

DOI: 10.5846/stxb202207071944

刘慧慧, 胡国铮, 干珠扎布, 冀国旭, 王子欣, 高清竹, 王庆锁, 严俊, 旦久罗布. 高寒草甸植物群落功能多样性对不同生长期干旱的响应机制. 生态学报, 2023, 43(16): 6605-6616.

Liu H H, Hu G Z, Hasbagan Ganjurjav, Ji G X, Wang Z X, Gao Q Z, Wang Q S, Yan J, Danjiu L B. Responses of functional diversity of plant communities to drought in different growing periods in alpine meadow. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(16): 6605-6616.

高寒草甸植物群落功能多样性对不同生长期干旱的响应机制

刘慧慧^{1,2}, 胡国铮^{1,3,*}, 干珠扎布^{1,2}, 冀国旭^{1,2}, 王子欣^{1,2}, 高清竹^{1,3}, 王庆锁¹, 严俊⁴, 旦久罗布⁴

1 中国农业科学院农业环境与可持续发展研究所, 北京 100081

2 农业农村部农业农村生态环境重点实验室, 北京 100081

3 国家农业环境数据中心, 北京 100081

4 西藏那曲市草原站, 那曲 852000

摘要: 植物对干旱胁迫的响应表现为各功能性状的差异化表达。全球气候变化下, 青藏高原地区降水格局发生改变, 高寒草甸群落功能性状及功能多样性在不同生长期干旱事件下的响应机制对加深高寒草甸适应气候变化认知具有重要意义。以藏北高寒草甸为研究对象, 设置截雨棚模拟生长季前期(ED)、中期(MD)和非生长季时期(ND)干旱事件, 通过观测群落物种功能性状, 分析高寒草甸群落功能多样性对不同生长期干旱的响应机制。结果表明: (1) 叶片功能性状对干旱存在差异响应, 表现为叶片小而厚且寿命长, 同化速率降低, 并受氮元素限制加剧; (2) 生长季前期干旱对高寒草甸群落功能性状的影响最强, 生长季中期干旱次之, 非生长季干旱的影响最弱; (3) 生长季干旱处理显著改变了群落的功能多样性, ED处理下功能分散度指数(FDiv)和功能分异度指数(FDis)显著降低($P < 0.05$), 而 Rao 二次熵指数(RaoQ)显著升高($P < 0.05$), MD处理下功能均匀度指数(FEve)显著降低($P < 0.05$); (4) 相关性分析得出, 群落功能性状与功能多样性对干旱的响应之间存在着联系。本研究发现高寒草甸植物功能性状与群落功能多样性对生长季前期和中期干旱存在差异化响应, 指示着高寒草甸植物群落在响应不同时期干旱时可能采取不同的生存策略, 即对生长季前期干旱采用耐旱策略、对生长季中期干旱采用避旱策略。探讨了高寒草甸植物群落功能多样性对不同生长期干旱胁迫的响应机制, 为预测未来季节性干旱事件对青藏高原高寒草甸植物功能性状、群落特征和功能多样性的影响提供科学依据。

关键词: 高寒草甸; 季节性干旱; 功能性状; 功能多样性; 生存策略

Responses of functional diversity of plant communities to drought in different growing periods in alpine meadow

LIU Huihui^{1,2}, HU Guozheng^{1,3,*}, HASBAGAN Ganjurjav^{1,2}, JI Guoxu^{1,2}, WANG Zixin^{1,2}, GAO Qingzhu^{1,3}, WANG Qingsuo¹, YAN Jun⁴, DANJIU Luobu⁴

1 Institute of Environment and Sustainable Development in Agriculture, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China

2 Key Laboratory for Agro-Environment & Climate Change, Ministry of Agriculture, Beijing 100081, China

3 National Agricultural Environment Data Center, Beijing 100081, China

4 Nagqu Grassland Station, Naqu 852000, China

基金项目: 国家自然科学基金第二次青藏高原综合考察研究(2019QZKK0307); 国家自然科学基金项目(31800383, 32171590); 中央级公益性科研院所基本科研业务费专项(Y2022LM16)

收稿日期: 2022-07-07; **网络出版日期:** 2023-06-06

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: huguozheng@caas.cn

Abstract: The response of plant to drought stress reveals the distinct expression of functional traits. With the global climate change, the precipitation pattern of the Qinghai-Tibet Plateau has been altered. It is of great significance to explore the response mechanism of functional traits and functional diversity of alpine meadow communities in drought events, which would enable an in-depth understanding of the adaptation of climate change in alpine meadows. In this study, we conducted manipulative drought experiments with early growing season drought (ED), middle growing season drought (MD), and non-growing season drought (ND). We observed the functional traits of community species and analyzed the response mechanism of functional diversity of alpine meadow communities to drought in different growing seasons. The results showed that: (1) there were different responses of leaf functional traits to drought, which showed that the leaves were small, thick and long-lived, the assimilation rate was reduced, and it was aggravated by nitrogen restriction. (2) The effect of drought in the early growing season on the functional traits of alpine meadow communities was the strongest, followed by the middle of the growing season, and the weakest effect in the non-growing season. (3) Drought in the growing season significantly changed the functional diversity of the community. The functional divergence (FDiv) and functional dispersion (FDis) were significantly reduced in ED ($P < 0.05$), while the Rao's quadratic entropy (RaoQ) was significantly increased ($P < 0.05$), and the functional evenness (FEve) was significantly reduced in MD ($P < 0.05$). (4) Correlation analysis showed a link between community functional traits and functional diversity's response to drought. The study found that the functional traits and community functional diversity of alpine meadows had differential responses to drought in the early and middle growing seasons. This indicates that alpine meadow plant communities may take different survival strategies in response to drought in different periods, that is, the community adopts drought tolerance strategies for drought in the early growing season and drought avoidance strategies for drought in middle growing season. In this study, we investigated the response mechanism of plant community functional diversity to drought stress in different growth periods of alpine meadow. We provided a scientific basis for predicting the effect of seasonal drought events in the future on plant functional traits, community weighted means (CWM) and functional diversity in the alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau.

Key Words: alpine meadow; seasonal drought; functional traits; functional diversity; survival strategy

在干旱胁迫下植物形态结构、生理功能及生物化学过程受到抑制作用,如叶面积和叶厚度、叶片气孔导度、叶片净光合速率^[1]受限。在植物个体水平上表达为植物功能性状的差异^[2],植物通过采取不同的资源分配策略,以达到最高的生存能力^[3],进而对生态系统关键过程产生不同影响。植物物种间差异体现在物种对不同生境的适应,即植物的功能性状^[4]。与关键生态过程相关的性状被称为植物生活史的核心,包括植物个体大小、种子大小和叶组织结构(叶面积、干物质含量等),并对资源利用、植物再生和扩散密切相关并对于干扰有显著响应^[5-6]。功能多样性作为生物多样性的一个重要方面,是指可以影响生态系统功能的物种性状值和分布范围^[7]。基于植物功能性状和群落功能多样性的研究,能更好地探知不同生境中植物面临的限制和机遇^[8],预测植物群落组成^[9-10],衡量功能多样性对生态系统功能影响的作用^[6,8,11-12]。越来越多的研究表明,生态系统的功能如群落生产力、物质循环、能量流动、对干扰或入侵的恢复力^[13-14]更依赖于群落功能多样性^[2,15-18]。全面深入地了解植物功能多样性与生态系统过程或功能之间的关系,有助于更好地应对全球气候变化和人类活动干扰下生物多样性丧失的生态学后果。

被称为“第三极”的青藏高原作为地球上最高的生物地理单元,具有独特的水热条件和复杂特殊的地理环境,气候敏感并且生态环境脆弱^[19-21],极易受到气候变化和人类活动的干扰。在全球变化背景下,降水格局发生季节性变化,青藏高原出现极端干旱事件的频率增加、强度加剧^[22-23]。在草地生态系统中,干旱通常导致功能多样性降低^[24],不同植物的适应干旱的策略不同,优势种多表现出忍耐干旱的策略,而稀有种多表现出躲避干旱的策略^[24]。然而降水季节性的改变对植物功能多样性影响的研究较少,青藏高原高寒草甸植物功能多样性对不同生长季干旱的响应机制尚且不明。

通过模拟不同时期干旱事件,观测藏北高寒草甸群落优势种的盖度、选取并测定植物功能性状,基于功能性状和物种盖度计算群落功能多样性指数,并分析群落功能性状和功能多样性对不同时期干旱的响应情况,以阐明不同生长期干旱条件下高寒草甸植物群落功能多样性对干旱胁迫的响应机制。为预测未来季节性干旱事件对青藏高原高寒草甸植物群落功能性状、群落特征和功能多样性的影响提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区地处念青唐古拉山以北的高寒草甸,位于西藏那曲市“国家农业环境那曲野外科学试验站”内,地理坐标为 $92^{\circ}02'E, 31^{\circ}44'N$ (图 1),平均海拔 4500 m 以上。根据国家气象科学数据中心^[25],试验区近十年平均温 $0.3^{\circ}C$,生长季(5—9 月)月平均温度高于 $0^{\circ}C$ 。年均降水量为 450—500 mm,90% 以上集中在生长季,平均土壤体积含水量约为 22.86%,土壤质地为高山草甸土。研究区草地类型为寒冷湿润冻原、高山草甸类^[26],主要以高山嵩草(*Kobresia pygmaea* (C. B. Clarke) C. B. Clarke)为建群种,常见种有藏豆(*Hedysarum tibeticum* (Bentham) B. H. Choi & H. Ohashi)、钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana* Royle)、多裂委陵菜(*Potentilla multifida* L.)、二裂委陵菜(*Potentilla bifurca* L.)、弱小火绒草(*Leontopodium pusillum* (Beauv.) Hand.-Mazz.)等,植物返青期多在 5 月,植物枯黄期多在 8—9 月。

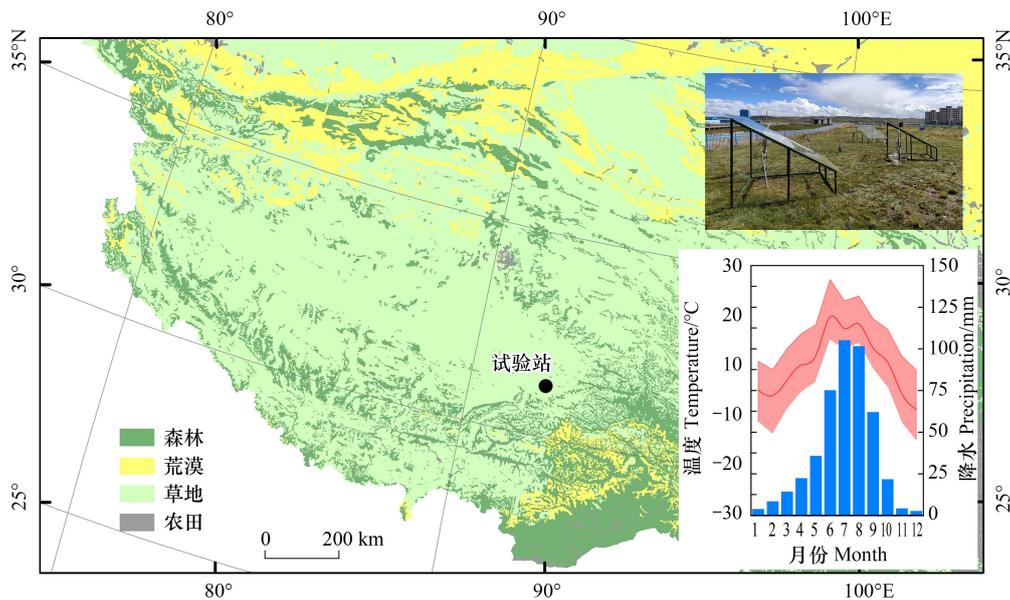


图 1 研究区域图

Fig.1 Experimental plot

●为试验站地理位置,试验样地(右上),试验样地多年月平均降水量和气温情况(右下)。

1.2 试验设计

本试验自 2016 年起,通过设置截雨棚装置模拟高寒草甸在不同生长阶段的干旱事件^[27],截雨棚为透光率 90% 的 PC 板,地面覆盖范围 2 m×2 m 的可移动装置(图 1)。设置生长季前期(5—6 月)干旱(Early growing season drought, ED)、生长季中期(7—8 月)干旱(Middle growing season drought, MD)、非生长季(9 月—次年 4 月)干旱(Non-growing season drought, ND)和对照未截雨(Control, CK)4 个处理,4 次重复,共 16 个子小区。每个处理小区边界土壤中垂直埋入地下深度为 30 cm 的隔水板,并在处理小区间设置 2 m 缓冲区。每个处理小区分成 4 个 0.5 m×0.5 m 的子小区,其一作为观测区,其三为破坏性采样区,并在小区中埋设有 EM50 自动记录器(Decagon 公司,美国)监测土壤温湿度,干旱处理小区的土壤体积含水量在截雨期间显著

降低^[28]。

1.3 功能性状的测定

于 2021 年 8 月中旬生长季高峰期进行群落调查和样品采样,根据“质量比假说”选取优势种作为功能性状的观测对象^[29-30],共选取高山嵩草、藏豆、钉柱委陵菜、多裂委陵菜、二裂委陵菜及弱小火绒草 6 个优势物种,各小区中优势种的分盖度总和平均占小区群落总盖度 86.47%,最高达到 95.11%。在各试验小区的采样子小区中根据“五点取样法”选取 5—10 株个体,沿叶柄基部剪下最新生长且完全展叶的 10—20 个叶片,由于高山嵩草叶片狭小,采样时选取 20 个叶片,其余 5 种植物采取 10 个叶片。取样后即刻装入密封袋中,保持叶片含水量。为研究不同时期干旱下高寒草甸植物的功能性状的差异,参考 LEDA Traitbase 数据库(www.leda-traitbase.org)^[2,8]对植物功能性状的描述和选定标准,测定了 8 项叶片功能性状:叶面积(LA;mm²)、比叶面积(叶面积与叶干重之比,SLA;mm²/mg)、叶干物质含量(叶干重与叶鲜重之比,LDMC;mg/mg)、叶碳含量(LCC;mg/mg)、叶氮含量(LNC;mg/mg)、叶磷含量(LPC;mg/mg)、叶碳氮含量比(C:N;mg/mg)以及叶氮磷含量比(N:P;mg/mg)。称取叶片鲜重,置于 60℃ 烘箱中烘干 48 h 至恒重,称得干重,测量精确到 0.01 g。叶面积通过对叶片扫描后,采用 ImageJ(<https://imagej.nih.gov/ij>)软件测量。LCC 和 LNC 采用有机元素分析仪(Flash EA1112,Thermo Scientific,USA)测定,LPC 采用钒钼黄吸光光度法测定。

以优势种的相对盖度为权重,计算了每个功能性状的群落加权平均值(CWM),即 LA_{CWM}、SLA_{CWM}、LDMC_{CWM}、LCC_{CWM}、LNC_{CWM}、LPC_{CWM}、C:N_{CWM} 和 N:P_{CWM},以表征群落的功能性状。计算公式^[31]:

$$CWM = \sum_{i=1}^n P_i \times X_i$$

式中, P_i 为第 i 种盖度占总盖度的比例, n 为物种数目, X_i 是物种的特征值。

1.4 群落功能多样性

群落功能多样性由功能均匀度、功能分异度和功能分散度等指数描述,每个指数描述群落特征分布的不同方面^[32],且对干旱的敏感程度及对生态过程影响存在差异。采用 R-4.0.5 软件的 FD 程序包中 dbFD 函数^[33]计算了功能均匀度指数(FEve)、功能分异度(FDiv)、功能分散度(FDis)和 Rao 二次熵(RaoQ)指数^[34-35],各指标计算公式(表 1)。数据均通过 Bartlett 方差齐性检验符合方差齐性,同时计算各功能多样性指数的变异度。

并根据以下公式计算各功能多样性指数的变异度:

$$\Delta FD_{dp} = FD_{dp} - FD_{CK}$$

式中,FD(functional diversity)代表功能多样性指数,包括 FEve, FDiv, FDis 和 RaoQ 指数,dp(drought periods)为干旱时期,包括 ED、MD 和 ND。 ΔFD (即 $\Delta FEve$ 、 $\Delta FDiv$ 、 $\Delta FDis$ 和 $\Delta RaoQ$)表示不同干旱时期下功能多样性指数与对照组 CK 相比的变异程度。

1.5 数据分析

采用 R-4.0.5 软件进行统计学分析及绘图,调用“FD”程序包中的 dbFD 函数计算功能多样性指数。数据采用单因素方差分析(ANOVA)和 Duncan 多重比较分析群落总盖度、优势物种相对盖度、优势种的功能性状、群落功能性状在各处理间的差异,采用变异度分析群落功能多样性对不同时期干旱处理的响应。并采用 Pearson 相关系数分析群落功能性状和功能多样性的相关性,探讨群落功能性状与功能多样性对干旱响应间的关系。

2 结果与分析

2.1 优势种盖度对不同时期干旱的响应

优势种的相对盖度对不同时期干旱的响应存在差异。在 ED 处理下各优势种相对盖度均显著降低($P < 0.05$),其中二裂委陵菜相对盖度最低,为(2.3±1.0)cm,与 CK 相比降低了 66.8%。MD 处理下仅多裂委陵菜

与二裂委陵菜的相对盖度显著降低 ($P < 0.05$), 分别为 (5.7 ± 1.8) cm 和 (3.8 ± 0.4) cm, 比 CK 降低了 49.0% 和 44.5%。ND 处理对各优势种的相对盖度均没有显著影响 (图 2)。ED 和 MD 处理导致植物群落总盖度显著降低 ($P < 0.05$) (图 3), 分别为 (59.2 ± 1.7) cm 和 (67.0 ± 9.8) cm。ED 处理对优势种相对盖度的影最大, 使其下降了 37.6%, MD 处理降低了优势种相对盖度的 29.5%。

表 1 功能多样性指数各指标及其计算公式和生态学涵义

Table 1 Functional diversity indices and its formulas and ecological connotation

指标 Index	计算公式 Formula ⁽¹⁾	生态学涵义 Ecological connotation
功能均匀度 Functional evenness (FEve)	$EW_l = \frac{\text{dist}(i,j)}{w_i + w_j}$ $PEW_l = \frac{EW_l}{\sum_{l=1}^{S-1} EW_l}$ $FEve = \frac{\sum_{l=1}^{S-1} \min\left(PEW_l, \frac{1}{S-1}\right) - \frac{1}{S-1}}{1 - \frac{1}{S-1}}$	功能特征在空间中丰度分布的均匀性
功能分异度 Functional divergence (FDiv)	$g_k = \frac{1}{V} \sum_{i=1}^V x_{ik}$ $dG_i = \sqrt{\sum_{k=1}^r (x_{ik} - g_k)^2}$ $\overline{dG} = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S dG_i$ $\Delta d = \sum_{i=1}^S w_i \times (dG_i - \overline{dG})$ $\Delta d = \sum_{i=1}^S w_i \times dG_i - \overline{dG} $ $FDiv = \frac{\Delta d + \overline{dG}}{\Delta d + \overline{dG}}$	群落中物种特征值的差异性, 生态位分化和资源利用程度
功能分散度 Functional dispersion (FDis)	$FDis = \sum_{i=1}^S \min\left(P_i, \frac{1}{S}\right)$	群落中物种间功能离散程度, 指数高表示生态位分化程度高
Rao 二次熵 Rao's quadratic entropy (RaoQ)	$RaoQ = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{j=i+1}^S d_{ij} P_i P_j$ $FD_Q = 1 - \sum_{i=1}^S P_i^2$	Simpson 指数的一般形式, 表示物种间的相异程度

(1) FEve 计算公式: EW_l 表示加权平均性, l 是涉及的物种分支, $\text{dist}(i, j)$ 是物种 i 与物种 j 之间的欧氏距离, w_i 为物种 i 的相对多度, PEW_l 表示部分加权平均性, S 为物种数目; FDiv 计算公式: x_{ik} 为物种 i 在性状 k 上的坐标, g_k 为物种的重心, dG_i 为物种 S 到重心的欧氏距离的平均距离, Δd 为丰度加权偏差的总和, $\Delta |d|$ 为绝对加权偏差的总和, S 为物种数目; FDis 计算公式: P_i 为第 i 种盖度占总盖度的比例, S 为物种数目; RaoQ 计算公式: P_i 为第 i 种盖度占总盖度的比例, d_{ij} 为物种 i 和 j 的相异程度 (取值为 0—1)。当所有的 $i \neq j$ 即 $d_{ij} = 1$, RaoQ 简化为 FD_Q 。

2.2 优势种功能性状对不同时期干旱的响应

植物各功能性状对干旱胁迫产生差异化表达, ED 和 MD 处理对优势种功能性状的影响较 ND 更显著。ED 和 MD 处理显著降低了藏豆、多裂委陵菜和弱小火绒草的 LA, 而钉柱委陵菜的 LA 仅在 ED 处理下显著降低 (表 2)。ED、MD 和 ND 处理下高山嵩草 SLA 显著降低, ED 和 MD 处理下藏豆 SLA 显著降低, 而弱小火绒草的 SLA 仅在 MD 处理下显著降低 ($P < 0.05$)。ED 处理下高寒草甸、多裂委陵菜和二裂委陵菜的 LDMC 显著升高, 而弱小委陵菜在 ED 和 MD 处理下均显著增加; MD 处理下藏豆、钉柱委陵菜和多裂委陵菜的 LCC 显著增加, 而二裂委陵菜在 ED 和 MD 处理下显著升高 ($P < 0.05$)。藏豆和二裂委陵菜的 LNC 在 ED、MD 和 ND 处理下均显著降低, 高山嵩草、多裂委陵菜在 ED 和 MD 处理下显著降低 ($P < 0.05$)。在 MD 处理下, 藏豆、钉柱委陵菜、二裂委陵菜和弱小火绒草的 LPC 均显著降低, 而高山嵩草在 ED 和 MD 处理下均显著降低 ($P <$

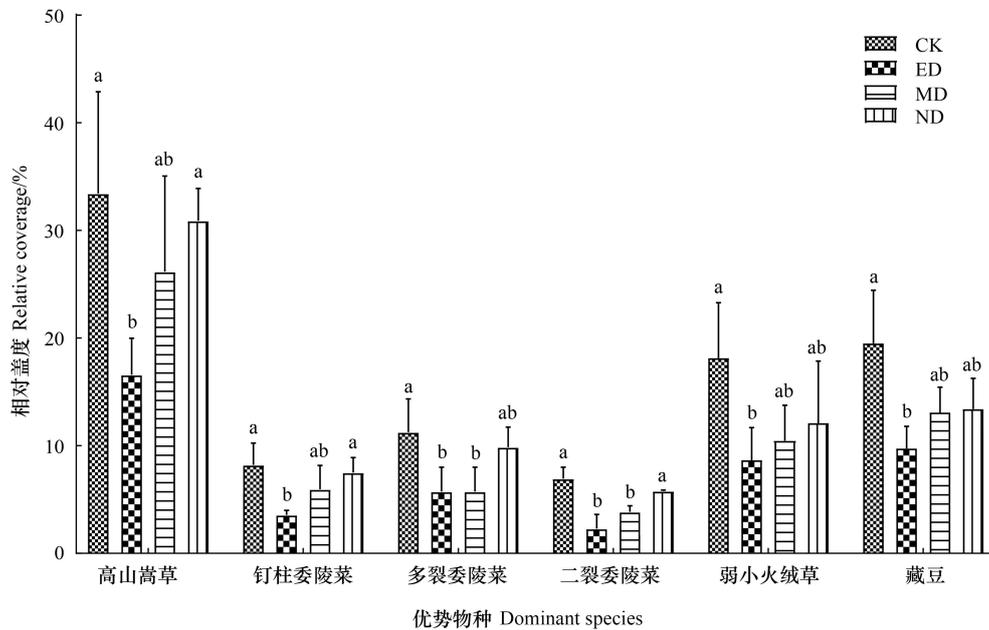


图2 不同时期干旱处理下6个优势种的相对盖度

Fig.2 Relative coverage of 6 dominant species under drought treatment in different timing

不同小写字母代表组间差异显著,显著性水平 $P < 0.05$;图中数据为平均值 \pm 标准差;CK 对照;ED 生长前期干旱;MD 生长中期干旱;ND 非生长时期干旱

0.05)。对于优势种的 C:N,在 ED 和 ND 处理下高山嵩草显著降低,ED 和 MD 处理下多裂委陵菜显著升高,而二裂委陵菜在 ED、MD 和 ND 处理下均显著升高 ($P < 0.05$)。在 ED、MD 和 ND 处理下,高寒草甸的 N:P 显著升高,而 ED 和 MD 处理下多裂委陵菜的 N:P 显著降低,ED 和 ND 处理下二裂委陵菜 N:P 显著降低,而藏豆仅在 MD 处理下显著升高 ($P < 0.05$)。

2.3 群落功能性状对不同时期干旱的响应

各群落功能性状多受干旱胁迫抑制,仅群落叶干物质含量和叶碳氮比表现出了正向响应(图4)。在 ED 和 MD 干旱处理下 LA_{CWM} 、 SLA_{CWM} 、 LNC_{CWM} 、 LPC_{CWM} 和 $N:P_{CWM}$ 均显著低于 CK ($P < 0.05$),且 ED 处理对其的影响更强。在 ND 处理下仅 LA_{CWM} 和 LPC_{CWM} 显著低于对照 ($P < 0.05$),但仍高于 ED 和 MD 处理。同时干旱处理显著增加了群落的 $LDMC_{CWM}$ ($P < 0.05$),且 ED 处理下 $LDMC_{CWM}$ 高于 MD 和 ND 处理(图4)。各时期干旱处理下群落 LCC_{CWM} 均与 CK 无显著差异(图4)。群落 C:N_{CWM} 仅在 ED 处理下显著升高(图4)。

2.4 群落功能多样性对不同时期干旱的响应

不同时期干旱处理显著改变了群落的功能多样性。对照处理下各功能多样性指数分别为,FEve 指数为 0.77 ± 0.04 ,FDiv 指数为 0.88 ± 0.01 ,FDis 指数为 2.44 ± 0.10 以及 RaoQ 指数为 6.40 ± 0.36 (图5)。FEve 指数在

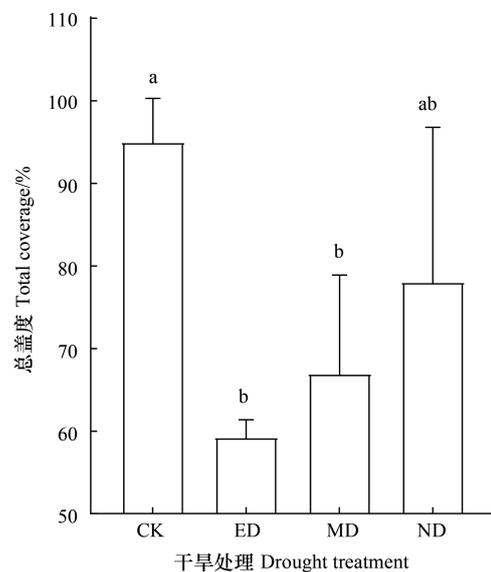


图3 不同时期干旱处理下群落总盖度

Fig.3 Total coverage under drought treatment in different timing

不同小写字母代表组间差异显著,显著性水平 $P < 0.05$;图中数据为平均值 \pm 标准差

表 2 不同生长期干旱处理下植物功能性状的多重比较结果

Table 2 Duncan multiple comparisons of plant functional traits under drought treatments at different growth periods

物种 Species	功能性状 Functional traits	CK	ED	MD	ND
高山嵩草 <i>Kobresia pygmaea</i>	LA	22.89±1.03a	22.48±4.38a	15.50±3.07a	16.79±2.64a
	SLA	30.67±2.68a	23.87±0.02b	24.63±2.46b	23.33±2.49b
	LDMC	0.44±0.01a	0.35±0.01b	0.40±0.05ab	0.41±0.04ab
	LCC	58.10±2.90a	61.90±2.83a	58.57±3.68a	56.57±3.81a
	LNC	1.37±0.18a	0.87±0.03c	1.10±0.08bc	1.24±0.08ab
	LPC	0.15±0.02c	0.24±0.01a	0.19±0.01b	0.21±0.01ab
	C:N	67.01±3.53a	46.33±8.85b	53.78±5.60ab	45.77±3.76b
	N:P	3.64±0.20c	9.49±1.32a	5.87±0.35b	5.85±0.67b
藏豆 <i>Hedysarum tibeticum</i>	LA	542.93±2.29a	280.07±20.66c	329.58±11.79bc	422.76±66.53b
	SLA	13.85±0.63a	11.35±0.67b	10.43±0.35b	13.38±0.89a
	LDMC	0.33±0.03a	0.41±0.06a	0.37±0.01a	0.34±0.02a
	LCC	55.93±5.80b	61.05±4.92ab	68.43±1.86a	60.40±0.12ab
	LNC	1.39±0.05a	1.15±0.04b	0.93±0.11c	1.02±0.11bc
	LPC	0.18±0.02a	0.17±0.01a	0.12±0.01b	0.17±0.01a
	C:N	60.86±7.42a	53.15±5.65a	49.31±2.51a	59.11±1.59a
	N:P	5.22±0.78b	6.79±0.76b	11.28±1.03a	5.94±0.22b
钉柱委陵菜 <i>Potentilla saundersiana</i>	LA	372.90±73.48a	257.45±8.71b	244.74±7.16ab	269.05±16.42ab
	SLA	13.41±1.48a	11.97±0.95a	12.10±1.40a	14.07±1.01a
	LDMC	0.43±0.01a	0.48±0.04a	0.49±0.01a	0.44±0.02a
	LCC	56.25±0.04b	58.02±1.22b	66.90±1.31a	57.83±1.47b
	LNC	1.04±0.02a	0.95±0.12a	0.92±0.09a	0.90±0.02a
	LPC	0.20±0.02a	0.19±0.01ab	0.16±0.01b	0.20±0.01a
	C:N	54.37±1.22b	62.28±9.53ab	72.96±6.24a	64.34±2.96ab
	N:P	5.29±0.39ab	5.12±0.60ab	5.64±0.30a	4.54±0.26b
多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i>	LA	306.45±24.83a	244.30±14.52bc	233.53±16.55c	290.01±29.52ab
	SLA	16.85±2.86a	13.42±5.97a	14.16±2.55a	15.05±1.39a
	LDMC	0.29±0.02b	0.80±0.38a	0.52±0.11ab	0.40±0.07ab
	LCC	57.67±3.09b	65.07±3.15ab	66.47±5.22a	65.85±1.92ab
	LNC	1.65±0.10a	1.08±0.09b	0.90±0.02c	1.71±0.05a
	LPC	0.17±0.01a	0.20±0.06a	0.16±0.01a	0.19±0.01a
	C:N	34.90±0.56c	60.25±0.39b	74.44±7.52a	38.67±1.86c
	N:P	9.79±0.51a	6.07±2.02b	5.58±0.34b	9.03±0.25a
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	LA	175.86±45.83a	138.82±26.27a	180.35±5.09a	180.06±35.42a
	SLA	16.02±5.40a	13.79±0.76a	18.20±2.70a	14.90±1.11a
	LDMC	0.43±0.08b	0.66±0.13a	0.55±0.02ab	0.45±0.02b
	LCC	52.93±2.58c	69.63±3.66a	59.30±1.02b	54.70±3.66bc
	LNC	1.54±0.02a	1.06±0.05b	1.06±0.04b	1.09±0.11b
	LPC	0.28±0.02a	0.25±0.04ab	0.20±0.01b	0.28±0.02a
	C:N	34.39±2.04c	66.19±6.78a	56.10±2.35b	50.63±2.71b
	N:P	5.59±0.33a	4.35±0.44b	5.21±0.22a	3.94±0.25b
弱小火绒草 <i>Leontopodium pusillum</i>	LA	83.52±6.84a	64.30±6.88b	44.56±4.74c	66.53±7.12b
	SLA	28.66±1.14a	23.63±3.79ab	18.94±2.84b	28.06±0.66a
	LDMC	0.30±0.02c	0.46±0.02b	0.52±0.03a	0.29±0.02c
	LCC	61.37±3.39a	63.90±2.42a	64.47±3.55a	60.47±0.12a
	LNC	0.97±0.23a	0.84±0.21a	1.03±0.18a	1.10±0.26a
	LPC	0.40±0.04a	0.32±0.04ab	0.29±0.01b	0.32±0.05ab
	C:N	66.54±14.96a	81.70±23.58a	64.05±9.25a	58.35±14.62a
	N:P	2.49±0.85a	2.76±1.02a	3.60±0.56a	3.35±0.27a

CK:对照 Control check;ED:生长前期干旱 Early growing season drought;MD:生长中期干旱 Middle growing season drought;ND:非生长期干旱 Non-growing season drought;LA:叶面积(mm²);SLA:比叶面积(mm²/mg);LDMC:叶干物质含量(mg/mg);LCC:叶碳含量(mg/mg);LNC:叶氮含量(mg/mg);LPC:叶磷含量(mg/mg);C:N:叶碳氮含量比(mg/mg);N:P:叶氮磷含量比(mg/mg);采用方差分析(ANOVA)及Duncan多重比较;不同字母代表组间差异显著,显著性水平 P<0.05;表中数据为平均值±标准差

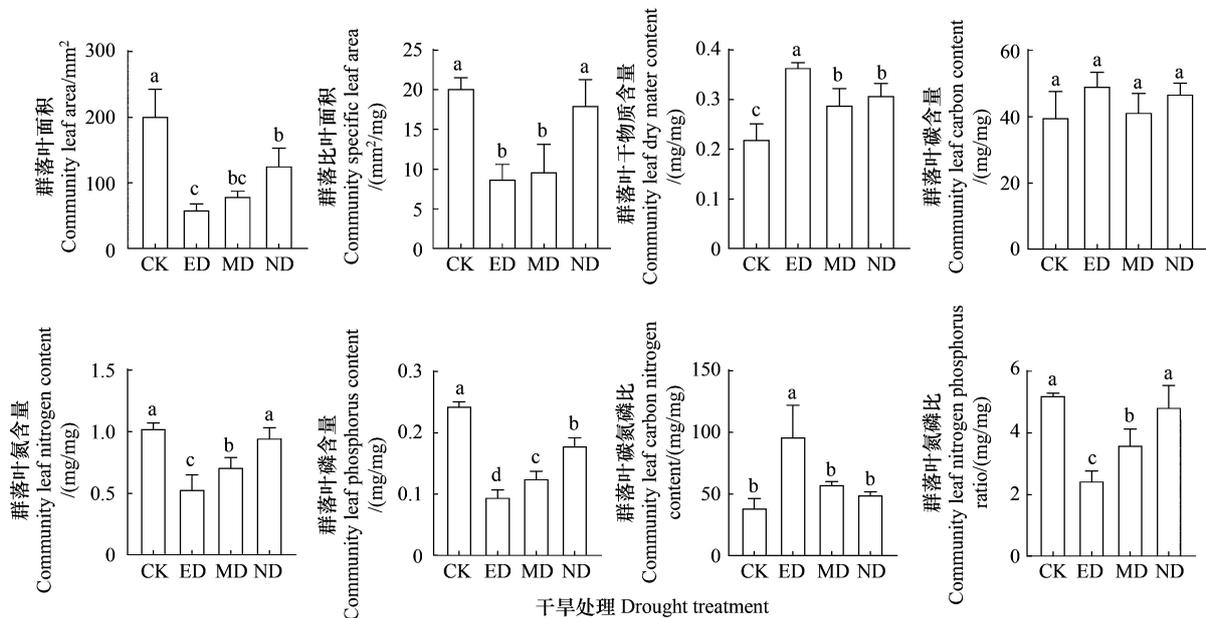


图4 群落功能性状对不同时期干旱的响应

Fig.4 Responses of community functional traits to drought in different timing

不同小写字母代表组间差异显著,显著性水平 $P < 0.05$;图中数据为平均值 \pm 标准差

MD 处理下显著低于 CK ($P < 0.05$), 与 CK 的差值最低值达到 -0.12 (图 5)。ED 处理下 FDis、FDiv 指数均有显著低于 CK ($P < 0.05$), 与 CK 的差值最低分别达到 -0.33 和 -0.12 (图 5)。ED 处理下 RaoQ 指数显著高于 CK ($P < 0.05$), 与 CK 的差值最高达到 1.64 (图 5)。ND 处理下各群落功能多样性均与 CK 无显著差异。

2.5 群落功能性状与功能多样性对干旱响应的相关性

各群落功能性状的变化对 FDiv、FDis 以及 RaoQ 指数改变的相关性较为一致, 而与 $\Delta FEve$ 的相关性存在差异 (图 6)。 $\Delta FEve$ 与 ΔLA_{CWM} ($r = 0.81, P < 0.01$) 和 ΔLPC_{CWM} ($r = 0.75, P < 0.05$) 呈显著正相关关系。而 $\Delta FDiv$ 、 $\Delta FDis$ 以及 $\Delta RaoQ$ 与 $\Delta LDMC_{CWM}$ 、 ΔLCC_{CWM} 和 $\Delta C:N_{CWM}$ 的响应呈正相关关系, 其中 $\Delta LDMC_{CWM}$ 与 $\Delta FDiv$ 的影响呈显著正相关 ($P < 0.05$), ΔLCC_{CWM} 和 $\Delta C:N_{CWM}$ 与 $\Delta FDiv$ 、 $\Delta FDis$ 以及 $\Delta RaoQ$ 之间均显著正相关。而 $\Delta FDiv$ 、 $\Delta FDis$ 和 $\Delta RaoQ$ 与 ΔLNC_{CWM} 、 ΔLPC_{CWM} 、 $\Delta N:P_{CWM}$ 呈负相关关系, 其中 $\Delta FDiv$ 与 ΔLNC_{CWM} ($r = -0.83, P < 0.01$)、 ΔLPC_{CWM} ($r = -0.73, P < 0.05$) 以及 $\Delta N:P_{CWM}$ ($r = -0.69, P < 0.05$) 呈显著负相关, $\Delta FDis$ 和 $\Delta RaoQ$ 与 $\Delta N:P_{CWM}$ 呈显著负相关 ($r = -0.73$ 和 $r = -0.71, P < 0.05$)。

3 讨论

3.1 高寒草甸功能性状对不同时期干旱的响应

藏北高寒草甸各植物功能性状对干旱胁迫存在差异化响应。中高寒草甸优势种的 SLA、LA 在生长季前期和中期干旱处理下显著降低, 其原因是干旱胁迫破坏了植物水分吸收和蒸腾作用间的动态平衡, 导致植物叶片气孔关闭、叶绿素含量降低, 蒸腾速率和光合作用活力降低, CO_2 同化过程受到抑制, 干物质积累受限^[30], 生产力下降的同时引起 SLA、LA 的降低。主要是土壤水分不足以维持植物蒸腾需要时, 叶片萎蔫甚至凋落, 以减少水分散失^[36], 更多的同化物分配到根系生长中。在个体表型上, 植物叶片趋向于变小变厚以适应干旱胁迫^[30]。而叶片薄而富含氮的植物具有高转化率和生物量同化率, 即 SLA、LA、LNC 和 LPC 等功能性状高时, 植物具有高生产力和高竞争力^[30]。干旱处理下, 多裂委陵菜、二裂委陵菜和弱小火绒草的 LDMC 显著增加, 同时藏豆、多裂委陵菜和钉柱委陵菜的 LCC 显著增加。LDMC 和 LCC 表征植物叶片组织的密度, 反映植

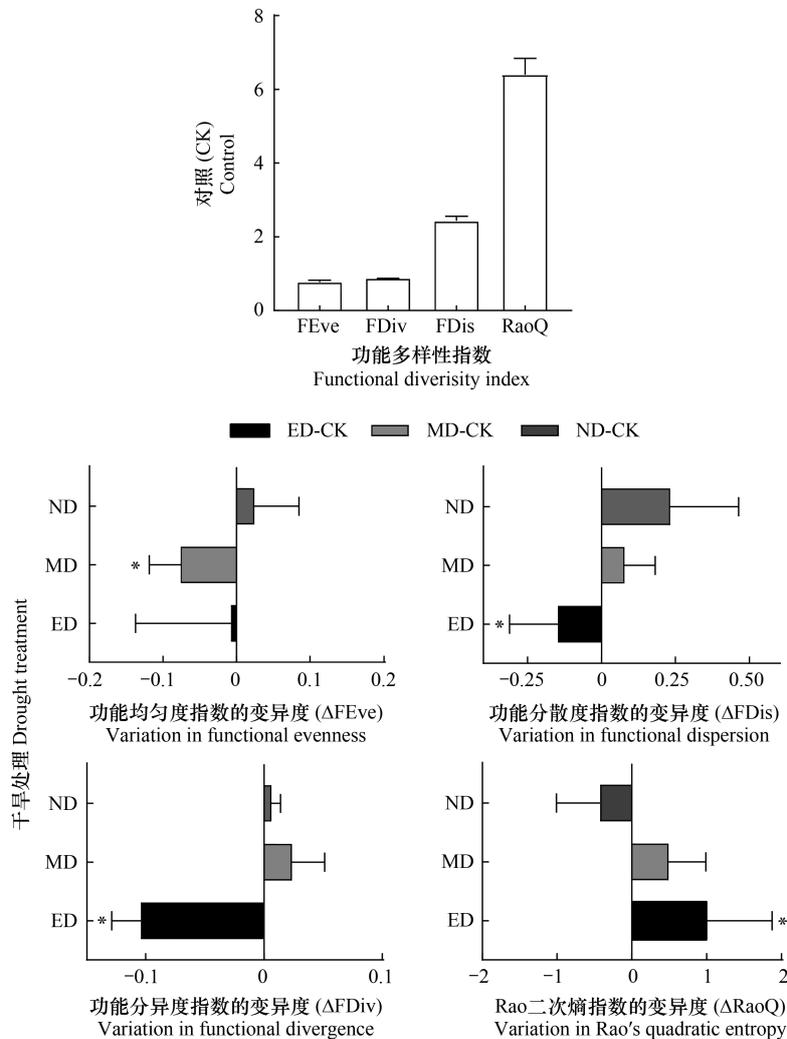


图5 不同生长期干旱处理下功能多样性的变异度

Fig.5 Variation of functional diversity under drought treatment in different growing periods

ED-CK, 生长季前期干旱处理和对照的功能多样性指数差值; MD-CK, 生长季中期干旱处理和对照的功能多样性指数差值; ND-CK, 非生长季干旱处理和对照的功能多样性指数差值, 详见 1.4 功能多样性指数的变异度计算公式; FEve, 功能均匀度指数; FDis, 功能分散度指数; FDiv, 功能分异度指数; RaoQ, Rao 二次熵指数; Δ FEve, 功能均匀度指数的变异度; Δ FDis, 功能分散度指数的变异度; Δ FDiv, 功能分异度指数的变异度; Δ RaoQ, Rao 二次熵指数的变异度。* 表示该干旱处理下的功能多样性指数与 CK 相比有显著差异, 显著性水平 $P < 0.05$; 图中数据为平均值 \pm 标准差

物竞争资源的能力^[37], 植物叶片 LDMC 和 LCC 高时, 叶片厚且寿命长, 植物具有较低的生物量同化速率, 即低生产力和低竞争力^[30]。干旱胁迫使得高寒草甸优势种叶片形态趋向小而厚的同时叶片干物质含量升高, 表明高寒草甸植物通过降低生物量同化速率提升对干旱胁迫的抵御能力^[37-38]。

叶片中 N 和 P 元素作为光合作用酶和生物能量分子的必需元素, 其浓度与植物净光合速率密切相关。高寒草甸群落功能性状 LNC 和 LPC 在生长季前期和中期干旱处理下显著降低, Wright 提出的“叶片经济波谱”中认为植物 LNC、LPC 和 SLA 与光合速率彼此之间呈显著正相关, 低 SLA 的植物具有低光捕获率和净光合速率^[39]。干旱胁迫限制了高寒草甸植物的净光合速率, 高寒草甸群落植物通过调节叶片氮磷含量使其处于较低的相对生长速率以维持在干旱逆境中的生长。同时 LNC 和 LPC 共同反映植物在生态系统中受 N 限制或 P 限制的养分供应情况, 对照处理下群落 N:P 为 5.8 ± 2.2 , $N:P < 10$ 表征植物生长更大程度上受到 N 元素的限制^[39], 且在生长季前期和中期干旱处理下 N:P 显著降低, 指示着高寒草甸群落在干旱胁迫下 N 限制

加剧。植物碳氮比演化机制研究中提出的“适应性生长假说”指出在强烈 N 限制环境中,维持高 C:N 有助于植物提高养分利用效率从而优先保证植物生存^[40],高寒草甸群落 C:N 在生长季前期干旱处理下显著升高,故高寒草甸植物在干旱胁迫下通过提高养分利用效率以维持生存。

3.2 高寒草甸功能多样性对不同时期干旱的响应

高寒草甸植物群落功能多样性对干旱事件的响应可能存在多种调控机制,即植物群落采取不同的干旱策略。以往研究认为,采取耐旱策略的优势种在群落中占主导地位时,往往使功能多样性在响应干旱时下降^[18-19,34]。这与高寒草甸植物群落对生长季前期干旱的响应相一致,FD_{is}、FD_{iv} 显著降低,即群落中物种间功能离散程度和物种特征值差异性降低,群落物种生态位的分化和资源利用程度降低;而 RaoQ 指数呈显著升高,群落物种间的差异度加大。表明高寒草甸植物群落在响应生长季前期干旱时可能更倾向于耐旱策略。此外,干旱胁迫下生态位的分化和物种共存机制却能促使功能多样性增加^[41],群落应对干旱的策略倾向于避旱型^[34]。生长季中期干旱处理下群落 FEve 多样性显著降低,即群落功能特征在空间中丰度分布的均匀性降低^[34],高寒草甸植物群落在响应生长季中期干旱时表现出避旱型策略。

3.3 群落功能性状与功能多样性对干旱的响应

高寒草甸植物群落应对干旱的策略与不同功能性状对干旱的响应密不可分。前期研究发现地中海生态系统中群落功能性状通过影响功能多样性进而作用于生态系统的多功能性^[42],旱地群落内的功能多样性改善了生态系统的多功能性。此外,植物功能多样性驱动了黄土高原植物群落的碳存储功能^[43]。FD_{iv}、FD_{is} 和 RaoQ 指数与群落植物的 LDMC、LCC、LNC 和 LPC 相关。可见群落功能性状如群落植物叶片的干物质积累情况、叶碳氮磷元素计量,通过影响功能多样性作用于生态过程。研究表明群落中具有低 SLA 和(或) LNC 的植物多采取保守型生存策略即耐旱型,以增加在资源有限如干旱胁迫^[11,44]的环境中持续存在的能力;而高 SLA 和 LNC 的植物则多采取避旱生存策略^[30]。高寒草甸群落应对生长季前期干旱的耐旱策略与植物群落的物质积累和养分循环有密切联系,植物通过提高养分利用效率忍耐干旱^[41]。而功能均匀度指数主要与群落植物的叶面积和叶氮含量相关,高寒草甸群落对生长季中期干旱的避旱策略与植物形态性状和 P 元素利用有关。

4 结论

在干旱胁迫下高寒草甸群落植物叶片功能性状表现为叶片小而厚且寿命长,同化速率降低,并且受氮元素限制加剧。结果中,ED 干旱胁迫对群落功能性状的抑制最强;ED 和 MD 处理显著改变了群落的功能多样性,ED 处理下群落物种间功能离散程度和物种特征值差异性降低,MD 处理下群落功能特征在空间中丰度分布的均匀性降低。功能性状与群落功能多样性对 ED 和 MD 干旱存在响应差异,表明不同时期干旱可能采取不同的生存策略,即群落对生长季前期干旱采用耐旱策略、对生长季中期干旱采用避旱策略。探讨了高寒草甸植物群落功能多样性对不同生长时期干旱胁迫的响应情况,为预测未来季节性干旱事件对青藏高原高寒草

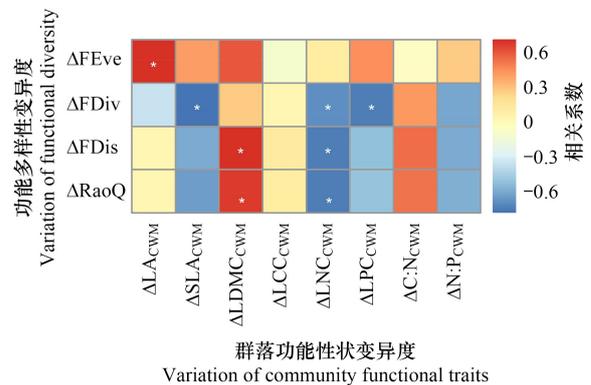


图6 功能多样性变异度与群落功能性状变异度的相关性

Fig.6 Correlation between variation of functional diversity and community functional traits

ΔLA_{CWM}, 群落叶面积变异度; ΔSLA_{CWM}, 群落比叶面积变异度; ΔLDMC_{CWM}, 群落干物质含量变异度; ΔLCC_{CWM}, 群落叶碳含量变异度; ΔLNC_{CWM}, 群落叶氮含量变异度; ΔLPC_{CWM}, 群落叶磷含量变异度; ΔC:N_{CWM}, 群落叶碳氮比变异度; ΔN:P_{CWM}, 群落叶氮磷比变异度; ΔFEve, 功能均匀度指数的变异度; ΔFDis, 功能分散度指数的变异度; ΔFDiv, 功能分异度指数的变异度; ΔRaoQ, Rao 二次熵指数的变异度; 右侧标签表示相关性系数大小, 红色方向为正, 蓝色为负; * 表示功能多样性变异度和群落功能性状变异度之间具有显著相关性, 显著性水平 $P < 0.05$

甸植物群落功能性状、群落特征和功能多样性的影响提供科学依据。

参考文献(References):

- [1] 张永强,毛学森,孙宏勇,李文杰,于沪宁. 干旱胁迫对冬小麦叶绿素荧光的影响. 中国生态农业学报, 2002, 10(4): 13-15.
- [2] Diaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(11): 646-655.
- [3] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, Steege H T, 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.
- [4] 韩涛涛,唐玄,任海,王俊,刘楠,郭勤峰. 群落/生态系统功能多样性研究方法及展望. 生态学报, 2021, 41(8): 3286-3295.
- [5] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 2002, 16(5): 545-556.
- [6] Kleyer M, Bekker R M, Knevel I C, Bakker J P, Thompson K, Sonnenschein M, Poschlod P, Van Groenendael J M, Klimeš L, Klimešová J, Klotz S, Rusch G M, Hermy M, Adriaens D, Boedeltje G, Bossuyt B, Dannemann A, Endels P, Götzenberger L, Hodgson J G, Jackel A K, Kühn I, Kunzmann D, Ozinga W A, Römermann C, Stadler M, Schlegelmilch J, Steendam H J, Tackenberg O, Wilmann B, Cornelissen J H C, Eriksson O, Garnier E, Peco B. The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 2008, 96(6): 1266-1274.
- [7] 雷羚洁,孔德良,李晓明,周振兴,李国勇. 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望. 生物多样性, 2016, 24(8): 922-931.
- [8] Wigley B J, Charles-Dominique T, Hempson G P, Stevens N, TeBeest M, Archibald S, Bond W J, Bunney K, Coetsee C, Donaldson J, Fidelis A, Gao X, Gignoux J, Lehmann C, Massad T J, Midgley J J, Millan M, Schwilk D, Siebert F, Solofondranohatra C, Staver A C, Zhou Y, Kruger L M. A handbook for the standardised sampling of plant functional traits in disturbance-prone ecosystems, with a focus on open ecosystems. *Australian Journal of Botany*, 2020, 68(8): 473-531.
- [9] 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.
- [10] Joswig J S, Wirth C, Schuman M C, Kattge J, Reu B, Wright I J, Sippel S D, Rüger N, Richter R, Schaepman M E, Van Bodegom P M, Cornelissen J H C, Díaz S, Hattingh W N, Kramer K, Lens F, Niinemets Ü, Reich P B, Reichstein M, Römermann C, Schrod F, Anand M, Bahn M, Byun C, Campetella G, Cerabolini B E L, Craine J M, Gonzalez-Melo A, Gutiérrez A G, He T H, Higuchi P, Jactel H, Kraft N J B, Minden V, Onipchenko V, Peñuelas J, Pillar V D, Sosinski Ê, Soudzilovskaia N A, Weiher E, Mahecha M D. Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nature Ecology & Evolution*, 2022, 6(1): 36-50.
- [11] Musavi T, Migliavacca M, Van De Weg M J, Kattge J, Wohlfahrt G, Van Bodegom P M, Reichstein M, Bahn M, Carrara A, Domingues T F, Gavazzi M, Gianelle D, Gimeno C, Granier A, Gruening C, Havránková K, Herbst M, Hrynkiv C, Kalhori A, Kaminski T, Klumpp K, Kolarik P, Longdoz B, Minerbi S, Montagnani L, Moors E, Oechel W C, Reich P B, Rohatyn S, Rossi A, Rotenberg E, Varlagin A, Wilkinson M, Wirth C, Mahecha M D. Potential and limitations of inferring ecosystem photosynthetic capacity from leaf functional traits. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(20): 7352-7366.
- [12] Brose U, Hillebrand H. Biodiversity and ecosystem functioning in dynamic landscapes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2016, 371(1694): 20150267.
- [13] Dukes J S. Biodiversity and invasibility in grassland microcosms. *Oecologia*, 2001, 126(4): 563-568.
- [14] Bellwood D R, Hughes T P, Connolly S R, Tanner J. Environmental and geometric constraints on Indo-Pacific coral reef biodiversity. *Ecology Letters*, 2005, 8(6): 643-651.
- [15] Díaz S, Purvis A, Cornelissen J H C, Mace G M, Donoghue M J, Ewers R M, Jordano P, Pearse W D. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 2013, 3(9): 2958-2975.
- [16] Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277(5330): 1300-1302.
- [17] Petchey O L, Hector A, Gaston K J. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology*, 2004, 85(3): 847-857.
- [18] Hooper D U, Dukes J S. Overyielding among plant functional groups in a long-term experiment. *Ecology Letters*, 2003, 7(2): 95-105.
- [19] Zhou T C, Liu M, Sun J, Li Y R, Shi P L, Tsunekawa A, Zhou H K, Yi S H, Xue X. The patterns and mechanisms of precipitation use efficiency in alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 2020, 292: 106833.

- [20] Sun J, Zhou T C, Liu M, Chen Y C, Shang H, Zhu L P, Ali Shedayi A, Yu H, Cheng G W, Liu G H, Xu M, Deng W, Fan J H, Lu X Y, Sha Y K. Linkages of the dynamics of glaciers and lakes with the climate elements over the Tibetan Plateau. *Earth-Science Reviews*, 2018, 185: 308-324.
- [21] Li W H. An overview of ecological research conducted on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Journal of Resources and Ecology*, 2017, 8(1): 1-4.
- [22] Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate Change 2022: Impacts, Adaption and Vulnerability*. (2022-02-28) [2022-04-13]. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg2/>.
- [23] Easterling D R, Meehl G A, Parmesan C, Changnon S A, Karl T R, Mearns L O. Climate extremes: observations, modeling, and impacts. *Science*, 2000, 289(5487): 2068-2074.
- [24] Gherardi L A, Sala O E. Enhanced interannual precipitation variability increases plant functional diversity that in turn ameliorates negative impact on productivity. *Ecology Letters*, 2015, 18(12): 1293-1300.
- [25] 国家气象信息中心(中国气象局气象数据中心). (2022-01-05) [2022-01-14]. <http://data.cma.cn/>.
- [26] 胡自治, 高彩霞. 草原综合顺序分类法的新改进 I 类的划分指标及其分类检索图. *草业学报*, 1995, 4(3): 1-7.
- [27] Hu G Z, Gao Q Z, Ganjurjav H, Wang Z X, Luo W R, Wu H B, Li Y, Yan Y L, Gornish E S, Schwartz M W, Wan Y F, Li Y. The divergent impact of phenology change on the productivity of alpine grassland due to different timing of drought on the Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 2021, 32(14): 4033-4041.
- [28] 王子欣, 胡国铮, 水宏伟, 葛怡情, 韩玲, 高清竹, 干珠扎布, 旦久罗布. 不同时期干旱对青藏高原高寒草甸生态系统碳交换的影响. *草业学报*, 2021, 30(4): 24-33.
- [29] Grime J P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 1998, 86(6): 902-910.
- [30] Griffin-Nolan R J, Blumenthal D M, Collins S L, Farkas T E, Hoffman A M, Mueller K E, Ocheltree T W, Smith M D, Whitney K D, Knapp A K. Shifts in plant functional composition following long-term drought in grasslands. *Journal of Ecology*, 2019, 107(5): 2133-2148.
- [31] Lavorel S, Grigulis K, McIntyre S, Williams N S G, Garden D, Dorrough J, Berman S, Quéfier F, Thébaud A, Bonis A. Assessing functional diversity in the field-methodology matters!. *Functional Ecology*, 2008, 22(1): 134-147.
- [32] Mason N, Bello F, Mouillot D, Pavoine S, Dray S. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24: 794-806.
- [33] Lalibert E, Legendre P, Shipley B. FD: Measuring functional diversity (FD) from multiple traits, and other tools for functional ecology. (2014-08-19) [2022-02-28]. <https://rdrr.io/cran/FD/>.
- [34] Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 2008, 89(8): 2290-2301.
- [35] Botta-Dukát Z. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science*, 2005, 16(5): 533-540.
- [36] 庞世龙, 欧芷阳, 申文辉, 郝海坤, 彭玉华. 干旱胁迫对蚬木幼苗表型可塑性的影响. *中南林业科技大学学报*, 2017, 37(5): 21-25.
- [37] 张曦, 王振南, 陆姣云, 杨梅, 杨惠敏. 紫花苜蓿叶性状对干旱的阶段响应. *生态学报*, 2016, 36(9): 2669-2676.
- [38] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827.
- [39] Güsewell S. N: P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 2004, 164(2): 243-266.
- [40] 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.
- [41] Kooyers N J. The evolution of drought escape and avoidance in natural herbaceous populations. *Plant Science*, 2015, 234: 155-162.
- [42] Valencia E, Maestre F T, Le Bagousse-Pinguet Y, Quero J L, Tamme R, Börger L, García-Gómez M, Gross N. Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *New Phytologist*, 2015, 206(2): 660-671.
- [43] Yang Y, Dou Y X, Cheng H, An S S. Plant functional diversity drives carbon storage following vegetation restoration in Loess Plateau, China. *Journal of Environmental Management*, 2019, 246: 668-678.
- [44] 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.