

高寒草地植物生存策略地理分布特征及其影响因素

林马震^{1,2} 黄勇^{1*} 李洋³ 孙建^{2*}

¹云南大学国际河流与生态安全研究院, 昆明 650091; ²中国科学院青藏高原研究所青藏高原地球系统与资源环境国家重点实验室, 北京 100101; ³内蒙古农业大学草原与资源环境学院, 呼和浩特 010011

摘要 植物性状能够反映植物的生存策略, 是植物生态学的研究热点之一。植物CSR策略模型将植物物种分为3类: 在资源丰富环境中能够最大程度提高生物量的物种(竞争型物种: C策略); 在干扰频率较高的环境中能够快速摄取资源并繁殖的物种(投机取巧型物种: R策略); 在资源贫瘠环境中能够保持个体生存的物种(耐受型物种: S策略)。植物叶片性状对环境梯度具有适应性的改变, 性状的改变对植物生存策略产生影响, 但是青藏高原植物叶片性状是如何影响植物CSR生存策略的, 其机制尚不清楚。该研究探究了高寒草地植物CSR生存策略的分布特征, 以及环境因子对CSR生存策略的影响机制。2020年7–8月, 对青藏高原高寒草地53个样点进行了调查, 测定植物叶片叶面积、叶片鲜质量和叶片干质量等性状, 并计算C、S、R值。然后, 分析关键地理环境要素对植物CSR策略影响的主要因子和作用机理。结果表明: (1)在青藏高原高寒草地, 植物的生存策略主要以S策略(41.6%–96.7%)为主。(2)随着经度的增加, 青藏高原高寒草地C策略植物所占比例自西向东逐渐上升; 在海拔梯度上, 高寒草地C策略植物所占比例随着海拔的升高而降低。(3)随机森林分析结果显示降水量对C策略的贡献率最高(25.74%), 海拔对S策略的贡献率最高(27.34%); 分析气候因子对植物性状的影响发现降水量和温度只对叶面积产生显著影响, 且叶片含水量对植物C、S策略具有显著效应。综合而言, 研究发现降水量是影响植物CSR生存策略最关键的因子, 这对于研究高寒草地植物对环境梯度的生态适应具有十分重要的意义。

关键词 CSR策略; 叶片性状; 环境梯度; 青藏高原; 高寒草地

林马震, 黄勇, 李洋, 孙建 (2023). 高寒草地植物生存策略地理分布特征及其影响因素. 植物生态学报, 47, 41-50. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0123

Geographical distribution characteristics and influencing factors of plant survival strategies in an alpine grassland

LIN Ma-Zhen^{1,2}, HUANG Yong^{1*}, LI Yang³, and SUN Jian^{2*}

¹Institute of International Rivers and Eco-security, Yunnan University, Kunming 650091, China; ²State Key Laboratory of Tibetan Plateau Earth System, Resources and Environment, Institute of Tibetan Plateau Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and ³College of Grassland, Resource and Environment, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010011, China

Abstract

Aims Vegetation traits are one of the research hotspots in plant ecology and they reflect the strategies of plant survival. According to the CSR survival strategy model, plant species may be classified into three categories: C strategy that can maximize biomass in resource-rich environments (competitive species); R strategy that can rapidly intake resources and reproduce in environments with a high frequency of disturbance (opportunistic species); and S strategy that can maintain individual survival in resource-poor environments (tolerant species). Leaf traits have adaptive changes in response to environmental gradients, which have impacts on plant adaptation. The mechanisms of how leaf traits affect CSR survival strategies in the alpine grassland of Qingzang Plateau remain unclear. The objective of this paper is to investigate the spatial patterns of CSR survival strategies of alpine plants and the mechanisms by which environmental factors influence plant survival.

Methods We surveyed a field transect which consists of 53 sample sites in an alpine grassland on the Qingzang Plateau from July to August 2020. Vegetation traits of leaf area, leaf fresh mass, and leaf dry mass were measured and C, S, R values were calculated. Finally, we analyzed the critical drivers and mechanism of plant CSR strategies in response to geographical elements.

Important findings Our results showed that: (1) In the alpine grassland of the Qingzang Plateau, 41.6%–96.7%

收稿日期Received: 2022-04-07 接受日期Accepted: 2022-07-05

基金项目: 第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZKK0405和2019QZKK0307)和国家自然科学基金(41871040)。Supported by the Second Tibetan Plateau Scientific Expedition and Research (STEP) Program of China (2019QZKK0405 and 2019QZKK0307) and the National Natural Science Foundation of China (41871040).

* 通信作者Corresponding authors (Huang Y, huangyong@ynu.edu.cn; Sun J, sunjian@itpcas.ac.cn)

of plants are identified as S strategy. (2) With the increase of the longitude, the proportion of C strategy plants increased gradually from the west to the east, whereas along the altitude gradient, the proportion of C strategy plants decreased with the increasing altitude. (3) Random forest analysis showed that the contribution of precipitation to C strategy is the highest (25.74%), and the contribution of altitude to S strategy is the highest (27.34%). Additionally, both precipitation and temperature had significant effects on leaf area, and leaf water content significantly affects plant CSR strategies. In summary, results of our study highlighted that precipitation is the most critical factor that governs plant CSR survival strategies. This finding has important implications for studying the ecological adaptation along environmental gradients in alpine grasslands.

Key words CSR strategy; leaf trait; environmental gradient; Qingzang Plateau; alpine grassland

Lin MZ, Huang Y, Li Y, Sun J (2023). Geographical distribution characteristics and influencing factors of plant survival strategies in an alpine grassland. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 47, 41-50. DOI: 10.17521/cjpe.2022.0123

植物性状或植物功能性状通常是指植物对外界环境长期适应与进化后所表现出的可量度, 且与植物的生长、繁殖以及存活等功能密切相关的属性(He *et al.*, 2020)。这些性状共同反映了植物采取不同的生态学策略来平衡养分的摄入和输出(王瑞丽等, 2016)。Grime (1977)将植物性状响应环境梯度的权衡定义为“CSR策略”理论(competitor: 竞争型; stress-tolerator: 忍受型; ruderal: 投机取巧型), 反映了植物对竞争、胁迫和干扰梯度的适应性。基于该理论, 国内外学者开展了许多研究。在应用方面, CSR策略对维管束植物在全球分布范围上起着决定作用(Liao *et al.*, 2021), 系统发育相关度、寿命和生长形式等物种特征, 也被证实对物种范围扩张有重要影响(Godoy *et al.*, 2011)。同时CSR策略能够解释和预测干扰对植被结构、物种组成的影响, 从而预测高山草原的生物多样性。该理论对干扰影响的预测已经在高山植物群落(Caccianiga *et al.*, 2006), 几内亚森林(Holmgren & Poorter, 2007)和人工植物群落(Li & Shipley, 2017)中得到验证。此外, 有学者将外来物种与本地物种进行对比分析, 发现外来物种和本地物种具有相似的CSR策略(Cross *et al.*, 2015)。而在叶经济谱中也找到了与CSR策略相对应的关系, 如从具有高比叶面积、高氮磷含量的资源获取型叶片, 到具有相反性状的资源节约型叶片(Wright *et al.*, 2004); 比叶面积和生产力之间的相关性(Reich, 2014)以及植物根茎组织的生长和组织内部水分流动速率的快慢(Chave *et al.*, 2009)。植物通过多种性状组合来适应变化的环境, 其生存策略可以通过叶片性状的变化来反映。因此, 探索植物叶片性状与环境因子的关系能够更深入地理解植物对环境的适应机制(王常顺和汪诗平, 2015)。

青藏高原作为世界上海拔最高、覆盖范围最广

的高寒区域(孙建和刘国华, 2021), 是我国重要的生态安全屏障(王小丹等, 2017)。高寒草地是青藏高原主要的植被类型, 在气候调节、碳氮固定等方面发挥着重要作用(Sun *et al.*, 2020a)。由于该地区地貌复杂, 受到西风、东亚季风和印度洋季风的交互影响, 加之其相对独立的地理单元, 是全球气候变化的敏感区。研究表明, 不同功能的植物CSR生存策略在响应环境梯度时存在较大差异(Behroozian *et al.*, 2020; Davison *et al.*, 2020)。为了能够在不同环境条件下吸收土壤水分和养分, 植物器官(根、茎和叶)的性状会根据环境条件做出一些适应性的变化(Pierce *et al.*, 2017; Ferre *et al.*, 2020)。例如, 植物通过减小叶面积, 增加叶片厚度来减少水分蒸发(李永华等, 2012), 为了应对低温和辐射, 植物叶片气孔面积在缩小(杨继鸿等, 2019)。这种随着环境变化的适应性策略允许不同功能类型的物种在不同环境下保障资源吸收, 强调了植物功能组之间不同水平的表现可塑性(Davison *et al.*, 2020; Matos *et al.*, 2021)。同时, 青藏高原兼具多样的水平和垂直地带性, 生境多样性高(郑度和赵东升, 2017), 为研究叶片性状对环境的响应提供了天然实验室。然而, 关于该地区植物叶片性状和CSR生存策略对环境梯度响应的研究还较为缺乏, 而植物生存策略是衡量植物对环境因子适应性变化的一个重要参考。因此, 探究高寒草地生态系统的植物生存策略及其对环境因子的响应机制, 对青藏高原植被地理格局、过程和功能的变化具有重要意义。

本研究以青藏高原高寒草地为研究对象, 对植物叶片的基本性状指标进行测定, 并计算其C、S、R值, 从环境因子与叶片性状关系的角度出发, 分析并确定影响植物CSR生存策略的主要环境因子。以期揭示青藏高原地区植物生存策略对环境梯度的

响应机制。本研究拟探讨以下问题: (1)在高寒地区, 植物主要采取哪一种CSR生存策略? (2)随着环境梯度的改变, 高寒草地植物的CSR生存策略将发生怎样的变化? 环境因子是如何调控植物生存策略的?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

青藏高原平均海拔在4 000 m以上(Sun *et al.*, 2020b), 本研究调查样带位于青海和西藏(85.27°–103.6° E, 29.65°–38.8° N, 海拔3 000–5 200 m), 气候寒旱特征明显, 植物生长季一般在5–8月。该地区主要植被类型是高寒草甸、高寒草原和高寒荒漠(Zhou *et al.*, 2021b), 植物主要以针茅属(*Stipa*)、嵩草属(*Kobresia*)和藁草属(*Carex*)为主(李洋等, 2022)。

1.2 研究方法

1.2.1 样品采集

2020年7月中旬至8月底(植物生长旺盛期), 在青藏高原沿着样带随机对53个样点进行了调查(图1), 记录每个样点的经纬度、海拔和草地类型信息。沿着草地样带收集了植物叶片样品, 为了评估该地区常见植物物种的生存策略, 在每个样点选择常见种植物, 样品采集时, 选择同种不同株且大小相近

的植物同一位置的叶片(附录), 并筛选出5片新鲜健康大小一致的叶片。测量3种基本叶片功能性状的信息: 叶面积(LA)、叶鲜质量(LFM)和叶干质量(LDM)。为了避免偶然性, 取5片叶片的平均值作为最终的数据。将叶片扫描后, 使用ENVI 5.2计算叶片面积。采集当天用分析天平称叶片鲜质量。回到实验室, 将叶片置于烘箱, 105 °C杀青1 h, 65 °C干燥48 h, 然后测定叶片干质量。采用电子表格计算工具“StrateFy”(Pierce *et al.*, 2017)计算叶片肉质化指数(LSI)、叶片含水量(LWC)、叶片干物质含量(LDMC)和比叶面积(SLA), 并计算出植物C、S、R值(附录)。

1.2.2 数据处理

为避免数据测定过程中人为、外界等因素造成数据偏差较大, 本研究采用拉伊达法则对叶片测定中出现的偏差较大的可疑数据进行检验。检验公式(马百兵等, 2018)如下所示:

$$\sigma = \sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (X_i - \bar{X})^2} \quad (1)$$

$$\mu_i = X_i - \bar{X} \quad (2)$$

$$|\mu_i| > 3\sigma \quad (3)$$

式中, σ 代表标准差; X_i 代表C%或S%; \bar{X} 代表C%或S%的平均值, n 代表样本量, μ_i 代表样本值与平均值的差。

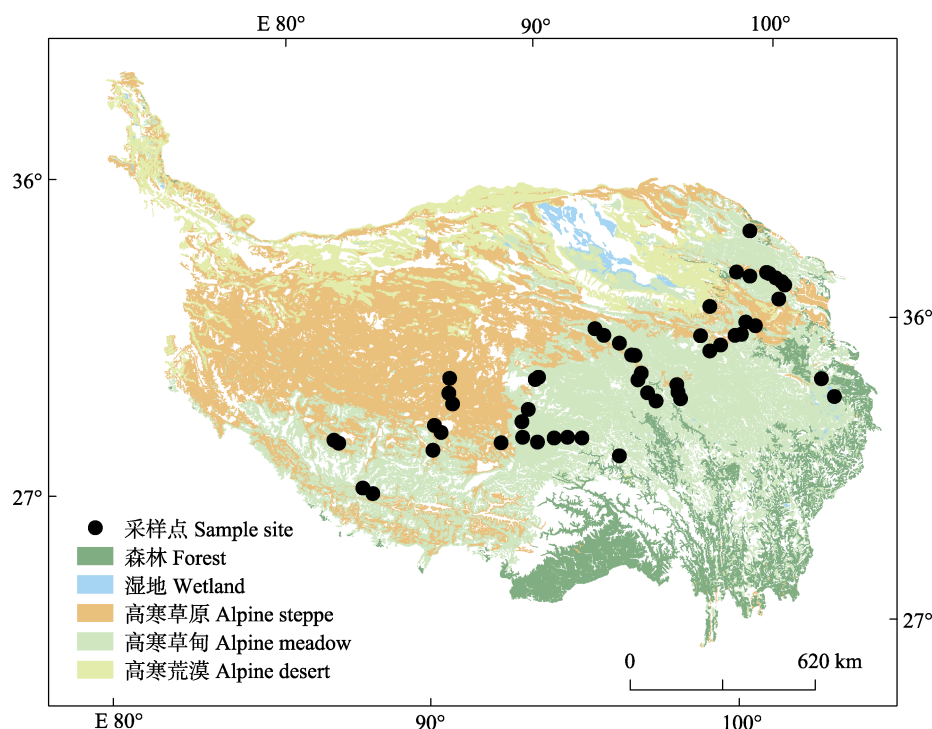


图1 青藏高原地形图和高寒草地采样点。

Fig. 1 Location of alpine grassland sample sites and the landscape topography of Qingzang Plateau.

1.3 气候数据来源

2020年各样点年降水量(MAP)数据来源于国家地球系统科学数据中心(<http://loess.geodata.cn>), 依据1901–2020年中国1 km分辨率逐月降水量栅格数据, 年平均气温(MAT)通过中国气象数据网(<http://data.cma.cn/>)获取, 使用Anusplin 4.2软件进行空间插值生成栅格。利用ArcGIS 10.7从数据库中提取研究区53个样点的气候数据。干旱指数(AI)计算(Nastos *et al.*, 2013)如下:

$$AI = \frac{MAP}{MAT + 10} \quad (4)$$

1.4 数据统计分析

采用Excel和SPSS 25对数据进行整理和分析。其中, 对C、S值和各环境因子进行Pearson相关性分析; 采用ArcGIS 10.7绘制研究区样点示意图; 采用Origin 2018绘制CSR分布模式三角图(图2), 采用SigmaPlot 10.0进行线性回归分析; 采用R 4.0.4软件进行热度图分析和主成分分析, 包括软件“corrplot”“gridExtra”“randomForest”和“ggplot2”包。

2 结果和分析

2.1 CSR生存策略

本研究中, 高寒草地常见物种主要表现出较高的S型策略, 大多数植物表现出S/CS策略, S策略比例较高(41.6%–96.7%), C策略比例较低(3.3%–55.6%)。

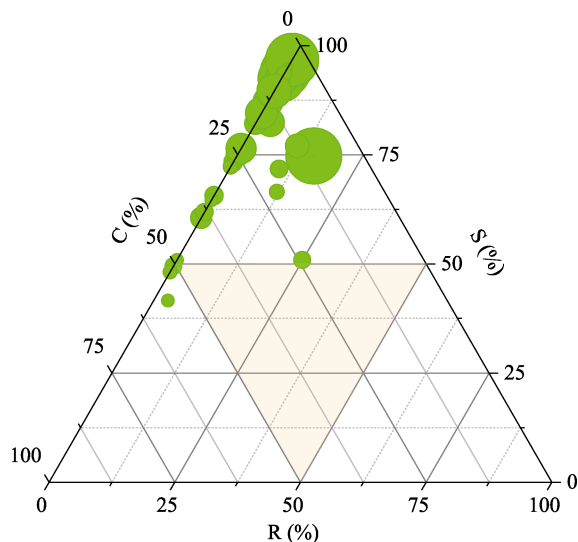


图2 青藏高原高寒草地常见植物的CSR策略图。C, 竞争型; S, 忍受型; R, 投机取巧型。圆圈大小代表叶片干物质含量。
Fig. 2 CSR strategy of common species in alpine grassland on the Qingzang Plateau. C, competitor; S, stress-tolerator; R, ruderal. Size of the circle represents the leaf dry matter content.

较多植物的R策略得分为0, 因此, 下文的分析主要探讨植物CS策略。

2.2 叶片生态策略与环境因子的相关关系

相关性热度图表明, C策略与经度、温度和降水量显著正相关, 与海拔显著负相关, 其中与经度($r = 0.52$)和降水量($r = 0.54$)相关性较高(图3A)。S策略与环境因子的相关性则相反, 与经度、温度和降水量显著负相关, 与海拔显著正相关, 其中与经度($r = 0.52$)和海拔($r = 0.51$)相关性较高(图3B)。

2.3 环境因子对叶片生存策略的影响

降水量、经度和干旱指数对C策略的相对贡献率较高, 分别为25.74%、18.41%和17.67% (图4A), 而海拔、经度和降水量对S策略的相对贡献率较高, 分别为27.34%、19.22%和17.69% (图4B)。对环境因子和C、S策略进行相关性分析, 结果显示, 海拔、降水量、经度和温度与C策略均呈现显著线性相关关系(图5), 其中C策略与海拔负相关(图5A), 与降水量、经度和温度为正相关关系(图5B–5D)。其中, C策略对经度($R^2 = 0.27$, 斜率(slope) = 1.43) (图5C)和温度($R^2 = 0.11$, slope = 2.12) (图5D)变化有较高的敏感性, C策略与海拔负相关, 且敏感性较低($R^2 = 0.22$, slope = -0.01)。S策略与温度($R^2 = 0.11$, slope = -2.29)和经度($R^2 = 0.27$, slope = -1.53)显著负相关(图6B、6C), 斜率较高, 与海拔正相关($R^2 = 0.26$, slope = 0.01) (图6A)。

对不同环境因子的相互关系探索分析发现, 经度只与降水量有显著正相关关系($R^2 = 0.13$) (图7A), 与温度和干旱指数的关系均不显著; 而海拔只与温度有显著负相关关系($R^2 = 0.28$) (图7B), 与降水量和干旱指数的关系不显著。由此可知, 随着经度的增加, 降水逐渐增多, 植物C策略的比例也在上升; 而随着海拔的增加, 温度逐渐降低, 植物S策略的比例反而上升。

3 讨论

3.1 植物CSR策略在空间格局上的特征

植物CSR策略是植物在不同环境条件下, 为了最大限度地维持自身性状, 所采取的最为有利的生存策略。在青藏高原高寒草地生态系统中, 当植物所处的环境长期处于资源胁迫压力之下时, 植物的适应性和耐受特性更为重要, 而S百分比高的物种表现出生长率低和水分转化效率慢等特点(Zhou

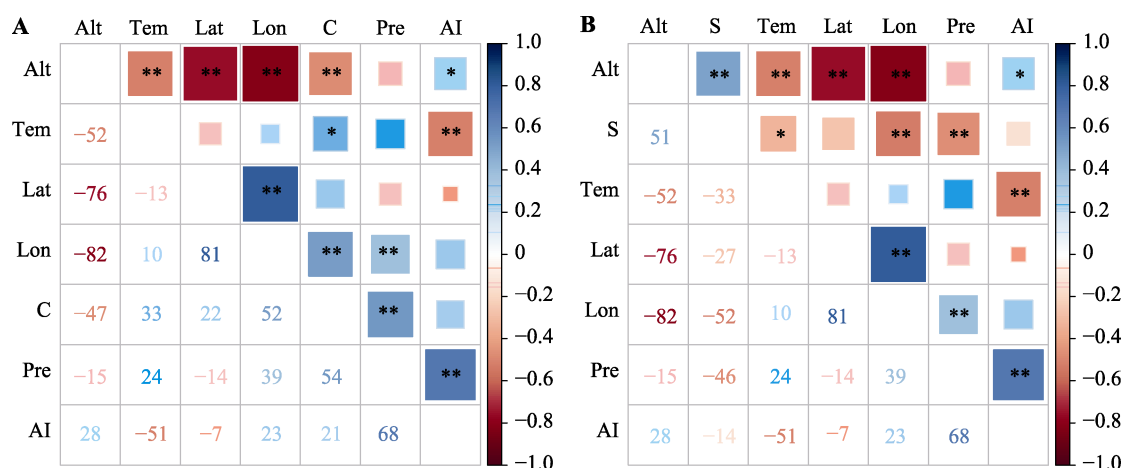


图3 青藏高原高寒草地常见植物C策略(A)和S策略(B)与各环境因子的相关性热度图。*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。AI, 干旱指数; Alt, 海拔; C, 竞争型; Lat, 纬度; Lon, 经度; Pre, 降水量; S, 忍受型; Tem, 温度。

Fig. 3 Heat map of the correlation between C (A) and S (B) strategies and environmental factors in alpine grassland on the Qingzang Plateau. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$. AI, aridity index; Alt, altitude; C, competitor; Lat, latitude; Lon, longitude; Pre, precipitation; S, stress-tolerator; Tem, temperature.

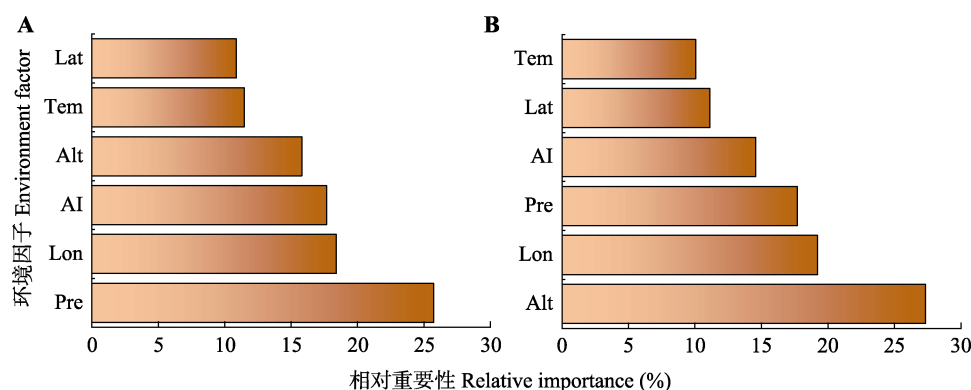


图4 青藏高原高寒草地环境因子对C策略(A)、S策略(B)的相对重要性分析。AI, 干旱指数; Alt, 海拔; C, 竞争型; Lat, 纬度; Lon, 经度; Pre, 降水量; S, 忍受型; Tem, 温度。

Fig. 4 Relative importance of effect of environmental factors on C (A) and S (B) strategies in alpine grassland on the Qingzang Plateau. AI, aridity index; Alt, altitude; C, competitor; Lat, latitude; Lon, longitude; Pre, precipitation; S, stress-tolerator; Tem, temperature.

et al., 2021a), 因此S策略的植物在青藏高原高寒环境下占主导地位。同时受西风、印度季风和东亚季风的共同影响, 青藏高原形成了水、热、经度调控植被格局、功能和过程的趋势(孙建和刘国华, 2021), 并因此影响到植物的生理生态、植物区系的演化和适应性策略等。本研究发现植物C策略的比例与经度显著正相关, 呈现出明显的水平地带性。由于生存策略的不同, 植物的生活史也表现出明显的经度地带性, 因此, 青藏高原高寒草地的物种多样性、生产力和多功能性等群落结构特征和植物性状在水平分布上有明显差异, 自西向东从草原到草甸呈递增趋势。此外, 植物生存策略同样受到海拔的影响, 通常随着海拔的升高, 灌木和草本植物逐渐成为优势

植物, 因为杂类草相较于禾本科和豆科植物对环境的适应能力更强(Zhou *et al.*, 2021a)。因此在空间的垂直分布上, 选择S策略的植物会逐渐占据数量上的优势。虽然纬度变化对植物生存策略的选择影响并不显著, 但是在纬度梯度上, 选择C策略的植物占比随着纬度的增加逐渐增加。

3.2 植物CSR策略在降水和温度格局下的调节机制

在对环境因素和气候因素进行分析时发现(图7), 经度与降水量呈显著正相关关系, 而海拔与温度呈显著负相关关系。在水平方向上, 青藏高原自西向东降水量逐渐增加, 导致了土壤含水量增加, 温度逐渐上升, 土壤微生物活性提高, 分解有机物

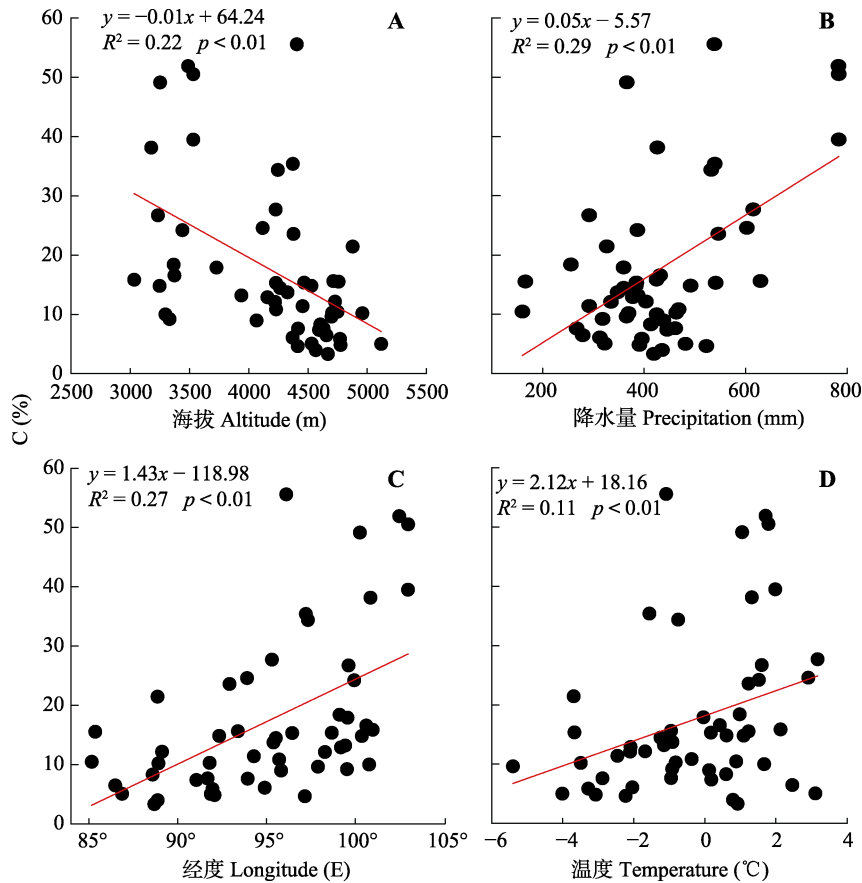


图5 青藏高原高寒草地海拔(A)、降水量(B)、经度(C)、温度(D)对C策略的影响。C, 竞争型。

Fig. 5 Effects of altitude (A), precipitation (B), longitude (C), temperature (D) on C-strategy in alpine grassland on the Qingzang Plateau. C, competitor.

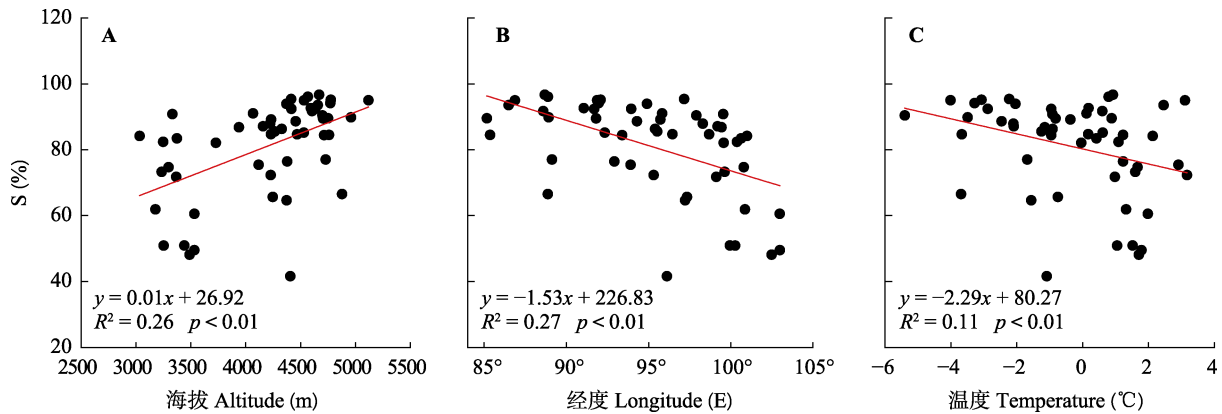


图6 青藏高原高寒草地海拔(A)、经度(B)、温度(C)对S策略的影响。S, 忍受型。

Fig. 6 Effects of altitude (A), longitude (B), temperature (C) on S-strategy in alpine grassland on the Qingzang Plateau. S, stress-tolerator.

的速率加快, 物质循环和能量流动加快, 湿热环境有利于植物获取更多的养分。我国草地生态系统生物量受降水影响较为明显(孙建等, 2021)。草地生态系统地上生物量空间分布与水热条件的分布基本是一致的(朴世龙等, 2004), 本研究结果与之一致, 即

沿着经度梯度, C策略的比例随着经度增大而逐渐升高。而在垂直方向上, 温度随着海拔升高而降低, 低温会抑制土壤氮矿化速率(Timmermann *et al.*, 2015; Zhou *et al.*, 2020), 氮矿化是土壤有机氮经微生物分解, 转化为无机氮的过程, 在生态系统中是

土壤对植物生长供给氮的关键过程, 因此随着海拔升高, 植物的生长受到养分有效性的限制愈加严重(Quan *et al.*, 2019; Sun *et al.*, 2020a), 环境胁迫的压力增大, 植物逐渐从C策略向S策略过渡。为了解释降水量和温度是如何对植物生存策略产生影响的, 进一步分析认为, 降水量和温度与叶片比叶面积的关系并不显著, 有研究显示, 禾草植物叶片性状对

水分不敏感, 且耐受性较强可能是主要原因(陈利, 2015)。一般而言, 比叶面积较低的植物能更好地适应恶劣的环境, 比叶面积较高的植物更适宜生长在资源充足的环境(Garnier *et al.*, 2001), 本研究也证明了在水热条件较好的区域, 植物C%更高, 反之, S%更高。降水量和温度与植物叶面积大小呈显著正相关关系(图8E、8F), 原因是在水热条件较好的环

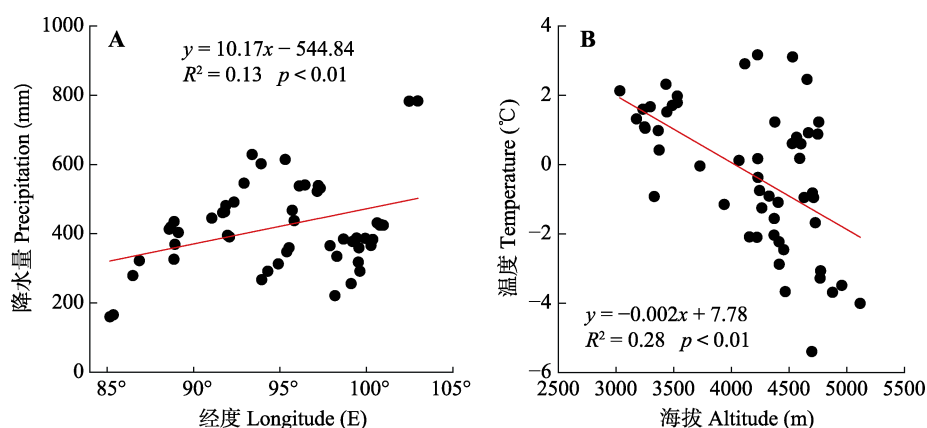


图7 青藏高原高寒草地经度对降水量(A)和海拔对温度(B)的影响。

Fig. 7 Effects of longitude on precipitation (A) and altitude on temperature (B) in the alpine grassland on the Qingzang Plateau.

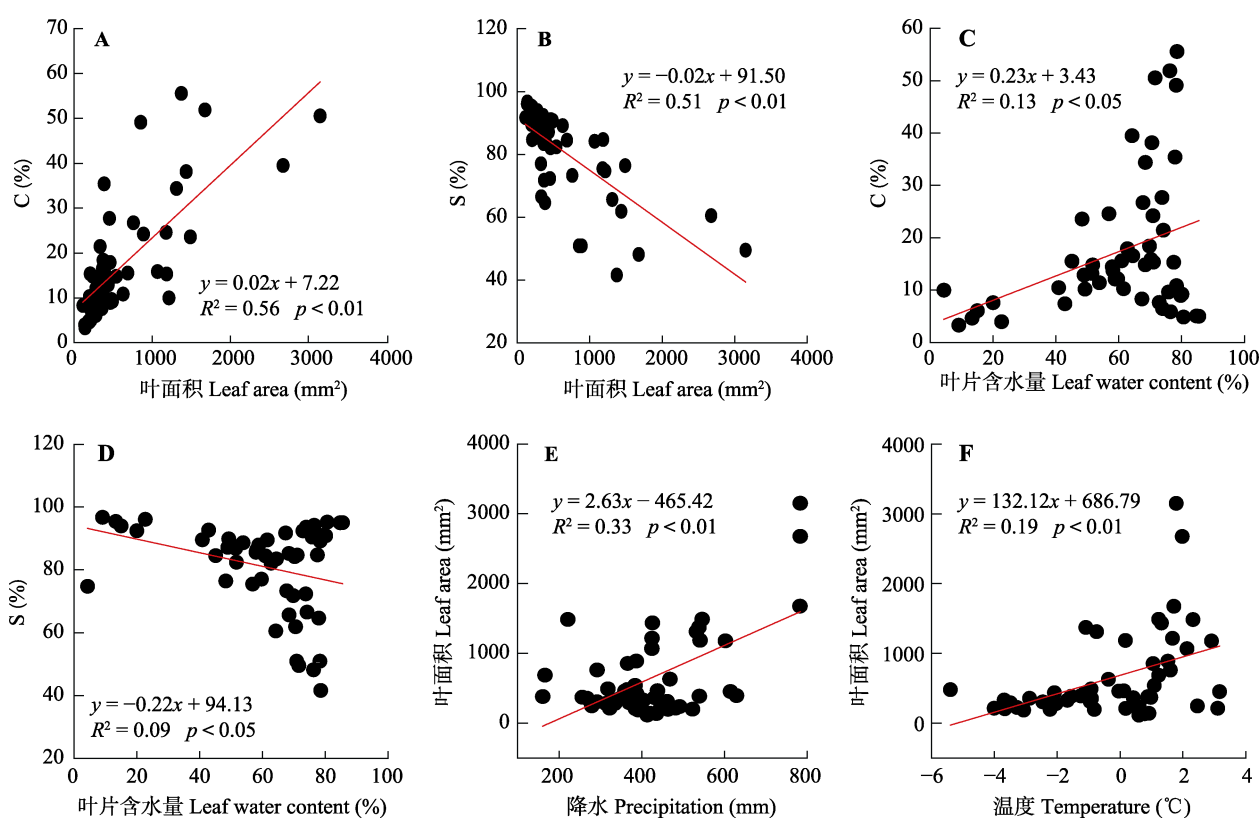


图8 青藏高原高寒草地植物C、S策略分别与叶面积(A、B)和叶片含水量(C、D)以及叶面积与降水量(E)和温度(F)之间的相关性分析。C, 竞争型; S, 忍受型。

Fig. 8 Correlation analysis of C and S strategies on leaf area (A, B) and leaf water content (C, D), respectively, and leaf area on precipitation (E) and temperature (F) in the alpine grassland on the Qingzang Plateau. C, competitor; S, stress-tolerator.

境,植物的光合作用效率更高,生长的速率更快,增温对叶面积的扩展具有促进作用(杨兵等, 2010)。可以明确的是,尽管降水量和温度对叶片含水量的影响并不显著,但叶片含水量(图8C、8D)和叶面积(图8A、8B)是影响植物C、S策略的主要因素。综合分析认为,经度和海拔通过影响降水量和温度,间接改变植物叶面积和叶片含水量,从而影响植物C、S策略。

深入揭示植物生存策略与环境因子间的关系,发现经度、海拔和温度均与C、S策略显著相关,C策略还与降水量显著相关,且降水量是影响植物C策略最主要的因素,对于青藏高原高寒草地而言,降水量不仅影响着土壤理化性质和微生物群落结构,进而改变植物吸收养分的方式和效率。而且通过促进凋落物的分解,更充分地释放养分(杨德春等, 2021),因此沿着经度增大的方向,养分更为充足,植物C%也更高。降水也能够增加土壤含水量,研究发现,土壤含水量与植物叶片含水量正相关,是影响植物叶片含水量的关键因子(马剑英等, 2008),这也能解释C%随降水量升高而增大。

3.3 局限性和不足

植物生存策略会受到地理因素和气候因素影响,同时地理和气候因素也在影响着土壤的理化性质,土壤物质循环和微量元素转化都会影响植物性状,而植物通过土壤直接吸收养分,因此将土壤理化指标纳入植物生存策略的研究是十分必要的。在后续针对植物生存策略的研究中,会关注土壤指标的动态变化,从更全面、更深入的角度分析和解释影响植物生存策略的机制。

4 结论

青藏高原高寒生态系统的植物CSR生存策略存在较为明显的经度和海拔格局,随着由西到东经度的增加,植物选择C策略的比例也在升高,S策略选择的比例随之降低。在垂直方向上,海拔的升高会显著降低C策略的比例,选择S策略的物种数则会上升。影响植物C策略选择的最主要因素是降水量,而影响S策略最主要的因素是海拔,相对贡献率分别为25.74%和27.34%,环境通过改变植物的叶面积和叶片含水量来影响植物CSR策略,植物的叶面积越大和叶片含水量越高越大,越倾向于C策略。

参考文献

- Behroozian M, Ejtehad H, Memariani F, Pierce S, Mesdaghi M (2020). Are endemic species necessarily ecological specialists? Functional variability and niche differentiation of two threatened *Dianthus* species in the montane steppes of northeastern Iran. *Scientific Reports*, 10, 11774. DOI: 10.1038/s41598-020-68618-7.
- Caccianiga M, Luzzaro A, Pierce S, Ceriani RM, Cerabolini B (2006). The functional basis of a primary succession resolved by CSR classification. *Oikos*, 112, 10-20.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG, Zanne AE (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351-366.
- Chen L (2015). *Response of Leaf Traits at Species and Functional Group Levels to Simulated Nitrogen Deposition and Precipitation Additions in a Stipa baicalensis Meadow Steppe*. Master degree dissertation, Northeast Normal University, Changchun. [陈利 (2015). 贝加尔针茅草甸草原主要植物与功能群的叶片性状对增氮增雨的响应. 硕士学位论文, 东北师范大学, 长春.]
- Cross EL, Green PT, Morgan JW (2015). A plant strategy approach to understand multidecadal change in community assembly processes in Australian grassy woodlands. *Journal of Ecology*, 103, 1300-1307.
- Davison J, García de León D, Zobel M, Moora M, Bueno CG, Barceló M, Gerz M, León D, Meng YM, Pillar VD, Sepp SK, Soudzilovskaia NA, Tedersoo L, Vaessen S, Vahter T, *et al.* (2020). Plant functional groups associate with distinct arbuscular mycorrhizal fungal communities. *New Phytologist*, 226, 1117-1128.
- Ferré C, Caccianiga M, Zanzottera M, Comolli R (2020). Soil-plant interactions in a pasture of the Italian Alps. *Journal of Plant Interactions*, 15, 39-49.
- Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, Roumet C, Navas ML (2001). Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist*, 152, 69-83.
- Godoy O, Valladares F, Castro-Díez P (2011). Multispecies comparison reveals that invasive and native plants differ in their traits but not in their plasticity. *Functional Ecology*, 25, 1248-1259.
- Grime JP (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1221-1226.
- He NP, Li Y, Liu CC, Xu L, Li MX, Zhang JH, He JS, Tang ZY, Han XG, Ye Q, Xiao CW, Yu Q, Liu SR, Sun W, Niu SL, *et al.* (2020). Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 35, 908-918.

- Holmgren M, Pooter L (2007). Does a ruderal strategy dominate the endemic flora of the West African forests? *Journal of Biogeography*, 34, 1100-1111.
- Li Y, Wang Y, Han GD, Sun J, Wang YF (2022). Soil microbial biomass carbon and nitrogen levels and their controlling factors in alpine grassland, Qinghai-Tibet Plateau. *Acta Prataculturae Sinica*, 31, 50-60. [李洋, 王毅, 韩国栋, 孙建, 汪亚峰 (2022). 青藏高原高寒草地土壤微生物量碳氮含量特征及其控制要素. 草业学报, 31, 50-60.]
- Li YH, Lu Q, Wu B, Zhu YJ, Liu DJ, Zhang JX, Jin ZH (2012). A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 36, 88-98. [李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎 (2012). 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系. 植物生态学报, 36, 88-98.]
- Li YZ, Shipley B (2017). An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method. *PLOS ONE*, 12, e0175404. DOI: 10.1371/journal.pone.0175404.
- Liao HX, Li DJ, Zhou T, Huang B, Zhang HJ, Chen BM, Peng SL (2021). The role of functional strategies in global plant distribution. *Ecography*, 44, 493-503.
- Ma BB, Sun J, Zhu JT, Luo GX (2018). Carbon and nitrogen stoichiometry of plant community and its influencing factors in a northern Tibet alpine grassland. *Chinese Journal of Ecology*, 37, 1026-1036. [马百兵, 孙建, 朱军涛, 罗广祥 (2018). 藏北高寒草地植物群落C、N化学计量特征及其影响因素. 生态学报, 37, 1026-1036.]
- Ma JY, Fang XW, Xia DS, Duan ZH, Chen FH, Wang G (2008). Correlations between meteorological factors and leaf element contents in desert plant *Reaumuria soongorica*. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 848-857. [马剑英, 方向文, 夏敦胜, 段争虎, 陈发虎, 王刚 (2008). 荒漠植物红砂叶片元素含量与气候因子的关系. 植物生态学报, 32, 848-857.]
- Matos IS, Eller CB, Oliveras I, Mantuano D, Rosado BHP (2021). Three eco-physiological strategies of response to drought maintain the form and function of a tropical montane grassland. *Journal of Ecology*, 109, 327-341.
- Nastos PT, Politi N, Kapsomenakis J (2013). Spatial and temporal variability of the Aridity Index in Greece. *Atmospheric Research*, 119, 140-152.
- Piao SL, Fang JY, He JS, Xiao Y (2004). Spatial distribution of grassland biomass in China. *Acta Phytocologica Sinica*, 28, 491-498. [朴世龙, 方精云, 贺金生, 肖玉 (2004). 中国草地植被生物量及其空间分布格局. 植物生态学报, 28, 491-498.]
- Pierce S, Negreiros D, Cerabolini BEL, Kattge J, Díaz S, Kleyer M, Shipley B, Wright SJ, Soudzilovskaia NA, Onipchenko VG, van Bodegom PM, Frenette-Dussault C, Weiher E, Pinho BX, Cornelissen JHC, et al. (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, 31, 444-457.
- Quan Q, Tian DS, Luo YQ, Zhang FY, Crowther TW, Zhu K, Chen HYH, Zhou QP, Niu SL (2019). Water scaling of ecosystem carbon cycle feedback to climate warming. *Science Advances*, 5, eaav1131. DOI: 10.1126/sciadv.aav1131.
- Reich PB (2014). The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275-301.
- Sun J, Liu GH (2021). Alpine grassland on the Qingzang Plateau: pattern and process. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 429-433. [孙建, 刘国华 (2021). 青藏高原高寒草地: 格局与过程. 植物生态学报, 45, 429-433.]
- Sun J, Liu M, Fu BJ, Kemp D, Zhao WW, Liu GH, Han GD, Wilkes A, Lu XY, Chen YC, Cheng GW, Zhou TC, Hou G, Zhan TY, Peng F, et al. (2020b). Reconsidering the efficiency of grazing exclusion using fences on the Tibetan Plateau. *Science Bulletin*, 65, 1405-1414.
- Sun J, Wang Y, Liu GH (2021). Linkages of aboveground plant carbon accumulation rate with ecosystem multifunctionality in alpine grassland, Qingzang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 496-506. [孙建, 王毅, 刘国华 (2021). 青藏高原高寒草地地上植物碳积累速率对生态系统多功能性的影响机制. 植物生态学报, 45, 496-506.]
- Sun J, Zhou TC, Liu M, Chen YC, Liu GH, Xu M, Shi PL, Peng F, Tsunekawa A, Liu Y, Wang XD, Dong SK, Zhang YJ, Li YN (2020a). Water and heat availability are drivers of the aboveground plant carbon accumulation rate in alpine grasslands on the Tibetan Plateau. *Global Ecology and Biogeography*, 29, 50-64.
- Timmermann A, Damgaard C, Strandberg MT, Svenning JC (2015). Pervasive early 21st-century vegetation changes across Danish semi-natural ecosystems: more losers than winners and a shift towards competitive, tall-growing species. *Journal of Applied Ecology*, 52, 21-30.
- Wang CS, Wang SP (2015). A review of research on responses of leaf traits to climate change. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 206-216. [王常顺, 汪诗平 (2015). 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展. 植物生态学报, 39, 206-216.]
- Wang RL, Yu GR, He NP, Wang QF, Zhao N, Xu ZW (2016). Altitudinal variation in the covariation of stomatal traits with leaf functional traits in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 36, 2175-2184. [王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 王秋凤, 赵宁, 徐志伟 (2016). 气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律——以长白山为例. 生态学报, 36, 2175-2184.]
- Wang XD, Cheng GW, Zhao T, Zhang XZ, Zhu LP, Huang L (2017). Assessment on protection and construction of ecological safety shelter for Tibet. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 32, 29-34. [王小丹, 程根伟, 赵涛, 张

- 宪洲, 朱立平, 黄麟 (2017). 西藏生态安全屏障保护与建设成效评估. 中国科学院院刊, 32, 29-34.]
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821-827.
- Yang B, Wang JC, Zhang YB (2010). Effect of long-term warming on growth and biomass allocation of *Abies faxoniana* seedlings. *Acta Ecologica Sinica*, 30, 5994-6000. [杨兵, 王进闯, 张远彬 (2010). 长期模拟增温对岷江冷杉幼苗生长与生物量分配的影响. 生态学报, 30, 5994-6000.]
- Yang DC, Hu L, Song XY, Wang CT (2021). Effects of changing precipitation on litter quality and decomposition of different plant functional groups in an alpine meadow. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 45, 1314-1328. [杨德春, 胡雷, 宋小艳, 王长庭 (2021). 降雨变化对高寒草甸不同植物功能群凋落物质量及其分解的影响. 植物生态学报, 45, 1314-1328.]
- Yang JH, Li YN, Bu HY, Zhang ST, Qi W (2019). Response of leaf traits of common broad-leaved woody plants to environmental factors on the eastern Qinghai-Xizang Plateau. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 43, 863-876. [杨继鸿, 李亚楠, 卜海燕, 张世挺, 齐威 (2019). 青藏高原东缘常见阔叶木本植物叶片性状对环境因子的响应. 植物生态学报, 43, 863-876.]
- Zheng D, Zhao DS (2017). Characteristics of natural environment of the Tibetan Plateau. *Science & Technology Review*, 35(6), 13-22. [郑度, 赵东升 (2017). 青藏高原的自然环境特征. 科技导报, 35(6), 13-22.]
- Zhou TC, Hou G, Sun J, Zong N, Shi PL (2021a). Degradation shifts plant communities from S- to R-strategy in an alpine meadow, Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 800, 149572. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.149572.
- Zhou TC, Sun J, Liu M, Shi PL, Zhang XB, Sun W, Yang G, Tsunekawa A (2020). Coupling between plant nitrogen and phosphorus along water and heat gradients in alpine grassland. *Science of the Total Environment*, 701, 134660. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.134660.
- Zhou TC, Sun J, Shi PL (2021b). Plant-microbe interactions regulate the aboveground community nitrogen accumulation rate in different environmental conditions on the Tibetan Plateau. *Catena*, 204, 105407. DOI: 10.1016/j.catena.2021.105407.

责任编辑: 何维明 责任编辑: 乔鲜果

附录 高寒草地植物叶片采集信息和CSR值

Supplement Information on the sampled leaves and CSR values of alpine plants

<https://www.plant-ecology.com/fileup/1005-264X/PDF/cjpe.2022.0123-S1.pdf>