

外来物种刺槐对黄土丘陵区植物群落功能结构的影响

朱朵菊¹ 温仲明^{1,2*} 张静² 陶宇³ 曾鸿文³ 唐洋¹

(¹西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100; ²中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心, 陕西杨凌 712100; ³西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100)

摘要 在黄土丘陵区草原带、森林草原带和森林带3个植被带选取成对的刺槐群落和乡土植物群落功能性状值, 研究不同植被带刺槐群落、乡土植物群落功能结构的变化, 以及同一植被带下刺槐的引入对群落功能结构的影响。结果表明: 刺槐群落和乡土植物群落的叶碳、叶氮、叶磷、比叶面积、叶组织密度等功能性状随植被带的变化规律一致。刺槐群落叶碳、叶氮、比叶面积显著高于乡土植物群落, 且2种群落功能多样性指数(FR_{ic} 、 FE_{ve} 、 FD_{iv} 、 FD_{is} 、Rao)随植被带的变化趋势并不完全一致, 在森林带刺槐的引入提高了植物群落功能多样性, 在草原带降低了植物群落功能多样性。

关键词 黄土丘陵区; 刺槐群落; 乡土植物群落; 功能结构

Effects of alien species *Robinia pseudoacacia* on plant community functional structure in hilly-gully region of Loess Plateau, China. ZHU Duo-ju¹, WEN Zhong-ming^{1,2*}, ZHANG Jing², TAO Yu³, ZENG Hong-wen³, TANG Yang¹ (¹Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, China; ²Research Center of Soil and Water Conservation and Ecological Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Education, Yangling 712100, China; ³College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, China).

Abstract: To investigate the effects of the introduction of *Robinia pseudoacacia* on the functional structure of plant communities, we selected paired-plots of *R. pseudoacacia* communities and native plant communities across different vegetation zones, i.e., steppe zone, forest-steppe zone, forest zone in hilly-gully region of Loess Plateau, China. We measured several functional characteristics and then compared the functional structures of *R. pseudoacacia* and native plant communities in different vegetation zones. The results showed that the variation of the functional traits across different vegetation zones were consistent in *R. pseudoacacia* community and native plant community, including leaf carbon concentration, leaf nitrogen concentration, leaf phosphorus concentration, specific leaf area, and leaf tissue density. The leaf carbon concentration, leaf nitrogen concentration, and specific leaf area of the *R. pseudoacacia* community were significantly higher than those of the native plant community. The trend of change that the functional diversity indices, i.e., FR_{ic} , FE_{ve} , FD_{iv} , FD_{is} , Rao of the *R. pseudoacacia* community and the native plant community with vegetation zones were different. The introduction of *R. pseudoacacia* enhanced the plant community functional diversity in the forest zone but reduced community functional diversity in the steppe zone.

Key words: hilly-gully region of Loess Plateau; *Robinia pseudoacacia* community; native plant community; functional structure.

外来物种是指由于人类有意或无意的活动被带

本文由国家自然科学基金项目(416701289)资助 This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (416701289).

2017-07-14 Received, 2017-11-06 Accepted.

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zmw@ms.iswc.ac.cn

到其自然演化区域以外的物种^[1]。许多外来物种引入种植之后都会对当地生态系统产生一定影响, 比如外来物种可能会改变当地自然生态系统结构, 降低物种多样性^[2], 以及改变与资源利用和分布相关的性状, 从而改变生态系统的资源可用性。这种对资

源的干扰和重新分配也间接影响着乡土物种^[3].外来物种的生态影响一般通过比较外来物种和乡土物种的丰富度或多样性、群落功能结构和生态系统过程来评估^[4-5].多数研究认为,多样性对生态系统的影响取决于不同物种的功能,而不是物种的数量^[6],而且物种多样性的变化和生态系统过程的变化之间的关系难以解释^[7],因此用功能结构来表征外来物种的生态影响可能能够弥补物种多样性和生态系统过程之间的缺口.群落结构(functional structure)是功能群的组成和分布,而功能群是具有相似性状值的物种群体^[8].目前,群落功能结构指标众多^[9],但各有侧重.如功能性状的群落权重均值(community-level weighted means, CWM,以物种丰富度为基础加权平均得到),常常用来了解生态系统的特性和过程,其中,叶、根等性状的CWM值,被认为是与初级生产、枯落物分解或土壤C、N含量有关^[10-11].质量比假说认为,功能性状对生态过程的影响和物种丰富度有关,优势物种的功能性状决定了生态系统功能^[12],因此,外来物种可通过影响群落CWM值对生态系统过程与功能产生影响;而基于生态位互补假设的群落功能多样性(即一个性状的多样性及其分配方式)则越来越多地用于评价植物群落资源利用效率^[13],具有间接表征功能结构的作用.所谓功能多样性就是指影响生态系统功能的物种(或有机体)的功能性状的范围、数值、分布和相对丰富度,也称功能性状多样性^[14].功能多样性可以用来分析生物个体与生态系统过程、属性与服务之间的关系,以及它们对环境驱动因素的响应^[15].功能多样性指数有多种,它们分别衡量了系统功能的不同方面,为建立功能多样性与生态系统功能之间的数量关系提供了可能^[16].

在黄土高原地区,刺槐(*Robinia pseudoacacia*)作为原产于北美的外来物种,是该区植被恢复重建的先锋树种,在各个地区都有成片栽植,仅20世纪50年代至90年代末,黄土高原刺槐累积造林面积就已超过7万 hm^2 ^[17],一些地区刺槐的造林比例高达造林总面积的85%以上^[18],在保持水土、改善环境方面发挥了重要作用.但因立地选择等问题,20世纪90年代以来,部分地区人工刺槐林开始出现林分退化、生态效益低、树梢干枯、林下植被稀疏、树种单一等现象,俗称“小老树”.为探究人工刺槐林的退化机理,许多学者从水分养分限制^[19]、密度制约^[20]、立地条件不匹配^[17]等方面分析了小老树的成因.但这些研究大多基于刺槐林分本身,研究多限

于局部地区^[21-22],少有研究从外来物种的角度,在较大尺度上通过与乡土植物群落比较,来评估刺槐引种对植物群落功能结构的影响,不利于全面深入地了解刺槐引种的适宜范围及其生态影响.

为此,本文从功能结构的角度,以黄土丘陵区为研究区,通过比较不同环境梯度下刺槐林群落与乡土植物群落的植物功能性状及功能多样性差异,评估刺槐引入对植物群落结构与功能的影响.我们假设:刺槐的引入会改变功能多样性、CWM值等群落功能结构指标,从而影响系统的结构与功能;同时,刺槐对群落结构与功能的影响在不同的环境梯度下表现不同,局部的比较研究不能简单推广至大尺度.因此,本文要解决的问题是:刺槐群落与乡土植物群落的功能性状(CWM)、功能多样性是否存在差异?这种差异在不同环境梯度下是否具有一致性?为解决这些问题,本文通过对黄土丘陵区不同植被带(森林带、森林草原带、草原带)的刺槐群落与乡土植物群落性状调查和测定,以及二者功能多样性指数的计算,比较相同生存环境下二者功能性状和功能多样性的差异,以评估刺槐引种对植物群落结构与功能的影响.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

本文选择了黄土丘陵区的延河流域为研究区($36^{\circ}23' - 37^{\circ}17' \text{N}$, $108^{\circ}45' - 110^{\circ}28' \text{E}$).延河流域是黄河中游水土流失最严重的流域之一.气候属大陆性半干旱季风气候,四季长短不等,干湿分明.年平均气温 9°C ,年均降雨量520 mm,其中60%的降雨集中于7—9月.年无霜期157 d,平均水面蒸发 $1000 \text{ mm} \cdot \text{a}^{-1}$.主要土壤类型为黄绵土,并间有黑垆土和黏土.海拔495~1795 m,平均海拔950 m,流域沟壑纵横、川道狭长、梁峁遍布,地形较为复杂,对降雨、温度等气候因子具有强烈的再分配作用,使得流域生境复杂多样,受气候影响,从东南向西北依次为草原带、森林草原带、森林带^[23].带内分布的草本植物主要有铁杆蒿(*Artemisia sacrorum*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、芨蒿(*Artemisia giraldii*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)等,常见乔灌木主要是刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、小叶杨(*Populus simonii*)、辽东栎(*Quercus liaotungensis*)、沙棘(*Hippophae rhamnoides*)和柠条(*Caragana intermedia*)、水栒子(*Cotoneaster multiflorus*)等,其中,刺槐在研究区内广泛种植,在森林带、

森林草原带和草原带均有分布.3 个植被带气候特征见表 1^[24].

1.2 野外调查与样品采集

2016 年 7—9 月进行野外调查,为保证不同植被带所选样地的可比性,调查样地在 3 个植被带内立地条件相似(坡向、坡位相似或相同).在选择乡土植物群落时,均以不同植被带内能够发育的处于稳定状态的自然植物群落为对照,在森林带选择近成熟的辽东栎、小叶杨林自然群落为对照,在森林草原带选取狼牙刺(*Sophora davidii*)天然灌木林群落为

对照,在草原带选取天然草本群落为对照.同时,在所选乡土植物群落邻近选择刺槐林群落.在每个植被带设置样地 8 个,其中 4 个刺槐样地,4 个乡土植物群落样地,共 24 个样地,在每个样地设置 3 个样方,乔木 10 m×10 m,灌木 5 m×5 m,草本 1 m×1 m(表 2).

对样方进行群落学调查,包括盖度、丰富度、多度、高度和生物量等信息.对样方内的优势种,选取长势良好,没有遮阴,大小基本一致的植株采集叶片,分别在树冠层中部沿东西南北 4 个方向采集完

表 1 延河流域 3 个植被带的气候特征

Table 1 Climatic characteristics in three vegetation zones in Yanhe River catchment

植被带 Vegetation zone	年均降雨量 Mean annual precipitation (mm)	7—9 月年均降雨量 Mean annual precipitation from July to September (mm)	年平均气温 Mean annual temperature (°C)	最热月均温 Mean annual temperature of the hottest months (°C)
草原带 Steppe zone	438.85	257.86	6.93~8.20	20.54~21.92
森林草原带 Forest-steppe zone	481.80	288.11	8.20~9.33	21.57~22.94
森林带 Forest zone	514.34	303.37	8.32~8.93	21.33~22.08

表 2 样地信息

Table 2 General information of study plots

植被带 Vegetable zone	刺槐群落 <i>Robinia pseudoacacia</i> community			乡土植物群落 Native plant community		
	坡位 Slope position	海拔 Altitude (m)	优势物种 Dominant species	坡位 Slope position	海拔 Altitude (m)	优势物种 Dominant species
草原带 Steppe zone	上坡 Upper	1325	刺槐、白羊草、达乌里胡枝子、铁杆蒿	上坡 Upper	1317	白羊草、旱生芦苇、达乌里胡枝子、铁杆蒿、莧花
	上坡 Upper	1321	刺槐、杠柳、白草、赖草	中坡 Mediow	1314	冷蒿、砂珍珠豆、菊叶委陵菜、达乌里胡枝子、蒙古蒿
	上坡 Upper	1317	刺槐、铁杆蒿、丛生隐子草	上坡 Upper	1313	铁杆蒿、冷蒿、长芒草、白羊草
	上坡 Upper	1213	刺槐、阿尔泰狗娃花、达乌里胡枝子、铁杆蒿、异叶败酱	上坡 Upper	1201	阿尔泰狗娃花、达乌里胡枝子、铁杆蒿、蒙古蒿、丛生隐子草
森林草原带 Forest-steppe zone	上坡 Upper	1248	刺槐、北京隐子草、益母草、悬钩子	上坡 Upper	1231	虎榛子、益母草、长芒草
	上坡 Upper	1154	刺槐、长芒草、蒙古蒿、铁杆蒿	中上坡 Middle and upper	1142	狼牙刺、长芒草、莧蒿、铁杆蒿、绣线菊、柳叶鼠李
	上坡 Upper	1207	刺槐、猪毛菜、杠柳、阿尔泰狗娃花	上坡 Upper	1211	白羊草、大针茅、达乌里胡枝子、铁杆蒿、菊叶委陵菜
	上坡 Upper	1353	刺槐、杠柳、狗尾草、画眉草	上坡 Upper	1354	达乌里胡枝子、丛生隐子草、狼牙刺、铁杆蒿
森林带 Forest zone	上坡 Upper	1324	刺槐、黄刺玫、铁杆蒿、阿尔泰狗娃花、野菊花、芨芨草	上坡 Upper	1391	辽东栎、土庄绣线菊、虎榛子、水桐子、披针藁草、鸡爪槭、黄刺玫
	上坡 Upper	1382	刺槐、黄刺玫、披针藁草、鸡爪槭、杠柳、芨芨草	上坡 Upper	1391	辽东栎、虎榛子、水桐子、黄荆、鸡爪槭
	上坡 Upper	1411	刺槐、黄刺玫、杠柳、野草莓、长芒草	上坡 Upper	1381	辽东栎、土庄绣线菊、鸡爪槭、黄刺玫、水桐子
	上坡 Upper	1367	刺槐、披针藁草、紫花地丁、老鹳草、异叶败酱	上坡 Upper	1396	小叶杨、水桐子、披针藁草、柳叶鼠李、黄刺玫、山桃、鸡爪槭

刺槐 *Robinia pseudoacacia*; 白羊草 *Bothriochloa ischaemum*; 达乌里胡枝子 *Lespedeza davurica*; 铁杆蒿 *Artemisia gmelinii*; 杠柳 *Periploca sepium*; 长芒草 *Stipa bungeana*; 白草 *Pennisetum flaccidum*; 赖草 *Aneurolepidium dasystachys*; 冷蒿 *Artemisia frigida*; 砂珍珠豆 *Oxytropis gracilima*; 委陵菜 *Potentilla chinensis*; 蒙古蒿 *Artemisia mongolica*; 丛生隐子草 *Cleistogenes caespitosa*; 阿尔泰狗娃花 *Heteropappus altaicus*; 异叶败酱 *Patrinia heterophylla*; 北京隐子草 *Cleistogenes hancei*; 益母草 *Leonurus japonicus*; 悬钩子 *Rubus piluliferus*; 画眉草 *Eragrostis nindensis*; 野菊 *Dendranthema indicum*; 芨芨草 *Achnatherum splendens*; 黄刺玫 *Rosa xanthina*; 披针藁草 *Carex lanceolata*; 鸡爪槭 *Acer palmatum*; 野草莓 *Fragaria vesca*; 紫花地丁 *Viola philippica*; 老鹳草 *Geranium eristemon*; 大针茅 *Stipa grandis*; 狼牙刺 *Sophora davidii*; 辽东栎 *Quercus liaotungensis*; 土庄绣线菊 *Spiraea pubescens*; 虎榛子 *Ostryopsis davidiana*; 水桐子 *Cotoneaster multiflorus*; 黄荆 *Vitex negundo*; 小叶杨 *Populus simonii*; 柳叶鼠李 *Rhamnus erythroxylon*; 山桃 *Amygdalus davidiana*.

表 3 功能多样性指数计算公式

Table 3 Formula of functional diversity indices

指数 Index	公式 Formula	变量 Variable
功能丰富度 Functional richness	$FR_{ic} = \frac{SF_{ci}}{R_c}$	SF_{ci} 为群落 i 内物种所占据的生态位空间; R_c 为特征 c 的绝对值范围 SF_{ci} was the niche space filled by the species within the community. R_c was the absolute range of the character ^[9] .
功能均匀度 Functional evenness	$FE_{ve} = \frac{\sum_{i=1}^{S-1} \min(PEW_i \frac{1}{S-1}) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$	S 为物种数目; PEW_i 为物种 i 的局部权重均匀度 S was the number of species. PEW_i was the partial weighted evenness of species i ^[30] .
功能分离度 Functional divergence	$FD_{iv} = \frac{2}{\pi} \arctan \left\{ 5 \times \sum_{i=1}^N [(\ln C_i - \ln \bar{x})^2 \times A_i] \right\}$	C_i 为第 i 项功能特征的数值 A_i 为第 i 项功能特征的相对丰富度; $\ln \bar{x}$ 为物种特征值自然对数的加权平均 C_i was the character value for the i th functional character category. A_i was the proportional abundance of the i th functional character category. $\ln \bar{x}$ was the abundance-weighted mean of the natural logarithm of character values for the categories ^[9] .
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 到加权质心的距离 a_j was the abundance of species j . z_j was the distance of species j to centroid ^[9] .
功能离散度二次熵指数 Rao's quadratic entrop	$Rao = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} P_i P_j$	p_i 和 p_j 为物种相对多度; S 为物种数目; d_{ij} 为物种 i 和 j 间的欧氏距离 p_i and p_j were the relative abundance of species i and species j . d_{ij} was the Euclidean distance between species i and species j ^[31] .

全展开、没有病虫害且未被遮光的叶片各 10 片,测量叶面积、叶片厚度;在采集叶片的植株上采集 20 g 以上叶片,烘干粉碎,待测叶片碳、氮、磷含量。

1.3 样品测定

将烘干粉碎的叶片磨成 0.15 mm 的粉末后测定全碳、全氮和全磷含量。叶片全碳含量用重铬酸钾外加热法测定,叶片全氮含量采用凯氏定氮法测定,叶片全磷含量采用钼锑抗比色法测定^[25]。

1.4 数据处理

群落水平的功能性状由物种水平的功能性状值以物种多度为基础加权平均得到,计算公式为:

$$CMW = \sum_{i=1}^n P_i \times trait_i$$

式中: n 为物种数; $trait_i$ 为物种 i 的特征值。对于功能多样性的表达,目前大多从功能丰富度、功能均匀度、功能离散度 3 个维度来描述功能多样性^[26]。功能丰富度指数是指群落中物种所占有的以 n 维功能性状为基础的凹凸包量^[9],主要量化群落中现有物种占据的生态位空间^[27],本研究选用的常用功能丰富度指数是 FR_{ic} 指数。功能均匀度是指群落中物种功能性状数值在凹凸包量中排列的规则性,主要量化物种性状在所占据性状空间的分布规律^[28],本研究选用多维功能均匀度指数 FE_{ve} 来表征。功能离散度是指群落中每个物种的 n 维功能性状到所有种功能性状空间重心的平均距离,主要量化群落功能性

状的多度分布在性状空间中的最大离散程度^[29],本研究选用常用的二次熵指数 Rao、功能分离度指数 FD_{iv} 、功能离散度指数 FD_{is} 3 个指数(表 3)。

用 R 3.3.3 程序 FD 软件包中的 dbFD 函数计算群落水平功能性状均值及功能多样性指数,采用双因素方差分析和 Tukey 检验比较不同植被带刺槐人工林和乡土植物群落水平功能性状和功能多样性的差异性。利用 Excel 2010、SPSS 18.0 软件对数据进行统计分析,利用 Origin 9.0 作图。图表中数据为平均值±标准差。

2 结果与分析

2.1 刺槐群落与乡土植物群落功能性状的空间变化

由图 1 可以看出,刺槐群落和乡土植物群落的叶功能性状随植被带的变化规律相似。其中,刺槐群落、乡土植物群落的比叶面积和叶组织密度在不同植被带间均有显著差异,而叶碳、叶氮、叶磷含量略有差别,但差异不显著。刺槐群落和乡土植物群落的比叶面积均表现为森林带>森林草原带>草原带;而叶组织密度则相反,表现为草原带>森林草原带>森林带。刺槐和乡土植物群落叶功能各性状随环境梯度的变化规律一致,反映出环境梯度对植物功能性状的筛选作用。

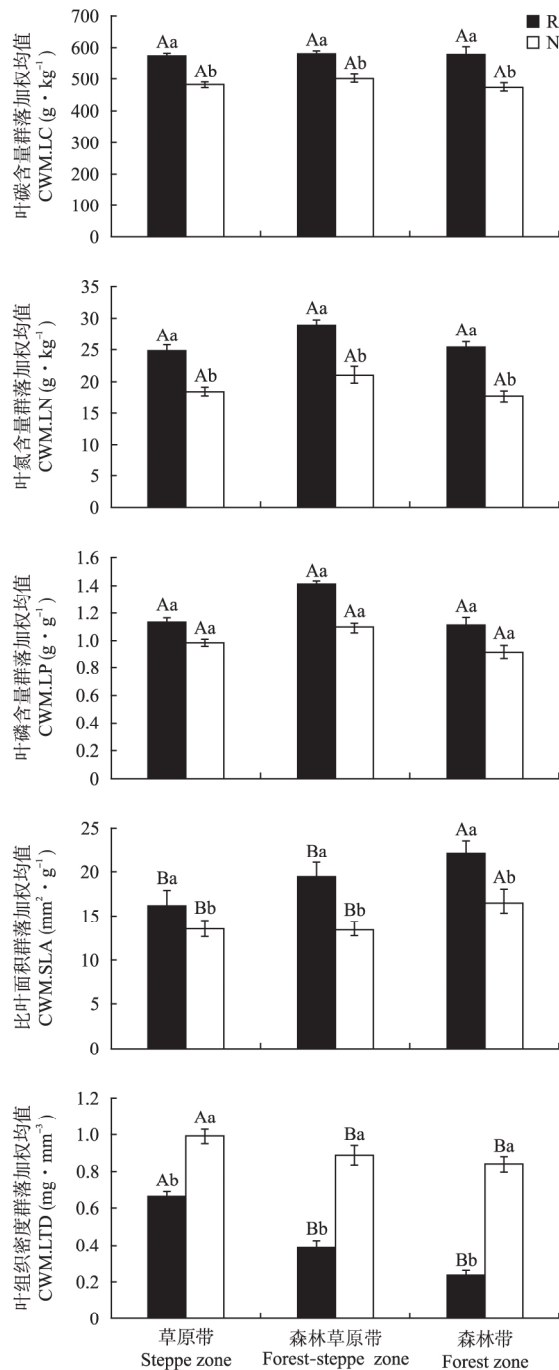


图 1 刺槐群落与乡土植物群落功能性状

Fig.1 Plant functional traits of *Robinia pseudoacacia* and native plant communities.

R: 刺槐群落 *Robinia pseudoacacia* community; N: 乡土植物群落 Native plant community. 不同小写字母表示同一个植被带不同群落间差异显著, 不同大写字母表示同一群落不同植被带间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercase letters meant significant difference between different communities in the same vegetation zone, and different capital letters meant significant difference among different vegetation zones in the same community at 0.05 level. 下同 The same below. CWM.LC: Leaf carbon content community weighted mean; CWM.LN: Leaf nitrogen content community weighted mean; CWM.LP: Leaf phosphorus content community weighted mean; CWM.SLA: Specific leaf area community weighted mean; CWM.LTD: Leaf tissue density community weighted mean.

2.2 刺槐群落和乡土植物群落功能性状的差异

图 1 表明, 在草原带、森林草原带、森林带 3 个植被带上, 刺槐群落叶碳含量、叶氮含量、比叶面积均显著高于乡土植物群落, 叶组织密度显著低于乡土植物群落, 叶磷含量则在 3 个植被带上均为刺槐群落稍高于乡土植物群落, 但差异不显著。总体上, 刺槐群落与乡土植物群落叶功能性状在相同环境梯度下差异显著。

2.3 刺槐群落和乡土植物群落功能多样性的空间变化

图 2 表明, 与叶性状的 CWM 值不同, 刺槐群落与乡土植物群落的功能多样性随环境梯度(植被带变化)的变化规律不尽相同。刺槐群落从草原带到森林带, 温度升高、降雨量增加, FD_{iv} 指数变化不显著, 其余功能多样性指数逐渐增大; 乡土植物群落 FR_{ic} 指数表现为森林草原带显著低于草原带和森林带, FE_{ve} 指数和 FD_{is} 指数则变化不显著, 而 FD_{is} 指数、Rao 指数则从草原带到森林带逐渐减小。

2.4 刺槐群落和乡土植物群落功能多样性的差异

由图 2 可以看出, 在草原带, 刺槐群落和乡土植物群落 FD_{iv} 指数无显著差异, 刺槐群落其余功能多样性指数均显著小于乡土植物群落功能多样性指数。在森林草原带, 刺槐群落功能离散度二次熵指数 Rao 指数显著大于乡土植物群落, 功能均匀度 FE_{ve} 显著小于乡土植物群落, 其余功能多样性指数均无显著差异。刺槐引入后, 植物群落功能多样性指数下降, 表明在草原带和森林草原带刺槐引种对植物群落功能多样性影响较大。在森林带, 刺槐群落与乡土植物群落功能丰富度指数 FR_{ic} 、功能均匀度指数 FE_{ve} 、功能分离度指数 FD_{iv} 无显著差异, 其余指数表现为刺槐群落显著高于乡土植物群落, 表明刺槐引入后, 植物群落功能多样性没有降低。

总的来说, 在森林草原带和草原带, 刺槐的引入显著降低了植物群落功能多样性, 在森林带则提高了植物群落功能多样性。

3 讨论

大量研究表明, 外来物种往往具有与乡土植物不同的性状特征, 多具有较强的资源竞争力^[32], 能够对乡土植物群落的物种组成、功能结构产生重要影响。这种影响主要包括两个方面, 一方面外来植物会影响生态系统非生物因素: 包括光照、土壤水分、养分, 外来物种会通过对这些资源的竞争影响到系统的水分养分循环等, 进而影响到群落的结构与

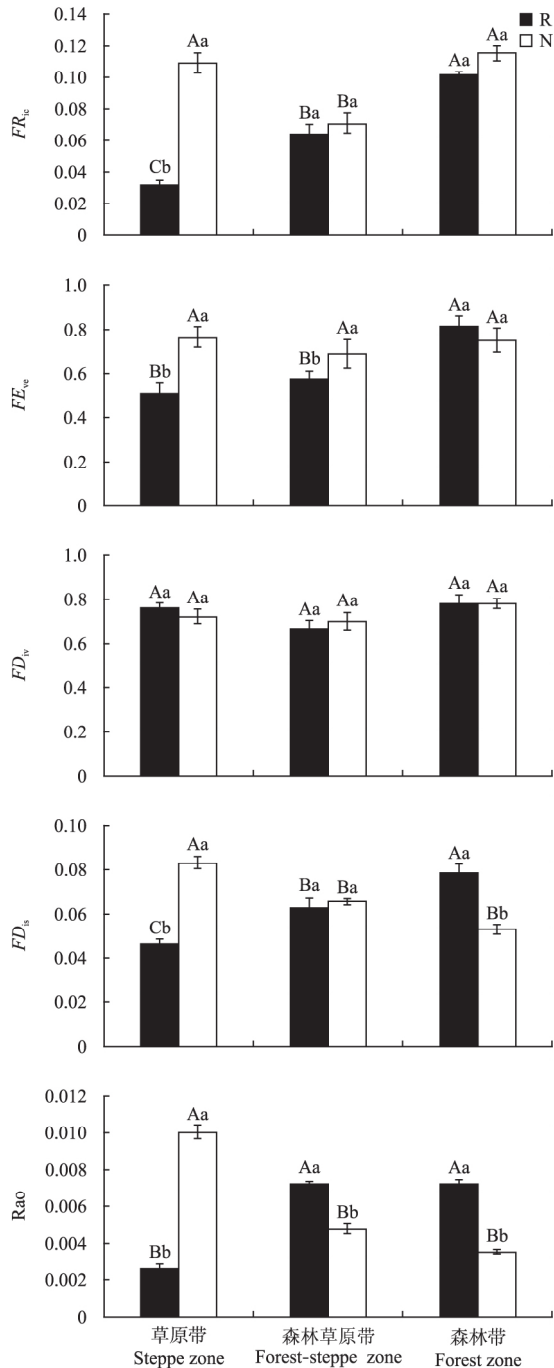


图2 刺槐群落与乡土植物群落功能多样性

Fig.2 Plant functional diversity of *Robinia pseudoacacia* and native plant communities.

功能^[33].如云南的桉树(*Eucalyptus robusta*)引种后大量消耗地下水,改变了水分循环^[34];王红霞等^[35]研究发现,相比乡土植物群落,刺槐具有较强的水分吸收能力,会显著降低林下水分含量.另一方面,外来植物的引入会影响生态系统的生物因素如土壤动物、微生物等,这些生物因素的改变会反馈到植物生长过程中,进而改变植物群落功能结构.如外来种紫

茎泽兰(*Eupatorium adenophora*)的引入直接或间接地改变了动植物和微生物群落多样性^[36].但在不同的环境梯度下,外来物种对植物群落结构与功能影响的大小和方向具有复杂性.如Castro-Díez等^[3]研究发现,2个岛屿的同一种外来物种对植物群落功能性状、功能多样性的影响有所差异.因此,在研究外来物种对乡土植物群落功能结构的影响时,必须考虑这种影响在不同环境梯度下的变化及其原因.在本研究中,刺槐在不同的植被带对乡土植物群落功能结构的影响截然不同.在草原带和森林草原带,刺槐的引入显著降低了植物群落功能多样性,在森林带,则提高了植物群落功能多样性,因此刺槐对乡土植物群落功能结构的影响具有环境梯度效应.

刺槐引入对植物群落功能结构的影响差异,可能与植物功能性状多具有可塑性以及刺槐的耗水性有关.不同性状的可塑性不同,可随环境梯度变化完成对环境的响应与适应^[7].本研究表明,随环境梯度变化(植被带不同),刺槐群落叶碳、叶氮、叶磷无显著变化,但比叶面积随环境梯度变化规律明显.在森林带最大,森林草原带次之,草原带最小,叶组织密度变化规律相反.这表明,刺槐作为耗水能力较强的乔木,要适应较为干旱的草原带环境,可能会牺牲生长成本,投入更多的光合产物用于防卫功能的构建,从而抑制刺槐自身的生长^[37],表现为比叶面积较小,叶组织密度较大,这可能是小老树形成的重要原因之一.但在环境适宜乔木生长的森林带,因水分养分条件能够较好地满足刺槐的正常生长,刺槐长势较好,这可能是森林带植物群落功能多样性较高的原因之一.

另一方面,刺槐引入对植物群落功能结构影响有差异,可能与刺槐与乡土群落的性状差异以及生物相互作用过程有关.刺槐引入乡土植物群落之后,与乡土植物群落之间产生生物竞争作用,刺槐作为豆科植物和乔木,与乡土植物相比,不仅具有固氮作用^[37],且具有更高的叶碳含量、叶磷含量和比叶面积,具有更强的水分养分竞争能力^[35],可能会抑制乡土植物的生长获得竞争优势.但在不同环境梯度下,刺槐与乡土物种之间的生物竞争程度有差异.在森林带,由于水分养分条件较好,刺槐并不构成对其他物种的抑制.相反,群落物种较为丰富,群落性状由刺槐与多种物种贡献,这些共存物种间的生态位分化会促使性状趋异^[38],这可能是促进植物群落功能多样性改善的原因之一.但在草原带和森林草原带,虽然刺槐为适应环境牺牲了一定的生长成本,自

身生长受到抑制,但并不意味着刺槐对乡土植物的竞争优势的丧失。王红霞等^[35]研究表明,即使在草原带和森林草原带,刺槐依然保持对乡土植物的竞争优势,并对后者产生抑制作用。在森林草原带和草原带,随着干旱程度的加剧,刺槐对水分养分消耗大,林下土层干化,刺槐对林下植被的生长抑制明显,导致林下植被发育较差,物种单一。根据质量比例假说^[39],草原带和森林草原带人工刺槐林的群落功能性状主要由占有优势的刺槐贡献,CWM值主要由刺槐性状决定。根据功能多样性计算原理,功能性状的多度分布在性状空间中的离散程度越高,群落生态位互补程度越高^[30],因而在草原带和森林草原带,物种组成较为简单的刺槐群落总体来说功能离散度、丰富度、均匀度均较小,表明刺槐的引入降低了群落功能多样性,森林带则相反。而功能离散度二次熵指数 Rao 指数高往往表明,群落中物种具有较大的功能性状差异^[40],因此,森林草原带的刺槐群落 Rao 指数较高,可能是刺槐(乔木)与林下草本植物性状相差较大造成的。

本研究表明,单以局部地区的研究评价刺槐引种的影响是存在风险的。在黄土高原植被恢复重建引入外来物种的过程中,不仅应该考虑物种对环境的适应性及其对当地植物群落功能结构和生态系统的影响,还应该考虑这种影响随环境梯度的差异性,从而对不同环境梯度下刺槐的种植管理进行区别对待。

参考文献

- [1] Richardson DM, Pyšek P, Rejmánek M, et al. Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity & Distributions*, 2000, **6**: 93–107
- [2] Sala OE, Wall DH. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 2000, **287**: 1770
- [3] Castro-Díez P, Pauchard A, Traveset A, et al. Linking the impacts of plant invasion on community functional structure and ecosystem properties. *Journal of Vegetation Science*, 2016, **27**: 1233–1242
- [4] Gaertner M, Breeyen AD, Hui C, et al. Impacts of alien plant invasions on species richness in Mediterranean-type ecosystems: A meta-analysis. *Progress in Physical Geography*, 2009, **33**: 319–338
- [5] Pyšek P, Jarošík V, Hulme PE, et al. A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems: The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. *Global Change Biology*, 2012, **18**: 1725–1737
- [6] Hejda M, Bello FD. Impact of plant invasions on functional diversity in the vegetation of central Europe. *Journal of Vegetation Science*, 2013, **24**: 890–897
- [7] Tilman D, Knops J, Wedin D, et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, **277**: 1300–1302
- [8] Martin H, Petr P, Vojtěch J. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 2009, **97**: 393–403
- [9] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, **91**: 299–305
- [10] Butterfield BJ, Suding KN. Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape. *Journal of Ecology*, 2013, **101**: 9–17
- [11] Finegan B, Peña-Claros M, Oliveira A, et al. Does functional trait diversity predict above-ground biomass and productivity of tropical forests? Testing three alternative hypotheses. *Journal of Ecology*, 2015, **103**: 191–201
- [12] Lyu T-T (吕亭亭), Wang P (王平), Yan H (燕红), et al. Relationship between functional diversity and productivity in meadow and marsh plant communities. *Chinese Journal of Plant Ecology (植物生态学报)*, 2014, **38**(5): 405–416 (in Chinese)
- [13] Filella I, Penuelas J. Partitioning of water and nitrogen in co-occurring Mediterranean woody shrub species of different evolutionary history. *Oecologia*, 2003, **137**: 51–61
- [14] Kong B-B (孔彬彬), Wei X-H (卫欣华), Du J-L (杜家丽), et al. Effects of clipping and fertilization on the temporal dynamics of species diversity and functional diversity and their relationships in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology (植物生态学报)*, 2016, **40**(3): 187–199 (in Chinese)
- [15] Mouchet MA, Villéger S, Mason NWH, et al. Functional diversity measures: An overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, 2010, **24**: 867–876
- [16] Lu X-H (路兴慧), Zang R-G (臧润国), Ding Y (丁易), et al. Effects of tending on the functional traits and functional diversity of woody plants in a secondary tropical lowland rain forest. *Biodiversity Science (生物多样性)*, 2015, **23**(1): 79–88 (in Chinese)
- [17] Han E-X (韩恩贤), Liu T-Y (刘天毅). A study on the relations between the growth of *Robinia pseudoacacia* and the situations of moisture and heat capacity in different site types of Loess Plateau. *Shaanxi Forest Science and Technology (陕西林业科技)*, 1989(1): 9–13 (in Chinese)
- [18] Guo X-P (郭小平), Zhu J-Z (朱金兆), Yu X-X (余新晓), et al. The preliminary discussion on reforming the low yield locust in Loess Plateau. *Research of Soil and Water Conservation (水土保持研究)*, 1998, **5**(4): 75–82 (in Chinese)
- [19] Han R-L (韩蕊莲), Hou Q-C (侯庆春). An analysis of genesis of small aged trees on the Loess Plateau. *Agricultural Research in the Arid Areas (干旱地区农业研*

- 究), 1996, **14**(4): 104–108 (in Chinese)
- [20] Yu X-X (余新晓), Chen L-H (陈丽华). The counter measures to combat small but old trees in loess area of West Shanxi. *Journal of Arid Land Resources and Environment* (干旱区资源与环境), 1996, **10**(1): 81–86 (in Chinese)
- [21] Zhao Z-F (赵陟峰). Study on the Ecological Benefits of Black Locust Plantation in Hilly and Gully Regions on Loess Plateau of Semi-arid Area. Master Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2009 (in Chinese)
- [22] Deng L (邓磊), Zhang W-H (张文辉). Natural development pattern of *Robinia pseudoacacia* plantations in loess hilly region. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 2010, **46**(12): 15–22 (in Chinese)
- [23] Wang J (王婧), Wen Z-M (温仲明), Zhang C-M (张春梅), et al. Height variations and assembly of plant communities in Yanhe Basin. *Bulletin of Soil and Water Conservation* (水土保持通报), 2011, **31**(2): 181–185 (in Chinese)
- [24] Qi D-H (戚德辉), Wen Z-M (温仲明), Yang S-S (杨士梭), et al. Trait-based responses and adaptation of *Artemisia sacrorum* to environmental changes. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2015, **26**(7): 1921–1927 (in Chinese)
- [25] Bao S-D (鲍士旦). Soil and Agro-chemistry Analysis. 3rd Ed. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese)
- [26] Ren Y-X (任一星). Functional Diversity Research of Typical Forest Communities in the Mountainous Area of Beijing. Master Thesis. Beijing: Beijing Forestry University, 2012 (in Chinese)
- [27] Mason NWH, Setälä H. Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, **111**: 112–118
- [28] János P, Dénes S. On dendrogram-based measures of functional diversity. *Oikos*, 2006, **115**: 179–185
- [29] Díaz S, Cabido M. Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, **16**: 646–655
- [30] Villéger S, Mason NWH, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, **89**: 2290–2301
- [31] Botta-Dukát Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 2005, **16**: 533–540
- [32] Huang Q-Q (黄乔乔), Shen Y-D (沈奕德), Li X-X (李晓霞), et al. Research progress on the distribution and invasiveness of alien invasive plants in China. *Ecology and Environmental Sciences* (生态环境学报), 2012, **21**(5): 977–985 (in Chinese)
- [33] Peng S-L (彭少麟), Xiang Y-C (向言词). The invasion of exotic plants and effects of ecosystems. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 1999, **19**(4): 560–568 (in Chinese)
- [34] Qing H (卿华). Study on the Community Structure of Eucalyptus Plantation in Yunnan and Its Impact on Ecological Environment. Master Thesis. Kunming: Kunming University of Science and Technology, 2007 (in Chinese)
- [35] Wang H-X (王红霞), Wen Z-M (温仲明), Gao G-X (高国雄), et al. Comparative studies on plant functional traits of leaf and fine root between *Robinia pseudoacacia* and local plant community in hilly-gully region of the loess plateau, China. *Research of Soil and Water Conservation* (水土保持研究), 2016, **23**(1): 1–7 (in Chinese)
- [36] Zhang H-Y (张红玉). Invasive effect of *Ageratina adenophora* on biological community structure and its diversity. *Journal of West China Forestry Science* (西部林业科学), 2013, **42**(4): 104–109 (in Chinese)
- [37] Song G (宋光), Wen Z-M (温仲明), Zheng Y (郑颖), et al. Relationships between plant functional traits of *Robinia pseudoacacia* and meteorological factors in Loess Plateau, North Shaanxi, China. *Research of Soil and Water Conservation* (水土保持研究), 2013, **20**(3): 125–130 (in Chinese)
- [38] Mason NWH, Bello FD, Dolezal J, et al. Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 2011, **99**: 788–796
- [39] Grime JP. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 1998, **86**: 902–910
- [40] Wang Q-Q (王茜茜), Long W-X (龙文兴), Yang X-B (杨小波), et al. Patterns of plant diversity within and among three tropical cloud forest communities in Hainan Island. *Chinese Journal of Plant Ecology* (植物生态学报), 2016, **40**(5): 469–479 (in Chinese)

作者简介 朱朵菊,女,1992年生,硕士研究生.主要从事植物功能生态研究. E-mail: duojuzhu@163.com

责任编辑 孙菊

朱朵菊,温仲明,张静,等.外来物种刺槐对黄土丘陵区植物群落功能结构的影响.应用生态学报,2018,29(2):459–466
Zhu D-J, Wen Z-M, Zhang J, et al. Effects of alien species *Robinia pseudoacacia* on plant community functional structure in hilly-gully region of Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, **29**(2): 459–466 (in Chinese)