

DOI: 10.20103/j.stxb.202403160541

龚浩鑫, 张阳寒, 邓筱涵, 方瑾茹, 张莹莹, 于清伧, 王瑞丽. 黄土高原中部不同类型草地群落 CSR 策略的变异规律. 生态学报, 2025, 45(12): - .
Gong H X, Zhang Y H, Deng X H, Fang J R, Zhang Y Y, Yu Q K, Wang R L. Variation in the ecological strategies of different grassland communities on the central Loess Plateau, China. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(12): - .

黄土高原中部不同类型草地群落 CSR 策略的变异规律

龚浩鑫, 张阳寒, 邓筱涵, 方瑾茹, 张莹莹, 于清伧, 王瑞丽*

西北农林科技大学林学院, 杨凌 712100

摘要: CSR 策略作为目前最流行的生态策略理论, 研究其沿环境梯度的变异规律有助于更好理解植物的生态适应策略。为探究黄土高原不同类型草地群落生态策略的变异规律, 以黄土高原中部 3 种不同类型草地植被带(森林草原、典型草原和荒漠草原)为研究对象, 沿水分梯度从东到西选择 10 个取样点, 每个取样点内设置 8 个 1 m×1 m 样方进行群落结构调查、叶片和吸收根关键功能性状的取样和测定, 根据“StrateFy”工具计算每个物种的 CSR 值, 并通过加权平均法(CWM)得到群落水平的 CSR 值, 分析 CSR 策略沿环境梯度的变化格局以及驱动因子。结果表明: (1) 黄土高原中部不同植被带各群落内物种均以 S 策略为主。(2) 水分梯度通过直接和间接影响叶面积来驱动群落水平 CSR 策略变异。(3) 群落水平 CSR 策略与吸收根的 CWM-RNC、CWM-RDMC 显著相关, 但与吸收根的 CWM-SRL、CWM-RD 关系不显著。

关键词: 植物生态策略; 叶片性状; 吸收根性状; 群落加权平均值

Variation in the ecological strategies of different grassland communities on the central Loess Plateau, China

GONG Haoxin, ZHANG Yanghan, DENG Xiaohan, FANG Jinru, ZHANG Yingying, YU Qingkang, WANG Ruili*

College of Forestry, Northwest A&F University, Yanglin 712100, China

Abstract: As the most widely recognized ecological strategy theory, the variation in plant CSR strategies along environmental gradients aids in understanding plants' ecological adaptation to environmental changes. To investigate the variation in ecological strategies among different grassland communities, we selected ten sampling sites along an east-west moisture gradient, with eight 1 m × 1 m plots at each site for community structure surveys. Furthermore, we sampled and measured the key functional traits of leaves and absorptive roots of common species within each community. CSR values were calculated using the StrateFy tool, and community-level values were derived through the community-weighted mean. The findings indicated that: (1) The S strategy was predominant across communities within the various vegetation types of the central Loess Plateau; (2) The water gradient directly and indirectly influenced community-level CSR strategy variation by affecting leaf area; (3) Community-level CSR strategy was significantly associated with community weighted mean of root nitrogen concentration (CWM-RNC) and community weighted mean of root dry matter content (CWM-RDMC) of absorptive roots, but showed no significant correlation with community weighted mean of specific root length (CWM-SRL) or community weighted mean of root diameter (CWM-RD) of absorptive roots. These findings contribute to our understanding of plant adaptation and offer a theoretical foundation for vegetation restoration and biodiversity conservation.

基金项目: 国家自然科学基金项目(32271611)

收稿日期: 2024-03-16; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangrl@nwafu.edu.cn

Key Words: ecological strategy; leaf traits; absorptive root traits; community weighted mean

生态策略是指各种生物在进化过程中形成针对不同环境的各种特有策略,反映了物种功能性状间的权衡关系经自然筛选后形成的性状组合^[1]。其中,CSR 策略理论是目前最有影响力的、基于生态位的生态策略理论^[2]。该理论根据植物对胁迫和干扰的适应能力,将其划分了竞争型(Competitor,即 C 策略)、耐胁迫型(Stress-tolerator,即 S 策略)和杂草型(Ruderal,即 R 策略)三种基本策略型^[3]。从功能生态学角度讲,CSR 策略可以将植物功能性状与对环境的适应策略有效结合起来,从而直观地反映植物在群落中的生态位及在生态系统过程与功能的作用^[4]。因此,研究植物 CSR 策略沿着环境梯度的变化规律有助于了解植物对环境变化的生态适应策略,同时对区域植被恢复、生物多样性保护和可持续发展具有重要指导意义。

基于功能性状来评估植物生态策略是一种被广泛采纳的方法^[5]。其中,Pierce 等^[6]通过整合全球范围 3068 种植物的 116979 个功能性状数据,以叶面积(Leaf area, LA)、比叶面积(Specific leaf area, SLA)和叶干物质含量(Leaf dry matter content, LDMC)3 个叶片功能性状为基础开发了一套以三者间的数量关系为判定标准的植物 CSR 策略计算工具(即 StrateFy),用于量化和评估植物 CSR 策略值的变化。这种方法将 CSR 策略与植物功能性状有效结合,能较好解释植物对环境条件采取的综合适应策略^[2]。

植物 CSR 策略特征受到了环境条件的强烈影响。已有研究表明,在生产力高的生境中,C 策略物种往往是优势种^[7];在养分脉冲式变化或长期贫瘠的生境中,植物则大多将倾向于表现出保守的资源利用策略(S 策略)^[3,8];在干扰频繁的生境中,R 策略植物则占有优势地位^[9]。植物对某一策略的偏好进而影响了植物在群落的地位及其在生态系统过程和功能中的作用^[10]。目前有关植物 CSR 策略的研究多是在物种水平(即比较种内或种间的 CSR 策略类型),但这无法直观反应植物群落适应大尺度环境条件变化的群落构建机制,也难以量化和准确预测未来气候变化下植物群落的植被动态变化^[11]。近年来,研究者提出通过计算功能性状的群落加权平均值(Community weighted mean, CWM)来反映群落水平的功能性状^[12]。该方法也被用在了群落水平 CSR 策略的研究中^[2]。然而,群落 CSR 策略的变异在不同生境中存在差异^[12-14],目前相关研究多是集中于生境类似的局部站点尺度内的研究,少有跨越多个植被带范围的大尺度调查^[15]。因此,在自然群落中,植物群落 CSR 策略沿着大尺度环境梯度的演变规律及其背后的驱动机制不得而知。

目前的研究结果普遍认为,CSR 策略与叶片经济谱和大小谱紧密相关。例如,具有 C 策略的植物往往具有高的 LA;而具有 S 策略的植物往往具有高的 LDMC 和低的 SLA;R 策略物种则具有高的 SLA 和低的 LDMC^[6,16-17]。最近的研究表明,吸收根性状的变异维度与地上性状存在一定程度的协同性^[18-19]。Bergmann 等^[18]认为以比根长(Specific root length, SRL)和根直径(Root diameter, RD)为代表的吸收根协作维度独立于以根组织密度(Root tissue density, RTD)和根氮含量(Root nitrogen content, RNC)代表的根保守维度。Weigelt 等^[19]基于全球植物性状数据库,发现叶经济谱与根保守维度存在协同变异关系,而与根协作维度相关的性状解耦。研究大尺度环境梯度下群落水平 CSR 策略和性状之间的关系,有助于深入理解群落动态构建过程^[20]。然而,群落水平植物功能性状与 CSR 策略之间的关系,尤其是吸收根性状与 CSR 策略之间的关系仍需进一步探索。

黄土高原是世界最大的黄土区,位于我国中北部,区域内以黄绵土为主,保水性差,水土流失严重,生态系统较为脆弱^[21]。为了揭示黄土高原上不同植物群落 CSR 策略在大尺度下沿环境梯度的演变规律及内在机制,本文在黄土高原中部沿水分梯度,从东到西设置了 10 个取样点,横跨 3 种主要草地植被带类型。本文假设(1)随着水分降低,群落内 S 策略植物将逐渐占据主要生态位,因此,群落水平 CSR 策略将从以 CWM-C 策略为主过渡到以 CWM-S 策略为主。(2)群落水平的 CSR 策略与吸收根的根氮含量显著相关,而与比根长和根直径的关系不显著。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄土高原中部(34°00'—45°05'N, 101°00'—114°33'E),横跨晋、陕、宁 3 省,由于常年水土流

失,区域沟壑纵横。区内年平均降水量为 150—800 mm,年均气温变化在 3.6—14.3℃ 之间,自西向东形成干旱、半干旱和半湿润 3 种气候带类型,主要土壤类型为黄绵土。研究区内植被带主要由 3 种类型组成,自西向东沿降水梯度分别为荒漠草原、典型草原、森林草原^[22]。其中,荒漠草原优势种主要为红砂(*Reaumuria songarica*);典型草原的优势种主要为碱菀(*Tripolium vulgare*)和白羊草(*Bothriochloa ischaemum*);森林草原的优势种主要为胡枝子(*Lespedeza bicolor*)、白羊草和黄背草(*Themeda japonica*)。

1.2 实验设计

在 2018 年 7 月中旬至 8 月下旬对黄土高原地区进行群落调查和样品采集。本文选取自山西省长治市至宁夏回族自治区中卫市的黄土高原中部区域,沿经度梯度布设 10 个未受人为干扰的自然草地群落作为取样点。这些取样点横跨 8 度经度,包括森林草原(3 个地点)、典型草原(4 个地点)和荒漠草原(3 个地点)^[22]。在每个取样点内,采用样线法等间隔 10 m 设置 8 个 1 m×1 m 的样方。记录取样点经纬度和海拔,调查样方内群落结构和物种组成。

对各样方内常见物种进行取样,每个物种选取 5—10 株健康无病害个体,共采集 20 片左右的植物叶片,放入到自封袋内保存。对于大多数物种,选择相同个体获得叶片和吸收根样品。采集吸收根样品时,样方内同一物种至少选择 3 株成熟无病害的植株进行吸收根采集,以确保每个物种可以获得 20 个完整的根段(包括前 5 级根)。具体方法为:用铁锹将整个植株全部挖出,简单清理根系表层的土壤后,放入自封袋储存。所有植物样品均临时保存在装有冰块的冷藏箱内。由于性状测试工作量较为庞大,对于一个取样点内在不同样方出现的同一个物种,本文在实验室内随机选择 5 个个体进行叶片和吸收根性状的测定。

利用全部获取法获得样方内物种的地上生物量,将每个物种的相对地上生物量比例作为该物种在群落中的优势度。在本文的群落调查中,每个群落内取样物种的相对优势度之和均大于 80%,基本覆盖群落内所有的优势物种。

每个样方内使用“S”法随机选择 5 个点采集土壤样品,取样深度为 0—10 cm。使用钻头直径 6 cm 的土钻进行样品采集,去除杂物后将土壤充分混合,作为一个样方的混合土壤样品,带回实验室进行土壤化学分析。

表 1 取样点相关信息

Table 1 Information of sampling sites

经度 Longitude	纬度 Latitude	年均温 Mean annual temperature/℃	年均降水量 Mean annual precipitation/mm	土壤总氮含量 Total nitrogen/ (mg/kg)	土壤总磷含量 Total phosphorus/ (mg/kg)	物种数 Species number	植被带类型 Vegetation belt type	主要优势种 Dominant species
113.36	36.29	11.85	469.90	1286.53	646.73	61	森林草原	白羊草
112.29	35.99	9.96	492.65	1429.15	384.40	63	森林草原	黄背草
111.64	35.99	10.66	471.77	1387.19	521.27	65	森林草原	胡枝子
110.18	36.07	10.72	444.47	1079.34	567.00	73	典型草原	白羊草
109.24	36.74	9.50	415.74	889.26	574.94	67	典型草原	白羊草
107.92	36.93	7.46	365.08	1018.42	603.74	54	典型草原	碱菀
107.19	37.58	5.23	329.29	579.12	355.90	46	典型草原	白羊草
105.78	37.42	5.87	266.96	630.02	460.88	29	荒漠草原	红砂
104.92	37.44	7.56	194.90	356.15	360.31	40	荒漠草原	红砂
104.44	37.46	7.71	179.58	700.57	672.11	21	荒漠草原	红砂

1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片性状的测定

叶片样品带回实验室后,利用佳能 Canoscan LiDE 120 扫描仪进行高分辨率成像,所得图像以 300dpi 的分辨率保存为 TIFF 格式。再使用软件 ImageJ 对叶片面积(leaf area, LA)进行定量分析。随后将样品放入 65℃ 的恒温烘箱中烘干至恒重,并记录前后重量。为了保证数据的准确性,每个物种的样本均进行了三次独立的重复测定。比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶片干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)的计算方法如下:

$$SLA = LA/LDW$$

$$LDMC = LDW/LFW$$

将烘干至恒重的样品研磨成细粉,用元素分析仪(Vario Max CN Elemental Analyzer, Elementar, Germany)测定叶片氮含量(leaf nitrogen content, LNC)。

1.3.2 吸收根性状的测定

根系样品带回实验室后,先放入装有去离子水的培养皿中进行分级。将位于根系最远端的根定义为 1 级根,1 级根的交点处为 2 级根,以此类推^[23]。将前三级根作为吸收根,放入自封袋中保存,用于后续各性状的测定^[24]。利用具有双透镜系统 EPSON 数字化扫描仪(PERFECTION V700 PHOTO, Expression 10000)对吸收根进行扫描,图片存储为分辨率 700 dpi 的 TIFF 格式,再使用根系分析软件 WinRHIZO(Pro 2007d, Regent Instrument Inc, Canada)进行分析,获取吸收根样品的根长(root length, *RL*)、直径(root avgdiam, *RD*)和根体积(root volume, *RV*)。然后将样品放入 65℃ 的恒温烘箱中烘干至恒重,并记录前后重量。为了保证数据的准确性,每个物种重复 3 次。比根长(specific root length, *SRL*)、根干物质含量(root dry matter content, *RDMC*)的计算方法如下:

$$SRL = RL/RDW$$

$$RDMC = RDW/RFW$$

将烘干至恒重的样品研磨成细粉,用元素分析仪(Vario Max CN Elemental Analyzer, Elementar, Germany)测定根氮含量(root nitrogen content, *RNC*)。

1.3.3 物种 CSR 策略值的计算

基于已测得各物种的 *LA*、*SLA* 和 *LDMC* 数据,利用“Stratefy”工具^[6]计算各物种的 CSR 策略比例(%)。

1.3.4 群落水平 CSR 策略和性状值的计算

根据物种优势度,计算每个群落内每个物种的叶片、吸收根性状及 CSR 策略值的群落加权平均值(*CWM*),公式如下^[12]:

$$CWM = \frac{\sum_{i=1}^n P_i X_i}{\sum_{i=1}^n P_i}$$

其中 P_i 为 i 物种的相对优势度; X_i 为 i 物种的叶片、吸收根性状及 CSR 策略值。

1.3.5 土壤理化性质的测定

土壤样品过 2 mm 土壤筛网去除杂质,室温下自然风干。使用烘干法对土壤含水量(Soilwater content, *SWC*)进行测定;土壤全氮含量(Soil total nitrogen, *TN*)、铵态氮含量(Soil NH_4^+ -N content, *AN*)和硝态氮含量(Soil NO_3^- -N content, *NN*)采用元素分析仪(Vario MAX CN Elemental Analyzer, Elementar, Germany)测定,土壤全磷含量(Total soil phosphorus, *TP*)和土壤速效磷含量(soil available phosphorus, *AP*)的测定采用电感耦合等离子体发射光谱仪(ICP-OES, Optima 5300 DV, Perkin Elmer, Waltham, MA, USA)测定。

1.3.6 气象数据的获取

根据样点经纬度从国家气象站数据网提取样点在 1961—2010 年期间的年平均气温(Mean annual temperature, *MAT*)和年平均降水量(Mean annual precipitation, *MAP*)数据(<http://www.cma.gov.cn/>)。

1.4 数据处理

采用 R 3.5.2 软件对数据进行统计分析。采用单因素(one-way ANOVA)和 Duncan 法对不同植被带群落水平 CSR 策略进行方差分析和多重比较($\alpha = 0.05$)。对环境因子数据进行标准化处理,对根叶性状数据和群落水平 CSR 策略值数据进行 Box-Cox 变换以符合正态分布,并对变换后的数据进行标准化处理。

首先,筛选对群落水平 CSR 策略影响显著的环境因子。具体为:在 R 语言中,使用线性混合效应回归模

型(nlme 软件包)评估性状因子对群落水平 CSR 策略变异的影响,取样点作为随机效应被纳入随机截距,以缓解由于重复取样而带来的同一取样点内各样方间的性状不独立。随后,使用 glmm.hp 软件包评估各解释变量的相对重^[25-26],并使用 Pearson 相关系数法评估各环境因子之间的相关性。

其次,使用 nlme 包评估叶片性状和吸收根性状对群落水平 CSR 策略的影响情况。具体为:用线性混合效应回归模型评估不同叶片性状和吸收根性状对群落水平 CSR 策略变异的影响,取样点作为随机效应被纳入随机截距来避免同一取样点内各样方间的性状不独立。随后,使用 Pearson 相关系数法评估关键叶片性状与吸收根性状之间的关系。

最后,构建结构方程模型(structural equation modeling, SEM)分析主要性状因子和主要环境因子对群落水平 CSR 策略的影响路径,将取样点作为随机效应。采用 piecewise 软件包建立分段式结构方程模型(SEM)分析环境特征轴和根叶性状对群落水平 CSR 策略变异的作用路径,使用 d-sep 检验和 AIC 指数优化模型,模型评价选用程序自带的 Fisher C 检验,当 Fisher C 检验中 $P>0.05$ 说明模型构建良好,不存在缺失路径^[27]。全文采用 Origin 2022、R 3. 5. 2 和 PowerPoint 2016 作图。

2 结果与分析

2.1 黄土高原不同植被带 CSR 策略分布

在物种水平上,黄土高原不同植被带内物种多以 S 策略为主(图 1)。森林草原、典型草原和荒漠草原植被带内平均 C:S:R 比值分别为:13.3:71.2:15.5%(S/SR 策略)、13.2:69.1:17.7%(S/SR 策略)和 3.6:77.0:19.4%(S/SR

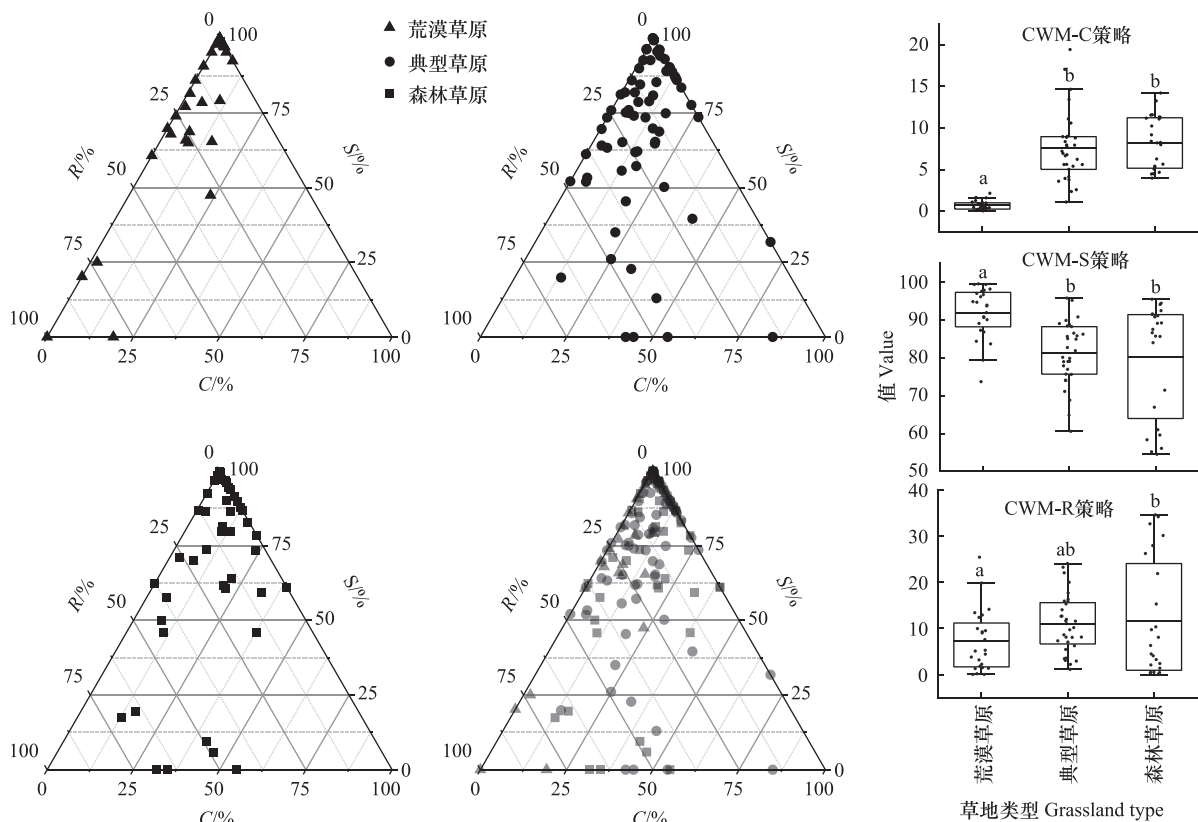


图 1 黄土高原不同植被带内 CSR 策略分布

Fig.1 Distribution of CSR Strategies in different vegetation zones

三元图表示三种植被带内物种的 C-、S-和 R-策略的相对比例(%);箱线图表示群落 CWM-CSR 策略在三种植被带内的变化;不同字母表示差异显著($P<0.05$);CWM-C 策略:C 策略群落加权平均值 community weighted mean of C-strategy;CWM-S 策略:S 策略群落加权平均值 community weighted mean of S-strategy;CWM-R 策略:R 策略群落加权平均值 community weighted mean of R-strategy

策略)。在群落水平上,各群落依然以采取 S 策略为主(图 1),森林草原、典型草原和荒漠草原平均 $C:S:R=8.2:80.2:11.6\%$ (S 策略)、 $C:S:R=7.6:81.4:11.0\%$ (S 策略)和 $C:S:R=0.7:92.0:7.3\%$ (S 策略)。其中,荒漠草原内群落 CWM-S 策略的值显著高于其他草地类型 ($P<0.05$),而 CWM-C 策略值和 CWM-R 策略的值显著降低 ($P<0.05$)。

2.2 环境因子对群落水平 CSR 策略的作用

通过多元线性混合效应回归模型发现(图 2),环境因子分别解释了 CWM-C 策略、CWM-S 策略、CWM-R 策略总变异的 47%、66%和 33%。具体而言,MAP 是预测 CWM-C 策略沿环境梯度变异的唯一显著变量 ($P<0.001$),同时也是最重要变量(86.85%)。此外,SWC 是预测 CWM-S 策略和 CWM-R 策略沿环境梯度变异的唯一显著变量 ($P<0.001, P<0.05$),同时也是最重要变量(58.38%,49.71%)。

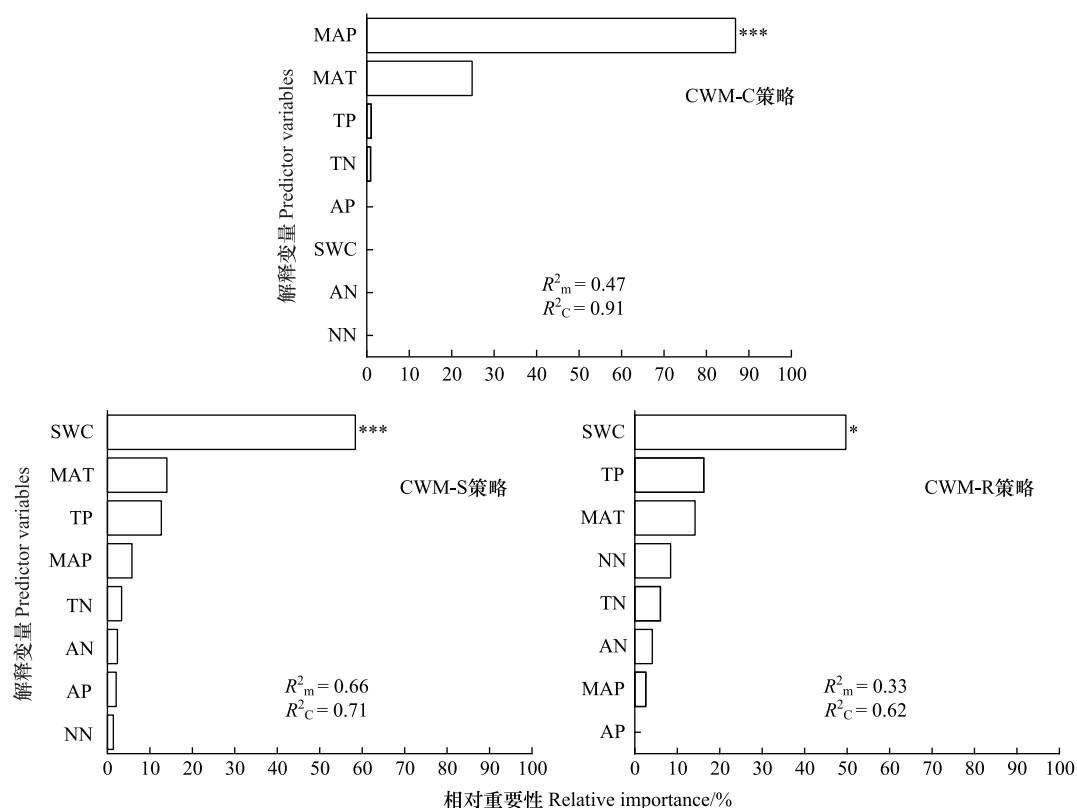


图 2 环境因子对群落水平 CSR 策略的作用

Fig.2 The impact of main trait factors on community-level CSR strategies

MAT: 年均温 mean annual temperature; MAP: 年均温 mean annual precipitation; SWC: 土壤含水量 soil water content; TN: 总氮 total nitrogen; TP: 总磷 total phosphorus; AN: 硝态氮 nitrate nitrogen; NN: 铵态氮 ammonium nitrogen; AP: 速效磷 available phosphorus; R_m^2 : 边际 R^2 marginal R-squared; R_c^2 : 条件 R^2 conditional R-squared; * $P<0.05$; ** $P<0.01$; *** $P<0.001$

2.3 叶片和吸收根性状对群落水平 CSR 策略的作用

通过一元线性混合效应回归模型发现(表 2),根叶性状均对 CWM-CSR 策略有显著影响。在叶片性状中,CWM-LA 和 CWM-LNC 对 CWM-C 策略有显著影响 ($R^2=0.88 P<0.001, R^2=0.06 P<0.01$),效应值分别为 0.86 和 -0.22。CWM-LA、CWM-SLA 和 CWM-LDMC 对 CWM-S 策略有显著影响 ($R^2=0.22 P<0.001, R^2=0.15 P<0.001, R^2=0.16 P<0.001$),效应值分别为 -0.46、-0.37 和 0.42。CWM-SLA、CWM-LDMC 和 CWM-LNC 对 CWM-R 策略有显著影响 ($R^2=0.30 P<0.001, R^2=0.34 P<0.001, R^2=0.13 P<0.01$),效应值分别为 0.50、-0.59 和 0.38。

在吸收根性状中,CWM-RNC 对 CWM-C 策略有显著影响 ($R^2=0.05 P<0.05$),效应值为 -0.20。根干物质

含量 CWM-RDMC 对 CWM-C 策略、CWM-S 策略和 CWM-R 策略均有显著效应 ($R^2 = 0.14$ $P < 0.05$, $R^2 = 0.16$ $P < 0.01$, $R^2 = 0.18$ $P < 0.01$), 效应值分别为 0.34, 0.56, -0.58。

表 2 叶片和吸收根性状对群落水平 CSR 策略的影响

Table 2 The impact of absorptive root traits and leaf traits on the community-level CSR strategy

响应变量 Response variables	解释变量 Predictor variables	效应值 Effect size	R_m^2	R_c^2	P
CWM-C 策略	CWM-LA ***	0.86	0.88	0.97	0.000
Community weighted mean of C-strategy	CWM-SLA	-0.01	0.00	0.88	0.833
	CWM-LDMC	0.00	0.00	0.88	0.958
	CWM-LNC **	-0.22	0.06	0.87	0.004
	CWM-SRL	0.12	0.02	0.88	0.090
	CWM-RD	-0.06	0.00	0.88	0.420
	CWM-RDMC *	0.34	0.14	0.85	0.014
	CWM-RNC *	-0.20	0.05	0.86	0.022
CWM-S 策略	CWM-LA ***	-0.46	0.22	0.77	0.000
Community weighted mean of S-strategy	CWM-SLA ***	-0.37	0.15	0.79	0.000
	CWM-LDMC ***	0.42	0.16	0.81	0.000
	CWM-LNC	-0.12	0.01	0.77	0.274
	CWM-SRL	-0.13	0.02	0.76	0.200
	CWM-RD	0.05	0.00	0.77	0.653
	CWM-RDMC **	0.56	0.16	0.90	0.003
	CWM-RNC	0.02	0.00	0.76	0.885
CWM-R 策略	CWM-LA	0.13	0.02	0.66	0.427
Community weighted mean of R-strategy	CWM-SLA ***	0.50	0.30	0.67	0.000
	CWM-LDMC ***	-0.59	0.34	0.72	0.000
	CWM-LNC **	0.38	0.13	0.70	0.002
	CWM-SRL	0.12	0.01	0.65	0.328
	CWM-RD	-0.08	0.01	0.67	0.509
	CWM-RDMC **	-0.58	0.18	0.83	0.005
	CWM-RNC	0.10	0.01	0.66	0.460

CWM-RNC: 根氮含量群落加权平均值 community weighted mean of root nitrogen content; CWM-RD: 平均根直径群落加权平均值 community weighted mean of root average diameter; CWM-SRL: 比根长群落加权平均值 community weighted mean of specific root length; CWM-RDMC: 根干物质含量群落加权平均值 community weighted mean of dry matter content; CWM-LNC: 叶氮含量群落加权平均值 community weighted mean of leaf nitrogen content; CWM-LA: 叶面积群落加权平均值 community weighted mean of leaf area; CWM-SLA: 比叶面积群落加权平均值 community weighted mean of specific leaf area; CWM-LDMC: 叶片干物质含量群落加权平均值 community weighted mean of leaf dry matter content; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

2.4 环境因子和根叶性状对群落水平 CSR 策略变异的综合影响

从图 3 可以看出, 水分条件通过直接和间接影响 CWM-LA 和 CWM-LDMC 来驱动群落水平 CSR 策略变异。具体来讲, MAP 通过 CWM-LA 对 CWM-C 策略有显著的间接影响, 总效应值为 0.69, 同时, CWM-LA 能对 CWM-C 策略产生显著的直接影响, 总效应值为 0.86。CWM-S 策略中, MAP 通过调控 SWC 和 CWM-LA 起作用, 总效应值为 -0.42。同时, SWC 和 CWM-LA 均对 CWM-S 策略产生显著的直接影响, 总效应值分别为 -0.25 和 -0.58。此外, CWM-SLA 和 CWM-LDMC 也均直接对 CWM-S 策略产生显著影响, 总效应值分别为 -0.38 和 0.37。CWM-R 策略中, MAP 通过 SWC 起作用, 总效应值为 0.20。同时, SWC 对 CWM-R 策略产生显著的直接影响, 总效应值为 0.35。此外, CWM-SLA 和 CWM-LDMC 也均直接对 CWM-S 策略产生显著影响, 总效应值分别为 0.41 和 -0.44。

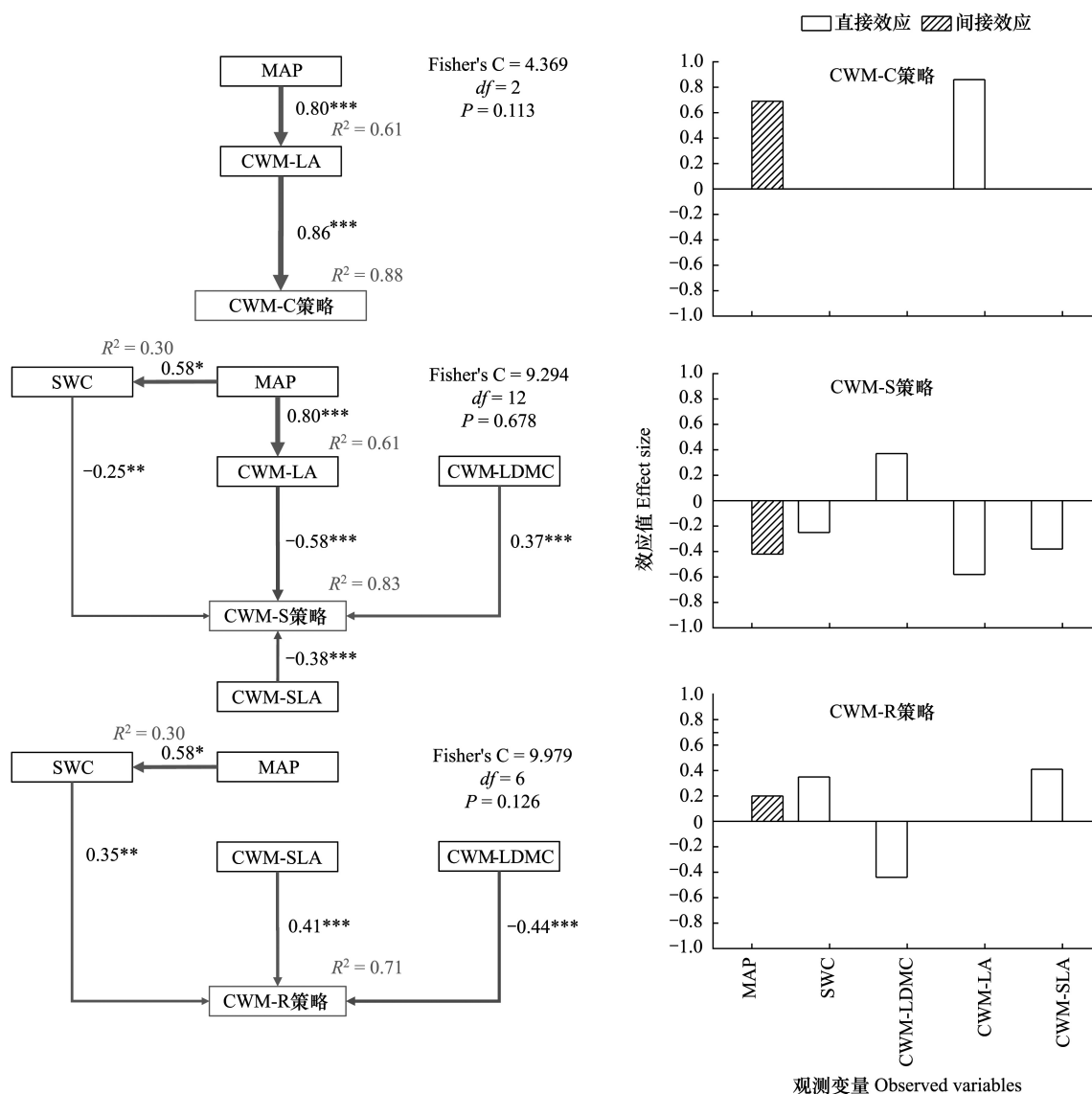


图3 环境因子与根叶性状对群落水平 CSR 策略影响的结构方程模型

Fig.3 Structural-equation model (SEM) results of the influence of environment factors and trait of absorptive roots and leaves on community-level CSR strategy

箭头宽度与关系的强度成比例;箭头旁边的数字是标准化的路径系数;双箭头表示相关;CWM-LA:叶面积群落加权平均值 community weighted mean of leaf area;CWM-SLA:比叶面积群落加权平均值 community weighted mean of specific leaf area;CWM-LDMC:叶片干物质含量群落加权平均值 community weighted mean of leaf dry matter content; * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$

3 讨论

3.1 黄土高原草地群落水平 CSR 策略沿环境梯度的变化

在本文中,黄土高原不同草地植被带内的植物均以 S 策略为主,这与本文的假设 1 所预测的从以 C 策略为主过渡到 S 策略为主不同。这可能由于本文只选择了黄土高原的草地植被作为研究对象,与全球尺度相比^[6],该区域的环境条件相对于干旱和贫瘠^[21]。研究表明,在寒冷和低降水的环境中,以 S 策略的物种往往处于优势地位^[28]。同时,本文的研究对象主要为草本植物,与木本植物相比,其竞争能力较弱,因此 C 策略物种在群落中比例较低^[2],这也导致了本文中黄土高原草地植被的 CSR 策略始终以 S 策略为主。与本文的研究结果类似,Negreiros 等^[29]在巴西热带山地草原和 Yu 等^[20]在青藏高原草地的研究表明,草原内植物往往以 S

策略为主。

研究植物功能性状的群落加权平均值(CWM 值)可以了解物种通过群落构建来适应环境条件的生态学机制^[11]。由于环境的过滤效应往往会导致群落内具有相似生态策略的物种,这导致 CSR 策略与群落内物种优势度紧密相关^[10]。尽管本文中的群落水平 CSR 策略都以 S 策略为主,但荒漠草原内群落 CWM-S 策略的值显著高于其他草地类型(图 1)。水分是限制旱地植物生长的主要资源^[30]。在黄土高原区域群落水平 CSR 策略变异受到水分梯度的强烈作用。沿着从湿润到干旱的环境梯度,CWM-S 策略比例显著增加,而 CWM-R 策略和 CWM-C 策略比例显著降低(图 1)。这与 Grime 和 Pierce 所预测的一致^[31],在干旱、生产力低的区域(荒漠草原),植物需要采取更高的 S 策略应对恶劣的环境。

3.2 环境因子和群落性状对群落水平 CSR 策略的驱动机制

植物功能性状相互协调的综合变异反映了植物对环境变化的适应^[32-33]。目前学界普遍认为植株地上性状变异可以概括为经济谱和大小谱两个变异维度^[33]。经济谱中,比叶面积(即 SLA)和叶干物质含量(即 LDMC)之间的关系反应了叶片对养分的保持能力,一定程度上可以表征植物对资源的利用情况^[32]。大小谱通过量化整个植物及其各部分的大小,主要揭示了植物抢占资源的能力^[33]。其中,叶面积(即 LA)反映了植物对光的截获能力,较大的叶片有利于植物对光的捕获和吸收,从而有利于植物竞争养分^[33]。在本文中,群落水平 CSR 策略的变异主要受到 LA、SLA 和 LDMC 三个叶片性状的强烈影响,这与 StrateFy 表格的设计原理有关^[6]。在 StrateFy 计算工具中,C 策略、S 策略和 R 策略的权重分别取决于待评估植株的 LA、LDMC 和 SLA 在全球植株性状数据库中的相对大小,而其他性状与 CSR 策略之间的关联性则通过与这三个核心性状之间的相关性间接反映^[6]。

通过量化环境因子对群落水平 CSR 策略的影响,本文发现黄土高原区域主要的环境驱动因子是年均降水(即 MAP)和土壤含水量(即 SWC)(图 2)。结构方程模型的结果表明,水分梯度(MAP、SWC)通过直接作用和间接调控叶片性状共同驱动了群落水平 CSR 策略变异。这说明,在干旱条件下,水分梯度是调控干旱和半干旱区植物生长和适应策略的最大因素,植物对降水变化的生态生理适应导致植物群落内物种组成发生变化。MAP 通过影响 SWC 和调控 CWM-LA 间接作用于群落水平 CSR 策略,这与先前研究结果一致,随着降水的减少,植物倾向于形成更小的叶面积减少蒸腾,这进而降低了 C 策略物种在群落中的比例^[34,6]。在本文中,植物性状变异和环境变化共同调节了群落水平 CSR 策略,这与先前类似研究的结果一致^[20]。然而,与大部分现有研究不同^[20,35],本文并未发现土壤养分在调控 CSR 策略中的重要作用,这可能是由于本文中 MAP 与养分因子(如 TN、AN、AP)存在显著的相关性(相关系数=0.25—0.8, $P<0.05$),这导致水分变异的解释效应掩盖了养分的作用。

尽管在结构方程模型中,与叶片性状相比,吸收根性状不是影响群落 CSR 策略的主要因素,但一元混合效应回归模型的结果表明,CWM-RDMC 和 CWM-RNC 与群落水平 CSR 策略存在均存在显著关系,而 CWM-SRL 和 CWM-RD 则与群落水平 CSR 策略关系不显著(表 2)。具体而言,CWM-RDMC 对 CWM-C 策略和 CWM-S 策略有显著正效应,而对 CWM-R 策略有显著负效应,CWM-RNC 则对 CWM-C 策略有显著负效应。这一结果与本文基于 Weigelt 的理论预测的结果基本一致,即 RDMC 和 RNC 作为根保守维度的性状,与叶片经济维度存在协同变异,这进而使得其能够显著影响群落水平 CSR 策略^[18-19]。然而,与本文不同,Carmona 等^[36]通过对全球植物性状数据库的分析表明,叶片和吸收根性状之间相互独立。因此,有关根叶性状协同变异的关系如何驱动 CSR 策略仍需进一步探讨。此外,值得注意的是,Wingler 等^[28]在对禾本科植物的研究中发现,SRL 与 S 策略呈负相关,而与 R 策略呈正相关。这可能是由于不同植物类群之间的研究结果存在差异,同时物种层面与群落层面的视角可能揭示不同的生态学现象。因此,未来仍需要在多物种、不同层次和更大区域范围内对 CSR 策略和植物不同器官功能性状间的关系进一步研究。

4 结论

通过调查和测定黄土高原中部 10 个取样点不同类型草地群落结构和常见物种的叶片、吸收根功能性状,

本文分析了黄土高原不同草地群落 CSR 策略沿环境梯度的变异规律。结果证明,黄土高原草地群落 CSR 策略变异主要受水分梯度驱动。随胁迫的增大,黄土高原草地群落优势物种往往会选择高 S 策略来适应干旱条件。水分条件通过直接作用和间接影响叶面积共同驱动了群落水平 CSR 策略的变化。此外,群落水平的 CSR 策略与吸收根的 CWM-RNC、CWM-RDMC 显著相关,但与 CWM-SRL 和 CWM-RD 关系不显著。本文结果表明,植物通过不同器官多维度的性状关系来适应环境,未来如何将植物整体的性状策略纳入到 CSR 策略理论内有待进一步研究。

参考文献 (References):

- [1] Stearns S C. The evolution of life history traits: a critique of the theory and a review of the data. *Annual review of ecology and systematics*, 1977, 8: 145-171.
- [2] Li Y Z, Shipley B. An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method. *PLoS One*, 2017, 12(4): e0175404.
- [3] Grime J P. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 1974, 250(5461): 26-31.
- [4] Reich P B, Wright I J, Cavender-Bares J, Craine J M, Oleksyn J, Westoby M, Walters M B. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 2003, 164(S3): S143-S164.
- [5] Cross E L, Green P T, Morgan J W. A plant strategy approach to understand multidecadal change in community assembly processes in Australian grassy woodlands. *Journal of Ecology*, 2015, 103(5): 1300-1307.
- [6] Pierce S, Negreiros D, Cerabolini B E L, Kattge J, Díaz S, Kleyer M, Shipley B, Wright S J, Soudzilovskaia N A, Onipchenko V G, van Bodegom P M, Frenette-Dussault C, Weiher E, Pinho B X, Cornelissen J H C, Grime J P, Thompson K, Hunt R, Wilson P J, Buffa G, Nyakunga O C, Reich P B, Caccianiga M, Mangili F, Ceriani R M, Luzzaro A, Brusa G, Siefert A, Barbosa N P U, Chapin F S III, Cornwell W K, Fang J Y, Fernandes G W, Garnier E, Le Stradic S, Peñuelas J, Melo F P L, Slaviero A, Tabarelli M, Tampucci D. A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-Wide. *Functional ecology*, 2017, 31(2): 444-457.
- [7] de Paula L F A, Negreiros D, Azevedo L O, Fernandes R L, Stehmann J R, Silveira F A O. Functional ecology as a missing link for conservation of a resource-limited flora in the Atlantic forest. *Biodiversity and Conservation*, 2015, 24(9): 2239-2253.
- [8] Chen H Y, Huang Y M, He K J, Qi Y, Li E G, Jiang Z Y, Sheng Z L, Li X Y. Temporal intraspecific trait variability drives responses of functional diversity to interannual aridity variation in grasslands. *Ecology and evolution*, 2019, 9(10): 5731-5742.
- [9] Frenette-Dussault C, Shipley B, Léger J F, Meziane D, Hingrat Y. Functional structure of an arid steppe plant community reveals similarities with Grime's C-S-R theory. *Journal of Vegetation Science*, 2012, 23(2): 208-222.
- [10] Grime J P. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. 2th ed. New York: John Wiley & Sons, 2006: 199-218.
- [11] Wang R L, Yu G R, He N P, Wang Q F, Zhao N, Xu Z W. Latitudinal variation of leaf morphological traits from species to communities along a forest transect in eastern China. *Journal of Geographical Sciences*, 2016, 26(1): 15-26.
- [12] Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas M L, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint J P. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 2004, 85(9): 2630-2637.
- [13] Hasigerili, Guo K, Zheng M M, Liu R L, Wang Y Y, Gao Y, Shu L, Wang X R, Zhang J, Guo W Y. Intraspecific variations of adaptive strategies of native and invasive plant species along an elevational gradient. *Flora*, 2023, 304: 152297.
- [14] Wang J, Zhang C Y, Yang H, Mou C X, Mo L, Luo P. Plant community ecological strategy assembly response to yak grazing in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 2018, 29(9): 2920-2931.
- [15] Bricca A, Di Musciano M, Ferrara A, Theurillat J P, Cutini M. Community assembly along climatic gradient: contrasting pattern between- and within- species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2022, 56: 125675.
- [16] Cerabolini B E L, Brusa G, Ceriani R M, De Andreis R, Luzzaro A, Pierce S. Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecology*, 2010, 210(2): 253-261.
- [17] Pierce S, Brusa G, Vagge I, Cerabolini B E L. Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*, 2013, 27(4): 1002-1010.
- [18] Bergmann J, Weigelt A, van Der Plas F, Laughlin D C, Kuyper T W, Guerrero-Ramirez N, Valverde-Barrantes O J, Bruelheide H, Freschet G T, Iversen C M, Kattge J, McCormack M L, Meier I C, Rillig M C, Roumet C, Semchenko M, Sweeney C J, van Ruijven J, York L M, Mommer L. The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Science Advances*, 2020, 6(27): eaba3756.
- [19] Weigelt A, Mommer L, Andrzejek K, Iversen C M, Bergmann J, Bruelheide H, Fan Y, Freschet G T, Guerrero-Ramirez N R, Kattge J, Kuyper T W, Laughlin D C, Meier I C, van der Plas F, Poorter H, Roumet C, van Ruijven J, Sabatini F M, Semchenko M, Sweeney C J, Valverde-

- Barrantes O J, York L M, Luke McCormack M. An integrated framework of plant form and function; the belowground perspective. *New Phytologist*, 2021, 232(1): 42-59.
- [20] Yu J L, Hou G, Zhou T C, Shi P L, Zong N, Sun J. Variation of plant CSR strategies across a precipitation gradient in the alpine grasslands on the northern Tibet Plateau. *Science of the Total Environment*, 2022, 838: 156512.
- [21] Fu B J, Wang S, Liu Y, Liu J B, Liang W, Miao C Y. Hydrogeomorphic ecosystem responses to natural and anthropogenic changes in the Loess Plateau of China. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2017, 45: 223-243.
- [22] Liu X R, Wang X, Chen H X, Chen K X, Mo W Y, Yuan Y Q, Zhu J, Wang R L, Zhang S X. Is the multi-species variation in leaf anatomical traits along the environmental gradient modulated by herbaceous functional groups? *Ecological Indicators*, 2023, 154: 110880.
- [23] Pregitzer K S, DeForest J L, Burton A J, Allen M F, Ruess R W, Hendrick R L. Fine root architecture of nine North American trees. *Ecological monographs*, 2002, 72(2): 293-309.
- [24] McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, Fahey T J, Fernandez C W, Guo D L, Helmisaari H S, Hobbie E A, Iversen C M, Jackson R B, Leppälampi-Kujansuu J, Norby R J, Phillips R P, Pregitzer K S, Pritchard S G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [25] Lai J S, Zou Y, Zhang S, Zhang X G, Mao L F. glmm.hp: an R package for computing individual effect of predictors in generalized linear mixed models. *Journal of Plant Ecology*, 2022, 15(6): 1302-1307.
- [26] Lai J S, Zhu W J, Cui D F, Mao L F. Extension of the glmm.hp Package to Zero-Inflated Generalized Linear Mixed Models and Multiple Regression. *Journal of Plant Ecology*, 2023, 16(6): rtad038.
- [27] Lefcheck J S. piecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution*, 2016, 7(5): 573-579.
- [28] Wingler A, Sandel B. Relationships of the competitor, stress tolerator, ruderal functional strategies of grass species with lifespan, photosynthetic type, naturalization and climate. *AoB Plants*, 2023, 15(3): plad021.
- [29] Negreiros D, Le Stradic S, Fernandes G W, Rennó H C. CSR analysis of plant functional types in highly diverse tropical grasslands of harsh environments. *Plant ecology*, 2014, 215(4): 379-388.
- [30] Lei T J, Wu J J, Li X H, Geng G P, Shao C L, Zhou H K, Wang Q F, Liu L Z. A new framework for evaluating the impacts of drought on net primary productivity of grassland. *Science of the Total Environment*, 2015, 536: 161-172.
- [31] Grime J P, Pierce S. The evolutionary strategies that shape ecosystems. New York: John Wiley & Sons, 2012: 25-40.
- [32] 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 U, 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(6985): 821-827.
- [33] Díaz S, Kattge J, Cornelissen J H, Wright I J, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Colin Prentice I, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich P B, Moles A T, Dickie J, Gillison A N, Zanne A E, Chave J, Wright S J, Sheremet'ev S N, Jactel H, Baraloto C, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig J S, Günther A, Falczuk V, Rüger N, Mahecha M D, Gorné L D. The global spectrum of plant form and function. *Nature*. 2016, 529(7585): 167-171.
- [34] McLean E H, Prober S M, Stock W D, Steane D A, Potts B M, Vaillancourt R E, Byrne M. Plasticity of functional traits varies clinally along a rainfall gradient in *Eucalyptus tricarpa*. *Plant, cell & environment*, 2014, 37(6): 1440-1451.
- [35] Li X Q, Li Y, Shen H, Li S, Zhao Z Z, Xiao J N, Zhang R, Shi H, Zuo H, Tu D J, Chen G M, Zhou X L, Dong S K. Different responses of individuals, functional groups and plant communities in CSR strategies to nitrogen deposition in high-altitude grasslands. *Science of the Total Environment*, 2024, 953: 176051.
- [36] Carmona C P, Bueno C G, Toussaint A, Träger S, Díaz S, Moora M, Munson A D, Pärtel M, Zobel M, Tamme R. Fine-root traits in the global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2021, 597(7878): 683-687.