

DOI: 10.5846/stxb201803300657

何淑婧, 李伟, 程希平, 谭芮, 松卫红. 践踏干扰对碧塔海高寒草甸植被茎叶性状、物种多样性和功能多样性的影响. 生态学报, 2019, 39(6): - .
He S Q, Li W, Cheng X P, Tan R, Song W H. The effect of trampling disturbance on functional traits, species diversity, and functional diversity of alpine meadows in Bitahai Nature Reserve. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(6): - .

践踏干扰对碧塔海高寒草甸植被茎叶性状、物种多样性和功能多样性的影响

何淑婧¹, 李伟², 程希平^{3,*}, 谭芮⁴, 松卫红⁵

1 西南林业大学生态旅游学院, 昆明 650224

2 西南林业大学云南生物多样性研究院, 昆明 650224

3 西南林业大学地理学院, 昆明 650224

4 云南林业科学研究院, 昆明 650204

5 碧塔海省级自然保护区, 香格里拉 674400

摘要:高寒草甸具有重要的生态服务功能,然而固有脆弱性使其极易遭受气候变化和人为干扰等多重因素的影响。作为滇西北旅游资源中重要的组分之一,高寒草甸吸引了大批游客前往开展徒步旅行活动,但伴随着的践踏干扰作用会不可避免地对高寒草甸生态系统带来负面影响。然而,目前关注践踏干扰对滇西北高寒草甸植被的影响,特别是植被功能性状和功能多样性如何发生变化方面的研究还十分欠缺。以云南省香格里拉市碧塔海自然保护区内的典型高寒草甸生态系统为研究对象,采用实验践踏的方式(一共5种不同强度的践踏处理)来模拟旅游活动对草甸植被的干扰作用,并以草甸植被的茎叶性状特征为切入点,重点探讨践踏干扰对茎叶性状的平均大小和变异程度的影响,以及物种丰富度(以物种形态分类为基础)和功能丰富度(以功能性状为基础)之间的关系。研究结果显示,随着践踏强度的增加,植株高度和叶片大小的平均值,而不是茎叶性状的变异程度,出现明显下降趋势。此外,物种丰富度和功能丰富度均随践踏强度的增强而减小,且两者之间呈现显著正相关关系。然而,较之轻度践踏实验组,重度践踏实验组中的功能均匀度和功能分离度水平均有所增加,表明践踏干扰可能会在短期内打破优势种对资源的绝对占有格局和减少物种间的生态位重叠程度。尽管高寒草甸对人类践踏活动有一定的承受能力,但气候变化和人为干扰等多重因素势必会改变和影响高寒草甸群落的结构和功能可持续性,这也对高寒草甸的保护与管理工作提出了更加紧迫的要求。

关键词:高寒草甸;践踏干扰;功能性状;物种多样性;功能多样性

The effect of trampling disturbance on functional traits, species diversity, and functional diversity of alpine meadows in Bitahai Nature Reserve

HE Shuqiang¹, LI Wei², CHENG Xiping^{3,*}, TAN Rui⁴, SONG Weihong⁵

1 Department of Ecotourism, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

2 Yunnan Academy of Biodiversity, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

3 Department of Geographical Sciences, Southwest Forestry University, Kunming 650224, China

4 Yunnan Academy of Forestry, Kunming 650204, China

5 Bitahai Nature Reserve Management Office, Shangri-la 674400, China

Abstract: Alpine meadows provide important ecosystem goods and services. However, their inherent vulnerability makes them susceptible to multiple stress factors such as global climate change and anthropogenic disturbance. As an important

基金项目:国家自然科学基金(31460158),西南林业大学科技创新基金(C17065)

收稿日期:2018-03-30; 网络出版日期:2018-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: xipingcheng2012@163.com

component of the tourism resources of northwestern Yunnan, China, alpine meadows have attracted numerous tourists each year. However, trampling disturbance caused by hiking activities could inevitably impose negative effects on alpine meadows in northwestern Yunnan. Furthermore, little attention has been paid to the effect of trampling disturbance on the vegetation species of alpine meadows in this region. In particular, research on changes in vegetation functional traits and functional diversity in the wake of trampling disturbance is very limited. The present study focused on a typical alpine meadow ecosystem located in Bitahai Nature Reserve, Shangri-la, Yunnan. Using experimental trampling with five different levels of trampling intensities, we simulated the disturbance scenario caused by hiking activities. By examining the characteristics of the stem and leaf traits of meadow vegetation, the study evaluated the effect of trampling disturbance on the means and variations in stem and leaf traits, as well as the relationship between species richness (based on species morphology classification) and functional richness (based on species functional traits). The results showed that increasing the trampling intensity, decreased the mean values of the vegetation height and leaf size, although it was not the case for the variations in stem and leaf traits. Moreover, both species and functional richness decreased with increasing trampling intensity, and there was a significant positive correlation between the two factors. However, for groups exposed to intense trampling treatment, functional evenness and functional divergence displayed an increasing pattern, indicating that trampling disturbance might have shifted the role and prevalence of dominant plants and reduced the niche overlap among competing species, at least for short term. Although alpine meadows have specific abilities to withstand human activities, human interference and climate change will inevitably change and impede the structural and functional sustainability of alpine meadow communities. Therefore, the effective protection and management of alpine meadows are urgent, and more science-oriented guidance is needed.

Key Words: alpine meadows; trampling disturbance; functional traits; species diversity; functional diversity

高寒草甸生态系统在调节区域生态平衡、保护特有野生物种、维持生态系统功能和提供生态系统服务等方面发挥着关键的作用。同时,高寒草甸又是生态脆弱系统的典型代表,特别是气候变化和人类干扰的双重影响正在给其带来前所未有的压力^[1-2]。如高寒草甸是滇西北区域的一种重要的旅游资源和财政来源。然而,游客在欣赏高寒草甸迷人景观的同时,徒步旅游行为会不可避免地对草甸植被造成干扰和破坏。近年来,虽然地方政府和相关职能部门已开始关注高寒草甸生态系统的保护工作,但是相关科学研究仍十分欠缺,特别是从物种和群落层面探讨践踏干扰作用下高寒草甸植被敏感性方面的研究并不多见。

近年来,基于物种功能性状的研究手段已被广泛应用于生态学研究领域,从而有力促进了相关理论与技术的研究进展^[3-6]。由于功能性状特征体现了物种在资源竞争、抵御外界压力以及适应策略等方面的差异性,基于功能性状的研究可以帮助我们更好的理解物种之间的相互作用和共存机制^[7-8]。同时,通过量化群落功能性状的表现特征及分布特点,我们可以把功能性状特征与外界的作用条件联系起来^[9-10]。如以践踏干扰作用下高寒草甸植被功能性状的变化特征为切入点,有助于我们及时捕捉从特定物种到整体群落的敏感性特征^[11]。

碧塔海自然保护区位于滇西北香格里拉市的东侧,属于青藏高原向川西台地和云贵高原的过渡地带。作为云南省的一个重要省级自然保护区和全省海拔最高的国际重要湿地保护地,全区以断层构造湖泊碧塔海、亚高山寒温性针叶林和高寒草甸为主要保护对象^[12-13]。本文以碧塔海自然保护区内的典型高寒草甸生态系统为研究对象,通过实验践踏的方式来模拟徒步旅游活动对草甸植被的干扰作用。为了及时捕捉践踏干扰作用下高寒草甸植被的敏感性特征,我们以草甸植被的茎叶性状特征为切入点,重点研究短期集中践踏对植被茎叶性状的平均大小和变异程度的影响,以及系统分析以功能性状为基础的功能丰富度和以物种形态分类为基础的物种丰富度之间的关系,为深入探讨践踏干扰情况下高寒草甸植被的敏感性表现,特别是为高寒草甸的保护与管理提供科学依据。

1 研究地区和研究方法

1.1 研究区基本概况

研究地选在云南省香格里拉市碧塔海自然保护区的丫口保护站,因为这里是保护区内高寒草甸生态系统的集中分布区域。研究地的地理坐标为 27°48'N, 99°59'E, 平均海拔高度 3560 m。受海拔高度和高原地貌的影响作用,研究地具有凉冷湿润的高原气候,其中年均温 5.4℃,最热月均温 13.2℃,最冷月均温 -3.8℃,年均降水量 619.9 mm^[12-13]。

1.2 研究方法

1.2.1 实验区组设置和践踏实验设计

一共设立 4 个重复实验区组,并在每个实验区组内随机设置 5 个 0.5 m(宽)×2 m(长)的子样地。各重复实验区组间的平均间距为 15 m,且各实验区组内的每个子样地间留有 0.5 m 的缓冲带。参照 Cole 和 Bayfield 所提出的践踏实验设计标准^[14],通过实验践踏的方式来模拟徒步观光践踏行为对高寒草甸植被的影响作用,包括无践踏对照组(t0)和不同频度的践踏实验组(25、75、250 次和 500 次;t1—t4)共 5 种不同的处理方式,其中轻度践踏处理为践踏 25 次(t1)或 75 次(t2),重度践踏处理为践踏 250 次(t3)或 500 次(t4),且每个实验区组内各子样地内的践踏处理方式随机配置。

践踏实验安排在 2016 年的 7 月份进行,此期是高寒草甸植物生长的茂盛时期,也是草甸植被受到游客徒步践踏干扰影响最为集中的阶段。开展践踏实验前草甸植物生长状态良好,未观测到受干旱、低温等胁迫因素的影响。为减少天气因素的影响作用,所有践踏实验均选在天气晴朗的早晨开展。在践踏实验中,5 名体重在 50—75 kg 之间的研究人员沿各子样地(无践踏对照组除外)的长度方向以常规步伐行走,并且每走完一次 2 m 的距离记作一次践踏处理。考虑到研究人员体重的差异性,5 名研究人员在不同频度的践踏实验组中都要完成各自的行走任务。如对于 t1(25 次)、t2(75 次)、t3(250 次)和 t4(500 次)践踏实验组而言,每名研究人员相应行走 5 次、15 次、50 次和 100 次。

1.2.2 植被群落结构和功能性状的调查

草甸植被的调查是以各子样地为基本单位。首次调查是在践踏实验开展当日进行(即先对各子样地内的植被进行调查,再开展践踏实验),并在调查过程中详细记录各子样地内的植被物种组成以及每种植物的个体数量。由于一些物种的数量较少且分布不均,我们只对那些至少在三个重复实验区组内均有分布的物种进行调查。草甸植被状况的再次调查和植被功能性状研究则是在践踏实验开展半个月后进行。植被调查的内容同前,而植被功能性状研究重点关注的是两种容易测量且能够敏锐反映出植被对践踏干扰作出响应的性状特征,即植株高度和叶片大小,作为体现践踏干扰作用下高寒草甸植被敏感性特征的指标因子。由于践踏实验开展以后,特别是重度践踏处理组中不少物种的数量显著减少,对于每一种调查物种而言,我们先将其在同一践踏处理方式下的四个重复实验区组中的所有个体进行收集,再进行茎叶功能性状特征方面的测量工作。植株高度采用直尺进行测量,叶片大小的测量则需要两个步骤:首先使用 Canon LIDE 120 扫描仪获取叶片图像,然后输入到 Photoshop 软件中测量和获取叶片大小相关信息。

1.2.3 指标计算和统计分析

测定每种调查物种的植株高度和叶片大小,并换算成群落水平的植株平均高度(cm)和叶片平均大小(cm²)^[15]。为了检测践踏干扰作用是否对植株高度和叶片大小的变异程度有着类似的影响效果,在分析茎叶性状特征变异程度的过程中引入了变异系数 CV,以便对各调查物种植株高度和叶片大小的变异程度进行量化,计算公式为 $CV = (\text{标准偏差 } SD \div \text{平均值 } M) \times 100\%$ 。

在分析计算中,基于物种形态分类的物种多样性指标主要包括了物种丰富度、香农多样性指标和辛普森多样性指标,而基于茎叶性状的功能多样性指标主要包括了功能丰富度(functional richness, FRic)、功能均匀度(functional evenness, FEve)和功能分离度(functional divergence, FDiv)。简言之,功能丰富度是指群落中物

种所占有的以 n 维功能性状为基础的凹凸包量,功能均匀度是指群落中物种功能性状数值分布的均匀性,而功能分离度是指群落中物种功能性状数值分布的离散程度^[16]。分别采用 R 软件中的 *vegan* 和 *FD* 包对基于物种形态分类的物种多样性指标和基于茎叶性状的功能多样性指标进行计算。

采用方差分析法来分析比较在不同的践踏处理方式下草甸植被的茎叶性状差异性。在此基础上,采用 Tukey's HSD 法进行事后多重比较。为了减少数据中的异质性程度,通过引入 *sandwich estimator* 以提供异方差一致的协方差矩阵估计量^[17]。

2 结果

2.1 高寒草甸植被物种功能性状的变化情况

2.1.1 植株高度对践踏干扰作用的响应

随着践踏干扰作用的增强,草甸植株高度水平显著下降,其中重度践踏组(t3, t4)中的植株平均高度要显著低于其他组($F_{4,156} = 18.388, P < 0.001$,图 1)。然而,物种植株高度的变异程度与践踏处理方式之间不具备显著性差异($F_{4,37} = 0.533, P = 0.712$)。

2.1.2 叶片对践踏干扰作用的响应

随着践踏干扰作用的增强,叶片大小水平显著下降,其中重度践踏组(t3, t4)中的叶片平均值要显著低于其他组($F_{4,156} = 6.261, P < 0.001$,图 2)。叶片大小的变异程度与践踏处理方式之间具备轻微显著性差异($F_{4,37} = 2.642, P = 0.049$),其中重度践踏组(t3, t4)中的植被叶片大小变异程度要高于其它组。

对于各物种而言,随着践踏水平的增加,植株高度和叶片大小水平普遍下降(图 3,图 4)。

2.2 践踏干扰实验前后草甸植被物种多样性变化情况

在开展践踏干扰实验之前,各实验组之间的物种多样性水平(包括物种丰富度、香农多样性指标和辛普森多样性指标)没有显著差异(表 1)。然而,践踏干扰实验开展以后,重度践踏组(t3, t4)中的物种多样性水平要显著区别于轻度践踏组和对照组(表 2)。以物种丰富度为例,随着践踏干扰作用的增强,物种丰富度水平显著下降($F_{4,15} = 15.844, P < 0.001$)。

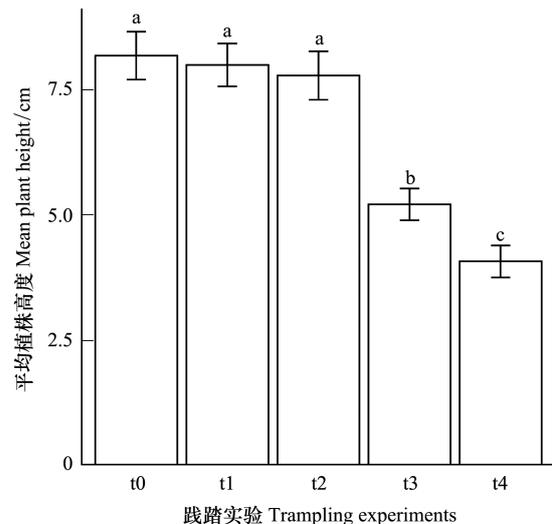


图 1 平均植株高度对践踏干扰作用的响应

Fig.1 The responses of mean plant height to trampling disturbances with varying intensity

t0: 对照组, The control group; t1: 践踏频度 25 次, Trampling frequency 25 passes; t2: 践踏频度 75 次, Trampling frequency 75 passes; t3: 践踏频度 250 次, Trampling frequency 250 passes; t4: 践踏频度 500 次, Trampling frequency 500 passes

表 1 践踏干扰实验前各实验组的物种多样性水平

Table 1 Species-based diversity indexes among treatment groups before trampling experiment

践踏实验 Trampling experiments	物种丰富度 Species richness	香农多样性指标 Shannon's diversity index	辛普森多样性指标 Simpson's diversity index
t0 对照组 The control group	8.50+0.29a	1.62+0.06a	0.75+0.02a
t1 践踏频度 25 次 Trampling frequency 25 passes	8.00+0.41a	1.52+0.06a	0.73+0.02a
t2 践踏频度 75 次 Trampling frequency 75 passes	8.25+0.63a	1.52+0.07a	0.72+0.03a
t3 践踏频度 250 次 Trampling frequency 250 passes	8.50+0.50a	1.68+0.05a	0.78+0.01a
t4 践踏频度 500 次 Trampling frequency 500 passes	9.00+0.41a	1.70+0.03a	0.77+0.01a

同列不同小写字母表示在不同践踏强度处理下组间差异性显著($P < 0.05$)

2.3 不同实验组草甸植被功能多样性变化情况

重度践踏组(t3, t4)中的功能多样性水平显著区别于轻度践踏组和对照组(表3)。随着践踏干扰作用的增强,功能丰富度水平显著下降($F_{4,15} = 11.14, P < 0.001$),而功能均匀度($F_{4,15} = 16.17, P < 0.001$)和功能离散度水平($F_{4,15} = 11.31, P < 0.001$)则显著上升。

3 讨论

践踏干扰实验开展半个月后,重度践踏实验组中的平均植株高度和叶片大小均发生了明显的变化(显著低于其它实验组中的茎叶性状特征)。作为对比,轻度践踏实验组与对照组在植被茎叶性状特征方面的差异性却并不显著。因此,样地中的高寒草甸植被对重度践踏干扰表现出了较强的敏感性,而对程度较轻的践踏干扰则有一定的承受能力。然而,当践踏干扰强度超过草甸植被的整体承受能力极限时,就会对植被产生明显的

负面影响。要说明的是,不同物种对践踏干扰强度的承受能力有所差异。虽然样地中所调查的大多数物种对践踏干扰强度的承受能力较为相似(如茎叶性状的显著性变化只有在重度而不是在轻度践踏条件下显现出来),但是一些物种的承受能力却十分有限(如夏枯草在践踏频度高于75以后就从调查样地中彻底消失)。由于这些敏感种的存在与否会直接影响到群落整体的多样性和稳定性水平^[18-19],关注干扰作用下个体和群落功能性状的变化特征,特别是探讨功能性状与个体生长存活的相关性之间的研究就显得十分必要和迫切。

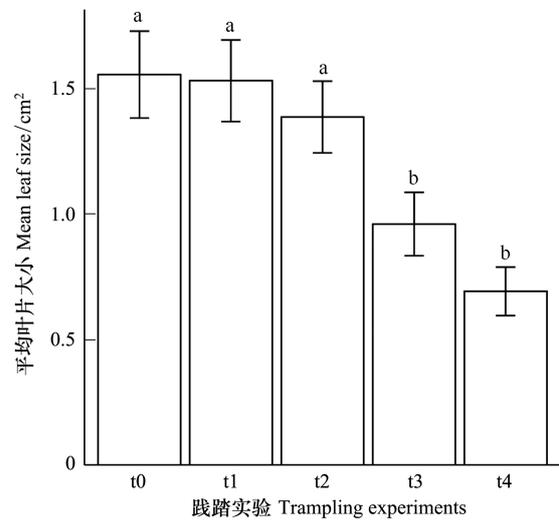


图2 平均叶片大小对践踏干扰作用的响应

Fig.2 The responses of mean leaf size to trampling disturbances with varying intensity

表2 践踏干扰实验后各实验组的物种多样性水平

Table 2 Species-based diversity indexes among treatment groups after trampling experiment

践踏实验 Trampling experiments	物种丰富度 Species richness	香农多样性指标 Shannon's diversity index	辛普森多样性指标 Simpson's diversity index
t0	8.25+0.25a	1.57+0.07a	0.73+0.02a
t1	8.25+0.48a	1.45+0.08a	0.70+0.03a
t2	7.50+0.29ab	1.41+0.09a	0.69+0.04a
t3	6.75+0.48b	1.43+0.07a	0.71+0.02a
t4	4.75+0.25c	1.06+0.11b	0.59+0.04b

表3 不同实验组草甸植被的功能多样性水平

Table 3 Trait-based diversity indexes among treatment groups after trampling experiment

践踏实验 Trampling experiments	功能丰富度(FRic) Functional richness	功能均匀度(FEve) Functional evenness	功能分离度(FDiv) Functional divergence
t0	4.84+0.41a	0.47+0.07a	0.40+0.03a
t1	4.15+0.01a	0.27+0.07ab	0.56+0.03b
t2	4.36+0.23a	0.19+0.06b	0.56+0.05b
t3	3.87+0.12a	0.63+0.03c	0.79+0.02c
t4	2.57+0.29b	0.72+0.04c	0.76+0.08bc

在本研究中,由于践踏干扰作用对高寒草甸植被的茎叶性状特征有很强的筛选作用,我们预测不光是草甸植被高度和叶片大小的平均值,而且这些茎叶性状的变异程度也会随着践踏强度的增加而减小。然而,实验结果显示,植株高度和叶片大小的变异程度并没有随着践踏强度的增加而减小。恰恰相反,茎叶性状的变

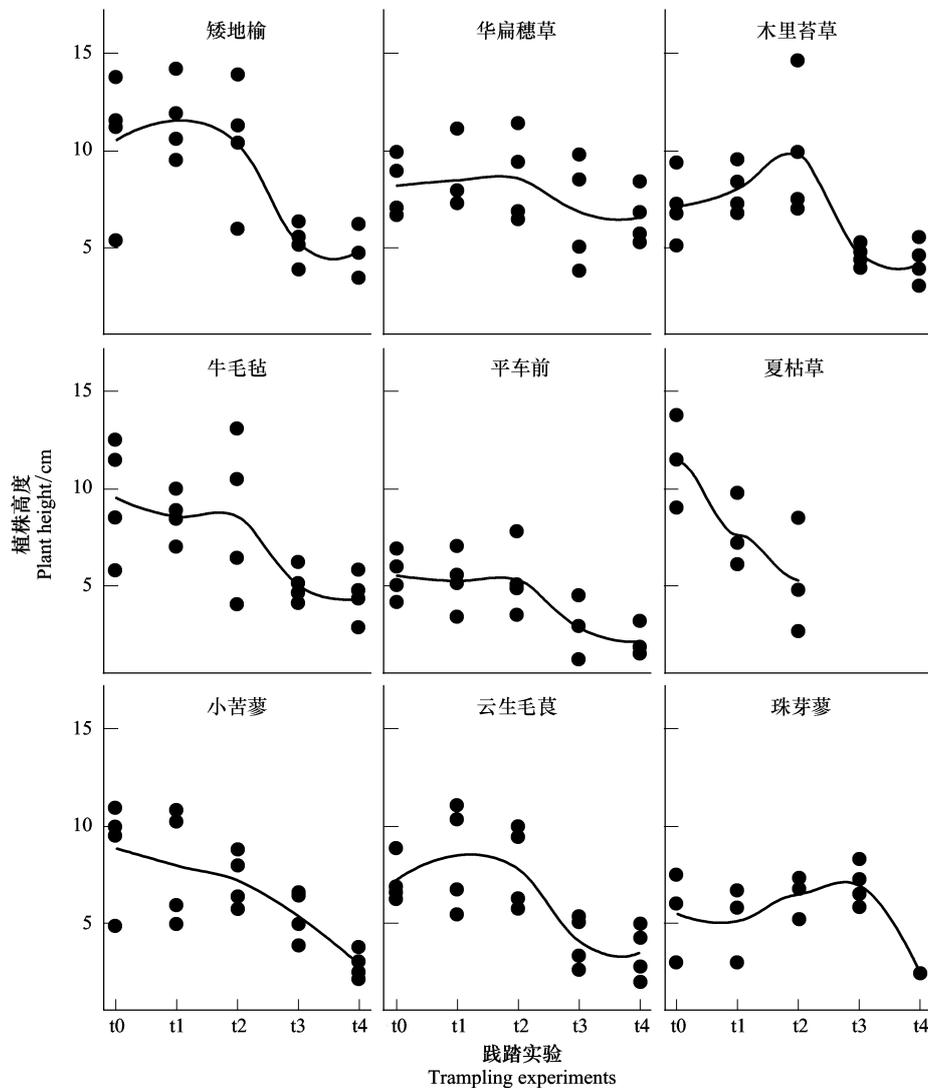


图3 个体植株高度对践踏干扰作用的响应

Fig.3 The responses of individual height to trampling disturbances with varying intensity

异程度呈现出整体上升的趋势。一个可能的解释是,实验样地中的植被在践踏干扰处理后,特别是在重度践踏条件下表现出了不同程度的恢复能力,而那些处于恢复能力两个极端(即具有极高或极低恢复能力)的物种对茎叶性状变异程度的影响作用最强^[20]。另外,本文中的植被功能性状研究是在践踏实验完成半个月后开展进行。如果相关研究是在践踏实验完成几天后开展进行,植被茎叶性状的变异程度可能会呈现出一种完全不同的格局(如茎叶性状的变异程度可能会随着践踏强度的增加而减小)。这一方面显示了功能性状特征的动态性,即在不同时间尺度下的差异性^[21],另外一方面也反映了高寒草甸植被具有一定的自我调节和恢复能力。

从群落结构的角度的分析,本研究中的物种丰富度与功能丰富度之间呈正相关关系($R^2 = 0.83$)。事实上,不少研究都报道了两者的正相关关系^[22-24]。这可能是因为在在一个群落中物种丰富度水平越高的情况下,这些物种所占据的功能性状空间也越大^[25]。在本研究中,践踏干扰的一个短期作用效果是降低物种丰富度,特别是那些本来种群数量就较少且对践踏干扰较为敏感的物种,而这些物种的消失会进一步影响群落的功能丰富度水平。如前所述,这些敏感种在干扰作用下所显现出的功能性状变化特征往往与其个体生长存活之间存在一定的相关性。因此,以干扰作用下物种功能性状的变化特征为切入点,可以把外界作用条件、个体

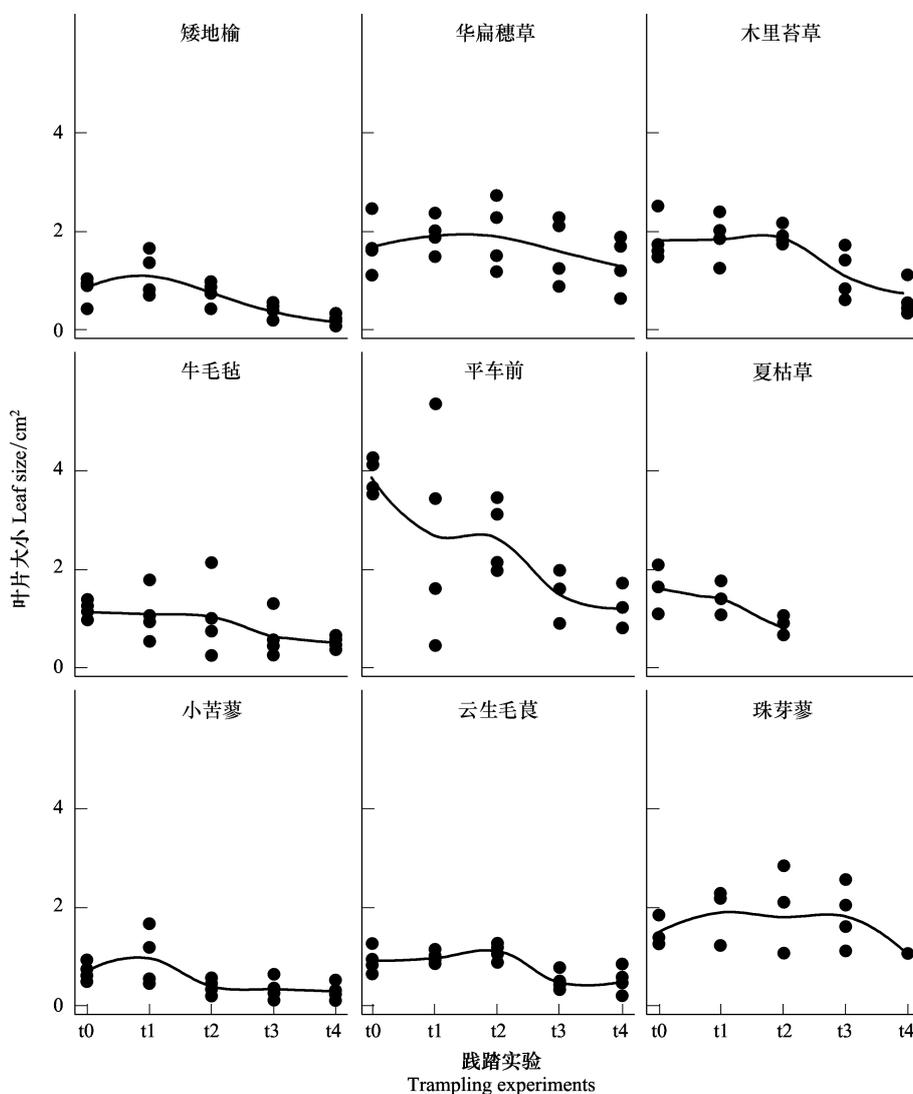


图4 个体叶片大小对践踏干扰作用的响应

Fig.4 The responses of individual leaf size to trampling disturbances with varying intensity

功能性状特征与群落数量特征有机地联系起来。功能均匀度往往可以反映一个群落内部各物种对资源的利用效率^[16,26]。在本研究中,功能均匀度的上升可能是因为践踏干扰作用会在短期内打破优势种对资源的绝对占有格局,从而使得干扰作用后得以生存的物种能够有机会共享资源。功能分离度则可以反映物种间的生态位重叠程度或竞争强度^[27]。在本研究中,功能分离度的上升(也就是生态重叠程度的下降)可能意味着践踏干扰作用在短期内减少了物种间的竞争强度。

本研究开展地碧塔海自然保护区在20世纪80年代曾被开发为旅游景区,后因在粗放经营管理模式下景区生态环境遭到较为严重的破坏而不再对公众开放。在我们的实验中,虽然对样地草甸植被施加的模拟践踏强度,特别是重度践踏干扰强度可能要远高于目前保护区内草甸植被受到干扰的实际情况,但总体而言,滇西北地区分布的众多高寒草甸生态系统尚未得到有效的保护。尤为严重的是,这些高寒草甸正在遭受多种干扰因素的影响^[28]。即使徒步旅游践踏行为不会对高寒草甸植被的结构和功能造成十分显著的影响,但是这种在滇西北地区十分普遍的干扰方式很可能会降低高寒草甸植被对其它干扰的承受能力,特别是在多重干扰和气候变化的综合影响作用下,高寒草甸群落的结构和功能可持续性势必会遭到严重破坏。

致谢:感谢碧塔海自然保护区工作人员对本研究的全力支持。

参考文献 (References):

- [1] 王启基, 周兴民, 沈镇西, 陈波. 不同调控策略下退化草地植物群落结构及其多样性分析, 中国科学院海北高寒草甸生态系统定位站. 高寒草甸生态系统(第4集). 北京: 科学出版社, 1995: 269-280.
- [2] 周华坤, 周立, 赵新全, 刘伟, 李英年, 古松, 周兴民. 青藏高原高寒草甸生态系统稳定性研究. 科学通报, 2006, 51(1): 63-69.
- [3] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150-165.
- [4] 周道玮. 植物功能生态学研究进展. 生态学报, 2009, 29(10): 5644-5655.
- [5] Suding K N, Goldstein L J. Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist*, 2008, 180(3): 559-562.
- [6] Lavorel S, Grigulis K. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology*, 2012, 100(1): 128-140.
- [7] Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Queded H, Grigulis K, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P, Doležal J, Eriksson O, Freitas H, Golodets C, Jouany C, Kigel J, Kleyer M, Lehsten V, Lepš J, Meier T, Pakeman R, Papadimitriou M, Papanastasis V P, Quétiér F, Robson M, Sternberg M, Theau J P, Thébault A, Zarovali M. Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 2009, 90(3): 598-611.
- [8] Venn S E, Green K, Pickering C M, Morgan J W. Using plant functional traits to explain community composition across a strong environmental filter in Australian alpine snowpatches. *Plant Ecology*, 2011, 212(9): 1491-1499.
- [9] Pakeman R J. Functional diversity indices reveal the impacts of land use intensification on plant community assembly. *Journal of Ecology*, 2011, 99(5): 1143-1151.
- [10] Cadotte M W. The new diversity: management gains through insights into the functional diversity of communities. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(5): 1067-1069.
- [11] Moretti M, Legg C. Combining plant and animal traits to assess community functional responses to disturbance. *Ecography*, 2009, 32(2): 299-309.
- [12] 尹五元. 碧塔海自然保护区湿地植被研究. 西南林学院学报, 2002, 22(3): 16-19.
- [13] 唐明艳, 杨永兴. 旅游干扰下滇西北高原湖滨湿地植被及土壤变化特征. 应用生态学报, 2014, 25(5): 1283-1292.
- [14] Cole D N, Bayfield N G. Recreational trampling of vegetation: standard experimental procedures. *Biological Conservation*, 1993, 63(3): 209-215.
- [15] 张金屯. 数量生态学. 北京: 科学出版社, 2004.
- [16] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, 91(1): 299-305.
- [17] Hothorn T, Bretz F, Westfall P. Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal*, 2008, 50(3): 346-363.
- [18] Yorks T P, West N E, Mueller R J, Warren S D. Tolerant of traffic by vegetation: Life form conclusions and summary extracts from a comprehensive data base. *Environmental Management*, 1997, 21(1): 121-131.
- [19] Klumpp K, Soussana J F. Using functional traits to predict grassland ecosystem change: a mathematical test of the response-and-effect trait approach. *Global Change Biology*, 2009, 15(12): 2921-2934.
- [20] Martin A R, Rapidel B, Roupsard O, Van Der Meersche K, De Melo Virginio Filho E, Barrios M, Isaac M E. Intraspecific trait variation across multiple scales; the leaf economics spectrum in coffee. *Functional Ecology*, 2017, 31(3): 604-612.
- [21] Mendes M R A, Silva Júnior M C, Castro A A J F, Takahashi F S C, Munhoz C B R. Temporal change in species and functional plant traits in the moist grassland on the Sete Cidades National Park, Piauí, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 2014, 74(1): 111-123.
- [22] Fischer F M, Wright A J, Eisenhauer N, Ebeling A, Roscher C, Wagg C, Weigelt A, Weisser W W, Pillar V D. Plant species richness and functional traits affect community stability after a flood event. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 2016, 371(1694): 20150276.
- [23] Guerrero I, Carmona C P, Morales M B, Oñate J J, Peco B. Non-linear responses of functional diversity and redundancy to agricultural intensification at the field scale in Mediterranean arable plant communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2014, 195: 36-43.
- [24] Carmona C P, De Bello F, Mason N W H, Lepš J. Traits without borders: integrating functional diversity across scales. *Trends in Ecology & Evolution*, 2016, 31(5): 382-394.
- [25] Cadotte M W, Carscadden K, Mirotchnick N. Beyond species: functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology*, 2011, 48(5): 1079-1087.
- [26] 张金屯, 范丽宏. 物种功能多样性及其研究方法. 山地学报, 2011, 29(5): 513-519.
- [27] 路兴慧, 臧润国, 丁易, 黄继红, 杨秀森, 周亚东. 抚育措施对热带次生林群落植物功能性状和功能多样性的影响. 生物多样性, 2015, 23(1): 79-88.
- [28] Li W, Tan R, Wang J, Du F, Yang Y M. Effects of anthropogenic disturbance on richness-dependent stability in Napahai Plateau wetland. *Chinese Science Bulletin*, 2013, 58(33): 4120-4125.