

# 放牧影响下不同盖度金露梅灌丛草本植物 叶功能性状与土壤因子的关系

朋措吉<sup>1,2,5</sup>, 宋明华<sup>3</sup>, 周春丽<sup>1,2,5</sup>, 李以康<sup>1,5\*</sup>, 李小娟<sup>4</sup>, 曹广民<sup>1,5</sup>

(1 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; 2 中国科学院大学, 北京 100039; 3 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101; 4 青海民族大学, 西宁 810007; 5 中国科学院高原生物适应与进化重点实验室, 西宁 810001)

**摘要:**植物功能性状与环境因子的研究对认识不同环境梯度下植物群落的形成及对环境的适应机制具有重要意义。该研究以高寒金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛草甸为研究对象,分析放牧影响下金露梅灌丛不同盖度梯度(金露梅灌丛盖度为0%、30%、60%和90%的灌草斑块)灌草斑块中草本植物叶功能性状与土壤因子的变化趋势及其相互关系。结果表明:(1)土壤容重(BD)、土壤pH和土壤养分在金露梅灌丛盖度梯度下差异显著,干柴滩金露梅灌丛具有明显的“沃岛效应”;随着金露梅灌丛盖度的递增,土壤理化性质变化趋势各有分异。(2)随着金露梅灌丛盖度的增加,比叶面积(SLA)显著上升,叶片厚度(LT)和叶片磷含量(LPC)呈显著下降趋势( $P < 0.05$ )。(3)比叶面积与叶片厚度呈负相关关系,与叶片氮磷含量(LNC、LPC)呈极显著负相关关系( $P < 0.01$ ),与叶片碳含量(LCC)呈极显著正相关关系( $P < 0.01$ )。(4)RDA冗余分析表明,土壤因子对叶功能性状变异的平均解释变量达72.25%,影响植物功能性状的主导因子有土壤有机质(SOM)、土壤全氮(TN)、土壤有效氮(AN)、土壤有效钾(AK)和土壤容重(BD),但不同盖度金露梅灌丛群落中影响叶性状的主导因子存在差异。金露梅灌丛盖度较小(<30%)时受SOM和TN、AN的影响较大,而金露梅灌丛盖度较大时(>60%)时主要受AK和BD的影响。

**关键词:**叶功能性状;金露梅灌丛;盖度梯度;土壤因子

中图分类号:Q948.1 文献标志码:A

## Relationship between Leaf Functional Traits of Herbaceous Plants and Soil Factors in Different Coverage Gradients of *Potentilla fruticosa* Shrub under Grazing

PENG Cuoji<sup>1,2,5</sup>, SONG Minghua<sup>3</sup>, ZHOU Chunli<sup>1,2,5</sup>, LI Yikang<sup>1,5\*</sup>,  
LI Xiaojuan<sup>4</sup>, CAO Guangmin<sup>1,5</sup>

(1 Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; 2 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3 Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; 4 Qinghai Nationalities University, Xining 810007, China; 5 Key Laboratory of Adaptation and Evolution of Plateau Organisms, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China)

**Abstract:** The plant functional traits and environmental factors is great significance for understanding the formation of plant community and its adaptation mechanism under different environmental gradients.

收稿日期:2019-12-29;修改稿收到日期:2020-04-08

基金项目:青海省重点研发与转化计划(2019-SF-152);青海省重大科技专项(2018-NK-A3);中国科学院科技服务网络计划(STS计划)区域重点项目;国家自然科学基金(41730752);青海省创新平台建设专项(2017-ZJ-Y20);青海省应用基础研究计划项目(2019-ZJ-7073)

作者简介:朋措吉(1994-),女,在读硕士研究生,主要从事生态学研究。E-mail: pengcj5955@163.com

\*通信作者:李以康,博士,研究员,主要从事生态学研究。E-mail: liyikang501@163.com

Therefore, in this study, the *Potentilla fruticosa* shrub meadows was taken as the research object, and we analyzed the variation trends and interrelationships between the leaf functional traits of herbaceous plants and soil factors in different coverage gradients of *P. fruticosa* shrub plaques (coverage in shrub plaques was 0%, 30%, 60% and 90%) under the influence of grazing. Our research indicates that: (1) there were significant differences and different variation trends among soil bulk density (BD), soil pH, and soil nutrients under different coverage gradients of *P. fruticosa* shrub. And *P. fruticosa* shrub in the study area has obvious "Fertile Island effect". (2) With the increase of *P. fruticosa* shrub overage, the specific leaf area (SLA) increased significantly, and leaf thickness (LT) and leaf phosphorus content (LPC) decreased significantly ( $P < 0.05$ ). The difference of LPC may be related to the element content of different species in the community. (3) SLA is negatively correlated with leaf dry matter content (LDMC) and LT to varying degrees, and is extremely significantly negatively related to leaf nitrogen and phosphorus content (LNC, LPC) ( $P < 0.01$ ), and significantly positively correlated with leaf carbon content (LCC) ( $P < 0.01$ ). (4) RDA redundancy analysis showed that the average explanatory variable of soil factors to leaf functional traits variation was 72.25%, and the dominant factors affecting plant functional traits were soil organic matter (SOM), soil total nitrogen (TN), soil available nitrogen (AN), and soil available potassium (AK) and soil bulk density (BD). However, with different cover distributions of *P. fruticosa* shrub, the dominant factors affecting plant leaf traits are different in different communities. Communities with 0% and 30% coverage of *P. fruticosa* shrubs were more affected by SOM, TN, and AN, while the communities with 60% and 90% of *P. fruticosa* shrubs were more affected by AK and BD.

**Key words:** leaf functional traits; *Potentilla fruticosa* shrub; coverage gradient; soil factors

植物性状是指影响植物生存生长、繁殖和最终适合度的一系列的植物属性特征<sup>[1]</sup>。植物在长期的进化发展过程中,与环境相互作用,形成能够适应外界环境变化并对生态系统功能具有一定影响的性状即为植物功能性状<sup>[2]</sup>,主要表现在叶片、根系、种子等性状的差异上。其中,叶片形态能很好地表征植物对外界环境的响应与适应能力<sup>[3]</sup>,叶功能性状与植物生长对策及资源利用能力密切相关<sup>[4]</sup>,能很好地反映植物碳收获最大化采取的生存策略<sup>[5-6]</sup>。叶功能性状分为结构型性状(叶面积、比叶面积、叶厚度、叶干物质含量等)和功能型性状(净光合速率、呼吸速率和气孔导度等)<sup>[7]</sup>,结构型性状因其易于测量且能够较好地体现植物的生存适应策略而广泛运用于不同尺度的性状研究中。植物功能性状与环境因子之间的关系是植物功能性状研究的热点,而土壤被认为是影响植物功能性状的主导因子<sup>[8]</sup>。Christianson 等<sup>[9]</sup>对美国东北部岩溶生境下银杏叶多样性分布格局研究发现:土壤含水量是影响比叶面积的主要驱动因子。Du 等<sup>[10]</sup>对中国西南喀斯特生境下的森林植物功能性状与土壤环境因子的研究表明:土壤含水量与叶干物质含量呈显著负相关。黄小等<sup>[11]</sup>对湖北星斗山国家级自然保护区 50 个亚热带常绿阔叶混交林中不同生活型植物叶功能性状和土壤养分研究发现:乔木和木质藤本受到土壤有机质影响较大,灌木受到速效钾影响较大。土壤

的不同性质及养分含量在不同生态系统、不同尺度下与植物功能性状的变异<sup>[12]</sup>,对环境变化的协调能力<sup>[13]</sup>及生存策略机制<sup>[14]</sup>都有着密不可分的联系。功能性状与环境耦合关系研究是性状研究的热点领域<sup>[15]</sup>,这些研究多关注不同生活型或者不同植物类型叶功能性状对土壤环境因子的响应,而对同一区域植物功能性状对土壤微环境变化的响应没有涉及。国内学者对青藏高原高寒区植物功能性状的研究主要侧重于高寒草甸和高寒草原区<sup>[16-17]</sup>。高寒草甸围封地叶片功能性状研究表明,光照度、土温及土壤含水量等是影响植物叶性状变化的主要环境因子<sup>[18]</sup>。与高寒草原相比,高寒草甸具有更高的物种多样性、功能丰富度和功能离散度<sup>[19]</sup>。而目前有关高寒金露梅灌丛草甸植物功能性状的研究鲜有报道。

金露梅(*Potentilla fruticosa*)灌丛是高寒落叶灌丛的典型代表,它广布于青藏高原东部海拔 3 200~4 500 m 的山地阴坡、半阳坡、潮湿滩地以及高海拔的山地阳坡,是青藏高原主要的夏秋牧场<sup>[20]</sup>。金露梅灌丛草甸的分布面积达 10.2 万 km<sup>2</sup><sup>[21]</sup>,仅次于高寒蒿草(*Kobresia pygmaea*)草甸,对青藏高原及周边地区的水分和热量平衡,对中国西北地区水源涵养和生态屏障功能的维持发挥着重要的生态意义<sup>[22]</sup>。放牧是青藏高原区最主要的经营方式,在放牧影响下,金露梅灌丛景观呈现破碎化,形成灌木群

落、丛间草地岛状镶嵌分布的植被格局,部分地段甚至演变为次生裸地<sup>[23]</sup>。因此,国内学者对放牧影响下金露梅灌丛的群落特征做了大量研究<sup>[23-24]</sup>。如刘发央等<sup>[25]</sup>对甘肃天祝永丰滩高寒金露梅灌丛草地研究发现,夏季牧场随着放牧强度的增加,生物多样性指数逐渐降低,轻度放牧和中度放牧区差异显著( $P < 0.05$ ),中牧和重牧区差异不显著。戴黎聪等<sup>[26]</sup>对祁连山南麓金露梅灌丛草甸研究发现,随着放牧压力梯度断增加,地上生物量和地下生物量呈逐渐减小趋势,且放牧改变了植物的群落结构,禾草和莎草地上生物量逐渐减小,而杂类草地上生物量逐渐增加。蒲小鹏等<sup>[24]</sup>对放牧利用下金露梅灌丛草地土壤理化性质的研究发现,土壤速效氮、土壤容重对放牧响应最为敏感。随着放牧强度的增加,土壤有机质、速效氮和水溶性全盐量呈单峰形变化。刘旻霞等<sup>[18]</sup>对甘南高寒草甸围封样地内从草本到灌木的5个演替阶段的研究发现,从演替前期到演替后期,土壤有机碳、土壤全氮和土壤含水量逐渐升高,光照度、土壤温度逐渐降低,土壤全磷呈先降低后增加趋势。尽管过去对放牧影响下金露梅灌丛草甸进行了大量研究,并取得一定进展,但有关金露梅灌丛草甸植物功能性状的研究较为匮乏,尤其对于放牧影响下金露梅灌丛不同盖度下灌草斑块的群落特征研究较为匮乏。

基于此,本研究拟探究放牧影响下,金露梅灌丛群落不同盖度梯度下(金露梅灌丛盖度为0%、30%、60%和90%的灌草斑块)草本层植物叶功能性状和土壤因子的变化规律及协同关系。以期为高寒金露梅灌丛草甸植物功能性状的研究提供参考数据,并为青藏高原高寒草甸和灌丛草地的管理提供科学依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区域概况

研究区域位于中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站(海北站)的干柴滩,为祁连山北支冷龙岭东段南麓的洪积扇( $37^{\circ}39'56'' \sim 37^{\circ}40'26''N$ ,  $101^{\circ}20'39'' \sim 101^{\circ}21'27''E$ ,  $3\ 200 \sim 3\ 250\ m$ )。受高原大陆性气候影响,年均气温为 $-1.7\ ^{\circ}C$ ,7月为最热月份,平均气温为 $9.8\ ^{\circ}C$ ,1月份为最冷月份,平均气温为 $-14.8\ ^{\circ}C$ ;年均降水为580 mm左右,且主要集中于生长季(5~9月),约占全年的80%<sup>[27]</sup>。研究区域高寒灌丛草甸的面积为24.50 km<sup>2</sup>,占总面积的31.13%,仅次于高寒草甸36.08 km<sup>2</sup>(48.8%,图1),

金露梅灌丛为该区域主要的灌木种类,灌丛株高约为25~60 cm。金露梅灌丛草甸一般由2层群落组成,即上层的灌木植物群落和以禾草、莎草及杂类草为主的底层草本植物群落<sup>[28]</sup>。除金露梅外,建群种还包括草本植物如垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、紫羊茅(*Festuca rubra*)、异针茅(*Stipa aliena*)、藏异燕麦(*Helictotrichon tibeticum*)等禾草;矮嵩草(*Kobresia humilis*)、线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)、青藏苔草(*Carex moorcroftii* Falc et Boot)等莎草;柔软紫菀(*Aster flaccidus*)、黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*)、珠芽蓼(*Polygonum viviparum*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)等杂类草<sup>[22]</sup>。

研究区域为牧户的冬季牧场,放牧是该区域最大的外界干扰因素。放牧影响下,该区域金露梅灌丛植被景观呈现破碎化,形成不同盖度灌草斑块分布的群落。由于冬季放牧已过植物生长期,故该区域的放牧活动对植物生长影响较小,而增加了不同群落分布下土壤和功能性状微型上的差异。

### 1.2 群落调查和样地描述

于2019年7月,在海北站干柴滩,依据金露梅灌丛群落盖度选择4个金露梅灌草斑块梯度群落,即金露梅灌丛盖度约为90%、60%、30%的灌草群落和0%的草本植物群落样地。在每个群落中随机设置5 m×5 m的样地(图2),不同盖度群落样地设置12个重复,共48块样地进行群落调查。在每块样地中随机选择1 m×1 m的样方,调查草本植物群落的种类、分布盖度和自然高度,对于金露梅灌丛盖度达到90%的群落中,在丛间草地选择适当大小的样方进行相应调查。另在每块样地固定选择0.25 m×0.25 m的草本小样方,分种记录草本植物高度、盖度及株数,并按种齐地面剪取,装于信封中用于生物量的测定。

### 1.3 植物功能性状的取样和测定

不同群落梯度下,选取相同的植物物种,每种物种采集10片完整叶片,剪去叶柄(有叶柄的),用精度为0.01 mm的游标卡尺测定叶片厚度(Leaf thickness, LT),测定时避开叶片主脉分别测量叶片前、中、末端,取三者的平均值作为所测叶片的厚度值。扫描叶片保存图像并称其鲜重,带回实验室烘干称重(千分之一电子天平称),叶面积分析在WinFolia叶面图像分析系统中进行。叶片碳含量测定(Leaf carbon content, LCC)用重铬酸钾容量法(外加热法);叶片氮含量(Leaf nitrogen content, LNC)用H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>消煮,钒钼黄比色法测定;叶

片磷含量(Leaf phosphorus content, LPC)用水杨酸-锌粉还原,用凯氏定氮仪进行测定<sup>[29]</sup>。

(1)比叶面积(Specific leaf area, SLA) = 叶面积(m<sup>2</sup>)/叶片干重(kg)

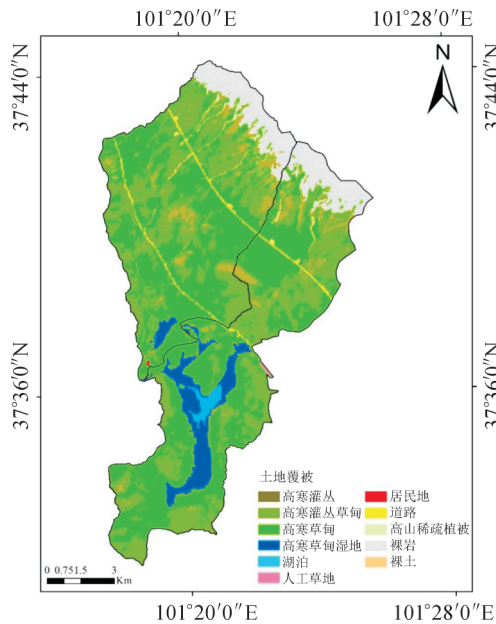


图 1 海北站小流域土地覆被面积  
Fig. 1 Land cover area in small watershed of Haibei station

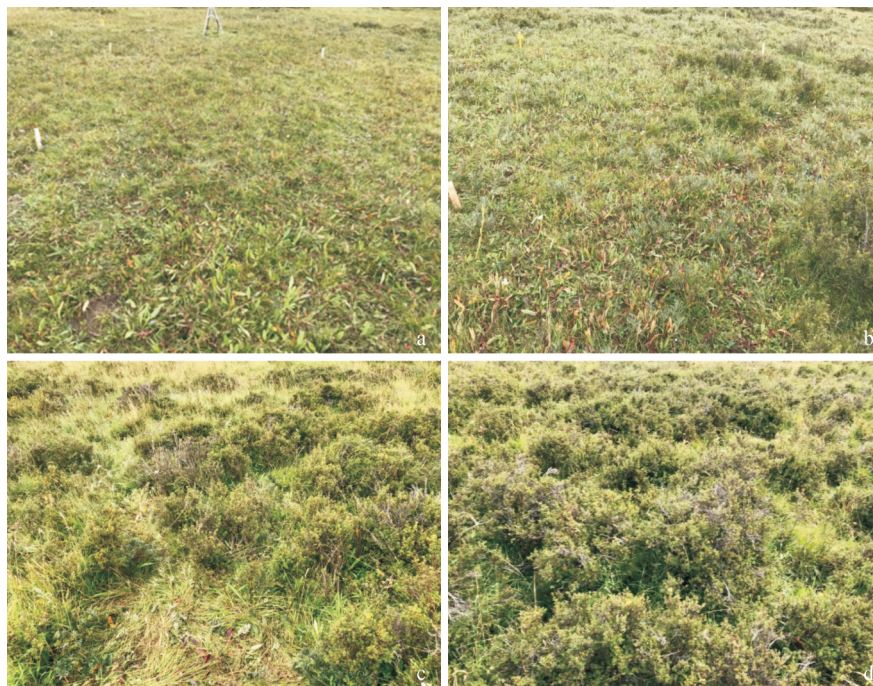
(2)叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC) = 叶片干重(g)/叶片鲜重(kg)

### 1.4 土壤取样

土壤容重(Bulk density, BD)用环刀法;土壤含水量(Water content, WC)采用烘干法测定;土壤 pH 值由电位法测定,水土比为 2.5 : 1;土壤全氮(Total nitrogen, TN)及有机质含量(Soil organic matter, SOM)均在元素分析仪(PE2400II)上测定;全磷(Total phosphorus, TP)采用高氯酸-硫酸-钼锑抗比色法测定;全钾(Total potassium, TK)采用酸溶-火焰光度法测定;有效氮(Available nitrogen, AN)采用水体碳氮分析仪(SmartChem140)测定;有效磷(Available phosphorus, AP)采用 0.5 mol/L 碳酸氢钠浸提法;有效钾(Available potassium, AK)则采用乙酸铵浸提-火焰光度法测定<sup>[30]</sup>。

### 1.5 数据处理

群落水平功能性状值(CWM)是由测定的物种个体水平的叶功能性状值,以物种多度为基础进行加权平均,从而分别得到各个性状在群落水平的平均值<sup>[31]</sup>,群落水平功能性状值的计算在 R. 3. 5. 0 里面的 FD 软件包完成<sup>[32]</sup>。所有统计分析在 IBM SPSS 25. 0 中完成,分析图在 Origin 2017 中完成。



a, b, c, d 分别为金露梅灌丛盖度 0%、30%、60%、90% 的群落

图 2 金露梅不同盖度灌丛样地

a, b, c and d are the communities with *P. fruticosa* shrub coverage of 0%, 30%, 60% and 90%, respectively

Fig. 2 Different cover gradient of *P. fruticosa* shrub

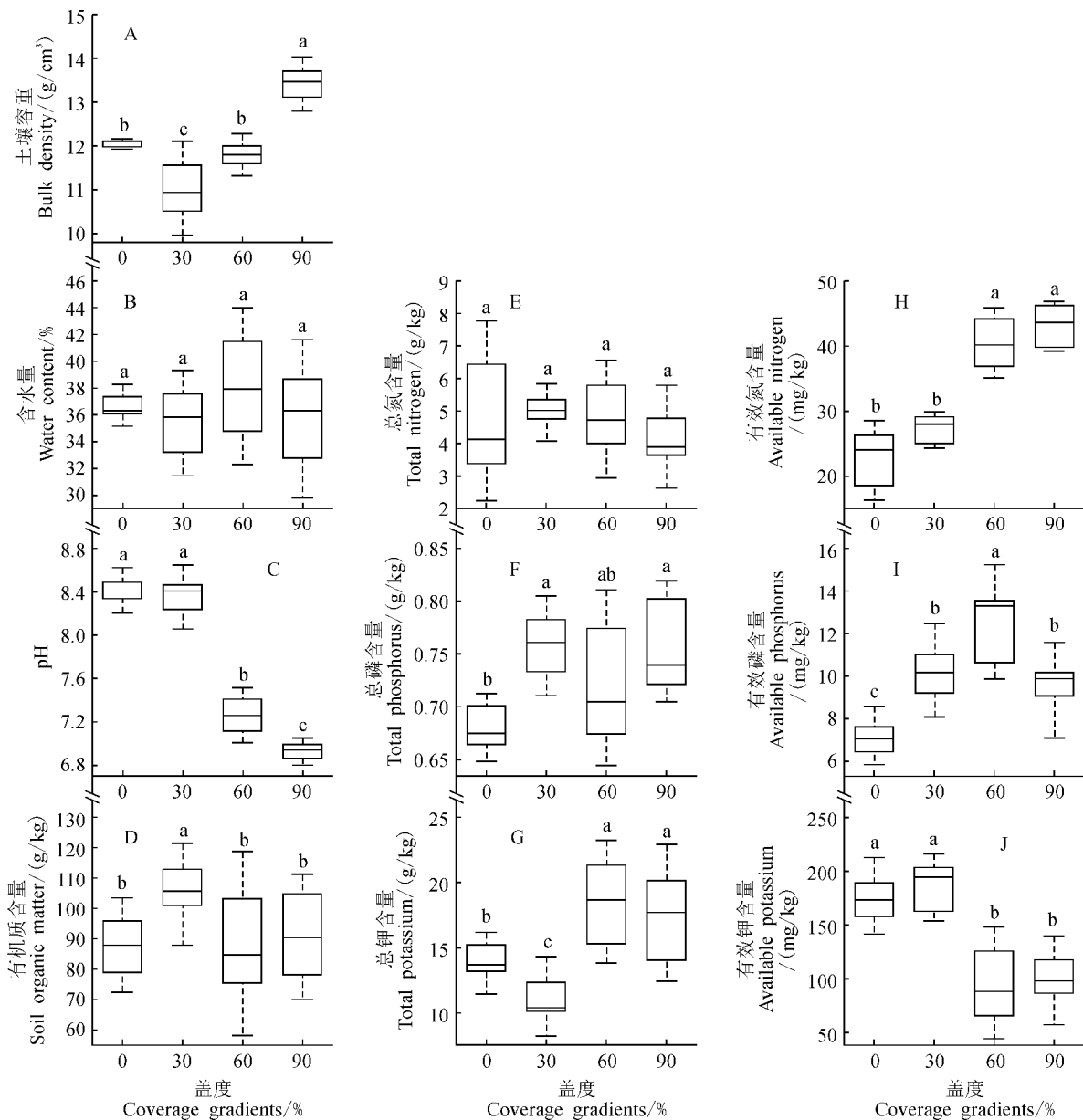
采用单因素 (one-way ANOVA) 进行方差分析, 结果显示 SLA 和 TN 方差不齐, 经校正后, 金露梅灌丛不同盖度梯度下各性状因子及土壤因子均满足方差齐性, 且不同因子在不同盖度梯度下的总体均值均有显著差异。因此, 进一步用多重比较 (Tukey HSD) 的方法对金露梅灌丛不同盖度梯度下土壤因子和叶性状进行差异显著性分析, 得出不同群落下环境因子和叶性状的变化规律。用 Pearson 法对金露梅灌丛草本植物叶功能性状各指标间的相关性进行分析。采用 Canoco 4.5 实现植物叶

性状与环境因子之间的冗余分析, 明晰金露梅灌丛不同分布盖度下影响植物叶功能性状的主要驱动因子。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤因子变化规律

金露梅灌丛不同盖度梯度下, 土壤有机质含量、全磷、全钾、有效氮、有效磷、有效钾、容重和 pH 均有显著差异 ( $P < 0.05$ ), 而土壤全氮和土壤含水量无显著变化 (图 3)。随着金露梅灌丛盖度的增加, 土壤 pH 和有效钾含量显著下降, 土壤全氮、有效氮含



不同的字母表示差异显著 ( $P < 0.05$ ), 下同

图 3 不同盖度梯度下金露梅灌丛土壤因子的变化规律

Boxes with different normal letters mean significant difference at 0.05 level. The same as below

Fig. 3 Changes of soil factors under different coverage gradients of *P. fruticosa* shrub

量显著上升;土壤容重和全钾含量呈两边高中间低的趋势,土壤含水量、有机质含量和有效磷含量呈两边低中间高的趋势。总之,随着金露梅灌丛盖度梯度的增加,土壤容重、含水量、全氮、全磷、全钾、有效氮、有效磷和有机质含量总体呈上升趋势。

## 2.2 叶功能性状变化规律

金露梅灌丛不同盖度梯度下,草本层植物群落功能性状值(CWM)变化趋势各有分异(图4)。比叶面积、叶片厚度和叶片磷含量差异显著,而其他性状值则无显著差异。比叶面积随着金露梅灌丛盖度的增加呈显著上升趋势,而叶片厚度和叶片磷含量则显著下降,叶干物质含量也呈下降趋势,但不显著。叶片氮含量与碳含量在不同盖度梯度群落中呈相反的变化趋势。

## 2.3 功能性状间相关关系

研究结果表明(表1),比叶面积与叶片碳含量呈极显著正相关( $P < 0.01$ ),而与叶片氮、磷含量呈极显著负相关( $P < 0.01$ )。叶干物质含量与叶片厚

度呈显著正相关( $P < 0.05$ ),与叶片碳含量呈极显著负相关( $P < 0.01$ )。叶片氮含量和磷含量呈极显著正相关( $P < 0.01$ ),而两者与叶片碳含量呈负相关( $P < 0.05$ )。

## 2.4 叶性状与环境因子间相关关系

本研究采用冗余分析(RDA)分别对金露梅灌丛不同盖度梯度下的6个植物叶性状指标和10个土壤因子进行RDA约束排序分析。从表2中可以看出,前两轴的累计解释量在54%~93%之间,平均解释变量达72.25%,说明排序图可以解释植物叶功能性状和土壤因子之间的关系。

RAD排序图表明:(1)无金露梅灌丛的草本群落中,SLA、LCC、LT与SOM、BD、AP、AK、pH呈不同程度正相关,而LNC、LPC与其负相关;LDMC与AN、TN、BD、AP、pH正相关,与SOM、TP、AK、WC负相关;LPC和LNC与TP正相关,与AN负相关。叶性状和土壤因子的相关性大小表现为:TP>AN>AK>pH>TN>AP>SOM>TK>BD

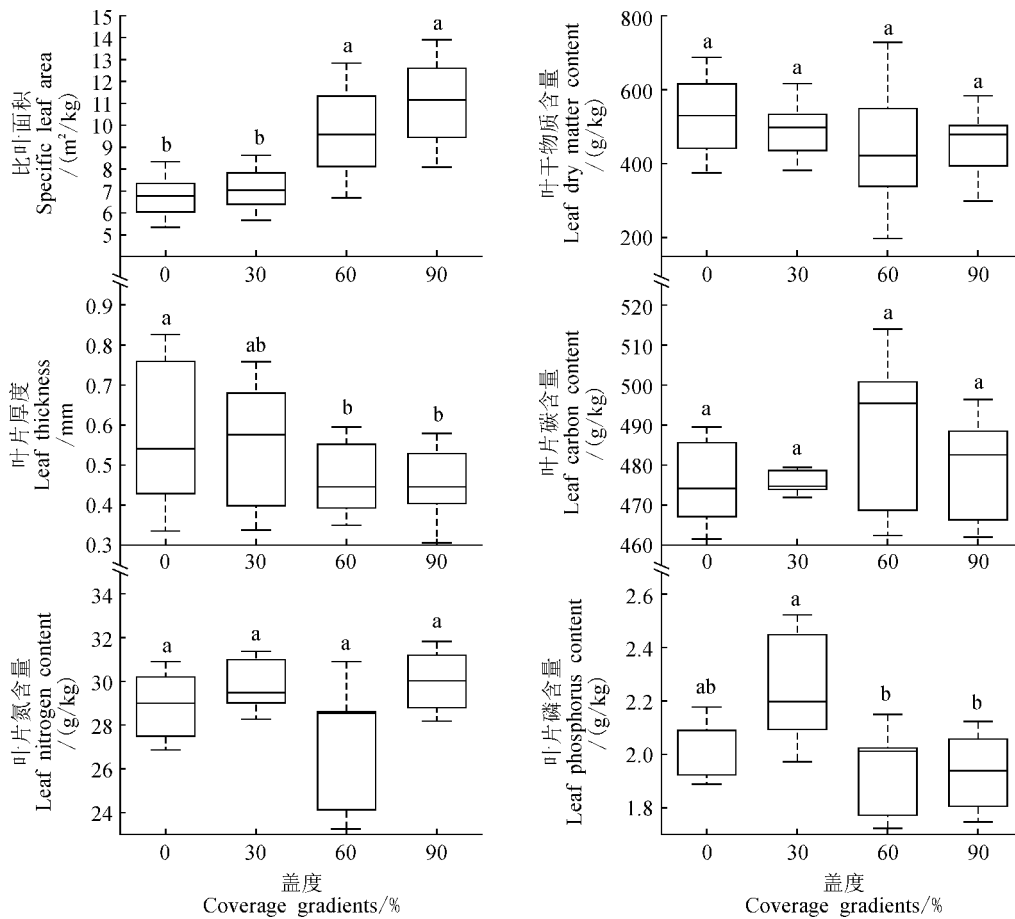


图4 金露梅灌丛不同盖度梯度下草本植物叶功能性状变化趋势

Fig. 4 Changes of leaf functional traits of herbaceous plants under different coverage gradients of *P. fruticosa* shrub

表 1 金露梅灌丛草本植物叶功能性状间的相关性

Table 1 Pearson coefficient among leaf functional traits of *P. fruticosa* shrub

指标 Index	SLA	LDMC	LTT	LCC	LNC	LPC
比叶面积 SLA	1					
叶片干物质含量 LDMC	-0.376**	1				
叶片厚度 LTT	-0.228	0.362*	1			
叶片碳含量 LCC	0.407**	-0.404**	0.010	1		
叶片氮含量 LNC	-0.449**	-0.03	-0.084	-0.349*	1	
叶片磷含量 LPC	-0.571**	0.243	0.026	-0.432**	0.404**	1

注: \* 和 \*\* 分别表示 0.05 和 0.01 水平显著相关

Note: \* and \*\* indicate significant correlation at 0.05 and 0.01 level, respectively

表 2 金露梅灌丛不同盖度梯度下排序轴与土壤因子的 RDA 分析

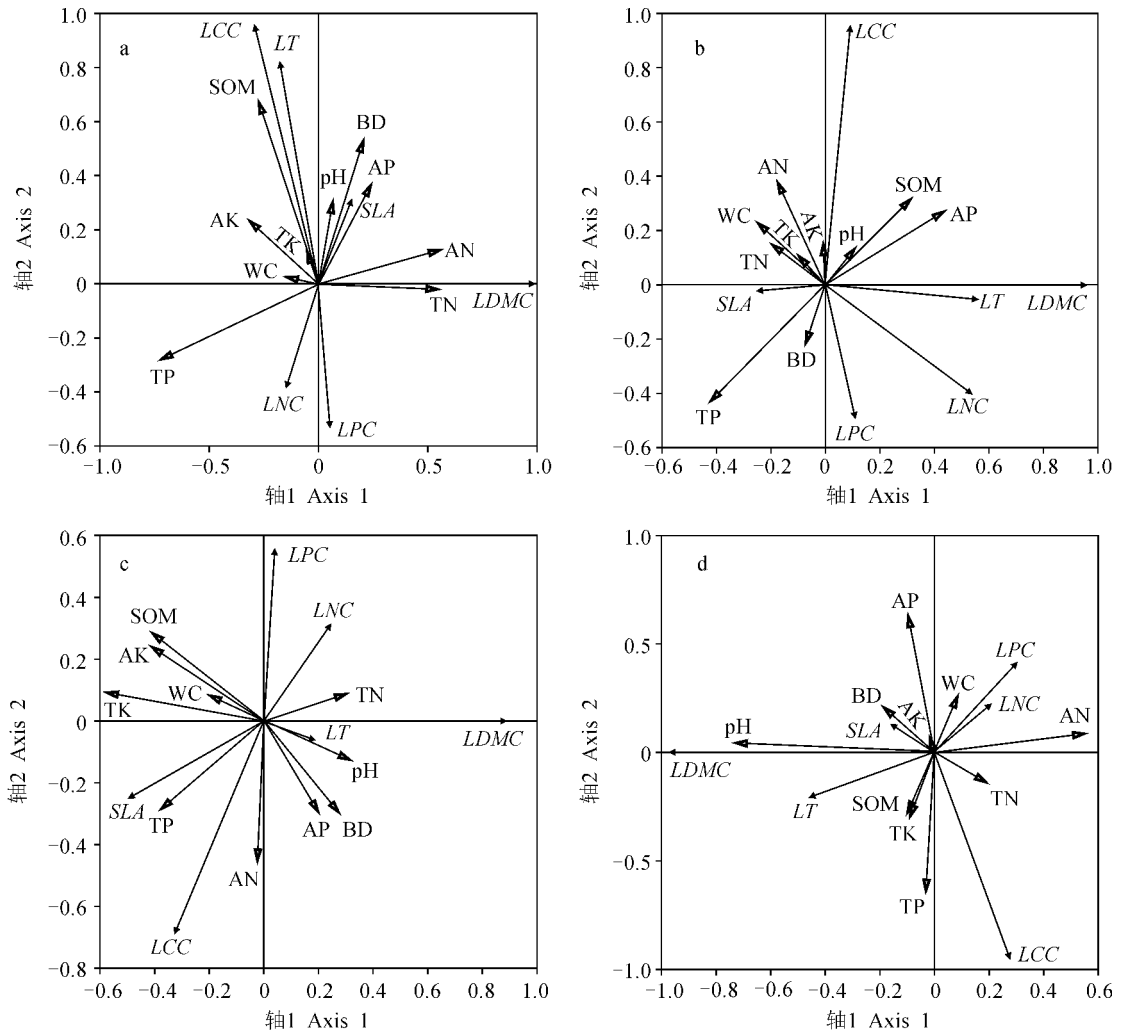
Table 2 RDA analysis of ordination axes and soil factors under different coverage gradients of *P. fruticosa* shrub

环境因子 Environmental factor	0%		30%		60%		90%	
	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2	轴 1 Axis 1	轴 2 Axis 2
容重 Bulk density/(g · cm <sup>-3</sup> )	-0.0918	-0.2373	-0.2051	-0.4642	0.0116	-0.1196	0.1397	0.1038
pH	0.1985	-0.1198	0.5132	0.3968	-0.0002	-0.4578	-0.1116	0.2035
含水量 Water content/%	-0.2326	0.1266	-0.5044	-0.1839	-0.0794	-0.2746	0.1250	-0.2961
有机质 Soil organic matter/(g · kg <sup>-1</sup> )	0.0661	-0.8054	0.1155	0.1170	-0.2685	0.1993	0.2882	-0.0914
全氮 Total nitrogen/(g · kg <sup>-1</sup> )	-0.3238	0.4249	-0.0020	0.0566	-0.3111	0.4539	0.5140	0.0962
全磷 Total phosphorus/(g · kg <sup>-1</sup> )	0.2596	-0.4261	-0.1338	-0.1941	0.4067	-0.3040	0.4452	-0.3981
全钾 Total potassium/(g · kg <sup>-1</sup> )	0.1555	-0.1683	-0.0559	-0.1837	0.5863	-0.2474	0.2408	-0.3328
速效氮 Available nitrogen/(mg · kg <sup>-1</sup> )	-0.0029	0.3551	-0.0469	0.4589	0.0907	0.3401	0.1549	-0.2992
速效磷 Available phosphorus/(mg · kg <sup>-1</sup> )	-0.0088	0.0549	0.2804	-0.2925	-0.5734	0.5102	-0.0448	0.2943
速效钾 Available potassium/(mg · kg <sup>-1</sup> )	-0.4123	-0.3565	-0.2100	0.1077	0.0233	-0.0782	0.1392	-0.2589
累积变化率 Cumulative rate of change/%	59	82	61	85	54	78	66	93

(图 5, a); (2) 金露梅灌丛盖度为 30% 的灌草群落中, LCC 与 TP、BD 负相关, 与其他因子正相关, 而 LPC 和 LNC 与其相反。其中, LNC 与 TP 无显著相关性; SLA 与 pH、AP、SOM 负相关, 与其他土壤因子正相关, 而 LDMC 与 LT 与土壤因子的相关性与 SLA 相反。叶功能性状和土壤因子相关性大小表现为: SOM > AP > TN > BD > TP > AK > TK > AN > WC > pH (图 5, b); (3) 金露梅灌丛为 60% 的灌草群落中, LDMC、LT 与 TN、pH、BD、AP 正相关, 与其他因子负相关, 而 SLA 的相关性与其相反; LCC 与 TP、AN、AP、BD 正相关, 而 LPC 与 LNC 的相关性与其相反; LPC、LNC 与 TN 正相关, 其中, LPC 与 SOM、AK、WC 正相关, 而 LNC 与其相反。叶功能性状和土壤因子相关性大小表现为:

TK > TP > pH > WC > BD > AK > AN > AP > TN > SOM (图 5, c); (4) 金露梅灌丛为 90% 的灌草群落中, LDMC 与 WC、AN、TN 负相关, 与其他因子正相关; SLA 与 pH、BD、AP、WC 正相关, 与其他因子负相关; LT 与 SOM、TK、TP、pH 正相关, 与其他因子负相关; LPC、LNC 与 AP、AN 正相关, 与 pH、SOM、TK、TP 正相关; LCC 与 SOM、TK、TP、TN、AN 正相关, 与 pH、BD、AP、WC 负相关。叶功能性状和土壤因子相关性大小表现为: pH > AK > AN > TN > TP > SOM > TK > WC > AP (图 5, d)。

结果表明, 金露梅灌丛不同盖度梯度下群落植物叶性状对土壤因子的响应存在一定的差异, 但主导影响因子为土壤有机质含量、全氮、有效氮、有效钾和容重。



a, b, c, d 分别为金露梅灌丛盖度为 0%、30%、60%、90% 的群落

图 5 金露梅灌丛不同盖度梯度下草本群落植物叶功能性状与土壤因子的关系

a, b, c and d are the communities with *P. fruticosa* shrub coverage of 0%, 30%, 60% and 90%, respectively

Fig. 5 Relationship between leaf functional traits of herbaceous community and soil factors under different coverage gradients of *P. fruticosa* shrub

### 3 讨论

#### 3.1 金露梅不同盖度梯度群落中土壤因子的变化规律

研究发现,随着金露梅灌丛盖度增加,土壤容重和土壤养分呈增加趋势,土壤 pH 和有效钾含量呈显著下降趋势。高盖度金露梅灌丛(60%和 90%)区域,其土壤养分含量总体偏高,说明干柴滩金露梅灌丛存在“沃岛效应”,这可能与地上凋落物和地下根输入量有关<sup>[33]</sup>。因此,后续还需对根性状在金露梅灌丛不同灌草斑块演替下的分布差异进行补充研究。高盖度金露梅灌丛群落土壤有效钾含量显著下降,与 0%和 30%的灌草群落相比,金露梅灌丛达到 60%和 90%的群落,其土壤有效钾含量平均下降

54.07%。有研究表明,当有效钾含量为 200 mg · kg<sup>-1</sup>时,最适合植物的生长<sup>[34]</sup>。本研究中 60%和 90%群落中有效钾的平均含量分别为(95.88 ± 34.70) mg · kg<sup>-1</sup>和(98.40 ± 27.63) mg · kg<sup>-1</sup>,显著低于 200 mg · kg<sup>-1</sup>。本研究区域为牧户的冬季牧场,而放牧活动对金露梅灌丛分布差异性具有一定的影响,因此,研究区域土壤有效钾呈显著异质性的原因也可能是由放牧活动引起的土壤环境的微型差异。

金露梅灌丛会阻碍家畜的啃食活动,即家畜的活动范围与金露梅灌丛分布盖度呈反比关系,家畜的踩踏及排泄物会加速地表蒸发,使土体中的部分盐分积聚到土表<sup>[21]</sup>,导致土壤 pH 升高。因此,本研究区域土壤 pH 随着金露梅灌丛盖度的增加而显



著下降。随着金露梅灌丛盖度梯度的增加,土壤容重呈显著上升趋势。有研究表明,土壤容重与植被生长状况有密切相关性,高盖度土壤容重比低盖度土壤容重小<sup>[35]</sup>。高盖度金露梅灌丛群落,其植被分布特征为高而稀,而低盖度金露梅灌丛群落,其植被分布相对小而密,且金露梅灌丛分布盖度为 60% 和 90% 的群落中有大量砾石出现,导致土壤容重增大。

### 3.2 金露梅不同盖度梯度群落中植物叶性状的变化规律

放牧是青藏高原高寒区主要的经营方式,藏系绵羊和牦牛为主要的放牧家畜,它们的采食和践踏不仅会造成微环境的变化<sup>[36]</sup>,还可以直接改变草地的形态特征和土壤性质<sup>[21]</sup>。刘旻霞等<sup>[18]</sup>对甘南高寒草甸不同围封年限从草本到灌木演替下的植物叶功能性状研究发现,比叶面积随着演替的进行呈下降趋势,而本研究结果与此相反。这可能是因为放牧和围封会造成植物功能性状对环境响应所表现的性状变化规律有所差异。此外,Garnier 等<sup>[37]</sup>研究表明物种在资源充足的后期环境中比资源贫瘠的前期环境中会有更低的比叶面积,即随着演替年限的增加比叶面积会下降。本研究中随着金露梅灌丛盖度的增加,比叶面积呈显著上升趋势,叶片厚度和叶片磷含量呈显著下降趋势,金露梅灌丛郁闭度较高时,光线透过率较小,底层的草本植物通过增加叶面积来提高光源捕获能力<sup>[2]</sup>。而灌草斑块中金露梅灌丛盖度减少时,植被接收的太阳辐射面逐渐增加,受到外界风力影响较大,此时叶片为防止过多水分蒸散和抵抗风寒表现出厚而矮小的保水性状<sup>[38]</sup>。张增可等<sup>[39]</sup>在平潭岛 4 个不同演替阶段的森林植被(灌草丛、针叶林、针阔混交林、常绿阔叶林)功能性状研究中指出,随着演替进行植物采用降低比叶面积,增加叶片厚度来防止水分流失和资源消耗。石明明等<sup>[40]</sup>对高寒草甸植物功能性状研究发现,在群落水平,放牧显著降低了比叶面积和植物高度,而对叶干物质含量没有显著影响。本研究中,随着金露梅灌丛盖度的增加,叶片磷含量在金露梅灌丛盖度为 30% 的灌草斑块中达到最大值,在 60% 和 90% 的灌草斑块中达到最低,而相应梯度下土壤总磷含量和有效磷含量的变化趋势并不能合理解释此现象。因此,推测植物叶片磷含量的差异可能与群落内不同物种的元素含量有关,需进一步探究。

### 3.3 高寒金露梅灌丛草甸植物叶性状间的关系

有研究表明,植物功能性状间存在多种协同关系来适应不同的环境条件。例如,在资源贫乏的条

件下,较小的比叶面积和较大的叶片厚度及较低的叶片氮含量相组合,以便高效地利用有限的资源<sup>[41]</sup>。丁佳等<sup>[42]</sup>对亚热带海岛植物功能性状研究发现,该区域植物采用降低比叶面积,增加叶片厚度来减小被台风清除的危害,并防止水分流失和资源消耗。本研究中,比叶面积与叶片厚度呈负相关(图 4),较高的比叶面积其植物光捕获面积高,而比叶面积较低的植物,叶的大部分用于保卫组织的构建<sup>[15]</sup>。叶片厚度的增加用来降低植物蒸腾作用,减少水分的散失<sup>[43]</sup>。叶干物质含量主要反映植物对养分元素的保有能力<sup>[44]</sup>。陈文等<sup>[45]</sup>对粤东 89 种常见植物叶功能性状研究发现,叶干物质含量与比叶面积间存在极显著负相关,刘贵峰等<sup>[7]</sup>对大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状的研究表明,叶干物质含量与比叶面积间呈负相关,这与本研究结果一致。叶干物质含量的增加,使得叶片内部水分向叶片表面或边缘扩散的距离和阻力增大,从而降低植物内部水分的散失<sup>[46]</sup>。

植物叶片的碳氮磷含量能反映植物的代谢能力及养分利用效率,在生态系统功能和动态中起着关键的作用<sup>[47]</sup>。叶片氮、磷含量之间存在显著的正相关关系,植物中的氮、磷和钾是协同元素,它们之间一般呈正相关关系<sup>[48]</sup>。任书杰等研究比较中国东部南北样带各个功能群叶氮含量和叶磷含量的相关性发现,除针叶、蕨类和裸子植物外,其他 9 种不同功能型的叶氮含量和叶磷含量均达到极显著相关。本研究结果显示,金露梅灌丛不同分布梯度下,其叶片氮磷含量达到极显著正相关,而两者均与叶片碳含量呈极显著负相关,且叶片碳含量与叶片氮含量在不同梯度下的变化规律呈相反的趋势,这可能是因为叶片对碳氮元素的吸收存在资源竞争性。

### 3.4 高寒金露梅灌丛草甸植物叶性状与土壤因子的相关关系

植物的发育状况不仅取决于植物本身的生理特性,也决定于外界环境因子,而土壤因子是植物群落生长的物质和能量的来源,也是影响植物功能性状的主导因子。本研究结果表明,影响植物功能性状的主导因子有土壤有机质、全氮、有效氮、有效钾含量和容重,随着金露梅灌丛盖度分布的不同,植物叶功能性状的主导影响因子均有分异,说明不同群落中植物叶片对土壤环境的资源获取具有差异性。

土壤养分是决定群落组成的主要因子之一,且土壤养分对植物的生长和留存具有更为清晰的权衡关系<sup>[4]</sup>。土壤养分富足的环境中,植物能够快速吸

收营养、迅速生长,与此对应的植物功能性状表现为高的比叶面积、光合速率、呼吸速率等;而养分不足的环境中,功能性状一般呈现为小的比叶面积、高的比根长和根系深度,用于保留土壤中的养分<sup>[49]</sup>。土壤有机质主要来源于动植物及微生物残体,植物凋落物经分解进入土壤中,使得土壤有机质含量产生差异,从而影响植物功能性状。有研究表明,有机质是影响植物功能性状变异的主要土壤因子<sup>[31,50]</sup>。本研究结果显示,纯草本群落中,土壤有机质含量是影响该群落植物性状的主导影响因子,而在有金露梅灌丛覆盖的群落中(30%、60%、90%),有机质并不是主导影响因子,对此现象还需进一步探索。胡耀升等对长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子的研究表明,土壤全氮含量与比叶面积呈显著的正相关,这与本研究结果有所差异。本研究结果表明,金露梅灌丛盖度为0%和30%的群落中,土壤全氮含量与比叶面积呈正相关,而在金露梅灌丛盖度为60%和90%的群落中呈显著负相关,表明比叶面积受土壤全氮含量的影响,但因金露梅灌丛盖度分布不同,土壤物理属性和养分状况的差异使得

比叶面积对土壤全氮含量的响应有所差异。金露梅灌丛盖度较高时(60%和90%),植物叶性状会在一定程度上受到速效钾含量的限制,特别是在金露梅灌丛盖度为90%的群落中,速效钾是影响该群落叶功能性状的主要因子。

## 4 结 论

放牧影响下,本研究区域金露梅灌丛呈现不同盖度的灌草斑块群落。随着金露梅灌丛盖度梯度的增加,比叶面积呈显著上升趋势,而叶片厚度的变化趋势与其相反。比叶面积与叶干物质含量和叶片氮磷含量呈极显著负相关,而与叶片碳含量呈极显著正相关。土壤容重随着金露梅灌丛盖度梯度的增加呈显著上升趋势,而土壤 pH 和土壤有效钾含量显著下降。不同群落梯度下,主导叶功能性状发生变异的土壤因子均有差异,但总的主导因子为土壤有机质含量、全氮、有效氮、有效钾和容重。今后还需探究高寒金露梅灌丛草甸植物根系性状对环境因子的响应策略,进一步完善高寒草甸植物功能性状多样性维持机制。

## 参考文献:

- [1] VIOLLE C, NAVAS M L, VILE D, *et al.* Let the concept of trait be functional [J]. *Oikos*, 2007, **116**(5): 882-892.
- [2] CORNELISSEN J H C, LAVOREL S, GARNIER E, *et al.* A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2003, **51**(4): 335.
- [3] 何念鹏, 张佳慧, 刘聪聪, 等. 森林生态系统性状的空间格局与影响因素研究进展——基于中国东部样带的整合分析[J]. *生态学报*, 2018, **38**(18): 6 359-6 382.
- HE N P, ZHANG J H, LIU C C, *et al.* Patterns and influencing factors of traits in forest ecosystems: Synthesis and perspectives on the synthetic investigation from the north-east transect of Eastern China(NETEC)[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(18): 6 359-6 382.
- [4] WRIGHT I J, REICH P B, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, **428**(6 985): 821-827.
- [5] REICH P B, WALTERS M B, *et al.* Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems[J]. *Ecological Monographs*, 1992, **62**(3): 365-392.
- [6] TAYLOR S H, FRANKS P J, *et al.* Photosynthetic pathway and ecological adaptation explain stomatal trait diversity amongst grasses[J]. *New Phytologist*, 2012, **193**(2): 387-396.
- [7] 刘贵峰, 刘玉平, 达福白乙拉, 等. 大青沟自然保护区主要森林群落优势种的叶性状[J]. *生态学报*, 2017, **37**(14): 4 646-4 655.
- LIU G F, LIU Y P, BAIYILA D F, *et al.* Leaf traits of dominant plants of main forest communities in Daqinggou Nature Reserve[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(14): 4 646-4 655.
- [8] 李 丹, 康萨如拉, 赵梦颖, 等. 内蒙古羊草草原不同退化阶段土壤养分与植物功能性状的关系[J]. *植物生态学报*, 2016, **40**(10): 991-1 002.
- LI D, KANG SARUUL, ZHAO M Y, *et al.* Relationships between soil nutrients and plant functional traits in different degradation stages of *Leymus chinensis* steppe in Nei Mongol, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2016, **40**(10): 991-1 002.
- [9] CHRISTIANSON M L, NIKLAS K J. Patterns of diversity in leaves from canopies of *Ginkgo biloba* are revealed using specific leaf area as a morphological character[J]. *American Journal of Botany*, 2011, **98**(7): 1 068-1 076.
- [10] DU H, PENG W X, SONG T Q, *et al.* Spatial pattern of woody plants and their environmental interpretation in the Karst forest of southwest China[J]. *Plant Biosystems-an International Journal Dealing With All Aspects of Plant Biology*, 2015, **149**(1): 121-130.
- [11] 黄 小, 姚 兰, 王 进, 等. 土壤养分对不同生活型植物叶功能性状的影响[J]. *西北植物学报*, 2018, **38**(12): 2 293-2 302.
- HUANG X, YAO L, WANG J, *et al.* Effect of soil nutrients on leaf functional traits of different life form plants[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2018, **38**(12): 2 293-2 302.
- [12] 丁 佳, 吴 茜, 闫 慧, 等. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. *生物多样性*, 2011, **19**

- (2): 158-167.
- DING J, WU A W, YAN H, *et al.* Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(2): 158-167.
- [13] KÜHNER A, KLEYER M. A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2008, **19**(5): 681-692.
- [14] SCHELLBERG J, PONTES L D S. Plant functional traits and nutrient gradients on grassland[J]. *Grass and Forage Science*, 2012, **67**(3): 305-319.
- [15] 盘远方, 陈兴彬, 姜 勇, 等. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应[J]. *生态学报*, 2018, **38**(5): 1 581-1 589.
- PAN Y F, CHEN X B, JIANG Y, *et al.* Changes in leaf functional traits and soil environmental factors in response to slope gradient in Karst hills of Guilin[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, **38**(5): 1 581-1 589.
- [16] 李晓刚, 朱志红, 周晓松, 等. 刈割、施肥和浇水对高寒草甸物种多样性、功能多样性与初级生产力关系的影响[J]. *植物生态学报*, 2011, **35**(11): 1 136-1 147.
- LI X G, ZHU Z H, ZHOU X S, *et al.* Effects of clipping, fertilizing and watering on the relationship between species diversity, functional diversity and primary productivity in alpine meadow of China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2011, **35**(11): 1 136-1 147.
- [17] 王建勋. 基于不同放牧强度的高寒草原植物功能性状及群落谱系构建研究[D]. 北京: 中国农业大学, 2016.
- [18] 刘昱霞, 马建祖. 甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应[J]. *应用生态学报*, 2012, **23**(12): 3 295-3 300.
- LIU M X, MA J Z. Responses of plant functional traits and soil factors to slope aspect in alpine meadow of South Gansu, Northwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, **23**(12): 3 295-3 300.
- [19] 董世魁, 汤 琳, 张相锋, 等. 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系[J]. *生态学报*, 2017, **37**(5): 1 472-1 483.
- DONG S K, TANG L, ZHANG X F, *et al.* Relationship between plant species diversity and functional diversity in alpine grasslands[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2017, **37**(5): 1 472-1 483.
- [20] 王启基, 周兴民, 张堰青, 等. 青藏高原金露梅灌丛的结构特征及其生物量[J]. *西北植物学报*, 1991, **11**(4): 333-340.
- WANG Q J, ZHOU X M, ZHANG Y Q, *et al.* Structure characteristics and biomass of *Potentilla fruticosa* shrub in Qinghai-Xizang plateau[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 1991, **11**(4): 333-340.
- [21] 盛海彦, 曹广民, 李国荣, 等. 放牧干扰对祁连山高寒金露梅灌丛草甸群落的影响[J]. *生态环境学报*, 2009, **18**(1): 235-241.
- SHENG H Y, CAO G M, LI G R, *et al.* Effect of grazing disturbance on plant community of alpine meadow dominated by *Potentilla fruticosa* shrub on Qilian Mountain[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2009, **18**(1): 235-241.
- [22] 苏爱玲, 徐广平, 段吉闯, 等. 祁连山金露梅灌丛草甸群落结构及主要种群的点格局分析[J]. *西北植物学报*, 2010, **30**(6): 1 231-1 239.
- SU A L, XU G P, DUAN J C, *et al.* Community structure and point pattern analysis on main plant populations of *Potentilla fruticosa* shrub meadow in Qilian Mountain[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2010, **30**(6): 1 231-1 239.
- [23] 盛海彦. 放牧干扰对高寒金露梅灌丛草甸群落和土壤因子影响的研究[D]. 陕西杨凌: 西北农林科技大学, 2008.
- [24] 蒲小鹏, 徐长林, 刘晓静. 放牧利用对金露梅灌丛土壤理化性质的影响[J]. *甘肃农业大学学报*, 2004, **39**(1): 39-41.
- PU X P, XU C L, LIU X J. Effects of different grazing levels on physical and chemical characteristics of soil under *Dasiphora fruticosa* shrubland [J]. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2004, **39**(1): 39-41.
- [25] 刘发央, 徐长林, 龙瑞军. 牦牛放牧强度对金露梅灌丛草地群落物种多样性的影响[J]. *草地学报*, 2008, **16**(6): 613-618.
- LIU F Y, XU C L, LONG R J. Effect of yak grazing intensity on species diversity of *Dasiphora fruticosa* shrub grassland communities[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2008, **16**(6): 613-618.
- [26] 戴黎聪, 郭小伟, 柯 浔, 等. 青藏高原金露梅灌丛草甸植物群落对退化演替的响应[J]. *生态环境学报*, 2019, **28**(4): 732-740.
- DAI L C, GUO X W, KE X, *et al.* The response of *Potentilla fruticosa* communities to degradation succession in Qinghai-Tibet Plateau[J]. *Ecology and Environmental Sciences*, 2019, **28**(4): 732-740.
- [27] 曹广民, 杜岩功, 梁东营, 等. 高寒蒿草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理[J]. *山地学报*, 2007, **25**(6): 641-648.
- CAO G M, DU Y G, LIANG D Y, *et al.* Character of passive-active degradation process and its mechanism in alpine Kobresia meadow[J]. *Journal of Mountain Science*, 2007, **25**(6): 641-648.
- [28] 李红琴, 李英年, 张法伟, 等. 基于静态箱式法和生物量评估海北金露梅灌丛草甸碳收支[J]. *生态学报*, 2014, **34**(4): 925-932.
- LI H Q, LI Y N, ZHANG F W, *et al.* Carbon budget of alpine *Potentilla fruticosa* shrubland based on comprehensive techniques of static chamber and biomass harvesting[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(4): 925-932.
- [29] 祁 建, 马克明, 张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎 (*Quercus liaotungensis*) 叶属性的比较[J]. *生态学报*, 2008, **28**(1): 122-128.
- QI J, MA K M, ZHANG Y X. Comparisons on leaf traits of *Quercus liaotungensis* Koidz. on different slope positions in Dongling Mountain of Beijing [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(1): 122-128.
- [30] 鲍士旦. 土壤农化分析[M]. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- [31] 卜文圣, 臧润国, 丁 易, 等. 海南岛热带低地雨林群落水平植物功能性状与环境因子相关性随演替阶段的变化[J]. *生物多样性*, 2013, **21**(3): 278-287.
- BU W S, ZANG R G, DING Y, *et al.* Relationships be-

- tween plant functional traits at the community level and environmental factors during succession in a tropical lowland rainforest on Hainan Island, South China[J]. *Biodiversity Science*, 2013, **21**(3): 278-287.
- [32] VILLÉGER S, MASON N W H, *et al.* New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology[J]. *Ecology*, 2008, **89**(8): 2 290-2 301.
- [33] 何俊龄. 金露梅对青藏高原高寒草甸植被特征和土壤性质的影响[D]. 兰州: 兰州大学, 2017.
- [34] ROEM W, BERENDSE F. Soil acidity and nutrient supply ratio as possible factors determining changes in plant species diversity in grassland and heathland communities[J]. *Biological Conservation*, 2000, **92**(2): 151-161.
- [35] 王一博, 王根绪, 张春敏, 等. 高寒植被生态系统变化对土壤物理化学性状的影响[J]. 冰川冻土, 2007, **29**(6): 921-927.  
WANG Y B, WANG G X, ZHANG C M, *et al.* Response of soil physicochemical properties to the changes of the vegetation ecosystem on the Tibetan Plateau[J]. *Journal of Glaciology and Geocryology*, 2007, **29**(6): 921-927.
- [36] 赵彬彬, 牛克昌, 杜国祯. 放牧对青藏高原东缘高寒草甸群落 27 种植物地上生物量分配的影响[J]. 生态学报, 2009, **29**(3): 1 596-1 606.  
ZHAO B B, NIU K C, DU G Z. The effect of grazing on above-ground biomass allocation of 27 plant species in an alpine meadow plant community in Qinghai-Tibetan Plateau[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, **29**(3): 1 596-1 606.
- [37] GARNIER E, CORTEZ J, BILLÈS G, *et al.* Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession[J]. *Ecology*, 2004, **85**(9): 2 630-2 637.
- [38] REICH P B, WALTERS M B, ELLSWORTH D S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, **94**(25): 13 730-13 734.
- [39] 张增可, 郑心炫, 林华贞, 等. 海岛植物不同演替阶段植物功能性状与环境因子的变化规律[J]. 生态学报, 2019, **39**(10): 3 749-3 758.  
ZHANG Z K, ZHENG X X, LIN H Z, *et al.* Summary of changes in plant functional traits and environmental factors in different successional stages of island plants[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, **39**(10): 3 749-3 758.
- [40] 石明明, 牛得草, 王莹, 等. 围封与放牧管理对高寒草甸植物功能性状和功能多样性的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37**(6): 1 216-1 225.  
SHI M M, NIU D C, WANG Y, *et al.* Effect of fencing and grazing management on the plant functional traits and functional diversity in an alpine meadow on the Tibetan Plateau[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(6): 1 216-1 225.
- [41] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山森林不同演替阶段比叶面积及其影响因子[J]. 生态学报, 2015, **35**(5): 1 480-1 487.  
HU Y S, YAO X Y, LIU Y H. Specific leaf area and its influencing factors of forests at different succession stages in Changbai Mountains[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(5): 1 480-1 487.
- [42] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 等. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. 生物多样性, 2011, **19**(2): 158-167.  
DING J, WU Q, YAN H, *et al.* Effects of topographic variations and soil characteristics on plant functional traits in a subtropical evergreen broad-leaved forest[J]. *Biodiversity Science*, 2011, **19**(2): 158-167.
- [43] 袁晶晶, 赵成章, 李钰, 等. 祁连山高寒草地甘肃臭草叶性状与坡向间的关系[J]. 植物生态学报, 2015, **39**(1): 23-31.  
DANG J J, ZHAO C Z, LI Y, *et al.* Relationship between leaf traits of *Melica przewalskyi* and slope aspects in alpine grassland of Qilian Mountains, China[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, **39**(1): 23-31.
- [44] ACKERLY D, KNIGHT C, WEISS S, *et al.* Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses[J]. *Oecologia*, 2002, **130**(3): 449-457.
- [45] 陈文, 王桔红, 马瑞君, 齐威, 刘坤, 张丽娜, 陈学林. 粤东 89 种常见植物叶功能性状变异特征[J]. 生态学杂志, 2016, **35**(8): 2 101-2 109.  
CHEN W, WANG J H, MA R J, *et al.* Variance in leaf functional traits of 89 species from the eastern Guangdong of China[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, **35**(8): 2 101-2 109.
- [46] 丁小慧, 宫立, 王东波, 等. 放牧对呼伦贝尔草地植物和土壤生态化学计量学特征的影响[J]. 生态学报, 2012, **32**(15): 4 722-4 730.  
DING X H, GONG L, WANG D B, *et al.* Grazing effects on eco-stoichiometry of plant and soil in Hulunbeir, Inner Mongolia[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2012, **32**(15): 4 722-4 730.
- [47] HAN W X, FANG J Y, GUO D L, *et al.* Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China[J]. *New Phytologist*, 2005, **168**(2): 377-385.
- [48] WRIGHT I J, REICH P B, CORNELISSEN J H C, *et al.* Assessing the generality of global leaf trait relationships[J]. *New Phytologist*, 2005, **166**(2): 485-496.
- [49] 王伟, 梁存柱, 刘钟龄, 等. 草原群落退化与恢复演替中的植物个体行为分析[J]. 植物生态学报, 2000, (3): 268-274.  
WANG W, LIANG C Z, LIU Z L, *et al.* Analysis of the plant individual behaviour during the degradation and restoring succession in steppe community[J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, (3): 268-274.
- [50] 段媛媛, 宋丽娟, 牛素旗, 等. 不同林龄刺槐叶功能性状差异及其与土壤养分的关系[J]. 应用生态学报, 2017, **28**(1): 28-36.  
DUAN Y Y, SONG L J, NIU S Q, *et al.* Variation in leaf functional traits of different-aged *Robinia pseudoacacia* communities and relationships with soil nutrients[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2017, **28**(1): 28-36.

(编辑:潘新社)