

DOI: 10.5846/stxb202112043430

肖露梅, 张伟, 王彩艳, 胡培雷, 陈元凯, 王克林. 典型喀斯特区不同植被恢复方式苔藓功能性状及其对土壤因子的响应. 生态学报, 2022, 42(23): 9769-9779.

Xiao L M, Zhang W, Wang C Y, Hu P L, Chen Y K, Wang K L. Functional traits of bryophytes and their response and adaptation to soil factors in different vegetation restoration methods in a typical karst area. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(23): 9769-9779.

典型喀斯特区不同植被恢复方式苔藓功能性状及其对土壤因子的响应

肖露梅^{1,2,3}, 张 伟^{1,2}, 王彩艳⁴, 胡培雷^{1,2}, 陈元凯⁵, 王克林^{1,2,*}

1 中国科学院亚热带农业生态研究所亚热带农业生态过程重点实验室, 长沙 410125

2 中国科学院环江喀斯特生态系统观测研究站, 环江 547100

3 中国科学院大学, 北京 100049

4 湖南农业大学, 长沙 410128

5 四川省仁寿县农业农村局, 眉山 620500

摘要: 苔藓功能性状反映了苔藓对生长环境的响应与适应, 对其所在土壤表层的功能特性具有重要指示意义。但喀斯特地区植被恢复初期苔藓功能性状与土壤因子关系还缺乏深入认识。以典型喀斯特峰丛洼地人工林、牧草和人工林+牧草 3 种植被恢复方式下苔藓为研究对象, 分析了苔藓功能性状及其与土壤因子的关系。结果表明: (1) 苔藓单位面积冠层质量 (CMA)、冠层密度 (CD)、生物量和饱和吸水量在牧草地有最大值。苔藓冠层高度在牧草地显著低于人工林和人工林+牧草, 且牧草地苔藓营养元素含量较低。(2) 人工林和人工林+牧草表层土壤 (0—2 cm) 养分含量和土壤含水量 (SWC) 较高, 牧草地表层土壤养分含量和 SWC 较低。(3) 冗余分析表明, 苔藓营养性状 (营养元素含量及化学计量比) 与土壤因子主要呈正相关关系, 而 CMA、CD 及生物量关联指标与土壤因子主要呈负相关关系, 土壤交换性镁和 SWC 是影响苔藓功能性状的主要土壤因子。研究结果表明, 苔藓通过不同的性状组合适应不同植被类型生境, 其中牧草地更适宜苔藓拓殖和生长, 可考虑将苔藓应用于牧草地对喀斯特退化生态系统进行修复。

关键词: 苔藓; 功能性状; 喀斯特生态系统; 植被恢复; 影响因子

Functional traits of bryophytes and their response and adaptation to soil factors in different vegetation restoration methods in a typical karst area

XIAO Lumei^{1,2,3}, ZHANG Wei^{1,2}, WANG Caiyan⁴, HU Peilei^{1,2}, CHEN Yuankai⁵, WANG Kelin^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha 410125, China

2 Huanjiang Observation and Research Station for Karst Eco-systems, Huanjiang 547100, China

3 University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China

4 Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China

5 Agriculture and Rural Bureau of Renshou County, Sichuan Province, Meishan 620500, China

Abstract: Functional traits of bryophytes reflect the response and adaptation of bryophytes to the habitat, which is important to indicate the functional characteristics of the surface soil. However, the relationship between bryophyte functional traits and soil factors is not well understood at the early stage of vegetation restoration in karst areas. Thus, we studied bryophyte

基金项目: 国家自然科学基金联合基金 (U20A2011); 国家自然科学基金重点项目 (41930652); 国家自然科学基金 (32001231)

收稿日期: 2021-12-04; **网络出版日期:** 2022-07-27

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: kelin@isa.ac.cn

functional traits of three vegetation restoration methods (artificial forest [AF], forage grassland [FG] and a combination of artificial forest and forage grassland [FF]) and their relationships with soil factors in a typical karst depression. The results showed that: (1) according to principal component analysis, the first principal component mainly showed the nutritional traits of bryophytes, and the second principal component mainly showed the canopy traits and biomass of bryophytes. And the first axis in FF was significantly different from that in AF, and the second axis in FG was significantly different from that in AF and FF. The highest canopy mass per area (CMA), canopy density (CD), bryophyte biomass and saturated water adsorption content were all observed in FG. But the canopy heights of bryophytes in FG were significantly lower than AF and FF, and the nutrient concentrations of bryophytes in FG were lower than those in AF and FF. (2) Soil nutrients (e.g., soil organic carbon, total nitrogen, available potassium, exchangeable calcium, exchangeable magnesium, ammonium, nitrate, and total inorganic nitrogen) and soil water content (SWC) in AF and FF were higher in surface soil (0—2 cm), while soil nutrients and SWC in surface soil were lower in FG. (3) According to the redundancy analysis, the nutritional traits (e.g., nutrient concentrations and stoichiometric ratios) of bryophytes were mainly positively correlated with soil factors, while CMA, CD, bryophyte biomass and related indicators were mainly negatively correlated with soil factors. And the exchangeable magnesium and SWC were the main soil factors affecting functional traits of bryophytes. The results showed that bryophytes could adapt to the habitat with different combinations of functional traits under different vegetation types. And FG was more suitable for bryophytes colonization and growth, and bryophytes could be applied with FG for the restoration of degraded karst ecosystems.

Key Words: bryophyte; functional traits; karst ecosystem; vegetation restoration; impact factors

植物功能性状是与植物生长、繁殖和生存密切相关的一系列属性,其不仅能响应生存环境的变化,还会影响生态系统功能^[1]。因此,研究植物功能性状有利于制定更好的生态系统恢复和管理策略。植物功能性状与环境因子的关系是研究的热点问题,但目前的研究主要针对维管植物^[2-3],而缺乏对非维管植物(如苔藓)功能性状与环境因子关系的研究。苔藓作为先锋植物在生态系统中广泛分布,并在脆弱或退化生态系统中占据了重要的生态位^[4]。苔藓在水土保持,改善土壤肥力、增加生物多样性和促进生态系统演替等方面具有重要生态作用^[5-10]。因此,研究苔藓功能性状及其与环境因子的关系对苔藓生态功能认识和脆弱或退化生态系统恢复具有特殊意义。

研究表明苔藓的分布和功能性状受到气候(如光照、温度和湿度等),地理环境(如海拔、坡度和坡向等),生长基质(如土壤、岩石和树木等)及干扰(如土地利用类型)等的多种环境因子共同影响^[11-17]。适宜的气候条件有利于苔藓定殖^[11],地理环境和植被类型的差异会引起的生境小气候的差异进而影响苔藓分布及其性状表达^[14,16]。土壤是苔藓生长基质之一,其养分、水分和 pH 也会影响苔藓分布^[14,18-20],反过来苔藓又会作用于土壤因子。一方面,苔藓通过光合固碳、生物固氮和截留大气沉降中的养分增加土壤养分的输入^[15,21];另一方面,苔藓大量的阳离子交换点和不发达的角质层使其能吸收溶解在土壤水中的矿质元素(如 N、P、K 等)而使得土壤养分减少^[22-23],因此苔藓营养性状与土壤因子的关系存在争议。苔藓冠层性状(如单位面积冠层质量(Canopy mass per area, CMA)、冠层高度(Canopy height, CH)、冠层密度(Canopy density, CD)和苔藓光合作用、养分和水分循环等密切相关^[24-28],与苔藓营养性状相互权衡以适应生境^[24,29],因此苔藓冠层性状与土壤因子的关系也具有不确定性。苔藓生物量(Bryophyte biomass, BB),苔藓饱和吸水量(Saturated water adsorption content, SWAC)和营养元素含量是苔藓参与土壤养分和水分循环的重要功能性状^[10,16,30]。因此,研究苔藓功能性状与土壤因子的关系可以揭示苔藓对土壤的适应策略,从而为表层土壤生态恢复提供依据。

西南喀斯特地区是我国主要生态脆弱区之一,人地矛盾尖锐,部分以石漠化为特征的土地退化严重,生态环境亟需改善^[31]。退耕还林还草工程实施后,维管植物迅速恢复^[32],苔藓拓殖,形成了维管植物与苔藓共存的生态系统^[33]。喀斯特地区部分研究就苔藓生物量、持水性能和营养元素探讨了苔藓对石漠化土地生态恢

复的促进作用^[16,30,34-35],苔藓在一些不适宜维管植物生长的石漠化地区的土壤和水文过程具有较大的应用潜力^[36]。但在与维管植物共存的生态系统中,苔藓在生境的适应能力将会影响其生态功能的发挥。维管植物是喀斯特退化生态系统的恢复主体,可以在数年或十余年内显著改善土壤养分和提升水源涵养,因而不同植被恢复方式间土壤因子存在差异^[37-40]。研究不同植被类型下苔藓功能性状及其对土壤因子的适应,有利于探索更优的喀斯特退化生态系统修复方式(如将苔藓和维管植物结合)。因此,本文以喀斯特峰丛洼地退耕后人工林、牧草地和人工林+牧草下苔藓为研究对象,分析了苔藓冠层性状、营养性状(营养元素含量及其化学计量比)、生物量和持水性能及其对土壤因子的响应,以期为苔藓应用于喀斯特退化生态系统恢复提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于广西壮族自治区环江毛南族自治县下南乡古周村典型峰丛洼地小流域(24°54'—24°55'N, 107°56'—107°57'E)。该研究区海拔为 376—826 m,属亚热带季风气候区,年均气温 16.9℃,多年均降雨量 1675 mm,雨季集中在 4—9 月。土壤为碳酸盐岩风化形成的钙质石灰土,洼地平均土壤深度为 50—80 cm,坡地平均土壤深度为 10—30 cm,基岩广泛裸露。该区域从 2002 年开始实行“退耕还林还草”生态工程,位于洼地的耕地退耕后采用 3 种人工恢复方式,分别为单一物种人工林恢复,恢复树种为任豆(*Zenia insignis*);人工牧草地恢复,种植桂牧一号牧草(*Pennisetum purpureum* cv, *Guimu-1*);以及任豆人工林间作牧草(mix-plantation of *Zenia insignis* and *Pennisetum purpureum* cv, *Guimu-1*)。

1.2 样品采集

2020 年 5 月选取该研究区人工林、牧草地和人工林+牧草这三种植被类型,每种植被类型随机设置 4 个样方,共计 12 个样方,样方大小均为 20 m×20 m。每个样方苔藓盖度(%)用 4 个 1 m×1 m(100 个 10 cm×10 cm 网格)的样方框估算。每个样方随机设置 4 个 1 m×1 m 的样方,每个样方再随机设计 4 个小样方(10 cm×10 cm),即每个样方采集 16 个小样方用作苔藓物种鉴定。另外,每个样方再随机采集 8 个 10 cm×10 cm 的苔藓样品用于功能性状的测定,同时采集苔藓下覆 0—2 cm 土壤,将土壤混合均匀代表该样地的土壤样品。记录样地裸岩率、植被盖度和苔藓盖度信息,如表 1 所示。

表 1 各植被恢复方式下植被和基岩出露特征

Table 1 Characteristics of vegetation and bedrock outcropping in each vegetation restoration method

植被类型 Vegetation types	人工林 Artificial forest	牧草 Forage grass	人工林+牧草 Combination of artificial forest and forage grassland
裸岩率 Rock exposure/%	13.33±8.46	21.56±5.76	22.81±9.70
植被盖度 Vegetation coverage/%	82.50±5.73	92.19±0.79	80.94±8.68
苔藓盖度 Bryophyte coverage/%	33.38±10.51	41.25±14.27	37.50±11.83

不同植被恢复方式下裸岩率、植被盖度和苔藓盖度差异均不显著

1.3 苔藓功能性状和土壤因子测定

采集苔藓样品时测定苔藓 CH,每个样方测定 8 个重复。用于测定功能性状的苔藓样品先用纯水清洗干净,一部分样品在 105℃ 下杀青 30 min,再在 65℃ 烘干至恒重,称重并记录冠层重量,然后粉碎过筛;一部分用于 SWAC 的测定。根据 Waite 和 Sack 的计算方法^[24],CMA=冠层重量/冠层面积,CD=CMA/CH。BB=CMA×苔藓盖度。苔藓先在 65℃ 烘干至恒重测量干重,饱和吸水后置于过滤网中,待不滴水后测定其饱和吸水重量,苔藓饱和吸水率=(苔藓饱和吸水重量-苔藓烘干重)/苔藓烘干重,SWAC=苔藓饱和吸水率×BB^[41]。苔藓 C、N 采用碳氮元素分析仪(Vario-MAX,德国)测定。苔藓 P 采用混合催化剂(K₂SO₄:CuSO₄=10:1)催化、H₂SO₄消化后,用流动注射仪测定。苔藓 K 采用 H₂SO₄-H₂O₂ 消煮、原子吸收法测定。单位面积苔藓 C、N、P

和 K 含量 (C_{area} 、 N_{area} 、 P_{area} 和 K_{area}) 等于 C、N、P 和 K 含量乘以苔藓生物量。

将采集的土壤样品一部分用于铵态氮 (NH_4^+)、硝态氮 (NO_3^-) 和土壤含水量的测定,一部分风干过筛用于其他指标的测定。 NH_4^+ 和 NO_3^- 采用 KCl 浸提-流动注射仪测定,总无机氮 (TIN) 等于 NH_4^+ 和 NO_3^- 含量总和,土壤含水量 (SWC) 采用烘干法测定。土壤有机碳 (SOC) 采用重铬酸钾氧化-外加热法测定,土壤全氮 (TN) 采用半微量凯氏法-流动注射仪测定,土壤全磷 (TP) 和全钾 (TK) 采用 NaOH 熔融,分别用钼锑抗显色-紫外分光光度法和原子吸收法测定。土壤交换性钙 (Ca^{2+})、交换性镁 (Mg^{2+}) 和速效钾 (AK) 采用 NH_4OAc 浸提-原子吸收法测定,速效磷 (AP) 采用 $NaHCO_3$ 提取-流动注射仪测定。土壤 pH 采用 2.5:1 的水土比测定。

1.4 苔藓鉴定与多样性指数计算

利用 Nikon E100 型光学显微镜对苔藓样本进行观察,参考《中国苔藓志》第二^[42]、四^[43]、五^[44]、六^[45]、七^[46]、八卷^[47]将苔藓鉴定到种。根据韩淑婷等^[17]和申家琛等^[48]的计算方法,计算苔藓重要值、物种丰富度、Shannon-Wiener 指数、Simpson 优势度指数和 Pielou 均匀度。

1.5 数据处理与分析

采用 Excel 2019 进行数据整理,使用 SPSS 25.0 对数据进行正态检验、方差齐性检验和主成分分析。对不同恢复植被方式下的各项指标采用单因素方差分析 (One-way ANOVA) 和最小显著性差异法 (Least significant difference, LSD) 进行比较。采用 Canoco 5.0 对苔藓功能性状和土壤因子进行冗余分析 (Redundancy analysis, RDA)。表中数据为平均值±标准误差。

2 结果与分析

2.1 不同植被恢复方式苔藓功能性状

本研究共调查发现苔藓植物 9 科 11 属 11 种,均为藓类(表 2)。三种植被恢复方式下苔藓优势种均为匍灯藓(重要值>0.3),此外人工林下苔藓优势种还有薄壁卷柏藓(表 2)。苔藓多样性指数在各植被类型间均无显著差异(表 3)。

表 2 各植被恢复方式下苔藓物种组成及重要值

Table 2 Species and importance value of bryophyte in each vegetation restoration method

科 Families	属 Genera	种 Species	重要值 Importance value		
			人工林 Artificial forest	牧草 Forage grassland	人工林+牧草 Combination of artificial forest and forage grassland
丛藓科 Pottiaceae	毛口藓属 Trichostomum	毛口藓 Trichostomum brachydontium	—	0.011	—
灰藓科 Hypnaceae	灰藓属 Hypnum	南亚灰藓 Hypnum oldhamii	0.060	0.129	0.062
	鳞叶藓属 Taxiphyllum	鳞叶藓 Taxiphyllum taxirameum	0.079	0.100	0.041
卷柏藓科 Racopilaceae	卷柏藓属 Racopilum	薄壁卷柏藓 Racopilum cuspidigerum	0.337	0.161	0.093
绢藓科 Entodontaceae	绢藓属 Entodon	皱叶绢藓 Entodon plicatus	—	0.028	0.014
牛舌藓科 Anomodontaceae	牛舌藓属 Anomodom	牛舌藓 Anomodom viticulosus	—	—	0.019
青藓科 Brachytheciaceae	细喙藓属 Rhynchostegiella	华北细喙藓 Rhynchostegiella sinensis	—	0.006	—
提灯藓科 Mniaceae	匍灯藓属 Plagiomnium	匍灯藓 Plagiomnium cuspidatum	0.481	0.333	0.700
羽藓科 Thuidiaceae	小羽藓属 Haplocladium	细叶小羽藓 Haplocladium microphyllum	—	0.003	0.011
	羽藓属 Thuidium	短肋羽藓 Thuidium kanedae	0.042	0.111	0.032
珠藓科 Bartramiaceae	泽藓属 Philonotis	泽藓 Philonotis fontana	—	0.119	0.027

对苔藓功能性状指标的主成分分析表明,特征根>1 的前 4 个主成分的累积贡献率达 90%,能全面反映所有信息(表 4)。对苔藓功能性状指标的主成分分析表明,特征根>1 的前 4 个主成分的累积贡献率达 90%,能全面反映所有信息(表 4)。第一主成分主要反映苔藓营养性状(营养元素含量及其化学计量比),人工林+牧草在第一轴显著区别于人工林(图 1),其中苔藓 K 在人工林+牧草显著低于人工林,苔藓 C:K、N:P 和 N:K 在人工林+牧草显著大于人工林(表 5)。第二主成分主要反映苔藓冠层性状及生物量特征,牧草地在第二轴显著区别于人工林和人工林+牧草(图 1),牧草地苔藓 CH、N 显著低于人工林和人工林+牧草,但苔藓 CMA、CD

和 BB 在牧草地有最大值(表 5),第三和第四主成分在各植被类型下无显著差异。

表 3 各植被恢复方式苔藓多样性指数

Table 3 Diversity indexes of bryophyte in each vegetation restoration method

多样性指数 Diversity indexes	人工林 Artificial forest	牧草 Forage grass	人工林+牧草 Combination of artificial forest and forage grassland
物种丰富度 Species richness	4.00±0.41	5.75±0.85	4.25±1.11
Shannon-Wiener 指数 Shannon-Wiener index	1.00±0.10	1.37±0.12	0.87±0.38
Simpson 指数 Simpson index	0.46±0.05	0.31±0.04	0.59±0.18
Pielou 均匀度 Pielou evenness	0.73±0.05	0.80±0.03	0.54±0.18

不同植被恢复方式下苔藓多样性指数差异均不显著

表 4 苔藓功能性状主成分分析

Table 4 Principal component analysis of bryophyte functional traits

苔藓性状 Bryophyte functional traits	主成分 1 Principal component 1	主成分 2 Principal component 2	主成分 3 Principal component 3	主成分 4 Principal component 4
CMA	0.28	0.847	0.417	0.033
CH	0.409	-0.578	-0.161	0.497
CD	-0.119	0.803	0.363	-0.247
BB	0.503	0.715	-0.142	0.341
SWAC	0.542	0.536	-0.312	0.374
C	0.789	-0.364	-0.292	0.254
C _{area}	0.808	0.504	0.099	0.189
N	0.241	-0.836	0.278	0.308
N _{area}	0.59	0.143	0.695	0.295
P	-0.212	-0.653	0.56	0.285
P _{area}	0.16	0.438	0.84	0.234
K	-0.874	-0.166	-0.223	0.339
K _{area}	-0.656	0.559	0.122	0.399
C:N	0.52	0.547	-0.596	-0.058
C:P	0.757	0.178	-0.586	0.01
C:K	0.938	-0.151	0.058	-0.289
N:P	0.638	-0.446	-0.256	0.12
N:K	0.814	-0.393	0.335	-0.259
P:K	0.744	-0.291	0.489	-0.281
累积贡献率 Accumulative contribution/%	37.356	65.513	82.918	90.834

CMA:单位面积冠层面积 canopy mass per area; CH:冠层高度 canopy height; CD:冠层密度 canopy density; BB:苔藓生物量 bryophyte biomass; SWAC:饱和吸水量 saturated water adsorption content; C:碳含量 carbon concentration; C_{area}:单位面积 C 含量 carbon per area; N:氮含量 nitrogen concentration; N_{area}:单位面积 N 含量 nitrogen per area; P:磷含量 phosphorus concentration; P_{area}:单位面积 P 含量 phosphorus per area; K:钾含量 potassium concentration; K_{area}:单位面积 K 含量 potassium per area

2.2 不同植被恢复方式土壤因子

SOC 表现为人工林和人工林+牧草显著高于牧草地, Ca²⁺ 表现为人工林显著高于牧草地(表 6)。TP、SWC 均在人工林+牧草最高,分别显著高于人工林和牧草地(表 6)。其余土壤因子在各植被类型间无显著差异,但 TN、AK、Mg²⁺、pH、NH₄⁺、NO₃⁻ 和 TIN 在数值上均表现为人工林>人工林+牧草>牧草地(表 6)。

2.3 苔藓功能性状与土壤因子的关系

RDA 分析表明, Mg²⁺ 和 SWC 是影响苔藓功能性状的主要土壤因子(图 2)。苔藓营养性状(营养元素含量及化学计量比)与土壤因子主要呈正相关关系,苔藓冠层性状(如 CMA 和 CD),生物量及关联指标(BB, SWAC 和单位面积营养元素含量)与土壤因子主要呈负相关关系(图 2)。

3 讨论

3.1 不同植被恢复方式苔藓功能性状

三种植被类型下苔藓多样性指数无显著差异,但不同植被类型下苔藓功能性状存在差异。苔藓 CMA 与维管植物单位面积叶片质量具有相似涵义,与苔藓养分获取和水循环有关,CMA 越大有利于储存养分和保存水分,反之,有利于增强植物获取资源能力和水分蒸发^[24]。苔藓 CD 与光合作用有关^[24],苔藓 CH 会影响苔藓冠层内部光、温、水的分布,从而影响土壤-大气界面水热交换^[25-26]。苔藓 CH 高、CD 小有利于苔藓植株间水汽和热量的对流,蒸发作用强,反之,蒸发作用弱^[26]。同时,苔藓 CH 影响光照的垂直分布,苔藓可利用光随苔藓冠层高度加深而变少^[25]。牧草地植被覆盖度高,牧草为苔藓提供遮阴的同时,也会影响苔藓可利用光和水分的有效获取。在阴暗生境,苔藓植株往往高度聚集以获取更多可利用光^[49],所以牧草地苔藓 CH 最低但 CD 最大,有利于减少水分蒸发和增强光合作用。苔藓 SWAC 与苔藓蓄水能力有关^[30],牧草地苔藓 CMA 和 SWAC 较大,说明牧草地苔藓养分储存和蓄水能力较强。同理,人工林和人工林+牧草的植被覆盖度较牧草地低,苔藓能获取的水分和光照更多,因此苔藓 CH 较高,但 CD、CMA 和 SWAC 均较小,苔藓获取资源能力强但蓄水能力较弱。因此,苔藓在牧草地的适应和生存能力更强,且苔藓持水能力也在牧草地更强。

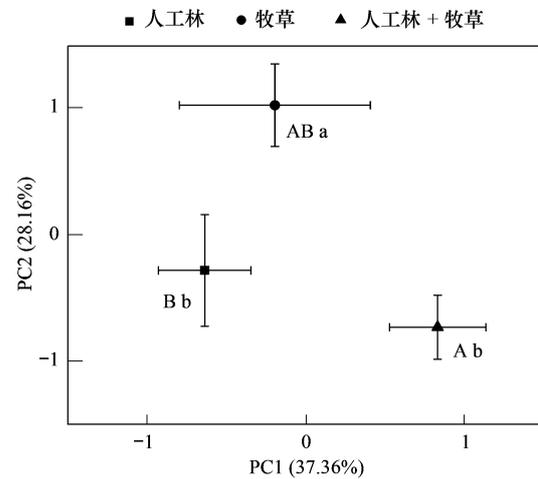


图 1 三种植被恢复方式下苔藓功能性状主成分分析 PCA
Fig. 1 Principal component analysis of bryophyte functional traits in three vegetation restoration methods

不同大写字母表示三种植被恢复方式在第一主成分的差异显著 ($P < 0.05$),不同小写字母表示三种植被恢复方式在第二主成分的差异显著 ($P < 0.05$)

表 5 各植被恢复方式下苔藓功能性状

Table 5 Functional traits values of bryophyte in each vegetation restoration method

功能性状 Functional traits	人工林 Artificial forest	牧草 Forage grass	人工林+牧草 Combination of artificial forest and forage grassland
CMA/(g/m ²)	357.00±51.62	466.50±43.94	358.75±10.04
CH/(cm)	1.09±0.10a	0.86±0.12b	1.37±0.13a
CD/(g/cm ³)	3.27±0.40ab	5.69±1.25a	2.71±0.035b
BB/(g/m ²)	127.10±49.89	196.73±63.81	133.44±41.79
SWAC/(kg/m ²)	1.60±0.64	2.70±1.27	1.94±0.88
C/(g/kg)	324.22±25.87	314.35±32.58	380.32±5.94
C _{area} /(g/m ²)	114.13±15.10	141.22±20.46	136.61±5.85
N/(g/kg)	12.55±1.04a	9.74±0.28b	13.42±0.83a
N _{area} /(g/m ²)	4.38±0.44	4.38±0.52	4.82±0.36
P/(g/kg)	2.18±0.12a	1.72±0.07b	1.97±0.1ab
P _{area} /(g/m ²)	0.77±0.10	0.77±0.08	0.71±0.06
K/(g/kg)	7.25±0.71a	6.06±0.78ab	4.72±0.80b
K _{area} /(g/m ²)	2.49±0.18a	2.63±0.25a	1.67±0.23b
C:N	26.02±1.84	32.14±2.68	28.62±1.62
C:P	150.71±17.29	183.95±20.68	195.07±11.76
C:K	45.30±3.17b	56.01±11.56ab	87.21±13.18a
N:P	5.76±0.35b	5.69±0.31b	6.81±0.10a
N:K	1.75±0.08b	1.70±0.24b	3.06±0.47a
P:K	0.31±0.03	0.30±0.03	0.45±0.07

同行不同小写字母表示不同植被恢复方式间有显著差异 ($P < 0.05$)

表 6 各植被恢复方式下土壤因子

Table 6 Soil factors in each vegetation restoration method

土壤因子 Soil factors	人工林 Artificial forest	牧草 Forage grass	人工林+牧草 Combination of artificial forest and forage grassland
SOC/(g/kg)	27.48±1.02a	19.27±2.68b	25.56±2.61a
TN/(g/kg)	2.45±0.19	2.04±0.22	2.32±0.13
TP/(g/kg)	1.09±0.06b	1.28±0.17ab	1.56±0.17a
AP/(mg/kg)	10.41±1.42	12.76±2.79	11.91±0.64
TK/(g/kg)	9.07±1.01	9.08±1.48	8.04±0.45
AK/(mg/kg)	62.09±10.79	47.02±3.40	55.20±2.48
Ca ²⁺ /(cmol/kg)	15.22±0.67a	11.41±1.21b	13.70±1.17ab
Mg ²⁺ /(cmol/kg)	0.62±0.18	0.41±0.06	0.54±0.15
pH	6.45±0.13	6.19±0.16	6.32±0.09
NH ₄ ⁺ /(g/kg)	3.88±0.50	3.28±0.28	3.87±0.36
NO ₃ ⁻ /(g/kg)	0.92±0.20	0.72±0.05	0.74±0.06
TIN/(g/kg)	4.80±0.46	4.00±0.28	4.61±0.38
SWC/(%)	25.66±1.37ab	21.44±1.62b	27.43±2.22a

同行不同小写字母表示不同植被恢复方式间有显著差异 ($P < 0.05$); SOC: 土壤有机碳 soil organic carbon; TN: 全氮 total nitrogen; TP: 全磷 total phosphorus; AP: 速效磷 available phosphorus; TK: 全钾 total potassium; AK: 速效钾 available potassium; Ca²⁺: 交换性钙 exchangeable calcium; Mg²⁺: 交换性镁 exchangeable magnesium; NH₄⁺: 铵态氮 ammonium; NO₃⁻: 铵态氮 nitrate; TIN: 总无机氮 total inorganic nitrogen; SWC: 土壤含水量 soil water content

苔藓营养性状(营养元素含量及化学计量比)能反映苔藓养分利用效率和生存策略^[50-51]。N 和 P 主要用于蛋白质和核酸的形成从而影响植物生长发育。牧草地苔藓 CMA 最大,可能会造成苔藓生长过程中营养元素稀释或牧草地苔藓获取的 N 和 P 较少,所以牧草地苔藓 N 和 P 含量最低。Waite 和 Sack 的研究结果也表明苔藓 CMA 越大, N 和 P 越低^[24],但也有研究表明随 CMA 增加,苔藓 N 和 P 含量并不减小^[27],或 CMA 和 N 含量相互独立^[52],这种不一致性可能是苔藓生境差异导致的。牧草地苔藓 N、P 含量显著低于人工林和人工林+牧草,但 C:N 和 C:P 较高,表明牧草地苔藓养分利用效率较高。在陆生植物中,常用 N:P 阈值 14—16^[53]或 10—20^[54]表征植物 N、P 限制。本研究中苔藓 N:P 的范围为 5.69—6.81,远低于阈值 14 或 10,说明该研究区苔藓生长可能受 N 限制。但苔藓 N:P 因生态系统不同而存在差异^[45-46,55-56],所以不同地区苔藓 N、P 养分限制可能存在特定的 N:P 比阈值。因此,喀斯特地区苔藓是否受 N 限制还需要进一步研究确定。K 可以减轻干旱对植物生长的胁迫^[57],干旱促使苔藓对 K 的积累^[58]。人工林下苔藓 CH 高,水分蒸发快,牧草地下 CH 低,但获取水分少,因此人工林和牧草地苔藓会积累更多 K 以应对干旱胁迫。所以,苔藓 K 含量在人工林和牧草地显著高于人工林+牧草,而 C:K 和 N:K 在人工林和牧草地下显著低于人工林+牧草。因此,不同植被类型下苔藓的养分利用策略不仅反映了不同植被类型下养分供应情况,也会影响生态系统养分循环。

3.2 苔藓功能性状对土壤因子的响应与适应

苔藓营养元素来源于降水、降尘、林冠淋溶和生长基质等^[22]。RDA 分析表明,土壤 SOC 与苔藓 C 含量正相关,土壤 TN 和 TIN 与苔藓 N 含量正相关,土壤 TK 和 AK 与苔藓 K 含量正相关,表明土壤与苔藓 C、N 和 K 的循环和累积紧密联系,二者相互促进。而土壤 TP、AP 与苔藓 P 含量相关性较弱,可能是因为苔藓 P 的积累还来源于降水、降尘或林冠淋溶等^[22],土壤 P 对苔藓 P 积累影响较小。但四川高山森林的研究表明,土壤 P 与苔藓 P 含量显著负相关,因为苔藓 P 的积累主要来源于雨水^[15]。长白山针叶林的研究表明,苔藓对 P 的吸收造成了土壤 P 减少,土壤为苔藓提供了主要的 P 源^[23],因此苔藓与土壤 P 相关性因生态系统的差异而有所不同。苔藓冠层性状及生物量综合反映苔藓对营养元素的吸收和利用情况。苔藓 CMA、CD、BB 及单位面积营养元素含量与土壤养分主要呈负相关关系,可能有两点原因:一是在维管植物占主导地位的生态系统,

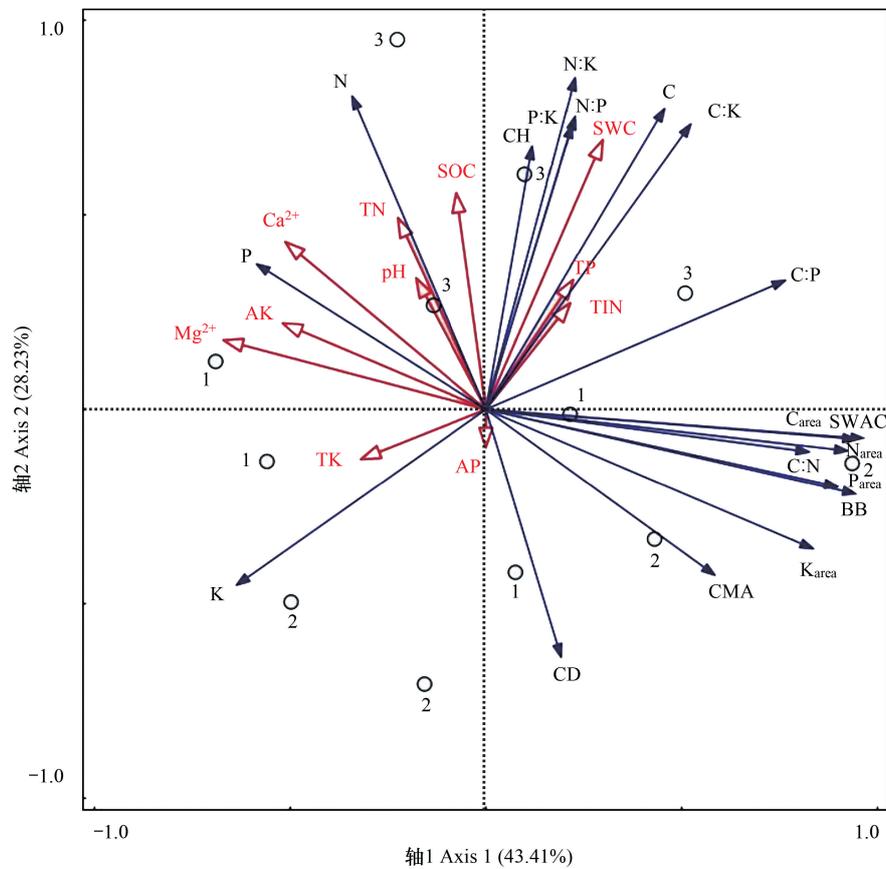


图 2 苔藓功能性状与土壤因子的冗余分析

Fig.2 Redundancy analysis of bryophyte functional traits and soil factors

红色箭头表示土壤因子,蓝色箭头表示苔藓功能性状指标.数字 1-3 分别代表不同植被恢复类型,1:人工林,artificial forest;2:牧草,forage grassland;3:人工林+牧草,combination of artificial forest and forage grassland; CMA:单位面积冠层面积 canopy mass per area; CH:冠层高度 canopy height; CD:冠层密度 canopy density; BB:苔藓生物量 bryophyte biomass; SWAC:饱和吸水量 saturated water adsorption content; C:碳含量 carbon concentration; C_{area}:单位面积 C 含量 carbon per area; N:氮含量 nitrogen concentration; N_{area}:单位面积 N 含量 nitrogen per area; P:磷含量 phosphorus concentration; P_{area}:单位面积 P 含量 phosphorus per area; K:钾含量 potassium concentration; K_{area}:单位面积 K 含量 potassium per area; SOC:土壤有机碳 soil organic carbon; TN:全氮 total nitrogen; TP:全磷 total phosphorus; AP:速效磷 available phosphorus; TK:全钾 total potassium; AK:速效钾 available potassium; Ca²⁺:交换性钙 exchangeable calcium; Mg²⁺:交换性镁 exchangeable magnesium; NH₄⁺:铵态氮 ammonium; NO₃⁻:铵态氮 nitrate; TIN:总无机氮 total inorganic nitrogen; SWC:土壤含水量 soil water content

表层土壤养分的积累主要来源于因维管植物恢复而增加的凋落物输入,但凋落物覆盖作用会抑制苔藓生长^[59];二是苔藓可以有效固持大气氮沉降中的 N 从而减少土壤 N 的输入^[60],并且苔藓可以吸收溶解在土壤水中的养分用于生物量累积,从而在一定程度上造成苔藓附近土壤养分的减少,因而苔藓生物量及关联指标(BB,SWAC 和单位面积营养元素含量)与土壤养分指标负相关。因此,土壤养分会影响苔藓养分获取,冠层性状及生物量的积累,进而影响苔藓生态功能。

此外,喀斯特地区土壤具有高钙镁离子和高 pH 值特性。研究表明,适宜的 Ca²⁺浓度对孢子萌发和原丝体的发育有积极作用,但 Ca²⁺浓度过高会抑制孢子萌发和原丝体发育^[61]。Mg 是合成与光合作用相关酶和叶绿素的重要物质,但 Mg 过量会对植物产生毒害作用^[62],而且苔藓更适合在微酸性环境中生长^[63-64]。苔藓冠层性状(CMA 和 CD)、生物量及关联指标(BB,SWAC 和单位面积营养元素含量)和养分利用率指标(如 C:N 和 C:P)与土壤 Ca²⁺、Mg²⁺、pH 皆呈负相关关系,说明土壤高 Ca²⁺、Mg²⁺、pH 特性在一定程度上会抑制苔藓生长。苔藓是变水植物,只有在湿润的环境中才有生理活性,因此环境水分条件对苔藓光合代谢具有重要作

用^[65]。苔藓可从雨水、大气及生长基质等获取水源,土壤水分的有效补给有利于苔藓正常光合固碳和生长。土壤 SWC 越高,苔藓可利用水源多,苔藓既不会因为临时的干旱影响光合作用,也不需要积累大量 K 应对干旱胁迫,所以苔藓 CH、C:C:K:N:K:P:K 与土壤 SWC 呈正相关关系。RDA 前两轴的解釋率为 71.64%,说明土壤因子能很好解释喀斯特峰丛洼地维管植被恢复过程中苔藓功能性状差异,其中 Mg^{2+} 和 SWC 是影响苔藓功能性状的主要土壤因子。因为土壤 Mg^{2+} 和 SWC 会影响苔藓光合作用受胁迫情况,进而影响苔藓其他生理活动的进行及其功能性状的表达。

人工林和人工林+牧草土壤养分含量和 SWC 都较高,苔藓具有高 CH 和低 CD、CMA 的冠层结构,苔藓 BB 和 SWAC 都较低,苔藓营养元素含量较高但养分利用效率较低。牧草地土壤养分含量和 SWC 较低,苔藓有高 CD、CMA 和低 CH 的冠层结构,苔藓 BB 和 SWAC 都较高,苔藓营养元素含量较低但养分利用效率较高。而牧草地苔藓较高的生物量和持水能力有利于改善牧草地土壤养分和水分条件。研究表明,苔藓抗逆性强,能通过协调其冠层性状、营养性状、生物量和持水性能适应不同维管植被类型生境,进而参与土壤养分和水分循环。其中,牧草地最适宜苔藓拓殖和生长,其次是人工林+牧草地和人工林。因此,可考虑将苔藓与牧草相结合应用于喀斯特退化生态系统的早期修复中。

4 结论

喀斯特峰丛洼地不同植被恢复方式下维管植物的差异造成了土壤因子的差异,苔藓表征出不同的冠层性状、营养性状、生物量和持水性能组合以适应不同植被类型生境,个别功能性状能在苔藓生理活动受胁迫时发挥其功能。土壤因子与苔藓营养性状主要呈正相关关系,与苔藓冠层性状、生物量及关联性状主要呈负相关关系,交换性镁和含水量是植被恢复过程中影响苔藓功能性状的主要土壤因子。因此在将苔藓运用于喀斯特退化生态系统的修复中时,应考虑土壤因子对苔藓分布和功能性状的影响。牧草地土壤养分和水分含量较低,但苔藓养分利用率高,生物量大,持水能力强,有利于改善牧草地养分和水分条件,因此牧草-苔藓组合可作为喀斯特退化生态系统初期恢复的较好选择。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] 贺鹏程,叶清.基于植物功能性状的生态学研究进展:从个体水平到全球尺度.热带亚热带植物学报,2019,27(5):523-533.
- [3] 何念鹏,刘聪聪,张佳慧,徐丽,于贵瑞.植物性状研究的机遇与挑战:从器官到群落.生态学报,2018,38(19):6787-6796.
- [4] Weber B, Büdel B, Belnap J. Biological Soil Crusts: An Organizing Principle in Drylands. Cham: Springer, 2016.
- [5] 吴玉环,程国栋,高谦.苔藓植物的生态功能及在植被恢复与重建中的作用.中国沙漠,2003,23(3):215-220.
- [6] 戴黎聪,柯浔,曹莹芳,张法伟,曹广民,李以康.关于生态功能与管理的生物土壤结皮研究.草地学报,2018,26(1):22-29.
- [7] 郭忠录,蔡崇法.生物土壤结皮研究进展与热点——基于 CiteSpace 和 HistCite 计量分析.中国水土保持科学,2019,17(5):146-156.
- [8] 李新华,谭会娟,回嵘,赵洋,黄磊,贾荣亮,宋光.中国荒漠与沙地生物土壤结皮研究.科学通报,2018,63(23):2320-2334.
- [9] 张冠华,胡甲均.生物结皮土壤-水文-侵蚀效应研究进展.水土保持学报,2019,33(1):1-8.
- [10] 田维莉,孙守琴.苔藓植物生态功能研究新进展.生态学杂志,2011,30(6):1265-1269.
- [11] 孙守琴,王根绪,罗辑,宋洪涛,杨刚.苔藓植物对环境变化的响应和适应性.西北植物学报,2009,29(11):2360-2365.
- [12] Fan X Y, Liu W Y, Song L, Liu S, Shi X M, Yuan G D. A combination of morphological and photosynthetic functional traits maintains the vertical distribution of bryophytes in a subtropical cloud forest. American Journal of Botany, 2020, 107(5): 761-772.
- [13] 胡永春,范新宇,邵毅贞,陈云,叶永忠,袁志良.地形和光照因子对白云山国家森林公园苔藓植物功能性状的影响.河南农业大学学报,2021,55(1):89-96.
- [14] 红霞,田桂泉,乌日嘎玛拉.内蒙古准格爾黄土丘陵区不同植被类型地面苔藓植物物种多样性研究.植物研究,2016,36(5):712-720.
- [15] 汤国庆,吴福忠,杨万勤,王壮,汪沁,梁子逸,常晨晖,李俊.高山森林林窗和生长基质对苔藓植物氮和磷含量的影响.应用生态学报,2018,29(4):1133-1139.
- [16] 任青青.喀斯特石生苔藓植物功能性状与其生境的互作机制[D].贵阳:贵州大学,2020.

- [17] 韩淑婷, 田桂泉, 韩淑美. 大青沟自然保护区不同植被类型地面生苔藓植物物种多样性研究. 植物研究, 2017, 37(5): 664-672.
- [18] Corrales A, Duque A, Uribe J, Londoño V. Abundance and diversity patterns of terrestrial bryophyte species in secondary and planted montane forests in the northern portion of the Central Cordillera of Colombia. The Bryologist, 2010, 113(1): 8-21.
- [19] 刘艳, 皮春燕, 田尚. 重庆主城区地面苔藓植物群落特征及其与环境的关系. 应用生态学报, 2015, 26(10): 3145-3152.
- [20] 程军回, 张元明. 影响生物土壤结皮分布的环境因子. 生态学杂志, 2010, 29(1): 133-141.
- [21] Elbert W, Weber B, Burrows S, Steinkamp J, Büdel B, Andreae M O, Pöschl U. Contribution of cryptogamic covers to the global cycles of carbon and nitrogen. Nature Geoscience, 2012, 5(7): 459-462.
- [22] 吴虹玥, 包维楷, 王安. 苔藓植物的化学元素含量及其特点. 生态学杂志, 2005, 24(1): 58-64.
- [23] 郝占庆, 叶吉, 姜萍, 蔺菲. 长白山暗针叶林苔藓植物在养分循环中的作用. 应用生态学报, 2005, 16(12): 2263-2266.
- [24] Waite M, Sack L. How does moss photosynthesis relate to leaf and canopy structure? Trait relationships for 10 Hawaiian species of contrasting light habitats. The New Phytologist, 2010, 185(1): 156-172.
- [25] Tobias M, Niinemets U. Acclimation of photosynthetic characteristics of the moss *Pleurozium schreberi* to among-habitat and within-canopy light gradients. Plant Biology: Stuttgart, Germany, 2010, 12(5): 743-754.
- [26] Rice S K, Gagliardi T A, Krasa R A. Canopy structure affects temperature distributions and free convection in moss shoot systems. American Journal of Botany, 2018, 105(9): 1499-1511.
- [27] Coe K K, Howard N B, Slate M L, Bowker M A, Mishler B D, Butler R, Greenwood J, Stark L R. Morphological and physiological traits in relation to carbon balance in a diverse clade of dryland mosses. Plant, Cell & Environment, 2019, 42(11): 3140-3151.
- [28] Deane-Coe K K, Stanton D. Functional ecology of cryptogams: scaling from bryophyte, lichen, and soil crust traits to ecosystem processes. The New Phytologist, 2017, 213(3): 993-995.
- [29] Waite M, Sack L. Does global stoichiometric theory apply to bryophytes? Tests across an elevation \times soil age ecosystem matrix on *Mauna Loa*, Hawaii. Journal of Ecology, 2011, 99(1): 122-134.
- [30] 张显强, 龙华英, 刘天雷, 从春蕾. 贵州喀斯特地区 5 种石生藓类的持水性能及吸水特征比较. 中国岩溶, 2018, 37(6): 835-841.
- [31] 王聪, 伍星, 傅伯杰, 韩兴国, 陈亚宁, 王克林, 周华坤, 冯晓明, 李宗善. 重点脆弱生态区生态恢复模式现状与发展方向. 生态学报, 2019, 39(20): 7333-7343.
- [32] 王克林, 岳跃民, 马祖陆, 雷廷武, 李德军, 宋同清. 喀斯特峰丛洼地石漠化治理与生态服务提升技术研究. 生态学报, 2016, 36(22): 7098-7102.
- [33] Hu P L, Zhang W, Xiao L M, Yang R, Xiao D, Zhao J, Wang W L, Chen H S, Wang K L. Moss-dominated biological soil crusts modulate soil nitrogen following vegetation restoration in a subtropical Karst region. Geoderma, 2019, 352: 70-79.
- [34] 刘润, 申家琛, 张朝晖. 4 种苔藓植物在喀斯特石漠化地区的生态修复意义. 水土保持学报, 2018, 32(6): 141-148.
- [35] 龙朝波, 张朝晖. 喀斯特石漠化山区苔藓植物水分吸收特征. 水土保持通报, 2015, 35(2): 350-354.
- [36] 程才, 李玉杰, 龙明忠, 李晓娜. 苔藓结皮在我国喀斯特石漠化治理中的应用潜力. 应用生态学报, 2019, 30(7): 2501-2510.
- [37] 伍方骥, 刘娜, 胡培雷, 王克林, 张伟, 邹冬生. 典型喀斯特洼地植被恢复过程中土壤碳氮储量动态及其对极端内涝灾害的响应. 中国生态农业学报:中英文, 2020, 28(3): 429-437.
- [38] Liu X, Zhang W, Wu M, Ye Y Y, Wang K L, Li D J. Changes in soil nitrogen stocks following vegetation restoration in a typical Karst catchment. Land Degradation & Development, 2019, 30(1): 60-72.
- [39] Chen H S, Zhang W, Wang K L, Fu W. Soil moisture dynamics under different land uses on Karst hillslope in northwest Guangxi, China. Environmental Earth Sciences, 2010, 61(6): 1105-1111.
- [40] 袁海伟, 苏以荣, 郑华, 黄道友, 吴金水. 喀斯特峰丛洼地不同土地利用类型土壤有机碳和氮素分布特征. 生态学杂志, 2007, 26(10): 1579-1584.
- [41] 李军峰, 王智慧, 张朝晖. 喀斯特石漠化山区苔藓多样性及水土保持研究. 环境科学研究, 2013, 26(7): 759-764.
- [42] 高谦. 中国苔藓志-第 2 卷-凤尾藓目 丛藓目. 北京: 科学出版社, 1996.
- [43] 黎兴江. 中国苔藓志 第 4 卷 真藓目. 北京: 科学出版社, 2006.
- [44] 吴鹏程. 中国苔藓志: 变齿藓目(第 5 卷). 北京: 科学出版社, 2011.
- [45] 吴鹏程. 中国苔藓志-第六卷-油藓目 灰藓目. 北京: 科学出版社, 2002.
- [46] 胡人亮, 王幼芳. 中国苔藓志-第七卷-灰藓目. 北京: 科学出版社, 2005.
- [47] 贾渝. 中国苔藓志(第八卷). 北京: 科学出版社, 2004.
- [48] 申家琛, 张朝晖, 王智慧. 石漠化程度对苔藓植物多样性及其结皮土壤化学性质的影响. 生态学报, 2018, 38(17): 6043-6054.
- [49] Hanson D T, Rice S K. Photosynthesis in Bryophytes and Early Land Plants. Netherlands: Springer, 2014.
- [50] 吴盼盼, 石福习, 王宪伟, 徐佳文, 刘姗姗, 毛璐. 大兴安岭贫营养泥炭地维管束和非维管束植物叶片碳氮磷化学计量学特征. 应用与环

- 境生物学报, 2020, 26(5): 1176-1183.
- [51] Huang J B, Liu W Y, Li S, Song L, Lu H Z, Shi X M, Chen X, Hu T, Liu S, Liu T. Ecological stoichiometry of the epiphyte community in a subtropical forest canopy. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(24): 14394-14406.
- [52] Rice S K, Aclander L, Hanson D T. Do bryophyte shoot systems function like vascular plant leaves or canopies? Functional trait relationships in *Sphagnum* mosses (Sphagnaceae). *American Journal of Botany*, 2008, 95(11): 1366-1374.
- [53] Tessier J T, Raynal D J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. *Journal of Applied Ecology*, 2003, 40(3): 523-534.
- [54] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [55] Cutler N. Nutrient limitation during long-term ecosystem development inferred from a mat-forming moss. *The Bryologist*, 2011, 114(1): 204-214.
- [56] 姬明飞, 姚航航, 张晓玮. 宝天曼自然保护区两种优势藓类植物 C、N、P 生态化学计量特征研究. *广西植物*, 2017, 37(2): 204-210.
- [57] Sardans J, Peñuelas J. Potassium: a neglected nutrient in global change. *Global Ecology and Biogeography*, 2015, 24(3): 261-275.
- [58] Sardans J, Peñuelas J. Drought changes nutrient sources, content and stoichiometry in the bryophyte *Hypnum cupressiforme* Hedw. growing in a Mediterranean forest. *Journal of Bryology*, 2008, 30(1): 59-65.
- [59] 陈慧敏, 宋长春, 石福习, 张新厚, 毛璐. 辽东柃木扩张对大兴安岭泥炭地植物群落组成和生物量的影响. *应用与环境生物学报*, 2017, 23(5): 778-784.
- [60] Koranda M, Michelsen A. Mosses reduce soil nitrogen availability in a subarctic birch forest via effects on soil thermal regime and sequestration of deposited nitrogen. *Journal of Ecology*, 2021, 109(3): 1424-1438.
- [61] 张朝晖, 刘宁, 钟本固, 陈蓉蓉, 王智慧. 钙离子浓度对三种贵州喀斯特地区苔藓植物孢子萌发及原丝体生长的影响. *贵州师范大学学报: 自然科学版*, 1995, 13(3): 18-21.
- [62] 曹坤芳, 付培立, 陈亚军, 姜艳娟, 朱师丹. 热带岩溶植物生理生态适应性对于南方石漠化土地生态重建的启示. *中国科学: 生命科学*, 2014, 44(3): 238-247.
- [63] 陈蓉蓉, 刘宁, 杨松, 张朝晖. pH 值对黔灵山喀斯特生境中几种苔藓植物生长的影响. *贵州环保科技*, 1998, 4(1): 22-24, 28.
- [64] 石磊, 刘伟才, 何红燕, 熊源新. 不同培养液中 3 种藓类光合色素含量比较. *山地农业生物学报*, 2009(2): 175-179.
- [65] 何芸雨, 郭水良, 王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展. *植物生态学报*, 2019, 43(12): 1021-1035.