

# 植物功能性状对放牧干扰的响应

赵娜<sup>1,2</sup> 赵新全<sup>1,2,3</sup> 赵亮<sup>1,2</sup> 徐世晓<sup>1,2\*</sup> 邹小艳<sup>1,2</sup>

(<sup>1</sup>中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008; <sup>2</sup>中国科学院西北高原生物研究所海北高寒生态系统研究站, 高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810008; <sup>3</sup>中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

**摘要** 放牧是草地生态系统的主要利用方式。植物通过其功能性状的改变来响应放牧的干扰, 研究主要集中于地上茎、叶等功能构件不同生态性状对放牧干扰的差异化响应, 体现了植物在放牧压力下资源获取最大化的适应对策, 也是物种应对干扰所表现出的各自独特生存策略。这种以个体生态学特征为依据的研究方法, 弥补了传统分类方法在生态学应用方面的不足, 为开展放牧干扰生态研究提供了崭新的视角, 具有重要的生态学和生物进化意义。本文介绍了植物功能性状的定义及其构建模式, 总结了不同放牧强度下植物功能性状的表型可塑性表达, 归纳了放牧干扰下功能性状的权衡策略, 强调了个体功能性状对于大尺度草地放牧利用中体现出的独特价值, 最后提出相关研究中存在的问题及未来发展方向。

**关键词** 放牧; 干扰响应; 功能性状; 属性分布; 营养价值评定

## Progress in researches of the response of plant functional traits to grazing disturbance.

ZHAO Na<sup>1,2</sup>, ZHAO Xin-quan<sup>1,2,3</sup>, ZHAO Liang<sup>1,2</sup>, XU Shi-xiao<sup>1,2\*</sup>, ZOU Xiao-yan<sup>1,2</sup>  
(<sup>1</sup>Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China;  
<sup>2</sup>Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Biota, Haibei Alpine Meadow Ecosystem Research Station, Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; <sup>3</sup>Chengdu Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China).

**Abstract:** Grazing is a major mode of grassland use. Plants are likely to respond positively to grazing disturbance through changes in their functional traits. The researches of plant traits mainly focus on different responses of ecological traits of above-ground functional components, such as stem and leaf, to grazing disturbance. The changes of plant traits reflect the adaptive strategy of maximum resources gain rate, and even are specific manifestation about their own unique survival strategy under grazing pressures. This research method, based on individual ecological characteristics, makes up for some deficiencies of the traditional classification method and is an important tool to study grazing disturbance ecology, and even has the important significance of ecology and evolutionary biology. This paper introduces the definition of plant functional trait and its assembly pattern, summarizes the phenotypic plasticity of plant functional traits, sums up their trade-off strategy under different grazing intensities, emphasizes the unique value of individual plant functional traits to grassland use, and ultimately puts forward the existing problems and development direction in the future.

**Key words:** grazing; disturbance response; functional trait; attribute distribution; nutrient value assessment.

国家自然科学基金(31402120)、青海省科技支撑项目(2013-N-146-3)、青海省科技支撑项目(2015-SF-A4-2)、中国科学院 STS 计划项目(KFJ-SW-ST5-177)和国家科技支撑计划项目(2012BAD13B01)资助。

收稿日期: 2015-10-07 接受日期: 2016-04-26

\* 通讯作者 E-mail: sxxu@nwipb.cas.cn

放牧是国内外普遍运用的草地管理工具,地球陆地面积的40%以上处于放牧管理和利用之下,它不仅维系着草地的生态健康,同时为草食动物提供食物,生产动物产品,以获得可持续的经济效益(林慧龙等,2008)。然而,目前草地生态系统正在经历着放牧方式的巨大变化,这种变化在尺度和速率上都是史无前例的,而且专家预测变化将加剧,以满足全球人口对畜产品的加倍需求(FAO,2005)。作为一种高度复杂的干扰方式,放牧对草地生态系统的影响是多方面的。家畜通过偏食性、粪尿排泄和畜蹄践踏来干扰草原环境,使草地的群落结构、物种组成和形态特征发生变化,种群的优势地位发生更替,植被组成趋于单一化(Hobbs,1991);通过植物地上部和地下部对于干扰信息的反馈从而诱发不同性状之间的级联效应,最终改变草地生态系统进程和碳氮循环(Smith *et al.*, 2014)。

放牧干扰是驱动生态系统演替进程的一个重要组成因素,伴随着一系列以物种与资源重组为核心的极其复杂的生态过程。近几十年来,种群及其以上尺度单元对放牧干扰的研究较多(von Wehrden *et al.*, 2012)。近年来,在生态系统结构与功能的研究中,基于进化历史的系统进化分类法在处理大尺度的生态学问题时表现出诸多的限制(Korner,1993)。然而,基于植物性状的功能生态学方法对于追踪生态系统尺度、景观尺度甚至生物圈等大尺度上的生态学问题体现出了重要的价值(Gitay *et al.*, 1997; Cornelissen *et al.*, 2003)。

物种是具有行为表现和功能表达的个体集合体,将物种的作用和响应与其自身生物学信息结合起来,通过植物性状来消除物种的不确定性。依靠植物性状能够帮助理解生态系统功能的决定机制,以及理解群落应对放牧干扰的响应模式。无论在植物响应环境变化方面还是植物自身对生态系统进程的作用方面,植物性状均表现出了强烈的预测能力(Cornelissen *et al.*, 2003)。使用植物性状作为理论框架来研究物种在放牧干扰下的适应性,预测群落和生态系统功能对于人类放牧干扰的响应,已经成为生态学研究的发展趋势,对于生态学机理和机制的研究具有十分重要的意义。然而,从植物生物学的微观角度来研究个体尺度上的放牧响应尚显不足(Stahlheber *et al.*, 2013)。本文回顾了放牧干扰下草原植物主要功能性状的表型可塑性和构建模式,通过植物功能性状的分异性表达和不同性状间的权

衡策略,提出了放牧干扰下生物学的响应本质,同时分析了植物功能性状研究方法的利弊,并对未来研究进行了展望。

## 1 植物功能性状的研究内容

### 1.1 植物功能性状的提出

自20世纪60年代以来,生态学家在经典分类学的基础上,将具有相似形态学、生理学和生态学特征及环境响应的一类物种或群体进行合并,引入了功能群的概念。因为单个物种对生态系统过程的作用大小和贡献性质变异很大,做出一般性的预测很难(白永飞等,2002),功能群(功能型)的划分比传统的分类方法在研究植物对生态系统功能的作用及其对多变环境的响应模式中更具优势、更适用(Hector *et al.*, 1999)。然而,功能群的研究在解释不同功能群组成对生态系统过程的相对重要性方面受到了限制,也不能充分地解释植物与环境的关系,而且在大尺度模型预测中也出现了很多问题。后来生态学家们意识到,同一功能群物种具有的相似功能和响应模式主要是因为那些物种同时拥有某些关键的功能性状(Pausas *et al.*, 2003)。于是人们在探索功能群间相互作用及其对生态系统功能的维持机制时,为了更好地理解功能群的结构及其功能特征,开始深入剖析和研究植物功能分类划分的最基本单元——植物功能性状。

### 1.2 植物功能性状的定义及其构建模式

植物在漫长的进化和发展过程中,与环境相互作用逐渐形成了许多内在生理和外形态方面的适应对策,以最大程度地减小环境的不利影响,这些适应对策的表现即为植物性状(plant trait)(孟婷婷等,2007)。植物性状作为植物及其器官的形态学、解剖学、生理学、生物化学、繁殖学和物候学的个体性能,会受到外部环境压力的选择,从而影响物种行为的发生,进而潜在地影响植物适合度(Lavorel *et al.*, 2007)。那些能够反映物种所在生态系统功能特征的性状被称为植物功能性状(plant functional trait),具体来说,植物功能性状是指一切对植物的定居、生存和适应有着潜在重要影响的,或与获取、利用和保存资源的能力有关的属性(Violle *et al.*, 2007),即对有机体表现或个体适合度有影响的性状,并对生态系统功能的形成产生影响的性状(Diaz *et al.*, 2001),如叶片大小、扩散模式和植株高度等,它们对表征生态系统功能具有指示作用(Lavorel *et*

al. 2011)。植物功能性状是连接植物与环境的桥梁,这些性状影响着生态系统过程和结构功能,可以较客观地反映植物对环境的适应能力以及植物内部不同功能之间的进化与平衡(Lienin *et al.* 2012)。

植物功能性状的形成是气候、环境和生物条件共同筛选的结果。环境扰动可能是特定功能性状形成的直接幕后操纵者(Schellberg *et al.* 2012)。在特定环境条件下,物种一般会表现出性状的趋同构建(trait-convergence assembly pattern, TCAP),进而引起生态位重叠;生态位重叠又势必引起种间竞争加剧,物种必将发生性状分离来实现其性状的趋异构建(trait-divergence assembly pattern, TDAP),达到群落的持久稳定(李燕等, 2013)。实际上,物种本身就是沿着趋同和趋异两种途径逐渐演化的,稳定的自然群落是性状趋同和趋异构建模式的动态平衡。放牧干扰对于植物性状的分布和构建起到环境的筛选作用。物种功能性状的可塑性变化,客观地表达植物对外部环境的适应性,不同的性状组合对应着不同的生态学现象,形成不同环境干扰梯度下的生态对策,充分发挥植物的生态指示作用。

### 1.3 植物功能性状的研究方法

**1.3.1 群落中物种选择的原则** 一般情况下选择生态系统中多度(优势度和重要值)高的物种进行相关属性的观察,因为这些物种可以更好地代表生态系统或者植物群落,也可以将观察到的个体属性更好地放大到群落水平。然而,群落中的稀有物种虽然不能产生更多的生物量,但是对于特定的分析也是至关重要的,某些场合也需要考虑。对于进化生态学家来说,物种的选择又可能更多地偏好于不同的进化发育类群而非优势群。总之,物种的选择依据研究目的、研究区域及实验仪器等条件具体确定。另外,对于复杂的生态系统而言,需要尽可能多的物种进行属性观察(Cornelissen *et al.* 2003)。大量的物种能够提供足够大的样本,来检验性状间或性状与环境间的统计关系;同时从这种关系中寻找普遍规律(Keddy, 1992)。另外,当由于实验仪器等原因无法得到某些关键性状的数据时,可以借助植物系统发生学的工具来提供有价值的属性数据信息,因为驱动群落相互作用的决定性性状往往存在强烈的系统发生学信号,它们在系统进化过程中经常被保留下来(Flynn *et al.* 2011)。

**1.3.2 物种内个体选择的原则** 采用样带法进行不同物种个体的选择,样带的空间布局一般根据研

究者的经验和判断来设置,这是一种系统的等距离取样而非随机样带取点。选择发育良好、无病虫害且未遮阴的具有代表性的植物个体进行属性观察。当植物个体很难界定时,选择的基本原则为地上独立分离的无性系分株作为一个观察个体。另外,如果没有符合条件的个体落在样带上时,则选择对应样点最近的植物个体进行替代(Cornelissen *et al.*, 2003)。物种内个体数目的确定主要取决于观测属性的自然变异程度。

**1.3.3 功能性状的分析方法** 基于性状格局的研究是一种能够用于探索包含植物群落内全部物种抵御干扰和干扰恢复的有效方法,因为功能性状可以在植物的任意个体中测量,功能性状的方法不仅跨越了物种分类的界限,同时可以放大到更高一级的组织水平(Violle *et al.* 2007),能够较好地理解特定性状的进化与干扰的联系,甚至能在一种极端的环境中提供关于群落生态适应性和存活机制的信息。另外,以功能性状为基础的方法也使得用典型相关分析确定相关性状与环境变量之间的关系成为可能(Sandra *et al.*, 1998)。

通过测定大量物种的多量性状,来搜集一套能够体现物种关键生态学效应和响应的功能属性是功能性状研究体系的核心。理论上来说,种间的性状变异往往大于同性状的种内变异。最初生态学家为了消除这种差异通常采用单重复的多物种取样,或者保守地采用多重复的多物种取样方法,每一个性状由种间的平均属性值代替,不考虑种内的属性变异,即每个性状值的计算由相对多度不同的物种加权平均属性值表示。这种传统的功能性状评估方法,既考虑物种的成分,同时还需提供一套基于物种的属性值;或者聚焦于一套功能性状或者界定在植物功能群的层面(Saatkamp *et al.*, 2010; Wesuls *et al.* 2012)。而且,在功能生态学、群落生态学、干扰生态学等领域开展的大量研究都是基于一个前提:比较种间变异来说,性状的种内变异往往被忽略。传统意义上性状的分配单位是物种而非个体,性状数据分析往往是基于物种水平上的平均属性值。虽然,这种方法在识别和划分单一植物功能性状响应干扰方面是有价值的,而且也已经作为联系生态系统进程的一种手段(Fortunel *et al.* 2009)。然而,家畜的偏食性往往会导致同一功能性状在不同物种间的分异差异(Diaz *et al.*, 1992),甚至导致在同一物种内的不同个体间也会存在较大波动。有时种内性

状的变异能够显著地影响群落构建、群落结构、群落动态、稳定性和群落的物理环境。Kühner 等(2008)曾对使用物种的平均属性值分析产生过质疑。因为性状的种内变异有时占到总变异的 40%,甚至个别性状会高达全部变异的 75%(Kattge *et al.*, 2011)。正如 Saatkamp 等(2010)也指出,个体性状对于放牧的响应可能存在高度的变异性。因此,基于性状的群落生态学研究需要考虑性状的种内变异。Albert 等(2010)也强调,在单性状和多性状分析结合的方法中,当功能性状的种内变异占到全部变异的 30%时,种内变异原则上不能被忽略。虽然没有影响到一般的功能性状权衡策略,但是种内变异已经足以达到改变物种排序分类的潜力(Cadotte *et al.*, 2011)。种内性状变异是否被忽略,即性状值是用物种的平均属性值还是物种的多变量属性分布来表示,更多地依靠研究系统、性状种类以及研究目的来决定。

目前,在草地生态学研究已经开始应用一种“免于分类法”和“性状样带法”相结合的综合分析法,此法可以忽略植物组成,且能够同时考虑由于物种丰富度引起的性状表达差异,也考虑种内的性状变异,成为快速评价复杂群落属性的有效方法。功能性状的综合分析法不仅跨越了物种分类的界限,也考虑了种间性状表达差异和种内性状变异,同时可以放大到更高一级的组织水平,它能够在非常广泛的植物类群间进行植物性状功能比较,研究方法连贯,因此对植物表现具有较好的理解和预测范式(Duart *et al.*, 1995),促进了生态学模式的推广,对于大尺度评估功能性状的环境响应也表现出了极高的价值(Gaucherand *et al.*, 2007)。然而,此种方法也存在诸如物种功能性状间相关性变弱以及功能性状对压力源的敏感性降低等问题。最近 10 年间,基于性状的方法被作为一种理论框架来理解物种在干扰下的适应机制。通过研究群落水平的加权平均属性或者多变量属性分布等指标,理解不同干扰梯度下物种各生态位的分化模式和群落构建的发展机制,预测群落和生态系统功能对于人类干扰的响应(Diaz *et al.*, 2007),从而预测在将来土地使用变化下植被分布情况,为构建群落的响应模式及其隐藏机理的探索开辟了新道路(Castro *et al.*, 2010)。

## 2 植物功能性状在生态学研究中的重要作用

将近 100 年的草地研究一直致力于探索物种对

放牧干扰的响应机制和植物的适应性策略。探讨植物功能性状对扰动因子的适应性和生态对策是生态学研究由表面现象向内部生理机制转变的突破口。从功能性状变化来探索植物对放牧的响应机制近年来受到广泛关注(Bernard-Verdier *et al.*, 2012),功能性状的方法能够改进我们对于潜在隐藏机制的理解。植物个体性状是研究种群和群落结构的基础,是种群、群落与生态系统联系的桥梁,通过植物的生物学属性来反映植物对生长环境的适应。早在 1898 年就已经提出在变化生境中不同物种生存的关键在于它们具有不同的性状。Chapin 等(1996)指出,在影响生态系统功能方面,任何物种的重要性是与它们是否能够创建群落中不连续性分布的属性有关,物种功能性状是生物体适应特定环境变化的可靠指标。Westoby(1999)用植物叶面积、冠层高度和种子大小 3 个性状来解释种群的形成和持续共存的现象,强调了物种属性的功能贡献。Hector(2000)指出,物种的某些功能性状是生态系统过程的强驱动者。植物群落对干扰的响应本质上是通过植物功能性状的变化来实现的。功能性状丰富的群落,不仅表现为形态性状的多样化,而且还具有多样化的生理生化功能以及完善的生态适应性,在外界环境的干扰下更容易做出较多的选择和应变来降低干扰,在一定程度上有利于维持生态系统的功能(周鹏等, 2010)。功能性状将物种的进化历史和生态发展历史整合到一起,对生物体的行为表现影响很大,植物性状是群落生态研究的基石(McGill *et al.*, 2006)。基于性状的方法使群落生态学成为了一般性和预测性的科学(Webb *et al.*, 2010)。近年来,性状的研究已经涉及到从生物个体到生态系统的各个组织水平,从群落生态学、植物地理学到干扰生态学等各个领域。功能生态学也已经发展成为一门独立的学科,将植物功能的方法从经典分类学中抽提出来应用到生态系统进程中,为植物功能性状、干扰响应生态和系统功能的关系研究提供了新契机(Lavorel *et al.*, 2011; Moreno Garcia *et al.*, 2014)。

## 3 植物功能性状对放牧干扰的响应模式

### 3.1 放牧干扰下植物功能性状的表型可塑性表达

植物功能性状与环境之间的关系是近年来功能性状研究的核心问题(Bullock *et al.*, 2001; Bernard-Verdier *et al.*, 2012),主要围绕植物功能性状与水热、气象、土壤、地形等环境因子及其性状间的相互

关系方面(尧婷婷等 2010;施宇等 2011;刘旻霞等, 2012),研究植物性状对气候环境梯度的适应对策与规律(van Kleunen *et al.*, 2010; Lindborg *et al.*, 2012)。从个体组织水平植物功能性状的角度来探索草原植物对放牧的响应与适应机制,并利用功能性状的方法重建群落生态学的研究是草原生态学一个新兴和前沿的领域(Zheng *et al.*, 2010)。植物通过某些形态结构和生理特征来响应放牧的干扰,主要体现在植株、叶片、根系等植物性状的差别上。随放牧压强度的不同,物种会通过地上、地下等不同功能器官资源分配模式和繁殖分配策略的变化达到表型性状的改变,最终使自己朝着有利于提高种群适合度的方向发展。放牧干扰下,地上植株表现出株丛破碎化、丛幅减小、株丛枝条数下降等特性,加之牲畜采食降低了牧草的顶端优势,使植物的分蘖增多,株丛密度增加(Höglind *et al.*, 1998);或表现出冠丛幅减少、根茎节间变短、萌蘖枝条增多、茎叶性状矮型化等特性(王伟等, 2000),甚至在高强度放牧下表现的俯卧状生长特性。过度放牧下植物的矮型化和俯卧生长现象,是植物防御家畜采食,避免机械损伤的主动逃避策略(李西良等, 2014),也是植物表型性状改变的具体体现,正如Diaz等(2007)指出的,植株高度是反映植物生存策略的重要指示性状,能够反映植物在不同放牧干扰梯度下获取资源的能力,明确反映植物的生长与养分利用信息。但也有研究表明,单一性状并不能充分表征和指示植被的变化(Klimešová *et al.*, 2008; 李燕等, 2013)。继续增加放牧强度,克隆植物以其低矮的匍匐枝优势,通过缩短枝间距和节间距离来增加营养枝数目,刺激更新芽的生根及萌蘖,使无性系达到频度和盖度的最大化,占据大面积生境,通过增加其营养繁殖的再生能力来提高其耐牧性,特别在牧草返青时期提供较高的牧草品质(高的叶片氮含量、低碳氮比、低的结构性成分)(Römermann *et al.*, 2009)。另外,叶片功能性状在响应干扰方面也发挥着重要的指示作用。叶片的高度和位置的变化直接体现了植物性状对不同草食家畜采食的抵御能力(Westoby, 1999)。叶片氮含量、叶片干物质含量、叶片厚度和叶面积指数等性状间接地体现了植物性状对草食家畜干扰后的恢复能力(Rusch *et al.*, 2009)。在低强度放牧干扰下,植物可以维持叶片的正常生长,在短时间达到物流平衡暂稳态,但长期过度采食叶片会导致植物叶数下降,叶面积指数下降,光合能力下降,牧草的再生

能力降低,叶片的生活力减弱,叶片生物量降低(Smith, 1998),为了补偿因采食而引起的光合作用的下降,植物通过调节其资源分配策略将新产生的光合产物继续优先分配给地上部分(Wilsey, 1996),进而引发植物地下部芽和根系等功能性状的相应改变(Klump *et al.*, 2009)。有研究表明,放牧会刺激植物休眠芽的萌发(韩建国等, 2000)。也有研究表明,随着放牧强度的增加,植物更新芽的位置降低(Piqueray *et al.*, 2015);根系生物量降低(Gao *et al.*, 2008);根冠比降低以及根系的可溶性碳水化合物降低(Guo *et al.*, 2012)。另外,放牧可导致须根及浅根系植物生长受限,轴根型和根蘖型根能较好地适应放牧干扰(梁金华, 2012)。然而,植物性状对放牧的响应也不可一概而论。有研究表明,随放牧强度的增大,植物地下根系生物量并未降低反而有增加的趋势,增加的幅度甚至达到相当可观的程度(杨持等, 2001);放牧也导致植物根冠比增大(Kooijman *et al.*, 2001);或者植物性状对动物采食和践踏并没有明显的响应规律(Patty *et al.*, 2010)。另有研究表明,放牧对植物根内氮、磷、碳等元素的影响会随着物种或者放牧强度的不同而产生较大差异。中等强度的放牧有利于根中氮含量的积累(李金花等, 2003);而高强度放牧下根氮含量降低(白可喻等, 2000)。另外,放牧干扰也会改变不同植物的繁殖对策。对于许多可同时进行无性繁殖和有性繁殖的植物,放牧明显降低或抑制有性繁殖,而增加无性繁殖的资源分配比例(Damhoureyeh *et al.*, 2002)。但也有不同观点,放牧干扰会增加有性繁殖能力(刘建秀等, 2005)或者使有性和无性繁殖能力都增加(包国章等, 2002)。物种功能性状的差异化特征是植物响应放牧干扰的重要调节方式。不同植物功能性状对草食动物的牧食行为存在优先选择原则(Bullock *et al.*, 2001),具有被家畜优先利用的性状在高强度放牧下会显著降低,甚至会导致当地家畜有偏好的性状灭绝(Wang *et al.*, 2011)。过度放牧引起植物个体功能性状的丧失是导致生态系统结构和功能衰退的重要原因,因为一个物种占据一个生态位,如果物种灭绝了,将会引起功能性状丢失或功能性状空间维度减小。普遍认为放牧下群落的变化主要决定于家畜长期的过度选择性采食(He *et al.*, 2011)。家畜的偏食性行为通过改变植物的资源分配模式,来修改地上部植物营养器官及繁殖器官的形态、生理及物候等功能性状;进而间接地影响植物

根系形态特征、空间分布和根系构型等地下功能性状,由此带来的级联效应最终调节整个植株的个体行为(Klumpp *et al.* 2009),性状之间的联动响应是放牧下植物表型可塑性的重要机制(de Kroon *et al.*, 2005)。

### 3.2 植物功能性状在放牧干扰下的生态策略

植物性状常随放牧梯度发生变化,但因为资源的异质性,植物性状无时无刻不在进行着权衡,通过表型可塑性达到对异质生境的适应是植物的一种生态对策(李西良等 2014)。植物对食草动物的取食一般采取忍耐和抵抗两种对策(Belsky *et al.*, 1993),通过植物性状变化来逃避或者忍受家畜的采食。一方面,植物通过植株矮小、叶数减少、叶片变小、低的特定叶面积、高的叶片干物质含量、丛生生长、坚硬的齿状叶片等性状,来适应贫瘠的土壤条件和高强度的家畜践踏,植物属性朝着低营养价值的方向收敛,降低由于家畜采食而导致的资源损耗,植物表现出更强的避牧能力。另一方面,植物通过低的组织密度、低的叶片干物质含量、高的特定叶面积、柔软的叶片、匍匐多茎、克隆繁殖和短暂的生活史性状(Quetier *et al.* 2007),高效获得光和营养,快速生长并迅速恢复损失的组织,增大植物地上部的快速再生能力,提高草食动物的选择性,植物表现出更强的耐牧能力。与快速生长策略相关的耐牧性性状在较高放牧强度下会暂时变得盛行(Cruz *et al.*, 2010)。正如Westoby(1999)的研究发现,重度非选择性放牧活动有利于高生长速率、高适口性的耐牧性植物存活。然而,耐牧性物种具有较低的繁殖产量(Graff *et al.* 2014)。较耐牧性物种来说,避牧性性状在放牧干扰下虽然暂时不具有优势,但避牧性物种在群落中的多度会随着干扰时间的推移越来越多。从植物生活史的角度来说,多年生植物通过芽和根等储藏器官有效地缓冲压力源,虽具有较低的适合度和竞争力,但却具有较高的抵抗力。一年生物种在资源的保护方面投资较少,但生长迅速,具有较高的恢复力,继续增加放牧强度,大面积的裸地为一年生和两年生短命物种的有性繁殖提供了发芽的条件,短期内会成为群落的优势种(Ruppert *et al.*, 2015)。然而,长期的过度放牧将会导致一年生植物无法完成其生活史,促使种子库的匮乏,最终导致一年生植物的灭绝(Miehe *et al.* 2010)。植物生活史完成与否可以作为放牧干扰强有力的报警器(Zhu *et al.* 2012)。

当暴露在低强度的放牧梯度时,物种具有低的特定叶面积和叶片氮含量以及高的结构性成分,从而具有低的光合能力和营养周转速率,显示出对资源利用的保守性策略。当暴露在高强度的放牧梯度时,物种具有高的特定叶面积、叶片氮含量和低的叶片碳含量、叶片碳氮比、高的光合速率,从而显示出迅速恢复、快速生长的资源利用策略。研究也发现这些快速资源获得型群落具有叶片早衰、高的再循环能力和高的内部营养分配,从器官到整个植物水平上异速生长和生理限制都达到最小化(Maire *et al.* 2013)。然而,这些与快速资源获取相关的性状对草食动物的破坏却又具有较高的敏感性(Carmona *et al.* 2011)。植物通过从生理到形态的性状间的配置达到“有效资源保持型”和“快速资源获得型”两类生存策略权衡的植物。植物功能性状的快速生长和慢速恢复方式共存,快回报与慢回报的生存策略共存,在很大程度上调节着食草动物的产量(Fynn 2012)。“快速资源获得型”物种使草地具有快速的恢复功能,能够更好地保持草地景观;而“有效资源保持型”物种建立起来的自然饲草储备,对于每年资源短缺时期草食动物营养的维持又具有重要意义(Wiegand *et al.* 2004)。植物通过不同功能性状间的权衡(trade off),达到最优的生活策略,在生态系统亚稳态下,充分利用环境资源供给,通过各植物功能性状之间的权衡和组合来完成植物的生活史,以及占据各物种在群落中所占有的生态位(niche),进而影响到多物种的稳定共存(Silvertown 2004),是植物在特定环境下进化出的一种生态对策(Mooney *et al.* 2010)。草食动物的选择性、植物的耐受性和抵御性与植物的某些功能性状相联系,通过对物种性状的研究可以为理解物种响应放牧隐藏机制提供重要途径。

### 4 植物功能性状对草地饲用评价的贡献

不同类型生态系统和植物个体对人类活动干扰的预测能力一直都是生态学家和保护管理者所关注的问题(Quetier *et al.* 2007)。预测在物种组成上完全不同的群落对土地利用响应时,需要在植物属性层面上去理解和分析。植物功能性状不仅作为草地生态系统响应放牧强度的指示物,同时也能够通过植物功能性状提供的牧草营养品质来衡量和预测当年家畜膘情和来年家畜的越冬能力高低(Moreno Garcia *et al.* 2014),为家畜牧食反映及牧食预测提

供有效信息(Diaze *et al.* 2007),因此个体功能性状对于预测大尺度草地放牧利用是一种有效的工具(Garnie *et al.* 2006)。Tobler等(2003)指出,持续放牧通常会消耗掉群落中一些适口性高的物种,同时被一些适口性差的物种所取代,因此导致草地营养品质的降低。高质量的牧草品质才是影响家畜产量的决定因素(Vetter *et al.* 2012)。适口性高的物种一般具有较高的叶片氮、钙、钾、磷含量以及高的特定叶面积,因为叶片氮含量和特定叶面积与叶绿素含量成正比,叶绿素作为光合路径的关键酶,影响着植物的光合能力。叶片氮含量作为植物对光照、温度和土壤营养体系的最优产物,与木质素含量呈反比,可以较好地预测牧草的消化率。也有研究表明,高的比叶面积和叶片氮含量会加速凋落物分解,它们可以很好地预测物种的养分循环(Moreno Garcia *et al.* 2014)。然而,适口性差的物种具有坚硬的叶片、高的叶片干物质含量和大量的碳化合物(Freschet *et al.* 2013),叶片干物质含量反映着植物的支撑结构以及对草食动物的防御能力,有较高干物质含量的叶片,木质素和纤维素成分相应较高,叶片相对较硬,不利于反刍动物的消化代谢。而且高的叶片干物质含量也会降低凋落物的分解,叶片干物质含量曾一度成为土地使用变化和营养循环速率大小的有力代表。叶片寿命和开花时间也能够指示植物营养生长的快慢和生活史的周转速率,对于理解禾草干物质积累和家畜的营养消化也具有关键的指示作用(Quetier *et al.* 2007)。植物高度也可以作为预测物种营养品质的另一指标(Westoby, 1999),因为高大的植物往往具有高的糖分和氨基酸含量(Perez-Harguindeguy *et al.* 2003)。这些影响物种营养和结构成分的功能性状,会显著地影响牧草的营养释放及其在动物体内的消化代谢(Kazakou *et al.* 2009)。在不进行任何取样的前提下,通过特定属性的性状表现来直观地判断草地营养状况(Quetier *et al.* 2007),是一项快速且简单地评价草地牧用价值的好方法。

## 5 植物功能性状研究中存在的问题与展望

### 5.1 植物功能性状研究方法展望

以往的实验研究多是短期尺度的,关于长期持久放牧下草原植物性状可塑性变化的跟踪报道不多(Stahlheber *et al.* 2013)。随着时间尺度的延长,关于物种不同性状对放牧干扰的敏感度分异(惰性性

状、敏感性状)以及放牧耐受性和避牧性相关性状分别在维持物种生存策略和特定生态过程中的重要性知之甚少,同时对物种功能性状的非对称响应(asymmetric responses)及功能冗余机制重视程度不足,这些都成为限制解析放牧下草原植物生物学响应机制的重要瓶颈(李西良等,2014)。因此,对于将来的性状研究,应该逐步建立和完善植物功能性状研究的方法和体系,在不同组织尺度上开展物种功能性状的关系、不同功能构件间功能性状的关联程度、物种不同个体间性状变异以及不同干扰强度下相同物种功能性状的分布等研究,以助于理解植物性状间的相互作用机理和植物功能性状对干扰的适应策略机制(Webb *et al.* 2010)。

### 5.2 植物功能性状研究中的几个突破口

性状是植物个体构成的基本单元,从性状角度揭示植物个体特征对放牧干扰的响应和适应机制尤为重要。今后的研究工作应从以下几个方面重点突破:(1)食草作用直接作用于植物地上部分茎、叶及繁殖部分花和果实,叶片作为家畜采食植物的主要部分,也是植物光合作用的主要器官,承载着一定的环境扰动信息,结合叶片经济型谱的新理论(Wright *et al.* 2004),以叶片性状为切入点来深入剖析放牧对植物功能性状权衡关系调控机理的研究;(2)土壤因子是影响植物性状发育和变化的重要因子(杨士梭等,2014),从土壤-植被界面整体考虑放牧对土壤理化性质及根际微生物生态系统中物质循环的影响,通过土壤资源的可利用性来决定植物资源的利用策略,从而理解物种对于种群建成、生态系统物质循环进程表现出的独特作用,进一步筛选出放牧扰动和土壤资源梯度上耐牧与避牧、资源利用与竞争等响应的植物敏感性状,明确植物性状与关键资源的耦合关系(李西良等,2015);(3)目前植物功能性状的研究主要是以植物地上部的茎、叶的功能构件为研究对象,而对地下部分根系的功能性状变化及其与地上部分茎、叶功能性状之间关系的研究很少,通过加强植物地上部分和地下部分植物性状之间的协变关系的相关工作,有助于全面认识植物的生活史策略及物种在放牧干扰下的进化机制;(4)确定和量化各物种重要植物性状的生态变量相关性的主导维度(leading dimensions),来帮助理解物种生活史特征在放牧干扰梯度上的权衡,以及由此导致的性状趋同和趋异构建模式下的种间生态位分离,揭示植物对放牧干扰的响应模式(Wright *et al.*,

2007); (5) 加强植物功能性状在植株及其构件单元不同发育阶段的动态研究。目前植物功能性状的研究多是“静态变量”的观测,而忽略了在植株个体和构件单元(如茎和叶)的不同发育时期的动态变化,正如研究发现,不同龄级株丛的分蘖密度性状存在很大差异(安渊等,2002)。所以以往研究中单单对某一发育阶段性状的“静态”研究,不能够全面地反映植物功能性状的总体变化规律,也无助于更深刻地认识和控制植物功能性状变化的内在遗传因素和外在环境因素,揭示植物对环境的适应机制(杨冬梅等,2012); (6) 现有的研究更多地关注于家畜的偏食性引起的地上部功能性状的改变,然而性状行为的变化是通过植物资源分配模式的改变来实现的。鉴于资源分配模式所具有生态适应意义,今后应加强从资源分配和功能响应的角度来探讨个体水平上植物对放牧的生态适应对策; (7) 最后利用近年来新兴的分子生物学方法,通过DNA甲基化和组蛋白修饰等表观遗传调控途径,加强分子生物学学科在本研究领域中的介入,从分子水平上快速验证植物功能性状的表型可塑性修饰机理,充分实现学科间的交叉。

总之,放牧干扰将会在分子水平、叶片水平、个体水平、群落水平、陆地生态系统水平及至全球水平上产生广泛而深远的影响,开展植物功能性状间的互利、竞争和替代关系的研究,物种通过其不同器官功能性状的改变来决定其种间竞争格局、自然选择方向和存活模式,是草原群落发生退化演替过程中种群个体行为的具体表现,也是物种实施多种适应机理后表现出的各自独特的生存策略。基于功能性状来研究草地生态系统在干扰下的演替趋势和动因,对于理解放牧干扰下植物对变化环境的适应机制、多物种共存机理、生物多样性维持具有理论意义,可为更好地保护草原生态平衡,为放牧管理决策系统的建立和天然草地的健康管理提供科学依据,更重要的是以此为据做出较好的保护和恢复决策。

#### 参考文献

安渊,李博,杨持,等. 2002. 不同放牧率对大针茅种群结构的影响. 植物生态学报, 26(2): 163-169.  
白可喻,韩建国,王培,等. 2000. 放牧强度对新麦草人工草地植物地下部分生物量及其氮素含量动态的影响. 中国草地, (2): 15-20.  
白永飞,张丽霞,张焱,等. 2002. 内蒙古锡林河流域草原群落植物功能群组成沿水热梯度变化的样带研究. 植

物生态学报, 26(3): 308-316.  
包国章,康春莉,李向林. 2002. 不同放牧强度对人工草地牧草生殖分配及种子重量的影响. 生态学报, 22(8): 1362-1366.  
韩建国,宋锦峰,张蕴薇,等. 2000. 放牧强度对新麦草生产特性和品质的影响. 草地学报, 8(4): 312-318.  
李燕,朱志红. 2013. 高寒草甸刈割、施肥和浇水发生响应的最优植物性状集和功能型. 植物生态学报, 37(5): 384-396.  
李金花,李镇清,王刚. 2003. 不同放牧强度对冷蒿和星毛委陵菜养分含量的影响. 草业学报, 12(6): 30-35.  
李西良,侯向阳,吴新宏,等. 2014. 草甸草原羊草茎叶功能性状对长期过度放牧的可塑性响应. 植物生态学报, 38(5): 440-451.  
李西良,刘志英,侯向阳,等. 2015. 放牧对草原植物功能性状及其权衡关系的调控. 植物学报, 50(2): 159-170.  
梁金华. 2012. 内蒙古荒漠化草原四种植物的根系构型特点及其生态适应性研究(硕士学位论文). 呼和浩特: 内蒙古农业大学.  
林慧龙,龙瑞军,任继周. 2008. 放牧侵蚀研究回顾与展望. 生态学杂志, 27(12): 2222-2227.  
刘建秀,朱志红,郑伟. 2005. 高寒草甸放牧扰动与两种植物的反应研究. 西北植物学报, 25(10): 2043-2047.  
刘旻霞,马建祖. 2012. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应. 应用生态学报, 23(12): 3295-3300.  
孟婷婷,倪健,王国宏. 2007. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 31(1): 150-165.  
施宇,温仲明,龚世时. 2011. 慧黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. 生态学报, 31(22): 6805-6814.  
王炜,梁存柱,刘钟龄,等. 2000. 草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析. 植物生态学报, 24(3): 268-274.  
杨持,宝音陶格涛,李良. 2001. 冷蒿种群在不同放牧强度胁迫下构件的变化规律. 生态学报, 21(3): 405-408.  
杨冬梅,章佳佳,周丹,等. 2012. 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. 生态学杂志, 31(3): 702-713.  
杨士梭,温仲明,苗连朋,等. 2014. 黄土丘陵区植物功能性状对微地形变化的响应. 应用生态学报, 25(12): 3413-3419.  
尧婷婷,孟婷婷,倪健,等. 2010. 新疆准格尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探. 生物多样性, 18(2): 201-211.  
周鹏,耿燕,马文红,等. 2010. 温带草地主要优势植物不同器官间功能性状的关联. 植物生态学报, 34(1): 7-16.  
Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, et al. 2010. A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24: 1192-1201.  
Belsky AJ, Carson WP, Jenson CL, et al. 1993. Over compen-

- sation by plants: Herbivory optimization or red herring. *Evolutionary Ecology*, **7**: 109–121.
- Bernard-Verdier M , Navas M , Vellend M , *et al.* 2012. Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, **100**: 1422–1433.
- Bullock JM , Franklin J , Stevenson MJ , *et al.* 2001. Plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*, **38**: 253–267.
- Cadotte MW , Carscadden K , Mirotchnick N. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, **48**: 1079–1087.
- Carmona D , Lajeunesse MJ , Johnson MT. 2011. Plant traits that predict resistance to herbivores. *Functional Ecology*, **25**: 343–366.
- Castro H , Lehsten V , Lavorel S , *et al.* 2010. Functional response traits in relation to land use change in the Montado. *Agriculture , Ecosystems and Environment*, **137**: 183–191.
- Chapin FS III , Reynolds HL , D'Antonio C M , *et al.* 1996. The functional role of species in terrestrial ecosystems // Walker B , Steffen W , eds. *Global Change and Terrestrial Ecosystems*. Cambridge University Press: Cambridge , UK: 403–428.
- Cornelissen JHC , Lavorel S , Garnier E , *et al.* 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**: 335–380.
- Cruz P , De Quadros FLF , Theau JP , *et al.* 2010. Leaf traits as functional descriptors of the intensity of continuous grazing in native grasslands in the south of Brazil. *Rangeland Ecology & Management*, **63**: 350–358.
- Damhoureyeh SA , Hartnett DC. 2002. Variation in grazing tolerance among three tallgrass prairie plant species. *American Journal of Botany*, **89**: 1634–1643.
- de Kroon H , Huber H , Stuefer JF , *et al.* 2005. A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, **166**: 73–82.
- Diaz S , Acosta A , Cabido M. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science*, **3**: 689–696.
- Diaz S , Cabido M. 2001. Vive la difference: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**: 646–655.
- Diaz S , Lavorel S , de Bello F , *et al.* 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United State of America*, **104**: 20684–20689.
- Duarte CM , Sand-Jensen K , Nielsen SL , *et al.* 1995. Comparative functional plant ecology: Rationale and potentials. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**: 418–421.
- Flynn DFB , Mirotchnick N , Jain M , *et al.* 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity-ecosystem-function relationships. *Ecology*, **92**: 1573–1581.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). 2005. *Livestock Policy Brief O<sub>2</sub>*. Rome , Italy: FAO.
- Fortunel C , Garnier E , Joffre R , *et al.* 2009. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, **90**: 598–611.
- Freschet GT , Cornwell WK , Wardle DA , *et al.* 2013. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*, **101**: 943–952.
- Fynn RWS. 2012. Functional resource heterogeneity increases livestock and rangeland productivity. *Rangeland Ecology & Management*, **65**: 319–329.
- Gao Y , Wang DL , Ba L , *et al.* 2008. Interactions between herbivory and resource availability on grazing tolerance of *Leymus chinensis*. *Environmental and Experimental Botany*, **63**: 113–122.
- Garnier E , Lavorel S , Ansquer P , *et al.* 2006. Assessing the effects of land-use change on plant traits , communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European Sites. *Annals of Botany*, **99**: 967–985.
- Gaucherand S , Lavorel S. 2007. New method for rapid assessment of the functional composition of herbaceous plant communities. *Austral Ecology*, **32**: 927–936.
- Gitay H , Noble IR. 1997. What are functional types and how should we seek them? // Smith TM , Shugart HH , Woodward FI , eds. *Plant Functional Types*. Cambridge: Cambridge University Press: 3–19.
- Graff P , McIntyre S. 2014. Using ecological attributes as criteria for the selection of plant species under three restoration scenarios. *Austral Ecology*, **39**: 907–917.
- Guo YJ , Han L , Li GD , *et al.* 2012. The effects of defoliation on plant community , root biomass and nutrient allocation and soil chemical properties on semi-arid steppes in northern China. *Journal of Arid Environments*, **78**: 128–134.
- He NP , Han XG , Yu GR , *et al.* 2011. Divergent changes in plant community composition under 3-decade grazing exclusion in continental steppe. *PLoS ONE*, **6**: e26506.
- Hector A , Beale AJ , Minns A , *et al.* 2000. Consequences of the reduction of plant diversity for litter decomposition: Effects through litter quality and microenvironment. *Oikos*, **90**: 357–371.
- Hector A , Schmid B , Beierkuhnlein C , *et al.* 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, **286**: 1123–1127.
- Hobbs RJ. 1991. Disturbance as a precursor for weed invasion in native vegetation. *Plant Protection Quarterly*, **6**: 99–104.
- Högglind M , Frankow-Lindberg B. 1998. Growing point dynamics and spring growth of white clover in a mixed sward and the effects of nitrogen application. *Grass and Forage Science*, **53**: 338–345.
- Kattge J , Diaz S , Lavorel S. 2011. TRY: A global database of

- plant traits. *Global Change Biology*, **17**: 2905–2935.
- Kazakou E, Violle C, Roumet C, et al. 2009. Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Annals of Botany*, **104**: 1151–1161.
- Keddy PA. 1992. A pragmatic approach to functional ecology. *Functional Ecology*, **6**: 621–626.
- Klimešová J, Latzel V, de Bello F, et al. 2008. Plant functional traits in studies of vegetation changes in response to grazing and mowing: Towards a use of more specific traits. *Preslia*, **80**: 245–253.
- Klump K, Fontaine S, Attard E, et al. 2009. Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology*, **97**: 876–885.
- Kooijman A, Smit A. 2001. Grazing as a measure to reduce nutrient availability and plant productivity in acid dune grasslands and pine forests in The Netherlands. *Ecological Engineering*, **17**: 63–77.
- Korner C. 1993. Scaling from species to vegetation: The usefulness of functional groups// Schulze ED, Mooney HA, eds. Biodiversity and ecosystem function. Ecological studies. Springer-Verlag: Berlin: 116–140.
- Kühner A, Kleyer MA. 2008. Parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. *Journal of Vegetation Science*, **19**: 681–692.
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen J, et al. 2007. Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail// Canadell JG, Pataki D, Pitelka L, eds. Terrestrial ecosystems in a changing world. Berlin: Springer-Verlag: 149–164.
- Lavorel S, Grigulis K, Lamarque P, et al. 2011. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, **99**: 135–147.
- Lienin P, Kleyer M. 2012. Plant trait responses to the environment and effects on ecosystem properties. *Basic and Applied Ecology*, **13**: 301–311.
- Lindborg R, Helm A, Bommarco R, et al. 2012. Effect of habitat area and isolation on plant trait distribution in European forests and grasslands. *Ecography*, **35**: 356–363.
- Maire V, Gross N, Hill D, et al. 2013. Disentangling coordination among functional traits using an individual-centred model: Impact on plant performance at intra- and inter-specific levels. *PLoS ONE*, **8**: e77372.
- McGill BJ, Enquist BJ, Weiher E, et al. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, **21**: 178–184.
- Miehe S, Kluge J, Von Wehrden H, et al. 2010. Long-term degradation of Sahelian rangeland detected by 27 years of field study in Senegal. *Journal of Applied Ecology*, **47**: 692–700.
- Mooney KA, Halitschke R, Kessler A, et al. 2010. Evolutionary trade-offs in plants mediate the strength of trophic cascades. *Science*, **327**: 1642–1644.
- Moreno Garcia CA, Schellberg J, Ewert F, et al. 2014. Response of community-aggregated plant functional traits along grazing gradients: Insights from African semi-arid grasslands. *Applied Vegetation Science*, **17**: 470–481.
- Patty L, Halloy SRP, Hiltbrunner E, et al. 2010. Biomass allocation in herbaceous plants under grazing impact in the high semi-arid Andes. *Flora*, **205**: 695–703.
- Pausas JG, Lavorel S. 2003. A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, **14**: 409–416.
- Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Vendramini F. 2003. Leaf traits and herbivore selection in the field and in cafeteria experiments. *Austral Ecology*, **28**: 642–650.
- Piqueray J, Ferroni L, Delescaillie LM, et al. 2015. Response of plant functional traits during the restoration of calcareous grasslands from forest stands. *Ecological Indicators*, **48**: 408–416.
- Quetier F, Lavorel S, Thuiller W, et al. 2007. Plant trait-based modeling assessment of ecosystem: Service sensitivity to land-use change. *Ecological Applications*, **17**: 2377–2386.
- Römermann C, Bernhardt-Römermann M, Kleyer M, et al. 2009. Substitutes for grazing in semi-natural grasslands: Do mowing or mulching represent valuable alternatives to maintain vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, **20**: 1086–1098.
- Ruppert JC, Harmony K, Henkin Z, et al. 2015. Quantifying drylands' drought resistance and recovery: The importance of drought intensity, dominant life history and grazing regime. *Global Change Biology*, **21**: 1258–1270.
- Rusch GM, Skarpe C, Halley DJ. 2009. Plant traits link hypothesis about resource-use and response to herbivory. *Basic and Applied Ecology*, **10**: 466–474.
- Saatkamp A, Romermann C, Dutoit T. 2010. Plant functional traits show non-linear response to grazing. *Folia Geobotanica*, **45**: 239–252.
- Sandra L, Blaise T, Jean DL, et al. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica*, **19**: 227–240.
- Schellberg J, Pontes LD. 2012. Plant functional traits and nutrient gradients on grassland. *Grass and Forage Science*, **67**: 305–319.
- Silvertown J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**: 605–611.
- Smith SE. 1998. Variation in response to defoliation between populations of *Bouteloua curtipendula* var. *caespitosa* (Poaceae) with different livestock grazing histories. *American Journal of Botany*, **85**: 1266–1272.
- Smith SW, Woodin SJ, Pakeman RJ, et al. 2014. Root traits predict decomposition across a landscape-scale grazing experiment. *New Phytologist*, **203**: 851–862.
- Stallheber KA, D'Antonio CM. 2013. Using livestock to manage plant composition: A meta-analysis of grazing in California Mediterranean grasslands. *Biological Conservation*,

- 157: 300–308.
- Tobler MW , Cochard R , Edwards PJ. 2003. The impact of cattle ranching on large-scale vegetation patterns in a coastal savanna in Tanzania. *Journal of Applied Ecology* , **40**: 430–444.
- van Kleunen M , Weber E , Fischer M. 2010. A meta-analysis of trait differences between invasive and non-invasive plant species. *Ecology Letters* , **13**: 235–245.
- Vetter S , Bond WJ. 2012. Changing predictors of spatial and temporal variability in stocking rates in a severely degraded communal rangeland. *Land Degradation & Development* , **23**: 190–199.
- Violle C , Navas ML , Vile D , et al. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* , **116**: 882–892.
- von Wehrden H , Hanspach J , Kaczensky P , et al. 2012. Global assessment of the non-equilibrium concept in rangelands. *Ecological Applications* , **22**: 393–399.
- Wang L , Wang DL , Liu JS , et al. 2011. Diet selection variation of a large herbivore in a feeding experiment with increasing species numbers and different plant functional group combinations. *Acta Oecologica* , **37**: 263–268.
- Webb CT , Hoeting JA , Ames GM , et al. 2010. structured and dynamic framework to advance traits-based theory and prediction in ecology. *Ecology Letters* , **13**: 267–283.
- Westoby M. 1999. The LHS strategy in relation to grazing and fire// Eldridge D , Freudenberger D , eds. Proceedings of the VIth International Rangeland Congress Australian Rangeland Society , Queensland People and Rangelands Building the Future , Australia: 893–896.
- Wesuls D , Oldeland J , Dray S. 2012. Disentangling plant trait responses to livestock grazing from spatio-temporal variation: The partial RLQ approach. *Journal of Vegetation Science* , **23**: 98–113.
- Wiegand T , Snyman HA , Kellner K , et al. 2004. Do grasslands have a memory: Modeling phytomass production of a semi-arid south African grassland. *Ecosystems* , **7**: 243–258.
- Wilsey BJ. 1996. Urea additions and defoliation affect plant responses to elevated CO<sub>2</sub> in a C3 grass from Yellow stone National Park. *Oecologia* , **108**: 321–327.
- Wright IJ , Ackerly DD , Bongers F , et al. 2007. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven Neotropical forests. *Annals of Botany* , **99**: 1003–1015.
- Wright IJ , Reich PB , Westoby M , et al. 2004. The world wide leaf economics spectrum. *Nature* , **428**: 821–827.
- Zheng SX , Ren HY , Lan ZC , et al. 2010. Effects of grazing on leaf traits and ecosystem functioning in Inner Mongolia grasslands: Scaling from species to community. *Biogeosciences* , **7**: 1117–1132.
- Zhu ZH , Wang XA , Li YN , et al. 2012. Predicting plant traits and functional types response to grazing in an alpine shrub meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Sciences China: Earth Sciences* , **55**: 837–851.

---

作者简介 赵娜,女,1980年生,博士,助理研究员,主要从事草地生态及恢复等方面的研究。E-mail: zhao88na@163.com  
责任编辑 张敏

---