

添加外源氮对黄土丘陵区不同恢复年限 林下草地物种多样性的影响

房美艳¹, 李江文^{1,2,①}, 野起瑞¹, 冯艺伟¹, 裴婧宏¹, 胡嘉伟¹, 张晓曦^{1,2,①}, 邓健^{1,2}

(1. 延安大学生命科学学院, 陕西 延安 716000; 2. 延安市草业工程技术研究中心, 陕西 延安 716000)

摘要: 为探究添加外源氮对黄土高原不同恢复年限林下草地生态系统恢复的影响,对黄土丘陵区不同氮添加量下恢复 10、20 和 40 a 刺槐 (*Robinia pseudoacacia* Linn.) 林下草地的物种组成、 α -多样性指数和功能多样性指标进行了比较。结果表明:不同恢复年限林下草地的物种组成和生活型结构差异较大。比较而言,恢复初期(10 a)物种最少,恢复中期(20 a)物种最多;生活型结构则随着恢复年限增加变得越来越复杂。不同氮添加量下林下草地的物种组成和生活型结构也存在较大差异,物种数量在恢复初期低氮(氮添加量为 $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)下最多,在恢复中期和后期(40 a)中氮(氮添加量为 $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)下最多;并且,氮添加量与恢复中期一年生和二年生草本重要值呈显著 ($P < 0.05$) 负相关,与恢复后期灌木和半灌木重要值呈显著正相关。总体来看,恢复中期的物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数最高;氮添加量对 α -多样性指数的影响效应因恢复年限而异,低氮利于恢复初期、中期和后期林下草地物种多样性提高,中氮利于恢复中期和后期林下草地物种多样性提高。供试所有林下草地的功能多样性对氮添加量的响应极显著 ($P < 0.01$),但各个恢复年限林下草地的功能多样性对氮添加量的响应却不显著。综合分析认为,恢复中期和中氮水平下黄土丘陵区刺槐林下草地的物种多样性最高、功能多样性最佳。

关键词: 黄土丘陵区; 氮添加量; 林下草地; 物种组成; α -多样性指数; 功能多样性

中图分类号: Q948.116; S718.5 文献标志码: A 文章编号: 1674-7895(2025)06-0081-09

DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2025.06.09

Effects of exogenous nitrogen addition on species diversity of understory grasslands with different restoration years in the Loess Hilly Region of China FANG Meiyang¹, LI Jiangwen^{1,2,①}, YE Qirui¹, FENG Yiwei¹, PEI Jinghong¹, HU Jiawei¹, ZHANG Xiaoxi^{1,2,①}, DENG Jian^{1,2} (1. College of Life Sciences, Yan'an University, Yan'an 716000, China; 2. Pratacultural Engineering Research Center of Yan'an City, Yan'an 716000, China), *J. Plant Resour. & Environ.*, 2025, 34(6): 81-89

Abstract: To investigate the effects of exogenous nitrogen addition on the restoration of understory grassland ecosystems with different restoration years in the Loess Plateau of China, the species composition, α -diversity indexes, and functional diversity indexes of understory grasslands of *Robinia pseudoacacia* Linn. plantation in the Loess Hilly Region with 10, 20, and 40 a of restoration under different nitrogen addition dosages were compared. The results show that there are relatively large differences in species composition and life form structure among understory grasslands with different restoration years. Comparatively, the early restoration stage (10 a) has the fewest species, while the mid-restoration stage (20 a) has the most species; the life form structure becomes increasingly complex with increasing restoration years. There are also relatively large differences in species composition and life form

收稿日期: 2025-05-19

基金项目: 国家自然科学基金项目(32460266; 32360290); 陕西省创新能力支撑计划项目(2024ZC-KJXX-006); 延安大学大学生创新创业项目(202410719037)

作者简介: 房美艳(1998—),女,河南商丘人,硕士研究生,主要从事黄土高原生态学方面的研究。

①通信作者 E-mail: jiangwen-0105@163.com; zhangxiaoxi712100@gmail.com

引用格式: 房美艳, 李江文, 野起瑞, 等. 添加外源氮对黄土丘陵区不同恢复年限林下草地物种多样性的影响[J]. 植物资源与环境学报, 2025, 34(6): 81-89.

structure among understory grasslands under different nitrogen addition dosages, the species number is the highest under low nitrogen (nitrogen addition dosage of $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) in the early restoration stage, and under medium nitrogen (nitrogen addition dosage of $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) in both the mid- and late (40 a) restoration stages; additionally, nitrogen addition dosage shows a significant ($P < 0.05$) negative correlation with the importance value of annual and biennial herbs in the mid-restoration stage, and a significant positive correlation with the importance value of shrub and semi-shrub in the late restoration stage. Overall, species richness and Shannon-Wiener index are the highest in the mid-restoration stage; the effects of nitrogen addition dosage on α -diversity indexes vary with restoration years, low nitrogen is beneficial to the enhancement of species diversity in understory grasslands in early, mid-, and late restoration stages, while medium nitrogen is beneficial to species diversity in mid- and late restoration stages. The responses of functional diversity of all tested understory grasslands to nitrogen addition dosage are extremely significant ($P < 0.01$), but the responses of functional diversity of understory grasslands with different restoration years to nitrogen addition dosage are not significant. The comprehensive analysis suggests that in the mid-restoration stage and medium nitrogen levels, the species diversity is the highest in understory grasslands of *R. pseudoacacia* plantation in the Loess Hilly Region, and the functional diversity is the best.

Key words: Loess Hilly Region; nitrogen addition dosage; understory grassland; species composition; α -diversity index; functional diversity

黄土高原是中国乃至世界水土流失极为严重的地区之一。黄土丘陵区为黄土高原的重要组成部分,拥有独特的生态系统结构和功能,其生态环境状况直接关系到整个黄土高原的生态平衡、水资源涵养及农业可持续发展^[1]。林下草地则是黄土丘陵区生态系统的重要组成部分,在维持生物多样性、水土保持和养分循环等方面发挥着重要作用^[2]。在黄土高原人工林建设中,林下植被恢复往往滞后于乔木层植物生长,形成“林下荒漠化”现象,严重制约了黄土高原生态系统的整体功能^[3]。“林下荒漠化”现象涉及一系列亟待解决的关键科学问题,如林下植被恢复如何受土壤资源(如养分分布)异质性与水热条件的协同调控,现有植被恢复模式是否忽视了林下植物功能群对氮素利用的差异化响应。

氮素是植物生长的主要限制因子,在黄土高原生态系统中具有特殊地位。Liu 等^[4]研究发现,黄土高原土壤普遍存在氮素匮乏的问题(平均全氮含量低于 $0.5 \text{ g} \cdot \text{kg}^{-1}$),并且人工林的氮素竞争加剧了林下植被的氮限制。添加外源氮可改变植物光合效率(如促进叶绿素合成)和生物量分配策略(根冠比降低),直接影响物种竞争与群落组成^[5]。例如:豆科(Fabaceae)植物在低氮条件下可通过固氮作用占据种间竞争优势;禾本科(Poaceae)植物在高氮环境中的生物量和群落优势度均较高^[6]。添加外源氮还会改变土壤的养分含量与有效性,进而影响植物资源利用能力及群落的结构变化和物种多样性^[7-9]。研究

表明:添加外源氮能够改变草地群落的物种组成,导致群落的优势种更替及物种多样性下降,促使适应高氮环境的物种占据优势^[10-13]。并且,短期添加外源氮可提高草地生产力,加快草地生态恢复,而长期添加过量的氮则会降低草地的物种丰富度^[14]。

植物功能多样性与所在生态系统的生产力和稳定性密切相关,并且,其在添加外源氮背景下的变化能够影响生态系统对氮沉降的响应^[15-16]。有研究结果显示:添加外源氮对植物功能多样性的影响存在较大差异,可通过增加植物功能性状多样性等,增强植物多样性对生态系统生产力的稳定作用^[17];也可降低植物功能性状多样性、资源利用效率及物种生态位分化程度^[18];还会使植物功能丰富度指数上升,功能离散度指数和 Rao 二次熵指数下降^[19]。总体而言,添加外源氮可改变植物功能性状,进而影响植物功能多样性,最终影响群落的结构与功能。

当前,黄土高原植被恢复研究主要集中于乔木层生长动态或地表径流控制^[20],尚未见关于黄土高原林下植被恢复机制的系统研究。氮素不仅是黄土高原植被恢复的限制因子,还对植物功能性状分化具有显著的调控作用^[21-23]。探究添加外源氮对黄土丘陵区林下草地物种组成、多样性和相对丰度的影响,能够揭示黄土高原林下草地生态系统恢复的潜在机制。基于此,以黄土丘陵区典型人工林——刺槐(*Robinia pseudoacacia* Linn.)林的林下草地植物群落为研究对象,结合植物功能性状、功能多样性三元分析探讨不

同氮添加量对恢复 10、20 和 40 a 林下草地的物种组成、 α -多样性指数和功能多样性指标的影响,为探究氮沉降对黄土高原不同恢复期林下草地生态系统的影响提供科学依据。

1 研究区概况和研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省延安市安塞区纸坊沟流域(北纬 36°43'45"、东经 109°14'49",海拔 1 068~1 309 m),地处黄土高原丘陵沟壑区。该区域属温带半干旱大陆性季风气候,年均气温 8.8 °C,年均降水量 510 mm,无霜期 160 d;土壤以黄绵土为主。区内广布人工刺槐林,林内主要草本植物有马兜铃(*Aristolochia debilis* Siebold et Zucc.)、裂叶堇菜(*Viola dissecta* Ledeb.)、茜草(*Rubia cordifolia* Linn.)、牻牛儿苗(*Erodium stephanianum* Willd.)、角蒿(*Incarvillea sinensis* Lam.)、异叶败酱(*Patrinia heterophylla* Bunge)、针茅(*Stipa capillata* Linn.)等;主要灌木和半灌木植物有白莲蒿(*Artemisia gmelinii* Weber ex Stechm.)和山莓(*Rubus corchorifolius* Linn. f.)等。

1.2 研究方法

1.2.1 氮添加处理 在人工刺槐林内选择自然恢复 10、20 和 40 a 的林下草地作为研究对象,供试林下草地的土壤类型和立地条件基本一致,且受外界干扰程度较低。以不添加氮($0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)为对照(CK),根据相关文献^[4,6,23]设置低、中、高 3 个氮添加量水平,分别为 4、8 和 12 $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。依据氮添加量及样方面积计算出 1 年所需的纯氮质量,平均分成 12 份,每月施用 1 份。在 4—10 月,将氮肥溶于 10 L 蒸馏水中,用电动喷雾器均匀喷施于样方内;其余月份则将氮肥与土壤混匀,均匀撒在样方内。对对照样方在 4—10 月期间喷洒等量蒸馏水,其余月份撒入等量土壤。参照 Dong 等^[24]的研究结果,以硝酸铵为无机氮(硝态氮和铵态氮)来源,以尿素和甘氨酸为有机氮来源,形成混合氮化合物(无机氮占比 70%,有机氮占比 30%)。于 2018 年 4 月—2023 年 10 月持续施氮 5 年,每个处理 3 个样方,样方面积均为 1 m×1 m。

1.2.2 形态及生长指标测定 于 2023 年 8 月,记录每个样方内出现的所有物种名称,统计各物种在不同处理 3 个重复样方中出现的次数,并计算频度(某个物种出现的样方数占样方总数的百分比)。采用目

测法结合样方法测定植物的盖度,即将每个样方划分成 100 个面积 10 cm×10 cm 的小样方,目测每个物种在每个小样方内的覆盖面积占比,汇总后计算该物种在整个样方内的盖度。在每个样方内统计每个物种的个体数,丛生植物以丛为单位进行统计,并根据样方面积和个体数计算每个物种的密度。

在每个样方内,各物种随机选取 3 株生长正常的代表性植株(排除明显过高或过矮的个体),使用卷尺(精度 1 mm)测量植株从地面到最高点(含生殖枝)的自然高度,其算术平均值即株高。在每个物种的代表性植株上随机选取 5~10 枚无病虫害的成熟叶片,采用 YMG-CH 智能叶面积仪(浙江托普云农科技股份有限公司)直接测量总叶面积,计算平均叶面积;测定完毕后,将叶片置于 65 °C 烘箱中烘干至恒质量,于干燥器内冷却至室温,用电子天平(精度 0.001 g)称量总叶干质量,计算平均叶干质量和比叶面积(平均叶面积与平均叶干质量的比值)。

对样方中的各个物种分别进行齐地刈割,装入不同信封后做好标记,并带回实验室。将样品表面的杂质清理干净,于 65 °C 烘干至恒质量;用电子天平称量各物种地上部分干质量。

1.2.3 叶绿素含量测定 在每个样方内各物种的代表性植株上选取健康、无病虫害且受光均匀的功能叶,将叶片洗净、擦干;称取约 0.2 g 叶片,用电子天平精确称量后放入研钵中,加入少量石英砂和碳酸钙(防止叶绿素被破坏),并加入体积分数 95%乙醇 5 mL,研磨成匀浆后,在室温、4 000 $\text{r} \cdot \text{min}^{-1}$ 下离心 10 min;收集上清液,残渣用体积分数 95%乙醇重复提取 2~3 次,直至残渣无色。合并上清液,用体积分数 95%乙醇定容至 25 mL;以体积分数 95%乙醇为空白对照,使用 LH-S700 分光光度计(上海凌光技术有限公司)分别在 665、649 和 470 nm 波长下测定提取液的吸光度,参照 Lichtenthaler 等^[25]的方法计算叶绿素 a、叶绿素 b 和总叶绿素的含量。每个样方各物种均重复取样测定 3 次。

1.2.4 物种的重要值和多样性分析 参照 Zhang 等^[26]的方法计算每个样方内各物种的重要值。使用 α -多样性指数(包括物种丰富度指数、Shannon-Wiener 指数、Simpson 多样性指数和均匀度指数)评价不同恢复年限林下草地的物种多样性水平^[27]。

1.3 数据处理及统计分析

参考相关文献^[28-29],将物种划分为灌木和半灌

木、多年生禾草、多年生杂类草及一年生和二年生草本4种生活型。参照 Villéger 等^[30]的方法,以植物地上部分干质量为权重,株高、平均叶干质量、平均叶面积、比叶面积和叶绿素含量为功能性状指标,计算功能多样性指标;基于 Ricotta 等^[31]的方法,将 Simpson 多样性分解为 Simpson 优势度、功能冗余和 Rao 二次熵多样性,并进行功能多样性三元分析。

采用 EXCEL 2019 软件进行数据整理和计算,使用 SPSS 20.0 软件进行统计分析。采用 Pearson 相关性分析研究不同氮添加量和恢复年限下林下草地4种生活型植物的重要值与氮添加量间的相关关系。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)法分析不同处理水平间的指标差异;采用 Duncan's 新复极差法进行多重比较。采用 R 4.3.1 软件计算 α -多样性指数;采用 R 4.3.1 软件中的 FD 包计算功能多样性指标;采用 R 4.3.1 软件,基于排列距离的多元方差分析(PERMANOVA)和 Bray-Curtis 相异度检验不同处理间的功能多样性差异,在 0.05 水平下进行显著性检验;并且,采用 R 4.3.1 软件绘图。

2 结果和分析

2.1 林下草地的物种组成比较

对不同氮添加量下恢复 10、20 和 40 a 林下草地的物种组成进行比较,结果(表 1)显示:恢复 10 a 林下草地中,低氮(氮添加量为 $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)下物种最多,包括裂叶堇菜、山莓和马兜铃等 8 种(含变种,下同),对照(氮添加量为 $0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)及中氮(氮添加量为 $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)和高氮(氮添加量为 $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)下物种均只有 4 种。恢复 20 a 林下草地中,中氮下物种最多,包括异叶败酱、针茅、野菊(*Chrysanthemum indicum* Linn.)、獐牙菜[*Swertia bimaculata* (Siebold et Zucc.) Hook. f. et Thomson ex C. B. Clarke]等 14 种,对照及低氮和高氮下物种略少,分别有 11、11 和 9 种。恢复 40 a 林下草地中,中氮下物种最多,包括臭草(*Melica scabrosa* Trin.)、匍匐委陵菜(*Potentilla reptans* Linn.)等 11 种,对照及低氮和高氮下物种均只有 8 种。比较来看,在相同氮添加量下,恢复 20 a

表 1 不同氮添加量下各恢复年限林下草地的物种组成¹⁾

Table 1 Species composition of understory grasslands with different restoration years under different nitrogen addition dosages¹⁾

氮添加量/($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) Nitrogen addition dosage	不同恢复年限林下草地的物种组成 Species composition of understory grasslands with different restoration years		
	10 a	20 a	40 a
0	Vd(66.7%), Rc1(66.7%), Ad(100.0%), Ca(33.3%)	Vd(33.3%), Ph(100.0%), Sc(100.0%), Ci(100.0%), Is(100.0%), Sb(33.3%), Aa1(100.0%), Sj(66.7%), Ca(33.3%), Es(33.3%), Ac2(33.3%)	Ph(33.3%), Ci(66.7%), Ss(33.3%), Ms2(100.0%), Rc2(66.7%), Rp(33.3%), Pr(33.3%), Cp(33.3%)
4	Vd(100.0%), Rc1(100.0%), Rc2(66.7%), Ad(100.0%), Ca(33.3%), Es(33.3%), Og(33.3%), Pd(33.3%)	Vd(66.7%), Ph(100.0%), Sc(100.0%), Is(100.0%), Sb(66.7%), Aa1(66.7%), Sj(33.3%), Ag(100.0%), Ld1(33.3%), Aa2(33.3%), As(33.3%)	Ci(33.3%), Ss(100.0%), Ms2(100.0%), Rp(66.7%), Pr(100.0%), Ch(33.3%), Aa3(66.7%), Ad(33.3%)
8	Vd(33.3%), Ss(100.0%), Rc1(33.3%), Rc2(66.7%)	Vd(66.7%), Ph(100.0%), Sc(100.0%), Ci(100.0%), Is(33.3%), Sb(100.0%), Aa1(66.7%), Ag(66.7%), Ld1(33.3%), Ac2(33.3%), Cp(33.3%), Aa2(33.3%), Cs(33.3%), Ms1(33.3%)	Ph(66.7%), Sc(33.3%), Ss(66.7%), Is(33.3%), Ms2(100.0%), Rp(33.3%), Pr(100.0%), Aa3(33.3%), Ap(33.3%), Ra(66.7%), Ld2(66.7%)
12	Vd(100.0%), Rc1(100.0%), Rc2(66.7%), Ac1(33.3%)	Vd(33.3%), Ph(100.0%), Sc(100.0%), Ci(100.0%), Is(33.3%), Sb(33.3%), Ch(33.3%), Sj(33.3%), Ps(66.7%)	Ss(100.0%), Ms2(100.0%), Rp(33.3%), Ad(33.3%), Ch(66.7%), Ap(33.3%), Cb(66.7%), Vp(33.3%)

¹⁾ Vd: 裂叶堇菜 *Viola dissecta* Ledeb.; Rc1: 山莓 *Rubus corchorifolius* Linn. f.; Ad: 马兜铃 *Aristolochia debilis* Siebold et Zucc.; Ca: 刺儿菜 *Cirsium arvense* var. *integrifolium* Wimm. et Grab.; Rc2: 茜草 *Rubia cordifolia* Linn.; Es: 牻牛儿苗 *Erodium stephanianum* Willd.; Og: 灰绿藜 *Oxybasis glauca* (Linn.) S. Fuentes, Uotila et Borsch; Pd: 异果拟乌莓 *Pseudocaryatia dichromocarpa* (H. Lév.) J. Wen et Z. D. Chen; Ss: 青杞 *Solanum septemlobum* Bunge; Ac1: 天门冬 *Asparagus cochinchinensis* (Lour.) Merr.; Ph: 异叶败酱 *Patrinia heterophylla* Bunge; Sc: 针茅 *Stipa capillata* Linn.; Ci: 野菊 *Chrysanthemum indicum* Linn.; Is: 角蒿 *Incarvillea sinensis* Lam.; Sb: 獐牙菜 *Swertia bimaculata* (Siebold et Zucc.) Hook. f. et Thomson ex C. B. Clarke; Aa1: 阿尔泰狗娃花 *Aster altaicus* Willd.; Sj: 风毛菊 *Saussurea japonica* (Thunb.) DC.; Ac2: 茵陈蒿 *Artemisia capillaris* Thunb.; Ag: 白蓬蒿 *Artemisia gmelinii* Weber ex Stechm.; Ld1: 拐轴鸦葱 *Lipschitzia divaricata* (Turcz.) Zaika, Sukhor. et N. Kilian; Aa2: 蕨麻 *Argentina anserina* (Linn.) Rydb.; As: 猪毛蒿 *Artemisia scoparia* Waldst. et Kit.; Cp: 柄状薹草 *Carex pediformis* C. A. Mey.; Cs: 尖裂假还阳参 *Crepidiastrum sonchifolium* (Bunge) Pak et Kawano; Ms1: 苜蓿 *Medicago sativa* Linn.; Ch: 朝阳隐子草 *Cleistogenes hackellii* (Honda) Honda; Ps: 硬质早熟禾 *Poa sphondylodes* Trin.; Ms2: 臭草 *Melica scabrosa* Trin.; Rp: 茅莓 *Rubus parvifolius* Linn.; Pr: 匍匐委陵菜 *Potentilla reptans* Linn.; Aa3: 艾 *Artemisia argyi* H. Lév. et Vaniot; Ad: 掌裂蛇葡萄 *Ampelopsis delavayana* var. *glabra* (Diels et Gilg) C. L. Li; Ap: 龙牙草 *Agrimonia pilosa* Ledeb.; Ra: 金剑草 *Rubia alata* Wall.; Ld2: 兴安胡枝子 *Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl.; Cb: 地丁草 *Corydalis bungeana* Turcz.; Vp: 早开堇菜 *Viola prionantha* Bunge. 括号中百分数为物种频度 The percentages in the parentheses are species frequency.

林下草地的物种数量最多,而恢复 10 a 林下草地的物种数量最少。

对不同氮添加量下恢复 10、20 和 40 a 林下草地中不同生活型植物的重要值进行比较,结果(表 2)显示:恢复 10 a 林下草地以灌木和半灌木及多年生杂类草为主,其中,中氮和高氮下灌木和半灌木的重要值明显高于多年生杂类草,而对照和低氮下灌木和半灌木的重要值却明显低于多年生杂类草。在 0~8 g·m⁻² 氮添加量下,随着氮添加量增加,恢复 10 a 林下草地中灌木和半灌木的重要值越来越大,而多年生杂类草的重要值却越来越小。恢复 20 a 林下草地以多年生杂类草为主,灌木和半灌木的重要值在低氮下

最高,多年生杂类草的重要值在中氮下最高,多年生禾草的重要值在高氮下最高,一年生和二年生草本的重要值在对照下最高。恢复 40 a 林下草地以灌木和半灌木、多年生杂类草和多年生禾草为主,灌木和半灌木的重要值在中氮下最高,多年生杂类草的重要值在低氮下最高,多年生禾草的重要值在对照下最高。

对不同恢复年限林下草地中各生活型植物的重要值与氮添加量进行相关性分析,结果(表 2)显示:恢复 20 a 林下草地中一年生和二年生草本的重要值与氮添加量存在显著($P<0.05$)负相关关系,恢复 40 a 林下草地中灌木和半灌木的重要值与氮添加量存在显著正相关关系。

表 2 不同氮添加量下各恢复年限林下草地中 4 种生活型植物的重要值及其与氮添加量的相关系数¹⁾

Table 2 Importance values of plants of four life forms in understory grasslands with different restoration years under different nitrogen addition dosages and their correlation coefficients with nitrogen addition dosages¹⁾

氮添加量/ (g·m ⁻²) Nitrogen addition dosage	恢复 10 a 林下草地不同生活型植物的重要值/% Importance value of plants of different life forms in understory grassland with 10 a of restoration				恢复 20 a 林下草地不同生活型植物的重要值/% Importance value of plants of different life forms in understory grassland with 20 a of restoration				恢复 40 a 林下草地不同生活型植物的重要值/% Importance value of plants of different life forms in understory grassland with 40 a of restoration			
	ABH	PG	PH	SS	ABH	PG	PH	SS	ABH	PG	PH	SS
0	0.00	0.00	73.58	26.41	24.81	19.87	53.35	1.96	0.00	47.85	30.90	21.25
4	3.73	0.00	63.46	32.80	16.01	19.98	50.20	13.81	0.00	25.64	53.35	21.01
8	0.00	0.00	36.98	63.02	7.99	22.83	57.02	12.17	2.46	30.98	35.19	31.37
12	0.00	0.00	44.44	55.56	9.42	38.02	52.56	0.00	14.05	36.33	20.73	28.89
<i>r</i>	—	—	-0.160	0.634	-0.707 *	-0.584	0.168	0.181	—	-0.207	-0.181	0.682 *

¹⁾ ABH: 一年生和二年生草本 Annual and biennial herbs; PG: 多年生禾草 Perennial grass; PH: 多年生杂类草 Perennial herb; SS: 灌木和半灌木 Shrub and semi-shrub. *r*: 氮添加量与植物重要值间的相关系数 Correlation coefficient between nitrogen addition dosage and plant importance value. —: 无法计算 Unable to calculate; *: $P<0.05$.

2.2 林下草地的 α -多样性指数比较

统计结果(表 3)显示:在恢复 10 a 林下草地中,物种丰富度指数在低氮(氮添加量为 4 g·m⁻²)下最高,在中氮(氮添加量为 8 g·m⁻²)下最低,且在低氮和中氮间差异显著($P<0.05$);在恢复 20 a 林下草地中,物种丰富度指数在中氮下最高,且在各氮添加量间差异不显著;在恢复 40 a 林下草地中,物种丰富度指数在低氮和中氮下相同且最高,且显著高于对照(氮添加量为 0 g·m⁻²)和高氮(氮添加量为 12 g·m⁻²)。总体来看,物种丰富度指数在恢复 20 a 林下草地中最高,在恢复 10 a 林下草地中最低,但不同恢复年限林下草地的物种丰富度指数差异多不显著。

统计结果(表 3)显示:Shannon-Wiener 指数与物种丰富度的变化趋势相似。恢复 10 a 林下草地的 Shannon-Wiener 指数在低氮下最高,且在 4 个氮添加量间差异不显著;恢复 20 a 林下草地的 Shannon-Wiener 指数在中氮下最高,且在 4 个氮添加量间差异

不显著;恢复 40 a 林下草地的 Shannon-Wiener 指数也在低氮下最高,且显著高于对照和高氮,还在中氮下显著高于对照。总体来看,Shannon-Wiener 指数在恢复 20 a 林下草地中最高,在恢复 40 a 林下草地中较高,且恢复 20 和 40 a 林下草地的 Shannon-Wiener 指数显著高于恢复 10 a 林下草地。

统计结果(表 3)显示:在恢复 10 和 20 a 林下草地中,4 个氮添加量间的 Simpson 多样性指数差异不显著;在恢复 40 a 林下草地中,低氮和中氮下的 Simpson 多样性指数显著高于对照,但这 3 个氮添加水平下林下草地的 Simpson 多样性指数与高氮间的差异均不显著。恢复 20 和 40 a 林下草地的 Simpson 多样性指数均高于恢复 10 a 林下草地,且在对照和中氮间差异显著。林下草地的均匀度指数在 3 个恢复年限和不同氮添加量间的差异均不显著。

2.3 林下草地的功能多样性比较

由三元图(图 1)可见,恢复 10、20 和 40 a 林下草

地的功能多样性对氮添加量的响应不显著,但所有林下草地的功能多样性对氮添加量的响应却极显著 ($P<0.01$)。恢复 10 a 林下草地的功能多样性在中氮 (氮添加量为 $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) 下更趋向于增加 Simpson 优势度;恢复 20 a 林下草地的功能多样性随着氮添加量升高更趋向于增加功能冗余;恢复 40 a 林下草地的功能多样性在不同氮添加量间差异不大。所有林下草地在不同氮添加量下的功能多样性差异极大。

不同氮添加量下各恢复年限林下草地的功能多样性分析结果(表4)表明:在恢复 10、20、40 a 林下草

地中,Simpson 优势度在不同氮添加量间无显著差异,而对所有林下草地的分析结果显示高氮(氮添加量为 $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) 下的 Simpson 优势度显著高于对照(氮添加量为 $0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) 和中氮。在恢复 10 a 林下草地中,功能冗余在不同氮添加量间的差异不明显;在恢复 20 a 林下草地中,高氮下的功能冗余显著高于对照;在恢复 40 a 林下草地中,中氮下的功能冗余显著高于对照;对所有林下草地的分析结果显示低氮(氮添加量为 $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) 和中氮下的功能冗余显著高于对照和高氮。在恢复 10 a 林下草地中,高氮下的 Rao

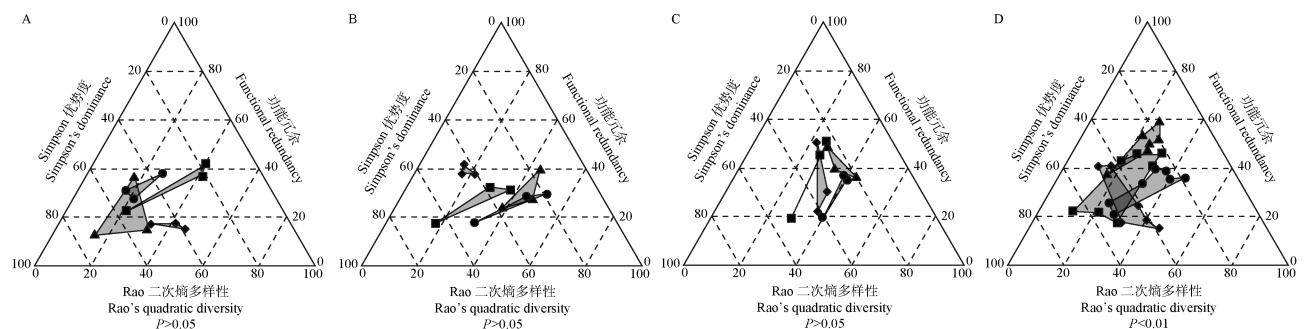
表 3 不同氮添加量下各恢复年限林下草地的 α -多样性指数 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

Table 3 α -diversity indexes of understory grasslands with different restoration years under different nitrogen addition dosages ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

氮添加量/($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) Nitrogen addition dosage	不同恢复年限林下草地的物种丰富度指数 Species richness index of understory grasslands with different restoration years			不同恢复年限林下草地的 Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index of understory grasslands with different restoration years		
	10 a	20 a	40 a	10 a	20 a	40 a
0	2.67±0.38Bab	7.33±0.51Aa	4.67±0.51ABb	0.80±0.15Ba	1.83±0.09Aa	1.41±0.10ABc
4	5.00±0.67Aa	7.33±0.84Aa	7.67±0.19Aa	1.45±0.13Aa	1.80±0.13Aa	1.87±0.01Aa
8	2.33±0.19Bb	8.33±0.77Aa	7.67±0.38Aa	0.58±0.15Ba	1.85±0.07Aa	1.83±0.02Aab
12	3.00±0.33Aab	5.67±0.51Aa	5.00±0.58Ab	0.65±0.18Ba	1.60±0.07Aa	1.45±0.10ABc

氮添加量/($\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$) Nitrogen addition dosage	不同恢复年限林下草地的 Simpson 多样性指数 Simpson's diversity index of understory grasslands with different restoration years			不同恢复年限林下草地的均匀度指数 Evenness index of understory grasslands with different restoration years		
	10 a	20 a	40 a	10 a	20 a	40 a
0	0.47±0.07Ba	0.83±0.10Aa	0.73±0.02Ab	0.84±0.04Aa	0.92±0.01Aa	0.92±0.01Aa
4	0.74±0.04Aa	0.82±0.02Aa	0.84±0.00Aa	0.93±0.01Aa	0.92±0.02Aa	0.91±0.01Aa
8	0.35±0.09Ba	0.83±0.01Aa	0.83±0.00Aa	0.65±0.11Aa	0.89±0.02Aa	0.91±0.01Aa
12	0.39±0.11Aa	0.78±0.02Aa	0.75±0.02Aab	0.53±0.14Aa	0.95±0.10Aa	0.92±0.02Aa

¹⁾ 同行中的不同大写字母表示在不同恢复年限间差异显著 ($P<0.05$) Different uppercases in the same row indicate the significant differences ($P<0.05$) between different restoration years; 同列中的不同小写字母表示在不同氮添加量间差异显著 ($P<0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($P<0.05$) between different nitrogen addition dosages.



●: 氮添加量为 $0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ Nitrogen addition dosage of $0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$; ■: 氮添加量为 $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ Nitrogen addition dosage of $4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$; ▲: 氮添加量为 $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ Nitrogen addition dosage of $8 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$; ◆: 氮添加量为 $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ Nitrogen addition dosage of $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$.

A: 恢复 10 a 林下草地 Understory grassland after 10 a of restoration; B: 恢复 20 a 林下草地 Understory grassland after 20 a of restoration; C: 恢复 40 a 林下草地 Understory grassland after 40 a of restoration; D: 所有林下草地 All understory grasslands.

图 1 不同恢复年限林下草地的功能多样性对氮添加量响应的三元图

Fig. 1 Ternary plot of functional diversity of understory grasslands with different restoration years in response to nitrogen addition dosage

表 4 不同氮添加量下各恢复年限林下草地的功能多样性 ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾
 Table 4 Functional diversity of understory grasslands with different restoration years under different nitrogen addition dosages ($\bar{X} \pm SD$)¹⁾

氮添加量/ ($g \cdot m^{-2}$) Nitrogen addition dosage	不同恢复年限林下草地的 Simpson 优势度 Simpson's dominance of understory grasslands with different restoration years			
	10 a	20 a	40 a	所有 All
0	0.46±0.05a	0.32±0.10a	0.30±0.06a	0.35±0.05b
4	0.32±0.12a	0.45±0.11a	0.34±0.09a	0.43±0.06ab
8	0.57±0.08a	0.27±0.06a	0.24±0.02a	0.30±0.04b
12	0.43±0.04a	0.43±0.01a	0.34±0.04a	0.45±0.01a
氮添加量/ ($g \cdot m^{-2}$) Nitrogen addition dosage	不同恢复年限林下草地的功能冗余 Functional redundancy of understory grasslands with different restoration years			
	10 a	20 a	40 a	所有 All
0	0.32±0.03a	0.25±0.04b	0.31±0.06b	0.32±0.03b
4	0.34±0.06a	0.27±0.05ab	0.39±0.10ab	0.33±0.04a
8	0.21±0.08a	0.30±0.05ab	0.41±0.04a	0.47±0.03a
12	0.17±0.01a	0.39±0.01a	0.34±0.08ab	0.27±0.04b
氮添加量/ ($g \cdot m^{-2}$) Nitrogen addition dosage	不同恢复年限林下草地的 Rao 二次熵多样性 Rao's quadratic diversity of understory grasslands with different restoration years			
	10 a	20 a	40 a	所有 All
0	0.22±0.03b	0.43±0.06a	0.40±0.00a	0.33±0.03a
4	0.34±0.06ab	0.28±0.06a	0.27±0.01b	0.23±0.03b
8	0.22±0.06b	0.43±0.03a	0.35±0.05b	0.23±0.02b
12	0.40±0.04a	0.18±0.02b	0.32±0.05b	0.31±0.05ab

¹⁾ 同列中的不同小写字母表示在不同氮添加量间差异显著 ($P < 0.05$) Different lowercases in the same column indicate the significant differences ($P < 0.05$) between different nitrogen addition dosages.

二次熵多样性显著高于对照和中氮;在恢复 20 a 林下草地中,高氮下的 Rao 二次熵多样性显著低于其他氮水平;在恢复 40 a 林下草地中,低氮、中氮和高氮下的 Rao 二次熵多样性显著低于对照;对所有林下草地的分析结果显示低氮和中氮下的 Rao 二次熵多样性显著低于对照。

3 讨论和结论

本研究结果显示:在黄土丘陵区不同恢复年限林下草地中添加不同量的氮会导致群落物种组成产生明显差异。其中,恢复 10 a 林下草地在低氮(氮添加量为 $4 g \cdot m^{-2}$)下物种数量最多,而恢复 20 和 40 a 林下草地均在中氮(氮添加量为 $8 g \cdot m^{-2}$)下物种数量最多。说明不同氮添加量对各恢复阶段林下草地的物种组成具有特定影响。值得注意的是,在同一氮添加量下,不同恢复年限林下草地间的物种组成也存

在明显差异,总体表现为恢复 20 a 林下草地的物种数量最多,恢复 10 a 林下草地的物种数量最少。推测原因如下:恢复初期(10 a),林下草地的物种定植与群落构建主要受土壤养分,尤其是氮素有效性的限制^[32-33]。添加适量的氮能够缓解养分资源瓶颈,满足多数物种的生长需求,而添加过量的氮则可能诱发个别物种的竞争优势,排挤其他物种,不利于维持群落的物种多样性^[34]。恢复中期(20 a),上层林木虽然已初步形成冠层,但冠层未完全郁闭,形成了一种异质性的光照环境^[35]。这种由相对开阔的阳生环境到林下荫蔽环境的连续过渡环境,能够满足具有不同资源需求物种的生长^[36]。恢复后期(40 a),群落结构趋于稳定,具有较强竞争力的乔木和灌木种类通过庞大的根系和高大的冠层垄断光照资源^[37],致使阳生和中性植物被逐渐淘汰,仅有少数耐荫植物能够存活^[38-40]。

在黄土丘陵区不同恢复年限的林下草地添加不同量氮会导致群落的 α -多样性指数产生明显差异。其中,恢复 10 a 林下草地在低氮下的 4 个 α -多样性指数均最高,而恢复 20 a 林下草地在各氮添加量下的 4 个 α -多样性指数则总体维持在较高水平且彼此间差异不显著,恢复 40 a 林下草地的 4 个 α -多样性指数则总体在低氮和中氮下较高。这可能是因为在群落演替的不同阶段,限制群落构建的关键环境因子发生了明显改变,导致群落对资源输入的响应模式出现差异^[34]。值得注意的是,在相同氮添加量下,不同恢复年限林下草地间的 α -多样性指数也存在明显差异,总体表现为恢复 20 a 林下草地最高,恢复 10 a 林下草地最低,符合生态演替理论中的“中度干扰假说”或“演替中期多样性峰值”模型^[41]。恢复 20 a 时,群落上层植被形成了异质化的光照环境,为不同生态位物种提供了共存的环境条件;同时,先锋物种尚未完全退出,中后期物种已成功迁入,群落物种多样性达到高峰^[42]。相比之下,恢复 10 a 时,土壤养分(尤其是氮素)是群落构建的主要限制因子,群落结构简单且不稳定^[32-33];恢复 40 a 时,林冠郁闭,光照成为群落构建新的限制因子,具有较强竞争优势的 K-策略物种逐渐垄断资源,导致群落物种多样性下降^[38]。综上,氮添加量对黄土丘陵区林下草地植物群落多样性的影响效应主要取决于恢复阶段。

研究结果显示:黄土丘陵区恢复 10、20 和 40 a 林下草地的功能多样性对氮添加量的响应不显著,但

所有林下草地的功能多样性对氮添加量的响应却极显著,表明恢复年限是调节黄土丘陵区林下草地功能多样性对氮响应强度的关键因子。恢复 10 a,群落内的光照、养分资源相对充足,生态位分化是群落构建的关键,因此,氮添加虽然能够改变林下草地的物种组成,但并未能显著改变群落的整体功能。恢复 20 和 40 a 时,环境过滤和种间竞争作用增强,群落功能结构趋于稳定,对外界氮输入的响应不再那么敏感^[43],因此,群落的功能多样性变化并不显著。然而,当跨越 10、20 和 40 a 后,氮添加效应与恢复年限效应交互作用,促使群落的整体功能多样性表现出极显著差异。对所有林下草地功能多样性的分析结果显示:与对照(氮添加量为 $0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)相比,高氮(氮添加量为 $12 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)下的 Simpson 优势度显著升高,功能冗余和 Rao 二次熵多样性均降低,表明氮添加倾向于促进林下草地的功能优势度形成^[44]。另外,恢复 20 a 林下草地在高氮下的功能冗余显著高于对照,暗示添加外源氮可能通过影响种间竞争使群落中仅存若干功能性状相似的物种(如快速吸收氮素的禾草),使群落功能“冗余化”,从而增强群落抵抗外界干扰的潜力,但可能削弱群落应对多种干扰的韧性^[45]。相反,恢复 40 a 林下草地在低氮、中氮、高氮下的 Rao 二次熵多样性均较对照显著降低,表明添加外源氮能够简化群落的功能结构,可能导致生态系统某些特定功能丧失^[46]。综上,添加外源氮不仅能够减少黄土丘陵区林下草地的物种数量,而且能够通过改变群落功能性状的组成和分布影响林下草地的功能多样性与群落稳定性。

综合全文研究结果,黄土丘陵区林下草地的物种数量随着恢复年限增加呈现先升高后降低的趋势,并在恢复中期达到峰值;生活型结构则随着恢复年限增加呈现由简单到复杂的变化过程。该区域林下草地的物种数量还受氮添加量的影响,表现为在恢复初期低氮下最高,在恢复中期和后期氮下最高。氮添加对林下草地的生活型结构也有一定影响,但仅与恢复 20 a 林下草地中的一年生和二年生草本重要值呈显著负相关,与恢复 40 a 林下草地中的灌木和半灌木重要值呈显著正相关,揭示了氮添加对黄土丘陵区林下草地演替后期的群落结构具有潜在塑造作用。总体来看,恢复中期和中氮水平下黄土丘陵区刺槐林林下草地的物种多样性最高、功能多样性最佳。

参考文献:

- [1] ZHANG J, ZHANG D, LIU W, et al. Progress in research on land use and soil erosion in the Loess Plateau of China [J]. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science, 2019, 242: 052021.
- [2] QI Y, WEI W, LI J, et al. Effects of terracing on root distribution of *Pinus tabulaeformis* Carr. forest and soil properties in the Loess Plateau of China [J]. Science of the Total Environment, 2020, 721: 137506.
- [3] WANG J, ZHAO W, WANG G, et al. Afforestation changes the trade-off between soil moisture and plant species diversity in different vegetation zones on the Loess Plateau [J]. Catena, 2022, 219: 106583.
- [4] LIU W, WANG Z. Nitrogen isotopic composition of plant-soil in the Loess Plateau and its responding to environmental change [J]. Chinese Science Bulletin, 2009, 54(2): 272-279.
- [5] CHEN Y, REN K, WEI T, et al. Response of understory plant species diversity to plant mixture on the Loess Plateau: a case study of *Hippophae rhamnoides* [J]. Land Degradation and Development, 2024, 35(6): 2201-2213.
- [6] 刘红梅, 李洁, 王丽丽, 等. 氮添加对贝加尔针茅草原植物和土壤化学计量特征的影响[J]. 草业学报, 2018, 27(7): 25-35.
- [7] 李志熙, 白岗栓, 杜峰. 陕北黄土丘陵区植被建设分区研究[J]. 水土保持通报, 2004, 24(4): 14-18, 22.
- [8] 刘海威, 张少康, 焦峰. 氮磷添加对不同退耕年限草本植被群落及土壤化学计量特征的影响[J]. 水土保持学报, 2017, 31(2): 333-338.
- [9] 文旻, 胡启武, 阳文静, 等. 氮、磷添加对鄱阳湖典型苔草湿地土壤养分和植物生物量的影响[J]. 生态学杂志, 2021, 40(6): 1669-1676.
- [10] PAN Q, BAI Y, WU J, et al. Hierarchical plant responses and diversity loss after nitrogen addition: testing three functionally-based hypotheses in the Inner Mongolia grassland [J]. PLoS ONE, 2011, 6(5): e20078.
- [11] ZHANG Y, STEVENS C J, LÜ X, et al. Fewer new species colonize at low frequency N addition in a temperate grassland [J]. Functional Ecology, 2016, 30: 1247-1256.
- [12] LU Y, LIU X, CHEN F, et al. Shifts in plant community composition weaken the negative effect of nitrogen addition on community-level arbuscular mycorrhizal fungi colonization [J]. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 2020, 287: 20200483.
- [13] LAMANNA J A, BELOTE R T, BURKLE L A, et al. Negative density dependence mediates biodiversity-productivity relationships across scales [J]. Nature Ecology and Evolution, 2017, 1: 1107-1115.
- [14] SUDING K N, COLLINS S L, GOUGH L, et al. Functional-and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2005, 102(12): 4387-4392.

- [15] TILMAN D, KNOPS J, WEDIN D, et al. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes [J]. *Science*, 1997, 277: 1300-1302.
- [16] TATARKO A R, KNOPS J M H. Nitrogen addition and ecosystem functioning: both species abundances and traits alter community structure and function[J]. *Ecosphere*, 2018, 9(1): e02087.
- [17] CHEN Q, WANG S, SEABLOOM E W, et al. Change in functional trait diversity mediates the effects of nutrient addition on grassland stability [J]. *Journal of Ecology*, 2024, 112: 2598-2612.
- [18] 孙若敏. 氮添加对暖温带森林优势种叶片功能性状及功能多样性的影响[D]. 开封: 河南大学, 2024: 17-23.
- [19] 李美慧. 氮添加和刈割对黄土高原典型草原植物群落功能组成的影响及机制研究[D]. 杨凌: 西北农林科技大学, 2024: 20-47.
- [20] WEI S, ZHANG K, LIU C, et al. Effects of different vegetation components on soil erosion and response to rainfall intensity under simulated rainfall[J]. *Catena*, 2024, 235: 107652.
- [21] MAO Q, LU X, WANG C, et al. Responses of understory plant physiological traits to a decade of nitrogen addition in a tropical reforested ecosystem[J]. *Forest Ecology and Management*, 2017, 401: 65-74.
- [22] XING A, XU L, SHEN H, et al. Long term effect of nitrogen addition on understory community in a Chinese boreal forest[J]. *Science of the Total Environment*, 2019, 646: 989-995.
- [23] BAI Y, WU J, CLARK C M, et al. Tradeoffs and thresholds in the effects of nitrogen addition on biodiversity and ecosystem functioning: evidence from Inner Mongolia grasslands[J]. *Global Change Biology*, 2010, 16: 358-372.
- [24] DONG L, BERG B, SUN T, et al. Response of fine root decomposition to different forms of N deposition in a temperate grassland[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2020, 147: 107845.
- [25] LICHTENTHALER H K, WELLBURN A R. Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents [J]. *Biochemical Society Transactions*, 1983, 11: 591-592.
- [26] ZHANG T, GUO R, GAO S, et al. Response of plant community composition and productivity to warming and nitrogen deposition in a temperate meadow ecosystem [J]. *Biogeosciences Discussions*, 2014, 11: 6647-6672.
- [27] MARCON E, HÉRAULT B, BARALOTO C, et al. The decomposition of Shannon's entropy and a confidence interval for beta diversity[J]. *Oikos*, 2012, 121: 516-522.
- [28] 中国植被编辑委员会. 中国植被[M]. 北京: 科学出版社, 1980: 82-86.
- [29] 杨勇, 刘爱军, 李兰花, 等. 不同干扰方式对内蒙古典型草原植物种组成和功能群特征的影响[J]. *应用生态学报*, 2016, 27(3): 794-802.
- [30] VILLÉGER S, MASON N W H, MOUILLOT D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology [J]. *Ecology*, 2008, 89: 2290-2301.
- [31] RICOTTA C, PODANI J, SCHMERA D, et al. The ternary diagram of functional diversity [J]. *Methods in Ecology and Evolution*, 2023, 14: 1168-1174.
- [32] VITOUSEK P M, HOWARTH R W. Nitrogen limitation on land and in the sea: how can it occur? [J]. *Biogeochemistry*, 1991, 13: 87-115.
- [33] BOBBINK R, HICKS K, GALLOWAY J, et al. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis[J]. *Ecological Applications*, 2010, 20(1): 30-59.
- [34] HUSTON M A. Disturbance, productivity, and species diversity: empiricism versus logic in ecological theory[J]. *Ecology*, 2014, 95(9): 2382-2396.
- [35] MONTGOMERY R A, CHAZDON R L. Light gradient partitioning by tropical tree seedlings in the absence of canopy gaps [J]. *Oecologia*, 2002, 131: 165-174.
- [36] SILVERTOWN J. Plant coexistence and the niche[J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2004, 19(11): 605-611.
- [37] ZENG X, LI J, PENG Q, et al. Differences in response of tree species at different succession stages to neighborhood competition [J]. *Forests*, 2024, 15: 435.
- [38] GILLIAM F S. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems [J]. *BioScience*, 2007, 57(10): 845-858.
- [39] WHITTAKER R J, WILLIS K J, FIELD R. Scale and species richness: towards a general, hierarchical theory of species diversity [J]. *Journal of Biogeography*, 2001, 28(4): 453-470.
- [40] 邓娜, 王红雷, 胡澍, 等. 黄土丘陵沟壑区不同退耕年限刺槐林地土壤氮素动态特征[J]. *干旱区地理*, 2018, 41(6): 1285-1294.
- [41] CONNELL J H. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. High diversity of trees and corals is maintained only in a nonequilibrium state[J]. *Science*, 1978, 199: 1302-1310.
- [42] KUMORDZI B B, DE BELLO F, FRESCHET G T, et al. Linkage of plant trait space to successional age and species richness in boreal forest understorey vegetation[J]. *Journal of Ecology*, 2015, 103: 1610-1620.
- [43] MOUILLOT D, GRAHAM N A J, VILLÉGER S, et al. A functional approach reveals community responses to disturbances [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2013, 28(3): 167-177.
- [44] LALIBERTÉ E, LEGENDRE P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits [J]. *Ecology*, 2010, 91(1): 299-305.
- [45] MICHELI F, HALPERN B S. Low functional redundancy in coastal marine assemblages[J]. *Ecology Letters*, 2005, 8: 391-400.
- [46] HOOPER D U, CHAPIN F S, III, EWEL J J, et al. Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge[J]. *Ecological Monographs*, 2005, 75(1): 3-35.