

高寒草甸植物叶片碳含量及其可塑性 与系统发育的关系

郭美玲^{1,5} 姚步青^{1,2*} 石国玺³ 王芳萍^{1,5} 王文颖⁴ 马真^{1,2} 张中华^{1,5} 周华坤^{1,2*}

(¹中国科学院西北高原生物研究所青海省寒区恢复生态学重点实验室, 西宁 810008; ²青海大学省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室, 西宁 810016; ³天水师范学院甘肃省农业固体废弃物资源化利用重点实验室, 甘肃天水 741000; ⁴青海师范大学, 西宁 810008; ⁵中国科学院大学, 北京 100049)

摘要 植物的系统发育极大地影响着植物的功能性状, 高寒草甸草本植物叶片碳含量、性状及其可塑性是否受植物遗传背景的影响目前仍不明确。为此, 本研究测定了土壤氮、磷异质条件下高寒草甸生态系统 12 种优势植物叶片碳含量、比叶面积及其可塑性, 并分析其在种、科水平上的差异以及系统发育保守性。结果显示, 在不同土壤氮条件下, 植物叶片碳含量和比叶面积在种、科水平差异显著 ($P < 0.05$)。不同土壤磷条件下, 植物叶片碳含量在种、科水平无显著差异, 但比叶面积差异显著 ($P < 0.05$)。叶片碳含量和比叶面积没有相关性, 但两者的可塑性呈显著正相关, 说明不同植物的这两个性状对土壤氮、磷的变化有相似的响应方式。叶片碳含量、比叶面积及其两者的可塑性均没有检测出显著的系统发育信号, 说明相对于遗传背景, 叶片碳含量、比叶面积主要受环境变化的影响。本研究有助于理解全球变化背景下高寒草甸碳循环过程, 也可以为退化高寒草甸的恢复和管理提供科学依据。

关键词 高寒草甸; 叶片碳含量; 比叶面积; 表型可塑性; 系统发育

Phylogenetic relationships of leaf carbon content and plasticity in alpine meadow plants.

GUO Mei-ling^{1,5}, YAO Bu-qing^{1,2*}, SHI Guo-xi³, WANG Fang-ping^{1,5}, WANG Wen-ying⁴, MA Zhen^{1,2}, ZHANG Zhong-hua^{1,5}, ZHOU Hua-kun^{1,2*} (¹Key Laboratory of Cold Restoration Ecology, Qinghai Province, Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810008, China; ²State Key Laboratory of Ecology and Plateau Agriculture and Animal Husbandry, Xining 810016, China; ³Gansu Key Laboratory for Utilization of Agricultural Solid Waste Resources, Gansu Province, Tianshui Normal University, Tianshui 741000, Gansu, China; ⁴Qinghai Normal University, Xining 810008, China; ⁵University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China).

Abstract: Phylogeny greatly affects plant functional traits. It is still unclear whether leaf carbon content, leaf traits and their plasticity of alpine meadow plants are influenced by their genetic background. We measured foliar carbon content, specific leaf area and their plasticity of 12 dominant plants in alpine meadow ecosystems under soil nitrogen and phosphorus heterogeneous conditions and analyzed their differences at species and family levels and their phylogenetic conservatism. The results showed that, at species and family levels, foliar carbon contents and specific leaf area were significantly different ($P < 0.05$) at different soil nitrogen conditions. The difference of carbon content was not significant under different soil phosphorus conditions, but the specific leaf area had significant difference ($P < 0.05$). There was no correlation between foliar carbon content and specific leaf area, but their plasticity was positively correlated, indicating that the

国家自然科学基金项目(31572354, 31500427)、青海省创新平台建设专项(2017-ZJ-Y20)、青海省自然科学基金项目(2016-ZJ-910)、国家重点研发计划项目(2016YFC0501903)和省部共建三江源生态与高原农牧业国家重点实验室开放研究项目(2017-KF-02)资助。

收稿日期: 2017-08-18 接受日期: 2018-02-09

* 通讯作者 E-mail: bqiao@nwipb.cas.cn, hkzhou@nwipb.cas.cn

two traits of different species had similar response to variation of soil nitrogen and phosphorus. Meanwhile, no significant phylogenetic signal was detected in foliar carbon content, specific leaf area and their plasticity, suggesting that those traits and their plasticity were more affected by environmental changes than by their genetic background. This study is helpful to understand the process of carbon cycling in alpine meadow under the global change background, and would provide scientific basis for the restoration and management of degraded alpine meadow.

Key words: alpine meadow; leaf carbon content; specific leaf area; phenotypic plasticity; phylogeny.

草地植物碳含量可反映绿色植物在光合作用中固定贮存碳元素的能力,是评价生态系统碳循环和增碳减排效应的重要指标之一(郑帷婕等,2007)。但目前大部分草地碳汇的研究多集中在土壤有机碳方面,较少涉及植物地上部分的碳含量(高伟,2010)。叶片是植物进行光合作用的主要器官,不仅对环境变化敏感,而且可塑性大。作为植物固碳能力的指标,叶片碳含量是植物适应环境变化,维持碳平衡的重要参数(Boerner,1984)。比叶面积(SLA)是指新鲜叶面积与干叶质量的比值(Gower *et al.*,1999),是反映植物叶片碳捕获能力的结构性性状之一(Pierce *et al.*,1994; Wilson *et al.*,1999; Wright *et al.*,2002; Hoffmann *et al.*,2005)。比叶面积通常与植物叶片养分浓度呈正相关关系,可反映植物对不同生境的适应,是植物比较生态学研究中的首选指标(Meziane,1999)。表型可塑性(phenotypic plasticity)是指同一基因型对不同环境条件应答产生不同表型的特性(Bradshaw,1965; Pigliucci,2001),是植物适应异质生境的一种重要的生态对策。可塑性是表型进化的基本特点之一(Schlichting *et al.*,1998),能够使植物改变自身性状,最大限度地使其表型与生存环境相一致,从而缓冲环境对生长的消极影响(Sultan,2005)。广义的可塑性包含表型可塑性。植物对生源要素(C、N、P)具有稳定的生理代谢需求,可以通过调节叶片性状(如SLA)与外界环境进行物质交换,进而反馈于自身的化学计量特征。探讨植物比叶面积(SLA)与叶片碳(C)的关系,能够反映植物为获得最大光合效益生产(碳收获)所采取的调控机制,体现了植物的环境适应策略,具有重要的生态学和生物进化学意义(徐朝斌等,2015)。

在青藏高原地区,由于低温限制,土壤可利用氮、磷含量是高寒草甸植被生长的主要限制因子(杨晓霞等,2014)。在不同土壤养分可利用性条件下,植物可通过改变叶片功能性状(如叶片碳含量、

比叶面积)来调整适应策略。但是,植物的叶性状同时受到物种遗传背景和环境的影响。植物系统发育(plant phylogeny)也称系统发生关系,与个体发育相对而言,它是指植物物种进化的历史,即植物在整个进化历程中所处的位置及其与其他生物体之间的亲缘关系。因此,可以通过系统发育关系来预测物种间功能性状的相关性,也就是检验功能性状的系统发育信号,即系统进化的保守性(Prinzing *et al.*,2001; Webb *et al.*,2002; Wiens *et al.*,2010)。大量的研究已经表明植物的系统发育极大地影响着植物的功能性状(Ackerly,2004)。如木本植物的比叶面积、叶片氮含量和磷含量都受系统发育历史的显著影响(Zhang *et al.*,2011; Stock *et al.*,2012)。因此,在研究植物叶性状之间的关联时,也应该考虑物种间不同进化历史的影响。然而,目前仍不明确青藏高原高寒草甸草本植物叶片碳含量、比叶面积及其可塑性是否受植物遗传背景的影响。生态位保守理论认为,亲缘关系越近的物种,生态特征越相似(Felsenstein,1985)。因此,我们推测亲缘关系越近的植物叶片碳含量和比叶面积及其可塑性也越相似,表现出系统发育的保守性。

基于此,本研究调查不同土壤氮、磷水平下高寒草甸中12种常见植物的叶片碳含量和比叶面积,分别从科、属、种层面分析了不同土壤氮、磷水平下植物叶片碳含量、比叶面积及其可塑性的差异以及与系统发育的关系。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于黄河源区果洛州玛沁县军牧场,地理坐标为34°17'N—34°25'N,100°26'E—100°43'E,海拔4120 m。气候为典型的高原大陆性气候,无明显四季之分,仅有冷暖季之别,冷季寒冷而漫长,暖季凉爽而湿润。平均气温在0℃以下,温度年差较小而日差较悬殊,无绝对无霜期。年降水量为

420~560 mm,且主要集中在5—10月。太阳辐射强烈,日照充足,平均日照时数在2500 h以上,年总辐射量约623.8~629.9 kJ·cm⁻²。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土,土壤表层和亚表层中的有机质含量丰富。矮嵩草草甸为该地区主要的冬春草场,建群种为矮嵩草(*Kobresia humilis*),主要的伴生种有二柱头蔗草(*Scirpus distigmaticus*)、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、草地早熟禾(*Poa pratensis*)等。本研究所选的试验样地为未退化天然草甸,以矮嵩草为优势种,伴有丛生禾草及少量杂类草(周华坤等,2006)。

1.2 数据获取

试验区为2块临近的施肥样地,每个样地40 m×60 m,内有24个施肥小区,每个小区面积2 m×2 m,小区间相邻1 m,2010年6月10日开始人工撒播施肥,单施,每年施肥一次。每种施肥6个梯度,4个重复。氮、磷施肥量及其梯度都为0、2、4、8、16、32 g·m⁻²,氮肥为尿素(CO(NH₂)₂),磷肥为重过磷酸钙(Ca(H₂PO₄)₂·H₂O)。未施肥样地土壤平均速效氮含量为2.59 g·kg⁻¹,速效磷含量为0.48 g·kg⁻¹。2013年8月份取样,施氮肥后样地土壤平均速效氮含量为2.80 g·kg⁻¹,施磷肥后样地土壤平均速效磷含量为0.559 g·kg⁻¹。通过样方调查,确定2种施肥样地共有的多年生草本植物为12种,分别属于11个属(表1,植物名目采用恩格勒分类系统排列)。在2块样地每个施肥处理小区中选择5~10株长势一致、健康完整的植株,每个植株采集10~20片成熟完整的新生叶片,相同植物种叶片采集部位一致。叶片置于自封袋带回实验室用扫描

表1 所有采集植物的基本信息

Table 1 The basic information of collected plants in this study

编号	中文名	拉丁名	科名	功能群
1	雪白委陵菜	<i>Potentilla nivea</i>	蔷薇科	杂草类
2	鹅绒委陵菜	<i>Potentilla anserina</i>	蔷薇科	杂草类
3	麻花苳	<i>Gentiana straminea</i>	龙胆科	杂草类
4	婆婆纳	<i>Veronica didyma</i>	玄参科	杂草类
5	兰石草	<i>Lancea tibetica</i>	玄参科	杂草类
6	短穗兔耳草	<i>Lagotis brachystachya</i>	玄参科	杂草类
7	黄帚橐吾	<i>Ligularia virgaurea</i>	菊科	杂草类
8	细叶亚菊	<i>Ajania tenuifolia</i>	菊科	杂草类
9	垂穗披碱草	<i>Elymus nutans</i>	禾本科	禾草类
10	草地早熟禾	<i>Poa pratensis</i>	禾本科	禾草类
11	矮嵩草	<i>Kobresia humilis</i>	莎草科	莎草类
12	二柱头蔗草	<i>Scirpus distigmaticus</i>	莎草科	莎草类

仪(CanoScan LiDE 110)扫描,用Adobe Photoshop CC软件测定叶面积(La)。然后将叶片放置在60℃烘箱中烘干至恒重(48 h),测定叶片干重(Ld)。将烘干的叶片样品研磨过0.1 mm筛后,用C/N元素分析仪(2400IIICHNS/O Elemental Analyzer,Perkin-Elmer,USA)测定叶片全碳含量(C,%)。

1.3 数据处理

所有数据在SPSS 20.0软件中用独立样本非参数检验的方法,检验氮、磷添加条件下叶片碳含量、比叶面积在物种、科及功能群水平的差异。利用Pearson相关性探讨叶片碳含量、比叶面积及其可塑性的相关关系。

叶面积参照Adobe Photoshop CC软件中的像素个数求算,计算公式为:

$$S = n_1 \times s_0 / n_0$$

式中 n_1 为所求叶片像素个数, s_0 为参照物的实际面积, n_0 参照物像素个数。

比叶面积是各处理单个种的叶面积与其干重的比值,计算公式为:

$$SLA (\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}) = L_a / L_d$$

式中 L_d 为叶干重(g), L_a 为叶面积(cm²)。

可塑性选用变异系数来表示,其中变异系数越大,可塑性越大,适应异质生境的能力也越强(Schlichting *et al.*, 1986; 王姝等, 2017)。具体计算公式如下:

$$\text{变异系数(CV)} = (\text{标准误差} / \text{平均值}) \times 100\%$$

植物系统进化树根据APG III系统中‘R20120829’亚系统树,使用‘PhyloMatic’程序进行构建。谱系信号使用R语言picante程序包“multiPhyloSignal”函数K值法计算。在95%的置信水平,若K>1表明被测功能性状具有很强的系统发育信号;K<1表明被测功能性状无系统发育信号(Blomberg *et al.*, 2003)。

使用Origin 2015和R3.3.2软件做图。

2 结果与分析

2.1 植物种、科水平叶片平均碳含量及其可塑性差异

本研究中种与属的分析结果一致,所以只展示了植物种的分析结果。非参数检验的结果表明,在施氮样地,植物种和科水平叶片碳含量有显著差异($P<0.001$) (表2,图1a),其中,垂穗披碱草叶片平均碳含量最高,矮嵩草最低。在施磷样地,种、科水

表2 不同植物种叶片平均碳含量及其可塑性

Table 2 Carbon content and plasticity of plant species

物种	施氮		施磷	
	平均值±标准差 (g·kg ⁻¹)	可塑性	平均值±标准差 (cm ² ·g ⁻¹)	可塑性
二柱头蕪草	437.03±16.35 bc	0.04	-	-
矮蒿草	397.53±86.72 d	0.22	440.16±10.85 ns	0.02
垂穗披碱草	473.68±89.95 a	0.19	424.91±9.87	0.02
草地早熟禾	436.06±13.72 c	0.03	476.67±103.60	0.22
细叶亚菊	451.99±27.51 ab	0.06	441.58±29.33	0.07
黄帚橐吾	434.79±9.99 c	0.02	432.07±18.27	0.04
婆婆纳	442.12±6.66 bc	0.02	436.38±53.43	0.12
兰石草	440.52±11.39 bc	0.03	-	-
短穗兔耳草	446.44±4.61 b	0.01	-	-
麻花苻	431.28±13.46 c	0.03	429.97±7.71	0.02
鹅绒委陵菜	414.09±16.55 d	0.04	-	-
雪白委陵菜	425.74±11.64 cd	0.03	429.25±12.85	0.03

平差异均不显著(种水平, $P = 0.339$; 科水平, $P = 0.285$) (表2, 图1a)。

在施氮样地, 植物叶片碳含量可塑性差异较为明显, 禾本科最高, 同时, 莎草科叶片碳含量在施磷样地中的可塑性也较高(图1b)。

2.2 植物种、科水平平均比叶面积及其可塑性差异

非参数检验的结果表明, 两块施肥样地中, 植物种和科水平平均比叶面积存在显著差异(氮水平, $P < 0.001$; 磷水平, $P < 0.05$) (表3, 图2a)。在施氮样地, 婆婆纳的平均比叶面积最高, 麻花苻最低。在施磷样地, 黄帚橐吾的平均比叶面积最高, 细叶亚菊最低。玄参科具有最高的比叶面积, 菊科的比叶面积最小(图2a)。

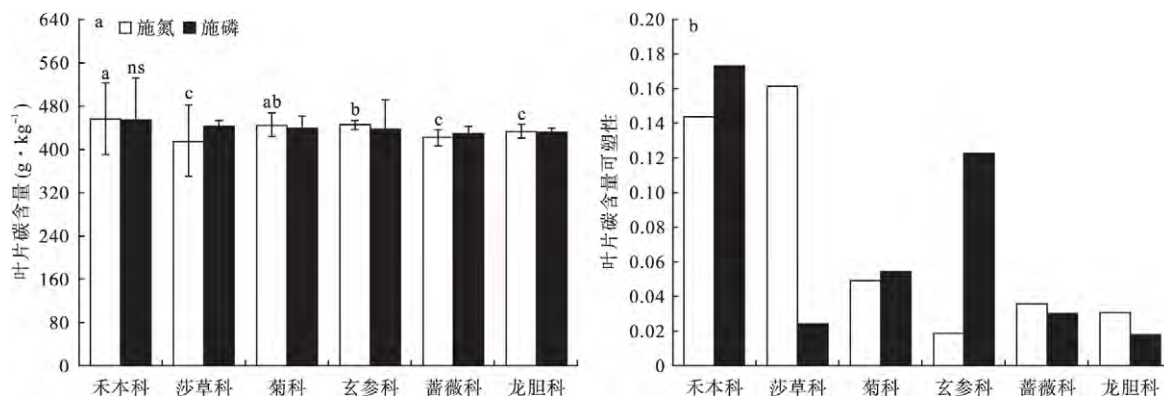


图1 不同植物科叶片平均碳含量及其可塑性

Fig.1 Carbon content and plasticity of different plant families

同一指标不同字母表示同一施肥种类不同植物间差异显著($P < 0.05$), ns表示无显著性差异。

表3 不同植物种平均比叶面积及其可塑性

Table 3 Specific leaf area and plasticity of plant species

物种	施氮		施磷	
	平均值±标准差 (g·kg ⁻¹)	可塑性	平均值±标准差 (cm ² ·g ⁻¹)	可塑性
二柱头蕪草	129.10±60.84 b	0.47	-	-
矮蒿草	108.12±34.73 b	0.32	125.19±36.32 b	0.29
垂穗披碱草	162.09±41.49 ab	0.26	181.07±39.39 a	0.22
早熟禾	153.50±64.80 ab	0.42	139.49±47.79 ab	0.34
细叶亚菊	109.66±54.33 b	0.50	102.49±52.41 b	0.51
黄帚橐吾	101.14±11.49 b	0.11	117.59±31.00 b	0.26
婆婆纳	187.96±32.25 a	0.17	190.95±78.21 a	0.41
兰石草	161.34±31.30 ab	0.19	-	-
短穗兔耳草	135.60±33.73 ab	0.25	-	-
麻花苻	99.99±31.56 b	0.32	121.87±83.46 b	0.68
鹅绒委陵菜	118.22±32.69 b	0.28	-	-
雪白委陵菜	124.98±39.92 b	0.32	126.63±39.53	0.31

在施磷样地, 龙胆科的比叶面积可塑性显著高于其他几科, 在施氮样地中差异不显著(图2b)。

2.3 不同植物种的平均比叶面积和叶片平均碳含量及其可塑性之间的关系

不同土壤氮磷条件下, 不同植物种之间的平均比叶面积和叶片平均碳含量的相关性不显著($P = 0.101$) (图3a), 但两者之间的可塑性显著正相关($P < 0.05$) (图3b)。

2.4 在系统进化水平上植物种的叶片平均碳含量、平均比叶面积及其可塑性

12种植物均未表现出显著的系统发育信号。其中, 不同土壤氮添加条件下, 被测物种叶片碳含量均值和可塑性的系统发育信号强度均高于不同土壤磷水平下的强度, 但比叶面积中不存在这种趋势(图4, 表4)。

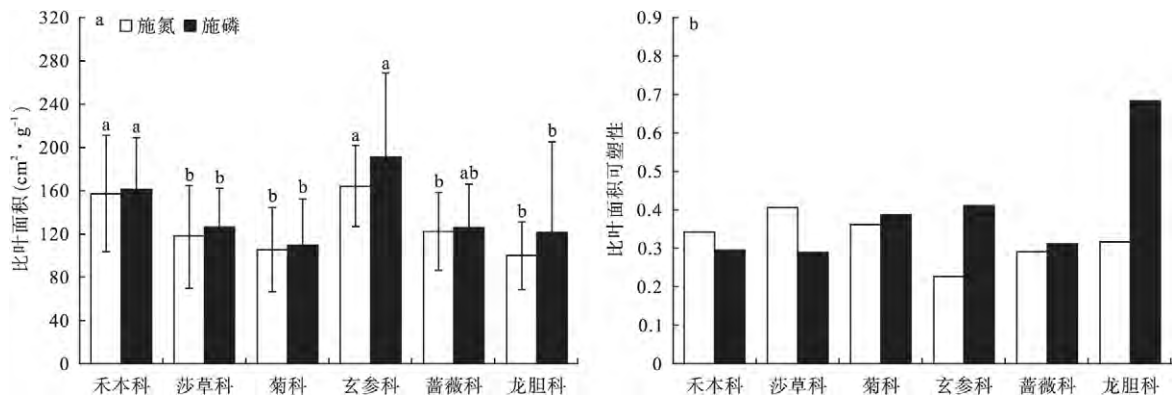


图2 不同植物科平均比叶面积及其可塑性
Fig.2 Specific leaf area and plasticity of specific leaf area at different plant families
 同一指标不同字母表示同一施肥种类不同植物间差异显著 ($P < 0.05$)，ns 表示无显著性差异。

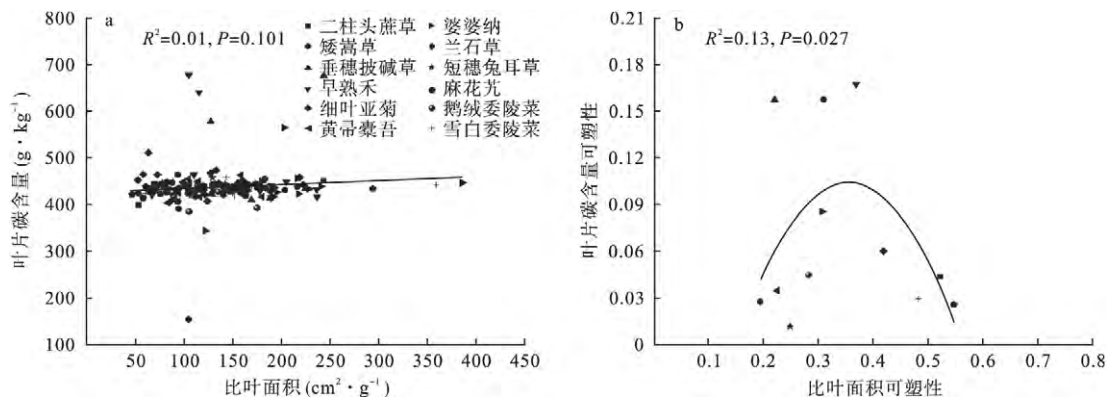


图3 比叶面积与叶片碳含量及其两者可塑性之间的相关关系
Fig.3 Correlation between specific leaf area and carbon content and their plasticity in the leaves

表4 高寒草甸植物叶片碳含量和比叶面积的系统发育信号
Table 4 Phylogenetic signals of leaf carbon content and specific leaf area of alpine meadow plants

	叶片碳含量				比叶面积			
	均值 (K)	P	变异系数 (K)	P	均值 (K)	P	变异系数 (K)	P
N	0.131	0.790	0.103	0.752	0.568	0.07	0.179	0.699
P	0.039	0.975	0.050	0.951	0.178	0.604	0.328	0.455

3 讨论

本研究表明,在施氮样地,植物叶片平均碳含量和平均比叶面积在种、科水平差异显著 ($P < 0.05$),其中禾本科植物垂穗披碱草的叶片平均碳含量最高。在施磷样地,植物叶片平均碳含量差异在种、科水平差异不显著,但平均比叶面积在种、科水平有显著差异 ($P < 0.05$),玄参科植物婆婆纳的平均比叶面积最高。禾本科植物的叶片碳含量可塑性和龙胆科

的比叶面积可塑性在施磷样地中都较高。虽然叶片平均碳含量和平均比叶面积没有相关性,但两者的可塑性显著正相关。叶片碳含量、比叶面积及其两者的可塑性均没有检测出显著的系统发育信号。

不同土壤氮条件下,不同植物种、科水平叶片平均碳含量有显著差异,而在不同土壤磷条件下,差异都不显著,这与宾振钧等(2015)研究发现的氮、磷添加对青藏高原高寒草甸垂穗披碱草叶片碳的影响无显著差异的结果不一致。这可能是因为研究区的地理环境、施肥量及样本量的差异引起的。不同土壤氮磷条件下,植物种、科水平上的比叶面积存在显著差异,其中玄参科植物婆婆纳具有最高的比叶面积,这与阳敏等(2009)对青藏高原东部植物的比叶面积的变异研究的结果相一致。比叶面积(SLA)体现植物叶片在功能效率和结构构建两个方面“此消彼长”的资源权衡投资策略(Wright *et al.*, 2005)。不同土壤养分水平下,比叶面积较小的植物,通过降低单位叶面积的呼吸碳损失,延长叶寿命以增加碳

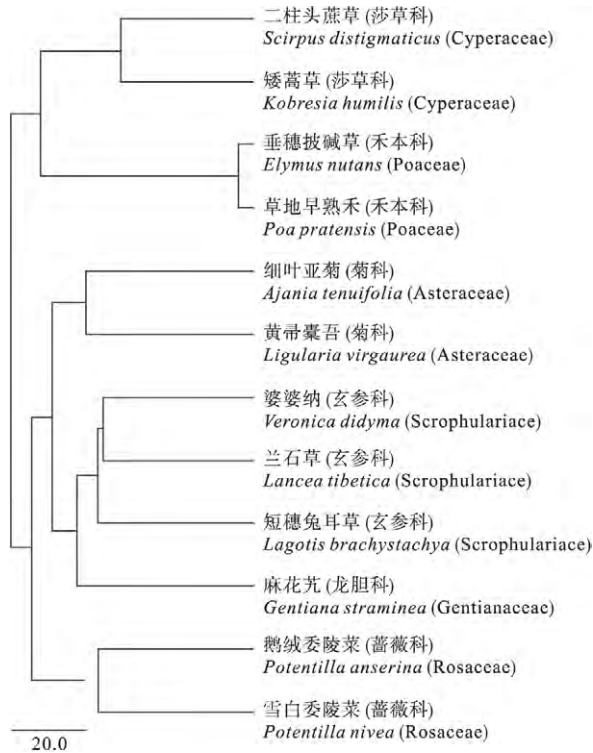


图4 植物系统进化树

Fig.4 Plant phylogenetic tree

收获,同时以较低的生长速率得以维持正碳平衡 (Sterck *et al.* 2006),生长策略趋于保守。婆婆纳较大的比叶面积使得光捕获能力较强,采取快速生长的策略以达到生存、繁殖的目的。以上不同叶属性对土壤可利用性氮、磷响应的种间差异性说明不同植物对环境的适应特征是不同的。

表型可塑性高的植物通过调整形态、生理特征以增强对环境资源的获取能力,促使植物以“扬长避短”的方式向有利的方向发展。不同土壤磷条件下,禾本科植物叶片碳含量可塑性最高,说明土壤磷含量变化对禾本科植物叶片碳含量的影响更大 (Jiang *et al.* 2012)。不同土壤氮条件下,莎草科的叶片碳含量可塑性较高,是因为在自然状况下莎草科对氮素的吸收主要通过和外生菌根共生,直接获取土壤中的有机物中的氮,但同时需要和外生菌根共享光合碳 (石国玺等, 2017),因此叶片碳含量对氮响应的可塑性指数高于对磷的响应值,说明氮比磷更能影响莎草科植物的生长 (全国明等, 2014)。这种禾本科植物和莎草科植物叶片碳含量对土壤氮、磷的不同可塑性响应可能是自然状态下它们能够稳定共存的机制之一。龙胆科植物的比叶面积可塑性最高,这种较强的形态结构调节能力可能是高

寒草甸龙胆科植物能广泛分布的原因之一。

比叶面积与叶片碳含量相关分析表明两者没有明显的相关性,这与韦兰英等 (2008) 对黄土高原不同退耕年限的坡地植物的研究结果不一致,他们的结果显示,比叶面积与叶片碳含量呈负相关关系。可能原因是青藏高原高寒环境使比叶面积较小的植物更能在较短的时间内发育成熟,生长季的缩短导致叶片碳含量降低 (阳敏, 2009),但同时高寒地区的植物生长季短,促使环境选择比叶面积较大的物种以提高碳同化速率 (Geng *et al.* 2014)。因此,不同植物适应策略的差异可能致使高寒草甸植物的比叶面积和叶片碳含量相关性不显著。二是不同植物间叶片碳含量变化不仅表现在比叶面积的变化,可能还与其他生理作用的参与有关。但比叶面积可塑性与叶片碳含量可塑性有明显的正相关关系,说明比叶面积和叶片碳含量对养分环境变化的调节适应能力相对一致。

叶片碳含量、比叶面积与植物系统发育之间的关系显示,所有被测植物的叶片碳含量和比叶面积均无系统发育信号,说明高寒草甸的叶片碳含量和比叶面积在植物系统进化的过程中并不保守,这一结果不支持生态位保守理论的预测,即亲缘关系较近的植物种内其叶片内的碳含量和比叶面积也相似。该结果与曹科等 (2013)、Cornwell 等 (2009)、Ackerly 等 (1999) 对植物系统发育与功能性状关系的研究结果不一致,他们在比叶面积中检测到显著的系统发育信号,认为比叶面积具有进化的保守性,受系统发育历史的影响显著。本研究结果也与许格希等 (2017) 认为的叶碳含量等植物功能性状与物种的谱系联系紧密等研究结果不同。造成上述差异的原因可能是因为物种、空间尺度、土壤养分条件、取样时间以及样本量等的差异引起的。一方面,其研究对象多是木本植物,而木本植物经历更强的定向选择因而比草本植物具有更强的系统发育保守性。另一方面,虽然环境过滤可能促使亲缘关系较近的物种共存,但在局域尺度,生物竞争作用却使亲缘关系较远的物种共存在一起,则此时这些物种功能性状应该表现出趋同适应 (房帅等, 2014);同时,环境异质性的影响可能导致亲缘关系近的物种的一些功能性状趋异分化 (Blomberg *et al.* 2003)。本研究不同施肥条件下可能存在着不同的性状适应性分化。最后,本研究采用单一的采样时间,此时不同植物种在生育期上有差异,这也是引起与上述研究结

果不一致的又一可能原因。因此,进一步研究需要在考虑调查更多物种及其亲缘关系的同时,也应考虑到采样的时空尺度对植物系统发育与叶片碳含量和比叶面积间关系的影响(石国玺等 2017)。

本研究表明 相对于物种的进化背景,青藏高原高寒草甸生态系统植物叶片碳含量、比叶面积及其可塑性受环境变化的影响更大。该结果有助于对全球变化背景下青藏高原高寒草甸碳循环过程的理解,也可为退化高寒草甸的恢复和管理提供科学依据。

参考文献

- 宾振钧,张仁懿,张文鹏,等. 2015. 氮磷硅添加对青藏高原高寒草甸垂穗披碱草叶片碳氮磷的影响. *生态学报*, **35** (14): 4699-4706.
- 曹科,饶米德,余建中,等. 2013. 古田山木本植物功能性状的系统发育信号及其对群落结构的影响. *生物多样性*, **21**(5): 564-571.
- 房帅,原作强,蔺菲,等. 2014. 长白山阔叶红松林木本植物系统发育与功能性状结构. *科学通报*, **59**(24): 2342-2348.
- 高伟. 2010. 退化草地生态系统碳-氮变化规律及氮添加的生态效应研究(硕士学位论文). 呼和浩特: 内蒙古大学.
- 全国明,谢俊芳,章家恩,等. 2014. 氮、磷养分对飞机草营养器官表型可塑性的影响. *生态学杂志*, **33**(10): 2625-2632.
- 石国玺,蒋胜竞,罗佳佳,等. 2017. 高寒草甸植物系统发育与AM真菌侵染的关系. *生态学报*, **37**(11): 3628-3635.
- 韦兰英,上官周平. 2008. 黄土高原不同退耕年限坡地植物比叶面积与养分含量的关系. *生态学报*, **28**(6): 2526-2535.
- 王姝,周道玮. 2017. 植物表型可塑性研究进展. *生态学报*, **37**(24): 1-9.
- 徐朝斌,钟全林,程栋梁,等. 2015. 基于地理种源的刨花楠苗木比叶面积与叶片化学计量学关系. *生态学报*, **35**(19): 6507-6515.
- 许格希,史作民,刘顺,等. 2017. 尖峰岭热带山地雨林林冠层乔木某些功能性状的系统发育信号、关联性及其演化模式. *生态学报*, **37**(17): 1-13.
- 阳敏. 2009. 青藏高原东部植物种子大小和比叶面积变异的研究(硕士学位论文). 兰州: 兰州大学.
- 杨晓霞,任飞,周华坤,等. 2014. 青藏高原高寒草甸植物群落生物量对氮、磷添加的响应. *植物生态学报*, **38**(2): 159-166.
- 周华坤,韩发,周立,等. 2006. 高寒草甸退化对短穗兔耳草克隆生长特征的影响. *生态学杂志*, **25**(8): 873-879.
- 郑帷婕,包维楷,辜彬,等. 2007. 陆生高等植物碳含量及其特点. *生态学杂志*, **26**(3): 307-313.
- Ackerly DD, Reich PB. 1999. Convergence and correlations among leaf size and function in seed plants: A comparative test using independent contrasts. *American Journal of Botany*, **86**: 1272-1281.
- Ackerly DD. 2004. Adaptation, niche conservatism, and convergence: Comparative studies of leaf evolution in the California Chaparral. *The American Naturalist*, **163**: 654-671.
- Blomberg SP, Garland JT, Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*, **57**: 717-745.
- Boerner REJ. 1984. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. *Journal of Applied Ecology*, **21**: 1029-1040.
- Bradshaw AD. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, **13**: 115-155.
- Cornwell WK, Ackerly DD. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, **79**: 109-126.
- Felsenstein J. 1985. Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*, **125**: 1-15.
- Geng Y, Wang L, Jin D, et al. 2014. Alpine climate alters the relationships between leaf and root morphological traits but not chemical traits. *Oecologia*, **175**: 445-455.
- Gower ST, Kucharik CJ, Norman JM. 1999. Direct and indirect estimation of leaf area index, f_{APAR} , and net primary production of terrestrial ecosystems. *Remote Sensing of Environment*, **70**: 29-51.
- Hoffmann WA, Franco AC, Moreira MZ, et al. 2005. Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees. *Functional Ecology*, **19**: 932-940.
- Jiang CM, Yu GR, Li YN, et al. 2012. Nutrient resorption of coexistence species in alpine meadow of the Qinghai-Tibetan Plateau explains plant adaptation to nutrient-poor environment. *Ecological Engineering*, **44**: 1-9.
- Meziane M, Shipley B. 1999. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species effects of irradiance and nutrient availability. *Plant, Cell and Environment*, **22**: 447-459.
- Pierce LL, Running SW, Walker J. 1994. Regional-scale relationships of leaf area index to specific leaf area and leaf nitrogen content. *Ecological Applications*, **4**: 313-321.
- Pigliucci M. 2001. Phenotypic Plasticity: Beyond Nature and Nurture. Baltimore: The Johns Hopkins University Press.
- Prinzing A. 2001. The niche of higher plants: Evidence for phylogenetic conservatism. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B: Biological Sciences*, **268**: 2383-2389.
- Schlichting CD, Levin DA. 1986. Phenotypic plasticity: An evolving plant character. *Biological Journal of the Linnean Society*, **29**: 37-47.
- Schlichting CD, Pigliucci M. 1998. Phenotypic evolution: A reaction norm perspective. Sunderland, Massachusetts, USA: Sinauer Associates.

- Sterck FJ, Poorter L, Schieving F. 2006. Leaf traits determine the growth-survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist*, **167**: 758-765.
- Stock WD, Verboom GA. 2012. Phylogenetic ecology of foliar N and P concentrations and N : P ratios across Mediterranean-type ecosystems. *Global Ecology and Biogeography*, **21**: 1147-1156.
- Sultan SE. 2005. An emerging focus on plant ecological development. *New Phytologist*, **166**: 1-5.
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, et al. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**: 475-505.
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, et al. 2010. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecology Letters*, **13**: 1310-1324.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, **143**: 155-162.
- Wright IJ, Reich PB, Cornelissen JHC, et al. 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, **14**: 411-421.
- Wright IJ, Westoby M, Reich PB. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. *Journal of Ecology*, **90**: 534-543.
- Zhang SB, Slik JWF, Zhang JL, et al. 2011. Spatial patterns of wood traits in China are controlled by phylogeny and the environment. *Global Ecology and Biogeography*, **20**: 241-250.
-
- 作者简介 郭美玲,女,1992年生,硕士研究生,主要从事草地生态学研究。E-mail: guomeiling15@mailsucas.ac.cn
责任编辑 魏中青
-