

DOI: 10.20103/j.stxb.202407241752

张自炫, 赵影, 王力. 子午岭天然次生林优势植物生态策略及叶片功能性状. 生态学报, 2025, 45(11): 5436-5451.

Zhang Z X, Zhao Y, Wang L. Analysis of the CSR ecological strategies and leaf functional traits of dominant plants in the natural secondary forest of Ziwuling. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(11): 5436-5451.

子午岭天然次生林优势植物生态策略及叶片功能性状

张自炫¹, 赵影^{1,3}, 王力^{1,2,3,*}

1 西北农林科技大学资源环境学院, 杨凌 712100

2 西北农林科技大学水土保持科学与工程学院, 杨凌 712100

3 中国科学院水利部水土保持研究所黄土高原土壤侵蚀与旱地农业国家重点实验室, 杨凌 712100

摘要:为适应不同胁迫环境及与共存植物竞争资源,植物通过调整叶片功能性状,形成了应对不同生态环境的 CSR 生态策略(C:竞争策略;S:耐胁迫策略;R:杂草策略)。子午岭是目前黄土高原仅存的天然次生林区,但对其优势植物 CSR 生态策略研究较为有限。研究基于 10 种叶片功能性状,系统探讨了子午岭天然次生林 10 种优势木本植物的生态策略。结果显示,10 种植物可分为 S、S/CS 和 S/CSR 三种生态策略,其中 S/CS 型占 40.0%,S/CSR 型占 38.3%,二者为该地区的主要植被类型。具体而言:S 型植物表现出低氮含量(1.6—2.0) mg/L、磷含量(0.13—0.17) mg/L、比叶面积(1.0—1.9) m²/kg、叶片 δ¹⁵N(−1.36—−1.12)‰和高叶片厚度(0.08—0.13) mm 的性状组合,相比之下,S/CSR 型植物则表现出高叶氮含量(2.6—3.0) mg/L、磷含量(0.18—0.22) mg/L、比叶面积(2.5—3.7) m²/kg、δ¹⁵N(−1.14—−1.03)‰和低叶厚度(0.05—0.11) mm 的性状组合,而 S/CS 型植物性状指标则处于居中水平。主成分分析表明,比叶面积、叶氮含量、叶磷含量和叶片 δ¹⁵N 是区分不同生态策略的主要因素。结构方程模型进一步揭示,生理、水分和养分因子在生态策略的形成中起着不同作用,S 策略植物主要受养分和生理因子的影响,而 C 策略和 R 策略植物则依赖于生理和养分因子的间接作用。研究表明,子午岭天然次生林优势植物通过改变叶片形态、水分利用和养分吸收,调整其资源获取能力及分配模式,从而形成适应不同环境的生态策略。

关键词:竞争策略;耐胁迫策略;杂草策略;主成分分析;结构方程模型

Analysis of the CSR ecological strategies and leaf functional traits of dominant plants in the natural secondary forest of Ziwuling

ZHANG Zixuan¹, ZHAO Ying^{1,3}, WANG Li^{1,2,3,*}

1 College of Natural Resources and Environment, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

2 College of Soil and Water Conservation Science and Engineering, Northwest Agriculture and Forestry University, Yangling 712100, China

3 State Key Laboratory of Soil Erosion and Dryland Farming on the Loess Plateau, Institute of Soil and Water Conservation, Chinese Academy of Science and Ministry of Water Resources, Yangling 712100, China

Abstract: Plants have developed CSR ecological strategies—competitive (C), stress-tolerant (S), and ruderal (R)—to cope with various stressful environments and compete with other plants for resources by modulating their leaf functional traits. Ziwuling represents the only fully intact natural secondary forest habitat on the Loess Plateau, with research on the CSR ecological strategies of its dominant species being scarce. We conducted a systematic investigation into the ecological strategies of the ten dominant woody plants in Ziwuling's natural secondary forest using ten leaf functional traits, which revealed that the ten plants could be classified into three strategies: S, S/CS, and S/CSR, with S/CS and S/CSR strategies being dominant in the vegetation, accounting for 40.0% and 38.3%, respectively. Specifically, S plants exhibited

基金项目:国家自然科学基金青年基金项目(42301039);国家自然科学基金面上项目(42171043, 42377318)

收稿日期:2024-07-24; **网络出版日期:**2025-04-07

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangli5208@nwsuaf.edu.cn

characteristics such as low leaf nitrogen content (1.6—2.0) mg/L, leaf phosphorus content (0.13—0.17) mg/L, specific leaf area (1.0—1.9) m²/kg, $\delta^{15}\text{N}$ (-1.36—-1.12)‰, and high leaf thickness (0.08—0.13) mm. In contrast, S/CSR-type plants showed higher nitrogen content (2.6—3.0) mg/L, phosphorus content (0.18—0.22) mg/L, specific leaf area (2.5—3.7) m²/kg, leaf $\delta^{15}\text{N}$ (-1.14—-1.03)‰, and lower leaf thickness (0.05—0.11) mm, while S/CS plants had intermediate values for these traits. Principal component analysis (PCA) indicated that specific leaf area, leaf nitrogen content, leaf phosphorus content, and $\delta^{15}\text{N}$ were the main leaf functional traits that differentiated among strategies. The structural equation model further revealed that physiological, water, and nutrient factors played distinct roles in the formation of different ecological strategies. S-strategy plants were primarily influenced by nutrient and physiological factors, whereas C-strategy and R-strategy plants were influenced by the indirect effects of physiological and nutrient factors. This study suggests that dominant plants in Ziwuling's natural secondary forests adjust their resource acquisition capacity and allocation patterns by modifying leaf morphology, water, and nutrient uptake, resulting in ecological strategies adapted to various environmental conditions.

Key Words: competitive strategy; stress-tolerance strategy; ruderal strategy; principal component analysis; structural equation model

植被在维持生态平衡、提高生物多样性和功能性方面扮演着关键角色^[1-3]。在不同的生态系统中,植物通过多种生态策略适应不同的胁迫环境,以维持生存和繁衍。Grime^[4]提出了物种应对环境条件时展现出的三种主要生态策略^[4-5]:竞争型策略(Competitor, C):通常见于生长迅速且竞争能力强的物种,这类物种在资源丰富的环境中具有明显优势^[4]。耐胁迫型策略(Stress-tolerator, S):该类型物种在资源稀缺或环境胁迫条件下生长缓慢但适应性强。Bretzel^[6]的研究表明,当S型物种在群落中占主导地位时,其生物多样性显著增加。杂草型策略(Ruderal, R):该类型物种能够快速繁殖并在受干扰的环境中迅速占领生境^[7]。CSR生态策略理论通过解释各种功能性状协同变异,揭示了植物在面对不同环境条件时的适应机制^[8]。因此,阐明植物的CSR策略及其对群落构建的影响,对提高整个群落的生物多样性和可持续性具有重要意义^[9-10]。

植被恢复与重建是黄土高原地区生态文明建设的重中之重。由于气候干旱和植被类型单一,部分人工林已出现退化和死亡的现象,相较于人工林,天然林在生物多样性保护、碳存储和水土保持等方面表现出更高的生态系统服务功能^[11]。因此,研究和保护天然林对生态系统的可持续发展至关重要。子午岭地区是目前黄土高原天然次生林保存较完好的地区^[12-14]。我国研究者已在子午岭地区开展了大量关于植物功能性状的研究,但这些研究仍多集中于单一或少数几个功能性状的描述,缺乏对功能性状的系统整合及其与植物生态策略关系的深入分析。因此,目前对该区域优势植物的生态策略形成机制及其对群落构建的贡献,仍缺乏系统性的理解。

本研究以子午岭地区10种优势木本植物为研究对象,通过分析10种叶功能性状,主要探讨以下三个内容:(1)分析子午岭地区优势木本植物的主要生态策略;(2)探讨不同生态策略植物的功能性状差异;(3)揭示驱动优势植物形成不同生态策略的主要因素。本研究结果可为该地区植被的生态特征与物种分布格局提供数据支撑,旨在为该地区的生态修复和植被管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省延安市富县子午岭任家台林场瓦窑沟小流域(图1)(109°09'E, 36°05'N)。富县位于陕西省北部,延安地区西南部,属渭北黄土高原丘陵沟壑区,暖温带半湿润气候。该地区的海拔为1115—1683 m,年均气温为9℃,年均降水量约为550 mm,主要分布在7—9月,占全年降水总量的60%以上^[15-16]。

子午岭地区的天然次生林是在人类活动减少后,通过自然演替逐步恢复的。历史上,该地区因农业开发

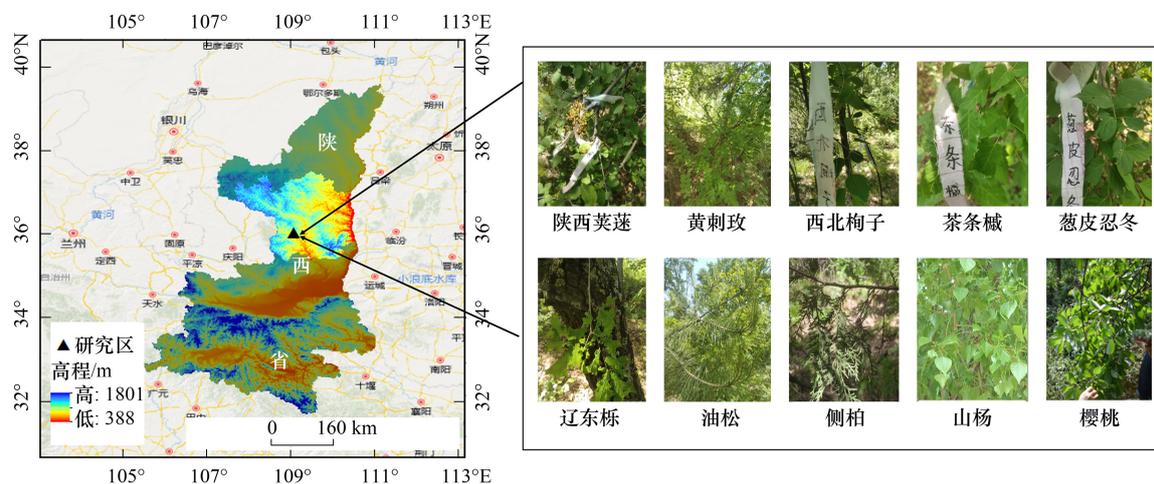


图 1 研究区概况图

Fig.1 Overview of the study area

和木材采伐等活动导致森林覆盖率大幅下降^[17]。1866 年当地人口外迁后,子午岭地区植被在弃耕地的基础上经过一系列恢复而形成天然次生林,也是黄土高原目前为止保存较好的一块天然植被区^[18]。该区具有比较完整的植被的演替序列:从弃耕地先锋群落开始,经草本、灌木群落时期到早期森林群落山杨林(*Populus davidiana* Dode)、白桦林(*Betula platyphylla* Sukaczew)、侧柏林(*Platycladus orientalis* L. Franco.)、油松林(*Pinus tabulaeformis* Carr.)等,进而到演替后期森林群落辽东栎林(*Quercus wutaishanica* Mayr)^[19]。黄土高原特有的季节性气候,夏季集中降水以及深厚的土壤,为耐旱性植物的重新定植提供了有利条件。这些植物逐渐占据主导地位,最终形成了如今的次生林结构^[20]。本研究根据样方调查结果,以研究区生长状况良好、重要值高的 10 种优势植物为研究对象,具体植物信息见表 1。

表 1 研究所选 10 种共存植物

Table 1 10 selected coexisting plant species in the study

物种名 Species name	科名 Family name	生活型 Life form	重要值 Importance value
辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i> Mayr.	壳斗科	落叶乔木	27.54
油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> Carriere.	松科	常绿乔木	18.26
侧柏 <i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco.	柏科	常绿乔木	14.95
山杨 <i>Populus davidiana</i> Dode	杨柳科	落叶乔木	14.03
樱桃 <i>Cerasus pseudocerasus</i> (Lindl.) G. Don	蔷薇科	落叶乔木	12.75
西北栒子 <i>Cotoneaster zabelii</i> Schneid.	蔷薇科	落叶灌木	25.39
陕西莢蒾 <i>Viburnum schensianum</i> Maxim.	忍冬科	落叶灌木	16.65
黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i> Lindl.	蔷薇科	落叶灌木	15.95
茶条槭 <i>Acer ginnala</i> Maxim.	槭树科	落叶灌木	15.57
葱皮忍冬 <i>Lonicera ferdinandii</i> Franch.	忍冬科	落叶灌木	12.82

1.2 功能性状测定与 CSR 生态策略分类

2023 年 4 月进行样方调查,在样地内建立 100 m × 100 m 样方,并按照对角线法布设 9 个 20 m × 20 m 乔木样方。每个乔木样方内,调查乔木树种的郁闭度、树高、胸径(在 130 cm 高度处测量)和数量。此外,在每个乔木样方内布设 5 m × 5 m 的灌木样方,以调查所有林下灌木及半灌木的高度、盖度、数量和基径。根据测定的指标,计算各物种的重要值 (IV),计算公式如下所示:

$$\text{相对密度} = \left(\frac{\text{某一物种出现的个体数}}{\text{所有物种出现的个体数之和}} \right) \times 100\% \quad (1)$$

$$\text{相对频度} = \left(\frac{\text{某一物种出现的样方数}}{\text{所有物种出现的样方数之和}} \right) \times 100\% \quad (2)$$

$$\text{相对胸高断面积} = \left(\frac{\text{某一物种的胸高断面积}}{\text{全部物种的胸高断面积之和}} \right) \times 100\% \quad (3)$$

$$\text{相对盖度} = \left(\frac{\text{某一物种的盖度}}{\text{全部物种的盖度之和}} \right) \times 100\% \quad (4)$$

$$IV_{\text{乔木}} = \frac{\text{相对密度}(\%) + \text{相对胸高断面积}(\%) + \text{相对频度}(\%)}{3} \quad (5)$$

$$IV_{\text{灌木}} = \frac{\text{相对密度}(\%) + \text{相对盖度}(\%) + \text{相对频度}(\%)}{3} \quad (6)$$

采样工作于 2023 年 5—9 月进行,为减少降水对样品的干扰,样品采集通常在降水后的 5—7 天内进行,采样频率为每月 1 次。采集样品过程中遵循样地的全面性、代表性、可行性及连续性的原则,选择健康、成熟且无病虫害的目标植株,采集植物叶片样品。叶片样品用于测定以下指标:叶面积(Leaf Area; LA)、叶厚度(Leaf Thickness; LT)、叶鲜重(Leaf Fresh Weight; LFW)、叶干重(Leaf Dry Weight; LDW)、比叶面积(Specific Leaf Area; SLA)、叶氮含量(Leaf Nitrogen Content; LNC)、叶磷含量(Leaf Phosphorus Content; LPC)、叶干物质含量(Leaf Dry Matter Content; LDMC)、叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 值、叶片 $\delta^{18}\text{O}$ 值。

LA 采用数字叶面积仪(LI-3000, LI-COR, Lincoln, NE, 美国)测定;LT 采用 0.001 mm 的数显游标卡尺测定;LFW 通过称重饱和含水状态下的叶片获得,LDW 通过将采集的植物叶片样品在 60℃ 下烘干至恒重后,采用精度为 0.001 g 的电子天平进行称量。SLA 通过计算鲜叶投影表面积(m^2)与其对应的干重(kg)之比得到,LDMC 以干重(mg)与鲜重(g)之比计算,公式如下:

$$\text{SLA} = \frac{\text{LA}}{\text{LDW}} \quad (7)$$

其中,SLA: m^2/kg ; LA: m^2 ; LDW: kg。

$$\text{LDMC} = \frac{\text{LDW}}{\text{LFW}} \quad (8)$$

其中,LDMC: mg/g ; LDW: mg; LFW: g。

将其余叶片在 60℃ 烘干至恒重,研磨成粉末状混合均匀,一部分用于测定 LNC 和 LPC,另一部分用于测定叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值、叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 值、叶片 $\delta^{18}\text{O}$ 值。LNC、LPC 通过浓硫酸-过氧化氢消煮处理,使用流动分析仪(AutoAnalyzer 3, SEAL, 德国)进行测定。叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 、 $\delta^{15}\text{N}$ 、 $\delta^{18}\text{O}$ 值,采用稳定同位素比率质谱仪(Isoprime10003030701, Isoprime Limited, 英国)进行测定。

按照 Pierce 等^[5]概述的方法,将 LA、LDW 和 LFW 的值输入到 StrateFy 工具中,以计算每个植物的竞争型(C)-耐胁迫型(S)-杂草型(R)总体分数。该方法涵盖了叶片氮浓度、种子质量和开花物候等参数在内 14 个关键的功能性状,通过共惯性分析,这些性状可以有效地概括广泛的植物的生理、形态及生殖功能性状^[21]。CSR 策略的划分依据是基于各植物在竞争(C)、耐胁迫(S)和杂草(R)策略中的相对得分。混合策略如 S/CS 和 S/CSR 表示植物在耐胁迫与竞争(S/CS)或在耐胁迫、竞争与快速扩展(S/CSR)之间的平衡^[22]。本研究利用 StrateFy 工具计算出 10 种优势植物的 C、S、R 策略得分,并根据加权平均法确定它们的策略类别。单一策略(C、S 或 R)表示该植物主要表现出一种策略特征,而混合策略则表示该植物在两种或三种策略之间的均衡表现。

为更准确地评估不同生态策略下植物功能性状的群落响应,本研究引入了群落加权平均(Community-Weighted Mean, CWM)方法。CWM 通过考虑物种在群落中的相对重要性来加权计算功能性状,能够有效反映群落整体对环境的适应能力^[23-24]。本研究采用 CWM 分析子午岭地区不同优势植物的功能性状特征,揭示其生态策略的空间分布模式^[25]。所有植物性状指标均通过 CWM 方法进行计算后进行分析。具体计算公式如下:

$$CWM = \sum_{i=1}^n P_i \times Trait_i \quad (9)$$

其中,CWM 是群落尺度上的功能性状值; n 是样地中的物种数量; P_i 是物种 i 在样地中的相对重要值,相对重要值 $P_i = (\text{相对多度} + \text{相对盖度} + \text{相对频度})/3$ ^[26]; $Trait_i$ 是物种 i 的功能性状值。计算 10 个性状的 CWM 值(即 CWM_{LDMC} 、 CWM_{SLA} 、 CWM_{LWC} 、 CWM_{LPC} 、 CWM_{LNC} 、 CWM_{LT} 、 CWM_{LA} 、 $CWM_{\delta^{13}C}$ 、 $CWM_{\delta^{15}N}$ 、 $CWM_{\delta^{18}O}$)。

为清晰地评估植物叶片功能性状在不同生态策略中的表现,本研究基于各叶片性状的主要功能,将其精细划分为养分、生理和水分因子三种类型。养分因子包括与植物养分获取和利用直接相关的性状,如 LNC、LPC、SLA 和 $\delta^{15}N$,反映了植物在光合作用、营养吸收和分配中的效率,从而直接影响其生长速率和繁殖能力^[27]。生理因子涵盖与植物结构和生理功能相关的性状,如 LT 、 $LDMC$ 和 LA 。这些性状主要反映了植物的结构稳定性、耐胁迫性和资源保守性^[28]。水分因子则与植物的水分利用和保持能力有关^[29-30],包括叶片的 $\delta^{13}C$ 值、 $\delta^{18}O$ 值和 LWC,反映了植物在干旱环境中的水分调节能力及其水分利用效率。虽然部分性状(如水分和养分相关的性状)也可被归类为生理因子,但为了更清晰地展示不同功能性状在植物生态策略中的作用,本研究将这些性状独立分类。通过这一分类,能够更好地解释植物在面对不同资源和环境条件时的适应机制和策略选择。具体分类为:养分因子(LNC、LPC、SLA、 $\delta^{15}N$)、生理因子(LT 、 $LDMC$ 、 LA)、水分因子(LWC、 $\delta^{13}C$ 、 $\delta^{18}O$)。

1.3 数据处理与分析

利用 CSR 分析工具 StrateFy 计算分析得到 10 种优势植物的 CSR 总体分数^[10]。使用 SPSS 26 对 10 种植物功能性状进行 Anova 单因素方差分析,并通过 Origin 进行主成分分析(Principal Component Analysis, PCA),探讨植物功能性状对生态策略的影响。结构方程模型(Structural Equation Model, SEM)是一种用于分析多个变量之间相互作用的统计工具,能够揭示这些变量之间的直接和间接影响关系^[31]。为构建 SEM,本研究使用了 R 软件包中的“PiecewiseSEM”工具。PiecewiseSEM 允许在传统线性模型的基础上,使用局部估计方法来解复杂模型中的非正态分布和随机效应问题,适用于分析复杂交互关系的生态系统数据^[32]。模型检验使用卡方检验($P > 0.05$)、比较拟合系数、赤池信息准则(AIC)和 Fisher's C 统计量评估模型的拟合优度。通过 SEM 分析植物功能性状(水分因子、养分因子、生理因子)与生态策略(C、S、R)之间的关系,有助于揭示不同叶片功能性状对植物生态策略选择的直接或间接贡献。

2 结果与分析

2.1 不同优势植物的生态策略分析

通过 StrateFy 工具计算得出优势植物 CSR 的总体均值。群落尺度上,子午岭地区优势植物的主要生态策略为 S 策略,其比例最高(65.16±10.02)%,其次是 C 策略(22.25±6.34)%,而 R 策略比例最低(12.59±7.78)%。表 2 展示了个体尺度上各物种的 C:S:R 比例,10 种优势植物划分为 3 类策略(图 2、表 2):S(耐胁迫策略)、S/CS(耐胁迫/竞争-耐胁迫型策略)、S/CSR(耐胁迫/竞争-耐胁迫-杂草型策略)。其中,S 型策略:油松;S/CS 型策略:侧柏、山杨、黄刺玫、西北栒子、葱皮忍冬;S/CSR 型策略:辽东栎、樱桃、陕西莢迷、茶条槭。具体而言,物种数占比较高的为 S/CS(40.00%)和 S/CSR(38.33%),二者是该地区植被的主导生态策略。

2.2 不同生态策略的植物性状特征

图 3 展示了 S、S/CS、S/CSR 三种策略类型植物的功能性状表现。不同生态策略下植物叶片功能性状存

在显著差异,尤其 S 和 S/CSR 策略之间差异明显。具体而言,S 策略植物的 LNC、LPC 以及 $\delta^{15}\text{N}$ 显著低于 S/CS 和 S/CSR 策略植物($P<0.01$ 和 $P<0.05$);其 LDMC 显著高于另外两种策略的植物($P<0.05$),而 SLA 则显著低于 S/CS 和 S/CSR 策略植物。S/CSR 策略植物的 SLA 最高($P<0.05$ 和 $P<0.001$)。此外,LWC 在 S 策略中较高,而叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值则较低;S、S/CS 和 S/CSR 策略植物的 LT 、叶片 $\delta^{18}\text{O}$ 值没有显著差异。

表 2 10 种植物 CSR 生态策略分类表
Table 2 CSR ecological strategy classification of 10 plant species

物种 Species	竞争:耐胁迫:杂草 C:S:R	生态策略 Strategy	物种 Species	竞争:耐胁迫:杂草 C:S:R	生态策略 Strategy
辽东栎 <i>Quercus wutaishanica</i> Mayr.	32:54:14	S/CSR	陕西荚蒾 <i>Viburnum schensianum</i> Maxim.	25:59:17	S/CSR
油松 <i>Pinus tabulaeformis</i> Carriere.	4:96:0	S	黄刺玫 <i>Rosa xanthina</i> Lindl.	20:67:13	S/CS
侧柏 <i>Platycladus orientalis</i> (L.) Franco.	31:69:0	S/CS	西北栒子 <i>Cotoneaster zabelii</i> Schneid.	17:72:11	S/CS
山杨 <i>Populus davidiana</i> Dode	26:64:10	S/CS	茶条槭 <i>Acer ginnala</i> Maxim.	26:58:15	S/CSR
樱桃 <i>Cerasus pseudocerasus</i> (Lindl.) G. Don	17:55:27	S/CSR	葱皮忍冬 <i>Lonicera ferdinandii</i> Franch.	23:68:8	S/CS

C:竞争策略;S:耐胁迫策略;R:杂草策略

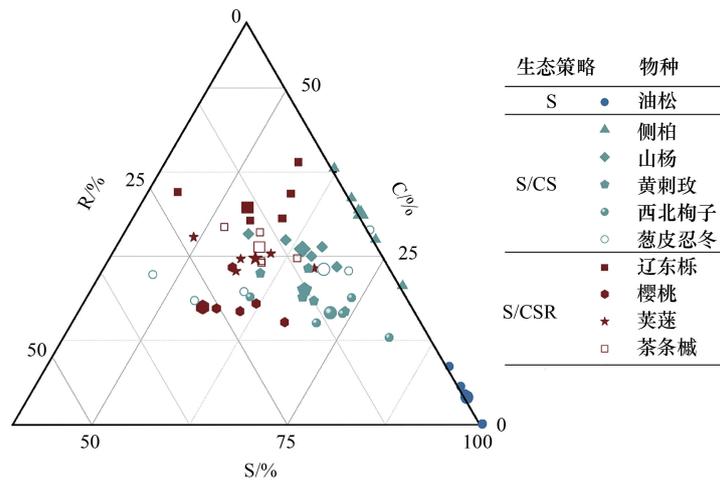


图 2 10 种植物 CSR 生态策略分类图

Fig.2 CSR ecological strategy classification of 10 plant species

C:竞争策略;S:耐胁迫策略;R:杂草策略

生态策略与叶片性状的 PCA 分析结果表明(图 4、表 3),10 个叶片性状被分为三个主成分,累计贡献率为 79.34%。其中,第 1 主成分(PC1)的解释量为 42.1%,正值反映了物种具有较高的 SLA、 LA 、LNC、LPC 和叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 值,表明这些性状在不同生态策略中具有显著作用。第 2 主成分(PC2)的解释量为 24.0%,主要反映了 LWC 和 LDMC 的影响。第 3 主成分(PC3)的解释量为 13.24%,主要反映了叶片 $\delta^{18}\text{O}$ 和叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响。具体而言,PC1 中 SLA、LNC、LPC 和叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 显著正相关,而 LT 和 LDMC 显著负相关。S、S/CS 和 S/CSR 策略的植物在 PC1 轴上的位置从左至右依次递增,表明 S/CSR 型策略的植物具有较高的 SLA、LNC、LPC 和 $\delta^{15}\text{N}$ 值,以及较低的 LT 值;S/CS 策略植物在这些性状上表现居中,S 型策略则表现为相反的性状特征。PC2 上,LWC、 LT 和叶片 $\delta^{18}\text{O}$ 显著正相关,而叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 和 LDMC 显著负相关,在该轴上,三种策略的物种分布位置相

似,表明各类型物种间 LWC 和 LDMC 值无显著差异。

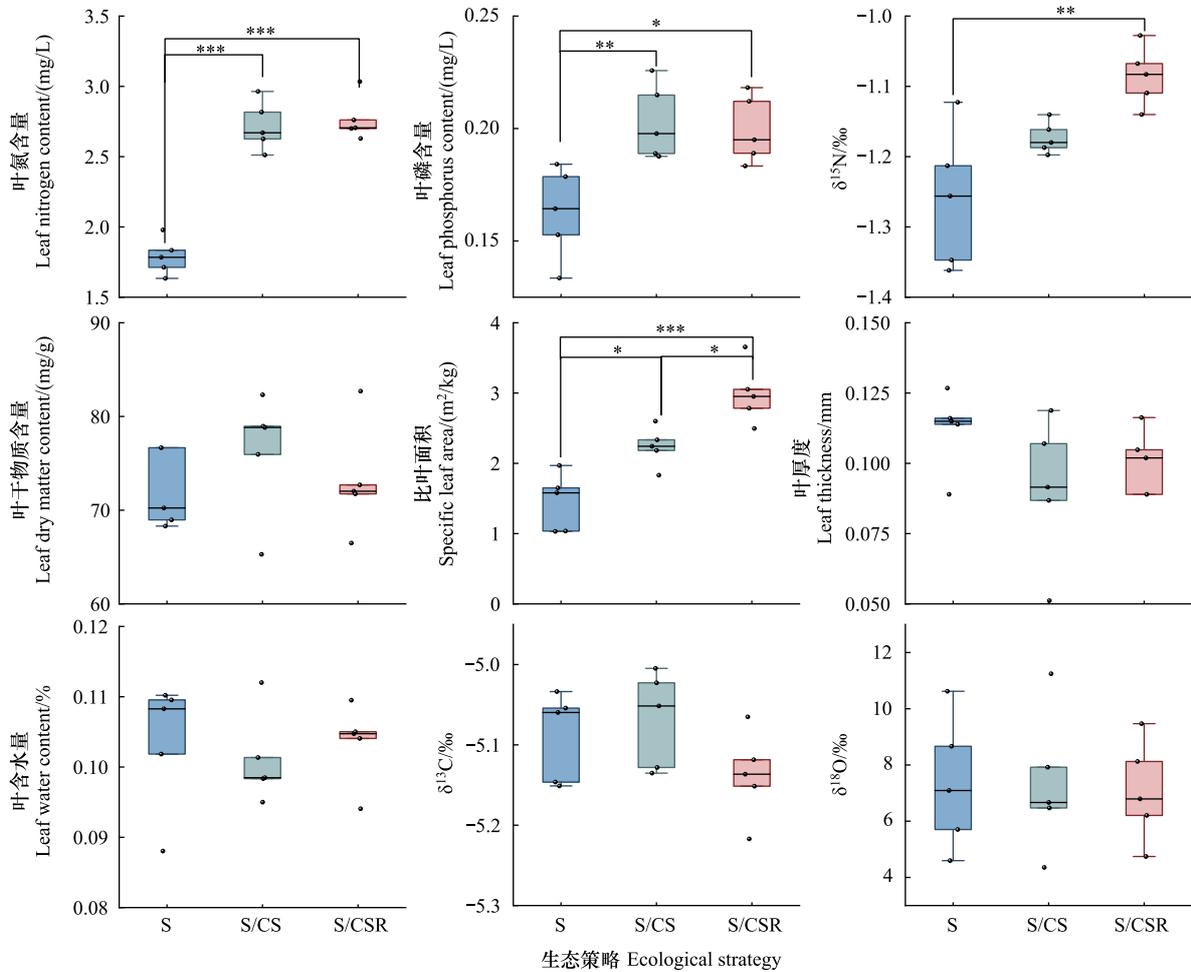


图3 三类生态策略植物性状差异比较

Fig.3 Comparison of trait differences among three ecological strategies

* : $P < 0.05$, ** : $P < 0.01$, *** : $P < 0.001$

表3 各主成分荷载系数表

Table 3 Principal component loadings of leaf functional traits

叶性状指标 Leaf trait indicators	PC1 (42.1%)	PC2 (24.0%)	PC3 (13.2%)	叶性状指标 Leaf trait indicators	PC1 (42.1%)	PC2 (24.0%)	PC3 (13.2%)
LDMC	-0.039	-0.611	0.247	LNC	0.452	-0.052	0.009
SLA	0.423	0.170	0.036	LPC	0.396	-0.238	-0.006
LA	0.436	0.107	0.241	$\delta^{13}C$	-0.107	-0.224	-0.566
LT	-0.281	0.285	0.342	$\delta^{15}N$	0.409	0.137	-0.049
LWC	-0.022	0.605	-0.271	$\delta^{18}O$	-0.104	0.107	0.605

LNC:叶氮含量 Leaf nitrogen content; LPC:叶磷含量 Leaf phosphorus content; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LT:叶厚度 Leaf thickness; LWC:叶含水量 Leaf water content

图5展示了三类生态策略植物在不同月份的功能性状变化。随着植物叶片生长变化,植物功能性状在不同时期也存在显著差异。S/CS和S/CSR型植物的LNC在7月达到最大值,而S型植物在6至9月呈缓慢增长趋势。三类生态策略的SLA变化趋势一致,均在6月达到峰值,其中S/CSR型最高,为3.66 m²/kg。S/CS、S/CSR型的LPC在0.18—0.22 mg/L之间浮动,S型的LPC在6月达到最低值,且5至9月期间均低于S/CS、

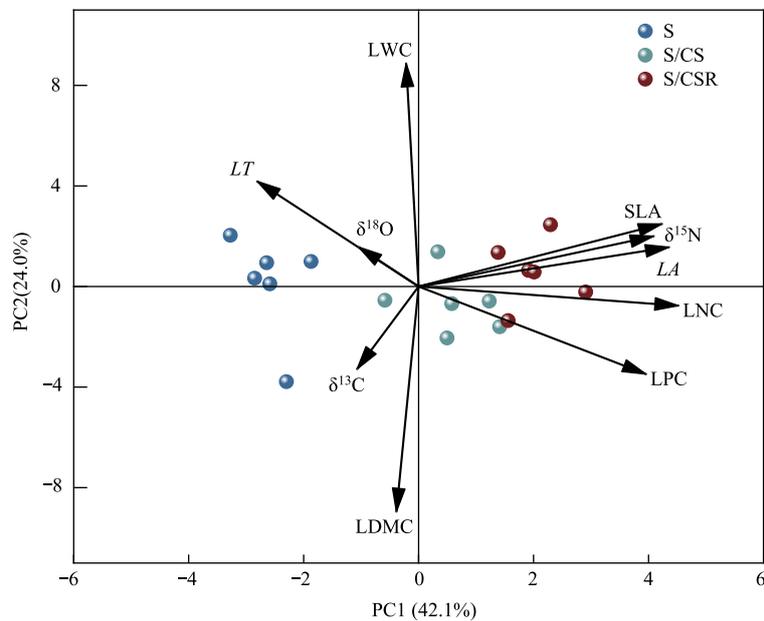


图 4 三类生态策略植物性状的主成分分析

Fig.4 Principal Component analysis of plant traits among three ecological strategies

LNC:叶氮含量 Leaf nitrogen content; LPC:叶磷含量 Leaf phosphorus content; LDMC:叶干物质含量 Leaf dry matter content; SLA:比叶面积 Specific leaf area; LT:叶厚度 Leaf thickness; LWC:叶含水量 Leaf water content

S/CSR。S型植物的LWC在6月达到峰值后趋于稳定,而S/CS、S/CSR植物的LWC在6—8月呈下降趋势。S/CSR的 $\delta^{15}\text{N}$ 从5月至9月呈逐月下降趋势,而S型和S/CS型植物则呈现出相反的趋势。三类生态策略的LDMC、LT、 $\delta^{13}\text{C}$ 和 $\delta^{18}\text{O}$ 在5月至9月的变化趋势基本一致。

2.3 不同生态策略的影响因素分析

结构方程模型(SEM)结果显示,不同的叶片性状对各生态策略的形成有着显著影响(图6)。C策略主要受到生理因子的直接显著影响(路径系数为0.80),生理因子通过水分因子间接影响C策略,但该作用不显著(路径系数为0.05)。对于S策略,生理因子对其有显著正向影响(路径系数为0.49),同时生理因子通过养分因子的调节作用间接影响S策略的形成(路径系数为0.55)。在R策略中,生理因子通过与养分因子的间接作用对R策略的形成有显著影响(路径系数为0.82)。不同生态策略的植物通过调节不同的叶片性状来适应环境条件。C策略的形成主要受到生理因子的直接显著影响,S策略则受到生理因子和养分因子的共同调节,而R策略则表现出生理因子与养分因子的协同作用。

3 讨论

3.1 不同优势植物的生态策略划分

结果表明,子午岭地区的植物生态策略以S/CS和S/CSR混合策略为主,分别占40.00%和38.33%。混合策略的形成通常是植物应对复杂环境条件时采取的适应性响应^[4-5]。在土壤水分、养分供应和光照条件等因素的共同作用下,植物选择了一种兼具竞争和耐胁迫特征的策略,使其能够在资源分布不均的环境中都能获得生存优势^[33-35]。

本研究区域内,混合策略的形成与该地区的气候条件以及群落演替过程密切相关。该地区气候干旱、土层深厚,植被生长主要依赖降雨补给的土壤水分,然而,降水集中在7—8月,土壤水分供应的季节性波动促使部分植物通过提高水分利用效率(如叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 值较高)来适应季节性干旱^[36]。这一适应机制在不同植物种群中表现各异,如Astuti等^[37]利用叶片面积、叶片鲜重和叶片干重等叶片性状研究了*Bellevalia webbiana*的

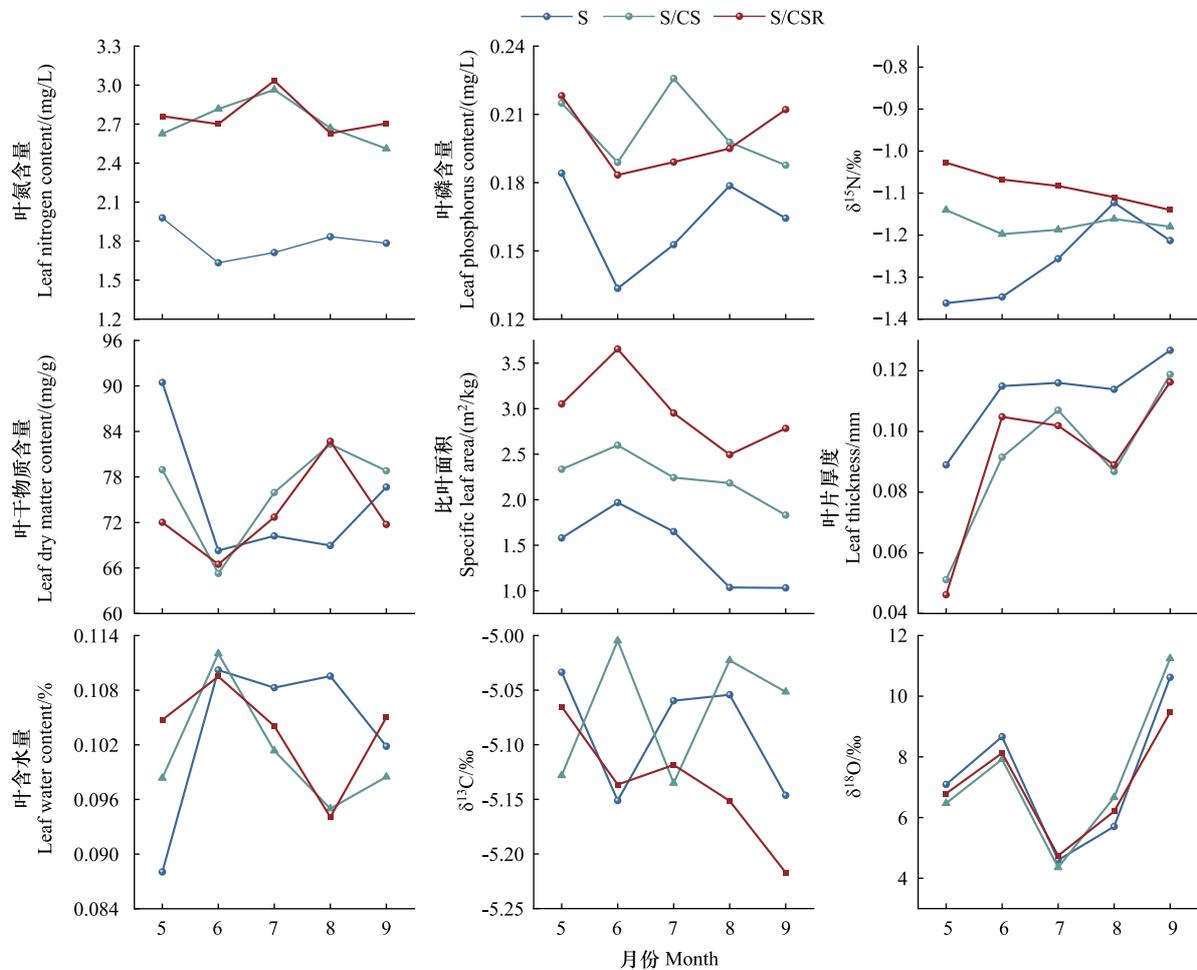


图5 三类生态策略植物性状的月际差异

Fig.5 Monthly variation in traits of plants with three ecological strategies

CSR 策略,发现其属于 CS 策略,且种群间的生态策略受叶片性状变异的显著影响,这些植物保持较高的生长速率和竞争能力(如较高的 SLA 和 LNC),从而形成了 S/CS 策略。除了气候因素,研究区部分植物维持较高的生长速率和竞争能力(如较高的 SLA 和 LNC)来适应压力环境,从而形成了 S/CS 策略。刘文情等^[38]对叶片性状的研究表明,不同树种通过叶片结构和化学性状的权衡策略来适应环境变化,从而实现群落内物种的共存。隆庆之等^[39]也发现,常绿植物倾向于采取经济保守策略,而落叶植物则倾向于资源获取策略,这揭示了植物对生境的适应性,这与研究区的情况一致。植被覆盖度高,林下植物的光照资源有限,尤其在夏季树冠密闭度较高时,光线竞争尤为激烈。同时,随着植被的密度增加,物种间的资源竞争加剧。在生物量和个体密度较高的区域,竞争压力显著增强。在这种环境下,S/CSR 策略的植物不仅通过增强耐胁迫性(如较高的 LDMC 和 *LT*)适应干旱和贫瘠条件,还通过保持一定的竞争能力来获得资源。竞争压力促使这些植物在有限的光照和养分条件下,通过更高的生理适应性确保其在群落中的生存和扩展^[9]。

独特的生态条件使得 S 型物种在该区域占据优势。该类型物种寿命较长,叶片较重,生长缓慢,与土壤之间的养分循环较慢,且对干旱和贫瘠土壤具有较强的耐受性。在环境恶劣的栖息地,它们也能够继续生长和繁殖^[40-41],因此在本研究区内占据了主导地位。这与其他研究结果一致,即在资源稀缺的环境中,植物更倾向于选择 S 或 S/CS 策略,以最大限度地提高生存和资源利用效率^[40-43]。Guo 等^[44]的研究表明,在类似的干旱地区,S 型植物在群落中的比例显著高于 C 型和 R 型植物。相比之下,C 策略物种在资源丰富且竞争激烈的环境中更具优势^[41],而 R 策略物种寿命较短,生命周期快,通常难以适应资源稀缺的生态环境^[5,45]。因此,

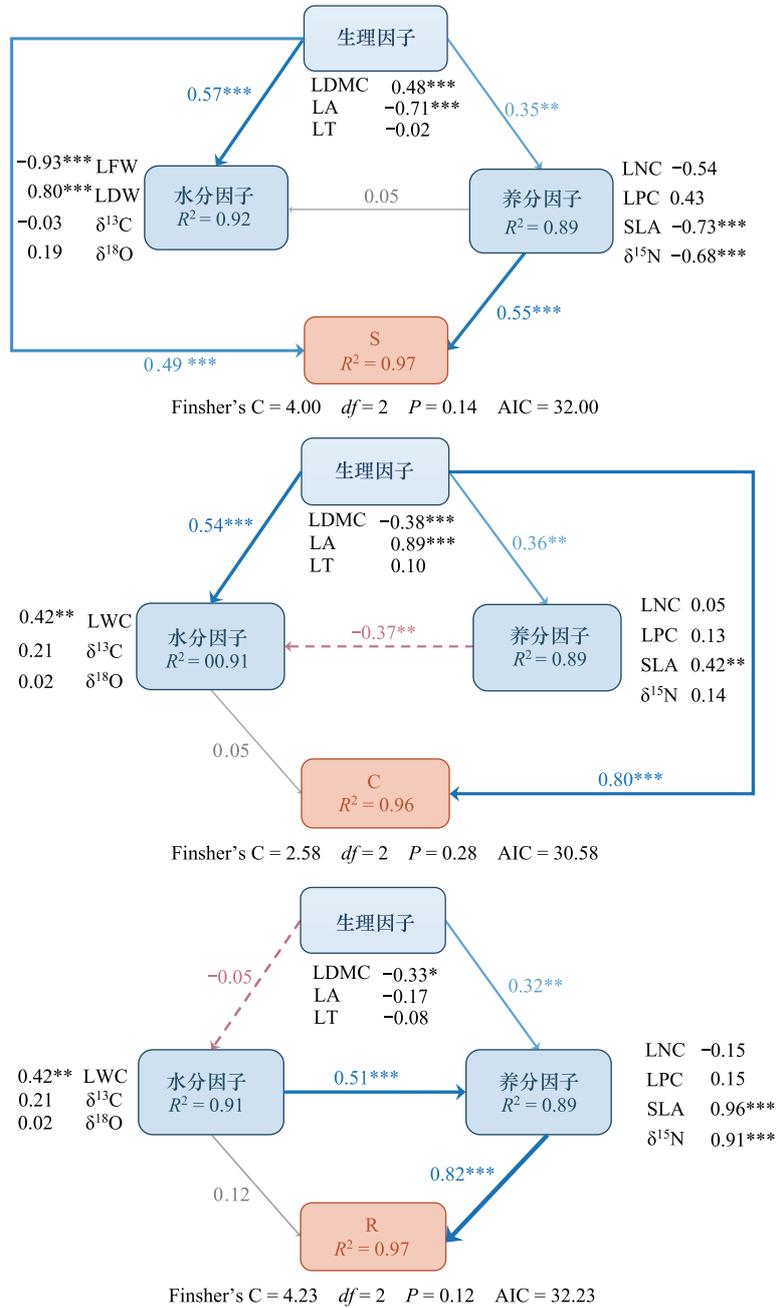


图 6 生态策略和功能性状的结构方程模型

Fig.6 Structural equation model of ecological strategies and functional traits

蓝色实线表示正相关,红色虚线表示负相关,线条粗细代表路径系数大小, * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$

这两种策略在子午岭地区分布比例较低。

在群落演替过程中,不同的生态策略在不同演替阶段占据优势地位^[46-47]。子午岭地区的植物群落正处于从中期向后期演替的过渡阶段^[48],表现出明显的演替特征。在演替初期,R 策略通常占主导地位。中期阶段,S 和 C 策略逐渐增多。在群落演替的后期,S 型策略往往占据主导,因为这些植物在环境胁迫条件下具有更强的生存能力和稳定性^[49]。例如,在长期干旱和贫瘠土壤的条件下,S 型植物通过低 SLA 和高 LDMC 等适应性性状,能够更好地存活和繁衍^[45]。群落演替后期以耐胁迫性策略为主的现象在多个生态系统中均得到了验证^[22, 50-51]。在子午岭地区,植物为了适应日益严峻的环境条件和逐渐增加的竞争压力,表现出较强的耐

胁迫性和竞争能力的形态与功能特征,从而在该地区形成了以 S/CS 和 S/CSR 策略为主的植被格局。研究表明^[52-53],这些策略不仅能够帮助植物在恶劣的生态条件下生存,还能够竞争激烈的环境中维持稳定的种群结构,从而实现群落的长期稳定性和持续演替。

Pierce 等^[5]整合来自六大洲 14 个生物群落的 3068 种维管植物(涵盖 198 个科)的性状特征,并建立了全球维管植物 CSR 数据库。然而,关于子午岭天然次生林的相关研究非常有限^[55]。在本研究中,所选的子午岭地区 10 种优势植物,仅有侧柏和山杨在 CSR 数据库中有所记录,且其 CSR 策略与本研究有所不同。CSR 数据库中,侧柏和山杨分别被记录为 S 和 S/CSR 策略,而在本研究中,两种物种均表现为 S/CS 策略。这一差异可能源于植物生境的不同。已有研究表明,由于表型可塑性,同一物种的生态策略也会随着生境的变化而改变^[55]。子午岭地区的气候条件和土壤特性可能使得植物在适应环境时表现出不同的生态策略。

3.2 植物叶片功能性状特征及其环境适应性

植物叶片的功能性状在不同生态策略下表现出显著差异,这些差异反映了植物适应环境的多样策略。S 策略植物倾向于表现出低 LNC、低 LPC、低 SLA、低叶片 $\delta^{15}\text{N}$ 、高 LT 和高 LWC 的性状组合;而 S/CSR 策略植物则表现出高 LNC、高 LPC、高 SLA 和高叶片 $\delta^{13}\text{C}$ 的性状组合;S/CS 策略植物的性状则介于两者之间。主成分分析表明,植物的 CSR 策略与叶片功能性状密切相关,且不同生态策略下的植物叶片性状受到多个主成分的综合影响。不同生态策略的植物在功能性状上存在显著差异,反映了植物在应对不同环境条件和资源竞争时的适应策略。例如,S/CSR 策略植物表现出较高的 SLA、LNC 和 LPC,这些性状与较高的光合能力和养分利用效率相关,使其在竞争激烈的环境中占据优势。而 S 策略植物则表现出较高的 LT 和 LWC,这些性状与较强的耐胁迫能力相关,使其能够在资源贫乏和环境压力大的条件下生存。S/CS 策略植物的功能性状则介于两者之间,表现出适度的竞争和耐胁迫能力。

在子午岭地区,S/CS 和 S/CSR 策略占主导地位,这与该地区的特定生态条件密切相关。SLA 直接影响植物捕获光照的能力^[56],在相同生长条件下,S 型植物的光照捕获能力可能弱于 S/CSR 型植物。例如,S 型策略植物油松,因其针叶形态叶片表面较小且薄,SLA 较低,导致光合效率较低,光照捕获能力较弱。而 S/CSR 型策略植物辽东栎,其叶片更大、更厚,具有更高的 SLA,光照捕获能力更强,能够更有效地进行光合作用,从而在竞争中占据优势。通常,SLA、 $\delta^{13}\text{C}$ 、LNC、LPC 是植物适应环境的重要指标^[56-60],SLA 和 $\delta^{13}\text{C}$ 越高,光合能力越强,光合产物积累越多,养分循环越快;而 LT 、LDMC 是与保护、防御相关的功能性状。在环境压力较大的条件下,S 型植物通过提高 LT 和 LDMC,并降低 LNC、LPC、 $\delta^{15}\text{N}$,来增强其抵御外界压力的能力。程荏登等^[61]的研究也表明,环境胁迫是决定植物生态策略的重要因素,植物通过不同的功能性状组合来适应水淹梯度变化的生境。相比之下,S/CSR 型植物在应对环境胁迫的同时,还要面对竞争压力,因此通常表现出较高的 LNC、LPC,以及较高的 SLA 和 $\delta^{13}\text{C}$ (图 3)。子午岭地区的气候较干旱、土壤深厚,植被生长主要依赖降雨补给的土壤水分。这种环境条件下,植物不仅需要具备耐胁迫能力,还需要一定的竞争力来争夺有限的资源。因此,S/CS 和 S/CSR 策略的植物在该环境中更具优势。

植物的功能性状在不同生长期也存在显著差异,反映了植物在不同生态策略下对季节性变化的适应方式。6 月处于植物展叶期,植物在此阶段大量消耗养料和 LDMC,叶片生长速率快^[60],因此三类混合生态策略的 SLA 在此时均达到最大值(图 5)。表明植物在展叶期通过增加 SLA,提高光合作用效率,以快速捕获光照资源,满足生长需求^[55]。相较之下,S 策略植物的 SLA 较低,表现出更为保守的资源利用策略。在养分利用上,S 策略植物的 LNC 和 LPC 始终低于 S/CS 和 S/CSR 策略植物,反映了 S 策略植物牺牲生长速率,以维持基本的新陈代谢和存活能力为主要目标^[55, 62]。而 S/CS 和 S/CSR 策略植物则表现出较高的 LNC 和 LPC,表明这类植物在生长季节更倾向于积极利用养分促进生长。

植物的功能性状变化不仅与光照有关,还与水分供应密切相关。在 6 月至 7 月的降水较少时,S 策略植物表现出较高的 LWC 和 LDMC(图 5),以减少水分流失来应对水分胁迫。相比之下,S/CS 和 S/CSR 策略植物则在 SLA 和 $\delta^{13}\text{C}$ 方面表现出更大的灵活性。此外,虽然三类植物在 LT 和 $\delta^{18}\text{O}$ 值上没有显著差异,但 LT

在 S 策略植物中略高,进一步支持了 S 策略植物的环境适应性。图 5 揭示了不同生态策略植物在不同生长期中的性状变化和适应策略。S 策略植物倾向于通过保持较高的 LDMC、LWC 和 LT 来应对环境胁迫,维持生存能力;而 S/CS 和 S/CSR 策略植物则在资源充足时通过增加 SLA 和养分利用效率促进生长^[63-64]。这些差异反映了不同生态策略的植物在动态环境中的适应方式,揭示了它们在季节性环境变化下的生理响应机制。植物在降水较少的月份中通过增加 SLA、增强光合来弥补水分的不足,并保持较高的生长速率。结果表明,不同生态策略的植物在应对季节性水分和光照变化时采取了不同的适应策略,反映了它们在动态环境中的生存和竞争机制。S/CS 和 S/CSR 策略通过不同的叶片功能性状和环境适应策略,在应对不同生态压力时展现出各自的优势。理解这些差异不仅对生态学理论研究具有重要意义,还为制定有效的生态管理和保护策略提供了科学依据。

3.3 不同生态策略的驱动因素

植物功能性状对生态策略的形成具有显著影响,反映了植物在应对环境压力和资源竞争时的不同适应策略。根据 Lavorel 等^[65]的研究,植物功能性状不会独立变化,因为任何特定性状都受到其与其他性状的功能关系的约束。本研究基于现有生态学理论,构建了植物功能性状与生态策略之间的假设模型,并通过 SEM 验证这些关系,以揭示影响植物生态策略选择的关键因素。通过对 C、S、R 三种策略的总体分数进行分析,进一步揭示了不同功能性状对 CSR 策略的具体驱动机制(图 6)。结果显示,生理因子对 C 策略有显著的直接正向影响,表明生理因子(如 LA 和 LT)在竞争策略形成中起关键作用。竞争策略主要依赖于植物的生理适应能力,植物通过调整其生理特征(如 LA 、 LT 、LDMC 等)以适应资源丰富环境,从而能够快速生长并占据空间。尽管水分因子对 C 策略的直接影响不显著,但其对养分因子的影响(路径系数为 -0.37)仍然表明水分状况在资源利用中的间接作用。C 策略植物,如乔木,在竞争激烈的环境中需要快速生长,因此较高的 LNC 和 LPC 对增强竞争能力至关重要。这与 Pierce 等^[8]的研究一致,在资源充足的环境中,该类型植物优先优化养分利用以增强竞争力。

S 策略植物主要依赖于生理因子和养分因子的显著影响,说明 S 得分较高的植物在干旱和贫瘠环境下对生理调节和水分保持能力的依赖性。这与 Grime 等^[40]的经典理论一致,即耐胁迫策略的植物通过降低代谢速率和增强保水能力来适应恶劣环境。例如,本研究中的油松,通过增加 LT 和 LDMC 来提高其耐受性,从而获得较高的 S 得分。

R 策略的形成主要通过生理因子间接作用于养分因子来实现。通常,这类植物具有较高的 SLA 和 LNC,如某些草本植物,它们通过快速生长和高效的养分利用策略,在短时间内完成生命周期,因而在环境波动较大的地区具有较强的适应能力。这与 Mack 等^[63]和 Lambers 等^[64]的研究结果相符,R 策略植物通过快速养分循环和高繁殖率来占据资源波动较大的生态位。Novakovskiy 等^[66]分析了欧洲山地和平原 74 种植物的叶片功能性状和 CSR 成分,发现具有 S 策略的物种具有较高的 LDMC、 LT 和较低的 SLA,而 C 策略的物种则表现出较低的 LDMC 和较高的 SLA,与本研究的结果一致。这些结果表明,植物的生态策略受叶片生理状态、养分水平以及水分状况的综合影响。不同生态策略下的叶片性状差异主要反映了植物在生长状态和环境条件上的适应。植物通过调整叶片性状以适应不同的生存条件,从而实现最佳的生存和生长策略。

3.4 植被建设与管理策略的启示

本研究对不同植物 CSR 生态策略的划分,为黄土高原地区的人工植被建设提供了指导策略。物种选择方面,应优先考虑耐胁迫策略(S)的植物(如油松),这类植物能够更好地适应黄土高原地区干旱和贫瘠的环境,生长缓慢且耐胁迫能力强,适合在贫瘠土壤和干旱条件下生存^[67-68]。此外,引入具有 S/CS 和 S/CSR 策略的植物(如辽东栎),这些植物在不同生长阶段和生态条件下表现出一定的耐胁迫和竞争能力,有助于提高植被的多样性和稳定性^[69-70]。除了油松和辽东栎,侧柏和山杨也是值得考虑的重要物种。侧柏作为常绿乔木,在黄土高原的生态环境中表现出较强的适应能力,而山杨作为落叶乔木,生长迅速,能够在较短时间内占据空间,是理想的人工植被建设先锋物种。西北栒子、陕西莨菪、黄刺玫等灌木则可以作为多样性植物引入,

形成多层次的植被结构^[71]。

目前黄土高原生态恢复工程面临人工林结构单一、树木生长缓慢等问题,亟需从人工林向混交林过渡,以形成更稳定和健康的生态系统^[72]。为了实现这一目标,可以采取以下具体措施:首先,多样化物种选择。在人工纯林中逐步引入适应性强的乡土树种和灌木,如在油松纯林中引入辽东栎、侧柏等物种,以及一些灌木和草本植物,以增加物种多样性、生态系统的稳定性,并提高资源利用效率^[68,70]。其次,分阶段引种。在初期阶段引入一些快速生长的 R 策略植物(如草本植物和灌木),帮助快速覆盖地面,防止水土流失;在中期阶段逐步引入 S 和 C 策略的乔木和灌木,形成多层次的植被结构,在后期阶段,以耐胁迫的 S 策略植物为主,形成稳定的植被结构。第三,模拟自然演替过程。在人工干预的基础上,允许自然更新过程的发生,并通过建设蓄水设施和采用保水措施,改善土壤水分状况,促进植物生长和自然演替^[72]。最后,进行管理和维护。定期监测混交林的生长状况和物种多样性,同时利用生物防治、物理防治等综合措施,减少病虫害对混交林的影响,增强生态系统的抵御能力^[73]。通过这些具体措施,可以逐步实现从人工纯林向复合混交林的转变,形成稳定、可持续的森林生态系统,这不仅有助于防治水土流失、改善生态环境,还能为当地提供更多的生态服务和经济利益。

4 结论

子午岭地区 10 种优势木本植物的生态策略类型为:S(耐胁迫型策略)、S/CS(耐胁迫/竞争-耐胁迫型策略)、S/CSR(耐胁迫/竞争-耐胁迫-杂草型策略)。其中,S/CS 和 S/CSR 策略在该地区植被中占据主导地位,分别占 40.00%和 38.33%。不同生态策略植物在叶片功能性状上存在差异;S 型植物表现出低叶氮含量(1.6—2.0) mg/L、磷含量(0.13—0.17) mg/L、比叶面积(1.0—1.9) m²/kg、 $\delta^{15}\text{N}$ (-1.36—-1.12)‰和高叶厚度(0.08—0.13) mm 的性状组合,相比之下,S/CSR 型植物则表现出高叶氮含量(2.6—3.0) mg/L、磷含量(0.18—0.22) mg/L、比叶面积(2.5—3.7) m²/kg、 $\delta^{15}\text{N}$ (-1.14—-1.03)‰和低叶厚度(0.05—0.11) mm 的性状组合,而 S/CS 型植物各项叶片指标则处于居中水平。生理、水分和养分因子对植物生态策略的变化具有显著影响。C 策略主要受到生理因子的直接影响,S 策略植物则依赖于生理因子和养分因子的显著影响,R 策略植物主要依赖于生理因子通过养分因子的间接作用。综上,本研究明确了子午岭地区优势植物的叶片功能特征及生态策略,相关结果不仅能够丰富对 CSR 理论的理解,也为该地区的生态修复和植被管理提供科学依据和指导。

参考文献(References):

- [1] 周婷,刘碧颖,赵文胜,陈子豪,张朔. 22 世纪植被的未来——国际植被科学协会第 65 届年会综述. 生态学报, 2023, 43(19): 8254-8255.
- [2] Lamsal S, Rizzo D M, Meentemeyer R K. Spatial variation and prediction of forest biomass in a heterogeneous landscape. *Journal of Forestry Research*, 2012, 23(1): 13-22.
- [3] 王岚,曹巍,黄麟. 中国重大生态工程近 40 年生态成效整合分析. 生态学报, 2024, 44(7): 2673-2687.
- [4] Grime J P. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 1977, 111(982): 1169-1194.
- [5] Pierce S, Negreiros D, Cerabolini B E L, Kattge J, Díaz S, Kleyer M, Shipley B, Wright S J, Soudzilovskaia N A, Onipchenko V G, van Bodegom P M, Frenette-Dussault C, Weiher E, Pinho B X, Cornelissen J H C, Grime J P, Thompson K, Hunt R, Wilson P J, Buffa G, Nyakunga O C, Reich P B, Caccianiga M, Mangili F, Ceriani R M, Luzzaro A, Brusa G, Siefert A, Barbosa N P U, Chapin F S III, Cornwell W K, Fang J Y, Fernandes G W, Garnier E, Le Stradic S, Peñuelas J, Melo F P L, Slaviero A, Tabarelli M, Tampucci D. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, 2017, 31(2): 444-457.
- [6] Bretzel F, Vannucchi F, Romano D, Malorgio F, Benvenuti S, Pezzarossa B. Wildflowers: from conserving biodiversity to urban greening—a review. *Urban Forestry & Urban Greening*, 2016, 20: 428-436.
- [7] Munoz F, Violle C, Cheptou P O. CSR ecological strategies and plant mating systems: outcrossing increases with competitiveness but stress-tolerance is related to mixed mating. *Oikos*, 2016, 125(9): 1296-1303.

- [8] Pierce S, Brusa G, Vagge I, Cerabolini B E L. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*, 2013, 27(4): 1002-1010.
- [9] Naeem S, Thompson L J, Lawler S P, Lawton J H, Woodfin R M. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 1994, 368: 734-737.
- [10] Hooper D U, Vitousek P M. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 1997, 277(5330): 1302-1305.
- [11] Hua F Y, Brijnzel L A, Meli P, Martin P A, Zhang J, Nakagawa S, Miao X R, Wang W Y, McEvoy C, Peña-Arancibia J L, Brancalion P H S, Smith P, Edwards D P, Balmford A. The biodiversity and ecosystem service contributions and trade-offs of forest restoration approaches. *Science*, 2022, 376(6595): 839-844.
- [12] Gu F Y, Xu G C, Wang B, Jia L, Xu M Z. Vegetation cover change and restoration potential in the Ziwoing Forest Region, China. *Ecological Engineering*, 2023, 187: 106877.
- [13] Li Y Y, Sun J Y, Wang M Z, Guo J W, Wei X, Shukla M K, Qi Y B. Spatiotemporal variation of fractional vegetation cover and its response to climate change and topography characteristics in Shaanxi province, China. *Applied Sciences*. 2023, 13(20): 11532.
- [14] 王浩嘉, 张晓萍, 许小明, 王妙倩, 田起隆. 子午岭地区近 150 年演替序列下植被群落组成与结构变化. *水土保持通报*, 2023, 43(2): 119-128.
- [15] 燕玲玲. 基于生态系统服务的黄土塬区生态风险时空变化与管控对策——以子午岭区为例[D]. 兰州: 兰州大学, 2021.
- [16] 邓健, 种玉洁, 贾小敏, 焦子怡, 任成杰, 韩新辉, 杨改河. 黄土高原子午岭林区典型树种叶片 N、P 再吸收特征. *生态学报*, 2020, 40(11): 3698-3705.
- [17] 邹厚远, 刘国彬, 王晗生. 子午岭林区北部近 50 年植被的变化发展. *西北植物学报*, 2002, (1): 1-8.
- [18] 王世雄, 王孝安, 李国庆, 郭华, 朱志红. 陕西子午岭植物群落演替过程中物种多样性变化与环境解释. *生态学报*, 2010, 30(6): 1638-1647.
- [19] 范玮熠, 王孝安, 郭华. 黄土高原子午岭植物群落演替系列分析. *生态学报*, 2006, (3): 706-714.
- [20] 潘英杰, 何志瑞, 刘玉林, 董凌勃, 吕文文, 上官周平, 邓蕾. 黄土高原天然次生林植被演替过程中土壤团聚体有机碳动态变化. *生态学报*, 2021, 41(13): 5195-5203.
- [21] 姚忠, 吴永明, 游海林, 辛在军. 竞争-耐胁迫-杂草型植物对策理论及其应用研究进展. *生态学报*, 2022, 42(1): 24-36.
- [22] Zanzottera M, Dalle Fratte M D, Caccianiga M, Pierce S, Cerabolini B E L. Community-level variation in plant functional traits and ecological strategies shapes habitat structure along succession gradients in alpine environment. *Community Ecology*, 2020, 21(1): 55-65.
- [23] 王娟, 张登山, 肖元明, 王博, 周国英. 物种多样性和功能性状驱动高寒草原地上生物量对长期禁牧的响应. *生态学报*, 2023, 43(6): 2465-2475.
- [24] 孙乐, 王毅, 李洋, 孙建. 青藏高原高寒草地群落叶片功能性状对降水的非线性响应. *生态学报*, 2023, 43(2): 756-767.
- [25] Diaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson T M. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007, 104(52): 20684-20689.
- [26] 杨永, 卫伟, 王琳, 刘泽漫. 中国旱区样带尺度植物多样性和生产力与环境因子的关系. *生态学报*, 2023, 43(4): 1563-1571.
- [27] 周俊姐, 黄婧, 马姜明, 莫燕华, 王海苗. 桂林喀斯特石山 50 种常见植物叶片养分特征及其适应性差异. *生态学报*, 2020, 40(17): 6126-6134.
- [28] 李蕊希, 吴雪, 贡璐. 塔里木河上游典型荒漠植物叶片性状及其与土壤因子的关系. *生态学报*, 2022, 42(13): 5360-5370.
- [29] Petrík P, Petek-Petrík A, Mukarram M, Schuldt B, Lamarque L J. Leaf physiological and morphological constraints of water-use efficiency in C₃ plants. *AoB PLANTS*, 2023, 15(4): plad047.
- [30] Brodribb T J, McAdam S A M. Evolution of the stomatal regulation of plant water content. *Plant Physiology*, 2017, 174(2): 639-649.
- [31] Tabri N, Elliott C M. Principles and practice of structural equation modeling. *Canadian Graduate Journal of Sociology and Criminology*, 2012, 1(1): 59-60.
- [32] Lefcheck J S. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling inrfor ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, 7(5): 573-579.
- [33] Reich P, Wright I, Cavender-Bares J, Craine J, Oleksyn J, Westoby M, Walters M. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): S143-S164.
- [34] 陈世仁, 臧丽鹏, 吴宇航, 杨泽宇, 张广奇, 刘庆福, 陈丹梅, 张树梓, 隋明滇. 植物功能性状种内变异的来源、量化及应用. *生态学杂志*, 2024, 43(5): 1442-1452.
- [35] 袁雅妮, 周哲, 陈彬洲, 郭垚鑫, 岳明. 基于功能性状的锐齿槲栎林共存树种生态策略差异. *植物生态学报*, 2023, 47(9): 1270-1277.
- [36] 赵广帅, 刘珉, 石培礼, 宗宁, 张鑫, 张宪洲. 羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策. *生态学报*, 2020, 40(1): 295-309.

- [37] Astuti G, Ciccarelli D, Roma-Marzio F, Trinco A, Peruzzi L. Narrow endemic species *Bellevalia webbiana* shows significant intraspecific variation in tertiary CSR strategy. *Plant Biosystems: an International Journal Dealing with All Aspects of Plant Biology*, 2019, 153(1): 12-18.
- [38] 刘文倩, 李家湘, 龚俊伟, 赵丽娟, 项文化, 程幸, 王维嘉, 张意灵. 柯-青冈常绿阔叶林优势树种叶片性状变异及适应策略. *生态学报*, 2022, 42(17): 7256-7265.
- [39] 隆庆之, 杜虎, 苏樑, 曾馥平, 连子文, 彭晚霞, 刘坤平, 谭卫宁. 喀斯特常绿落叶阔叶林木本植物功能性状变异及其适应策略. *生态学报*, 2023, 43(21): 8875-8883.
- [40] Grime J P, Thompson K, Hunt R, Hodgson J G, Cornelissen J H C, Rorison I H, Hendry G A F, Ashenden T W, Askew A P, Band S R, Booth R E, Bossard C C, Campbell B D, Cooper J E L, Davison A W, Gupta P L, Hall W, Hand D W, Hannah M A, Hillier S H, Hodgkinson D J, Jalili A, Liu Z, MacKey J M L, Matthews N, Mowforth M A, Neal A M, Reader R J, Reiling K, Ross-Fraser W, Spencer R E, Sutton F, Tasker D E, Thorpe P C, Whitehouse J. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 1997, 79(2): 259-281.
- [41] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [42] Shipley B, Vile D, Garnier E. From plant traits to plant communities: a statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science*, 2006, 314(5800): 812-814.
- [43] 黄河腾, 黄剑坚, 陈杰, 陈玉娟, 管东生. 不同遮阴环境下木奶果幼苗生长与生理生化的响应. *生态学杂志*, 2020, 39(5): 1538-1547.
- [44] Guo K, Pyšek P, Chytrý M, Divíšek J, Lososová Z, van Kleunen M, Pierce S, Guo W Y. Ruderals naturalize, competitors invade: Varying roles of plant adaptive strategies along the invasion continuum. *Functional Ecology*, 2022, 36(10): 2469-2479.
- [45] 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 U, 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.
- [46] Wen Y B, Chen C, He B H, Lu X H. CSR ecological strategies and functional traits of the co-existing species along the succession in the tropical lowland rain forest. *Forests*, 2022, 13(8): 1272.
- [47] Chazdon R L, Letcher S G, van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F, Finegan B. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences*, 2007, 362(1478): 273-289.
- [48] 田起隆. 150年恢复演替过程中植被健康与土壤质量耦合关系研究——以温带子午岭地区为例[D]. 杨凌: 中国科学院大学(中国科学院教育部水土保持与生态环境研究中心), 2023.
- [49] 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.
- [50] Noël L M L J, Griffin J N, Moschella P S, Jenkins S R, Thompson R C, Hawkins S J. Changes in diversity and ecosystem functioning during succession//*Ecological Studies*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2009: 213-223.
- [51] Rivière L, Meeûs S, Mahy G. Stress tolerant species are keys to plant communities success on extensive green roof: an experimental test of CSR strategy dynamic. *Urban Ecosystems*, 2024, 27(2): 591-600.
- [52] Chai Y F, Yue M, Wang M, Xu J S, Liu X, Zhang R C, Wan P C. Plant functional traits suggest a change in novel ecological strategies for dominant species in the stages of forest succession. *Oecologia*, 2016, 180(3): 771-783.
- [53] Hanberry B B. Recent shifts in shade tolerance and disturbance traits in forests of the eastern United States. *Hanberry Ecological Processes*, 2019, 8(1): 32.
- [54] 汪仕美, 靳甜甜, 燕玲玲, 巩杰. 子午岭区生态系统服务权衡与协同变化及其影响因素. *应用生态学报*, 2022, 33(11): 3087-3096.
- [55] Rosado B H P, de Mattos E A. On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. *Functional Ecology*, 2017, 31(10): 1969-1974.
- [56] Cerabolini B E L, Brusa G, Ceriani R M, De Andreis R, Luzzaro A, Pierce S J. Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology*, 2010, 210(2): 253-261.
- [57] 荀彦涵, 邸雪颖, 金光泽. 典型阔叶红松林主要树种叶性状的垂直变异及经济策略. *植物生态学报*, 2020, 44(7): 730-741.
- [58] Walia A, Guy R D, White B. Carbon isotope discrimination in western hemlock and its relationship to mineral nutrition and growth. *Tree Physiology*, 2010, 30(6): 728-74060.
- [59] 彭仲韬, 郭嘉兴, 王艺璇, 王磊, 金光泽, 刘志理. 小兴安岭3种槭树不同生长期叶性状变异及相关性分析. *南京林业大学学报: 自然科学版*, 2024, 48(1): 131-139.
- [60] Hulshof C M, Violle C, Spasojevic M J, McGill B, Damschen E, Harrison S, Enquist B J. Intra-specific and inter-specific variation in specific leaf

- area reveal the importance of abiotic and biotic drivers of species diversity across elevation and latitude. *Journal of Vegetation Science*, 2013, 24 (5): 921-931.
- [61] 程莅登, 袁兴中, 孙阔, 唐婷, 袁嘉. 三峡库区消落带植物群落及其功能性状对水淹强度的响应. *生态学报*, 2024, 44(11): 4795-4807.
- [62] 李志强, 陈昱东, 吕光辉, 王金龙, 蒋腊梅, 王恒方, 李韩鹏, 张磊. 荒漠草本植物功能性状的土壤水盐响应特征及生态策略. *新疆农业科学*, 2023, 60(8): 2038-2045.
- [63] Mack R N, Simberloff D, Lonsdale W M, Evans H, Clout M, Bazzaz F A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 2000, 10(3): 689-710.
- [64] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 2004, 34: 283-362.
- [65] 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.
- [66] Novakovskiy A B, Maslova S P, Dalke I V, Dubrovskiy Y A. Patterns of AllocationCSRPlant functional types in northern Europe. *International Journal of Ecology*, 2016, 1323614.
- [67] Lin Y T, Kuang L H, Tang S B, Mou Z J, Phillips O L, Lambers H, Liu Z F, Sardans J, Peñuelas J, Lai Y, Lin M X, Chen D X, Kuang Y W. Leaf traits from stomata to morphology are associated with climatic and edaphic variables for dominant tropical forest evergreen oaks. *Journal of Plant Ecology*, 2021, 14(6): 1115-1127.
- [68] Tameirão L B S, Caminha-Paiva D, Negreiros D, Das Dores M Veloso M, Berbara R L L, Dias L E, Pierce S, Fernandes G W. Role of environmental filtering and functional traits for species coexistence in a harsh tropical montane ecosystem. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2021, 133(2): 546-560.
- [69] 王世雄, 王孝安, 郭华, 张广奇, 王姝, 何跃军. 稀有种和常见种对黄土高原辽东栎群落物种多样性贡献的多尺度分析. *生态学报*, 2018, 38(22): 8060-8069.
- [70] Wingler A, Sandel B. Relationships of the competitor, stress tolerator, ruderal functional strategies of grass species with lifespan, photosynthetic type, naturalization and climate. *AoB PLANTS*. 2023, 15(3): plad021.
- [71] Vasseur F, Sartori K, Baron E, Fort F, Kazakou E, Segrestin J, Garnier E, Vile D, Violle C. Climate as a driver of adaptive variations in ecological strategies in *Arabidopsis thaliana*. *Annals of Botany*, 2018, 122(6): 935-945.
- [72] 傅伯杰, 刘彦随, 曹智, 王壮壮, 武旭同. 黄土高原生态保护和高质量发展现状、问题与建议. *中国科学院院刊*, 2023, 38(8): 1110-1117.
- [73] Aragón L, Messier J, Atuesta-Escobar N, Lasso E. Tropical shrubs living in an extreme environment show convergent ecological strategies but divergent ecophysiological strategies. *Annals of Botany*, 2023, 131(3): 491-502.