

DOI: 10.5846/stxb202110092802

张睿, 刘华民, 寇欣, 徐智超, 于晓雯, 曹晓霏, 温璐, 马林芊, 王立新. 内蒙古高原湖滨湿地优势植物功能性状特征及其适应性. 生态学报, 2022, 42(19): 7773-7784.

Zhang R, Liu H M, Kou X, Xu Z C, Yu X W, Cao X A, Wen L, Ma L Q, Wang L X. Functional traits of dominant plants and their adaptations in lakeshore wetlands of the Inner Mongolia Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(19): 7773-7784.

# 内蒙古高原湖滨湿地优势植物功能性状特征及其适应性

张睿<sup>1</sup>, 刘华民<sup>1,2,3</sup>, 寇欣<sup>1</sup>, 徐智超<sup>1</sup>, 于晓雯<sup>1</sup>, 曹晓霏<sup>1</sup>, 温璐<sup>1,2,3</sup>, 马林芊<sup>1,2,3</sup>, 王立新<sup>1,2,3,\*</sup>

1 内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021

2 草原生态安全省部共建协同创新中心, 呼和浩特 010021

3 蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室, 呼和浩特 010021

**摘要:**受人类活动和气候变化的影响, 湖泊湖滨带退化速度显著加快。植物功能性状的方法可以量化植物特征, 预测植物对外界环境干扰的反应, 有助于理解退化湖滨带湿地植物应对环境变化所表现出的适应机制, 对湖泊湖滨带生态系统植被的恢复与重建具有重要意义。在内蒙古高原典型湖泊湖滨带选取芦苇 (*Phragmites australis*)、赖草 (*Leymus secalinus*)、毛茛 (*Ranunculus japonicus*)、鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina*)、碱蓬 (*Suaeda glauca*)、盐角草 (*Salicornia europaea*) 和拂子茅 (*Calamagrostis epigeios*) 7 种优势植物的叶片和根系作为研究对象, 对不同湿地植物的 11 种功能性状变化规律及其与环境因子的关系进行研究。旨在探究环境变化影响下湖滨带湿地植物的物种分布和功能性状的差异, 以及湿地植物在不同湖滨带湿地生境下的适应策略。在评估植物功能性状差异基础上, 采用环境矩阵连接性状矩阵 (RLQ) 结合第四角分析 (Fourth-Corner) 的方法分析环境因子对植物功能性状的影响。结果表明, 内蒙古湖滨带湿地中 7 种优势植物为了适应不同的环境的影响, 植物的功能性状均产生不同程度的种间与种内变异, 在湖滨带湿地中植物的植株高度、叶片碳含量、叶片氮含量、叶片碳氮比、比根长、根组织密度、根氮含量对环境变化的响应比较敏感, 土壤 pH 与叶片干物质含量呈显著负相关; 土壤盐分与植株高度、叶片碳含量和叶碳氮比显著负相关, 与叶片氮含量、根组织密度显著正相关; 土壤的总氮含量与植株高度显著正相关, 与比根长显著负相关; 土壤碳氮比与植株高度和叶片碳含量显著负相关, 与植物比根长显著正相关; 土壤容重与根氮含量显著负相关。研究表明内蒙古高原湖滨带湿地植物的功能性状受环境的作用强烈, 植物采取了不同的性状策略来适应环境。

**关键词:**湿地; 植物功能性状; 土壤因子

## Functional traits of dominant plants and their adaptations in lakeshore wetlands of the Inner Mongolia Plateau

ZHANG Rui<sup>1</sup>, LIU Huamin<sup>1,2,3</sup>, KOU Xin<sup>1</sup>, XU Zhichao<sup>1</sup>, YU Xiaowen<sup>1</sup>, CAO Xiaofei<sup>1</sup>, WEN Lu<sup>1,2,3</sup>, MA Linqian<sup>1,2,3</sup>, WANG Lixin<sup>1,2,3,\*</sup>

1 College of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China

2 Collaborative Innovation Center for Grassland Ecological Security (Jointly Supported by the Ministry of Education of China and Inner Mongolia Autonomous Region), Hohhot 010021, China

3 Ministry of Education Key Laboratory of Ecology and Resource Use of the Mongolian Plateau, Hohhot 010021, China

**Abstract:** The rate of degradation of lakeshore zones has been greatly accelerated by human activities and climate change.

**基金项目:**国家自然科学基金项目 (32160279, 31960249, 3211101852); 内蒙古科技重大专项项目 (2021ZD0011)

**收稿日期:** 2021-10-09; **网络出版日期:** 2022-05-24

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: Lxwimu@foxmail.com

The method of plant functional traits can quantify plant characteristics and predict plants responses to externally environmental disturbances, and this method can help us understand the adaptive mechanisms of degraded lakeshore wetland plants in response to environmental changes, which is important for the restoration and reconstruction of lakeshore wetland ecosystem vegetation. In this paper, the leaves and roots of seven dominant plants, *Phragmites australis*, *Leymus secalinus*, *Ranunculus japonicus*, *Potentilla anserina*, *Suaeda glauca*, *Salicornia europaea* and *Calamagrostis epigeios*, were selected in the lakeside wetlands of typical lakes on the Inner Mongolia Plateau to study the change patterns of 11 functional traits of different wetland plants and their relationships with environmental factors. The aim is to investigate the differences in species distribution and functional traits of wetland plants in the lakeshore zone under the influence of environmental changes, and the adaptation strategies of wetland plants in different lakeshore wetland habitats. Based on the assessment of interspecific and intraspecific variation in plant functional trait, the effect of environmental factors on plant functional traits was analyzed using RLQ combined with Fourth-Corner analysis. The results showed that the functional traits of the seven dominant plant species in the lakeshore zone wetlands of the Inner Mongolia produced different degrees of interspecific and intraspecific variation in order to adapt to different environmental influences, and the plant height, leaf carbon concentration, leaf nitrogen concentration, leaf carbon to nitrogen ratio, specific root length, root tissue density and root nitrogen content of the plants in the lakeshore zone wetlands were sensitive to the environmental changes. In the lakeshore zone wetland environment, soil pH was negatively correlated with leaf dry matter content; soil salinity was negatively correlated with plant height, leaf carbon concentration and leaf carbon to nitrogen ratio, while positively correlated with leaf nitrogen concentration and root tissue density; soil nitrogen concentration was positively correlated with plant height and negatively correlated with root length; soil carbon to nitrogen ratio was negatively correlated with plant height and leaf carbon concentration, but positively correlated with root length; soil bulk density was negatively correlated with root nitrogen concentration. This study shows that the functional traits of wetland plants in the lakeshore zone of the Inner Mongolia Plateau are strongly influenced by the environment, and lakeshore zone plants have adopted different trait strategies to adapt to their environment.

**Key Words:** wetlands; plant functional traits; soil factor

植物功能性状是影响植物体表现或适应性的一系列形态、生化、生理、结构、物候特征属性<sup>[1]</sup>。植物的功能性状可以进一步反映植物的养分权衡方式以及生存和适应策略<sup>[2]</sup>。如植株高度决定植物对光的竞争能力,株高的物种会影响周围较矮植物的光获得性<sup>[3-4]</sup>,叶片的形态特征可以指示植物在水分利用效率、生长模式和养分利用等方面的策略<sup>[5]</sup>,叶片碳和氮浓度反映了叶片的结构和光合能力,并且与光合速率、叶片寿命和分解速率相关<sup>[6-7]</sup>。植物根部是植物个体互相竞争基质资源的主要器官<sup>[8]</sup>,Comas 和 Eissenstat 发现生长速度较快的物种具有较高的比根长和较细的根径<sup>[9]</sup>。基于性状的研究方法,可以应用于群落生态学的不同研究领域。植物性状对于预测植物的生长、存活和繁殖非常重要。

近年来,植物对环境响应和适应策略的研究一直是生态学研究的热点问题,普遍认为利用植物的功能性状是一种解决植物-植物和植物-环境相互作用复杂网络的方法,而不是普通的依赖于它们的分类学特性<sup>[10]</sup>。植物功能性状的研究有助于了解植物在不同环境中的生存策略和表现<sup>[11]</sup>。由于植物对环境梯度的适应性和可塑性,不同植物的功能性状存在很大的差异,物种自身可以通过调整形态和生理特性来减轻环境压力和增加对有限资源的获取,增强其对环境的适应能力,进而提高自身的适合度<sup>[12-13]</sup>。植物功能性状的变异体现了植物对各种环境因素的反馈<sup>[14-17]</sup>。例如,在 Andalusian 地区对 74 种木本植物 13 个不同功能维度的性状进行了测定,发现湿润地带的群落以叶大小、比叶面积、比根长、株高和植物盖度值高的物种为主,相反,干旱和半干旱灌丛以树干密度和根干物质含量值高的物种为主,干旱灌丛的叶片干物质含量最低,叶片氮浓度最高<sup>[18]</sup>。对北极地区气候和植物响应的实验表明;土壤肥力对植物叶片、化学计量性状都有影响,禾草型植物

对土壤肥力的反应最为敏感<sup>[19]</sup>。Grewell 等研究入侵草本植物互花米草在盐分胁迫下的潜在表型可塑性和功能性状反应实验中发现,测量的 21 种叶片化学、色素、形态和生理性状中有 15 种性状都表达了对盐分的可塑性响应<sup>[20]</sup>。

湖泊湖滨带属于水陆生态交错带,是湖泊水生态系统与陆地生态系统间重要的过渡带<sup>[21]</sup>。湖滨带湿地环境与人类的生存、繁衍和发展息息相关<sup>[22-23]</sup>,是地球上最为脆弱的湿地系统之一。近年来,受人类活动和气候变化的影响<sup>[24]</sup>,内蒙古高原干旱半干旱区湖泊面积显著减小,退水后湖滨带的盐渍化加重,进而导致湖滨带退化速度大大加快,湖滨带的空间异质性发生变化,植物群落进一步改变<sup>[21,25]</sup>。采用植物功能性状的方法可以量化植物特征,预测植物对外界环境干扰的反应,通过植物功能性状的方法有助于理解退化湖滨带湿地植物应对环境变化所表现出的适应机制<sup>[26-27]</sup>,对湖泊湖滨带湿地生态系统植被的恢复与重建具有重要意义。因此,在本研究中选择了内蒙古高原呼伦湖、岱海、乌梁素海和查干淖尔四个湖面明显萎缩的湖泊湖滨带湿地作为研究区,分析湖滨带湿地 7 种优势植物的 11 种功能性状差异和变化规律,探讨环境变化对高原湖泊湖滨带湿地环境中植物分布和功能性状差异的影响效应,进一步了解湖滨带湿地植物的潜在适应策略。

### 1 研究区概况与研究方法

#### 1.1 研究区概况

本研究在内蒙古高原四个典型湖泊湖滨带中进行,共设置了 61 个采样点,即呼伦湖(HLH,  $n = 10$ )、岱海(DH,  $n = 34$ )、乌梁素海(WLSH,  $n = 11$ )和查干淖尔(CGNE,  $n = 6$ ) (图 1)。呼伦湖位于呼伦贝尔市新巴尔虎右旗、新巴尔虎左旗和满洲里市,地理坐标为东经 117°00'—117°41',北纬 48°30'—49°20',是中国第四大淡水湖;岱海位于乌兰察布市凉城县境内,地理坐标为东经 112°16'—112°59',北纬 40°11'—40°48',属于内蒙古自治区三大内陆湖之一;乌梁素海位于巴彦淖尔市乌拉特前旗境内,地理坐标为东经 106°09'—109°53',北纬

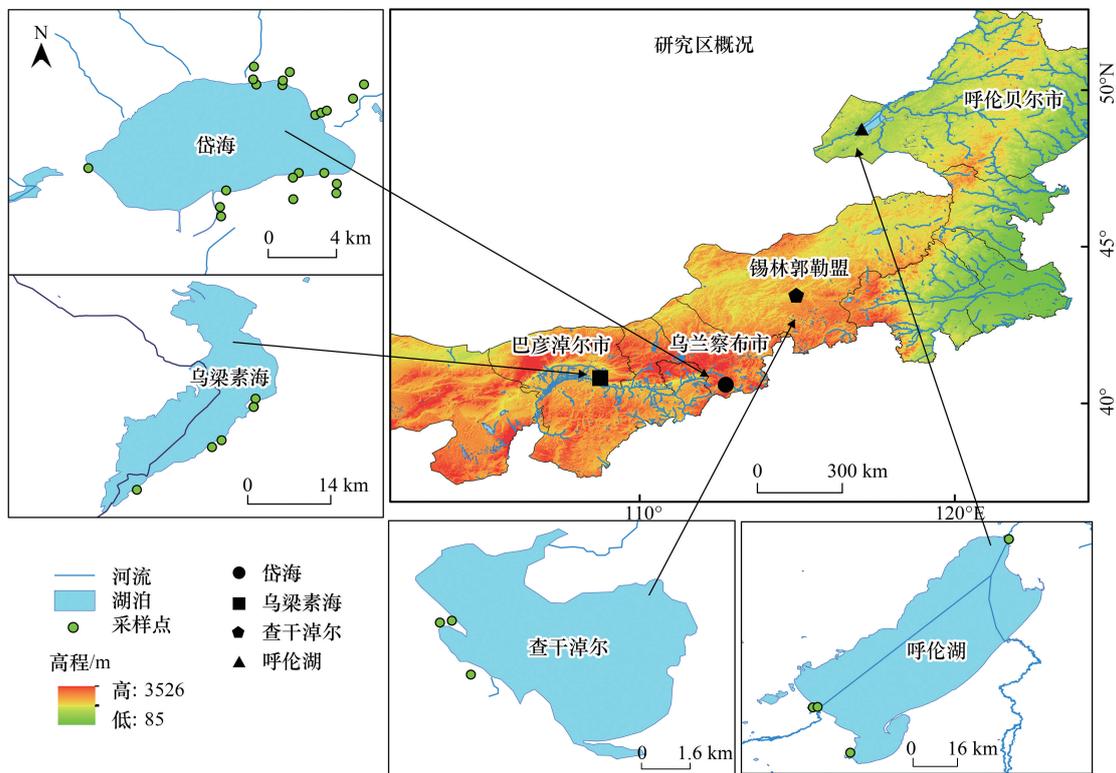


图 1 研究区分布图与采样点信息

Fig.1 Distribution map of study area and information of sampling points

40°09′—41°15′,是地球同纬度和黄河流域最大的湖泊湿地;查干淖尔位于锡林郭勒盟阿巴嘎旗境内,处于浑善达克沙地的北部边缘,地理坐标为东经 114°59′—115°02′,北纬 43°25′—43°28′,湖水呈碱性。四个湖泊湖滨湿地均位于中温带大陆性气候区,具有广阔的湖滨带岸线带,在湖泊湖滨带小尺度范围内存在相似的植被梯度,即沿湖滨带由湖向外延伸,分别为湖床裸地、盐化草甸与禾草型湿草甸(图 2)。



图 2 湖滨湿地生态系统群落类型

Fig.2 Community Types of Lakeside Wetland Ecosystem

## 1.2 研究方法

在 2019、2020 年 7—8 月,采用样方法对湖滨湿地生态系统进行植物群落调查,沿湖滨带湖向外延伸,分别在盐碱湿地和禾草型湿地按不同的群落类型布置采样点,每个采样点的样方面积为 10 m × 10 m,沿对角线设置 3 个 1 m × 1 m 的小样方进行样方调查。根据植物群落调查结果得到各样地物种的分盖度,选取样地内的优势物种,即芦苇 (*Phragmites australis*)、赖草 (*Leymus secalinus*)、毛茛 (*Ranunculus japonicus*)、鹅绒委陵菜 (*Potentilla anserina*)、碱蓬 (*Suaeda glauca*)、盐角草 (*Salicornia europaea*) 和拂子茅 (*Calamagrostis epigeios*)。对各样地所选择的优势物种进行植物功能性状的测定<sup>[28]</sup>。

### 1.2.1 植物样品采集与功能性状测定

在样方内选取健康、长势良好且无病虫害优势物种的完整植株作为获取植物功能性状指标的植物样品。采用 S 型多点混合采样方法采集某一物种的混合样品<sup>[29]</sup>,每个物种选取 5—10 植株,用卷尺现场测量植株高度,在每株植物根部挖取与根系连接的土块,小心清理掉根表面的土壤和杂质,取土块时保持地上部分与地下根系的连结,并保持每一支植株根系构型完整,将取出的完整植株放入装有冰块的冷贮藏箱内 (<5℃),迅速运回实验室处理。挑选植株上 5—10 片完整、干净、没有病虫害的叶片和构型完整的根部,并使用 Epson Perfection V850 Pro 扫描仪进行图像信息获取。将获取的图像信息用 Adobe Photoshop 19.1.4 预处理,植物功能性状数据通过表 1 方法测量及计算<sup>[30]</sup>。

### 1.2.2 土壤样品采集及测定

在进行植物群落调查的样方内,利用土钻在每个样方沿对角线 3 个点钻取 0—30 cm 的土壤样品,在土壤取样边缘挖 30 cm 的土壤剖面进行剖面取样。采用烘干法 (105℃, 24 h) 测定土壤容重 ( $\text{g}/\text{cm}^3$ ) 和土壤含水量 (%),在水土比为 1:5 的条件下,使用电导率仪测定静置后土壤上部悬浮液电导率 (Soil conductivity,  $\mu\text{S}/\text{cm}$ ),使用土壤电导率反映土壤盐分的实际状况,将烘干后土壤过 100 目筛,应用元素分析仪测定土壤碳含量 ( $\text{mg}/\text{g}$ ) 和土壤氮含量 ( $\text{mg}/\text{g}$ )<sup>[31]</sup>。

表 1 植物功能性状测量及计算方法

Table 1 Measurement and calculation method of plant functional traits

植物功能性状计算方式 Calculation methods of plant functional traits	单位 Unit	测量及计算方式 Measurement and calculation
叶面积 Leaf area	mm <sup>2</sup>	植物叶片图像用 ImageJ (Version 1.52) 软件计算
叶片干重 Leaf dry weight	g	60℃ 的烘箱烘干叶片 72 h, 电子天平称取叶片干重
饱和叶片鲜重 Saturated leaf fresh weight	g	叶片装入自封袋, 加水浸湿, 保持 12 h 以上, 吸掉多余水分, 电子天平称取叶片重量
比叶面积 Specific leaf area	mm <sup>2</sup> /mg	比叶面积 = 叶面积 (mm <sup>2</sup> ) / 叶片干重 (mg)
叶片干物质含量 Leaf dry matter content		叶片干物质含量 = 叶片干重 (g) / 饱和叶片鲜重 (g)
叶片碳含量 Leaf carbon concentration	mg/g	烘干后的叶片进行粉碎, 元素分析仪 vario EL 测定
叶片氮含量 Leaf nitrogen concentration	mg/g	烘干后的叶片进行粉碎, 元素分析仪 vario EL 测定
叶片碳氮比值 Leaf carbon to nitrogen ratio		叶片碳含量 / 叶片氮含量
根长 Root length	mm	植物根系图像 WinRHIZO Pro 2012b 软件计算
根体积 Root volume	mm <sup>3</sup>	植物根系图像 WinRHIZO Pro 2012b 软件计算
根干重 Root dry weight	g	60℃ 的烘箱烘干根系 72 h, 电子天平称取根干重
比根长 Specific root length	cm/g	比根长 = 根长 (m) / 根干重 (g)
根组织密度 Root tissue density	mg/mm <sup>3</sup>	根组织密度 = 根干重 (g) / 根体积 (mm <sup>3</sup> )
根碳含量 Root carbon concentration	mg/g	烘干后的根系进行粉碎, 元素分析仪 vario EL 测定
根氮含量 Root nitrogen concentration	mg/g	烘干后的根系进行粉碎, 元素分析仪 vario EL 测定
根碳氮比值 Root carbon to nitrogen ratio		根碳含量 / 根氮含量

### 1.3 数据分析

使用 Microsoft Excel 2010 软件进行数据整理, 对每一物种性状变量均在样方水平上取平均值, 利用变异系数 (CV) 计算物种功能性状的变异程度。使用 R 软件进行数据分析, Shapiro 检验进行正态分布检验, Levene 检验进行方差齐性检验, 设显著性水平为  $P=0.05$ , 采用单因素方差分析 (one-way ANOVA), 多重比较 Scheffe 检验评估不同植物功能性状差异。环境矩阵连接性状矩阵 (RLQ) 结合第四角分析 (Fourth-Corner) 的方法将样方矩阵、环境变量和植物功能性状矩阵三种数据集组合成一个可描述性状—环境关联的矩阵, 进而确定物种丰度关联的环境梯度与物种性状之间的关系<sup>[32]</sup>。在 R 语言中分别进行样方、环境因子与植物功能性状三个数据集的单独排序, 通过 CA 对样方数据处理, 通过 PCA 对环境因子和植物功能性状定量属性数据进行处理, 通过 ade4 包中的 rlq 函数计算样方、环境因子与植物功能性状三个数据集的协方差分析获得排序坐标, 在“模型 6”两项检验产生组合,  $P$  值 = 0.001, 拒绝零假设。将相同数据进行第四角分析, 进行双变量检验, 采用假发现率 (FDR) 方法进行  $P$  值校正。使用 R 语言中的 ggplot2 包作图。

## 2 结果与分析

### 2.1 湖滨带湿地土壤理化特征

岱海、乌梁素海、呼伦湖、查干淖尔湖滨带 61 个样地的土壤理化性质特征如表 2 所示, 所布样点土壤 pH 的变化范围由 7.92—10.10, 土壤电导率变化范围从 73.08—2832.67  $\mu\text{S}/\text{cm}$ , 土壤含水率的变化范围由 1.76%—54.96%, 土壤容重变化范围为 0.96—1.70  $\text{g}/\text{cm}^3$ , 土壤碳 (C)、氮 (N) 含量分别为 0.46—4.74  $\text{mg}/\text{g}$ 、0.010—0.18  $\text{mg}/\text{g}$ 。

### 2.2 湖滨带湿地植物功能性状特征

内蒙古湖滨带湿地的 7 种优势植物的性状总特征如图 3 所示, 芦苇、赖草和拂子茅的植株高度与其它物种具有显著性差异 ( $P<0.05$ ), 芦苇的植株高度种内差异最大; 毛茛的比叶面积显著高于其它物种 ( $P<0.05$ ), 芦苇和毛茛的比叶面积种内差异较大; 碱蓬的叶片干物质含量显著低于其它物种 ( $P<0.05$ ), 拂子茅的叶片干物质含量种内差异最大; 盐角草和碱蓬的叶片碳含量均显著低于其它物种 ( $P<0.05$ ); 芦苇的叶片氮含量显著

高于其它物种 ( $P < 0.05$ ), 碱蓬的叶片氮含量种内差异最大; 拂子茅的叶碳氮比显著高于其它物种 ( $P < 0.05$ ), 碱蓬的叶碳氮比种内差异最大; 在根系有关的植物性状中, 芦苇与拂子茅的比根长显著低于其他物种 ( $P < 0.05$ ), 但是芦苇的比根长种内差异远大于拂子茅的种内差异; 7 种优势植物的根组织密度没有显著性差异, 在有关根系化学计量的性状中, 芦苇与鹅绒委陵菜的根碳含量显著高于其它物种 ( $P < 0.05$ ), 并且芦苇与鹅绒委陵菜的根碳含量种内差异处于较低水平; 对于根氮含量来说, 碱蓬和毛茛显著高于其他物种 ( $P < 0.05$ ), 芦苇的根氮含量种内差异最大; 芦苇的根碳氮比值显著高于其他物种 ( $P < 0.05$ ), 并且具有最大的种内差异。

表 2 湖滨带湿地土壤理化性质特征

Table 2 General characteristics of physical and chemical properties of wetland soil in lakeside zone

土壤理化因子 Soil physical and chemical factors	平均值±标准差 Mean±SD	最大值 Maximum	最小值 Minimum	变异系数 Coefficient of variation/%
pH	8.84±0.43	10.10	7.92	4.87
土壤电导率 Soil conductivity/ ( $\mu\text{S}/\text{cm}$ )	627.62±703.90	2832.67	73.08	112.15
土壤含水率 Soil moisture content/%	24.69±11.61	54.69	1.76	47.00
土壤容重 Soil bulk density/ ( $\text{g}/\text{cm}^3$ )	1.4±0.17	1.70	0.96	11.87
土壤碳含量 Soil carbon concentration/ ( $\text{mg}/\text{g}$ )	1.40±0.80	4.74	0.46	57.18
土壤氮含量 Soil nitrogen concentration / ( $\text{mg}/\text{g}$ )	0.066±0.041	0.18	0.010	63.09
土壤碳氮比 Soil carbon to nitrogen ratio	29.66±21.22	130.89	10.96	71.54

### 2.3 湖滨带湿地植物功能性状 RLQ 分析结果

RLQ 分析结果显示 (图 4), RLQ 第一轴左 (负) 部分展示的物种是碱蓬、盐角草和毛茛, 碱蓬主要集中于图的左上部分, 其分布主要与土壤的电导率和土壤含水率有关, 具有较高叶片氮含量、根氮含量和根组织密度。盐角草集中分布于图的左下, 与土壤的碳氮比、土壤容重和土壤 pH 有关, 具有较高的比根长。毛茛的分布主要靠近于第一轴的负半轴, 其生存于土壤氮含量匮乏的地区, 毛茛的叶片碳含量较低。赖草和鹅绒委陵菜的分布主要集中于图的原点附近, 部分偏向于第二轴右侧, 主要存在于较低土壤电导率和土壤含水率的地区, 植物性状表现为高的叶碳氮比和根碳氮比。芦苇的分布非常广, 整体上生长于低土壤电导率、土壤碳氮比和土壤 pH 的地方, 芦苇性状主要体现为比根长较低, 如图所示存在着部分的芦苇分布于图的左上方, 主要生长在高的土壤电导率和土壤含水率的地方, 具有高的叶片氮含量、根氮含量和低的植株高度, 其余部分的芦苇存在于第二轴的右侧, 其生境的土壤具有高的氮含量和碳含量, 植物性状上表现为植株高大, 存在着更大的比叶面积、叶片碳含量和根碳含量。拂子茅主要集中在图的右下方, 生长在低土壤的电导率和土壤含水率的地区, 具有较高的叶碳氮比和根碳氮比。

### 2.4 湖滨带湿地植物功能性状 Fourth-Corner 分析结果

通过 Fourth-Corner 分析, 植物功能性状与环境因子有显著的相关性 (图 5)。土壤 pH 与叶片干物质含量显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 土壤电导率与植株高度、叶片碳含量和叶碳氮比显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 与叶片氮含量、根组织密度显著正相关 ( $P < 0.05$ ); 土壤的总氮含量与植株高度显著正相关, 与比根长显著负相关 ( $P < 0.05$ ); 土壤碳氮比与植株高度和叶片碳含量显著负相关 ( $P < 0.05$ ), 与植物比根长显著正相关 ( $P < 0.05$ ); 土壤容重与根氮含量显著负相关 ( $P < 0.05$ )。

## 3 讨论

植物自身通过调整性状特性, 增强自身对环境的适应能力, 是植物生存策略变化的体现。在区域尺度上, 环境过滤作用对物种库的筛选具有重要的影响<sup>[33-34]</sup>, 环境像是重复叠在一起的筛子, 把区域物种库中适应这种环境的物种筛选过滤并保存下来, 并且可以将不适应环境的物种筛除出去<sup>[35]</sup>。环境过滤作用一方面筛选出与环境条件相适应的具有相似功能性状的物种, 另一方面, 同种植物个体为了适应环境, 植物依靠不同性状

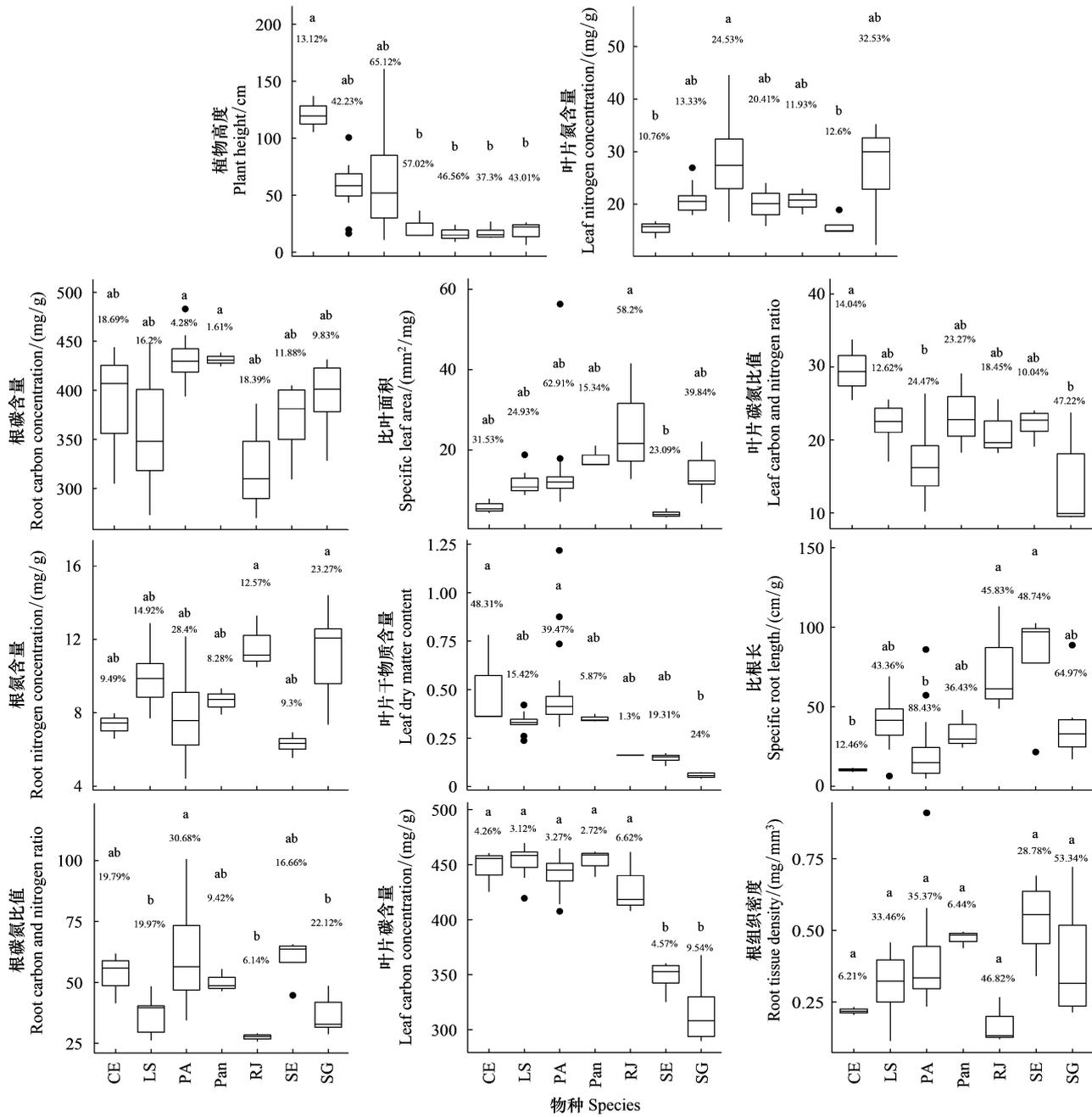


图 3 湖泊湖滨带湿地植物功能性状特征

Fig.3 Species characteristics of functional traits of wetland plants in the lakeside zone

CE: 拂子茅 *Calamagrostis epigeios*; LS: 赖草 *Leymus secalinus*; PA: 芦苇 *Phragmites australis*; Pan: 鹅绒委陵菜 *Potentilla anserina*; RJ: 毛茛 *Ranunculus japonicus*; SE: 盐角草 *Salicornia europaea*; SG: 碱蓬 *Suaeda glauca*; 不同小写字母表示不同物种间差异显著 ( $P < 0.05$ ), 图上百分比数据表示物种的变异系数

组合的改变来适应环境的变化<sup>[36]</sup>, 导致物种发生相适应的种内变异。研究中发现内蒙古高原的四个湖泊湖滨带环境因子具有明显的差异(表 2), 土壤性质的多样化及异质性影响植物群落组成和植物功能性状<sup>[37]</sup>, 湖滨带湿地生态系统中 7 种植物功能性状均存在明显的差异(图 3)。碱蓬和盐角草是典型的盐生植物, 依靠自身独特的耐盐碱机理来适应盐碱的生存环境<sup>[38]</sup>, 内蒙古湖滨带湿地中的碱蓬分布主要与土壤盐分和土壤含水量有关, 盐角草的分布与土壤碳氮比和土壤 pH 有关, 较高土壤含水量和盐渍化程度易对植物形成盐胁迫,

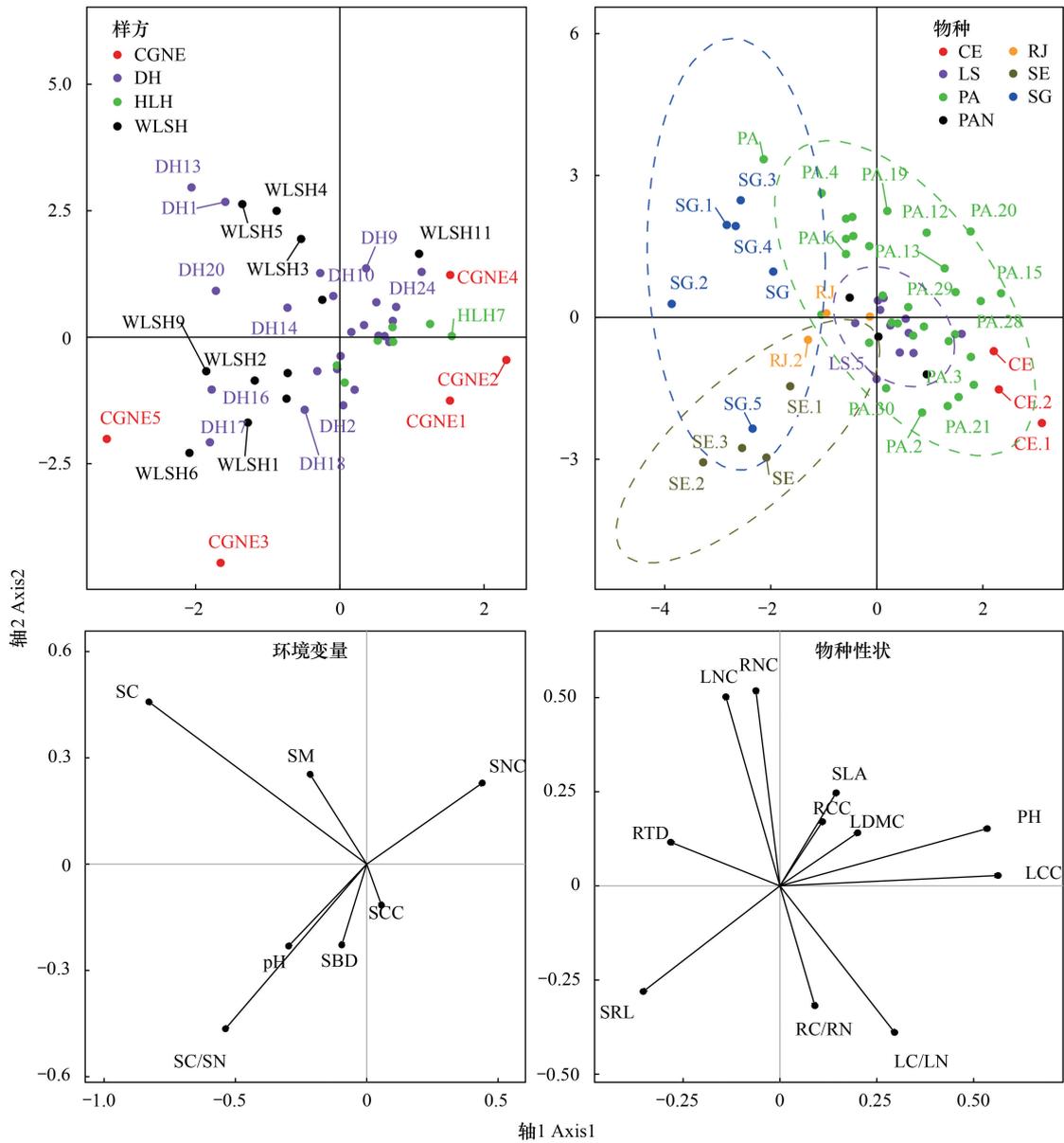


图4 湖滨带湿地植物的环境矩阵连接性状矩阵(RLQ)分析结果

Fig.4 Results of RLQ analysis of wetland plants in the lakeshore zone

DH:岱海 Daihai Lake; WLSH: 乌梁素海 In Wuliangsohai; CGNE: 查干淖尔 Chagan Nur; HLH: 呼伦湖 Hulun Lake; CE: 拂子茅 *Calamagrostis epigeios*; LS: 赖草 *Leymus secalinus*; PA: 芦苇 *Phragmites australis*; Pan: 鹅绒委陵菜 *Potentilla anserina*; RJ: 毛茛 *Ranunculus japonicus*; SE: 盐角草 *Salicornia europaea*; SG: 碱蓬 *Suaeda glauca*; pH: 土壤酸碱度 soil pH; SC: 土壤电导率 soil conductivity; SM: 土壤含水率 soil moisture content; SBD: 土壤容重 soil bulk density; SCC: 土壤碳含量 soil carbon concentration; SNC: 土壤氮含量 soil nitrogen concentration; SC/SN: 土壤碳氮比 soil carbon to nitrogen ratio; PH: 植株高度 plant height; SLA: 比叶面积 specific leaf area; LDMC: 叶片干物质含量 leaf dry matter content; LCC: 叶片碳含量 leaf carbon concentration; LNC: 叶片氮含量 leaf nitrogen concentration; LC/LN: 叶片碳氮比值 leaf carbon to nitrogen ratio; SRL: 比根长 specific root length; RTD: 根组织密度 root tissue density; RCC: 根碳含量 root carbon concentration; RNC: 根氮含量 root nitrogen concentration; RC/RN: 根碳氮比值 root carbon to nitrogen ratio; 样方坐标表示哪些样方之间在物种组成上具有相似性,物种坐标表示物种的分布特征,环境变量和物种性状图表示变量对 RLQ 排序空间的贡献,相关性高的变量箭头方向趋于一致,箭头长度代表了变量对排序的贡献程度

盐胁迫会造成植物的生理性干旱,影响着植物的生长发育<sup>[39]</sup>。在湖滨带湿地环境中碱蓬的性状主要表现为较高叶片氮含量、根氮含量和根组织密度。植物的叶片是进行光合作用的场所,碱蓬通过相对较高的叶片氮含量,提高自身光合作用的能力<sup>[40]</sup>。在地下部分,发达的根组织密度则提高了碱蓬的根部从氮贫瘠的土壤中

	pH	SC	SNC	SCC	SC/SN	SM	SBD
pH		-0.32	0.35		-0.34		
LDMC	-0.31						
SLA							
LNC		0.36					
LCC		-0.54			-0.39		
LC/LN		-0.45					
SRL			-0.41		0.30		
RTD		0.30					
RNC							-0.29
RCC							
RC/RN							

图 5 假发现率(FDR)方法进行  $P$  值校正的第四角方法检验结果Fig.5 FDR method for  $P$ -value correction test results of the fourth corner method

$P=0.05$  显著水平,显著正相关表示为红色,显著负相关表示为蓝色,数字表示为相关性系数

获取养分的速率(图 4)。此外盐角草的资源权衡方式主要体现为向地下投资,研究发现根系对盐胁迫的敏感程度高于地上部分,高盐胁迫下根系吸收养分能力严重降低<sup>[41]</sup>,盐角草比根长较大,自身的资源向地下部分倾斜,依靠发达的根系在贫瘠的土壤中进行资源的获取,进而适应高盐碱环境。内蒙古高原湖滨带湿地生长的毛茛主要存在于土壤氮含量匮乏的地区(图 4),毛茛的性状特征主要表现在比叶面积和比根长要显著高于其他物种水平,以往的研究表明,植物的比叶面积随着光照强度的降低而增加<sup>[42]</sup>,由于毛茛的植株高度显著低于湖滨带禾草类的物种,对于光捕获能力较差,长时间处于遮阴条件下,毛茛只有依靠大的比叶面积增大叶片的捕光面积,适应在弱光的环境中生存。赖草和鹅绒委陵菜两种湖滨带常见的植物主要存在于低土壤盐分和土壤含水率的地区,两者的种内变异均处于较低水平,分布比较集中,性状特征主要表现出高的叶碳氮比和根碳氮比。一般来说,在养分贫瘠环境中,维持高碳氮比有助于植物提高养分利用效率从而优先保证植物生存<sup>[43]</sup>。芦苇在湖滨带中的分布非常广,种内差异最大(图 3),生态位相对于内蒙古高原湖滨带其他植物较宽。部分芦苇生长在土壤盐分和土壤含水率高的湿地环境中,属于一种盐生芦苇,芦苇的耐盐的能力是其在长期的盐渍土壤条件下,同化环境条件形成的<sup>[44]</sup>,由于长期受到盐碱的胁迫,盐生芦苇的植株矮小化,并具有了与碱蓬相似的性状特征(图 4)。但是,湖滨带中生长在其它环境中的湿生芦苇土壤特征表现为高土壤碳含量和氮含量,这些芦苇植株高大,功能性状方面表现为大的比叶面积、高的叶片碳含量和根碳含量(图 4),都适应在养分资源丰富和湿润的环境生存,湿生芦苇对资源的利用效率高,生长速度快,一般是资源获取型策略。湖滨带湿地环境中的拂子茅主要集中在低土壤盐分和土壤含水率的生境(图 4),拂子茅依靠较高的叶碳氮比和根碳氮比来提高自身的养分利用效率。

内蒙古湖泊湖滨带湿地生态系统优势植物均表现出不同程度的种内与种间差异(图 3),植物的变异体现了植物应对环境变化适应能力的差异<sup>[45]</sup>,从根本上决定了植物的生态位宽度<sup>[46]</sup>。以往研究表明,土壤因子对于植物功能性状的变异往往起关键作用<sup>[47-48]</sup>,在对内蒙古高原湖泊湖滨带的研究中发现,内蒙古湖滨带湿地中导致植物功能性状差异的主要环境因子有土壤 pH、土壤盐分、土壤氮含量、土壤碳氮比和土壤容重(图

5)。研究中发现,土壤 pH 与叶片干物质含量呈显著负相关( $P<0.05$ ),土壤盐分与植株高度、叶片碳含量和叶碳氮比显著负相关( $P<0.05$ ),与叶片氮含量、根组织密度显著正相关( $P<0.05$ ) (图 5),这是植物应对盐碱胁迫的性状变化方式,主要是通过地上、地下生物量的分配体现的,且地上的形态表现更显著。大多数研究发现植株在盐碱胁迫耐受范围内,其植株高度都是随着盐度和 pH 的增加呈下降趋势<sup>[49]</sup>,而植物的地下部分往往比植物的地上部分对盐碱胁迫更加敏感。在受到胁迫时植物的地下部分首先会做出响应<sup>[50]</sup>,盐浓度和 pH 越高,根系周围离子水平不平衡,植物根系的生长与发育困难。盐碱化程度严重时,植物的根系结构也会受到损害<sup>[51]</sup>,植物只有通过增加根系的发育,以加强对土壤环境中营养物质的吸收效率。叶片碳氮比能够表示植物同化碳的能力,代表植物的生长速率<sup>[52]</sup>,而在湖滨带中发现在土壤盐分高的生境环境中,叶片的碳氮比较低,说明植物受到盐碱胁迫,植物生长速率变得缓慢。植物的光合作用往往也会受到盐碱的影响。盐碱造成的离子毒害会对植物的光系统 II 反应中心造成损伤,抑制光合电子传递和光合作用活力<sup>[53]</sup>,植株为了正常的存活与生长,表现出储存更多氮养分的能力<sup>[54-56]</sup>,以此来提升自身光合效率。受到盐碱的胁迫,一般植物的叶片干物质含量会比较大,有利于植物储存营养物质<sup>[57]</sup>。研究中发现湖滨带湿地环境土壤的总氮含量与植株高度显著正相关,与比根长显著负相关( $P<0.05$ ),土壤中的氮含量会影响植物的生长,植物的生长受环境养分有效性的制约<sup>[58]</sup>,湖滨带湿地的植物随着土壤氮水平的增加,植株的高度随之增加,说明在高养分条件下,植物充分利用生境资源来加快植株的地上部生长,以最大限度地占据地上部资源空间,而在相应贫瘠的环境中,植物只有将资源向地下部分倾斜,依靠更发达的根部获取营养物质,来满足自身的需求。研究中同样发现了湖滨带湿地环境中土壤碳氮比与植物功能性状的关系,土壤碳氮比与植株高度和叶片碳含量呈显著负相关( $P<0.05$ ),与植物比根长显著正相关( $P<0.05$ ),碳氮比是碳的积累和储存能力与限制植物生长的氮元素供应相互作用的结果,共同决定着植物的生长发育过程和营养利用水平<sup>[59]</sup>。较低的土壤碳氮比,使有机物分解矿化速度更快,植物能更快获取养分<sup>[60]</sup>,而高的土壤碳氮比限制土壤营养水平,植株高度生长受限,只有通过更长的根系提高资源获取能力。

#### 4 结论

植物通常会对自身形态、生化、生理和结构等特征进行调整,从而寻求与环境相适应的资源分配模式。研究发现,在内蒙古湖滨带湿地中 7 种优势植物为了适应不同的环境的影响,植物的功能性状均产生不同程度的种间与种内变异,湖滨带湿地中植物的植株高度、叶片碳含量、叶片氮含量、叶碳氮比、比根长、根组织密度和根氮含量对于环境变化的响应比较敏感,今后可以作为湖滨带湿地生态系统功能性状评价的主要指标。湖滨带湿地中植物的土壤因子有所差别,发现了土壤 pH、土壤盐分、土壤氮含量、土壤碳氮比和土壤容重是造成湖滨带湿地中植物功能性状差异的主要环境因子,同时研究也揭示了湖滨带湿地不同植物应对环境变化的适应策略,为湖泊湖滨带湿地生态系统植被恢复与重建提供了科学依据。

#### 参考文献 (References):

- [ 1 ] Nock C A, Vogt R J, Beisner B E. Functional Traits. In: Encyclopedia of Life Sciences, John Wiley & Sons, Ltd (Ed.). 2016.
- [ 2 ] Wright, Ian J, Peter B R, Mark W, David D A, Zdravko B, Frans B, Jeannine C, Terry C, Johannes H C C, Matthias D, Jaume F, Eric G, Philip K G, Javier G, Kouki H, Byron B L, Tali L, William L, Christopher L, Jeremy J M, Marie-Laure N, Ülo N, Jacek O, Noriyuki O, Hendrik P, Pieter P, Lynda P, Vladimir I P, Catherine R, Sean C T, Mark G T, Erik J V, Rafael V. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821-827.
- [ 3 ] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 125-159.
- [ 4 ] Garnier E, Navas M L. A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. *A review. Agronomy for Sustainable Development*, 2012, 32(2): 365-399.
- [ 5 ] Kröber W, Plath I, Heklau H, Bruelheide H. Relating stomatal conductance to leaf functional traits. *Journal of Visualized Experiments: JoVE*, 2015(104):52738.
- [ 6 ] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurrich D E,

- Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61 (3): 167.
- [ 7 ] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [ 8 ] Shi F X, Song C C, Zhang X H, Mao R, Guo Y D, Gao F Y. Plant zonation patterns reflected by the differences in plant growth, biomass partitioning and root traits along a water level gradient among four common vascular plants in freshwater marshes of the Sanjiang Plain, Northeast China. *Ecological Engineering*, 2015, 81: 158-164.
- [ 9 ] Comas L H, Eissenstat D M. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, 2004, 18(3): 388-397.
- [ 10 ] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [ 11 ] Funk J L, Larson J E, Ames G M, Butterfield B J, Cavender-Bares J, Firm J, Laughlin D C, Sutton-Grier A E, Williams L, Wright J. Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 2017, 92(2): 1156-1173.
- [ 12 ] Nicotra A B, Atkin O K, Bonser S P, Davidson A M, Finnegan E J, Mathesius U, Poot P, Purugganan M D, Richards C L, Valladares F, van Kleunen M. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. *Trends in Plant Science*, 2010, 15(12): 684-692.
- [ 13 ] Freschet G T, Violle C, Bourget M Y, Scherer-Lorenzen M, Fort F. Allocation, morphology, physiology, architecture: the multiple facets of plant above- and below-ground responses to resource stress. *The New Phytologist*, 2018, 219(4): 1338-1352.
- [ 14 ] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33(1): 125-159.
- [ 15 ] van der Valk A G. Succession in wetlands: a gleasonian approach. *Ecology*, 1981, 62(3): 688-696.
- [ 16 ] Schmull M, Thomas F M. Morphological and physiological reactions of young deciduous trees (*Quercus robur* L., *Q. petraea*[Matt.] Liebl., *Fagus sylvatica* L.) to waterlogging. *Plant & Soil*, 2000, 225: 227-242.
- [ 17 ] Li Feng, Yang Gang, Xie Yonghong, Chen Xinsheng, Deng Zhengmiao, Hu Jiayu. Competition between two wetland macrophytes under different levels of sediment saturation. *Journal of limnology*, 2015, 74(3): 623-630.
- [ 18 ] de la Riva E G, Violle C, Perez-Ramos I M, Marañón T, Navarro- Fernández C M, Olmo M, Villar R. A multidimensional functional trait approach reveals the imprint of environmental stress in Mediterranean woody communities. *Ecosystems*, 2018, 21(2): 248-262.
- [ 19 ] Dormann C F, Woodin S J. Climate change in the Arctic: using plant functional types in a meta-analysis of field experiments. *Functional Ecology*, 2002, 16(1): 4-17.
- [ 20 ] Grewell B J, Castillo J M, Skaer Thomason M J, Drenovsky R E. Phenotypic plasticity and population differentiation in response to salinity in the invasive cordgrass *Spartina densiflora*. *Biological Invasions*, 2016, 18(8): 2175-2187.
- [ 21 ] 叶春, 李春华, 吴蕾, 杨文娟. 湖滨带生态退化及其与人类活动的相互作用. *环境科学研究*, 2015, 28(3): 401-407.
- [ 22 ] Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams N S G, Garden D, Dorrrough J, Berman S, Quétier F, Thébaud A, Bonis A. Assessing functional diversity in the field - methodology matters!. *Functional Ecology*, 2008, 22(1): 134-147.
- [ 23 ] de Roy M C, Azeria E T, Locky D, Gibson J J. Plant functional traits as indicator of the ecological condition of wetlands in the Grassland and Parkland of Alberta, Canada. *Ecological Indicators*, 2019, 98: 483-491.
- [ 24 ] Fergus C E, Lapierre J F, Oliver S K, Skaff N K, Cheruvilil K S, Webster K, Scott C, Soranno P. The freshwater landscape: lake, wetland, and stream abundance and connectivity at macroscales. *Ecosphere*, 2017, 8(8): e01911.
- [ 25 ] 王志强, 崔爱花, 缪建群, 王海, 黄国勤. 淡水湖泊生态系统退化驱动因子及修复技术研究进展. *生态学报*, 2017, 37(18): 6253-6264.
- [ 26 ] Moor H, Rydin H, Hylander K, Nilsson M B, Lindborg R, Norberg J. Towards a trait-based ecology of wetland vegetation. *Journal of Ecology*, 2017, 105(6): 1623-1635.
- [ 27 ] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, Craine J M, Oleksyn J, Westoby M, Walters M B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): S143-S164.
- [ 28 ] 方精云, 王襄平, 沈泽昊, 唐志尧, 贺金生, 于丹, 江源, 王志恒, 郑成洋, 朱江玲, 郭兆迪. 植物群落清查的主要内容、方法和技术规范. *生物多样性*, 2009, 17(6): 533-548.
- [ 29 ] 崔浩, 张前前, 陈明月, 吴琴, 冯哲, 汪琴, 胡启武. 鄱阳湖南矶湿地 22 种植物根系碳氮及其化学计量研究. *生态学报*, 2020, 40(3): 864-873.
- [ 30 ] Cornelissen J, Lavorel S, Garnier E B, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D, Reich P, ter Steege H, Morgan H D G, Van der Heijden M, Pausas J G H, Poorter H. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2003, 51: 335-380.
- [ 31 ] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000: 14-188.
- [ 32 ] Daniel B, Francois G, Pierre L. 数量生态学: R 语言的应用. 高等教育出版社, 2014: 284-294.
- [ 33 ] Cavender-Bares J, Keen A, Miles B. Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale. *Ecology*, 2006, 87(sp7): S109-S122.

- [34] Swenson N G, Enquist B J, Pither J, Thompson J, Zimmerman J K. The problem and promise of scale dependency in community phylogenetics. *Ecology*, 2006, 87(10): 2418-2424.
- [35] Kraft N J B, Adler P B, Godoy O, James E C, Fuller S, Levine J M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 2015, 29(5): 592-599.
- [36] Atkinson L J, Campbell C D, Zaragoza-Castells J, Hurry V, Atkin O K. Impact of growth temperature on scaling relationships linking photosynthetic metabolism to leaf functional traits. *Functional Ecology*, 2010, 24(6): 1181-1191.
- [37] Gregory S V, Swanson F J, McKee W A, Cummins K W. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience*, 1991, 41(8): 540-551.
- [38] Zhang J L, Shi H Z. Physiological and molecular mechanisms of plant salt tolerance. *Photosynthesis Research*, 2013, 115(1): 1-22.
- [39] 郭嘉, 李敬玉, 徐化凌, 许洁, 张明乾, 于一雷, 徐卫刚, 马牧源, 赵娜娜, 李肖夏, 朱耀军. 6种典型滨海湿地植物对土壤盐分的影响. *水生态学杂志*, 2021, 42(3): 38-46.
- [40] Evans J R, von Caemmerer S. Carbon dioxide diffusion inside leaves. *Plant Physiology*, 1996, 110(2): 339-346.
- [41] Lu C M, Jiang G M, Wang B S, Kuang T Y. Photosystem II photochemistry and photosynthetic pigment composition in salt-adapted halophyte *Arimisia anethifolia* grown under outdoor conditions. *Journal of Plant Physiology*, 2003, 160(4): 403-408.
- [42] Niinemets U, Kull O, Tenhunen J D. Within-canopy variation in the rate of development of photosynthetic capacity is proportional to integrated quantum flux density in temperate deciduous trees. *Plant, Cell and Environment*, 2004, 27(3): 293-313.
- [43] Zhang J H, He N P, Liu C C, Xu L, Chen Z, Li Y, Wang R M, Yu G R, Sun W, Xiao C W, Chen H Y H, Reich P B. Variation and evolution of C: N ratio among different organs enable plants to adapt to N-limited environments. *Global Change Biology*, 2020, 26(4): 2534-2543.
- [44] 张玉峰, 何彤慧, 张娟红, 孙晓波. 中国湿生芦苇群落退化研究现状. *湿地科学与管理*, 2012, 8(1): 47-50.
- [45] Laforest-Lapointe I, Martinez-Vilalta J, Retana J. Intraspecific variability in functional traits matters: case study of Scots pine. *Oecologia*, 2014, 175(4): 1337-1348.
- [46] 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.
- [47] Stein A, Gerstner K, Kreft H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters*, 2014, 17(7): 866-880.
- [48] Takahashi K, Tanaka S. Relative importance of habitat filtering and limiting similarity on species assemblages of alpine and subalpine plant communities. *Journal of Plant Research*, 2016, 129(6): 1041-1049.
- [49] Wang C H, Lu M, Yang B, Yang Q, Zhang X D, Hara T, Li B. Effects of environmental gradients on the performances of four dominant plants in a Chinese saltmarsh: implications for plant zonation. *Ecological Research*, 2010, 25(2): 347-358.
- [50] 古勇波, 陈方圆, 白江珊, 娄彦景, 唐占辉. 盐碱胁迫对三江蘆草幼苗功能性状的影响. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(1): 10-16.
- [51] Aziz I, Khan M A. Experimental assessment of salinity tolerance of *Ceriops tagal* seedlings and saplings from the Indus delta, Pakistan. *Aquatic Botany*, 2001, 70(3): 259-268.
- [52] 杨惠敏, 王冬梅. 草-环境系统植物碳氮磷生态化学计量学及其对环境因子的响应研究进展. *草业学报*, 2011, 20(2): 244-252.
- [53] Kalaji H M, Jajoo A, Oukarroum A, Brestic M, Zivcak M, Samborska I A, Cetner M D, Ukasik I, Goltsev V, Ladle R J. Chlorophyll a fluorescence as a tool to monitor physiological status of plants under abiotic stress conditions. *Acta Physiologiae Plantarum*, 2016, 38(4): 102.
- [54] 赵连春, 秦爱忠, 赵成章, 段凯祥, 王继伟, 文军. 嘉峪关草湖湿地植物功能群组成及其性状对不同生境的响应. *生态学报*, 2020, 40(3): 822-833.
- [55] Chapin F S, Schulze E, Mooney H A. The ecology and economics of storage in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1990, 21(1): 423-447.
- [56] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, 15(4): 423-434.
- [57] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 155-162.
- [58] Aerts R, Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: a Re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 1999, 30: 1-67.
- [59] Gusewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [60] 王建林, 钟志明, 王忠红, 陈宝雄, 余成群, 胡兴祥, 沈振西, 大次卓嘎, 张宪洲. 青藏高原高寒草原生态系统土壤碳氮比的分布特征. *生态学报*, 2014, 34(22): 6678-6691.