

DOI: 10.5846/stxb201903030395

王鑫, 杨磊, 赵倩, 张钦弟. 黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应. 生态学报, 2020, 40(8): 2691-2697.

Wang X, Yang L, Zhao Q, Zhang Q D. Response of grassland community functional traits to soil water in a typical the Loess Plateau watershed. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(8): 2691-2697.

# 黄土高原典型小流域草地群落功能性状对土壤水分的响应

王 鑫<sup>1</sup>, 杨 磊<sup>2,3</sup>, 赵 倩<sup>1</sup>, 张钦弟<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> 山西师范大学生命科学学院, 临汾 041004

<sup>2</sup> 中国科学院生态环境研究中心城市与区域生态国家重点实验室, 北京 100085

<sup>3</sup> 中国科学院大学, 北京 100049

**摘要:**植物功能性状可以响应生境的变化并决定生态系统的功能,探究植物功能性状间的关系及其随土壤有效水分梯度的变化规律,对认识不同水分条件下植被在群落水平碳水代谢关系和维持水分平衡的生理生态学机制具有重要意义。以甘肃定西典型半干旱黄土小流域草地群落为研究对象,采用排序分析和回归拟合方法,分析了 30 个代表性草地样地中 7 个植物功能性状加权均值对土壤有效水分的响应以及响应性状间的相关关系。结果显示:(1)7 个性状中,除叶宽与土壤有效水分无明显相关外,叶长、株高、叶面积、比叶面积、叶厚和叶干物质含量均与土壤有效水分显著性相关,可识别为草地在群落水平对土壤水分的响应性状。(2)草地群落通过降低株高,减小叶长、叶面积和比叶面积,增加叶厚和叶干物质含量以适应土壤有效水分减少;其中叶干物质含量的解释度最大,是土壤水分的最优响应性状。(3)除叶厚与叶长无显著相关外,其余功能性状均存在显著相关,说明草地群落的功能性状在土壤水分梯度上已基本形成了一个相互权衡或协同变化的功能性状组合。

**关键词:**植物功能性状;群落加权均值;土壤有效水分;响应性状;黄土高原

## Response of grassland community functional traits to soil water in a typical the Loess Plateau watershed

WANG Xin<sup>1</sup>, YANG Lei<sup>2,3</sup>, ZHAO Qian<sup>1</sup>, ZHANG Qindi<sup>1,\*</sup>

<sup>1</sup> College of Life Sciences, Shanxi Normal University, Linfen 041004, China

<sup>2</sup> State Key Laboratory of Urban and Regional Ecology, Research Center for Eco-Environmental Sciences, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100085, China

<sup>3</sup> University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

**Abstract:** Plant functional traits can respond to habitat variation and also determine ecosystem functions. Therefore, studying the relationship between plant functional traits and their variation along soil available water gradients is of great significance for understanding the relationship between plant carbon and water metabolism and the physiological and ecological mechanism underlying the maintenance of water balance under different water conditions. The study was conducted using a typical semi-arid loess watershed grassland in Dingxi, Gansu Province, China, where the responses of community functional traits to soil available water at 30 representative grassland sites were analyzed. (1) All seven of the plant functional traits examined (leaf width, leaf length, leaf area, specific leaf area, plant height, leaf thickness, and leaf dry matter content), except leaf width, were significantly correlated with soil available water, which could be identified as

**基金项目:**国家自然科学基金项目(41601027,41871194);国家重点研发计划课题(2016YFC0501701);中国科学院科技服务网络计划(KFJ-STZ-DTP-036)

收稿日期:2019-03-03; 网络出版日期:2019-12-31

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nyzqd@126.com

the response of grassland to soil water at community level. (2) Grassland communities can adapt to the decreasing soil available water by reducing plant height, leaf length, leaf area, and specific leaf area and increasing leaf thickness and leaf dry matter content. In the present study, the leaf dry matter content exhibited the greatest explanation capacity and was the optimal response trait of soil water. (3) With the exception of leaf thickness and leaf length, all other pairs of the functional traits were significantly correlated. This indicates that the functional traits of grassland communities have either formed a functional trait combination that is a mutual trade-off or have synergistically changed along the soil water gradient.

**Key Words:** plant functional trait; community weighted mean; soil available water; response trait; the Loess Plateau

在过去的二十多年中,将植物群落功能性状而不是群落分类作为研究植物群落响应环境变化的一条有效途径,已经被研究者所认可并受到越来越多的关注<sup>[1-2]</sup>。性状-环境关系在生态学研究 and 环境管理中具有重要意义,近年来在植被研究中尤为明显<sup>[3]</sup>。植物功能性状会随着外界环境的差异而呈现出相应的形态结构和生理特性,如植株高度、叶片大小、根长、种子大小等<sup>[4]</sup>。植物功能性状变异是植物经过环境筛选以及对环境的反馈而呈现出的结果。植物功能性状是植物适应环境的一种表现形式,它会随着局部地区或区域环境梯度的改变而变化<sup>[5]</sup>。众多研究表明植物株高、比叶面积等,是植物长期适应生存环境过程中经过遗传变异以及自然选择而形成的功能性状稳定指标,同时也被认为是预测植物优势度的最优指标<sup>[6]</sup>,叶片是植物和外界环境直接接触面积最大的器官,对外界环境的感知敏感,能较快的响应环境的变化。植物株高、叶长、叶宽、叶厚、叶面积、比叶面积和叶干物质含量等指标易于测定,并且与植物功能密切关联,被认为是植物适应异质性环境的重要性状,常被广泛应用于植物功能性状研究中<sup>[7]</sup>。

近年来,有关植物功能性状的研究在不同环境中植物功能性状间的相关关系及其性状的比较<sup>[8-10]</sup>、与水分和地形(海拔、坡向)<sup>[7,11-13]</sup>等环境变化的关系等方面已有大量报道。在深入研究植物功能性状与外界环境关系的过程中,有学者提出了基于功能性状的植物群落构建理论<sup>[14]</sup>。该理论指出,与其他群落物种相比,在特定环境中的群落物种形态结构及生理特性方面虽存在微小的差异,然而群落物种内的功能性状仍具有极大地相似性(性状趋同)<sup>[15]</sup>。群落水平上,受生境过滤约束,群落中的物种必须拥有一套适应环境条件的植物性状或性状组合,即共存物种往往具有相似的形态结构和生理特性。探究植物群落水平上的功能性状特点及其对外界条件的适应,对理解不同区域的植物群落构建及其对生境的响应机制具有十分重大的意义<sup>[5]</sup>。

半干旱黄土丘陵区干旱少雨,水土流失严重,退耕还林还草成为改善当地生态环境的有效途径之一<sup>[16-17]</sup>。土壤水分是当地植被建设的关键性生态因子<sup>[17-19]</sup>,且我们的前期研究解析出土壤有效水分是群落功能性状空间异质性的主导因子,因此剖析植物群落功能性状对土壤水分的响应规律,对揭示植被对环境的响应机制至关重要,也是当地科学合理地进行生态恢复的关键所在。先前在半干旱黄土区的研究多集中在植被恢复演替过程<sup>[20]</sup>、植被群落特征与土壤水分养分效应<sup>[21-22]</sup>、植物功能性状对坡度等的响应<sup>[23]</sup>,而基于植物功能性状对土壤水分响应的研究鲜有报道。鉴于此,本研究以甘肃定西龙滩流域分布广泛的草地群落为对象,从植物群落功能性状和环境因子两个方面展开,试图明晰:(1)半干旱区植物群落水平上的与水分相关的响应性状对土壤水分梯度的响应。(2)与土壤水分相关的响应性状间存在何种关系?旨在探讨水分限制地区植物群落的干旱适应机制,同时也为以水分为核心的植被恢复重建提供理论依据。

## 1 研究区域和方法

### 1.1 研究区概况

研究区设置在甘肃省定西市岷口镇龙滩流域(图1),地理位置为104°27'—104°32' E, 35°43'—35°46' N, 平均海拔1900 m,属于半干旱黄土丘陵区典型草原带,草地类型多样,具有代表性。年平均气温6.8℃,极端高温达38.5℃,平均无霜期152 d,年均日照时数2052 h。年降水量386 mm,春季降水量稀少,降水主要集中在

在 7—9 月份<sup>[24]</sup>。自然植被以草本群落为主,多以禾本科 (Gramineae)、菊科 (Compositae) 和豆科 (Leguminosae) 植物为优势种,主要代表植物有针茅 (*Stipa capillata*)、缘毛鹅观草 (*Roegneria pendulina*)、赖草 (*Leymus secalinus*)、束伞亚菊 (*Ajania parviflora*)、阿尔泰狗娃花 (*Heteropappus altaicus*)、茵陈蒿 (*Artemisia capillaris*)、碱菀 (*Tripolium vulgare*)、紫苜蓿 (*Medicago sativa*)、披针叶野决明 (*Thermopsis lanceolata*)、甘肃棘豆 (*Oxytropis kansuensis*) 等。

## 1.2 样地调查

依据地形和植被分布状况设置了 30 个固定的典型草地群落样地,于 2016 年植被生长旺盛期,在设置好的每个固定样地中随机设置 4 个 1 m×1 m 的草地调查样方,调查样方内的物种组成,分别记录每个物种的高度和盖度,总共记录了 59 个植物种(全部为草本植物)。与此同时采用手持 GPS 和地质罗盘仪采集每个样地的海拔、坡位、坡向、坡度等信息。

## 1.3 植物功能性状测定

对每个固定的草地群落样地中的全部物种进行功能性状测定,每个物种测量了株高、叶长、叶宽、叶厚、叶面积、比叶面积、叶干物质含量等 7 个性状指标,其中植株高度测量做 3—5 个重复,叶性状指标做 10 个重复,具体叶片采集及功能性状测定方法参见文献<sup>[25]</sup>。

## 1.4 土壤因子的采集与测定

土壤水分于 5—10 月采用 Trime-FM 土壤水分速测仪测定,以 20 cm 为间隔对 0—180 cm 土层每半个月进行一次测量。结合天然草地植物根系分布特征,采用直径为 4 cm 的土钻分三层(0—20 cm、20—40 cm、40—60 cm)采集土样,每个样地选择 3 个样点混匀每层土样,混匀后去除土壤中的植物根系以及其他植物残体,将土样装入自封袋并做好标记带回实验室,经风干,研磨,过筛后进行分析测定。土壤 pH 采用电位法测定,土壤全碳、全氮含量采用 Vario MAX cube 元素分析仪测定,土样速效氮采用碱解扩散法测定,有机碳采用浓硫酸-重铬酸钾加热法测定。采用环刀法在群落调查的邻近位置获取未受干扰的土样,每个样地设置 3 个重复,在 105℃ 烘干至恒重,称量干重,计算土壤容重。

## 1.5 数据处理与分析

结合天然草地植物根系分布特点以及土壤元素相对应,本研究的土壤水分数据采用 0—60 cm 土层土壤有效水分年平均值,凋萎湿度依据粉粒、砂粒和有机质含量等参数用 SPAW 软件计算<sup>[26]</sup>。群落功能性状采用性状加权均值 (Community weighted mean, CWM) 表示,并使用软件 R3.5.1 中的 FD 软件包完成计算,反映群落构建中的生境过滤作用<sup>[27]</sup>。计算公式如下:

$$\text{土壤有效水分} = \text{土壤水分} - \text{凋萎湿度} \quad (1)$$

$$\text{CWM} = \sum_{i=1}^S p_i \times \text{trait}_i \quad (2)$$

式中,  $p_i$  为物种  $i$  在群落中的相对盖度,  $\text{trait}_i$  为物种  $i$  的性状特征值,  $S$  为群落中物种数。

本研究通过 Canoco 5.0 中做的  $t$ -value 双序图分析群落功能性状对土壤有效水分的响应,该图由植物群落功能性状箭头、环境因子箭头和圆圈符号等组成,专为表现群落功能性状分布与环境变量的相关关系。若群落功能性状箭头完全落入虚线围成的圆形区域中,则该性状与土壤有效水分呈显著正相关;若功能性状箭头完全落入实线围成的圆形区域中,则该性状与土壤有效水分呈显著负相关;若功能性状箭头未完全落入圆形区域中或落在圆形区域之外,则代表了该性状与土壤有效水分相关性不显著<sup>[28]</sup>。后以每个响应性状作为因变量,土壤有效水分作为自变量进行线性回归拟合,并通过 Pearson 相关系数分析响应性状间的相关性,采

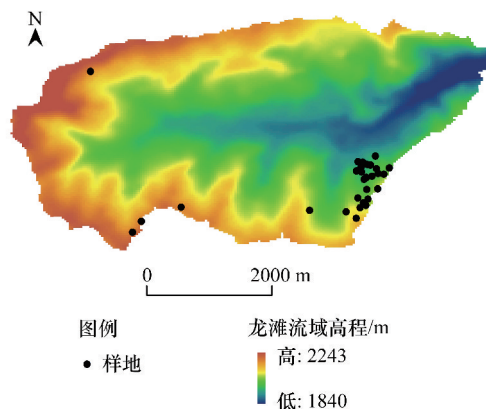


图 1 研究区采样点布设示意图

Fig.1 Sample sites in study area

用 Origin 2018 软件处理数据并绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 土壤有效水分的响应性状

本节对群落功能性状与环境因子数据做排序分析,做出以土壤有效水分为主的环境因子与群落功能性状的  $t$ -value 双序图(图 2),此图可以揭示群落功能性状与土壤有效水分的统计显著关系<sup>[28]</sup>。图 2 中显示,叶长、叶面积、比叶面积和株高与土壤有效水分显著正相关,叶厚和叶干物质含量与土壤有效水分呈显著负相关,叶宽则与土壤有效水分无显著相关关系。在此基础上,采用一般线性回归拟合群落功能性状加权均值沿土壤有效水分梯度的变化趋势,结果表明,响应性状均能显著地响应土壤有效水分的变化,叶长、叶面积、比叶面积和株高与土壤有效水分呈极显著正相关( $P < 0.01$ ),均随土壤有效水分梯度的增大而增大;叶厚与土壤有效水分负相关性显著( $P < 0.05$ ),叶干物质含量与土壤有效水分负相关性极显著( $P < 0.01$ ),两者随土壤有效水分梯度的增大而减小。其中叶干物质含量对土壤有效水分梯度的响应最为敏感( $R^2 = 0.83, P < 0.01$ )(图 3)。

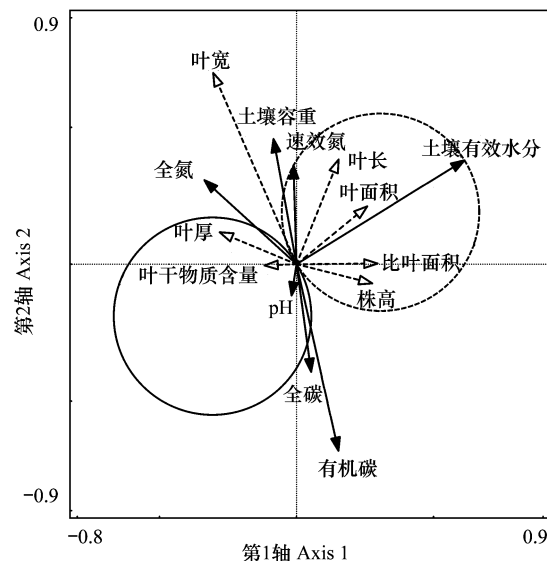


图 2 土壤有效水分与群落功能性状的  $t$ -value 双序图  
Fig.2  $t$ -value biplot interpretation on the relationship between soil available water and community functional traits

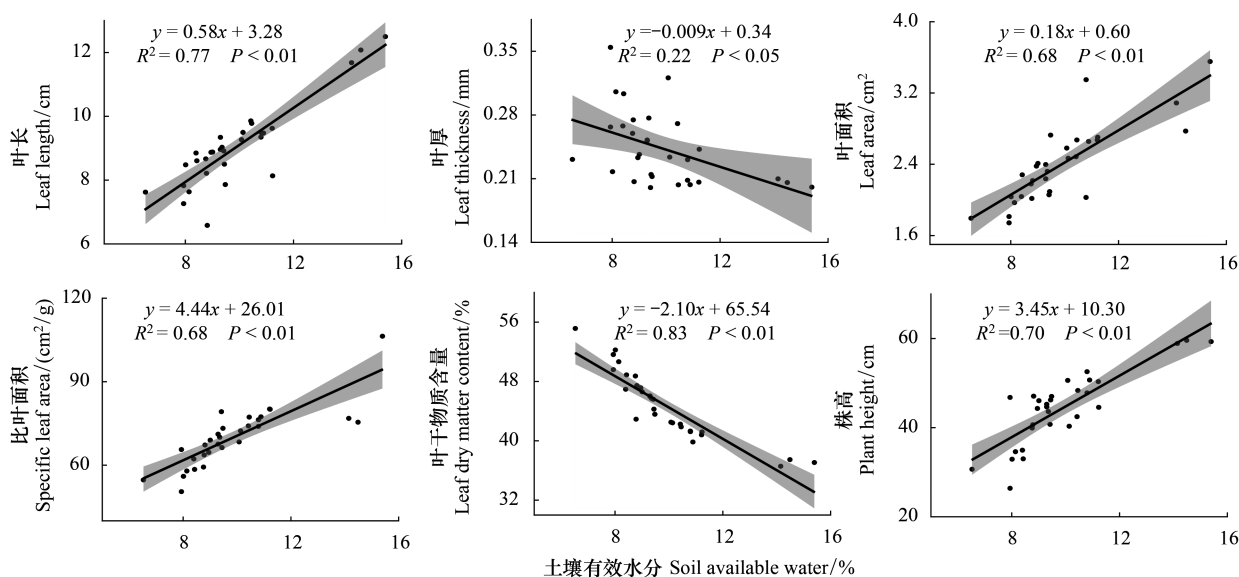


图 3 群落功能性状与土壤有效水分的关系  
Fig.3 The relationship between community functional traits and soil available water

### 2.2 响应性状间的相互关系

本节对 6 个土壤水分响应性状进行 Pearson 相关分析(表 1),结果显示,叶长与比叶面积、叶面积、株高极显著正相关,与叶干物质含量极显著负相关,与叶厚则相关性不显著;叶厚与叶面积和株高呈显著负相关,与叶干物质含量呈显著正相关,与比叶面积呈极显著的负相关;叶面积与比叶面积和株高呈极显著正相关,与叶

干物质含量呈极显著负相关;比叶面积与叶干物质含量呈极显著负相关,与株高呈极显著正相关;叶干物质含量与株高呈极显著负相关。除叶厚与叶长不是显著的相关关系外,其余功能性状间的相关关系十分显著。

表 1 响应性状群落加权均值间的相互关系

Table 1 Correlation of community weighted mean response trait value

|                                | 株高<br>Height | 叶长<br>Leaf length | 叶厚<br>Leaf thickness | 叶面积<br>Leaf area | 比叶面积<br>Specific leaf area |
|--------------------------------|--------------|-------------------|----------------------|------------------|----------------------------|
| 叶长 Leaf length                 | 0.67 **      |                   |                      |                  |                            |
| 叶厚 Leaf thickness              | -0.58 *      | -0.36             |                      |                  |                            |
| 叶面积 Leaf area                  | 0.71 **      | 0.71 **           | -0.42 *              |                  |                            |
| 比叶面积 Specific leaf area        | 0.78 **      | 0.68 **           | -0.58 **             | 0.79 **          |                            |
| 叶干物质含量 Leaf dry matter content | -0.85 **     | -0.76 **          | 0.46 *               | -0.79 **         | -0.82 **                   |

\*\* 表示相关性在 0.01 水平上显著; \* 表示相关性在 0.05 水平上显著

### 3 讨论

#### 3.1 植物功能性状对土壤水分的响应

植物功能性状决定植物的生长、存活和繁殖,在植物沿环境梯度的分布格局中起重要作用。物种、群落间形态和生理性状的分异是植物的一系列生存策略,这些策略最终体现在不同的生态系统和生物群落间沿某基础资源梯度排列,资源梯度可以是各种各样的环境因子<sup>[29]</sup>。我们之前的研究得出土壤有效水分是龙滩流域植物群落功能性状分异的决定因子,群落功能性状均值沿土壤水分梯度这条资源轴排列。基于此,本研究发现,7 个性状中,除叶宽与土壤有效水分无明显相关外,叶长、比叶面积、叶面积、株高、叶厚和叶干物质含量均与土壤有效水分呈显著性相关,可识别为草地在群落水平对土壤水分的响应性状,验证了前人的研究结论。在以水分为限制因子的干旱半干旱区<sup>[30]</sup>,沿土壤水分梯度,植物选择快速吸收水分还是更多地保存水分成为一种生存策略。水分的保存可通过高效地利用有限的水分资源或者减小水分散失的策略来实现<sup>[31]</sup>。植物通过调整叶片大小、叶厚度等性状的生物量分配方式,以提高植物对土壤水分差异的适应能力<sup>[32]</sup>,因而通常情况下,叶片、比叶面积、叶面积、叶长、株高、叶厚和叶干物质含量与土壤水分相关性显著,叶片长宽比是划分叶形的标准之一,物种的叶片形态会根据环境差异作出微小的调整,可能是叶长的变化掩盖了叶宽对土壤水分的响应,故而叶宽与土壤水分相关性不显著<sup>[33-34]</sup>。可见,植物的生长发育繁殖状况不仅取决于自身的生理特性,也是对生存环境的响应的体现。

研究植物叶片、株高等性状对土壤水分梯度的响应规律,对于探究干旱区植物碳水代谢关系和维持水分平衡的生理生态学机制意义重大<sup>[35]</sup>。本研究通过线性回归拟合方式研究了群落功能性状加权均值沿土壤有效水分梯度的变化规律,结果显示叶长、叶面积、比叶面积和株高随土壤有效水分的提高而增大;叶厚和叶干物质含量随着土壤有效水分的提高反而减小。这是植物随土壤水分变化适当地进行其功能性状调整,进而提高其生存适合度的结果<sup>[10]</sup>。在土壤水分缺乏的地区,植物为减少水分散失或者更多的保存水分,会增加叶片厚度或密度以及叶干物质含量,从而增大叶片内部水分向叶片表面扩散的距离以及阻力,并通过减小叶面积和降低比叶面积来减弱蒸腾作用<sup>[36]</sup>;还会通过限制细胞的分裂和生长,致使植物生长速度缓慢,植株变得较矮小<sup>[7]</sup>。通常情况下,在土壤水分条件好的地区,群落植物叶片较薄、叶片较大、植株长势较好、叶干物质含量较低;随着土壤水分的降低,叶片厚度逐渐增大、叶片减小、植株变得较矮,叶干物质含量提高、比叶面积降低<sup>[5]</sup>。综上,植物适应生存环境过程中随土壤水分的变化具有一定的规律性,其水分相关性状具有显著的响应特征。

#### 3.2 植物功能性状间的相关关系

植物进化过程中各性状不仅是单独发挥作用,更重要的是通过各种功能性状的协同配合,进而形成适应环境的功能性状组,植物功能性状间存在多种关联,其中最普遍的是权衡关系<sup>[37-39]</sup>。植物在适应过程中,会

通过植株、叶片和根系在功能上的权衡和协同变化,形成植物对生境的整体适应<sup>[5]</sup>。研究不同地区植物功能性状间的相关关系,有助于理解不同生境间的植物功能性状的适应策略,也有助于深入探索生态位分化和物种共存的机理机制,而且有助于了解生态系统净初级生产力和物质循环的流动和变化<sup>[29]</sup>。本文对土壤水分响应性状间相关关系的研究表明,群落水平上,除叶厚与叶长不具明显相关关系外,其余功能性状间的相关关系十分显著,这与前人的结论基本相符。如在资源丰富的区域,较大的比叶面积和较高的株高和较高的光合速率及生产率相对应,以便适应多物种共存的竞争环境<sup>[8]</sup>;在资源匮乏的区域,较小的比叶面积和较大的叶片厚度和较低的叶片含氮量相对应,以充分利用有限的资源<sup>[40]</sup>;在干旱半干旱区域,较大的叶片厚度和较小的叶面积和较低的比叶面积相对应<sup>[41]</sup>,以减小植物内部水分散失以及更多的保存水分。比叶面积和叶干物质含量负相关关系极显著,与 Garnier、Shipley、李玉霖和张晶等人的研究结论相符<sup>[42-45]</sup>。综上所述,植物通过各功能性状间的相互平衡或协同变化来调整资源利用及分配的策略,以适应特定的生境<sup>[46]</sup>。

## 4 结论

黄土高原是我国较为干旱的地区之一,也是植被生态恢复重建的重点区域之一,研究黄土高原植被群落适应土壤水分的生理生态学机制意义重大。本文研究了植被群落功能性状对土壤有效水分梯度的响应规律以及响应性状间的相关关系。得到以下结论:(1)7个性状中,除叶宽与土壤有效水分无明显相关外,叶长、叶面积、比叶面积、株高、叶厚和叶干物质含量均与土壤有效水分显著性相关,可识别为草地在群落水平对土壤水分的响应性状。(2)草地群落通过降低植株高度,减小叶长、叶面积和比叶面积,增加叶厚和叶干物质含量以适应土壤有效水分的减少;其中叶干物质含量的解释度最大,是土壤水分的最优响应性状。(3)除叶厚与叶长无显著相关外,其余功能性状均存在显著相关,说明草地群落的功能性状在土壤水分梯度上已基本形成了一个相互权衡或协同变化的功能性状组合。

## 参考文献 (References):

- [1] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(4): 178-185.
- [2] Suding K N, Lavorel S, Chapin III F S, Cornelissen J H C, Díaz S, Garnier E, Goldberg D, Hooper D U, Jackson S T, Navas M L. Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 2008, 14(5): 1125-1140.
- [3] Kleyer M, Dray S, Bello F, Lepš J, Pakeman R J, Strauss B, Thuiller W, Lavorel S. Assessing species and community functional responses to environmental gradients: which multivariate methods? *Journal of Vegetation Science*, 2012, 23(5): 805-821.
- [4] Diaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(11): 646-655.
- [5] 龚时慧, 温仲明, 施宇. 延河流域植物群落功能性状对环境梯度的响应. *生态学报*, 2011, 31(20): 6088-6097.
- [6] Roche P, Díaz-Burlinson N, Gachet S. Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: which traits are the more reliable? *Plant Ecology*, 2004, 174(1): 37-48.
- [7] 盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 梁士楚, 陆志任, 黄宇欣, 倪鸣源, 覃彩丽, 刘润红. 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. *生态学报*, 2018, 38(5): 1581-1589.
- [8] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. *生态学报*, 2005, 25(2): 304-311.
- [9] 周欣, 左小安, 赵学勇, 刘川, 吕朋. 科尔沁沙地中南部 34 种植物叶功能性状及其相互关系. *中国沙漠*, 2015, 35(6): 1489-1495.
- [10] 高景, 王金牛, 徐波, 谢雨, 贺俊东, 吴彦. 不同雪被厚度下典型高山草地早春植物叶片性状、株高及生物量分配的研究. *植物生态学报*, 2016, 40(8): 775-787.
- [11] 李东胜, 史作民, 冯秋红, 刘峰. 中国东部南北样带暖温带区柞属树种叶片形态性状对气候条件的响应. *植物生态学报*, 2013, 37(9): 793-802.
- [12] 许洛山, 黄海侠, 史青茹, 杨晓东, 周刘丽, 赵延涛, 张晴晴, 阎恩荣. 浙东常绿阔叶林植物功能性状对土壤含水量变化的响应. *植物生态学报*, 2015, 39(9): 857-866.
- [13] 胡耀升, 么旭阳, 刘艳红. 长白山不同演替阶段森林植物功能性状及其与地形因子间的关系. *生态学报*, 2014, 34(20): 5915-5924.
- [14] Lu X H, Zang R G, Huang J H. Relationships between community level functional traits of trees and seedlings during secondary succession in a tropical lowland rainforest. *PLoS One*, 2015, 10(7): e0132849.

- [15] Grime J P. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities; mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17(2): 255-260.
- [16] 焦峰, 温仲明, 李锐. 黄土高原退耕还林(草)环境效应分析. *水土保持研究*, 2005, 12(1): 26-29+78.
- [17] 王延平, 邵明安, 张兴昌. 陕北黄土区陡坡地人工植被的土壤水分生态环境. *生态学报*, 2008, 28(8): 3769-3778.
- [18] 郭忠升. 半干旱区柠条林利用土壤水分深度和耗水量. *水土保持通报*, 2009, 29(5): 69-72.
- [19] 王力, 卫三平, 吴发启. 黄土丘陵沟壑区农林草地土壤热量状况及植被生长响应——以燕沟流域为例. *生态学报*, 2009, 29(12): 6578-6588.
- [20] 温仲明, 焦峰, 李静. 黄土丘陵区纸坊沟流域植被自然演替阶段的识别与量化分析. *水土保持研究*, 2009, 16(5): 40-44.
- [21] 刘海威, 张少康, 焦峰. 黄土丘陵区不同退耕年限草地群落特征及其土壤水分养分效应. *草业学报*, 2016, 25(10): 31-39.
- [22] 张笑培, 杨改河, 胡江波, 王得祥. 不同植被恢复模式对黄土高原丘陵沟壑区土壤水分生态效应的影响. *自然资源学报*, 2008, 23(4): 635-642.
- [23] 杨士梭, 温仲明, 苗连朋, 戚德辉, 花东文. 黄土丘陵区植物功能性状对微地形变化的响应. *应用生态学报*, 2014, 25(12): 3413-3419.
- [24] 莫保儒, 蔡国军, 杨磊, 芦娟, 王子婷, 党宏忠, 王多锋, 戚建莉. 半干旱黄土区成熟柠条林地土壤水分利用及平衡特征. *生态学报*, 2013, 33(13): 4011-4020.
- [25] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter 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.
- [26] 段兴武, 谢云, 冯艳杰, 高晓飞. 东北黑土区土壤凋萎湿度研究. *水土保持学报*, 2008, 22(6): 212-216.
- [27] Ackerly D D, Cornwell W K. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 2007, 10(2): 135-145.
- [28] van Etten E. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. *Austral Ecology*, 2005, 30(4): 486-487.
- [29] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [30] 杜峰, 山仑, 梁宗锁, 谭勇. 陕北黄土丘陵区撂荒演替过程中的土壤水分效应. *自然资源学报*, 2005, 20(5): 669-678.
- [31] Markesteijn L, Poorter L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, 2009, 97(2): 311-325.
- [32] Reich P B, Cornelissen H. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum; a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [33] Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 2001, 82(2): 453-469.
- [34] Poorter L, Markesteijn L. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 2008, 40(3): 321-331.
- [35] 李群, 赵成章, 姚文秀, 王建良, 张伟涛. 张掖湿地芦苇蒸腾速率与叶性状关系对土壤水分的响应. *生态学杂志*, 2018, 37(4): 1095-1101.
- [36] Maharjan S K, Poorter L, Holmgren M, Bongers F, Wieringa J J, Hawthorne W D. Plant functional traits and the distribution of West African rain forest trees along the rainfall gradient. *Biotropica*, 2011, 43(5): 552-561.
- [37] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J H C, Falster D S, Groom P K, Hikokasa K, Lee W, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Warton D I, Westoby M. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 2005, 14(5): 411-421.
- [38] Kühner A, Kleyer M. A parsimonious combination of functional traits predicting plant response to disturbance and soil fertility. *Journal of Vegetation Science*, 2008, 19(5): 681-692.
- [39] Soliveres S, Maestre F T, Bowker M A, Torices R, Quero J L, García-Gómez M, Cabrera O, Cea A, Coaguila D, Eldridge D J, Espinosa C I, Hemmings F, Moneris J J, Tighe M, Delgado-Baquerizo M, Escolar C, García-Palacios P, Gozalo B, Ochoa V, Blones J, Derak M, Ghiloufi W, Gutiérrez J R, Hernández R M, Noumi Z. Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2014, 16(4): 164-173.
- [40] Bernard-Verdier M, Navas M L, Vellend M, Violle C, Fayolle A, Garnier E. Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1422-1433.
- [41] 赵新风, 徐海量, 张鹏, 张青青. 养分与水分添加对荒漠草地植物钠猪毛菜功能性状的影响. *植物生态学报*, 2014, 38(2): 134-146.
- [42] Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelot P, Ducout B, Roumet C, Navas M L. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 2001, 152(1): 69-83.
- [43] Shipley B, Vu T T. Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist*, 2002, 153(2): 359-364.
- [44] Li Y L, Johnson D A, Su Y Z, Cui J Y, Zhang T H. Specific leaf area and leaf dry matter content of plants growing in sand dunes. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 2005, 46(2): 127-134.
- [45] 张晶, 左小安, 吕朋, 岳喜元, 张婧. 科尔沁沙地典型草地植物功能性状及其相互关系. *干旱区研究*, 2018, 35(1): 137-143.
- [46] 李西良, 刘志英, 侯向阳, 吴新宏, 王珍, 胡静, 武自念. 放牧对草原植物功能性状及其权衡关系的调控. *植物学报*, 2015, 50(2): 159-170.