DOI: 10.5846/stxb202203070549

王娟, 张登山,肖元明, 王博, 周国英.物种多样性和功能性状驱动高寒草原地上生物量对长期禁牧的响应.生态学报,2023,43(6):2465-2475.
Wang J, Zhang D S, Xiao Y M, Wang B, Zhou G Y.Diversity of species and functional traits drive jointly responses of aboveground biomass to long-term grazing exclusion at alpine steppe.Acta Ecologica Sinica,2023,43(6):2465-2475.

物种多样性和功能性状驱动高寒草原地上生物量对长期禁牧的响应

王 娟[1], 张登山[2],肖元明[3,4], 王 博[3,5], 周国英[3,4,*]

1 青海大学农牧学院, 西宁 810016

2 青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室,西宁 810016

3 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008

4 中国科学院藏药研究重点实验室, 西宁 810008

5 中国科学院大学 北京 100049

摘要:围封对草地生物多样性和初级生产力的影响是草地生态学研究的热点问题之一。基于 2013—2021 年在青藏高原东北部紫花针茅(*Stipa purpurea*)高寒草原围栏内外植物群落长期调查数据,从物种多样性、功能性状的角度解析了高寒草原地上生物量对长期围封的生态响应过程。结果表明:(1) 围封处理对高寒草原物种多样性的负效应具有强烈的时间依赖性。围封处理显著提高地上生物量,但也显著降低了生物量稳定性和异步性,意味着高寒草原稳定的、可持续的生态系统服务功能被长期围封处理削弱。(2) 植物功能性状对长期围封处理表现出差异性响应模式;与叶绿素性状相比,叶形态性状对长期围封处理表现出更强的敏感性。(3) 物种多样性和功能性状与地上生物量之间均存在显著相关关系,并且物种多样性的影响被功能性状调控进而对地上生物量发挥间接效应,群落加权性状和功能分异度共同对草地生物量发挥直接的主导效应。研究结果证明了植物功能性状通过介导物种多样性与其共同驱动高寒草原地上生物量对长期围封的响应。因此,在未来草地管理过程中,同步研究植物物种和功能属性对于全面揭示生态系统的响应机制至关重要。

关键词:长期禁牧;物种多样性;功能多样性;生物量;青藏高原

Diversity of species and functional traits drive jointly responses of aboveground biomass to long-term grazing exclusion at alpine steppe

WANG Juan [1], ZHANG Dengshan[2], XIAO Yuanming [3,4], WANG Bo[3,5], ZHOU Guoying[3,4,*]

1 *College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining* 810016, *China*

2 *State Key Laboratory of Plateau Ecology and Agriculture, Qinghai University, Xining* 810016, *China*

3 *Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining* 810008, *China*

4 *Key Laboratory of Tibetan Medicine Research, Chinese Academy of Sciences, Xining* 810008, *China*

5 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*

Abstract: Responses of biodiversity and productivity at grassland to fencing have been a hotspot in grassland ecology for a long period. In this study, long-term field investigation along inside and outside of the fence at *Stipa purpurea* alpine steppe in northeastern of the Qinghai-Tibetan Plateau from 2013 to 2021 was used to elucidate ecological responses processes of aboveground biomass of alpine steppe to long-term fencing from perspectives of species diversity and plant functional traits. The main results showed as follows: (1) the negative effects of fencing treatment on species diversity presented strong time-

基金项目:中国科学院战略性先导科技专项(A 类)(XDA26020201-2);青海省自然科学基金项目(2019-ZJ-910)

收稿日期:2022-03-07; **网络出版日期**:2022-11-03

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: zhougy@nwipb.cas.cn

dependence, and the aboveground biomass increased but both stability and asynchrony of biomass decreased after experiencing long-term fencing, suggesting that potential of stable and sustainable provision of eco-services were eroded by the fencing treatment; (2) Responses of plant functional traits to long period fencing were different. Specifically, the sensitivity to the fencing was stronger in morphological trait than that in chlorophyll traits; (3) The significant relationships between the biomass and species, functional traits diversity were also detected, and effects of species diversity regulated by functional traits played indirect roles to aboveground biomass, specially community-weighted traits and functional divergence index jointly played directly dominant effects on biomass. The study demonstrates that plant functional traits through mediating species diversity drive jointly responses of aboveground biomass to long-term grazing exclusion at alpine steppe. Therefore, evaluating the plant species and functional trait factors simultaneously would be all-important for revealing comprehensively ecosystem responses to environmental perturbations at grassland managements in the future.

Key Words: long-term grazing exclusion; species diversity; plant functional diversity; biomass; Qinghai-Tibetan Plateau

草地围封是目前世界范围内广泛使用的草地管理措施之一[1],短期内对于土壤养分和物种丰富度,特别是草地生产力的恢复具有重要的作用[2—4]。然而,容忽视的是,长期围封对草地生物多样性的负效应及其对草地初级生产力的调控机制也是目前该领域研究的热点问题之一[1,5—7]。2021 年,Sun 等综述了草地围封的优势和弊端,突出强调了围封处理后过剩的植物枯落物对植物光合作用、发芽情况、土壤水分蒸发等强烈的负效应,进而限制土壤养分周转最终对物种多样性产生强烈的不利影响[1]。因此,优化草地管理措施,因地制宜建立草地围封制度极大地激发了草地围封效应研究,同时也是实现青藏高原社会和生态可持续发展的重要技术保障。近年来,随着生物多样性、生态敏感区自然景观和资源保育意识的提升,我国迎来了国家公园建设快速发展的时代[8]。青藏高原是我国重要的生态屏障,在生物多样性保护、水源涵养、调节气候变化等方面具有极其重要的作用[9]。因此,设立国家公园是该区域生态保护的重要共识。然而,由于其地处高原,其自身的脆弱性也是该生态系统的主要特征之一[9]。在国家公园建设的过程中核心区的设立在很大程度上是以排除人为因素干扰“零扰动”为前提的。然而,这一举措对区域内生物多样性和初级生产力的影响具有空间依赖性。

草地地上生物量是草地生态系统生产服务功能的物质基础,研究其对长期围封禁牧的响应及潜在的调控机制在设立保护核心区的背景下具有更加重要的现实意义[10]。目前,对于生物量主要从生物量自身及其稳定性两个方面开展研究[11—12],调控生物量的生态因子除常规的土壤养分条件以外,物种多样性和植物功能性状是目前主要的解释途径[13—16]。例如,有研究表明基于生态位互补的基本生态学理论,植物物种多样性与地上生物量之间存在显著的正相关关系[17],同时物种丰富度也是通过提升生物量异步性进而增强生物量稳定性的重要因素[18]。植物功能性状是指示植物生物量的重要因子[14—16],例如比叶面积和叶面积与生物量紧密相关。尽管分别探究物种多样性和植物功能性状与生物量之间关系的研究在高寒草甸等其他生态系统中已多有报道,但同时使用二者解释高寒草原植物初级生产力对长期围栏禁牧响应的研究还少有报道。此外,由于生态系统的复杂性,特别是群落优势种之间存在显著差异导致的植物功能性状对环境波动的差异性响应,致使长期围封后对草地初级生产力的机制解释仍需要大量研究支撑。高寒草原是青藏高原上除高寒草甸以外的第二大草地类型,特别是其生境条件与其他植被类型相比更加严苛[9]。因此,针对高寒草原开展的长期围封,模拟生态系统“零扰动”条件下的初级生产力响应和调控机制是迫切需要的。

本研究以青藏高原青海湖流域典型紫花针茅高寒草原为研究对象,设置永久围封观测样地,通过调查围栏内外植物群落组成、植物功能性状、地上生物量以此来解析高寒草原稳定的、可持续的生态系统初级生产服务功能对长期围封的响应模式及不同类型多样性因子对其潜在的生态调控过程和相对贡献。为此,本研究拟解决以下 3 个科学问题:(1)长期围封处理下,高寒草原植物群落组成、物种多样性和功能性状如何变化?(2)群落地上生物量及其稳定性和异步性如何响应长期围封处理?(3)物种多样性和植物功能性状如何调控

其地上生物量? 通过回答以上科学问题也将为未来该区域草地生态系统围封管理以及为理解其他相似高寒区域国家公园保护核心区“零扰动”下的生态系统过程提供科学参考。

1　材料与方法

1.1　研究区域概况

研究区域位于青海省刚察县三角城种羊场,海拔 3200—3800 m,干旱少雨,且降水集中,多年平均降水量为 370.3 mm。多年平均气温为 0.5℃,极端低温 -31℃,极端高温 25℃,≥0℃年积温为 1299℃,属高原大陆性气候。栗钙土为主要的土壤类型。试验样地位于刚察县三角城种羊场(37°18′ N, 100°12′ E)(图 1),研究对象为紫花针茅(*Stipa purpurea*)高寒草原,利用方式为冬-春季放牧,家畜类型为藏系绵羊。群落主要优势种包括:紫花针茅、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、赖草(*Leymus secalinus*)、伊凡苔草(*Carex ivanovae*)等,杂类草主要包括:阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)、三辐柴胡(*Bupleurum triradiatum*)、异叶青兰(*Dracocephalum heterophyllum*)等[19]。

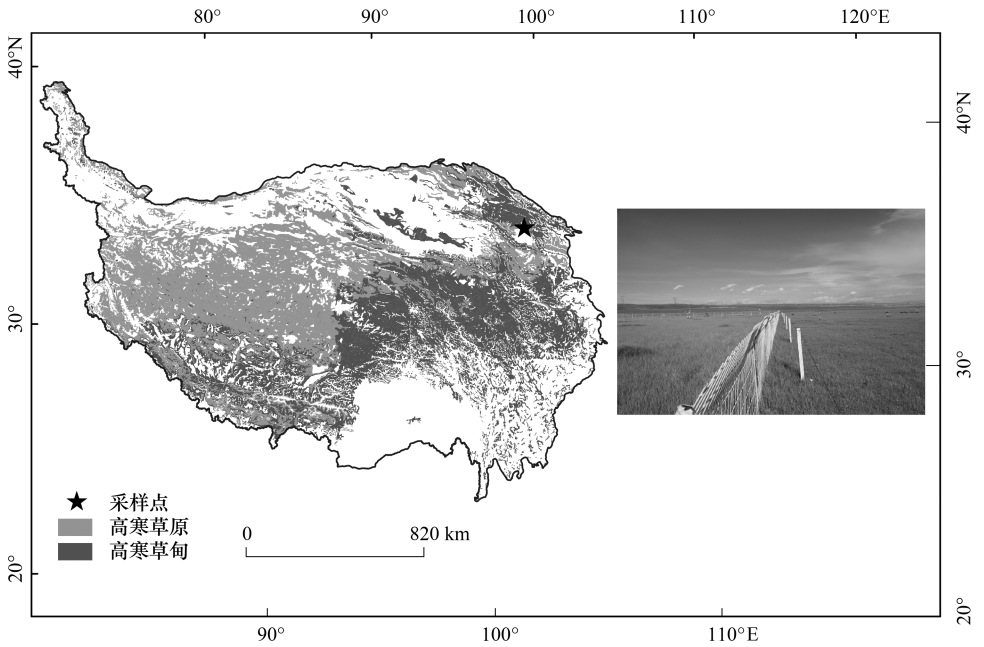

图 1　研究区域位置与试验样地概况

Fig.1　Geographical location and landscape of experimental field

1.2　样地设置

试验样地建立于 2013 年 6 月。在植物组成均一,远离人为因素干扰的典型紫花针茅高寒草原区域建立围栏,围栏内禁止一切人为活动干扰以此来模拟保护核心区生物多样性“零扰动”的实际状况,围封面积约 0.55 hm^2。围栏外冬-春季自由放牧,中等放牧强度。沿围栏内(永久禁牧区)外(自由放牧区)10 m 区域采取配对试验设计各设置 5 个 10 m×10 m 固定监测小区,每个小区间隔 20 m。沿每个小区对角线均匀分布 3 个 1 m×1 m 的植物群落监测样方。为了尽可能降低人为因素对围栏内样地的干扰,从 2013 年开始间隔 3 年观测一次。

1.3　植物群落调查

在 8 月中下旬植物生物量高峰期进行植物群落调查和生物量收集工作。在每个试验小区内设置的固定样方中调查植物群落物种组成、植株高度、分盖度和群落总盖度。使用 3 个样方调查物种数量总和来表示该试验小区的物种丰富度,使用 3 个样方物种的平均高度和盖度来表示该试验小区株高和盖度。在每个样方

中,采用 25 cm×25 cm 的小样方收集地上生物量,留茬高度 1 cm。随后将收集的地上生物量送回实验室进行不同功能群(禾草、莎草、豆科、杂草)生物量分拣,在 65℃条件下持续 48 h 烘干至恒重。用功能群落生物量总和表示小样方生物量,用 3 个小样方生物量均值表示该试验小区生物量。选择赖草、紫花针茅、草地早熟禾、多裂委陵菜(*Potentilla multifida*)、异叶青兰、阿尔泰狗娃花、蒲公英(*Taraxacum mongolicum*)测定其叶片功能性状,上述物种相对盖度之和占群落相对盖度 90.00%以上。

1.4 植物功能性状测定

为了探究植物长期禁牧和自由放牧对高寒草原植物功能性状和功能多样性的影响以及解析其对地上生物量的调控作用。于 2021 年 8 月下旬测定了植物群落优势物种的叶 片功能性状,包括叶面积(LA, cm^2)、比叶面积(SLA, cm^2/g)、叶片干物质含量(LDMC, g/g)、叶绿素 a(Chl a, mg/g)、叶绿素 b(Chl b, mg/g)以及总叶绿素含量(Chl a+b, mg/g),在此基础上计算了叶绿素 a 与叶绿素 b 之比(Chl a/Chl b)。测定时,在每个小区内每个物种随机选择 10 株成熟健康的植株,每株从上至下选择第 2 片叶,共计 10 片,随后将其夹在湿润的滤纸中静置 12 小时使其含水量接近饱和。随后取出叶片擦干其表面水分进行叶面积、饱和鲜重的测定。叶片形态性状和叶绿素含量的测定方法分别具体参照 Pérez-Harguindeguy 等[20]和 Litchtenthaler[21]。为尽可能减少人为因素对围封样地的干扰,同时提升性状数据表征不同处理间的差异的统计效力,本研究仅测定了 2021 年优势种叶功能性状。

1.5 生物多样性和生物量稳定性指标计算

基于群落调查数据,使用 Vegan 包中的‘diversity’函数基于相对盖度计算了植物群落物种多样性指数,包括物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 指数以及 Pielou 均匀度指数。基于植物叶片功能性状再结合群落调查数据,使用 FD 包中‘dbFD’函数计算了植物群落功能多样性指标,包括功能均匀度指数(Functional evenness index, FEve)、功能分异度指数(Functional divergence index, FDiv)、功能分散度指数(Functional dispersion index, FDis)、Rao 二次熵指数(Rao′s quadratic entropy index, RaoQ)以及叶片性状的群落加权均值(community weighted mean, CWM)。

为了衡量长期围封对高寒草原植物群落地上生物量稳定性的影响,使用生物量多年均值(μ)与多年生物量标准偏差(σ)之比来量化生物量时间上的稳定[22]。异步性是目前用来解释生物量稳定性广泛使用的生态学指标之一,其表征的是不同物种之间或者不同功能群之间生物量互补能力的强弱[12, 23]。用 1 和同步性(φ)之差表示异步性,同步性计算公式如下:

$$\varphi = \frac{\sigma^2}{(\sum_{i=1}^{S}\sigma_i)^2}$$

式中,σ^2 和 σ 分别表示多年生物方差和标准偏差。S 表示在计算过程中出现的物种数,当计算功能群异步性时,S 表示功能群数。

1.6 数据分析

首先,使用 Vegan 包中的‘metaMDS’函数进行非度量多维尺度(NMDS)分析来衡量不同处理下高寒草原植物群落物种组成差异 NMDS 分析中提取每个群落第一轴数据(Axis 1)来表示物种组成差异,使用围封与放牧样地的差值进一步量化不同处理下群落物种间组成差异。其次,使用 paired-sample t-test 来衡量围栏内外群落的生物量、物种多样性、功能多样性的差异。为了筛选出对地上生物量和生物量稳定性具有显著解释多样性因子,使用 Pearson′s 相关量化了不同处理下生物量和生物量稳定性与物种多样性、功能多样性以及功能性状间的关系。最后,使用 PiecewiseSEM 包‘as.psem′函数执行分段结构方程模型分析来解析不同处理下高寒草原地上生物量的调控过程,使用 Fisher′c、P 值以及 AIC 值来衡量模型的拟合程度,当 Fisher′c 和 AIC 值较低且 $P>0.05$ 时表明模型是可以接受的[24]。在分段结构方程模型中,使用与生物量显著相关物种多样性指数的第一主成分(PC1)代表物种多样性,同样,使用与生物量显著相关性状群落加权均值指标的第一主成分(PC1)代表群落加权性状。随后再结合方差分解的方法计算了各变量对地上生物量的相对贡献的大小。

2　结果与分析

2.1　长期禁牧对高寒草原植物群落组成和物种多样性的影响

植物群落组成在长期围封处理下发生剧烈变化(图 2)。与放牧处理相比,围封后植物群落组成进行趋异演替,从 2013 年至 2021 年随着围封年限的延长,群落间差异逐年增加。

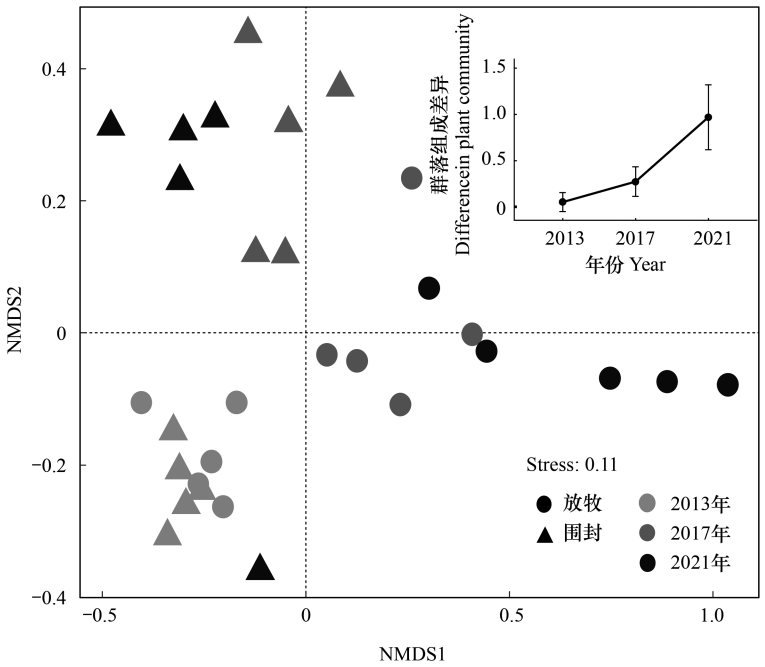

图 2　长期放牧和围封下高寒草原植物群落组成

Fig.2　Composition of alpine steppe plant community after long-term grazing and fencing

NMDS: 非度量多维尺度 Non-metric multidimensional scaling

长期围封后显著降低了高寒草原植物群落的物种多样性(P<0.05)(图 3)。随着围封时间的延长,物种丰富度、Shannon-Wiener 指数表现出逐年显著降低的模式,特别是 2021 年结果表明围栏样地的物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数降低约 50%(图 3)。围栏处理下 Simpson 指数和 Pielou 指数同样表现出低于放牧样地的趋势,但是其下降幅度小于物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数,尤其是 Pielou 指数在围封 4 年后仍表现出与放牧样地无显著差异的结果(P>0.05)(图 3)。

2.2　长期禁牧对高寒草原功能性状及其多样性的影响

植物群落功能多样性对长期禁牧的响应模式是多样化的(图 4)。仅功能分异度指数在围封处理下显著高于放牧样地(P<0.01),而功能均匀度、功能分散度以及 Rao 二次熵指数对长期围封处理无显著响应(P>0.05)(图 4)。对于群落加权的性状均值(CWM)而言,高寒草原植物群落叶片形态性状对长期围封响应的敏感程度要远高于叶绿素性状。长期围封处理下,群落加权叶面积和比叶面积显著高于放牧处理(P<0.001),而叶干物质含量显著低于放牧处理(P<0.01)(图 4)。仅叶绿素 a/叶绿素 b 在不同处理下表现出显著差异(P<0.05),其余叶绿素性状在不同处理之间无显著差异(P>0.05)(图 4)。

2.3　长期禁牧处理下高寒草原地上生物量及其生态调控过程

与放牧处理相比,长期围封处理显著提高了高寒草原多年平均地上生物量,平均达到 244.31 g/m^2,显著提高 3 倍以上(P<0.001),而其生物量稳定性和生物量异步性均显著低于放牧处理(P<0.01)(图 5)。通过分析生物量稳定性和生物量异步性之间关系发现,两者间存在显著的正相促进的关系,随着生物量异步性的增加,群落生物量稳定性也显著提升(R^2 = 0.70, P<0.01)(图 5)。

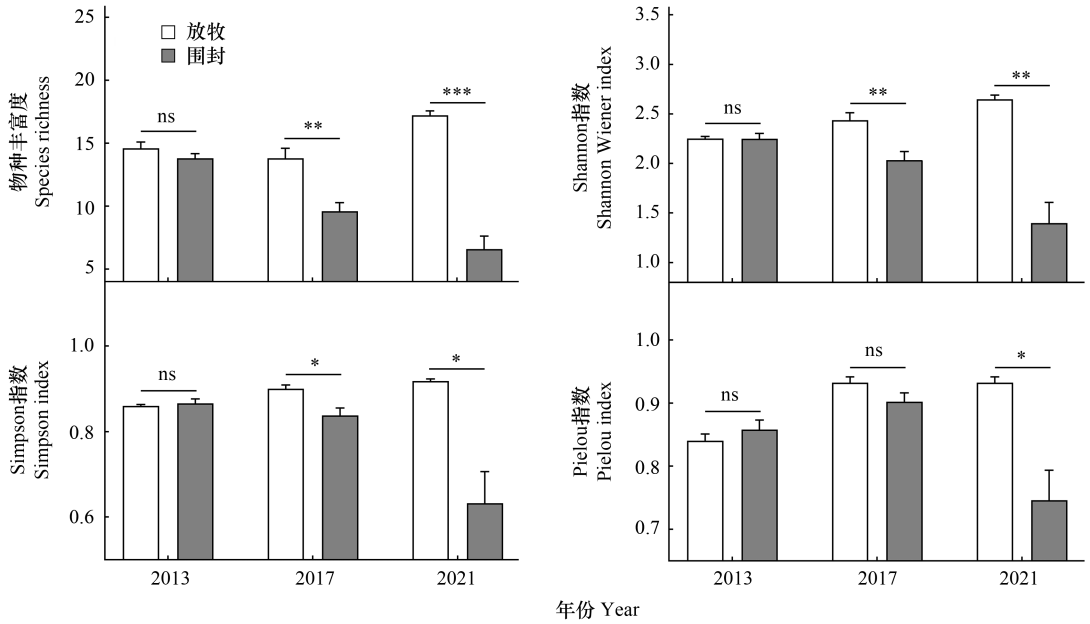

图 3 长期放牧和围封下高寒草原物种多样性指数

Fig.3 Species diversity index of alpine steppe plant community after long-term grazing and fencing

ns: $P>0.05$; *: $P<0.05$; **: $P<0.01$; ***: $P<0.001$

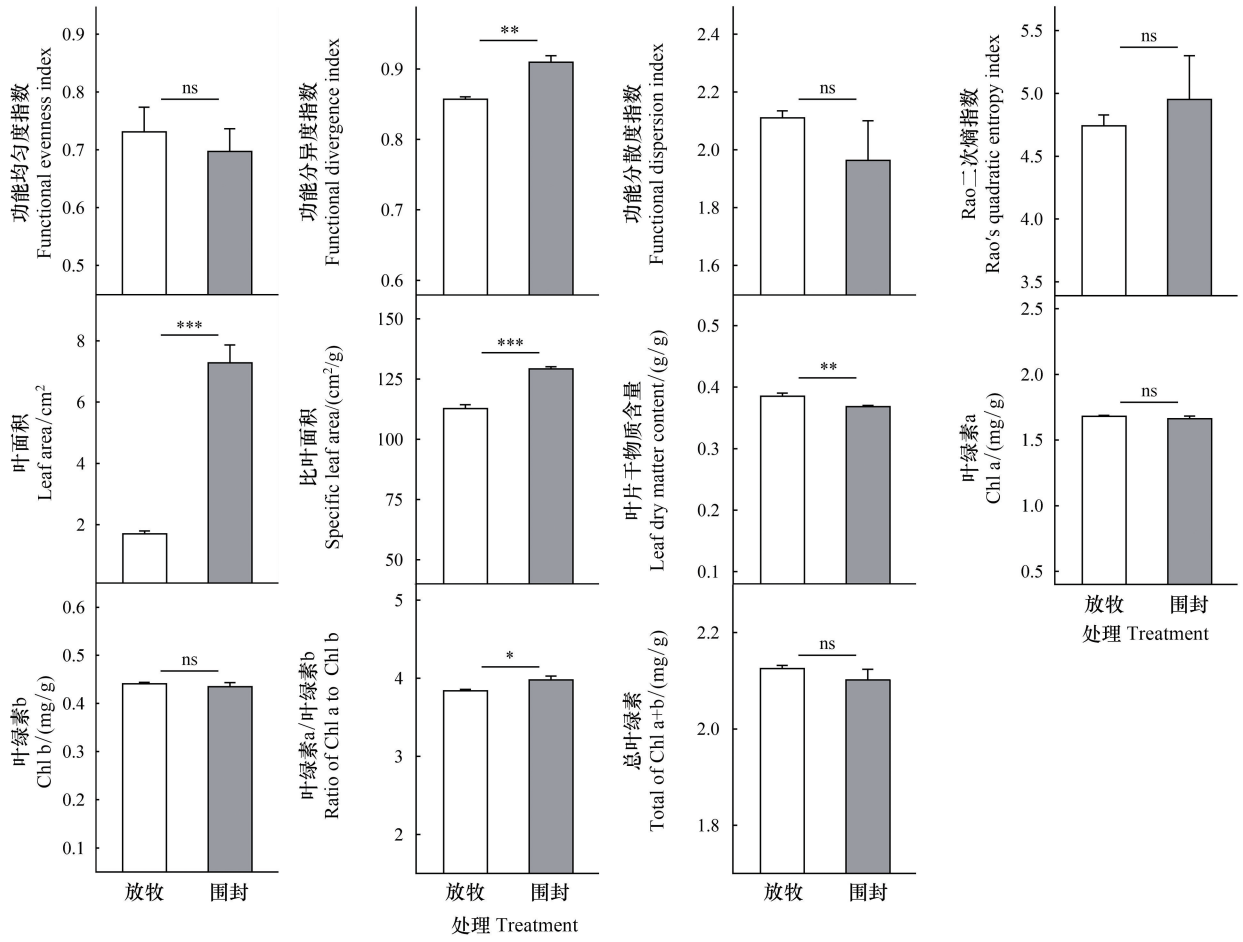

图 4 长期放牧和围封下高寒草原植物群落功能多样性和功能性状群落加权值

Fig.4 Functional traits diversity and community-weighted mean of alpine steppe plant community after long-term grazing and fencing

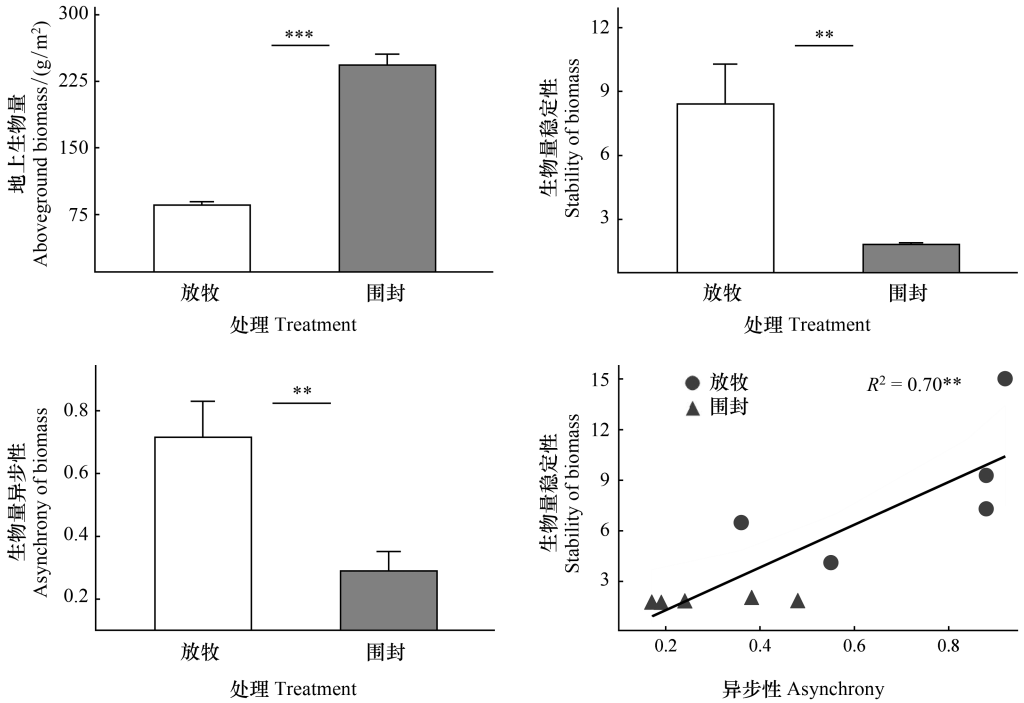

图 5　长期放牧和围封下高寒草原地上生物量、生物量稳定性、生物量异步性、生物量稳定性和异步性的关系

Fig.5　Aboveground biomass, stability, asynchrony and relationship between stability and asynchrony of biomass of alpine steppe plant community after long-term grazing and fencing

通过相关性分析发现,高寒草原地上生物量与物种多样性和功能多样性之间均存在显著相关关系,叶片形态性状与地上生物量的相关程度远大于植物叶绿素性状,而仅与叶绿素 a/b 比值显著正相关,与物种多样性和叶片干物质含量之间存在显著负相关关系,而与其余功能性状指标存在显著正相关关系($P<0.05$)。对于生物量稳定性而言,与群落物种多样性、叶片干物质含量之间存在显著正相关关系($P<0.05$),而与叶面积、比叶面积、功能分异度之间存在显著负相关关系($P<0.05$)。对于生物量异步性而言,除 Pielou 指数外与其余物种多样性指数之间存在显著的正相关关系,而与叶面积、比叶面积以及功能分异度之间存在显著的负相关关系($P<0.05$)(图 6)。

结构方程模型揭示了长期围封处理下高寒草原植物群落地上生物量的生态调控过程(图 7),结果表明,群落加权性状和功能分异度对高寒草原生物量发挥直接作用,相比之下物种多样性对生物量的影响通过植物群落功能属性发挥间接作用。因此,尽管物种多样性指数与生物量之间存在极显著负相关关系,但最终还是通过影响群落功能多样性和功能性状而作用于高寒草原地上生物量。方差分解结果表明,物种多样性和群落功能属性共同对地上生物量的解释能力高达 85.52%,意味着物种多样性和功能多样性共同驱动高寒草原植物群落地上生物量对长期围栏禁牧的响应(图 7)。

3　讨论

在草地生态系统中,生物多样性和初级生产力对围封管理的响应是目前该领域研究的关键科学问题之一[1, 5—7]。对于生物多样性而言,现有研究报道证明物种多样性对草地围封管理的响应模式被围封时间所调控,通常情况下表现出先上升后下降的趋势[6—7]。对于植物功能性状而言,围封处理显著提高群落优势种的植株高度、叶面积和比叶面积等性状[25—27]。在本研究中,紫花针茅高寒草原物种丰富度、Shannon-Wiener 指数以及 Simpson 指数随着围封时间的延长表现出逐年下降的趋势,仅 Pielou 指数表现出先上升后下降的趋势(图 3)。这一结果与长期围封对草地物种多样性存在强烈负效应的结论是一致的[1]。具体表现为 2013 年至

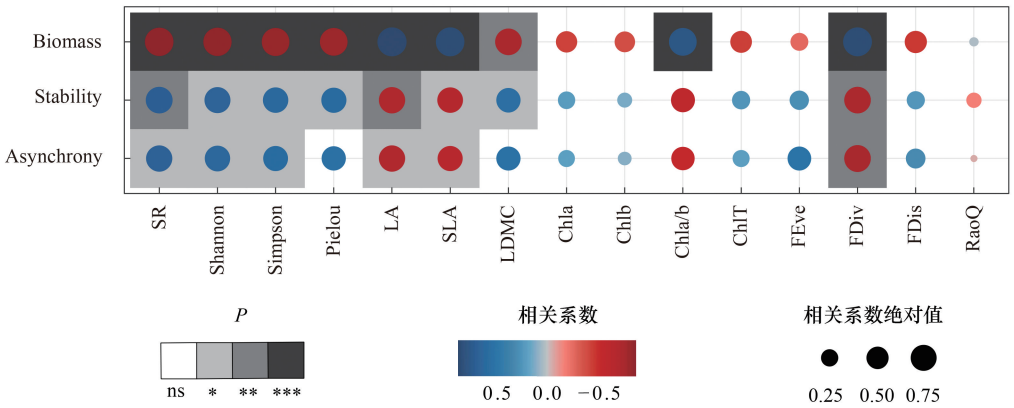

图 6 长期放牧和围封下高寒草原植物群落地上生物量、生物量稳定性和生物量异步性与物种多样性和功能多样性的关系

Fig.6 Relationships between aboveground biomass, stability and asynchrony of biomass and diversity of species and functional of alpine steppe plant community after long-term grazing and fencing

Biomass:生物量;Stability:稳定性;Asynchrony:异步性;SR:物种丰富度 Species richness; Shannon:LA:叶面积 Leaf area;SLA:比叶面积 Specific leaf area;LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content;Chla:叶绿素 a Chlorophyll a;Chlb:叶绿素 b Chlorophyll b;Chla/b:叶绿素 a/b Chlorophyll a/b;ChlT:总叶绿素含量 Total of Chlorophyll;FEve:功能均匀度指数 Functional evenness index;FDiv:功能分异度指 Functional divergence index;FDis:功能分散度指数 Functional dispersion index;RaoQ:Rao 二次熵指数 Rao′s quadratic entropy index

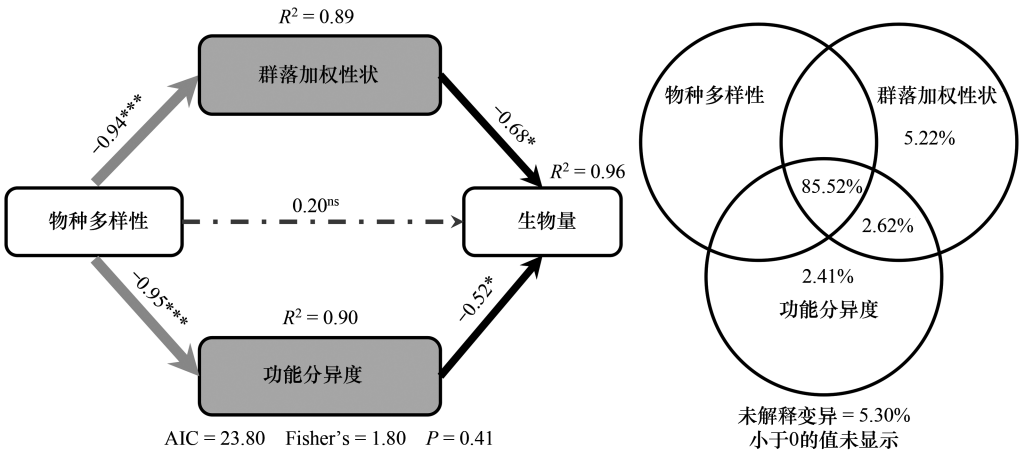

图 7 长期放牧和围封下高寒草原植物群落地上生物量结构方程模型和生物量方差分解

Fig.7 Structural equation modal of aboveground biomass and variation partitioning analysis of biomass of alpine steppe plant community after long-term grazing and fencing

ns:$P>0.05$;†:$P<0.1$;*:$P<0.05$;**:$P<0.01$;***:$P<0.001$

2017 年,围封处理使物种丰富度指数,Shannon-Wiener 指数及 Simpson 指数显著降低,围封处理 8 年后,包含 Pielou 指数在内均表现出大幅度下降的模式,围封效应表现出强烈的时间依赖性。因此,基于本研究结果建议青藏高原高寒草原实际围封管理时在权衡生物量提升的基础上避免长期围封。围封显著提高了群落水平的叶面积、比叶面积,降低了叶片干物质含量,说明围封后植物的生长更加活跃,相对生长速率增加(图 4)[25]。围封处理消除了放牧对植物形成的采食压力,植物地上部分快速生长使其生态竞争能力快速恢复,进而对其土壤养分条件也起到改善的作用[4, 28—29]。群落优势种和伴生种对环境变化的适应能力是控制其在环境变化后是否留存的关键因子[30],也是决定群落功能性状响应的关键因子。因此,物种组成差异可能是造成不同区域多样性和功能性状对长期围封差异性响应的原因之一。然而,对于冬季放牧的草地来说,其夏季的植物生长并未直接受到家畜采食。因此,围封处理前期植被在生长季的生长情况受围封的影响远小于夏季放

牧的草地[31—32]。相比之下,围封后植被立枯和凋落物的长期积累对物种来年再生,特别是群落下层的杂草类物种,通过限制其有效光辐射强度形成强烈的负效应,最终导致物种多样性逐年下降的响应模式[33]。因此,除了物种组成差异以外,放牧季节可能也是导致物种多样性对围封处理响应有所差异的原因之一。

光合性状对围封处理的响应程度显著小于叶形态性状,说明高寒草原植物光合系统维持自身稳定性的能力要强于叶形态性状(图 4)。在本研究中,围封后以赖草为优势类群的物种快速生长,导致群落水平叶面积、比叶面积快速增加。然而,由于其占据群落上层空间,因此其利用强光照资源的生理特征并未被改变。这可能也是围封处理并未影响群落水平叶绿素性状的原因之一。值得注意的时,围封后叶绿素 a/b 比值显著高于自由放牧处理,意味着植物群落整体上呈现出利用更强的光照资源,也间接反映出处于植物群落下层的偏阴生植物比例在下降[21, 34]。因此,该结果在一定程度上也能解释围封后物种丰富度下降主要是由群落下层偏向于利用弱光照资源的物种丢失引起的。围封后群落功能分异度指数显著高于放牧处理,说明围封后群落内有机体生态位互补程度越强,竞争较弱[35—36]。该结果与围封后优势类群生长进而增加与非优势种的资源竞争强度的认识是矛盾的。在本研究中,植物功能性状表征的是围封第 9 年的植物群落状态,此时由于群落下层物种的丢失使得其余物种有足够的时间重新形成新的群落构建状态。因此该结果与传统认识上的差异可能与围封时间有关。对于未来研究而言,长期的、动态的植物功能性状和群落构建过程监测也是必要的。

生物量因其作为草地生态系统生产功能发挥的物质基础而成为草地围封处理领域关注的核心生态学问题[10]。围封后植物地上生物量显著高于自由放牧处理是目前普遍接受的观点[5]。在本研究中,长期围封显著提高了地上生物量(图 5)。围封后植物地上光合部位留存量增加、土壤养分条件的改善是导致生物量增加的主要原因之一。令人感兴趣的是,地上生物量与物种多样性之间存在显著的负相关关系(图 6),该结果并不支持物种多样性与生物量正相关的一般认识[17]。这可能与群落组成差异有关,对于本研究群落来说赖草优势度增加对生物量的正效应足以抵消围封后物种多样性丢失带来的负效应。此外,优势种功能性状的改变也是导致其生物量增加的主要原因(图 6)。例如,有研究表明,群落优势种功能性状是指示生物量的关键因子[14—16]。对于优势物种而言,减轻放牧压力后植物叶面积、比叶面积的增加对于生物量具有具有重要的促进作用。然而,物种多样性和功能性状或功能多样性对于植物生物量的相对贡献及其他们之间的关系在现有研究中仍未见较为清楚的论述。本研究发现,植物功能性状和功能分异度通过介导物种多样性进而影响地上生物量是高寒草原在围封处理下调控生物量的关键生态过程,结合方差分解结果证明了物种多样性和功能性状共同驱动了高寒草原生物量对围封处理的响应(图 7)。这一结果意味着在青藏高原紫花针茅草原初级生产力可能受植物功能性状的影响更加直接。

此外,围封处理显著降低了生物量稳定性和异步性(图 5)。生物量异步性是目前解释生物量稳定性的主要变量之一[12, 23,37—38],而物种丰富度是表征不同物种或者不同功能群生物量异步性潜力的主要因子[18,22]。因此,该结果与该理论相一致。不容忽视的是,物种多样性与生物量稳定性之间的关系受放牧处理的影响。例如,有研究发现放牧处理会削弱多样性对生物量稳定性的影响[39]。结合叶绿素 a/b 比值的生态意义,厘清不同光资源利用特征的物种生物量稳定性对于深入解析围封对高寒草原生物量稳定性的影响可能具有重要的促进作用。此外,还有研究发现,凋落物通过影响物种丰富度对生物量稳定性的也发挥重要调控作用[40]。因此,在未来研究长期围封后对生物量及其稳定性的影响时,确定凋落物的直接或间接的相对贡献也应成为研究的关键内容。

4　结论

本文基于青藏高原紫花针茅高寒草原长期围封样地调查发现,长期围封显著改变了植物群落组成、降低物种多样性;叶形态性状比叶绿素性状对长期围封处理具有更强的敏感性;尽管长期围封显著提高了地上生物量,但也显著降低了生物量稳定性和异步性;生物量对长期围封的响应由物种多样性和功能性状共同驱动。本研究结果将为未来该区域草地生态系统围封管理以及为理解其他相似高寒区域国家公园保护核心区“零

扰动”下的生态系统过程提供理论支持。

参考文献(References):

[1] Sun J, Liang E Y, Barrio I C, Chen J, Wang J N, Fu B J. Fences undermine biodiversity targets. Science, 2021, 374(6565): 269.

[2] Wang J, Wang X T, Liu G B, Wang G L, Wu Y, Zhang C. Fencing as an effective approach for restoration of alpine meadows: evidence from nutrient limitation of soil microbes. Geoderma, 2020, 363: 114148.

[3] Jing Z B, Cheng J M, Su J S, Bai Y, Jin J W. Changes in plant community composition and soil properties under 3-decade grazing exclusion in semiarid grassland. Ecological Engineering, 2014, 64: 171-178.

[4] Du C J, Jing J, Shen Y, Liu H X, Gao Y H. Short-term grazing exclusion improved topsoil conditions and plant characteristics in degraded alpine grasslands. Ecological Indicators, 2020, 108: 105680.

[5] 徐粒, 高琼, 王亚林. 围封 6 年对温带典型草原坡地物种多样性及其与地上生物量的关系的影响. 生态环境学报, 2014, 23(3): 398-405.

[6] 聂莹莹, 杜广明, 王国庆, 彭芳华. 围栏封育对呼伦贝尔草甸草原群落物种多样性的影响. 中国草地学报, 2016, 38(6): 106-110.

[7] 陈智勇, 谢迎新, 刘苗. 围栏封育高寒草地植物地上生物量和物种多样性对关键调控因子的响应. 草业科学, 2019, 36(4): 1000-1009.

[8] 马克平. 中国国家公园建设取得标志性进展. 生物多样性, 2017, 25(10): 1031-1032.

[9] 郑度, 赵东升. 青藏高原的自然环境特征. 科技导报, 2017, 35(6): 13-22.

[10] 刘岩, 李宝林, 袁烨城, 祁佳丽, 李影, 李睿. 基于三江源高寒草甸群落结构变化评估围栏封育对草地恢复的影响. 生态学报, 2021, 41(18): 7125-7137.

[11] Yao X X, Wu J P, Gong X Y, Lang X, Wang C L, Song S Z, Ali Ahmad A. Effects of long term fencing on biomass, coverage, density, biodiversity and nutritional values of vegetation community in an alpine meadow of the Qinghai-Tibet Plateau. Ecological Engineering, 2019, 130: 80-93.

[12] Ma Z Y, Liu H Y, Mi Z R, Zhang Z H, Wang Y H, Xu W, Jiang L, He J S. Climate warming reduces the temporal stability of plant community biomass production. Nature Communications, 2017, 8: 15378.

[13] Han W J, Chang J, Jiang H, Niu S D, Liu Y, Xu J M, Wu J Z, Ge Y. Plant species diversity affects plant nutrient pools by affecting plant biomass and nutrient concentrations in high-nitrogen ecosystems. Basic and Applied Ecology, 2021, 56: 213-225.

[14] Ivanova L A, Zolotareva N V, Ronzhina D A, Podgaevskaya E N, Migalina S V, Ivanov L A. Leaf functional traits of abundant species predict productivity in three temperate herbaceous communities along an environmental gradient. Flora, 2018, 239: 11-19.

[15] Xu Z W, Li M H, Zimmermann N E, Li S P, Li H, Ren H Y, Sun H, Han X G, Jiang Y, Jiang L. Plant functional diversity modulates global environmental change effects on grassland productivity. Journal of Ecology, 2018, 106(5): 1941-1951.

[16] Zhang D Y, Peng Y F, Li F, Yang G B, Wang J, Yu J C, Zhou G Y, Yang Y H. Trait identity and functional diversity co-drive response of ecosystem productivity to nitrogen enrichment. Journal of Ecology, 2019, 107(5): 2402-2414.

[17] 牛钰杰, 杨思维, 王贵珍, 刘丽, 杜国祯, 花立民. 放牧干扰下高寒草甸物种和生活型丰富度与地上及地下生物量的关系. 生态学报, 2018, 38(8): 2791-2801.

[18] Schnabel F, Liu X J, Kunz M, Barry K E, Bongers F J, Bruelheide H, Fichtner A, Härdtle W, Li S, Pfaff C T, Schmid B, Schwarz J A, Tang Z Y, Yang B, Bauhus J, von Oheimb G, Ma K P, Wirth C. Species richness stabilizes productivity *via* asynchrony and drought-tolerance diversity in a large-scale tree biodiversity experiment. Science Advances, 2021, 7(51): eabk1643.

[19] ming X, Li C B, Yang Y, Peng Y F, Yang Y H, Zhou G Y. Soil fungal community composition, not assembly process, was altered by nitrogen addition and precipitation changes at an alpine steppe. Frontiers in Microbiology, 2020, 11: 579072.

[20] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2013, 61(3): 167.

[21] Lichtenthaler H K. [34]chlorophylls and carotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. Methods in Enzymology. Amsterdam: Elsevier, 1987: 350-382.

[22] Hautier Y, Seabloom E W, Borer E T, Adler P B, Harpole W S, Hillebrand H, Lind E M, MacDougall A S, Stevens C J, Bakker J D, Buckley Y M, Chu C J, Collins S L, Daleo P, Damschen E I, Davies K F, Fay P A, Firn J, Gruner D S, Jin V L, Klein J A, Knops J M H, La Pierre K J, Li W, McCulley R L, Melbourne B A, Moore J L, O'Halloran L R, Prober S M, Risch A C, Sankaran M, Schuetz M, Hector A.

Eutrophication weakens stabilizing effects of diversity in natural grasslands. Nature, 2014, 508(7497): 521-525.

[23] Huang M J, Liu X, Zhou S R. Asynchrony among species and functional groups and temporal stability under perturbations: patterns and consequences. Journal of Ecology, 2020, 108(5): 2038-2046.

[24] Lefcheck J S. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in r for ecology, evolution, and systematics. Methods in Ecology and Evolution, 2016, 7(5): 573-579.

[25] Wang J X, Zhong M Y, Wu R X, Dong Q M, Wang K, Shao X Q. Response of plant functional traits to grazing for three dominant species in alpine steppe habitat of the Qinghai-Tibet Plateau, China. Ecological Research, 2016, 31(4): 515-524.

[26] 石红霄, 侯向阳, 师尚礼, 吴新宏, 杨婷婷, 李鹏. 高寒草甸高原早熟禾个体性状对放牧与围封的响应. 生态学报, 2016, 36(12): 3601-3608.

[27] 石明明, 牛得草, 王莹, 袁晓波, 贺磊, 韩炳宏, 宗文杰, 傅华. 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. 西北植物学报, 2017, 37(6): 1216-1225.

[28] Fan D D, Kong W D, Wang F, Yue L Y, Li X Z. Fencing decreases microbial diversity but increases abundance in grassland soils on the Tibetan Plateau. Land Degradation & Development, 2020, 31(17): 2577-2590.

[29] Du C J, Gao Y H. Grazing exclusion alters ecological stoichiometry of plant and soil in degraded alpine grassland. Agriculture, Ecosystems & Environment, 2021, 308: 107256.

[30] Soliveres S, Maestre F T, Bowker M A, Torices R, Quero J L, García-Gómez M, Cabrera O, Cea A P, Coaguila D, Eldridge D J, Espinosa C I, Hemmings F, Monerris J J, Tighe M, Delgado-Baquerizo M, Escolar C, García-Palacios P, Gozalo B, Noumi Z. Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2014, 16(4): 164-173.

[31] 宝音陶格涛, 米娜, 杨持. 不同放牧时期绵羊啃食对冷蒿和羊草生长高度的影响. 内蒙古大学学报: 自然科学版, 2004, 35(3): 312-316.

[32] 敖敦高娃, 宝音陶格涛. 不同时期放牧对典型草原群落地上生产力的影响. 中国草地学报, 2015, 37(2): 28-34.

[33] Borer E T, Seabloom E W, Gruner D S, Harpole W S, Hillebrand H, Lind E M, Adler P B, Alberti J, Anderson T M, Bakker J D, Biederman L, Blumenthal D, Brown C S, Brudvig L A, Buckley Y M, Cadotte M, Chu C J, Cleland E E, Crawley M J, Daleo P, Damschen E I, Davies K F, DeCrappeo N M, Du G Z, Firn J, Hautier Y, Heckman R W, Hector A, HilleRisLambers J, Iribarne O, Klein J A, Knops J M H, La Pierre K J, Leakey A D B, Li W, MacDougall A S, McCulley R L, Melbourne B A, Mitchell C E, Moore J L, Mortensen B, O'Halloran L R, Orrock J L, Pascual J, Prober S M, Pyke D A, Risch A C, Schuetz M, Smith M D, Stevens C J, Sullivan L L, Williams R J, Wragg P D, Wright J P, Yang L H. Herbivores and nutrients control grassland plant diversity *via* light limitation. Nature, 2014, 508(7497): 517-520.

[34] 朱云华, 朱生树, 徐友新, 芦建国. 11 种观赏地被植物引种栽培和耐荫性试验. 金陵科技学院学报, 2007, 23(2): 78-83.

[35] 江小雷, 张卫国. 功能多样性及其研究方法. 生态学报, 2010, 30(10): 2766-2773.

[36] 陈又清. 功能多样性——生物多样性与生态系统功能关系研究的新视角. 云南大学学报: 自然科学版, 2017, 39(6): 1082-1088.

[37] Muraina T O, Xu C, Yu Q, Yang Y D, Jing M H, Jia X T, Jaman M S, Dam Q, Knapp A K, Collins S L, Luo Y Q, Luo W T, Zuo X A, Xin X P, Han X G, Smith M D. Species asynchrony stabilises productivity under extreme drought across Northern China grasslands. Journal of Ecology, 2021, 109(4): 1665-1675.

[38] 张峰, 郑佳华, 赵萌莉, 陈大岭, 杨阳, 乔荠瑢, 赵天启. 刈割强度对大针茅草原地上生物量时间稳定性的影响. 生物多样性, 2020, 28(7): 779-786.

[39] Ren H Y, Taube F, Stein C, Zhang Y J, Bai Y F, Hu S J. Grazing weakens temporal stabilizing effects of diversity in the Eurasian steppe. Ecology and Evolution, 2017, 8(1): 231-241.

[40] Ma Z W, Zeng Y F, Wu J, Zhou Q P, Hou F J. Plant litter influences the temporal stability of plant community biomass in an alpine meadow by altering the stability and asynchrony of plant functional groups. Functional Ecology, 2022, 36(1): 148-158.