

# 内蒙古锦鸡儿属植物地理替代分布种的功能性状沿环境梯度的变化

罗源林<sup>1</sup> 马文红<sup>1,2\*</sup> 张芯毓<sup>1</sup> 苏 闯<sup>1</sup> 史亚博<sup>1</sup> 赵利清<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>内蒙古大学生态与环境学院, 呼和浩特 010021; <sup>2</sup>内蒙古大学蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室, 呼和浩特 010021

**摘 要** 锦鸡儿属(*Caragana*)植物是蒙古高原干旱生态系统的重要组成成分, 沿着环境梯度形成了极为明显的地理替代分布。为了检验这些替代分布种对气候和土壤环境变化的适应性, 该研究在内蒙古地区选择了41个样地、9种锦鸡儿属植物, 测定了这些植物的株高(*h*)、叶性状(叶干物质含量(LDMC)、比叶面积(SLA)、叶面积(LA)、叶片氮含量(LNC)、叶片磷含量(LPC)和氮磷比(N:P))和茎性状(茎组织密度(STD)), 分析了不同功能性状之间及功能性状与气候和土壤特征之间的关系。结果表明: 9种植物的功能性状沿着气候梯度呈现出明显的变化趋势, 干燥度指数解释了大部分功能性状29%以上的变异(N:P除外), 随着干旱程度增强, 植物的*h*、SLA、LA、LNC和LPC降低, 而LDMC和STD增加。土壤氮含量也在一定程度上影响植物的功能性状, 尤其是反映植物竞争光 and 空间等资源的重要性状(*h*)以及反映植物生长速率的关键性状(SLA、LNC和STD), 都与土壤氮供应能力显著相关。而土壤pH对锦鸡儿属植物的性状解释度较低。整体上, 在属水平上植物功能性状之间具有较强的共变关系, 但在种水平上, 分布最广的柠条锦鸡儿(*C. korshinskii*)和小叶锦鸡儿(*C. microphylla*)具有较强的性状共变关系, 其他分布范围较小物种功能性状间的共变关系相对较弱。这一结果意味着植物功能性状在属内的变化对气候和土壤环境变化产生一定的适应, 有助于预测全球变化背景下群落结构以及功能多样性的变化。分布范围较小的植物种内功能性状间的共变关系微弱, 意味着植物经济谱理论不一定适合在局域尺度上解释植物在个体水平上对资源的利用和对环境变化的适应策略。

**关键词** 植物功能性状; 性状共变关系; 干燥度指数; 土壤氮含量; 锦鸡儿属植物

罗源林, 马文红, 张芯毓, 苏闯, 史亚博, 赵利清 (2022). 内蒙古锦鸡儿属植物地理替代分布种的功能性状沿环境梯度的变化. 植物生态学报, 46, 1364-1375. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0491

## Variation of functional traits of alternative distribution of *Caragana* species along environmental gradients in Nei Mongol, China

LUO Yuan-Lin<sup>1</sup>, MA Wen-Hong<sup>1,2\*</sup>, ZHANG Xin-Yu<sup>1</sup>, SU Chuang<sup>1</sup>, SHI Ya-Bo<sup>1</sup>, and ZHAO Li-Qing<sup>1,2</sup>

<sup>1</sup>School of Ecology and Environment, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China; and <sup>2</sup>Key Laboratory of Ecology and Resource Use of Mongolian Plateau, Ministry of Education, Inner Mongolia University, Hohhot 010021, China

### Abstract

**Aims** Trait-trait relationships and trait-environment relationships are critical for understanding species distribution, community assembly and plant strategy to environmental change. *Caragana* species distribute widely in arid Mongolia Plateau, and shape the alternative distribution along the environmental gradients. To understand the plant strategies to climate and soil, the trait-trait relationships and trait-environmental relationships were documented for *Caragana* species in Nei Mongol region.

**Methods** We measured eight morphological and chemical traits from nine *Caragana* species distributed across 41 sites in Nei Mongol, including plant height (*h*), leaf dry matter content (LDMC), specific leaf area (SLA), stem tissue density (STD), leaf area (LA), leaf nitrogen content (LNC), leaf phosphorus content (LPC), and leaf nitrogen to phosphorus ratio (N:P). We tested the trait-trait relationships between species and within species, and explored their relationships with aridity, soil nitrogen content and pH at the genus levels.

**Important findings** We found that the aridity index explained more than 29% of the variation in most functional traits (except N:P), with *h*, SLA, LA, LNC, and LPC decreased, while LDMC and STD increased with increasing

收稿日期Received: 2021-12-27 接受日期Accepted: 2022-06-23

基金项目: 国家科技基础性工作专项(2015FY1103003)、中国科学院战略性先导科技专项(A类)(XDA26010101)和内蒙古自治区科技重大专项(2021ZD0011)。Supported by the Special Foundation for National Science and Technology Basic Research Program of China (2015FY1103003), the Strategic Priority Research Program of Chinese Academy of Sciences (XDA26010101), and the Science and Technology Major Project of Inner Mongolia (2021ZD0011).

\* 通信作者Corresponding author (whma@imu.edu.cn)

drought. *h*, SLA, LDMC, STD and LNC were also affected by soil total nitrogen content. However, soil pH explained less for *Caragana* traits. The synchronous correlations or trade-offs among different functional traits were stronger at the genus level, while the trait-trait relationships within species were weak. There was a consistent increase in *h*, SLA, LA, LNC and LPC, but a decrease in LDMC and STD to declined aridity. We only observed significant correlations at the within-species level for *C. korshinskii* and *C. microphylla*, which were the most widely distributed. Plants with smaller distribution range have weak intraspecific covariation relationships among functional traits, which indicated that the plant economic spectrum theory is not necessarily suitable to explain the utilization of resources and the adaptation strategies of plants to environmental changes at the local scale at the individual level.

**Key words** plant functional trait; trait covariation relationship; aridity index; soil nitrogen content; *Caragana* species

Luo YL, Ma WH, Zhang XY, Su C, Shi YB, Zhao LQ (2022). Variation of functional traits of alternative distribution of *Caragana* species along environmental gradients in Nei Mongol, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 46, 1364-1375. DOI: 10.17521/cjpe.2021.0491

植物功能性状通常是指植物在个体水平上(从细胞到植物整体)所表现出来的特征, 包括形态结构性状、化学性状、生理生态性状、繁殖性状等(Violle *et al.*, 2007)。研究功能性状之间的关系或性状-环境关系是预测环境变化对植物、植物群落构建以及生态系统功能的影响的重要基础(Liu *et al.*, 2017)。

植物的功能性状是多样的, 每种功能性状可以用多个性状指标来度量, 例如叶结构性状可以用比叶面积(SLA)、叶面积(LA)、叶干物质含量(LDMC)等指标来度量, 化学性状可以用叶片氮含量(LNC)、叶片磷含量(LPC)来度量。性状或性状指标之间通常存在共变关系(He *et al.*, 2020), 尤其是与资源获取和生长速率相关的特征之间(Laughlin *et al.*, 2017), 例如, SLA、LA、LNC表征了植物对光能的捕获能力和同化CO<sub>2</sub>的能力, 与植物光合作用和生长速率关系密切, 彼此之间常表现为正相关关系, 但与叶寿命之间呈负相关关系(Wright *et al.*, 2004; Bowsher *et al.*, 2016; Bruelheide *et al.*, 2018; Jardine *et al.*, 2020)。这种共变关系反映了因环境压力或资源供应的限制, 植物在生长、繁殖过程中对资源“投资”与“回报”之间存在权衡(Grime, 1977; Stearns, 1989; Westoby, 1998; Wright *et al.*, 2004), 是植物在长期演化过程中形成的进化或生理上的适应策略。

尽管这种权衡被认为广泛存在, 但以往的研究主要是基于不同科、不同生活型或不同生态系统的物种间的功能性状关系得到的(Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; Freschet *et al.*, 2010; Bowsher *et al.*, 2016; Jardine *et al.*, 2020)。很少有研究检验相同植物分类学等级(如科或属)内不同物种的生活策略

是否存在类似的权衡关系。分类是研究植物的基本方法, 其中种作为分类的基本单位, 根据亲缘关系共同性较多的若干种归纳成属。同属内的一些物种在形态结构和生理生态特征以及亲缘关系上十分相近, 且分布在不同的环境或区域中, 在空间上相互替代, 形成地理替代分布(Korall & Pryer, 2014)。这些植物的功能性状是否在属水平或种内存在共变关系以及沿着环境梯度具有怎样的变化, 目前研究还很少。以往研究表明, 植物功能性状之间的共变依赖于尺度, 在更大尺度或更高的分类学等级上表现出的强相关关系在更低的分类学等级上(如属内或种内)会减弱, 甚至出现相反的关系(Anderegg *et al.*, 2018)。因为植物在更低的分类学等级上, 物种个体通常具有较强的表型可塑性(Sultan, 2000; Albert *et al.*, 2010), 导致植物功能性状随着局域尺度微环境改变而变化, 因而影响性状受进化或生理机制调控的权衡。但目前这方面的证据还较少, 需要更多属内或种内的研究。

植物生活在环境中, 其功能性状通常与植物在长期进化中与环境的适应性有关(Wilson *et al.*, 1999; Ordoñez *et al.*, 2009)。环境对不同物种的选择和过滤作用决定了植物功能性状沿着环境梯度呈现出可预测的、有方向的变化(Yang *et al.*, 2019)。例如, 在资源供应丰富的环境中, 植物一般具有较高的SLA、较低的LDMC, 而在资源贫瘠的环境中, 植物的SLA较低而LDMC较高(Wilson *et al.*, 1999; 刘晓娟和马克平, 2015)。很多大尺度(包含不同科、生活型或生态系统的物种)的植物功能性状研究发现, 降水量、温度、海拔以及土壤养分含量都对植物功能性状有较好的预测性(Ordoñez *et al.*, 2009; Bruelheide

*et al.*, 2018; Yang *et al.*, 2019; Kemppinen *et al.*, 2021)。但这类研究大多是基于物种的平均功能性状, 没有考虑种内变异带来的影响。尽管植物功能性状的种内变异通常小于种间变异, 但个体间的差异仍然会影响植物性状-环境关系, 导致在种或属水平上的功能性状-环境关系减弱或不同于大尺度上的关系(Anderegg *et al.*, 2018)。例如, 对同一物种的研究发现, 土壤养分含量对种内植物叶片性状的影响强于气候(Ordoñez *et al.*, 2009); 对不同物种的研究则显示, 气候因子对植物SLA的解释率大于土壤养分含量(Liu *et al.*, 2017)。因此, 在属和种水平上研究并理解植物性状-性状关系和性状-环境关系, 能够帮助我们更好地理解植物功能性状对环境的响应。

锦鸡儿属(*Caragana*)植物在内蒙古沿着水热梯度形成了空间替代分布(Zhou *et al.*, 1996), 且不同种在生理和叶结构特征上形成了多种适应环境变化的机制(Xie *et al.*, 2014)。锦鸡儿属植物作为木本植物, 木质部的功能性状(如茎组织密度(STD))也是植物对环境适应的重要策略(Preston *et al.*, 2006)。本研究选择在蒙古高原呈明显替代性分布的9种锦鸡儿属植物作为研究对象, 通过广泛采样和测量功能性状, 探讨这些植物各功能性状与气候干燥度和土壤因子之间的关系, 以及在属内和种内各功能性状是否存在相似的共变关系。

## 1 材料和方法

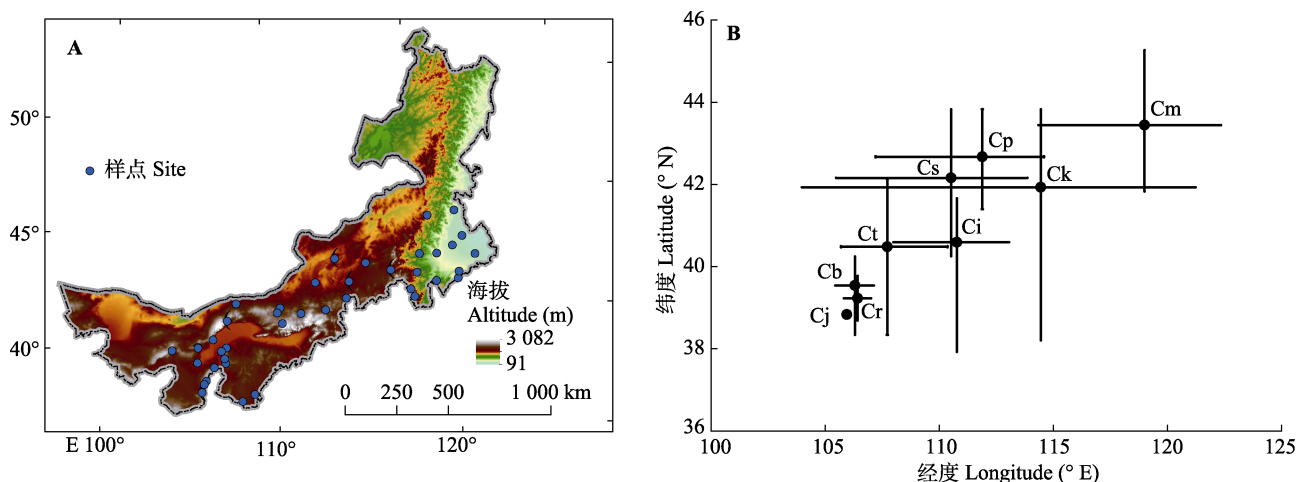
### 1.1 研究区概况

内蒙古自治区地处欧亚大陆腹地, 自东北向西南延伸, 东西直线距离2 400 km, 南北跨度约1 700 km, 地貌类型多样, 有山地、丘陵、高平原和平原。本研究区从东部大兴安岭低山丘陵区, 到中部草原区, 向西延伸至荒漠区, 覆盖的地理范围为37.92°–45.27° N, 103.98°–122.35° E, 海拔186–3 472 m。研究区以温带大陆性气候为主, 年平均气温从东北到西南递增, 约为–1.37–9.48 °C, 年降水量从西南到东北递增, 约为97–483 mm。本区的灌丛群落分布范围广, 生境类型多样, 从东部的大兴安岭南部山地, 经中部广阔的沙地、草原, 到西部荒漠区的贺兰山均有生长。

### 1.2 植物调查和功能性状测定

在41个样地(图1A)选择的锦鸡儿属9个种为: 柠条锦鸡儿(*C. korshinskii*)、狭叶锦鸡儿(*C. stenophylla*)、矮脚锦鸡儿(*C. brachypoda*)、荒漠锦鸡儿(*C. roborovskyi*)、毛刺锦鸡儿(*C. tibetica*)、矮锦鸡儿(*C. pygmaea*)、中间锦鸡儿(*C. intermedia*)、小叶锦鸡儿(*C. microphylla*)和鬼箭锦鸡儿(*C. jubata*)(图1B; 表1)。

植物功能性状的测定参考Pérez-Harguindeguy



**图1** 内蒙古锦鸡儿属植物样点分布图(A)和取样地理范围(B)。B中黑色圆点代表经纬度平均值。Cb, 矮脚锦鸡儿; Ci, 中间锦鸡儿; Cj, 鬼箭锦鸡儿; Ck, 柠条锦鸡儿; Cm, 小叶锦鸡儿; Cp, 矮锦鸡儿; Cr, 荒漠锦鸡儿; Cs, 狭叶锦鸡儿; Ct, 毛刺锦鸡儿。  
**Fig. 1** Distribution map of observation sites (A) and geographical range of observation sites (B) of *Caragana* species in Nei Mongol. Black solid points in B represent the average latitude and longitude of the site locations of different species of *Caragana* species. Cb, *C. brachypoda*; Ci, *C. intermedia*; Cj, *C. jubata*; Ck, *C. korshinskii*; Cm, *C. microphylla*; Cp, *C. pygmaea*; Cr, *C. roborovskyi*; Cs, *C. stenophylla*; Ct, *C. tibetica*.

表1 内蒙古锦鸡儿属物种列表

Table 1 *Caragana* species in Nei Mongol, China

物种 Species	干燥度指数范围 Aridity index range	土壤氮含量范围 Soil nitrogen content range ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	土壤pH范围 Soil pH range	样点数 Sample number
矮脚锦鸡儿 <i>C. brachypoda</i>	0.17–0.33	0.2–0.5	8.49–8.90	5
毛刺锦鸡儿 <i>C. tibetica</i>	0.25–0.43	0.3–3.2	8.55–8.86	4
荒漠锦鸡儿 <i>C. roborovskyi</i>	0.31–0.45	0.7–3.7	8.07–8.78	2
矮锦鸡儿 <i>C. pygmaea</i>	0.30–0.49	0.3–0.3	8.69–8.87	3
柠条锦鸡儿 <i>C. korshinskii</i>	0.15–0.75	0.2–1.3	8.01–9.12	12
狭叶锦鸡儿 <i>C. stenophylla</i>	0.22–0.69	0.5–1.2	8.54–8.57	4
中间锦鸡儿 <i>C. intermedia</i>	0.30–0.59	0.3–3.0	8.62–8.87	5
小叶锦鸡儿 <i>C. microphylla</i>	0.52–0.75	0.3–4.4	6.39–8.57	10
鬼箭锦鸡儿 <i>C. jubata</i>	0.88	6.3	7.17	1

等(2013)。在每个样地, 随机选取3–5株长势良好、未被遮阴的植物个体进行测定和采样。首先在野外测量植株从最高点到地面之间的垂直自然距离作为植株的株高( $h$ , cm), 再从每株个体上采集10–15片完全展开、健康、完整的成熟叶片(对于叶片较小的植物, 从每株植物个体上另外采集了>3 g干质量的叶片), 用湿纸巾将叶片包裹后装进塑封袋, 装袋时排除袋子中的空气再将其密封, 从而提高 $\text{CO}_2$ 的浓度和空气湿度, 以减少叶片水分的流失, 然后将其放入便携简易冷藏箱贮存。将叶片带回室内后, 吸掉多余水分, 使用佳能Lide 120扫描仪(Lide 120, Canon, Tokyo, Japan)获得叶片图像后用Adobe Photoshop CS6计算得到每片复叶(包含叶柄)的叶面积, 复叶叶面积除以叶片数得到每片小叶面积( $\text{LA}$ ,  $\text{cm}^2$ )。测量叶面积后的叶片用千分之一天平称鲜质量, 之后于 $65^\circ\text{C}$ 烘干至少24 h至恒质量, 用千分之一天平称量干质量( $\text{LM}$ )。SLA ( $\text{cm}^2\cdot\text{g}^{-1}$ ) =  $\text{LA}/\text{LM}$ ; LDMC = 叶片干质量( $\text{g}$ )/叶片鲜质量( $\text{g}$ )。烘干的叶片粉碎后用于植物化学属性(氮( $\text{N}$ )、磷( $\text{P}$ )含量)的测定。烘干的叶片样品用高速万能粉碎机粉碎过60目筛, 用元素分析仪(vario EL III, Elementar, Hanau, Germany)测定LNC ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ ); 使用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICAP-6300, Thermo Fisher, Waltham, USA)测定LPC ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )。叶化学属性的测定由中国科学院植物研究所分析测试中心完成。由于灌木植物的木质部多分枝, 在距地面10 cm处截断, 获取10 cm左右的一截茎秆, 放入塑封袋, 带回室内后用排水法测定茎体积( $V$ ), 在 $65^\circ\text{C}$ 烘干至恒质量后称量, 测得茎干质量( $m$ ), 进而计算出STD ( $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$ ) =  $m/V$ 。

### 1.3 环境数据

#### 1.3.1 土壤取样和室内分析

选择群落内部物种组成、群落结构和生境相对均匀且群落面积充足、地势相对平缓的样地。每个样地设置3个 $5\text{ m}\times 5\text{ m}$ 的样方, 样方边缘两两之间的距离不小于5 m, 不超过50 m。在各样地中心位置使用手持式GPS测定经纬度。

选取样方一条对角线两端及样方中心共3个点, 去除未分解及半分解凋落物层, 用土钻采集0–20 cm深度土壤样品, 将每个样方的土壤样品混合均匀后取1/4装入塑封袋, 带回实验室, 土壤自然风干后, 用2 mm筛除去根系和砾石, 取部分样品进一步去除较细的根系并粉碎后, 用元素分析仪(vario MACRO cube, Elementar, Hanau, Germany)测定土壤全N含量; 一部分风干土壤用METTLER TOLEDO台式pH计(Fe20-K, METTLER TOLEDO, Zurich, Switzerland)测定土壤酸碱度(水:土质量比为2.5:1)。

#### 1.3.2 气候数据获取

气候数据来自WorldClim网站(Fick & Hijmans, 2017), 采用干燥度指数(年降水量/年潜在蒸散量)来表示环境的湿润状况, 数值越小表示越干旱。

#### 1.3.3 数据分析

采用多元线性回归分析气候、土壤因子与植物功能性状的关系及不同环境变量对植物功能性状的影响程度。采用最小二乘法(OLS)对各功能性状和环境因子进行回归分析, 探讨各功能性状随环境因子的变化。根据多元线性回归结果, 采用残差回归的方法分析功能性状与具有解释率的土壤因子之间的关系, 即使用功能性状数据与干燥度指数进行简

单线性回归后,使用剔除了干燥度影响的残差与土壤因子进行简单线性回归与非线性回归,保留拟合效果最好的模型。为了解不同功能性状的共变关系,将原始功能性状数据以10为底进行对数转换,然后采用标准主轴回归法(SMA)进行分析。为了探讨功能性状之间的共变关系是否与植物在种内和种间的变异程度有关,计算了变异系数(CV) = 标准差/平均值×100%。其中,种内变异使用各物种所有个体的性状实测值计算,种间变异使用每个物种的平均性状值计算。

所有数据分析和制图均在R 4.0.3软件中完成。

2 结果

2.1 功能性状和环境之间的关系

多元线性回归结果(表2)表明,在属水平上,气候因子是影响锦鸡儿属功能性状的关键因素,干燥度指数对各功能性状的影响程度均大于土壤因子。干燥度指数解释了锦鸡儿属性状变异的8.42%–67.39%,除对叶片N:P没有显著影响外,对其余7个性状的影响均显著,解释率达到29%以上,其中,对LA的解释率高达67.39%。土壤N含量对*h*、LDMC、SLA、STD、LNC具有显著影响,解释率在8.71%–23.21%之间,对LA、LPC和N:P没有显著影响。土壤pH对锦鸡儿属植物的8个性状均无显著影响。

锦鸡儿属植物功能性状随着干燥度指数和土壤N含量的变化大多具有一定的趋势(图2,图3),随着干燥度指数增大(湿润程度增大),锦鸡儿属*h*、SLA、LA、LNC和LPC均显著增大,LDMC和STD显著减小。由于干燥度指数与土壤N含量之间具有较强的

相关关系,使用剔除了干燥度指数影响的性状值残差与土壤N含量做回归分析,结果(图3)显示,在土壤N含量较高的地方,锦鸡儿属植物具有更高的LDMC ( $p < 0.05$ ,  $R^2 = 0.18$ )和STD ( $p < 0.05$ ,  $R^2 = 0.18$ ),出乎意料的是*h* ( $p < 0.05$ ,  $R^2 = 0.23$ )、SLA ( $p < 0.05$ ,  $R^2 = 0.11$ )和LNC ( $p < 0.05$ ,  $R^2 = 0.35$ )较低。

2.2 功能性状的共变关系

结果表明,在属水平上,锦鸡儿属植物的各叶经济谱性状、*h*以及STD彼此之间存在较强的关系(表3),除了*h*-N:P、STD-N:P共变关系不显著外,其余23对性状共变关系均显著, $R^2$ 介于0.03–0.59之间,其中LDMC与SLA之间的权衡关系最为显著( $R^2 = 0.59$ )。在种内性状关系上,地理分布最广的柠条锦鸡儿(图1B)的25组性状共变关系均显著, $R^2$ 介于0.13–0.84之间,性状共变关系与在属水平上表现的关系一致(表3),例如,在属水平上和柠条锦鸡儿种内,随着*h*增大,LDMC均显著减小,SLA均显著增大。地理分布范围仅次于柠条锦鸡儿的小叶锦鸡儿(图1B)有16组性状共变关系显著, $R^2$ 介于0.11–0.72之间,性状共变关系也与在属水平上表现的关系一致(表3);其余7个物种的功能性状间的关系则相对较弱,且大多数功能性状之间的关系并不显著(图4),其中只在一个样点出现的鬼箭锦鸡儿性状间的关系均不显著;而矮锦鸡儿*h*-LDMC显著正相关,荒漠锦鸡儿*h*-SLA、*h*-LNC、LA-LNC显著负相关,LDMC-LNC显著正相关,这些在种内的性状关系与在属水平上观察到的相反(表3)。通过计算功能性状在种内和种间的变异系数(表4)发现,*h* (46.11%, 70.54%)、LDMC (20.42%, 20.55%)、LA (26.49%,

表2 内蒙古锦鸡儿属植物功能性状变异来源

Table 2 Source of variation in plant function traits for *Caragana* species in Nei Mongol, China

变异来源 Source of variation	<i>h</i>		LDMC		SLA		STD		LA		LNC		LPC		N:P	
	<i>F</i>	SS%	<i>F</i>	SS%	<i>F</i>	SS%	<i>F</i>	SS%	<i>F</i>	SS%	<i>F</i>	SS%	<i>F</i>	SS%	<i>F</i>	SS%
AI	24.70	31.06***	32.72	40.80***	21.57	33.68***	16.61	29.76***	87.13	67.39***	20.45	31.80***	16.69	34.89***	2.77	8.42
SN	15.70	19.74***	6.99	8.71*	5.61	8.76*	8.41	15.07**	0.26	0.20	14.93	23.21***	0.82	1.72	1.17	3.54
SpH	0.00	0.00	2.26	2.81	0.26	0.40	0.87	1.56	0.20	0.15	0.32	0.50	0.24	0.51	0.00	0.00
AI × SN	1.10	1.38	2.21	2.76	0.38	0.60	0.32	0.57	7.74	5.99**	2.49	3.87	0.63	1.32	0.03	0.08
AI × SpH	1.17	1.47	1.38	1.72	2.52	3.94	0.04	0.07	0.79	0.61	0.07	0.11	1.18	2.48	3.25	9.85
SN × SpH	0.28	0.35	0.01	0.02	0.18	0.28	0.39	0.70	0.60	0.46	0.25	0.39	0.17	0.35	0.01	0.03
AI × SN × SpH	4.59	5.77*	2.62	3.27	1.54	2.40	0.18	0.32	0.58	0.45	0.81	1.25	0.09	0.20	0.73	2.20

各性状的解释变量按照表中顺序依次输入模型中。AI, 干燥度指数; *h*, 株高; LA, 叶面积; LDMC, 叶干物质含量; LNC, 叶片氮含量; LPC, 叶片磷含量; N:P, 叶片氮磷比; SLA, 比叶面积; SN, 土壤氮含量; SpH, 土壤酸碱度; STD, 茎组织密度。SS%, 变量解释率。\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ 。Explanatory terms are listed in the order of their entry into the models. AI, aridity index; *h*, height; LA, leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; N:P, leaf nitrogen content to phosphorus content ratio; SLA, specific leaf area; SN, soil nitrogen content; SpH, soil pH; STD, stem tissue density. SS%, percentage of variation explained. \*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ .

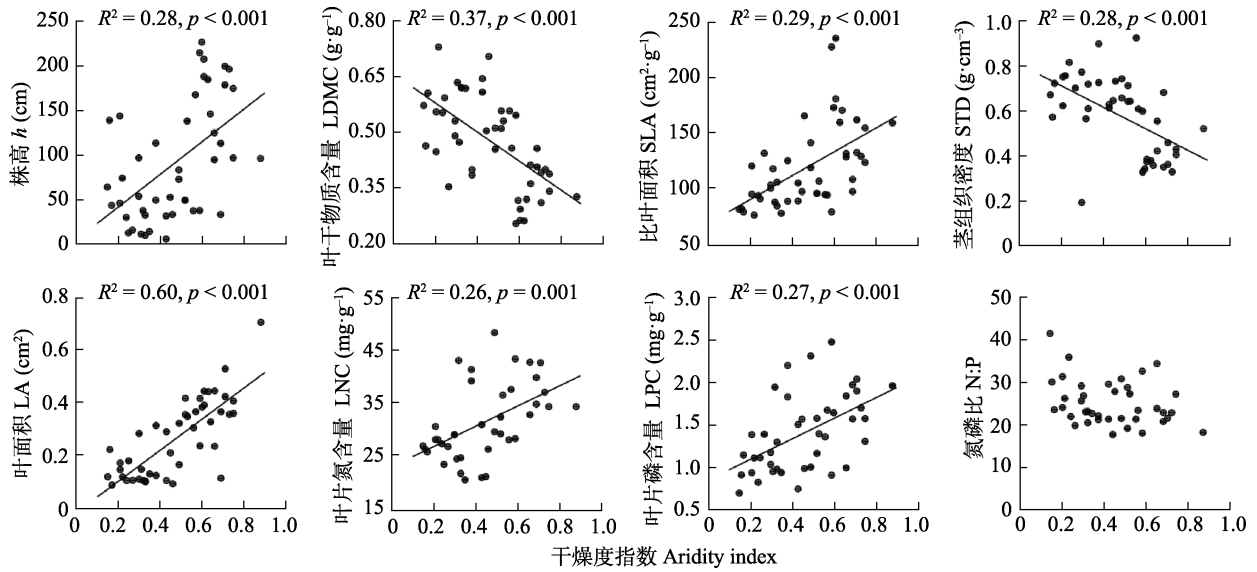


图2 内蒙古锦鸡儿属植物功能性状与干燥度指数的关系。

**Fig. 2** Relationships between functional traits of *Caragana* species and aridity index in Nei Mongol, China. *h*, height; *LA*, leaf area; *LDMC*, leaf dry matter content; *LNC*, leaf nitrogen content; *LPC*, leaf phosphorus content; *N:P*, leaf nitrogen content to phosphorus content ratio; *SLA*, specific leaf area; *STD*, stem tissue density.

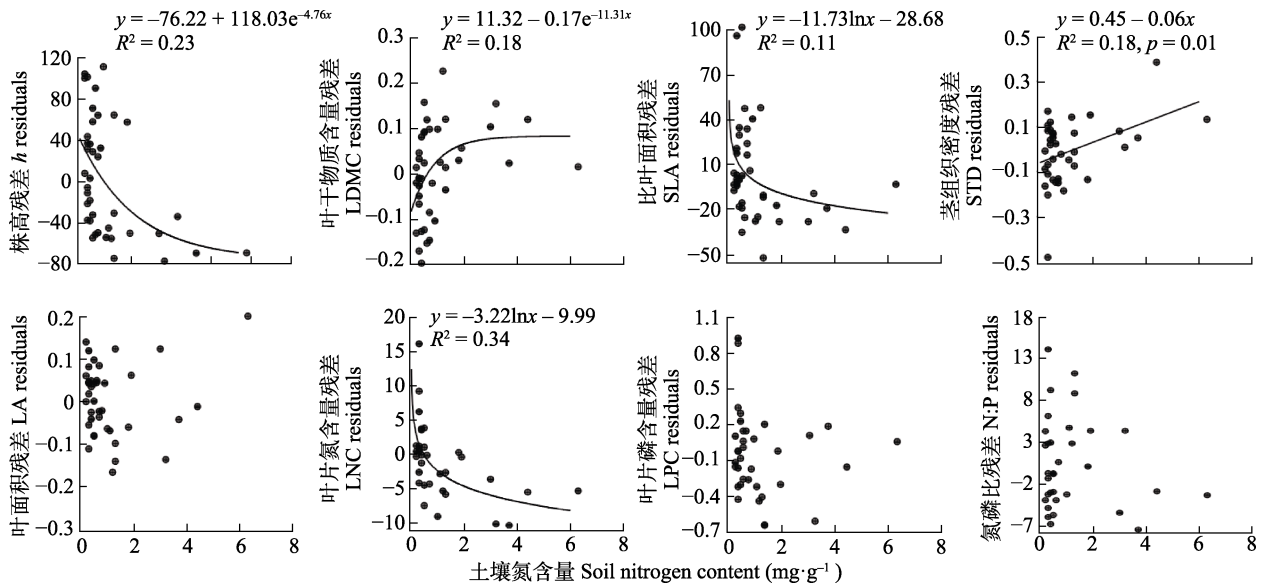


图3 内蒙古锦鸡儿属植物功能性状与土壤氮含量的关系。

**Fig. 3** Relationships between functional traits of *Caragana* species and soil nitrogen content in Nei Mongol. *h*, height; *LA*, leaf area; *LDMC*, leaf dry matter content; *LNC*, leaf nitrogen content; *LPC*, leaf phosphorus content; *N:P*, leaf nitrogen content to phosphorus content ratio; *SLA*, specific leaf area; *STD*, stem tissue density.

75.46%) 和 *LNC* (14.26%, 19.59%) 这 4 个性状种内变异小于种间变异, *SLA* (25.91%, 21.36%)、*STD* (26.05%, 19.66%)、*LPC* (29.82%, 22.89%) 和 *N:P* (21.19%, 12.72%) 种内变异大于种间变异。

### 3 讨论

#### 3.1 功能性状在环境梯度上的变化

在干旱、半干旱地区, 植物的生长受到水分有

效性的限制(Wei *et al.*, 2011), 为了适应干旱特征, 植物大多发育了适应干旱的形态结构、生理生态等特征(Liu *et al.*, 2017)。例如, 本研究中锦鸡儿属植物在干旱环境中具有较大的 *STD*, 有利于提高水分利用效率并抵御不利环境(刘晓娟和马克平, 2015), 同时通过较小的 *LA* 减少蒸腾作用丢失的水分(England & Attiwill, 2006)。随着干燥度指数增大, 水分对植物的限制减弱, 植物权衡开始偏向“投资”:



表3 内蒙古锦鸡儿属性状间的关系  
Table 3 Correlations of traits for *Caragana* species in Nei Mongol, China

<i>x</i>	<i>y</i>	锦鸡儿属 <i>C. species</i>		矮锦鸡儿 <i>C. pygmaea</i>		矮脚锦鸡儿 <i>C. brachypoda</i>		鬼箭锦鸡儿 <i>C. jubata</i>		荒漠锦鸡儿 <i>C. roborovskii</i>		毛刺锦鸡儿 <i>C. tibetica</i>		柠条锦鸡儿 <i>C. korshinskii</i>		狭叶锦鸡儿 <i>C. stenophylla</i>		小叶锦鸡儿 <i>C. microphylla</i>		中间锦鸡儿 <i>C. intermedia</i>	
		斜率 Slope	截距 Intercept	斜率 Slope	截距 Intercept	斜率 Slope	截距 Intercept	斜率 Slope	截距 Intercept	斜率 Slope	截距 Intercept	斜率 Slope	截距 Intercept	斜率 Slope	截距 Intercept	斜率 Slope	截距 Intercept	斜率 Slope	截距 Intercept	斜率 Slope	截距 Intercept
<i>h</i>	LDMC	-0.31***	0.21	0.61	-1.40	0.50*	-1.03	-0.39	0.29	-0.15**	-0.04	-0.39	0.16	-0.56***	0.80	0.86	-1.66	-0.45***	0.52	-0.26	0.19
	SLA	0.33***	1.45	0.75	0.70	-0.47	2.69	0.70	0.81	-0.18*	2.27	-0.51	2.43	0.69***	0.62	-0.79	3.24	0.54***	1.00	0.23**	1.56
	STD	-0.43***	0.52	-1.40	2.33	0.43	-0.76	-0.49	0.69	0.21	-0.55	-0.23	-0.02	-0.75**	1.29	0.95	-1.74	-0.65***	0.97	-0.83	1.16
	LA	0.64***	-1.83	1.02	-2.71	0.51	-1.75	-0.89	1.60	0.24*	-1.10	0.64*	-1.53	0.98***	-2.64	0.42	-1.66	0.38**	-1.21	0.47	-1.36
	LNC	0.25***	1.06	0.68	0.37	0.19	1.15	0.38	0.77	-0.10**	1.49	0.17	1.16	0.42*	0.65	-0.54	2.41	0.26***	1.04	0.20	1.12
LDMCSLA	LPC	0.37***	-0.55	1.14	-1.76	-0.46	0.72	0.79	-1.27	0.51	-0.65	0.41**	-0.44	0.88***	-1.74	-0.80	1.45	0.36***	-0.55	0.44	-0.71
	N:P	-0.26	1.82	-0.75	2.65	0.45	0.72	-0.60	2.44	-0.55	2.06	-0.33**	1.69	-0.58***	2.64	0.31	0.87	-0.23	1.84	0.38	0.74
	STD	1.32***	0.20	2.23	0.64	-0.85	-0.41	-1.26	-0.90	-0.75	-0.41	-0.49	-0.31	1.33***	0.22	1.11	0.11	1.35***	0.20	3.19	0.55
	LA	-2.07***	-1.39	1.69	-0.34	-1.03	-1.32	-2.27	-1.26	-1.61*	-1.16	-1.51	-1.24	-1.74***	-1.26	0.49	-0.85	-0.83*	-0.78	1.79	-0.06
	LNC	-0.86***	1.21	-1.13	1.18	-0.37	1.31	-0.98	1.05	0.66**	1.51	-0.43	1.24	-0.74***	1.23	-0.64***	1.35	-0.75***	1.27	-0.77	1.27
SLA	LPC	-1.32***	-0.33	-1.88**	-0.43	-0.91*	-0.22	-2.01	-0.69	-3.36	-0.78	-1.04	-0.27	-1.69***	-0.55	-0.94***	-0.11	-1.06**	-0.22	1.69	0.52
	N:P	0.88***	1.67	1.23**	1.77	0.90	1.64	1.54	2.00	3.66	2.21	0.83	1.56	1.04***	1.83	0.37***	1.48	0.68	1.63	-1.46	1.02
	STD	-1.21***	2.22	-1.84	3.57	0.90	-1.94	-0.70	1.26	-0.28	0.36	0.34	-0.89	-1.08***	1.96	1.21	-2.57	-1.13**	2.03	-3.66	6.85
	LNC	0.82***	-0.18	0.91	-0.26	0.39	0.64	0.55	0.33	0.55	0.24	-0.34	1.99	0.59***	0.30	-0.70	2.91	0.69*	0.11	0.89*	-0.26
	LPC	1.25***	-2.42	1.51	-2.81	0.96	-1.87	1.12	-2.18	2.79	-5.58	-0.81	1.53	1.31***	-2.62	-1.03	2.19	0.99*	-1.87	1.95*	-3.74
STD	N:P	-0.85***	3.09	-1.00	3.34	-0.94	3.25	0.86	-0.64	-3.04	7.44	0.64	0.13	-0.83***	3.14	-0.40	2.16	-0.63	2.68	-1.67	4.68
	LA	-1.62***	-1.11	0.75	-0.84	1.20	-0.83	1.80	0.36	2.33	-0.25	-1.46	-1.32	-1.31**	-0.96	0.44	-0.90	-0.63	-0.67	0.56	-0.37
	LNC	-0.57**	1.35	0.49	1.62	-0.44	1.36	-0.78	1.31	-0.58	1.21	0.64	1.46	-0.54*	1.36	-0.57	1.42	-0.37	1.43	0.24	1.55
	LPC	-0.92*	-0.12	0.85	0.33	1.07	0.22	-1.60	-0.17	-12.72	-2.28	1.85	0.31	-1.16**	-0.25	-0.85	0	-0.56	-0.01	0.53	0.23
	N:P	0.62	1.54	0.55	1.41	-1.05	1.21	1.23	1.60	12.63	3.58	-1.54	1.08	0.75*	1.65	-0.33	1.31	0.36	1.50	-0.46	1.27
LA	LNC	0.38***	1.76	0.67	2.19	0.36	1.78	0.43	1.60	-0.41*	1.03	0.27	1.58	0.44***	1.78	1.29	2.81	0.74*	1.88	0.43	1.71
	LPC	0.57***	0.51	1.11	1.26	0.89	0.96	-0.89	0.14	2.09	1.65	0.65*	0.55	0.87***	0.59	1.91	2.04	1.05	0.65	0.94*	0.57
	N:P	-0.39*	1.10	0.73	2.02	0.87	2.24	0.68	1.36	-2.28	-0.44	-0.51	0.91	-0.61***	1.06	-0.74	0.64	-0.67	1.08	-0.81*	0.97
	LPC	1.56***	-2.21	1.66**	-2.38	2.46	-3.44	2.05	-2.86	-5.05	6.87	2.40**	-3.24	2.24***	-3.31	1.48***	-2.11	1.42***	-2.03	2.19*	-3.17

*h*, 株高; LA, 叶面积; LDMC, 叶干物质含量; LNC, 叶片氮含量; LPC, 叶片磷含量; N:P, 叶片氮磷比; SLA, 比叶面积; STD, 茎组织密度。\*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ 。  
*h*, height; LA, leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; N:P, leaf nitrogen content to phosphorus content ratio; SLA, specific leaf area; STD, stem tissue density. \*,  $p < 0.05$ ; \*\*,  $p < 0.01$ ; \*\*\*,  $p < 0.001$ .

表4 内蒙古锦鸡儿属植物功能性状在种内和种间的变异系数

Table 4 Intra- and interspecies variation coefficient for *Caragana* species functional traits in Nei Mongol, China

	<i>h</i>	LDMC	SLA	STD	LA	LNC	LPC	N:P
种内变异 Intraspecies variation	46.11%	20.42%	25.91%	26.05%	26.49%	14.26%	29.82%	21.19%
种间变异 Interspecies variation	70.54%	20.55%	21.36%	19.66%	75.46%	19.59%	22.89%	12.72%

*h*, 株高; LA, 叶面积; LDMC, 叶干物质含量; LNC, 叶片氮含量; LPC, 叶片磷含量; N:P, 叶片氮磷比; SLA, 比叶面积; STD, 茎组织密度。

*h*, height; LA, leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; N:P, leaf nitrogen content to phosphorus content ratio; SLA, specific leaf area; STD, stem tissue density.

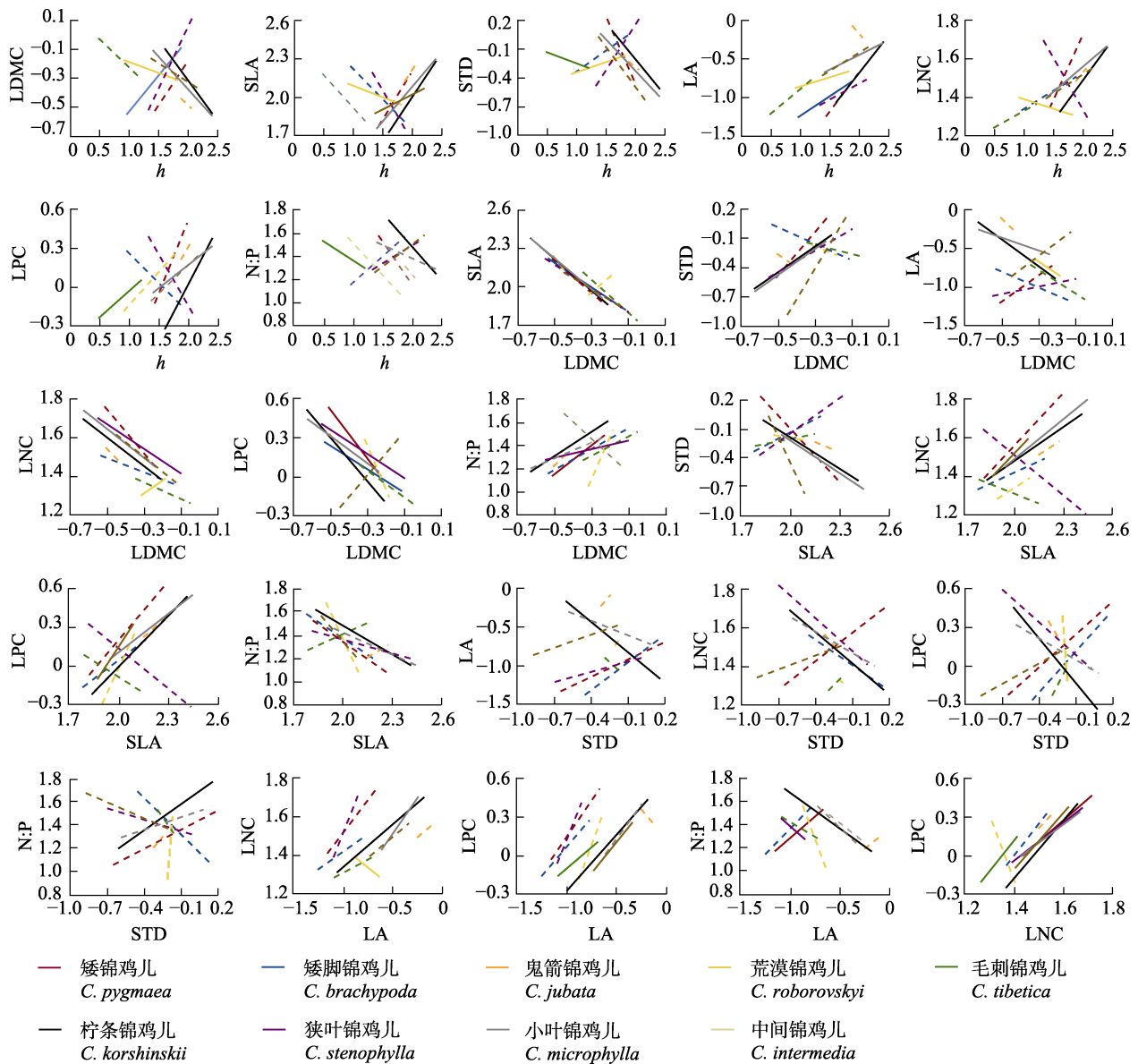


图4 内蒙古锦鸡儿属植物性状间的关系。实线表示 $p < 0.05$ , 虚线表示 $p \geq 0.05$ 。 *h*, 株高; LA, 叶面积; LDMC, 叶干物质含量; LNC, 叶片氮含量; LPC, 叶片磷含量; N:P, 叶片氮磷比; SLA, 比叶面积; STD, 茎组织密度。

Fig. 4 Relationships between traits of *Caragana* species in Nei Mongol, China. Solid line represents  $p < 0.05$ , and dashed line represents  $p \geq 0.05$ . *h*, height; LA, leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LNC, leaf nitrogen content; LPC, leaf phosphorus content; N:P, leaf nitrogen content to phosphorus content ratio; SLA, specific leaf area; STD, stem tissue density.

此时 $h$ 增大可以增加对光照、空间等资源的竞争能力 (Westoby *et al.*, 1998), SLA和LNC增大可有效增强光合作用 (Wei *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2017); 而P是细

胞核酸和蛋白质的重要组成成分, 能够影响细胞分裂等植物生理过程 (Lambers *et al.*, 1998), 在湿润环境中锦鸡儿属较高的LPC反映了植物生长迅速。在



本研究中, 干燥度指数对锦鸡儿属植物的 $h$ 、STD以及叶形态和化学特征的变化都具有较好的解释力。这一结果与Xie等(2014)对内蒙古锦鸡儿属12个物种的叶片结构、生理特征以及化学组成特征的研究结果类似, 该研究也发现在较湿润的区域, 植物具有较高的SLA和叶绿素含量, 以维持较高的生长速率。在属水平上, 锦鸡儿属植物功能性状与干燥度指数之间的关系和多数在种间观察到的性状-气候关系一致, 尤其是在包含了更高分类等级物种的研究中, 气候的调控作用更明显(Wright *et al.*, 2004; Reich *et al.*, 2007)。但有研究发现, 种内功能性状-气候关系可能不同于在更大尺度上种间的性状-气候关系(Niinemets, 2015; Turtureanu *et al.*, 2020; Di Biase *et al.*, 2021), 这意味着不同物种对局域尺度短期环境变化的响应模式可能存在较大差异(Fyllas *et al.*, 2020)。因此, 根据一般的性状-气候关系不一定能准确地预测某个物种对未来气候变化的响应, 并且在区域或更大的尺度上研究性状-气候关系可能需要考虑种内变异的影响(Meng *et al.*, 2017)。

土壤条件也是影响植物功能性状的重要因子。但出乎意料的是, 本研究在剔除了干燥度对锦鸡儿属植物功能性状的影响后,  $h$ 、LNC和SLA分别与土壤N含量负相关。一方面可能是因为土壤总N含量, 并不能很好地代表土壤有效N的供应; 另一方面, 植物有其特殊的适应土壤N环境变化的机制。本研究中的锦鸡儿属是豆科植物, 可以通过自身的固氮能力来提高对N的吸收, 其LNC不完全依赖于环境中的N供应。杨士梭等(2014)对科水平上植物功能性状与土壤因子间相关性的研究也发现, 豆科植物LNC和SLA均与土壤N的供应无关。而土壤pH一般通过影响土壤养分来间接影响植物功能性状(Hinsinger, 2001), 本研究中土壤N含量与土壤pH没有显著相关性( $r = -0.32$ ,  $p = 0.05$ ), 这可能是土壤pH对性状解释率较低的原因。

### 3.2 植物功能性状之间的关系在属和种水平上的差异

本研究的分析结果表明, 在属水平上, 植物功能性状之间具有较好的共变性, 这与基于较大尺度, 包含科水平的多物种数据观测到的植物性状关系(Reich *et al.*, 1999; Wilson *et al.*, 1999; Wright *et al.*, 2004; Wei *et al.*, 2011)基本一致, 这意味着锦鸡儿属植物的功能性状的变化支持植物经济谱假说

(Wright *et al.*, 2004)。体型较高的植物, 通常具有更大的SLA、LA, 和更高的LNC、LPC, 同时LDMC和STD较低, 这类植物权衡偏向快速投资-收益端, 即资源被更多地投资在增加 $h$ 和LA上, 以获取更多的空间和光照等资源; 但LA增大意味着蒸腾散失更多的水分(England & Attiwill, 2006), 因此, 需要降低STD以提高导水能力, 从而运输更多的水分到叶片(Sack *et al.*, 2003), 以满足植物生长需求。而在干旱地区分布的锦鸡儿属植物, 具有更高的LDMC和STD, 叶干物质含量能够反映植物的耐旱性(Blumenthal *et al.*, 2020), 具有高STD的植物通常也具有更坚硬的细胞壁, 这允许植物在较低的水势下维持叶片膨压, 从而适应干旱环境, 植物权衡此时偏向慢速投资-收益端。在属水平上观察到的功能性状之间的关系与多数木本植物的规律(Pietsch *et al.*, 2014; de la Riva *et al.*, 2016)一致。但也有研究报道了相反的关系, 例如Jin等(2014)在常绿、落叶森林的研究中, 发现木本植物的株高与比叶质量(LMA =  $1/\text{SLA}$ )呈正相关关系, 与LNC、LPC则没有显著的相关关系。这可能是因为物种特异性或生活环境的差异导致乔木与灌木物种的生存策略不同。

在包含不同物种的更高的分类学等级(如属、科)上, 功能性状沿着环境梯度的变化主要受植物对环境的进化适应所主导(Bruehlheide *et al.*, 2018), 而种内性状的变化主要反映了植物对短期环境变化或微环境的适应(表型可塑性)(Lusk *et al.*, 2008; Laughlin *et al.*, 2017)。尽管植物的表型可塑性大多与进化响应相似, 植物性状关系在种内和种间通常一致, 但也有例外。例如, 本研究中, 与在属水平相反, 荒漠锦鸡儿LA和LNC显著负相关, 可能是因为较干旱的地区, 植物个体通过减小LA以减小蒸腾(England & Attiwill, 2006), 增大LNC以提高渗透压(Liu *et al.*, 2017), 从而缓解干旱对植物生长的影响。近年来有不少研究都发现, 植物功能性状间的关系依赖于研究尺度, 尤其是分类学尺度, 在更低级的分类学水平上(如种内), 某些性状间的关系一般比更高级分类学水平(如种间)弱(Messier *et al.*, 2017; Anderegg *et al.*, 2018)。在本研究中, 锦鸡儿属不同种在环境梯度上形成了替代分布, 不同的物种长期生存在不同环境下形成了相对稳定的生存策略, 而柠条锦鸡儿和小叶锦鸡儿在种内功能性状之间具有较强的共变性, 反映了它们可以通过采取不同的

策略以适应不同的环境条件, 这可能是它们分布范围更广的原因。而一些物种分布的环境范围较窄, 如鬼箭锦鸡儿和荒漠锦鸡儿(图1B), 这类物种通常稳定于经济型谱的某一点附近, 功能性状间的共变关系较弱, 表明这些物种已经形成了适应特定环境的相对稳定的生活策略(Liao *et al.*, 2012)。虽然很多研究证据显示, 植物功能性状的种内变异性低于种间变异(Garnier *et al.*, 2001; Meng *et al.*, 2017)。但在本研究中, 有的性状种内性状变异较大, 如SLA、STD、LPC和N:P的种内变异甚至超过了种间变异(表4)。这体现了植物在个体水平上的功能性状具有较强的可塑性。这种可塑性在一定程度上也会削弱在种内观察到的植物功能性状间的关系(Laughlin *et al.*, 2017), 因此, 植物个体水平上对环境响应的差异可能导致种内性状关系不同于种间性状关系, 在更高一级的分类学尺度上研究植物功能性状关系如果采用物种平均性状, 在一定程度上忽略了种内变异带来的影响。

#### 4 结论

本研究通过对在内蒙古形成替代分布的锦鸡儿属物种的功能性状研究, 发现在属水平上, 锦鸡儿属植物功能性状主要受到气候因子影响, 土壤N含量也能够解释一部分功能性状变异。而植物功能性状关系在属水平和种内水平存在一定差异: 在属水平上, 性状之间具有较好的共变关系, 而在种内水平, 分布广的物种(如柠条锦鸡儿)性状间的共变关系较显著, 分布范围较小的物种性状间的关系微弱。这意味着, 在更高分类等级上观察到的植物功能性状间的关系可能并不适合理解或预测在局域尺度物种种内水平的适应策略, 基于物种平均功能性状的植被模型来预测植物特征对气候等环境变化的响应可能并不准确。未来的研究可能需要更多考虑种内变异, 但是, 在何种程度上, 什么时候需要考虑种内变异还需要更多研究。

**致谢** 感谢蒙古高原生态学与资源利用教育部重点实验室开放基金课题(KF2020010)的资助。

#### 参考文献

Albert CH, Thuiller W, Yoccoz NG, Douzet R, Aubert S, Lavorel S (2010). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific

- variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24, 1192-1201.
- Anderegg LDL, Berner LT, Badgley G, Sethi ML, Law BE, HilleRisLambers J (2018). Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 21, 734-744.
- Blumenthal DM, Mueller KE, Kray JA, Ocheltree TW, Augustine DJ, Wilcox KR (2020). Traits link drought resistance with herbivore defence and plant economics in semi-arid grasslands: the central roles of phenology and leaf dry matter content. *Journal of Ecology*, 108, 2336-2351.
- Bowsher AW, Mason CM, Goolsby EW, Donovan LA (2016). Fine root tradeoffs between nitrogen concentration and xylem vessel traits preclude unified whole-plant resource strategies in *Helianthus*. *Ecology and Evolution*, 6, 1016-1031.
- Bruehlheide H, Dengler J, Purschke O, Lenoir J, Jiménez-Alfaro B, Hennekens SM, Botta-Dukát Z, Chytrý M, Field R, Jansen F, Kattge J, Pillar VD, Schrodte F, Mahecha MD, Peet RK, *et al.* (2018). Global trait-environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 1906-1917.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351-366.
- de la Riva EG, Tosto A, Pérez-Ramos IM, Navarro-Fernández CM, Olmo M, Anten NPR, Maranon T, Villar R (2016). A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: Is there coordination among leaf, stem and root traits? *Journal of Vegetation Science*, 27, 87-199.
- Di Biase L, Fattorini S, Cutini M, Bricca A (2021). The role of inter- and intraspecific variations in grassland plant functional traits along an elevational gradient in a Mediterranean Mountain area. *Plants*, 10, 359. DOI: 10.3390/plants10020359.
- England JR, Attiwill PM (2006). Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. *Trees*, 20, 79-90.
- Fick SE, Hijmans RJ (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37, 4302-4315.
- Freschet GT, Cornelissen JHC, van Logtestijn RSP, Aerts R (2010). Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98, 362-373.
- Fyllas NM, Michelaki C, Galanidis A, Evangelou E, Zaragoza-Castells J, Dimitrakopoulos PG, Tsadilas C, Arianoutsou M, Lloyd J (2020). Functional trait variation among and within species and plant functional types in mountainous Mediterranean forests. *Frontiers in Plant Science*, 11, 212. DOI: 10.3389/fpls.2020.00212.

DOI: 10.17521/cjpe.2021.0491

- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15, 688-695.
- Grime JP (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1169-1194.
- He NP, Li Y, Liu CC, Xu L, Li MX, Zhang JH, He JS, Tang ZY, Han XG, Ye Q, Xiao CW, Yu Q, Liu SR, Sun W, Niu SL, *et al.* (2020). Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 908-918.
- Hinsinger P (2001). Bioavailability of soil inorganic P in the rhizosphere as affected by root-induced chemical changes: a review. *Plant and Soil*, 237, 173-195.
- Jardine EC, Thomas GH, Forrester EJ, Lehmann CER, Osborne CP (2020). The global distribution of grass functional traits within grassy biomes. *Journal of Biogeography*, 47, 553-565.
- Jin DM, Cao XC, Ma KP (2014). Leaf functional traits vary with the adult height of plant species in forest communities. *Journal of Plant Ecology*, 7, 68-76.
- Kemppinen J, Niittynen P, le Roux PC, Momberg M, Happonen K, Aalto J, Rautakoski H, Enquist BJ, Vandvik V, Halbritter AH, Maitner B, Luoto M (2021). Consistent trait-environment relationships within and across tundra plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 5, 458-467.
- Korall P, Pryer KM (2014). Global biogeography of scaly tree ferns (Cyatheaaceae): evidence for Gondwanan vicariance and limited transoceanic dispersal. *Journal of Biogeography*, 41, 402-413.
- Lambers H, Chapin III FS, Pons TL (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- Laughlin DC, Lusk CH, Bellingham PJ, Burslem DFRP, Simpson AH, Kramer-Walter KR (2017). Intraspecific trait variation can weaken interspecific trait correlations when assessing the whole-plant economic spectrum. *Ecology and Evolution*, 7, 8936-8949.
- Liao JX, Chen J, Jiang MX, Huang HD (2012). Leaf traits and persistence of relict and endangered tree species in a rare plant community. *Functional Plant Biology*, 39, 512-518.
- Liu MZ, Wang ZW, Li SS, Lü X, Wang XB, Han XG (2017). Changes in specific leaf area of dominant plants in temperate grasslands along a 2500-km transect in Northern China. *Scientific Reports*, 7, 10780. DOI: 10.1038/s41598-017-11133-z.
- Liu XJ, Ma KP (2015). Plant functional traits—Concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica (Vita)*, 45, 325-339. [刘晓明, 马克平 (2015). 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学, 45, 325-339.]
- Lusk CH, Reich PB, Montgomery RA, Ackerly DD, Cavender-Bares J (2008). Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 299-303.
- Meng H, Wei X, Franklin SB, Wu H, Jiang M (2017). Geographical variation and the role of climate in leaf traits of a relict tree species across its distribution in China. *Plant Biology*, 19, 552-561.
- Messier J, McGill BJ, Enquist BJ, Lechowicz MJ (2017). Trait variation and integration across scales: Is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography*, 40, 685-697.
- Niinemets Ü (2015). Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytologist*, 205, 79-96.
- Ordoñez JC, van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 137-149.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte MS, Cornwell WK, Craine JM, Gurvich DE, Urcelay C, Veneklaas EJ, Reich PB, Poorter L, Wright IJ, *et al.* (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167-234.
- Pietsch KA, Ogle K, Cornelissen JHC, Cornwell WK, Bönisch G, Craine JM, Jackson BG, Kattge J, Peltzer DA, Penuelas J, Reich PB, Wardle DA, Weedon JT, Wright IJ, Zanne AE, Wirth C (2014). Global relationship of wood and leaf litter decomposability: the role of functional traits within and across plant organs. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 1046-1057.
- Preston KA, Cornwell WK, DeNoyer JL (2006). Wood density and vessel traits as distinct correlates of ecological strategy in 51 California coast range angiosperms. *New Phytologist*, 170, 807-818.
- Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology*, 80, 1955-1969.
- Reich PB, Wright IJ, Lusk CH (2007). Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: a global GLOPNET analysis. *Ecological Applications*, 17, 1982-1988.
- Sack L, Cowan PD, Jaikumar N, Holbrook NM (2003). The “hydrology” of leaves: co-ordination of structure and function in temperate woody species. *Plant, Cell & Environment*, 26, 1343-1356.
- Stearns SC (1989). Trade-offs in life-history evolution. *Functional Ecology*, 3, 259-268.
- Sultan SE (2000). Phenotypic plasticity for plant development,

- function and life history. *Trends in Plant Science*, 5, 537-542.
- Turtureanu PD, Barros C, Bec S, Hurdu BI, Saillard A, Šibík J, Balázs ZR, Novikov A, Renaud J, Podar D, Thuiller W, Puşcaş MH, Choler P (2020). Biogeography of intraspecific trait variability in matgrass (*Nardus stricta*): high phenotypic variation at the local scale exceeds large scale variability patterns. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 46, 125555. DOI: 10.1016/j.ppees.2020.125555
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882-892.
- Wei H, Wu B, Yang W, Luo T (2011). Low rainfall-induced shift in leaf trait relationship within species along a semi-arid sandy land transect in northern China. *Plant Biology*, 13, 85-92.
- Westoby M (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213-227.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155-162.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- Xie LN, Ma CC, Guo HY, Li QF, Gao YB (2014). Distribution pattern of *Caragana* species under the influence of climate gradient in the Inner Mongolia region, China. *Journal of Arid Land*, 6, 311-323.
- Yang SS, Wen ZM, Miao LP, Qi DH, Hua DW (2014). Responses of plant functional traits to micro-topographical changes in hilly and gully region of the Loess Plateau, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 25, 3413-3419.
- [杨士梭, 温仲明, 苗连朋, 戚德辉, 花东文 (2014). 黄土丘陵区植物功能性状对微地形变化的响应. 应用生态学报, 25, 3413-3419.]
- Yang YZ, Wang H, Harrison SP, Prentice IC, Wright IJ, Peng CH, Lin GH (2019). Quantifying leaf-trait covariation and its controls across climates and biomes. *New Phytologist*, 221, 155-168.
- Zhou DW (1996). Study on distribution of the genus *Caragana* Fabr. *Bulletin of Botanical Research*, 16, 428-435.

责任编辑: 刘 庆 编辑: 乔鲜果