

刈割与施肥干扰下高寒草甸植物功能性状的构建模式

吕美强¹ 朱志红^{1*} 李英年² 姚天华¹ 潘石玉¹ 孔彬彬¹

¹陕西师范大学生命科学学院, 西安 710062; ²中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001

摘要 针对目前关于植物群落功能性状构建模式及其驱动因素存在的争议, 研究了33个物种10个功能性状的构建模式。研究结果显示: (1)在刈割-施肥复合梯度上, 这些功能性状主要表现为随机构建模式, 发生随机性和确定性构建的样方比例分别为82.7%和17.3%; (2)在10个功能性状中, 生长型、生活周期、单株地上干质量、叶面积和叶干质量5个功能性状为随机构建模式, 不受试验处理和群落特征(地上净初级生产力、刈割生物量损失、群落高度)变化的影响。植物倾斜度、繁殖方式、固氮性、株高和比叶面积5个功能性状的构建模式与试验处理或群落特征变化有关, 表现出趋同或趋异构建响应。其中, 植物倾斜度和比叶面积的构建模式仅受群落特征影响, 而固氮性、繁殖方式和株高3个性状的构建模式同时还受刈割或施肥处理的影响, 其构建模式因功能性状而异; (3)群落的生物量损失和地上净初级生产力是解释植物功能性状构建模式变化较理想的群落特征; (4)刈割和施肥处理对株高的构建模式具有相反效应, 而刈割和施肥的交互作用对其无显著影响。上述结果说明该研究群落植物功能性状的构建存在不同模式, 以随机构建模式为主, 确定性构建模式居次要地位。确定性构建模式与试验处理和群落特征变化有关, 而且是性状依赖的。相反选择力对趋同和趋异构建模式的平衡效应能引起功能性状发生随机构建。

关键词 群落构建, 生态筛, 功能多样性, 性状趋同, 性状趋异

Assembly patterns of plant functional traits in alpine meadow under disturbances by mowing and fertilization

LÜ Mei-Qiang¹, ZHU Zhi-Hong^{1*}, LI Ying-Nian², YAO Tian-Hua¹, PAN Shi-Yu¹, and KONG Bin-Bin¹

¹College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China; and ²Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China

Abstract

Aims Fully understanding the assembly patterns of plant functional traits in plant communities is a big challenge in the study of community ecology. The assembly patterns in alpine meadow and driving factors are still poorly known. In this study, experiments with different mowing intensities and various treatments of fertilization were conducted in alpine meadow for the purpose of improving the understanding of the assembly patterns of plant functional traits in plant community.

Methods Data on functional diversity of 10 traits for 33 species from 108 quadrats (with varying combinations of mowing and fertilization) were analyzed by randomizations tests, ANCOVA and regression analysis, respectively, for the trait convergence/divergence.

Important findings None of the traits studied showed consistently significant convergence or divergence pattern in integral gradients of fertilization and mowing treatments, while the ratios of quadrats assembled under deterministic and stochastic processes were 82.7% and 17.3%, respectively. Among the functional traits tested, growth form, life cycle, aboveground dry mass per plant, leaf area and leaf dry mass showed a stochastic pattern of assembly, but they were not affected by variations in mowing treatments and community characteristics (i.e. aboveground net primary productivity, biomass loss and vegetation height). Convergence or divergence patterns were shown in traits such as plant inclination, reproductive modes, nitrogen fixation, plant height and specific leaf area, which were affected by variations in mowing treatments and community characteristics. Among them, assembly patterns of plant inclination and specific leaf area were only affected by community characteristics, while nitrogen fixation, reproductive modes and plant height were affected by both mowing treatments and community characteristics. Moreover, the patterns of assembly varied by traits. Aboveground net primary productivity and biomass

loss well explained variations in the assembly pattern of plant functional traits. Mowing and fertilization showed the reversed effects on the assembly pattern of plant height, while no significant interaction was found between mowing and fertilization. The results suggested that there were different assembly patterns of functional traits in the community: stochastic pattern of assembly was the primary, and the deterministic pattern was secondary. Deterministic pattern was trait-dependent and correlated with variations in mowing treatments and community characteristics. The balancing effect of opposite selection forces, on the other hand, could lead to stochastic assembly patterns in plant functional traits.

Key words community assembly, ecological filters, functional diversity, trait convergence, trait divergence

群落构建过程或模式及其驱动因素是群落生态学的一个基本问题(Diamond, 1975; Gotelli & McCabe, 2002)。群落构建(community assembly)是指生物多样性的形成和维持过程(牛克昌等, 2009), 一般包括确定性和随机性构建两种途径, 并且与群落形成初始条件有关(Götzenberger *et al.*, 2012)。传统的群落演替理论认为群落构建是物种的有序替代, 尽管在群落形成初期物种组成具有随机性, 但随后受群落内外环境的影响而趋向于共同的稳定结构, 即演替的顶极模式; 而当代的群落构建理论认为物种到达顺序和到达时间上的随机性引起的优先效应(priority effect)在很大程度上决定着群落物种组成的变化(Grman & Suding, 2010), 即使环境相同, 也能引起群落物种组成的趋异性, 从而导致另一种稳定状态(Beisner *et al.*, 2003; Perry *et al.*, 2003)。但不论是哪种构建途径, 局域群落的构建过程都受非生物或生物因素的驱动, 并可能表现出不同的构建模式(Aiba *et al.*, 2013)。由于生态系统功能主要由物种的功能属性决定, 环境或扰动等非生物因素将首先引起群落优势度和植物功能性状的改变, 并在物种丰富度发生变化前就会引起生态系统功能的迅速响应(Hillebrand *et al.*, 2008), 而生态系统功能的基本要素之一——生产力的变化也是群落构建的驱动因子(Pakeman, 2004; Grime, 2006; Pakeman *et al.*, 2011)。因此, 植物功能性状的变化及其构建模式与群落结构形成和生态系统功能变化有直接关系, 要揭示群落构建规律, 并准确地预测群落结构和生态系统功能的变化, 必须阐明群落构建过程中植物功能性状的构建模式及其与生态梯度的相关性。

近年来已有很多基于植物功能性状反映种群动态与群落结构变化的报道(McGill *et al.*, 2006; Kraft & Ackerly, 2010; Kraft *et al.*, 2014), 并常采用功能多样性(functional diversity, FD)来描述植物功能性状构建模式的变化(Fukami *et al.*, 2005; de Bello *et*

al., 2006, 2009; Grime, 2006; Cingolani *et al.*, 2007; Cornwell & Ackerly, 2009; Cleland *et al.*, 2011; Pakeman *et al.*, 2011; Helsen *et al.*, 2012; Kraft *et al.*, 2014)。植物功能多样性是指影响植物有机体功能的形态、生理或物候性状的组成与变化(Hillebrand & Matthiessen, 2009), 它包含种间性状差异和物种均匀度两个基本成分(Díaz & Cabido, 2001; Lepš *et al.*, 2006)。植物功能性状(plant functional traits)是指对环境变化发生响应并影响生态系统功能的植物性状(Pakeman, 2004; Swenson & Enquist, 2007)。当扰动等因素引起植物功能性状值或物种相对多度发生变化时, 某个功能性状在种间的相对差异就可能改变, 即功能性状构建模式的变化。这种变化一般包含种间性状趋同和性状趋异两种相悖的过程或模式(Pillar *et al.*, 2009)。性状趋同构建模式(trait-convergence assembly patterns, TCAP)主要由非生物环境的强烈筛选作用诱导产生, 使得群落物种的性状值趋向于达到与环境相适应的平均水平(Weiher & Keddy, 1995; Weiher *et al.*, 1998), 引起生态位重叠, 功能多样性减小, 种间性状差异小于从区域物种库中随机抽取物种组合成的群落的种间差异性(Cornwell & Ackerly, 2009; de Bello *et al.*, 2009; Sonnier *et al.*, 2010; Thompson *et al.*, 2010)。但TCAP不能持久, 因为在此过程中种间竞争又将导致生态位分化, 以降低竞争压力, 维持稳定共存, 种间差异性增大, 这种现象称为性状趋异构建模式(trait-divergence assembly patterns, TDAP) (Grime, 2006; Pillar *et al.*, 2009)。TDAP主要基于极限相似性理论(MacArthur & Levins, 1967), 并得到Wilson (2007)、Stubbs 和 Wilson (2004) 以及 Swenson 和 Enquist (2009)等人研究工作的支持。然而, 同时考虑环境筛和极限相似性的作用似乎更符合自然群落, 这些物种在功能性状上应当具有相似性, 以适应共同的环境, 而种间又必须具备一定的性状差异

才能保证物种共存。因此,很多学者认为TCAP和TDAP这两种模式在同一群落中可能同时存在(Pillar *et al.*, 2009; de Bello *et al.*, 2009; Cleland *et al.*, 2011; Helsen *et al.*, 2012), TCAP和TDAP的嵌套组合既维持了物种相似,又保证了稳定共存(Wilson, 2007; Pillar *et al.*, 2009)。

除TCAP和TDAP外,还存在植物功能性状的随机构建模式,即在扰动等因素作用下,植物功能性状既不表现趋同也不表现趋异(Weiher *et al.*, 1998; Schamp & Aarssen, 2009; Pakeman *et al.*, 2011)。例如, Pakeman等(2011)对30个生境8种受各种扰动因素影响的自然群落中12个植物功能性状构建模式的研究没有发现一个性状具有连续趋同或趋异的模式。随机构建模式出现的原因,可能是存在相反的选择力平衡了TCAP和TDAP,或者群落构建本身是一个随机的中性过程(Hubbell, 2001; Schamp & Aarssen, 2009; Pakeman *et al.*, 2011),或者某些性状对群落构建过程并不重要(Pakeman *et al.*, 2011)。也有研究认为,生态梯度上群落之间物种组成的周转变化将导致植物功能性状发生相对稳定的趋同构建(Fukami *et al.*, 2005; de Bello *et al.*, 2009),随机性构建主要发生在物种水平,而确定性构建主要发生在功能群水平(如功能性状组成的趋同构建)(Fukami *et al.*, 2005; Helsen *et al.*, 2012)。

综上所述,尽管目前对群落构建模式及其主要驱动因素已有很多研究,但在自然群落中,植物功能性状的构建模式不仅受扰动等多种因子的直接作用,而且受地上净初级生产力等群落特征因子变化的调整(Pakeman, 2004; Pakeman *et al.*, 2011),可能出现多种构建模式共有的情况,但哪种构建模式更重要并不明确。笔者认为,在当今人为扰动等各种影响因素越来越强烈的背景下, Pakeman等(2011)的研究结果值得关注,但植物功能性状随机构建模式是由于相反的选择力平衡了TCAP和TDAP,还是由于群落本身的随机过程所致,仍需研究。Pakeman等(2011)也并未否认确定性构建过程,因为地上净初级生产力等群落特征的变化对植物功能性状的构建模式具有定向调整作用(Pakeman, 2004; Pakeman *et al.*, 2011)。因此我们推测,如果相反的选择力不足以完全平衡多数功能性状的TCAP和TDAP,主要的构建模式就应是随机的。

高寒草甸是青藏高原最主要的植被类型。由于

受低温控制,高寒草甸土壤有机质丰富但分解缓慢,速效养分缺乏,初级生产力低,施用化肥就成为高寒草甸草地改良和管理中的常见措施。但长期施肥在提高群落生产力的同时,也降低了物种丰富度(Yang *et al.*, 2011)。放牧虽能提高物种丰富度,但往往降低群落生产力,普遍存在的过度放牧仍是导致高寒草甸退化的最重要因子。过度放牧和大量施肥已成为高寒草甸生态系统最重要、最常见的两种人类干扰因素。我们的前期研究表明,刈割和施肥对高寒草甸群落物种多样性、稳定性和净初级生产力具有相反的影响,前者能增加物种多样性和群落稳定性,并降低净初级生产力,而后的作用正相反(王海东等, 2013)。本研究通过在高寒草甸为期6年的刈割强度和施肥试验,主要进行以下研究:(1)以Mason功能多样性指数(FD_{var}) (Mason *et al.*, 2003)表征刈割强度和施肥梯度上10个植物功能性状的种间相对差异,将其变化与模拟群落随机构建过程获得的零模型进行双尾检验,确定高寒草甸在经过连续6年的刈割和施肥扰动后植物功能性状的主要构建模式;(2)通过分析 FD_{var} 在刈割和施肥处理间的变化,确定刈割和施肥是否也对 FD_{var} 具有相反的影响,以及哪些植物功能性状是随机构建的,是否存在趋同或趋异构建的功能性状,以验证我们的推测;(3)通过建立 FD_{var} 与群落特征参数(地上净初级生产力、刈割后的生物量损失以及群落高度)之间关系的最优回归模型,进一步揭示刈割和施肥后群落特征的变化是否对植物功能性状的构建具有驱动作用。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

本试验在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站进行。该定位站位于青藏高原东北隅的祁连山谷(37.48°–37.75° N, 101.20°–101.38° E),海拔3 100 m。年降水量562 mm,其中80%集中于5–9月。年平均气温–1.6 °C,最热月(7月)平均气温18 °C (李英年等, 2004)。研究样地为天然矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸,海拔3 200 m,地势平缓,为当地冬春牧场(每年11月初至次年5月底放牧)。该草甸牧草生长低矮,建群种和优势种为矮嵩草、粗喙薹草(*Carex scabrirostris*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、异针茅(*Stipa aliena*)和美丽风毛菊(*Saussurea superba*)等。土壤类型为高山草甸土(杨福国, 1982),土壤中有

质分解缓慢, 可利用养分缺乏, 不能满足植物生长需要(赵新全, 2009)。

1.2 研究方法

1.2.1 试验设计与处理

试验样地建于2007年4月底, 为3个刈割水平、2个施肥水平, 3个区组, 每个区组3个4 m × 4 m大样方的2因子裂区设计。

主区为刈割处理, 刈割留茬高度分别为1 cm、3 cm, 另设不刈割处理, 刈割量占当年地上总生物量的60%–70%、45%–50%和0, 刈割处理收获的地上生物量略高于该草地家畜放牧强度实验(朱志红等, 1994; 朱志红和王刚, 1996; Zhu *et al.*, 2012)重度和中度放牧条件下的牧草利用率(60%和45%)。因此, 3个刈割水平可以模拟家畜重度、中度和不放牧时的取食量。副区为施肥处理, 嵌套于主区中, 并设施肥和不施肥2个水平。用4块长2 m、宽0.25 m的铁皮十字形纵切嵌入草地0.25 m深, 将每个主区大样方分隔成4个2 m × 2 m的副区样方, 其中2个施肥, 2个不施肥(图1)。刈割、施肥处理在副区样方中央1.5 m × 1.5 m范围内进行。每个副区样方内再设4个0.5 m × 0.5 m的小样方, 其中1个为长期观察物种组成变化的永久样方, 剩余3个非永久小样方用于植物功能性状测定。

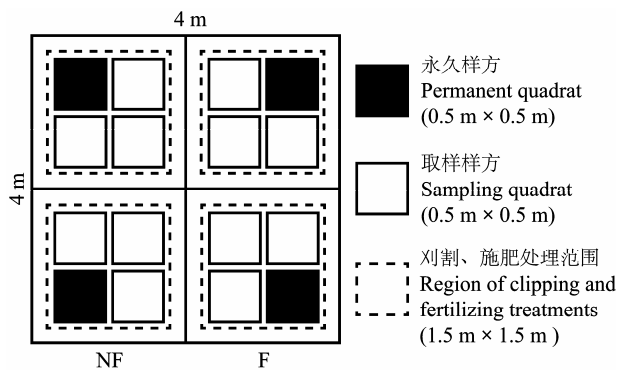


图1 副区处理样方设置图。F, 施肥; NF, 不施肥。

Fig. 1 The layout of quadrates in a subplot. F, fertilized; NF, unfertilized.

试验样地建立前, 草地处于家畜自由放牧状态, 放牧强度中等。本试验通过对天然放牧草地连续进行不同强度的刈割和施肥处理, 研究群落在扰动后植物功能性状的构建模式变化。

每年生长季开始至植物高度达到10 cm左右时

(6月中旬)进行第一次刈割, 将中度和重度刈割处理永久样方的刈割部分置于60 °C烘箱72 h, 称取干质量(W_1)。每年施肥3次, 分别于5–7月中旬进行。施肥量以包括定位站在内的环青海湖地区建植人工草地时的最优施肥量为依据(乔安海等, 2006), 每次撒施尿素 $4.25 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (含N 20.4%), 磷酸二铵 $1.02 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (含N 5.9%, P 28.0%), 每年N、P的添加总量分别为 2.782 和 $0.857 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 。

1.2.2 数据采集

1.2.2.1 群落调查与功能性状测定 每年8月初进行群落调查, 计算测量永久样方内的物种数、高度和盖度。根据2011年的测定结果, 我们选择了33个物种作性状测定。这些物种的累计重要值超过80%, 能够反映群落重要的生态学过程(Garnier *et al.*, 2004)。

2012年8月, 群落调查结束后, 在每个副区处理的3个非永久样方中随机选取每个待测物种的健康个体5株, 测定其叶片数和株高, 用手持式激光叶面积仪(CI-203, 美国CID公司中国分公司, 北京)测定其叶面积; 然后将植物齐地面剪下, 置于60 °C烘箱中72 h, 测定茎、叶的干质量。以上测定获得5个连续性状, 即株高、单株地上干质量、叶面积、比叶面积和叶干质量。

在野外观察和查阅文献的基础上, 我们还选择了植物生长型、植物倾斜度、繁殖方式、生活周期和固氮性等5个对放牧扰动和土壤资源因子变化发生响应的离散性状(Walker *et al.*, 1999; Cornelissen *et al.*, 2003; de Bello *et al.*, 2006) (表1), 对每个物种的离散性状进行状态分类(附录), 在矩阵运算时对包括定量性状在内的所有性状进行标准化赋值, 并使赋值之和等于1, 使数据统一映射到[0, 1]区间上, 以计算 FD_{var} 值。上述10个植物功能性状可通过干物质生产、碳贮存、氮素营养循环、种群更新、形态变化, 以及抵抗动物取食等方面的变化影响生态系统功能。

1.2.2.2 群落地上净初级生产力测定 8月下旬群落地上生物量达到最高时, 对各处理永久样方进行收获刈割, 并将刈割部分置于60 °C烘箱中72 h, 称取干质量(W_2)。特定处理群落的地上净初级生产力(ANPP)以2次收获的干质量之和($W_1 + W_2$)计算。

1.2.3 数据计算与统计分析

1.2.3.1 数据计算 计算全部108个样方内10个性状的 FD_{var} 值(Mason *et al.*, 2003), 计算公式如下:

表1 Mason功能多样性指数 FD_{var} 平均值及其与模拟 FD_{var} 期望值显著不同的平均概率值**Table 1** Mean value of Mason's index of functional diversity FD_{var} for each trait and the mean probability that the value differs significantly from the calculated FD_{var}

性状 Trait		FD_{var}	Mean p	N_M	N_L	Rq (%)
植株性状 Plant trait	生长型 Growth form	0.250	0.635	2	2	96.3
	植株倾斜度 Plant inclination	0.262	0.388	17	1	84.3
	繁殖方式 Reproductive mode	0.105	0.396	46	0	57.4
	生活周期 Life cycle	0.006	0.321	1	16	84.2
	固氮性 Nitrogen fixation	0.046	0.365	1	18	82.4
	株高 Plant height (cm)	0.083	0.133	14	10	77.8
	单株地上干质量 Aboveground dry mass per plant (mg)	0.541	0.362	18	2	81.5
叶性状 Leaf trait	叶面积 Leaf area (cm ²)	0.375	0.589	14	1	86.1
	比叶面积 Specific leaf area (m ² ·kg ⁻¹)	0.613	0.461	14	0	87.0
	叶干质量 Leaf dry mass (mg)	0.537	0.368	10	1	89.8

FD_{var} , 实测功能多样性平均值; Mean p , FD_{var} 实测值显著高于或低于 FD_{var} 期望值的平均概率值; N_M 和 N_L 分别代表 FD_{var} 实测值大于或小于期望值的样方数(分布在零模型分布的上尾或下尾2.5%区域); Rq , 发生随机构建的样方比例。

FD_{var} , mean observed value of functional diversity. Mean p , mean probability that the observed FD_{var} is greater or smaller than expected FD_{var} . N_M and N_L indicate the number of quadrates with the observed FD_{var} greater and smaller than expected FD_{var} (ranked in the highest and lowest 2.5% of the random permutations), respectively; Rq , the ratio of quadrates assembled under neutral processes.

$$w_i = a_i / \sum_{j=1}^N a_j; \quad \overline{\ln x} = \sum_{i=1}^N w_i \times \ln x_i;$$

$$V = \sum_{i=1}^N w_i (\ln x_i \pm \overline{\ln x})^2; \quad FD_{var} = \frac{2}{\pi} \arctan(5V)$$

式中, w_i 是样方中物种*i*的相对多度, a_i 、 a_j 分别是物种*i*、*j*的多度, N 是物种数, x_i 是物种*i*某一性状的平均值, $\overline{\ln x}$ 是物种性状的对数加权平均值, V 是由相对多度加权的标准差之和, 表示性状变异程度, FD_{var} 是Mason功能多样性指数。 FD_{var} 值越大, 种间性状的相对差异越大, 性状趋异; 反之, 性状趋同。 FD_{var} 值不变, 则表示性状构建具有随机性。

1.2.3.2 随机化处理与零模型检验 要分析刈割和施肥梯度上植物功能性状的构建过程是随机的还是确定的, 必须首先通过随机化过程建立性状 FD_{var} 期望值的零模型, 然后将实测 FD_{var} 值分别与零模型的 FD_{var} 期望值进行比较, 并进行双尾检验。零模型为衡量实测 FD_{var} 值是否发生显著变化提供了可比较的标准。零假设是: 某一功能性状的 FD_{var} 实测值与期望值无显著差异($p > 0.05$), 实测性状为随机构建模式。备择假设是: 如果某一功能性状实测 FD_{var} 值的平均值落在 FD_{var} 期望值概率分布的下尾2.5%区域(实测值小于期望值), 则该性状趋同; 若其实测 FD_{var} 值落在上尾2.5%区域(实测值大于期望值), 则该性状趋异(Bersier & Sugihara, 1997; Schamp & Aarssen, 2009)。随机化处理采用Cingolani等(2007)、

Schamp和Aarssen (2009)的方法, 并通过笔者编写的PHP代码完成。具体方法是: 保持各样方内的物种组成、物种数和总多度不变, 仅随机交换各个物种的多度, 即只允许样方本身的性状信息进入随机化处理过程, 而不允许样方间互换物种信息, 否则, 可能会引入本不存在于样方内的性状信息, 导致对性状趋同或趋异的过高估计。对零模型进行双尾检验时, 按如下公式计算 p 值: $p = \min(2S / 5001, 2L / 5001)$, S 指在受测性状经5 000次随机化处理得到的 FD_{var} 期望值大于或等于实测 FD_{var} 值的次数, L 则指期望值小于或等于实测值的次数。

1.2.3.3 协方差分析 由于物种多样性和群落生产力都会影响功能多样性(Pakeman, 2004; Sasaki *et al.*, 2009; Pakeman *et al.*, 2011), 为准确估计试验处理对功能多样性的影响, 采用裂区设计的Univariate ANCOVA混合模型分析功能多样性在实验处理间的变化。分析时分别以Simpson物种多样性指数和群落净初级生产力为协变量, 刈割和施肥为固定因子, 区组为随机因子。模型的主区变异来源为刈割和区组因素, 副区变异来源为施肥因素, 刈割与施肥、施肥与区组、协变量与刈割以及与施肥的交互作用。如果试验处理对某一功能性状的 FD_{var} 值不具有显著影响, 就表示其本身是随机构建的; 如果刈割和施肥对某一功能性状的 FD_{var} 值具有相反影响, 但其互作效应不显著, 就表示刈割和施肥对其TCAP和TDAP具有平衡效应, 并引起随机构建。各处理

FD_{var} 平均值的多重比较采用最小显著差数(least-significant difference, *LSD*)法检验。

1.2.3.4 回归分析 在以上分析的基础上,为确定刈割和施肥后群落特征的变化是否能解释功能多样性的变化,本文参照 Kühner 和 Kleyer (2008)、Pakeman等(2011)的方法,以各试验处理群落特定功能性状的 FD_{var} 值为响应变量,以地上净初级生产力、生物量损失和群落高度3个指标及其所有组合为解释变量,对每个功能性状建立8个回归模型(包括截距项模型)。对模型拟合精度的评价及入选模型群落特征参数的选择以赤池信息量准则(AIC)为依据,即以AIC值最小(Yamaoka *et al.*, 1978)且权重值最大(Burnham & Anderson, 2002)的模型为最优模型。判断群落特征变化能否有效地解释某个功能性状 FD_{var} 值的变化,则通过比较最优模型的置信比进行。置信比是最优AIC模型与仅包含截距项模型的权重之比。如果置信比 ≤ 2.39 ,则群落特征变化不能解释该性状 FD_{var} 的变化(Pakeman *et al.*, 2011)。

上述3个群落特征参数中,生产力代表刈割和施肥后群落的综合响应。虽然一般认为刈割和施肥对生产力具有相反的效应,但刈割去除顶端优势后能产生竞争释放效应,也能刺激植物产生更多的分枝或分蘖,因而生产力的变化与物种相对多度、株高、单株生物量、种群密度等多个因子的相关变化有关,能较好地反映群落特征的变化。生物量损失以各刈割处理6月中旬刈割生物量占其地上净初级生产力百分比(即 $W_1/(W_1 + W_2)$)的6年平均值得计算,其差异代表不同刈割强度对 FD_{var} 值的直接影响,同时也能反映群落光照和表层土壤温度的变化;群落高度以8月中旬的物种重要值对物种株高进行加权来计算,主要代表群落在刈割与施肥后再生恢复的垂直结构变化,也能反映群落温度和光环境的变化,与群落中各物种株高的补偿生长能力有关。

在统计分析前,对数据进行正态性和方差齐性检验。对单株地上干质量、叶干质量、株高、生物量损失和ANPP进行平方根转换,对叶面积、比叶面积和群落高度采取对数转换。统计分析的显著性水平设为 $p < 0.05$ 。采用R (v.3.0.2)软件进行分析。

2 结果和分析

2.1 植物功能性状构建模式

分别对10个功能性状 FD_{var} 实测值与零模型

FD_{var} 期望值的双尾检验结果显示,所有性状 FD_{var} 实测值显著高于或低于期望值的平均概率均大于0.05(表1),表明实测性状的构建模式与随机构建模式并无显著差异,即在刈割和施肥处理梯度上,这些性状总体上未表现出连续显著的趋同或趋异构建模式,而主要表现为随机构建模式。通过对样方水平各功能性状 FD_{var} 实测值与期望值的比较检验,我们发现:在108个样方中,生长型发生随机构建的样方比例最高(96.3%),其次是3个叶性状、植物倾斜度、生活周期、固氮性、单株地上干质量(81.5%–89.8%),随后是株高(77.8%),繁殖方式发生随机构建的样方比例最低(57.4%),10个功能性状发生随机构建的样方比例平均为82.7%(表1)。这说明在功能性状总体为随机构建模式的情况下,有些功能性状仍具有不同程度的趋同或趋异性。例如,繁殖方式的 FD_{var} 实测值在42.6%的样方显著高于 FD_{var} 期望值(在不刈割、中度刈割和重度刈割处理的施肥与不施肥样方数分别为7、8、7、8、8与8,高于期望值的样方数为46),而低于 FD_{var} 期望值的样方数为0(表1),即该性状也表现出趋异响应,但未出现趋同响应。此外,植物倾斜度、单株地上干质量、株高、叶面积、比叶面积和叶干质量也在9.3%–16.7%的样方表现出显著趋异性;而生活周期和固氮性分别在14.8%和16.7%的样方表现出趋同性。

2.2 试验处理效应

协方差分析显示,在10个功能性状中,仅固氮性、繁殖方式和株高3个性状的 FD_{var} 值受刈割或施肥处理的显著影响($p < 0.05$),但刈割与施肥的互作效应不显著($p > 0.05$)(表2)。这3个功能性状都属随机构建发生概率相对较低的性状(表1),其余7个性状的 FD_{var} 值均不受试验处理及其互作效应的影响。

在物种多样性相同的条件下,经协方差分析修正后,10个功能性状 FD_{var} 值的方差分析结果(表3)显示,仅固氮性的 FD_{var} 值在施肥后显著减小53%,即在消除物种多样性的影响后,施肥引起该性状发生了趋同响应,但刈割对其无显著影响。

同样的分析结果(表3)显示,在群落地地上净初级生产力相同的条件下,也仅有固氮性、繁殖方式和株高3个性状的 FD_{var} 值在刈割或施肥处理间发生了显著变化。其中,固氮性和繁殖方式的 FD_{var} 值在刈割后分别增加了14–15倍和1.7–2.1倍,显示出趋异性,但施肥后没有显著变化。株高的 FD_{var} 值受刈

表2 刈割和施肥影响高寒草甸植物功能多样性的协方差分析

Table 2 ANCOVA for the effects of mowing and fertilization on plant functional diversity in alpine meadow

性状 Trait	协变量 Covariates <i>df</i> = (1, 4)	变异来源 Source of variance		
		主区 Whole plot	副区 Subplot	
		C <i>df</i> = (2, 4)	F <i>df</i> = (1, 2)	C × F <i>df</i> = (2, 4)
固氮性 Nitrogen fixation	<i>D</i>	1.347	10.269*	6.801
繁殖方式 Reproductive mode	<i>ANPP</i>	7.688*	0.001	1.424
固氮性 Nitrogen fixation	<i>ANPP</i>	12.237*	1.910	5.557
株高 Plant height (cm)	<i>ANPP</i>	0.879*	9.382*	0.474

*, 0.05 ≥ *p* > 0.01。D, Simpson指数; *ANPP*, 地上净初级生产力。C, 刈割; F, 施肥; ×, 交互作用; *df* = (*m*, *n*), *m*, 处理自由度; *n*, 误差自由度。
*, 0.05 ≥ *p* > 0.01. *D*, Simpson' index; *ANPP*, aboveground net primary productivity. C, mowing; F, fertilization; ×, interaction; *df* = (*m*, *n*), *m*, degree of freedom in treatment; *n*, degree of freedom in error.

表3 刈割和施肥对高寒草甸植物功能多样性影响的方差分析和多重比较(平均值±标准误差)

Table 3 ANOVA for the effects of mowing and fertilization on plant functional diversity and the multiple comparison test of means among different levels within mowing or fertilization treatments in alpine meadow (mean ± *SE*)

性状 Trait	协变量 Covariate	刈割处理 Mowing treatment			施肥处理 Fertilization treatment	
		不刈割 Un-mowed	中度刈割 Moderate mowing	重度刈割 Heavy mowing	不施肥 Unfertilized	施肥 Fertilized
		固氮性 Nitrogen fixation	<i>D</i>	0.038 ± 0.017 ^a	0.065 ± 0.007 ^a	0.065 ± 0.005 ^a
繁殖方式 Reproductive modes	<i>ANPP</i>	0.056 ± 0.020 ^a	0.099 ± 0.016 ^b	0.116 ± 0.013 ^b	0.090 ± 0.026 ^a	0.090 ± 0.018 ^a
固氮性 Nitrogen fixation	<i>ANPP</i>	0.003 ± 0.013 ^a	0.043 ± 0.010 ^b	0.046 ± 0.009 ^b	0.046 ± 0.017 ^a	0.015 ± 0.012 ^a
株高 Plant height (cm)	<i>ANPP</i>	0.065 ± 0.022 ^b	0.017 ± 0.017 ^a	0.048 ± 0.014 ^{ab}	-0.012 ± 0.028 ^a	0.098 ± 0.019 ^b

D, Simpson指数; *ANPP*, 地上净初级生产力。相同字母代表处理间差异不显著(*p* > 0.05)。
D, Simpson' index; *ANPP*, aboveground net primary productivity. The same letters indicate no significant difference among treatments (*p* > 0.05).

表4 10个功能性状的Mason功能多样性指数 FD_{var} 值与群落特征参数间的最优回归模型

Table 4 Best-fit models of regressions of the Mason's index of functional diversity FD_{var} of 10 functional traits with community characteristics

性状 Trait	最优模型变量 Variables in best-fit model	置信比 Confidence ratio
植株性状 Plant trait		
生长型 Growth form	+ VegHt	1.12
植株倾斜度 Plant inclination	+ ANPP - BioL	321 258.06
繁殖方式 Reproductive modes	- VegHt	1 933 804.76
生活周期 Life cycle	Intercept	1.00
固氮性 Nitrogen fixation	- ANPP + BioL	18 769.72
株高 Plant height (cm)	- BioL	1 373.34
单株地上干质量 Aboveground dry mass per plant (mg)	+ ANPP	1.42
叶性状 Leaf trait		
叶面积 Leaf area (cm ²)	- BioL	1.36
比叶面积 Specific leaf area (m ² ·kg ⁻¹)	- BioL	275.34
叶干质量 Leaf dry mass (mg)	+ ANPP	2.39

ANPP, 地上净初级生产力; BioL, 生物量损失; Intercept, 模型仅含常数项; VegHt, 植被高度; 符号 + 和 - 分别表示正相关和负相关。
ANPP, aboveground net primary productivity; BioL, biomass loss; Intercept, the model contained constant term only; VegHt, vegetation height; Sign + or - indicates positive or negative correlation, respectively.

割和施肥的共同影响, 表现为刈割后趋同, 施肥后趋异。不施肥时株高的 FD_{var} 出现负值是由于该值本身很小, 经协方差分析对平均值修正后所致。

2.3 群落特征变化的影响

10个功能性状的 FD_{var} 值对群落特征参数的最优回归模型(表4)显示, 仅植物倾斜度、繁殖方式、

固氮性、株高和比叶面积5个功能性状的 FD_{var} 值可由群落特征变化予以解释, 其中包含受试验处理影响的3个功能性状(表2)。其他5个功能性状由于回归模型仅含常数项(生活周期), 或置信比 ≤ 2.39 (生长型、单株地上干质量、叶面积和叶干质量), 群落特征变化不能解释其 FD_{var} 的变化。而在置信比大于2.39的5个最优回归模型中, 群落高度仅能解释繁殖方式这1个功能性状 FD_{var} 的变化, 其余4个功能性状的 FD_{var} 变化可通过生物量损失或生产力的变化予以解释, 或通过生物量损失与生产力2个因子的组合变化得到解释。在这4个功能性状的回归模型中都包含生物量损失因子。

3 讨论

3.1 植物功能性状的构建模式

本研究显示, 经严格的随机化处理和零模型双尾检验, 在刈割与施肥复合梯度上10个功能性状并没有表现出连续显著的趋同或趋异格局, 总体上表现为随机构建模式, 其平均发生概率为82.7%, 而确定性构建的平均发生概率为17.3% (表1)。协方差分析显示, 仅有3个确定性构建发生概率较高的功能性状(固氮性、繁殖方式和株高)(表1)的 FD_{var} 值分别对刈割和施肥处理发生了显著的趋同或趋异响应, 其他7个功能性状的 FD_{var} 值则无显著变化(表2)。说明本研究群落植物功能性状的构建存在不同的模式, 以随机构建模式为主, 而确定性构建(即TCAP或TDAP)处于次要地位, 证实了Weiher等(1998)、Schamp和Aarssen (2009)以及Pakeman等(2011)的研究结论。

本文结果也证实了相反选择力对TCAP和TDAP的平衡效应能引起功能性状随机构建(Hubbell, 2001; Schamp & Aarssen, 2009; Pakeman *et al.*, 2011)的观点。因为协方差分析显示株高的 FD_{var} 值对刈割和施肥处理具有相反的反应, 而刈割和施肥的交互作用对其无显著影响(表2, 表3)。但由于发生这种响应的功能性状较少, 尚不能确定在株高发生随机构建的概率(77.8%, 表1)中, 相反选择力的平衡效应对其贡献有多大, 因此, 本研究对该平衡效应的证实能力是有限的, 群落构建本身所具有的随机性(Hubbell, 2001)可能仍是本研究中植物功能性状总体上表现为随机构建模式的主要原因。这与Schamp和Aarssen (2009)的结论相一致。杜晓光和周

淑荣(2008)在青藏高原东部亚高山草甸的研究显示群落物种的多度分布符合中性模型(Hubbell, 2001)。我们在本试验样地的研究也表明, 由物种多度随机波动过程决定的投资组合效应是物种多样性导致该群落稳定性的机制(王海东等, 2013)。这些研究说明, 发生在群落物种水平的随机构建(Fukami *et al.*, 2005; Helsen *et al.*, 2012)与发生在功能性状水平的随机构建可能具有内在的联系, 但两者之间的因果关系还有待于进一步研究。

3.2 试验处理与植物功能性状的趋同和趋异性

在10个功能性状中, 仅有3个功能性状的 FD_{var} 值对试验处理具有显著响应(表2)。其中, 固氮性 FD_{var} 值的响应随协变量的不同完全相反(表2, 表3)。出现这种结果的可能原因是, 在群落物种组成、物种丰富度及均匀度相同的条件下, 施肥解除土壤N素限制后, 对非自身固氮植物的种群生长及相对多度的促进作用大于对自身固氮植物的作用, 降低了这两类植物的相对差异, 引起性状趋同; 而在地上净初级生产力保持相同时, 一些物种地上生物量的增加必然伴随着另一些物种生物量的减小。由于这两类植物及其不同物种的补偿响应差异很大, 物种重要值可能增加、减小或不变(周晓松等, 2011), 从而引起 FD_{var} 值增加。

刈割后物种繁殖方式的 FD_{var} 值增加(表3)是因为6月中旬的刈割直接抑制了高大的不耐刈割植物的有性繁殖, 降低了其相对多度, 如垂穗披碱草、圆萼薹草(*Morina chinensis*)、铃铃香青(*Anaphalis hancockii*)和湿生扁蕾(*Gentianopsis paludosa*)等, 但刈割也能刺激异针茅、矮嵩草、粗喙薹草和蕨麻(*Potentilla anserina*)等克隆植物增强其营养繁殖能力, 刈割后的竞争释放效应也有利于一些低矮营有性繁殖的双子叶植物提高相对多度, 如黄芪(*Astragalus sp.*)、美丽毛茛(*Ranunculus pulchellus*)和棉毛茛(*Ranunculus membranaceus*), 从而引起繁殖方式的趋异响应。

刈割处理是无选择地去除一定高度的植物组织, 因此, 刈割后群落物种株高的 FD_{var} 降低是必然的。这与重度放牧导致草地群落植株低矮一致的情形相似。施肥虽能促进植物生长, 但由于不同物种吸收利用土壤养分的能力以及刈割后的补偿生长能力有所差异, 施肥后株高的种间相对差异仍会增加。

上述结果说明,在增加扰动水平后,种间差异性的变化是性状依赖的,既有Grime (2006)和Cleland等(2011)认为的趋异变化(如表3,刈割后繁殖方式和固氮性发生趋异),也有Sonnier等(2010)认为的趋同变化(如表3,刈割后株高以及施肥后固氮性发生趋同)。这也反映了群落构建模式多元化的观点(Young *et al.*, 2001),并可能与群落的发育阶段有关。例如,在Inouye和Tilman (1995)对施氮处理梯度下弃耕地群落的观察中,处理4年时呈现趋同模式的样地在第11年时却观察不到该模式。不同试验处理条件下植物功能性状构件模式随时间的变化规律也是我们今后的一个研究课题。

3.3 群落特征变化对植物功能性状构建模式的驱动作用

在10个功能性状中,生长型、生活周期、单株地上干质量、叶面积和叶干质量这5个功能性状的构建是完全随机的(表1),它们不受试验处理和群落特征变化的影响(表2),而植物倾斜度、繁殖方式、固氮性、株高和比叶面积这5个功能性状的构建模式还与群落特征变化有关(表4),其中,固氮性、繁殖方式和株高3个性状的构建还受刈割或施肥处理的显著影响,而植物倾斜度和比叶面积仅受群落特征变化的影响(表4)。因此,在本研究植物功能性状总体表现为随机构建的模式中,试验处理和群落特征变化对植物功能性状构建模式也具有驱动作用(Pakeman, 2004; Pakeman *et al.*, 2011),并可能是确定性构建平均发生概率为17.3% (表1)的重要原因。尽管5个能有效解释植物功能性状构建模式变化的最优回归模型包含不同的群落特征参数,但生物量损失和生产力的入选次数更多(表4),因而是较理想的解释植物功能性状构建模式变化的群落特征。

固氮性、繁殖方式和株高3个性状的构建受试验处理和群落特征变化的共同影响,而且 FD_{var} 值的变化规律相同(表2,表4)。因为试验处理和群落特征变化具有内在联系,刈割强度越大,生物量损失越大,群落高度越低,地上净初级生产力也越低,固氮性和繁殖方式的趋异性随之增大,而株高更加趋同。另外,在低矮和低盖度的群落环境下,土壤温度较高,固氮微生物活性增加,有利于自身固氮的豆科植物相对多度的增加,也加大了种间变异性。因此,我们推测刈割扰动对这3个功能性状的影响可能大于群落特征变化的影响。

植物倾斜度的种间变异性随生产力水平增加而增加(或随生物量损失减小)的结果(表4)与Weiher等(1998)的结论相契合,并可能与不同物种对光资源的竞争利用有关。说明植物分枝角度这一形态学性状具有很高的可塑性,并随环境变化而引起种间的趋同或趋异变化,达到与群落环境相协调的状态。比叶面积是单位叶质量的叶面积,能准确地描述群落光环境变化与植物光获取对策的关系。本研究显示,生物量损失越小,比叶面积在种间的相对差异越大(表4),因为在本研究群落中,叶片变薄、叶面积增大有利于获得更多光资源,特别是对于群落下层的物种意义更大。而在低矮和低盖度的群落环境中,光资源不受限制,比叶面积变化的意义并不重要,其种间差异也较小。

综上所述,本研究中群落植物功能性状的构建存在不同的模式,随机构建的平均发生概率为82.7%,趋同和趋异构建的平均发生概率为17.3%,植物功能性状以随机构建为主,确定性构建居次要地位。由于高寒草甸群落物种多度分布模式符合中性模型(杜晓光和周淑荣, 2008),物种多度的随机波动产生的投资组合效应是该群落物种多样性导致稳定性的机制(王海东等, 2013),植物功能性状总体上的随机构建模式可能与群落物种水平的随机构建有关,而功能性状的确定性构建受刈割和施肥处理以及群落特征变化的共同驱动。刈割或施肥后,有些功能性状的种间差异增大,有些则减小,因此,种间差异性的变化是性状依赖的。由于仅株高1个功能性状的 FD_{var} 值对刈割和施肥处理有相反响应,且刈割和施肥的交互作用对其无显著影响,因而本研究证实了相反选择力对TCAP和TDAP的平衡效应能引起功能性状随机构建(Hubbell, 2001; Schamp & Aarssen, 2009; Pakeman *et al.*, 2011)的观点。除了试验处理的影响外,生物量损失和生产力是较为理想的解释功能性状确定性构建模式的群落特征。本文关于植物功能性状构建模式的研究是在异质群落空间进行的,各实验处理群落功能性状构建模式随时间的变化及其与生态系统功能的关系应是今后研究的重点。

基金项目 国家自然科学基金(31070382)。

致谢 感谢中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站在野外试验部分给予的支持;感谢陕西师范大学生态学研究室陈超、卫欣华、李晓刚、许曼丽

和关百盈等同学在野外数据采集过程中的付出;感谢北京灵思远景营销顾问有限公司云途研发组技术经理熊小强、中国科学院城市环境研究所实习研究员陈辉煌,以及陕西师范大学何鹏、金文杰同学在数据分析中给予的帮助;特别感谢英国The James Hutton Institute的Robin J. Pakeman教授以及加拿大Department of Biology, Algoma University的Brandon S. Schamp教授在随机化处理与零模型检验理论部分给予的诸多指导。

参考文献

- Aiba M, Katabuchi M, Takafumi H, Matsuzaki SIS, Sasaki T, Hiura T (2013). Robustness of trait distribution metrics for community assembly studies under the uncertainties of assembly processes. *Ecology*, 94, 2873–2885.
- Beisner BE, Haydon DT, Cuddington K (2003). Alternative stable states in ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 1, 376–382.
- Bersier LF, Sugihara G (1997). Species abundance patterns: the problem of testing stochastic models. *Journal of Animal Ecology*, 66, 769–774.
- Burnham KP, Anderson DR (2002). *Model Selection and Multi-model Inference: a Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd edn. Springer, New York.
- Cingolani AM, Cabido M, Gurvich DE, Renison D, Díaz S (2007). Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, 18, 911–920.
- Cleland EE, Clark CM, Collins SL, Fargione JE, Gough L, Gross KL, Pennings SC, Suding KN (2011). Patterns of trait convergence and divergence among native and exotic species in herbaceous plant communities are not modified by nitrogen enrichment. *Journal of Ecology*, 99, 1327–1338.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, Ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pansas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Cornwell WK, Ackerly DD (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- de Bello F, Lepš J, Sebastià MT (2006). Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. *Ecography*, 29, 801–810.
- de Bello F, Thuiller W, Lepš J, Choler P, Clément JC, Macek P, Sebastià MT, Lavorel S (2009). Partitioning of functional diversity reveals the scale and extent of trait convergence and divergence. *Journal of Vegetation Science*, 20, 475–486.
- Diamond JM (1975). Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, USA. 342–444.
- Díaz S, Cabido M (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Du XG, Zhou SR (2008). Testing the neutral theory of plant communities in subalpine meadow. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 347–354. (in Chinese with English abstract) [杜晓光, 周淑荣 (2008). 亚高寒草甸植物群落的中性理论验证. *植物生态学报*, 32, 347–354.]
- Fukami T, Bezemer TM, Mortimer SR, van der Putten WH (2005). Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, 8, 1283–1290.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gotelli NJ, McCabe DJ (2002). Species co-occurrence: a meta-analysis of J. M. diamond's assembly rules model. *Ecology*, 83, 2091–2096.
- Götzenberger L, de Bello F, Bräthen KA, Davison J, Dubuis A, Guisan A, Lepš J, Lindberg R, Moora M, Pärtel M, Pellissier L, Pottier J, Vittoz P, Zobel K, Zobel M (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, 87, 111–127.
- Grime JP (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.
- Grman E, Suding KN (2010). Within-year soil legacies contribute to strong priority effects of exotics on native California grassland communities. *Restoration Ecology*, 18, 664–670.
- Helsen K, Hermy M, Honnay O (2012). Trait but not species convergence during plant community assembly in restored semi-natural grasslands. *Oikos*, 121, 2121–2130.
- Hillebrand H, Bennett DM, Cadotte MW (2008). Consequences of dominance: a review of evenness effects on local and regional ecosystem processes. *Ecology*, 89, 1510–1520.
- Hillebrand H, Matthiessen B (2009). Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 12, 1405–1419.
- Hubbell SP (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography (MPB-32) (Vol. 32)*. Princeton University Press, Princeton, USA.
- Inouye RS, Tilman D (1995). Convergence and divergence of old-field vegetation after 11 yr of nitrogen addition. *Ecology*, 76, 1872–1887.

- Kraft NJB, Ackerly DD (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401–422.
- Kraft NJB, Crutsinger GM, Forrester EJ, Emery NC (2014). Functional trait differences and the outcome of community assembly: an experimental test with vernal pool annual plants. *Oikos*, doi: 10.1111/oik.01311.
- Kühner A, Kleyer M (2008). A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. *Journal of Vegetation Science*, 19, 681–692.
- Lepš J, de Bello F, Lavorel S, Berman S (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. *Preslia*, 78, 481–501.
- Li YN, Wang QX, Gu S, Fu YL, Du MY, Zhao L, Zhao XQ, Yu GR (2004). Integrated monitoring of alpine vegetation types and its primary production. *Acta Geographica Sinica*, 59, 40–48. (in Chinese with English abstract) [李英年, 王勤学, 古松, 伏玉玲, 杜明远, 赵亮, 赵新全, 于贵瑞 (2004). 高寒植被类型及其植物生产力的监测. 地理学报, 59, 40–48.]
- MacArthur R, Levins R (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.
- Mason NWH, MacGillivray K, Steel JB, Wilson JB (2003). An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, 14, 571–578.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, Westoby M (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY (2009). Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory. *Biodiversity Science*, 17, 579–593. (in Chinese with English abstract) [牛克昌, 刘怿宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云 (2009). 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 17, 579–593.]
- Pakeman RJ (2004). Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis. *Journal of Ecology*, 92, 893–905.
- Pakeman RJ, Lennon JJ, Brooker RW (2011). Trait assembly in plant assemblages and its modulation by productivity and disturbance. *Oecologia*, 167, 209–218.
- Perry LG, Neuhauser C, Galatowitsch SM (2003). Founder control and coexistence in a simple model of asymmetric competition for light. *Journal of Theoretical Biology*, 222, 425–436.
- Pillar VD, Duarte LDS, Sosinski EE, Joner F (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, 20, 334–348.
- Qiao AH, Han JG, Gong AQ, Li W, Wang YW, Qing GJ, Guo SD, Wu JM, Zhao DZ (2006). Effect of nitrogen fertilizer application on *Elymus nutans* seed quality and yield in Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Agrestia Sinica*, 14, 48–51, 56. (in Chinese with English abstract) [乔安海, 韩建国, 巩爱岐, 李伟, 王赞文, 秦歌菊, 郭树栋, 吴精明, 赵殿智 (2006). 氮肥对垂穗披碱草种子产量和质量的影响. 草地学报, 14, 48–51, 56.]
- Sasaki T, Okubo S, Okayasu T, Jamsran U, Ohkuro T, Takeuchi K (2009). Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Ecology*, 90, 2598–2608.
- Schamp BS, Aarssen LW (2009). The assembly of forest communities according to maximum species height along resource and disturbance gradients. *Oikos*, 118, 564–572.
- Sonnier G, Shipley B, Navas ML (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science*, 21, 1014–1024.
- Stubbs WJ, Wilson JB (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557–567.
- Swenson NG, Enquist BJ (2007). Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94, 451–459.
- Swenson NG, Enquist BJ (2009). Opposing assembly mechanisms in a Neotropical dry forest: implications for phylogenetic and functional community ecology. *Ecology*, 90, 2161–2170.
- Thompson K, Petchey OL, Askew AP, Dunnett NP, Beckerman AP, Willis AJ (2010). Little evidence for limiting similarity in a long-term study of a roadside plant community. *Journal of Ecology*, 98, 480–487.
- Walker B, Kinzig A, Langridge J (1999). Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems*, 2, 95–113.
- Wang HD, Zhang LL, Zhu ZH (2013). Effects of clipping and fertilizing on the relationships between species diversity and ecosystem functioning and mechanisms of community stability in alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 279–295. (in Chinese with English abstract) [王海东, 张璐璐, 朱志红 (2013). 刈割、施肥对高寒草甸物种多样性与生态系统功能关系的影响及群落稳定性机制. 植物生态学报, 37, 279–295.]
- Weiher E, Keddy PA (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 74, 159–164.
- Weiher E, Clarke GDP, Keddy PA (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.

- Wilson JB (2007). Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: limiting similarity lives! a reply to grime. *Journal of Vegetation Science*, 18, 451–452.
- Yamaoka K, Nakagawa T, Uno T (1978). Application of Akaike's information criterion (AIC) in the evaluation of linear pharmacokinetic equations. *Journal of Pharmacokinetics and Biopharmaceutics*, 6, 165–175.
- Yang FT (1982). Natural geography survey of Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station in Qinghai. In: Xia WP ed. *Alpine Meadow Ecosystem. Facs.1*. Gansu People's Publishing House, Lanzhou. 1–7. (in Chinese) [杨福囤 (1982). 青海高寒草甸生态系统定位站的自然地理概况. 见: 夏武平主编. 高寒草甸生态系统. 第1集. 甘肃人民出版社, 兰州. 1–7.]
- Yang ZL, van Ruijven J, Du GZ (2011). The effects of long-term fertilization on the temporal stability of alpine meadow communities. *Plant and Soil*, 345, 315–324.
- Young TP, Chase JM, Huddleston RT (2001). Community succession and assembly comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration*, 19, 5–18.
- Zhao XQ (2009). *Global Change and Ecological System in Alpine Meadow*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [赵新全 (2009). 高寒草甸生态系统与全球变化. 科学出版社, 北京.]
- Zhou XS, Zhu ZH, Li YN, Yuan FR, Fan RJ (2011). Community compensatory mechanism under clipping, fertilizing and watering treatment in alpine meadow. *Journal of Lanzhou University (Natural Science)*, 47(3), 50–57. (in Chinese with English abstract) [周晓松, 朱志红, 李英年, 袁芙蓉, 樊瑞俭 (2011). 刈割、施肥和浇水处理下高寒矮嵩草草甸补偿机制. 兰州大学学报(自然科学版), 47(3), 50–57.]
- Zhu ZH, Wang G, Zhao SL (1994). Aboveground biomass dynamics of clonal ramet population of *Kobresia humilis* in alpine meadow under different stocking intensities. *Grassland of China*, (3), 10–14. (in Chinese with English abstract) [朱志红, 王刚, 赵松岭 (1994). 不同放牧强度下高寒草甸矮嵩草(*Kobresia humilis*)无性系分株种群的地上生物量动态. 中国草地, (3), 10–14.]
- Zhu ZH, Wang G (1996). An approach to analyzing nature of community structure: with examples of alpine meadow and alpine brushland. *Acta Phytocologica Sinica*, 20, 184–192. (in Chinese with English abstract) [朱志红, 王刚 (1996). 群落结构特性的分析方法探讨——以高寒草甸和高寒灌丛为例. 植物生态学报, 20, 184–192.]
- Zhu ZH, Wang XA, Li YN, Wang G, Guo H (2012). Predicting plant traits and functional types response to grazing in an alpine shrub meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Science China Earth Sciences*, 55, 837–851.

责任编辑: 王德利 责任编辑: 王 葳

附录 本研究包含的33个物种及5个离散性状的状态
Appendix Thirty-three plant species and the assignment of five discrete traits included in the study

物种 Species	生长型 Growth form	繁殖方式 Reproduction mode	生活周期 Life cycle	固氮性 Nitrogen fixation	植株倾斜度 Plant inclination
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	丛生 Bunched	营养繁殖 Vegetative propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
异针茅 <i>Stipa aliena</i>	密丛生 Closely bunched	营养繁殖 Vegetative propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	俯卧状 Prostrate
矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	密丛生 Closely bunched	营养繁殖 Vegetative propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
糙喙薹草 <i>Carex scabritrostris</i>	丛生 Bunched	营养繁殖 Vegetative propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
圆萼薹草 <i>Morina chinensis</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
麻花儿 <i>Genitiana straminea</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	莲座状 Rosette
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	莲座状 Rosette
萎软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	莲座状 Rosette
肉果草 <i>Lancea tibetica</i>	丛生 Bunched	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	莲座状 Rosette
瑞苓草 <i>Saussurea nigrescens</i>	散生 Scattered	营养繁殖 Vegetative propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	莲座状 Rosette
高山唐松草 <i>Thalicttrum alpinum</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	莲座状 Rosette
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
高山豆 <i>Tibetia himalaica</i>	散生 Scattered	种子繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	俯卧状 Prostrate
藏麻 <i>Potentilla anserina</i>	丛生 Bunched	营养繁殖 Vegetative propagation	多年生 Perennials	自生固氮 Biological nitrogen fixation	俯卧状 Prostrate
青海苜蓿 <i>Medicago archiductis-nicolai</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
钝裂根莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	俯卧状 Prostrate
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	俯卧状 Prostrate
川藏蒲公英 <i>Taraxacum maurocarpum</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	莲座状 Rosette
黄芪 <i>Astragalus</i> sp.	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	自生固氮 Biological nitrogen fixation	俯卧状 Prostrate
甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	自生固氮 Biological nitrogen fixation	俯卧状 Prostrate
黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	莲座状 Rosette
宽包棘豆 <i>Oxytropis latibracteata</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	莲座状 Rosette
矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	密丛生 Closely bunched	营养繁殖 Vegetative propagation	多年生 Perennials	自生固氮 Biological nitrogen fixation	俯卧状 Prostrate
美丽毛茛 <i>Ranunculus pulchellus</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	俯卧状 Prostrate
棉毛茛 <i>Ranunculus membranaceus</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	俯卧状 Prostrate
琴盖马先蒿 <i>Pedicularis lyrata</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	俯卧状 Prostrate
铃铃香青 <i>Anaphalis hancockii</i>	密丛生 Closely bunched	营养繁殖 Vegetative propagation	非多年生 Annuals and biennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
早熟禾 <i>Poa annua</i>	密丛生 Closely bunched	营养繁殖 Vegetative propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
菘草 <i>Koeleria cristata</i>	密丛生 Closely bunched	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
羊茅 <i>Festuca ovina</i>	密丛生 Closely bunched	营养繁殖 Vegetative propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
细蝇子草 <i>Silene graciliculis</i>	丛生 Bunched	有性繁殖 Sexual propagation	多年生 Perennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect
湿生扁蕾 <i>Genitanopsis paltudosa</i>	散生 Scattered	有性繁殖 Sexual propagation	非多年生 Annuals and biennials	利用外源性氮 Exogenous nitrogen	直立 Erect