

# 高寒草甸对刈割、施肥和浇水发生响应的最优植物性状集和功能型

李 燕 朱志红\*

陕西师范大学生命科学院, 西安 710062

**摘 要** 基于植物性状和功能型的特征变化对于研究植被动态和生态系统功能变化具有重要意义。通过在高寒矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 草甸为期5年(2007–2011年)的刈割(不刈割、留茬3 cm、留茬1 cm)、施肥(施肥、不施肥)和浇水(浇水、不浇水)控制实验, 采用递归算法(recursive algorithm)和多元回归分析筛选对模拟放牧发生响应的最优植物性状集和响应功能型, 以及影响群落生产力变化的作用功能型。研究结果显示: (1)在不施肥不浇水、仅施肥、仅浇水和既施肥又浇水4种条件下的最优植物性状集不同, 它们分别是叶缘形状-株高-叶干质量-比叶面积、生活周期-株高-叶干质量-比叶面积、生活周期-叶片叶绿素含量-叶表面结构-株高-叶干质量-比叶面积和繁殖结构-叶缘-株高。其中, 株高、叶干质量和比叶面积是对刈割和土壤资源变化更为敏感的植物性状。(2)在这4种处理条件下, 共获得14个最优响应功能型和4个作用功能型。作用功能型对群落生产力变异的解释能力在50.3%–86.4%之间。(3)最优响应功能型和作用功能型分别占功能型总数的70%和20%。作用功能型占最优响应功能型的28.5%, 两者间仅存在部分重叠。上述结果说明, 植物功能性状和功能型变化能够准确地反映植被的放牧响应和生态系统功能变化, 但是不同资源条件下群落的最优响应性状集和功能型不同。作用功能型是同时反映植被放牧响应和生态系统功能变化的最优功能型。

**关键词** 刈割, 施肥, 作用功能型, 响应功能型, 植物功能性状, 浇水

## Optimal plant traits and plant functional types responsible to clipping, fertilizing and watering in alpine meadow

LI Yan and ZHU Zhi-Hong\*

College of Life Sciences, Shaanxi Normal University, Xi'an 710062, China

### Abstract

**Aims** Our objective was to study vegetation dynamics and changes in ecosystem functions based on plant traits and characteristics of plant functional types (PFTs).

**Methods** A field manipulation experiment with a split-plot design was conducted in alpine meadow at the Haibei Research Station of the Chinese Academy of Sciences from 2007 to 2011. Three clipping levels (stubbled 1 cm, 3 cm and unclipped) were used on the whole plot and subplots were treated with or without fertilizer and watering. The recursive algorithm and multivariate analysis were implemented to search for optimal trait subsets and plant response types (PRTs), which could response to experimental treatments, and to identify plant effect types (PETs) impacting the aboveground net primary productivity of community.

**Important findings** Under each of four resource conditions, i.e., unfertilized and unwatered (NFW), fertilized only (F), watered only (W) and fertilized and watered (FW), the optimal response trait subsets were different, i.e., leaf margin-plant height-leaf weight-specific leaf area, life cycle-plant height-leaf weight-specific leaf area, life cycle-chlorophyll content-leaf surface-plant height-leaf weight-specific leaf area, and propagative organ-leaf margin-plant height, respectively. Of these responses, plant height, leaf weight and specific leaf area were more sensitive to treatments than others. Under the resource conditions, we found 14 optimal PRTs and four PETs in all of the PFTs. These PETs can explain 50.3%–86.4% of variation in productivity. The optimal PRTs and the optimal PETs account for 70% and 20% of all PFTs. PETs account for 28.5% of PRTs, therefore, there was partial overlap between PETs and PRTs. These results indicate that both vegetation response to grazing disturbance and ecosystem functioning changes could be accurately reflected by easily measurable plant functional traits. However, the

optimal trait subsets and PFTs could be different depending on when the heterogeneity of resources is taken into account. PETs are the optimal PFTs reflecting vegetation response to grazing disturbance, but also changes in ecosystem functioning.

**Key words** clipping, fertilizing, functional effect type, functional response type, plant functional trait, watering

以物种为基础的生物多样性-生态功能关系研究存在很大的局限性, 因为用物种丰富度来解释生物多样性的生态功能效应, 在机制上显得过于狭隘(Hillebrand & Matthiessen, 2009), 不能充分反映物种多样性的不同成分在生态系统水平上的重要性和效应(Hooper *et al.*, 2005)。而基于植物性状的群落功能多样性研究能更好地解释生产力等生态系统功能变化(Hillebrand & Matthiessen, 2009)。已有许多实验研究对此予以了证实(Mokany *et al.*, 2008; Cadotte *et al.*, 2009; Wacker *et al.*, 2009)。

环境筛选会引起植物群落中物种的趋同(Grime, 2006), 共存的物种会表现出相似的潜在生长率(Parsons, 1968)或相似的叶片营养成分(Grime, 2006); 而物种对资源的竞争又会导致性状趋异, 促使物种共存更加稳定(Diamond, 1975; Pacala & Tilman, 1994), 更充分地利用资源, 提高生产力(Connell, 1980)。也就是说, 在特定环境条件的作用下, 物种会表现出性状趋同的构建模式(trait-convergence assembly pattern, TCAP), 从而引起生态位重叠, 但此模式不能持久稳定, 种间竞争还将导致性状分离而产生性状趋异的构建模式(trait-divergence assembly pattern, TDAP) (Pillar *et al.*, 2009)。实际上, 自然群落是TCAP和TDAP的套嵌组合, 既能维持物种相似, 又能保证物种共存。但物种对复杂多变环境的响应往往会掩盖这两种模式, 甚至使TCAP和TDAP表现出矛盾的趋势(Wilson, 2007)。如果能确定TCAP和TDAP, 就能揭示环境变化和种间竞争对植物功能性状变化的影响。

植物功能性状大致可分为功能响应性状(functional response trait)和功能作用性状(functional effect trait)两类, 前者是指仅对扰动和环境变化发生响应但不影响系统功能的性状, 后者则既发生响应又影响生态系统功能(Díaz *et al.*, 2001)。因而, 作用性状的变化对植被响应和生态系统功能的变化具有决定作用(Suding *et al.*, 2008)。同时, 由于性状的巨大可塑性, 使其在环境梯度上具有不同的响应状态, 以植物性状划分功能型时, 由不同性状组成的

一个性状集(trait subset)就可能存在多个功能型, 同一物种将出现在不同的功能型中(Louault *et al.*, 2005)。在此意义上, 植物功能型(plant functional type, PFT)是指一组植物在同一性状集中具有某种响应状态的性状组合, 它对特定环境因子的变化具有相似的响应(Pillar & Sosinski, 2003)。但植物响应功能型(plant response type, PRT)不一定是最终影响生态系统功能的植物作用功能型(plant effect type, PET), 它与性状值的变化和物种多度有关。因此, 区分PRT和PET对于决定植被响应和生态系统功能变化非常重要。一般来说, PET一定是PRT, 反过来则不一定, 两者有多大的重叠度仍是未解的问题。

为了实现以植物功能性状划分功能型, 并在大尺度上预测植被对环境变化的响应, Pillar等人建立了递归算法(recursive algorithm) (Pillar & Orlóci, 1993; Pillar, 1999; Pillar & Sosinski, 2003; Pillar *et al.*, 2009)。此算法通过对性状进行优化分析, 能够筛选出最优响应性状集和响应功能型。已有几项研究证明了此方法的有效性(Pillar & Sosinski, 2003; Pillar *et al.*, 2009)。Weiher和Keddy (1995)认为: 通过最优算法能够找到与环境梯度相关的最优性状集和功能型, 从而揭示群落结构的构建规律。近年来, 对植物功能型的研究方法已日渐成熟, 有关研究日益增多(Díaz & Cabido, 1997; Louault *et al.*, 2005; Pillar *et al.*, 2009)。但多数研究停留在确认PRT以揭示植被的响应(Pillar & Sosinski, 2003; Louault *et al.*, 2005), 很少将PET剥离出来以同时揭示生态系统功能变化。有关研究也多是在单一环境因子梯度上进行的(Louault *et al.*, 2005), 并未考虑更为复杂的生境变化。

本研究通过在高寒矮嵩草(*Kobresia humilis*)草甸为期5年(2007–2011年)的刈割(不刈割、留茬3 cm、留茬1 cm)、施肥(施肥、不施肥)和浇水(浇水、不浇水)控制实验, 采用递归算法和多元回归分析, 对主要植物的功能性状进行了量化研究, 试图探讨以下3个问题: (1)筛选能表征该群落对刈割扰动和土壤

资源变化发生响应的最优响应性状集和响应功能型; (2)确定影响该生态系统净初级生产力变化的作用功能型; (3)确定响应功能型和作用功能型的重叠度及其物种组成和性状差异。

## 1 研究区概况和研究方法

### 1.1 研究区概况

本研究在位于青海省海北藏族自治州门源回族自治县的中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站的矮嵩草草甸进行。地理坐标为 $37^{\circ}29' - 37^{\circ}45' N$ ,  $101^{\circ}12' - 101^{\circ}23' E$ , 海拔3 200 m, 年平均气温 $-1.7^{\circ}C$ , 年降水量560 mm, 降水多集中于6–8月, 年蒸发量1 162 mm。该地区位于亚洲大陆腹地, 具有明显的高原大陆性气候, 东南季风及西南季风微弱(李英年等, 2004)。矮嵩草草甸在当地为冬春草场, 每年11月至次年5月底到6月初放牧, 该草甸牧草生长低矮, 群落结构简单, 初级生产力低。主要物种有矮嵩草、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、落草(*Koeleria cristata*)、粗喙薹草(*Carex scabrirostris*)和异针茅(*Stipa aliena*)等。该生态系统长期受放牧家畜的强烈影响, 加之地处高寒, 虽然土壤有机质丰富, 但是矿化率较低, 可利用养分缺乏, 不能满足植物生长的需要(赵新全, 2009)。过度放牧和土壤养分缺乏是影响该草地生态系统的两个重要外部因子。

### 1.2 研究方法

#### 1.2.1 实验设计

研究样地用网围栏围建于2007年4月底, 面积 $6 \text{ km}^2$  ( $100 \text{ m} \times 60 \text{ m}$ )。试验采用裂区嵌套设计, 设放牧、施肥和浇水3种处理, 每个处理包含3个区组, 每个区组设3个大样方。主区为刈割高度处理, 模拟家畜放牧利用强度, 其刈割留茬高度分别为1 cm、3 cm和0 cm, 刈割生物量占地上部分生物量的百分比分别为60%–70%、45%–50%和0。主区样方面积为 $4 \text{ m} \times 4 \text{ m}$ 。副区为施肥(设施肥和不施肥2个水平)和浇水(设浇水和不浇水2个水平)处理, 嵌套于主区样方中, 即: (1)不施肥不浇水(NFNW); (2)仅施肥(F); (3)仅浇水(W); (4)既施肥又浇水(FW)。副区的4个样方面积各为 $2 \text{ m} \times 2 \text{ m}$ , 是用4块长2 m、宽0.25 m的雪花铁皮十字形纵切嵌入草地0.25 m, 将每个 $4 \text{ m} \times 4 \text{ m}$ 的主区样方分隔而成。刈割、施肥和浇水处理在副区样方中央 $1.5 \text{ m} \times 1.5 \text{ m}$ 范围内进行。副区处理样方设置见图1。

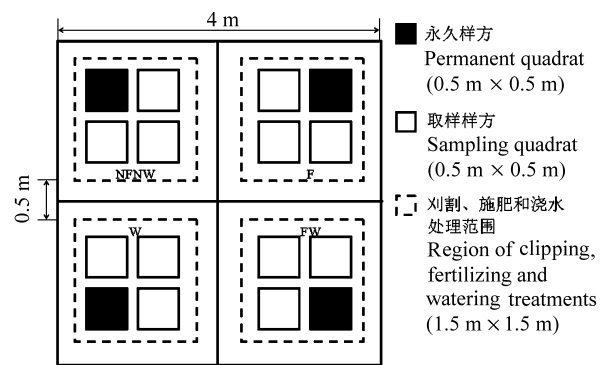


图1 副区处理样方设置图(引自李晓刚等, 2011)。F, 仅施肥; FW, 既施肥, 又浇水; NFNW, 不施肥, 不浇水; W, 仅浇水。  
Fig. 1 Quadrats design layout of subplot (from Li *et al.*, 2011). F, fertilized only; FW, fertilized and watered; NFNW, unfertilized and unwatered; W, watered only.

每年刈割1次, 于6月中旬进行, 刈割时间与当地家畜放牧结束的时间一致。将刈割部分置于 $60^{\circ}C$ 烘箱中72 h, 称重(计为W1)。每年施肥3次, 分别于5月、6月、7月中旬进行施肥, 每次撒施尿素 $2.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (含N 20.4%), 磷酸二胺 $0.6 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$  (含N 5.9%, P 28.0%), 每年N、P的添加总量分别为 $1.64 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 和 $0.50 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。施肥后用喷壶浇水 $6.7 \text{ kg} \cdot \text{m}^{-2}$ , 浇水总量为年降水量的3.6%。

#### 1.2.2 取样步骤

将每个副区处理样方划分为4个 $0.5 \text{ m} \times 0.5 \text{ m}$ 的小样方, 其中1个为长期观察物种组成变化的永久样方, 剩余3个样方用于植物性状的取样测定(图1)。2011年8月上旬, 测定永久样方内的物种数和物种盖度、密度及株高, 共108个小样方。本次调查共登记到78个物种, 根据各物种重要值的累计值, 选取其中25个物种进行性状测定。由于这些物种的重要值累计达重要值总和的80%, 能够反映重要的生态过程(Garnier *et al.*, 2004)。

群落调查结束后, 进行植物性状测定。供测定的预选性状包括7个定性性状和5个定量性状, 它们分属于植物单株、叶片和营养繁殖结构的特性(表1)。这些性状能分别表征物种在放牧扰动和土壤资源梯度上的耐牧或避牧、资源利用与竞争等响应对策(Pausas & Lavorel, 2003; Canadell *et al.*, 2007)。定性性状的测定采用野外观察并结合《西藏植物志》的描述进行确认。定量性状的测定方法和步骤按照Corelissen等(2003)的标准手册执行。测定时, 在每

表1 定义功能型的预选性状及其分类状态

Table 1 Preselective traits and classification states used for definition of plant functional type

性状 Trait	性状符号 Trait label	性状类型 Trait type	赋值分类状态 Evaluated classification state
生长型 Growth form	gf	定性性状 Qualitative trait	1, 直立疏丛生; 2, 莲座; 3, 密丛生; 4, 匍匐状; 5, 垫状; 6, 单株 1, erect caespitose; 2, rosette; 3, close caespitose; 4, stoloniferous; 5, mat forming; 6, solitary
生活周期 Life cycle	lc	定性性状 Qualitative trait	0, 非多年生; 1, 多年生 0, not perennial; 1, perennial
营养繁殖器官 Organ of vegetative propagation	ovp	定性性状 Qualitative trait	1, 根茎; 2, 无; 3, 匍匐茎; 4, 块茎; 5, 直立茎 1, rhizome; 2, absent; 3, creeping stem; 4, tuber; 5, straight stem
经济类群 Economic group	eg	定性性状 Qualitative trait	1, 禾草; 2, 莎草; 3, 豆科植物; 4, 杂类草 1, Gramineae; 2, Cyperaceae; 3, Leguminosae; 4, forbs
叶表面特征 Leaf surface characteristic	lsc	定性性状 Qualitative trait	1, 光滑; 2, 具毛; 3, 具刺 1, glabrous; 2, hairy; 3, needle
叶缘 Leaf margin	lm	定性性状 Qualitative trait	1, 全缘; 2, 锯齿; 3, 深裂; 4, 全裂 1, entire margin; 2, sawtooth; 3, deep lobed; 4, entire lobed
叶形 Leaf shape	ls	定性性状 Qualitative trait	1, 线形; 2, 卵形; 3, 长椭圆形; 4, 披针形; 5, 倒披针形; 6, 倒卵形; 7, 剑形; 8, 阔椭圆形 1, linear; 2, ovate; 3, oblong; 4, lanceolate; 5, oblanceolate; 6, obovate; 7, swordlike; 8, broad oblong
株高 Plant height (cm)	ph	定量性状 Quantitative trait	1, <7.5; 2, ≥7.5-<16; 3, ≥16-<24; 4, ≥24-<32; 5, ≥32-<40; 6, ≥40
叶片叶绿素含量 Leaf chlorophyll content (%)	lch	定量性状 Quantitative trait	1, <15; 2, ≥15-<20; 3, ≥20-<30; 4, ≥30-<40; 5, ≥40-<50; 6, ≥50
单株叶面积 Leaf area per plant (cm <sup>2</sup> )	la	定量性状 Quantitative trait	1, <15; 2, ≥15-<30; 3, ≥30-<45; 4, ≥45-<60; 5, ≥60-<75; 6, ≥75
单株叶干质量 Leaf dry weight per plant (mg)	lw	定量性状 Quantitative trait	1, <50; 2, ≥50-<100; 3, ≥100-<200; 4, ≥200-<400; 5, ≥400-<600; 6, ≥600
比叶面积 Specific leaf area (m <sup>2</sup> ·kg <sup>-1</sup> )	sla	定量性状 Quantitative trait	1, <0.2; 2, ≥0.2-<0.4; 3, ≥0.4-<0.6; 4, ≥0.6-<0.8; 5, ≥0.8

个副区处理的3个性状测定样方中随机选取5株所测物种的健康植株, 计测株高和总叶片数; 然后用手持式叶绿素仪(Spad502, Konica Minolta Sensing, Tokyo, Japan)测定叶片叶绿素相对含量; 用美国CID公司中国北京分公司出品的CI-203型手持式激光叶面积仪测定单株叶面积。将植物齐地面剪下, 于60 °C烘干72 h, 称取5株总干质量, 计算单株地上重和比叶面积(specific leaf area, SLA, m<sup>2</sup>·kg<sup>-1</sup>)。根据定性性状的状态或定量性状的实测递归算法值, 对每个性状进行初始赋值分类, 用于递归算法的数据分析。

上述测定结束后, 将所有样方内的植物齐地面刈割, 并将永久样方内的刈割材料置于60 °C烘箱中烘干72 h, 称重(计为W2)。以永久样方两次刈割的生物量干质量之和(W1 + W2)作为群落地上净初级生产力(aboveground net primary productivity, ANPP)的估计值。

### 1.2.3 递归算法

递归算法中包含3类原始数据矩阵, 即: 以性状值表示的种群(矩阵B)、以物种多度表示的群落(矩阵W)和以环境变量表示的群落(矩阵E)(图2)。这

里的种群是指由相同物种和相同性状组成的个体集合(Pillar & Sosinski, 2003), 即矩阵B的每一行代表一个种群的运算分类单位(operational taxonomic unit, OTU); 物种多度用相对密度表示; 环境梯度则将刈割强度和施肥与不施肥按分类变量进行赋值。由最优性状集构成的OTU值是TCAP和TDAP中目标函数的最大值。TCAP的目标函数为 $\rho(\text{TE})$ , 表示群落性状平均值的距离矩阵T与矩阵E的相关性; TDAP的目标函数为 $\rho(\text{XE.T})$ , 表示剔除T后, 群落合并性状值的距离矩阵X与矩阵E的偏相关性; 同时包含TCAP和TDAP两种模式的目标函数为 $\rho(\text{XE})$ , 代表矩阵X和矩阵E的相关性。 $\rho(\text{XE})$ 越大, 表示PRT与环境梯度的叠合性(congruence)越高, PRT的功能效应越大(Pillar, 1999)。得到最优性状集后, 以其TCAP和TDAP的 $\rho(\text{XE})$ 值减去由全部预选性状构成的PRT与环境梯度的叠合性 $\rho(\text{D};\Delta)$ 值, 就表示群落的性状冗余, 该差值越小, 性状冗余越大(Pillar, 1999), 因为除最优性状外, 其他性状的加入对PRT与环境梯度叠合性的影响很小, 因此, 相对于最优性状集, 这些性状在对环境变化的响应上是冗余的。

种群 Populations	性状 Traits		群落 Communities			环境 Environment
	1	2	1	2	3	
A	B =	$\begin{bmatrix} 2 & 1 \\ 1 & 2 \\ 2 & 1 \\ 1 & 4 \\ 1 & 2 \\ 1 & 1 \end{bmatrix}$	W =	$\begin{bmatrix} 5 & 25 & 0 \\ 40 & 0 & 0 \\ 0 & 20 & 10 \\ 0 & 10 & 0 \\ 0 & 0 & 20 \\ 0 & 0 & 20 \end{bmatrix}$	E =	$\begin{bmatrix} 0 & 100 & 200 \\ 4 & 9 & 14 \end{bmatrix}$
B						
C						
D						
E						
F						

图2 递归算法中的3类矩阵(引自Pillar & Sosinski Jr, 2003)。B, 以性状值表示的种群; E, 以环境变量表示的群落; W, 以物种多度表示的群落。

Fig. 2 Three matrices involved in recursive algorithm (from Pillar & Sosinski Jr, 2003). B, described populations by traits; E, communities described by environmental variables; W, communities described by species abundance.

递归算法采用SYNCSA软件(Pillar & Sosinski Jr, 2003), 在刈割梯度上(赋值0、1、3)分别针对副区4种处理(NFNW、F、W、FW)进行运算。对于性状的每次随机排列, 都将新产生的 $\rho(XE)$ 值与实际 $\rho(XE)$ 值进行比较。零假设检验是根据随机值在1 000次排列中不小于实际值的概率 $p$ 来判断, 若 $p \leq 0.05$ , 则拒绝零假设(Pillar *et al.*, 2009), 表示非随机 $\rho(XE)$ 与环境梯度具有显著相关性。

#### 1.2.4 聚类分析

通过递归算法得到副区4种处理下的最优性状集后, 再采用SPSS 13.0-Classify中K-Means Cluster方法对各处理下的最优性状集进行聚类分析, 得到最优响应功能型。显著性水平设为 $p < 0.05$ 。

#### 1.2.5 筛选作用功能型

采用逐步回归方法建立PRT( $x$ )与ANPP( $y$ )间的关系式。其中: 自变量 $x$ 分别表示以递归算法得到的4个副区处理中各响应功能型的种群数,  $y$ 为相应处理群落的地上净初级生产力。从PRT中筛选出对生产力有显著影响的PET及其效应大小, 再对筛选出的PET与ANPP进行拟合回归分析, 确定两者的关系模式(线性、指数或二次函数等)。

根据递归算法和逐步回归方法得到全部功能型、最优PRT和PET的数量, 分别计算最优PRT数量占全部功能型的百分数以及PET占最优PRT数量的百分数, 确定PRT与PET的重叠度。

## 2 结果和分析

### 2.1 最优性状集

对预选性状集进行随机排列计算后的 $\rho(D;\Delta)$ 值显示, 在NFNW、F、W和FW 4种处理下, 与刈割梯度具有最佳叠合性(即 $\rho(D;\Delta)$ 值最大)的最优性状集分别是: 叶缘-株高-叶干质量-比叶面积(lm-ph-lw-sla)、生活周期-株高-叶干质量-比叶面积(lc-ph-lw-sla)、生活周期-叶表面特征-叶片叶绿素含量-株高-叶干质量-比叶面积(lc-lsc-lch-ph-lw-sla)和营养繁殖器官-叶缘-株高(ovp-lm-ph), 它们的 $\rho(D;\Delta)$ 值分别为0.585、0.715、0.800和0.744 ( $p \leq 0.001$ ) (表2)。矩阵B的性状种群数分别为197、179、198和188。

### 2.2 最优性状集的趋同(TCAP)和趋异(TDAP)构建模式

F和W处理群落的最优性状集分别与刈割梯度具有最高的趋同性( $\rho(TE) = 0.721$ ,  $p = 0.001$ )和趋异性( $\rho(XE.T) = 0.601$ ,  $p = 0.001$ ), 但放牧梯度上4种施肥与浇水处理群落的最优性状集构建模式均表现为趋同性大于趋异性(即 $\rho(TE) > \rho(XE.T)$ )。无资源添加时(NFNW处理), 趋同或趋异性均较低( $\rho(TE) = 0.587$ ,  $p = 0.002$ ;  $\rho(XE.T) = 0.131$ ,  $p = 0.192$ ) (表3)。4个群落的性状冗余大小为FW > F > NFNW > W (表3)。

### 2.3 最优响应功能型及其性状特征

基于最优性状集中性状状态值的变化, 对4种施肥与浇水处理组合群落进行聚类分析, 分别划分出5个PRT, 共20个PRT。根据其种群数量在刈割梯度上的分布频率(表4), 可分为4种响应类型, 即增加型、减小型、单峰型和中立型(表5)。经回归分析, 仅14个增加型、减小型和单峰型的PRT与群落生产力变化有显著相关关系( $p < 0.05$ ), 这14个PRT就是表征生产力变化的最优PRT, 其数量占全部PRT数量的70% (表4)。

NFNW群落共197个性状种群, 其中5个PRT的种群数分别为40、32、31、68和26, 包含的物种数分别为17、8、11、14和4 (表4, 表5)。NFNW-PRT-(1)的响应类型为增加型, 以矮小、低叶干质量和高比叶面积为主要特征; NFNW-PRT-(2)为减少型, 以中等高度或矮小、高叶干质量和低比叶面积为特征; NFNW-PRT-(3)为单峰型, 叶片全缘, 株高中等或矮小, 低叶干质量, 低比叶面积; NFNW-PRT-(4)和

表2 不同施肥和浇水处理下不同性状组合的最优性状集

Table 2 Optimal trait subsets of different trait combination under different treatments of fertilizing and watering

处理 Treatment	性状集编号 No. of trait subset	叠合性 $\rho(D;\Delta)$ Congruence $\rho(D;\Delta)$	性状符号与性状集 Trait label and trait subset											
NFW	1	0.537	sla											
	2	0.572	lw sla											
	3	0.579	lm ph sla											
	4	<b>0.585</b>	<b>lm ph lw sla</b>											
	5	0.583	lc lm lch ph sla											
	6	0.576	lc lm lch ph lw sla											
	7	0.561	lc lsc lm lch ph lw sla											
	8	0.544	lc lsc ls lm lch ph la sla											
	9	0.518	lc lsc ls lm lch ph la lw sla											
	10	0.479	lc eg lsc ls lm lch ph la lw sla											
	11	0.427	gf lc eg lsc ls lm lch ph la lw sla											
	12	0.350	gf lc ovp eg lsc ls lm lch ph la lw sla											
F	1	0.566	ph											
	2	0.660	lw sla											
	3	0.713	ph lw sla											
	4	<b>0.715</b>	<b>lc ph lw sla</b>											
	5	0.712	lc lch ph lw sla											
	6	0.710	lc ovp lch ph lw sla											
	7	0.691	lc ovp lm lch ph lw sla											
	8	0.673	lc ovp eg lm lch ph lw sla											
	9	0.652	lc ovp eg ls lm lch ph lw sla											
	10	0.629	gf lc ovp eg lsc lm lch ph lw sla											
	11	0.596	gf lc ovp eg lsc ls lm lch ph lw sla											
	12	0.516	gf lc ovp eg lsc ls lm lch ph la lw sla											
W	1	0.557	ph											
	2	0.672	lsc ph											
	3	0.751	lsc ph lw											
	4	0.769	lsc lch ph lw											
	5	0.797	lsc lch ph lw sla											
	6	<b>0.800</b>	<b>lc lsc lch ph lw sla</b>											
	7	0.778	lc lsc ls lch ph lw sla											
	8	0.750	lc eg lsc ls lch ph lw sla											
	9	0.691	gf lc eg lsc ls lch ph lw sla											
	10	0.640	gf lc eg lsc ls lm lch ph lw sla											
	11	0.573	gf lc ovp eg lsc ls lch ph la lw sla											
	12	0.514	gf lc ovp eg lsc ls lm lch ph la lw sla											
FW	1	0.602	lm											
	2	0.698	ovp ph											
	3	<b>0.744</b>	<b>ovp lm ph</b>											
	4	0.738	lc ovp lm ph											
	5	0.717	lc ovp lch ph sla											
	6	0.720	lc ovp lch ph la sla											
	7	0.720	lc ovp lm lch ph la sla											
	8	0.711	lc ovp ls lm lch ph la sla											
	9	0.688	gf lc ovp lm lch ph la lw sla											
	10	0.667	gf lc ovp ls lm lch ph la lw sla											
	11	0.644	gf lc ovp eg ls lm lch ph la lw sla											
	12	0.592	gf lc ovp eg lsc ls lm lch ph la lw sla											

F, 仅施肥; FW, 既施肥, 又浇水; NFW, 不施肥, 不浇水; W, 仅浇水。性状符号同表1。加粗字体代表最大 $\rho(D;\Delta)$ 及最优响应性状集。F, fertilized only; FW, fertilized and watered; NFW, unfertilized and unwatered; W, watered only. Trait labels are the same as in Table 1. Bold fonts represent the maximal  $\rho(D;\Delta)$  and optimal response trait subsets.

**表3** 不同施肥与浇水处理下与刈割梯度具有最大相关性的最优性状集及其性状的趋同与趋异构建模式**Table 3** Optimal trait subsets that has maximal correlation with clipping gradient and the traits-convergence/divergence assembly patterns under different treatments of fertilizing and watering

处理 Treatment	最优性状集 Optimal traits subset	TCAP $\rho(\text{TE})$	TCAP and TDAP $\rho(\text{XE})$	TDAP $\rho(\text{XE.T})$	所有性状 All traits $\rho(\text{D};\Delta)$	性状冗余 Trait redundancy $\rho(\text{XE})-\rho(\text{D};\Delta)$
NFNW	lm-ph-lw-sla	0.587 ( $p = 0.002$ )	0.585 ( $p = 0.001$ )	0.131 ( $p = 0.192$ )	0.350	0.235
F	lc-ph-lw-sla	0.721 ( $p = 0.001$ )	0.715 ( $p = 0.001$ )	0.125 ( $p = 0.169$ )	0.516	0.199
W	lc-lsc-lch-ph-lw-sla	0.663 ( $p = 0.001$ )	0.800 ( $p = 0.001$ )	0.601 ( $p = 0.001$ )	0.514	0.286
FW	ovp-lm-ph	0.642 ( $p = 0.001$ )	0.744 ( $p = 0.001$ )	0.528 ( $p = 0.005$ )	0.592	0.152

F, 仅施肥; FW, 既施肥, 又浇水; NFNW, 不施肥, 不浇水; W, 仅浇水; TCAP  $\rho(\text{TE})$ , 性状趋同构建模式的目标函数; TDAP  $\rho(\text{XE.T})$ , 性状趋异构建模式的目标函数; TCAP and TDAP  $\rho(\text{XE})$ , 同时包含TCAP和TDAP两种模式的目标函数。  $\rho(\text{D};\Delta)$ , 由表1中全部预选性状构成的植物响应功能型与环境梯度的叠合性。最优性状集中的性状符号同表1。

F, fertilized only; FW, fertilized and watered; NFNW, unfertilized and unwatered; W, watered only. TCAP  $\rho(\text{TE})$ , objective function for trait-convergence assembly pattern; TDAP  $\rho(\text{XE.T})$ , objective function for trait-divergence assembly pattern; TCAP and TDAP  $\rho(\text{XE})$ , objective function including two patterns of TCAP and TDAP.  $\rho(\text{D};\Delta)$ , congruence of environmental gradient with plant functional response type which consist of all preselective traits in Table 1. Trait labels of optimal trait subsets are the same as in Table 1.

NFNW-PRT-(5)为中立型, 前者叶片全缘或锯齿, 植株矮小, 叶干质量中等, 比叶面积中等偏小, 后者叶片裂缘明显, 植株矮小, 叶干质量中等或偏低, 比叶面积中等或偏低。对刈割梯度上种群分布的显著性检验表明(表4), 该群落的最优响应功能型是NFNW-PRT-(1)、NFNW-PRT-(2)和NFNW-PRT-(3)。

F群落的179个性状种群形成的5个响应功能型的种群数分别为32、54、6、68和19, 包含的物种数分别为19、21、3、21和5, 均为多年生植物(表4, 表5)。其中, F-PRT-(1)和F-PRT-(4)为增加型, 植株矮小, 但前者叶干质量中等偏低, 高比叶面积, 后者低叶干质量, 比叶面积中等偏小; F-PRT-(2)和F-PRT-(3)为减少型, 前者以株高中等或矮小、叶干质量中等、比叶面积中等偏小为特征, 后者以植株高大、叶干质量中等或偏低、低比叶面积为特征; F-PRT-(5)为中立型, 其植株矮小, 叶干质量适中, 比叶面积偏小。最优响应功能型是F-PRT-(1)、F-PRT-(4)、F-PRT-(2)和F-PRT-(3)。

W群落共有198个性状种群, 其5个响应功能型的种群数分别为19、41、55、69和14, 包含的物种数分别为13、16、16、21和7, 也均为多年生植物(表4, 表5)。W-PRT-(1)和W-PRT-(4)为增加型, 前者以叶片无刺、叶片叶绿素含量中等或偏高、植株矮小、低叶干质量、高比叶面积为特征, 后者以叶片无刺、叶绿素含量中等、植株矮小、低叶干质量、比叶面积中等为特征; W-PRT-(2)和W-PRT-(5)为减少型, W-PRT-(2)叶片无刺, 叶绿素含量中等, 株高高或

矮小, 低叶干质量和比叶面积, W-PRT-(5)叶绿素含量高, 植株中等高度或矮小, 高叶干质量, 低比叶面积; W-PRT-(3)为单峰型, 以高叶绿素含量、植株矮小、叶干质量中等、低比叶面积为特征。该群落5个响应功能型均为最优响应功能型。

FW群落的188个性状种群形成的5个响应功能型的种群数分别为77、11、67、9和24, 包含的物种数分别为11、5、9、1和3(表4, 表5)。FW-PRT-(1)为增加型, 植株矮小, 根茎或匍匐茎, 叶片全缘或锯齿; FW-PRT-(2)为减少型, 植株高大, 根茎, 叶片全缘; FW-PRT-(3-5)为中立型, 植株矮小, 根茎或直立茎, 叶片全缘、锯齿、全裂或深裂。最优响应功能型是FW-PRT-(1)和FW-PRT-(2)。

## 2.4 作用功能型

逐步回归分析显示, 4个群落中各有1个最优PRT的性状种群数量(x)对该群落在刈割梯度上的净初级生产力(y)变化有显著影响( $p < 0.01$ 或 $p < 0.05$ ), 即: NFNW-PRT-(2) ( $y = 31.58 + 8.01x$ ,  $R^2 = 0.864$ ,  $n = 9$ ,  $p < 0.01$ )、F-PRT-(3) ( $y = 79.83 + 8.75x$ ,  $R^2 = 0.555$ ,  $n = 9$ ,  $p < 0.05$ )、W-PRT-(4) ( $y = 75.27 - 2.04x$ ,  $R^2 = 0.506$ ,  $n = 9$ ,  $p < 0.05$ )和FW-PRT-(2) ( $y = 76.98 + 5.36x$ ,  $R^2 = 0.503$ ,  $n = 9$ ,  $p < 0.05$ )。它们既是PRT, 也是PET(表5), 其数量占全部响应功能型数量的20%, 对净初级生产力变异的解释能力在50.3%–86.4%之间。除W-PRT-(4)外, 其他3个PET的种群数量与净初级生产力呈正相关关系。

**表4** 不同施肥与浇水处理下植物响应功能型(PRT)所包含的种群数、物种数及其性状状态与种群分布变化  
**Table 4** Number of populations, number of species, and changes in both trait states and population distribution involved in each of plant functional response types (PRTs) under different treatments of fertilizing and watering

处理 Treatment	植物响应 功能型 PRT	种群数 No. of populations	物种数 No. of species	物种 Im*	最优性状集及其性状状态变化(变化范围) Optimal trait subsets and changes of trait states (range of values)				种群分布 Population distribution (%)			显著性 Sig.			
					ph (1.2–29.2 cm)	lw (5.35–87.8 mg)	sla (0.04–0.79 cm <sup>2</sup> ·mg <sup>-1</sup> )	slc	NH	H3	H1				
NFNW		197		Im*											
	<b>PRT-(1)</b>	40	17	全缘-锯齿-深裂-全裂 Entire margin-sawtooth-deep lobed-entire lobed	ph (1.2–29.2 cm)	lw (5.35–87.8 mg)	sla (0.04–0.79 cm <sup>2</sup> ·mg <sup>-1</sup> )	slc	NH	H3	H1				
	<b>PRT-(2)</b>	32	8	全缘-锯齿-深裂-全裂 Entire margin-sawtooth-deep lobed-entire lobed	<7.5	<100	>0.4	>0.6	5	20	75	**			
	<b>PRT-(3)</b>	31	11	全缘-锯齿-深裂-全裂 Entire margin-sawtooth-deep lobed-entire lobed	<16	>200	<0.4	<0.6	53	34	13	***			
	<b>PRT-(4)</b>	68	14	全缘-锯齿-深裂-全裂 Entire margin-sawtooth-deep lobed-entire lobed	<32	<100	<0.4	<0.6	39	51	10	*			
	<b>PRT-(5)</b>	26	4	全缘-锯齿-深裂-全裂 Entire margin-sawtooth-deep lobed-entire lobed	<7.5	>50; <200	<0.6	<0.8	40	31	29	NS			
F		179		lc	ph (1.0–43.1 cm)	lw (6.68–99.6 mg)	sla (0.03–0.66 cm <sup>2</sup> ·mg <sup>-1</sup> )	slc							
	<b>PRT-(1)</b>	32	19	多年生 Perennial	<7.5	<200	>0.6	>0.6	3	22	75	**			
	<b>PRT-(2)</b>	54	21	多年生 Perennial	>24	>50; <400	<0.6	<0.6	54	35	11	***			
	<b>PRT-(3)</b>	6	3	多年生 Perennial	>24	<400	<0.2	<0.2	100	0	0	***			
	<b>PRT-(4)</b>	68	21	多年生 Perennial	<16	<100	<0.6	<0.6	15	41	44	*			
	<b>PRT-(5)</b>	19	5	多年生 Perennial	<7.5	>200	<0.4	<0.4	37	42	21	NS			
W		198		lsc	lc	lw (5.26–38.8 mg)	sla (0.03–0.76 cm <sup>2</sup> ·mg <sup>-1</sup> )	slc	ph	ph (1.1–33.2 cm)	lch (27.39–62.29)				
	<b>PRT-(1)</b>	19	13	光滑-具毛 Glabrous-hairy	多年生 Perennial	<100	>0.8	>20	<7.5	<7.5	>20	5	16	79	**
	<b>PRT-(2)</b>	41	16	光滑-具毛 Glabrous-hairy	多年生 Perennial	<100	<0.4	>30	<32	<32	>30	66	29	5	***
	<b>PRT-(3)</b>	55	16	光滑-具毛-具刺 Glabrous-hairy-needle	多年生 Perennial	>50; <400	<0.4	>40	<16	<16	>40	38	42	20	***
	<b>PRT-(4)</b>	69	21	光滑-具毛 Glabrous-hairy	多年生 Perennial	<100	>0.2; <0.8	>30	<7.5	<7.5	>30	7	33	59	***
	<b>PRT-(5)</b>	14	7	光滑-具毛-具刺 Glabrous-hairy-needle	多年生 Perennial	>400	<0.2	>40	<24	<24	>40	86	14	0	**
F×W		188		ovp	lm	ph (1.2–46.7 cm)	slc	lch							
	<b>PRT-(1)</b>	77	11	根茎-匍匐茎 Rhizome-creeping stem	全缘-锯齿-深裂-全裂 Entire margin-sawtooth-deep lobed-entire lobed	<16	>0.8	>20	<7.5	<7.5	>20	23	38	39	**
	<b>PRT-(2)</b>	11	5	根茎 Rhizome	全缘-锯齿-深裂-全裂 Entire margin-sawtooth-deep lobed-entire lobed	>16; <32	>0.8	>20	<7.5	<7.5	>20	91	9	0	***
	<b>PRT-(3)</b>	67	9	直立茎 Straight stem	全缘-锯齿-深裂-全裂 Entire margin-sawtooth-deep lobed-entire lobed	<16	>0.8	>20	<7.5	<7.5	>20	31	34	34	NS
	<b>PRT-(4)</b>	9	1	根茎 Rhizome	全缘-锯齿-深裂-全裂 Entire margin-sawtooth-deep lobed-entire lobed	<16	>0.8	>20	<7.5	<7.5	>20	33	33	33	NS
	<b>PRT-(5)</b>	24	3	直立茎 Straight stem	全缘-锯齿-深裂-全裂 Entire margin-sawtooth-deep lobed-entire lobed	<16	>0.8	>20	<7.5	<7.5	>20	29	33	38	NS

\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ ; NS,  $p > 0.05$ ; F, 仅施肥; FW, 既施肥又浇水; NFNW, 不施肥, 不浇水; W, 仅浇水; H1, 重度刈割; H3, 中度刈割; NH, 不刈割。\*, 性状符号同表1。响应功能型中加粗字体表示各处理群落中的最优响应功能型。  
 \*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ ; NS,  $p > 0.05$ ; F, fertilized and watered; NFNW, unfertilized and unwatered; W, watered only. H1, heavy clipped; H3, moderate clipped; NH, unclipped. \*, trait labels are the same as in Table 1. Bold fonts represent the optimal plant response types in different communities.



表5 不同施肥与浇水处理下植物响应功能型(PRT)的响应类型、典型物种及作用功能型

Table 5 Response types of plant functional response types (PRTs), typical species and plant functional effect types under different treatments of fertilizing and watering

处理 Treatment	植物响应功能型 PRT	响应类型 Response type	典型物种 Typical species
NFW	PRT-(1)	增加型 Increaser type	矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i> , 棉毛茛 <i>Ranunculus membranaceus</i> , 淡黄香青 <i>Anaphalis flavescens</i> , 柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>
	<b>PRT-(2)</b>	减小型 Decreaser type	麻花苳 <i>Gentiana straminea</i> , 甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i> , 美丽凤毛菊 <i>Saussurea superba</i> , 圆萼摩苓草 <i>Morina chinensis</i>
	PRT-(3)	单峰型 Unimodal type	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> , 矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i> , 落草 <i>Koeleria cristata</i> , 粗喙藁草 <i>Carex scabrirostris</i>
	PRT-(4)	中立型 Neutral type	淡黄香青 <i>Anaphalis flavescens</i> , 柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i> , 异叶米口袋 <i>Gueldentia diversifolia</i> , 二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>
	PRT-(5)	中立型 Neutral type	疏齿银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i> , 圆萼摩苓草 <i>Morina chinensis</i> , 雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i> , 亚洲蒲公英 <i>Taraxacum leucanthum</i>
F	PRT-(1)	增加型 Increaser type	落草 <i>Koeleria cristata</i> , 矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i> , 棉毛茛 <i>Ranunculus membranaceus</i> , 蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i>
	PRT-(2)	减小型 Decreaser type	柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i> , 粗喙藁草 <i>Carex scabrirostris</i> , 麻花苳 <i>Gentiana straminea</i> , 鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>
	<b>PRT-(3)</b>	减小型 Decreaser type	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> , 落草 <i>Koeleria cristata</i> , 垂枝早熟禾 <i>Poa declinata</i>
	PRT-(4)	增加型 Increaser type	疏齿银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i> , 蒲公英 <i>Taraxacum mongolicum</i> , 兰石草 <i>Lancea tibetica</i> , 青海苜蓿 <i>Medicago archiducisnicolai</i>
	PRT-(5)	中立型 Neutral type	麻花苳 <i>Gentiana straminea</i> , 圆萼摩苓草 <i>Morina chinensis</i> , 美丽凤毛菊 <i>Saussurea superba</i> , 鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>
W	PRT-(1)	增加型 Increaser type	垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> , 矮火绒草 <i>Leontopodium nanum</i> , 棉毛茛 <i>Ranunculus membranaceus</i> , 粗喙藁草 <i>Carex scabrirostris</i>
	PRT-(2)	减小型 Decreaser type	疏齿银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i> , 粗喙藁草 <i>Carex scabrirostris</i> , 垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> , 矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i>
	PRT-(3)	单峰型 Unimodal type	麻花苳 <i>Gentiana straminea</i> , 圆萼摩苓草 <i>Morina chinensis</i> , 甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i> , 黄花棘豆 <i>Oxytropis ochrocephala</i>
	<b>PRT-(4)</b>	增加型 Increaser type	淡黄香青 <i>Anaphalis flavescens</i> , 疏齿银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i> , 兰石草 <i>Lancea tibetica</i> , 雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i>
	PRT-(5)	减小型 Decreaser type	麻花苳 <i>Gentiana straminea</i> , 圆萼摩苓草 <i>Morina chinensis</i> , 美丽凤毛菊 <i>Saussurea superba</i> , 甘肃棘豆 <i>Oxytropis kansuensis</i>
FW	PRT-(1)	增加型 Increaser type	淡黄香青 <i>Anaphalis flavescens</i> , 粗喙藁草 <i>Carex scabrirostris</i> , 垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> , 矮蒿草 <i>Kobresia humilis</i>
	<b>PRT-(2)</b>	减小型 Decreaser type	粗喙藁草 <i>Carex scabrirostris</i> , 垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i> , 落草 <i>Koeleria cristata</i> , 垂枝早熟禾 <i>Poa declinata</i>
	PRT-(3)	中立型 Neutral type	柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i> , 麻花苳 <i>Gentiana straminea</i> , 青海苜蓿 <i>Medicago archiducisnicolai</i> , 二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>
	PRT-(4)	中立型 Neutral type	疏齿银莲花 <i>Anemone obtusiloba</i>
	PRT-(5)	中立型 Neutral type	圆萼摩苓草 <i>Morina chinensis</i> , 雪白委陵菜 <i>Potentilla nivea</i> , 亚洲蒲公英 <i>Taraxacum leucanthum</i>

F, 仅施肥; FW, 既施肥又浇水; NFW, 不施肥, 不浇水; W, 仅浇水。加粗字体表示的响应功能型也同时是能显著影响不同群落净初级生产力的作用功能型。

F, fertilized only; FW, fertilized and watered; NFW, unfertilized and unwatered; W, watered only. Bold fonts represent that the plant functional response types are also the plant functional effect types that can significantly affect net primary productivity of different communities.

### 3 讨论和结论

#### 3.1 最优性状集及其性状构建模式

本研究结果说明, 表征群落对刈割发生响应的最优性状集是资源依赖的(表2), 这与李晓刚等(2011)在本实验样地对单一性状变化的研究结果一致。表2显示, 由单一性状或过多性状组成的性状集  $\rho(D;\Delta)$  值较低, 说明单一性状并不能有效地反映群落综合特征的变化, 性状过多, 又由于TCAP和TDAP的套嵌或性状冗余, 难以表现群落变化的规律性。最优性状集包含了与特定环境具有最高叠合

性的植物性状(表2), 能够反映群落综合特征的变化规律。当然, 在有些研究中也显示了单一性状的重要性。如Pillar (1999)在美国亚利桑那州等地的研究表明, 叶片大小与降水量具有较高的相关性, 而加入其他性状后,  $\rho(D;\Delta)$  的变化很小。在本研究中, 4个最优性状集包含的8个性状的重要性也有不同。例如, 株高在4个最优性状集均出现, 频率为100%, 叶干质量和比叶面积均出现3次, 频率为75%, 其余5个性状均出现1–2次, 频率 $\leq 50\%$ 。说明株高、叶干质量和比叶面积是对刈割强度和资源变化更为敏

感的植物性状, 具有较高的预测价值, 而其他性状仅在少数群落中有预测价值。因此, 最优响应性状集实际上是不同资源与刈割条件下具有不同预测价值性状的优化组合。

放牧梯度上4种资源状况群落最优性状集的构建模式都表现为趋同性大于趋异性(表3), 说明性状的构建在总体上更加倾向与植物所处的环境相一致, 环境筛对性状构建的影响大于种间相互作用的影响。但资源种类和资源量的差异又会引起植物性状构建模式发生变化(表3)。例如, 在NFW群落, 植物性状主要表现为对刈割的趋同响应, 并无显著的趋异变化, 与之相比, F、W和FW群落既表现出更强的趋同和趋异性, 也体现了水、肥作用的不同, 因为施肥后性状的趋同性最高, 而未引起趋异响应, 浇水在引起性状趋同的同时, 还导致最高的趋异性, 水、肥同时添加, 则表现为中等的性状趋同和趋异性(表3)。可以认为, 水分定向地影响了生活周期、株高、叶干质量和比叶面积4个功能响应性状, 施肥则定向影响了生活周期、叶片叶绿素含量、叶表面结构、株高、叶干质量及比叶面积6个功能响应性状(表3)。施肥和浇水分别是引起功能响应性状在刈割扰动梯度上发生趋同和趋异的主要原因, 这与刈割与土壤养分和水分资源的互作对植物具有不同的效应有关。高寒草甸受速效养分限制明显, 但较为充沛的降水又会降低土壤温度, 进一步抑制植物生长。因此, 施用尿素等速效肥料解除养分限制后, 植物性状表现出较强的趋同构建有其必然性。有研究表明, 刈割与土壤养分和水分的互作对植物具有相反效应, 前者为“拮抗”互作, 能减轻刈割对植物的负面影响, 而后者为“协力”互作, 将加剧这种负面效应, 原因在于重度刈割后将引起水分对植物生长的抑制作用, 但不会引起养分限制(Gao *et al.*, 2008)。这可能是施肥增加趋同性而浇水增加趋异性的原因。

### 3.2 响应功能型和作用功能型的重叠度及其物种组成和性状差异

本研究结果显示, 最优响应功能型的数量占全部响应功能型的70%, 作用功能型占全部响应功能型的20%, 占最优响应功能型的28.5%。这意味着80%的响应功能型或71.5%的最优响应功能型只能用来表征群落特征的变化, 并不能揭示群落地上净初级生产力的变化。作用功能型和响应功能型的不同

完全重叠性验证了Suding等(2008)提出的群落水平上的性状响应-作用框架(response-and-effect framework)。作用型-响应型的关系取决于预选性状的种类和数量, 群落对环境扰动的响应依赖于与繁殖、再生、扩散有关的性状, 有些性状不一定直接影响生态系统过程, 而作用功能型依赖于与营养循环和储存相关的性状(Grime, 2006)。所以, 能影响该框架的主要因素是使植物达到资源快速获得和最大保持之间的权衡, 即获得型(acquisitive type)和保持型(conservative type)之间的权衡(Grime *et al.*, 1997; Díaz *et al.*, 2004; Wright & Jones, 2004)。本研究中NFW、F、W和FW条件下的4种作用功能型在刈割梯度上的响应模式差异就体现了这种资源获得-保持之间的权衡格局, 因为减小型(NFW-PRT-(2)、F-PRT-(3)和FW-PRT-(2))与生产力正相关, 而增加型(W-PRT-(4))与生产力负相关(表4, 表5)。

基于植物功能性状划分功能型主要考虑的是性状组成、性状状态及性状种群数量在环境梯度上频率分布的变化。与传统的基于物种划分功能型相比, 它允许同一物种出现在不同的功能型中, 相同性状也可以构成不同的功能型。例如, 在本研究的NFW群落, 淡黄香青(*Anaphalis flavescens*)和柔软紫菀(*Aster flaccidus*)就同时存在于增加型和中立型功能型中, 在W群落, 垂穗披碱草和粗喙藁草也同时存在于增加型和减少型功能型中(表4, 表5)。4个最优性状集也由于性状状态的不同各自构成了5个响应功能型。由于性状种群数量在刈割梯度上频率分布的变化, 致使其响应模式也有很大差异(表4, 表5)。这种功能型划分方法的优势在于能同时从植物功能性状和物种水平研究群落结构和功能的变化。

本研究中, 每个处理群落内响应功能型和作用功能型的性状组成相同, 但性状值或性状状态、物种数量及物种组成有差异, 而不同群落除了性状组成不同外, 相同响应模式功能型的性状值、物种数量及组成均有差异。例如, 在NFW群落, 性状组成为叶缘-株高-叶干质量-比叶面积(lm-ph-lw-sla), 但响应功能型(NFW-PRT-(1))和作用功能型(NFW-PRT-(2))的性状值差异很大, 响应模式分别为增加型和减小型(表4, 表5), 包含的物种数分别为17和8, 典型物种也完全不同(表5)。在F群落, 性状组成为生活周期-株高-叶干质量-比叶面积(lc-ph-

lw-sla), 尽管响应功能型(F-PRT-(2))和作用功能型(F-PRT-(3))的响应模式均为减小型, 但株高、叶干质量和比叶面积明显不同, 其物种数分别为21和3, 典型物种也不完全相同(表4, 表5)。

尽管存在上述差异, 但相同响应模式的功能型仍然具有一些共同特征。增加型响应模式的功能型(如NFW-PRT-(1)、F-PRT-(1)、F-PRT-(4)、W-PRT-(1)、W-PRT-(4)和FW-PRT-(1))都具有植株矮小、叶干质量较低、比叶面积较大等典型的避牧或耐牧性状(表4, 表5), 与Díaz和Cabido (2001)、Louault等(2005)、臧岳铭等(2009)和Zhu等(2012)的研究结果类似。其性状种群数量的增加并不能抵消刈割引起的生产力下降。该功能型包含的物种主要为低矮耐牧的双子叶杂类草, 如疏齿银莲花(*Anemone obtusiloba*)、雪白委陵菜(*Potentilla nivea*)、矮火绒草(*Leontopodium nanum*)和棉毛茛(*Ranunculus membranaceus*)等(表5)。

减少型响应模式的3个作用功能型NFW-PRT-(2)、F-PRT-(3)和FW-PRT-(2), 均具有植株高大、叶干质量高、比叶面积低等特征(表4, 表5)。由于植株高大, 光竞争能力强, 在不刈割群落中占优势(表4)。Louault等(2005)的研究也显示, 放牧减轻时植物具有叶干质量高、比叶面积低的性状响应。这类作用功能型包含的物种数较少, 分别为8、3和5, 多以施肥后性状趋同性增加的高大禾本科植物垂穗披碱草和阔叶双子叶植物美丽凤毛菊(*Saussurea superba*)等为代表性物种, 其性状种群数与地上净初级生产力呈正相关(表4, 表5)。在本实验样地的其他研究(周晓松等, 2011; 李晓刚等, 2011)表明, 施肥能使高大的禾本科植物及阔叶双子叶植物的重要值显著增加, 促进补偿生长, 但由于光资源获得性减少, 物种多样性下降。因此, 尽管施肥有提高该功能型性状种群数量的作用, 但仍不足以抵消刈割引起的生产力降低。本研究中属于减少型的响应功能型还有F-PRT-(2)、W-PRT-(2)和W-PRT-(5), 也多以植株高大、叶干质量高、比叶面积低为特征(表4, 表5), 与其他研究结果(Louault *et al.*, 2005; Zhu *et al.*, 2012)相同。

另外, 单峰型响应模式的功能型NFW-PRT-(3)和W-PRT-(3)具有叶片全缘、矮小或中等高度、中等叶干质量、比叶面积低等特征(表4, 表5), 具有一定的避牧和耐牧性。该功能型仅出现在NFW和

W群落中, 其典型物种在NFW-PRT-(3)为垂穗披碱草、矮嵩草、落草和粗喙藁草, 在W-PRT-(3)为麻花苧(*Gentiana straminea*)、圆萼摩苓草(*Morina chinensis*)、甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*)和黄花棘豆(*Oxytropis ochrocephala*) (表4), 均为生产性物种。在无养分供应时, 其性状值均处于中等或偏低状态, 重度刈割后性状种群数量明显下降(表4, 表5)。

综上所述, 本研究基于简单易测的植物功能性状, 采用数值分析筛选出不同土壤资源条件下群落对模拟放牧发生响应的最优响应性状集和响应功能型, 确定了其中对净初级生产力变化具有较强解释能力的4个作用功能型, 为准确地预测高寒草甸生态系统对放牧扰动的响应及其功能变化奠定了基础。最优性状的构建模式主要受环境筛的影响。作用功能型与全部响应功能型的重叠度仅为20%, 大部分响应功能型并不能用于解释生产力的变化。本文采用的研究方法对于揭示草地生态系统对各种土地利用策略和管理制度的响应和功能变化具有借鉴意义。

**基金项目** 国家自然科学基金(31070382)。

**致谢** 野外工作得到中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站的支持。李晓刚、许曼丽、王海东、关百盈、李艳、吕美强、陈超等在野外数据采集集中给予了大力帮助, 特致谢忱!

#### 参考文献

- Cadotte MW, Cavender-Bares J, Tilman D, Oakley TH (2009). Using phylogenetic, functional and trait diversity to understand patterns of plant community productivity. *PLoS ONE*, 4, e5695.
- Canadell JG, Pataki D, Pitelka L (2007). *Terrestrial Ecosystems in a Changing World*. Springer-Verlag, New York.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H (2003). A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Connell JH (1980). Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35, 131–138.
- Díaz S, Cabido M (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8, 463–474.
- Díaz S, Cabido M (2001). Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in*

- Ecology & Evolution*, 16, 646–655.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K, Cabido M, Cornelissen JHC, Jalili A, Montserrat-Martí G, Grime JP, Zarrinkamar F, Asri Y, Band SR, Basconcelo S, Castro-Díez P, Funes G, Hamzehee B, Khoshnevi M, Pérez-Harguindeguy N, Pérez-Rontomé MC, Shirvany FA, Vendramini F, Yazdani S, Abbas-Azimi R, Bogaard A, Boustani S, Charles M, Dehghan M, de Torres-Espuny L, Falczuk V, Guerrero-Campo J, Hynd A, Jones G, Kowsary E, Kazemi-Saeed F, Maestro-Martínez M, Romo-Díez A, Shaw S, Siavash B, Villar-Salvador P, Zak MR (2004). The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, 38, 497–508.
- Diamond, JM (1975). Assembly of species communities. In: Cody ML, Diamond JM eds. *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, USA. 342–444.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Gao Y, Wang DL, Ba L, Bai YG, Liu B (2008). Interactions between herbivory and resource availability on grazing tolerance of *Leymus chinensis*. *Environmental and Experimental Botany*, 63, 113–122.
- Grime JP (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17, 255–260.
- Grime JP, Thompson K, Hunt R, Hodgson JG, Cornelissen JHC, Rorison IH, Hendry GAF, Ashenden TW, Askew AP, Band SR, Booth RE, Bossard CC, Campbell BD, Cooper JEL, Davison AW, Gupta PL, Hall W, Hand DW, Hannah MA, Hillier SH, Hodgkinson DJ, Jalili A, Liu Z, Mackey JML, Matthews N, Mowforth MA, Neal AM, Reader RJ, Reiling K, Ross-Fraser W, Spencer RE, Sutton F, Tasker DE, Thorpe PC, Whitehouse J (1997). Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, 79, 259–281.
- Hillebrand H, Matthiessen B (2009). Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional biodiversity research. *Ecology Letters*, 12, 1405–1419.
- Hooper DU, Chapin FS III, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 75, 3–35.
- Li XG, Zhu ZH, Zhou XS, Yuan FR, Fan RJ, Xu ML (2011). Effects of clipping, fertilizing and watering on the relationship between species diversity, functional diversity and primary productivity in alpine meadow of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 35, 1136–1147. (in Chinese with English abstract) [李晓刚, 朱志红, 周晓松, 袁芙蓉, 樊瑞俭, 许曼丽 (2011). 刈割、施肥和浇水对高寒草甸物种多样性、功能多样性与初级生产力关系的影响. *植物生态学报*, 35, 1136–1147.]
- Li YN, Wang QX, Gu S, Fu YL, Du MY, Zhao L, Zhao XQ, Yu GR (2004). Integrated monitoring of alpine vegetation types and its primary production. *Acta Geographica Sinica*, 59, 40–48. (in Chinese with English abstract) [李英年, 王勤学, 古松, 伏玉玲, 杜明远, 赵亮, 赵新全, 于贵瑞 (2004). 高寒植被类型及其植物生产力的监测. *地理学报*, 59, 40–48.]
- Louault F, Pillar VD, Aufrère J, Garnier E, Soussana JF (2005). Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science*, 16, 151–160.
- Mokany K, Ash J, Roxburgh S (2008). Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology*, 96, 884–893.
- Pacala SW, Tilman D (1994). Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *The American Naturalist*, 143, 222–257.
- Parsons RF (1968). The significance of growth-rate comparisons for plant ecology. *The American Naturalist*, 102, 595–597.
- Pausas JG, Lavorel S (2003). A hierarchical deductive approach for functional types in disturbed ecosystems. *Journal of Vegetation Science*, 14, 409–416.
- Pillar VD (1999). On the identification of optimal plant functional types. *Journal of Vegetation Science*, 10, 631–640.
- Pillar VD, Duarte LS, Sosinski EE, Joner F (2009). Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science*, 20, 334–348.
- Pillar VD, Orlóci L (1993). Taxonomy and perception in vegetation analysis. *Coenoses*, 8, 53–66.
- Pillar VD, Sosinski Jr EE (2003). An improved method for searching plant functional types by numerical analysis. *Journal of Vegetation Science*, 14, 323–332.
- Suding KN, Lavorel S, Chapin III FS, Cornelissen JHC, Díaz S,

- Garnier E, Goldberg D, Hooper DU, Jackson ST, Navas ML (2008). Scaling environmental change through the community-level: a trait-based response-and-effect framework for plants. *Global Change Biology*, 14, 1125–1140.
- Wacker L, Baudois O, Eichenberger-Glinz S, Schmid B (2009). Diversity effects in early- and mid-successional species pools along a nitrogen gradient. *Ecology*, 90, 637–648.
- Weiher E, Keddy PA (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 74, 159–164.
- Wilson JB (2007). Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: limiting similarity lives! A reply to grime. *Journal of Vegetation Science*, 18, 451–452.
- Wright JP, Jones CG (2004). Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology*, 85, 2071–2081.
- Zang YM, Zhu ZH, Li YN, Wang WJ, Xi B (2009). Effects of species diversity and functional diversity on primary productivity of alpine meadow. *Chinese Journal of Ecology*, 28, 999–1005. (in Chinese with English abstract)
- [臧岳铭, 朱志红, 李英年, 王文娟, 席博 (2009). 高寒矮嵩草草甸物种多样性与功能多样性对初级生产力的影响. *生态学杂志*, 28, 999–1005.]
- Zhao XQ (2009). *Global Change and Ecological System in Alpine Meadow*. Science Press, Beijing. 78. (in Chinese)
- [赵新全 (2009). 高寒草甸生态系统与全球变化. 科学出版社, 北京. 78.]
- Zhou XS, Zhu ZH, Li YN, Yuan FR, Fan RJ (2011). Community compensatory mechanism under clipping, fertilizing and watering treatment in alpine meadow. *Journal of Lanzhou University (Natural Sciences)*, 47, 50–57. (in Chinese with English abstract)
- [周晓松, 朱志红, 李英年, 袁芙蓉, 樊瑞俭 (2011). 刈割、施肥和浇水处理下高寒矮嵩草草甸补偿机制. *兰州大学学报(自然科学版)*, 47, 50–57.]
- Zhu ZH, Wang XA, Li YN, Wang G, Guo H (2012). Predicting plant traits and functional types response to grazing in an alpine shrub meadow on the Qinghai-Tibet Plateau. *Sciences China-Earth Sciences*, 55, 837–851.

责任编辑: 石培礼 责任编辑: 王 葳