

刈割和施肥对高寒草甸物种多样性和功能多样性时间动态及其关系的影响

孔彬彬¹ 卫欣华¹ 杜家丽¹ 李英年² 朱志红^{1*}

¹陕西师范大学生命科学学院, 西安 710119; ²中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810008

摘要 强烈扰动和环境胁迫对植物群落的物种多样性(*SD*)和功能多样性(*FD*)有重要影响, 但*SD*和*FD*随时间的变化模式及其关系至今少有研究。该研究通过对高寒矮生嵩草(*Kobresia humilis*)草甸为期7年(2007–2013年)的刈割(3个水平: 不刈割、留茬3 cm和留茬1 cm)和施肥(2个水平: 施肥和不施肥)控制实验探讨了*SD*和*FD*随时间的变化模式及其关系。研究结果显示: (1) 刈割显著增加了*SD*和*FD*, 施肥处理则降低了*SD*, 对*FD*增加仅有微弱影响; (2) 各处理群落的*SD*随着时间而下降, *FD*则随时间增加; (3) 随着刈割强度的增加, *SD*(*x*)-*FD*(*y*)关系由正线性相关变为无相关, 斜率大小为 $\text{slope}_l \geq \text{slope}_m > \text{slope}_h$ (下标*l*、*m*和*h*分别表示轻度、中度和重度扰动强度), 施肥并不会改变此关系形式和斜率; (4) 刈割与施肥对*SD*和*FD*的互作效应都不显著, 且不施肥群落*SD*(*x*)-*FD*(*y*)关系的斜率也为 $\text{slope}_l \geq \text{slope}_m > \text{slope}_h$ 。上述结果说明, 刈割并不一定导致植物功能性状的趋同构建, 也能引发趋异构建, 而施肥引起的强烈种间竞争也并未显著增强趋异构建过程, 这与植物群落构建理论的预测不完全一致。与施肥相比, 刈割扰动是决定群落中*SD*-*FD*时间关系形式的主要因素, 并决定着*SD*-*FD*关系斜率的变化。

关键词 刈割; 施肥; 植物功能性状; 物种多样性; 功能多样性

引用格式: 孔彬彬, 卫欣华, 杜家丽, 李英年, 朱志红 (2016). 刈割和施肥对高寒草甸物种多样性和功能多样性时间动态及其关系的影响. 植物生态学报, 40, 187–199. doi: 10.17521/cjpe.2015.0343

Effects of clipping and fertilization on the temporal dynamics of species diversity and functional diversity and their relationships in an alpine meadow

KONG Bin-Bin¹, WEI Xin-Hua¹, DU Jia-Li¹, LI Ying-Nian², and ZHU Zhi-Hong^{1*}

¹College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710119, China; and ²Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China

Abstract

Aims Strong disturbance and environment stress have significant influence on species diversity (*SD*) and functional diversity (*FD*) in plant community. However, the changes in *SD*, *FD* and their relationships over time remain controversial. Previous studies showed that the *SD*-*FD* relationship along disturbance gradients can represent positive correlation, negative correlation and/or sigmoid curve, respectively. Our aim here is to explore the temporal dynamics patterns of *SD* and *FD* in a community experienced disturbance. Particularly, we explored how specific disturbance factor and/or disturbance intensity affect the *SD*-*FD* relationship over time.

Methods The experiment was conducted in the alpine *Kobresia humilis* meadow at Haibei Research Station of the Chinese Academy of Sciences with clipping (unclipping, stubbled 3 cm and 1 cm) and fertilizing (12.75 g·m⁻²·a⁻¹ urea + 3.06 g·m⁻²·a⁻¹ ammonium phosphate) treatments from 2007 to 2013. GLMRMANOVA regression analysis and ANCOVA were used for analyzing the effects of different treatment factors and their interaction on *SD*, *FD*, the patterns of temporal dynamics of *SD* and *FD* and their relationship over time.

Important findings *SD* and *FD* significantly increase with increasing clipping intensity. In contrast, fertilization decreased *SD* and increased feebly *FD*. During the experiment period, *SD* declined with time while *FD* increased. The *SD*-*FD* relationship was positively correlated in unclipped and moderate clipped plots, but was not correlated in heavy clipped plots. The slope of *SD*(*x*)-*FD*(*y*) relationship declined with the increase in clipping intensity. In contrast, fertilization did not change the shape and slope of the *SD*(*x*)-*FD*(*y*) relationship. The effects of the interaction of clipping and fertilization on *SD* and *FD* were not significant, and the slope changes along clipping

收稿日期Received: 2015-09-28 接受日期Accepted: 2016-02-06

* 通信作者Author for correspondence (E-mail: zhuzhihong@snnu.edu.cn)

gradients were identical in fertilized and unfertilized plots. These results suggest that clipping disturbance may induce trait divergence rather than trait convergence in this meadow community, while the strong interspecific competition resulted from fertilizing may not significantly intensify the trait divergence. These findings were inconsistent with the predictions of plant community assembly theory. Compared with fertilizing disturbance, clipping disturbance should play a more important role in shaping the *SD-FD* relationship.

Key words clipping; fertilization; plant functional traits; species diversity; functional diversity

Citation: Kong BB, Wei XH, Du JL, Li YN, Zhu ZH (2016). Effects of clipping and fertilization on the temporal dynamics of species diversity and functional diversity and their relationships in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 40, 187–199. doi: 10.17521/cjpe.2015.0343

人类扰动(disturbance)对地球生态系统的影响程度日益加剧, 并对群落的物种多样性和功能多样性产生了显著影响。有关生态系统的管理和保护工作越来越重视对扰动效应的研究。将扰动与物种多样性和功能多样性的变化相结合是进行生态系统资源管理和保护规划的基础, 但是它们之间的联系至今不明确(Díaz *et al.*, 2007), 揭示自然群落中物种多样性和功能多样性关系在不同扰动因子和扰动强度影响下的变化规律非常重要。很多研究显示生物多样性与生态系统功能正相关, 高物种多样性也常常产生高功能多样性, 并维持着生态系统功能与过程(Hooper & Vitousek, 1997; Tilman *et al.*, 1997)。由于物种多样性是产生功能多样性的基础, 物种多样性与功能多样性应该保持正相关。但有研究表明, 在区域(regional)群落尺度且环境较为严酷时, 草原群落的物种多样性和功能多样性关系在放牧梯度上表现为正线性相关, 而在环境较为适宜时则为饱和增加或S型曲线关系(Sasaki *et al.*, 2009); 在局域(local)群落尺度上, 由于物种多样性的变化有限, 物种多样性与功能多样性之间一般为正线性相关, 但其关系斜率随扰动强度而变化(Biswas & Mallik, 2011)。这说明物种多样性和功能多样性的关系形式依赖于环境质量和扰动强度。

环境变化、扰动或胁迫导致的物种丧失可能引起群落中物种某些植物功能性状丢失或降低功能性状空间的维度, 从而降低功能多样性。但局域尺度上物种多样性和功能多样性正线性关系的斜率随扰动强度而变化(Biswas & Mallik, 2011), 以及它们间的饱和增加或S型曲线关系(Sasaki *et al.*, 2009)都说明物种多样性和功能多样性不一定发生同等程度的变化。如果群落存在功能冗余, 且其丧失物种或迁入物种的功能属性与现存物种相同或相似, 功能多样性应不会随物种多样性发生变化, 两者相互独立

(Niu *et al.*, 2014); 但如果群落的功能冗余很低, 丧失或迁入物种的功能属性与现存物种不同, 那么功能多样性必随物种多样性发生变化。

目前有关扰动或环境胁迫影响局域群落物种多样性和功能多样性关系的研究多是在空间异质性尺度上进行的, 如Sasaki等(2009)、Biswas和Mallik(2010; 2011)、Hu等(2014)以及Niu等(2014)的研究, 而相同群落关于物种多样性和功能多样性关系随时间变化的研究很少。植物群落的构建理论认为, 植物功能性状的构建模式一般包含种间性状趋同(trait-convergence assembly patterns, TCAP)和性状趋异(trait-divergence assembly patterns, TDAP)两种相反的过程(Pillar *et al.*, 2009), TCAP受物理环境或扰动因子的筛选作用所驱动, 群落物种的性状值将最终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(Cornwell & Ackerly, 2009; de Bello *et al.*, 2009; Sonnier *et al.*, 2010; Thompson *et al.*, 2010); 而TDAP受种间竞争作用所驱动(MacArthur & Levins, 1967), 导致生态位分化, 功能多样性增大(Grime, 2006; Pillar *et al.*, 2009)。照此推测, 在种间竞争很弱时, 由TCAP主导的功能多样性减小应降低物种多样性和功能多样性关系的斜率, 由于植物功能性状对强烈的持续扰动的趋同响应, 最终可能出现功能多样性独立于物种多样性的情形(物种多样性和功能多样性关系斜率等于0); 与之相反, 在种间竞争很强时, 由TDAP主导的功能多样性增加应增大物种多样性和功能多样性关系的斜率, 但是斜率不会超过1, 因为在每个物种的性状都具有唯一性的极端情况下, 最大斜率也只等于1。也就是说, 根据植物群落的构建理论, 扰动越强, 种间竞争越弱, 局域群落物种多样性和功能多样性关系的斜率越小; 扰动越弱, 种间竞争越强, 斜率越大,

物种多样性和功能多样性关系斜率(slope)随扰动强度的变化模式应该是 $\text{slope}_l \geq \text{slope}_m > \text{slope}_h$ (下标 l 、 m 和 h 分别表示轻度、中度和重度扰动强度)。

为检验上述推测的合理性, 我们通过在青藏高原高寒草甸为期7年(2007–2013年)的一项刈割(3个水平)和施肥(2个水平)控制实验, 分别采用目前最常用的Simpson多样性指数(Ma & Liu, 1994)和Rao指数(Lepš *et al.*, 2006)分别量化群落的物种多样性和功能多样性, 研究了6种刈割与施肥处理组合群落中物种多样性和功能多样性关系在时间序列上的变化, 并考察刈割和施肥这两种不同的扰动方式对物种多样性和功能多样性关系的潜在影响。高寒草甸生态系统作为青藏高原最重要的一种自然生态系统类型, 是全球变化的敏感区和生物多样性重点保护区, 长期受家畜放牧的强烈影响, 加之地处高寒, 虽然土壤有机质丰富, 但其矿化率较低, 可利用养分缺乏, 不能满足植物生长需要(赵新全, 2009), 施用化肥就成为高寒草甸改良和管理中的常见措施。很多研究表明, 草地施肥在解除土壤速效养分限制、促进植物生长的同时, 也增加了植物地上部分对光的竞争强度, 并引起土壤酸化, 从而降低物种多样性(Yang *et al.*, 2011; Niu *et al.*, 2014), 而施肥引起的TDAP过程还将增加功能多样性(Niu *et al.*, 2014)。放牧或刈割的竞争释放效应则常常增加物种多样性, 由其主导的TCAP过程将减小功能多样性。因此, 在刈割和施肥这两种常见扰动因子同时发生时, 草地群落的物种多样性和功能多样性及其关系的变化应该取决于刈割(降低竞争强度)和施肥(增加竞争强度)的平衡效应。根据植物群落构建理论, 本文旨在验证以下推测: (1)分别由刈割和施肥主导的TCAP和TDAP过程应分别降低和增加功能多样性; (2)随着刈割强度的增加, 更加强烈的TCAP过程将导致功能多样性减小, 引起物种多样性和功能多样性关系的斜率减小; (3)施肥效应能显著降低物种多样性, 增加功能多样性, 因此, 更加强烈的TDAP过程将增加物种多样性和功能多样性关系的斜率。

1 材料和方法

1.1 研究地区概况

本研究在青海省海北藏族自治州门源回族自治县境内的中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站矮生嵩草(*Kobresia humilis*)草甸内进行。该站位于

青藏高原东北隅的祁连山谷地(37.48°–37.75° N, 101.20°–101.38° E), 海拔3 200 m, 年平均气温-1.6 °C, 最冷月(1月)平均气温-14.8 °C, 最热月(7月)平均气温9.8 °C, 年降水量562 mm, 80%集中于5月到9月。研究区地势平缓, 为当地冬春牧场, 每年11月至次年5月底放牧。矮生嵩草草甸土壤为高山草甸土(王长庭等, 2005), 植株低矮, 群落结构简单, 初级生产力低。主要植物有矮生嵩草、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、糙喙薹草(*Carex scabrirostris*)、异针茅(*Stipa aliena*)、羊茅(*Festuca ovina*)、横断山风毛菊(*Saussurea superba*)、钝苞雪莲(*S. nigrescens*)、圆萼刺参(*Morina chinensis*)、蕨麻(*Potentilla anserina*)、雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)、甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*)、钝裂银莲花(*Anemone obtusiloba*)和萎软紫菀(*Aster flaccidus*)等。

1.2 研究方法

1.2.1 实验设计

实验样地平坦开阔(草地情况接近中度放牧), 围建于2007年4月底, 面积0.6 hm² (100 m × 60 m)。样地建立前, 草地处于家畜自由放牧状态, 放牧强度中等。实验为两因子裂区嵌套设计, 包括3个刈割水平、2个施肥水平, 3个区组, 每个区组3个大样方(4 m × 4 m)。实验主区为刈割处理(clipping treatment), 刈割留茬高度分别为1 cm、3 cm和不刈割(对照), 分别表示重度刈割(HC)、中度刈割(MC)和不刈割(NC)处理。2个刈割处理的刈割量分别占当年总地上生物量的60%–70%和45%–50%。用4块长2.00 m、宽0.25 m雪花铁皮十字形纵切嵌入草地0.25 m, 将主区样方隔成4个副区施肥处理样方(2 m × 2 m), 其中包含2个施肥(F)和2个不施肥(NF)样方。3个刈割水平和2个施肥水平组合形成6种处理群落, 即不刈割-不施肥(NC-NF)、中度刈割-不施肥(MC-NF)、重度刈割-不施肥(HC-NF)、不刈割-施肥(NC-F)、中度刈割-施肥(MC-F)和重度刈割-施肥(HC-F)群落。刈割和施肥处理均在副区样方中央1.5 m × 1.5 m范围内进行, 处理范围相距0.5 m, 中间有铁皮相隔, 可防止养分侧向渗透。每个副区样方内再设4个0.5 m × 0.5 m的小样方, 其中1个为永久样方, 剩余3个样方用于植物性状测定(图1)。

实验样地和处理设置完成后, 对每个小样方进行一次物种丰富度和种群密度的本底调查。自2007年始, 每年6月上中旬实施刈割处理(此时间与当地

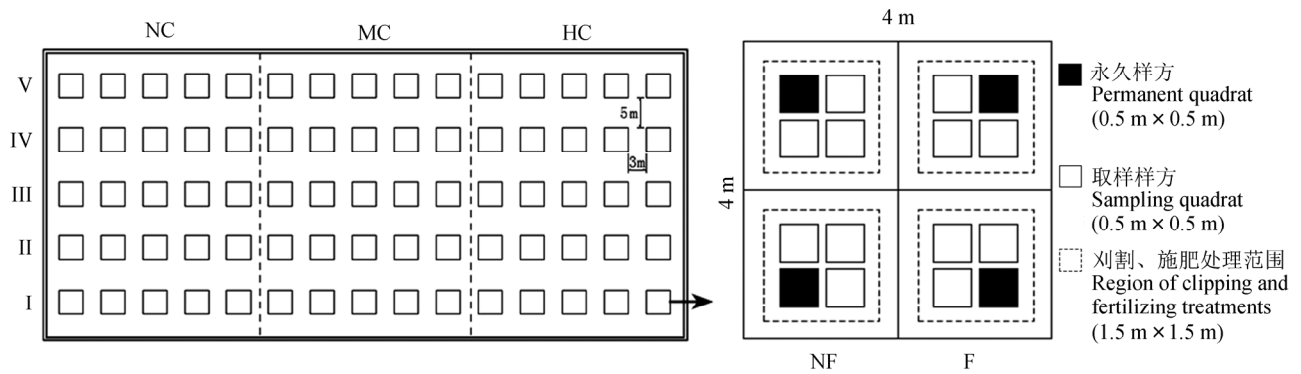


图1 研究区样地设计图(左)及副区处理样方设置图(右)。I、II、III、IV、V代表不同区组。F, 施肥; NF, 不施肥。HC, 重度刈割; MC, 中度刈割; NC, 不刈割。
Fig. 1 The design of treatments (left) and layout of subplot (right). I, II, III, IV, and V represent different blocks. F, fertilizing; NF, no fertilizing. HC, heavy clipping; MC, moderate clipping; NC, no clipping.

春季家畜放牧结束时间一致), 5、6、7月中旬进行3次施肥, 每次撒施尿素 $4.25 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (含N 20.4%), 磷酸二胺 $1.02 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (含N 5.9%, P 28.0%), 每年N、P的净添加量分别为 $2.782 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ 和 $0.857 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$ (潘石玉等, 2015), 该施肥量略高于当地建植人工草地时的最优施肥量(氮素 $2.25 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$, 乔安海等, 2006)。

1.2.2 取样步骤与方法

2008-2013年, 每年8月初在永久样方内进行群落调查, 计测物种数、每物种的株高(随机测20株, 20株以实有株数测定)和密度。根据野外形态观察(配合样地外挖掘)并结合《西藏植物志》的描述, 确定每个物种的生长型、植物类群、生活周期、主要繁殖方式和植物倾斜度, 并对这些性状的状态进行赋值分类(详见附录)。上述植物性状能够表征物种在刈割和施肥影响下的耐牧或避牧、资源利用与竞争的响应对策(Canadell *et al.*, 2007; Pausas & Lavorel, 2003)。在同一地点的研究表明, 属于不同生活周期、生长型、植物类群、倾斜度、营养繁殖方式和株高性状的物种相对多度会对放牧强度变化发生明显响应, 随放牧强度增加, 散生型物种的比例增加, 而禾草科植物的优势度降低(Zhu *et al.*, 2012); 施肥增加株高, 而刈割降低株高(Li & Zhu, 2013); 以营养繁殖为主的多年生物种对放牧有更强的耐受性(Pausas & Lavorel, 2003); 俯卧状物种更适于低N肥条件, 而较高、直立且具有较小、线形叶片的植物更适于高N肥条件, 质地柔软的阔叶植物能更好地生存在高强度刈割环境中, 而较硬的线型叶片植物则更适应低强度刈割环境(Pillar *et al.*,

2009)。

1.3 数据计算与统计分析

1.3.1 功能多样性

功能多样性(FD)采用Rao指数(Lepš *et al.*, 2006)计算:

$$FD_{Rao} = \sum_{i=1}^S \sum_{j=1}^S d_{ij} P_i P_j$$

式中, S为永久样方内的物种数; P_i 、 P_j 分别为第*i*、*j*个物种的相对密度。 d_{ij} 为欧氏距离, 表示物种*i*、*j*在一组性状空间中的相异性。 $0 \leq d_{ij} \leq 1$, $d_{ij} = 0$ 或 $d_{ij} = 1$ 分别表示两物种的性状完全相同或不同。本文采用上述6个性状计算了各处理样方的FD值。

计算FD时, 对物种×性状数据矩阵中每个物种定性性状的状态进行赋值分类, 并标准化, 使赋值之和等于1。其中, 对于仅有单一性状状态的物种, 以0、1进行赋值; 对于具有多重性状状态的物种, 则使用模糊编码进行赋值(详见附录)。对于定量性状, 则根据实测值进行标准化, 使其数据统一映射到[0, 1]区间上运算。

1.3.2 物种多样性

物种多样性(SD)用Simpson多样性指数D表征(Ma & Liu, 1994), 计算公式如下:

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$$

式中, P_i 为样方中第*i*个物种的相对密度, S为物种数。

1.3.3 统计分析

本研究首先采用SPSS 20.0-GLM中Repeated

Measures ANOVA (RMANOVA)来分析刈割和施肥处理对SD和FD的影响, 并通过球形检验判断SD或FD是否存在年度自相关性。如果球形检验中 $p < 0.05$, 则使用RMANOVA模型; 如果 $p > 0.05$, 则直接使用GLM中Multivariate ANCOVA, 检验实验处理对SD和FD年度平均值的影响, 并以2007年本底调查数据计算的Simpson多样性指数(以 D_{2007} 表示)为协变量, 消除实验处理前SD的潜在影响, 真实反映实验处理效应。六个不同群落SD和FD在年份间的差异显著性分析使用Univariate ANOVA, 多重比较采用最小显著差异法(LSD)。

用SPSS 20.0-Regression程序对各处理组合群落SD、FD以及SD-FD关系随时间的变化进行回归分析, 以F检验显著($p < 0.05$)且决定系数 R^2 值最大确定最优回归模型。为检验刈割和施肥处理对SD(x)-FD(y)关系斜率和截距的效应, 进行协方差分析(ANCOVA)。分析时以 D_{2007} 为协变量, 将一种处理因素控制在单一水平(如不施肥或不刈割), 以另一种处理因素作为固定因子(如刈割水平或施肥水平)。若协变量与固定因子的交互作用显著, 则该处理因素对回归斜率有显著性影响; 若仅回归截距项显著, 则该处理因素对FD有显著影响, 而不改变SD-FD关系的斜率。

统计分析前对数据进行对数转换, 以满足正态性和方差同质性的假定。以上统计分析的显著性水平平均设为 $p < 0.05$ 。作图使用软件SigmaPlot 12.5。

2 结果分析

2.1 刈割和施肥对SD和FD的影响

对SD和FD的球形检验结果显示 p 值分别为0.05

和0.19, 满足直接进行多变量方差分析的Feldt-Huynh条件, 在下面的分析中可以不进行校正。Multivariate ANCOVA分析显示: 刈割和施肥的交互作用对SD和FD的影响不显著($p > 0.05$), 施肥效应($p = 0.010$ 或 $p = 0.065$)弱于刈割效应($p < 0.001$) (表1)。

与不刈割、不施肥相比, 刈割和施肥分别显著增加和减小了SD, 但SD在中度与重度刈割处理间没有显著差异(图2)。FD则随刈割强度增大而显著增加, 施肥仅使FD有微弱增加($p = 0.065$) (图2)。

2.2 SD和FD的年度变化

对SD和FD随年份变化的方差分析和回归分析显示, 6种处理群落的SD在年份间差异显著($p < 0.05$ 或 $p < 0.001$) (表2), 且随年份下降, 下降速率随刈割强度增加减慢(图3); 除不刈割+施肥群落外, 其他5种群落的FD则逐年增加(图3B)。Univariate ANOVA分析显示, 在相同刈割强度的群落中, 施肥引起SD发生显著降低的时间(2011年或2012年)早于不施肥群落(2012年或2013年)(图3)。

2.3 刈割和施肥对SD-FD关系的影响

回归分析显示, SD(x)-FD(y)关系仅表现为重度刈割群落的无相关($p > 0.05$)和其他4种群落的正线性相关($p < 0.05$)两种形式(图4), 且后者的斜率均小于1(图4A、4B、4C、4D), 说明重度刈割群落的SD与FD相互独立变化, 其他群落FD的变化速率小于SD。对后4种群落的协方差分析显示, 施肥能显著增加SD-FD关系的截距($p < 0.001$), 并引起中度刈割群落SD-FD关系斜率的微弱减小($p = 0.096$); 中度刈割也能显著增加SD-FD关系的截距($p < 0.001$), 并引起不施肥群落SD-FD关系斜率的微弱减小($p =$

表1 2008–2013年施肥、刈割对高寒草甸物种多样性(SD)和功能多样性(FD)影响的协方差分析

Table 1 Multivariate ANCOVA for the effects of clipping and fertilizing on the species diversity (SD) and functional diversity (FD) in the alpine meadow during 2008–2013

变异来源 ¹⁾ Source of variance ¹⁾	自由度 Degree of freedom (m, n) ²⁾	SD		FD		
		F-test	p	F-test	p	
协变量 Covariable	D_{2007}	1, 1	21.098	<0.001**	8.431	0.005*
主区 Whole plot	C	2, 2	19.802	<0.001**	21.050	<0.001**
	B	2, 2	0.220	0.803	1.134	0.326
副区 Subplot	F	1, 1	6.856	0.010*	3.490	0.065†
	C × F	2, 2	0.313	0.732	1.868	0.160
	C × B	4, 4	3.341	0.013*	2.479	0.049*

1) B, 区组; C, 刈割; F, 施肥; D_{2007} , 2007年Simpson多样性指数; ×, 交互作用。2) m , 处理自由度; n , 误差自由度。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; †, $0.05 < p < 0.1$ 。

1) B, block; C, clipping; F, fertilizing; D_{2007} : Simpson index in 2007; ×, interaction. 2) m , degree of freedom in treatment; n , degree of freedom in error. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$; †, $0.05 < p < 0.1$ 。

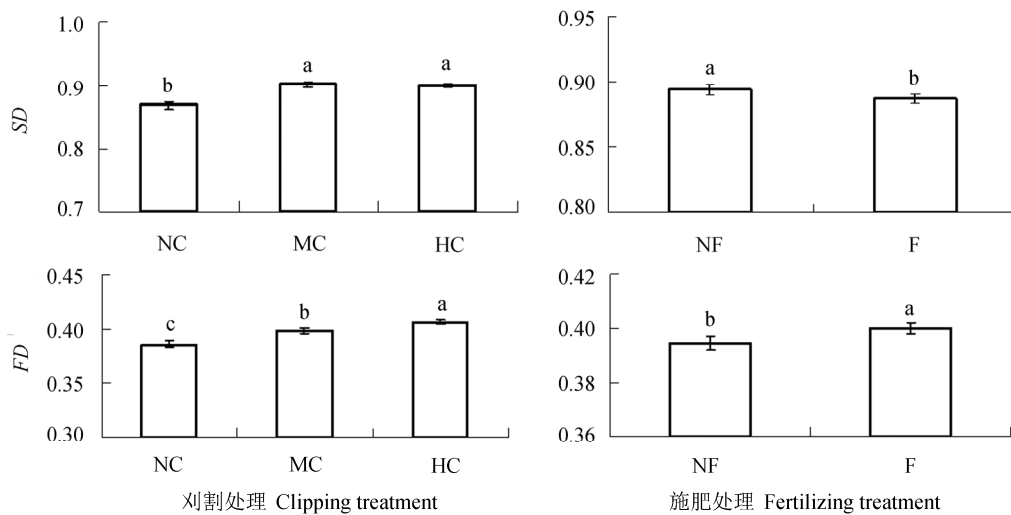


图2 刈割和施肥对物种多样性和功能多样性的影响(平均值±标准误差)。FD, 功能多样性; SD, 物种多样性。F、HC、MC、NC、NF分别表示施肥、重度刈割、中度刈割、不刈割和不施肥处理。标准误差上方相同的字母表示处理间差异不显著($p > 0.05$), 不同字母表示处理间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 2 Effects of clipping and fertilizing on the species diversity (SD) and functional diversity (FD) (mean ± SE) in the alpine meadow community. F, HC, MC, NC, and NF represent fertilizing, heavy clipping, moderate clipping, no clipping, and no fertilizing, respectively. The same letter above standard error bars indicates no difference among treatments ($p > 0.05$), while different letters indicate significant differences between treatments ($p < 0.05$).

表2 物种多样性(SD)和功能多样性(FD)在2008-2013年间差异性的方差分析

Table 2 ANOVA for the differences of species diversity (SD) and functional diversity (FD) during 2008-2013

群落 ¹⁾ Community ¹⁾	SD		FD		自由度 Degree of freedom (<i>m, n</i>) ²⁾
	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	
NC-NF	10.319	0.002*	11.652	0.001*	(5,10)
NC-F	132.360	<0.001**	1.310	0.255	
MC-NF	14.392	0.001**	28.214	<0.001**	
MC-F	91.636	<0.001**	10.884	0.001**	
HC-NF	13.920	<0.001**	40.676	<0.001**	
HC-F	55.714	<0.001**	24.987	<0.001**	

1) F, HC, MC, NC, NF分别表示施肥、重度刈割、中度刈割、不刈割和不施肥处理。2) *m*, 处理自由度; *n*, 误差自由度。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

1) F, HC, MC, NC, and NF represent fertilizing, heavy clipping, moderate clipping, no clipping, and no fertilizing, respectively. 2) *m*, degree of freedom in treatment; *n*, degree of freedom in error. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

0.091) (图4A-4D)。

3 讨论

3.1 刈割和施肥扰动对SD和FD平均值及其年际变化的影响

本研究中刈割和施肥分别增加和降低SD的效应(表2; 图2)在很多研究中(Tilman, 1987; Lepš, 2004; de Bello *et al.*, 2006; Grman *et al.*, 2010; 李晓刚等, 2011; Sasaki & Lauenroth, 2011; Yang *et al.*,

2011, 2012; Zhu *et al.*, 2012; 王海东等, 2013; Niu *et al.*, 2014)得到证实。通常的解释是: 刈割或放牧引起的竞争释放使大量伴生种和稀有种得以生存(Yamauchi & Yamamura, 2004; 王长庭等, 2008; Isbell *et al.*, 2009), 高大植物竞争优势的减弱又引起物种均匀度增加(Bakker & Olff, 2003), 最终导致SD增加。而施肥后高大禾本科植物的快速生长对其他植物产生的光竞争抑制作用引起物种丰富度和均匀度降低(Tilman, 1987; Rajaniemi, 2002; Niu *et al.*, 2014), 同时, 氮和磷组合的负效应及铵盐肥料引起的土壤酸化效应也能降低物种丰富度(Yang *et al.*, 2011)。

施肥降低了SD, 而不施肥群落的SD也随时间出现下降(图3A、3C、3E)。这可能有两种原因: (1) 不刈割-不施肥群落在本实验开始后终止了家畜放牧, 群落处于自然恢复状态, 其SD随时间下降应与恢复中的高大禾本科植物对其他植物的光竞争抑制作用增强有关, 但竞争强度应弱于不刈割-施肥群落, 因为不刈割-施肥群落SD发生降低的时间早于不刈割-不施肥群落(图3A、3B); (2) 尽管中度刈割-不施肥群落在所有处理群落中维持了最长时间的SD稳定性(图3C), 但其SD仍在2013年开始降低。这可能是由于每年6月中旬的中度刈割限制了以种子

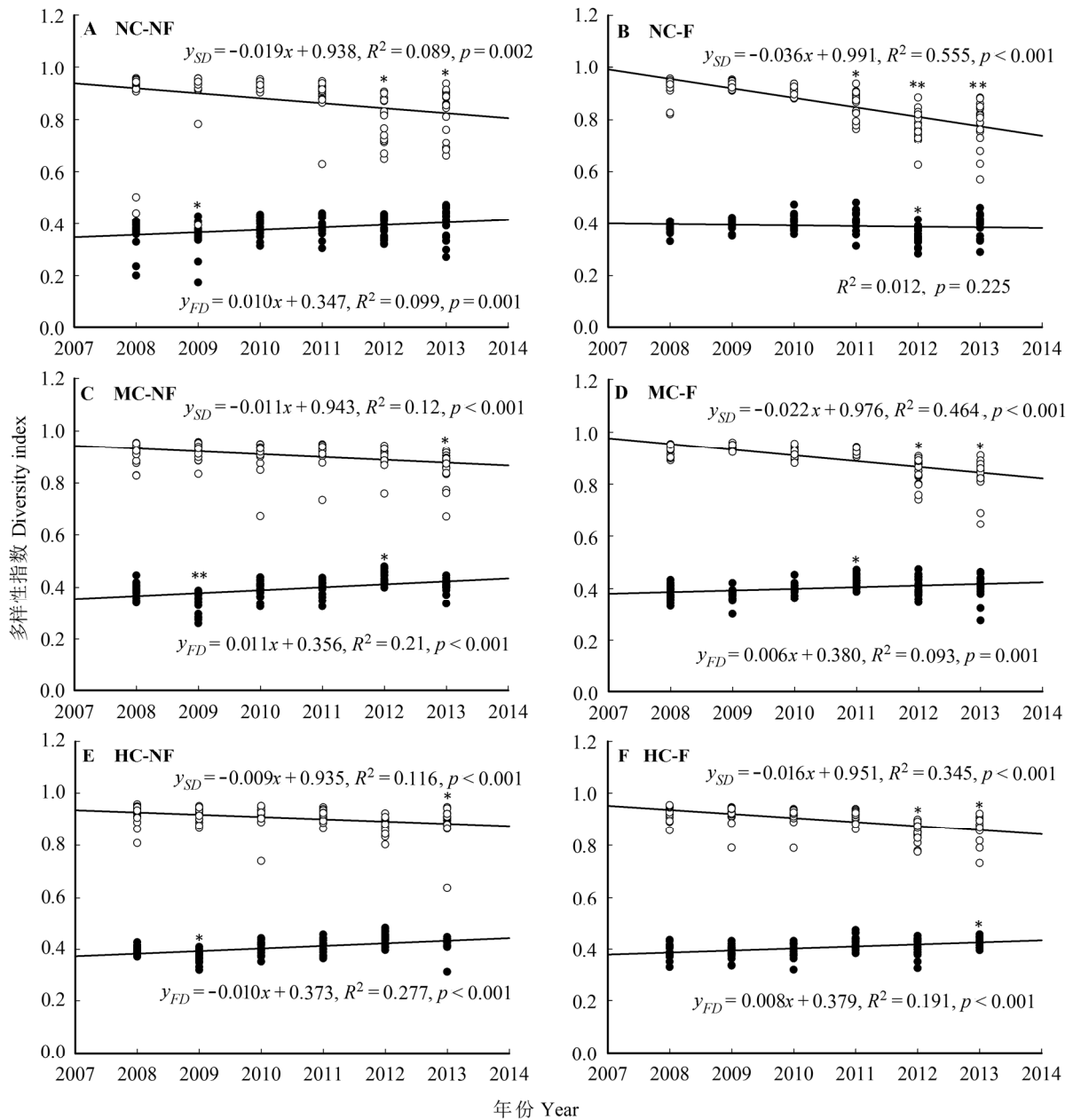


图3 六种群落物种多样性(SD)和功能多样性(FD)在2008–2013年间的线性关系。**F、HC、MC、NC、NF**分别表示施肥、重度刈割、中度刈割、不刈割和不施肥处理。图中○为物种多样性,●为功能多样性;*,不同年份之间差异显著($p < 0.05$);**,不同年份之间差异极显著($p < 0.001$)。

Fig. 3 The changes in species diversity (SD) and functional diversity (FD) of six communities with time during 2008–2013. **F, HC, MC, NC, and NF** represent fertilizing, heavy clipping, moderate clipping, no clipping, and no fertilizing, respectively. Circles and dots indicates SD and FD, respectively. *, significant differences ($p < 0.05$); **, significant differences ($p < 0.001$) between years.

繁殖为主的植物的种子补充,致使群落物种相对多度或均匀度下降,引起SD下降。而重度刈割-不施肥群落每年的刈割留茬高度仅为1 cm,不仅会限制很多低矮的一、二年生植物的种子补充,而且会损害所有地上芽甚至地面芽植物的营养更新。因此,尽管中度和重度刈割群落的平均SD较高(图2),但重

度刈割-不施肥群落SD发生降低的时间要早于中度刈割-不施肥群落(图3C、3E)。随着研究年限增加,群落SD在刈割强度梯度上的变化将符合中度扰动假说的预测。

由于刈割和施肥主导的TCAP和TDAP过程并未分别降低和增加FD(表2;图2),与本文推测(1)不

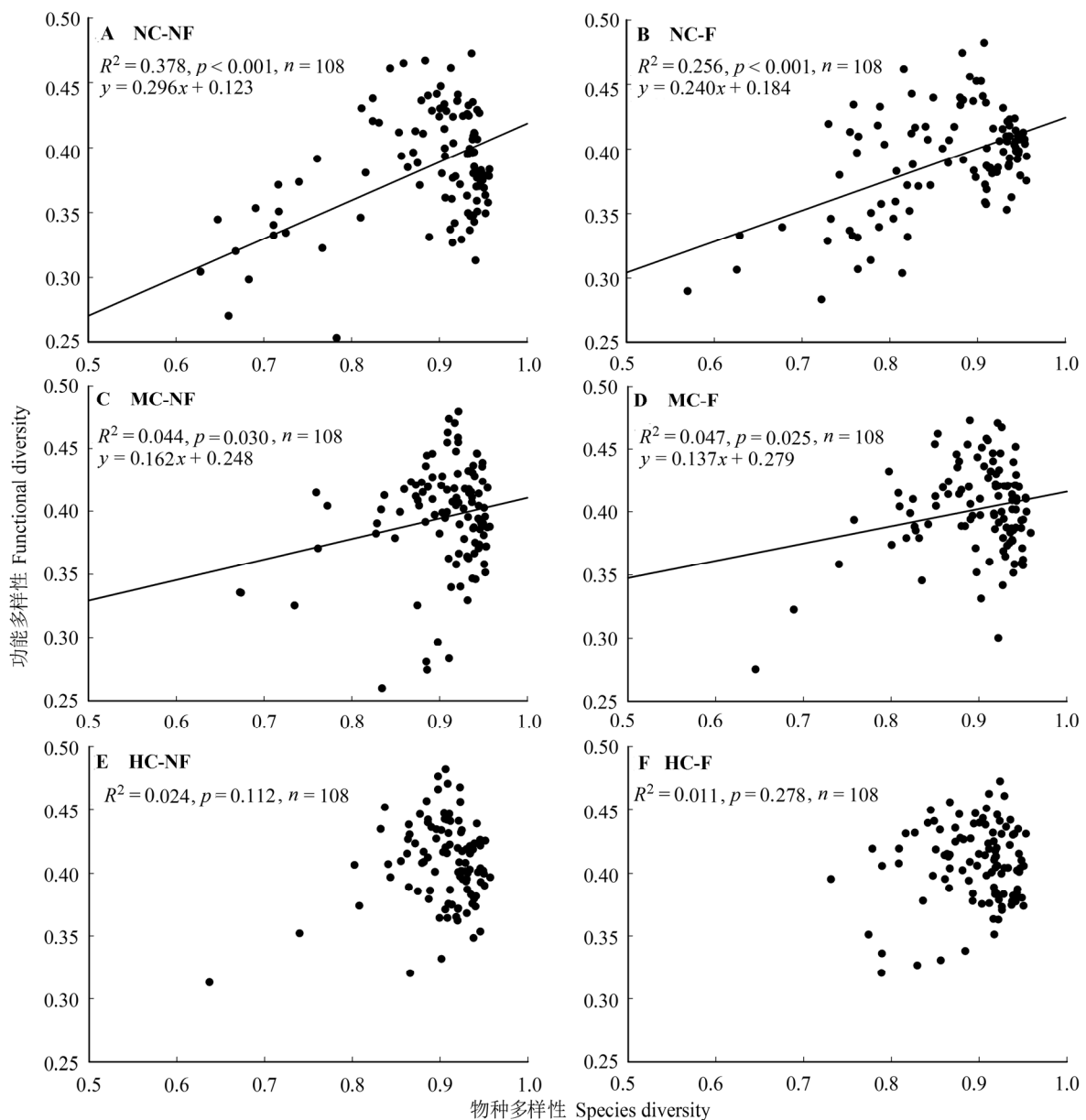


图4 不同处理群落物种多样性和功能多样性在时间序列(2008–2013年)上的关系。F、HC、MC、NC、NF分别表示施肥、重度刈割、中度刈割、不刈割和不施肥处理。

Fig. 4 Relationships between species diversity and functional diversity in different treatment communities (2008–2013). F, HC, MC, NC, and NF represent fertilizing, heavy clipping, moderate clipping, no clipping, and no fertilizing, respectively.

完全一致。一般认为施肥引起FD的变化与两个相反机制的平衡有关(Niu *et al.*, 2014): 一是竞争排除会导致FD减小(Leibold, 1998; Mayfield & Levine, 2010); 二是共存物种间的生态位分化又会促使性状趋异, 引起FD增加(Verdier *et al.*, 2012; Mason *et al.*, 2011)。本研究中施肥引起FD的微弱增加应主要由第二种机制所致, 即共存物种间的生态位分化对FD的影响超过了物种丧失的作用, 或者说在本研究期限内施肥可能还未引起足以改变FD变化趋势

的物种丧失效应, 只有当施肥引起更强的光竞争导致物种性状特征值的不对称变化(Niu *et al.*, 2014)时, FD才显著增大。与预计不同的是, 刈割并未减小FD, 而是增加了FD (表2; 图2), 这除了与刈割后的竞争释放导致群落植物功能特性多样化、有利于物种以不同方式利用有限资源(Hooper, 1998; Hooper *et al.*, 2005)有关外, 更直接的原因可能是刈割引起的物种均匀度增加。由于FD与种间性状差异和物种均匀度正相关, 在本实验样地的其他研究表明, 刈割强

度增加引起的物种均匀度增加对FD的正效应大于种间差异减小对FD的负效应(陈超等, 2016), 也就是说, 尽管物种性状对长期刈割的趋同响应产生的TCAP过程会引起种间性状差异减小, 但同时增加的物种均匀度的效应更强, 最终导致FD增加。

不刈割-施肥群落FD的年际变化相对稳定(图3B)可能与种间性状差异和物种均匀度变化对FD的平衡效应有关, 因为种间差异增大对FD的正效应和物种均匀度减小对FD的负效应之间如果达到平衡就将导致FD值相对不变。在不刈割群落中, 施肥将进一步增强恢复中的高大植物的竞争优势, 同时也会大大降低物种均匀度, 这两种相反的效应可能是导致不刈割-施肥群落FD年际变化相对稳定的原因。与之类似, 不刈割-不施肥群落FD随年份增加(图3A)应该是种间差异增大对FD的正效应超过物种均匀度减小对FD的负效应所致。如果考虑刈割引起的物种均匀度增加对FD的正效应大于种间差异减小对FD的负效应(陈超等, 2016), 就必然出现4种刈割群落FD随年度增加的结果(图3C、3D、3E、3F)。

3.2 不同处理对SD-FD关系的影响

本研究结果证实了推测(2), 因为不论施肥与否, SD(x)与FD(y)之间在时间序列上均由不刈割和适度刈割群落的正线性相关变为重度刈割群落的无相关, 重度刈割会显著减小此关系的斜率(图4)。因此, 尽管适度刈割对斜率减小的影响较弱(图4), 但基本符合我们基于群落构建理论的推测: $\text{slope}_l \geq \text{slope}_m > \text{slope}_h$ 。重度刈割群落SD与FD独立变化的结果反映出在连续7年(2007–2013年)的重度刈割压力下, 群落物种的性状状态已被限制在适应该刈割压力的狭小范围内, FD的时间变异性明显小于不刈割和适度刈割群落, 即物种的性状组成可能已被限制在适应更加强化的重度刈割选择的狭小范围内, 继续增加SD只能引起物种生态位空间的再划分, 而FD则不再增加。这与SD-FD间饱和和增加或S型曲线关系中由于环境胁迫或重度放牧而出现功能冗余(Sasaki *et al.*, 2009)时的特征一致。因为包括扰动在内的环境选择压力就像一个过滤器(Weiher *et al.*, 1998), 当选择压力增加时, 强烈的趋同选择将限制FD的变化(Díaz & Cabido, 2001; Hooper *et al.*, 2005; Sasaki *et al.*, 2009; Lee *et al.*, 2013), 从而导致SD与FD的独立变化。

施肥会增加SD-FD关系斜率的推测(推测(3))未

得到证实, 因为尽管施肥仅微弱增加了FD, 并增加了不刈割和适度刈割群落SD-FD正线性关系的截距, 但没有增加其斜率, 而且施肥对重度刈割群落SD-FD关系的截距和斜率也无影响(图2)。此外, 不刈割和适度刈割群落SD-FD关系的斜率值为0.137–0.296, 不论施肥与否, 刈割强度梯度上SD-FD关系斜率的模式均为 $\text{slope}_l \geq \text{slope}_m > \text{slope}_h$ 。尽管一些短期研究显示施肥能增加FD(Niu *et al.*, 2014; 潘石玉等, 2015), 但本研究证据表明施肥并不会增加FD随SD的时间变化速率。因此, SD-FD关系模式及其斜率 $\text{slope}_l \geq \text{slope}_m > \text{slope}_h$ 的模式均由刈割强度决定, 而不受施肥扰动的影响。

总之, 本研究部分证实了基于植物群落构建理论得出的推测(1), 证实了推测(2), 未能证实推测(3)。植物群落构建理论认为, 由刈割和施肥主导的TCAP和TDAP过程将分别减小和增加FD, 但本研究显示并不必然如此。我们以往的研究(陈超等, 2016)表明, 刈割和施肥能同时引起物种均匀度和种间性状差异的变化, 对FD的正、负效应最终决定着FD的增加或减小, 也决定着SD-FD关系。这说明即使是驱动TCAP或TDAP过程的单一扰动因子也可能对FD产生不同影响。因此, 深入揭示多种扰动因素对物种丰富度、物种组成、物种均匀度和种间功能性状差异等功能多样性构成要素的正负效应, 对于预测复杂环境下FD变化对高寒草甸生态系统功能的潜在影响具有重要意义。

基金项目 国家自然科学基金(31570425)。

致谢 感谢中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站的支持!也感谢陕西师范大学生态学研究室潘石玉、姚天华、张荣华、郭成龙等同学在野外数据采集过程中的帮助。

参考文献

- Bakker ES, Olff H (2003). Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grassland. *Journal of Vegetation Science*, 14, 465–474.
- Biswas SR, Mallik AU (2010). Disturbance effects on species diversity and functional diversity in riparian and upland plant communities. *Ecology*, 91, 28–35.
- Biswas SR, Mallik AU (2011). Species diversity and functional diversity relationship varies with disturbance intensity. *Ecosphere*, 21–10.
- Canadell JG, Pataki DE, Pitelka LF (2007). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer, London.
- Chen C, Zhu ZH, Li YN, Yao TH, Pan SY, Wei XH, Kong BB,

doi: 10.17521/cjpe.2015.0343

- Du JL (2016). Effects of interspecific trait dissimilarity and species evenness on the relationship between species diversity and functional diversity in an alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 661–674. (in Chinese with English abstract) [陈超, 朱志红, 李英年, 姚天华, 潘石玉, 卫欣华, 孔彬彬, 杜家丽 (2016). 高寒草甸种间性状差异和物种均匀度对物种多样性与功能多样性关系的影响. *生态学报*, 36, 661–674.]
- 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 JS, 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.
- Díaz S, Cabido M (2001). Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America*, 104, 20684–20689.
- Grime JP (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.
- Grman E, Lau JA, Schoolmaster DR Jr, Gross KL (2010). Mechanisms contributing to stability in ecosystem function depend on the environmental context. *Ecology Letters*, 13, 1400–1410.
- Hooper DU (1998). The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diversity. *Ecology*, 79, 704–719.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Hooper DU, Vitousek PM (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277, 1302–1305.
- Hu G, Jin Y, Liu JL, Yu MJ (2014). Functional diversity versus species diversity: Relationships with habitat heterogeneity at multiple scales in a subtropical evergreen broad-leaved forest. *Ecological Research*, 29, 897–903.
- Isbell FL, Polley HW, Wilsey BJ (2009). Biodiversity, productivity and the temporal stability of productivity: Patterns and processes. *Ecology Letters*, 12, 443–451.
- Lee CB, Chun JH, Cho HJ (2013). Elevational patterns and determinants of plant diversity in the Baekdudaegan Mountains, South Korea: Species vs. functional diversity. *Ecology*, 31, 3747–3759.
- Leibold MA (1998). Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology*, 12, 95–110.
- Lepš J (2004). What do the biodiversity experiments tell us about consequences of plant species loss in the real world? *Basic and Applied Ecology*, 5, 529–534.
- 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 XG, Zhu ZH, Zhou XS, Yuan FR, Fan RJ, Xu ML (2011). Effects of clipping, fertilizing and watering on the relationship between species diversity, functional diversity and primary productivity in alpine meadow of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1136–1147. (in Chinese with English abstract) [李晓刚, 朱志红, 周晓松, 袁芙蓉, 樊瑞俭, 许曼丽 (2011). 刈割、施肥和浇水对高寒草甸物种多样性、功能多样性和初级生产力关系的影响. *植物生态学报*, 35, 1136–1147.]
- Li Y, Zhu ZH (2013). Optimal plant traits and plant functional types responsible to clipping, fertilizing and watering in alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 37, 384–396. (in Chinese with English abstract) [李燕, 朱志红 (2013). 高寒草甸对刈割、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, 384–396.]
- Ma KP, Liu YM (1994). Measurement of biotic community diversity I: α diversity (Part 2). *Chinese Biodiversity*, 2, 231–239.
- MacArthur R, Levins R (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.
- Mason NW, de Bello F, Doležal J, Lepš J (2011). Niche overlap reveals the effects of competition, disturbance and contrasting assembly processes in experimental grassland communities. *Journal of Ecology*, 99, 788–796.
- Mayfield MM, Levine JM (2010). Opposing effects of competitive exclusion on the phylogenetic structure of communities. *Ecology Letters*, 13, 1085–1093.
- Niu KC, Choler P, de Bello F (2014). Fertilization decreases species diversity but increases functional diversity: A three-year experiment in a Tibetan alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 182, 106–112.
- Pan SY, Kong BB, Yao TH, Wei XH, Li YN, Zhu ZH (2015). Effects of clipping and fertilizing on the relationship between functional diversity and aboveground net primary productivity in alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 867–877. (in Chinese with English abstract)

- [潘石玉, 孔彬彬, 姚天华, 卫欣华, 李英年, 朱志红 (2015). 刈割和施肥对高寒草甸功能多样性与地上净初级生产力关系的影响. *植物生态学报*, 39, 867–877.]
- Pausas JG, Lavorel S (2003). A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 14, 409–416.
- Pillar VD, Duarte LS, 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(1), 48–51. (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(1), 48–51.]
- Rajaniemi TK (2002). Why does fertilization reduce plant species diversity? Testing three competition-based hypotheses. *Journal of Ecology*, 90, 316–324.
- Sasaki T, Lauenroth WK (2011). Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia*, 166, 761–768.
- Sasaki T, Okubo S, Okayasu T, Jamsran M, Ohkuro T, Takeuchi K (2009). Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. *Ecology*, 90, 2598–2608.
- 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.
- 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.
- Tilman D (1987). Secondary succession and the pattern of plant dominance along experimental nitrogen gradients. *Ecological Monographs*, 57, 189–214.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Verdier MB, Navas ML, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E (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.
- Wang CT, Long RJ, Wang QJ, Jing ZC, Ding LM (2005). Relationship between species diversity and productivity in four types of alpine meadow plant communities. *Acta Phytoecologica Sinica*, 24, 483–487. (in Chinese with English abstract) [王长庭, 龙瑞军, 王启基, 景增春, 丁路明 (2005). 高寒草甸不同草地群落物种多样性与生产力关系研究. *植物生态学报*, 24, 483–487.]
- Wang CT, Long RJ, Wang QL, Cao GM, Shi JJ, Du YG (2008). Response of plant diversity and productivity to soil resources changing under grazing disturbance on an alpine meadow. *Acta Ecologica Sinica*, 28, 4144–4152. (in Chinese with English abstract) [王长庭, 龙瑞军, 王启兰, 曹广民, 施建军, 杜岩功 (2008). 放牧扰动下高寒草甸植物多样性、生产力对土壤养分条件变化的响应. *生态学报*, 28, 4144–4152.]
- 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, Clarke GDP, Keddy PA (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 309–322.
- Weiher E, Keddy PA (1995). The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos*, 323–335.
- Yamauchi A, Yamamura N (2004). Herbivory promotes plant production and reproduction in nutrient-poor conditions: Effects of plant adaptive phenology. *The American Naturalist*, 163, 138–153.
- Yang HJ, Jiang L, Li LH, Li A, Wu MY, Wan SQ (2012). Diversity-dependent stability under mowing and nutrient addition: Evidence from a 7-year grassland experiment. *Ecology Letters*, 15, 619–626.
- 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.
- Zhao XQ (2009). *Global Change and Ecological System in Alpine Meadow*. Science Press, Beijing. 78 (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. 78.]
- 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: 贺金生 责任编辑: 王 葳

附录 计算功能多样性指数的定性性状及其赋值分类状态

Supplement Qualitative functional traits and their categories for calculating functional diversity

物种名称 Species name	性状及其分类状态 Trait name and their classification states				
	生长型 Growth form	植物类群 Plant groups	生活周期 Life cycle	植物倾斜度 Plant inclination	主要繁殖方式 Main reproduction modes
	1=散生 Scattered 2=丛生 Bunched 3=密丛生 Closely bunched	1=禾草科 Gramineae 2=莎草科 Cyperaceae 3=豆科 Leguminosae 4=杂类草 Forbs	0=非多年生 Not perennial 1=多年生 Perennial	1=伏卧状 Prostrate 2=莲座状 Rosette 3=直立 Erect	0=有性繁殖 Sexual reproduction 1=营养繁殖 Vegetative propagation
披碱草 <i>Elymus nutans</i>	2	1	1	3	0
异针茅 <i>Stipa aliena</i>	3	1	1	3	1
矮生嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	3	2	1	2	1
糙喙薹草 <i>Carex scabrirostris</i>	2	2	1	2	1
羊茅 <i>Festuca ovina</i>	3	1	1	3	1
早熟禾 <i>Poa annua</i>	2	1	0	3	0
落草 <i>Koeleria cristata</i>	3	1	1	3	0
圆萼刺参 <i>Morina chinensis</i>	1	4	1	2	0
麻花苣 <i>Gentiana straminea</i>	1	4	1	1	0
美丽风毛菊 <i>Saussurea pulchra</i>	1	4	1	1	0
萎软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	1	4	1	2	0
肉果草 <i>Lancea tibetica</i>	1	4	1	1	0
钝苞雪莲 <i>Saussurea nigrescens</i>	1	4	1	2	0
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	1	4	1	2	0
雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>	1	4	1	2	1
芸香叶唐松草 <i>Thalictrum rutifolium</i>	1	4	1	3	0
高山豆 <i>Tibetia himalaica</i>	1	3	1	2	1
委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>	1	4	1	2	1
短腺小米草 <i>Euphrasia regelii</i>	1	4	1	3	0
青海苜蓿 <i>Medicago archiducrisnicolai</i>	1	3	1	2	1
湿地繁缕 <i>Stellaria uda</i>	1	4	0	2	1
钝裂银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>	1	4	1	2	1
皱边喉毛花 <i>Comastoma polycladum</i>	1	4	1	3	1
海乳草 <i>Glaux maritima</i>	1	4	1	3	1
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	1	4	1	2	1
萎蒿 <i>Artemisia selengensis</i>	1	4	1	3	0
蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>	1	4	1	1	1
灰果蒲公英 <i>Taraxacum maurocarpum</i>	1	4	1	1	1
黄芪 <i>Astragalus</i> sp.	1	3	1	2	1
甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i>	1	3	1	2	1
黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	1	3	1	2	1
宽苞棘豆 <i>Oxytropis latibracteata</i>	1	3	1	2	1
矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i>	2	4	1	1	1
美丽毛茛 <i>Ranunculus pulchellus</i>	1	4	1	3	0
棉毛茛 <i>Ranunculus membranaceus</i>	1	4	1	3	0
西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	1	4	1	3	0
三脉梅花草 <i>Parnassia trinervis</i>	1	4	1	3	0
细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	1	4	1	3	0
刺芒龙胆 <i>Gentiana aristata</i>	1	4	0	2	1
线叶龙胆 <i>Gentiana lawrencei</i>	1	4	1	2	1
偏翅龙胆 <i>Gentiana pudica</i>	1	4	0	2	1

附录 (续) Supplement (continued)

物种名称 Species name	性状及其分类状态 Trait name and their classification states				
	生长型 Growth form	植物类群 Plant groups	生活周期 Life cycle	植物倾斜度 Plant inclination	主要繁殖方式 Main reproduction modes
	1=散生 Scattered 2=丛生 Bunched 3=密丛生 Closely bunched	1=禾草科 Gramineae 2=莎草科 Cyperaceae 3=豆科 Leguminosae 4=杂类草 Forbs	0=非多年生 Not perennial 1=多年生 Perennial	1=伏卧状 Prostrate 2=莲座状 Rosette 3=直立 Erect	0=有性繁殖 Sexual reproduction 1=营养繁殖 Vegetative propagation
双柱头针藜 <i>Trichophorum distigmaticum</i>	1	2	1	3	1
甘肃马先蒿 <i>Pedicularis kansuensis</i>	1	4	0	3	1
琴盔马先蒿 <i>Pedicularis lyrata</i>	1	4	0	3	1
乳白香青 <i>Anaphalis lactea</i>	2	4	0	2	1
铃铃香青 <i>Anaphalis hancockii</i>	2	4	0	2	1
湿生扁蕾 <i>Gentianopsis paludosa</i>	1	4	0	3	1
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	1	4	1	3	0
鸢尾 <i>Iris tectorum</i>	1	4	1	3	0
西藏沙棘 <i>Hippophae tibetana</i>	1	4	1	3	0
细蝇子草 <i>Sliene gracilicaulis</i>	1	4	1	2	1
藏异燕麦 <i>Helictotrichon tibeticum</i>	2	1	0	3	1
微孔草 <i>Microula sikkimensis</i>	2	4	0	3	0
刺果猪殃殃 <i>Galium echinocarpum</i>	1	4	0	2	1
双叉细柄茅 <i>Ptilagrostis dichotoma</i>	3	1	0	3	1
箭叶橐吾 <i>Ligularia sagitta</i>	1	4	1	3	0
黄帚橐吾 <i>Ligularia virgaurea</i>	1	4	1	3	0
披针叶野决明 <i>Thermopsis lanceolata</i>	1	4	1	3	0
草地老鹳草 <i>Geranium pratense</i>	2	4	1	3	0
黑柴胡 <i>Bupleurum smithii</i>	2	4	1	3	0
宽叶羌活 <i>Notopterygium franchetii</i>	1	4	1	3	0
香薷 <i>Elsholtzia ciliata</i>	1	4	0	3	0
蓝翠雀花 <i>Delphinium caeruleum</i>	1	4	1	3	0
矮生忍冬 <i>Lonicera rupicola</i>	2	4	1	3	0
长果婆婆纳 <i>Veronica ciliata</i>	1	4	1	3	0
鳞茎堇菜 <i>Viola bulbosa</i>	1	4	1	1	0
发草 <i>Deschampsia cespitosa</i>	3	1	1	3	0
露蕊乌头 <i>Aconitum gymnantrum</i>	1	4	0	3	0
小叶金露梅 <i>Potentilla parvifolia</i>	1	4	0	3	0
鸟足毛茛 <i>Ranunculus brotherusii</i>	1	4	1	3	0
四数獐牙菜 <i>Swertia tetraptera</i>	1	4	1	3	1
美花草 <i>Callianthemum pimpinelloides</i>	1	4	1	3	0
车前 <i>Plantago asiatica</i>	1	4	1	1	0