4] ARIEL A, FARIAS, *et al.* Ecoregional Vulnerability Assessment for the functional Richness of South American Carnivorans (Mammalia: Carnivora)[J]. Springer US, 2014, **21**(4).

[5] PRIEUR-RICHARD A H, LAVOREL S. Invasions: the perspective of diverse plant communities[J]. *Austral Ecology*, 2010, **25**(1): 1-7.

- [6] 秦大河. 三江源区生态保护与可持续发展[M]. 北京:科学出版社, 2014.
- [7] 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.
KONG B B, WEI X H, DU J L, *et al.* Effects of clipping and fertilization on the temporal dynamics of species diversity and functional diversity and their relationships in an alpine meadow[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2016, **40**(3): 187-199.
- [8] 朱慧丽. 高寒草甸群落物种多样性、功能多样性与时间稳定性的关系[D]. 西安: 陕西师范大学, 2018.
- [9] 温 纯, 金光泽. 功能多样性对典型阔叶红松林生产力的影响[J]. 植物生态学报, 2019, **43**(2): 94-106.
WEN C, JIN G Z. Effects of functional diversity on productivity in a typical mixed broadleaved-Korean pine forest[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2019, **43**(2): 94-106.
- [10] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [11] MASON NWH, MOUILLOT D, LEE WG, *et al.* Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity[J]. *Oikos*, 2005, **111**, 112-118.
- [12] MOUILLOT D, MASON WHN, DUMAY O, WILSON JB. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity[J]. *Oecologia*, 2005, **142**, 353-359.
- [13] LALIBERTE E, LEGENDRE P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits[J]. *Ecology*, 2010, **91**, 299-305.
- [14] 齐 威, 郭淑青, 崔现亮, 等. 青藏高原东部 4 种植物种子大小和比叶面积随海拔和生境的变异[J]. 草业学报, 2012, **21**(6): 42-50.
QI W, GUO S Q, CUI X L, *et al.* Variation of seed mass and SLA of 63 plant species in different habitats at various altitudes on the eastern Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2012, **21**(6): 42-50.
- [15] 刘旻霞. 亚高寒草甸不同坡向植物光合生理和叶片形态差异[J]. 生态学报, 2017, **37**(24): 8 526-8 536.
LIU M X. Studies on physiological and leaf morphological traits for photosynthesis on different slopes in a subalpine meadow[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(24): 8 526-8 536.
- [16] BIAO, JIN, LI, *et al.* The effect of experimental warming on leaf functional traits, leaf structure and leaf biochemistry in *Arabidopsis thaliana* [J]. *Bmc Plant Biology*, 2011, **11** (1): 35.
- [17] DE BELLO F, LEP S J, SEBASTIA M T. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients[J]. *Ecography*, 2006, **29**(6): 801-810.
- [18] SYMSTAD A J, CHAPIN F S, *et al.* Long-term and large-scale perspectives on the relationship between biodiversity and ecosystem functioning[J]. *BioScience*, 2003, **53**(1): 89.
- [19] 刘旻霞, 马建祖. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应[J]. 应用生态学报, 2012, **23**(12): 3 295-3 300.
LIU M X, MA J Z. Responses of plant functional traits and soil factors to slope aspect in alpine meadow of South Gansu, Northwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, **23**(12): 3 295-3 300.
- [20] KLIMESOVA J, LATZEL V, DE B F, *et al.* Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing: towards a use of more specific traits[J]. *Preslia*, 2008, **80**(3): 245-253.
- [21] 王彦龙, 王晓丽, 马玉寿. 坡向对长江源区高寒草地植被生长和土壤养分特征的影响[J]. 草业科学, 2018, **35**(10): 44-54.
WANG Y L, WANG X L, MA Y S. Effect of slope aspect on vegetation growth and soil nutrient characteristics of alpine grassland in the source region of Yangtze River[J]. *Pratacultural Science*, 2018, **35**(10): 44-54.
- [22] DAZ S, CABIDO M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**(11): 646-655.
- [23] HYDROBIOLOGIE, RECHERCHE, *et al.* A user's guide to functional diversity indices[J]. *Ecological Monographs*, 2010, **80**(3): 469-484.
- [24] 朱云云, 王孝安, 王 贤, 等. 坡向因子对黄土高原草地群落功能多样性的影响[J]. 生态学报, 2016, **36**(21): 6 823-6 833.
ZHU Y Y, WANG X A, WANG X, *et al.* Effect of slope aspect on the functional diversity of grass communities in the Loess Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, **36**(21): 6 823-6 833.
- [25] 龚时慧, 温仲明, 施 宇. 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应[J]. 生态学报, 2011, **31**(20): 6 088-6 097.
GONG S H, WEN Z M, SHI Y. The response of community-weighted mean plant functional traits to environmental gradients in Yanhe River catchment[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(20): 6 088-6 097.
- [26] BAI X H, ZHANG J T. Functional diversity research of forest communities in the Xiaowutai Mountain National Nature Reserve, Hebei[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(2): 67-75.
- [27] BRIAN, WALKER, ANN. Original articles: plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species[J]. *Ecosystems*, 1999, **2**(2): 95-113.
- [28] 杨 全, 陈志飞, 周俊杰, 等. 黄土丘陵区草地植被群落优势种叶片功能性状对氮磷添加的响应[J]. 应用生态学报, 2019, **30**(11): 3 697-3 706.
YANG Q, CHEN Z F, ZHOU J J, *et al.* Responses of leaf functional traits of dominant plant species in grassland communities to nitrogen and phosphorus addition in loess hilly-gully region[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2019, **30**(11): 3 697-3 706.