

DOI: 10.5846/stxb201310222548

郑颖, 温仲明, 宋光, 丁曼. 延河流域森林草原区不同植物功能型适应策略及功能型物种数量随退耕年限的变化. 生态学报, 2015, 35(17): - .  
Zheng Y, Wen Z M, Song G, Ding M. Adaptation strategies of different plant functional types and their composition along a vegetation restoration gradient in a forest-steppe zone in the Yanhe River catchment, Shaanxi, China. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(17): - .

## 延河流域森林草原区不同植物功能型适应策略及功能型物种数量随退耕年限的变化

郑颖<sup>1</sup>, 温仲明<sup>2,\*</sup>, 宋光<sup>1</sup>, 丁曼<sup>1</sup>

1 西北农林科技大学资源环境学院, 杨凌 712100

2 西北农林科技大学水土保持研究所, 杨凌 712100

**摘要:**不同退耕年限退耕地的环境差异以及不同生物间的相互作用导致各阶段植物功能型物种数量不同。研究退耕地植被自然恢复过程中不同植物功能型适应策略及功能型物种数量随退耕年限的变化,对于理解植物对环境的响应机制及植物的适应策略具有重要意义。本研究采用空间序列代替时间序列的方法,以延河流域森林草原区不同退耕年限、自然恢复的植物群落为研究对象,调查了不同退耕年限的植物群落 33 个,共 44 种植物,涉及 16 个科 35 个属,分别测定了每个物种的叶厚度、比叶面积、叶组织密度、叶片氮含量、比根长、根组织密度、细根氮含量等 7 项能够反映植物生存对策且易于测量的功能性状。依据这 7 项植物功能性状,采用数量分类方法将全部物种划分为 3 个功能型。结果表明:(1)根据 C-S-R 理论,功能型 I 植物用于防御的投资较多,生长速率处于中间水平,偏向于“胁迫—干扰型”,功能型 II 植物能够通过维持体内的养分平衡的方式对抗资源贫瘠或干旱的环境,偏向于“胁迫—竞争型”对策,而功能型 III 植物吸收大量的营养和资源用于生长,偏向于“竞争型”;(2)功能型 I 在整个植被恢复时间序列中占据优势地位(61%—80%),并呈增加趋势,功能型 II 则由恢复初期的 25%降低为恢复后期的 15%,功能型 III 从恢复初期的 14%降低到恢复后期的 5%。同时,在功能型 I 内部,优势物种也发生着相应的相互替代。虽然土壤养分含量整体上随着植被自然恢复时间的延长而呈上升趋势,但是植物的生存环境并未改善到不存在干扰与胁迫的程度。因此,在植被恢复初期的四、五十年内,“胁迫—干扰型”策略的植物占据着绝对优势。随着植被恢复时间的延长,能够高效利用资源且抗胁迫能力强的物种代替了以快速生长和传播为适应策略的物种。

**关键词:**植物功能性状;植物功能型;适应策略;延河流域

### Adaptation strategies of different plant functional types and their composition along a vegetation restoration gradient in a forest-steppe zone in the Yanhe River catchment, Shaanxi, China

ZHENG Ying<sup>1</sup>, WEN Zhongming<sup>2,\*</sup>, SONG Guang<sup>1</sup>, DING Man<sup>1</sup>

1 College of Resources and Environment, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

2 Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, China

**Abstract:** Ecological success under different environmental conditions and interactions among organisms may require plants to share certain common functional traits, allowing for the classification by plant functional type (PFT). The objective of this study was to explore the adaptation strategies of different PFTs and the change in number of species in each type along a vegetation restoration gradient in a forest-steppe zone in the Yanhe River catchment, Shaanxi, China. We placed emphasis on PFT dynamics and variations during vegetation restoration of an abandoned farmland in this area. Our goal was to provide

**基金项目:**国家自然科学基金项目(41271297);中国科学院重要方向项目(KZCX2-EW-406)

**收稿日期:**2013-10-22; **网络出版日期:**2014-11-03

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zmw@ms.iswc.ac.cn

helpful information to better understand how plant adaptation strategies change as vegetation restoration progresses.

This study used a spatial sequence approach instead of a temporal sequence one. We measured four leaf traits (thickness [LT], specific area [SLA], tissue density [LTD], and nitrogen concentration per unit mass [LN]) and three fine root traits (specific length [SRL], tissue density [RTD], and nitrogen concentration per unit mass [RN]) for each of the 39 species belonging to 16 families in 33 plant communities across five vegetation restoration stages in a forest-steppe zone in the Yanhe River catchment. All species were classified into one of the three PFTs based on the seven functional traits using cluster analysis. One-way analysis of variance was used to describe the variation among the PFTs. We then analyzed adaptation strategies for each PFT and compared the changes in the functional type composition along with the vegetation restoration stages.

The results showed the following. (1) Based on the seven functional traits, which showed large variations across all 39 species, the plants were classified into three functional types (PFT-I-III). (2) Plants in PFT-I had higher LTD and lower LT, LN, and RN; plants in PFT-II had higher RTD, LN, and RN, and 39 species showed large variation. (3) Plants in PFT-I had higher LTD and lower LT, LN, and RN; plants in PFT-II had higher RTD, LN, and RN and lower SLA and SRL; and plants in PFT-III had larger LT, SLA, and SRL and lower LTD and RTD. (4) According to the C-S-R triangle theories of Grime, PFT-I, which invested more energy in defense and had an intermediate growth rate, adopted the “stress tolerance-ruderals” strategy. PFT-II adopted the “stress tolerance-competitiveness” strategy, which allows survival in resource-poor environments by maintaining the nutrient balance in the body. PFT-III devoted large quantities of nutrients to growth and belonged to the “competitiveness” strategy. (5) PFT-I was dominant in all vegetation restoration stages and increased in prevalence across the vegetation restoration gradient (from 61% to 80%), while the percentage of PFT-II decreased from 25% to 15% and that of PFT-III from 14% to 5%. The dominant species within PFT-I also changed over time. SLA of the dominant species in PFT-I decreased markedly, and LN and RN of the dominant species in the early restoration period were bigger than in later stages. Although the nutrient content of the soil increased along the restoration gradient, the environment has not been sufficiently improved to eliminate stress during the 40 or 50 years of early vegetation restoration. Thus, PFT-I, with adaptation strategies favoring stress tolerance over rapid growth, were dominant. These results may help guide species selection and restoration planning.

**Key Words:** plant functional traits; plant functional types; plant adaptation strategies; Yanhe River catchment

植物功能性状 (plant functional traits) 是植物长期进化过程中适应不同环境的结果, 它能客观的表达植物对外部环境的适应性<sup>[1]</sup>。植物通过调节和改变自身的某些功能性状来适应环境变化, 在环境筛选作用下形成了不同的生长、繁殖、防御等生存策略。植物功能型 (plant functional types, PFTs) 是共同分享一套关键的植物功能性状的植物组合<sup>[2]</sup>, 对同一环境产生相同响应, 对主要生态系统过程有相似作用<sup>[3]</sup>。植物功能型组成差异可以直接反映植物群落生态演替过程, 及影响植物形成和分布的外在环境因素<sup>[4]</sup>。已有研究表明, 随着植被恢复时间的延续, 气候、土壤等环境因子及生物间的相互作用都在某种程度上朝着一定的方向变化<sup>[5]</sup>。不同退耕年限退耕地的环境差异以及不同生物间的相互作用, 会导致各阶段的植物功能型组成不同。对于植物功能型的分类, 不同的科学家从不同的角度采用不同的方法来进行划分<sup>[6-7]</sup>。近年来, 越来越多的生态学家重视用植物性状来划分植物功能型, 植物功能型的划分标准和功能性状的选择是功能型划分的关键<sup>[6-7]</sup>。

近年来, 黄土高原的植被与生态恢复工作取得了很大的进展, 但植物种类的选择与物种的组合问题, 一直没有得到有效解决。如何遵循并利用植被演替规律, 使脆弱生境条件下的植被能够持续恢复, 建立起能够自我更新的人工植被生态系统, 并不断向更复杂的方向演替, 仍然是该区域生态恢复工作面临的主要问题<sup>[8]</sup>。针对这些问题, 相关研究认为, 黄土高原的植被建设应该遵循植被的自然演替规律, 按照不同的演替阶段进行植物物种的选择, 以通过人工植被与自然修复相结合的途径实现真正的“人工促进植被天然更新”<sup>[9-10]</sup>。黄

土丘陵区植被恢复过程中的群落演替特征方面已开展了大量研究,主要集中在植被恢复过程中不同演替阶段的物种组成与群落结构特征<sup>[11-12]</sup>、植被恢复过程中物种多样性变化<sup>[13-14]</sup>、演替序列研究<sup>[15-16]</sup>、撂荒地群落分类与排序<sup>[17-18]</sup>等方面,这些研究表明,在不同的演替阶段群落的物种组成是不同的,并从土壤环境变化等方面对物种组成变化进行了解释,但少有研究分析植物生存对策随演替阶段的变化。实际上,植物群落中处于不同演替地位的物种在生存策略上存在明显差异,这种差异决定着群落的演替动态<sup>[19]</sup>。因此,揭示群落植物功能型组成随植被恢复时间的变化,了解不同退耕年限植物对环境的适应策略,可为深入了解植物群落演替规律,预测植物群落的演替趋势提供重要依据。鉴于此,本研究试图以延河流域森林草原区处于不同退耕年限的植物群落为研究对象,依据植物功能性状采用数量分类方法将全部物种划分为3个功能型。并探寻植被恢复过程中植物功能型组成随退耕年限的变化规律,探讨植被在不同恢复阶段的适应策略,为黄土高原植被恢复与重建提供一定的理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 研究区概况

延河流域位于陕西省北部,是黄河中游河口镇-龙门区间的一级支流。从东南向西北,植被分布具有明显的地带性规律,可分为森林区、森林草原区、典型草原区三个植被区<sup>[20]</sup>。研究区位于延河流域中部森林草原区,地处黄河中游安塞县境内,东接子长、延安,北连靖边,南与甘泉接壤,经度 $109^{\circ}2'92''$ — $109^{\circ}20'29''$  E,纬度 $36^{\circ}43'1''$ — $37^{\circ}8'61''$  N,海拔495—1795 m。该区属大陆性季风气候,年平均降水量约505 mm,降雨年内分配不均,多集中发生在7—9月份,且多暴雨。研究区内水土流失严重,土壤侵蚀模数大致在 $4\times 10^3$ — $115\times 10^3$  t/km<sup>2</sup>/年。该流域从1999年开始生态恢复实验,形成了从1年到50多年的不同演替阶段的草本植物群落,多数荒坡因过度放牧而成为退化草地<sup>[21]</sup>。分布较广,多度较高的植物物种有白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)、长芒草(*Stipa bungeana* Trin)、铁杆蒿(*Artemisia sacrorum* Ledeb)、芨蒿(*Artemisia giraldii* Pamp)和达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica* (Laxm.) Schindl)等<sup>[13]</sup>。

### 1.2 植物功能型划分指标选择与方法

Diaz Barradas<sup>[6]</sup>等认为应该采用易于测量的植物性状代替难测量的性状对植物功能型进行分类,如采用比叶面积反映植物的相对生长速率,能够更容易对生态系统功能进行评价。植物叶片是植物进行光合作用的主要器官,叶片功能性状具有相对稳定性,易测量、能很快量化,各因子间的相互关系在各种植物种群和群落中具有相似的格局,能反映植物对各种环境因子的生态适应性;植物细根作为植物营养吸收的主要器官,也可以承载一定的环境信息,比如比根长常被看作是地下的比叶面积,可以反映植物的相对生长速率<sup>[22-26]</sup>。比叶面积和比根长可以看作表征植物生长的性状,叶组织密度和根组织密度可以看作表征植物防御策略的性状,比叶面积与叶组织密度、比根长与根组织密度的负相关关系,可以反映植物用于生长和防御的投资,植物在生长和防御策略之间的权衡。叶片氮含量和细根氮含量可以反映植物地上和地下部分的生长状况,受养分胁迫的状态<sup>[26]</sup>。本文重点分析植物群落演替过程中物种对环境适应策略的改变,Grime<sup>[27]</sup>认为植物生活史的巨大不同来源于他们所承受的环境压力(限制光合作用的因素和干扰),根据这一理论,他将植物生活对策分为三种类型,即Grime的“C-S-R”三角对策。适应低干扰和低压力的“竞争型”,适应低干扰高压力的“胁迫忍耐型”,和适应高干扰和低压力的“干扰容忍型”。因此,本文选择易于观测且能够不同程度反映植物在环境变化过程中所采取的适应对策的7项叶片和细根性状指标,所选性状指标及其指示意义见表1。

Gitay 和 Noble<sup>[7]</sup>认为植物功能型的分类方法有3种:即主观分类方法,演绎分类方法和数量分类方法。其中,数量分类方法的客观性较强,比前两种途径更容易让人接受<sup>[28]</sup>。本研究依据7项功能性状,采用数量分类的方法,进行聚类分析,对植物功能型进行分类。由于植物功能型划分目前还没有一个统一而明确的标准或方法,希望通过本研究能够为植物功能型的划分提供合理的参考。

表 1 所选植物功能性状指标及指示意义

Table 1 The selected plant functional traits and implications

植物性状指标 plant functional traits	指示的生态含义 Implications of each trait
叶厚度/mm Leaf thickness	与植物的叶片细胞体积和水分储备变化相关 <sup>[26]</sup> 。
比叶面积/(mm <sup>2</sup> /mg) Specific leaf area	比叶面积是在植物资源利用分类轴上划分植物种类的最佳变量 <sup>[29]</sup> ,是一个衡量植物种相对生长速率的重要参数 <sup>[30]</sup> ,对能量和水分平衡具有重要作用。
比根长/(m/g) Specific root length	比根长是关键的根系性状之一,被认为是植物地下性状的比叶面积 <sup>[26]</sup> 。代表植物对水分和养分的潜在吸收率 <sup>[31]</sup> 。是代表植物地下竞争力的形态指标 <sup>[26]</sup> 。
组织密度/(mg/mm <sup>3</sup> ) Tissue density	组织密度可以反映植物不同器官中生物量的累积状况 <sup>[23]</sup> ,组织密度与组织的拉伸力和防御力有关 <sup>[32]</sup> 。
叶片、细根氮磷含量/(g/kg) Nitrogen and phosphorus concentration	氮和磷是植物生长发育所需要的重要元素,叶片和根系的氮磷含量是植物对土壤肥力的精确反映 <sup>[33]</sup> ,同时反映了植物地上部分和地下部分的生长状况,植物受养分胁迫的状态 <sup>[26]</sup> 。

### 1.3 样地信息调查及植物功能性状测定

#### 1.3.1 样地选择及样方设定

采用时空代换的方法,在研究区内选择不同退耕年限的退耕地和撂荒地,以自然恢复且长势良好的植物群落为研究对象,研究植被恢复过程中植物功能型物种数量随退耕年限的变化规律。每个时间序列采取多点重复调查来增加样本数量,从而减少样地选择时主观因素的干扰和现实条件的限制所产生的误差。本研究于2012年7—9月份进行调查,共选择退耕地和撂荒地33块,根据研究区植被自然恢复的群落特征和数量分布,演替的时间序列大体为0—6、8—15、16—22、25—40和40—50年。通过查阅资料和咨询农户的方式,来确认每个样地恢复前的土地利用状况,以保证每个样地的时间序列都是在退耕后形成的。根据各时间序列中群落的分布情况,每个时间序列选取7个左右样点进行调查。样地的设置采用典型采样法,乔木林地样方大小设置为10 m×10 m,灌木和草本的样方大小分别为5 m×5 m和2 m×2 m,每个样地重复3次。

#### 1.3.2 植物功能性状测定

调查时每种植物取3个植株,每个植株上沿东西南北四个方向采取10—15片光照条件良好、完全伸展且没有病虫害的叶片。对调查的全部物种用电子游标卡尺(精度0.01)测量每片叶子的厚度,测量时避开叶脉,在叶片前、中、末端分别测量叶片厚度,然后取其平均值,即为叶片厚度。在每株植物的根部用铁铲在10—20 cm范围内挖取30 cm深的土块,然后清理掉附带土壤和杂质,采集直径小于2 mm的细根。将采集的样品用自封袋编号封装后放入车载冰箱保存,用于室内分析。用扫描仪将平展的叶片进行扫描,然后用图像分析软件IPP(image pro-plus)根据扫描图片的像元数计算叶片面积。将带回的细根(直径<2 mm)用清水洗掉附着的泥土并去除根毛,用精度为0.01 mm的电子游标卡尺测量10条细根的长度,将新鲜洗净的细根完全浸入盛水的量筒约5 s,读取量筒中水增加的体积即为根体积(排水替代法)。然后将叶片和细根样品放入80℃的烘箱内烘干48—72小时,用精度为万分之一的天平称取叶片和细根的干重。最后用所测得的数据计算各植物功能性状,比叶面积(SLA)=叶面积/叶干重(mm<sup>2</sup>/mg);叶组织密度(LTD)=叶干重/叶体积(mg/mm<sup>3</sup>),其中,叶体积(LV)=叶面积×叶厚度;比根长(SRL)=根长/根干重(m/g),根组织密度(RTD)=根干重/根体积(mg/mm<sup>3</sup>)。将烘干的叶片和细根样品粉碎,用H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>-H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>法消解,采用凯氏定氮仪法分别测定植物叶片全氮含量LN(g/kg)和细根的全氮含量RN(g/kg)。

#### 1.3.3 土壤性状测定

土壤水分采样,每20 cm取样一次,取样深度为5 m。土壤养分采取S形随机采样,每个样点6个重复,分0—20、20—40和40—60 cm 3个层次混合后进行分析。土壤有机质采用重铬酸钾容量法-外加热法测定,土壤全氮采用凯氏定氮仪法,有效氮采用碱解扩散法,全P和速效P采用钼锑抗比色法,速效K采用原子吸收光谱法进行测定。

## 1.4 数据处理

首先,采用组间关联聚类法对本研究所采集的全部物种进行探索性分类,依据 7 项植物功能性状(叶厚度、比叶面积、叶组织密度、叶氮含量、比根长、根组织密度和根氮含量)间的差异,根据分类间距离小形成类的相似性大,分类间距离大形成类的相似性小的原则,将 39 个物种划分成不同功能型。聚类的度量方法采用平方 Euclidean 距离法,并将所有数据用 Z 得分数据转化法进行标准化处理。利用单因素方差分析和 Post Hoc 多重比较(Duncan)对 3 个功能型植物功能性状的差异进行比较,再分析植被恢复过程中植物功能型物种数量随退耕年限的变化规律。本文所有统计分析都在 SPSS 17.0 软件下完成。

## 2 结果

### 2.1 植被自然恢复主要时间序列及群落定量描述

本研究共调查了 33 个样地。分别对不同恢复时间序列的群落盖度、土壤水分、土壤养分做单因素方差分析,结果表明,随恢复时间的延长,群落盖度显著增加。土壤水分在不同时间序列间差异不显著( $p>0.05$ ),全 N、有效 N 和速效 K 差异极显著( $P<0.001$ ),有机质变化较显著( $0.001<P<0.01$ ),全 P 和速效 P 变化不显著( $p>0.05$ )。表 2 为植被恢复过程中群落盖度、土壤水分、土壤养分变化方差分析结果。土壤水分和土壤养分为不同土层厚度的平均值。结果表明,植被恢复过程中,除 P 以外,土壤有机质、全 N、有效 N、速效 K 都随植被恢复时间而呈增加趋势。而对植物群落演替变化影响较大的外部干扰,如放牧、砍伐等现象,在退耕还林(草)政策实施后,基本上不存在,因此本文假设群落演替的外部干扰恒定,群落演替只是植物与环境相互作用的一个过程。

表 2 植被恢复过程中群落盖度、土壤水分、土壤养分变化方差分析

Table 2 ANOVA testing variance of community biomass, soil water and soil nutrients during the restoration process

恢复时间 Time/ (yr)	样点数 Number of sites	自由度 Degree of freedom	群落盖度/% Coverage	土壤水分/(g/kg) Soil moisture	土壤有机质/(g/kg) Organic matter	土壤全氮/(g/kg) Total nitrogen
1—5	8	7	35.63±6.78	9.1751±0.5754	4.2770±0.4444	0.2677±0.0194
8—15	9	8	45.56±13.33	9.8992±0.6462	4.4678±0.3495	0.2547±0.0168
16—22	6	5	47.00±7.68	10.1705±0.7082	5.0436±0.2747	0.2606±0.0178
25—30	6	5	86.25±6.29	7.6147±1.1620	5.6858±0.6381	0.3747±0.0312
40—45	7	6	84.29±13.67	7.4788±1.0269	6.7983±0.7202	0.4096±0.0450
F			15.235*** (4)	2.246(4)	4.446** (4)	6.780*** (4)

恢复时间 Time/ (yr)	样点数 Number of sites	自由度 Degree of freedom	土壤全磷/(g/kg) Total phosphorus	土壤有效氮/(g/kg) Available nitrogen	土壤速效磷/(g/kg) Available phosphorus	土壤速效钾/(g/kg) Available potassium
1—5	8	7	0.5222±0.0139	16.8274±0.9588	0.8018±0.1135	38.9483±3.9813
8—15	9	8	0.5443±0.0111	16.4151±1.4732	0.5420±0.0472	42.7652±3.6726
16—22	6	5	0.5711±0.0288	17.7853±1.7162	0.5104±0.0771	42.0873±4.4392
25—30	6	5	0.5427±0.0182	24.8813±1.9467	0.5714±0.0603	62.4400±7.0635
40—45	7	6	0.5536±0.0197	27.8398±2.8934	0.7434±0.0948	65.2943±4.4459
F			1.002(4)	7.860*** (4)	2.323(4)	7.563*** (4)

\*\*\*  $P<0.001$ , \*\*  $P<0.01$ , \*  $P<0.05$ . 括号内的数字为自由度

### 2.2 植物功能性状的分布规律

本研究共调查了 44 个物种,隶属 16 科 35 个属。对所有样品的叶厚度、比叶面积、叶组织密度、叶氮含量、比根长、根组织密度和根氮含量 7 个植物功能性状值进行描述性统计(表 3)。结果表明,物种水平上的 7 项植物功能性状值的变化范围均较大。

### 2.3 基于组间关联聚类法的植物功能型分类

采用组间关联聚类法对本研究所采集的物种(筛选掉频率小于 3 的物种,剩余的 39 种植物)进行探索性

分类,将 39 个物种依据 7 项植物功能性状的差异划分成不同功能型。聚类结果以树状图的形式输出(图 1),从虚线处将所有物种划分为 3 个类。为进一步比较分析植物功能性状在不同功能型间的差异,根据聚类分析的结果,对不同功能型植物的功能性状进行单因素方差分析(表 4)。

表 3 延河流域森林草原区植物功能性状的分布规律

Table 3 The distribution pattern of plant functional traits in a forest-steppe zone in Yanhe River catchment

植物功能性状 Plant functional traits	样本数 N	极差 Range	最小值 Minimum	最大值 Maximum	平均值±标准误 Mean± Std. Error	标准差 Std. Deviation
叶厚度/mm Leaf thickness	44	2.44	0.77	3.21	1.479±0.0786	0.522
叶组织密度/(mg/mm <sup>3</sup> ) Leaf tissue density	44	0.20	0.02	0.22	0.086±0.008	0.050
比叶面积/(mm <sup>2</sup> /mg) Specific leaf area	44	39.63	5.29	44.92	15.426±1.184	7.853
叶氮含量/(g/kg) Leaf nitrogen concentration	44	34.92	7.85	42.77	21.665±1.169	7.756
比根长/(m/g) Specific root length	44	32.70	0.25	32.95	9.007±0.787	5.223
根组织密度/(mg/mm <sup>3</sup> ) Root tissue density	44	2.73	0.13	2.86	0.397±0.062	0.409
根氮含量/(g/kg) Root nitrogen concentration	44	21.95	2.20	24.15	9.805±0.885	5.869

表 4 延河流域森林草原区植物功能性状在不同功能型之间的比较

Table 4 Comparisons of plant functional traits in a forest-steppe zone in Yanhe River catchment among different functional types

功能型 PFTS	物种数 Number of species	自由度 N	叶厚度 LT/mm	叶组织密度 LTD/ (mg/mm <sup>3</sup> )	比叶面积 SLA/ (mm <sup>2</sup> /mg)	叶氮含量 LN/ (g/kg)	比根长 SRL/ (m/g)	根组织密度 RTD/ (mg/mm <sup>3</sup> )	根氮含量 RN/ (g/kg)
PFT I	24	23	1.36±0.08C	0.10±0.01B	15.04±1.52AB	17.54±1.02B	8.60±0.56AB	0.34±0.03A	6.32±0.46C
PFT II	11	10	1.50±0.08C	0.09±0.02B	11.62±0.68B	28.76±2.27A	6.40±0.64B	0.40±0.06A	18.07±0.99A
PFT III	4	3	2.59±0.26A	0.03±0.01A	18.19±1.77A	26.59±4.42AB	10.68±2.01A	0.24±0.055A	10.80±2.22B
F 值			16.736 *** (2)	3.433 * (2)	2.014 (2)	13.939 *** (2)	4.354 * (2)	1.620 (2)	65.456 *** (2)

物种数指该功能型所包含的植物种数, \*\*\* $P<0.001$ , \*\* $P<0.01$ , \* $P<0.05$ 。多重比较中,同一列数值后的相同字母代表同一性状指标在 0.05 水平上不显著,括号内的数字为自由度

聚类分析与方差分析结果显示,第一类包括二裂叶委陵菜(*Potentilla bifurca*),菊叶委陵菜(*P.tanacetifolia* Willd),长芒草(*Stipa bungeana* Trin),丛生隐子草(*Cleistogenes caespitosa* Keng),地锦(*Parthenocisus tricuspidata*),尖叶胡枝子(*Lespedeza juncea*),铁杆蒿(*Artemisia gmelinii*),白羊草(*Bothriochloa ischaemum*),猪毛蒿(*Artemisia scoparia* Waldst. et Kit.),赖草(*Leymus secalinus* (Georgi) Tzvel),亚麻(*Linum usitatissimum*),丁香(*Syringa pekinensis*),大针茅(*Stipa grandis*),地黄(*Rehmannia glutinosa*),杠柳(*Periploca sepium*),阴行草(*Siphonostegia chinensis*),阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*),灌木铁线莲(*Clematis fruticosa*),酸枣(*Zizyphus jujuba*),芫蒿(*Artemisia giraldii*),芦苇(*Phragmites communis*),角蒿(*Incarvillea sinensis*),蒙古蒿(*Artemisia mongolica*),达乌里胡枝子(*Lespedezadavurica* (Laxm.) Schindl),其共同特征为具有较小的叶片氮含量与细根氮含量。第二类包括柠条(*Caragana intermedia intermedia*),沙棘(*Hippophae rhamnoidessi*),野豌豆(*Vicia sepium*),砂珍棘豆(*Oxytropis gracillima*),刺槐(*Black Locust*),唐松草(*Thalictrum aquilegifolium* L. var. *sibiricum* Regel),糙叶黄耆(*Astragalus scaberrimus* Bunge),狼牙刺(*Sophora davidii*),草木樨状黄耆(*Astragalus melilotoides*),甘草(*Glycyrrhiza uralensis*),披针叶黄华(*Thermopsis lanceolata*),第二功能型植物共同特征为拥有较大的叶氮含量与细根氮含量,较小的比叶面积与比根长。第三类包括小薊(*Cirsium segetum*),香青兰(*Dracocephalum moldavical*),猪毛菜(*Salsola collina* Pall),沙打旺(*Astragalus adsurgens* Pall),这些植物的共同

特征为拥有较大的比叶面积和比根长,较小的叶组织密度。

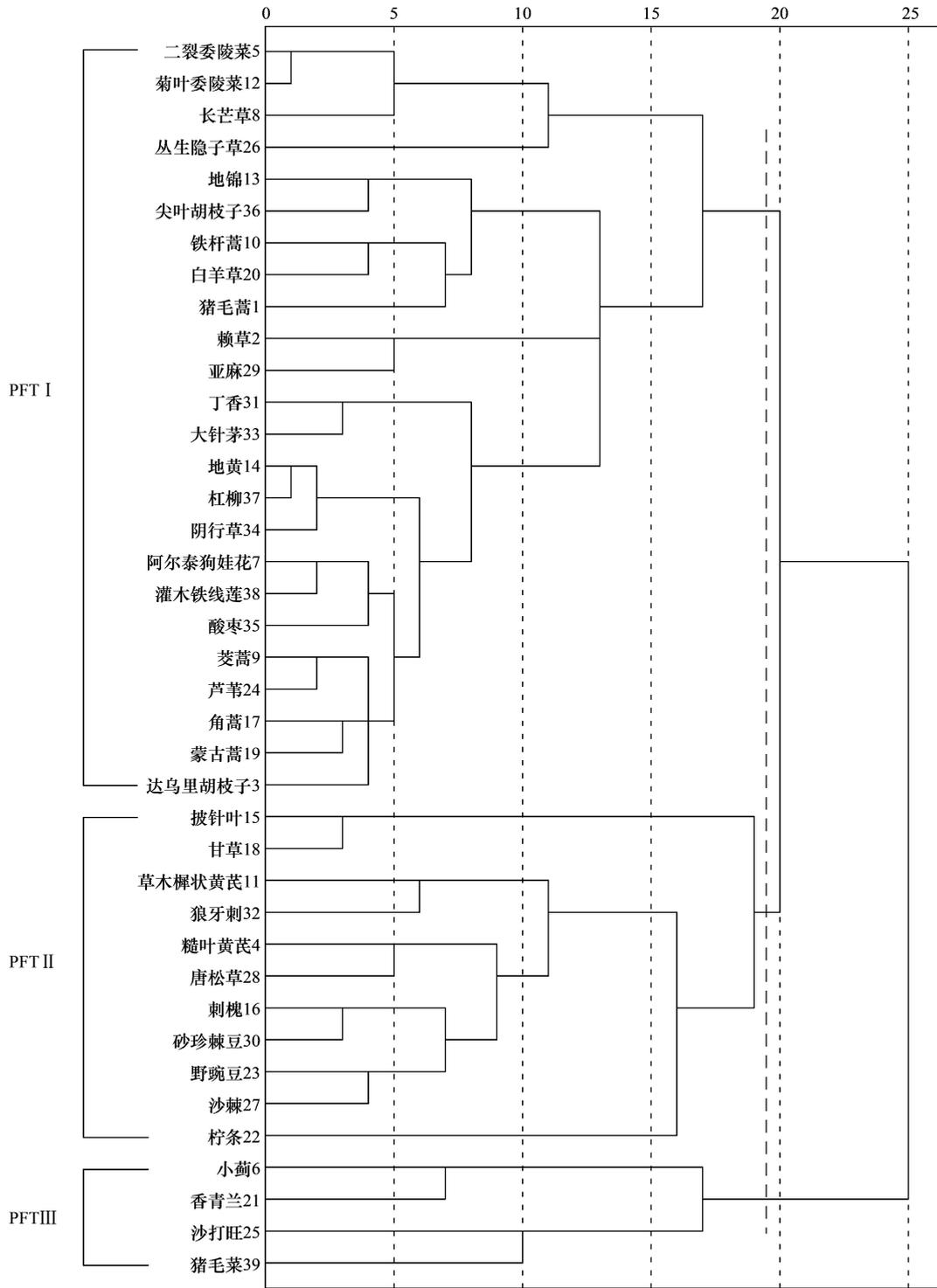


图1 延河流域森林草原区 39 个物种的组间聚类树状图

Fig.1 Clustering analysis of 39 species in a forest-steppe zone in Yanhe River catchment

### 2.4 不同植物功能型物种数量随群落演替的变化

根据植被自然恢复的群落特征和数量分布,对不同退耕年限序列(0—6、8—15、16—22、25—40 和 40—50 年 5 个阶段)的 3 个功能型物种数量的变化进行统计分析(表 5),结果表明,五个恢复阶段中,功能型 II 和功能型 III 的物种数占全部物种数的百分比都处于相对较低的水平,并且随恢复时间的延长逐渐降低。其中,功

功能型 II 由恢复初期的 25% 降到恢复后期的 15%，功能型 III 由恢复初期的 14% 降到恢复后期的 5%，这种变化说明：植被恢复后期，随着物种对资源的竞争加剧，部分功能型 II 和功能型 III 的植物不能很好地适应环境的变化而逐渐被淘汰。而功能型 I 从恢复初期就占据着绝对的优势，并随恢复时间的延长而进一步扩大其在群落中的优势地位。在恢复初期（1—5 年），功能型 I 的物种数量占全部物种的 61%，当植被恢复进行到 40—45 年时，功能型 I 植物占全部物种的 80%。表 5 描述了植被恢复主要时间序列与优势物种，及三种功能型在植被自然恢复主要时间序列中的相对比重，优势物种指重要值大于 20% 的物种。

表 5 三种功能型在植被自然恢复主要时间序列中的相对比重

Table 5 Percentage change of three functional types between different vegetation restoration stages

恢复时间 Time/ (yr)	样点数 Number of sites	平均物种数 Average number of species	优势物种 Dominant species	不同功能型组成/% Percentage of three PFTs		
				PFT I	PFT II	PFT III
1—5	8	7	猪毛蒿、赖草、沙打旺	61	25	14
8—15	9	6	达乌里胡枝子、长芒草、铁杆蒿、猪毛蒿	69	19	12
16—22	6	5	长芒草、铁杆蒿、达乌里胡枝子	63	26	11
25—30	6	6	铁杆蒿、白羊草、柠条、达乌里胡枝子	79	16	5
40—45	7	7	大针茅、铁杆蒿、达乌里胡枝子	80	15	5

不同植物功能型的相对比重 (%) 为不同植物功能型物种数占群落总物种数的百分比

### 3 结论与讨论

#### 3.1 不同功能型植物对环境的适应策略

植物生态学家在对植物与环境关系的研究中发现，植物功能性状与植物的生存策略和资源利用能力密切相关<sup>[34-35]</sup>。本研究根据叶厚度、比叶面积、叶组织密度、叶氮含量、比根长、根组织密度和根氮含量 7 个植物功能性状，将具有相似功能性状的植物用组间关联聚类分析分为三个功能型。其中，功能型 I 的植物具有较小的叶片和细根氮含量。功能型 II 的植物拥有较大的叶片氮含量和细根氮含量，较小的比叶面积与比根长。功能型 III 植物拥有较大的比叶面积和比根长，较小的叶组织密度。比叶面积和比根长是代表植物地上和地下竞争力的形态指标<sup>[13]</sup>。比叶面积是一个衡量植物相对生长速率的重要参数，而比根长通常被看做是地下的比叶面积，通常拥有较高的比叶面积和比根长的植物被认为具有高的水分和养分潜在吸收率，具有相对更高的竞争力，相对生长速率较高<sup>[26,30]</sup>。植物叶片和细根组织密度与植物的防御能力有关，高组织密度的植物将更多的干物质储备用于防卫结构（防虫食、防止过度失水等）的构造，叶组织密度高的植物分配较多的氮来增强细胞壁韧性以防止高温造成的叶片损伤或者失水过多<sup>[31-32]</sup>。比叶面积和叶组织密度都与植物的耐旱力有关，在干旱和贫瘠环境下，植物通过采取降低比叶面积的策略，可以增加叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力，以此来降低植物体内的水分损失<sup>[36]</sup>，比叶面积减小，叶片体积相应减小，使得叶组织密度增大，以此防止失水过多。高的叶片和细根氮含量说明植物生长状况良好，容易构建含氮量较高的内环境来适应贫瘠的外部环境，具有较高的维持体内养分平衡的能力来对抗资源贫瘠的环境<sup>[37-38]</sup>。功能型 I 植物叶片和细根氮含量不高，说明土壤中可供利用的养分不足，功能型 I 植物受养分胁迫最为严重。但本研究区域功能型 II 植物虽然拥有较大的叶片氮含量和细根氮含量，生长速率却不是最大的，功能型 II 植物全部为豆科植物，豆科植物在延河流域分布非常广泛，但是由于延河流域气候干旱，尤其是森林草原区，植物叶片氮磷比达到 17.57<sup>[39]</sup>，当叶片氮磷比大于 16 时，植物生长主要受磷的限制<sup>[40]</sup>，相对于其他植物，豆科植物生长受磷的限制更大。这主要是由于环境提供的可供植物直接吸收和利用的活性 P 比 N 更少<sup>[41]</sup>。所以功能型 II 植物用于防御的投资大于生长的投资。本研究中，将三个功能型分别对应 C-S-R 策略的三个次级对策，功能型 I 植物养分含量偏低，生长受到氮和磷的限制，生长速率处于中间水平，偏向于“胁迫—干扰型”，功能型 II 植物能够通过维持体内的养分平衡的方式对抗资源贫瘠或干旱的环境，但是生长受到磷的限制，偏向于“胁迫—竞争

型”对策,而功能型Ⅲ植物吸收大量的营养和资源用于生长,偏向于“竞争型”。

### 3.2 植被恢复过程中植物功能型组成随退耕年限的变化规律

对三种功能型物种数量在不同植被恢复时间序列所占比重进行分析(表5),结果表明功能型Ⅰ—“胁迫—干扰型”对策的植物一直占据着优势地位,并且随恢复时间的延长,其所占比重呈上升趋势,而功能型Ⅱ—“胁迫—竞争型”与功能型Ⅲ—“竞争型”在各阶段所占比例逐渐下降。这是因为在植被恢复初期,种间竞争处于较低水平,一年生草本植物的周期性腐烂使土壤中的有机质、全氮、速效氮以及速效钾等养分含量呈上升趋势(表2),植物可利用资源相对丰富,为植物生殖繁衍提供了可能。但是,随着植被自然恢复时间的延长,物种数量增加,群落盖度增加,而且所选样地从退耕或撂荒后没有自然的(火烧等)或人为的干扰(放牧等)发生,使得植物对土壤水分、光照等资源的争夺逐渐加剧,对养分的消耗速率大于养分的积累速率<sup>[42]</sup>,部分忍耐力和防御力较低的植物从群落中消失。对不同恢复时期土壤养分的研究表明,随着植被恢复时间的延长土壤养分中除磷外的其他养分都呈增加趋势,养分含量的增加从侧面反映出土壤侵蚀与养分淋失作用逐渐减小,植被对养分的固定作用在加强,为功能型Ⅰ植物的生长创造了更良好的生存环境。但是养分含量的增加远远不够,功能型Ⅱ和功能型Ⅲ中部分物种被逐渐淘汰。尤其是功能型Ⅱ植物生长受磷的限制非常大,而土壤中可供植物吸收的磷并没有显著增加,限制了功能型Ⅱ植物的生长和繁殖。王国宏<sup>[43]</sup>对黄土高原3—149年的植被次生演替过程的研究,认为在该时间序列的演替早期阶段植物群落的优势种以胁迫干扰型生活对策的物种为主,因为群落与环境之间的相互作用还没有将环境改善到能够使植物的生存环境不存在胁迫的程度。因此功能型Ⅰ物种在本研究的整个演替时间序列中都处于优势地位。

功能型Ⅰ内部的优势物种随着植被恢复时间的延长,发生着从猪毛蒿+赖草→达乌里胡枝子+铁杆蒿+长芒草→长芒草+铁杆蒿→铁杆蒿+白羊草+达乌里胡枝子→大针茅+铁杆蒿+达乌里胡枝子依次替代的变化。在退耕开始后,主要由传播能力强的先锋物种占据着主要地位,植物枯落物与根系活动减少了退耕地的水土流失,从而使土壤养分含量逐渐增加,进一步加快多年生草本与半灌木物种(长芒草、达乌里胡枝子等)的入侵。功能型Ⅰ内部优势物种的这种变化趋势与焦菊英<sup>[44]</sup>和温仲明<sup>[45]</sup>的研究结果相一致。从表6中可以看出,功能型Ⅰ内部的主要优势物种的比叶面积随退耕年限的增加呈显著下降趋势。恢复早期优势物种的叶片和细根的氮含量也比恢复后期优势物种的大。对不同恢复阶段的优势物种植物功能性状值与环境因子做回归分析(表7),表明对该区域优势物种植物性状影响最大的因素是土壤磷含量、土壤水分和土壤氮含量,表2中提到,该区域五个恢复阶段,土壤磷含量和土壤水分变化并不显著,土壤全磷含量呈先增加后减少的趋势,土壤有效磷含量呈先减少后增加的趋势,土壤水分也呈先增加后减少的趋势,但是这些微小的变化足以影响植物的生长和生存<sup>[46]</sup>。植物根系所吸收的磷会被分配到细胞中的核糖体RNA,核糖体RNA能够合成蛋白质以维持植物的正常生长,土壤中磷元素有效性的高低会直接影响植物的生长速率<sup>[47]</sup>。黄土高原地理位置特殊,年均降雨量差别很大,使水分成为该区域植被生长的限制性因素,尽管其他土壤养分含量的增加,有利用植物的生长,但是磷和水分亏缺会抵消其他养分对植物的影响<sup>[47]</sup>。这与习新强<sup>[48]</sup>对喀斯特山区植物功能性状变异的研究结果一致。这表明,随着演替的进行,虽然土壤养分含量有所增加,但生物间相互竞争更加激烈,植物对环境的适应策略发生了改变,即能够高效利用资源且抗胁迫能力强的物种代替了以快速传播为适应策略的物种。

### 3.3 结论

在植被自然恢复过程中,由于光照、土壤水分和养分条件等环境因素和生物间相互作用的影响,不同恢复阶段的植物功能型物种数量不同,不同功能型植物采取的适应策略不同。本研究中,虽然土壤养分含量整体上随着植被自然恢复时间的延长而呈上升趋势,但是植物的生存环境并未改善到不存在干扰与胁迫的程度,因此,在植被恢复初期的四、五十年内,“胁迫—干扰型”策略的植物占据着绝对优势。随着植被恢复时间的延长,能够高效利用资源且抗胁迫能力强的物种代替了以快速生长和传播为适应策略的物种。研究不同植被恢复阶段的植物功能型的组成以及植物的适应策略,对于遵循植被的自然演替规律选择适宜物种进行生态恢

复工作,具有重要意义。盲目的将一些物种大范围的人工引进,并不能取得良好的生态效益,所以要根据不同演替阶段不同功能型类别来选择合适的物种。本研究为黄土高原植被恢复建设提供了一定的理论依据,但植被恢复过程相当漫长<sup>[43]</sup>,仅 40、50 年的植被变化趋势很难确定植物功能型组合在演替过程中的变化,进行长期的植被演替研究,才能更深入地了解植物对环境变化的响应机制和适应策略。

表 6 功能型 I 内部主要优势物种的植物功能性状值(平均值±标准误)

Table 6 Plant functional traits of dominate species in PFT I

恢复时间 Time/a	主要优势物种 Dominant species	自由度 N	叶厚度 LT/mm	叶组织密度 LTD/ (mg/mm <sup>3</sup> )	比叶面积 SLA/(mm <sup>2</sup> /mg)	叶氮含量 LN/ (g/kg)	比根长 SRL/ (m/g)	根组织密度 RTD/ (mg/mm <sup>3</sup> )	根氮含量 RN/ (g/kg)
1—5	猪毛蒿	4	0.92±0.27	0.10±0.05	23.27±0.90	29.83±3.96	11.26±1.90	0.32±0.03	5.38±0.26
8—15	达乌里胡枝子	5	1.21±0.11	0.11±0.03	12.27±1.07	24.73±1.06	8.00±2.38	0.38±0.04	12.38±0.41
17—22	长芒草	3	1.16±0.12	0.20±0.09	9.9±1.01	11.60±0.49	7.78±1.12	0.70±0.29	4.56±0.58
25—30	铁杆蒿	4	1.57±0.31	0.09±0.03	22.93±10.74	18.04±0.85	6.48±0.65	0.31±0.02	5.21±0.36
40—45	大针茅	5	1.71±0.28	0.06±0.01	10.54±1.05	7.85±1.34	5.98±0.47	0.38±0.03	2.20±0.45
	F 值		0.84(4)	0.43(4)	0.62(4)	22.51*** (4)	0.662(4)	1.213(4)	60.798*** (4)

\*\*\* $P < 0.001$ , \*\* $P < 0.01$ , \* $P < 0.05$ .括号内的数字为自由度

表 7 不同恢复阶段主要优势物种的植物功能性状值与环境因子的逐步回归模型(平均值±标准误)

Table 7 Linear regression model of plant functional traits and environmental factors in different vegetation restoration stages

性状 Traits	逐步回归模型 Linear regression model	R	P	F 值
叶厚度 LT/mm	LT = 0.981 + 1.193 TN	0.348	0.047	4.262
叶组织密度 LTD/(mg/mm <sup>3</sup> )	LTD = 0.001 - 0.062 AP + 0.28 TP	0.496	0.015	4.882
比叶面积 SLA/(mm <sup>2</sup> /mg)	SLA = 30.401 - 31.828 TP + 5.344 AP	0.497	0.014	4.917
叶氮含量 LN/(g/kg)	LN = 47.799 - 48.68 TP	0.397	0.022	5.804
比根长 SRL/(m/g)	——	—	—	—
根组织密度 RTD/(mg/mm <sup>3</sup> )	RTD = 0.159 - 0.252 AP + 0.849 TP	0.643	0.000	10.581
根氮含量 RN/(g/kg)	RN = 12.948 - 0.554 SW	0.490	0.004	9.802

SW (soil water) 土壤水分, TN (soil total nitrogen) 土壤全氮, TP (soil total phosphorus) 土壤全磷, AP (soil rapid available phosphorus) 土壤速效磷

致谢:感谢中国科学院水土保持研究所安塞水土保持综合试验站在野外工作中给予的支持;感谢西北农林科技大学资源环境学院测试中心在实验分析过程中给予的帮助。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, Forbes T D A. Disturbance response in vegetation—towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 621-630.
- [ 2 ] Woodward F I, Cramer W. Plant functional types and climatic change: introduction. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7(3): 306-308.
- [ 3 ] 胡楠, 范玉龙, 丁圣彦, 卢训令. 伏牛山自然保护区森林生态系统乔木植物功能型分类. *植物生态学报*, 2008, 32(5): 1104-1115.
- [ 4 ] Comstock J, Mencuccini M. Control of stomatal conductance by leaf water potential in *Hymenoclea salsola* (T. & G.), a desert subshrub. *Plant, Cell and Environment*, 1998, 21(10): 1029-1038.
- [ 5 ] 王妍, 吴波, 李小英, 卢琦. 毛乌素沙地油蒿群落不同演替阶段的物种多样性研究. *干旱区资源与环境*, 2011, 25(2): 167-172.
- [ 6 ] Barradas M C D, Zunzunegui M, Tirado R, Ain-Lhout F, Novo F G. Plant functional types and ecosystem function in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 709-716.
- [ 7 ] Gitay H, Noble I R. What are functional types and how should we seek them? // Smith T M, Shugart H H, Woodward F I. *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997: 3-19.
- [ 8 ] 张文辉, 刘国彬. 黄土高原植被生态恢复评价、问题与对策. *林业科学*, 2007, 43(1): 102-106.

- [ 9 ] 梁宗锁,左长清,焦巨仁. 生态修复在黄土高原水土保持中的作用. 西北林学院学报, 2003, 18(1): 20-24.
- [ 10 ] 侯庆春,韩蕊莲. 黄土高原植被建设中的有关问题. 水土保持通报, 2000, 20(2): 53-56.
- [ 11 ] 王国梁,刘国彬,刘芳,侯喜禄,周生路. 黄土沟壑区植被恢复过程中植物群落组成及结构变化. 生态学报, 2003, 23(12): 2550-2557.
- [ 12 ] 李裕元,邵明安. 黄土高原子午岭森林群落演替与结构特征演化. 西北植物学报, 2003, 23(5): 693-699.
- [ 13 ] 秦伟,朱清科,张宇清,赵磊磊. 陕北黄土区生态修复过程中植物群落物种多样性变化. 应用生态学报, 2009, 20(2): 403-409.
- [ 14 ] 王世雄,王孝安,李国庆,郭华,朱志红. 陕西子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化与环境解释. 生态学报, 2010, 30(6): 1638-1647.
- [ 15 ] 杜峰,山仑,陈小燕,梁宗锁. 陕北黄土丘陵区撂荒演替研究-撂荒演替序列. 草地学报, 2005, 13(4): 328-333.
- [ 16 ] 范玮熠,王孝安,郭华. 黄土高原子午岭植物群落演替系列分析. 生态学报, 2006, 26(3): 706-714.
- [ 17 ] 白文娟,焦菊英,马祥华,温仲明,焦峰. 黄土丘陵沟壑区退耕地自然恢复植物群落的分类与排序. 西北植物学报, 2005, 25(7): 1317-1322.
- [ 18 ] 杜峰,徐学选,张兴昌,邵明安,梁宗锁,山仑. 陕北黄土丘陵区撂荒群落排序及演替. 生态学报, 2008, 28(11): 5418-5427.
- [ 19 ] 张志东,臧润国,丁易. 海南岛霸王岭热带天然林景观中木本植物功能群划分及其潜在分布. 林业科学, 2009, 45(10): 1-8.
- [ 20 ] 温仲明,焦峰,焦菊英. 黄土丘陵区延河流域潜在植被分布预测与制图. 应用生态学报, 2008, 19(9): 1897-1904.
- [ 21 ] 侯庆春,韩蕊莲,李宏平. 关于黄土丘陵典型地区植被建设中有关问题的研究 I、土壤水分状况及植被建设区划. 水土保持研究, 2000, 7(2): 102-110.
- [ 22 ] Schulze E, Kelliher F M, Körner C, Lloyd J, Leuning R. Relationships among maximum stomatal conductance, ecosystem surface conductance, carbon assimilation rate, and plant nitrogen nutrition: a global ecology scaling exercise. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1994, 25: 629-662.
- [ 23 ] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S, Vose J M, Volin J C, Gresham C, Bowman W D. Relationships of leaf dark respiration to leaf nitrogen, specific leaf area and leaf life-span: a test across biomes and functional groups. *Oecologia*, 1998, 114(4): 471-482.
- [ 24 ] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [ 25 ] Farrish K W. Spatial and temporal fine-root distribution in three Louisiana forest soils. *Soil Science Society of America Journal*, 1991, 55(6): 1752-1757.
- [ 26 ] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Steege H, Morgan H D, Van Der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51(4): 335-380.
- [ 27 ] Grime J P. *Plant Strategies and Vegetation Processes*. New York: Wiley, 1979: 222-222.
- [ 28 ] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. *Ecology Letters*, 2002, 5(3): 402-411.
- [ 29 ] 宝乐,刘艳红. 东灵山地区不同森林群落叶功能性状比较. 生态学报, 2009, 29(7): 3692-3703.
- [ 30 ] 郑淑霞,上官周平. 不同功能型植物光合特性及其与叶氮含量、比叶重的关系. 生态学报, 2007, 27(1): 171-181.
- [ 31 ] Turner I M. Sclerophylly: primarily protective. *Functional Ecology*, 1994, 8(6): 669-675.
- [ 32 ] Craine J M, Froehle J, Tilman D G, Wedin D A, Chapin F S. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 2001, 93(2): 274-285.
- [ 33 ] Field C, Merino J, Mooney H A. Compromises between water-use efficiency and nitrogen-use efficiency in five species of California evergreens. *Oecologia*, 1983, 60(3): 384-389.
- [ 34 ] Vendramini F, Díaz S, Gurvich D E, Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 2002, 154(1): 147-157.
- [ 35 ] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 1998, 199(2): 213-227.
- [ 36 ] Smith T M, Shugart H H, Woodward F I. *Plant Functional Types: Their Relevance to Ecosystem Properties and Global Change*. Cambridge: Cambridge University Press, 1997: 3-19.
- [ 37 ] Dijkstra P, Lambers H. Analysis of specific leaf area and photosynthesis of two inbred lines of *Plantago major* differing in relative growth rate. *New Phytologist*, 1989, 113(3): 283-290.
- [ 38 ] 施宇,温仲明,龚时慧. 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, 2011, 31(22): 6805-6814.
- [ 39 ] 郑颖,温仲明,宋光,丁曼. 环境及遗传背景对延河流域植物叶片和细根功能性状变异的影响分析. 生态学报, 2014, 34(10): 2682-2692.

- [40] Koerselman W, Meuleman A F M. The vegetation N: P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *The Journal of Applied Ecology*, 1996, 33(6): 1441-1450.
- [41] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [42] 郭曼, 郑粉莉, 和文祥, 安韶山, 刘雨, 安娟. 黄土丘陵区不同退耕年限植被多样性变化及其与土壤养分和酶活性的关系. *土壤学报*, 2010, 47(5): 979-986.
- [43] Wang G H. Plant traits and soil chemical variables during a secondary vegetation succession in abandoned fields on the Loess Plateau. *Acta Botanica Sinica*, 2002, 44(8): 990-998.
- [44] 焦菊英, 马祥华, 白文娟, 焦峰, 温仲明. 黄土丘陵沟壑区退耕地植物群落与土壤环境因子的对应分析. *土壤学报*, 2005, 42(5): 744-752.
- [45] 温仲明, 焦峰, 刘宝元, 卜耀军, 焦菊英. 黄土高原森林草原区退耕地植被自然恢复与土壤养分变化. *应用生态学报*, 2005, 16(11): 2025-2029.
- [46] Han W X, Fang J Y, Reich P B, Woodward F I, Wang Z H. Biogeography and variability of eleven mineral elements in plant leaves across gradients of climate, soil and plant functional type in China. *Ecology Letters*, 2011, 14(8): 788-796.
- [47] Venterink H O, Güsewell S. Competitive interactions between two meadow grasses under nitrogen and phosphorus limitation. *Functional Ecology*, 2010, 24(4): 877-886.
- [48] 习新强, 赵玉杰, 刘玉国, 王欣, 高贤明. 黔中喀斯特山区植物功能性状的变异与关联. *植物生态学报*, 2011, 35(10): 1000-1008.