

干旱草原星毛委陵菜群落种子库与植被功能群结构的关系

张起鹏¹, 赵成章¹, 王倩², 董小刚¹, 王艳艳¹

(1. 西北师范大学 地理与环境科学学院, 甘肃 兰州 730070; 2. 湖北大学 资源环境学院, 湖北 武汉 430062)

摘要:以石羊河上游星毛委陵菜(*Potentilla acaulis*)群落为研究对象,采取现场植物测定与土壤采样分析相结合的方法,对地上植被、种子库功能群结构组成及相互关系进行分析,探讨了植被演替过程中功能群的响应和群落稳定性的维持机理。结果表明:(1)不同植被梯度下多年生禾草和多年生杂草在植被群落中占据优势地位,优势度比例变化较小,而一、二年生杂草及豆科植物地位不突出,优势度比例较小。(2)土壤种子库中,水平方向上,在植被梯度下多年生杂草优势度所占比例较高,变幅较小;多年生禾草、豆科植物则表现出由低到高再降低的变化过程,而一、二年生杂草的变化规律与之相反。垂直方向上,0—5 cm与0—15 cm层在植被梯度下,不同功能群优势度比例大小呈显著正相关,5—10 cm与10—15 cm层变化规律不明显。(3)种子库具有比植被丰富的物种,系统稳定性较高,针对干扰,群落表现出明显的生存策略。

关键词:星毛委陵菜群落;功能群;地上植被;土壤种子库;结构

文献标识码:A

文章编号:1000-288X(2009)06-0046-06

中图分类号:S812.8

Relationship Between Soil Seed Banks and Vegetation Functional Group Structure of *Potentilla Acaulis* Community in Arid Grassland

ZHANG Qi-peng¹, ZHAO Cheng-zhang¹, WANG Qian², DONG Xiao-gang¹, WANG Yan-yan¹

(1. College of Geography and Environment Science, Northwest Normal University, Lanzhou, Gansu 730070, China;

2. School of Resources and Environment Science, Hubei University, Wuhan, Hubei 430062, China)

Abstract: Taking the *Potentilla acaulis* community in the upstream of Shiyang River as an example and adopting soil seed bank analysis combined with vegetation restoration determination, the soil seed banks and vegetation functional group structure, as well as their relationship, are analyzed and an discussion on the response of functional group, maintenance mechanisms of community stability during the vegetation succession are made. Results show that (1) the perennial grasses and the perennial weeds are dominant species under different vegetation gradient and their dominant state has not changed significantly. But the situation of annuals and biennials and the Legume plants are not so prominent. (2) In horizontal direction, the perennial weeds have a higher proportion with the smaller change in a small change range in the soil seed bank. The tendency of perennial grasses and Legume plants presents a single curve, while the annuals and biennials show the opposite tendency. In vertical direction, compared with the vegetation gradients in 0—5 and 0—15 cm layers, dominance ratio of different functional groups presents a significant positive correlation, while the tendency is not obvious for the gradients in 5—10 cm and 10—15 cm layers. (3) Compared with the standing vegetation, the soil seed banks have more species with higher stability and for the same interference, its group shows a more significant state of survival strategy.

Keywords: *Potentilla acaulis* community; functional group; standing vegetation; soil seed bank; structure

植物群落的结构格局是环境中各种因素的综合影响以及组成物种对不同因素综合响应的结果。这些制约因素将最终决定一个特定的物种库形成什么样的植物群落。土壤种子库为潜在植物群落^[1],是地上植物种群、群落及生态系统演替过程和发展趋势的重要影响因子,其时空格局对退化生态系统的恢

复及未来植被的组成至关重要^[2-3]。地上植被的结构特征在种群生态对策、物种进化研究方面具有重要的价值,与土壤种子库组成及格局存在着不可分割的制约关系。国外,不少生态学家对种子库的分布格局^[4-6]、环境对策^[7]与地上植被的关系^[8-11]等方面做了大量研究。国内针对不同生态系统的种子库与地

收稿日期:2009-03-06

修回日期:2009-05-05

资助项目:国家十一五科技支撑计划项目(2007BAD46B07);甘肃省生态经济重点学科和西北师范大学知识与科技创新工程(NWNU-KJ CXGC-03-46)

作者简介:张起鹏(1980—),男(汉族),山东省烟台市人,硕士研究生,主要研究方向为恢复生态学。E-mail: qp0720aaa@163.com。

通信作者:赵成章(1967—),男(汉族),甘肃省武威市人,博士,副教授,主要研究方向恢复生态学与生态经济。E-mail: zhao cz@nwnu.edu.cn。

上植被的关系研究也取得很大进展,如森林^[12-14]、草原^[15-16]、荒漠^[17]生态系统等。这些研究工作及已取得的成果为今后进一步开展这方面的研究提供了有益的借鉴和宝贵的经验。然而,针对我国西北地区相关的研究极少,且研究内容主要侧重于植物物种的组成、结构与数量变化特征关系研究,从功能群角度研究群落的结构、相互作用关系及其对生产力稳定性的维持机制方面还有欠缺。

植物功能群(Functional group)是指对环境条件具有相似反应、对主要生态过程有相似影响的植物组群^[18-19],是研究植被随环境动态变化的基本单元^[20],其概念的引入和划分,为研究生物多样性的生态系统功能和维持机制注入了新的活力^[21-22]。

星毛委陵菜是温带、暖温带草原性旱生植物^[23-24],在针茅草原、矮禾草草原及冷蒿群落中最为多见,可成为针茅属草原放牧偏途演替的代替种,有研究者认为它是阻止草原进一步退化的“最后狙击者”^[25-27]。因此,深入了解星毛委陵菜群落对环境演变和人类干扰的响应,有助于揭示干旱区草原生态演替的机制。基于此,本研究以石羊河上游干旱草原退化草地星毛委陵菜群落为例,从功能群角度对地上植被与土壤种子库进行综合研究,分析了群落功能群的结构特征、物种多样性及植物功能群间的补偿作用对群落稳定性的影响,为揭示干旱区草原退化草地的维持机制及草原可持续利用提供一定的理论依据。

1 研究区概况与研究方法

1.1 研究区概况

石羊河流域是我国西北内陆地区生态环境脆弱区之一。上游天然草地生态系统发生了严重退化,对祁连山地、河西走廊和青藏高原的陆地生态系统产生了重要影响。研究区位于祁连山北坡中山区的皇城盆地(37°53'N, 101°50'E),海拔 2 610~2 750 m,年均温 1~2℃, 0℃ 的年积温为 2 450℃,相对无霜期 80 d,年降水量 350 mm,年蒸发量 1 480 mm 以上,相对湿度 65%。土壤以山地栗钙土为主(pH 值 8.3)。原生植被以丛生禾草为主,同时草群中混入一定数量的半灌木和杂类草。群落平均盖度超过 60%,主要优势种为扁穗冰草(*Agropyron cristatum*)、西北针茅(*Stipa krylovii*)等,常见伴生植物有冷蒿(*Artemisia frigida*)、阿尔泰狗娃花(*Heteropappus altaicus*)等。近几十年来,在气候变迁和人类活动干扰下,天然草地发生了毒杂草型退化^[28],本文研究的星毛委陵菜群落是一种典型的草地退化类型。

1.2 研究方法

1.2.1 野外调查与种子鉴定 群落的调查样地选在地上植物生长较均匀一致,微地形差异较小、面积较

大的单优群落地段。2007年8月8日至15日,根据草地星毛委陵菜分布状况,设置 50 m × 50 m 的调查样地 10 个,每个样地沿对角线布置 9 个 1 m × 1 m 样方,调查并记录样方内地上植被种类、盖度、密度及每种植物的个体数量,在样方中用土钻随机钻取土壤种子库样品,5 cm 深为一层,分三层进行取样,10 次重复,将同一样方中同层土样混合装袋,带回室内分析:首先将每份土样依次过孔径为 3 mm 和 0.25 mm^[29]的土壤筛,然后在双筒显微镜下(4 × 10 倍)对留在 0.25 mm 筛的土样进行人工种子挑选,分类并统计。将挑选后的土样和过筛的土样均匀平摊在发芽盘内,厚约 2 cm,置于室内进行种子萌发试验,请经验丰富的专家对幼苗进行鉴定,分类并统计,一个月内无新幼苗视为萌发结束。在西北师范大学生物实验室用四唑法鉴定人工挑选出的种子活力,将活力鉴定与幼苗萌发的统计结果合并。种子库鉴定试验从 2007 年 9 月 5 日开始持续到 12 月 31 日结束。按星毛委陵菜的分盖度将所有样地依次归类于 7 个植被退化梯度:(分盖度 1%~10%)、(分盖度 11%~20%)、(分盖度 21%~30%)、(分盖度 31%~40%)、(分盖度 41%~50%)、(分盖度 51%~60%)、(分盖度 > 60%)。

1.2.2 数据分析 为了准确反映群落中地上植被的功能与地位,根据实测数据,计算群落内种群的优势度。计算公式:

$$\text{优势度} = (\text{相对密度} + \text{相对盖度} + \text{相对高度}) / 3$$

地上植被功能群的优势度值为功能群中不同物种优势度之和;种子库功能群的优势度值为功能群中不同物种的密度之和。

物种多样性采用生态优势度、Shannon—Wiener 多样性指数和 Pielou 均匀度指数来衡量;土壤种子库与地上植被的相似性采用 Sorensen 相似性系数来计算。

试验数据用 Excel 进行整理,SPSS 13.0 对土壤种子库与地上植被试验数据进行相关性分析,绘图采用 Excel。

2 结果与分析

2.1 地上植被功能群结构特征

物种的自然更新影响着草地群落的物种组成、结构和动态变化,是其种群得以增殖、扩散、延续和维持群落稳定的一个重要生态过程^[30]。在此过程中以功能群为单位的群落组成结构动态变化具有不可忽视的作用。为进一步探讨地上植被与种子库的关系,以德国学者克涅尔的生活型划分标准^[31]及白永飞^[32]等对内蒙古草原植物功能群的划分形式为依据,结合研究区干旱草原植物的利用属性,将物种划分为:多年生禾草(Perennial grasses),多年生杂草(Perennial

weeds), 一、二年生杂草 (Annuals and biennials) 及豆科植物 (Legume plants) 4 个功能群类型。

调查结果表明,地上植被群落共由 14 种植物组

成,其中多年生禾草和多年生杂草在群落各梯度中占据主要优势地位,优势度之和为 82.79%,而一、二年生杂草及豆科植物地位不突出(表 1)。

表 1 地上主要植被种类组成及优势度

功能群	物种名称							
多年生禾草	西北针茅 (<i>S. krylovii</i>)	29.264	23.664	28.374	25.533	19.169	16.543	26.063
	赖草 (<i>L. secalinus</i>)	7.736	6.063	6.700	11.982	13.642	19.960	10.929
	扁穗冰草 (<i>A. cristatum</i>)	6.502	18.222	0	0	0	6.216	12.566
多年生杂草	星毛委陵菜 (<i>P. aclaulis</i>)	3.039	7.008	23.245	23.864	30.908	32.952	35.412
	狼毒 (<i>S. chamaejasme</i>)	13.791	12.897	15.988	8.986	7.853	7.583	5.514
	火绒草 (<i>L. leontopodioides</i>)	22.458	13.628	17.650	7.400	13.597	8.431	0
	柴胡 (<i>B. falcatum</i>)	0	0	0	0	0	8.316	0
	碱韭 (<i>A. polyrhizum</i>)	0	5.044	0	0	0	0	0
一、二年生杂草	秦艽 (<i>G. macrophylla</i>)	0	4.443	0	0	0	0	0
	马先蒿 (<i>P. artselaeri</i>)	0	3.681	8.043	5.636	4.946	0	0
	麦瓶草 (<i>S. conoidea</i>)	10.363	5.351	0	7.245	9.885	0	0
豆科植物	旋花 (<i>C. sepium</i>)	4.340	0	0	0	0	0	0
	披针叶黄华 (<i>T. lanceolata</i>)	0	0	0	9.354	0	0	9.516
	小兰花棘豆 (<i>O. glabra</i>)	2.507	0	0	0	0	0	0

在星毛委陵菜植被梯度下, 梯度中多年生杂草优势度之和与多年生禾草相当, 多年生禾草针茅和多年生杂草狼毒、火绒草属优势植物; 在梯度, 中星毛委陵菜优势度增加明显, 地位得到增强, 成为群落优势种, 针茅、狼毒、火绒草优势地位未有变动, 群落多年生杂草优势度之和开始高于多年生禾草; 在梯度, 中, 星毛委陵菜地位进一步得到增强, 在梯度 优势度达到最大, 占 35.412%, 多年生杂草地位更加突出, 多年生禾草针茅、赖草属优势植物。由此可见, 多年生禾草和多年生杂草占据了地上群落的大部分营养和空间生态位。相比之下群落中处于劣势的一、二年生杂草和豆科植物在群落中十分稀少或者被排斥出去。

从各功能群优势度比例可以看出(图 1a), 多年生禾草和多年生杂草在地上植被群落中的优势度比例很高且在植被梯度下变化差异较小, 而一、二年生杂草和豆科植物所占的比例很小, 且在梯度、缺失, 豆科植物仅出现在, 梯度。表明在环境和人为干扰共同作用下, 多年生禾草和多年生杂草对地上群落的稳定和生态功能的维持起着重要作用, 未表现出地表裸露、植物蓄积量减少等生境退化特征。

2.2 土壤种子库功能群结构特征

2.2.1 水平方向特征 星毛委陵菜群落土壤种子库共检测出草本植物 19 种, 多年生禾草 3 种, 占种子库密度的 11.354%; 多年生杂草 8 种, 占 36.78%; 一、二年生杂草 6 种, 占 44.11%。豆科植物 2 种, 占

7.76%。不同植被梯度下土壤种子库水平方向植物功能群的优势度比例极富规律性的变化(图 1b), 多年生禾草、豆科植物在植被梯度下呈现由低到高再转为低的单峰变化趋势, 而一、二年生杂草的变化则表现出与之相反的规律。多年生杂草所占比例较大, 而变幅较小。

2.2.2 垂直方向特征 在垂直方向上, 0—5 cm 层(图 2a)中, 多年生禾草, 一、二年生杂草在群落中的优势度比例大小与 0—15 cm 层(图 1b)极显著正相关 ($R_{Pg}^2 = 0.845$, $R_{Ab}^2 = 0.918$, $P < 0.01$); 多年生杂草在群落中的优势度比例大小与 0—15 cm 层显著正相关 ($R_{Pw}^2 = 0.715$, $P < 0.05$); 豆科植物的相关性不明显。这是因为地上植被种子雨对种子库上层影响最为直接的缘故。5—10 cm 层(图 2b)中, 一、二年生杂草和豆科植物所占比例有所增加, 多年生杂草所占比例有所减少, 豆科植物则在植被梯度下呈现波动态势, 此层多年生禾草种子所占比例较低并在梯度, 缺失; 10—15 cm 层(图 2c), 多年生禾草种子所占比例有所增大, 其它功能群种子所占比例随植被梯度变化趋势不明显。

2.3 物种多样性变化

群落多样性指数、均匀度及生态优势度等指标是反映物种多样性的定量数值, 有着极为重要的生态意义^[33]。星毛委陵菜盖度梯度下的生境差异及物种竞争等作用影响着小尺度分布格局在大尺度上的配置格局, 也决定了群落地上、地下物种的多样性变化。

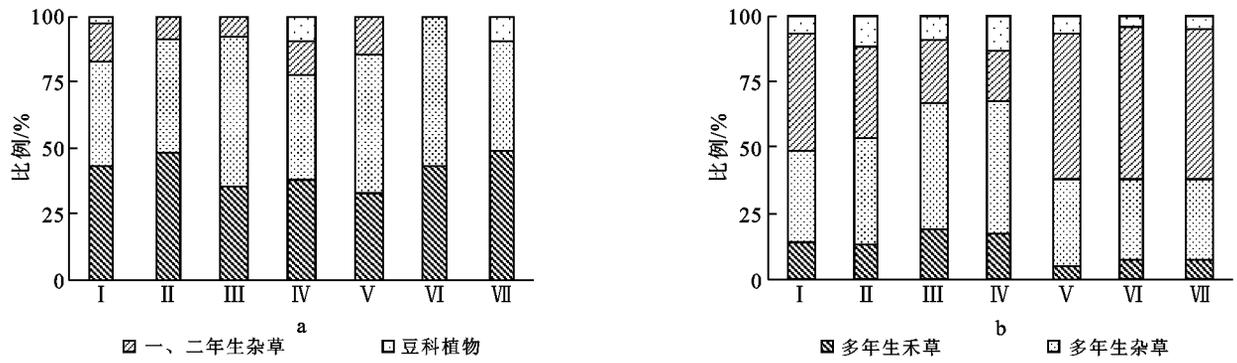


图 1 地上植被功能群优势度比例(a),土壤种子库功能群优势度比例(b)

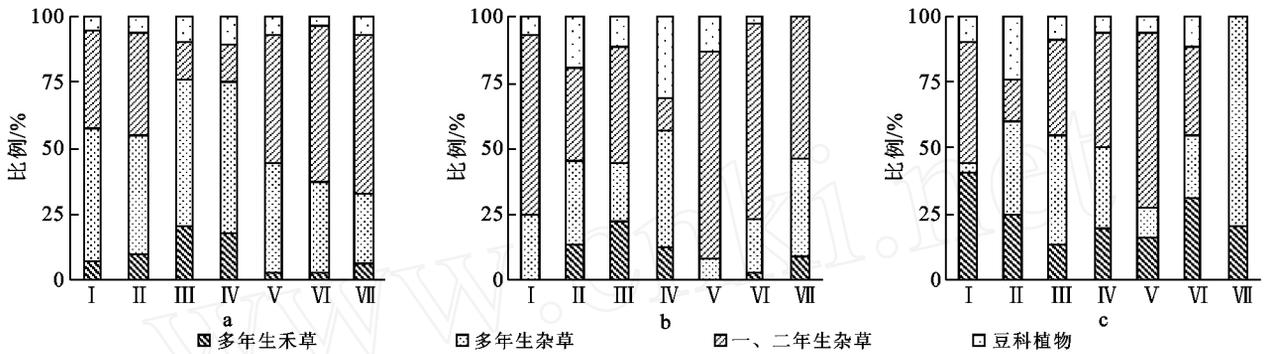


图 2 0—5 cm层优势度比例(a),5—10 cm层优势度比例(b),10—15 cm层优势度比例(c)

地上植被和土壤种子库多样性对比分析表明(图 3),地上植被均匀度指数和多样性指数都低于土壤种子库,而优势度指数则稍高于种子库。反映了地上植被物种组成简单,群落优势种突出,稳定性低于土壤种子库,印证了地上植物群落所处的生态环境的严

酷性。在植被梯度下,星毛委陵菜等多年生杂类草优势度增大成为单优势种群落,促使群落多样性降低。同时群落多样性指数变化具有相似性规律,物种多样性及均匀度指数沿植被梯度的变化趋于一致,而优势度指数与多样性指数、均匀度指数变化趋势相反。

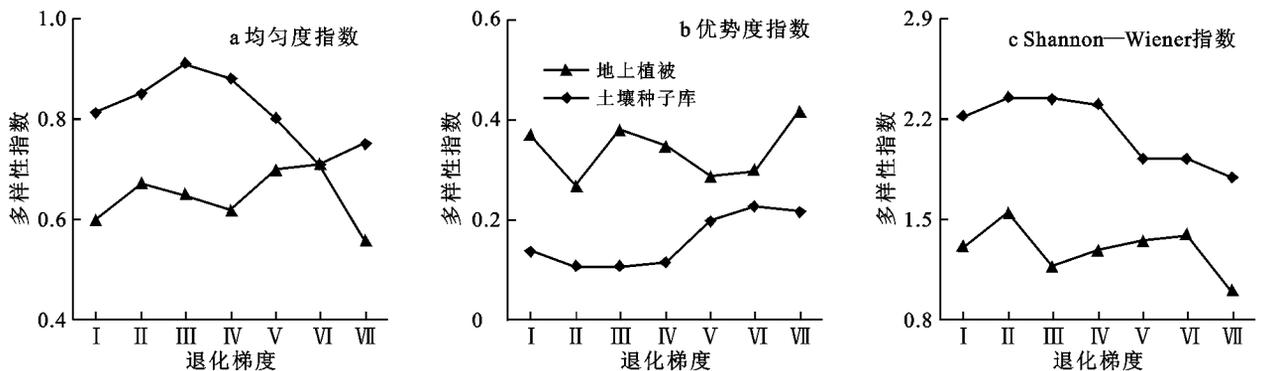


图 3 星毛委陵菜群落地上植被与土壤种子库多样性指数

2.4 地上植被与种子库功能群的相似性

由表 2 数据表明, I—VII 梯度,多年生杂草和一、二年生杂草相似性都呈现波动上升趋势,最大相似性指数值分别达到 0.89 和 0.67, VII—I 梯度,相似性指数值呈波动下降趋势。多年生禾草地上植被与种子库的相似性指数值在 VII—I 呈明显下降趋势,后有

所上升。豆科植物相似性不明显。星毛委陵菜群落地上植被与土壤种子库功能群组成差异明显。地上植被中未出现的多年生禾草早熟禾,一、二年生杂草灰绿藜、鹤虱、独行菜等物种,存在于土壤种子库中,而多年生禾草针茅,豆科植物披针叶黄华等物种广泛分布于地上植被中,却未在土壤种子库中检出。

表 2 地上植被与种子库功能群物种相似性

功能群							
一、二年生杂草	0.286	0.571	0.400	0.667	0.667	0.000	0.000
多年生杂草	0.600	0.727	0.667	0.889	0.571	0.600	0.333
多年生禾草	0.667	0.667	0.500	0.400	0.000	0.667	0.400
豆科植物	0.667	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000

3 讨论

在植物和环境的相互关系中,环境能影响和改变植物的形态结构和生理生化特性,而植物的营养繁殖、生长方式及其在外界干扰下的适应性或对策性变化,决定其能否忍耐或适应环境而维持生存,也决定了其功能群结构的变化。结合地上植被和土壤种子库关系,研究区退化草地星毛委陵菜群落不同功能群中物种在不同植被梯度下表现出一定的环境适应性和生存对策变化:草场遭受频繁的扰动,抑制了植物的顶端优势,促其形成不定根,以更长的匍匐茎来扩大种群范围,从而使得草原星毛委陵菜群落多年生杂草和禾草在地上具有比一、二年生杂草更强的抵抗环境扰动的能力和较高的生产力水平及优势度,维持了群落的稳定。多年生杂草和多年生禾草更趋向于营养繁殖,因此在土壤种子库中很少发现或未发现多年生星毛委陵菜和针茅等物种。通过营养繁殖多年生杂草和禾草在地上拓展了大部分生存空间,提高了所在群体的生存和竞争力并限制其它群体对土壤水分和养分的利用。对于营养体竞争不利的一、二年生杂草在区域尺度下,受环境影响较大,特别是与水分条件密切相关,随降水的减少和增加在群落中消失和侵入定居,如灰绿藜、鹤虱、独行菜等可通过有利的种子繁殖条件得到补偿,这是为什么此类物种在植被调查时很少出现,而在土壤种子库中却占有很大的比例的原因。草原植物群落的竞争优势能够在不同的生活史阶段发生变化,从而促进了物种共存^[34-35]。研究区土壤种子库在植被梯度下多年生禾草与一、二年生杂草所占比例出现相反的波动充分反映了不同功能群的生存与繁殖策略。豆科植物所占比例很小,但仍有分布,这也是退化草地群落结构稳定的一种机制。

群落物种的多样性决定了其对环境适应方式的多样化,不同的功能群对环境波动的响应不同,某些功能群物种可能会更适合于新的环境条件而竞争力增强,种群数量增长,另一些物种可能会在新的环境条件下种群数量下降。功能群物种间的这种相反的变化具有互补性和补偿性,从而使功能群水平的性质维持在一个近似稳定的状态,这种变化是群落稳定性

维持的重要过程和机制。一般来说物种多样性与物种丰富度、均匀度呈正相关,与生态优势度负相关^[36],研究区种子库群落多样性指数变化也符合此规律。星毛委陵菜群落中多样性指数普遍较低,生态系统对环境波动的缓冲能力减弱,这是草地生态系统遭受严重干扰后群落呈现出的脆弱性的表现。

地上植被与土壤种子库组成间的关系,赵丽娅^[37]等总结出 2 种不同的结论:一是在种类组成上存在显著性差异,二是存在相当高的相似性。本研究与第一种结果相一致,造成研究区地上植被与种子库功能群组成差异显著的原因很多,一方面包括那些经常在植被中出现而不在种子库中出现的多年生植物,它们主要依靠营养繁殖进行更新,如针茅及一部分多年生杂草。另一方面,也包括这样一些物种:它们具有一个稳定的种子库,但种子在所进行研究的年份由于气候条件所限或者由于多年生植物占优势而得不到足够的空间,没有机会萌发,因而,这些种类就不会在植被中出现,如灰绿藜、早熟禾、紫菀等。

4 结论

石羊河上游干旱草原星毛委陵菜群落不同功能群在空间上占据着不同的生境,其结构变化是对草原环境的适应和物种之间及本身的生理耐受性的适应。对地上植被和种子库功能群优势度的结构差异及物种多样性的分析表明长期放牧及干旱区恶劣环境等干扰因子,使原来适应石羊河上游的针茅群落退化发展成星毛委陵菜等毒杂草群落,而星毛委陵菜群落不同功能群针对过度的扰动表现出了顽强的生存策略:一、二年生杂草为了提高自身竞争能力,在资源丰富时大量繁殖种子,多年生禾草和多年生杂草空间生态位存在互补现象,能够充分利用环境资源,维持退化草地的稳定性,而多年生禾草的生殖策略比多年生杂草更趋向于营养繁殖。草原植被群落功能群所表现出的响应机制充分证明草原生境问题已相当严峻,优化草场植被,维护草原生态系统的可持续性刻不容缓。

[参 考 文 献]

- [1] Harper J L. Population biology of plant[M]. London: Academic Press, 1977:256-263.

- [2] Johnson E A, Bradshaw A D. Ecological principles for the restoration of disturbed and degraded land. [J]. *Appl. Biol.*, 1979, 4:141-200.
- [3] Alvarez B E R. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical pioneer tree [J]. *Oecologia*, 1990, 84: 314-325.
- [4] Bigwood D W, Inouye D W. Spatial pattern analysis of seed banks: animal proved method and optimized sampling [J]. *Ecology*, 1988, 69(2): 497-507.
- [5] Guo Q F, Rundel P W, Goodall D W. Horizontal and vertical distribution of desert seed banks: patterns, causes, and implications [J]. *J. Arid Environ.*, 1998, 38: 465-478.
- [6] Guo Q F, Rundel P W, Goodall D W. Structure of desert seed banks: Comparisons across four North American desert sites [J]. *Journal of Arid Environments*, 1999, 42: 1-14.
- [7] Fenner M. *Seed Ecology* [M]. London: Chapman and Hall, 1985: 21-28.
- [8] Kelt D A, Valone T J. Effects of grazing on the abundance and diversity of annual plants in Chihuahuan desert scrub habitat [J]. *Oecologia*, 1995, 103: 191-195.
- [9] Facelli J M, Temby A M. Multiple effects of shrubs on annual plant communities in arid lands of South Australia [J]. *Austral Ecology*, 2002, 27: 422-432.
- [10] Bossuyt B, Heyn M. Seed bank and vegetation composition of forest stands of varying age in Central Belgium: Consequences for regeneration of ancient forest vegetation [J]. *Plant Ecology*, 2002, 162(1): 33-48.
- [11] Davies A, Waite S. The Persistence of calcareous grassland species in the soil seed bank under developing and established scrub [J]. *Plant Ecology*, 1998, 136: 27-39.
- [12] 唐勇, 曹敏, 张建侯, 等. 西双版纳热带森林土壤种子库与地上植被的关系 [J]. *应用生态学报*, 1999, 10(3): 279-282.
- [13] 刘济明, 钟章成. 梵净山栲树群落的种子雨、种子库及更新 [J]. *植物生态学报*, 2000, 24(4): 402-407.
- [14] 史军辉, 黄忠良, 欧阳学军, 等. 南亚热带森林土壤种子库与地上植被的组成特征及其关系 [J]. *北京林业大学学报*, 2006, 28(4): 22-27.
- [15] 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): 1745-1756.
- [16] 李红艳, 杨晓晖, 黄选瑞. 盐池封育草场土壤种子库特征及其与植被的关系 [J]. *生态环境*, 2007, 16(02): 533-537.
- [17] 徐海量, 李吉玫, 张占江, 等. 塔里木河下游退化荒漠河岸林地上植被与土壤种子库关系初探 [J]. *中国沙漠*, 2008, 28(4): 657-664.
- [18] Kleyer M. Validation of plant functional types across two contrasting landscapes [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13: 167-178.
- [19] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail [J]. *Functional Ecology*, 2002, 16: 545-556.
- [20] Woodward F I, Cramer W. Plant functional types and climatic changes: Introduction [J]. *Journal of Vegetation Science*, 1996, 7: 306-308.
- [21] Körner C H. Scaling from species to vegetation: the usefulness of functional groups [C] // Schulze D, Mooney H A. *Ecosystem function of biodiversity*. Berlin: Springer, 1993, 99: 117-140.
- [22] Wilson J B. Guilds, functional type and ecological groups [J]. *Oikos*, 1999, 86: 507-522.
- [23] 王栋. 牧草学各论 [M]. 南京: 江苏科学技术出版社, 1989: 319-320.
- [24] 陈世璜, 张昊, 王立群, 等. 中国北方草地植物根系 [M]. 长春: 吉林大学出版社, 2001: 1-3, 489-496.
- [25] 李永宏. 内蒙古锡林河流域羊草草原和大针茅草原在放牧影响下的分异和趋同 [J]. *植物生态学报*, 1988, 12(3): 189-195.
- [26] 李永宏. 内蒙古草原草场放牧退化模式研究及退化监测专家系统当议 [J]. *植物生态学报*, 1994, 18(1): 68-79.
- [27] 汪诗平, 李永宏. 内蒙古典型草原退化机理的研究 [J]. *应用生态学报*, 1999, 10(4): 437-441.
- [28] 赵成章, 樊胜岳, 殷翠琴, 等. 毒杂草型退化草地植被群落特征的研究 [J]. *中国沙漠*, 2004, 24(4): 507-512.
- [29] 尚占环, 龙瑞军, 马玉寿, 等. 黄河源区退化高寒草地土壤种子库: 种子萌发的数量和动态 [J]. *应用与环境生物学报*, 2006, 12(3): 313-317.
- [30] 李小双, 彭明春, 党承林. 植物自然更新研究进展 [J]. *生态学杂志*, 2007, 26(12): 2081-2088.
- [31] 孙吉雄. 草地培育学 [M]. 北京: 中国农业出版社, 2000: 10.
- [32] 白永飞, 张丽霞, 张焱. 蒙古锡林河流域草原群落植物功能群组成沿水热梯度变化的样带研究 [J]. *植物生态学报*, 2002, 26(3): 308-316.
- [33] 彭少麟, 周厚诚, 陈天杏, 等. 广东森林群落的组成结构数量特征 [J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1989, 13(1): 12-17.
- [34] Lavorel N, Chesson P L. How species with different regeneration niches coexist in patchy habitats with local disturbances [J]. *Oikos*, 1995, 74: 103-114.
- [35] Nakashizuka T. Species coexistence in temperate, mixed deciduous forests [J]. *Trends in Ecology and Evolution*, 2001, 16: 205-210.
- [36] 彭少麟, 周厚承, 陈天杏. 广东森林群落的数量特征 [J]. *植物生态学与地植物学学报*, 1989, 13(1): 10-17.
- [37] 赵丽娅, 李兆华, 赵锦慧, 等. 科尔沁沙质草地放牧和围封条件下的土壤种子库 [J]. *植物生态学报*, 2006, 30(4): 617-623.