

玛曲高寒沼泽化草甸51种植物光合生理和叶片形态特征的比较

任青吉¹ 李宏林^{2*} 卜海燕²

¹甘南州草原工作站, 甘肃合作 747000; ²兰州大学生命科学学院草地农业生态系统国家重点实验室, 兰州 730000

摘 要 基于功能性状的研究方法广泛地应用于生态学研究, 用于解释不同层次的复杂的生态学过程, 而绿色植物叶片的功能性状长期被认为对植物的生存、生长和繁殖具有重要的影响。该研究对玛曲高寒沼泽化草甸51种植物种(分属于14科)的叶片形态和光合性状进行测量, 比较不同物种和不同功能群(莎草科、禾本科和双子叶类杂草)的差异, 分析叶片形态特征和叶片光合性状之间的相关性。结果表明: 1)不同物种、不同功能群之间在比叶面积、净光合速率和水分利用效率等叶片形态和光合特征方面有着显著的差异, 例如禾本科植物具有较高的比叶面积和水分利用效率, 双子叶类杂草具有较大的叶面积, 而莎草科植物具有较高的净光合速率。2)相关性分析结果显示, 无论在物种水平还是功能群水平, 叶片形态和叶片光合性状之间都具有显著的相关关系。该研究揭示了高寒沼泽化草甸植物物种在叶片功能性状上的显著分化, 进而使得这些物种能在同一个草地群落中共存, 而群落中不同功能群物种的组成差异将会对群落的结构、功能和资源利用产生显著的影响。该研究将为进一步研究高寒沼泽化草甸提供基础研究数据并为其保护和恢复提供生理生态学依据。

关键词 高寒沼泽化草甸, 功能性状, 叶片形态特征, 光合生理特征, 水分利用效率, 功能群

引用格式: 任青吉, 李宏林, 卜海燕 (2015). 玛曲高寒沼泽化草甸51种植物光合生理和叶片形态特征的比较. 植物生态学报, 39, 593–603. doi: 10.17521/cjpe.2015.0057

Comparison of physiological and leaf morphological traits for photosynthesis of the 51 plant species in the Maqu alpine swamp meadow

REN Qing-Ji¹, LI Hong-Lin^{2*}, and BU Hai-Yan²

¹Grassland Workstation of Tibetan Autonomous Prefecture of Gannan, Hezuo, Gansu 747000, China; and ²State Key Laboratory of Grassland Agroecosystems, School of Life Science, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China

Abstract

Aims Trait-based approaches are often widely used in ecological research to predict or explain the complex ecological processes at both individual and ecosystem levels. Leaf function with morphological and physiological traits can play important roles in plant growth, survival, reproduction in natural environments. The aim of this study is 1) to determine the differences of leaf traits between both the species and the functional groups in a swamp meadow; 2) to explore the relationship between different leaf morphological traits and physiological traits.

Methods Gas exchanges of 51 species (in 14 families) were measured on six fully expanded healthy leaves (from different individual plants) using a portable photosynthesis system in the field during the peak of growing season. The leaf morphological traits were measured based on 6 single leaves from different individuals, including the net photosynthesis rate (P_n), transpiration rate (T_r), specific leaf area (SLA), relative leaf water content (LWC), leaf area (LA) and the water use efficiency ($WUE = P_n/T_r$).

Important findings Results showed that there were significant interspecific differences in the investigated traits as described in above methods. Among the traits, the LWC (coefficient of variation, $CV = 0.11$) was ranged from 58.12% to 81.83%, $0.008\text{--}0.027\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ for the SLA ($CV = 0.27$), and 0.51 cm^2 to 100.90 cm^2 for the LA ($CV = 1.73$), while the range of $4.25\text{--}19.23\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, $2.89\text{--}12.81\text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ and $0.56\text{--}3.76\text{ }\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1}\text{ H}_2\text{O}$ for P_n ($CV = 0.33$), T_r ($CV = 0.33$), and WUE ($CV = 0.36$), respectively. There were also significant differences between the functional groups (sedge, grass and forbs) for these traits. Forbs have larger LA and higher LWC than sedge and grass; Grass have higher WUE and SLA than those of others; while Sedge have higher

P_n . Our result also showed there were high correlation between P_n and SLA , WUE and LWC , indicated the strong impacts of leaf morphology on the gas exchange physiology. The SLA was also related to gas exchange traits both among species and functional groups, while the LWC was only among species and LA among functional groups. In conclusion, significant differences in these functional traits among species suggest that these species could vary in resource use and growth form in their community ecosystem. Also the difference among the functional groups in these traits indicates the resource use of the community would be largely influenced by its species composition, especially the differences of functional groups. The research finding will help to better understanding of the ecosystem function in alpine swamp meadow with related management implication.

Key words alpine swamp meadow, functional traits, leaf morphology, gas exchange, water use efficiency, functional group

Citation: Ren QJ, Li HL, Bu HY (2015). Comparison of physiological and leaf morphological traits for photosynthesis of the 51 plant species in the Maqu alpine swamp meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 593–603. doi: 10.17521/cjpe. 2015.0057

基于功能性状(functional traits)的研究方法被广泛地应用于生态学和进化生物学的研究中, 功能性状通过影响个体的生存、生长、生殖来间接地影响其适合度, 可以作为预测有机体生长表现的重要指标(Violle *et al.*, 2007)。个体或物种间在功能性状的差异既反映了其所处的生境特征, 也体现了它们不同的资源利用方式。例如与生长于水分充足的生境的植物相比, 生长于水分不足生境中的植物一般具有较小的比叶面积(specific leaf area, SLA), 较低的净光合速率(net photosynthesis rate, P_n)和蒸腾速率(transpiration rate, T_r), 体现了在控制水分散失和提高生长速率之间的权衡(Reich *et al.*, 1997; Nicotra *et al.*, 2007)。

作为生态系统的初级生产者, 绿色植物为整个生物圈提供能量, 是其他有机体赖以生存的基础(Atwell *et al.*, 1999), 而叶片则是绿色植物获取能量的最重要的组织结构, 因此叶片水平功能性状的研究是植物生态学期以来研究的重点之一(Sultan, 1987; Smith *et al.*, 1998; Ackerly *et al.*, 2000; Wright *et al.*, 2004)。植物叶片的光合生理和形态特征(例如 SLA 、 P_n 、 T_r 等)体现了植物的生长策略和资源利用方式, 是植物与环境长期相互作用的结果, 也是植物完成生活史周期和适应环境的重要生理生态特性(Cunningham *et al.*, 1999; 蒋高明和何维明, 1999; Niinemets, 2001; 牛书丽等, 2003)。植物的光合生理和叶片形态特征除了受到诸多自然环境因子的影响(Larcher, 1995; Lawlor, 1995; Valladares *et al.*, 1997; 蒋高明和朱桂杰, 2001; Nicotra *et al.*, 2007)外, 在不同物种、功能群以及生长类型之间也有很大差异(蒋高明和何维明, 1999; 牛书丽等, 2003; 李

宏林等, 2012), 例如禾草类植物一般具有较高的水分利用效率(WUE), 而杂草类植物具有较大的叶片面积和较低的 WUE ; 一年生植物较多年生植物具有高的 P_n 等。因此, 研究在同一地域不同植物物种光合和叶片形态特征在不同物种间、功能群之间以及生长类型之间的差异, 以及这些差异之间的相关关系, 对于理解和预测整个群落的资源利用及群落结构动态具有重要的意义(Kimenov *et al.*, 1989; Schwarz & Redmann, 1989; Bowman & Turner, 1993; Wang & Yuan, 2001)。

玛曲高寒湿地位于平均海拔3 500 m的青藏高原东缘(Niu *et al.*, 2014), 是黄河上游重要的水源补给区, 具有极其重要的生态和经济地位(张晓云等, 2005)。人为和自然原因导致的湿地退化普遍存在于该地区(王根绪等, 2007; Pan *et al.*, 2011)。湿地退化导致了在退化梯度上土壤水分减少和植物群落的物种组成改变(后源等, 2009)。作为湿地退化演替的过渡性阶段, 沼泽化草甸处在高寒湿地和高寒草甸的中间地带, 其物种组成具有明显的过渡特点(Xiang *et al.*, 2009; Ma *et al.*, 2011), 因此, 研究高寒沼泽化草甸物种在光合和叶片形态特征上的种间差异和相互关系, 是了解湿地退化演替序列的关键。

我们在对实验区域物种进行光合和叶片特征观测的基础上, 对这些性状在物种间、功能群之间的差异以及相互之间的关系进行了探讨, 以便为将来的湿地管理和保护措施提供基础的生理生态学依据。本研究主要讨论以下问题: 1)比较51个物种在 P_n 、 T_r 、 WUE 、叶片相对含水量(LWC)、 SLA 和叶面积(LA)上的差异; 2)探讨光合和叶片形态特征在功能群上的差异, 以揭示不同功能群在生理和形态特

征上的差异对于草地稳定性的重要意义; 3)探讨上述植物性状之间的相互关系, 以揭示植物应对和适应环境是不同功能性状之间协同一致的生长策略。

1 材料和方法

1.1 研究材料和地点

研究材料为玛曲高寒沼泽化草甸的51个常见多年生草本植物, 分属于14科, 其中主要以莎草科、禾本科、菊科和毛茛科植物为主(表1)。

实验地位于甘肃省甘南藏族自治州玛曲县境内的高寒湿地(33.65° N, 101.88° E), 平均海拔3 650 m, 多年观测的年降水量和气温分别为672 mm和2.2 °C, 年日照时间约为2 580 h, 平均无霜期每年少于100天(Chu *et al.*, 2008)。该地区属于高寒半湿润半干旱气候, 降水主要集中于短暂的夏季(Niu *et al.*, 2014), 土壤以亚高寒草甸土和泥炭土为主, 主要植被类型为亚高寒草甸(葛庆征等, 2012)。

1.2 试验设计

在2011年7月20–23日(植物生长旺盛期)天气晴朗的9:00–12:00对实验地51种植物进行基于叶片水平的野外光合测定。每个物种随机选取5株长势良好的个体, 对从顶端向下的第二片充分伸展且健康完整的叶片进行测定, 每个叶片记录3组数据用于统计分析。测定的指标包括: P_n ($\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 T_r ($\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$)、 WUE ($= P_n/T_r$) (Kramer & Kozlowski, 1979; Hamid *et al.*, 1990; 蒋高明和何维明, 1999; 牛书丽等, 2003; 张明等, 2007)。

光合测定使用GFS-3000便携式光合测量系统(Heinz Walz GmbH, Bavaria, Germany), 测量过程中使用人工红蓝光源, 光合有效辐射(PAR)为1 800 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, CO_2 浓度约为340 $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$, 相对湿度(RH)保持在50%–60%, 流速设定为750 $\mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1}$ 。叶室面积为8 cm^2 , 对于不能充满叶室的叶片, 则保存于湿润的封口袋中, 带回实验室, 使用扫描仪(EPSON 1670, Seiko Epson Corporation, Suwa, Nagano, Japan)扫描叶片, 然后用ImageJ软件计算叶片面积, 进而计算 P_n 和 T_r 。

叶片形态特征的测定基于从每个物种随机采集的6片伸展、健康的叶片(来自不同的植株)。采集的叶片保存于湿润的封口袋中, 带回实验室称量叶片鲜质量, 然后用扫描仪扫描每个叶片的面积, 最后在80 °C的烘箱中烘于48 h, 称量。计算每个叶片的

LWC (%) = (叶片鲜质量–叶片干质量)/叶片鲜质量, SLA ($\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$) = 叶片面积/叶片干质量及叶面积(LA), 用于统计分析。

1.3 数据分析

P_n 、 T_r 、 WUE 、 LWC 、 SLA 和 LA 在功能群之间的差异分析采用单因素方差分析(one-way ANOVA, $p = 0.05$), 以功能群作为固定因子; 而这些功能性状在物种间的差异大小用变异系数(CV)来展示, $CV = \text{标准偏差}/\text{平均值}$ 。叶片光合生理特征和形态特征在物种水平和功能群水平上的相关性分析则使用简单线性模型进行回归分析(simple linear regression)。所有的统计分析在SPSS 16.0统计软件中进行, 使用Origin 8.0作图。

2 结果

2.1 光合生理和叶片形态特征的种间差异

51个物种叶片的 LWC 在58.12%–81.83%之间($CV = 0.11$)。线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*)、羊茅(*Festuca ovina*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)、红棕囊草(*Carex przewalskii*)、疏花剪股颖(*Agrostis hookeriana*)、中华羊茅(*Festuca sinensis*)、发草(*Deschampsia caespitosa*)等莎草科和禾本科植物的 LWC 相对较低(<65%); 而侧茎囊吾(*Ligularia pleurocaulis*)、星状雪兔子(*Saussurea stella*)、平车前(*Plantago depressa*)、湿生扁蕾(*Gentianopsis paludosa*)、巴天酸模(*Rumex patientia*)等双子叶类杂草的 LWC 相对较高, 都大于80%。 SLA 的分布范围在0.008 8–0.027 8 $\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 之间($CV = 0.27$)。三个物种的 SLA 小于0.01 $\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$, 分别为线叶嵩草(0.008 8 $\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)、条叶垂头菊(*Cremanthodium lineare*, 0.008 9 $\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$)和高山韭(*Allium sikkimense*, 0.009 9 $\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$); 35个物种的 SLA 在0.01–0.02 $\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 之间, 而有13个物种的 SLA 大于0.02 $\text{m}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 。 LA 在不同物种之间差异最大($CV = 1.73$), 从最小的0.51 cm^2 (蓝白龙胆 *Gentiana leucomelaena*)到100.90 cm^2 (侧茎囊吾), 变化幅度超过100 cm^2 。但是总体来看, 67.8%的物种的 LA 介于1–10 cm^2 之间, 只有4个物种的 LA 大于50 cm^2 , 而仅3个物种的小于1 cm^2 。

51个物种的 P_n 在4.25–19.23 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 之间($CV = 0.33$), 其中 P_n 最高的为西伯利亚蓼(*Polygonum sibiricum*, 19.23 ± 0.97) $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$), 而最低的是拟鼻花马先蒿(*Pedicularis rhinanthoides*,

表1 玛曲高寒沼泽化草甸51个物种的叶片含水量(LWC)、叶面积(LA)、比叶面积(SLA)、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)及这些性状在物种水平上的变异系数(CV) (平均值±标准误差)。

Table 1 Relative leaf water content (LWC), specific leaf area (SLA), leaf area (LA), net photosynthesis rate (P_n), transpiration rate (T_r) and water use efficiency (WUE) of the 51 species from the alpine meadow swamp in Maqu County, and their coefficient of variation (CV) among the species (mean ± SE)

物种 Species	科 Family	LWC (%) CV = 0.11	SLA (m ² ·g ⁻¹) CV = 0.27	LA (cm ²) CV = 1.73	P_n (μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹) CV = 0.33	T_r (mmol H ₂ O· m ⁻² ·s ⁻¹) CV = 0.33	WUE (μmol CO ₂ · mmol ⁻¹ H ₂ O) CV = 0.36
甘肃藁草	莎草科	60.50 ± 6.21	0.016 4 ± 0.000 5	8.9 ± 1.3	10.09 ± 0.30	6.21 ± 0.13	1.62 ± 0.03
<i>Carex kansuensis</i>	Cyperaceae						
乌拉藁草	莎草科	61.09 ± 4.39	0.013 0 ± 0.000 6	14.7 ± 1.3	9.05 ± 0.30	4.39 ± 0.13	2.07 ± 0.08
<i>Carex meyeriana</i>	Cyperaceae						
华扁穗草	莎草科	64.12 ± 8.56	0.012 4 ± 0.000 4	4.8 ± 0.8	14.24 ± 0.20	8.56 ± 0.25	1.68 ± 0.05
<i>Blasmus sinocompressus</i>	Cyperaceae						
红棕藁草	莎草科	59.29 ± 7.96	0.019 6 ± 0.000 8	2.0 ± 0.3	6.82 ± 0.78	7.96 ± 1.03	0.91 ± 0.05
<i>Carex przewalskii</i>	Cyperaceae						
线叶嵩草	莎草科	58.12 ± 8.60	0.008 8 ± 0.000 7	2.3 ± 0.6	16.07 ± 0.08	8.60 ± 0.24	1.88 ± 0.05
<i>Kobresia capillifolia</i>	Cyperaceae						
疏花剪股颖	禾本科	59.33 ± 2.89	0.021 6 ± 0.001 2	1.9 ± 1.1	5.03 ± 0.25	2.89 ± 0.11	1.77 ± 0.12
<i>Agrostis peralaxa</i>	Gramineae						
甘青剪股颖	禾本科	60.80 ± 6.86	0.026 6 ± 0.001 0	2.3 ± 0.7	8.43 ± 0.36	6.86 ± 1.02	1.39 ± 0.19
<i>Agrostis hugoniana</i>	Gramineae						
羊茅	禾本科	58.27 ± 6.61	0.015 1 ± 0.000 5	0.7 ± 0.0	10.29 ± 0.51	6.61 ± 0.44	1.56 ± 0.03
<i>Festuca ovina</i>	Gramineae						
发草	禾本科	60.36 ± 3.00	0.013 9 ± 0.000 3	1.3 ± 0.3	11.05 ± 0.32	3.00 ± 0.18	3.76 ± 0.20
<i>Deschampsia caespitosa</i>	Gramineae						
恰草	禾本科	63.27 ± 4.68	0.019 5 ± 0.001 2	2.8 ± 0.4	9.46 ± 1.25	4.68 ± 0.74	2.23 ± 0.16
<i>Koeleria macrantha</i>	Gramineae						
垂穗披碱草	禾本科	62.63 ± 2.92	0.019 8 ± 0.001 1	3.0 ± 0.7	5.85 ± 1.11	2.92 ± 0.67	2.20 ± 0.10
<i>Elymus nutans</i>	Gramineae						
胡氏剪股颖	禾本科	60.71 ± 3.70	0.022 3 ± 0.000 3	1.0 ± 0.4	6.63 ± 0.37	3.70 ± 0.40	1.90 ± 0.15
<i>Agrostis hookeriana</i>	Gramineae						
草地早熟禾	禾本科	58.75 ± 3.52	0.024 9 ± 0.000 6	1.5 ± 0.6	5.53 ± 0.61	3.52 ± 0.56	1.71 ± 0.16
<i>Poa pratensis</i>	Gramineae						
中华羊茅	禾本科	59.58 ± 3.39	0.020 1 ± 0.000 3	1.8 ± 1.0	6.06 ± 0.35	3.39 ± 0.10	1.78 ± 0.05
<i>Festuca sinensis</i>	Gramineae						
密花早熟禾	禾本科	60.45 ± 6.26	0.018 6 ± 0.000 5	1.7 ± 0.5	7.19 ± 0.57	6.26 ± 0.62	1.16 ± 0.03
<i>Poa pachyantha</i>	Gramineae						
赖草	禾本科	63.99 ± 5.66	0.017 3 ± 0.000 6	14.5 ± 2.4	9.12 ± 0.61	5.66 ± 0.64	1.71 ± 0.10
<i>Leymus secalinus</i>	Gramineae						
唐古特岩黄芩	豆科	71.66 ± 6.39	0.015 5 ± 0.000 2	10.5 ± 3.0	8.75 ± 0.06	6.39 ± 0.30	1.40 ± 0.07
<i>Hedysarum tanguticum</i>	Leguminosae						
高山豆	豆科	75.94 ± 5.48	0.019 7 ± 0.000 5	4.4 ± 1.3	10.65 ± 0.48	10.48 ± 0.53	1.07 ± 0.09
<i>Tibetia himalaica</i>	Leguminosae						
甘肃棘豆	豆科	71.05 ± 8.77	0.016 8 ± 0.000 6	6.8 ± 1.4	12.28 ± 0.56	8.77 ± 0.44	1.41 ± 0.03
<i>Oxytropis kansuensis</i>	Leguminosae						
披针叶黄华	豆科	71.84 ± 5.94	0.014 3 ± 0.000 4	8.5 ± 1.4	13.95 ± 0.41	5.94 ± 0.54	2.50 ± 0.15
<i>Thermopsis lanceolata</i>	Leguminosae						
黄帚橐吾	菊科	78.80 ± 7.10	0.013 8 ± 0.000 9	58.7 ± 6.4	13.40 ± 0.07	7.10 ± 0.64	1.99 ± 0.17
<i>Ligularia virgaurea</i>	Compositae						
侧颈垂头菊	菊科	80.71 ± 5.81	0.010 7 ± 0.000 5	100.0 ± 5.9	13.17 ± 0.52	5.81 ± 0.19	2.27 ± 0.06
<i>Cremanthodium pleurocaule</i>	Compositae						
长毛风毛菊	菊科	80.11 ± 8.67	0.010 7 ± 0.000 2	20.5 ± 6.1	13.92 ± 0.22	10.67 ± 0.61	1.36 ± 0.05
<i>Saussurea hieracioides</i>	Compositae						
缘毛紫菀	菊科	80.16 ± 7.38	0.016 4 ± 0.000 3	3.7 ± 0.9	9.66 ± 0.38	11.38 ± 0.12	0.85 ± 0.04
<i>Aster souliei</i>	Compositae						
星状风毛菊	菊科	81.10 ± 8.44	0.011 2 ± 0.000 5	5.4 ± 0.8	8.08 ± 0.48	8.44 ± 0.58	0.96 ± 0.02
<i>Saussurea stella</i>	Compositae						
禾叶垂头菊	菊科	76.07 ± 6.37	0.008 9 ± 0.000 4	4.0 ± 0.7	13.88 ± 0.37	6.37 ± 0.23	2.21 ± 0.13
<i>Cremanthodium lineare</i>	Compositae						

表1 (续) Table 1 (continued)

物种 Species	科 Family	LWC (%) CV = 0.11	SLA (m ² ·g ⁻¹) CV = 0.27	LA (cm ²) CV = 1.73	P _n (μmol CO ₂ ·m ⁻² ·s ⁻¹) CV = 0.33	T _r (mmol H ₂ O·m ⁻² ·s ⁻¹) CV = 0.33	WUE (μmol CO ₂ ·mmol ⁻¹ H ₂ O) CV = 0.36
玲玲香清 <i>Anaphalis hancockii</i>	菊科 Compositae	72.33 ± 4.56	0.021 4 ± 0.000 2	2.6 ± 0.6	5.96 ± 0.23	4.56 ± 0.26	1.34 ± 0.06
香芸火绒草 <i>Leontopodium haplophyloides</i>	菊科 Compositae	71.69 ± 7.64	0.021 6 ± 0.000 7	1.3 ± 0.3	10.61 ± 0.12	7.64 ± 0.63	1.45 ± 0.11
小花草玉梅 <i>Anemone rivularis</i> var. <i>flore-minore</i>	毛茛科 Ranunculaceae	72.97 ± 6.54	0.014 9 ± 0.000 5	52.2 ± 2.5	9.99 ± 0.50	6.54 ± 0.25	1.53 ± 0.07
条叶银莲花 <i>Anemone coelestina</i> var. <i>linearis</i>	毛茛科 Ranunculaceae	76.81 ± 8.14	0.015 4 ± 0.000 2	6.8 ± 1.4	10.73 ± 0.22	8.14 ± 0.24	1.32 ± 0.02
矮金莲花 <i>Trollius farreri</i>	毛茛科 Ranunculaceae	71.79 ± 7.96	0.012 2 ± 0.000 8	6.5 ± 0.9	10.97 ± 0.80	7.96 ± 0.25	1.37 ± 0.06
驴蹄草 <i>Caltha palustris</i>	毛茛科 Ranunculaceae	76.45 ± 7.43	0.019 0 ± 0.000 1	13.5 ± 2.0	8.44 ± 0.14	7.43 ± 0.20	1.15 ± 0.04
高山唐松草 <i>Thalictrum alpinum</i>	毛茛科 Ranunculaceae	64.68 ± 7.17	0.015 6 ± 0.000 5	2.3 ± 1.8	13.03 ± 0.45	7.17 ± 0.18	1.81 ± 0.02
巴天酸模 <i>Rumex patientia</i>	蓼科 Polygonaceae	81.83 ± 6.73	0.018 6 ± 0.000 2	53.8 ± 3.3	10.46 ± 0.23	6.73 ± 0.33	1.60 ± 0.09
水生酸模 <i>Rumex aquaticus</i>	蓼科 Polygonaceae	78.96 ± 4.24	0.020 1 ± 0.001 3	10.0 ± 3.0	7.14 ± 0.38	4.24 ± 0.30	1.77 ± 0.10
西伯利亚蓼 <i>Polygonum sibiricum</i>	蓼科 Polygonaceae	73.49 ± 5.88	0.013 7 ± 0.001 2	4.6 ± 1.1	19.23 ± 0.97	10.88 ± 0.11	1.77 ± 0.09
珠芽蓼 <i>Polygonum viviparum</i>	蓼科 Polygonaceae	71.77 ± 7.83	0.013 9 ± 0.000 3	15.2 ± 1.7	7.96 ± 0.32	7.83 ± 0.10	1.01 ± 0.03
湿生扁蕾 <i>Gentianopsis paludosa</i>	龙胆科 Gentianaceae	81.79 ± 7.95	0.027 8 ± 0.000 9	2.3 ± 0.6	12.21 ± 0.86	7.95 ± 0.86	1.60 ± 0.07
椭圆叶花锚 <i>Halenia elliptica</i>	龙胆科 Gentianaceae	78.65 ± 7.87	0.026 7 ± 0.000 6	1.6 ± 0.6	9.18 ± 0.27	7.87 ± 0.11	1.17 ± 0.04
蓝白龙胆 <i>Gentiana leucomelaena</i>	龙胆科 Gentianaceae	75.22 ± 4.95	0.016 2 ± 0.000 7	0.5 ± 0.0	7.64 ± 0.72	4.95 ± 0.42	1.54 ± 0.03
鹅绒委陵菜 <i>Potentilla anserina</i>	蔷薇科 Rosaceae	65.53 ± 8.48	0.024 1 ± 0.000 2	12.3 ± 2.1	11.51 ± 0.21	8.48 ± 0.21	1.36 ± 0.01
莓叶委陵菜 <i>Potentilla saundersiana</i>	蔷薇科 Rosaceae	65.57 ± 7.50	0.015 9 ± 0.000 3	3.8 ± 0.8	7.72 ± 0.31	7.50 ± 0.31	1.03 ± 0.01
矮地榆 <i>Sanguisorba filiformis</i>	蔷薇科 Rosaceae	69.03 ± 6.57	0.019 5 ± 0.000 8	10.0 ± 1.7	13.31 ± 0.78	10.57 ± 0.77	1.27 ± 0.02
高山韭 <i>Allium sikkimense</i>	百合科 Liliaceae	79.36 ± 9.92	0.009 9 ± 0.000 3	10.2 ± 2.6	6.04 ± 0.28	9.92 ± 0.26	0.62 ± 0.04
折被韭 <i>Allium chrysocephalum</i>	百合科 Liliaceae	76.11 ± 9.71	0.014 7 ± 0.000 8	3.8 ± 0.7	15.71 ± 0.83	9.71 ± 0.37	1.63 ± 0.09
毛果婆婆纳 <i>Veronica eriogyne</i>	玄参科 Scrophulariaceae	72.31 ± 8.90	0.018 4 ± 0.000 6	1.3 ± 0.3	12.08 ± 0.65	8.90 ± 0.33	1.35 ± 0.04
拟鼻花马先蒿 <i>Pedicularis rhinanthoides</i>	玄参科 Scrophulariaceae	77.71 ± 5.69	0.019 5 ± 0.000 3	2.2 ± 0.1	4.25 ± 0.32	5.69 ± 0.61	0.77 ± 0.05
青藏大戟 <i>Euphorbia micractina</i>	大戟科 Euphorbiaceae	64.34 ± 8.32	0.020 1 ± 0.001 1	0.8 ± 0.0	7.64 ± 0.18	8.32 ± 0.51	0.94 ± 0.04
平车前 <i>Plantago depressa</i>	车前科 Plantaginaceae	81.14 ± 9.81	0.026 8 ± 0.000 4	5.7 ± 1.9	7.09 ± 0.42	12.81 ± 0.29	0.56 ± 0.04
甘松香 <i>Nardostachys jatamansi</i>	败酱科 Valerianaceae	78.60 ± 8.75	0.014 5 ± 0.000 9	9.7 ± 1.2	14.06 ± 0.93	11.75 ± 0.72	1.19 ± 0.01
矮泽芹 <i>Chamaesium paradoxum</i>	伞形科 Umbelliferae	75.81 ± 8.17	0.019 3 ± 0.001 7	7.6 ± 0.9	7.02 ± 0.07	8.17 ± 0.05	0.86 ± 0.01

(4.25 ± 0.32) μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹); 有24个物种的P_n值大于10 μmol CO₂·m⁻²·s⁻¹, 占到总数的47%。T_r在2.89–12.81 mmol H₂O·m⁻²·s⁻¹之间(CV = 0.33), 疏花

剪股颖、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、发草、中华羊茅、草地早熟禾、甘青剪股颖(*Agrostis hugoniana*)等禾本科物种的T_r最低, 小于4 mmol H₂O·m⁻²·s⁻¹。

矮地榆 (*Sanguisorba filiformis*)、长毛风毛菊 (*Saussurea hieracioides*)、西伯利亚蓼、缘毛紫菀 (*Aster souliei*)、甘松 (*Nardostachys jatamansi*)、平车前等双子叶类杂草的 T_r 都大于 $10 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。 WUE 方面($CV = 0.36$), 8个物种的 WUE 小于 $1.00 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$; 36个物种的 WUE 在 $1.00\text{--}2.00 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 之间, 占到总物种数的70.5%; 而只有7个物种的 $WUE > 2.00 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, 占总物种数的13.7%。平车前的 WUE 最低, 仅为 $0.56 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, 而 WUE 最高的是禾本科的发草, 其值为 $3.76 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$ 。

2.2 光合和叶片形态特征在功能群上的差异

光合生理和叶片形态特征在功能群平均水平上亦有着显著的差异(图1, $p < 0.05$)。在3个功能群中, 禾本科和莎草科植物具有相似的 LWC (约为60%), 而双子叶类杂草的叶片含水量则显著地高于前两者($F = 64.78, p < 0.001$), 其 LWC 平均值大于70%。 SLA 在功能群之间差异显著($F = 3.59, p = 0.035$), 莎草科植物的平均 SLA 最小, 而禾本科植物的最大, 双子叶类杂草的平均 SLA 处在二者之间。双子叶类杂草的平均 LA 显著地高于禾本科和莎草科植物($F = 4.50, p = 0.016$), 禾本科植物最小, 而莎草科植物的

平均 LA 则介于二者之间。

莎草科植物和双子叶类杂草的平均 P_n 显著高于禾本科 ($F = 4.18, p = 0.02$)。其中莎草科植物和双子叶类杂草的平均 P_n 大于 $10 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, 而禾本科植物的平均 P_n 小于 $7 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。双子叶类杂草平均 T_r 最高, 莎草科植物次之, 而禾本科植物的平均 T_r 显著地低于前两者($F = 19.05, p < 0.001$), 小于 $5 \text{ mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 。在3个功能群中, 双子叶类杂草的平均 WUE 最低($F = 4.78, p = 0.01$), 为 $1.3 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, 而禾本科植物的平均 WUE 最高, 为 $1.8 \mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, 莎草科植物的平均 WUE 处于二者之间, 且远大于双子叶类杂草的平均 WUE 。

2.3 不同功能性状之间的关系

在物种水平上, P_n 与 SLA , T_r 与 LWC 之间分别有着显著的负相关和正相关关系(图2A, 2C; $p < 0.01$), 同时 SLA 和 LWC 与 WUE 之间也存在着较弱的负相关关系(图2B, 2D; $p > 0.05$)。而在功能群水平上, 只有 SLA 和 LA 两个指标与观测到的3个光合生理指标之间存在相关关系, 例如, 具有较大 SLA 的功能群物种相应具有较低的 P_n 和 T_r , 而在 WUE 上则几乎没有变化(图3A); 而 LA 较大的物种则显示为具有较高的

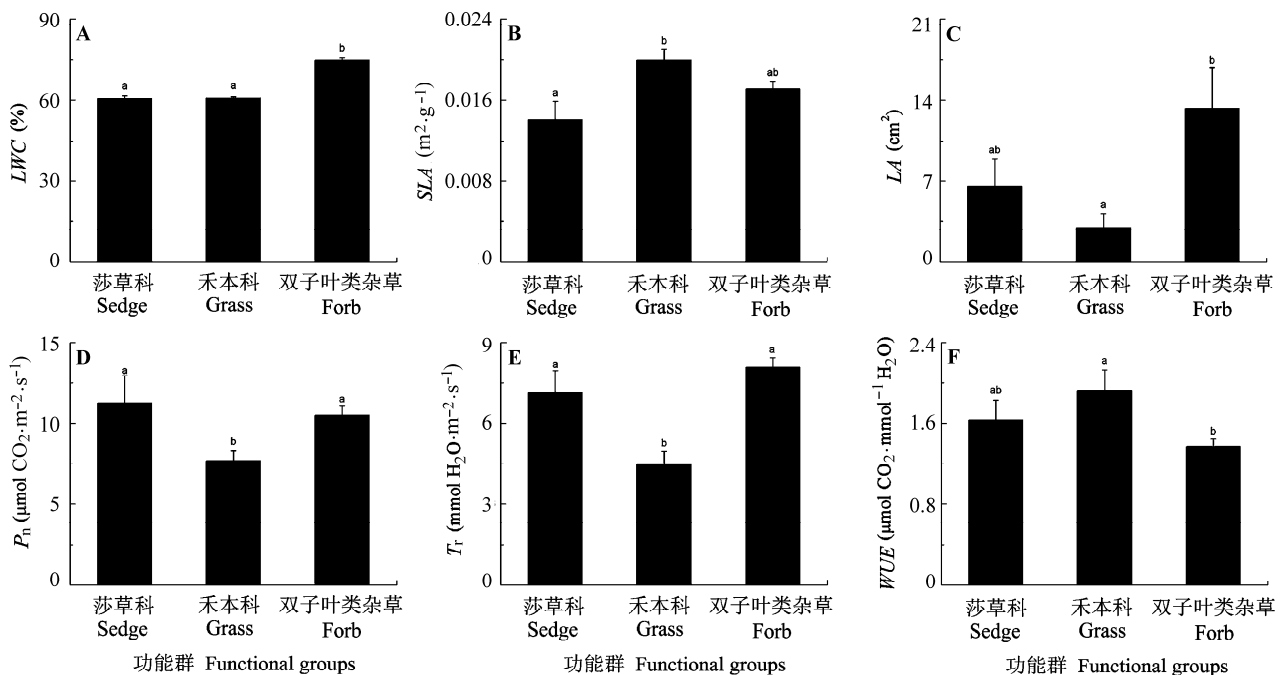


图1 高寒沼泽化草甸植物种不同功能群在叶片相对含水量(LWC)、比叶面积(SLA)、叶面积(LA)、净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和水分利用效率(WUE)的比较(平均值 \pm 标准误差)。不同小写字母表示同一性状在不同功能群间差异显著($p < 0.05$)。

Fig. 1 Comparison of mean values for relative leaf water content (LWC), specific leaf area (SLA), leaf area (LA), net photosynthesis rate (P_n), transpiration rate (T_r) and water use efficiency (WUE) in the functional groups (mean \pm SE). Different small letters indicate significant difference between functional groups for given trait ($p < 0.05$).

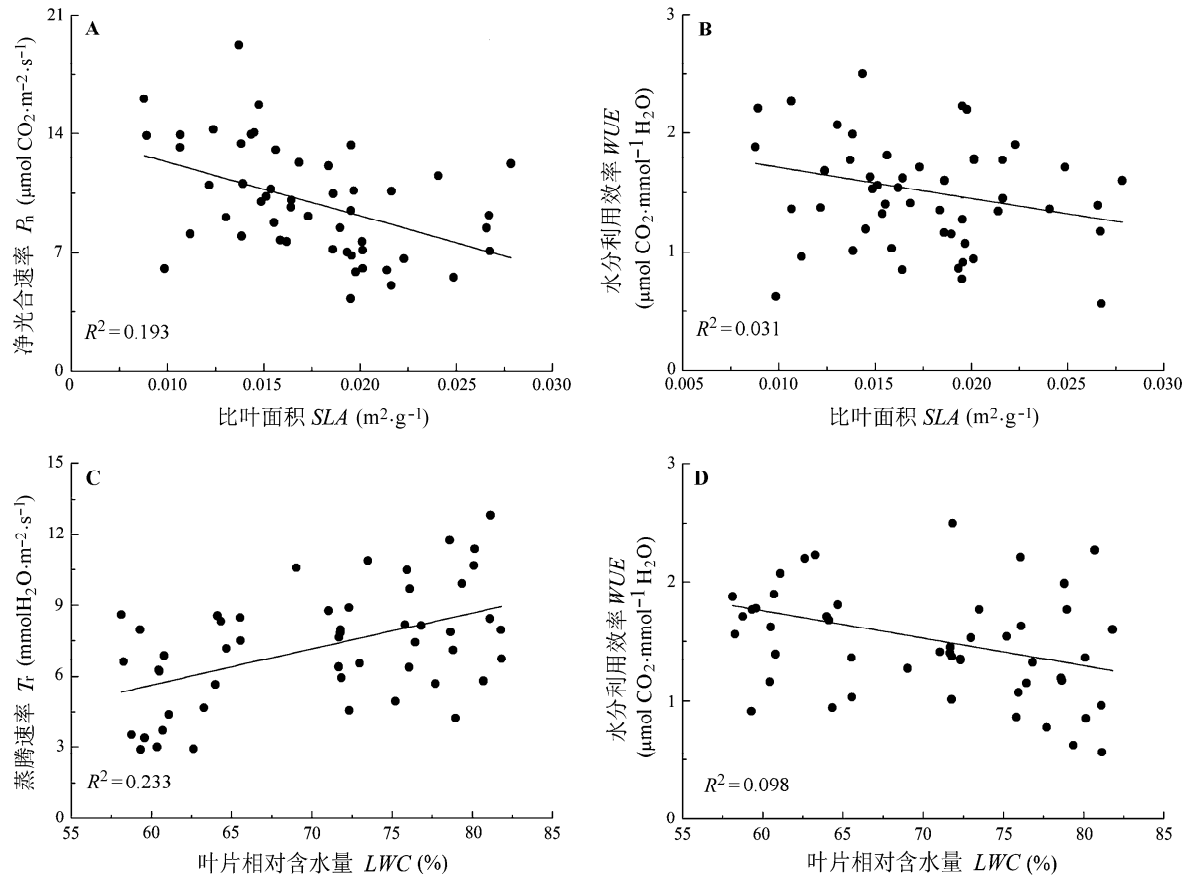


图2 不同物种光合生理特征和叶片形态特征相关性分析结果。 LWC , P_n , SLA , T_r , WUE , 同图1。

Fig. 2 Results of the regression analysis between the leaf physiological and morphological traits of photosynthesis for the studied species. LWC , P_n , SLA , T_r , WUE , see Fig. 1.

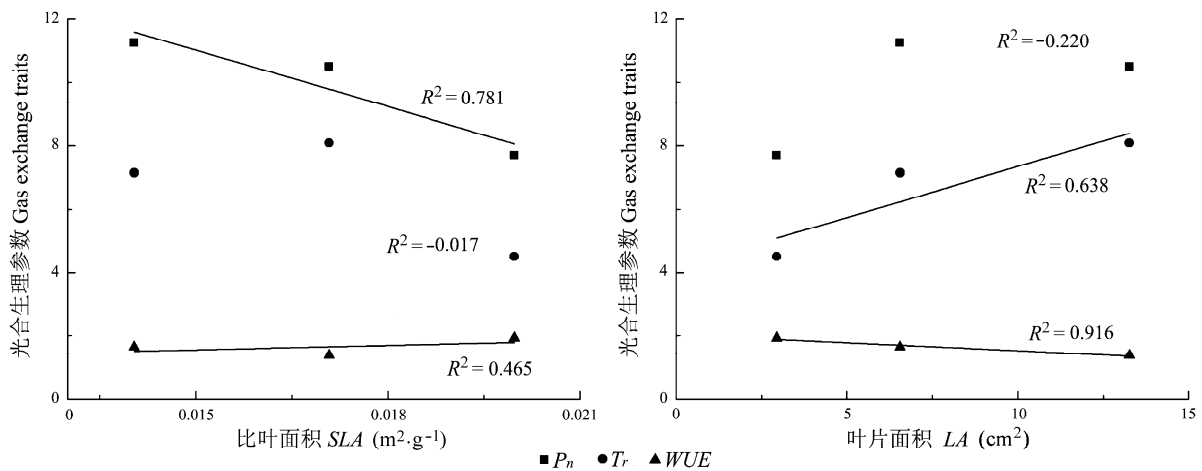


图3 光合生理特征和叶片形态特征在功能群水平上的关系。 LA , P_n , SLA , T_r , WUE , 同图1。

Fig. 3 Relationship between the leaf physiological and morphological traits of photosynthesis for functional groups. LA , P_n , SLA , T_r , WUE , see Fig. 1.

P_n 和 T_r , 以及相对较低的 WUE (图3B)。

3 讨论和结论

3.1 高寒沼泽化草甸植物的叶片形态特征和光合生理特征

许多研究表明, 植物在叶片形态特征(如 SLA ,

叶片含水量等)和光合生理特征(如 P_n 、 T_r 、气孔导度等)上存在着显著的种间和种内差异(Smith *et al.*, 1998; Wright *et al.*, 2004), 即使它们生长在非常相似的环境中(Bassow & Bazzaz, 1997), 被认为这是长期自然选择的结果(蒋高明和何维明, 1999)。我们对51个组成玛曲高寒沼泽化草甸的物种的叶片形态

和光合生理特征的分析表明,不同物种之间在 LWC 、 SLA 、 LA 、 P_n 、 T_r 和 WUE 之间有着非常明显的差异,说明这些物种虽然生长在非常相似的环境中,但是在叶片形态和光合策略上有着显著的不同 (Smith *et al.*, 1998),以不同的方式适应相似的生境条件。

玛曲高寒沼泽化草甸位于海拔3 500 m以上的高海拔地区,夏季短暂而潮湿,冬季寒冷而干燥,总体特征为高寒大陆性季风气候(焦亮, 2007),表现为年平均气温低,空气相对稀薄,缺氧,低 CO_2 浓度,这种独特的气候特点作为选择的条件,是塑造该地区独特植物区系的关键因素。例如 SLA 这一叶片形态特征的中心性状(Niinemets, 2001)就充分反映了这一气候特点。一般来说, SLA 在不同物种之间变化很大($0.005\ 0\text{--}0.039\ 0\ m^2\cdot g^{-1}$; Reich, 1993)。本研究中51个物种的 SLA 分布的范围是在 $0.008\ 8\text{--}0.027\ 8\ m^2\cdot g^{-1}$ 之间。Al Haj Khaled等(2005)对位于法国低海拔地区的15个禾本科和9个双子叶植物叶片 SLA 测量结果显示,其 SLA 分布于 $0.017\text{--}0.036\ m^2\cdot g^{-1}$ 之间,且超过87%的物种 SLA 大于 $0.02\ m^2\cdot g^{-1}$ 。由此可见,相对于低海拔物种,高寒草地物种的叶片结构趋向于单位叶面积分配更多的生物量,表现出低水分和营养元素地带植物的生长策略的特点 (Nicotra *et al.*, 2007),而对于太阳辐射强的高寒地区,具有阴生叶特点(低 SLA)的叶片更有利于对光照的利用和自身的生存(Al Haj Khaled *et al.*, 2005),显示了对高寒地区土壤养分、温度和光照等环境因素的适应性。在Frei等(2014)的研究中发现,来源于较高海拔的植物叶片的 SLA 小于生长于低海拔的同类植物,且 SLA 随着环境温度的升高而增大。而对一种耐寒的智利木本植物叶片形态特征的研究则发现其 SLA 远小于 $0.008\ m^2\cdot g^{-1}$ (Pérez *et al.*, 2014),可见单位面积生物量分配的增加也是叶片耐寒的需要。

本研究中,51个物种的平均 P_n 为 $9.97\ \mu mol\ CO_2\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$,这与内蒙古草原放牧和恢复草地主要组成物种的 P_n 相一致,对内蒙古草原的研究发现其主要组物种的平均 P_n 为 $10\ \mu mol\ CO_2\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ (Chen *et al.*, 2005);而对松嫩平原两种碱茅属(*Puccinellia*)草本植物叶片光合特性的研究(Wang & Yuan, 2001)显示,其叶片 P_n 在干季平均为 $12\ \mu mol\ CO_2\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$;说明虽然处于相对寒冷和低 CO_2 的高海拔地区,高寒沼泽化草甸植物种的平均光合能力与温带草原植物

种相似,显示出这些物种通过对当地生境的适应而到达相对一致的平均光合水平的能力。在农作物方面,生长于田间的 C_4 植物玉米(*Zea mays*)的 P_n 在白天最高,超过 $40\ \mu mol\ CO_2\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ (Hirasawa & Hsiao, 1999),说明自然草地植物的 P_n 相对较低,这可能是由于自然环境与耕作环境相比具有更高的环境变动和资源限制。

在对16种早春短命植物光合特性的研究(邱娟等, 2007)中,观测到其 P_n 、 T_r 和 WUE 的分布范围分别为: $8.07\text{--}35.96\ \mu mol\ CO_2\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$, $3.16\text{--}29.64\ mmol\ H_2O\cdot m^{-2}\cdot s^{-1}$ 和 $0.54\text{--}4.26\ \mu mol\ CO_2\cdot mmol^{-1}\ H_2O$,这些值高于我们在高寒沼泽化草甸中观测到的结果,可以看到早春短命植物具有相对较高的光合和蒸腾速率,说明这些植物与多年生的高寒沼泽化草甸植物采取的是不同的生长策略,这可能和早春短命植物需要在相对较短的时间内完成生活史周期有关(邱娟等, 2007)。

3.2 功能群之间的差异

植物功能群的多样性被认为是比物种多样性更重要的生态指标(Walker, 1992; Power *et al.*, 1996; Hooper & Vitousek, 1997; Tilman *et al.*, 1997; Mack & D'Antonio, 1998)。有研究认为功能群可以将物种水平的生活史策略和生态系统水平的进程联系起来(Chapin, 1993)。根据同一功能群的物种应该具有相似的形态或生理性状(Lauenroth *et al.*, 1978; Pokorny *et al.*, 2005),我们将玛曲高寒沼泽化草甸的物种划分为3个功能群:莎草科、禾本科和双子叶类杂草(李伟, 2011)。总体上,不同功能群之间无论在叶片形态特征还是在光合生理特征上都存在显著的差异。莎草科和禾本科植物具有相似且较小的 LA 和 LWC ,但是莎草科植物在 P_n 和 T_r 上却显著地高于禾本科植物,而禾本科植物的 SLA 显著高于莎草科植物和双子叶类杂草,最终在叶片水平的 WUE 指标上,禾本科和莎草科植物远高于双子叶类杂草。叶片形态和光合生理指标在不同功能群之间的不同显示了不同功能群物种在资源利用上可能的差异,而这种差异将有助于植物物种对环境资源的充分利用,进而提高整个系统的稳定性(Naeem *et al.*, 1994; Anderson & Inouye, 2001)。由于叶片水平 WUE 的差异,如果双子叶类杂草的多度进一步增加,则可能导致整个群落 WUE 的降低,相反,禾本科和莎草科植物的增加则会提高群落的 WUE (Niu *et al.*, 2011)。

3.3 高寒沼泽化草甸植物功能性状之间的相关性

作为植物整体其中一部分的功能性状之间存在非常紧密的关系, 比如光合能力和叶片结构之间(Niinemets, 2001; Nicotra *et al.*, 2007)。这种相关关系在对全球尺度的跨物种、跨生境的研究中得到了证实(Wright *et al.*, 2004)。我们对高寒沼泽化草甸51个物种功能性状之间相互关系的分析(光合生理特征和叶片形态特征之间)也显示了功能性状之间存在着显著的相关性(图2, 图3)。在整体上, LA 上分配的生物量的提高(SLA 减小)使得 LA 上的 P_n 增加, 这之前所报道的结果是一致的(Cunningham *et al.*, 1999; Niinemets, 2001)。一般而言, P_n 的提高伴随的是 T_r 的增加, 而我们的结果显示 T_r 的增加跟叶片的 LWC 成正比(图2C)。 P_n 和 T_r 决定着植物叶片水平的 WUE , 比如 P_n 的减小和 T_r 的增加都使得 WUE 减小, 这是叶片形态性状 SLA 和 LWC 的增加导致 WUE 减小的可能原因(图2B, 2D), SLA 和 LWC 通过影响 P_n 和 T_r 间接地影响 WUE 。

在功能群水平上, SLA 与 P_n 之间的相关关系与物种水平一致, 而不同之处是随着 SLA 的增加, WUE 没有变化。这是由于随着单位面积叶片分配的生物量的减少, 在降低光合能力的同时, 也降低了蒸腾, 因而表现为较为一致的 WUE , 显示出不同功能群对叶片结构变化响应的一致性。虽然在物种水平上 LA 与光合生理指标之间没有显著的相关关系, 但是在功能群水平上, LA 与光合生理指标有显著的相关性。在功能群水平上, 中等大小的叶片具有最高的 P_n , 且随 LA 的减小, 其光合能力显著减小, 而大叶片具有最低的 WUE , 暗示了不同功能群在最大限度获取光照和控制水分散失之间的权衡(Reich *et al.*, 1997), 可能的解释是大叶片虽然有利于截取最大的光照资源, 但也意味着更多的水分丧失, 而通过气孔调节控制水分丧失的结果是单位面积上 P_n 的降低, 因而中等大小的叶片可能是最佳的选择。

4 结论

本研究调查了51种生长于高寒沼泽化草甸群落中的植物, 发现所研究的物种之间无论在叶片形态还是在光合生理特征上都存在显著差异, 显示了这些植物在叶片功能性状上的明显分化, 使得这些植物能够充分利用环境资源, 维持相对丰富的物种多样性; 而不同功能群之间在这些指标上的差异则

可能显示了不同功能群物种的生活史策略和资源利用特点, 说明群落中不同功能群物种的组成比例将会对群落的结构、功能和资源利用产生显著的影响; 相关分析结果显示叶片形态性状和叶片光合生理性状之间存在很强的相关关系, 并且这种相关关系取决于性状和所分析的层次(物种水平或功能群水平), 显示了叶片形态特征和叶片生理特征的协同变化的特点。本研究为进一步研究高寒沼泽化草甸提供了基础的研究数据, 并为其保护和恢复提供生理生态学依据。

基金项目 国家自然科学基金(41171046 和 41171214)和霍英东教育基金(132038)。

参考文献

- Ackerly DD, Dudley SA, Sultan SE, Schmitt J, Coleman JS, Linder CR, Sandquist DR, Geber MA, Evans AS, Dawson TE, Lechowicz MJ (2000). The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions. *Bioscience*, 50, 979–995.
- Al Haj Khaled R, Duru M, Theau JP, Plantureux S, Cruz P (2005). Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 16, 391–398.
- Anderson JE, Inouye RS (2001). Landscape-scale changes in plant species abundance and biodiversity of a sagebrush steppe over 45 years. *Ecological Monographs*, 71, 531–556.
- Atwell BJ, Kriedemann PE, Turnbull CGN (1999). *Plants in Action: Adaptation in Nature, Performance in Cultivation*. Macmillan Education Australia, South Yarra.
- Bassow SL, Bazzaz FA (1997). Intra- and inter-specific variation in canopy photosynthesis in a mixed deciduous forest. *Oecologia*, 109, 507–515.
- Bowman WD, Turner L (1993). Photosynthetic sensitivity to temperature in populations of two C_4 *Bouteloua* (Poaceae) species native to different altitudes. *American Journal of Botany*, 80, 369–374.
- Chapin III FS (1993). *Functional Role of Growth Forms in Ecosystem and Global Processes*. Academic Press, San Diego, USA.
- Chen SP, Bai YF, Lin GH, Liang Y, Han XG (2005). Effects of grazing on photosynthetic characteristics of major steppe species in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Photosynthetica*, 43, 559–565.
- Chu CJ, Maestre FT, Xiao S, Weiner J, Wang YS, Duan ZH, Wang G (2008). Balance between facilitation and resource competition determines biomass-density relationships in plant populations. *Ecology Letters*, 11, 1189–1197.

- Cunningham SA, Summerhayes B, Westoby M (1999). Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 69, 569–588.
- Frei ER, Ghazoul J, Pluess AR, Bond-Lamberty B (2014). Plastic responses to elevated temperature in low and high elevation populations of three grassland species. *PLoS ONE*, 9, e98677.
- Ge QZ, Wei B, Zhang LF, Wei WR, Huang B, Jiang XL, Zhang WG (2012). Influence of restoration measures on plant community in alpine meadow. *Pratacultural Science*, 19, 1517–1520. (in Chinese with English abstract) [葛庆征, 魏斌, 张灵菲, 卫万荣, 黄彬, 江小雷, 张卫国 (2012). 草地恢复措施对高寒草甸植物群落的影响. 草业科学, 29, 1517–1520.]
- Hamid A, Agata W, Kawamitsu Y (1990). Photosynthesis, transpiration and water use efficiency in four cultivars of mungbean, *Vigna radiata* (L.) Wilczek. *Photosynthetica*, 24, 96–101.
- Hirasawa T, Hsiao TC (1999). Some characteristics of reduced leaf photosynthesis at midday in maize growing in the field. *Field Crops Research*, 62, 53–62.
- Hooper DU, Vitousek PM (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277, 1302–1305.
- Hou Y, Guo ZG, Long RJ (2009). Changes of plant community structure and species diversity in degradation process of Shouqu wetland of Yellow River. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 20, 27–32. (in Chinese with English abstract) [后源, 郭正刚, 龙瑞军 (2009). 黄河首曲湿地退化过程中植物群落组分及物种多样性的变化. 应用生态学报, 20, 27–32.]
- Jiang GM, He WM (1999). Species- and habitat-variability of photosynthesis, transpiration and water use efficiency of different plant species in Maowusu Sand Area. *Acta Botanica Sinica*, 41, 1114–1124. (in Chinese with English abstract) [蒋高明, 何维明 (1999). 毛乌素沙地若干植物光合作用、蒸腾作用和水分利用效率种间及生境间差异. 植物学报, 41, 1114–1124.]
- Jiang GM, Zhu GJ (2001). Effects of natural high temperature and irradiation on photosynthesis and related parameters in three arid sandy shrub species. *Acta Phytoecologica Sinica*, 25, 524–531. (in Chinese with English abstract) [蒋高明, 朱桂杰 (2001). 高温强光环境条件下3种沙地灌木的光合生理特点. 植物生态学报, 25, 525–531.]
- Jiao L (2007). *A Study on the Grassland Flora from Maqu in Gannan Tibet Autonomous*. Master degree dissertation, Gansu Agricultural University, Lanzhou. (in Chinese) [焦亮 (2007). 甘南藏族自治州玛曲县草地植物区系研究. 硕士学位论文, 甘肃农业大学, 兰州.]
- Kimenov GP, Markovska YK, Tsonev TD (1989). Photosynthesis and transpiration of *Haberlea rhodopensis* FRIV. In dependence on water deficit. *Photosynthetica*, 23, 368–371.
- Kramer PJ, Kozlowski TT (1979). *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, London.
- Larcher W (1995). *Physiological Plant Ecology*. 3rd edn. Springer-Verlag, New York.
- Lauenroth WK, Dodd JL, Sims PL (1978). The effects of water- and nitrogen-induced stresses on plant community structure in a semiarid grassland. *Oecologia*, 36, 211–222.
- Lawlor DW (1995). Photosynthesis, productivity and environment. *Journal of Experimental Botany*, 46, 1449–1461.
- Li HL, Xu DH, Du GZ (2012). Effect of change of plant community composition along degradation gradients on water conditions in an alpine swamp wetland on the Qinghai-Tibetan Plateau of China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 403–410. (in Chinese with English abstract) [李宏林, 徐当会, 杜国祯 (2012). 青藏高原高寒沼泽湿地在退化梯度上植物群落组成的改变对湿地水分状况的影响. 植物生态学报, 36, 403–410.]
- Li W (2011). *Research on the Mechanism of Species Diversity Loss due to Fertilization of Alpine Meadow on the Tibetan Plateau*. PhD dissertation, Lanzhou University, Lanzhou. (in Chinese) [李伟 (2011). 施肥导致高寒草甸物种多样性丧失机制研究. 博士学位论文, 兰州大学, 兰州.]
- Ma MJ, Zhou XH, Du GZ (2011). Soil seed bank dynamics in alpine wetland succession on the Tibetan Plateau. *Plant and Soil*, 346, 19–28.
- Mack MC, D'Antonio CM (1998). Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 195–198.
- Naeem S, Thompson LJ, Lawler SP, Lawton JW, Woodfin RM (1994). Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature*, 368, 734–737.
- Nicotra AB, Hermes JP, Jones CS, Schlichting CD (2007). Geographic variation and plasticity to water and nutrients in *Pelargonium australe*. *New Phytologist*, 176, 136–149.
- Niinemets Ü (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82, 453–469.
- Niu KC, Choler P, de Bello F, Mirotchnick N, Du GZ, Sun SC (2014). Fertilization decreases species diversity but increases functional diversity: A three-year experiment in a Tibetan alpine meadow. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 182, 106–112.
- Niu SL, Jiang GM, Gao LM, Li YG, Liu MZ (2003). Comparison of gas exchange traits of different plant species in Hunshandak Sand Area. *Acta Phytoecologica Sinica*, 27, 318–324. (in English with Chinese abstract) [牛书丽, 蒋高明, 高雷明, 李永庚, 刘美珍 (2003). 内蒙古浑善达克沙地97种植物的光合生理特征. 植物生态学报, 27, 318–324.]

- Niu SL, Xing XR, Zhang Z, Xia JY, Zhou XH, Song B, Li LH, Wang SQ (2011). Water-use efficiency in response to climate change: From leaf to ecosystem in a temperate steppe. *Global Change Biology*, 17, 1073–1082.
- Pan XB, Zhang JY, Long ZK, Mao LM, Jin HM, Guo LP, Bi XL, Zhao YP (2011). Natural wetland in China. *African Journal of Environmental Science and Technology*, 5, 45–55.
- Pérez F, Hinojosa LF, Ossa CG, Campano F, Orrego F (2014). Decoupled evolution of foliar freezing resistance, temperature niche and morphological leaf traits in Chilean *Myrceugenia*. *Journal of Ecology*, 102, 972–980.
- Pokorný ML, Sheley RL, Zabinski CA, Engel RE, Svejcar TJ, Borkowski JJ (2005). Plant functional group diversity as a mechanism for invasion resistance. *Restoration Ecology*, 13, 448–459.
- Power ME, Tilman D, Estes JA, Menge BA, Bond WJ, Mills LS, Daily G, Castilla JC, Lubchenco J, Paine RT (1996). Challenges in the quest for keystones. *BioScience*, 46, 609–620.
- Qiu J, Tan DY, Fan DY (2007). Characteristics of photosynthesis and biomass allocation of spring ephemerals in the Junggar Desert. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 883–891. (in Chinese with English abstract) [邱娟, 谭敦炎, 樊大勇 (2007). 准噶尔荒漠早春短命植物的光合特性及生物量分配特点. 植物生态学报, 31, 883–891.]
- Reich PB (1993). Reconciling apparent discrepancies among studies relating life span, structure and function of leaves in contrasting plant forms and climates: ‘The blind men and the elephant retold’. *Functional Ecology*, 7, 721–725.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997). From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 13730–13734.
- Schwarz AG, Redmann RE (1989). Photosynthetic properties of C₄ grass (*Spartina gracilis* Trin.) from northern environment. *Photosynthetica*, 23, 449–459.
- Smith EC, Griffiths H, Wood L, Gillon J (1998). Intra-specific variation in the photosynthetic responses of cyanobiont lichens from contrasting habitats. *New Phytologist*, 138, 213–223.
- Sultan SE (1987). Evolutionary implications of phenotypic plasticity in plants. *Evolutionary Biology*, 12, 127–178.
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Valladares F, Allen MT, Pearcy RW (1997). Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*, 111, 505–514.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Walker BH (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6, 18–23.
- Wang GX, Li YS, Wang YB, Chen L (2007). Typical alpine wetland system changes on the Qinghai-Tibet Plateau in recent 40 years. *Acta Geographica Sinica*, 62, 481–491. (in Chinese with English abstract) [王根绪, 李元寿, 王一博, 陈玲 (2007). 近40年来青藏高原典型高寒湿地系统的动态变化. 地理学报, 62, 481–491.]
- Wang RZ, Gao Q (2001). Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency in two divergent *Leymus chinensis* populations from Northeast China. *Photosynthetica*, 39, 123–126.
- Wang RZ, Yuan YQ (2001). Photosynthesis, transpiration, and water use efficiency of two *Puccinellia* species on the Songnen grassland, Northeastern China. *Photosynthetica*, 39, 283–287.
- 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, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Xiang S, Guo RQ, Wu N, Sun SC (2009). Current status and future prospects of Zoige Marsh in Eastern Qinghai-Tibet Plateau. *Ecological Engineering*, 35, 553–562.
- Zhang M, Wang WJ, Liu FD, An SQ, Zheng JW, Zhang ST, Wang HG, Xu HG (2007). Photosynthetic capacity and water use efficiency of tropical montane rainforest seedlings or saplings in Hainan Island. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 18, 2160–2166. (in Chinese with English abstract) [张明, 王文进, 刘福德, 安树青, 郑建伟, 张世挺, 王中生, 徐海根 (2007). 海南热带山地雨林幼苗幼树的光合能力与水分利用效率. 应用生态学报, 18, 2160–2166.]
- Zhang XY, Lü XG, Gu HJ (2005). To analysis threats, to describe present conservation situation and to provide management advices of the Ruorgai Marshes. *Wetland Science*, 3, 292–297. (in Chinese with English abstract) [张晓云, 吕宪国, 顾海军 (2005). 若尔盖湿地面临的威胁、保护现状及对策分析. 湿地科学, 3, 292–297.]

责任编辑: 储诚进 责任编辑: 李 敏