DOI: 10.20103/j.stxb.202403190565

王东旭,王宪伟,谭稳稳,王淑洁,杜宇,姜静宜,李琪,张豪.大兴安岭典型灌丛-莎草泥炭地植物功能性状和功能多样性.生态学报,2025,45(2): 962-973.

Wang D X, Wang X W, Tan W W, Wang S J, Du Y, Jiang J Y, Li Q, Zhang H. Plant functional traits and functional diversity of shrub-sedge peatland in Da Xing'an Mountains. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(2):962-973.

大兴安岭典型灌丛-莎草泥炭地植物功能性状和功能 多样性

王东旭^{1,2},王宪伟^{1,*},谭稳稳¹,王淑洁^{1,2},杜 宇¹,姜静宜^{1,3},李 琪^{1,2},张 豪¹

1 中国科学院东北地理与农业生态研究所,中国科学院湿地生态与环境重点实验室,长春 130102

2 中国科学院大学资源与环境学院,北京 100049

3 东北林业大学林学院,森林生态系统可持续经营教育部重点实验室,哈尔滨 150040

摘要:泥炭地生态系统功能很大程度上取决于群落中物种功能性状的变化,但目前的相关研究仍非常有限。研究对大兴安岭 4个地区的灌丛-莎草泥炭地植物地上-地下部分开展调查和取样,系统分析了植物比叶面积,比根长,比根面积,叶片和根系 碳、氮和磷含量及生物量,研究了泥炭地植物的功能性状。通过计算群落加权平均值和功能离散度、Rao 二次熵指数及相关变 异系数,结合生物多样性指数,探讨泥炭地生物多样性、功能性状及功能多样性间相关性。结果表明:(1)灌木柴桦叶中的氮、 磷含量显著高于白毛羊胡子草,且柴桦比叶面积变异系数较高;(2)灌木细根比根长和比根面积显著小于莎草,但细根氮和磷 含量显著高于白毛羊胡子草,且柴桦比叶面积变异系数较高;(2)灌木细根比根长和比根面积显著小于莎草,但细根氮和磷 含量显著高于莎草。而且,灌木叶片和细根生物量显著高于莎草;(3)功能离散度和 Rao 二次熵指数较低,且其变异系数高于 生物多样性和群落加权平均值各指数的变异系数;(4)灌木与莎草表现出地上-地下性状相关性上的差异,灌木根长与根面积显 著正相关,莎草叶片和根系碳、氮和磷含量分别表现出了显著正相关,而功能离散度和 Rao 二次熵指数与生物多样性各指数相 关性呈现一致性,其存在较强的耦合关系。研究结果表明,大兴安岭泥炭地物种间对资源竞争较大,灌木更适应泥炭地贫营养 的环境。

关键词:叶功能性状;根系功能性状;生物多样性;功能多样性;泥炭地

Plant functional traits and functional diversity of shrub-sedge peatland in Da Xing'an Mountains

WANG Dongxu^{1,2}, WANG Xianwei^{1,*}, TAN Wenwen¹, WANG Shujie^{1,2}, DU Yu¹, JIANG Jingyi^{1,3}, LI Qi^{1,2}, ZHANG Hao¹

1 Key Laboratory of Wetland Ecology and Environment, Northeast Institute of Geography and Agroecology, Chinese Academy of Sciences, Changchun 130102, China

2 College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

3 Key Laboratory of Sustainable Forest Ecosystem Management-Ministry of Education, School of Forestry, Northeast Forestry University, Harbin 150040, China

Abstract: Peatland ecosystem functions largely depend on the functional traits of the species. Although the plant functional traits and functional diversity have been considered as the key parameters to predict the response of peatland carbon cycling to the climate change, the studies are still limited. Here, we systematically investigated the specific leaf area, specific root length, specific root area, and the carbon, nitrogen, phosphorus, and biomass contents of leaf and root tissues in four

收稿日期:2024-03-19; 网络出版日期:2024-10-10

基金项目:国家自然科学基金面上项目(42271111);国家自然科学基金国际合作项目(42220104009)

^{*} 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wangxianwei@iga.ac.cn

shrub-sedge peatlands of the Da Xing'an Mountains. The community weighted mean (CWM) value, function dispersion index, Rao's quadratic entropy index, and coefficient of variation value were used to estimate the functional traits of plants in the shrub-sedge peatland. Combined with the biodiversity indices, we analyzed the relationships among biodiversity, functional traits, and functional diversity. Results showed that: (1) The nitrogen and phosphorus contents of leaves of shrub (Betula fruticosa) were significantly higher than those of sedge (Eriophorumvaginatum), while the coefficient of variation of the specific leaf area of Betula fruticosa was lower than that for Eriophorumvaginatum; (2) The specific root length and the specific root area of the shrub fine roots were significantly lower than those of the sedge, while the nitrogen and phosphorus contents of the shrub fine roots were significantly higher than those of the sedge. In addition, the leaf and fine root biomass of the shrub was significantly higher than that of the sedge. (3) The functional dispersion index and Rao's quadratic entropy index of plants inhabiting in shrub-sedge peatlands were very low, and their coefficient of variation was higher compared to the indices of biodiversity and community weighted mean; (4) The relationship between above- and below-ground plant tissues traits of the shrub was different from that of the sedge. Shrub root length was significantly positively related to the root area. In addition, the carbon, nitrogen, and phosphorus contents of the sedge leaves and roots were positively correlated with each other. The relationship between the indices of functional dispersion and the biodiversity index was identical to that between Rao's quadratic entropy index and the biodiversity index. Furthermore, there was a strong coupling relationship between the functional dispersion index and Rao's quadratic entropy index. This study highlights that the shrubs were better adapted to the nutrient-poor environment of the peatlands in the Da Xing'an Mountains and there was a strong competition between plant species for the resource.

Key Words: leaf trait; root trait; species diversity; functional diversity; peatland

生物多样性、功能性状及功能多样性研究是目前生态学研究的重要方向之一。生物多样性反映了植物群 落组成的丰富程度,但由于其包涵的物种个体信息较少,从而忽略了物种间功能性状的相似性和差异性。此 外,生态系统中物种多样性和功能并不是简单的对应关系^[1-3]。植物的功能性状是遗传特征,影响植物生长、 繁殖和生存,反映了植物对资源的获取和利用的能力^[4]。植物的功能多样性指群落内植物功能性状大小、分 布范围及模式,可用来反映群落水平上生态系统对环境变化的响应能力^[5]。"质量比假说"和"生态位互补假 说"是研究功能多样性对生态系统功能作用机制的两个主要假说:生态系统的功能由生物量占优势的物种来 决定,也就是"质量比假说"^[1],往往用群落加权均值来表征^[4];而"生态位互补假说"(又称"多样性假说")指 群落通过共存物种之间生态位互补性来提高对资源的利用,从而决定生态系统的功能^[6]。生态系统功能离 散度指数和 Rao 二次熵指数能较好的反映生态系统功能多样性,并且"质量比假说"和"生态位互补假说"能 够共存^[7]。生物多样性和功能多样性是预测生态系统功能的关键因子,功能性状在生态系统功能及服务权 衡中起着重要作用^[7]。因此,结合不同环境条件下生物多样性、功能性状、功能多样性的研究,可以探究植物 为适应环境所形成的生存策略,反映植物对气候和环境的(趋同/趋异)适应。气候变化对北方高纬地区的影 响最显著^[8],北方泥炭地植物物种组成和比叶面积等功能性状已发生快速变化^[5],但目前仍缺乏对环境选择 如何影响植物的性状组成,进而影响生态系统功能的普遍理解。为了进一步理解这些机制,研究北方泥炭地 的植物功能性状及功能多样性尤为重要。

泥炭地是一种特殊的湿地类型,全球泥炭地有 80%分布于北方地区^[8]。在北方冷湿的环境下,植物往往 采取保守的生长策略,植物较为矮小、比叶面积较低和叶组织较厚,并且资源获取、生长和组织周转率较 低^[9]。虽然北方泥炭地植物生产力通常较低,但由于处于低温、淹水和酸性的环境,泥炭地植物凋落物的分 解速度较慢,而未完全分解的植物残体得到累积形成泥炭土,其土壤碳储量约占陆地碳库的 1/3,代表了全球 重要的碳库^[10—11]。泥炭地植物功能性状对生产力、光合能力、地上-地下凋落物可分解性及温室气体排放等 方面均具有调节作用^[12—15],如植物比叶面积、叶片的碳、氮和磷含量均与泥炭地生产力和可分解性相关^[16]。 与植物大小相关的性状通过影响泥炭地微环境的光照条件、反照率等,反馈作用于泥炭地地表能量平衡^[17-18]。另外,植物功能性状上的变化与差异,指示了泥炭地植物对环境变化的响应和适应策略^[19]。因此,近年来基于泥炭地植物功能性状的相关研究受到关注,相关研究结果对泥炭地模型预测提供了重要信息^[19]。

植物功能性状反映了植物与立地环境的相互作用^[5],塑造了泥炭地土壤养分有效性和碳存储等特征与 功能^[20-21],但相对于泥炭地植物地上功能性状的研究,泥炭地植物地下功能性状的研究相对滞后^[22-23]。泥 炭地植物的根系生物量要高于地上生物量,是泥炭土形成的关键要素^[24]。植物比根长、比根面积等功能性状 对于环境变化的响应非常敏感,对泥炭地水分、碳循环与养分循环至关重要^[22-23]。但目前对于泥炭地根系功 能性状的了解非常有限,特别是植物地上-地下功能性状及功能多样性关系仍不清楚^[20-21],这可能是理解泥 炭地植物资源利用和适应性机制的关键。大兴安岭是我国地带性多年冻土分布区,也是泥炭地主要分布 区^[25-26]。随着气候变暖和多年冻土退化,泥炭地的植物发生明显的改变,具有趋于暖干化演替趋势^[27-28],这 必将影响泥炭地生态系统功能。但是,目前对于该区域泥炭地植物地上和地下功能性状方面的研究仍属空 白。本研究通过对大兴安岭4个区域典型灌丛-莎草泥炭地进行调查、样品采集与分析,量化泥炭地植物功能 性状与功能多样性,探讨泥炭地灌木和莎草植物地上-地下性状的关系,解析植物生物多样性、功能多样性及 地上-地下生物量的相关性,有助于从植物功能性状、资源利用策略方面理解该区域泥炭地灌木和莎草的生态 适应性,为下一步深入研究泥炭地植被对气候变化的响应提供基础数据支持。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

大兴安岭地区年均温约-2.6℃,年降水约500 mm^[28-29]。 2018年8月,在大兴安岭阿里河、南瓮河、塔河和金河4个 区域(图1)选取典型的灌丛-莎草泥炭地开展调查与样 品采集,4个区域泥炭地植被灌木主要有柴桦(Betula fruticosa)、沼柳(Salix rosmarinifolia)等,草本植物主要 有白毛羊胡子草(Eriophorumvaginatum)、小叶章 (Deyeuxia angustifolia)等,其他草本植物主要有龙江凤 毛菊(Saussurea japonica)、小白花地榆(Sanguisorba tenuifolia var. alba)等。

1.2 研究方法与分析

植物多样性调查采用 100 cm×100 cm 样方框,随机 调查 3 个重复样方,4 个区域共调查和采集 12 个样方。 调查包括植物高度、盖度和多度,并计算 Shannon-Wiener 多样性指数(H')、Pielou 均匀度指数(J)、



Margalef 丰富度指数(*R*)和 Simpson 多样性指数(*D*)^[30]。植物多样性调查完后,用镰刀收割样方内的地上生物量,在野外分拣不同的植物并把灌木的叶和茎分离,标记后分别装入档案袋中;由于泥炭地植物根系往往不易区分,地下生物量采用挖掘法,在调查样方内,采集 50 cm (长)× 50 cm (宽)× 30 cm (深)样品。所有样品带回中国科学院东北地理与农业生态研究所大兴安岭湿地站,叶片和茎样品在 65℃烘干 24—48 h 直至恒重;分拣并清洗土壤中的灌木和莎草根系,灌木根系为黄色到棕色,分为细根 0—2 mm,中根 2—5 mm 和粗根>5mm;莎草根系为白色到浅黄色^[31-32],清洗后根系样品在 65℃烘干 48—72 h 直至恒重,所有样品烘干后用天平称量,单位面积样品干重即为其生物量。

泥炭地植物叶片功能性状指标为:比叶面积(SLA),叶碳含量(LCC),叶氮含量(LNC)和叶磷含量(LPC);根系功能性状为:比根长(SRL),比根面积(SRA),根碳含量(RCC),根氮含量(RNC)和根磷含量

(RPC)。选取每个样方内每种植物的 4 片完整的成熟叶片和 6—8 cm 不同根系,使用扫描仪(Epson Expression 10000XL, Nisca Corp, Japan) 扫描,而后用 WinRHIZO(WinRhizo Pro STD 1600, Regent Inc, Canada)软件计算得出叶面积、根长度和根面积,而后将扫描的样品烘干至恒重,采用 1/1000 的电子天平称 重,计算比叶面积、比根长和比根面积^[30—31]。每个样方灌木叶面积为每种灌木叶面积的和,莎草叶面积为所 有样方中优势的白毛羊胡子草叶面积;虽然灌木粗根生物量较大,但其主要为柴桦的球状根,因此只扫描和计 算了灌木的细根和中根的根长与根面积。叶片和根系总碳含量采用有机碳分析仪(TOC-Leph SSM-5000A, Shimadzu, Japan)测定,总氮和总磷含量采用连续流动分析仪(Seal AA3, Seal, Germany)测定。

1.3 数据处理与分析

本研究对植物地上部分数据分析功能多样性指标:群落加权平均值(CWM)、功能离散度(FD_{is})和 Rao 二次熵(FD_{o})。

群落加权平均值表示群落内某功能性状的平均值[4],计算公式为:

$$CWM = \sum_{i}^{s} P_{i} \times trait_{i}$$

式中, P_i 为群落中i物种的相对多度,trait_i为群落中i物种的性状值;本研究采用叶面积加权均值 CWM_{SLA},叶碳含量加权平均值 CWM_{LCC},叶氮含量加权平均值 CWM_{LNC}和叶磷含量加权平均值 CWM_{LPC}。

功能离散度(FD_i)为多度在性状空间的最大离散度^[33],计算公式为:

$$FD_{is} = (\sum a_j z_j) / a_j$$

式中,a;为群落中j物种的多度,z;为群落中j物种到加权质心的距离。

Rao 二次熵(FD_o)表示物种间生态位的竞争程度^[34],计算公式为:

$$FD_Q = \sum_{i=1}^{S-1} \sum_{i=i+1}^{S} d_{ij} p_i p_j$$

式中,S为群落物种的丰富度,d_{ii}为群落中*i*物种和*j*物种的性状值概率密度函数的重叠,p_i和p_j分别为群落中 *i*物种和*j*物种的个体数占群落总物种个数的比例。群落加权平均值与功能多样性指数采用 R 语言的"FD" 包计算^[35]。

对于所有植物的生物量、生物多样性和功能性状值,采用单因素方差分析各指标的差异性,利用变异系数(CV)评估不同指标间变异程度,CV=标准差÷平均值×100%。由于4个样点中泥炭地植物都有柴桦(灌木)和白毛羊胡子草(莎草),且为灌木-莎草泥炭地的优势植物,因此分析其叶片功能性状差异。分别分析灌木和莎草叶面积(LA)、叶碳密度(LCD)、叶氮密度(LND)、叶磷密度(LPD)、根长(RL)、根面积(RA)、根碳密度(RCD)、根氮密度(RND)和根磷密度(RPD)及各指标间 Pearson 相关性。由于灌木细根在泥炭地碳循环与养分循环中的重要作用^[22],所以灌木地下部分分析采用细根各指标;叶和根碳、氮及磷密度基于相关含量和生物量计算;生物多样性和功能多样性各指标及地上和地下生物量采用 Pearson 相关分析,相关分析与图采用Origin © 2023b 中的"Correlation Plot App"完成。

2 结果与分析

2.1 泥炭地主要灌木和莎草功能性状与地上-地下生物量

柴桦和白毛羊胡子草在大兴安岭4个采样点中均有分布,其为泥炭地典型灌木和莎草。柴桦SLA显著小于白毛羊胡子草(P<0.05),而柴桦LNC和LPC显著高于白毛羊胡子草,但LCC在柴桦和白毛羊胡子草间 无显著差异(P>0.05);柴桦SLA变异系数最大,白毛羊胡子草LNC变异系数最大,且二者LCC变异系数最小 (表1)。表明大兴安岭灌木-莎草泥炭地,除灌木和莎草LCC外,其SLA、LNC和LPC功能性状均存在差异。

对于大兴安岭灌木-莎草泥炭地,莎草 SRL 和 SRA 显著高于灌木细根和中根(P<0.05),灌木中根和粗根 RCC 显著高于其细根和莎草根系(P<0.05),灌木细根 RNC 显著高于莎草(P<0.05),而灌木中根和粗根 RNC 最低;灌木中根 SRL 和 SRA 变异系数最大,RCC 在灌木根系和莎草根系中变异系数相对较小,而灌木粗根和

莎草根系 RNC 和 RPC 变异系数较大(表 2)。大兴安岭灌木-莎草泥炭地灌木细根和莎草根系在 SRL、SRA 和 RNC 功能性状上表现出了显著差异性。

Table 1 Leaf treats of main plant in sin ub-sedge peatiand									
44.44	柴桦 Ba	etula fruticosa	白毛羊胡子草 Eriophorumvaginatum						
Traits	平均值 Mean value	变异系数(CV) Coefficient of Variation/%	平均值 Mean value	变异系数(CV) Coefficient of Variation/%					
比叶面积(SLA) Specific leaf area/(cm ² /g)	80.27±7.99b	34.47	302.74±14.04a	16.07					
叶碳含量(LCC) Leaf total carbon content/(g/kg)	506.69±12.44a	8.50	475.03±12.07a	8.80					
叶氮含量(LNC) Leaf total nitrogen content/(g/kg)	22.73±0.66a	9.99	16.18±1.01b	21.72					
叶磷含量(LPC)/(g/kg) Leaf total phosphorus content	2.81±0.15a	18.00	$1.87 \pm 0.09 \mathrm{b}$	16.78					

表 1 灌丛-莎草泥炭地主要植物叶功能性状 Table 1 Leaf treats of main plant in shrub-sedge peatland

不同字母表示统计上差异显著性(P<0.05)

表 2	灌丛-莎草泥炭地植物根系功能性状

Table 2 Root treats of shrub-sedge peatland									
	灌木根系 Shrub root								
性状 Traits	细根 0—2 mm	变异系数(CV) Coefficient of variation/%	中根 2—5 mm	变异系数(CV) Coefficient of variation/%	粗根 >5mm	变异系数(CV) Coefficient of variation/%	莎草根系 Sedge root	受异系数(CV) Coefficient of variation/%	
比根长(SRL)/(cm/g) Specific root length	488.37±34.12b	24.21	127.96±12.07c	32.68	/	35.88	1197.83±62.78a	18.16	
比根面积(SRA)/(g/cm ²) Specific root area	93.24±5.13b	19.07	22.84±1.85c	28.13	/	28.30	239.95±17.03a	24.58	
根碳含量(RCC)/(g/kg) Root total carbon content	553.13±10.61ab	6.65	565.12±9.92a	6.08	559.05±8.68a	5.38	532.37±5.31b	3.46	
根氮含量(RNC)/(g/kg) Root total nitrogen content	11.62±0.59 a	17.60	6.73±0.30c	15.49	5.44±0.33c	21.14	9.78±0.66b	23.39	
根磷含量(RPC)/(g/kg) Root total phosphorus content	1.36±0.07a	17.29	$0.97{\pm}0.04{\rm b}$	14.40	$0.95 \pm 0.07 \mathrm{b}$	27.22	1.26±0.07a	22.25	

不同字母表示统计上差异显著性(P<0.05)

从大兴安灌木-莎草岭泥炭地灌木和莎草叶面积来看,莎草叶面积显著高于灌木(P<0.05),但不同样点 间灌木叶面积变异系数较大。灌木茎生物量显著高于泥炭地灌木和莎草其他组织的生物量(P<0.05),灌木 叶片生物量显著高于莎草叶片(P<0.05),灌木细根和中根生物量也显著高于莎草根系生物量(P<0.05);灌木 中根和细根生物量变异系数相对较大(表3)。

表 3 泥炭地灌木和莎草叶面积与地上-地下生物量							
Table 3 Leaf area and above-below ground biomass of shrub and sedge in peatland							
 性质 Property	植物器官 Plant organ	平均值 Mean value	变异系数(CV) Coefficient of variation/%				
灌木叶面积 Shrub leaf area/(cm ² /m ²)	叶	4143.68±516.89b	43.21				
莎草叶面积 Carex leaf area/(cm ² /m ²)	叶	9868.12±844.80a	29.66				
灌木生物量 Shrub biomass/(g/m ²)	叶	$55.02 \pm 3.03 \mathrm{d}$	19.11				
	茎	229.69±8.57a	12.93				
	细根	$89.96 \pm 3.46c$	13.34				
	中根	$89.86{\pm}5.85{\rm c}$	22.55				
	粗根	$180.34 \pm 11.87 \mathrm{b}$	22.79				
莎草生物量 Carex biomass/(g/m ²)	叶	$32.67 \pm 2.02e$	21.38				
	根	62.54±2.91d	16.14				

不同字母表示统计上差异显著性(P<0.05)

2.2 大兴安岭灌木-莎草泥炭地植物多样性和功能多样性特征

大兴安岭4个样点间生物多样性指数和功能多样性指数存在着差异。金河泥炭地 Shannon-Wiener 多样性指数显著低于其他地点(P<0.05),阿里河和南瓮河泥炭地 Pielou's 均匀度指数相对较高,南瓮河和塔河泥炭地 Margalef 丰富度指数相对较高,南瓮河泥炭地 Simpson 多样性指数显著高于其他地点(P<0.05);而金河和塔河泥炭地 CWM_{sLA}和 CWM_{LCC}相对较高,阿里河泥炭地 CWM_{LNC}和 CWM_{LPC}显著高于其他地点(P<0.05),南 瓮河泥炭地 FD_{is} 和 FD_{o} 相对较大;生物多样性指数方面,Shannon-Wiener 指数变异系数最大;功能多样性指数方面, FD_{is} 和 FD_{o} 变异系数较大,而 CWM_{LCC}变异系数最小(表4)。

	Table 4 Plant divers	ty and functiona	a diversity of shi	rub-sedge peatian	a	
多样性指数 Diversity index	阿里河	南瓮河	金河	塔河	平均值 Mean value	变异系数(CV) Coefficient of variation/%
Shannon-Wiener 多样性指数(H') Shannon-Wiener diversity index	1.12±0.14a	1.31±0.07a	$0.59 \pm 0.08 \mathrm{b}$	0.99±0.10a	1.00±0.09	31.11
Pielou's 均匀度指数(J) Pielou's evenness index	0.52±0.06ab	0.59±0.03a	$0.28 \pm 0.05 \mathrm{c}$	$0.42 \pm 0.05 \mathrm{bc}$	0.45 ± 0.04	30.76
Margalef 丰富度指数(R) Margalefrichness index	1.18±0.07ab	1.48±0.11a	1.11±0.11b	1.55±0.14a	1.33±0.07	19.31
Simpson 多样性指数(D) Simpson diversity index	0.54±0.08ab	0.63±0.02a	$0.24 \pm 0.04 c$	$0.41 \pm 0.04 \mathrm{b}$	0.45 ± 0.05	37.70
叶面积加权均值(CWM _{SLA}) Community weighted value of Leaf area	$246.76{\pm}8.28\mathrm{b}$	201.89±6.91c	287.75±0.67a	277.78±2.91a	253.54±10.36	14.15
叶碳含量加权平均值(CWM _{LCC}) Community weighted value of Leaf carbon content	477.26±2.46b	481.17±0.21ab	484.63±0.56a	483.25±0.17a	481.58±1.00	0.72
叶氮含量加权平均值(CWM _{LNC}) Community weighted value of Leaf nitrogen content	17.78±0.15a	16.78±0.18bc	16.68±0.05c	17.17±0.05b	17.10±0.14	2.85
叶磷含量加权平均值(CWM _{LPC}) Community weighted value of Leaf phosphorus content	2.04±0.02a	1.92±0.02b	1.90±0.01b	1.95±0.01b	1.95±0.02	3.22
功能离散度(FD _{is}) Functional dispersion index	$0.15 \pm 0.016 \mathrm{b}$	0.19±0.012a	$0.05 \pm 0.004 c$	$0.08 \pm 0.009 c$	0.12±0.02	48.16
Rao 二次熵(FD _Q) Rao's quadratic entropy index	0.04±0.004a	0.05 ± 0.004 a	$0.02 \pm 0.002 \mathrm{b}$	$0.02 \pm 0.003 \mathrm{b}$	0.03±0.004	44.72

表 4	灌丛	└-莎草	泥炭地	植物	多样性	和功	り能多	样性特征	E

不同字母表示统计上差异显著性(P<0.05)

2.3 大兴安岭灌木-莎草泥炭地植物多样性、功能性状和功能多样性间的相关性

大兴安岭灌木-莎草泥炭地灌木 LA 与 LCD 和 LND 显著正相关(P<0.05),但与 RPD 显著负相关(P<0.05);灌木根系 RL 与 RA 显著正相关(P<0.05)(图 2);莎草 LA 与 LCD、LND 和 LPD 显著正相关(P<0.05), 莎草根系 RL 与 RND 显著正相关(P<0.05),并且其 RCD、RND 和 RPD 间显著正相关(P<0.05)(图 3)。除了 灌木叶面积与根系磷密度间显著相关外,泥炭地灌木和莎草地上与地下各性状间无显著相关性。

泥炭地植物多样性指数除了 Margalef 丰富度指数外, Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou's 均匀度指数和 Simpson 多样性指数与功能多样性指数 CWM_{SLA}、CWM_{LCC}、FD_{is}和 FD_Q表现出相似的显著相关性(P<0.05); CWM_{SLA}和 CWM_{LCC}与 FD_{is}和 FD_Q显著负相关(P<0.05), CWM_{LCC}与 CWM_{LNC}和 CWM_{LPC}显著负相关(P<0.05), 而 CWM_{LNC}和 CWM_{LPC}显著正相关(P<0.05); 地上生物量(AGB)与生物多样性和功能多样性各指标无显著相 关性,地下生物量(BGB)则与 CWM_{LPC}显著正相关(P<0.05)(图 4)。





LA:叶面积 Leaf area; LCD:叶碳密度 Leaf carbon density; LND:叶氮密度 Leaf nitrogen density; LPD:叶磷密度 Leaf phosphorus density; RL:根长度 Root length; RA:根面积 Root area; RCD:根碳密度 Root carbon density; RND:根氮密度 Root nitrogen density; RPD:根磷密度 Root phosphorus density(灌木为细根); * P<0.05, ** P<0.01



3 讨论

3.1 大兴安岭灌木-莎草泥炭地功能性状和生物量特征

植物功能性状反映了植物对资源的利用策略、生活史差异及对环境的响应与适应^[36-37],泥炭地植物功能 性状通常在单个物种水平上测量,在群落水平上表征^[20]。大兴安岭灌木-莎草泥炭地柴桦比叶面积小于白毛 羊胡子草,表明生长速度快的草本植物往往具有更大的比叶面积^[3];比叶面积也反映了植物对养分的利用策 略^[17],大兴安岭柴桦比叶面积低,表明柴桦更适应在营养受限制的泥炭地里的生长^[38]。叶片碳含量反映了 植物自身的碳平衡^[39],叶片氮和磷含量影响了植物光合作用^[40-41]。本研究发现柴桦和白毛羊胡子草叶碳含





Fig.4 Pearson correlation between plant diversity, functional diversity, and biomass of shrub-sedge peatland

H':Shannon-Wiener 多样性指数 Shannon-Wiener diversity index;J:Pielou's 均匀度指数 Pielou's evenness index;R:Margalef 丰富度指数 Margalef richness index;D:Simpson 多样性指数 Simpson diversity index;CWM_{SLA}:叶面积加权均值 Community weighted meanvalue of leaf area;CWM_{LCC}: 叶碳含量加权平均值 Community weighted meanvalue of leaf carbon content;CWM_{LNC}:叶氮含量加权平均值 Community weighted meanvalue of leaf nitrogen content;CWM_{LPC}:叶磷含量加权平均值 Community weighted meanvalue of leaf area;OWM_{LCC}: 叶氮含量加权平均值 Community weighted meanvalue of leaf nitrogen content;CWM_{LPC}:叶磷含量加权平均值 Community weighted meanvalue of leaf nitrogen content;CWM_{LPC}:叶磷含量加权平均值 Community weighted meanvalue of leaf phosphorus content;FD_{is}:功能离散度 Functional dispersion index;FD_Q:Rao 二次熵 Rao's quadratic entropy index;AGB:地上生物量 Above-ground biomass;BGB:地下生物量 Below-ground biomass;*P<0.05,**P<0.01

量基本相当,但柴桦叶氮和叶磷含量高于白毛羊胡子草。叶片氮含量高有利于植物生长^[42]。已有研究表明 大兴安岭泥炭地存在灌木扩张的现象^[28],从其灌木生态化学计量和碳氮同位素特征来看,大兴安岭灌木相比 于莎草养分元素周转更快^[32]。本研究从大兴安岭泥炭地优势灌木和莎草植物功能性状的角度来看,灌木具 有更适应贫营养环境的资源利用策略,这在一定程度上解释了目前气候变暖下大兴安岭泥炭地灌木具有扩张 现象的原因。

北方泥炭地灌木根系一般生长在水位以上,莎草根系则可深入土壤深层^[43],因此灌木细根比灌木木质粗 根在泥炭地碳和养分循环中作用更大^[44]。本研究表明大兴安岭泥炭地莎草比根长和比根面积高于灌木细 根,这与长白山泥炭地草本植物生长季比根长和比根面积也高于灌木的研究结果相似^[31],一般草本植物根系 较"薄",通过增加比根长和比根面积来增加对养分的获取^[45],大兴安岭泥炭地莎草的养分周转相对较慢^[32], 其根系生可长到深层土壤中来吸收养分^[46],根系从比根长和比根面积的性状上增强其对资源的利用。本研 究结果也显示泥炭地灌木细根氮和磷含量高于中根和粗根,这与之前对大兴安岭泥炭地研究的结果一致^[32]。 灌木细根的氮和磷含量高于莎草,说明灌木细根养分周转快和代谢活性更高^[31],也说明灌木相比于莎草能更 快速的响应环境变化。但目前对泥炭地根系功能性状的研究仍非常有限,这限制了根系功能性状对泥炭地生 态系统影响的理解。

本研究中大兴安岭4个区域泥炭地植物地上生物量变化范围为279.73—369.57 g/m²,地下生物量变化范围为375.08—483.30 g/m²。一般北方泥炭地植物地下生物量要高于地上生物量^[24],甚至地下生物量能占到总生物量的70%^[44]。本研究结果显示大兴安岭灌丛-莎草泥炭地中灌木生物量要高于莎草,这与在俄罗斯乔库尔达赫苔原带的研究结果一致^[47],但也有研究表明在芬兰的泥炭地莎草地上-地下生物量要高于灌木^[48]。

不同区域泥炭地生物量的差异与植物功能性状有关,叶片性状直接影响泥炭地植物生物量^[49-50],而泥炭地根系生物量与其根长有关^[46],其他因子也影响了泥炭地植物生物量,如养分状况、土壤水分等^[49]。泥炭地生物量与功能性状的关系具有复杂性,未来的研究应结合物种特性和土壤性质来探究其关联机制。

3.2 大兴安岭灌丛-莎草泥炭地生物多样性、功能性状和功能多样性相关性

泥炭地物种组成的变化往往与功能性状变化相结合,共同影响了泥炭地生态系统的功能^[21],而泥炭地物种间的变异驱动了群落水平的功能性状变化^[42],变异系数反映了物种对环境的响应^[5]。大兴安岭灌丛-莎草 泥炭地"质量比假说"的群落加权均值各指数变异系数相对较小,而"生态位互补假说"功能多样性指数功能 离散度和 Rao 二次熵指数变异系数较大(>40%),且数值较小,这说明对于相对营养贫乏的泥炭地物种间生 态位重叠强且对资源竞争较大。

物种多样性与功能多样性存在多种关系,正相关、负相关及不相关均有报道^[51-53]。研究结果表明,植物的 Shannon-Wiener 多样性指数、Pielou's 均匀度指数和 Simpson 多样性指数与功能多样性指数 CWM_{SLA}、 CWM_{LCC}显著负相关,这是由于在物种多样性和均匀度高的群落中物种功能特性趋同,资源利用效率高,生态 系统稳定性增强,从而导致功能多样性指标数值较低^[54-55]。本研究还表明,Shannon-Wiener 多样性指数、 Pielou's 均匀度指数和 Simpson 多样性指数与功能离散度和 Rao 二次熵显著正相关,这是因为较高的物种多 样性通常伴随着更大的生态位重叠,不同物种在资源的利用上会表现出更大的差异,这种差异性反映在功能 性状的表现上,增加了生物群落的功能离散度^[33-34]。在像泥炭地这种具有恶劣环境的群落中,物种的功能属 性表现出趋同性,物种性状组成将被限制在适应该扰动或环境选择压力的范围内^[56-57],因而不会引起物种丰 富度变化^[58]。本文的研究表明 Margalef 丰富度指数与各功能多样性指数不相关,与理论假说一致。然而,也 有研究发现群落水平的功能性状和植物功能多样性都与物种丰富度有关^[59-60]。

目前的研究多为关注植物地上功能性状间的关系,如松嫩平原莫莫格湿地地上生物量与叶片干物质含量 性状相关^[61],内蒙古湖滨湿地叶片碳含量与叶片氮含量、根组织密度显著正相关^[62],若尔盖湿地薹草叶干重 与叶长、叶面积显著正相关^[63]。本研究显示,泥炭地灌木叶面积与细根磷密度显著相关,叶片磷加权平均值 与地下生物量显著相关。在泥炭地这种特定生态环境中,植物种群需要适应水分饱和、养分贫乏的条件。较 高的叶面积和叶片磷含量可以帮助植物更好地进行光合作用并储存养分,而相应的根系数量和根系功能(如 细根磷密度)也会调整以匹配地上部分的需求^[64-65]。这种协调机制确保了植物在恶劣环境中的生存和竞争 能力。研究结果表明泥炭地植物地上和地下功能性状及多样性间存在着一定的联系,未来需要更多的研究来 明确其关联机制,这对于了解泥炭地植物是如何应对气候变化非常重要。

3.3 不足与展望

北方泥炭地植物群落已在气候变化下发生变化,已有一些研究分析了植物群落组成与功能性状的变化^[15–16],泥炭地植物功能性状与气候变暖、水位、养分有效性增加及积雪深度等均有关^[66],未来应增强植物功能性状与生态系统过程的关联研究,更应考虑泥炭藓功能性状对环境变化的响应。

4 结论

泥炭地植物功能性状和功能多样性被认为是预测泥炭地对气候变化响应的重要数据,本研究明确了大兴 安岭灌木-莎草泥炭地植物叶和根功能性状及地上-地下生物量特征,灌木比叶面积较小且变异系数较大,灌 木细根比根长和比根面积显著小于莎草,但根氮和磷含量高于莎草,且灌木叶和细根生物量均高于莎草,表明 灌木更适应在贫营养环境的泥炭地中生长。泥炭地群落功能离散度和 Rao 二次熵变异系数高于生物多样性 和群落加权平均值各指数,灌木和莎草在地上-地下性状相关性表现出了差异性,而群落生物多样性指数与功 能离散度和 Rao 二次熵指数的相关性一致。本研究有助于了解大兴安岭泥炭地灌木和莎草资源利用上的差 异,为深入研究大兴安岭泥炭地植物对气候变化的响应提供了数据支撑。

参考文献(References):

- [1] Grime J P. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. Science, 1997, 277(5330): 1260-1261.
- [2] Roscher C, Schumacher J, Gubsch M, Lipowsky A, Weigelt A, Buchmann N, Schmid B, Schulze E D. Using plant functional traits to explain diversity-productivity relationships. PLoS One, 2012, 7(5): e36760.
- [3] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. Journal of Ecology, 2014, 102(2): 275-301.
- [4] Garnier E, Cortez J, Billès 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.
- [5] Betway K R, Hollister R D, May J L, Oberbauer S F. Species specific trends and variability in plant functional traits across a latitudinal gradient in northern Alaska. Journal of Vegetation Science, 2021, 32(3); e13040.
- [6] Tilman D. Distinguishing between the effects of species diversity and species composition. Oikos, 1997, 80(1): 185.
- [7] 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.
- [8] Harenda K M, Lamentowicz M, Samson M, Chojnicki B H. The role of peatlands and their carbon storage function in the context of climate change. Interdisciplinary Approaches for Sustainable Development Goals. Cham: Springer International Publishing, 2017: 169-187.
- [9] Cornelissen J H C, Van Bodegom P M, Aerts R, Callaghan T V, Van Logtestijn R S P, Alatalo J, Stuart Chapin F, Gerdol R, Gudmundsson J, Gwynn-Jones D, Hartley A E, Hik D S, Hofgaard A, Jónsdóttir I S, Karlsson S, Klein J A, Laundre J, Magnusson B, Michelsen A, Molau U, Onipchenko V G, Quested H M, Sandvik S M, Schmidt I K, Shaver G R, Solheim B, Soudzilovskaia N A, Stenström A, Tolvanen A, Totland Ø, Wada N Y, Welker J M, Zhao X Q, Team M O L. Global negative vegetation feedback to climate warming responses of leaf litter decomposition rates in cold biomes. Ecology Letters, 2007, 10(7): 619-627.
- [10] Gorham E. Northern peatlands: role in the carbon cycle and probable responses to climatic warming. Ecological Applications: a Publication of the Ecological Society of America, 1991, 1(2): 182-195.
- [11] Moore T R, Bubier J L, Bledzki L. Litter decomposition in temperate peatland ecosystems: the effect of substrate and site. Ecosystems, 2007, 10 (6): 949-963.
- [12] Sokol N W, Bradford M A. Microbial formation of stable soil carbon is more efficient from belowground than aboveground input. Nature Geoscience, 2019, 12: 46-53.
- [13] Bengtsson F, Granath G, Rydin H. Photosynthesis, growth, and decay traits in Sphagnum-a multispecies comparison. Ecology and Evolution, 2016, 6(10): 3325-3341.
- [14] Goud E M, Moore T R, Roulet N T. Predicting peatland carbon fluxes from non-destructive plant traits. Functional Ecology, 2017, 31(9): 1824-1833.
- [15] Standen K M, Baltzer J L. Permafrost condition determines plant community composition and community-level foliar functional traits in a boreal peatland. Ecology and Evolution, 2021, 11(15): 10133-10146.
- [16] Laine A M, Lindholm T, Nilsson M, Kutznetsov O, Jassey V E J, Tuittila E S. Functional diversity and trait composition of vascular plant and Sphagnum moss communities during peatland succession across land uplift regions. Journal of Ecology, 2021, 109(4): 1774-1789.
- [17] Myers-Smith I H, Thomas H J D, Bjorkman A D. Plant traits inform predictions of tundra responses to global change. The New Phytologist, 2019, 221(4): 1742-1748.
- [18] Lett S, Jónsdóttir I S, Becker-Scarpitta A, Christiansen C T, During H, Ekelund F, Henry G H R, Lang S I, Michelsen A, Rousk K, Alatalo J M, Betway K R, Rui S B, Callaghan T, Carbognani M, Cooper E J, Cornelissen J H C, Dorrepaal E, Egelkraut D, Elumeeva T G, Haugum S V, Hollister R D, Jägerbrand A K, Keuper F, Klanderud K, Lévesque E, Liu X, May J, Michel P, Mörsdorf M, Petraglia A, Rixen C, Robroek B J M, Rzepczynska A M, Soudzilovskaia N A, Tolvanen A, Vandvik V, Volkov I, Volkova I, van Zuijlen K. Can bryophyte groups increase functional resolution in tundra ecosystems? Arctic Science, 2022, 8(3): 609-637.
- [19] Thomas H J D, Bjorkman A D, Myers-Smith I H, Elmendorf S C, Kattge J, Diaz S, Vellend M, Blok D, Cornelissen J H C, Forbes B C, Henry G H R, Hollister R D, Normand S, Prevéy J S, Rixen C, Schaepman-Strub G, Wilmking M, Wipf S, Cornwell W K, Beck P S A, Georges D, Goetz S J, Guay K C, Rüger N, Soudzilovskaia N A, Spasojevic M J, Alatalo J M, Alexander H D, Anadon-Rosell A, Angers-Blondin S, teBeest M, Berner L T, Bjrk R G, Buchwal A, Buras A, Carbognani M, Christie K S, Collier L S, Cooper E J, Elberling B, Eskelinen A, Frei E R, Grau O, Grogan P, Hallinger M, Heijmans M M P D, Hermanutz L, Hudson J M G, Johnstone J F, Hülber K, Iturrate-Garcia M, Iversen C M, Jaroszynska F, Kaarlejarvi E, Kulonen A, Lamarque L J, Lantz T C, Lévesque E, Little C J, Michelsen A, Milbau A, Nabe-Nielsen J, Nielsen S S, Ninot J M, Oberbauer S F, Olofsson J, Onipchenko V G, Petraglia A, Rumpf S B, Shetti R, Speed J D M, Suding K N, Tape K D, Tomaselli M, Trant A J, Treier U A, Tremblay M, Venn S E, Vowles T, Weijers S, Wookey P A, Zamin T J, Bahn M, Blonder B, van Bodegom P M, Bond-Lamberty B, Campetella G, Cerabolini B E L, Chapin F S, Craine J M, Dainese M, Green W A, Jansen S, Kleyer M, Manning P, Niinemets R, Onoda Y, Ozinga W A, Peuelas J, Poschlod P, Reich P B, Sandel B, Schamp B S, Sheremetiev S N, Vries F T. Global plant trait relationships extend to the climatic extremes of the tundra biome. Nature communications, 2020, 11(1):1351.
- [20] Palozzi J E, Lindo Z. Boreal peat properties link to plant functional traits of ecosystem engineers. Plant and Soil, 2017, 418(1): 277-291.
- [21] Robroek B J M, Jassey V E J, Payne R J, Martí M, Bragazza L, Bleeker A, Buttler A, Caporn S J M, Dise N B, Kattge J, Zaja, c K, Svensson B H, van Ruijven J, Verhoeven J T A. Taxonomic and functional turnover are decoupled in European peat bogs. Nature Communications, 2017,

8:1161.

- [22] Malhotra A, Brice D J, Childs J, Graham J D, Hobbie E A, Vander Stel H, Feron S C, Hanson P J, Iversen C M. Peatland warming strongly increases fine-root growth. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(30): 17627-17634.
- [23] Schwieger S, Blume-Werry G, Ciesiolka F, Anadon-Rosell A. Root biomass and root traits of Alnus glutinosa show size-dependent and opposite patterns in a drained and a rewetted forest peatland. Annals of Botany, 2021, 127(3): 337-346.
- [24] Wang P, Heijmans M M P D, Mommer L, van Ruijven J, Maximov T C, Berendse F. Belowground plant biomass allocation in tundra ecosystems and its relationship with temperature. Environmental Research Letters, 2016, 11(5): 055003.
- [25] Jin H J, Sun G Y, Yu S P, Jin R, He R X. Symbiosis of marshes and permafrost in Da and Xiao Hinggan Mountains in northeastern China. Chinese Geographical Science, 2008, 18(1): 62-69.
- [26] Han D X, Gao C Y, Liu H X, Li Y H, Cong J X, Yu X F, Wang G P. Anthropogenic and climatic-driven peatland degradation during the past 150 years in the Greater Khingan Mountains, NE China. Land Degradation & Development, 2021, 32(17): 4845-4857.
- [27] 郭金停,韩风林,胡远满,聂志文,任百慧,布仁仓.大兴安岭北坡多年冻土区植物生态特征及其对冻土退化的响应.生态学报,2017, 37(19):6552-6561.
- [28] 任娜,宋长春,王宪伟,宋艳宇,谭稳稳,张豪,孙丽.大兴安岭地区不同类型多年冻土区灌丛—薹草沼泽植物群落组成及其物种多样性.湿地科学,2020,18(2);228-236.
- [29] Liu H J, Tan L M, Yu S H, Liu J T. Predicting wetland distribution under climate warming based on radial basic function network in the Great Xing'an Mountains, northeastern China. Journal of Food Agriculture and Environment, 2011, 9(3): 811-817.
- [30] 黄林娟, 于燕妹, 安小菲, 余林兰, 薛跃规. 天坑森林植物群落叶功能性状, 物种多样性和功能多样性特征. 生态学报, 2022, 42(24): 10264-10275.
- [31] Ge L M, Chen C, Li T, Bu Z J, Wang M. Contrasting effects of nitrogen and phosphorus additions on fine root production and morphological traits of different plant functional types in an ombrotrophic peatland. Plant and Soil, 2023, 490(1): 451-467.
- [32] Wang S J, Wang X W, Sun X X, Ma G B, Du Y, Jiang J Y. Stoichiometry and stable isotopes of plants and their response to environmental factors in boreal peatland, Northeast China. Frontiers in Ecology and Evolution, 2022, 10: 1071947.
- [33] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. Oikos, 2005, 111(1): 112-118.
- [34] Leps J, Bello F, Lavorel S, Berman S. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter. Preslia, 2006, 78(4): 481-501.
- [35] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology, 2010, 91(1): 299-305.
- [36] Bennett J A, Riibak K, Tamme R, Lewis R J, Pärtel M. The reciprocal relationship between competition and intraspecific trait variation. Journal of Ecology, 2016, 104(5): 1410-1420.
- [37] Mokany K, Ash J, Roxburgh S. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. Journal of Ecology, 2008, 96(5): 884-893.
- [38] Konings W, Boyd K, Andersen R. Comparison of plant traits of sedges, shrubs and Sphagnum mosses between sites undergoing forest-to-bog restoration and near-natural open blanket bog; a pilot study. Mires and Peat, 2019, 23(7): 1-10.
- [39] 郭美玲,姚步青,石国玺,王芳萍,王文颖,马真,张中华,周华坤.高寒草甸植物叶片碳含量及其可塑性与系统发育的关系.生态学杂志,2018,37(6):1841-1848.
- [40] 熊星烁,蔡宏宇,李耀琪,马文红,牛克昌,陈迪马,刘娜娜,苏香燕,景鹤影,冯晓娟,曾辉,王志恒.内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷 化学计量特征的季节动态.植物生态学报,2020,44(11):1138-1153.
- [41] 杨思琪,赵旭剑,森道,沈海花,韩文轩.天山中段植物叶片碳氮磷化学计量及其海拔变化特征.干旱区研究,2017,34(6):1371-1379.
- [42] Standen K M, Baltzer J L. Greater variation in boreal plant community composition and community-level traits at local- than regional-scale. Journal of Vegetation Science, 2023, 34(5); e13206.
- [43] Moore T R, Bubier J L, Frolking S E, Lafleur P M, Roulet N T. Plant biomass and production and CO₂ exchange in an ombrotrophic bog. Journal of Ecology, 2002, 90(1): 25-36.
- [44] Iversen C M, Sloan V L, Sullivan P F, Euskirchen E S, McGuire A D, Norby R J, Walker A P, Warren J M, Wullschleger S D. The unseen iceberg: plant roots in Arctic tundra. New Phytologist, 2015, 205(1): 34-58.
- [45] McCormack M L, Iversen C M. Physical and functional constraints on viable belowground acquisition strategies. Frontiers in Plant Science, 2019, 10; 1215.
- [46] Hewitt R E, Taylor D L, Genet H, McGuire A D, Mack M C. Below-ground plant traits influence tundra plant acquisition of newly thawed permafrost nitrogen. Journal of Ecology, 2019, 107(2): 950-962.
- [47] Wang P, Limpens J, Mommer L, van Ruijven J, Nauta A L, Berendse F, Schaepman-Strub G, Blok D, Maximov T C, Heijmans M M P D. Above- and below-ground responses of four tundra plant functional types to deep soil heating and surface soil fertilization. Journal of Ecology, 2017, 105(4): 947-957.
- [48] Mäkiranta P, Laiho R, Mehtätalo L, Straková P, Sormunen J, Minkkinen K, Penttilä T, Fritze H, Tuittila E S. Responses of phenology and biomass production of boreal fens to climate warming under different water-table level regimes. Global Change Biology, 2018, 24(3): 944-956.

973

- [49] Carvalho F, Brown K A, Waller M P, Boom A. Leaf traits interact with management and water table to modulate ecosystem properties in Fen peatlands. Plant and Soil, 2019, 441(1); 331-347.
- [50] Happonen K, Virkkala A M, Kemppinen J, Niittynen P, Luoto M. Relationships between above-ground plant traits and carbon cycling in tundra plant communities. Journal of Ecology, 2022, 110(3): 700-716.
- [51] Biswas S R, Mallik A U. Species diversity and functional diversity relationship varies with disturbance intensity. Ecosphere, 2011, 2(4): 1-10.
- [52] De Bello F, Lepš J, Sebastiù M T. Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients. Ecography, 2006, 29 (6): 801-810.
- [53] Li W, Cheng J M, Yu K L, Epstein H E, Guo L, Jing G H, Zhao J, Du G Z. Plant functional diversity can be independent of species diversity: observations based on the impact of 4-yrs of nitrogen and phosphorus additions in an alpine meadow. PLoS One, 2015, 10(8): e0136040.
- [54] Li L, Wen Z F, Wei S G, Lian J Y, Ye W H. Functional diversity and its influencing factors in a subtropical forest community in China. Forests, 2022, 13(7): 966.
- [55] Ma F, Yang L, Zhang C, Tao M, Yu H W, Liu C H, Yu D. Functional evenness and community-weighted mean traits have strong correlation with macrophyte community productivity. Aquatic Sciences, 2021, 84(1): 2.
- [56] Diaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(11): 646-655.
- [57] Sasaki T, Okubo S, Okayasu T, Jamsran U, Ohkuro T, Takeuchi K. Two-phase functional redundancy in plant communities along a grazing gradient in Mongolian rangelands. Ecology, 2009, 90(9): 2598-2608.
- [58] Mayfield M M, Boni M F, Daily G C, Ackerly D. Species and functional diversity of native and human-dominated plant communities. Ecology, 2005, 86(9): 2365-2372.
- [59] Lamanna C, Blonder B, Violle C, Kraft N J B, Sandel B, Šímová I, Donoghue J C II, Svenning J C, McGill B J, Boyle B, Buzzard V, Dolins S, Jørgensen P M, Marcuse-Kubitza A, Morueta-Holme N, Peet R K, Piel W H, Regetz J, Schildhauer M, Spencer N, Thiers B, Wiser S K, Enquist B J. Functional trait space and the latitudinal diversity gradient. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2014, 111(38): 13745-13750.
- [60] Li Y Z, Shipley B, Price J N, de L Dantas V, Tamme R, Westoby M, Siefert A, Schamp B S, Spasojevic M J, Jung V, Laughlin D C, Richardson S J, Le Bagousse-Pinguet Y, Schöb C, Gazol A, Prentice H C, Gross N, Overton J, Cianciaruso M V, Louault F, Kamiyama C, Nakashizuka T, Hikosaka K, Sasaki T, Katabuchi M, Frenette Dussault C, Gaucherand S, Chen N, Vandewalle M, Batalha M A. Habitat filtering determines the functional niche occupancy of plant communities worldwide. Journal of Ecology, 2018, 106(3): 1001-1009.
- [61] 吕亭亭, 王平, 燕红, 张稳, 廖桂项, 姜海波, 邹畅林, 盛连喜. 草甸和沼泽植物群落功能多样性与生产力的关系. 植物生态学报, 2014, 38(5): 405-416.
- [62] 张睿,刘华民,寇欣,徐智超,于晓雯,曹晓霭,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.
- [63] 杨军,王玥,刘建亮,赵川,陈槐.若尔盖典型高寒湿地植物叶功能性状对水深梯度的响应.应用与环境生物学报,2023,29(1): 102-108.
- [64] Rosolem C A, Husted S. Nutrient use efficiency: science to field practice. Plant and Soil, 2024, 496(1): 1-6.
- [65] Aerts R, Chapin F S III. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. Advances in Ecological Research. Amsterdam: Elsevier, 1999: 1-67.
- [66] Niittynen P, Heikkinen R K, Luoto M. Decreasing snow cover alters functional composition and diversity of Arctic tundra. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2020, 117(35): 21480-21487.