



川西北不同沙化程度草地植物 功能性状及其驱动因子

蒋成益¹,马明东^{2*},肖玖金¹

(1 四川农业大学 旅游学院,成都 611830; 2 四川农业大学 风景园林学院,成都 611830)

摘要:以川西北不同沙化程度草地典型群落为研究对象,分析了不同沙化程度草地(未沙化草地、轻度沙化草地、中度沙化草地、重度沙化草地)植物功能性状之间的关系及其与地形和土壤因子的相关性,并对不同沙化程度草地植物功能性状进行了比较。结果发现:(1)从未沙化草地到重度沙化草地变化过程中,植物群落呈现出“湿生-中生-旱生”的演替格局,植物群落高度、盖度和物种丰富度随着沙化程度加剧而逐渐降低。(2)叶厚度(LT)、比叶面积(SLA)、叶组织密度(LD)、比根长(SRL)、根组织密度(RD)、叶氮含量(LN)、叶磷含量(LP)、根氮含量(RN)、根磷含量(RP)随着草地沙化程度的增加而降低。(3)未沙化草地草本植物的植物功能性状最大,对资源的利用效率很高,其中 SLA 极差值最大(250.53),LT 极差值最小(9.56),RD、SLA、RN、RP 和 LD 具有较高的变异性,LT 具有较低的变异系数,其保守性最高。(4)RN 与所有的叶性状均有不同程度的相关性;SLA 与 LD 呈极显著负相关关系,与 RN 呈显著正相关关系;SRL 与 LN 呈极显著负相关关系,与 RN 呈显著负相关关系;LN 与 RN 呈显著正相关关系。(5)逐步回归分析表明,功能性状与土壤因子间具有一定明显的相关性,可以通过土壤因子的定量分析来确定地上植物功能性状的变化趋势及可变范围。(6)灰色关联度分析发现,SLA、SRL、RD、LN、RP 受海拔的影响较大,LT、LD、RN 受坡向的影响最大,坡位对 LP 影响最大。研究表明,地形因子中海拔对植物功能性状影响较大,土壤因子中 pH 值对植物功能性状影响较大。

关键词:草地;沙化;功能性状;驱动因子

中图分类号:Q948.11 **文献标志码:**A

Plant Functional Traits and Their Driving Factors of Desertification Grassland in Northwest Sichuan

JIANG Chengyi¹, MA Mingdong^{2*}, XIAO Jiujin¹

(1 College of Tourism Management, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611830, China; 2 College of Landscape Architecture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611830, China)

Abstract:Plant functional traits, defined as morpho-physio-phenological traits which impact fitness indirectly via their effects on plant growth, reproduction and survival, which have been a hot topic of ecological and plant research in recent years. To elucidate the driving factors behind plant functional traits, especially in desertification grassland, we explored how variation in topography and soil characteristics affected plant functional traits in different desertification grassland including non-desertification grassland, light-desertification grassland, middle-desertification grassland and heavy-desertification grassland in Northwest

收稿日期:2017-02-10;修改稿收到日期:2017-04-05

基金项目:四川省教育厅科研项目(JGYQ201406);国家自然科学基金青年科学基金(31400457)

作者简介:蒋成益(1965—),男,四川乐至人,讲师,主要从事植物培育及环境研究。E-mail:Jiangplant@163.com

* 通信作者:马明东,教授,博士生导师,主要从事植物培育研究。

Sichuan. The results showed that: (1) plant community succession presented the pattern of “hygrophyte-mesophyte-xerophyte” with the aggravation of desertification degree. (2) The plant height and coverage decreased with the aggravation of desertification degree, and species richness and dominant species changed greatly. Moreover, leaf thickness (LT), specific leaf area (SLA), leaf density (LD), specific root length (SRL), root density (RD), leaf nitrogen (LN), leaf phosphorus (LP), root nitrogen (RN), root phosphorus (RP) decreased with the aggravation of desertification degree. (3) Non-desertification grassland had the highest plant functional traits with the higher efficiency of resource utilization. SLA had the higher variation (250.53), and LT had the lower variation (9.56), while RD, SLA, RN, RP, LD had the larger variation, then LT had a higher plant functional traits conservation. (4) RN had a strong correlation with plant functional traits, and SLA had a negative correlation with LD and positive correlation with RN. SRL had a significantly negative correlation with LN ($P<0.01$), and negative correlation with RN ($P<0.05$). (5) Stepwise regression analysis showed that plant functional traits had strong correlations with soil factors, which we can determine plant functional traits by soil factors. (6) Based on the grey correlation degree analysis, we can conclude that elevation was the most influential topographic factor on SLA, SRL, RD, LN, RP; while LT, LD, RN was affected by slope aspect; and LP was affected by slope position. Redundancy analysis showed that elevation and soil pH were the main driving factors to affect plant functional traits.

Key words: grassland; desertification; plant functional traits; driving factors

植物与环境的相互作用一直是生态学和植物学研究领域的热点问题之一。植物通过生理特征或者形态结构来响应环境的变迁,这主要体现在植物功能性状对环境的适应机制及其对生态系统结构和功能做出响应^[1-3]。在自然界中,不同的物种对环境具有不同的生态适应性,这导致物种组成及其功能性状均会伴随着区域的环境梯度而发生改变^[4-5]。植物功能性状是指与植物的生存、定居和获取资源能力有关的自身的属性,比如叶片厚度、大小、叶氮/磷、细根长/质量、高度等^[6]。植物功能性状是植物在长期的进化和选择过程中与环境相适应的结果,在一定程度上反映了植物应对生态环境的表观特征之一,同时也强调了植物功能性状与生态系统过程和功能的关系^[7-8]。在以往的研究中,研究者们将植物功能性状描述为植物各个构件之间的元素流动、再分配及其形态结构差异,除此之外,由于植物功能性状之间经常是相互协调和分工的,因此植物功能性状并不是孤立地发挥着作用^[3,9]。外界环境条件的变迁作为植物生境的敏感指示条件,环境因素往往营造成局部的小型气候特征,从而导致植物群落中温度、光照、水分发生一定的变化,而不同环境资源的再分配将会改变植物群落的功能性状,从而引起植物不同器官的分配权衡,体现出植物的资源利用策略^[10-11]。近年来,随着对植物群落形成与功能性状和生态系统功能的关系研究的深入,有学者在植物性状的基础上提出了植物群落构建理论^[4-5]。该理论认为,与其他群落物种相比,在特定的环境

下,虽然物种形态特征虽存在微小的差异,但是群落内物种间仍然具有相似的性状特征(性状趋同)^[12-13]。

自20世纪90年代以来,随着生态恢复工程(退耕还林还草)的实施,中国西北地区土地沙化和荒漠化得到遏制。从目前的研究成果来看,中国土地沙化的工作仍集中在北方干旱、半干旱区域,忽略了对南方草地沙化的研究^[14-15]。川西北高寒草原是全国五大牧区之一,地处青藏高原东缘,生态地理位置极其重要,是四川省沙化最严重的区域,过去20年间(1994~2013)沙化总面积增加了28.1%,目前草地面积剩余820余万公顷^{2[16-17]}。随着全球气候变化和人类掠夺式发展(滥垦和乱挖),导致该区物种数目和植被覆盖度急剧下降,生态环境极度恶化,退化沙化草地面积也逐年扩大,长期的后果形成了不同沙化程度的草地类型,这种现象已经严重影响了该区经济的可持续发展和生态安全问题,因此对该区不同沙化程度草地的治理和研究已经迫在眉睫。截止到现在,该区沙化草地的研究大部分集中在如何治理及治理措施的选取等方面,在沙化草地退化过程中植物功能性状会随着环境梯度而发生变化,在演替过程中植物功能性状与整个生态系统结构、过程与功能紧密联系,因此,研究不同程度沙化草地植物功能性状之间的关系及其与地形和土壤因子的关系能够合理地阐述植被演替和沙化过程的生理学机制。有鉴于此,本研究以典型川西北不同沙化程度草地为对象,从植物功能性状、植被群落外貌

和环境因子等多个方面展开,分析不同沙化草地植物功能性状之间的关系及其与地形和土壤因子的关系,以揭示川西北地区在沙化草地演替过程中功能性状所发生的变化,为沙化草地的形成机制探讨及治理方案提供理论依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区域位于红原县(四川省西北部),地处阿坝藏族羌族自治州中部($31^{\circ}51' \sim 33^{\circ}19' N$, $101^{\circ}51' \sim 103^{\circ}23' E$),属于川西北高原灌丛和若尔盖高原植被地区中的植被小区。该区属高原寒冷地区,沙漠化土地总面积为 $6\ 915.4\ hm^2$,海拔 $3\ 210 \sim 4\ 857\ m$,冬季长春秋季短,无夏季,日照充足,寒冷干燥,无霜期 $40 \sim 60\ d$,昼夜温差大,年平均气温 $1.1\ ^{\circ}C$,年均降水量 $753.0\ mm$,近十年极端最高气温为 $26\ ^{\circ}C$,极端最低气温为 $-36\ ^{\circ}C$,日照达 $2\ 417.9\ h$,日照率为 55%。植被以亚高山草甸为主,沼泽植被占有优势,受高寒气候的影响,该区域以高山草甸土、亚高山草甸土和沼泽土为主,伴有寒漠土和风沙土,近年来风沙土的范围不断扩大。本研究的取样点分布于红原至若尔盖公路旁,该区域不同沙化草地均有所表现^[18]。

1.2 试验设计

1.2.1 样地设置 对研究区进行初步的资料收集和调查,了解研究区沙化土地分布格局,采样时间为

植被生长最旺盛的 8~10 月,根据研究区现状选择不同沙化程度的草地(未沙化草地、轻度沙化草地、中度沙化草地、严重沙化草地)。GPS 采集样地经纬度和高程信息,详细记录样地基础环境和物种等指标(表 1)。每种沙化草地分别选取 3 个 $500\ m \times 500\ m$ 的样地,每个样地随机选取 $1\ m \times 1\ m$ 样方 15 个,进行植物群落样方调查,对样方内植物种类、高度、盖度、多度等进行调查和现场记录,每种沙化草地调查养分 45 个,合计样方 180 个,调查和取样时间为 2016 年 8 月~10 月。在每个样方按照五点取样法收取 $500\ g$ 左右鲜土,鲜土过 $2\ mm$ 筛除去大的砾石和根系,取样深度为 $0 \sim 10\ cm$ 混合土样(除去表层的枯落物和较多的根系),充分混匀后带回实验室内用于测定,自然风干 $15\ d$ 后过 80 目筛后测定土壤养分含量。

1.2.2 植物功能性状的测定 在每个样地内,选取 4~5 种优势种,为了保证叶片的完整取样,在早上 7:00~10:00 完成,新鲜叶片用湿润的滤纸包夹放在保温冰箱里保存,选择叶厚度(LT)、比叶面积(SLA)、叶组织密度(LD)、比根长(SRL)、根组织密度(RD)、叶氮含量(LN)、叶磷含量(LP)、根氮含量(RN)、根磷含量(RP)9 个指标作为植物功能性状。具体测量方法参见文献^[18-19]。

1.2.3 土壤样品的测定 选取 4 个土壤指标^[21]:凯氏定氮法测量土壤全氮(TN),电位法测定土壤 pH, $HClO_4$ - H_2SO_4 消煮-钼锑抗比色法测定土壤全

表 1 不同程度沙化样地特征

Table 1 Plots characteristics of different desertification levels

样地 Plot	海拔 Elevation/m	坡向 Exposure	坡度 Gradient/°	坡位 Slope position	群落特征 Community characteristic	环境条件 Environment
未沙化草地 Non-desertification grassland	3 498	2	10	2	平均盖度 95% 以上,平均高度在 32 cm Average coverage is more than 95%, and average height is 32 cm	土层较厚,较为干燥,人为干扰小 Soil layer is thick and dry with little human disturbance
	3 472	6	9	2		
	3 468	5	6	1		
轻度沙化草地 Light-desertification grassland	3 456	3	8	3	平均盖度 65% 以上,平均高度在 25 cm Average coverage is more than 65%, and average height is 25 cm	土层较厚,较为干燥,存在放牧 Soil layer is thick and dry with little grazing
	3 467	6	6	2		
	3 408	7	9	2		
中度沙化草地 Middle-desertification grassland	3 421	2	13	1	平均盖度 30% 以上,平均高度在 20 cm Average coverage is more than 30%, and average height is 20 cm	砂粒为主,干燥,有鼠害,重度放牧 Soil layer is dry and sandy with heavy grazing and rodent types
	3 426	5	11	1		
	3 450	4	5	3		
重度沙化草地 Heavy-desertification grassland	3 406	3	8	2	平均盖度 10%,平均高度在 12 cm Average coverage is less than 10%, and average height is 12 cm	裸斑较多,干燥,砂粒,人为干扰严重,过度放牧 Soil is dry and sandy with heavy hu- man disturbance and grazing
	3 427	3	7	3		
	3 431	6	9	1		

注:1. 上坡位;2. 中坡位;3. 下坡位;坡向用顺时针旋转的角度表示,以朝东为起点(0°),每 45° 为一个等级,其变化范围在 0~8 之间,数字越大,表示越干热^[19-20]

Note: 1. Upper slope; 2. Middle slope; 3. Lower slope; The slope direction is represented by the clockwise rotation angle (Start with east which set as 0°), and 45° represents a grade, which changes from 0 to 8. The greater of the number, the drier of the soil

磷(TP),烘干称重法测定土壤含水量(SWC),每项指标共计15组数据。

1.3 数据处理

采用Excel 2013和SPSS 21进行数据统计,以平均值±标准偏差来统计数值,单因素方差分析(One-way ANOVA)检验其结果差异性,Pearson相关系数法检验功能性状之间的相关性;灰色关联度分析环境因子对功能性状的影响;原始数据对数转换后,Canoco 4.5分析功能性状对环境因子的响应。

2 结果与分析

2.1 不同沙化草地植被特征

不同沙化草地所对应的优势物种不同,因此在决定群落的结构和生态功能上有所不同,生境也决定着植物群落的种类及分布。因此,本文引入每种植物的重要值,对不同沙化草地植物功能性状进行加权分析,进而比较不同沙化草地的植被特征。在表1的统计中,不同沙化草地植物群落结构和物种组成差异较为明显,重要值随沙化严重程度的增加而急剧下降。由表2可知,随着沙化程度的加重,禾本科和莎草科逐渐丧失其优势地位,逐渐被菊科、毛茛科、伞形科等双子叶物种替代。就重要值而言,未沙化草地禾本科、莎草科植物优势也较为突出;轻度沙化和中度沙化草地中,禾本科、莎草科植物优势并不明显;而严重沙化草地仅发现赖草这一种禾本科植物。

2.2 不同沙化草地植物功能性状观测值

由表3可知,不同沙化草地各植物的功能性状属性值变化范围较大。叶厚度均值为0.23 mm;比叶面积均值为142.01 cm²·g⁻¹;叶组织密度均值为1.96 g·cm⁻³;叶氮含量均值为24.89 mg·g⁻¹,高于Han等对中国554种陆生植物叶氮含量(2.02%)的测量结果。叶氮含量的增加可以提高植物的水分利用效率,表明植物整体在一定程度上对干旱半干旱环境具有较好的适应性。另外,植物的根氮含量、比根长、根组织密度分别在0.98~16.58 mg·g⁻¹,1.03~24.59 m·g⁻¹和0.09~0.92 g·cm⁻³之间波动,其平均值分别为:9.25 mg·g⁻¹,14.96 m·g⁻¹和0.56 g·cm⁻³。其中以比叶面积极差值最大(250.53),叶厚度极差值最小,根组织密度、比叶面积、根氮含量、根磷含量和叶组织密度具有较高的变异性,其变异系数分别为42.96%、36.25%、35.72%、32.41%和31.02%;叶厚度具有较低的变异系数,其保守性最高。

2.3 不同沙化草地植物功能性状梯度变化

由图1可知,不同沙化草地植物SLA表现为NG>MG>LG>HG,LD和LN表现为NG>LG>HG>MG,其功能性均表现为NG>LG>MG>HG。其中,不同沙化草地植物叶厚度变化范围在0.28~0.46 mm之间,且NG与LG差异不显著($P>0.05$),MG和HG差异不显著($P>0.05$);比叶面

表2 不同沙化草地物种及重要值统计

Table 2 The dominant species of community important value in different grassland

未沙化草地 Non-desertification grassland		轻度沙化草地 Light-desertification grassland		中度沙化草地 Middle-desertification grassland		重度沙化草地 Heavy-desertification grassland	
物种名称 Species	重要值 Importance value	物种名称 Species	重要值 Importance value	物种名称 Species	重要值 Importance value	物种名称 Species	重要值 Importance value
早熟禾 <i>Poa annua</i>	0.159	淡黄香青 <i>Anaphalis flavescens</i>	0.079	细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	0.123	赖草 <i>Leymus secalinus</i>	0.169
线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	0.081	线叶嵩草 <i>Kobresia capillifolia</i>	0.068	四川嵩草 <i>Kobresia setchwanensis</i>	0.085	细叶亚菊 <i>Ajania tenuifolia</i>	0.103
高原毛茛 <i>Ranunculus tanguticus</i>	0.072	狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	0.065	柴胡 <i>Bupleurum chinense</i>	0.062	黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>	0.089
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	0.070	羊茅 <i>Festuca ovina</i>	0.052	狼毒 <i>Stellera chamaejasme</i>	0.051	柴胡 <i>Bupleurum chinense</i>	0.036
委陵菜 <i>Potentilla chinensis</i>	0.049	披碱草 <i>Elymus dahuricus</i>	0.051	发草 <i>Deschampsia caespitosa</i>	0.050	多枝黄芪 <i>Astragalus polycladus</i>	0.031
泽芹 <i>Sium suave</i>	0.035	马先蒿 <i>Pedicularis croizatiana</i>	0.041	红叶景天 <i>Sedum altissimum</i>	0.043		
金莲花 <i>Trollius chinensis</i>	0.032	四川嵩草 <i>Kobresia setchwanensis</i>	0.032	矮嵩草 <i>Kobresia humilis</i>	0.032		
羊茅 <i>Festuca ovina</i>	0.0125	红叶景天 <i>Sedum altissimum</i>	0.027	多枝黄芪 <i>Astragalus polycladus</i>	0.015		
草玉梅 <i>Anemone rivularis</i>	0.021						
披碱草 <i>Elymus dahuricus</i>	0.017						
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	0.015						

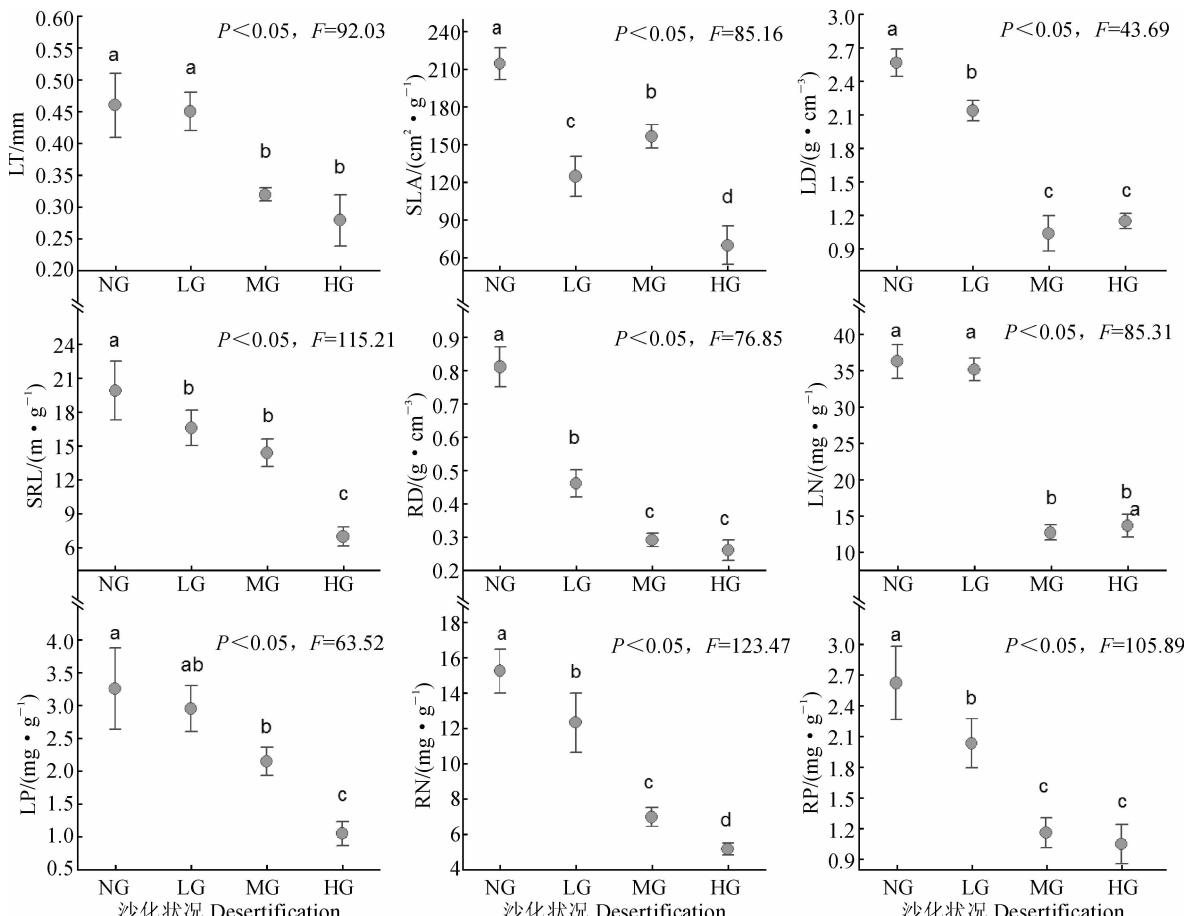
表3 不同沙化草地植物功能性状观测值

Table 3 Descriptive statistics of community weighted mean functional trait values

性状 Trait	样点数 Number	最小值 Min	最大值 Max	平均值 Mean	极差 Range	F	变异系数 CV/%
LT/mm	180	0.13	0.48	0.23	0.35	95.36	9.56
SLA/(cm ² · g ⁻¹)	180	31.26	281.79	142.01	250.53	123.65	36.25
LD/(g · cm ⁻³)	180	0.26	3.58	1.96	3.32	85.14	31.02
SRL/(m · g ⁻¹)	180	1.03	24.59	14.96	23.56	73.02	28.51
RD/(g · cm ⁻³)	180	0.09	0.92	0.56	0.83	101.47	42.96
LN/(mg · g ⁻¹)	180	10.98	36.47	24.89	25.49	95.36	19.84
LP/(mg · g ⁻¹)	180	0.42	5.13	3.02	4.71	263.51	24.03
RN/(mg · g ⁻¹)	180	0.98	16.58	9.25	15.6	56.14	35.72
RP/(mg · g ⁻¹)	180	0.31	4.47	2.17	4.16	99.46	32.41

注:LT. 叶厚度;SLA. 比叶面积;LD. 叶组织密度;SRL. 比根长;RD. 根组织密度;LN. 叶氮含量;LP. 叶磷含量;RN. 根氮含量;RP. 根磷含量。下同

Note: LT. Leaf thickness; SLA. Specific leaf area; LD. Leaf density; SRL. Specific root length; RD. Root density; LN. Leaf nitrogen; LP. Leaf phosphorus; RN. Root nitrogen; RP. Root phosphorus. The same as below



NG-未沙化草地;LG-轻度沙化草地;MG-中度沙化草地;HG-重度沙化草地

图1 不同沙化草地植物功能性状梯度变化

NG-Non-desertification grassland; LG-Light-desertification grassland; MG-Middle-desertification grassland;
HG-Heavy-desertification grassland

Fig. 1 Plant functional traits in different desertification grasslands

表4 植物功能性状之间的相关性

Table 4 Relationships among plant functional traits

	LT	SLA	LD	SRL	RD	LN	LP	RN
SLA	0.009							
LD	-0.526 **	-0.647 **						
SRL	-0.621 **	-0.003	0.069					
RD	0.423 *	-0.147	0.012	0.068				
LN	0.036	0.016	-0.095	-0.198	-0.126			
LP	0.018	-0.016	-0.078	0.041	-0.369 *	0.698 **		
RN	-0.124	-0.087	0.123	-0.523 **	-0.085	-0.025	-0.325 *	
RP	-0.087	-0.192	0.095	-0.499 **	-0.098	-0.106	-0.298 *	0.623 **

注: **. $P < 0.01$, *. $P < 0.05$

表5 植物功能性状与土壤因子之间相关性逐步回归分析

Table 5 Stepwise regression analyses between leaf functional traits and soil factors

性状 Trait	逐步回归方程 Stepwise regression equations	复相关系数 Multiple R	P
LT	LT=0.156 SWC+3.545	0.756	0.004
SLA	SLA=0.236 SWC+10.361	0.892	0.006
LD	LD=0.098 SWC-5.036 pH+5.025	0.741	0.003
SRL	SRL=32.169 SWC-15.037	0.698	0.000
RD	RD=0.259 TN+9.023	0.789	0.001
LN	LN=0.369 TN+0.639 SWC+2.141	0.802	0.001
LP	LP=0.089 TP+0.623 pH+5.160	0.756	0.000
RN	RN=0.569 TN+32.652	0.781	0.003
RP	RP=0.156 TP+3.265 SWC-5.017	0.699	0.002

注: SWC. 土壤含水量; pH. 土壤 pH 值; TN. 土壤全氮; TP. 土壤全磷

Note: SWC. Soil water content; pH. pH value; TN. Total nitrogen; TP. Total phosphorus

积变化范围在 $69.58 \sim 214.35 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 之间, 不同沙化草地植物比叶面积差异均显著 ($P < 0.05$); 叶组织密度变化范围在 $1.03 \sim 2.56 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 之间, NG 显著高于其他沙化草地 ($P < 0.05$), MG 和 HG 差异不显著 ($P > 0.05$); 比根长变化范围在 $6.95 \sim 19.87 \text{ m} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间, NG 显著高于其他沙化草地 ($P < 0.05$), LG 与 MG 差异不显著 ($P > 0.05$); 根组织密度变化范围在 $0.26 \sim 0.81 \text{ g} \cdot \text{cm}^{-3}$ 之间, 且 NG 和 LG 显著高于其他沙化草地 ($P < 0.05$), MG 与 HG 差异不显著 ($P > 0.05$); 叶氮含量变化范围在 $12.63 \sim 36.25 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间, 且 NG 与 LG 差异不显著 ($P > 0.05$), MG 和 HG 差异不显著 ($P > 0.05$); 叶磷含量变化范围在 $1.05 \sim 3.26 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间, 其中 NG 与 LG 差异不显著 ($P > 0.05$), LG 和 MG 差异不显著 ($P > 0.05$); 根氮含量变化范围在 $5.14 \sim 15.23 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间, 且不同沙化草地植物根氮含量差异均显著 ($P < 0.05$); 根磷含量变化

范围在 $1.05 \sim 2.62 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间, 具体表现为 NG > LG > MG > HG, 其中 NG 显著高于其他沙化草地 ($P < 0.05$), MG 和 HG 差异不显著 ($P > 0.05$)。

2.4 植物功能性状之间的相关性

植物在一定程度上通过性状之间在功能上的平衡变化来实现对环境的适应, 对 9 个植物性状进行 Pearson 相关分析结果(表 4)表明, 叶性状之间的关系十分紧密。对于根性状, 除根氮含量与所有的叶性状均有不同程度的相关性外, 其余根性状与叶性状不相关 ($P > 0.05$), 表明不同沙化草地植物叶片较高的氮含量通常具有较低的其他叶片性状。比叶面积与叶组织密度呈极显著的负相关 ($P < 0.01$), 与叶氮含量呈极显著的正相关 ($P < 0.01$), 与根氮含量呈显著的正相关 ($P < 0.05$); 叶组织密度与叶氮含量呈极显著的负相关 ($P < 0.01$), 与根氮含量呈显著的负相关 ($P < 0.05$); 叶氮含量与根氮含量呈显著的正相关 ($P < 0.05$), 比根长与根组织密度呈

表 6 功能性状与地形因子灰色关联度分析

Table 6 Grey relational grade analysis between functional traits and topographic factors

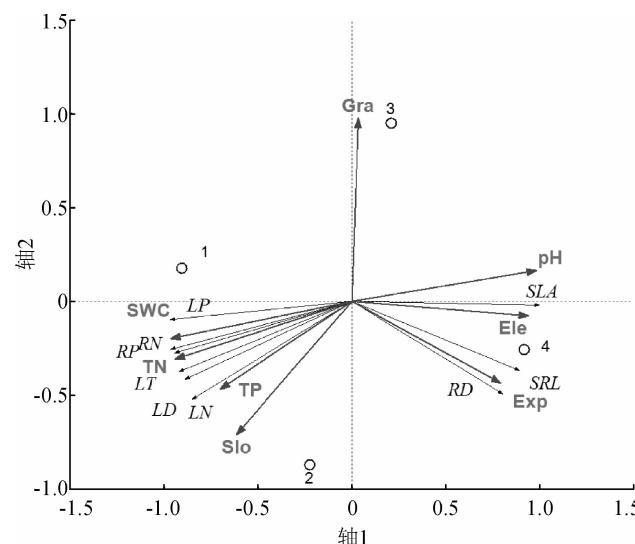
性状 Trait	海拔 Elevation/m	坡向 Exposure	坡度 Gradient/°	坡位 Slope position
LT	0.614	0.623	0.514	0.589
SLA	0.792	0.563	0.685	0.698
LD	0.648	0.741	0.713	0.692
SRL	0.504	0.325	0.442	0.401
RD	0.756	0.752	0.739	0.667
LN	0.482	0.369	0.413	0.441
LP	0.774	0.769	0.789	0.842
RN	0.569	0.698	0.563	0.655
RP	0.514	0.412	0.437	0.384

显著的负相关($P<0.05$)。在叶和根所对应的功能性状中,如叶氮和根氮之间存在显著的相关关系,而结构性状,如比根长和比叶面积,根组织密度和叶组织密度之间并没有表现出显著的相关性($P>0.05$)。

表 4 反映了植物功能性状之间局域一定的相关性,而某些植物功能特性与土壤因子之间存在相关性,鉴于此,我们利用逐步回归来确定影响植物功能特性的主要土壤因子。结果(表 5)表明,影响各叶功能特性变化的主要土壤因子不同,叶功能性状均能用土壤因子逐步回归方程表示,并且 $P<0.01$,回归方程成立,由此可知,我们可以通过土壤因子的定量分析来确定地上植物功能性状的变化趋势及可变范围。

2.5 植物功能性状灰色关联度分析

本研究以海拔、坡位、坡度、坡向 4 个地形因子为自变量,选取 LT、SLA、LD、SRL、RD、LN、LP、RN 和 RP 等 9 个功能性状作为因变量,利用不同样地的实测数据进行灰色关联度分析(表 6),结果中灰色关联度值越大,表明因变量受自变量的影响也就越大。由表 6 可知,LT 的影响因子大小依次为:坡向>海拔>坡位>坡度;SLA 的影响因子大小依次为:海拔>坡位>坡度>坡向;LD 的影响因子大小依次为:坡向>坡度>坡位>海拔;SRL 的影响因子大小依次为:海拔>坡度>坡位>坡向;RD 的影响因子大小依次为:海拔>坡向>坡度>坡位;LN 的影响因子大小依次为:海拔>坡位>坡度>坡向;LP 的影响因子大小依次为:坡位>坡度>海拔>坡向;RN 的影响因子大小依次为:坡向>坡位>海拔>坡度;RP 的影响因子大小依次为:海拔>坡度>坡向>坡位。综上所述,海拔对 SLA、SRL、RD、



1. 未沙化草地;2. 轻度沙化草地;3. 中度沙化草地;4. 重度沙化草地;
LT. 叶厚度;SLA. 比叶面积;LD. 叶组织密度;SRL. 比根长;
RD. 根组织密度;LN. 叶氮含量;LP. 叶磷含量;RN. 根氮含量;
RP. 根磷含量;SWC. 土壤含水量;pH. 土壤 pH 值;TN. 土壤全氮;

TP. 土壤全磷;Ele. 海拔;Exp. 坡向;Gra. 坡度;Slo. 坡位

图 2 植物功能性状与环境因子排序分析

1. Non-desertification grassland; 2. Light-desertification grassland;
3. Middle-desertification grassland; 4. Heavy-desertification grassland;
LT. Leaf thickness; SLA. Specific leaf area; LD. Leaf density; SRL. Specific root length; RD. Root density; LN. Leaf nitrogen; LP. Leaf phosphorus; RN. Root nitrogen; RP. Root phosphorus; SWC. Soil water content; pH. pH value; TN. Total nitrogen; TP. Total phosphorus; Ele. Elevation; Exp. Exposure; Gra. Gradient; Slo. Slope position

Fig. 2 Redundancy analysis showing the relationship between plant functional traits and environmental variables LN、RP 的影响最大;坡向对 LT、LD、RN 的影响最大;坡位对 SLA、LP 的影响最大。

2.6 植物功能性状与环境因子排序分析

对 9 个植物功能性状与 4 个地形因子和 4 个土壤因子的 RDA 约束排序分析结果见图 2。结果表明,待解释变量和环境因子在第 1、第 2、第 3 和第 4 排序轴的相关性分别为 0.912、0.863、0.312、0.158 ($P=0.002, F=9.26$),其相关关系成立,地形因子能够解释 10.4% 的功能性状变异,其中海拔的影响最大,接下来依次是坡位、坡度和坡向;土壤因子能解释 13.9% 的性状变异,其中影响最大的是土壤含水量,接下来依次是全氮、pH 值和全磷。从排序图中可以看出,LT、LD、LN、LP、RN 和 RP 随海拔的上升而下降,但与土壤中的氮含量、磷含量和水分含量呈现正相关,与 pH 值呈负相关;SLA、RD 和 SRL 具有明显的相关性,随海拔的上升而增加,与 pH 值呈正相关;沿第 1 排序轴,随着海拔的增加,

LT、LD、LN、LP、RN 和 RP 均降低;沿第 2 排序轴,随着坡位的变化,LT、SLA、LD、SRL、RD、LN、LP、RN 和 RP 均逐渐降低。由此说明地形因子中海拔对植物功能性状影响较大,土壤因子中 pH 值对植物功能性状影响较大。

3 讨 论

植物物种数目及其多样性会随着草地沙化程度的加剧而发生巨大的变化,相应的优势物种也处于更新交替状态。在本研究中,从未退化草地到严重沙化草地,植物群落呈现出“湿生-中生-旱生”的演替格局,植物群落外貌和优势物种发生了较大的变化,植物群落高度、盖度和物种丰富度随着沙化程度加剧而逐渐降低,其中严重沙化地表现得最为明显,具体表现在物种组成和优势度上,其中杂草和毒草的种类增加,禾本科植物种类降低,伴随着物种丰富度也明显降低。在未沙化草地中,四川嵩草、线叶嵩草、披碱草等优势禾草形成了优势群落,在一定程度上抑制了杂草类、毒草类和双子叶植物的生长和发展,从而表现出单优群落和物种丰富的综合特征。随着草地沙化程度加剧,也即从未退化草地到严重沙化草地,植物群落优势度逐渐丧失,杂草类、毒草类和双子叶植物占优势;例如在轻度沙化草地中,优势物种不明显,物种丰富并且分布均匀;在中度和重度沙化草地中,仅有一些耐性较强或短命的机会物种生存,物种丰富度和均匀度均明显下降。在此过程中,植物通过功能性状间的协同进化,不同程度地对外界环境呈现出较强的驯化反应,在有限资源分配中表现出功能性状平衡,比如由一定水平的耐性引起另一水平的避性来适应环境^[3,22]。植物为了适应沙化环境的变迁,在演替过程中不断地权衡资源的分配和调节其生理代谢过程,从而表现在功能性状发生了变化^[23]。本研究中 LT、SLA、LD、SRL、RD、LN、LP、RN 和 RP 随着草地沙化程度的增加而降低,植物功能性状低有利于植物适应干旱贫瘠的环境,未沙化地草本植物的植物功能性状值表现最大,对资源的利用效率较高,有助于完成其生

活史。

在演替发展中,植物功能性状并不是单独发挥作用,而是通过各种功能性状的调整组合,最终形成适应环境的功能性状组^[13,24]。本研究中,植物通过改变叶片、根的形态特征适应环境。其中,LN 与 SLA 正相关,与 LD 呈负相关。一般情况下,LN 可以提高植物对水分的利用效率,而 SLA 和 LD 与植物耐受性有关。高寒物种通常具有较厚的表皮来适应水分的胁迫,因而 SLA 较小,从而水分不足时会导致 SRL 增大,最终植物通过 LN、SLA 和 LD 三者共同作用维持水分的适应策略^[25]。另一方面,SRL 以慢速的周转生长能够抵抗外界伤害,也能够提高氮利用效率,最大限度减少了氮素和水分的损失,从而反映出高寒植物通过调节 LN、SLA 和 LD 形成的防御策略^[13,24]。比根长决定了植物根系吸收水分能力,本研究中 SRL 与 LD 的正相关关系形成了植物的养分吸收策略^[26],与此同时,笔者发现 SLA 与 LD 没有显著的相关性,也即叶和根的组织密度并不呈现一致的变化规律,这与前人的结果一致^[13,24]。综上可见,植物通过不同性状之间的调节与进化经过多种途径来适应高寒的环境。

灰色关联度分析结果表明 SLA、SRL、RD、LN、RP 受海拔的影响较大,LT、LD、RN 受坡向的影响较大,LP 受坡位的影响较大。植物生长发育和功能性状受到温度和水分的限制,而温度和水分往往与海拔有着密切的联系,尤其叶片对海拔变化反应更为敏感^[27-29]。在高山草地的环境中,坡向、坡位、坡度形成了一个微小的生境,上坡位的光照更强、土壤含水量低、土壤养分贫瘠、温度较高,与中和下坡位形成了明显的对比,这些微小的生境必然导致植物功能性状发生改变。相关分析结果表明,地形因子中海拔对植物功能性状影响较大,土壤因子中 pH 值对植物功能性状影响较大,同时,植物叶和根性状之间存在较好的相关性。综上可知,植物功能性状更多地受环境因子的驱动,尤其在小尺度研究领域,非生物因子的影响表现得尤为明显。

参考文献:

[1] ADLER P B, SALGUERO R, COMPAGNONI A, et al. Functional traits explain variation in plant life history strategies[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2014, 111(27): 740.

[2] BECKNELL JUSTIN M, POWERS JENNIFER S. Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2014, 44(6): 604-613.

[3] DRENOVSKY R E, GREWELL B J, DANTONIO C M, et al.

al. A functional trait perspective on plant invasion. [J]. *Annals of Botany*, 2012, **110**(1):141-153.

[4] BU W, ZANG R, DING Y, et al. Relationships between plant functional traits at the community level and environmental factors during succession in a tropical lowland rainforest on Hainan Island, South China[J]. *Biodiversity Science*, 2013, **21**(3):278-287.

[5] DIAZ S, CABIDO M, CASANOVES F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1998, **9**(1):113-122.

[6] MASCARO J, ASNER G P, MULLERLANDAU H C, et al. Controls over aboveground forest carbon density on Barro Colorado Island, Panama[J]. *Biogeosciences*, 2010, **8**(6):1 615-1 629.

[7] LEBRIJATREJOS E, PEREZGARCIA E A, MEAVE J A, et al. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system[J]. *Ecology*, 2010, **91**(2):386-398.

[8] PEREZHARGUINDEGUY N, DIAZ S, GARNIER E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide[J]. *Australian Journal of Botany*, 2013, **61**(3):167-234.

[9] GIORDANI P, BRUNIALTI G, BACARO G, et al. Functional traits of epiphytic lichens as potential indicators of environmental conditions in forest ecosystems[J]. *Ecological Indicators*, 2012, **18**(2):413-420.

[10] GARCIA C A M, SCHELLBERG J, EWERT F, et al. Response of community-aggregated plant functional traits along grazing gradients: insights from African semi-arid grasslands [J]. *Applied Vegetation Science*, 2014, **17**(3):470-481.

[11] KYLE G, LEISHMAN M R. Plant functional trait variation in relation to riparian geomorphology: The importance of disturbance[J]. *Austral Ecology*, 2009, **34**(7):793-804.

[12] DUBUIS A, ROSSIER L, POTTIER J, et al. Predicting current and future spatial community patterns of plant functional traits[J]. *Ecography*, 2013, **36**(11):1 158-1 168.

[13] SPLIVERES S, MAESTRE F T, BOWKER M A, et al. Functional traits determine plant co-occurrence more than environment or evolutionary relatedness in global drylands[J]. *Perspectives in Plant Ecology Evolution & Systematics*, 2014, **16**(4):164-173.

[14] 赵丽娅,李锋瑞,王先之.草地沙化过程地上植被与土壤种子库变化特征[J].生态学报,2003, **23**(9):1 745-1 756.
ZHAO L Y, LI F R, WANG X Z. Characteristics of soil seed bank and standing vegetation change in sandy grasslands along a desertification gradient[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2003, **23**(9):1 745-1 756.

[15] 雍国玮,石承苍,邱鹏飞.川西北高原若尔盖草地沙化及湿地萎缩动态遥感监测[J].山地学报,2003, **21**(6):758-762.
YONG G W, SHI C C, QIU P F. Monitoring on desertification trends of the grassland and shrinking of the wetland in Ruoergai Plateau in North-west Sichuan by means of remote-sensing[J]. *Journal of Mountain Science*, 2003, **21**(6):758-762.

[16] 王艳.川西北草原土壤退化沙化特征及成因分析[D].重庆:西南农业大学,2005.

[17] 蒋双龙.川西北高寒沙化草地土壤有机碳和氮素特征[D].成都:四川农业大学,2015.

[18] 荷小林,涂卫国,李玲,等.川西北地区沙化草地特征研究[J].草地学报,2016, **24**(4):768-775.
GOU X L, TU W G, LI L, et al. Research on characteristics of the desertified grassland in the North-west of Sichuan province[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2016, **24**(4):768-775.

[19] 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[J].生态学报,2011, **31**(20):6 088-6 097.
GONG S H, WEN Z M, SHI Y, et al. The response of community-weighted mean plant functional traits to environmental gradients in Yanhe River catchment[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, **31**(20):6 088-6 097.

[20] 刘曼霞,马建祖.甘南高寒草甸植物功能性状和土壤因子对坡向的响应[J].应用生态学报,2012, **23**(12):3 295-3 300.
LIU M X, MA J Z. Responses of plant functional traits and soil factors to slope aspect in alpine meadow of South Gansu, Northwest China[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2012, **23**(12):3 295-3 300.

[21] 鲍士旦.土壤农化分析[M].北京农业出版社,2000.

[22] KUNSTLER G, FALSTER D, COOMES D A, et al. Plant functional traits have globally consistent effects on competition[J]. *Nature*, 2016, **529**(7 585):204-207.

[23] LOPEZZ B, VILLAR R, POORTER L. Functional traits predict drought performance and distribution of Mediterranean woody species[J]. *Acta Oecologica*, 2014, **56**(56):10-18.

[24] ENRIGHT N J, FONTAINE J B, LAMONT B B, et al. Resistance and resilience to changing climate and fire regime depend on plant functional traits[J]. *Journal of Ecology*, 2015, **102**(6):1 572-1 581.

[25] CARMONA C P, ROTA C, AZCARATE F M, et al. More for less: sampling strategies of plant functional traits across local environmental gradients[J]. *Functional Ecology*, 2014, **29**(4):579-588.

[26] PAIN C E T, AMISSAH L, AUGE H, et al. Globally, functional traits are weak predictors of juvenile tree growth, and we do not know why[J]. *Journal of Ecology*, 2015, **103**(4):978-989.

[27] BEEST M T, ESLER K J, RICHARDSON D M. Linking functional traits to impacts of invasive plant species: a case study[J]. *Plant Ecology*, 2015, **216**(2):293-305.

[28] GARBIN M L, SANCHEZ A, CARRILLO T T, et al. Functional traits behind the association between climbers and subordinate woody species[J]. *Journal of Vegetation Science*, 2014, **25**(3):715-723.

[29] VEEN G F, SUNDQVIST M K, WARDLE D A. Environmental factors and traits that drive plant litter decomposition do not determine home-field advantage effects[J]. *Functional Ecology*, 2015, **29**(7):981-991.