

DOI: 10.5846/stxb201805161085

丁新峰,郝广,董轲,王宇坤,高韶勃,陈磊,何兴东,赵念席,高玉葆.平茬处理对小叶锦鸡儿灌丛邻居植物群落空间格局的影响.生态学报,2019,39(11): - .

Ding X F, Hao G, Dong K, Wang Y K, Gao S B, Chen L, He X D, Zhao N X, Gao Y B. Effects of pruning *Caragana microphylla* shrubs on the spatial distribution patterns of neighbouring plant communities. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(11): - .

平茬处理对小叶锦鸡儿灌丛邻居植物群落空间格局的影响

丁新峰,郝广,董轲,王宇坤,高韶勃,陈磊,何兴东,赵念席*,高玉葆

南开大学生命科学学院,天津 300071

摘要:近几十年来,内蒙古典型草原小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)灌丛化现象普遍发生,严重影响了草地生产力。平茬作为灌丛化草地主要管理方式之一,已受到广泛关注;然而平茬如何影响灌丛邻居植物群落的格局动态及其下土壤理化性质变化,仍缺少相应研究。本研究以内蒙古草原小叶锦鸡儿灌丛化草地为研究对象,进行平茬处理,并依据距离小叶锦鸡儿灌丛的远近位置(远—2.5 m,近—0.5 m)设置样方进行植物群落调查和土壤样品的采集,经分析发现:(1)平茬处理显著提高了灌丛邻居植物群落均匀度及邻居植物群落下土壤全碳、全氮含量。(2)借助零模型(Null-model)分析,得出未平茬处理条件下,距离灌丛远近两种位置群落均表现为竞争性格局;而平茬处理条件下,群落竞争性格局作用弱化,且距离灌丛 2.5 m 位置处群落表现为促进性格局。(3)调查群落中物种间的关系多为中性作用;仅有少数物种对表现为显著正(或负)相互作用关系,且多由群落中优势物种组成;平茬处理条件下群落中显著负相互作用关系物种对比比例下降,支持群落整体竞争性格局弱化这一结论。所得结果不仅为小叶锦鸡儿灌丛平茬处理条件下邻居植物群落及土壤环境的动态变化的探讨提供了实验依据,而且对灌丛化草地的恢复具有一定的实践指导意义。

关键词:小叶锦鸡儿;平茬处理;零模型;空间分布格局;物种对;种间关系

Effects of pruning *Caragana microphylla* shrubs on the spatial distribution patterns of neighbouring plant communities

DING Xinfeng, HAO Guang, DONG Ke, WANG Yukun, GAO Shaobo, CHEN Lei, HE Xingdong, ZHAO Nianxi*, GAO Yubao

College of Life Science, Nankai University, Tianjin 300071, China

Abstract: Over recent decades, the Inner Mongolia Steppe has degraded seriously owing to global climate change and extreme human activities, and the population of *Caragana microphylla* (a native leguminous shrub) spread quickly in the degraded regions. To relieve the pressure of shrub-encroachment and promote the restoration of degraded grasslands, several measures, such as pruning, have been carried out. However, little is known about how pruning affects the community patterns and soil physical and chemical properties. In the present study, we selected a *C. microphylla*-dominated grassland in Zhenglan Banner, Inner Mongolia Autonomous Region, and set up pruning and non-pruning (control) plots with a combination of sites at different distances to the shrub edge (0.5 and 2.5 m distances, named 0.5 and 2.5 m-site), as treatments to investigate the soil characteristics and spatial distribution patterns of neighbouring plant communities by Null-model. The results were as follows. (1) Soil total carbon, soil total nitrogen, and Pielou evenness index were significantly

基金项目:国家重点研发计划项目(2016YFC0500706);国家自然科学基金项目(31770505,31570427)

收稿日期:2018-05-16; **网络出版日期:**2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaonianxi@nankai.edu.cn

($P < 0.05$) influenced by pruning treatments, but not by sites, being significantly higher under pruning treatments than those under non-pruning treatments; (2) Under non-pruning treatments, the community spatial distribution patterns were dominated by competition; however, under pruning treatments, community spatial distribution patterns showed less competition, and the 2.5 m-site under the pruning treatments was dominated by facilitation; (3) Only a few pairwise species were detected to have significant negative or positive interactions (the Standardized Effect Size was greater than 2 or less than -2), and they consisted of the dominant species of their communities. However, they still played a key role in explaining community spatial distribution patterns. The number of pairwise species that have significant negative interactions under pruning treatments was less than that under non-pruning treatments, suggesting less competition in pruning communities. The results not only provided an experimental basis for exploring variations in community spatial distribution patterns by pruning *C. microphylla*, but also provided practical guidance for the restoration of shrub-encroached grasslands.

Key Words: *Caragana microphylla*; pruning; Null-model; spatial distribution pattern; pairwise species; species interactions

近几十年来,由于全球气候变化和人类活动加剧,陆地生态系统固有的自然过程受到显著影响,人类的生存环境及社会经济的可持续发展受到严重威胁^[1-2]。植物群落空间格局作为群落生态学研究的重点内容之一^[3],是植物种间关系(正/负相互作用关系)与植物—环境相互作用关系的综合表现。其中,植物种间关系对群落结构组成及群落空间格局构建的调控作用,一直以来都受到研究学者的重点关注^[4-6]。然而,在植物群落空间格局的研究过程中,由于群落共存格局结构组成复杂且影响因素多元化,结果一直难以揭示,直至零模型(Null-model)的出现及应用,群落物种共存格局才逐渐在群落生态学研究中的作用。零模型是一种基于格局生成的统计检验模型,通过构建“物种—样方”二元矩阵来反映群落内物种种间关系及群落整体格局动态变化^[7],其中,通过对群落中显著物种对的检验,可以检测出群落中存在的显著正或负相互作用关系(促进性/竞争性作用关系)物种对,对深入解释群落整体格局的形成具有重要作用。

内蒙古典型草原作为我国北方重要的生态屏障,具有重要的经济意义和生态价值^[8]。然而由于草地不合理利用(过度放牧、滥垦、矿产开发等),该区域典型草原发生大面积退化,草地灌丛化现象普遍发生^[9],由灌丛化引起的草地生态系统结构功能的变化也受到全球研究者的广泛关注^[10-11]。在灌丛化草地的恢复研究中,火烧、控制放牧以及灌丛平茬(人为去除灌丛)等一系列措施被研究并投入实践^[12],其中平茬是干旱半干旱灌丛化草原区普遍采用的一种措施。关于平茬如何影响草地植被的生理特征、生长指标以及土壤养分等已有相关研究^[13-14],但是基于研究方法的限制,对平茬处理条件下以及距离灌丛不同位置(远/近)植物群落格局变化的研究却鲜有报道。然而,了解灌丛在不同干扰条件下对邻居植物群落格局及群落内种间关系的影响,对于草原恢复措施的合理制定及有效实施都有重要指导意义,相关研究亟待开展。

因此,我们在锡林郭勒盟正蓝旗选择一处典型的小叶锦鸡儿灌丛化草地区域,分别进行平茬与未平茬(对照)处理,并对相应处理下距离小叶锦鸡儿灌丛远(2.5 m)近(0.5 m)位置进行重点关注,探讨小叶锦鸡儿灌丛平茬与未平茬处理以及每种处理条件下不同相对位置邻居植物群落格局变化,并结合地下部土壤营养的变化情况和群落内物种间相关关系,对群落格局变化给出合理的解释,以期灌丛化退化草地恢复提供合理参考。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

本实验选择在内蒙古自治区锡林郭勒盟正蓝旗以北 40 km 处的一处退化草地(北纬 42°26′23″,东经 116°0′51″,1350 m)进行。该样地为小叶锦鸡儿灌丛化草地,多年生草本植物在群落中的多度和盖度均较低,小叶锦鸡儿灌丛在样地内呈斑块状广泛分布,整体盖度达到总盖度的 60% 以上,占绝对优势。该区域属典型

中温带半干旱大陆性气候,年平均气温 1.5°C ,最低月(1月)平均气温 -21°C ,最高月(7月)平均气温 24.3°C ,年平均降水 350 mm 左右,多集中在 6—8 月,年蒸发量 1950 mm,年平均日照时数约为 3050 h,无霜期 110 天左右。

1.2 实验设置

在样地内选择地形、坡度相对均质的地块设置 9 个 $50\text{ m} \times 50\text{ m}$ 的样区,其中 P1、P2、P3 为未平茬处理样区,P4—P9 为平茬处理样区(于 2017 年 5 月下旬进行平茬,留茬高度约为 7.5 cm)(图 1),平茬处理仅针对小叶锦鸡儿及其灌丛内植物,平茬移除部分随机散落在留茬地面上,未进行其他处理。

在每个样地内选择一个直径约为 2.5 m 的小叶锦鸡儿灌丛并进行 GPS 定位,在其东南西北四个方向上距离灌丛边缘 0.5 m 和 2.5 m 位置分别设置 $0.5\text{ m} \times 0.5\text{ m}$ 样方,用于群落调查。因此,本实验共设置未平茬—0.5 m,未平茬—2.5 m,平茬—0.5 m,平茬—2.5 m 4 种处理水平,其中未平茬样地不同位置(0.5 m 和 2.5 m)各设置 12 个样方;平茬样地不同位置各设置 24 个样方。

1.3 群落调查及土壤样品的采集

2017 年 5 月 24 日和 8 月 10 日,分别调查样方群落物种数、高度和多度,将样方内植物齐地面剪下,以种为单位分别装袋, 105°C 杀青 2 h, 85°C 烘干至恒重,测定地上部生物量;土壤样品取自样方表层(0—10 cm)土壤,在每个样方中心位置取土,装于塑封袋并记录标号。

1.4 实验方法

土壤样品自然风干后过 100 目筛,利用 Elementer(德国)元素分析仪测定土壤全氮、全碳含量。

1.5 数据分析

1.5.1 不同处理水平下群落物种组成及群落生物多样性

将不同取样样方内物种进行汇总,计算不同处理水平下群落内单物种数量百分比及群落多样性指数^[15]。

(1) 物种丰富度指数: Margalef 指数(Ma), $Ma = (S-1)/\ln N$

(2) 辛普森指数(Dr): $Dr = \frac{1}{\sum_{i=1}^S P_i^2}$

(3) 香农-威纳指数(H'): $H' = -\sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$

(4) 均匀度指数: Pielou 指数(Je), $Je = H'/\ln S$

式中, S 为群落中物种数量, N 为群落中全部物种的多度之和, P_i 为第 i 个物种在群落中的相对多度。

1.5.2 群落物种共存格局分析

采用零模型模拟分析不同处理水平下群落共存格局^[16]。首先将相同处理水平下不同取样样方中的统计结果进行汇总,构建“物种—样方”二元矩阵,在构建完成的矩阵中,行代表不同物种,列代表不同取样样方,“1”表示该物种在取样样方中出现,“0”表示未出现^[17]。运用零模型对所得矩阵进行随机模拟得到 C -simulate 值(μ)(50000 次蒙特卡洛),然后采用计算得到的 C -score^[18] 和 V -ratio 2 个指标对群落中物种共存格局进行分析。其中, C -score 值采用行固定—列等概率转换(Fixed row—Equiprobable column, FE)、行固定—列固定转换(Fixed row—Fixed column, FF)和行固定—列非等概率转换(Fixed row—Probability column, FP)3 种算法进行计算, V -ratio 值采用 FE 和 FP 2 种算法进行计算,以上模拟和计算均在 Ecosim 7.72 软件中完成。

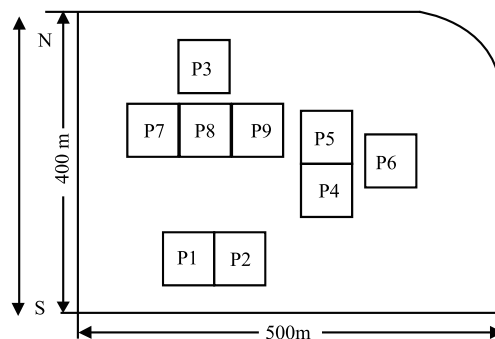


图 1 实验样区分布图

Fig.1 The scheme of plots in the study

P1—P3, 未平茬处理; P4—P9, 平茬处理

(1) *C*-score 值

$$C_{ij} = (R_i - R_{ij})(R_j - R_{ij})$$

$$C\text{-score} = \sum \sum C_{ij} / P$$

$$P = S \times (S - 1) / 2$$

式中, R_i 和 R_j 分别表示物种 i 和物种 j 出现的样方数, R_{ij} 表示物种 i 和物种 j 共同出现的样方数, S 表示群落中的物种数量。在表现为竞争性格局的群落中, 实测的 *C*-score 值显著大于模拟得到的 *C*-simulate 值(以下简称模拟值); 在呈促进性格局的群落中, 实测的 *C*-score 值显著小于模拟值。

(2) *V*-ratio 值

V-ratio 值作为群落结构量化指标, 表征样方内物种数量的变异程度, 是列总和方差与行总和方差的比值, 与 *C*-score 值意义相反, 实测的 *V*-ratio 值小于模拟值表示群落为竞争性格局; 反之, 为促进性格局。

(3) 标准效应量 (Standardized Effect Size, SES)

标准效应量 (SES) 用来直观说明比较结果的显著性, 将软件模拟得出的 *C*-simulate 值与计算得出的 *C*-score 或 *V*-ratio 值进行比较, 得到群落物种共存格局, 其计算公式为:

$$SES = (\chi - \mu) / \delta$$

式中, χ 表示 *C*-score 或 *V*-ratio 的观测值, μ 表示零模型随机模拟得到的 *C*-score 或 *V*-ratio 的均值, δ 表示 *C*-score 或 *V*-ratio 均值模拟过程的标准差。对于 *C*-score 值, SES 大于 2 群落表现为竞争性格局; SES 小于 -2 则群落表现为促进性格局^[19]; 而 *V*-ratio 值恰恰相反, 如果 SES 大于 2, 表示群落为促进性格局; SES 小于 -2, 则表示群落为竞争性格局; 如果 *C*-score 或 *V*-ratio 值 SES 介于 -2—2 之间, 则表示群落既不表现为竞争性格局也不表现为促进性格局, 为随机性共存格局(即群落整体表现为中性作用)。

1.5.3 显著物种对分析

显著物种对是指群落中相互作用关系显著的物种对, 对于具有 n 个物种的“物种-样方”二元矩阵来说, 矩阵中一共会产生 $[n(n-1)/2]$ 个物种对, 然而并不是所有物种对都具有显著相互作用关系。依据 Gotelli 和 Ulrich 提出的四种准则^[20], 运用 Pairwise 软件可以完成对不同处理条件下群落中显著物种对的识别^[21]; 其中 CL(the confidence limit criterion) 准则是最简单也是应用最为广泛的, 而其余三种 BY(after sequential Bonferroni correction)、BM(empirical Bayes mean based criterion) 和 BCL(empirical Bayes confidence limited based criterion) 准则有更加严格的检验标准; 最后, 将经检验所得具有显著相互作用关系的物种对从矩阵中抽出, 得到新的物种(行)—样方(列)矩阵, 按照 1.5.2 物种共存格局的分析方法计算两物种 *C*-score 值的标准效应量 (SES), 并确定物种间相互作用关系, SES 大于 2 表明两个物种之间存在显著竞争性作用; SES 小于 -2 表示两个物种之间存在显著促进性作用。

1.5.4 统计分析

经一般线性模型 (General linear model) (SPSS 22.0, IBM) 双因素方差分析检验, 平茬与位置交互作用对土壤全碳、全氮含量, 以及群落多样性指数等指标影响均未达显著性水平, 因此, 进一步利用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 中的 Duncan 多重比较来检验上述指标在 4 种处理条件(未平茬—0.5 m、未平茬—2.5 m、平茬—0.5 m 和平茬—2.5 m) 下的差异。经检验分析, 5 月份群落调查所得植物种类、群落的多样性、土壤全碳和全氮含量在 4 种处理间均无显著差异; 受物候期的影响, 群落格局和显著物种对检验多表现为中性作用, 因此, 本论文仅针对平茬处理 3 个月后 8 月份所得数据进行分析。

2 结果与分析

2.1 不同处理水平下土壤全氮、全碳含量差异

土壤全氮、全碳含量在 4 个处理水平间, 具有相同的变化趋势。在相同的平茬处理条件下, 距离灌丛 0.5 m 处土壤的全氮、全碳含量高于距离灌丛 2.5 m 处所得结果, 但两者之间的差异不显著 ($P > 0.05$); 在距离

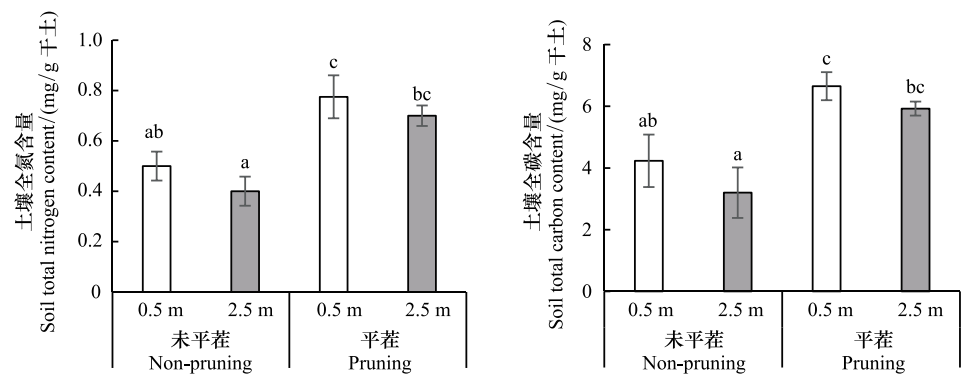


图2 不同处理条件下土壤全氮、全碳含量差异

Fig.2 The soil total C, total N contents under different treatments

灌丛相同的位置,平茬处理所得土壤全氮、全碳含量显著($P < 0.05$)高于未平茬处理(图2)。

2.2 不同处理水平下群落组成和结构

实验结果表明,相比于未平茬处理,平茬处理条件下群落物种丰富度增加,群落内新出现羊草、洽草等多年生禾草以及多年生杂类草山葱。同时,在平茬处理条件下,群落内多年生禾草相对多度显著增加,冰草、糙隐子草以及华灰早熟禾在平茬—0.5 m 和平茬—2.5 m 处分别达到 33.27%、11.46%、16.57% 和 30.74%、13.23%、17.32%,成为群落中的主要优势物种;黄囊苔、地梢瓜和扁蓿豆等多年生杂草相对多度均下降,黄囊苔草尤为明显;另外,半灌木冷蒿的相对多度也有所增加(表1)。

表1 平茬处理3个月后各种处理条件下群落组成及相对多度(平均值±标准误)

Table 1 The community structure and species composition under different treatments after 3 months of pruning

植物功能群 Plant functional groups	物种 Species	未平茬 Non-pruning				平茬 Pruning			
		0.5 m		2.5 m		0.5 m		2.5 m	
		多度 Abundance	相对多度/% Relative abundance	多度 Abundance	相对多度/% Relative abundance	多度 Abundance	相对多度/% Relative abundance	多度 Abundance	相对多度/% Relative abundance
多年生禾草 Perennial grass	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	10.00±3.90	21.54	2.50±1.65	8.24	11.38±0.77	33.27 *	8.13±0.91	30.74 *
	糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	1.75±1.66	3.77	0	0.00	3.92±1.18	11.46 *	3.50±0.97	13.23 *
	华灰早熟禾 <i>Poa botryoides</i>	0	0.00	0.08±0.08	0.26	5.67±2.00	16.57 *	4.58±1.46	17.32 *
	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	0	0.00	0	0.00	0.75±0.53	2.19 *	0.29±0.29	1.10 *
	洽草 <i>Koeleria cristata</i>	0	0.00	0	0.00	0.62±0.62	1.81 *	0.08±0.08	0.30
多年生杂草 Perennial weeds	黄囊苔 <i>Carex korshinskyi</i>	24.00±13.94	51.70	20.67±10.92	68.13	0.71±0.51	2.08	1.46±0.55	5.52
	地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	1.50±0.39	3.23	1.17±0.34	3.86	0.04±0.04	0.12	0.21±0.10	0.79
	扁蓿豆 <i>Melissilus ruthenicus</i>	1.92±0.67	4.14	0.83±0.37	2.74	0.33±0.26	0.96	0.08±0.06	0.30
	山苦荬 <i>Ixeris chinensis</i>	0	0.00	0.17±0.11	0.56	0	0.00	0	0.00
	山葱 <i>Allium senescens</i>	0	0.00	0	0.00	0.04±0.04	0.12	0.16±0.06	0.60
半灌木 Subshrub	褐沙蒿 <i>Artemisia intramongolica</i>	2.17±0.63	4.67	1.92±0.67	6.33	0.04±0.04	0.12	0.13±0.07	0.49
	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.50±0.35	1.08	0.33±0.33	1.09	3.79±1.81	11.08 *	2.08±0.57	7.86 *
一二年生植物 Annuals and biennials	黄蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	4.58±2.08	9.87	2.67±0.99	8.80	6.92±1.22	20.23 *	5.75±1.27	21.74 *

* 表示在距离灌丛相同位置时,该物种的相对多度在平茬处理中显著高于在未平茬处理中

2.3 不同处理水平下群落多样性指数和均匀度差异

平茬处理所得群落 Pielou 均匀度指数显著($P < 0.05$)高于未平茬处理,但同一处理不同位置间无显著差异;而 Margalef 丰富度指数、Simpson 和 Shannon-Wiener 多样性指数在四种处理间均无显著($P > 0.05$)差异

(表 2)。

表 2 平茬处理 3 个月后各种处理条件下群落的生物多样性指数 (平均值 $\pm$ 标准误差)

Table 2 Community biodiversity indices under different treatments after 3 months of pruning

处理 Treatments	位置 Sites	多样性指数 Diversity index			
		丰富度指数 Margalef index	香农-威纳指数 Shannon-Wiener index	辛普森指数 Simpson index	均匀度指数 Pielou evenness index
未平茬 Non-pruning	0.5 m	0.93 $\pm$ 0.09a	0.96 $\pm$ 0.10a	2.66 $\pm$ 0.40a	0.65 $\pm$ 0.06b
	2.5 m	0.88 $\pm$ 0.09a	0.97 $\pm$ 0.13a	2.67 $\pm$ 0.41a	0.69 $\pm$ 0.07b
平茬 Pruning	0.5 m	0.80 $\pm$ 0.08a	1.11 $\pm$ 0.08a	3.04 $\pm$ 0.26a	0.83 $\pm$ 0.04a
	2.5 m	0.98 $\pm$ 0.12a	1.20 $\pm$ 0.10a	3.36 $\pm$ 0.40a	0.85 $\pm$ 0.03a

同列中含相同字母表示处理间无显著差异 ($P > 0.05$)

2.4 不同处理水平下群落物种共存格局

借助 C -score 和 V -ratio 值不同算法对相同群落进行格局分析, 所得结果并不完全一致。未平茬—0.5 m 和未平茬—2.5 m 两种处理水平下, 群落基于 FF 算法的 C -score 值实测值均显著大于模拟值 ($P < 0.05$), SES 大于 2, 群落为竞争性格局。平茬—0.5 m 水平下, C -score 和 V -ratio 值不同算法所得 SES 均介于 -2—2 之间, 群落表现为随机性共存格局; 平茬—2.5 m 水平下, 基于 FE 算法的 C -score 值 SES 小于 -2, 基于 FE 算法的 V -ratio 值 SES 大于 2, 两者均表明群落为促进性格局 (表 3)。

综合图 3、4, 可以直观地看出: 相对于未平茬处理, 平茬处理条件下群落格局竞争性作用减弱 (促进性作用增加)。如基于 FE 算法, 平茬—2.5 m 群落所得 C -score 值 SES 小于 -2, 而 V -ratio 值 SES 大于 2, 均表明群落为促进性格局 (图 3、4); 另外, 基于 FF 算法, 未平茬两种处理所得 C -score 值 SES 均大于 2, 群落表现为竞争性格局; 而平茬—0.5 m 群落处理两种处理所得值介于 -2—2 之间, 表现为随机性共存格局 (图 3)。

表 3 基于零模型的邻居植物群落物种共存格局

Table 3 Species co-occurrence patterns of the neighboring plant communities by Null-model analysis

处理 Treatments	位置 Sites	零模型指数 Null index	算法 Algorithm	实测值 Observed index	模拟值 Mean of simulated index	标准效应量 Standardized effect size	P
未平茬 Non-pruning	0.5 m	C -score	FE	6.97	7.32	-0.42	0.32
			FF	6.97	6.50	2.58	0.01
			FP	6.97	5.91	1.03	0.16
		V -ratio	FE	1.41	1.01	1.07	0.16
			FP	1.41	1.70	-0.56	0.34
			FE	8.89	8.12	0.80	0.23
	2.5 m	C -score	FF	8.89	8.32	2.85	0.01
			FP	8.89	7.00	1.62	0.04
			FE	0.81	1.00	-0.22	0.51
		V -ratio	FP	0.81	1.38	-1.10	0.15
			FE	8.08	10.23	-1.51	0.07
			FF	8.08	7.99	0.33	0.33
平茬 Pruning	0.5 m	C -score	FP	8.08	7.47	0.45	0.34
			FE	1.44	1.00	1.67	0.07
			FP	1.44	1.56	-0.44	0.39
	2.5 m	C -score	FE	15.39	19.57	-2.14	0.02
			FF	15.39	15.66	-0.67	0.28
			FP	15.39	14.80	0.31	0.38
		V -ratio	FE	1.58	1.00	2.13	0.03
			FP	1.58	1.72	-0.44	0.37
			FE	1.58	1.72	-0.44	0.37

FE: 行固定-列等概率转换; FF: 行固定-列固定转换; FP: 行固定-列非等概率转换

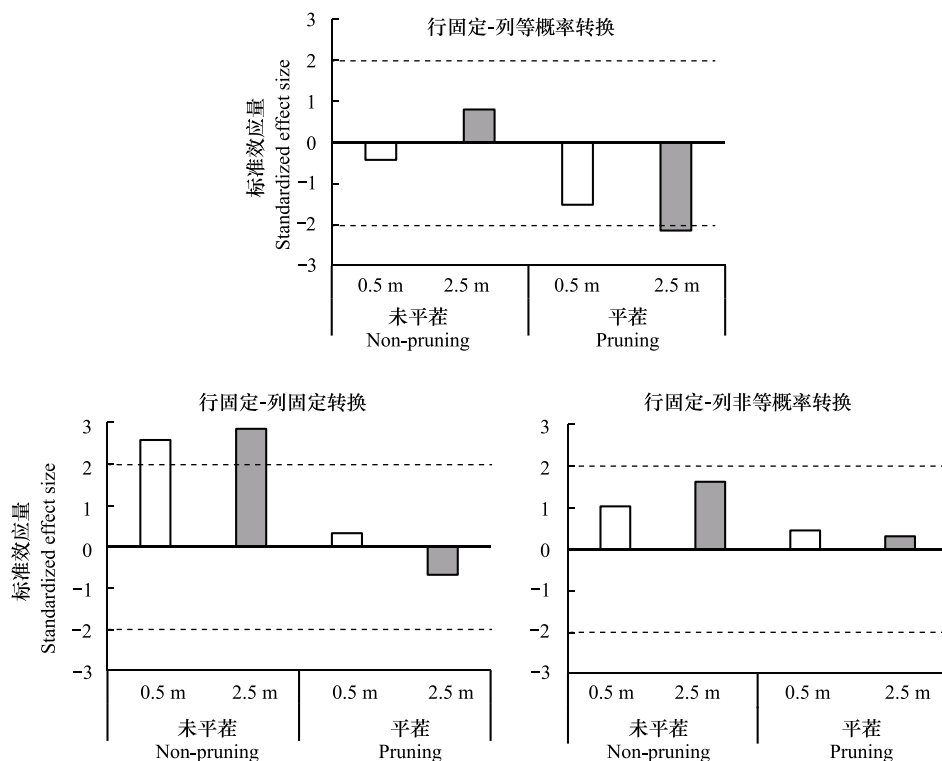


图3 不同处理条件下植物群落 C-score 的标准效应量

Fig.3 The standard effect size of plant community C-score under different conditions

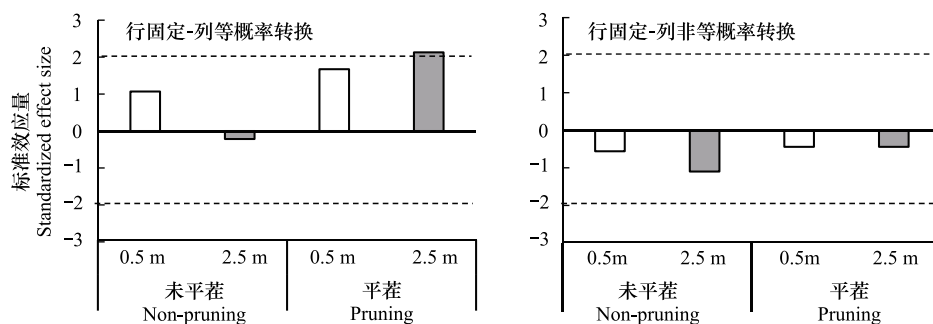


图4 不同处理条件下植物群落 V-ratio 的标准效应量

Fig.4 The standard effect size of plant community V-ratio under different conditions

2.5 不同处理水平下群落内显著物种对

经 Pairwise 软件分析,四种群落共得到 10 组显著物种对,进一步对这些物种对进行零模型模拟,得到 C-score 值标准效应量,仅有 7 组物种对标准效应量大于 2 或小于 -2,其他均为中性作用关系。具体表现为:在未平茬—0.5 m 处理水平下,黄囊苔—扁蓿豆标准效应量大于 2,为竞争性作用;在未平茬—2.5 m 处理水平下,黄蒿—褐沙蒿、黄蒿—扁蓿豆和褐沙蒿—黄囊苔 3 组物种对标准效应量均大于 2,为竞争性作用(表 4)。

在平茬—0.5 m 处理水平下,黄囊苔—冰草标准效应量大于 2,为竞争性作用;而冰草—黄蒿标准效应量小于 -2,为促进性作用。在平茬—2.5 m 处理水平下,冷蒿—黄囊苔标准效应量小于 -2,为促进性作用(表 4)。

表 4 基于 C-score 值的通过 4 种检验准则的群落显著物种对

Table 4 Significant pairwise species identified by each of the four criteria based on C-score											
处理 Treatments	位置 Sites	物种 1 Species 1	物种 2 Species 2	法则 Algorithm	实测值 Observed C-score	模拟值 Simulated C-score	准则 Criterion				标准效应量 Standardized effect size
							CL	BM	BCL	BY	
未平茬 Non-pruning	0.5 m	扁蓿豆	黄囊苔	FF	0.725	0.299	4.08	0	0	3.75	3.06
				FE	0.865	0.332	3.57	0	0	3.20	2.96
	2.5 m	黄蒿	黄囊苔	FF	0.012	0.387	-2.89	0	0	-2.09	-1.78
				FF	0.022	0.251	-2.69	0	0	-2.39	-1.67
		黄蒿	褐沙蒿	FF	0.510	0.204	2.86	0	0	2.62	2.66
				FE	0.510	0.181	3.12	0	0	2.82	3.00
		黄蒿	扁蓿豆	FE	0.801	0.339	3.30	0	0	2.90	2.69
				FE	0.686	0.222	3.63	3.63	0	3.27	2.65
平茬 Pruning	0.5 m	冰草	黄蒿	FF	0.001	0.005	-2.04	0	0	-2.02	-2.02
				FE	0.002	0.005	-2.48	0	0	-2.08	-2.60
		冰草	黄囊苔	FF	0.475	0.033	3.64	0	0	3.24	3.42
				FE	0.479	0.029	3.96	0	0	3.53	3.24
	2.5 m	冷蒿	黄囊苔	FF	0.020	0.232	-2.04	-2.04	0	-2.01	-2.08
				FE	0.012	0.239	-2.55	-2.55	0	-2.05	-2.19
		冷蒿	扁蓿豆	FF	0.747	0.240	3.37	3.37	0	2.96	1.25

CL: the confidence limit criterion; BY: after sequential Bonferroni correction; BM: empirical Bayes mean based criterion; BCL: empirical Bayes confidence limited based criterion

3 讨论

在干旱半干旱草地退化过程中,灌丛通过对自身以及其他植物凋落物截留作用,以使得灌丛斑块附近土壤堆积着比周围土壤更多的养分,这种现象称为灌丛的“沃岛效应”^[22]。在本实验中,相同平茬处理条件下,距离灌丛 0.5 m 处土壤全碳、全氮含量均高于 2.5 m 处,实验所得结果支持灌丛“沃岛效应”;而对距离灌丛相同位置进行对比,可以发现平茬处理条件下土壤全碳、全氮含量显著大于未平茬水平。小叶锦鸡儿灌丛平茬后,灌丛高度被人为降低,其截留作用弱化,原有的灌丛沃岛内肥沃土壤向外扩散,从而使平茬后灌丛周围土壤碳、氮含量水平显著高于未平茬水平(图 2)。

小叶锦鸡儿灌丛平茬处理,也改变了灌丛化草地植物群落结构和物种组成(表 1)。平茬处理后,群落内物种丰富度增加,多年生禾草相对多度显著提高;相对应的,多年生杂草相对多度明显下降,莎草科黄囊苔表现尤为明显。土壤氮元素作为影响植物生长和群落组成的限制性元素,对不同物种以及不同功能群之间竞争关系产生不同程度的影响,进而引起植物群落组成和结构的变化^[23]。在对其他群落的研究中也有类似报道,如辛小娟等在对甘南亚高山草甸植物群落研究中发现,土壤氮、磷元素含量升高促使禾本科与杂类草共同主导的群落类型向禾本科占据主导地位群落类型演变^[24];陈慧敏等在对三江平原沼泽化草甸植物群落不同功能群研究中也发现,土壤氮含量升高显著提高禾本科高度和优势度,降低了莎草科等多年生杂草的优势度^[25]。

灌丛对邻居植物群落种间关系以及群落格局变化的影响一直是生态学研究中的热点问题^[26-27]。之前的研究多集中在种间关系水平上,如 Howard 对澳大利亚灌丛化草地研究发现,灌丛可以通过加快其冠层下土壤养分、水分循环为邻居草本植物利用而表现出“护理作用”^[28]。然而,灌丛如何影响邻居植物群落整体格局变化则鲜有报道。本研究发现,与未平茬处理群落相比,平茬处理灌丛邻居植物群落所得均匀度指数显著($P<0.05$)提高,群落整体竞争性格局弱化,群落中显著竞争性物种对比例明显下降,且在平茬—2.5 m 群落中检测到显著促进性物种对的存在。已有研究表明灌丛虽然能通过“护理作用”对邻近植物生长起到促进作用,但“沃岛效应”对碳、氮养分的异质性富集也会抑制周围植物群落的生长进而使得邻居植物群落格局竞争

性作用加剧^[29]。这主要是由于灌丛化草地中灌丛的存在会导致碳、氮等养分的空间异质性增加,加剧灌丛斑块与邻居草地斑块之间对于碳、氮等养分的竞争,强化邻居草地斑块植物群落竞争性格局^[30]。而在平茬处理条件下,小叶锦鸡儿灌丛高度被人为降低,灌丛沃岛地表肥沃土壤受风蚀影响向四周扩散(图2),打破了灌丛对土壤养分的异质性积累,一定程度上缓解灌丛邻居植物群落对土壤营养吸收而产生的竞争性作用。本实验研究结果还表明,平茬处理的影响与距离灌丛的远近位置有关,如平茬—2.5 m 群落为促进性格局(仅限于 FE 算法),而平茬—0.5 m 群落为中性格局,这与后者距离灌丛较近,灌丛平茬后枝条萌蘖对土壤养分的需要而产生的竞争性利用有关^[31]。Zhang 等在对中国西北荒漠草原灌草关系的研究中,同样发现灌木对邻居草本提供“护理作用”的同时,也存在对碳、氮营养等资源的竞争^[32]。

综上所述,小叶锦鸡儿灌丛平茬处理改变了群落结构与物种组成,群落内多年生禾草丰富度与相对多度均显著增加,群落均匀度指数显著提高;平茬处理后,群落整体格局竞争性作用弱化,显著竞争性作用物种对相对比例降低。以往研究也发现,如果群落内以显著竞争性作用物种对为主,则群落倾向于竞争性格局^[33-34],同理,如果显著竞争性作用物种对相对比例降低,则群落竞争性减弱,这些结果可用于解释群落中优势物种以及显著性物种对群落格局构建的调控作用。本实验所得结果对灌丛平茬处理后群落演替进程的有效预测提供了合理参考,更为干旱半干旱草原区灌丛化草地的恢复演替提供了理论依据和实践指导。

参考文献(References):

- [1] Zhou Z Y, Sun O J, Huang J H, Li L H, Liu P, Han X G. Soil carbon and nitrogen stores and storage potential as affected by land-use in an agro-pastoral ecotone of northern China. *Biogeochemistry*, 2007, 82(2): 127-138.
- [2] Eldridge D J, Bowker M A, Maestre F T, Roger E, Reynolds J F, Whitford W G. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: towards a global synthesis. *Ecology Letters*, 2011, 14(7): 709-722.
- [3] 张金屯. 植物种群空间分布的点格局分析. *植物生态学报*, 1998, 22(4): 344-349.
- [4] Tilman D. Resource Competition and Community Structure. *Monographs in population biology*, 1982, 17(17): 1-296.
- [5] Bertness M D, Callaway R. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, 9(5): 191-193.
- [6] Bruno J F, Stachowicz J J, Bertness M D. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 2003, 18(3): 119-125.
- [7] Gotelli N J. Research frontiers in null model analysis. *Global Ecology and Biogeography*, 2001, 10(4): 337-343.
- [8] Kang L, Han X G, Zhang Z B, Sun O J. Grassland ecosystems in China: review of current knowledge and research advancement. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2007, 362(1482): 997-1008.
- [9] 韩砚君, 牛建明, 张庆, 董建军, 张雪峰, 康萨如拉. 锡林河流域近 30 年草原植被格局动态及驱动力分析. *中国草地学报*, 2014, 36(2): 70-77.
- [10] Ratajczak Z, Nippert J B, Collins S L. Woody encroachment decreases diversity across North American grasslands and savannas. *Ecology*, 2012, 93(4): 697-703.
- [11] Eldridge D J, Maestre F T, Maltez-Mouro S, Bowker M A. A global database of shrub encroachment effects on ecosystem structure and functioning. *Ecology*, 2012, 93(11): 2499-2499.
- [12] 蔡文涛, 来利明, 李贺伟, 周继华, 管天玉, 张晓龙, 高楠楠, 郑元润. 草地灌丛化研究进展. *应用与环境生物学报*, 2016, 22(4): 531-537.
- [13] 杨永胜, 卜崇峰, 高国雄. 平茬措施对柠条生理特征及土壤水分的影响. *生态学报*, 2012, 32(4): 1327-1336.
- [14] 张海娜, 方向文, 蒋志荣, 冯彦皓. 柠条平茬处理后不同组织游离氨基酸含量. *生态学报*, 2011, 31(9): 2454-2460.
- [15] 牛钰杰, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 花立民. 放牧干扰下高寒草甸物种多样性指数评价与选择. *应用生态学报*, 2017, 28(6): 1824-1832.
- [16] Gotelli N J. Null model analysis of species co-occurrence patterns. *Ecology*, 2000, 81(9): 2606-2621.
- [17] Zhang J, Hao Z Q, Song B, Li B H, Wang X G, Ye J. Fine-scale species co-occurrence patterns in an old-growth temperate forest. *Forest Ecology and Management*, 2009, 257(10): 2115-2120.
- [18] Stone L, Roberts A. The checkerboard score and species distributions. *Oecologia*, 1990, 85(1): 74-79.
- [19] López R P, Valdivia S, Rivera M L, Rios R S. Co-occurrence patterns along a regional aridity gradient of the subtropical Andes do not support stress gradient hypotheses. *PLoS One*, 2013, 8(3): e58518.
- [20] Gotelli N J, Ulrich W. The empirical bayes approach as a tool to identify non-random species associations. *Oecologia*, 2010, 162(2): 463-477.
- [21] Veech J A, Miguel Aratjo. The pairwise approach to analysing species co-occurrence. *Journal of Biogeography*, 2014, 41(6): 1029-1035.

- [22] 陈蕾伊, 沈海花, 方精云. 灌丛化草原: 一种新的植被景观. 自然杂志, 2014, 36(6): 391-396.
- [23] Xu Z W, Wan S Q, Ren H Y, Han X G, Li M H, Cheng W X, Jiang Y. Effects of water and nitrogen addition on species turnover in temperate grasslands in northern China. PLoS One, 2012, 7(6): e39762.
- [24] 辛小娟. 氮、磷添加对亚高山草甸地上/地下生物量分配及植物功能群组成的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2011.
- [25] 陈慧敏, 石福习, 杨桂生, 张新厚, 毛蓉. 养分添加对三江平原沼泽化草甸植物群落组成和地上生物量的影响. 生态学杂志, 2016, 35(6): 1440-1446.
- [26] Blaser W J, Sitters J, Hart S P, Edwards P J, Olde Venterink H. Facilitative or competitive effects of woody plants on understorey vegetation depend on N-fixation, canopy shape and rainfall. Journal of Ecology, 2013, 101(6): 1598-1603.
- [27] Dohn J, Dembélé F, Karambé M, Moustakas A, Amévor K A, Hanan N P. Tree effects on grass growth in savannas: competition, facilitation and the stress-gradient hypothesis. Journal of Ecology, 2013, 101(1): 202-209.
- [28] Howard K S C, Eldridge D J, Soliveres S. Positive effects of shrubs on plant species diversity do not change along a gradient in grazing pressure in an arid shrubland. Basic and Applied Ecology, 2012, 13(2): 159-168.
- [29] Jeltsch F, Milton S J, Dean W R J, Van Rooyen N, Moloney K A. Modelling the impact of small-scale heterogeneities on tree-grass coexistence in Semi-Arid Savannas. Journal of Ecology, 1998, 86(5): 780-793.
- [30] 彭海英, 李小雁, 童绍玉. 干旱半干旱区草原灌丛化研究进展. 草业学报, 2014, 23(2): 313-322.
- [31] 高玉葆, 任安芝, 王巍, 王金龙. 科尔沁沙地黄柳再生枝与现存枝形态和光合特征的比较. 生态学报, 2002, 22(10): 1758-1764.
- [32] Zhang G F, Zhao W Z. Species-specific traits determine shrub-annual interactions during a growing season. Journal of Arid Land, 2015, 7(3): 403-413.
- [33] Sfenthourakis S, Tzanatos E, Giokas S. Species co-occurrence: the case of congeneric species and a causal approach to patterns of species association. Global Ecology and Biogeography, 2006, 15(1): 39-49.
- [34] Arita H T. Species co-occurrence analysis: pairwise versus matrix-level approaches. Global Ecology and Biogeography, 2016, 25(11): 1397-1400.