

DOI: 10.20103/j.stxb.202312312895

侯颖, 金伊丽, 周伯睿, 胡景, 王皓言, 吴铠, 夏洁, 夏昊钧, 李凯, 倪健. 青藏高原北缘植物叶片与细根性状的关系及生态适应对策. 生态学报, 2025, 45(2): 866-876.

Hou Y, Jin Y L, Zhou B R, Hu J, Wang H Y, Wu K, Xia J, Xia H J, Li K, Ni J. Plant leaf-fine root traits relationships and ecological strategy of adaptation on the northern margin of the Qinghai-Tibet Plateau. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(2): 866-876.

# 青藏高原北缘植物叶片与细根性状的关系及生态适应对策

侯 颖, 金伊丽, 周伯睿, 胡 景, 王皓言, 吴 铠, 夏 洁, 夏昊钧, 李 凯, 倪 健\*

浙江师范大学生命科学学院, 金华 321004

**摘要:** 叶片和细根是陆地生态系统中最具活力的组成部分, 其性状关系及随环境梯度的变化反映了植物对环境变化的适应对策。选取青藏高原北缘不同植被类型优势和常见植物的 3 对性状(叶片厚度( $LT$ )和细根直径( $RD$ )、比叶面积( $SLA$ )和细根比根长( $SRL$ )、叶片组织密度( $LTD$ )和细根组织密度( $RTD$ )), 分析沿环境梯度的不同植被类型地上与地下性状的特征及其关系随环境梯度的变化。结果表明: (1) 随环境梯度变化, 根系性状变异大于叶片性状变异; 从高寒植被向温性植被过渡, 叶片厚度增加, 细根比根长降低, 其余性状无明显变化规律。(2) 对植物性状影响最大的环境因子是年均降水( $MAP$ )和大于  $0^{\circ}\text{C}$  积温( $GDD_0$ ), 随  $MAP$  升高,  $LT$  和  $RD$  总体呈下降趋势,  $SLA$  先减小后增大,  $SRL$  无显著变化; 随  $GDD_0$  升高,  $LT$  呈现上升趋势,  $RD$  先增大后减小,  $SLA$  总体呈下降趋势,  $SRL$  先减小后增大。所有性状中  $LT$  随环境变化最强烈, 而  $LTD$ 、 $RTD$  随环境变化不显著。(3)  $LT$  与  $RD$  之间呈显著正相关性,  $LTD$ - $RTD$  则呈极显著负相关。随  $MAP$  增大,  $LTD$ - $RTD$  和  $SLA$ - $SRL$  两组性状之间的关系变化趋势相同, 均由负相关转变为正相关,  $LT$ - $RD$  在各降水段无显著相关性; 随  $GDD_0$  增大,  $LT$ - $RD$ 、 $SLA$ - $SRL$  两组性状关系在低温端和高温端呈现负相关, 在中间积温段呈正相关, 变化趋势相同,  $LTD$ - $RTD$  的关系则不受  $GDD_0$  影响。研究结果揭示了植物功能性状不仅随环境发生改变, 性状间关系也会适应环境变化而发生变化, 这有助于预测全球变化背景下植物群落结构和功能随环境变化的响应和适应。

**关键词:** 青藏高原; 叶片和根系性状; 协同; 权衡; 环境梯度

## Plant leaf-fine root traits relationships and ecological strategy of adaptation on the northern margin of the Qinghai-Tibet Plateau

HOU Ying, JIN Yili, ZHOU Borui, HU Jing, WANG Haoyan, WU Kai, XIA Jie, XIA Haojun, LI Kai, NI Jian\*

College of Life Sciences, Zhejiang Normal University, Jinhua 321004, China

**Abstract:** Leaf and fine roots are the most vigorous components of terrestrial ecosystems. Functional traits of leaf and fine root, their relationships and changes along with environmental gradients reflect the adaptation strategies of plant to environmental changes. In this study, three pairs of plant traits, leaf thickness ( $LT$ ) vs. fine root diameter ( $RD$ ), specific leaf area ( $SLA$ ) vs. specific fine root length ( $SRL$ ), and leaf tissue density ( $LTD$ ) vs. fine root tissue density ( $RTD$ ), were selected to analyze the characteristics and relationships of aboveground and belowground traits of dominant and common plant species in different vegetation types along environmental gradients on the northern margin of the Qinghai-Tibet Plateau.

**基金项目:** 第二次青藏高原综合科学考察研究(2019QZKK0402)

**收稿日期:** 2023-12-31; **网络出版日期:** 2024-10-10

\* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: nijian@zjnu.edu.cn

Results showed that: (1) The variation of fine root traits was greater than that of leaf traits along with the changes of environmental gradients. From alpine to temperate vegetation, the *LT* increased, *SRL* decreased, and other traits had no significant trends. (2) The environmental factors that had the greatest influence on plant traits were the mean annual precipitation (MAP) and growing-degree days above 0°C ( $GDD_0$ ). With the increase of MAP, *LT* and *RD* showed a decreasing trend in general, *SLA* first decreased and then increased, and *SRL* had no significant change. With the increase of  $GDD_0$ , *LT* showed an upward trend, *RD* first increased and then decreased, *SLA* generally showed a downward trend, and *SRL* first decreased and then increased. Among all six traits, *LT* changed most strongly with the environmental change, while *LTD* and *RTD* did not change significantly. (3) In general, there was a significant positive correlation between *LT* and *RD*, and a very significant negative correlation between *LTD*-*RTD*. With the increase of MAP, the *LTD*-*RTD* relationship and *SLA*-*SRL* relationship showed the same trends, changing from negative to positive correlations, and *LT*-*RD* had no significant correlation in each precipitation slice. With the increase of  $GDD_0$ , the relationships of *LT*-*RD* and *SLA*-*SRL* showed the same trends, i.e., a negative correlation at the low and high  $GDD_0$  end, and a positive correlation at the middle  $GDD_0$  slice. The relationship between *LTD*-*RTD* was however not affected by  $GDD_0$ . These results revealed that not only plant functional traits change with the environment, but also the plant traits relationships change coping with environmental changes. Such finding is helpful to predict the response and adaption of plant community structure and functions along with changing environments in the context of global change.

**Key Words:** the Qinghai-Tibet Plateau; leaf and root traits; coordination; trade-off; environmental gradient

植物功能性状是与植物生长、发育和繁殖等密切相关的特征属性,主要包括形态和化学性状。前者如叶片大小、厚度、比叶面积、根长度、比根长、组织密度等,反映植物的资源获取能力<sup>[1-5]</sup>;后者则指植物器官中碳、氮、磷等元素含量<sup>[6-7]</sup>,决定植物的碳同化能力、初级生产力以及生理生态适应能力<sup>[8-9]</sup>。功能性状是植物在长期进化中与环境相互作用的产物,不同性状组合及其权衡关系,反映植物适应和响应环境的生态策略<sup>[10-11]</sup>。因此,研究植物性状之间的关系,可揭示植物生态策略的差异,从而预测环境变化对群落构建、生物多样性维持以及生态系统功能的影响<sup>[12-14]</sup>。

叶片和根系是植物最重要的地上和地下器官<sup>[15-16]</sup>,其功能性状决定了植物的资源获取和水分与养分的吸收能力,及对环境变化的适应和响应策略<sup>[17-19]</sup>。近年来,科学家们重点研究了叶片和根系性状的特征及其种内和种间关系与变异,性状和性状间关系沿环境梯度的空间变化<sup>[6,20-23]</sup>,从而反映地上与地下器官对光照、水分、土壤养分等环境因子的生态策略<sup>[24]</sup>,以更好地理解植物物种和生态系统对环境压力的响应,同时也将增加全球生态系统模型的可预测性<sup>[25]</sup>。大量研究表明,叶片与细根性状主要表现为协同变化<sup>[24, 26-28]</sup>和权衡作用<sup>[29-30]</sup>,存在不相关或者弱相关<sup>[31-33]</sup>、正相关<sup>[26, 34]</sup>和负相关<sup>[35]</sup>三种关系。

青藏高原是世界上平均海拔最高、草原面积最大的高原区域,是我国重要的生态屏障<sup>[36]</sup>。因海拔高、气候寒冷干旱、生长季温度低、太阳辐射强度大、多年冻土层大面积分布等环境特点,植被遭受到较强的选择压力<sup>[16]</sup>。为适应高原特殊气候,高寒植物进化出体型小、叶厚、生长缓慢但寿命长等耐寒的形态和生理特征<sup>[37]</sup>,以及发达的根系<sup>[16]</sup>。在这种高寒、干旱等极端环境中,叶片与根系性状关系较为复杂,权衡作用和协同变化并存<sup>[19]</sup>,或随环境梯度变化而由权衡作用转为协同变化<sup>[16]</sup>。

然而,在青藏高原不同的植被类型中,叶片与根系形态性状的相关性及其随环境因子变化的研究仍然很少,二者存在协同还是权衡关系,其环境驱动机制如何,都尚未得到充分的研究。本文在青藏高原北缘的一个环境梯度上,通过测定高寒灌丛、高寒草甸、高寒草原、温性草甸、温性草原和温性荒漠六种主要植被类型代表性植物的叶片和根系性状,研究不同植被类型叶片和根系功能性状的关系及其对环境因子的响应,试图解答以下科学问题:青藏高原北部植物叶片和根系功能性状的特征及相互关系是什么?叶片和细根性状关系沿环境梯度是如何变化的?

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究区位于青藏高原北缘的祁连山、阿尔金山和昆仑山一带,地处北纬  $34.62^{\circ}$ — $40.14^{\circ}$ 、东经  $79.45^{\circ}$ — $102.88^{\circ}$  之间,年均温约  $-4$ — $12^{\circ}\text{C}$ ,年均降水量  $17$ — $572\text{ mm}$ 。在该环境梯度上,从东至西跨越温带草原、温带荒漠和高寒植被 3 个植被区域(图 1),包含高寒灌丛、高寒草甸、高寒草原、温性草甸、温性草原及温性荒漠 6 个自然植被类型。高寒草甸年均降水量约  $600\text{ mm}$ ,为寒冷、湿润气候,以嵩草属(*Kobresia*)植物为主,伴生有多年生杂类草和垫状植物。高寒灌丛年均降水量  $400$ — $600\text{ mm}$ ,为寒冷、半湿润气候,以杜鹃属(*Rhododendron*)、柳属(*Salix*)、金露梅属(*Dasiphora*)和鲜卑花属(*Sibiraea*)植物为主,还伴生有刺柏属(*Juniperus*)植物。高寒草原常以连片的形式出现,年均降水量通常在  $200$ — $400\text{ mm}$  之间,为寒冷、半干旱的大陆性气候,以针茅属(*Stipa*)和蒿属(*Artemisia*)植物为主。温性植被(温性草甸、温性草原和温性荒漠)是该地区最主要的植被类型,分布海拔相对较低,气候干旱,年均降水量通常在  $200\text{ mm}$  以下,以旱生植物种类为建群种,常见有盐生草(*Halogeton glomeratus*)、芦苇(*Phragmites australis*)、怪柳属(*Tamarix*)、梭梭属(*Haloxylon*)、盐爪爪属(*Kalidium*)和麻黄属(*Ephedra*)等植物<sup>[38]</sup>。

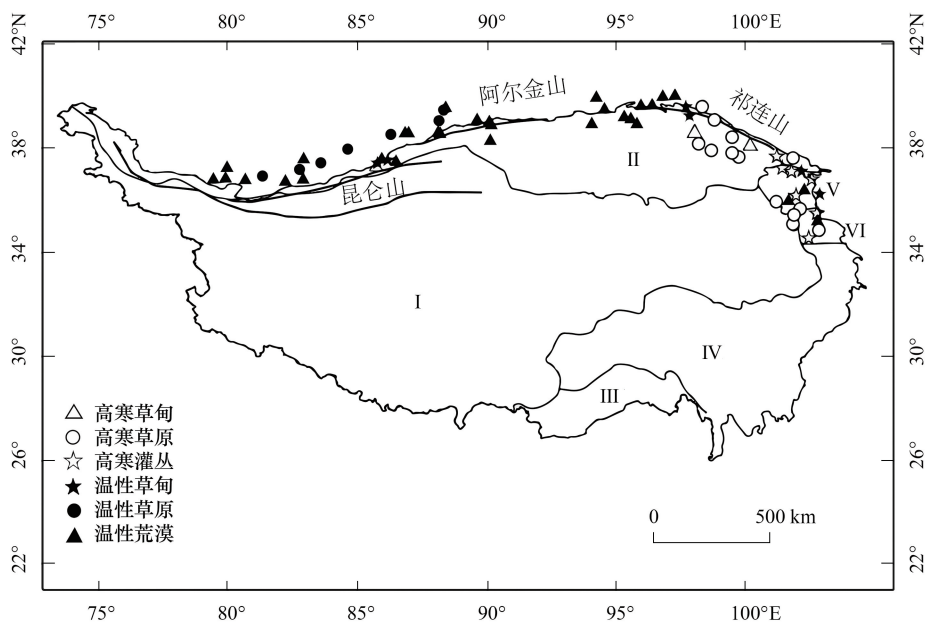


图 1 青藏高原北缘植物群落调查和性状采样点分布

Fig.1 Spatial distribution of sites for plant community investigation and trait sampling on the northern margin of the Qinghai-Tibet Plateau

I: 青藏高原高寒植被区域; II: 温带荒漠植被区域; III: 热带季雨林、雨林区域; IV: 亚热带常绿阔叶林区域; V: 温带草原区域; VI: 暖温带落叶阔叶林区域

### 1.2 植被调查与植物性状数据

在上述环境梯度的 6 个地带性植被类型中,每间隔  $50$ — $100\text{ km}$  选择一个样点(图 1),为减少地形和人类干扰的影响,所有样点都位于地势相对平坦、人类活动较少而且植被生长良好的地带性植被区域,于 2021 年 7 至 8 月开展植物群落调查和性状测定。每个样地设置 1—3 个代表性样方,样方面积为  $1\text{ m}\times 1\text{ m}$ (草本群落)、 $2\text{ m}\times 2\text{ m}$ (灌木群落)和  $5\text{ m}\times 5\text{ m}$  或  $10\text{ m}\times 10\text{ m}$ (荒漠群落)。按照常规植物群落学调查方法进行调查,记录经度、纬度、海拔、坡向、坡度、干扰等环境信息,以及物种名称、物候期、株数或丛数、灌木基径、高度、冠幅和盖度等群落信息<sup>[38]</sup>。

选择群落中的优势和常见植物种至少 30 株,每株植物取成熟、健康且完整叶片 2—3 片,小叶和微叶则采集 100—200 片。用精度 0.01 mm 的游标卡尺测量叶片厚度(Leaf thickness,  $LT$ , mm),用电子天平测定叶片鲜重,在 75℃ 烘箱干燥 48—72 h 至恒重,称取叶片干重(Leaf dry weight,  $DW_l$ , g)<sup>[39]</sup>。用 WinFOLIA 软件(WinFOLIA Pro, Canada)扫描叶片,获取叶面积(Leaf area,  $LA$ , cm<sup>2</sup>)并计算其他相关指标:

$$\text{比叶面积(Specific leaf area, SLA, cm}^2\text{/g)} = LA/DW_l \quad (1)$$

$$\text{叶片组织密度(Leaf tissue density, LTD, g/cm}^3\text{)} = DW_l/(LT \times LA) \quad (2)$$

每个样方采用直径为 10 cm、高度 20 cm 的土壤钻获得 1 个土柱,其中一半用于土壤元素含量和 pH 分析,另外一半用于地下根系分析。将所有的根系挑出洗净,从中分拣直径  $\leq 2$  mm 的细根<sup>[19]</sup> 5 根,将表面水分吸干后,测量鲜重和最粗处直径,利用 EPSON 扫描仪和 WinRHIZO 软件(Regent Instruments, Quebec, Canada)扫描得到细根直径(Fine root diameter,  $RD$ , mm)、细根长(Fine root length,  $RL$ , cm)和细根体积(Fine root volume,  $RV$ , cm<sup>3</sup>),最后于 75℃ 烘箱中烘干 48—72 h 至恒重,称得细根干重(Fine root dry weight,  $DW_r$ , g),并计算其他相关指标:

$$\text{细根比根长(Specific fine root length, SRL, cm/g)} = RL/DW_r \quad (3)$$

$$\text{细根组织密度(Fine root tissue density, RTD, g/cm}^3\text{)} = DW_r/RV \quad (4)$$

共计在青藏高原北缘调查 69 个样地(图 1)、127 个样方,包括 15 个高寒草甸样地(33 个样方,152 个物种)、3 个高寒草原样地(7 个样方,30 个物种)、7 个高寒灌丛样地(13 个样方,112 个物种)、7 个温性草甸样地(9 个样方,7 个物种)、6 个温性草原样地(11 个样方,48 个物种)和 31 个温性荒漠样地(54 个样方,78 个物种),共采集 312 种植物、312 份叶片样品和 104 份细根样品(其它样方无细根)。在取样和测定时,叶片性状以样地为单元,细根性状以样方为单元,为使二者统一,均采用样地为单元进行数据处理,每个样地的细根性状采用样方数据的平均值。

### 1.3 环境数据

样地气候数据提取自中国气候<sup>[40]</sup>和生物气候要素<sup>[41]</sup>空间分布数据集。该数据集是基于全国气象观测记录,利用薄板光滑样条法进行空间插值和计算获得,其空间分辨率为 1 km。提取其中 1981—2010 年的 8 种生物气候要素值,包括年平均气温(Mean annual temperature, MAT)、年均降水(Mean annual precipitation, MAP)、大于 0℃(Annual growing degree days above 0℃,  $GDD_0$ )和 5℃(Annual growing degree days above 5℃,  $GDD_5$ )的积温、极端高温(Absolute maximum temperature,  $T_{max}$ )和极端低温(Absolute minimum temperature,  $T_{min}$ ),以及年均干旱指数(Annual drought index,  $DI = 1 - AET/PET$ )和年均湿润指数(Annual moisture index,  $MI = MAP/PET$ ),其中 AET 和 PET 分别表示年实际蒸散和年潜在蒸散。

土壤化学因子包括土壤 pH、土壤有机质(SOC, g/kg)、全氮(STN, g/kg)和全磷(STP, g/kg)含量,分别使用玻璃电极法、高温外热重铬酸钾氧化-容量法、凯式蒸馏滴定法和氢氧化钠熔融-钼锑抗比色法<sup>[38]</sup>测定。

### 1.4 数据分析

利用方差分析和线性回归方法阐释植物叶片和细根性状在不同植被类型中的差异及其环境驱动因子。在分析前检验发现,叶片和细根性状数据满足正态分布和方差齐性,然后利用单因素方差分析比较植物叶片和细根性状在不同植被类型中的差异。由于不同环境因子之间具有相关性,为获取对性状影响最大的环境因子,首先对环境数据进行主成分分析并在分析前对数据进行标准化处理,以消除量纲的影响。环境因子的主成分分析发现,第一(PC1)和第二主成分(PC2)能够解释环境总变异的 84%(图 2),其中 PC1 解释 68.9%,PC2 占 15.1%。PC1 是主要的驱动轴,主要与水热条件相关,为降低分析的复杂程度,本研究在 12 个环境变量中选取贡献率和相对重要性最大的 MAP 和  $GDD_0$ ,分别代表水热相关的环境因子进行后续分析。利用功能性状数据与 MAP 和  $GDD_0$ 进行简单线性回归和非线性回归,保留拟合效果最好的模型。利用普通线性回归模型拟合不同环境梯度下两两性状间的线性关系。所有数据分析和制图均在 R 4.3.1 软件中完成。

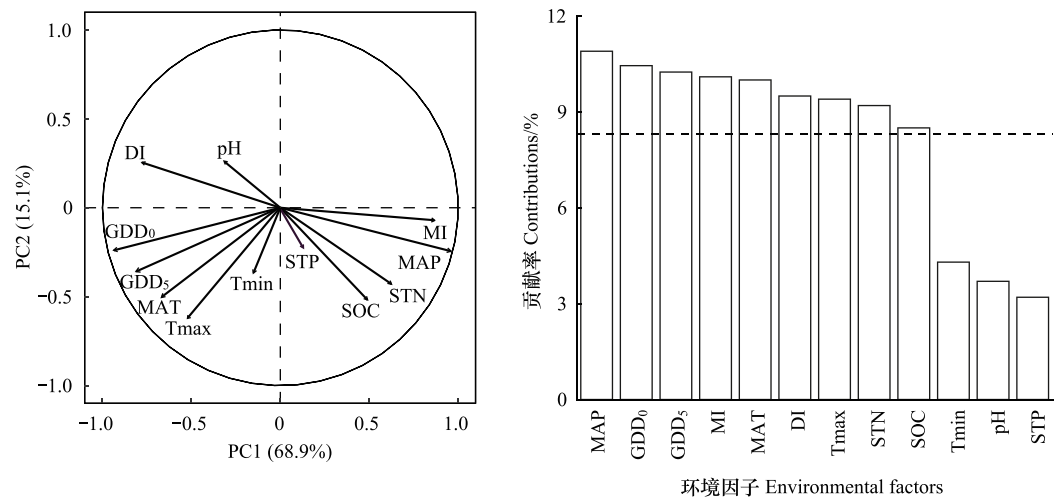


图 2 不同环境因子的主成分分析与贡献

Fig.2 Principal component analysis and contribution of different environmental factors

MAT:年平均气温 Mean annual temperature;MAP:年均降水 Mean annual precipitation;GDD<sub>0</sub>:大于 0℃ 积温 Annual growing degree days above 0℃;GDD<sub>5</sub>:大于 5℃ 积温 Annual growing degree days above 5℃;Tmax:极端高温 Absolute maximum temperature;Tmin:极端低温 Absolute minimum temperature;DI:年均干旱指数 Annual drought index;MI:年均湿润指数 Annual moisture index;pH:土壤 pH Soil pH;SOC:土壤有机质含量 Soil organic matter content;STN:土壤全氮含量 Soil total nitrogen content;STP:土壤全磷含量 Soil total phosphorus content

2 结果与分析

2.1 叶片与细根性状及其变异

青藏高原北缘所有样地植物叶片和细根性状的整体特征(表 1)表明,在叶性状中 *LT* 变异最大,SLA 变异最小,而在细根性状中 SRL 变异最大,RD 变异最小(表 1)。SRL 和 *LT* 的平均值与中值间差异大,SRL 和 LTD 的最大值和最小值之间的变幅差异也大,其他性状的差异则较小。不同植被类型中的叶片和细根性状存在显著或不显著差异(图 3),其中,温性荒漠的 *LT* 显著高于其他植被,LTD 在植被类型间无显著差异,除草原植被外,SLA 在其他植被中差异显著;除了 *RD* 在高寒草甸和温性荒漠间存在显著差异外,其他细根性状在不同植被类型间均无显著差异(图 3)。但总体来看,*LT* 性状值及其变幅在高寒植被中明显低于温性植被,SLA 则与之相反,*RD* 性状值在高寒植被中低于温性植被,其他性状大小差异不明显。

表 1 青藏高原北缘植物叶片和细根功能性状

Table 1 Plant functional traits of leaf and fine root on the northern margin of the Qinghai-Tibet Plateau

| 统计值<br>Statistic                | 叶片性状 Leaf traits    |                                      |                                      | 细根性状 Fine root traits |                                      |                       |
|---------------------------------|---------------------|--------------------------------------|--------------------------------------|-----------------------|--------------------------------------|-----------------------|
|                                 | 厚度<br><i>LT</i> /mm | 组织密度<br>LTD/(g/<br>cm <sup>3</sup> ) | 比叶面积<br>SLA/<br>(cm <sup>2</sup> /g) | 直径<br><i>RD</i> /mm   | 组织密度<br>RTD/<br>(g/cm <sup>3</sup> ) | 比根长<br>SRL/<br>(cm/g) |
| 平均值 Mean                        | 0.43                | 0.44                                 | 126.40                               | 0.61                  | 0.64                                 | 1328.28               |
| 标准差 Standard deviation          | 0.29                | 0.21                                 | 48.77                                | 0.25                  | 0.35                                 | 2828.51               |
| 中值 Median                       | 0.31                | 0.40                                 | 115.12                               | 0.57                  | 0.58                                 | 991.50                |
| 最小值 Minimum                     | 0.12                | 0.05                                 | 33.16                                | 0.25                  | 0.20                                 | 61.65                 |
| 最大值 Maximum                     | 1.55                | 1.26                                 | 290.42                               | 1.62                  | 2.90                                 | 6549.73               |
| 变异系数 Coefficient of variation/% | 68                  | 47                                   | 39                                   | 42                    | 56                                   | 133                   |

*LT*:叶片厚度 Leaf thickness;LTD:叶片组织密度 Leaf tissue density;SLA:比叶面积 Specific leaf area;*RD*:细根直径 Fine root diameter;RTD:细根组织密度 Fine root tissue density;SRL:细根比根长 Specific fine root length

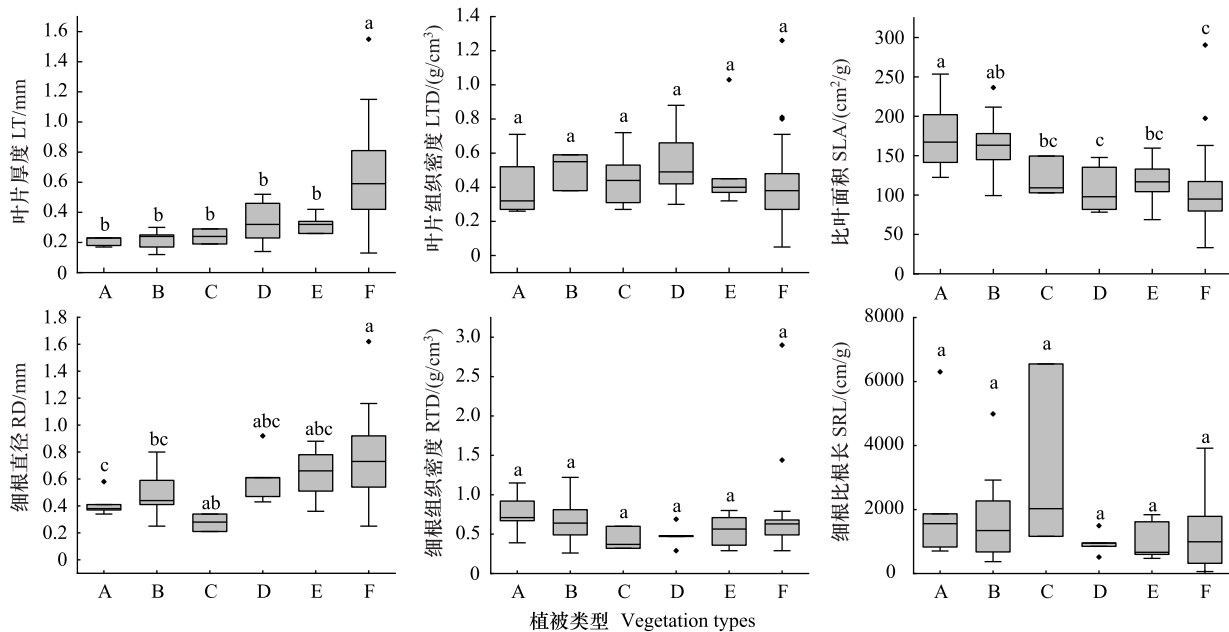


图3 青藏高原北缘不同植被类型植物叶片和细根性状

Fig.3 Plant traits of leaf and fine root of different vegetation types on the northern margin of the Qinghai-Tibet Plateau

A: 高寒灌丛 Alpine shrubland; B: 高寒草甸 Alpine meadow; C: 高寒草原 Alpine steppe; D: 温性草甸 Temperate meadow; E: 温性草原 Temperate steppe; F: 温性荒漠 Temperate desert; LT: 叶片厚度 Leaf thickness; LTD: 叶片组织密度 Leaf tissue density; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; RD: 细根直径 Fine root diameter; RTD: 细根组织密度 Fine root tissue density; SRL: 细根比根长 Specific fine root length; 不同小写字母表示性状差异显著 ( $P < 0.05$ )

## 2.2 叶片与细根性状随气候梯度的变化

叶片和细根性状与气候变量的回归分析(图4)发现,随MAP增加,LT和RD均呈现先升高后下降趋势,而SLA先减小后增大,LTD、RTD和SRL变化不显著;随GDD<sub>0</sub>升高,LT和RD总体呈上升趋势,RD在积温达到一定阈值时呈现轻微下降趋势,LT的变化则更明显,SLA呈现下降趋势,SRL先减小后增大,但总体也呈下降趋势,LTD和RTD则无显著变化趋势(图4)。

## 2.3 叶片与细根性状关系及其随气候梯度的变化

分析青藏高原北缘所有植被类型样地植物叶片与细根性状的相关性发现,LT与RD之间呈显著正相关性,LTD-RTD则呈极显著负相关,SLA-SRL之间不相关(图5)。叶片与细根性状的关系沿气候梯度变化的分析结果表明,随MAP增大,LTD-RTD和SLA-SRL两组性状之间的关系变化趋势相同,在年均降水量低于200 mm时呈负相关,高于200 mm为正相关;LT-RD性状受MAP的影响最弱,二者间相关性在各降水段中均不显著(图5)。随GDD<sub>0</sub>的增大,LT-RD、SLA-SRL两组性状关系的变化趋势基本一致,在低温端和高温端呈现负相关,在中间积温段呈正相关;LTD-RTD在各积温段均为负相关,说明GDD<sub>0</sub>对LTD-RTD的关系无影响(图5)。

## 3 讨论

本文以青藏高原北缘6种植被类型的优势种和常见种为研究对象,分析了样地水平上叶片和根系性状的特征、权衡关系及其随环境梯度的变化,是对青藏高原植物性状研究的一个补充。但本文也存在一定的问题:第一是样地数量在不同植被类型之间不平衡,由于在研究区某些植被的分布面积大,某些则分布少,因此按照近似等距离采样时,就会造成不同植被类型的样点数量不一致;虽然选取的都是不同植被的代表性样地,但样点数量的不平衡可能会对统计结果造成一定影响。第二,叶片采样数量也存在物种间的不平衡,这是由于不

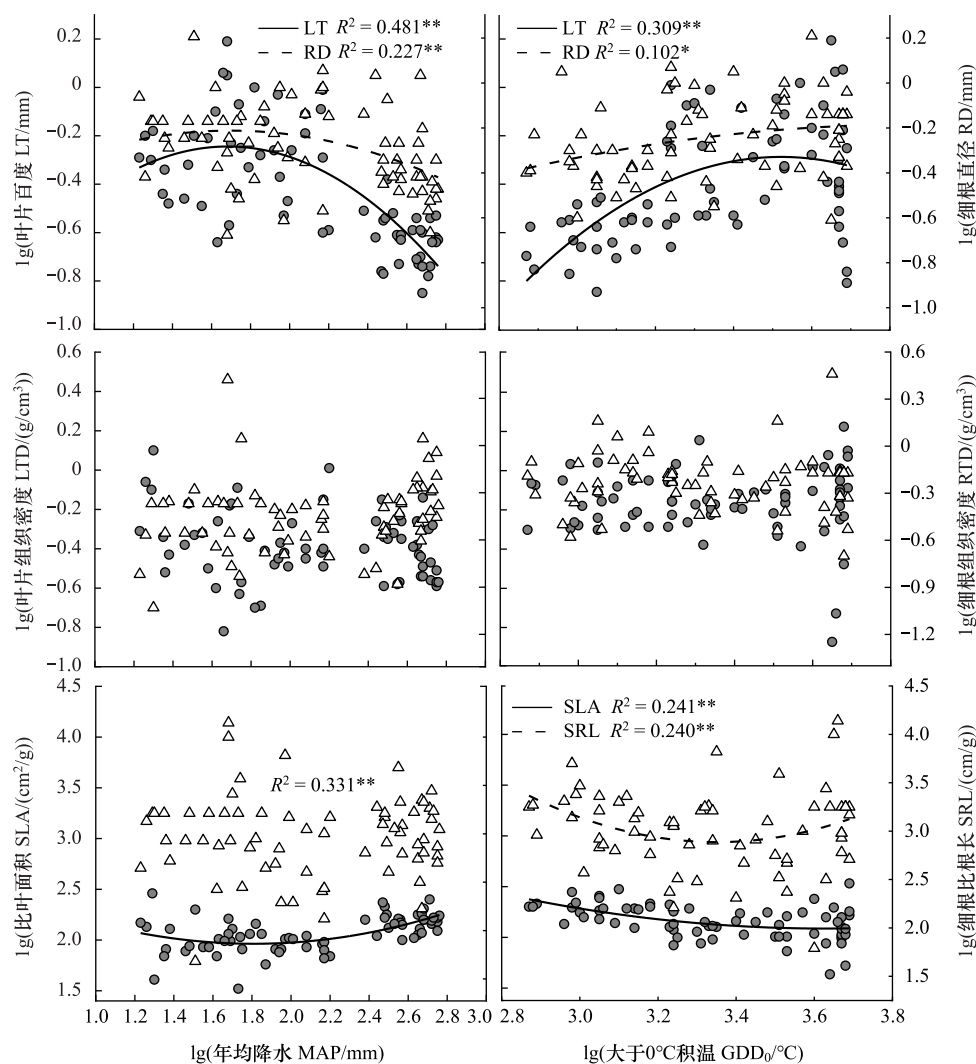


图4 青藏高原北缘气候变量与叶片和细根性状的回归关系

Fig.4 Regression relationship between climate variables and leaf and fine root traits on the northern margin of the Qinghai-Tibet Plateau

\*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$

同植物叶片大小不一致造成的,但在采样时充分考虑了叶片的大小而且样品数量满足要求,其测定值的代表性是可以保证的;但根系只选择了代表性的5条细根进行测定,这是性状研究的常规做法。第三,文中所用气象数据是1981—2010年气象观测值的空间插值数据,这是分析数据时所能用到的最新气象数据,虽然性状采样时间有滞后,但由于气象记录是30年观测值的平均统计,反映的是一个地区稳定的气候状态,因此不会影响植物性状与气候的关系。此外,本研究未考虑物种组成对性状变化的影响,主要是因为以样地为单元统计分析物种的性状特征,而未从植物个体水平进行研究;前人研究发现<sup>[19]</sup>,不同物种的性状差异反映了物种进化史的差异,而不同样点间的性状差异则更多地反映环境因子的影响。

### 3.1 青藏高原北缘植物地上与地下性状及其生态适应对策

青藏高原北缘植物叶片和根系性状研究发现,LT和SLA与整个青藏高原面上的叶片性状特征相似<sup>[39]</sup>,但前者的变异系数更大,反映其环境梯度的变化更大;SRL具有最大的变异系数,与全国种子植物根系性状的变异研究结果一致<sup>[42]</sup>。与青藏高原高寒草地相比<sup>[16,43]</sup>,本研究的RD更大,变异系数较小,SRL更小但变异系数更大,RTD及变异系数均更大;但与内蒙草原常见草地植物相比<sup>[44]</sup>,RD和RTD平均值较大,但变异系数较小,SRL平均值和变异系数均较大。这些性状及变异程度的差异主要是由物种和环境不同所致,前人研究

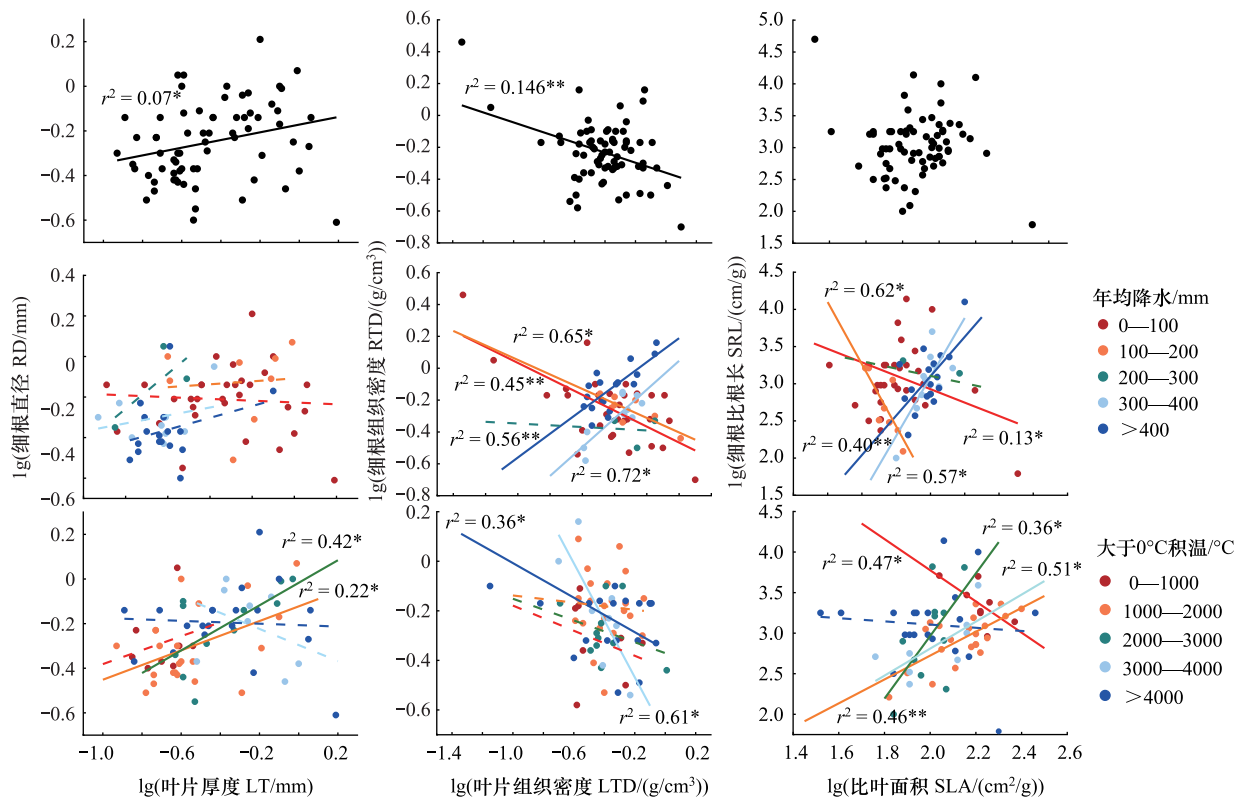


图5 青藏高原北缘叶片和细根性状的关系随气候梯度的变化

Fig.5 Changes of relationship between leaf and fine root traits along climate gradients on the northern margin of the Qinghai-Tibet Plateau

显著线性相关用实线图示,微弱相关用虚线图示; \*:  $P < 0.05$ ; \*\*:  $P < 0.01$

仅局限于草本植物,而本研究不仅包括草本植物,还涵盖了灌木植物种类,研究区域也都有所不同。

研究证明,植物地上和地下性状会随着生境或气候因子的改变而不同<sup>[7]</sup>,因此,植物的性状变异程度反映了植物对气候环境的适应范围。青藏高原北缘植物的叶片和细根性状的变异程度均不相同,这与先前的研究结果一致<sup>[19]</sup>。在6个性状中,SRL、RTD和LTD、SLA4个性状变异程度依次减小,说明根系通常比叶片性状的变异程度高,反映出高原植物的根系比叶片更易受到环境的影响<sup>[16]</sup>。通常认为高变异性的性状与植物的资源获取能力密切相关,相比温性植被,高寒植被总体上具有较高的SLA,且变异程度较大,但LT和RD较低,表明这两个植被区域植物的生长对策及资源获取能力有所不同。由于高寒地区生长季很短,具有较高SLA的叶片能够在短时间内同化较多的碳<sup>[16]</sup>,同时更细的根系会促进根的伸长,从而更快地吸收养分,降低投资成本,使得植物能够适应严酷的自然环境<sup>[43, 45]</sup>。高寒植被区植物的LT明显高于温性植被区,较厚的叶片可以增加强日照辐射下植物的光合能力,同时具有保温和抗辐射的作用,以适应高海拔的寒冷气候<sup>[46]</sup>。

不同环境梯度地上和地下功能性状的显著差异反映了植物地上和地下器官对不同环境变化的适应机制。本研究发现,随环境梯度的改变,植物叶片和细根性状呈现非线性变化。随MAP升高,SLA、RD总体上分别呈增大、减小趋势,与前人的研究结果具有相似性<sup>[19, 43, 47]</sup>。然而,SRL变化趋势不明显,与之前的研究结果不一致<sup>[16, 19]</sup>,可能是由于取样策略和区域尺度不同所致,本研究包括高原草本和灌丛植物,研究区域也涉及高寒和温带两个气候区。值得注意的是,本研究发现GDD<sub>0</sub>是该区域影响最大的温度因子,对SLA、RD的影响与MAP的作用刚好相反,即随着GDD<sub>0</sub>升高,SLA、RD总体上分别呈减小、增大趋势,同时,LT增大,SRL总体也呈减小趋势。这与辐射强度对形态性状的影响规律相似<sup>[19]</sup>,由此说明高海拔区域GDD<sub>0</sub>与辐射强度对性状的作用趋于一致。

### 3.2 地上与地下性状关系及其气候驱动机制

植物地上与地下器官采取不同的资源获取和生长策略来适应各异的环境,从而使叶片和根系性状关系表现为协同或权衡<sup>[48]</sup>。总体上看,青藏高原北缘 *LT* 与 *RD* 之间具有显著的协同关系,这两个性状关乎植物的资源获取、强日照辐射抵御及土壤固持能力<sup>[46, 49–50]</sup>。根据成本-收益分析理论,*LT* 和 *RD* 的协同变化可能有利于高原植物通过权衡地上与地下的资源获取-生长投资关系以适应外界自然环境。同时,*LTD* 和 *RTD* 之间则存在显著的权衡关系,这与其他植被类型中二者表现不相关甚至呈相反趋势<sup>[16]</sup>有所不同。*SLA* 与 *SRL* 之间总体上不具有相关性,这在青藏高原和内蒙高原草地群落的研究中也有发现<sup>[16]</sup>,但与羌塘高原高寒草地生态系统的研究结果有所不同<sup>[19]</sup>。

植物不同器官功能性状之间的关系因气候条件的改变而发生变化<sup>[16, 32]</sup>,本研究也发现,青藏高原北缘地上和地下成对性状间的相互关系也明显受到 *MAP* 和 *GDD<sub>0</sub>* 的影响。在青藏高原北缘 *MAP* 较低的区域,*LTD*-*RTD*、*SLA*-*SRL* 均存在显著负相关关系,表明在受干旱胁迫的环境中,这两对性状之间具有强烈的权衡策略。而随着 *MAP* 升高,三组性状之间逐渐由负相关转变为正相关,说明降水量高的区域,地上和地下获取资源的关键性状间关系趋于向协同转变。*SLA* 可反映植物的碳获取能力,与植物的生长和生存策略密切相关<sup>[49]</sup>; *SRL* 与水和养分吸收联系紧密,是最能反映地下竞争能力的形态指标<sup>[19]</sup>。因此,*SLA*-*SRL* 相关性的变化能够反映地上与地下部分对 *MAP* 的差别性响应机制。在 *MAP* 较低的区域,植物通常会产生较高的 *SRL*,以提高根系的水分和养分吸收能力,减缓和适应土壤水分含量低的胁迫作用;而为减少植物因蒸腾作用而引起的物质和能量损耗,低降水区域往往会形成较低的 *SLA*。因此,植物表现为地上与地下部分的生态保守-资源获取策略。随 *MAP* 梯度的增加,湿润端植物能够产生更高的 *SLA*,地上部分光合能力增强,为地下根系的生长提供了充足的物质,*SRL* 随之升高,表现为地上与地下部分的共同投入策略。

研究还发现,*LT*-*RD*、*SLA*-*SRL* 的相关性沿 *GDD<sub>0</sub>* 梯度的变化基本一致,在低积温端均呈弱负相关,高积温端分别呈弱负相关、强正相关,在中间积温段则呈现正相关。表明低积温端和高积温端植物的生态适应策略与低降水区域一致,而中间积温段则与高降水区域一致。研究进一步证实,关键性状 *SLA*-*SRL* 的关系对 *MAP* 和 *GDD<sub>0</sub>* 存在差别性响应。在湿润(*MAP*)、温度适宜(中 *GDD<sub>0</sub>*) 的区域,二者呈正相关,而在干旱(低 *MAP*)、高温或低温(高或低 *GDD<sub>0</sub>*) 的区段,二者则为负相关关系。说明在干旱、低温或高温的环境下,植物会采取地上和地下关键功能性状的权衡来适应高原极端环境的限制,而在湿润、温度适宜的区域,由于土壤养分和水分不受限制,地上与地下性状表现出更多的协同进化关系。

## 4 结论

青藏高原北缘的环境梯度为研究植物性状变异和地上-地下性状关系及其对环境变化的适应策略提供了理想实验平台。从高寒植被到温性植被,叶片厚度增加,比叶面积和细根比根长呈降低趋势。在不同植被类型中,环境因子导致的根系性状变异大于叶片性状的变异。沿着降水或积温梯度,植物地上与地下成对性状及其变异系数存在不同程度的变化趋势,且性状之间随环境梯度的变化呈现权衡、协同、不相关或弱相关等多种作用关系。关键性状比叶面积和细根比根长的相关性对降水和积温存在差别性响应,从严酷环境的权衡到适宜环境的协同,表明植物通过协调地上和地下关键功能性状的生态适应策略,以应对青藏高原复杂的区域性环境变化特征。

### 参考文献(References):

- [1] Reich P B, Walters M B, Ellsworth D S. From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(25): 13730-13734.
- [2] Diaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2001, 16(11): 646-655.
- [3] Valladares F, Gianoli E, Gómez J M. Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *The New Phytologist*, 2007, 176(4): 749-763.

- [ 4 ] Li L, McCormack M L, Ma C G, Kong D L, Zhang Q, Chen X Y, Zeng H, Niinemets Ü, Guo D L. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecology Letters*, 2015, 18(9): 899-906.
- [ 5 ] Wang R L, Wang Q F, Zhao N, Yu G R, He N P. Complex trait relationships between leaves and absorptive roots: coordination in tissue N concentration but divergence in morphology. *Ecology and Evolution*, 2017, 7(8): 2697-2705.
- [ 6 ] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821-827.
- [ 7 ] Violle C, Navas M L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. Let the concept of trait be functional!. *Oikos*, 2007, 116(5): 882-892.
- [ 8 ] 贺金生, 韩兴国. 生态化学计量学: 探索从个体到生态系统的统一化理论. *植物生态学报*, 2010, 34(1): 2-6.
- [ 9 ] Kong D L, Wang J J, Kardol P, Wu H F, Zeng H, Deng X B, Deng Y. Economic strategies of plant absorptive roots vary with root diameter. *Biogeosciences*, 2016, 13(2): 415-424.
- [ 10 ] Westoby M, Falster D S, Moles A T, Vesk P A, Wright I J. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2002, 33: 125-159.
- [ 11 ] Wright I J, Ackerly D D, Bongers F, Harms K E, Ibarra-Manriquez G, Martinez-Ramos M, Mazer S J, Muller-Landau H C, Paz H, Pitman N C A, Poorter L, Silman M R, Vriesendorp C F, Webb C O, Westoby M, Wright S J. Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, 2007, 99(5): 1003-1015.
- [ 12 ] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [ 13 ] Liu Y C, Liu S R, Wan S Q, Wang J X, Wang H, Liu K. Effects of experimental throughfall reduction and soil warming on fine root biomass and its decomposition in a warm temperate oak forest. *The Science of the Total Environment*, 2017, 574: 1448-1455.
- [ 14 ] Fraser L H. TRY-a plant trait database of databases. *Global Change Biology*, 2020, 26(1): 189-190.
- [ 15 ] Jackson R B, Mooney H A, Schulze E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 1997, 94(14): 7362-7366.
- [ 16 ] Geng Y, Wang L, Jin D M, Liu H Y, He J S. Alpine climate alters the relationships between leaf and root morphological traits but not chemical traits. *Oecologia*, 2014, 175(2): 445-455.
- [ 17 ] Espeleta J F, Donovan L A. Fine root demography and morphology in response to soil resources availability among xeric and mesic sandhill tree species. *Functional Ecology*, 2002, 16(1): 113-121.
- [ 18 ] Fortunel C, Fine P V A, Baraloto C. Leaf, stem and root tissue strategies across 758 Neotropical tree species. *Functional Ecology*, 2012, 26(5): 1153-1161.
- [ 19 ] 赵广帅, 刘珉, 石培礼, 宗宁, 张鑫, 张宪洲. 羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策. *生态学报*, 2020, 40(1): 295-309.
- [ 20 ] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *The New Phytologist*, 1999, 143(1): 155-162.
- [ 21 ] Hodgson J G, Montserrat-Martí G, Charles M, Jones G, Wilson P, Shipley B, Sharafi M, Cerabolini B E L, Cornelissen J H C, Band S R, Bogard A, Castro-Díez P, Guerrero-Campo J, Palmer C, Pérez-Rontomé M C, Carter G, Hynd A, Romo-Díez A, de Torres Espuny L, Royo Pla F. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 2011, 108(7): 1337-1345.
- [ 22 ] 宋璐璐, 樊江文, 吴绍洪. 植物叶片性状沿海海拔梯度变化研究进展. *地理科学进展*, 2011, 30(11): 1431-1439.
- [ 23 ] Cui E Q, Weng E S, Yan E R, Xia J Y. Robust leaf trait relationships across species under global environmental changes. *Nature Communications*, 2020, 11: 2999.
- [ 24 ] Freschet G T, Cornelissen J H C, Van Logtestijn R S P, Aerts R. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 2010, 98(2): 362-373.
- [ 25 ] McGill B J, Enquist B J, Weiher E, Westoby M. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 2006, 21(4): 178-185.
- [ 26 ] Liu G F, Freschet G T, Pan X, Cornelissen J H C, Li Y, Dong M. Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems. *The New Phytologist*, 2010, 188(2): 543-553.
- [ 27 ] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [ 28 ] Valverde-Barrantes O J, Snemo K A, Blackwood C B. Fine root morphology is phylogenetically structured, but nitrogen is related to the plant economics spectrum in temperate trees. *Functional Ecology*, 2015, 29(6): 796-807.

- [29] Weemstra M, Mommer L, Visser E J W, van Ruijven J, Kuyper T W, Mohren G M J, Sterck F J. Towards a multidimensional root trait framework: a tree root review. *The New Phytologist*, 2016, 211(4): 1159-1169.
- [30] Iversen C M, McCormack M L, Powell A S, Blackwood C B, Freschet G T, Kattge J, Roumet C, Stover D B, Soudzilovskaia N A, Valverde-Barrantes O J, van Bodegom P M, Violle C. A global Fine-Root Ecology Database to address below-ground challenges in plant ecology. *The New Phytologist*, 2017, 215(1): 15-26.
- [31] Craine J M, Lee W G, Bond W J, Williams R J, Johnson L C. Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses. *Ecology*, 2005, 86(1): 12-19.
- [32] Holdaway R J, Richardson S J, Dickie I A, Peltzer D A, Coomes D A. Species- and community-level patterns in fine root traits along a 120 000-year soil chronosequence in temperate rain forest. *Journal of Ecology*, 2011, 99(4): 954-963.
- [33] Pérez-Ramos I M, Roumet C, Cruz P, Blanchard A, Autran P, Garnier E. Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology*, 2012, 100(6): 1315-1327.
- [34] Withington J M, Reich P B, Oleksyn J, Eissenstat D M. Comparisons of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 2006, 76(3): 381-397.
- [35] Li F L, Bao W K. New insights into leaf and fine-root trait relationships: implications of resource acquisition among 23 xerophytic woody species. *Ecology and Evolution*, 2015, 5(22): 5344-5351.
- [36] 孙乐, 王毅, 李洋, 孙建. 青藏高原高寒草地群落叶片功能性状对降水的非线性响应. *生态学报*, 2023, 43(2): 756-767.
- [37] Hultine K R, Marshall J D. Altitude trends in conifer leaf morphology and stable carbon isotope composition. *Oecologia*, 2000, 123(1): 32-40.
- [38] 金伊丽, 王皓言, 魏临风, 侯颖, 胡景, 吴铠, 夏昊钧, 夏洁, 周伯睿, 李凯, 倪健. 青藏高原植物群落样方数据集. *植物生态学报*, 2022, 46(7): 846-854.
- [39] Jin Y L, Wang H Y, Xia J, Ni J, Li K, Hou Y, Hu J, Wei L F, Wu K, Xia H J, Zhou B R. TiP-Leaf: a dataset of leaf traits across vegetation types on the Tibetan Plateau. *Earth System Science Data*, 2023, 15(1): 25-39.
- [40] 程琦, 吴星麒, 魏临风, 胡潇飞, 倪健. 中国 30 年平均 1-km 月度气候要素数据集 (1951—1980, 1981—2010). *全球变化数据学报 (中英文)*, 2022, 6(4): 533-544.
- [41] 魏临风, 胡潇飞, 程琦, 吴星麒, 倪健. 中国 1 km 分辨率生物气候要素空间分布数据集. *中国科学数据*, 2022, 7(4): 1-14.
- [42] An N N, Lu N, Fu B J, Chen W L, Keyimu M, Wang M Y. Root trait variation of seed plants from China and the primary drivers. *Journal of Biogeography*, 2021, 48(10): 2402-2417.
- [43] 周玮, 李洪波, 曾辉. 西藏高寒草原群落植物根系属性在降水梯度下的变异格局. *植物生态学报*, 2018, 42(11): 1094-1102.
- [44] 马芳, 曾辉, 李洪波, 马泽清, 郭大立. 内蒙古草原植物根系属性的变异格局及环境适应策略. *北京大学学报(自然科学版)*, 2019, 55(2): 387-396.
- [45] Eissenstat D M. Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition*, 1992, 15(6/7): 763-782.
- [46] Niinemets Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 2001, 82(2): 453.
- [47] 罗源林, 马文红, 张芯毓, 苏闯, 史亚博, 赵利清. 内蒙古锦鸡儿属植物地理替代分布种的功能性状沿环境梯度的变化. *植物生态学报*, 2022, 46(11): 1364-1375.
- [48] Chapin F S III, Autumn K, Pugnaire F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, 1993, 142: S78-S92.
- [49] 杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙. 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展. *生态学杂志*, 2012, 31(3): 702-713.
- [50] Bardgett R D, Mommer L, De Vries F T. Going underground: root traits as drivers of ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 2014, 29(12): 692-699.