

DOI: 10.5846/stxb202207111972

周荣磊, 温仲明, 刘洋洋, 崔梦莹, 杨玉婷, 逯金鑫, 郑诚, 林子琦, 袁浏欢. 延河流域不同植被带植物功能性状变化及其对环境因子的响应. 生态学报, 2023, 43(14): 6045-6057.

Zhou R L, Wen Z M, Liu Y Y, Cui M Y, Yang Y T, Lu J X, Zheng C, Lin Z Q, Yuan L H. Responses of plant functional traits to environmental variables across different vegetation zones in the Yanhe River Basin. Acta Ecologica Sinica, 2023, 43(14): 6045-6057.

延河流域不同植被带植物功能性状变化及其对环境因子的响应

周荣磊¹, 温仲明^{1,2,*}, 刘洋洋¹, 崔梦莹¹, 杨玉婷¹, 逯金鑫¹, 郑 诚¹, 林子琦¹, 袁浏欢¹

¹ 西北农林科技大学草业与草原学院, 杨凌 712100

² 中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心, 杨凌 712100

摘要:植物功能性状是表征植物对环境差异的适应性及植物内功能的进化与平衡关系的重要属性, 功能性状-环境条件相互关系对于探讨植被对多变生境的适应策略具有重要意义。对黄土丘陵区延河流域 3 个生物地理气候区(草原区、森林草原区和森林区)进行分层采样, 通过野外试验测定植物群落功能性状和土壤理化性质, 结合气象数据分析了植物功能性状沿植被带的变化及其对环境变化的响应。研究结果如下: (1) 比叶面积(SLA)、叶氮含量(LNC)、叶氮磷比(LN/LP)、根碳含量(RCC)、根碳氮比(RC/RN)和根氮磷比(RN/RP)从草原区到森林区显著上升, 而叶组织密度(LTD)、叶碳氮比(LC/LN)和比根长(SRL)显著下降。森林草原区的植物磷含量显著高于森林区和草原区。(2) 水分条件是调节植物群落功能性状变异的最主要因素, 其能够直接影响叶和根性状, 还会通过影响土壤养分和土壤水分间接作用于叶片功能性状。(3) 从草原区至森林区, 随着养分和水分可获取性的升高, 植物群落会通过增大 SLA, 降低 LTD 和 SRL 以提高对于干旱贫瘠立地条件的适应能力。氮(N)是草原区植物生长主要限制元素, 而森林草原区则同时受到 N、磷(P)的限制。

关键词:延河流域; 植物功能性状; 气候因素; 土壤条件

Responses of plant functional traits to environmental variables across different vegetation zones in the Yanhe River Basin

ZHOU Ronglei¹, WEN Zhongming^{1,2,*}, LIU Yangyang¹, CUI Mengying¹, YANG Yuting¹, LU Jinxin¹, ZHENG Cheng¹, LIN Ziqi¹, YUAN Lihuan¹

¹ College of Grassland Agriculture, North West Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

² Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract: Plant functional traits are important attributes that characterize plant adaptation to environmental changes as well as the evolution and balance of plant functions. The relationship between functional traits and environmental conditions is essential for understanding vegetation's adaptation strategies to the changing habitats. Three biogeographical and climatic zones (Steppe, Forest steppe, and Forest) in the Yanhe River Basin of the Loess Hilly Region were stratified sampled in this study, and the field experiments were performed to determine the functional traits of plant communities and the physicochemical characteristics of the soil. Changes in functional traits of plants along the vegetation zone and their responses to environmental conditions were analyzed in combination with meteorological data. The results are as follows:

基金项目:国家自然科学基金项目(41977077, 42107512)

收稿日期:2022-07-11; **网络出版日期:**2023-03-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zmwen@ms.iswc.ac.cn

(1) the specific leaf area (SLA), leaf nitrogen content (LNC), leaf nitrogen-phosphorus ratio (LN/LP), root carbon content (RCC), root carbon-nitrogen ratio (RC/RN) and root nitrogen-phosphorus ratio (RN/RP) increased significantly from Steppe to Forest, while leaf tissue density (LTD), leaf carbon-phosphorus ratio (LC/LN) and specific root length (SRL) decreased significantly. The phosphorus content of plants in the Forest-steppe was significantly higher than that in the Forest and the Steppe. (2) Water conditions were the dominant factors regulating the variation of plant community functional traits, which could directly affect leaf and root functional traits, and indirectly affect leaf functional traits by influencing soil nutrients and moisture levels. (3) Plant communities could enhance the ability to adapt to dry and barren site circumstances by increasing SLA, decreasing LTD, and SRL as the availability of nutrients and water increased from the Steppe to the Forest. Nitrogen was the main limiting element for plant growth in Steppe areas, while Forest steppe areas were simultaneously limited by N and P.

Key Words: Yanhe River Basin; plant functional traits; climatic factors; soil conditions

植物功能性状是指对植物体生长、繁殖和存活存在显著影响的一系列核心属性^[1],这些属性值通常在个体水平上可观测,反映了植物的关键生理和生活史策略并最终决定了植物在不同环境中的适应性变化^[2-4],一直是植物功能地理学的重要研究内容^[5-7]。作为植物群落经自然选择长期适应环境条件变化形成的相对稳定属性^[8],功能性状与植物所处生境条件密切相关并具有一定地理属性^[9],其能够单独或协同响应环境变化,并对关键生态过程产生影响^[10-11],很好的表征植物对环境差异的适应性及植物内功能的进化与平衡关系^[12-14]。例如,Balazs 等^[15]分析植物功能性状与气候之间的相互作用表明适宜的性状值与适宜的气候条件相匹配可显著改善生态修复效果。陶宇等^[16]研究表明物种多样性指数对环境变化的响应速度明显小于植物功能性状多样性指数,利用植物功能性状多样性指数可以更高效地揭示植物群落水土保持效益。

探究环境变化如何塑造植物群落的多样性和动态是生态学的一项基本挑战。除了物种组成的变化外,植物群落在非生物梯度上的功能组成更替在生态学研究中也备受关注^[17-18]。量化植物功能性状的群落加权平均值(CWM)是研究功能性状组成与环境梯度之间关系常用的方法^[19-21],CWM 性状值反映了群落中优势物种的功能特性^[22]。非生物立地条件不太严苛(例如强度较弱的干旱胁迫、较高的可利用资源)的群落往往以具备表征资源获取型策略的功能性状(如较大的比叶面积和较高的叶氮含量)的植物为主^[23-24],而在非生物环境胁迫较强的植物群落中则相反^[3,25]。这种 CWM 与环境条件的关系反映了环境梯度中最优性状的变化,即功能性状值与自然条件下本土 CWM 相匹配的物种具有最高的适应度^[26-27]。植物功能性状与环境变化的响应关系,为探索植物群落的分布模式和空间变化提供了基础,也为了解生态系统功能对环境变化的响应提供了依据。

延河流域地处黄土高原中部,环境梯度变化明显,由于地形条件及局部气候条件对植物群落的形成产生强烈的筛选效应^[28-29],从西北至东南延河流域植被依次呈现典型草原区、森林草原区和森林区的地带性变化^[30]。作为典型的生态修复和保护示范区域,近几十年来学者在此开展了大量研究并取得了丰硕成果^[31-33]。曾鸿文等^[34]研究表明物种组成和气候因素是延河流域六种草本植物功能性状变异的主要来源,不同物种会调节自身性状的表达以产生相应的生存策略来适应环境变化。龚时慧等^[35]探究了不同环境梯度上植物群落功能性状的变化规律表明植物群落结构构建过程中环境对性状具有筛选效应。Yang 等^[36]分析了 2008—2017 年延河流域不同植被带自然和人工植被的地上生物量与土壤含水量之间的关系,表明人工干扰增加了草原区生物量与土壤水之间的竞争强度,建议在草原带停止人工植被扩张。因此,在该区域开展植物群落功能性状随水平地带性的变化及其对环境变化的响应研究,对于探讨植被对多变生境的适应策略,指导地形复杂区的生态修复与保护具有重要意义。

本研究旨在定量化评估环境要素的空间变化,并依据环境要素的地带性和非地带性变化规律,随生物功能类群的水平变化进行野外采样设计。分析黄土丘陵区延河流域植物群落叶性状和根性状在不同生物地理

气候区的变化规律及其与环境因子的相互作用,探讨气候因素和土壤条件对主要植物群落加权性状的影响路径,从而揭示该区植被格局的形成机制及植物群落对环境的适应策略,对黄土丘陵区延河流域的生态恢复布局提供理论支撑。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究以黄土丘陵区延河流域($36^{\circ}23'—37^{\circ}17'N$, $108^{\circ}45'—110^{\circ}28'E$)为研究区域,研究对象为延河流域内 3 个生物地理气候区(典型草原区、森林草原区和森林区)的自然稳定植物群落。流域海拔跨度为 484—1789 m,平均沟壑密度为 4.7 万条/ km^2 (图 1)。该区域气候类型为大陆性季风气候,最热月为 7 月,最冷月为 1 月,年平均气温 $8.8^{\circ}C$,年平均降水量 500 mm 左右,全年无霜期 157 d^[37]。从东南向西北,温度和降雨随地形变化呈现明显的梯度特征,植被分布具有明显的地带性,依次为森林区(以辽东栎(*Quercus wutaishansea*)、侧柏(*Platycladus orientalis*)、刺槐(*Robinia pseudoacacia*)、油松(*Pinus tabulaeformis*)和酸枣(*Ziziphus jujuba*)为优势种)、森林草原区(以沙棘(*Hippophae rhamnoides*)、柠条(*Caragana korshinskii*)、狼牙刺(*Sophora viciifolia*)、白羊草(*Bothriochloa ischaemum*)和达乌里胡枝子(*Lespedeza davurica*)为优势种)和草原区(以百里香(*Thymus mongolicus*)、中华隐子草(*Cleistogenes chinensis*)、长芒草(*Stipa bungeana*)、白莲蒿(*Artemisia stechmanniana*)和大针茅(*Stipa grandis*)为优势种)。

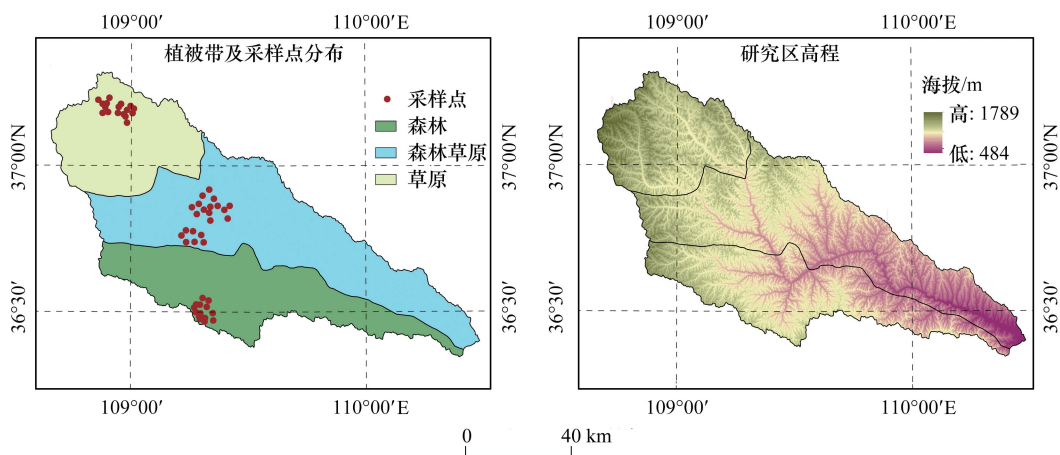


图 1 研究区概况图

Fig.1 Overview of the study area

1.2 试验设计

选择黄土丘陵区延河流域为研究区,以地形条件的变化作为控制采样的首要条件,对自然植被生长状况良好、人类活动影响较少的植物群落进行采样。整个流域按 3 个生物地理气候区进行分层采样(草原区、森林草原区和森林区),每个区选择不同立地条件下稳定的自然健康植物群落为调查对象,在不同的坡向分别布设 3 个较为完整的断面,然后按不同坡位设置 2 个以上样方(森林样方为 $10\text{ m} \times 10\text{ m}$,灌木样方为 $5\text{ m} \times 5\text{ m}$,草本样方为 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$,每个森林和灌木样方内设置 3 个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 草本样方),其中草原区 21 个、森林草原区 21 个、森林区 15 个,共计 57 个,采样点布设如图 1 所示。在 7—9 月植物生长高峰时期,对植物群落优势种和主要伴生种的各功能性状进行测定并采集植物和土壤样品。

1.3 植物功能性状测定

本研究测定的植物功能性状为:比叶面积(SLA)、叶组织密度(LTD)、叶碳含量(LCC)、叶氮含量(LNC)、叶磷含量(LPC),比根长(SRL)、根组织密度(RTD)、根碳含量(RCC)、根氮含量(RNC)和根磷含量(RPC)。

采样时在每个物种健康的植株上分 3 组采取不同方位的叶片共 90 片,用于测定 SLA 和 LTD,另采摘叶片若干用于测定叶片养分含量。将植物叶片平展开来用扫描仪进行扫描,然后利用 Image-Pro Plus 计算叶片面积。用电子游标卡尺(精度 0.01 mm)分别测量叶片前、中、末端厚度取平均值作为叶片厚度,测量时避开主脉。叶体积用排水替代法测定,将植物叶片完全浸入盛水的量筒中 5 s 左右,读取量筒中水增加的体积作为叶体积。新鲜的植物叶片样品经 105℃ 杀青 15 min 后,在 80℃ 下烘干至恒重,然后用电子天平(精度 0.0001 g)称量叶干重。

在每个样方内分 3 组随机选取直径小于 2 mm 的健康植物细根若干,用于测定植物根性状。随机选取 10 条细根,用电子游标卡尺测量其长度取平均值作为根长。将洗净的细根样品于 80℃ 烘箱中烘 48 h 至恒重,然后用电子天平称量根干重。用排水替代法测定根体积。功能性状属性值和测定方法如表 1 所示。

表 1 各功能性状的测定和计算
Table 1 Measurement and calculation of functional traits

植物功能性状 Plant functional traits	测定方法 Methods	单位 Unit	植物功能性状 Plant functional traits	测定方法 Methods	单位 Unit
比叶面积 Specific leaf area	叶面积/叶干重	mm ² /mg	比根长 Specific root length	根长/根干重	cm/g
叶组织密度 Leaf tissue density	叶干重/叶体积	mg/mm ³	根组织密度 Root tissue density	根干重/根体积	mg/mm ³
叶碳含量 Leaf carbon content	重铬酸钾外加热法 ^[38]	g/kg	根碳含量 Root carbon content	重铬酸钾外加热法 ^[38]	g/kg
叶氮含量 Leaf nitrogen content	凯氏定氮法 ^[38]	g/kg	根氮含量 Root nitrogen content	凯氏定氮法 ^[38]	g/kg
叶磷含量 Leaf phosphorus content	钼蓝比色法 ^[38]	g/kg	根磷含量 Root phosphorus content	钼蓝比色法 ^[38]	g/kg
叶碳氮比 Leaf carbon-nitrogen ratio	叶碳含量/叶氮含量	无量纲	根碳氮比 Root carbon-nitrogen ratio	根碳含量/根氮含量	无量纲
叶氮磷比 Leaf nitrogen-phosphorus ratio	叶氮含量/叶磷含量	无量纲	根氮磷比 Root nitrogen-phosphorus ratio	根氮含量/根磷含量	无量纲

1.4 土壤样品采集及土壤因子测定

在样方内深度为 0—5、5—20 和 20—40 cm 的 3 个土层以“S”型进行土壤样品采集,重复 6 次,将不同土层的样品充分混合均匀后进行土壤性状测定。其中,土壤水分含量(SW)利用烘干法进行测定,土壤有机碳含量(SC)利用重铬酸钾油浴法进行测定,用全自动定氮仪(HGK-55)对土壤氮含量(SN)进行测定,土壤磷含量(SP)利用钼蓝比色法进行测定^[38]。

1.5 气候数据的获取

利用 ANUSPLIN 插值软件对延河流域及周边 57 个气象站点数据进行空间插值并拟合生成环境因子专题图^[30],然后把野外采样时利用全球定位系统(GPS)定位仪记录的每个采样点的经纬度信息导入 ArcGIS 中,根据采样点信息提取气候数据。气象因子包括年平均降雨量(MAP)、7—9 月降雨量(P₇₈₉)、4—10 月平均温度(T₄₋₁₀)、最热月均温(T₇)、最冷月均温(T₁)、年平均气温(MAT)、年平均蒸发量(MAE)。

1.6 数据分析

植物群落水平功能性状根据群落相对重要值进行计算:

$$\text{物种相对重要值}(IV) = (\text{物种丰度} + \text{物种盖度} + \text{物种生物量}) / 3 \tag{1}$$

$$\text{群落总重要值}(CI) = \sum_{i=1}^n IV_i \tag{2}$$

$$CT_j = (\sum_{i=1}^n T_{ij} \times IV_i) / IV \tag{3}$$

式中,CT_j代表群落或科属的 j 性状,T_{ij}为群落中 i 物种的 j 性状。

在 R 4.2.0 中利用图基(Tukey)多重比较法分析不同生物地理气候区的功能性状和环境条件差异,使用 Pearson 相关性分析功能性状及其与环境变量之间的相关关系。选取在不同植被带具有显著变化的植物功能性状和与不同性状具有显著相关性的环境变量在 Canoco 5.0 软件中执行冗余分析(RDA)并进行置换检验以分析不同环境要素对功能性状的影响及其贡献度。使用 SmartPLS3 软件建立最小二乘路径模型(PLS-PM)以

探究不同因素对群落功能性状的影响路径(模型要求标准化均方根残差(SRM_R)<0.2,规范适配度指标(NFI)>0.9)。所有的统计分析图在 Origin2021b 中进行绘制。

2 结果与分析

2.1 功能性状在不同植被带的变化特征

2.1.1 叶片功能性状在不同植被带的变化

植物叶片功能性状在不同植被带的变化趋势存在较大差异(图 2)。从草原区到森林区,SLA、LNC 以及 LN/LP 呈显著($P<0.05$)升高趋势,而 LTD 和 LC/LN 则显著降低。沿植被带变化,LPC 先增加后降低,即森林草原区的 LPC 显著高于($P<0.05$)草原区和森林区。不同植被带之间的 LCC 差异不显著。

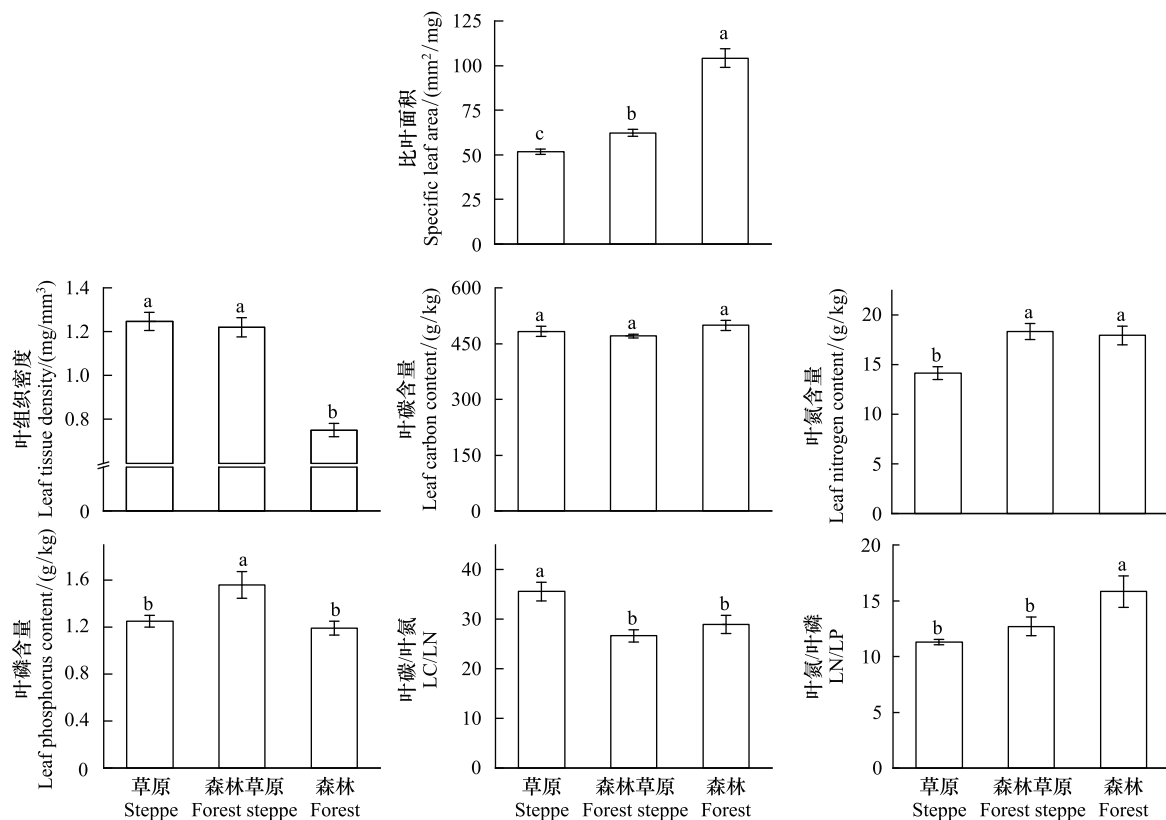


图 2 植物群落叶片功能性状沿植被带的变化

Fig.2 Changes of leaf functional traits across different vegetation zone

图中不同小写字母表示差异显著($P<0.05$)

2.1.2 植物根功能性状在不同植被带的变化

植物根功能性状沿植被带的变化趋势与叶片功能性状的变化趋势存在差异(图 3)。SRL 从草原区至森林区呈显著下降趋势,而 RCC、RC/RN 和 RN/RP 则表现为显著上升趋势。RPC 在不同植被带的变化与 LPC 相似,即森林草原区的 RPC 显著高于草原区和森林区。RTD 和 RNC 在不同植被带的变化不显著。

2.2 不同功能性状之间的相关关系

植物地上性状与地下性状之间存在复杂的相关关系(图 4)。对于叶片性状,SLA 与 LTD 极显著($P<0.01$)负相关,与 SRL 显著负相关($P<0.05$),而与 LNC 和 RCC 极显著正相关;LTD 与 SRL 和 RPC 分别表现为极显著正相关和显著正相关,与 RCC 显著负相关;LNC 与 RTD 极显著负相关,而与 RCC、RNC 和 RPC 极显著正相关;LPC 与 RPC 极显著负相关,与 RCC 显著负相关,与 RTD 极显著正相关。对于根性状,SRL 与 RC/RN

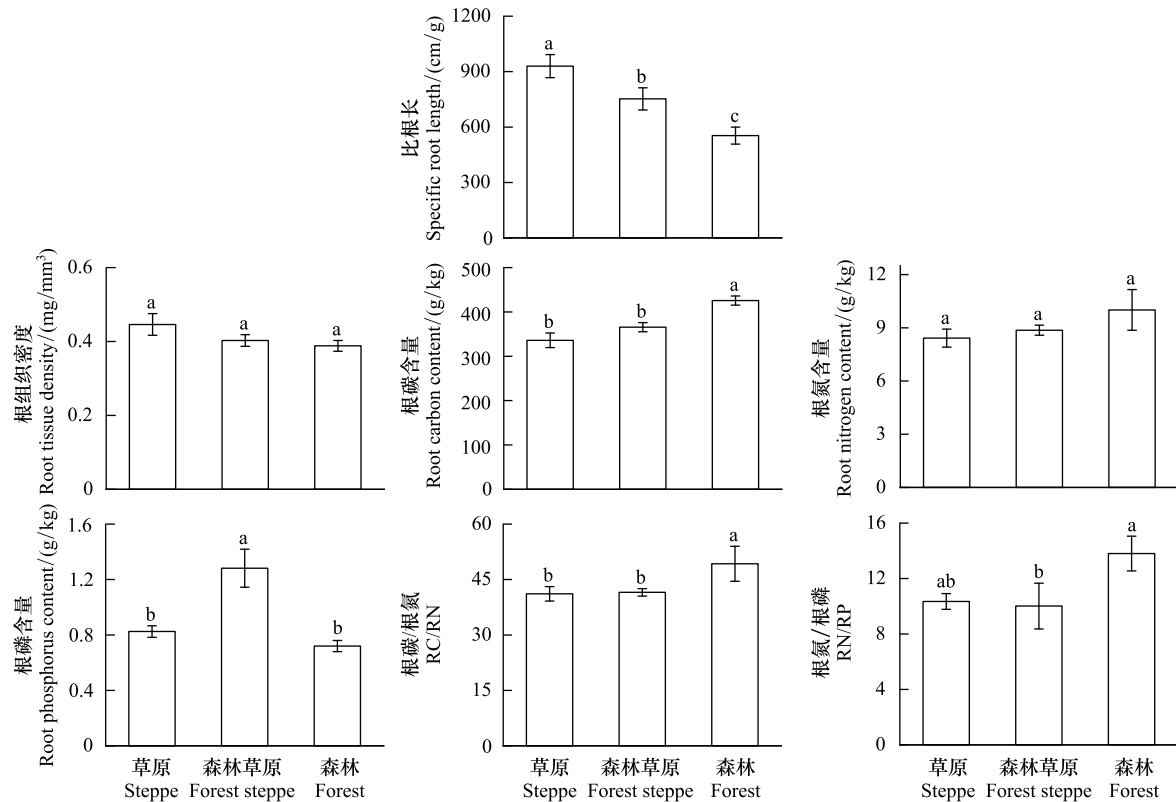


图 3 植物群落根功能性状在不同植被带的变化

Fig.3 Changes of root functional traits across different vegetation zones

显著负相关;RTD 与 RCC 显著正相关;RCC 与 RNC 极显著正相关。

2.3 植物功能性状对环境条件变化的响应

2.3.1 不同植被带环境条件的变化特征

环境变化包括气候因素和土壤条件的变化(表 2),从草原区到森林区,MAP、P₇₈₉、T₁均呈现出显著的升高趋势,而 MAE 则表现为沿植被带显著降低的变化趋势。森林草原区的 MAT 和 T₇显著高于草原区和森林区。对于土壤条件,SW、SC、SN 和 SN/SP 呈现出显著升高趋势,而 SC/SN 呈显著降低趋势,森林草原区 SP 显著高于草原区和森林区。

表 2 气候和土壤因素沿不同植被带的变化

Table 2 Changes of climate and soil factors along different vegetation zones

参数 Parameters	草原 Steppe	森林草原 Forest Steppe	森林 Forest
年均降雨 Mean annual precipitation/mm	439.35±0.79 c	484.57±1.16 b	519.1±1.1 a
7—9 月降雨 July-September precipitation/mm	257.9±0.61 c	288.67±0.72 b	305.42±0.77 a
年均蒸发 Mean annual evaporation/mm	969.06±2 a	900.48±2 b	884.16±2.45 c
年均温度 Mean annual temperature/℃	7.89±0.06 c	8.87±0.06 a	8.58±0.1 b
最冷月温度 January temperatures/℃	-7.77±0.04 c	-6.73±0.04 b	-6.51±0.06 a
最热月温度 July temperature/℃	21.59±0.08 b	22.36±0.07 a	21.63±0.13 b
土壤水含量 Soil water content/%	7.58±0.21 b	8.35±0.42 b	11.42±0.91 a
土壤碳含量 Soil carbon content/(g/kg)	5.66±0.44 b	6.42±0.4 b	15.71±2.06 a
土壤氮含量 Soil nitrogen content/(g/kg)	0.34±0.02 b	0.36±0.02 b	1.44±0.17 a
土壤磷含量 Soil phosphorus content/(g/kg)	0.52±0.01 b	0.68±0.03 a	0.55±0.01 b
土壤碳氮比 Soil carbon-nitrogen ratio	17.16±1.27 a	17.92±0.62 a	10.69±0.33 b
土壤氮磷比 Soil nitrogen-phosphorus ratio	0.66±0.05 b	0.56±0.04 b	2.61±0.29 a

环境因素数据的表示形式为平均值±标准误,同一行中不同小写字母表示不同植被带之间具有显著差异(P<0.05)

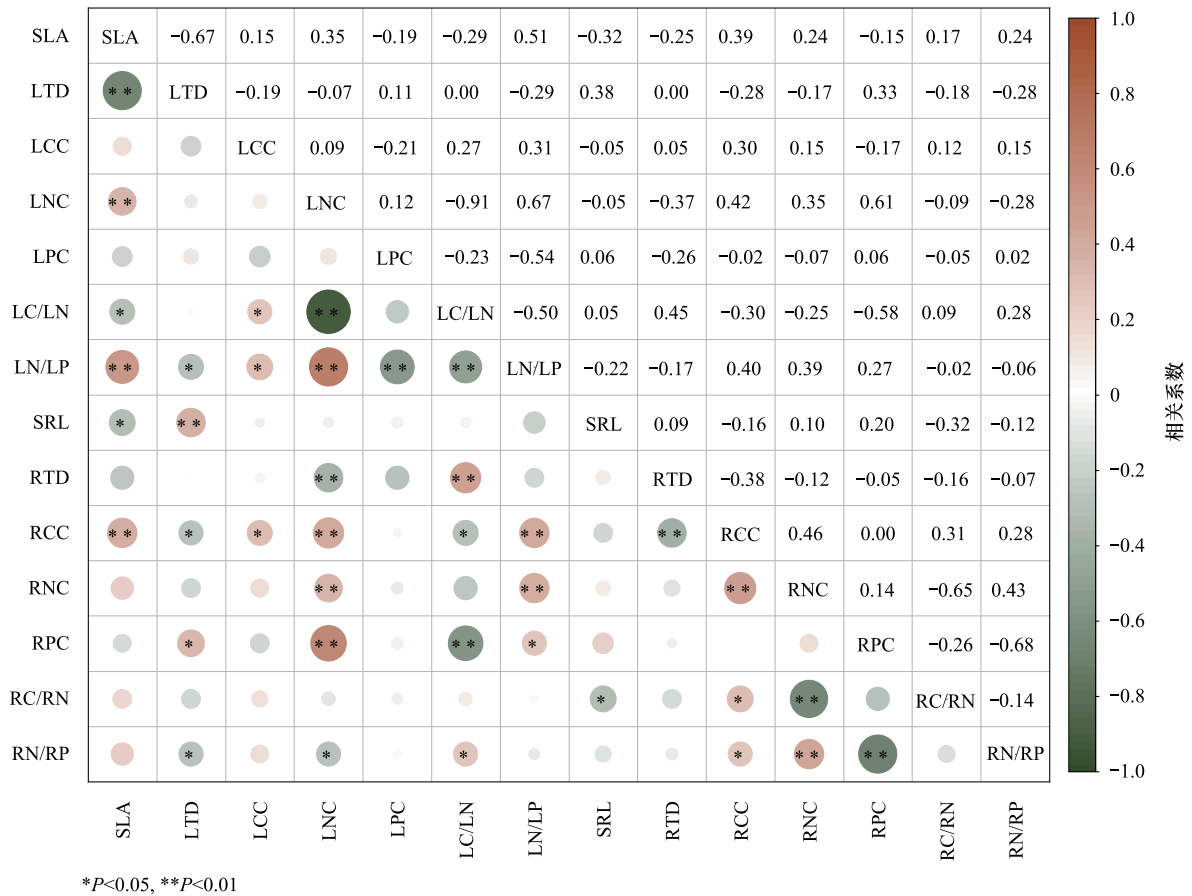


图 4 不同群落功能性状之间的相关性

Fig.4 Correlations between different functional traits

SLA:比叶面积 Specific leaf area;LTD:叶组织密度 Leaf tissue density;LCC:叶碳含量 Leaf carbon content;LNC:叶氮含量 Leaf nitrogen content;LPC:叶磷含量 Leaf phosphorus content;LC/LN:叶碳氮比 Leaf carbon-nitrogen ratio;LN/LP:叶氮磷比 Leaf nitrogen-phosphorus ratio;SRL:比根长 Specific root length;RTD:根组织密度 Root tissue density;RCC:根碳含量 Root carbon content;RNC:根氮含量 Root nitrogen content;RPC:根磷含量 Root phosphorus content;RC/RN:根碳氮比 Root carbon-nitrogen ratio;RN/RP:根氮磷比 Root nitrogen-phosphorus ratio

2.3.2 植物功能性状与环境因子的相关分析

相关性分析表明,不同植物功能性状与环境因子之间存在复杂的相互作用关系(图 5)。对于叶片功能性状,SLA 与 MAP、 P_{789} 、 T_1 、SW、SC 和 SN 极显著正相关,与 MAE 极显著负相关,而 LTD 与环境变量的相关性则与 SLA 相反。LNC 与 MAP、 P_{789} 、 T_1 极显著正相关,与 MAE 极显著负相关,LPC 与 MAT 表现为显著正相关,与 T_{4-10} 和 T_7 极显著正相关。对于根功能性状,SRL 与 MAP、 P_{789} 、 T_1 、SW、SC 和 SN 极显著正相关,与 MAT 显著正相关,而与 MAE 极显著负相关。RCC 与 MAP、 P_{789} 、 T_1 极显著正相关,与 MAE 极显著负相关,而与 SC 和 SN 显著正相关。RPC 与 T_{4-10} 和 T_7 显著正相关。上述分析表明不同性状受到气候条件和土壤因素的协同影响。

2.4 环境变化对植物功能性状的影响路径分析

RDA 排序图显示,RDA1 轴和 RDA2 轴分别占植物功能性状与环境因素协方差矩阵解释度的 37.93% 和 23.52%(图 6),RDA1 和 RDA2 轴的总解释度为 61.45%,表明气候因素和土壤条件对不同植被带功能性状变异的贡献较大。不同气候因素和土壤因素对功能性状的影响关系较为复杂,SLA 与 SC、SN 和 MAP 呈正相关,与 MAE 呈负相关;LTD 与 SC/SN 呈正相关,与 SN/SP、SW 和 SN 负相关;SRL 与 MAE 呈正相关,与 SN 和 SC 负相关;LTD 与 SC/SN 正相关,与 SW 和 SN/SP 负相关。对 RDA 模型中的解释变量(环境因素)进行置换检验表明(表 3),MAP、 P_{789} 、MAE、MAT 和 T_7 对群落性状的解释度和贡献度达到极显著水平,SC/SN 对模型的

解释度达显著水平。其中, MAP 的解释度最高(18.6%), 其次为 P_{789} (9.2%), 最低为 SC/SN (2.9%), 表明气候因素中水分条件对不同植被带的植物功能性状的变异贡献最大, 其次为温度条件, 而土壤因素对植物功能性状的影响最小。

基于偏最小二乘路径模型 (PLS-PM), 通过假设的途径确定了气候因素和土壤因素对植物叶片和根功能性状的直接和间接影响 (图 7)。结果表明, 环境因素主要通过 3 条路径对叶片功能性状产生影响。首先, 水分条件能够直接对叶片功能性状产生正向影响; 其次, 水分条件会通过对土壤养分的调节来间接影响叶片性状; 此外, 水分还能够直接影响土壤含水量来影响土壤养分含量从而间接对植物叶片功能性状产生影响。总之, 水分条件除能够直接正向影响叶片性状外还会通过影响土壤水分含量和土壤养分含量来间接影响叶片性状。相较于环境因素对叶片性状的影响, 其对根功能性状的影响路径更为简单, 主要体现在只有水分条件对根功能性状产生直接的正向显著影响, 而且水分对叶性状的影响强度要高于对根性状的影响强度, 表现在水分直接影响叶片性状的路径系数为 1.017, 对根性状的影响路径系数为 0.793。温度条件对植物群落叶和根性状也有调控作用, 但路径系数未达显著水平。

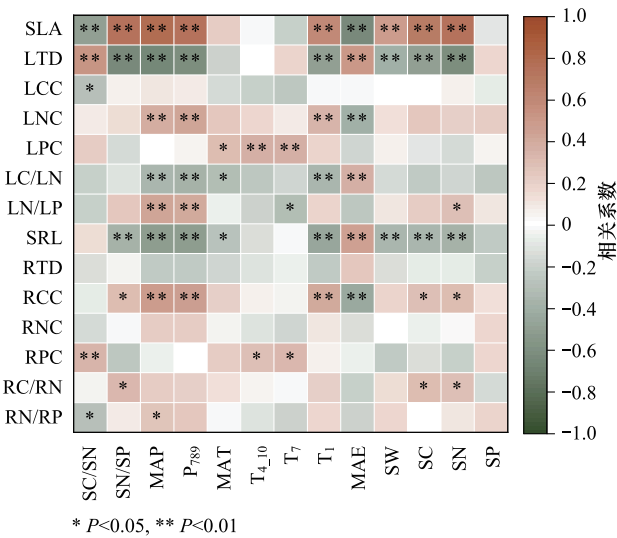


图 5 环境因素与功能性状之间的相关性

Fig.5 Correlations between environmental factors and functional traits
MAP: 年平均降雨量 Mean annual precipitation; P_{789} : 7—9 月降雨 July-September precipitation; T_{4-10} : 4—10 月平均温度 April-October temperature; T_7 : 最热月均温 July temperature; T_1 : 最冷月均温 January temperatures; MAT: 年均温度 Mean annual temperature; MAE: 年均蒸发 Mean annual evaporation; SW: 土壤水含量 Soil water content; SC: 土壤碳含量 Soil carbon content; SN: 土壤氮含量 Soil nitrogen content; SP: 土壤磷含量 Soil phosphorus content; SC/SN: 土壤碳氮比 Soil carbon-nitrogen ratio; SN/SP: 土壤氮磷比 Soil nitrogen-phosphorus ratio

表 3 冗余分析不同环境因子的置换检验

Table 3 Permutation test of different environmental factors of RDA plot

参数 Parameters	解释度 Explains/%	贡献度 Contribution/%	F	P
年均降雨 Mean annual precipitation	28.6	51.8	21.7	0.002
7—9 月降雨 July-September precipitation	9.2	16.6	7.8	0.002
年均蒸发 Mean annual evaporation	4	7.3	4.5	0.002
年均温度 Mean annual temperature	6	10.9	6.2	0.004
最冷月均度 January temperatures	1.7	3.1	1.5	0.158
最热月均温 July temperature	4.2	7.6	3.9	0.006
土壤水含量 Soil water content	0.3	0.6	0.4	0.892
土壤碳含量 Soil carbon content	0.2	0.3	0.2	0.99
土壤氮含量 Soil nitrogen content	0.9	1.5	0.9	0.452
土壤碳氮比 Soil carbon-nitrogen ratio	2.9	5.2	2.5	0.034
土壤氮磷比 Soil nitrogen-phosphorus ratio	1.1	2	1.2	0.27

3 讨论

3.1 植物群落水平功能性状沿不同植被带的变化特征

延河流域由于地形条件影响, 降雨和温度有明显的空间梯度变化, 从南向北随降雨量降低, 植物生存环境

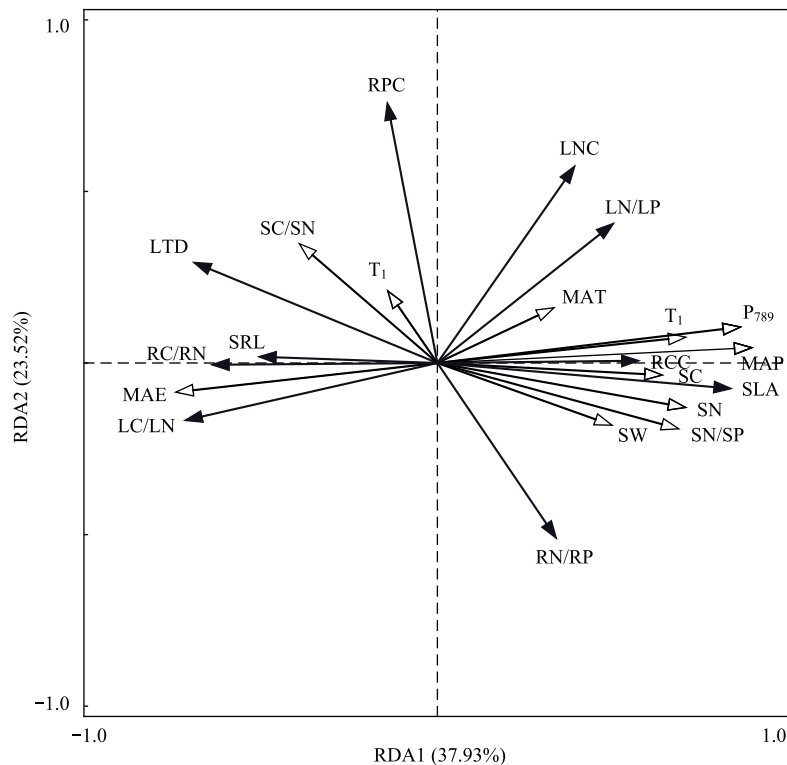


图6 植物功能性状与环境因素 RDA 排序图

Fig.6 RDA ranking plot of plant functional traits and environmental factors

也越发干旱,从而形成了水平地带性特别明显的3个生物地理气候区—森林区、森林草原区和草原区^[29—30]。本研究中,植物群落水平功能性状在不同植被带的属性值空间分布和变化趋势具有较大差异。从草原区到森林区,SLA、LNC和LN/LP呈显著的上升趋势,LTD和LC/LN呈显著下降趋势(图2)。对于根功能性状,沿植被带变化,SRL从草原区到森林区呈显著下降趋势,而RCC、RC/RN和RN/RP呈显著上升趋势(图3)。郑颖等^[39]分析了筛选作用和遗传背景对延河流域107种植物叶片和细根性状的影响表明SLA、LNC和SRL等性状在不同植被带差异显著,且变化趋势与本研究一致。这与不同植被带的植物水分和养分可获取性变化有关,从草原区到森林区,MAP、 P_{789} 和SW均呈显著的升高趋势,而MAE则显著降低。SC、SN和SN/SP呈现出显著升高趋势,而SC/SN呈显著降低趋势(表2),表明随植被带变化,植物可利用水资源和养分也逐渐上升。叶片SLA和LTD是植物吸收和存留养分的两个重要性状,SLA大小与植物生境条件密切相关,Garnier等^[22]研究表明在贫瘠瘠土和水分缺乏的生境中,植物SLA往往较低,反之亦然。也有研究表明土壤养分条件对植物SLA的大小有很大的影响,当光照较弱时,植株为吸收更多的光资源,会增大光照面积,即增大植株的SLA^[40—41]。Campetella等^[42]的研究结果指出在干旱环境下的植物叶片往往会有较厚的细胞壁和叶肉层,而植物叶组织相对营养留存高会导致SLA较小、LTD较大^[43]。较大的SRL与更高的养分和水分吸收率、更快的根系周转率有关,是表征环境变化的较为敏感的性状^[44]。因此,在本研究中从草原区向森林区随着植物可利用水分和养分的增加,植物功能性状也随之产生了响应的变化。

此外,值得注意的是,在森林草原区,植物LPC和RPC均表现为先上升后下降的变化趋势,即森林草原区的植物P含量显著高于森林区和草原区。森林区和草原区主要以多年生稳定的木本和草本植物群落为主,植物群落演替速度相较于森林草原区更趋于稳定^[45—46]。Zhang等^[47]和Wang等^[48]通过对不同生长年限的水杉林研究表明,幼龄林叶片P含量均高于中老龄林,而叶片N:P则低于中、老龄林。研究结果证实了幼龄林的生长主要受P限制,而成熟林的生长主要受N限制。本研究中,森林草原区由于较快的植被演替速度使得

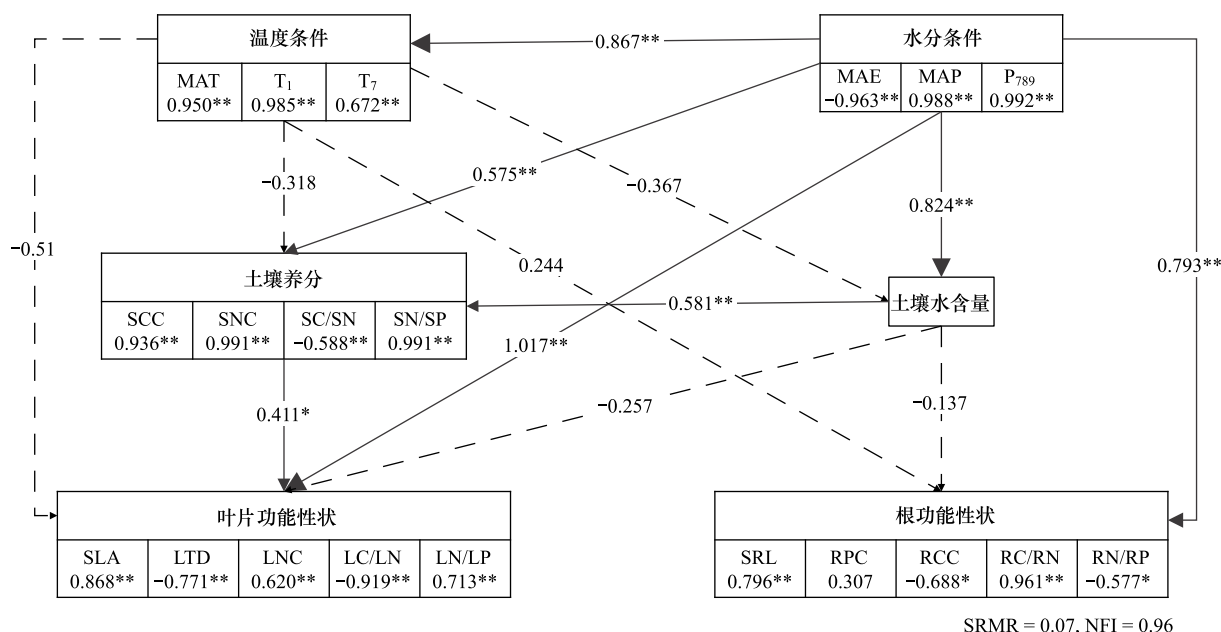


图7 植物功能性状驱动因素的 PLS-PM 模型

Fig.7 PLS-PM model of plant functional trait drivers

图中线条表示温度条件、水分条件、土壤养分和土壤水分含量对植物叶片和根功能性状的直接或间接影响; * 表示统计学显著差异 (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$), 箭头上的数字是表示正 (正数) 或负效应 (负数) 的路径系数; SRMR: 标准化均方根残差 Standardized root mean square residual; NFI: 规范适配指标 Normal fit index; PLS-PM: 最小二乘路径模型 Partial least squares path models

其优势植物群落的生长年限要短于草原区和森林区, 因此其群落平均 P 含量要高于森林区和草原区, 表明在森林草原区植物的生长和发育主要受到 P 限制。戚德辉等^[49]对黄土丘陵区森林草原带不同退耕年限植物化学计量特征研究也提出 P 是森林草原带植物群落生物生长和演替的限制因素。

3.2 环境条件变化对植物群落水平功能性状的影响

环境条件如养分、降水、温度和土壤等的变化会影响群落物种组成、分布以及叶片和根形态, 这种植物-环境之间的相互作用会使叶片和根功能性状发生相应改变。如在干旱与半干旱地区, 为避免水分的散发, 物种往往会减小 SLA, 增大叶片厚度来保存叶片水分^[50]。功能性状与环境条件之间相关性分析表明 (图 5), 水分条件 (MAP、P₇₈₉、MAE) 与各具有显著变化的性状之间相关性最强; 对于温度, T₁ 与各具有显著变化的性状之间均存在显著关系, MAT 和 T₄₋₁₀ 和 T₇ 对不同植被带植物功能性状的影响较小; 而土壤条件与不同性状之间的相关性较弱。因此, 可以初步推断水分条件对不同植被带功能性状的影响较大, 其次为温度条件, 而土壤因素影响则较小。然而, 不同环境条件的影响和植物响应机制还不确定, 需要更深层次探讨。

RDA 分析表明, 气候因素和土壤条件的变化能够解释不同植被带植物群落水平功能性状变异的 61.45% (图 6)。其中, MAP、P₇₈₉、MAE 等水分条件的解释度最高, 达到 41.8%; 温度条件解释了不同植被带变异的 7.9%, 对于土壤因素, 解释度仅为 5.4% (表 3)。说明在延河流域, 水分条件是对植物功能性状影响最强的因素, 其次为温度和土壤条件。施宇等^[14]通过对比延河流域不同气候区域 147 个物种的叶片和细根功能性状及其与气候因素关系也提出水分条件是主导功能性状随环境梯度变化的主导因素。PLS-PM 模型表明, 水分条件不仅会直接影响植物根和叶片功能性状, 还会通过影响土壤养分和土壤水分进而影响叶片功能性状 (图 7), 验证了水分可获取性在调节延河流域不同植被带植物群落功能性状变异的重要性。表明延河流域从草原带至森林带, 水分会通过对土壤养分和土壤水含量的再分配来调节不同植物群落的功能性状以适应环境变化。

3.3 延河流域植物群落对环境变化的适应策略

植物功能性状作为表征植物进化和对环境适应能力的重要属性,其能够单独或协同响应环境变化^[10-11]。植物叶片是植物与所处环境接触范围最广、对环境变化响应最敏感的器官,叶片功能性状与植物对营养物质和光资源等的利用能力和效率密切相关^[51],可以很好的反映植物响应环境变化形成的适应策略。本研究中,SLA 从草原区至森林区呈显著上升趋势,而 LTD 则相反,且两者之间存在极显著负相关关系(图 4)。SLA 是植物适应生境条件和获取光资源的关键性状,植物为了适应养分贫瘠和水资源匮乏等非生物胁迫,往往会缩减 SLA 以减少叶片水分蒸发和提高光能利用效率^[45]。LTD 与植物利用资源的效率和叶片周转生长速度有关,更高的 LTD 有利于提高植物对于干旱气候条件的适应性^[52]。因此,从草原区至森林区,植物群落通过增大 SLA 和降低 LTD 以适应环境梯度的变化。细根是植物摄取养分和水分的最主要器官,其功能性状的变化能够表征有关环境变化的信息,是指示植物生长和植被分布格局的重要标志^[53]。SRL 能够反映细根吸收养分和水分效率、与根系周转率有关^[45],RTD 可以表征植物根系组织抗性和防御能力^[54]。本研究中 SRL 从草原区至森林区呈显著的下降趋势,而 RTD 的下降趋势不显著(图 3)。表明植被为了适应干旱贫瘠的立地条件会增加 SRL 和 RTD 以提高养分摄取和存留能力。此外,PLS-PM 模型表明,水分条件能够直接影响植物群落的地上和地下性状,还会通过对土壤养分和水分的再分配来调节植物叶片性状,说明从草原区至森林区,随着干旱胁迫的降低和养分可获取性的升高,植物细根和叶片会发生相应的变化以更好地吸收养分从而形成适宜的环境适应策略,即植物群落通过增大 SLA、降低 SRL 来提高对光资源的利用效率和根系养分的留存效率。

碳氮磷是植物生长发育和新陈代谢的必需元素,对蛋白质和磷酸合成、以及生态系统物质循环和能量流动等过程至关重要。森林区植物生长速率较慢,抵御外界环境变化能力更强,因此其 RCC 最高(图 3)。氮磷元素是陆地生态系统植被生长发育的主要限制因素,植物 N 含量能够表征植物的光合能力和资源竞争能力,生活型不同的植物养分分配策略存在差异,草地植被生长发育迅速,光合作用能力和养分利用效率较高^[55],因此植物分配到不同器官中的 N 含量更低,森林区植被矿质养分大部分需要用于构建防御结构以及积累更多的光合产物^[51,56],故植物群落在森林区具有较高的 LNC。元素化学计量比可以反映不同植物群落的生存策略,植物 C/N 值与植物的碳同化能力有关,可以表征植物营养利用效率和生长速度,而叶片 N/P 常用作判断植物生长营养元素限制的阈值^[57-58]。大部分植物叶组织的 N/P 值约为 14—16, N/P 小于 14 的植物生长主要受 N 限制, N/P 大于 16 的植物生长主要受 P 限制^[59]。本研究中,草原区和森林草原区叶片 N/P 值分别为 11.3 和 12.7(图 2),表明该植被带植物生长主要受到 N 限制。而森林区叶片 N/P 值为 15.8,其比值在正常范围内。之前的分析表明 P 在植被更替速度较快的森林草原区也存在限制作用,表明森林草原区植被在养分竞争中能力较强,需要提高其养分元素即 N、P 来源。

4 结论

通过对延河流域不同生物地理气候区植物功能性状的变化及其对环境变化的响应分析,本研究主要结论如下:(1)从草原区到森林区,群落叶片性状 SLA、LNC、LN/LP 显著增大,LTD 和 LC/LN 显著下降;群落根性状 RCC、RC/RN 和 RN/RP 显著上升,而 SRL 显著降低。(2)水分可获取性是延河流域植物群落性状变异的主导因素,水分可以直接影响植物群落的地上和地下性状,还能够通过对土壤水分和养分的再分配来间接调节植物叶片性状。(3)从草原区至森林区,植物群落通过增大 SLA,降低 SRL 以提高对水分和养分的摄取存留能力。(4)延河流域不同植被带植物群落的限制性营养元素存在差异,即草原区植物生长主要受到 N 限制,森林草原区受到 N 和 P 元素的限制。此外,本研究未考虑人工干预、太阳辐射以及 C、N 沉降等因素对性状的影响,未来的研究应该充分考虑这些环境因子对植被生产力和植物固碳能力的影响以更好地服务国家战略需求。

参考文献(References):

- [1] 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.
- [2] Adler P B, Salguero-Gómez R, Compagnoni A, Hsu J S, Ray-Mukherjee J, Mbeau-Ache C, Franco M. Functional traits explain variation in plant life history strategies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(2): 740-745.
- [3] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [4] Violle C, Navas M, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [5] 郑华, 潘权, 文志, 杨延征. 植物功能性状与森林生态系统服务的关系研究综述. *生态学报*, 2021, 41(20): 7901-7912.
- [6] 黄永梅, 陈慧颖, 张景慧, 盛芝露, 李恩贵, 刘鸿雁. 植物属性地理的研究进展与展望. *地理科学进展*, 2018, 37(1): 93-101.
- [7] Violle C, Reich P B, Pacala S W, Enquist B J, Kattge J. The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(38): 13690-13696.
- [8] Wright I J, Reich P B, Cornelissen J, Falster D S, Groom P K, Hikosaka K, Lee W, Lusk C H, Niinemets U, 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.
- [9] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Joseph Wright S, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529(7585): 167-171.
- [10] Reichstein M, Bahn M, Mahecha M D, Kattge J, Baldocchi D D. Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(38): 13697-13702.
- [11] Iversen L L, Girón J G, Pan Y J. Towards linking freshwater plants and ecosystems via functional biogeography. *Aquatic Botany*, 2022, 176: 103454.
- [12] Bu W S, Huang J H, Xu H, Zang R G, Ding Y, Li Y D, Lin M X, Wang J S, Zhang C C. Plant functional traits are the mediators in regulating effects of abiotic site conditions on aboveground carbon stock-evidence from a 30 ha tropical forest plot. *Frontiers in Plant Science*, 2019, 9: 1958.
- [13] Lienin P, Kleyer M. Plant trait responses to the environment and effects on ecosystem properties. *Basic and Applied Ecology*, 2012, 13(4): 301-311.
- [14] 施宇, 温仲明, 龚时慧, 宋光, 郑颖, 丁曼. 黄土丘陵区植物功能性状沿气候梯度的变化规律. *水土保持研究*, 2012, 19(1): 107-111, 116.
- [15] Balazs K R, Kramer A T, Munson S M, Talkington N, Still S, Butterfield B J. The right trait in the right place at the right time: matching traits to environment improves restoration outcomes. *Ecological Applications: a Publication of the Ecological Society of America*, 2020, 30(4): e02110.
- [16] 陶宇, 温仲明, 朱朵菊, 曾鸿文, 张静. 黄土丘陵区植物群落功能多样性/物种多样性与产流产沙响应关系. *水土保持研究*, 2018, 25(4): 120-128.
- [17] Jardine E C, Thomas G H, Forrester E J, Lehmann C E R, Osborne C P. The global distribution of grass functional traits within grassy biomes. *Journal of Biogeography*, 2020, 47(3): 553-565.
- [18] Speed J D M, Chimal-Ballesteros J A, Martin M D, Barrio I C, Vuorinen K E M, Soininen E M. Will borealization of Arctic tundra herbivore communities be driven by climate warming or vegetation change? *Global Change Biology*, 2021, 27(24): 6568-6577.
- [19] 向响, 黄永梅, 杨崇曜, 李泽卿, 陈慧颖, 潘莹萍, 霍佳璇, 任梁. 海拔对青海湖流域群落水平植物功能性状的影响. *植物生态学报*, 2021, 45(5): 456-466.
- [20] 李月娟, 李娇凤, 常斌, 姜勇, 梁士楚. 桂林岩溶石山青冈群落植物功能性状的尺度变化与关联. *生态学报*, 2019, 39(15): 5555-5563.
- [21] 张雪妮, 李岩, 何学敏, 杨晓东, 吕光辉. 荒漠植物功能性状及其多样性对土壤盐变化的响应. *生态学报*, 2019, 39(5): 1541-1550.
- [22] Garnier E, Cortez J, Billes G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004, 85(9): 2630-2637.
- [23] 霍莉莉, 陈懂懂, 李奇, 张莉, 贺福全, 舒敏, 赵亮. 三江源地区草地植物功能性状与蒸散发关系研究. *草地学报*, 2022, 30(8): 2182-2190.
- [24] 马丽, 单立山, 解婷婷, 种培芳, 杨洁, 师亚婷. 基于同质园实验的两种典型荒漠植物叶片功能性状变异研究. *草地学报*, 2022, 30(3): 701-711.
- [25] 张琦, 郭琛文, 姚蒙蒙, 董宽虎, 王常慧, 任国华. 放牧强度对半干旱草地优势植物赖草功能性状的影响. *草地学报*, 2022, 30(8): 2108-2117.
- [26] Abelleira Martínez O J, Fremier A K, Günter S, Ramos Bendaña Z, Vierling L, Galbraith S M, Bosque-Pérez N A, Ordoñez J C. Scaling up functional traits for ecosystem services with remote sensing: concepts and methods. *Ecology and Evolution*, 2016, 6(13): 4359-4371.
- [27] 戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 王红霞, 郭茹. 基于功能性状的铁杆蒿对环境变化的响应与适应. *应用生态学报*, 2015, 26(7): 1921-1927.
- [28] Auslander M, Nevo E, Inbar M. The effects of slope orientation on plant growth, developmental instability and susceptibility to herbivores. *Journal of Arid Environments*, 2003, 55(3): 405-416.
- [29] 戚德辉, 温仲明, 王红霞, 郭茹, 杨士梭. 黄土丘陵区不同功能群植物碳氮磷生态化学计量特征及其对微地形的响应. *生态学报*, 2016, 36(20): 6420-6430.

- [30] 温仲明, 焦峰, 焦菊英. 黄土丘陵区延河流域潜在植被分布预测与制图. 应用生态学报, 2008, 19(9): 1897-1904.
- [31] 杨玉婷, 曾鸿文, 温仲明, 王杨. 基于 LHS 策略的延河流域植物功能型划分. 西北林学院学报, 2019, 34(2): 84-91.
- [32] 郑诚, 温仲明, 郭倩, 樊勇明, 杨玉婷, 高飞. 基于 MaxEnt 模型的延河流域草本植物适生分布与功能性状分析. 生态学报, 2021, 41(17): 6825-6835.
- [33] 王利成, 温仲明, 逯金鑫. 延河流域植被景观格局与水文连通性关系. 水土保持研究, 2022, 29(5): 124-130.
- [34] 曾鸿文, 温仲明, 陶宇, 张静, 朱朵菊. 延河流域 6 种草本植物功能性状变异来源分析. 水土保持研究, 2018, 25(5): 364-370.
- [35] 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.
- [36] Yang Y T, Fan Y M, Basang C M, Lu J X, Zheng C, Wen Z M. Different biomass production and soil water patterns between natural and artificial vegetation along an environmental gradient on the Loess Plateau. Science of the Total Environment, 2022, 814: 152839.
- [37] 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.
- [38] 鲍士旦. 土壤农化分析. 3 版. 北京: 中国农业出版社, 2000.
- [39] 郑颖, 温仲明, 宋光, 丁曼. 环境及遗传背景对延河流域植物叶片和细根功能性状变异的影响. 生态学报, 2014, 34(10): 2682-2692.
- [40] 张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. 植物生态学报, 2004, 28(6): 844-852.
- [41] Sterck F J, Bongers F. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. Journal of Ecology, 2001, 89(1): 1-13.
- [42] Campetella G, Chelli S, Wellstein C, Farris E, Calvia G, Simonetti E, Borsukiewicz L, Vanderplank S, Marignani M. Contrasting patterns in leaf traits of Mediterranean shrub communities along an elevation gradient: measurements matter. Plant Ecology, 2019, 220(7/8): 765-776.
- [43] Hendrik P, Ulo N, Lourens P, Wright I J, Rafael V. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. The New Phytologist, 2009, 182(3): 565-88.
- [44] Geng Y, Wang L, Jin D M, Liu H Y, He J S. Alpine climate alters the relationships between leaf and root morphological traits but not chemical traits. Oecologia, 2014, 175(2): 445-455.
- [45] 彭浪, 段剑, 刘士余, 汤崇军. 红壤侵蚀区不同恢复年限植物群落演替规律. 水土保持通报, 2022, 42(1): 10-16.
- [46] Liu W C, Fu S Y, Yan S J, Ren C J, Wu S J, Deng J, Li B Y, Han X H, Yang G H. Responses of plant community to the linkages in plant-soil C:N:P stoichiometry during secondary succession of abandoned farmlands, China. Journal of Arid Land, 2020, 12(2): 215-226.
- [47] Zhang H, Wang J N, Wang J Y, Guo Z W, Wang G G, Zeng D H, Wu T G. Tree stoichiometry and nutrient resorption along a chronosequence of *Metasequoia glyptostroboides* forests in coastal China. Forest Ecology and Management, 2018, 430: 445-450.
- [48] Wang J N, Wang J Y, Wang L, Zhang H, Guo Z W, Wang G G, Smith W K, Wu T G. Does stoichiometric homeostasis differ among tree organs and with tree age? Forest Ecology and Management, 2019, 453: 117637.
- [49] 戚德辉, 温仲明, 杨士梭, 王红霞, 郭茹. 黄土丘陵区森林草原带不同退耕年限植物群落和土壤 N, P 化学计量特征. 草地学报, 2016, 24(2): 322-329.
- [50] Badano E I, Cavieres L A, Molina-Montenegro M A, Quiroz C L. Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. Journal of Arid Environments, 2005, 62(1): 93-108.
- [51] 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.
- [52] Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, Vose J M, Gresham C, Volin J C, Bowman W D. Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. Ecology, 1999, 80(6): 1955-1969.
- [53] Ackerly D D. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. International Journal of Plant Sciences, 2003, 164(S3): S165-S184.
- [54] Craine J M, Froehle J, Tilman D G, Wedin D A, Chapin F S. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. Oikos, 2001, 93(2): 274-285.
- [55] 郑淑霞, 上官周平. 黄土高原地区植物叶片养分组成的空间分布格局. 自然科学进展, 2006, 16(8): 965-973.
- [56] Ülo N, Keenan T F, Lea H. A worldwide analysis of within-canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types. The New Phytologist, 2015, 205(3): 973-93.
- [57] 高贝, 胡艳宇, 张志委, 丁聪, 杨雁茹, 吕晓涛. 氮素添加对呼伦贝尔草甸草原植物氮钾元素含量和计量比的影响. 应用生态学报, 2022, 33(4): 981-987.
- [58] 赵雯, 黄来明. 高寒山区不同土地利用类型土壤养分化学计量特征及影响因素. 生态学报, 2022, 42(11): 4415-4427.
- [59] Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. New Phytologist, 2004, 164(2): 243-266.