

海拔对青海湖流域群落水平植物功能性状的影响

向 响 黄永梅* 杨崇曜 李泽卿 陈慧颖 潘莹萍 霍佳璇 任 梁

北京师范大学地表过程与资源生态国家重点实验室, 北京师范大学地理科学学部, 北京 100875

摘 要 海拔变化会引起气压、温度、降水、土壤湿度和风速等环境因子发生急剧变化, 植物功能性状-海拔的相互关系对于预测全球变化背景下山地植物的适应方式具有重要意义。该研究在青海湖流域海拔3 400–4 200 m范围内布设了5个样地(海拔间隔约200 m), 通过植物群落调查, 测定植物功能性状和土壤理化性质, 结合气象数据, 探讨了海拔对青海湖流域群落水平植物功能性状的影响。结果如下: (1)群落加权平均植株高度(H)、叶片干物质含量($LDMC$)、叶片碳氮比($C:N$)和叶片氮磷比($N:P$)随海拔升高显著降低, 比根表面积(SRA)随海拔升高波动下降, 比叶面积(SLA)、叶片氮含量(LNC)和叶片磷含量(LPC)随海拔升高显著升高, 叶片碳含量(LCC)、比根长(SRL)和根组织密度(RTD)随海拔未发生显著变化。(2)所有性状的变异来源以物种组成变化为主, $N:P$ 和 LPC 的种内性状变异与物种组成变化呈现正的协变效应, 其余性状为负的协变效应。(3)降水和0–10 cm土层土壤养分含量对 SLA 变化的解释率较高, 温度和10–20 cm土层土壤养分含量对其余性状随海拔变化的解释率较高。以上结果表明青海湖流域植物群落主要通过物种更替来适应随海拔升高而剧烈变化的环境, 且各群落中的非优势种倾向于占据与优势种相反的性状空间来提高资源利用率, 随海拔变化的热量和深层土壤养分含量是群落水平植物功能性状变化的主要影响因子。

关键词 海拔; 群落水平性状; 叶片化学计量; 种内变异; 物种组成变化

向响, 黄永梅, 杨崇曜, 李泽卿, 陈慧颖, 潘莹萍, 霍佳璇, 任梁 (2021). 海拔对青海湖流域群落水平植物功能性状的影响. 植物生态学报, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0140

Effect of altitude on community-level plant functional traits in the Qinghai Lake Basin, China

XIANG Xiang, HUANG Yong-Mei*, YANG Chong-Yao, LI Ze-Qing, CHEN Hui-Ying, PAN Ying-Ping, HUO Jia-Xuan, and REN Liang

State Key Laboratory of Earth Surface Processes and Resource Ecology, Beijing Normal University, and Faculty of Geographical Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

Abstract

Aims Altitude has prominent effects on many environmental factors, such as atmospheric pressure, temperature, precipitation, soil moisture and wind velocity. The relationship between plant functional traits and altitude are critical for predicting the effects of climate change on montane plants. Our objective is to examine the effect of altitude on community-level plant functional traits in the Qinghai Lake Basin, China.

Methods Five sites were selected with 200 m increase in altitude (3 400–4 200 m) in the Qinghai Lake Basin, China. Community structure, plant functional traits, soil property and atmospheric factors were surveyed and analyzed in this study. Community-weighted mean functional traits (CWM) was calculated according to the relative abundance of species.

Important findings The results showed that: (1) Community-weighted mean plant height (H), leaf dry matter content ($LDMC$), leaf $C:N$ ratio ($C:N$) and leaf $N:P$ ratio ($N:P$) decreased significantly along altitude, while specific root surface area (SRA) fluctuated with altitude. Specific leaf area (SLA), leaf nitrogen content (LNC) and leaf phosphorus content (LPC) increased significantly along altitude, while altitude had no significant effect on leaf carbon content (LCC), root tissue density (RTD) and specific root length (SRL). (2) The variation in CWM along altitude could be explained by species turnover more rather than intraspecific variability. $N:P$ and LPC had a positive covariation, other CWM had a negative covariation. (3) Precipitation and 0–10 cm depth soil nutrients content explained the largest proportion change of SLA . Temperature and 10–20 cm depth soil nutrients content explained the largest proportion change of other CWM along altitude. Overall, these findings suggested that the plant com-

收稿日期Received: 2020-05-11 接受日期Accepted: 2020-08-23

基金项目: 国家自然科学基金(41730854). Supported by the National Natural Science Foundation of China (41730854).

* 通信作者Corresponding author (ymhuang@bnu.edu.cn)

munities in our study adapted to altitude through species turnover, and the non-dominant species tended to occupy opposite trait spaces to the dominant species in the Qinghai Lake Basin, China. Temperature and deeper soil nutrients content had significant effects on *CWM* along altitude.

Key words altitude; community-level trait; leaf stoichiometry; intraspecific variability; species turnover

Xiang X, Huang YM, Yang CY, Li ZQ, Chen HY, Pan YP, Huo JX, Ren L (2021). Effect of altitude on community-level plant functional traits in the Qinghai Lake Basin, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 00-00. DOI: 10.17521/cjpe.2020.0140

植物功能性状是指植物的生理、生态和物候特征, 这些特征通常在个体水平上可测量, 并通过影响其生长、繁殖和存活来影响植物的行为和适应性 (Violle *et al.*, 2007)。为了更好地描述植物群落对环境变化的响应, Garnier等(2004)根据质量比假说, 将个体水平植物功能性状与群落物种相对丰富度结合, 计算得到群落加权平均性状(*CWM*), 代表群落水平植物功能性状。全球气候变化背景下基于植物功能性状分析植被对环境变化的响应备受关注(Lamarque *et al.*, 2014; Violle *et al.*, 2014; 黄永梅等, 2018)。大量研究在全球、大洲等大尺度上探究“性状-环境”关系, 但是这些研究多是基于个体水平植物功能性状开展, 如: Reich和Oleksyn (2004)研究了叶片氮磷含量、叶片氮磷比与年平均气温和纬度的关系; Reich等(2014)在研究北美洲针叶林叶寿命对碳循环的影响时, 分析了叶寿命对温度的响应规律。随着研究的深入, 群落水平植物功能性状, 尤其是群落加权平均植物功能性状被证实能够对环境过滤作用(如: 气候、扰动机制或生物相互作用)作出响应, 并影响主要的生态系统过程(如初级生产力或凋落物分解速率)(Diaz *et al.*, 2007; de Bello *et al.*, 2010; Mouillot *et al.*, 2013; Valencia *et al.*, 2015; Nunes *et al.*, 2017)。群落水平植物功能性状也被证实可以很好地与环境变化、生态系统服务相联系, 正成为全球变化生态学的一个重要研究工具(Violle *et al.*, 2014)。在区域尺度和局地尺度上, 植物群落调查数据更易获得, 因此“群落水平性状-环境”关系研究目前多在区域和局地尺度进行, 如: de Oliveira等(2020)在巴西研究了13个*CWM*对干旱的响应特征; Niu等(2016)在青藏高原东部研究了放牧强度对*CWM*的影响; Wang等(2016)在中国东部森林样带研究发现叶片*CWM*与纬度具有很好的相关性等。

群落水平植物功能性状的变化来源包括物种组成变化和种内性状变异, 早期的“群落加权平均性状-环境”关系研究通常假设物种组成变化大于种内性状变异, 最为典型的例子是许多研究从较为广泛

的性状数据库中提取数据进行分析(Cornelissen *et al.*, 2003; Kleyer *et al.*, 2008; Klimešová & de Bello, 2009)。然而, 大量研究表明, 种内性状变异对于物种存活以及群落动态发挥着重要作用, 因此, 分离并量化植物种内性状变异、物种组成变化及二者的协变效应至关重要(de Bello *et al.*, 2011; Lepš *et al.*, 2011; Mitchell *et al.*, 2020)。大量研究基于自然或半自然的环境梯度, 将群落水平植物功能性状进行了分离和量化, 如: 长时间定点观测生态系统中群落水平植物功能性状对年际气候变化的响应特征(Chen *et al.*, 2019); 或依据土壤水分梯度、人为管理模式和营养元素添加梯度等进行*CWM*的分离和量化(de la Riva *et al.*, 2016; Siefert & Ritchie, 2016; Volf *et al.*, 2016), 这些相关研究有助于更好地了解哪些生态过程调控着植物群落的集散以及植物群落对环境的适应性(Cingolani *et al.*, 2007; Jung *et al.*, 2014)。

山地环境变化剧烈, 较小水平距离上存在“陡峭”的气候梯度使山地成为研究植物对环境变化响应的天然实验室(Graae *et al.*, 2012)。目前有关“植物功能性状-海拔”关系的研究大多是在物种水平上开展, 如: Pfennigwerth等(2017)研究了*Rhododendron maximum*的叶片性状随海拔的变化特征; Asner和Martin (2016)评估了热带森林冠层叶片化学计量特征与海拔和土壤类型的关系; Midolo等(2019)在大尺度上利用meta分析研究了植物种内性状随海拔的变化特征。仅有较少研究关注“群落水平性状-海拔”关系, 如: Kergunteuil等(2018)在瑞士山区研究了植物“抵御”性状(比叶面积、叶片干物质含量和植株高度)随海拔的变化特征; Campetella等(2019)在意大利撒丁岛上研究了叶片*CWM*在不同热量区(海拔导致)之间的差异。这些研究大多关注叶片性状和化学计量特征, 对于根系性状研究较少。同时由于全球不同山系所处的经度、纬度和海拔范围等具有较大差异, 环境因子和植物功能性状随海拔的变化模式并不固定(Körner, 2007), 因此, 在气候变化敏感区

域——青藏高原的山地生态系统中关注更多群落水平植物功能性状随海拔变化的局地规律仍很必要。

本研究以青藏高原东北部的青海湖流域为研究区, 探究海拔对群落水平叶片形态性状、根系形态性状、叶片化学计量特征和植株高度的影响, 以期揭示青海湖流域植物群落对环境变化的响应规律, 并为预测未来全球变化条件下高寒生态系统的响应规律提供依据。本研究试图解决以下两个科学问题: (1)青海湖流域群落水平植物功能性状随海拔的变化特征及变异来源。(2)环境因子对群落水平植物功能性状的影响规律。

1 材料和方法

1.1 研究区概况与样地设置

青海湖流域位于青藏高原东北部(36.25°–

38.33° N, 97.83°–101.33° E, 海拔3 194–5 170 m), 属于高寒大陆性气候, 年平均气温–1.1–4.0 °C, 年降水量291–597 mm, 年蒸发量1 300–2 000 mm (年奎等, 1997)。随着海拔升高, 植被类型依次为温性草原、高寒草原、高寒草甸、高寒荒漠和高山稀疏植被等(陈桂琛和彭敏, 1993), 建群种分别为西北针茅(*Stipa sareptana*)、紫花针茅(*Stipa purpurea*)、高山嵩草(*Kobresia pygmaea*)、唐古红景天(*Rhodiola tangutica*)和四蕊山莓草(*Sibbaldia tetrandra*)等。

2018年7月下旬在青海湖流域沿海拔梯度设置5个样地(3 373、3 626、3 719、3 973和4 222 m)(图1; 表1), 包含高寒草原、高寒草甸和高寒荒漠3种生态系统。每个海拔高度上的样地均布设在坡度较为平缓(<15°)的阳坡, 避免小生境的差异对植物群落的影响。在每个样地随机选取3个1 m × 1 m的样方, 进

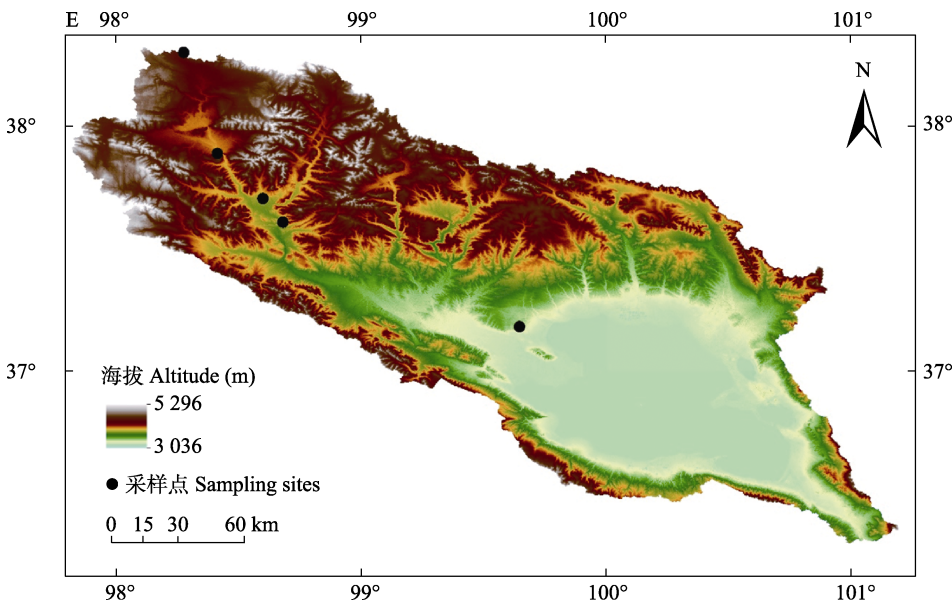


图1 青海湖流域采样点分布图。
Fig. 1 Distribution of sampling sites in the Qinghai Lake Basin, China.

表1 青海湖流域研究样地的地理位置和植被特征

Table 1 Geographical and vegetation characteristics of each site in the Qinghai Lake Basin, China

序号 Serial number	海拔 Altitude (m)	群系 Alliance	优势种 Dominant species	坡度 Slope (°)	土壤类型 Soil type
1	3 373	紫花针茅+西北针茅草地 <i>Stipa purpurea</i> + <i>S. sareptana</i> Tussock Grassland Alliance	紫花针茅、西北针茅 <i>S. purpurea</i> , <i>S. sareptana</i>	<5	砂质壤土 Sandy loam
2	3 626	紫花针茅草地 <i>S. purpurea</i> Tussock Grassland Alliance	紫花针茅 <i>S. purpurea</i>	11	砂质壤土 Sandy loam
3	3 719	高山嵩草+紫花针茅草地 <i>Kobresia pygmaea</i> + <i>S. purpurea</i> Tussock Grassland Alliance	高山嵩草、紫花针茅 <i>K. pygmaea</i> , <i>S. purpurea</i>	<5	砂质壤土 Sandy loam
4	3 973	高山嵩草草地 <i>K. pygmaea</i> Tussock Grassland Alliance	高山嵩草 <i>K. pygmaea</i>	13	壤质细砂土 Loam fine sand
5	4 222	唐古红景天高山垫状植被 <i>Rhodiola tangutica</i> Alpine Cushion Vegetation	唐古红景天 <i>R. tangutica</i>	<5	砂质壤土 Sandy loam

行植物群落调查、植物功能性状以及土壤理化性质的采样和分析。

1.2 样方调查与植物功能性状测定

在选定的样地进行样方调查, 调查内容包括植物群落总盖度、物种组成、物种分盖度和物种高度(表1)。将样方内各物种分盖度从大到小排序计算累积盖度, 采集每个样方中累积盖度占总盖度80%以上的物种, 测定其植物功能性状。本研究共测定了11个植物功能性状, 包括植物叶片形态性状、叶片化学计量特征、根系性状和植株高度, 具体指标及其计算方法如表2所示。

在每个样方周围, 随机选取10–15株成熟、健康和无病虫害的目标物种植株(Cornelissen *et al.*, 2003), 测量高度后挖取整个植株(包括根系), 带回实验室分离叶片、茎和根系。用扫描仪扫描新鲜叶片, 用Image J软件解译得到叶面积, 将已扫描的叶片遮光泡水12 h, 取出吸干表面水分, 称饱和鲜质量(精度为0.01 g), 之后烘干至恒质量(65 °C, 48 h), 称干质量(精度为0.01 g)。烘干的叶片研磨过100目

筛后, 用全自动元素分析仪(vario EL cube, Elementar Analysensysteme GmbH, Hanau, Germany)测定叶片全碳含量(LCC)和全氮含量(LNC), 用电感耦合等离子体原子发射光谱仪(Spector Arcos Eop, SPECTRO Analytical Instruments GmbH, Clive, Germany)测定叶片全磷含量(LPC)。扫描分析洗净的细根(<2 mm), 得到细根直径、长度、表面积、体积, 之后将根系样品烘干至恒质量(65 °C, 48 h), 称量得到细根干质量(0.01 g)。根据公式(表2)计算每个物种的SLA、LDMC、SRL、RTD和SRA。样地每个物种的植物功能性状数据有3个重复。

1.3 环境因子的获取

本研究分析了包括气象、土壤在内的6个环境因子(表3)对群落水平植物功能性状的影响。气象数据来自中国区域高时空分辨率地面气象要素驱动数据集(何杰和阳坤, 2011)。土壤养分为实测数据, 在一个样地的3个样方(1 m × 1 m)中, 用土钻(直径9 cm)取0–10和10–20 cm土层土壤, 将土样带回实验室挑出根系, 在室温下风干至恒质量, 过2 mm筛。用全

表2 本研究选取的植物功能性状指标及计算公式

Table 2 Plant functional traits and their equations selected in this study

植物功能性状 Plant functional trait	简写 Abbreviation	单位 Unit	计算公式 Equation
植株高度 Plant height	<i>H</i>	cm	—
比叶面积 Specific leaf area	<i>SLA</i>	cm ² ·g ⁻¹	叶面积/叶片干质量 Leaf area/dry mass
叶片干物质含量 Leaf dry matter content	<i>LDMC</i>	g·g ⁻¹	叶干质量/叶饱和鲜质量 Leaf dry weight/saturated fresh mass
叶片氮含量 Leaf nitrogen content	<i>LNC</i>	mg·g ⁻¹	—
叶片磷含量 Leaf phosphorus content	<i>LPC</i>	mg·g ⁻¹	—
叶片碳含量 Leaf carbon content	<i>LCC</i>	mg·g ⁻¹	—
叶片碳氮比 Leaf C:N ratio	C:N	—	—
叶片氮磷比 Leaf N:P ratio	N:P	—	—
比根长 Specific root length	<i>SRL</i>	cm·g ⁻¹	细根长度/细根干质量 Fine root length/dry mass
比根表面积 Specific root surface area	<i>SRA</i>	cm ² ·g ⁻¹	细根表面积/细根干质量 Fine root surface area/dry mass
根组织密度 Root tissue density	<i>RTD</i>	g·cm ⁻³	细根干质量/细根体积 Fine root dry mass/volume

表3 青海湖流域各样地的气候和土壤营养元素含量特征(平均值±标准误, *n* = 3)

Table 3 Climate and soil nutrient content characteristics of each site in the Qinghai Lake Basin, China (mean ± SE, *n* = 3)

序号 Serial number	年平均气温 Mean annual airtemperature (°C)	年降水量 Mean annual precipitation (mm)	0–10 cm土壤全氮含量 Soil total nitrogen content in 0–10 cm layer (mg·g ⁻¹)	0–10 cm土壤全磷含量 Soil total phosphorus content in 0–10 cm layer (mg·g ⁻¹)	10–20 cm土壤全氮含量 Soil total nitrogen content in 10–20 cm layer (mg·g ⁻¹)	10–20 cm土壤全磷含量 Soil total phosphorus content in 10–20 cm layer (mg·g ⁻¹)
1	1	348	0.39 ± 0.003 ^c	0.66 ± 0.164 ^a	0.34 ± 0.033 ^b	0.62 ± 0.001 ^{ab}
2	-1	434	0.39 ± 0.003 ^c	0.62 ± 0.008 ^a	0.31 ± 0.033 ^c	0.63 ± 0.004 ^a
3	-2	430	0.43 ± 0.003 ^b	0.65 ± 0.004 ^a	0.26 ± 0.000 ^d	0.57 ± 0.015 ^{bc}
4	-4	401	0.49 ± 0.001 ^a	0.59 ± 0.004 ^a	0.38 ± 0.000 ^a	0.59 ± 0.002 ^b
5	-6	371	0.32 ± 0.003 ^d	0.53 ± 0.005 ^a	0.18 ± 0.033 ^c	0.53 ± 0.007 ^d

同一列不同小写字母表示各样地间差异显著(*p* < 0.05)。

Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among sites (*p* < 0.05).

自动元素分析仪测定土壤全碳、全氮含量,用电感耦合等离子体原子发射光谱仪测定土壤全磷含量。

1.4 数据计算与统计分析

群落加权平均性状计算公式为:

$$CWM = \sum_{i=0}^S w_i \times x_i \quad (1)$$

式中, s 为物种数, w_i 为物种 i 在群落中的相对盖度, x_i 为物种 i 的性状值(Garnier *et al.*, 2004)。利用公式(1)分别计算 SLA 、 $LDMC$ 、 H 、 LNC 、 LCC 、 LPC 、 SRL 、 RTD 、 SRA 、C:N和N:P的群落加权平均值。

对各个 CWM 进行 K-W 正态性检验, SLA 、 $LDMC$ 、 SRL 、 RTD 、C:N和N:P的群落加权平均值均符合正态分布, H 、 LNC 、 LCC 、 LPC 和 SRA 的群落加权平均值进行lg转换后符合正态分布, 然后进行单因素方差分析, 采用最小显著差异(LSD)法进行差异性检验。基于嵌套方差分析和平方和分解的方法(Lepš *et al.*, 2011), 将所有 CWM 分离并量化为物种组成变化和种内性状变异。为了更好地量化环境因子对各个 CWM 的影响, 本研究先将6个环境因子数据标准化, 利用主成分分析(PCA), 提取前2个主成分PC1和PC2, 后使用基于分层划分法的多元回归分析(Chevan & Sutherland, 1991; Both *et al.*, 2019)量化PC1和PC2对 CWM 变化的解释率。

在R 3.4.3中使用“FD”包计算各个 CWM (Laliberté & Legendre, 2010; R Core Team, 2019), 使用Lepš等(2011)提出的函数分离和量化 CWM , 使用“heir.part”包实现分层划分法的计算(Both *et al.*, 2019)。数据的正态性检验、数据的标准化、以及ANOVA和PCA在SPSS 20.0中进行。所有的图形均利用OriginPro 2017绘制。

2 结果和分析

2.1 群落水平植物功能性状随海拔的变化特征

单因素方差分析结果(图2)表明, LCC 、 SRL 和 RTD 的群落加权平均值不随海拔发生显著变化, 其余各 CWM 在不同海拔间具有显著差异。 H 随海拔升高显著降低(图2F)。 LNC 、 LPC 随海拔升高显著升高(图2A、2B), 高海拔处(≥ 4000 m)的叶片C:N、N:P的群落加权平均值显著低于低海拔地区(图2D、2H), 海拔4200 m处的叶片N:P小于14, 其余较低海拔处均大于16。 SLA 随海拔升高显著升高, 在海拔4000 m处达到最大值, 在最高海拔4200 m处有所降低(图

2C), $LDMC$ 最大值出现在3600–3700 m处(图2G)。 SRA 随海拔升高波动降低(图2I)。

2.2 群落水平植物功能性状随海拔变化的变异来源

随海拔有显著变化的8个群落水平植物功能性状(除 LCC 、 SRL 和 RTD)总变异来源的解释率为52.03%–95.99%, 其中 SLA 、 LNC 和 SRA 的总变异解释率分别为52.03%、59.02%和66.14%, 其他性状的总变异解释率较高, 为82.39%–95.99% (图3)。 LPC 的种内变异和物种组成变化都不显著, 二者具有正向的协变效应, 叶片N:P也具有正向的协变效应, SLA 的种内性状变异不显著。除 LPC 外, 其余所有性状均为物种组成变化的解释率大于种内性状变异。

2.3 环境因子对群落水平植物功能性状的影响

对6个环境因子进行主成分分析, 提取出前两个主成分。PC1的解释率为46.39%, PC2的解释率为28.4%, 总解释率为74.79% (图4)。与PC1高度相关的主要因子有: 年平均气温、10–20 cm土壤全磷含量、10–20 cm土壤全氮含量, 与PC2高度相关的主要因子有: 年降水量、0–10 cm土壤全氮含量、0–10 cm土壤全磷含量, 因此, 本研究将PC1归纳为热量和深层养分因子, PC2归纳为降水和表层养分因子。

对于随海拔有显著变化的8个群落加权平均性状(图5), PC1和PC2的总解释率(PC1 + PC2)最高为80.49% (LPC), 最低为37.88% (LNC), 平均解释率为59.53%。PC1和PC2对 SLA 、 $LDMC$ 和 LNC 随海拔变化的总解释率小于50%, 对其余性状的总解释率大于60%, 其中对 LPC 和叶片N:P的总解释率最高, 分别为80.49%和78.40%。 SLA 随海拔变化可被解释的部分中PC2比重较大, 表明海拔变化导致的降水和0–10 cm土壤养分含量差异对 SLA 影响较大; LNC 和 H 随海拔变化可被解释的部分中PC1与PC2比重相当; 其余5个性状随海拔变化可被解释的部分中PC1比重较大, 表明海拔变化导致的温度以及10–20 cm土壤养分含量变化对这些群落水平植物功能性状有更加直接和强烈的影响。

3 讨论

3.1 群落水平植物功能性状随海拔的变化特征

在青海湖流域, 随着海拔升高群落 H 显著降低(图2F), 可能因为随着海拔升高, 植物受到低温、大风的环境胁迫, 植物群落逐渐低矮化, 直至变成垫状。植株高度对纬度梯度也存在类似的响应, 即:

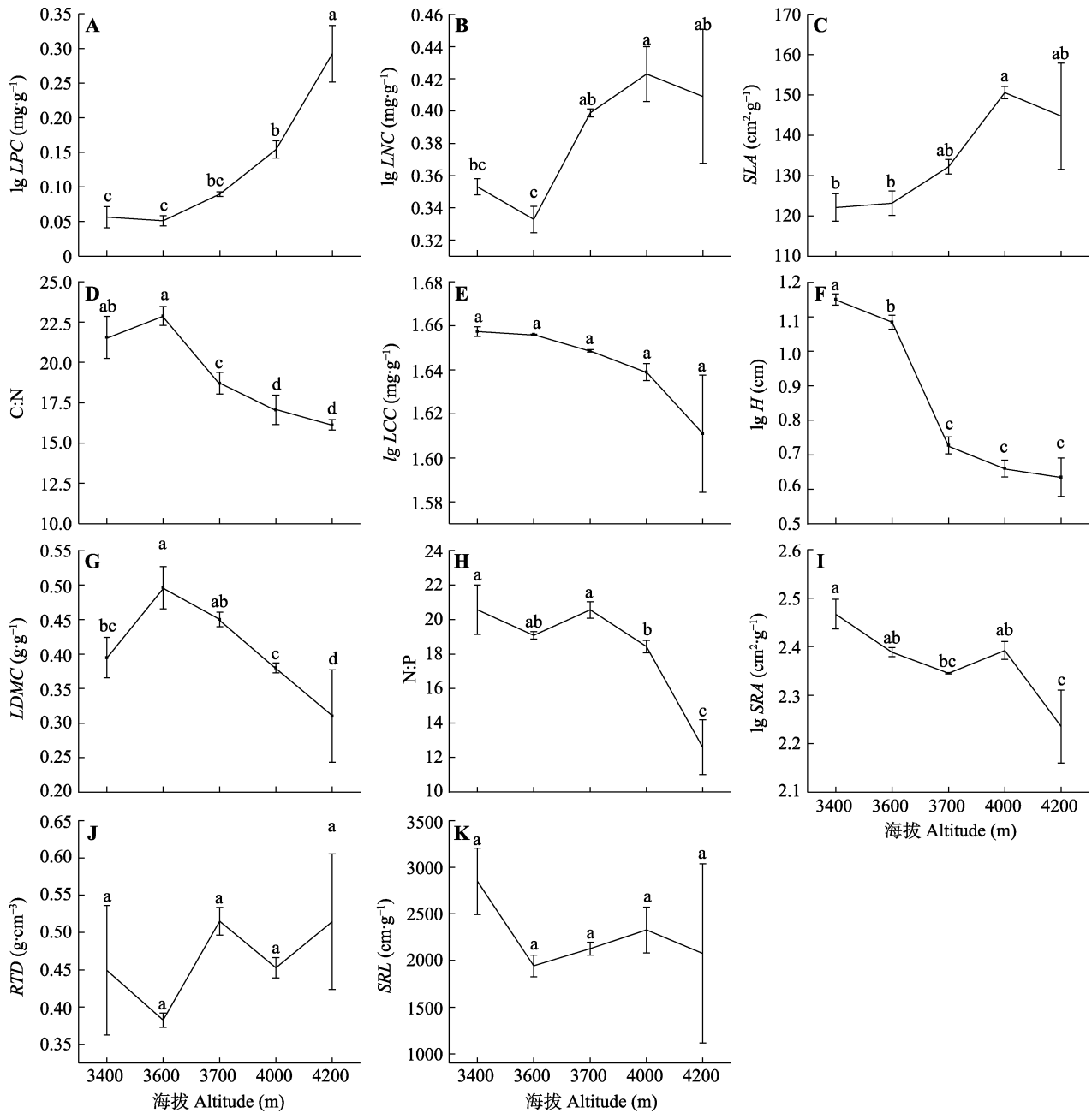


图2 群落加权平均性状随海拔变化的单因素方差分析(平均值 \pm 标准误)。不同小写字母表示该性状在不同海拔间具有显著差异($p < 0.05$)。C:N, 叶片碳氮比; H , 植株高度; LCC , 叶片碳含量; $LDMC$, 叶片干物质含量; LNC , 叶片氮含量; LPC , 叶片磷含量; N:P, 叶片氮磷比; RTD , 根组织密度; SLA , 比叶面积; SRA , 比根表面积; SRL , 比根长。

Fig. 2 The one-way ANOVA of community-weighted mean functional traits along altitude (mean \pm SE). Different lowercase letters indicate significant differences between different altitudes ($p < 0.05$). C:N, leaf carbon to nitrogen ratio; H , plant height; LCC , leaf carbon content; $LDMC$, leaf dry matter content; LNC , leaf nitrogen content; LPC , leaf phosphorus content; N:P, leaf nitrogen to phosphorus ratio; RTD , root tissue density; SLA , specific leaf area; SRA , specific root surface area; SRL , specific root length.

随着纬度升高, 温度和降水发生显著变化, 纬度越高群落植株高度越低(Moles et al., 2009; de Frenne et al., 2013)。SLA呈现随海拔升高先上升后下降的现象(图2C), 可能是因为随着海拔上升, 植物对水分的可获得性增加(表3), 而4200 m处唐古红景天高山垫状植被样地位于垭口, 气温低, 降水量少, 常

年大风导致了较高的土壤水分蒸发量, 植物对水分的可获得性极低, 即干旱条件下SLA显著低于湿润条件下, 这一结果与Campetella等(2019)的研究结果一致。干旱环境下的植物叶片往往会有较厚的细胞壁和叶肉层(Poorter et al., 2009), 植物叶组织相对营养留存高, 导致SLA较小、LDMC较大。在本研

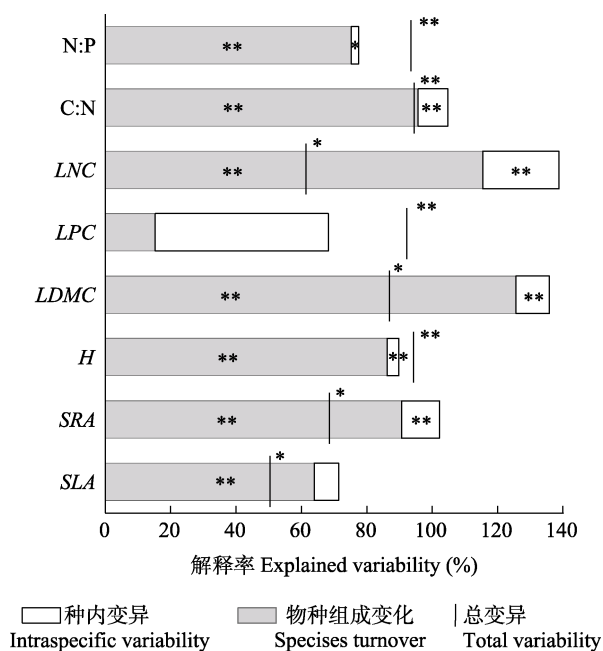


图3 群落加权平均性状变异来源分解。竖线与方框顶部(种内性状变异+物种组成变化)的距离代表协变效应量, 竖线与方框相交时协变效应为负, 不相交时协变效应为正。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。性状简写见表2。

Fig. 3 Decomposition of total variability in community-weighted mean functional traits. The space between the top of the column and the bar corresponds to the effect of covariation. If the bar is above the column, the covariation is positive, if the bar crosses the column, the covariation is negative. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. See Table 2 for abbreviation of traits.

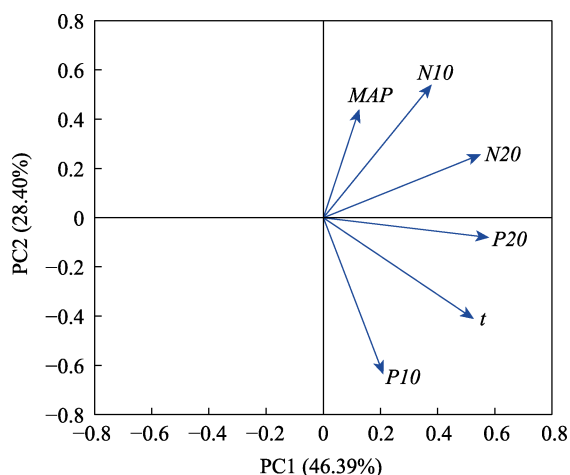


图4 六个环境因子的主成分分析。MAP, 年降水量(mm); N10, 0–10 cm土壤全氮含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); N20, 10–20 cm土壤全氮含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); P10, 0–10 cm土壤全磷含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); P20, 10–20 cm土壤全磷含量($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); t, 年平均气温($^{\circ}\text{C}$)。

Fig. 4 Principal component analysis (PCA) of six environmental factors. MAP, mean annual precipitation (mm); N10, soil total nitrogen content in 0–10 cm layer ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); N20, soil total nitrogen content in 10–20 cm layer ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); P10, soil total phosphorus content in 0–10 cm layer ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); P20, soil total phosphorus content in 10–20 cm layer ($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$); t, mean annual air temperature ($^{\circ}\text{C}$).

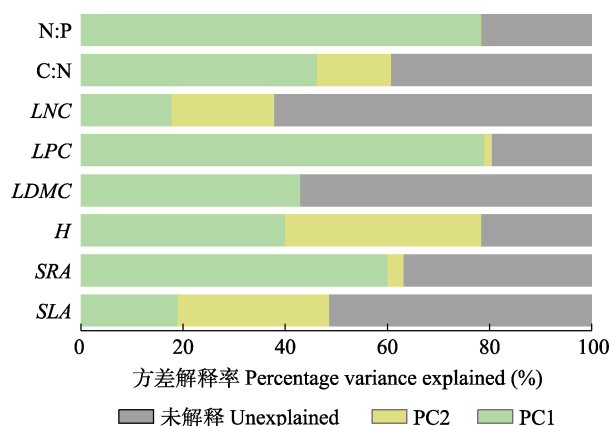


图5 环境因子PC1与PC2对群落加权平均性状变化的解释率。PC1, 热量和深层养分因子; PC2, 降水和表层养分因子。性状简写见表2。

Fig. 5 Proportion of variance in community-weighted mean functional traits explained by PC1 and PC2. PC1, temperature and deep soil nutrient content; PC2, precipitation and surface soil nutrient content. See Table 2 for abbreviation of traits.

究中, LDMC与SLA呈现显著的负相关关系, 这与以往的认知是一致的, 然而海拔3 400和4 200 m处较其他海拔相对干旱, LDMC却较小, 可能是因为不同性状随海拔变化的主导因子有差异, LDMC还受到温度、辐射强度等因素的影响, 如: 有研究发现SLA和LDMC受到温度的影响较大(Roche *et al.*, 2004)。本研究所选的根系形态性状发生波动变化或不随海拔发生变化(图2I–2K), 以往有研究提到: 较大的SRL与更高的养分和水分吸收率、更快的根系周转率有关, 是表征环境变化的较为敏感的性状(Geng *et al.*, 2014), 而在本研究中, SRL的变化始终不显著, 这是令人意外的。

叶片C:N反映了植物吸收营养所能同化C的能力, 可以在一定程度上反映植物的养分利用效率(黄建军和王希华, 2003), 随着海拔升高, 群落加权平均叶片C:N显著下降(图2D), 表明青海湖流域植物群落的N利用效率表现出随着海拔升高而降低的趋势。而且高海拔处叶片的营养元素含量(LNC、LPC)显著高于低海拔处(图2A、2B), 可能是因为高海拔处植物对热量的需求受到限制, 植物为了在较短的生长季内维持生命活动, 完成生命周期, 需要通过提高叶片的营养元素含量来提高光合速率和呼吸速率(Mooney & Billings, 1961; Reich & Oleksyn, 2004)。同时, 本研究发现土壤营养元素含量与叶片营养元素含量是不匹配的, 即: 高海拔处的土壤N、P含量低而群落加权平均叶片N、P含量高(图2A、2B;

表3)。有研究利用“营养奢侈消耗”假说来解释这一现象(van Wijk *et al.*, 2003; Kichenin *et al.*, 2013), 该假说认为, 生长缓慢的物种在养分冲刷较快的生境中吸收的养分超过即时生长需求(奢侈消费), 可能会在土壤养分储备耗尽后利用这些植物自身储备来支持生长(Chapin III, 1980)。尽管在不同生境中营养元素的可获得性差异较大, 但大部分植物叶组织的N:P (质量比)大约为14–16, 比值更低时发生氮限制, 比值更高时发生磷限制(Güsewell, 2004)。在本研究中, 海拔4 200 m处氮较为缺乏, 其余低海拔处磷较为缺乏, 因此, 本研究认为青海湖流域不同海拔的生态系统受到广泛的磷限制, 4 200 m以上的高海拔生态系统受到氮限制。

3.2 物种组成变化是青海湖流域群落水平植物功能性状沿海拔变化的主要原因

植物为了应对环境变化, 首先会调节自身的生理生态功能性状进行适应, 当某些植物性状的表型可塑性无法适应剧烈的环境变化时, 群落将纳入更适合当前环境的新物种和新性状值, 从而增大了物种组成变化导致的性状变异在总变异中的占比(Siefert *et al.*, 2015)。在本研究设置的海拔梯度上, 所有群落水平性状沿海拔变化均以物种组成变化为主, 表明在青海湖流域, 植物群落对海拔梯度变化的适应机制以物种更替为主。一方面可能由于本研究设置的海拔梯度较大(海拔间隔200 m), 导致样地间环境变化过于剧烈, 另一方面也可能因为高寒环境变化较为剧烈, 即使海拔变动很小也会导致剧烈的环境变化。因此, 在研究植物功能性状与环境的关系时, 梯度的设置至关重要。尽管在本研究中大部分植物功能性状的种内变异比较小, 但也是不可忽视的, 如果因为“陡峭”的环境梯度而忽略种内性状变异, 将会低估植物群落对环境的适应能力(Campetella *et al.*, 2019)。Zhou等(2018)的研究结果显示, 植物功能性状对氮添加梯度发生响应时, 种内性状变异在叶片化学计量特征(LPC、LNC)的总变异中占比更大, 在叶片形态性状(SLA、LDMC), 植株整体性状(H)的总变异中占比较小, 然而在本研究中, LNC的变异来源结果与上述研究结果相反, LPC随海拔变化时种内变异与物种组成变化均不显著。除了叶片N:P和LPC种内变异与物种组成变化是正的协变效应以外, 其他的性状都呈现出负的协变效应, 表明这些性状的种内与种间变化存在负补偿,

即: 以植株高度为例, 当一个群落中优势物种植株高度较高时, 会促进其他矮小物种在该生境中存活, 而一个群落中优势物种较为矮小时, 会促进高大物种在该生境中存活(Lepš *et al.*, 2011), 这一结果反映了青海湖流域不同群落中非优势种倾向于占据与优势种相反的性状空间, 提高了高寒环境下植物群落对资源的利用率。但是, 目前关于植物群落对环境的响应和适应机制仍存在很大的不确定性, 需要进行深入研究。

3.3 环境因子对群落水平植物功能性状的影响

环境因子对群落水平植物功能性状的影响具有较大差异, 本研究随海拔升高有显著变化的8个性状中, 5个性状被热量和深层养分因子(PC1)解释的部分较大, LNC和H受PC1与PC2的影响相当(图5), 表明温度对高寒环境中这些群落水平植物功能性状的影响是直接和强烈的, 因此, 本研究认为在青海湖流域3 400–4 200 m海拔范围内, 温度是植物生长的广泛限制因子。降水和表层养分因子(PC2)对于SLA是主要限制因子, 这与上述结论“干旱条件下SLA显著低于湿润条件下”是一致的。同时本研究发现, 深层土壤(10–20 cm)营养元素含量对群落水平植物功能性状的影响高于表层土壤(0–10 cm)(图5), 可能是因为随着土层加深, 根系生物量呈现减少的趋势, 高寒草原、草甸生态系统, 尤其是高寒草甸生态系统, 0–10 cm土层的根系密集而复杂, 根系之间竞争强度大, 可能不利于水分和养分的吸收, 而且高寒环境下表层土温较低, 土壤水分含量受环境变化影响较大, 而深层土壤比表层土壤更加稳定, 具有较好的保温、保湿效应。胡慧等(2020)研究发现随着土层加深, 细根的资源利用效率和策略不变, 因此, 在根系策略不变的前提下, 植物可能更倾向于选择较为稳定的土层(10–20 cm)作为养分吸收的主要场所, 而对于10–20 cm土层是否为高寒生态系统中植物根系吸收养分的主要场所这一结论, 还需要大量的研究进行论证。此外, 植物功能性状随海拔梯度的变化有很大一部分无法得到合理解释, 尽管本研究选取了随海拔变化的温度、降水、土壤营养元素等对植物生存影响较大的因子, 但可能仍有关键的因子被遗漏, 如: 辐射强度、土壤质地等。结合各个群落水平植物功能性状随海拔的变化特征以及温度、降水、土壤水分的可获得性和土壤养分含量来看, 青海湖流域资源条件最好、性状空间占

据较为充分的海拔区间可能位于3 700—4 000 m, 但是此结果仅是从植物功能性状的角度进行评估, 若想获得更为全面准确的结论, 还应与群落生产力和群落固碳能力相结合。

4 结论

海拔变化会导致温度、水分和养分的可获得性等发生显著变化, 群落水平植物功能性状也表现出一定的海拔模式。在青海湖流域, 随着海拔升高, 植物群落倾向于拥有较大的比叶面积、叶氮含量和叶磷含量以及较小的植株高度, 从而适应高海拔地区寒冷、干旱和营养元素可获得性低的生境, 然而根系形态性状未表现出明显的海拔模式。温度和深层土壤养分含量是驱动青海湖流域群落水平植物功能性状随海拔变化的主要环境因子。植物群落通过改变物种组成适应随海拔升高而剧烈变化的环境, 且植物群落中的非优势种倾向于占据与优势种相反的性状空间, 从而充分利用高寒环境中的光、热和养分等资源。

致谢 感谢北京师范大学地理科学学部杨晓帆教授在本文英文部分审阅工作中给予的帮助。

参考文献

- Asner GP, Martin RE (2016). Convergent elevation trends in canopy chemical traits of tropical forests. *Global Change Biology*, 22, 2216-2227.
- Both S, Riutta T, Timothy Paine CE, Elias DMO, Cruz RS, Jain A, Johnson D, Kritzler UH, Kuntz M, Majalap-Lee N, Mielke N, Montoya Pillco MX, Ostle NJ, Teh YA, Malhi Y, Burslem DFRP (2019). Logging and soil nutrients independently explain plant trait expression in tropical forests. *New Phytologist*, 221, 1853-1865.
- Campetella G, Chelli S, Wellstein C, Farris E, Calvia G, Simonetti E, Borsukiewicz L, Vanderplank S, Marignani M (2019). Contrasting patterns in leaf traits of Mediterranean shrub communities along an elevation gradient: measurements matter. *Plant Ecology*, 220, 765-776.
- Chapin III FS (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233-260.
- Chen GC, Peng M (1993). Types and distribution of vegetation in Qinhai Lake region. *Acta Phytocologica et Geobotanica Sinica*, 17, 71-81. [陈桂琛, 彭敏 (1993). 青海湖地区植被及其分布规律. 植物生态学与地植物学学报, 17, 71-81.]
- Chen HY, Huang YM, He KJ, Qi Y, Li EG, Jiang ZY, Sheng ZL, Li XY (2019). Temporal intraspecific trait variability drives responses of functional diversity to interannual aridity variation in grasslands. *Ecology and Evolution*, 9, 5731-5742.
- Chevan A, Sutherland M (1991). Hierarchical partitioning. *American Statistician*, 45, 90-96.
- Cingolani AM, Cabido M, Gurvich DE, Renison D, Díaz S (2007). Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, 18, 911-920.
- 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 standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335-380.
- de Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen JHC, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D, da Silva PM, Potts SG, Sandin L, Sousa JP, Storkey J, Wardle DA, Harrison PA (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873-2893.
- de Bello F, Lavorel S, Albert CH, Thuiller W, Grigulis K, Dolezal J, Janeček Š, Lepš J (2011). Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2, 163-174.
- de Frenne P, Graae BJ, Rodríguez-Sánchez F, Kolb A, Chabrierie O, Decocq G, De Kort H, De Schrijver A, Diekmann M, Eriksson O, Gruwez R, Hermy M, Lenoir J, Plue J, Coomes DA, Verheyen K (2013). Latitudinal gradients as natural laboratories to infer species' responses to temperature. *Journal of Ecology*, 101, 784-795.
- de la Riva E, Pérez-Ramos IM, Tosto A, Navarro-Fernández C, Olmo M, Marañón T, Villar R (2016). Disentangling the relative importance of species occurrence, abundance and intraspecific variability in community assembly: a trait-based approach at the whole-plant level in Mediterranean forests. *Oikos*, 125, 354-363.
- de Oliveira ACP, Nunes A, Rodrigues RG, Branquinho C (2020). The response of plant functional traits to aridity in a tropical dry forest. *Science of the Total Environment*, 747, 141177. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2020.141177.
- Díaz S, Lavorel S, de Bello F, Quétier F, Grigulis K, Robson TM (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 20684-20689.
- 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.

- Geng Y, Wang L, Jin DM, Liu HY, He JS (2014). Alpine climate alters the relationships between leaf and root morphological traits but not chemical traits. *Oecologia*, 175, 445-455.
- Graae BJ, De Frenne P, Kolb A, Brunet J, Chabrierie O, Verheyen K, Pepin N, Heinken T, Zobel M, Shevtsova A, Nijs I, Milbau A (2012). On the use of weather data in ecological studies along altitudinal and latitudinal gradients. *Oikos*, 121, 3-19.
- Güsewell S (2004). N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164, 243-266.
- He J, Yang K (2011). *China Meteorological Forcing Dataset*. Cold and Arid Regions Science Data Center, Lanzhou. [何杰, 阳坤 (2011). 中国区域高时空分辨率地面气象要素驱动数据集. 中国科学院寒区旱区科学数据中心, 兰州.]
- Hu H, Bao WK, Li FL (2020). Differential vertical distribution of functional traits of fine roots of four cultivated tree species in the upper reaches of Minjiang River. *Chinese Journal of Ecology*, 39, 46-56. [胡慧, 包维楷, 李芳兰 (2020). 岷江上游4个栽培树种细根功能性状垂直分布的差异性. 生态学报, 39, 46-56.]
- Huang JJ, Wang XH (2003). Leaf nutrient and structural characteristics of 32 evergreen broad-leaved species. *Journal of East China Normal University (Natural Science)*, 1, 92-97. [黄建军, 王希华 (2003). 浙江天童32种常绿阔叶树叶片的营养及结构特征. 华东师范大学学报(自然科学版), 1, 92-97.]
- Huang YM, Chen HY, Zhang JH, Sheng ZL, Li EG, Liu HY (2018). Advances and prospects of plant trait biogeography. *Progress in Geography*, 37, 93-101. [黄永梅, 陈慧颖, 张景慧, 盛芝露, 李恩贵, 刘鸿雁 (2018). 植物属性地理的研究进展与展望. 地理科学进展, 37, 93-101.]
- Jung V, Albert CH, Violle C, Kunstler G, Loucougaray G, Spiegelberger T (2014). Intraspecific trait variability mediates the response of subalpine grassland communities to extreme drought events. *Journal of Ecology*, 102, 45-53.
- Kergunteuil A, Descombes P, Glauser G, Pellissier L, Rasmann S (2018). Plant physical and chemical defence variation along elevation gradients: a functional trait-based approach. *Oecologia*, 187, 561-571.
- Kichenin E, Wardle DA, Peltzer DA, Morse CW, 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.
- Klimešová J, de Bello F (2009). CLO-PLA: the database of clonal and bud bank traits of Central European flora. *Journal of Vegetation Science*, 20, 511-516.
- Kleyer M, Bekker RM, Knevel IC, Bakker JP, Thompson K, Sonnenschein M, Poschlod P, van Groenendael JM, Klimeš L, Klimešová J, Klotz S, Rusch GM, Hermy M, Adriaens D, Boedeltje G, et al. (2008). The LEDA Traitbase: a database of life-history traits of the Northwest European flora. *Journal of Ecology*, 96, 1266-1274.
- Körner C (2007). The use of "altitude" in ecological research. *Trends in Ecology & Evolution*, 22, 569-574.
- Laliberté E, Legendre P (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299-305.
- Lamarque P, Lavorel S, Mouchet M, Quétier F (2014). Plant trait-based models identify direct and indirect effects of climate change on bundles of grassland ecosystem services. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13751-13756.
- Lepš J, de Bello F, Šmilauer P, Doležal J (2011). Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34, 856-863.
- Midolo G, De Frenne P, Hölzel N, Wellstein C (2019). Global patterns of intraspecific leaf trait responses to elevation. *Global Change Biology*, 25, 2485-2498.
- Mitchell RM, Ames GM, Wright JP (2020). Intraspecific trait variability shapes leaf trait response to altered fire regimes. *Annals of Botany*, 126, mcaa179. DOI: 10.1093/aob/mcaa179.
- Moles AT, Warton DI, Warman L, Swenson NG, Laffan SW, Zanne AE, Pitman A, Hemmings FA, Leishman MR (2009). Global patterns in plant height. *Journal of Ecology*, 97, 923-932.
- Mooney HA, Billings WD (1961). Comparative physiological ecology of arctic and alpine populations of *Oxyria digyna*. *Ecological Monographs*, 31, 1-29.
- Mouillot D, Graham NAJ, Villéger S, Mason NWH, Bellwood DR (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology and Evolution*, 28, 167-177.
- Nian K, Zhang DS, Zhang YS, Chen JF, Huang M (1997). Distribution characteristics of plant communities in Qinghai Lake Basin. *Science and Technology of Qinghai Agriculture and Forestry*, (4), 9-12. [年奎, 张登山, 张有生, 陈进福, 荒漠 (1997). 青海湖流域植物群落分布特点. 青海农林科技, (4), 9-12.]
- Niu KC, He JS, Lechowicz MJ (2016). Grazing-induced shifts in community functional composition and soil nutrient availability in Tibetan alpine meadows. *Journal of Applied Ecology*, 53, 1554-1564.
- Nunes A, Köbel M, Pinho P, Matos P, de Bello F, Correia O, Branquinho C (2017). Which plant traits respond to aridity? A critical step to assess functional diversity in Mediterranean drylands. *Agricultural and Forest Meteorology*, 239, 176-184.
- Pfennigwerth AA, Bailey JK, Schweitzer JA (2017). Trait variation along elevation gradients in a dominant woody shrub is population-specific and driven by plasticity. *AoB*

- Plants*, 9, plx027. DOI: 10.1093/aobpla/plx027.
- Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L, Wright IJ, Villar R (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565-588.
- R Core Team (2019). R: a language and environment for statistical computing. [2020-05-11]. <https://www.R-project.org/>.
- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001-11006.
- Reich PB, Rich RL, Lu X, Wang YP, Oleksyn J (2014). Biogeographic variation in evergreen conifer needle longevity and impacts on boreal forest carbon cycle projections. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13703-13708.
- Roche P, Díaz-Burlinson N, Gachet S (2004). Congruency analysis of species ranking based on leaf traits: Which traits are the more reliable? *Plant Ecology*, 174, 37-48.
- Siefert A, Ritchie ME (2016). Intraspecific trait variation drives functional responses of old-field plant communities to nutrient enrichment. *Oecologia*, 181, 245-255.
- Siefert A, Violle C, Chalmandrier L, Albert CH, Taudiere A, Fajardo A, Aarssen LW, Baraloto C, Carlucci MB, Cianciaruso MV, Dantas VdL, de Bello F, Duarte LDS, Fonseca CR, Freschet GT, *et al.* (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18, 1406-1419.
- Valencia E, Maestre FT, Le Bagousse-Pinguet Y, Quero LJ, Tamme R, Börger L, García-Gómez M, Gross N (2015). Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *New Phytologist*, 206, 660-671.
- van Wijk MT, Williams M, Gough L, Hobbie SE, Shaver GR (2003). Luxury consumption of soil nutrients: a possible competitive strategy in above-ground and below-ground biomass allocation and root morphology for slow-growing arctic vegetation? *Journal of Ecology*, 91, 664-676.
- 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.
- Violle C, Reich PB, Pacala SW, Enquist BJ, Kattge J (2014). The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 13690-13696.
- Volf M, Redmond C, Albert AJ, Le Bagousse-Pinguet Y, Biella P, Götzenberger L, Hrázský Z, Janeček Š, Klimešová J, Lepš J, Šebelíková L, Vlasatá T, de Bello F (2016). Effects of long- and short-term management on the functional structure of meadows through species turnover and intraspecific trait variability. *Oecologia*, 180, 941-950.
- Wang RL, Yu GR, He NP, Wang QF, Zhao N, Xu ZW (2016). Latitudinal variation of leaf morphological traits from species to communities along a forest transect in eastern China. *Journal of Geographical Sciences*, 26, 15-26.
- Zhou XL, Guo Z, Zhang PF, Du GZ (2018). Shift in community functional composition following nitrogen fertilization in an alpine meadow through intraspecific trait variation and community composition change. *Plant and Soil*, 431, 289-302.

特邀编委: 孙 建 编辑: 赵 航