

西藏高寒草原群落植物根系属性在降水梯度下的变异格局

周 玮¹ 李洪波^{2*} 曾 辉¹

¹北京大学深圳研究生院城市规划与设计学院, 深圳 518055; ²中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101

摘 要 根系功能属性及其变异性能够介导物种共存及环境适应策略, 但强烈的环境约束作用能够引起不同物种间根系属性的趋同性。为了研究西藏高寒草原群落中植物根系属性变异规律, 并阐明不同物种资源获取和适应策略的多样性, 该文对西藏高寒草原不同的环境梯度进行了研究。作者自东向西沿着降水梯度在那曲、班戈和尼玛3个自然草原群落进行群落调查, 并采集了共计22种植物。测定了每种植物的一级根直径、一级侧根长度和根系分支强度3个关键根系属性。结果表明: 在西藏高寒草原群落中, 不同物种根系直径普遍较小, 且种间变异非常小(22.76%), 其中86%的物种一级根直径集中在0.073 mm到0.094 mm之间; 相较于直径较粗的物种, 直径越细的物种分支强度越高, 侧根越短。在群落尺度上, 植物主要通过增加根系直径、侧根长度, 降低分支强度的方式来适应水分的减少; 而在物种尺度上, 植物适应水分变化的策略则呈现多样性。

关键词 属性变异; 适应策略; 根系分支; 根直径; 根长度; 高寒草原

周玮, 李洪波, 曾辉 (2018). 西藏高寒草原群落植物根系属性在降水梯度下的变异格局. 植物生态学报, 42, 1094–1102. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0140

Variations of root traits in three Xizang grassland communities along a precipitation gradient

ZHOU Wei¹, LI Hong-Bo^{2*}, and ZENG Hui¹

¹School of Urban Planning and Design, Shenzhen Graduate School, Peking University, Shenzhen 518055, China; and ²Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China

Abstract

Aims Root functional traits and their variations mediate coexistence and adaptive strategy of plant species. Yet, strong environmental constraints may induce convergence of root traits among different plant species. To study the variations of root traits and clarify the diverse adaptive strategies across plant species, we sampled three alpine grasslands along a precipitation gradient in the Xizang Plateau.

Methods In three grassland communities along a precipitation gradient: Nagqu, Baingoin and Nyima from east to west of Xizang Plateau, we collected 22 coexisting plant species and measured three key root traits: 1st-order root diameter, 1st-order lateral root length and root branch intensity.

Important findings The main results showed that: (1) the root of plants in the alpine grassland was generally thin, and the interspecific variation was also small (22.76%); (2) the root diameter of 86% plant species was in the range from 0.073 mm to 0.094 mm. Compared with the thick-root species, thin-root species had a higher root branching intensity, but shorter lateral root length. In addition, at community-level, plants mainly increased root diameter and lateral root length, but reduced root branching intensity to adapt to the decreasing precipitation; while at species-level, the plant species exhibited diverse adaptive strategies along the precipitation gradient.

Key words trait variation; adaptive strategy; root branching; root diameter; root length; alpine grassland

Zhou W, Li HB, Zeng H (2018). Variations of root traits in three Xizang grassland communities along a precipitation gradient. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 42, 1094–1102. DOI: 10.17521/cjpe.2018.0140

植物功能属性的种间和种内变异是物种共存和适应环境变化的基础。属性的种间变异能够代表不同物种的生态位空间差异(Díaz *et al.*, 2016), 很多

研究基于此分析了各个群落中物种的种间属性变异性, 尤其是针对植物获取土壤资源的根系属性来定义物种的共存策略(Pregitzer *et al.*, 2002; Kong *et al.*,

收稿日期Received: 2018-06-11 接受日期Accepted: 2018-10-16

基金项目: 国家重点研发计划(2016YFC0501802)。Supported by the National Key R&D Program of China (2016YFC0501802).

* 通信作者Corresponding author (lihongboxy@163.com)

2014; Liu *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2017)。另外, 越来越多的理论和研究表明, 群落的构建过程既要考虑属性的种间变异, 也要考虑环境梯度下属性的种内变异(Jung & Muller, 2010; Messier *et al.*, 2010; Fajardo & Piper, 2011)。因为在环境梯度上, 每一个植物群落中存在最优属性值范围, 故属性值在此范围内的物种可以较易的争夺到有限的资源(Kunstler *et al.*, 2012), 更有利于物种的存活。而根系作为植物获取土壤资源的重要器官, 其属性的种间和种内变化往往能够决定群落的组成和物种的适应策略。

根系属性能够表征植物多样性的资源获取策略。Kong等(2014)发现根系属性可以划分为两个主要的属性维度: 一个是受谱系发育信号约束强烈的根直径、中柱直径等; 另一个则是以适应环境变化为主的根系分支强度和分支比等。这两个维度的根系属性间也存在共变性: 根直径较细的物种具有较高的分支强度和较短的侧根长度, 根较粗的物种则相反。最新的研究表明, 根系属性间的这种共变性或者权衡普遍存在于在亚热带森林、温带森林及温带草原群落中(Eissenstat *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2017)。然而, 这种共变是以物种间根系属性具有巨大的变异为基础的, 尤其是受谱系信号约束最强的根系直径(Valverde-Barrantes *et al.*, 2017)。但在环境胁迫较大时, 物种间的属性往往呈现聚合性或者趋同性, 如北方森林物种的根系直径大小及变异范围要远低于亚热带森林物种(Chen *et al.*, 2013), 这表明环境对物种根系属性的约束作用使得细根物种能更好地适应寒冷的环境。目前, 在环境约束作用极为强烈的西藏高寒草原, 不同物种间根系属性的变异范围及属性间是否存在共变或权衡的研究依然薄弱, 但这对充分理解基于根系属性变异的植物共存策略的普遍性非常重要。

水分是草原系统最重要的一个限制因子, 而根系属性对不同水分环境的响应也反映了植物多样的水分获取及适应策略。在物种个体尺度上, 植物通常会通过增加侧根长度(Lynch, 2013), 降低侧根分支强度的方式来适应水分减少(Zhan *et al.*, 2015)。但不同植物由于根系属性的差异, 其适应环境变化的策略往往呈现多样性, 甚至存在相反的适应策略。如在内蒙古草原群落中随水分的降低, 黄囊薹草(*Carex korshinskyi*)增加了侧根长度, 大针茅(*Stipa*

grandis)则降低了侧根长度(Li *et al.*, 2017)。而在群落尺度上, 群落的属性值代表着当地环境最优的适应值(Muscarella & Uriarte, 2016), 其变化包括了物种演替带来的种间变异和植物属性种内变异的综合效应(Ackerly & Cornwell, 2007; Kichenin & Freschet, 2013), 代表了植物群落对气候变化的整体响应和普遍性的适应策略。因此, 在物种和群落尺度上探究环境梯度上西藏高寒草原植物根系的种间变异性, 能够更深层次地揭示植物适应环境策略的多样性和统一性。

本研究选取青藏高原西北部草原群落为研究对象, 该区降水自东向西递减, 故水分可能成为控制该区各生态过程及格局的重要自然因素(武建双等, 2012)。因而我们选取不同降水梯度下西藏高寒草原22个植物种的根直径、分支强度等根系属性进行初步研究, 通过比较分析植物在物种尺度和群落尺度上的种间属性变异及不同水分梯度下共有种的种内属性变异情况, 以期探讨环境筛选作用强烈的西藏高寒草原植物根属性的变异规律, 并阐明物种资源获取和适应策略的多样性。同时, 因西藏高寒草原生态系统比较脆弱, 群落结构相对简单且对气候变化敏感(Chen *et al.*, 2016; 姜炎彬等, 2017), 因此, 有效定义几个关键植物属性在不同水分梯度下的响应策略, 也可以为预测全球气候变化下西藏高寒草原植物的存活和分布范围的变化提供理论基础。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于青藏高原西北腹地, 为典型的亚寒带气候区, 全年气候干冷, 植物生长季一般为5月中下旬至9月下旬。该区域由于受西南季风及地形因素影响, 降水自东向西逐渐减少(朱桂丽等, 2017)。沿降水梯度由东向西分别选取那曲、班戈和尼玛3个地区的草原群落进行样地设置(表1), 经纬度跨度为31.43°–32.08° N, 86.90°–90.03° E, 且本研究中的3个草原群落均为围栏内未受人为干扰的自然群落。那曲地区的优势植物物种主要是高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)和钉柱委陵菜(*Potentilla saundersiana*), 其盖度分别是56%和21%; 班戈地区的主要植物物种则是西藏三毛草(*Trisetum spicatum* subsp. *tibeticum*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)和半卧狗娃花

表1 西藏高寒草原群落根系样地基本信息

Table 1 Basic information of the sampling sites of root in Xizang alpine grassland communities

地点 Site	经纬度 Latitude and longitude	年平均气温 Mean annual temperature (°C)	年降水量 Mean annual precipitation (mm)	海拔 Elevation (m)	土壤氮含量 Soil N (%)	土壤碳含量 Soil C (%)	土壤碳氮比 Soil C:N
那曲 Nagqu	31.65° N, 92.02° E	-2.2	445	4 600	0.193	1.965	22.97
班戈 Baingoin	31.43° N, 90.03° E	-1.2	329	4 700	0.117	1.081	13.93
尼玛 Nyima	32.08° N, 86.90° E	-3.1	286	4 780	0.115	2.062	18.24

(*Heteropappus semiprostratus*), 其盖度分别是16%、14%及12%; 尼玛主要分布的植物物种是紫花针茅、纤杆蒿(*Artemisia demissa*)及小叶棘豆(*Oxytropis microphylla*), 其盖度分别是28%、26%及24%。

1.2 研究方法

1.2.1 样地设置与样品采集

在那曲、班戈和尼玛3个地区分别设置30 m × 30 m的研究区域, 在每个区域内随机选择15个0.5 m × 0.5 m的调查样方, 并记录每个调查样方中物种名称、数量及盖度。在物种调查的基础上分别确定每个地区草原群落的主要物种组成, 并对每个物种选择20株成龄植物进行根系采样(稀有物种数量较少则至少保证10株): 用刀切挖出每个物种连同地上部分的土块, 小心去除根周围的土壤, 用去离子水洗净后, 将完整的根系按照不同的物种存放于冰盒内的塑封袋中, 并及时运回实验室, 置于-20 °C冰箱冷冻保存。

1.2.2 根系属性指标测定

在实验室中用去离子水洗去附着在根上的细小杂质与灰尘, 并将其置于放有去离子水的培养皿中(使根系间不会重叠), 利用扫描仪(Expression 10000XL; Epson, Suwa, Japan)进行扫描, 并使用WINRHIZO软件(Regent Instruments, Quebec, Canada)将获取的图像进行处理分析, 获得一级根直径、一级根长度及分支强度3个指标。其中根系的分级是严格遵循Fitter (1987)、Berntson (1997)及Pregitzer等(2002)所描述的分级方法, 即将最末梢的根系命名为一级根。此外, 对于每一个根系图像, 人工计数每个二级根上的一级根数量, 进而利用一级根数量除以二级根的长度计算出根系分支强度(Kong *et al.*, 2014)。

1.3 数据处理与分析

通过对西藏3个草原群落内22个物种的采样调查, 利用SPSS 22.0 (SPSS, Chicago, USA)统计分析不同物种间根属性的变异情况, 采用单因子方差分

析和Tukey检验比较同一根属性在不同水分梯度上的差异。运用Pearson相关分析三个根属性间的相关关系, 同时利用R软件包picante (Kembel *et al.*, 2010)的系统发生独立对比方法(PIC)分析去除系统发育影响后的根属性间关系。为了更好地比较分析群落尺度上根属性的变化, 我们求得物种 j 在群落 h 中的重要值 I_{jh} , 其中重要值是各个物种在群落中的相对密度、相对出现频度及相对盖度的平均值。并以此为权重, 计算每个物种根系属性经过群落加权后的属性值(CWM值) (Umaña *et al.*, 2015), 其计算公式如下:

$$I_{jh} = \left(\frac{D_{jh}}{\sum_{j=1}^s D_{jh}} + \frac{N_{jh}}{\sum_{j=1}^s N_{jh}} + \frac{C_{jh}}{\sum_{j=1}^s C_{jh}} \right) / 3 \quad (1)$$

式中, I_{jh} 为物种 j 在草原群落 h 中的重要值; D_{jh} 为物种 j 在草原群落 h 的调查样方中所占的总密度; N_{jh} 为物种 j 在草原群落 h 的调查样方中出现的总频度; C_{jh} 为物种 j 在草原群落 h 的调查样方中所占的总盖度。

$$CWM_{th} = \sum_{j=1}^s I_{jh} \times t_j \quad (2)$$

式中, t 为根系属性; t_j 为物种 j 的属性值; h 为草原群落类型; I_{jh} 为物种 j 在草原群落 h 中的重要值;

为了进一步研究不同水分梯度下植物根系属性的变异情况, 我们对3个草原群落中共有物种的种内属性进行了对比分析。以该物种出现的降雨量最高的样地中的根系属性作为参数, 计算该物种随水分降低时(其他样地中), 各根系属性的变化百分数。同时, 为了更加清晰的表征出每个物种的适应策略, 我们进一步求得各物种的属性随降雨梯度变化的百分比, 以便能够简明地展现各物种适应策略的差异。

2 结果

2.1 根系属性的种间变异性

在3个草原群落中, 22种高寒草原植物的3个根系属性的种间变异性存在较大的差异(图1)。其中,

物种间一级根直径差异仅有1.96倍, 总变异系数为22.76% (表2)。除了小叶棘豆、半卧狗娃花和海乳草 (*Glaux maritima*) 一级根直径大于1 mm, 且种内直径变化范围较大外, 86%的植物种的根的直径主要集中在0.073 mm到0.094 mm, 且物种内直径变化范围较小; 与之相反, 不同物种间一级根长度差异较大, 总变异系数达80.19%, 从一级根长度最短的伊凡藁草(*Carex ivanovae*, 0.335 mm), 到最长的半卧狗娃花(5.239 mm); 一级根分支强度的变异系数为

61.05%, 变异范围从1.119·cm⁻¹到12.041·cm⁻¹。

2.2 物种间根系属性的相关关系

22个不同植物种间, 一级根直径与一级侧根长度呈显著正相关关系, 而分支强度与一级根直径呈显著负相关关系, 与一级侧根长度也呈显著负相关 (表3), 即粗根植物物种具有较大的一级侧根长度, 较低的分支强度, 而细根植物物种则具有高分支强度和低一级侧根长度。但去除种系发生信号后, 仅直径与一级侧根长度仍具有显著正相关关系, 其他

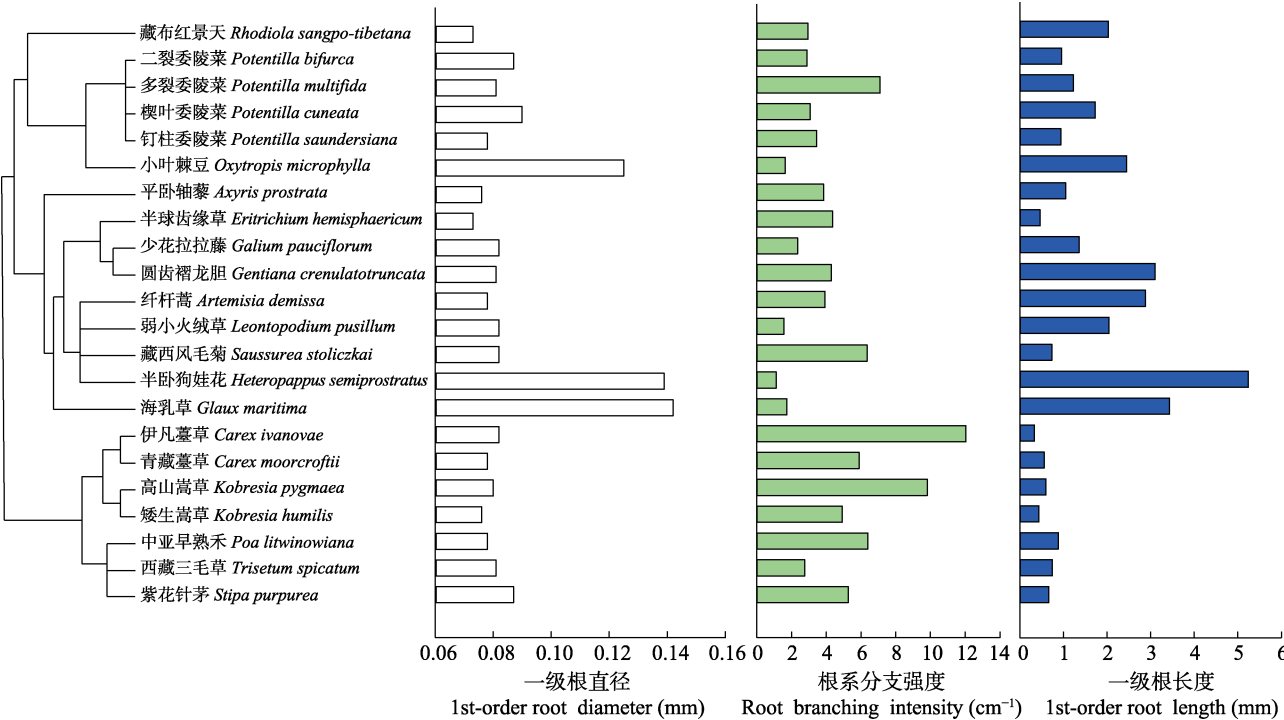


图1 22种高寒草原植物的谱系发育关系及根系属性的变异。
Fig. 1 Variations of phylogeny and traits among the 22 plant species in the alpine grassland.

表2 西藏高寒草原22种植物的根系属性变异情况
Table 2 Summary of the three root traits for 22 species in Xizang alpine grassland

根属性 Root trait	最小值 Min.	最大值 Max.	平均值 Mean	变异系数 Coefficient of variation (%)
一级根直径 1st-order root diameter (mm)	0.073	0.142	0.088	22.76
一级根长度 1st-order root length (mm)	0.335	5.239	1.541	80.19
根系分支强度 Root branching intensity (No.cm ⁻¹)	1.119	12.041	4.439	61.05

表3 西藏高寒草原22种植物去除种系发生信号(右上)与未去除种系发生信号(左下)时3个根属性间的Pearson相关性
Table 3 Pearson correlations with (top right) and without (bottom left) phylogenetically independent contrasts for root traits across 22 species in Xizang alpine grassland

根属性 Root trait	一级根直径 1st-order root diameter	分支强度 Root branching intensity	一级根长度 1st-order root length
一级根直径 1st-order root diameter		-0.008 ^{ns}	0.672 ^{**}
根系分支强度 Root branching intensity	-0.432 [*]		-0.139 ^{ns}
一级根长度 1st-order root length	0.728 ^{**}	-0.573 ^{**}	

ns, 不显著; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.001$ 。
ns, not significant; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.001$.

根系属性间的这种相关关系不再显著(表3)。

2.3 根系属性对水分减少的响应规律

2.3.1 群落尺度上根系属性对水分减少的响应

三个根系属性的CWM值随水分的减少具有明显变化,且变化的程度与方向不同。植物一级根直径和一级侧根长度随水分减少程度的增加而增大,但一级侧根长度的变化趋势明显大于一级根直径的变化,根系直径随水分梯度下降增加了9%–30%,而一级侧根长度则增加了71%–209%;根系分支强度则随水分减少程度的增加而降低,变化趋势也较明显,根系分支强度降低了48%–53%(图2)。说明随着水分的降低,植物常常通过增加一级根直径,尤其是增加一级侧根长度,降低分支强度的方式来适应环境的干旱胁迫。

2.3.2 物种尺度上根系属性对水分减少的响应

区域常见物种往往分布在不同的草原类型中,其根系属性对区域水分变化的响应方向及幅度有所差异。结果显示,随着水分减少,一级根较粗物种的直径变化要大于一级根较细物种,但一级根较细物种的其他根系属性变化程度要高于一级根较粗物种(图3)。对于直径来说,一级根较粗的小叶棘豆和半卧狗娃花随水分减少增加了32%–36%,而一级根较细物种中只有二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)随水分减少提高了13%–14%,其他一级根较细物种直径随水分减少并未有显著变化;相对于降水较多的班戈地区,一级根较细物种(弱小火绒草(*Leontopodium pusillum*))一级侧根长度在降水较少的尼玛地区增长13%–97%,而一级根较粗物种(半卧狗娃花)则仅增长了8%;同样,在水分减少情况下,一级根较细

物种中的弱小火绒草和紫花针茅的根系分支强度降低了45%–69%,而一级根较粗物种中只有半卧狗娃花的根系分支强度有所变化,且仅降低了23%,但纤杆蒿的根分枝强度随水分减少的变化具有特殊性,呈现了相反的趋势,其根系分支强度随水分的减少反而增加了123%。

进一步的分析表明,不同物种适应环境水分变化的策略具有多样性(图4)。对于一级根较粗的半卧狗娃花和小叶棘豆,随水分减少,其根系直径均有明显的增大,但前者也同时增加了侧根长度及降低了根系分支强度,后者则正好相反。然而,对于其他几个一级根较细的共有物种(二裂委陵菜、紫花针茅、弱小火绒草、西藏三毛草和纤杆蒿),随水分减少,根直径相对于其他根系属性变化很小;根系分支强度则明显降低(纤杆蒿除外);但侧根长度则呈现不同的变化趋势,但总体上以增加为主:纤杆蒿和三毛草的侧根长度随水分减少而降低;弱小火绒草、紫花针茅和二裂委陵菜的侧根长度则随之增加。

3 讨论

3.1 根系属性的种间变异性

本研究表明在青藏高原草原群落区域尺度上,不同物种间根直径变异较小,而一级侧根长度和根系分支强度变异较大(表2);并且根系直径较细的物种比直径较粗的物种具有更高的根系分支强度,以及更短的侧根长度(图1),而这种属性间的权衡可能是不同物种共存的重要机制之一(Kraft *et al.*, 2015)。Li等(2017)在内蒙古温带草原的研究发现,细根物种的根系往往能够侵入到粗根物种的根系空

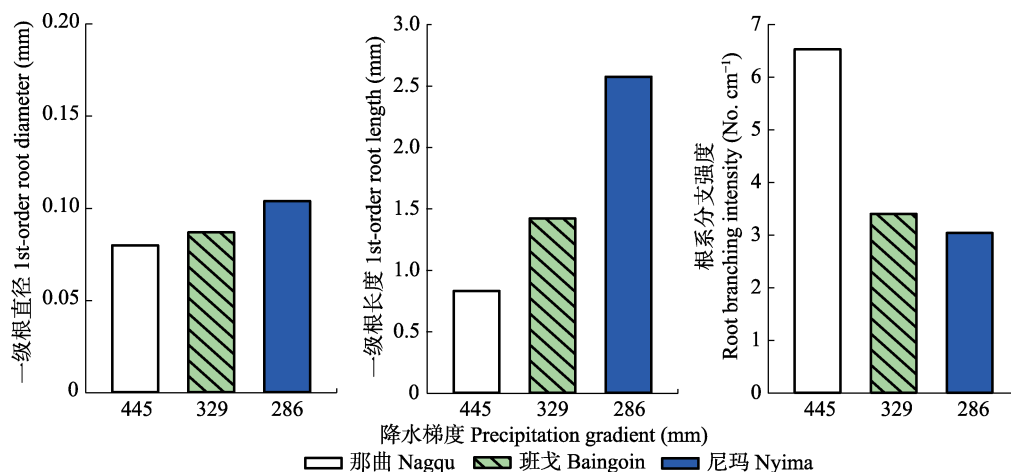


图2 不同降水梯度上的西藏高寒草原3个草原群落加权后的根系属性。

Fig. 2 Community-weighted root traits of the three grasslands along the precipitation gradient in Xizang alpine grassland.

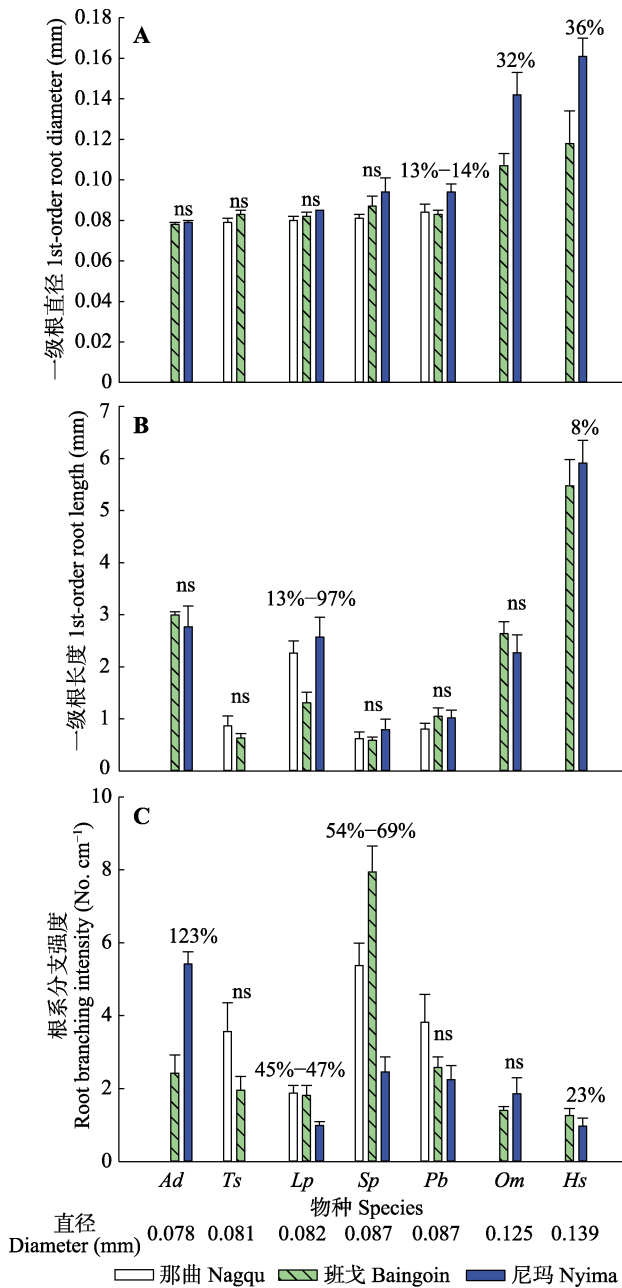


图3 西藏高原3个草原类型中7个共有物种(同时出现在两个或三个地区)的根系属性(平均值+标准误差)。Ad, 纤杆蒿; Ts, 西藏三毛草; Lp, 弱小火绒草; Sp, 紫花针茅; Pb, 二裂委陵菜; Om, 小叶棘豆; Hs, 半卧狗娃花。

Fig. 3 Root trait mean values of seven regionally common species (appearing in two or three sites at the same time) at three grassland sites (mean + SE) in Xizang alpine grassland. Ad, *Artemisia demissa*; Ts, *Trisetum spicatum*; Lp, *Leontopodium pusillum*; Sp, *Stipa purpurea*; Pb, *Potentilla bifurca*; Om, *Oxytropis microphylla*; Hs, *Heteropappus semiprostratus*.

间中, 从而使得共存物种可以充分地占据土壤空间及利用有限的土壤资源。同样, 在温带森林及亚热带森林中也发现了木本细根物种与粗根物种间根系分支强度与侧根长度的权衡, 同时结合菌根的侵染, 发现了植物多样性的地下资源获取策略(Eissenstat

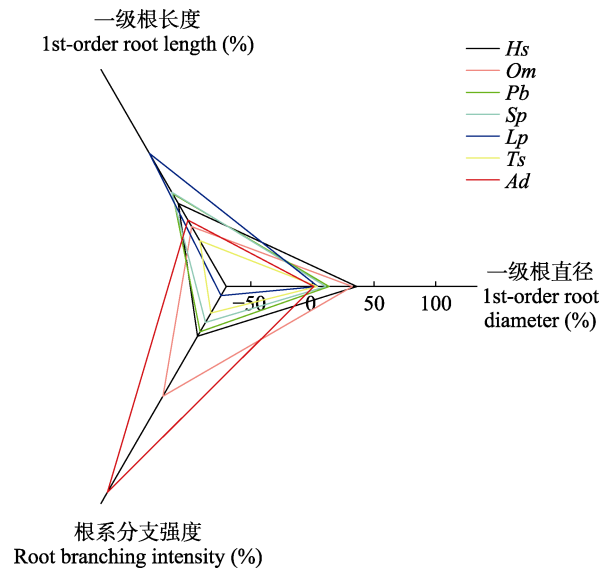


图4 西藏高原3个草原类型7个共有物种根系属性随水分变化的平均百分比。Hs, 半卧狗娃花; Om, 小叶棘豆; Pb, 二裂委陵菜; Sp, 紫花针茅; Lp, 弱小火绒草; Ts, 西藏三毛草; Ad, 纤杆蒿。

Fig. 4 The average percentage of root traits of seven regionally common species (appearing in two or three sites at the same time) to water stress at three grassland sites in Xizang alpine grassland. Ad, *Artemisia demissa*; Ts, *Trisetum spicatum*; Lp, *Leontopodium pusillum*; Sp, *Stipa purpurea*; Pb, *Potentilla bifurca*; Om, *Oxytropis microphylla*; Hs, *Heteropappus semiprostratus*.

et al., 2015; Liu et al., 2015)。这些研究与我们的结果说明, 根直径、侧根长度及根系分支强度间的相关关系是普遍存在于高寒草原、温带草原及温带和亚热带森林中的。另外, 我们发现, 在去除了谱系信号影响之后, 根系直径和侧根长度的相关性依然紧密(表3), 这说明二者的关系受谱系信号的约束较小。这也可能与植物本身发育的共性有关, 如根系直径和侧根分生组织的比例在不同功能群的植物之间差异很小(Bystrova et al., 2018)。

自然环境压力的大小可能决定了植物根系的种间变异。Li等(2017)在内蒙古温带草原的研究发现, 该区物种间的根系直径变异非常大且直径较粗(CV = 50.7%; 0.107–0.459 mm)。但是, 本研究的结果表明, 西藏地区物种间一级根直径的变异性并不大, 且在样地尺度上大部分的物种及区域尺度上分布较广的物种多为较细物种, 物种的直径分布范围仅为0.073–0.142 mm(图1; 表2)。说明环境的筛选可以增加物种功能属性的相似性, 并影响物种的适应性和表现型(Albert et al., 2011; Laughlin et al., 2012)。即在筛选作用较强烈的环境下, 植物的根系属性(如根直径)往往会被约束在特定的范围内, 也

就是强烈的环境筛选使得物种间的属性趋同 (Valladare *et al.*, 2015; Dwyer & Laughlin, 2017)。根系直径能够反映植物生长的快慢策略 (Reich, 2014), 而细根物种具有更快的生长和周转速度 (Eissenstat, 1991; McCormack *et al.*, 2012), 且投资成本较低, 故为植物适应严酷的自然环境提供了更高的灵活性 (Chen *et al.*, 2013)。因此, 构建较细的根系可能是植物适应西藏较短的生长周期的最佳策略。

3.2 根系属性的种内变异性及植物适应水分减少的策略

群落尺度上的属性 *CWM* 值能够反映环境的筛选作用, 代表着当地环境最优适应值 (Muscarella & Uriarte, 2016)。而不同群落间, 群落属性值的变化主要源于物种更替 (Ackerly & Cornwell, 2007; Cornwell & Ackerly, 2009; Pérez-Ramos *et al.*, 2012)。我们发现在群落尺度上, 一级根直径和一级侧根长度随着样地水分的减少而增大, 根系分支强度则随水分的减少而降低 (图2), 说明在区域尺度上, 一级根较粗, 侧根较长, 分支强度较低的植物种更适合生活在水分较少的环境中。另外, 本文结果显示, 侧根长度和分支强度在不同群落间的变异幅度远高于根系直径的变化, 说明侧根长度和分支强度是更容易适应环境变化的根系属性。

除了物种间的变化, 不同群落里共有种的属性的种内变异可能也会影响群落 *CWM* 值 (Violle *et al.*, 2012; Kichenin & Freschet, 2013)。我们的结果显示, 随水分含量降低, 根直径相对于其他根属性来说几乎没有变化, 但侧根长度和分支强度均有所增加, 尤其是分支强度 (图4)。另外, 我们也发现, 不同共有种根系属性响应水分变化的规律并不一致 (图3)。不同物种的属性种内变异对环境梯度的响应具有较大异质性 (Albert *et al.*, 2010; Kichenin & Freschet, 2013)。在区域常见的7个物种中, 半卧狗娃花对水分变化的响应与群落整体尺度上物种的响应一致, 3个根系属性均有所改变; 弱小火绒草主要通过增加侧根长度及降低分枝强度两个属性来适应环境水分的变化; 小叶棘豆、二裂委陵菜、紫花针茅及纤杆蒿则主要通过改变一个属性值的方式来响应水分变化; 而西藏三毛草3个根系属性随环境水分的变化均未有显著变化。以上说明植物的根系属性是会随着环境水分的变化而变化的, 且植物往往是通过改变单一属性或多个属性的方式来适应环境的变化

(Nosil *et al.*, 2009), 而物种间这种通过协调不同属性及属性组合间的变异方向及程度来适应水分减少的方式, 体现了不同物种适应环境能力及策略的多样性 (Laughlin & Messier, 2015)。

3.3 启示

本研究表明, 与其他生态系统相比, 如森林和温带草原系统 (Liu *et al.*, 2015; Li *et al.*, 2017), 虽然西藏高寒草原群落的环境约束作用使得植物的根系直径较细、物种间根系直径变异较小, 但是根系属性间的相关性依然稳固, 如不同物种间根系直径与分支强度呈负相关关系, 与侧根长度呈正相关关系。这种属性间的权衡体现了不同物种的资源获取策略或生态位差异: 一级根较细的物种更依赖于侧根密度的增加获取资源, 而一级根较粗的物种则更可能利用较长的侧根长度获取资源。这说明, 关键的根系属性能够充分地决定植物的资源获取策略, 而这种策略在生态系统中具有普遍性。这为在全球尺度上探究不同物种的生态位空间提供了理论基础。但是, 在个体根属性方面, 除了我们选择的3个属性外, 根毛、其他菌根属性 (比如菌根类群、根外菌丝量)、根际分泌物、化学元素浓度等也有一定的功能意义; 在根系特征方面, 整个根系的长度、生物量及在不同土层的分布, 根系的分支特征等也可以提供地下资源捕获策略的信息, 这些也是有待我们进一步研究的方向。

本研究对如何来定义植物的属性空间有启发意义: (1) 用多少指标, 用什么指标。我们的研究表明地下资源策略似乎通过几个有限的指标就可以得到很好的描述, 但这也有待更多的试验研究的验证。(2) 有限的地下策略指标和有限的地上策略指标 (Kunstler *et al.*, 2011; Díaz *et al.*, 2016) 很有可能定义一个物种, 并认识这个物种在不同环境中的属性值会如何变化。这对预测全球变化下的物种存亡及分布变化以及由此造成的生态系统过程的变化可能有重要意义。(3) 本研究也对认识植物如何响应和适应环境条件变化具有一定的价值, 当环境变化时, 物种策略的变化可能包括一个或多个属性指标的变化, 而要认识这种变化方式只有通过更多的实证来研究。

4 结论

在西藏高寒草原, 不同草原植物种间的几个关

键根属性间具有显著的权衡: 根直径较细的物种比直径较粗的物种具有更强的分支强度和更短的侧根长度, 这体现了不同物种的生态位差异, 是物种共存的基础。另外, 植物适应水分胁迫的策略在不同尺度上具有较大的差异: 在群落尺度上, 随着水分减少, 根系直径和侧根长度显著增加, 根系分支强度显著降低; 而在物种尺度上, 不同物种往往是通过改变单一或多个属性的方式来适应环境的变化, 且每个根系属性响应水分梯度的变异方向和程度存在差异, 进而表明了不同物种在适应水分变化策略上的多样性。

致谢 感谢中国科学院地理科学与资源研究所的郭大立研究员对实验设计的支持和指导; 感谢马泽清博士在野外采样中给予的帮助及在写作过程中的建议。

参考文献

- Ackerly DD, Cornwell WK (2007). A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within-and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135–145.
- Albert CH, Grassein F, Schurr FM, Vieilledent G, Violle C (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology Evolution & Systematics*, 13, 217–225.
- 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 intraspecific vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24, 1192–1201.
- Bernston GM (1997). Topological scaling and plant root system architecture: Developmental and functional hierarchies. *New Phytologist*, 135, 621–634.
- Bystrova EI, Zhukovskaya NV, Ivanov VB (2018). Dependence of root cell growth and division on root diameter. *Russian Journal of Developmental Biology*, 49, 79–86.
- Chen J, Luo Y, Xia J, Cao J (2016). Differential responses of ecosystem respiration components to experimental warming in a meadow grassland on the Tibetan Plateau. *Agricultural & Forest Meteorology*, 220, 21–29.
- Chen W, Zeng H, Eissenstat DM, Guo D (2013). Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time. *Global Ecology & Biogeography*, 22, 846–856.
- Cornwell WK, Ackerly DD (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79, 109–126.
- Díaz S, Kattge J, Cornelissen JH, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice IC, Garnier E, Bönsch G, Westoby M, Poorter H, Reich PB, Moles AT, Dickie J, Gillison AN, Zanne AE, Chave J, Wright SJ, Sheremet'ev SN, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig JS, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha MD, Gorné LD (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171.
- Dwyer JM, Laughlin DC (2017). Constraints on trait combinations explain climatic drivers of biodiversity: The importance of trait covariance in community assembly. *Ecology Letters*, 20, 872–882.
- Eissenstat DM (1991). On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: A field study using citrus rootstocks. *New Phytologist*, 118, 63–68.
- Eissenstat DM, Kucharski JM, Zadworny M, Adams TS, Koide RT (2015). Linking root traits to nutrient foraging in arbuscular mycorrhizal trees in a temperate forest. *New Phytologist*, 208, 114–124.
- Fajardo A, Piper FI (2011). Intraspecific trait variation and covariation in a widespread tree species (*Nothofagus pumilio*) in southern Chile. *New Phytologist*, 189, 259.
- Fitter AH (1987). An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist*, 106, 61–77.
- Jiang YB, Fan M, Zhang YJ (2017). Effect of short-term warming on plant community features of alpine meadow in Northern Tibet. *Chinese Journal of Ecology*, 36, 616–622. [姜炎彬, 范苗, 张扬建 (2017). 短期增温对藏北高寒草甸植物群落特征的影响. *生态学杂志*, 36, 616–622.]
- Jung V, Muller S (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.
- Kembel SW, Cowan PD, Helmus MR, Cornwell WK, Morlon H, Ackerly DD, Blomberg SP, Webb CO (2010). Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology. *Bioinformatics*, 26, 1463–1464.
- Kichenin E, Freschet GT (2013). Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology*, 27, 1254–1261.
- Kong D, Ma C, Zhang Q, Li L, Chen X, Zeng H, Guo D (2014). Leading dimensions in absorptive root trait variation across 96 subtropical forest species. *New Phytologist*, 203, 863–872.
- Kraft NJB, Godoy O, Levine JM (2015). Plant functional traits and the multidimensional nature of species coexistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112, 797–802.

- Kunstler G, Falster D, Coomes DA, Hui F, Kooyman RM, Laughlin DC, Poorter L, Vanderwel M, Vieilledent G, Wright SJ, Aiba M, Baraloto C, Caspersen J, Cornelissen JH, Gourdlet-Fleury S, Hanewinkel M, Herault B, Kattge J, Kurokawa H, Onoda Y, Peñuelas J, Poorter H, Uriarte M, Richardson S, Ruiz-Benito P, Sun IF, Ståhl G, Swenson NG, Thompson J, Westerlund B, Wirth C, Zavala MA, Zeng H, Zimmerman JK, Zimmermann NE, Westoby M (2011). Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529, 204–207.
- Kunstler G, Laverigne S, Courbaud B, Thuiller W, Vieilledent G, Zimmermann NE, Kattge J, Coomes DA (2012). Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: Implications for forest community assembly. *Ecology Letters*, 15, 831–840.
- Laughlin DC, Joshi C, van Bodegom PM, Bastow ZA, Fulé PZ (2012). A predictive model of community assembly that incorporates intraspecific trait variation. *Ecology Letters*, 15, 1291–1299.
- Laughlin DC, Messier J (2015). Fitness of multidimensional phenotypes in dynamic adaptive landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 487–496.
- Li H, Liu B, McCormack ML, Ma Z, Guo D (2017). Diverse belowground resource strategies underlie plant species coexistence and spatial distribution in three grasslands along a precipitation gradient. *New Phytologist*, 216, 1140–1150.
- Liu B, Li H, Zhu B, Koide RT, Eissenstat DM, Guo D (2015). Complementarity in nutrient foraging strategies of absorptive fine roots and arbuscular mycorrhizal fungi across 14 coexisting subtropical tree species. *New Phytologist*, 208, 125–136.
- Lynch JP (2013). Steep, cheap and deep: An ideotype to optimize water and N acquisition by maize root systems. *Annals of Botany*, 112, 347.
- McCormack ML, Adams TS, Smithwick EA, Eissenstat DM (2012). Predicting fine root lifespan from plant functional traits in temperate trees. *New Phytologist*, 195, 823–831.
- Messier J, McGill BJ, Lechowicz MJ (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters*, 13, 838–848.
- Muscarella R, Uriarte M (2016). Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? *Proceedings of the Royal Society B: Biological*, 283, 20152434. DOI: 10.1098/rspb.2015.2434.
- Nosil P, Harmon LJ, Seehausen O (2009). Ecological explanations for (incomplete) speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 145–156.
- Pérez-Ramos IM, Roumet C, Cruz P, Blanchard A, Autran P, Garnier E (2012). Evidence for a “plant community economics spectrum” driven by nutrient and water limitations in a mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology*, 100, 1315–1327.
- Pregitzer KS, Deforest JL, Burton AJ, Allen MF, Ruess RW, Hendrick RL (2002). Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological Monographs*, 72, 293–309.
- Reich PB (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Umaña MN, Zhang C, Cao M, Lin L, Swenson NG (2015). Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecology Letters*, 18, 1329.
- Valladares F, Bastias CC, Godoy O, Granda E, Escudero A (2015). Species coexistence in a changing world. *Frontiers in Plant Science*, 6, 866.
- Valverde-Barrantes OJ, Freschet GT, Roumet C, Blackwood CB (2017). A worldview of root traits: The influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants. *New Phytologist*, 215, 1562–1573.
- Violle C, Enquist BJ, McGill BJ, Jiang L, Albert CH, Hulshof C, Jung V, Messier J (2012). The return of the variance: Intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244–252.
- Wu JS, Li XJ, Shen ZX, Zhang XZ, Shi PL, Yu CQ, Wang JS, Zhou YT (2012). Species diversity distribution pattern of alpine grasslands communities along a precipitation gradient across Northern Tibetan Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 21, 17–25. [武建双, 李晓佳, 沈振西, 张宪洲, 石培礼, 余成群, 王景升, 周宇庭 (2012). 藏北高寒草地样带物种多样性沿降水梯度的分布格局. 草业学报, 21, 17–25.]
- Zhan A, Schneider H, Lynch JP (2015). Reduced lateral root branching density improves drought tolerance in maize. *Plant Physiology*, 168, 1603–1615.
- Zhu GL, Li J, Wei XH, He NP (2017). Longitudinal patterns of productivity and plant diversity in Tibetan alpine grasslands. *Journal of Natural Resources*, 32, 210–222. [朱桂丽, 李杰, 魏学红, 何念鹏 (2017). 青藏高寒草地植被生产力与生物多样性的经度格局. 自然资源学报, 32, 210–222.]

责任编辑: 吕晓涛 责任编辑: 李 敏



扫码加入读者圈
听语音, 看问答