性状关联跨尺度推演: 高寒草甸植物种内及种间性状的协同与权衡

陈馨悦¹, 张世挺^{2,3}, 牛克昌^{1*}

1. 南京大学生命科学学院, 南京 210023;

2. 兰州大学生命科学学院, 兰州 730000;

3. 甘南草原生态系统国家野外科学观测研究站, 甘南 740000

* 联系人, E-mail: kechangniu@nju.edu.cn

2021-10-05 收稿, 2021-12-11 修回, 2021-12-13 接受, 2021-12-14 网络版发表

国家自然科学基金(32171519, 31870402)资助

摘要 功能性状及其关联可以反映有机体响应环境的生态对策, 是探究各生态层次生物与环境相互作用的关键。大量的研究报道了区域至全球尺度上植物种间性状的协同或权衡。基于此, 研究者试图推演环境变化下种群、群落至植被的功能结构动态。然而, 各生态层次性状关联的主导机理不尽相同。性状关系跨尺度推演的核心在于局域群落种内及种间的性状关联, 而相关研究极其缺乏。整合性状关联的机理与群落构建理论, 我们推测, 与大尺度下生态位特化主导物种性状关联类似, 局域群落中多物种共存且生态位分化明显时, 种间也应有显著的性状协同与权衡; 功能平衡和结构优化主导性状关联时, 种内与种间存在一致的协同或权衡关系, 可推演至群落水平。以环境差异较小而多物种共存的青藏高原高寒草甸植物群落为例, 检验了这些推测。结果表明, 在生态位分化明显的高寒草甸, 局域群落物种间叶片氮磷含量与比叶面积协同变化(与叶片干物质含量权衡), 但大多数种内这两类性状的关联并不显著。无论是种间还是大多数种内, 功能平衡下叶片氮磷含量协同变化, 结构优化使比叶面积与叶干物质含量呈权衡关系。性状的协同与权衡关系在多性状分析中更加明显。这些结果支持了以上预测, 为性状关联的跨尺度推演提供了理论基础和实验依据。

关键词 群落构建, 生物多样性, 功能性状, 叶片经济学谱, 青藏高原

生物以生理生态性状及行为与所处环境相互作用, 不同物种间性状的差异反映了遗传制约下物种对长期历史环境的特异性适应^[1,2], 物种水平的性状间关联指示了物种生态位特化对性状演化的影响^[3,4]。在环境异质的区域至全球尺度, 大量研究发现, 植物种间性状紧密协同(coordination, 正相关)或权衡(trade-off, 负相关)变化, 构成与生态对策相关的少数几个形态-功能主轴^[5,6], 如叶片经济学谱^[7]。近年来, 越来越多的研究试图以此类大尺度种间性状的关联解释与推演植物种

群、群落和生态系统功能结构对环境变化的响应^[8,9], 发展基于功能性状的新一代植被动态模型^[10,11]。然而, 各生态层次的性状关联模式和机理可能不尽相同, 使得功能性状结构的跨尺度推演面临严峻挑战^[4]。例如, 很少有研究证实自然群落中普遍存在类似于物种水平的种内性状协同与权衡关系^[4,12]; 也很少有研究报道环境异质性较小的局域内存在类似于大尺度的种间性状关联^[13,14]。因此, 揭示各生态水平的性状关联模式、解析其中机理、探讨性状结构跨尺度推演, 就成为当前

引用格式: 陈馨悦, 张世挺, 牛克昌. 性状关联跨尺度推演: 高寒草甸植物种内及种间性状的协同与权衡. 科学通报, 2022, 67: 986–996

Chen X Y, Zhang S T, Niu K C. Scaling-up trait covariation: Coordination and trade-offs within and among plant species in alpine meadow communities (in Chinese). Chin Sci Bull, 2022, 67: 986–996, doi: [10.1360/TB-2021-1038](https://doi.org/10.1360/TB-2021-1038)

功能生态学研究的一个重要主题^[4,15]。

从机理上来说,种内性状变异反映了同种不同个体或种群在响应和适应所处环境的生态对策差异,性状间的关联指示了性状结构或功能上的生理生态关系^[12,16,17]。因此,物种水平的性状协同与权衡也常被解释为植物个体在资源分配时必然存在权衡^[18,19],使其结构优化或功能平衡^[20,21],形成不同物种沿资源攫取性(低投入-快回报)至资源利用保守性(高投入-缓回报)轴的分布^[5,6]。更进一步,从个体、种群至物种及群落各生态水平,性状间的权衡和协同都应有一致的模式与机理,即不仅种内与种间类似,而且局域与区域也应一致^[16]。但是,演化生物学的理论和实验表明,个体水平大多数的资源分配等内在权衡可被生物以形态可塑性或行为调节所弱化,使得自然群落中显著的种内性状权衡并不常见^[4,22],能否用种内资源权衡解释种间性状关联值得商榷。此外,群落优势种和常见种的生态对策趋于类似,使得局域尺度上较难发现显著的种间性状协同与权衡关系^[13,14,23]。因此,越来越多的研究认为,大尺度的种间性状关联主要源自不同物种对所处环境的特异性适应,即生态位特化导致的表现模式,可能并无种内机理^[4,15]。简而言之,如果性状的协同与权衡源自个体内在的结构优化或功能平衡,各生态层次的性状关联模式也应一致^[20,21,24];而大尺度上物种生态位特化所致的种间性状协同和权衡模式,难以解释和推演小尺度的种内与种间性状关联^[4,12,25]。当前研究的重点应在于,探讨环境异质性较低的局域水平,群落种内及种间是否存在与大尺度一致的性状协同与权衡模式;并结合机理推断哪些性状间的关联可以从个体和种群推演至物种及群落,哪些性状关联模式不可用以指示环境变化下局域植物性状结构动态^[26]。为此,本文通过理论分析和青藏高原高寒草甸的实验验证,讨论局域群落种内及种间的性状关联及其机理,为功能性状结构动态的跨尺度推演提供依据。

1 理论分析

如上所述,各生态层次性状关联的机理可能不尽相同,性状结构动态跨尺度推演的重点在于分析局域群落种内及种间的性状协同与权衡。根据群落构建理论,在局域环境选择影响下,少数优势种与常见种的生态对策趋于相似,生态位与局域环境较为匹配;受竞争排斥、干扰和随机作用等影响,次优势种和少见种的生态对策与优势种明显有别,导致种间生态位分化和

群落多物种共存^[27,28]。因此,在物种丰富度较高、生态位分化明显的局域群落中,当我们调查所有物种的性状时,理应观测到与大尺度类似的种间性状协同与权衡模式。考虑到群落中各物种受相似的生物和非生物环境影响,我们假定各物种性状主要受定向选择(directional selection)或稳定选择(stabilizing selection)影响,种内的性状关联模式应类似,即各物种性状一致地协同、不相关或权衡。理论上,群落种内及种间性状关联有9类可能的情景,如图1所示。进一步分析各情景中的机理及意义,我们推测,在自然群落中,种内与种间性状关联模式一致的情况可能很普遍,种内不相关、种间有关联的情况也应常见,但二者相反的情况应很少见。

具体而言,(1)如果资源分配权衡下结构优化或功能平衡主导个体性状关联,各物种虽性状不同但内在机理相同,种内与种间应有一致的性状协同(图1(a))或权衡(图1(i))关系。例如,化学元素利用偶联影响下,无论是种内还是种间,氮磷含量应该协同变化^[16];物理结构权衡下,叶片形成中难以同时增大叶面积和厚度,可能导致比叶面积与叶干物质含量在种内与种间都有权衡关系^[18,19]。(2)如果结构优化或功能平衡主导种内性状关联,但种间生态对策很相似时,种间无法形成明显的协同(图1(b))或权衡(图1(h))^[14,29];反之,种内性状可能并无关联,但种间生态位分化明显,也可形成显著的种间性状协同(图1(d))或权衡(图1(f))^[4,23]。例如,资源攫取型物种通常比叶面积和叶片养分含量均较高,但这种种间的协同关系在种内可能并不常见,也无必然性^[17]。(3)如果种内个体性状间完全独立演化而无关,并且种间性状差异也与生态位分化无关时,可表现为种内及种间性状间都无相关性(图1(e)),如植株高度所指示的生态轴与叶片经济学谱主轴并不相关^[6]。(4)我们没有充分的依据推断性状关联会在种内与种间截然相反,表现出种内协同而种间权衡(图1(c))或种内权衡而种间协同(图1(g))^[3,16]。当然,如果各物种功能性状对群落环境的适应方向完全因种而异、没有较为一致的趋势,即性状分裂选择(disruptive selection),那么种内性状关联就会有多种情况,也就难以预测群落种内及种间模式,从个体性状推演至群落及植被动态将极其困难^[15,25]。

以青藏高原高寒草甸为例,我们通过实验调查检验以上推论。青藏高原高寒草甸独特的生物地理环境为我们提供了理想的天然实验室。首先,草甸植物群落

图 1 (网络版彩色)群落种内及种间性状的协同(正相关)与权衡(负相关)示意图. 群落种内及种间性状关联的可能模式有: 种内正相关, 包括种间也正相关(a)、不相关(b)或负相关(c); 种内无相关, 包括种间正相关(d)、也不相关(e)或负相关(f); 种内负相关, 包括种间正相关(g)、不相关(h)或也负相关(i). 虚线和实线分别代表种内和种间性状间的关系, 点为物种水平的性状

Figure 1 (Color online) A diagram illustrating coordination (positive correlation) and trade-off (negative correlation) of two traits within and among species in a local community. Possible modes of two trait correlation within and between species the community: Positively within species accompanied by positively (a), non-significantly (b) or negatively (c) between species; non-significantly within species but positively (d), non-significantly (e) or negatively between species; and negatively within species but positively (g), non-significantly (h) or negatively too between species. Dashed and solid lines indicate trait relationships within and among species respectively and the dots indicate the trait values of component species within the community

中物种多样性很高(α 多样性极高, 每 0.25 m^2 有30~40个物种), 而局域环境异质性较小(β 多样性较低), 为我们进行局域尺度种内及种间比较提供了保障. 其次, 植物群落优势种(嵩草)和常见种(禾草)性状类似, 但莎草、禾草与杂类草、豆科各功能群的生态对策不同, 群落种间生态位分化明显^[30], 形成显著的种间性状差异^[31]. 不同生境中, 同物种各种群间的性状差异也很明显, 种内变异较大^[32]. 此外, 该地区高寒草甸植物性状变化主要受控于传统放牧下的自然演化, 可反映自然群落中种内及种间性状的关联模式^[33], 以探讨植物在响应非生物环境筛选、竞争及放牧下的不同生活史对策^[34]. 简而言之, 有别于已有研究集中于验证和比较环境异质性较大的区域至全球尺度种间性状的关联模式, 本研究聚焦于环境异质性较小的局域小尺度, 检验种内的性状关联是否与种间的模式一致、种间的性状关联是否与大尺度的模式一致, 以探讨从个体至物种和群落水平的性状协同及权衡关系, 为跨尺度推演性状结

构动态、发展基于性状的植被模型提供基础.

2 实验材料与方法

2.1 实验地概况

本研究在位于甘肃省甘南藏族自治州玛曲县境内的兰州大学高寒草甸与湿地生态系统定位研究站进行. 该站地处青藏高原东部($101^{\circ}52'E$, $33^{\circ}39'N$), 海拔在3450~3850 m之间, 年降水量为450~780 mm, 年平均气温为 $1.2^{\circ}C$ 左右, 最冷月(1月)平均气温为 $-10^{\circ}C$, 最热月(7月)平均气温为 $11^{\circ}C$. 植物生长季主要在6~9月, 植被为高寒草甸, 群落优势种为莎草科的线叶嵩草(*Kobresia capillifolia*), 次优势物种为禾本科的垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、波伐早熟禾(*Poa poophagorum*)及针茅(*Stipa capillata*)等. 常见种有豆科的多枝黄耆(*Astragalus polycladus*)及高山豆(*Tibetia himalaica*), 以及并头黄芩(*Scutellaria scordifolia*)、莓叶委陵菜(*Potentilla*

fragarioide)、小花草玉梅(*Anemone rivularis* var. *floreminore*)等杂类草。

2.2 实验设计

2016年7月,我们在该定位研究站附近选择了3个植被类型相似的研究点,在每个研究点选择了4个生境(山顶、阳坡、阴坡和沟底平地),在每个生境内随机选取3个轻度放牧干扰下的群落(1 m×1 m的样方,样方间距为5~18 m),共36个群落样方^[35]。在每个群落样方中,我们测定各物种种群水平的主要化学计量及形态性状,具体包括叶片氮含量(leaf nitrogen content, LNC, mg g⁻¹)、叶片磷含量(leaf phosphorus content, LPC, mg g⁻¹)、比叶面积(specific leaf area, SLA, cm² g⁻¹)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC, %)以及成熟植株高度(plant height, cm)。其中,各个样方内每个物种随机选取5株个体(无性系株),测量比叶面积、叶干物质含量及植株高度,而后取均值作为种群水平的叶片形态和个体大小性状;与此同时,每个样方中各物种分别采集6~10株植株的叶片,混匀后分为3个样本,测量叶片氮含量(leaf nitrogen content, LNC, mg g⁻¹)和叶片磷含量(leaf phosphorus content, LPC, mg g⁻¹),取均值作为该物种种群水平的叶片化学计量学性状。这些性状测量方法均参照植物功能性状测量手册^[36]。因青藏高原高寒草甸植物多为多年生簇生草本植物,测量植株高度时选择自然茎干高度最高的成熟个体,详见文献^[33]。在所有36个群落样方中,共测得638个种群(属于72个物种)的主要功能性状,按功能群(plant functional groups)划分,这些物种及种群中,多度占优势的莎草(*Cyperaceae*)物种有5个,次优势种禾草(*Gramineae*)有6个,常见豆科(*Legume*)物种有4个,常见和少见的杂类草(*forb*)物种有57种。

2.3 数据处理与分析

在本数据分析中,选择了种群数量(即出现的样方数)10的29个物种(隶属于10科24属,有477个种群)来探讨局域水平群落种内(种群水平)及种间的性状关系。我们采用各物种所有种群性状的均值来计算物种水平的性状,而各种群性状为各群落样方中取样个体性状的均值。由于取样较多,无论是种群水平还是物种水平,性状均服从正态分布(图S1),使得种间及种内的性状两两关系检验中,普通最小二乘法回归(Pearson相关系数)与主轴回归分析(standardized major axis regression,

SMA)^[37]的结果基本一致。为与叶片经济学谱等区域至全球大尺度的相关研究比较,这里仅呈现SMA检验结果。需要说明的是,由于篇幅有限,在性状两两关系的呈现中我们省略了一些信息相似的结果:无论是种内还是种间,叶片氮磷含量有很强的关联,它们与其他性状的相关关系具有一致性,因此在叶片化学计量性状与形态性状关联的结果中,仅呈现了叶片磷含量与比叶面积的关系,而省略了叶片氮含量与叶片形态关系。因植株高度与叶片性状的相关性普遍较弱,我们仅呈现了高度与比叶面积的关系。在多性状分析中,这些省略的性状关系依然得以完整呈现。

为探讨多维度的性状关联,依据各性状数据分布的正态性和性状之间可能的线性关系,与以往的研究类似,我们用主成分分析(principal components analysis, PCA)进一步检验了种内及种间多性状整体的协同与权衡关系。需要说明的是,多性状关系的PCA检验中,性状间的相关性分析基于Pearson相关。为探讨性状关联在功能群之间的差异,我们利用Wilks' lambda检验分析了4个功能群之间种内及种间性状关系的异同。主轴回归用R包“lmodel2”^[38], PCA用R包“vegan”^[39], Wilks' lambda检验用R包“rrcov”^[40]。所有数据处理与分析均在R Studio(2020, v. 1. 3. 1073)中进行。

3 实验结果

3.1 种间及种内性状的协同与权衡

总体上,无论是种间还是在大多数物种内,叶片的化学计量性状(氮磷含量)协同变化、而形态性状(SLA与LDMC)间有显著的权衡关系。在物种水平,叶片氮磷含量与叶片SLA显著协同变化(与LDMC权衡),但这种叶片化学计量性状与形态性状之间的关联只在少数物种内显著。无论是植物种间还是在大多数种内,叶片性状与株高之间都没有显著相关性。由于功能群内物种之间的明显差异,性状的关联在功能群之间的差异并不显著(表S1)。

具体而言,在物种水平,叶片氮含量与叶片磷含量有极显著的正相关关系($R^2=0.591$, $P<0.001$)。在种群水平,这两种性状在22个物种内显著正相关($P<0.05$),3个物种内接近显著正相关($P<0.1$),没有任何物种内呈现显著负相关关系(图2(a),表S2)。种间叶片干物质含量差异较小,使得物种水平LDMC与SLA的负相关仅边缘显著;但大多数物种内LDMC与SLA有显著负相关

关系,也在2个物种内有正相关关系(图2(b),表S2)。虽然叶片化学计量性状与形态性状在种间有显著关联,但在大多数物种内这两类性状并无显著关系:(1)群落种间叶片SLA与叶片氮($R^2=0.179$, $P<0.05$)、磷含量

($R^2=0.293$, $P<0.01$,图2(c))都呈显著正相关;但这种关系只在少数物种内显著(图2(c),表S1);(2)物种间LDMC与叶片氮($R^2=0.250$, $P<0.01$)、磷含量($R^2=0.366$, $P<0.01$)都呈显著负相关,但在大多数物种内这种关系

图 2 青藏高原高寒草甸植物群落种内及种间(镶嵌图)主要功能性状间的协同与权衡(标准主轴回归)。(a) 叶片氮磷含量协同(正相关,蓝色线)变化。(b) 比叶面积与叶干物质含量存在权衡(负相关,红色线)关系。(c) 比叶面积与叶片磷含量正相关。(d) 植株高度与比叶面积不相关。种内水平,每个点表示一个种群,彩色点表示种内性状关系显著,灰色表示不显著,点的形状差异表示功能群不同;物种水平(镶嵌图),每个点表示一个物种。实线和虚线分别表示显著($P<0.05$)和边缘显著($P<0.1$)相关性。饼图表示种内性状显著协同(蓝色)或权衡(红色)的物种占总物种的比例

Figure 2 Coordination and trade-off of key functional traits within and among (inserted subgraph) species in Tibetan alpine meadow plant communities examined by standardized major axis regression. (a) Coordination (positive correlation, in blue) between leaf nitrogen content and leaf phosphorus content. (b) Trade-off (negative correlation, in red) between specific leaf area and leaf dry matter content. (c) Positive correlation between specific leaf area and leaf phosphorus content. (d) Non-significant correlation between plant height and specific leaf area. Within species, each point indicates trait value of a population. Colored points indicate significant correlation between traits, grey for non-significant correlation; difference in point shapes distinguish different functional groups. In the inserted subgraph, each point indicates a trait value of a species. The solid and dashed lines indicate significant ($P<0.05$) and marginally significant ($P<0.1$) correlation, respectively. The pie chart shows the proportion of species with a significant trait-correlation (blue for coordination and red for trade-off) within species

都不显著。无论在种间还是大多数物种内,植株高度与SLA(图2(d))等叶片性状都无显著相关关系。

3.2 种间及种内多性状的协同与权衡

无论是种内还是种间,多性状间的协同与权衡关系比两两性状间的关联更加清晰:叶片氮磷含量与SLA协同变化,它们与LDMC存在显著权衡关系,主导多性状关系的主轴(PCA轴1)——快速生长的资源攫取型物种与种群具有较高的叶片氮磷含量和SLA,较低的LDMC;而慢速生长的资源利用保守型物种与种群具有较低的叶片氮磷含量和SLA,较高的LDMC。在种群和物种水平,PCA轴1对多性状变量变异的解释程度分别为56.3%和43.1%;PCA轴2由植株高度变异主导,其对物种和种群水平的多性状变量变异解释程度分别为22.4%和22.8%(图3,表S3)。

在多性状协同与权衡关系中,杂类草和豆科植物显著区别于禾草与莎草植物($P<0.001$),前二者接近快速生长的资源攫取型植物(高SLA及氮磷含量),后二者接近慢速生长的资源利用保守型植物(高LDMC)。虽然杂类草的种群远多于其他功能群的种群,但在多性状

关系中,杂类草种群间的差异小于禾草类、莎草类种群间的差异;杂类草与豆科种群无显著差异,禾草与莎草类种群差异趋于相似。在物种水平4种功能群之间的差异更加明显(图3,表S4)。

4 讨论

如前所言,从个体到物种和群落各生态层次,功能性状之间的协同和权衡关系可能模式不尽相同,机理各异。检验局域群落中这些模式并深究其形成的机理不仅有助于理解各生态水平生物与环境之间的关系,也是实现性状结构跨尺度推演^[4]、构建新一代植被模型的基础^[11]。虽然大量的研究报道了环境异质性较大的区域至全球尺度物种水平植物功能性状之间的协同与权衡关系,但由于缺乏理论支撑(如少有理论推演从个体至群落水平的性状关联)和实验佐证(如现有研究常调查局域群落优势种和常见种,或只关注少数广布种的种内性状关联),我们并不清楚环境异质性较小的局域群落中是否也存在如大尺度的种间性状协同和权衡,更不了解种内是否也存在类似种间的性状关联。结合群落构建理论,本文理论分析了局域群落种间及种

图3 青藏高原高寒草甸植物群落种内及种间(镶嵌图)多性状的协同与权衡(主成分分析)。(a)种内(种群)及种间水平多性状关系;(b)种间水平多性状关系。椭圆代表各功能群物种或种群多性状的68%置信椭圆

Figure 3 Coordination and trade-off of multiple traits within and among (inserted subgraphs) species in Tibetan alpine meadow plant communities examined by principal component analyses. (a) Multiple correlations within and among species; (b) multiple correlations among species. Ellipses bound the 68% confidence interval for the multivariate species or population trait in each functional group

内性状关联的可能模式及其机理,并在青藏高原高寒草甸进行了实验验证.结果显示:(1)在相似的生物和非生物环境选择影响下,群落内各物种的性状关联模式趋于一致,为分析不同物种的性状关联、探讨群落的功能结构动态提供了支持;(2)与区域及全球植物形态-功能轴(如叶片经济学谱)类似,环境异质性较小的局域群落中种间也存在显著的性状协同和权衡关系,支持以大尺度性状关联模式探讨局域群落性状结构变化;(3)无论是两两性状关系还是多性状关联,种间关系与大部分种内模式一致,虽然二者形成机理不尽相同,这种模式上的一致性支持性状结构的跨尺度推演.同时,我们的研究也表明,一些性状间的关联可以从个体推演至群落和植被,而另一些性状间的关联则需谨慎推演和进一步探究.

与区域和全球尺度植物形态-功能轴一致,我们的结果表明,在局域群落中,无论是种间还是大多数物种内,叶片氮含量与磷含量紧密协同变化.这一结果与植物生态化学计量学理论预测相符:植物在生长过程中为了使功能平衡,氮磷含量必然偶联,形成较稳定的氮磷比^[41,42],受相同遗传信息调控,种内个体水平的化学计量协同变化可反映至种群之间化学计量性状的协同关系^[16].尽管大量实验和调查研究也报道过类似的种内化学计量性状协同关系,但前人的调查主要集中于少数物种不同种群间的性状协同,所调查的种群跨区域分布无法区分性状间的协同主要受控于环境差异还是生物内在功能平衡^[4].我们在环境异质性较低的局域群落中也发现,大部分物种内都存在显著的氮磷含量协同变化,说明化学计量性状的协同关系可能受环境变化影响较小,而主要受控于生物内在的功能平衡.更进一步,在较稳定的种内氮磷含量协同变化下,不同物种在长期的演化中形成种特异性的化学计量性状,近年来被称为物种水平的生态化学计量学生态位(stoichiometric niche)^[43].这解释了当我们调查群落内所有的物种时,种间依然有显著的叶片氮磷含量协同变化关系;而仅调查优势物种时,难以发现显著的种间协同关系.例如:高寒草甸莎草和禾草物种的氮磷含量与局域环境匹配^[31],集中于群落水平性状值^[44],当我们仅调查这些禾草和莎草物种时,由于性状种间差异较小,难以发现显著的协同关系.

与此化学计量性状协同类似,在青藏高原高寒草甸等环境资源并不充分的生境中,短生长季内植物所固定的碳水化合物等必然有限,叶片在生长发育过程

中可能难以同时增加叶面积和厚度,整体叶片结构的优化使得叶片形成中增加面积与厚度间存在权衡^[16,19,24],大多数物种内呈现出显著的比叶面积与叶片干物质含量权衡关系.由于不同物种的光合速率、生物量积累和利用方式等不同,在长期的演化中这种结构优化介导的叶片形态性状权衡就有所差异^[18,19,24],使得在群落种间也能发现显著的比叶面积与叶片干物质含量的权衡关系.值得一提的是,已有大量的研究表明,比叶面积较大的杂草等物种资源获取能力更强,而叶片干物质含量较高的禾草等物种不但资源利用及竞争能力较强,而且抗干扰等忍耐能力也较强^[45].在放牧干扰和环境波动较大的青藏高原高寒草甸,资源竞争能力和忍耐能力强的少数莎草和禾草物种成为优势种^[34],而物种数量更多的少见种叶片干物质含量较低,性状与环境关联较弱,种群波动更多受随机过程影响^[31],使得局域群落中物种水平的叶片干物质含量与比叶面积权衡关系较弱.但是,个体数量更多的少数优势种主导群落水平性状,优势种的种群间差异明显时,群落水平的比叶面积与叶片干物质含量的权衡关系依然较强^[32,46].与此相应,如果不同优势种主导不同群落性状,且优势种间有显著权衡时,群落水平性状权衡也就明显.总之,在同类内因主导下,功能平衡介导的叶片化学计量性状协同关系以及结构优化介导的叶片形态性状权衡关系都可以从种内、种间至局域群落水平推演.在局域群落中,前人的研究没有发现明显的种内协同和权衡关系,可能与仅聚焦于性状变幅较小的少数优势种和常见种有关^[13,47].

类似于全球及青藏高原等区域水平的叶片经济学谱^[7,48],我们的结果也显示,局域群落中种间叶片形态性状与氮磷化学计量性状有显著关系.在土壤可利用性磷限制的青藏高原高寒草甸^[31],物种水平叶片磷含量与比叶面积的协同更加明显,说明叶片磷含量高的物种可能具有更快的生长速率和更强的资源攫取能力,但竞争等能力较弱^[31].值得深究的是,许多研究报道了物种水平化学计量性状与叶片形态性状的关联,但很少有研究发现,各物种内也存在类似的模式.本研究也仅在少数禾草物种内发现,叶片氮磷含量与形态性状显著相关,而大部分杂草种内并无显著相关关系.据我们所知,也没有坚实的理论预测从个体至种群与物种水平必然存在化学计量性状和形态性状的协同或权衡.近年来,一些学者甚至认为,物种水平叶片化学计量性状与形态性状间常见的协同或权衡关系并无种内机理,

而是长期演化下物种生态位特化所介导的表现模式^[4,49]。这预示,我们在少数物种内发现的叶片化学计量性状与形态性状的协同或权衡关系也可能是由于这些物种分布较广,不同种群间的现实生态位有明显差异,形成类似于物种的特化生态位。例如,在本研究中少数广布种内叶片氮磷含量与比叶面积协同(如川藏蒲公英*Taraxacum macrocarpum*),可能是由于这些广布种在不同生境中的种群性状差异明显——在环境适宜的生境中叶片氮磷含量及比叶面积都较高、趋于资源攫取性,而在环境严酷的生境中叶片氮磷含量及比叶面积都较小、趋于资源利用保守性,较高个体可塑性和种群适应性使这些物种的种群广布于局域各群落中,形成类似物种水平的种群间生态对策分化。总而言之,我们不能从个体叶片氮磷含量推断出种群、物种至群落的叶片形态性状;即叶片经济学谱等种间化学计量与形态性状的关联可能也无种内机理,难以推断种群

的性状结构动态、推至群落及植被也需谨慎。此外,与区域至全球尺度叶经济学谱类似,我们在种间及绝大部分种内都没有发现植株高度与叶片性状间存在显著的协同或权衡关系,表明至少在高寒草地群落中,从个体至物种水平的植株高度可能是一个独立的生态轴。

最后,与大尺度模式类似,在局域群落中无论是种间还是种内,性状间的协同与权衡关系在多维性状分析中都比两两性状分析中更加明显。叶片氮磷含量及比叶面积协同变化,它们与叶干物质含量形成权衡关系,各功能群沿这一权衡轴分布,形成差异明显的生态对策。这一结果固然与分析方法有关(如多性状关系分析中考虑了多元性状协同变化的影响),但也符合演化生物学中经常提及的性状整合演化^[3,4],与我们之前报道的群落水平多性状整合协同与权衡一致^[32],支持从个体至生态系统多性状网络的推演^[50]。

参考文献

- Violle C, Navas M L, Vile D, et al. Let the concept of plant trait be functional! *Oikos*, 2007, 116: 882–892
- Liu X J, Ma K P. Plant functional traits—Concepts, applications and future directions (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2015, 45: 325–339 [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: 325–339]
- Schultz S T. Sexual dimorphism in gynodioecious *Sidalcea hirtipes* (Malvaceae). I. Seed, fruit, and ecophysiology. *Int J Plant Sci*, 2003, 164: 165–173
- Agrawal A A. A scale-dependent framework for trade-offs, syndromes, and specialization in organismal biology. *Ecology*, 2020, 101: e02924
- Diaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, et al. The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529: 167–171
- Westoby M, Falster D S, Moles A T, et al. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33: 125–159
- Wright I J, Reich P B, Westoby M, et al. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428: 821–827
- Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol*, 2002, 16: 545–556
- Funk J L, Larson J E, Ames G M, et al. Revisiting the Holy Grail: Using plant functional traits to understand ecological processes. *Biol Rev*, 2017, 92: 1156–1173
- Yang Y Z, Wang H, Zhu Q A, et al. Research progresses in improving dynamic global vegetation models (DGVMS) with plant functional traits (in Chinese). *Chin Sci Bull*, 2018, 63: 2599–2611 [杨延征, 王焱, 朱求安, 等. 植物功能性状对动态全球植被模型改进研究进展. *科学通报*, 2018, 63: 2599–2611]
- Scheiter S, Langan L, Higgins S I. Next-generation dynamic global vegetation models: Learning from community ecology. *New Phytol*, 2013, 198: 957–969
- Bolnick D I, Amarasekare P, Aratijo M S, et al. Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends Ecol Evol*, 2011, 26: 183–192
- Wright J P, Sutton-Grier A. Does the leaf economic spectrum hold within local species pools across varying environmental conditions? *Funct Ecol*, 2012, 26: 1390–1398
- Messier J, McGill B J, Enquist B J, et al. Trait variation and integration across scales: Is the leaf economic spectrum present at local scales? *Ecography*, 2017, 40: 685–687
- Fontana S, Rasmann S, de Bello F, et al. Reconciling trait based perspectives along a trait-integration continuum. *Ecology*, 2021, 102: e03472
- Reich P B, Cornelissen H. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto. *J Ecol*, 2014, 102: 275–301
- Anderegg L D L, Berner L T, Badgley G, et al. Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecol Lett*,

- 2018, 21: 734–744
- 18 Kikuzawa K. A cost-benefit analysis of leaf habit and leaf longevity of trees and their geographical pattern. *Am Nat*, 1991, 138: 1250–1263
- 19 Shipley B, Lechowicz M J, Wright I, et al. Fundamental trade-offs generating the worldwide leaf economics spectrum. *Ecology*, 2006, 87: 535–541
- 20 Sack L, Frole K. Leaf structural diversity is related to hydraulic capacity in tropical rain forest trees. *Ecology*, 2006, 87: 483–491
- 21 Li L, McCormack M L, Ma C, et al. Leaf economics and hydraulic traits are decoupled in five species-rich tropical-subtropical forests. *Ecol Lett*, 2015, 18: 899–906
- 22 Marks C O, Lechowicz M J. Alternative designs and the evolution of functional diversity. *Am Nat*, 2006, 167: 55–66
- 23 Funk J L, Cornwell W K. Leaf traits within communities: Context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 2013, 94: 1893–1897
- 24 Wright I J, Dong N, Maire V, et al. Global climatic drivers of leaf size. *Science*, 2017, 357: 917–921
- 25 Vellend M, Lajoie G, Bourret A, et al. Drawing ecological inferences from coincident patterns of population- and community-level biodiversity. *Mol Ecol*, 2014, 23: 2890–2901
- 26 Westerband A C, Funk J L, Barton K E. Intraspecific trait variation in plants: A renewed focus on its role in ecological processes. *Ann Bot*, 2021, 127: 397–410
- 27 Niu K C, Liu Y N, Shen Z H, et al. Community assembly: The relative importance of neutral theory and niche theory (in Chinese). *Biodivers Sci*, 2009, 17: 579–593 [牛克昌, 刘泽宁, 沈泽昊, 等. 群落构建的中性理论和生态位理论. 生物多样性, 2009, 17: 579–593]
- 28 Kraft N J B, Adler P B, Godoy O, et al. Community assembly, coexistence, and the environmental filtering metaphor. *Funct Ecol*, 2015, 29: 592–599
- 29 Liu C, Li Y, Zhang J, et al. Optimal community assembly related to leaf economic-hydraulic-anatomical traits. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 341
- 30 Niu K C, Messier J, He J S, et al. The effects of grazing on trait diversity and niche differentiation in Tibetan alpine meadows. *Ecosphere*, 2015, 6: Art150
- 31 Niu K, He J S, Lechowicz M J. Foliar phosphorus content predicts species relative abundance in P-limited Tibetan alpine meadows. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 2016, 22: 47–54
- 32 Niu K C, He J S, Lechowicz M J. Grazing-induced shifts in community functional composition and soil nutrient availability in Tibetan alpine meadows. *J Appl Ecol*, 2016, 53: 1554–1564
- 33 Niu K C, Zhang S T, Lechowicz M J. Harsh environmental regimes increase the functional significance of intraspecific variation in plant communities. *Funct Ecol*, 2020, 34: 1666–1677
- 34 Grime J P. *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties*. 2nd ed. New York: Wiley, 2001
- 35 Zhao X G, Zhang S T, Niu K C. Association of soil bacterial diversity with plant community functional attributes in alpine meadows (in Chinese). *Sci Sin Vitae*, 2020, 50: 70–80 [赵兴鸽, 张世挺, 牛克昌. 高寒草甸植物群落功能属性与土壤细菌多样性关系. 中国科学: 生命科学, 2020, 50: 70–80]
- 36 Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot*, 2013, 61: 167–234
- 37 Warton D I, Wright I J, Falster D S, et al. Bivariate line-fitting methods for allometry. *Biol Rev*, 2006, 81: 259–291
- 38 Legendre P. lmodel2: Model II Regression. R Package Version 1.7-3. 2018, <https://CRAN.R-project.org/package=lmodel2>
- 39 Oksanen J, Blanchet F G, Friendly M, et al. vegan: Community Ecology Package. R Package Version 2.5-7. 2018, <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- 40 Todorov V, Filzmoser P. An object-oriented framework for robust multivariate analysis. *J Stat Soft*, 2009, 32: 1–47
- 41 Elser J J, Acharya K, Kyle M, et al. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota. *Ecol Lett*, 2003, 6: 936–943
- 42 Güsewell S. N:P ratios in terrestrial plants: Variation and functional significance. *New Phytol*, 2004, 164: 243–266
- 43 Atkinson C L, van Ee B C, Pfeiffer J M. Evolutionary history drives aspects of stoichiometric niche variation and functional effects within a guild. *Ecology*, 2020, 101: e03100
- 44 Muscarella R, Uriarte M. Do community-weighted mean functional traits reflect optimal strategies? *Proc Biol Sci*, 2016, 283: 20152434
- 45 HilleRisLambers J, Adler P B, Harpole W S, et al. Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annu Rev Ecol Evol Syst*, 2012, 43: 227–248
- 46 Fajardo A, Siefert A. Intraspecific trait variation and the leaf economics spectrum across resource gradients and levels of organization. *Ecology*, 2018, 99: 1024–1030
- 47 Niinemets U. Is there a species spectrum within the world-wide leaf economics spectrum? Major variations in leaf functional traits in the Mediterranean sclerophyll *Quercus ilex*. *New Phytol*, 2015, 205: 79–96
- 48 He J S, Wang Z, Wang X, et al. A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytol*, 2006, 170: 835–848
- 49 Umaña M N, Zhang C, Cao M, et al. Commonness, rarity, and intraspecific variation in traits and performance in tropical tree seedlings. *Ecol Lett*,

2015, 18: 1329–1337

50 He N, Li Y, Liu C, et al. Plant trait networks: Improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends Ecol Evol*, 2020, 35: 908–918

补充材料

- 图S1 青藏高原高寒草甸植物性状的密度分度图
- 表S1 青藏高原高寒草甸植物群落种内性状关系主轴回归汇总(按物种所属功能群汇总)
- 表S2 青藏高原高寒草甸植物群落各物种内性状间Pearson相关性检验
- 表S3 青藏高原高寒草甸植物群落种内种间多性状关系主成分分析结果
- 表S4 青藏高原高寒草甸植物群落不同功能群间性状关系的Wilks' lambda检验

本文以上补充材料见网络版csb.scichina.com. 补充材料为作者提供的原始数据, 作者对其学术质量和内容负责.

Summary for “性状关联跨尺度推演：高寒草甸植物种内及种间性状的协同与权衡”

Scaling-up trait covariation: Coordination and trade-offs within and among plant species in alpine meadow communities

Xinyue Chen¹, Shiting Zhang^{2,3} & Kechang Niu^{1*}

¹ School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210023, China;

² School of Life Sciences, Lanzhou University, Lanzhou 730000, China;

³ Gannan Grassland Ecosystem National Observation and Research Station, Gannan 740000, China

* Corresponding author, E-mail: kechangniu@nju.edu.cn

Functional traits and their covariation could reflect specific ecological strategies of organisms in response and adaptation to changing environment as the basis of understanding organism-environment relations at the individual, population, and community levels. Many studies report trait coordination and trade-offs among species over broad scales, especially for the leaf economic spectrum at regional and global scales. An increasing number of studies have attempted to explain and predict the functional (trait) structure of populations, communities, and vegetation in response to environmental change, but the mechanisms underpinning trait coordination and trade-offs may differ across ecological levels. We know little about this trait coordination and trade-offs within and among species in local communities, lacking not only relevant theoretical frameworks but also experimental evidence. Merging trait covariation into theory for community assembly, we predict: (1) Significant trait coordination or trade-offs among coexisting species occur when coexisting species occupy distinct ecological niches, similar to the pattern induced by specialization of species niches on a broad scale and (2) if trait covariations are induced by functional balance and/or structural optima, then consistent trait coordination and trade-offs within and among species will occur and scale up to the community and ecosystem levels. In this study, we experimentally test these predictions in local communities and discuss the potential mechanisms underpinning trait coordination and trade-offs from the scale of individual plants to vegetation. In Tibetan alpine meadows with high plant species richness but low environmental heterogeneity, we sampled two leaf stoichiometric traits (leaf nitrogen and phosphorus content), two leaf morphological traits (specific leaf area and leaf dry matter content) and mature plant height for three to five individuals for all coexisting species within each of 36 plant communities (plots) distributed along a gradient of environmental harshness. In each plot, we averaged trait values of individual samples of each species at the population-level, and used the mean of all populations of each species to indicate the species-level traits. We assessed pairwise trait correlation within and among 29 frequent species by standardized major axis regression and trait coordination and trade-offs among multiple traits by principal component analysis. Similar to the broad-scale pattern, we found that leaf nitrogen and phosphorus contents were significantly positively correlated with specific leaf area (negatively correlated with leaf dry matter content) among 29 coexisting species, but these trade-offs were significant at a population level in only a few species. Both among species and within most species, (1) leaf nitrogen content was significantly positively correlated with phosphorus content, likely induced by functional balance, (2) specific leaf area was negatively correlated with leaf dry matter content, indicating a structural optimum, (3) neither leaf stoichiometric nor morphological traits significantly correlated with plant height. Trait coordination and trade-offs were stronger for multiple trait relationships than for bivariate correlations. These results support our predictions and provide a basis and experimental evidence for scaling up trait covariations from individuals to communities.

community assembly, biodiversity, functional trait, leaf economics spectrum, Tibetan Plateau

doi: [10.1360/TB-2021-1038](https://doi.org/10.1360/TB-2021-1038)