

黄河三角洲生态系统多功能性与不同维度植物多样性的关系研究

张文馨¹, 衣世杰², 范小莉¹, 张学峰³, 刘幸红¹, 房用¹,
马海林¹, 刘方春¹, 梁玉¹

(1. 山东省林业科学研究院, 山东 济南 250014; 2. 自然资源部第一海洋研究所, 山东 青岛 266061;
3. 山东省国土空间规划院, 山东 济南 250014)

摘要:生物多样性是生态系统多功能性的重要驱动因素, 生态系统生物多样性与多功能性之间的关系是近年来生态学研究热点。以往研究主要集中在预测物种丰富度如何影响生态系统多功能性, 而不同维度生物多样性对生态系统多功能性的影响机制仍然不清楚。研究黄河三角洲不同维度生物多样性、环境因素和生态系统多功能性及其之间的关系, 结果表明, 黄河三角洲生态系统多功能性同时受环境因素和生物多样性因素的影响, 但是, 生物多样性在维持生态系统多功能性上的相对贡献明显高于环境因素; 植物群落的物种丰富度、物种均匀度、谱系多样性和功能离散指数分别与生态系统多功能性显著正相关, 而谱系亲缘关系指数和植物性状群落权重平均值对生态系统多功能性并无显著影响, 这说明与分类多样性和谱系多样性相比, 植物群落功能多样性的增加能够更有效地提升生态系统多功能性; 丰富的植物功能多样性是维持黄河三角洲高水平生态系统多功能性的关键, 黄河三角洲生态系统多功能性的维持主要受互补效应的驱动。

关键词: 植物群落; 分类多样性; 谱系多样性; 功能多样性; 生态系统多功能性
中图分类号: X176 **文献标识码:** A **文章编号:** 1672-5948(2023)01-001-08

由于人类活动的影响, 生物多样性水平正在以前所未有的速度降低^[1-2]。生物多样性对维持生态系统进程和功能的发挥起着至关重要的作用^[3]。生物多样性与生态系统功能之间的关系是近几十年来生态学研究的核心问题^[4-6]。生物多样性与生态系统功能间关系的研究最早出现在达尔文时代, 对比英国贝德福德郡单作和混种对植物生产力的影响发现, 物种多样性水平越高, 干草的产量越大^[7]。大量生物多样性与单一生态系统功能关系的研究表明, 生物多样性丧失可能会损害自然生态系统功能, 降低生态系统提供服务的质量和数量^[4,8-9]。随着对生物多样性与生态系统功能间关系研究的深入, 研究者逐步意识到生态系统可以同时提供多种生态功能, 即生态系统的多功能性^[10], 了解生物多样性如何影响生态系统多功能性已经成为生态学 and 自然保护的重要课题。

生物多样性可以分为分类多样性、功能多样性和谱系多样性^[11]。因为分类多样性较易获取, 所以生物多样性与生态系统多功能性之间关系的研究多数是探索物种丰富度与生态系统功能的关系。越来越多的证据表明, 生物多样性对功能的重要性能够通过功能性状、生态位和生态间相互作用的多样性更好地展现出来^[12-13]。植物功能性状是指植物在形态、物候和生理等方面的特征, 反映了植物对环境变化的响应, 影响着生态系统的过程和功能^[14], 可能比分类多样性能更好地预测生态系统功能^[15]。植物的生态位常常表现出谱系保守现象, 亲缘关系相近的物种通常具有相似的功能属性和生态特性, 谱系多样性可能压缩了生物多样性功能上的重要信息^[16]。因此, 将谱系多样性与功能多样性相结合, 能够更加深入地揭示生态和进化过程对生态系统多功能性的调节作

收稿日期: 2022-04-29; 修订日期: 2022-07-10

基金项目: 山东省自然科学基金项目(ZR2017BC090)和山东省农业科技资金(林业科技创新)项目(2019LY010和2019LY004)资助。

作者简介: 张文馨(1989-), 女, 山东省济南人, 博士, 高级工程师, 从事植物生态学研究。E-mail: zhangwenxin_508@163.com

用,可以为探索生态系统多功能性的维持机制提供新视角。

黄河三角洲是中国暖温带面积最大、最完整的河口新生湿地生态系统,其具有独特的生态环境,生境时空异质性强,植物群落演替序列完整^[7]。本研究以黄河三角洲国家级自然保护区为研究区,对黄河三角洲植物群落进行野外调查,探究生境变化条件下植物群落多样性和生态系统多功能性的变化规律,分析不同维度生物多样性(分类多样性、谱系多样性和功能多样性)指标与生态系统多功能性指标之间关系的差异,为今后黄河三角洲生态系统功能的提升和生态环境的改善提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区

本研究以黄河三角洲国家级自然保护区(37°35'N~38°12'N, 118°33'E~119°20'E)为研究区。该区域气候属暖温带季风大陆性气候,年平均气温为12.1℃,年降水量为551.6mm,夏季降水量占年降水量的63.9%;年日照时数为2759.66h。在成陆过程中,黄河三角洲不断受到黄河泛滥改道、海岸线变迁和海水侵袭等多种因素的影响,其绝大部分是近百年新淤积形成的。黄河三角洲土壤以滨海盐土和滨海潮土为主,土壤盐渍化严重,土壤组成以泥沙为主,养分含量低。野生植被以盐生植被为主,植物群落物种组成简单。在黄河三角洲国家级自然保护区中,草本植物以菊科(Asteraceae)、禾本科(Poaceae)、豆科(Fabaceae)和藜科(Chenopodiaceae)物种居多,其代表物种为盐地碱蓬(*Suaeda salsa*)、芦苇(*Phragmites australis*)、中亚滨藜(*Atriplex centralasiatica*)、獐毛(*Aeluropus sinensis*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、白茅(*Imperata cylindrica*)和茵陈蒿(*Artemisia capillaris*)等,木本植物主要为怪柳(*Tamarix chinensis*)、旱柳(*Salix matsudana*)和刺槐(*Robinia pseudoacacia*)等。

1.2 调查样地选择、样方设置和植物调查方法

在2019年9月3日至29日,在研究区开展了植物群落野外调查。依据前期在研究区的调查基础和积累的经验,在保证样方的土壤含盐量和含水量之间形成梯度的基础上,尽量在植物群落物种组成、结构和生境相对均匀的区域,选择调查样地。

在研究区中,共选择了53处调查样地。在每

处调查样地,设置规格为10m×10m的正方形大样方1个。在研究区中,共设置大样方53个。在每个大样方的四角和中心,分别布设1个规格为1m×1m的小样方,共布设5个小样方。

在进行植物群落调查时,记录小样方内所有植物物种的名称;测量和记录每种植物的多度和高度;刈割每个小样方内的所有植物的地上部分,带回实验室。在实验室中,测定所有植物的地上生物量。以植物的地上生物量表征植物群落的生产力功能。

植物叶片功能性状测定。在每个小样方中,采集各物种的5~10株典型植株,在每株上取的3~5片健康且成熟的叶片。利用叶片测厚仪,测定叶片厚度。利用扫描仪和Image J软件,测定叶片面积。利用烘干箱,烘干叶片。利用电子天平,测定叶片干质量。

1.3 土壤样品采集和测定方法

以土壤电导率和含水量表征土壤盐分和水分;以土壤有机碳含量表征土壤有机碳储蓄功能;以土壤全氮、全磷、有效氮和有效磷含量表征土壤的养分循环功能。

在每个小样方中,采集0~20cm深度的土壤样品3份,将其混合均匀,装入自封袋中,带回实验室。

在实验室中,利用电导率仪,测定土壤样品的电导率;采用烘干法,测定土壤样品的含水量;采用重铬酸钾氧化外加加热法,测定土壤样品的有机碳含量;采用凯氏定氮法,测定土壤样品的全氮含量;采用氢氧化钠熔融—钼锑抗比色法,测定土壤样品的全磷含量;采用碱解扩散法,测定土壤样品的有效氮含量;采用碳酸氢钠浸提—钼锑抗比色法,测定土壤样品的有效磷含量。

1.4 指数选择、计算和数据分析方法

1.4.1 物种多样性指数选择和计算

选择物种丰富度和Pielou均匀度指数,分析植物群落的多样性。植物群落的物种丰富度和Pielou均匀度指数的计算方法详见文献[18]。

1.4.2 谱系多样性指数选择和计算

整理出记录的所有植物物种的名录,以种子植物谱系树“Phytophylo”作为谱系树骨架^[9]。Faith指数为植物群落中所有物种对间的进化距离,以Faith指数指示植物群落的谱系多样性。利用PhyloCom软件,计算Faith指数。

以亲缘关系指数(net relatedness index, NRI)表征植物群落的谱系结构,其计算公式详见文献

[20]。亲缘关系指数为正值表示谱系距离观测值小于零假设期望值,植物群落结构呈现谱系聚集;亲缘关系指数为负值表示谱系距离观测值大于零假设期望值,植物群落结构呈现谱系分散^[20]。

1.4.3 功能多样性指数选择和计算

功能多样性影响生态系统功能的机制存在两种假说,即“质量比假说”和“多样性假说”。“质量比假说”认为,优势物种的功能性状决定了生态系统功能的变化^[21]。“多样性假说”认为,物种间功能性状的差异使种间资源生态位重叠减少,资源利用率增加,从而增强了生态系统功能^[22]。在本研究中,“质量比假说”以群落加权性状平均值来表征功能多样性,其计算公式详见文献[23];“多样性假说”以多维功能离散度指数来表征功能多样性,其计算公式详见文献[24]。

1.4.4 生态系统多功能性指数及其计算

植物群落主要的生态系统功能通过植物地上生物量、土壤有机碳含量、土壤全氮含量、土壤全磷含量、土壤有效氮含量和土壤有效磷含量来表征。采用简单且直观的平均值方法,以生态系统多功能性指数量化生态系统多功能性,其计算公式详见文献[25]。

1.4.5 统计分析

采用 Pearson 相关性分析和回归分析方法,研究环境因素、生物多样性与生态系统多功能性之间的关系。

采用随机森林方法,分析不同生物多样性影响生态系统功能的相对重要性。随机森林方法可以克服传统统计方法基于共线性和独立性等前提假设的限制。

依据均方误差增加值判断预测变量的相对重要性,通过对每一个预测变量随机赋值,如果该预测变量更为重要,那么其值被随机替换后,模型预测的误差会增大。因此,该值越大,表示该变量的重要性越大^[26]。

采用方差分解方法,分析环境因素和生物多样性因素在维持生态系统功能上的相对贡献^[27]。

利用 R 3.5.1 软件,完成以上统计分析。

2 结果与分析

2.1 生物多样性和生态系统多功能性沿生境梯度的变化规律

在野外调查中,共记录 12 目 20 科 80 种植物

(表 1)。其中,盐地碱蓬、芦苇、柽柳等为优势物种,盐地碱蓬群落、芦苇-盐地碱蓬群落、芦苇群落、白茅群落和獐毛群落等为主要植物群落。

对调查样地的环境因素、植物群落多样性指数和生态系统功能性指数进行 Pearson 相关性分析,结果显示,土壤电导率分别与土壤含水量、物种丰富度、Faith 指数、叶片厚度群落加权平均值、叶面积群落加权平均值、植物高度群落加权平均值、土壤有机碳含量、植物地上生物量、生态系统多功能性指数显著相关(表 2)。

线性回归分析结果表明,随着土壤电导率的增大,物种丰富度、Faith 指数、叶面积的群落加权平均值、植物高度的群落加权平均值都显著减小($n=53, p<0.001, R^2$ 分别为 0.2971、0.2342、0.2823、0.2691),而叶片厚度的群落加权平均值显著增大($n=53, p<0.001, R^2=0.3419$)。随着土壤含水量的增大,植物群落物种丰富度($n=53, p<0.05, R^2=0.0938$)和植物高度的群落加权平均值($n=53, p<0.01, R^2=0.1763$)都显著增大。

随着土壤电导率的增大,生态系统多功能性指数显著减小($n=53, p<0.05, R^2=0.1139$)。随着土壤含水量的增大,生态系统多功能性指数显著增大($n=53, p<0.05, R^2=0.0783$)。

在生态系统单一功能中,土壤有机碳含量(表征土壤碳储蓄功能)、植物地上生物量(表征植物群落生产力功能)分别与土壤电导率(表征土壤盐分)显著负相关;而土壤有机碳含量、植物地上生物量、土壤氮和磷含量(表征土壤养分循环功能)都与土壤含水量不相关。

2.2 生态系统生物多样性与多功能性的关系

物种丰富度($n=53, p<0.001, R^2=0.2442$)、Pielou 均匀度指数($n=53, p<0.05, R^2=0.1149$)、Faith 指数($n=53, p<0.001, R^2=0.2042$)、功能离散指数($n=53, p<0.001, R^2=0.2742$)分别与生态系统多功能性指数显著正相关,而谱系亲缘关系指数和群落性状加权平均值对生态系统多功能性无显著影响(见表 2)。

2.3 不同生物多样性对生态系统多功能性的重要性

随机森林方法的分析结果显示,功能离散度指数、物种丰富度、Faith 指数、叶片厚度的群落加权平均值、Pielou 均匀度指数、植物高度的群落加权平均值、比叶面积的群落加权平均值、亲缘关系

表1 2019年9月研究区调查样地中的植物物种名录

Table 1 List of plant species at survey sites in the study area in September 2019

目/科/物种名称	目/科/物种名称	目/科/物种名称
一 禾本目 POALES	五 锦葵目 MALVALES	十 茄目 SOLANALES
(一)香蒲科 Typhaceae	(九)锦葵科 Malvaceae	(十八)茄科 Solanaceae
1 香蒲 <i>Typha orientalis</i>	28 苘麻 <i>Abutilon theophrasti</i>	51 打碗花 <i>Calystegia hederacea</i>
2 小香蒲 <i>Typha minima</i>	六 十字花目 BRASSICALES	52 龙葵 <i>Solanum nigrum</i>
(二)莎草科 Cyperaceae	(十)十字花科 Brassicaceae	十一 唇形目 LAMIALES
3 扁秆蔗草 <i>Bolboschoenus planiculmis</i>	29 独行菜 <i>Lepidium apetalum</i>	(十九)车前科 Plantaginaceae
4 具芒碎米莎草 <i>Cyperus microiria</i>	30 沼生蔊菜 <i>Rorippa palustris</i>	53 车前 <i>Plantago asiatica</i>
5 碎米莎草 <i>Cyperus iria</i>	七 石竹目 CARYOPHYLLALES	54 大车前 <i>Plantago major</i>
6 头状穗莎草 <i>Cyperus glomeratus</i>	(十一)马齿苋科 Portulacaceae	十二 菊目 ASTERALES
(三)禾本科 Poaceae	31 马齿苋 <i>Portulaca oleracea</i>	(二十)菊科 Asteraceae
7 白茅 <i>Imperata cylindrica</i>	(十二)柽柳科 Tamaricaceae	55 小蓬草 <i>Erigeron canadensis</i>
8 稗 <i>Echinochloa crus-galli</i>	32 柽柳 <i>Tamarix chinensis</i>	56 一年蓬 <i>Erigeron annuus</i>
9 西来稗 <i>Echinochloa crusgalli</i> var. <i>zelayensis</i>	(十三)白花丹科 Plumbaginaceae	57 狗娃花 <i>Aster hispidus</i>
10 荻 <i>Triarrhena sacchariflora</i>	33 补血草 <i>Limonium sinense</i>	58 鬼针草 <i>Bidens pilosa</i>
11 假苇拂子茅 <i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	(十四)蓼科 Polygonaceae	59 牡蒿 <i>Artemisia japonica</i>
12 狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	34 酸模叶蓼 <i>Polygonum lapathifolium</i>	60 野艾蒿 <i>Artemisia lavandulifolia</i>
13 金色狗尾草 <i>Setaria pumila</i>	35 习见蓼 <i>Polygonum plebeium</i>	61 茵陈蒿 <i>Artemisia capillaris</i>
14 虎尾草 <i>Chloris virgata</i>	36 齿果酸模 <i>Rumex dentatus</i>	62 猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>
15 芦苇 <i>Phragmites australis</i>	(十五)苋科 Amaranthaceae	63 黄花蒿 <i>Artemisia annua</i>
16 马唐 <i>Digitaria sanguinalis</i>	37 滨藜 <i>Atriplex patens</i>	64 青蒿 <i>Artemisia caruifolia</i>
17 牛筋草 <i>Eleusine indica</i>	38 中亚滨藜 <i>Atriplex centralasiatica</i>	65 刺儿菜 <i>Cirsium arvense</i> var. <i>integrifolium</i>
18 獐毛 <i>Aeluropus sinensis</i>	39 地肤 <i>Bassia scoparia</i>	66 薊 <i>Cirsium japonicum</i>
二 豆目 FABALES	40 碱蓬 <i>Suaeda glauca</i>	67 碱菀 <i>Tripolium pannonicum</i>
(四)豆科 Fabaceae	41 盐地碱蓬 <i>Suaeda salsa</i>	68 苣荬菜 <i>Sonchus arvensis</i>
19 草木樨 <i>Melilotus officinalis</i>	42 藜 <i>Chenopodium album</i>	69 长裂苦苣菜 <i>Sonchus brachyotus</i>
20 野大豆 <i>Glycine soja</i>	43 小藜 <i>Chenopodium ficifolium</i>	70 苦苣菜 <i>Sonchus oleraceus</i>
21 甘草 <i>Glycyrrhiza uralensis</i>	44 灰绿藜 <i>Oxybasis glauca</i>	71 苦苣菜 <i>Ixeris polycephala</i>
三 蔷薇目 ROSALES	45 皱果苋 <i>Amaranthus viridis</i>	72 中华苦苣菜 <i>Ixeris chinensis</i>
(五)蔷薇科 Rosaceae	46 猪毛菜 <i>Kali collinum</i>	73 鳢肠 <i>Eclipta prostrata</i>
22 朝天委陵菜 <i>Potentilla supina</i>	八 龙胆目 GENTIANALES	74 乳苣 <i>Lactuca tatarica</i>
23 委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>	(十六)夹竹桃科 Apocynaceae	75 欧亚旋覆花 <i>Inula britannica</i>
(六)大麻科 Cannabaceae	47 鹅绒藤 <i>Cynanchum chinense</i>	76 蒙古鸦葱 <i>Takhtajianantha mongolica</i>
24 葎草 <i>Humulus scandens</i>	48 罗布麻 <i>Apocynum venetum</i>	77 鸦葱 <i>Takhtajianantha austriaca</i>
四 金虎尾目 MALPIGHIALES	49 萝藦 <i>Cynanchum rostellatum</i>	78 紫菀 <i>Aster tataricus</i>
(七)杨柳科 Salicaceae	九 紫草目 BORAGINALES	79 钻叶紫菀 <i>Aster subulatus</i>
25 旱柳 <i>Salix matsudana</i>	(十七)紫草科 Boraginaceae	80 马兰 <i>Aster indicus</i>
(八)大戟科 Euphorbiaceae	50 砂引草 <i>Tournefortia sibirica</i>	
26 地锦草 <i>Parthenocissus tricuspidata</i>		
27 通奶草 <i>Euphorbia hypericifolia</i>		

指数、叶面积的群落加权平均值的均方误差增加值分别为 10.78%、9.53%、7.85%、7.60%、7.25%、4.81%、2.60%、-1.65%、-2.11%，依次减小。功能离散度指数、物种丰富度、Faith 指数对维持生态系

统多功能性的重要性较大。

2.4 环境和生物多样性因素对生态系统多功能性的相对贡献

方差分析结果表明，生态系统多功能性同时

表2 研究区调查样地的植物群落多样性指数、环境因素、生态系统多功能指数之间的Pearson相关系数

Table 2 Pearson correlation coefficients between diversity indexes of plant communities, and environmental factors, and ecosystem multifunctional index of survey sites in the study area

	电导率	含水量	物种丰富度	均匀度指数	Faith指数	亲缘关系指数	功能离散指数	叶片厚度	叶面积	比叶面积	植物高度	有机碳含量	地上生物量	氮和磷含量
电导率	1.00													
含水量	-0.33*	1.00												
丰富度	-0.55**	0.31*	1.00											
均匀度指数	-0.03	-0.03	0.36**	1.00										
Faith指数	-0.48**	0.25	0.87**	0.27	1.00									
亲缘关系指数	0.07	0.14	-0.14	0.04	-0.46**	1.00								
功能离散指数	-0.01	0.09	0.24	0.80**	0.30*	-0.17	1.00							
叶片厚度	0.58**	-0.16	-0.26	0.01	-0.11	-0.17	0.17	1.00						
叶面积	-0.53**	0.07	0.22	-0.15	0.14	0.08	-0.28*	-0.69**	1.00					
比叶面积	-0.06	-0.12	0.40**	0.37**	0.23	0.25	0.02	-0.02	-0.12	1.00				
植物高度	-0.52**	0.42**	-0.04	-0.16	-0.02	0.00	-0.07	-0.37**	0.30*	-0.41**	1.00			
有机碳含量	-0.31*	0.07	0.43**	0.37**	0.38**	-0.18	0.37**	0.03	0.14	0.14	0.05	1.00		
地上生物量	-0.41**	0.26	0.46**	0.33*	0.42**	-0.25	0.46**	-0.07	-0.06	0.07	0.29*	0.19	1.00	
氮和磷含量	-0.18	0.26	0.34*	0.19	0.31*	-0.15	0.40**	0.09	0.01	-0.18	0.12	0.49**	0.22	1.00
多功能性指数	-0.34*	0.28*	0.49**	0.34*	0.45**	-0.23	0.52**	0.05	0.03	-0.07	0.18	0.69**	0.50**	0.92**

注:电导率—土壤电导率;含水量—土壤含水量;均匀度指数—Pielou均匀度指数;Faith指数—谱系多样性Faith指数;亲缘关系指数—谱系亲缘关系指数;叶片厚度—叶片厚度群落加权平均值;叶面积—叶面积群落加权平均值;比叶面积—比叶面积群落加权平均值;植物高度—植物高度群落加权平均值;有机碳含量—土壤有机碳含量;地上生物量—植物地上生物量;氮和磷含量—土壤氮和磷含量;多功能性指数—生态系统多功能性指数;右上角标有*和**的数据分别通过了 $p < 0.05$ 和 $p < 0.01$ 的显著性检验。

受环境因素和生物多样性因素的影响,但是,生物多样性因素在维持生态系统多功能性上的相对贡献明显高于环境因素。生物多样性单独解释了生态系统多功能性变异的28.2%,环境因素单独解释了生态系统多功能性变异的0.9%,二者的共同解释率为10.2%。

3 讨论

本研究探讨了不同维度植物多样性(分类多样性、功能多样性、谱系多样性)和生态系统多功能性之间的关系,结果显示,植物群落的物种丰富度、Pielou均匀度指数、谱系多样性Faith指数和功能多样性离散指数对生态系统多功能性都具有显著的积极作用,表明植物群落的分类多样性、谱系多样性和功能多样性水平的提高都能促进生态系统多功能性的提高,而其中最能解释生态系统多功能性的生物多样性因素为植物功能多样性,其次为分类多样性。

物种比较丰富的植物群落具有较高的生态系

统多功能性,这已经在许多生态系统中得到了证实^[25,28-29]。植物群落物种丰富度和生态系统多功能性的积极关系是由于多个物种在资源有限的群落中共存时,生态位之间的差异和互补,致使具有更多物种的生态系统可以更充分地利用资源,从而增加生态系统的多功能性^[30-31]。另外,本研究发现,植物群落均匀度水平的提高在一定程度上也提高了生态系统多功能性,在刈割、围封和放牧的利用方式下,物种分布均匀的草原生态系统具有更高的多功能性^[32]。这是因为物种均匀分布能够使资源被充分利用,资源的互补性利用可以使生态系统多功能性增强。

与功能性状或谱系多样性相比,植物群落分类多样性不能完全代表生态位空间的利用情况。植物分类多样性与生态系统多功能性显著正相关,可能只是因为物种数量的增加而增加了植物功能性状的多样性增强。植物功能性状与植物的资源利用策略有关^[33]。在不同的空间和时间尺度上,具有不同性状值的共生物种可能利用不同的

资源,从而增加了植物群落总体的资源利用率^[34]。植物功能性状多样性能有效提高生态系统多功能性的结论在控制实验与野外调查实验中都得到了证实^[15,35-36]。水平高的功能多样性对生态系统功能的作用与资源获得率大、资源利用率大以及时间和空间生态位差异等有关^[37-38]。例如,增加植物性状的功能多样性,因植株的大小差异,使植物个体之间形成有规律和有间隔的空间分布^[39],这种空间分布可以使土壤渗透速率和异质性最大化^[40],使植物生长和生态系统功能最大化。莱州湾南部滨海湿地草甸生物多样性与生态系统单一功能生产力关系的研究结果显示,随着最大株高的群落加权性状平均值的增大,生产力显著提高,支持“质量比假说”,证明了选择效应对生态系统生产力的维持具有重要作用^[41]。然而,在本研究中,用来表征“质量比假说”的群落加权平均值对生态系统多功能性并无显著影响,而用于表征“多样性假说”的功能离散指数却对生态系统多功能性的维持具有重要性,这说明在同时考虑多种功能时,黄河三角洲生态系统功能的维持主要受互补效应的驱动。

谱系多样性反映了包含在植物群落内的大量进化历史信息 and 物种性状的谱系保守性,成为植物性状和生态位多样性的替代指数^[42]。谱系相关的植物类群往往具有相似的功能性状。通过对29个实验集合再分析发现,与物种多样性和功能多样性相比,植物谱系多样性能更好地预测生态系统功能^[43]。然而,在本研究中,植物谱系多样性对生态系统多功能性的解释力并没有优于功能多样性和分类多样性,这可能是由于谱系发育信号并不总是存在于与生态系统功能相关的功能性状中^[44]。当决定生态系统功能水平的性状在谱系上并不保守时,植物谱系多样性不能成为生态系统功能的良好预测指标。

研究发现,土壤含盐量是影响黄河三角洲植物群落多样性和生态系统多功能性的主要环境因素。随着土壤含盐量的增加,植物群落多样性和生态系统功能水平在降低。然而,环境因素对黄河三角洲生态系统多功能性的直接影响明显弱于植物群落多样性。土壤含盐量和含水量的变化可以直接影响植物群落多样性的变化,进而间接影响生态系统的多功能性。水土资源的不合理利用和海水入侵等人类活动和自然环境变化致使黄河

三角洲地区土壤出现盐碱化问题,对生物多样性和生态系统功能的维持造成较大威胁。未来,应该加强黄河三角洲地区土壤盐碱化的监测与治理,有效保护和提高黄河三角洲生态系统的生物多样性,以期为黄河三角洲生态系统功能的提升和高效利用提供基础保障。

4 结论

黄河三角洲生态系统的生物多样性因素对生态系统多功能性的影响明显强于环境因素,生物多样性对生态系统多功能性的维持至关重要。

与植物分类多样性和谱系多样性相比,黄河三角洲植物群落功能多样性水平的提高能够更有效地提升生态系统的多功能性,高水平的植物群落功能多样性是维持高水平生态系统多功能性的关键。

植物群落加权性状平均值的变化并没有对黄河三角洲生态系统多功能性产生显著影响。黄河三角洲生态系统多功能性的维持主要受互补效应的驱动,支持多样性假说理论。

本研究的不足之处在于只研究了单一营养类群(植物)多样性对生态系统功能的影响,自然生态系统中多种地上和地下生物之间的相互作用(例如动物、微生物)值得在未来研究中重点考虑。

参考文献

- [1]PEREIRA H M, LEADLEY P W, PROENCA V, *et al.* Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century[J]. *Science*, 2010, **330**: 1496-1501.
- [2]BARNOSKY A D, MATZKE N, TOMIYA S, *et al.* Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?[J]. *Nature*, 2011, **471**: 51-57.
- [3]HECTOR A, BAGCHI R. Biodiversity and ecosystem multifunctionality[J]. *Nature*, 2007, **448**: 188-190.
- [4]张全国, 张大勇. 生物多样性与生态系统功能:最新的进展与动向[J]. *生物多样性*, 2003, **11**(5): 351-363.
- [5]TILMAN D, ISBELL F, COWLES J. Biodiversity and ecosystem functioning[J]. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2014, **45**: 471-493.
- [6]徐炜, 马志远, 井新, 等. 生物多样性与生态系统多功能性:进展与展望[J]. *生物多样性*, 2016, **24**(1): 55-71.
- [7]HECTOR A, HOOPER R. Ecology: Darwin and the first ecological experiment[J]. *Science*, 2002, **295**: 639-640.
- [8]TILMAN D, THOMSON K T, LEHMAN C L. Plant diversity and ecosystem productivity: Theoretical considerations[J].

- Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 1997, **94**: 1857-1861.
- [9]CARDINALE B J, MATULICH K L, HOOPER D U, *et al.* The functional role of producer diversity in ecosystems[J]. American Journal of Botany, 2011, **98**: 572-592.
- [10]MANNING P, FONS V, SOLIVERES S, *et al.* Redefining ecosystem multifunctionality[J]. Nature Ecology & Evolution, 2018, **2**: 427-436.
- [11]BAGOUSSE-PINGUET Y L, SOLIVERES S, GROSS N, *et al.* Phylogenetic, functional, and taxonomic richness have both positive and negative effects on ecosystem multifunctionality[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2019, **116**: 201815727.
- [12]LAVOREL S, GRIGULIS K, LAMARQUE P, *et al.* Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services[J]. Journal of Ecology, 2011, **99**: 135-147.
- [13]VALENCIA E, MAESTRE F T, LE BAGOUSSE-PINGUET Y, *et al.* Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands[J]. New Phytologist, 2015, **206**: 660-671.
- [14]PÉREZ- HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, *et al.* New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. Australian Journal of Botany, 2013, **61**: 167-234.
- [15]GROSS N, BAGOUSSE-PINGUET Y L, LIANCOURT P, *et al.* Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality [J]. Nature Ecology & Evolution, 2017, **1**: 0132.
- [16]PRINZING A, DURKA W, KLOTZ S, *et al.* The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism[J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2001, **268**: 2383-2389.
- [17]孔祥伦, 李云龙, 韩美, 等. 1990年以来3个时期黄河三角洲天然湿地的分布及其变化的驱动因素研究[J]. 湿地科学, 2020, **18**(5): 603-612.
- [18]马克平, 刘玉明. 生物群落多样性的测度方法: I α 多样性的测度方法(上)[J]. 生物多样性, 1994, **2**(4): 231-239.
- [19]QIAN H, JIN Y. An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure[J]. Journal of Plant Ecology, 2015, **9**: 233-239.
- [20]WEBB C O, ACKERLY D D, KEMBEL S W. Phylocom: Software for the analysis of phylogenetic community structure and trait evolution[J]. Bioinformatics, 2008, **24**: 2098-2100.
- [21]GRIME J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects[J]. Journal of Ecology, 1998, **86**: 902-910.
- [22]TILMAN D, KNOPS J, WEDIN D, *et al.* The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes [J]. Science, 1997, **277**: 1300-1302.
- [23]GARNIER E, CORTEZ J, BILLÈS G, *et al.* 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession [J]. Ecology, **85**: 2630-2637.
- [24]LALIBERTÉ E, LEGENDRE P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits[J]. Ecology, 2010, **91**: 299-305.
- [25]MAESTRE F, QUERO J, GOTELLI N, *et al.* Plant Species Richness and Ecosystem Multifunctionality in Global Drylands [J]. Science, 2012, **335**: 214-218.
- [26]CUTLER D R, EDWARDS J T C, BEARD K H, *et al.* Random forests for classification in ecology[J]. Ecology, 2007, **88**: 2783-2792.
- [27]LEGENDRE P, BORCARD D, ROBERTS D W. Variation partitioning involving orthogonal spatial eigenfunction submodels [J]. Ecology, 2012, **93**: 1234-1240.
- [28]XIE H, WANG G G, YU M. Ecosystem multifunctionality is highly related to the shelterbelt structure and plant species diversity in mixed shelterbelts of eastern China[J]. Global Ecology and Conservation, 2018, **16**: e00470.
- [29]LÓPEZ-ROJO N, POZO J, PÉREZ J, *et al.* Plant diversity loss affects stream ecosystem multifunctionality[J]. Ecology, 2019, **100**: e02847.
- [30]CARDINALE B J, DUFFY J E, GONZALEZ A, *et al.* Biodiversity loss and its impact on humanity[J]. Nature, 2012, **486**: 59-67.
- [31]PRETZSCH H. Canopy space filling and tree crown morphology in mixed-species stands compared with monocultures[J]. Forest Ecology and Management, 2014, **327**: 251-264.
- [32]李静鹏, 郑志荣, 赵念席, 等. 刈割、围封、放牧三种利用方式下草原生态系统的多功能性与植物物种多样性之间的关系[J]. 植物生态学报, 2016, **40**(8): 735-747.
- [33]DÍAZ S, CABIDO M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes[J]. Trends in Ecology & Evolution, 2001, **16**: 646-655.
- [34]HOOPER D U, CHAPIN F S, EWEL J J, *et al.* Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge[J]. Ecological Monographs, 2005, **75**: 3-35.
- [35]DÍAZ S, LAVOREL S, BELLO F D, *et al.* Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2007, **104**: 20684-20689.
- [36]闫勇智. 内蒙古草原植物群落多样性与生态系统多功能性关系[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2020.
- [37]GROSS N, SUDING K N, LAVOREL S. Leaf dry matter content and lateral spread predict response to land use change for six subalpine grassland species[J]. Journal of Vegetation Science, 2007, **18**: 289-300.
- [38]MAIRE V, GROSS N, BÖRGER L, *et al.* Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients[J]. New Phytologist, 2012, **196**: 497-509.

- [39]GROSS N, BÖRGER L, SORIANO- MORALES SI, *et al.* Uncovering multiscale effects of aridity and biotic interactions on the functional structure of Mediterranean shrublands[J]. *Journal of Ecology*, 2013, **101**: 637-649.
- [40]VALENTIN C, D'HERBÈS J M, POESEN J. Soil and water components of banded vegetation patterns[J]. *Catena*, 1999, **37**: 1-24.
- [41]YI S J, WU P, PENG X Q, *et al.* Functional identity enhances aboveground productivity of a coastal saline meadow mediated by *Tamarix chinensis* in Laizhou Bay, China[J]. *Scientific Reports*, 2020, **10**: 5826.
- [42]SWENSON N G. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity[J]. *American Journal of Botany*, 2011, **98**: 472-480.
- [43]SRIVASTAVA D S, CADOTTE M W, MACDONALD A A M, *et al.* Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems [J]. *Ecology Letters*, 2012, **15**: 637-648.
- [44]DAVIES T J, URBAN M C, RAYFIELD B, *et al.* Deconstructing the relationships between phylogenetic diversity and ecology: a case study on ecosystem functioning[J]. *Ecology*, 2016, **97**: 2212-2222.

Relationship between Ecosystem Multifunctionality and Plant Diversity in Different Dimensions in the Yellow River Delta

ZHANG Wenxin¹, YI Shijie², FAN Xiaoli¹, ZHANG Xuefeng³, LIU Xinghong¹, FANG Yong¹,
MA Hailin¹, LIU Fangchun¹, LIANG Yu¹

(1. *Shandong Academy of Forestry Sciences, Jinan 250014, Shandong, P.R.China*; 2. *First Institute of Oceanography, Ministry of Natural Resources, Qingdao 266061, Shandong, P.R.China*; 3. *Shandong Institute of Land and Space Planning, Jinan 250014, Shandong, P.R.China*)

Abstract: Biodiversity is an important driver of ecosystem multifunctionality. Understanding the relationship between biodiversity and ecosystem multifunctionality has been a hot ecological research topic over the last decades. Previous studies have mostly focused on predicting how species richness impacts ecosystem multifunctionality, while the effect of functional diversity on ecosystem multifunctionality remains unclear. We evaluated relationships among biodiversity, environmental factors and ecosystem multifunctionality in the Yellow River Delta. We found that ecosystem multifunctionality was affected by both environmental factors and biodiversity factors, but the contribution of biodiversity to maintaining ecosystem multifunctionality was significantly higher than that of environmental factors. There was a significant positive correlation between plant species richness, species evenness, phylogenetic diversity, functional dispersion index and ecosystem multifunctionality, but there was no significant correlation between net relatedness index, community weighted mean trait value and ecosystem multifunctionality. Compared with taxonomic diversity and phylogenetic diversity, the increase of functional diversity could improve ecosystem multifunctionality more effectively. Rich plant functional diversity was the key to maintaining the high level of ecosystem multifunctionality in the Yellow River Delta. Ecosystem multifunctionality was mainly driven by complementary effect in the Yellow River Delta.

Keywords: plant community; taxonomic diversity; phylogenetic diversity; functional diversity; ecosystem multifunctionality