



论文

青藏高原高寒草甸植株性状和生物量分配的海拔梯度变异

马维玲^{①②}, 石培礼^{①*}, 李文华^①, 何永涛^①, 张宪洲^①, 沈振西^①^① 中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统网络观测与模拟重点实验室拉萨高原生态试验站, 北京 100101;^② 中国科学院研究生院, 北京 100049

* 联系人, E-mail: shipl@igsnrr.ac.cn

收稿日期: 2009-04-17; 接受日期: 2009-09-14

中国科学院“西部之光”联合学者项目、国家科技支撑计划(批准号: 2007BAD80B03, 2007BAC06B01)和国家自然科学基金(批准号: 40771074)资助

摘要 通过亚高山带(3700 m)、高山带(4300 m)和亚冰雪带(5000 m 以上)3个海拔常见的双子叶草本、禾草和莎草3种功能型57种草本植物单株植物性状和生物量分配模式来检验假设: 随海拔升高植物将更多的生物量分配到地下部分, 特别是地下储存器官, 以利于萌发再生和抵御高寒环境胁迫。结果基本验证了这一假设, 但不同器官分配存在一定差异。随着海拔升高地上生物量呈减少的趋势, 亚高山带植物分配给储存器官的生物量比例((7±2)%)显著低于高山带((23±6)%)和亚冰雪带((21±6)%), 而分配给叶的生物量比例随海拔升高变化不大。从亚高山带到亚冰雪带, 茎、花的生物量分别下降45%和41%, 细根的生物量却升高86%和102%。随着海拔的升高, 双子叶草本、禾草比叶面积、单株叶面积均减小, 莎草则呈现相反趋势, 3种功能型植物叶面积比、叶根比随海拔升高降低而细根生物量增加。高山植物生物量分配随海拔的变化主要表现在地上繁殖器官的降低和地下细根增加, 而叶生物量分配比例比较稳定, 表明高山植物通过稳定光合器官的投入和增加细根的吸收表面积, 以补偿高山低温和养分限制环境下的碳供给和养分吸收。与双子叶草本和禾草相比, 莎草类植物在高海拔地区, 叶、根性状和生物量分配模式对其获取资源更加有利, 细根生物量在高山带显著升高是对莎草菌根形成能力弱的一种补偿。

关键词青藏高原
气候胁迫
生物量分配
地上/地下比值
植物性状
细根

青藏高原平均海拔在4000 m以上, 被誉为世界“第三极”。高原绵延横亘着众多高大山系, 高山带上发育着适应高寒气候、粗瘠土壤的各类以中生多年生草本植物为建群种的高寒草甸^[1]。在强大山体效应下, 青藏高原高山植被分布海拔比世界其他地区都高很多。植物个体性状和生理过程对气候变化的响应与

适应是研究植被气候关系的基础。在高原极端环境中, 海拔在很大程度上控制着其他环境因子的变异程度与组合形式。在长期进化过程中, 高山植物在个体形态、生理特性和生物量分配等方面形成了与海拔相适应的特征。

高海拔生境中植物个体性状和生物量分配策略

英文版见: Ma W L, Shi P L, Li W H, et al. The change of individual plant traits and biomass allocation in alpine meadow with elevation variation on the Qinghai-Tibetan Plateau. *Sci China Life Sci*, 2010, 53, in press

的研究曾受到生物学家广泛关注. 近年来, 对高山森林植物性状和生物量分配研究日益增多. 对德国黑森州(Hessen)北部高山森林的研究发现, 4 个高山树种随海拔升高其高度增量减小、叶面积降低、气孔密度增加^[2]. 在波兰南部沿 8 个海拔梯度分布的 54 个挪威云杉(*Picea abies*)种群随着海拔升高, 根长、冠幅、松针、茎、根的生物量与总生物量比例与海拔显示出非线性响应^[3]. 北纬 50°~60°的欧洲赤松(*Pinus sylvestris*)在高海拔的种群产生大量细根并且拥有较高的地下生物量分配^[4,5]. Grime^[6]和 Bloom 等人^[7]研究发现, 植物个体生长发育的资源投资权衡中, 寒冷生境中的植物倾向于向地下器官分配更多的同化物, 从而使植物个体具有较大的根冠比.

高山草本植物性状和生物量分配策略随海拔变化的详细研究不多, 绝大部分限于对群落生物量分配, 而对单株植物生物量随海拔分配的研究甚少, 已有研究关注于不同海拔梯度区地上生物量与土壤营养状况等环境因子的关系^[8~10]. 阿尔卑斯高山植物叶片功能由低海拔的支持光合作用转变为高海拔的支持开花过程, 植物个体地上生物量显著减少、茎生物量比重降低, 植株高度降低造成的自我遮荫增强从而可能导致高山植物碳获取减少^[11]. 多年生草本植物个体大小与海拔呈负相关, 随海拔升高植物生长期缩短, 植物可利用能量减少, 植物为提高生存力尽可能分配更多物质到繁殖器官以完成生活史^[12]. 长白山典型高山冻原植被生物量随海拔升高逐渐降低, 优势种器官生物量增加, 根系生物量比重增加、叶生物量比重降低、根冠比和地下生物量占有率逐渐增加, 不同优势种的增加幅度存在差异^[13].

目前在青藏高原的研究均侧重于群落水平生物量分配. Yang 等人^[14]对地上-地下生物量关系研究发现, 高寒草地根冠比(5.8)高于全球温带草地(4.2), 寒冷地区高根冠比与根系低周转率和碳水化合物低消耗相互关联. Li 等人^[15]指出, 未退化高寒草地植物最高高度和根冠比与海拔、气候、土壤等因素都有较高的相关性, 随海拔升高根冠比线性增加而植物最高高度降低.

对于高山植物植株水平生物量分配策略研究, 仅 Körner 与 Renhardt^[16]在阿尔卑斯山 600 和 2600~3200 m 两个海拔梯度段进行了报道, 发现与低海拔植物相比, 高海拔植物分配更多的生物量到地下, 导致茎生物量减少和细根生物量增加, 同时比根长增

加了 50% 并且平均根密度增加了 3 倍. 该研究是在相对低海拔地区展开的. 在平均海拔 4000 m 以上的青藏高原区, 本研究试图通过分析植物功能性状和器官生物量随海拔的变化, 揭示青藏高原高海拔地区植物功能性状和生物量分配规律及其对高寒草甸不同功能型植物资源获取的影响.

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区地处青藏高原念青唐古拉山脉南坡地区(N: 30°32', E: 91°02'), 高原山地地貌, 属于高原大陆性季风气候, 太阳辐射强、气温低、年较差小、日较差大. 主要土壤类型为高寒草甸土, 沙壤质地, 厚度在 10~30 cm 之间, 砾石含量较高, 有机质含量丰富. 植被类型属于典型的高寒小嵩草草甸, 建群种包括小嵩草(*Kobresia pyraea*)、矮嵩草(*Kobresia humilis*)、丝颖针茅(*Stipa capillacea*)等. 为了分析小嵩草草甸主要植物单株生物量分配规律, 在亚高山带、高山带和亚冰雪带分别设置 3 个样地. 位于拉萨市的亚高山草甸样地优势种为小嵩草和劲直黄芪(*Astragalus strictus*), 海拔 3700 m, 属于高原季风性温带气候带, 年均温 4~8℃, 生长季相对较长, 约 150 天. 年降水量在 450~550 mm 之间, 主要集中在 6~9 月. 位于当雄县的高山带草甸样地海拔 4300 m, 以小嵩草和丝颖针茅为优势种, 年均温 1.3℃, 生长季为 100 天左右, 降水量 470 mm. 亚冰雪带样地位于 5000 m 以上, 属于以小嵩草、多种双子叶杂类草和垫状植物为主的流石滩稀疏植被, 年均温低于-4.0℃, 生长季为 60~80 天, 年降水量约 550 mm. 虽然亚高山草甸样地与高山草甸和亚冰雪带样地存在较远的距离, 但植被类型相似, 且均位于念青唐古拉山的南坡, 因此, 3 块样地可以代表各自所在海拔区的植被进行比较分析.

1.2 取样标准

2008 年 8 月, 对念青唐古拉山南坡的亚高山草甸、高山草甸和亚冰雪带流石滩稀疏植被分别取样, 共采集 57 个常见物种, 其中亚高山带 23 种、高山带 15 种、亚冰雪带 19 种. 选择植物单株的标准如下^[16]: (1) 选择自然生境分种采集单株个体; (2) 在单株个体成熟的花期取样(少数积雪融化后的先花后叶植物除外), 同属单株间保持一定间距采样; (3) 仅取阳光

照射充足的植株, 且植株生境具有适中到高的土壤湿度; (4) 选择生长状况好的、有代表性的个体, 并不要求个体大小相等。

1.3 样品处理

3 个海拔区取样总数分别为: 3700 m, 150 株; 4300 m, 84 株; 5000 m 以上 73 株, 每个单株都严格按照取样标准从其微环境中取出, 与共生的物种保持一定的距离。根系的定位和分枝模式用于确定单株个体的根系, 根系带土全挖取出, 尽量减少细根损失。少量细根流失难以避免, 但基本不影响生物量数据。

新鲜的植物样品经漂洗后分为: 叶、生殖器官和茎、专门的储存器官(包括根茎、地下芽、球茎、主根和所有直径>2 mm 的根)及细根(即<2 mm 的活根)4 部分。通过 AM200-001 便携式叶面积仪(ACD BioScientific Ltd. UK)测量单株叶面积。在 65℃ 烘箱经 48 h 烘干后称重, 精确到 0.001 g。

1.4 测定指标和数据分析

测定指标包括: 比叶面积(specific leaf area, SLA; 总叶面积/总叶重, cm^2/g)、叶面积比(leaf area ratio, LAR; 总叶面积/植株总重, cm^2/g)、平均单叶面积(实测叶面积/叶片数, cm^2)、叶根比(leaf area root mass ratio, LARMR; 总叶面积/总根重, cm^2/g)、根质比(root mass ratio, RMR; 根重/植株总重)、叶质比(leaf mass ratio, LMR; 叶重/植株总重)、繁殖生物量比(supporting organs biomass ratio, SBR; 花茎重/植株总重)、储存生物量比(地下储存器官/植株总重)、叶重分数(leaf mass fraction, LMF; 叶重/地上部分植株重)和地上生物量比(地上部分重/植株总重)。

依据高寒草甸植物群落的形态特征和物种地上生物量的特点, 参考国内外已有标准, 将植物单株按 3 种功能型(禾草、莎草、双子叶草本)归类。

对生物量分配百分比离散型数据, 在方差检验前进行了平方根的反正弦变换^[17,18]。用 Origin7.5 对其进行了正态分布检验, 通过检验的数据采用 One-way ANOVA 进行方差分析。

2 结果

2.1 生物量分配

(1) 各器官生物量分配。从亚高山带到亚冰雪

带, 单株总生物量均值随着海拔的升高而升高, 依次为: (3.02 ± 0.39) , (3.94 ± 1.22) 和 (4.69 ± 1.75) g, 海拔间差异不显著($P>0.05$), 单株总生物量中如果去掉亚冰雪带偏离较大的垫状植物甘肃蚤缀(*Arenaria kansuensis*), 3 个海拔植物单株生物量差异非常小(附表 1)。叶质比随海拔升高变化相对稳定, 亚高山带、高山带、亚冰雪带物种叶片生物量百分数均值依次为 $(28\pm2)\%$, $(23\pm4)\%$ 和 $(20\pm2)\%$, 亚高山带与亚冰雪带差异显著($P<0.05$), 但亚高山带与高山带之间以及高山带和亚冰雪带之间不具有显著性差异($P>0.05$)。分配到储存器官的生物量亚高山带 $((7\pm2)\%)$ 明显低于高山带 $((23\pm6)\%)$ 和亚冰雪带 $((21\pm6)\%)$, 亚高山带与高山带及亚冰雪带之间差异显著($P<0.05$), 高山带与亚冰雪带差异不显著($P>0.05$)。茎、花生物量百分数(若以亚高山带的平均数为 100%)随着海拔的升高而下降, 高山带降低 45%, 亚冰雪带降低 41%, 亚高山带分别与高山带和亚冰雪带差异极显著($P<0.01$)。与其相反, 根质比(以亚高山带的平均数为 100%)随着海拔的升高而升高, 高山带升高 86%, 亚冰雪带升高 102%, 亚高山与高山带差异不显著($P>0.05$), 亚高山与亚冰雪带差异极显著($P<0.01$), 高山带与亚冰雪带差异显著($P<0.05$)。

(2) 不同海拔地上/地下生物量比值特征。在 3 个海拔上不同物种单株的地上与地下生物量的偏移程度如图 1 所示, 地上/地下生物量比的均值随着海拔的升高而降低, 依次为: 7.9 ± 1.9 , 2.4 ± 0.9 和 1.7 ± 0.4 。亚高山带黑褐苔草(*Carex atrofusca*)的地上/地下生物量最小, 比值为 0.4; 匍匐植物蒺藜(*Tribulus terrestris*)的地上/地下生物量比值高达 47.3(图中未显示)。高山带黑褐苔草(*Carex atrofusca*)和木根香青(*Anaphalis xylorhiza*)的地上/地下生物量比值为 0.4, 而草地早熟禾(*Poa pratensis*)地上/地下生物量比值最小(0.1); 地上/地下生物量最高的物种为微孔草(*Microula sikkimensis*), 其根系不发达, 比值高达 11.7。亚冰雪带植物中四裂红景天(*Rhodiola quadrifida*)地上/地下生物量比值最小, 比值为 0.1; 地上/地下生物量最高的物种为垫状植物甘肃雪灵芝(*Arenaria kansuensis*), 比值为 6.5。地上/地下生物量比值展示了每个海拔不同种植物之间较大的变异, 但随海拔升高, 单株生物量分配从地上往地下转移的趋势明显。

(3) 地上生物量分配。亚高山带、高山带和亚冰

雪带植物地上生物量比例均值都大于 50%, 依次为 $(79\pm3)\%$, $(51\pm6)\%$ 和 $(50\pm5)\%$, 随着海拔升高地上部分生物量逐渐减少. 总生物量分配给地上部分的相对百分比的频数分布如图 2, 各植被带的地上生物量

百分比分布频数均呈单峰分布, 亚高山带峰值出现在 90%, 而高山带和亚冰雪带峰值则分别为 30%和 40%. 由此趋势可以看出随海拔升高, 茎、花生物量百分比降低, 而细根生物量百分比增加.

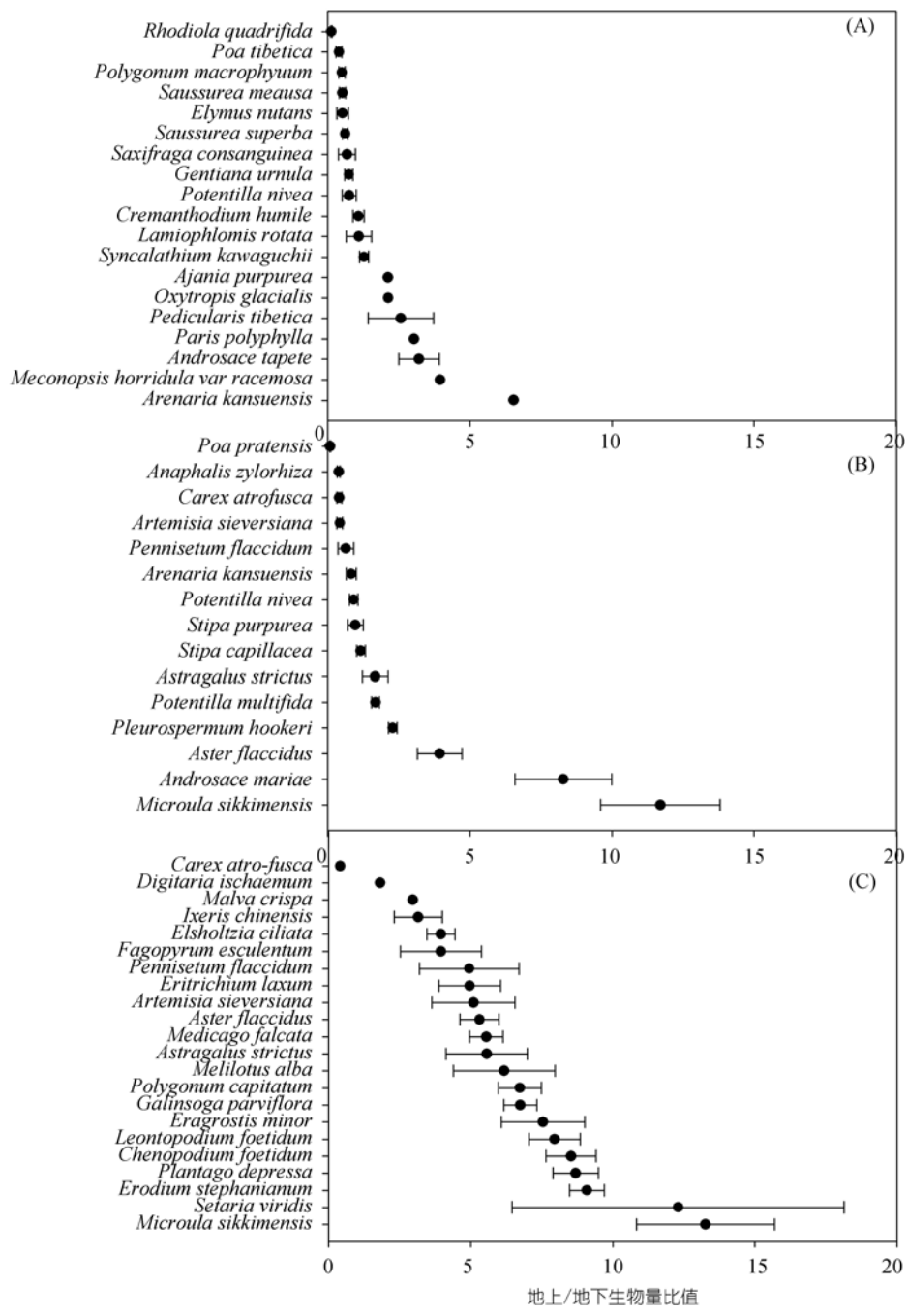


图 1 不同海拔区主要植物单株地上/地下生物量比值
(A) 5000 m; (B) 4300 m; (c) 3700 m

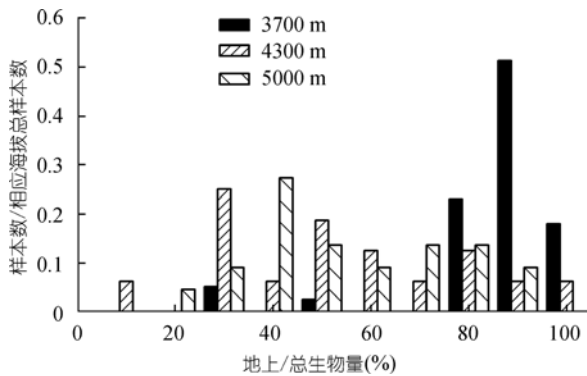


图2 不同海拔植物地上部分占总生物量百分比的分布频数

2.2 不同功能型植物性状比较

双子叶草本的单叶面积从亚高山带 185 mm^2 降低到高山带 48 mm^2 , 在亚冰雪带升高到 164 mm^2 , 亚高山带与高山带、高山带与亚冰雪带之间差异显著 ($P < 0.05$), 亚高山带与亚冰雪带间差异不显著 ($P > 0.05$); 禾草的单叶面积有相似规律, 从亚高山带 123 mm^2 降低到高山带 33 mm^2 , 在亚冰雪带升高到 45 mm^2 , 亚高山带与高山带、亚冰雪带之间差异显著 ($P < 0.05$), 高山带与亚冰雪带间差异不显著 ($P > 0.05$); 莎草的单叶面积在亚高山带比高山带略高 5 mm^2 , 海拔间差异不显著 ($P > 0.05$) (图 3(A)).

双子叶草本和禾草的单株叶面积从亚高山带到亚冰雪带都呈现降低趋势, 分别从 11762 和 11342 mm^2 降低到 8894 和 2865 mm^2 , 双子叶草本单株叶面积海拔间差异不显著 ($P > 0.05$), 亚高山带的禾草单株叶面积分别与高山带和亚冰雪带差异显著 ($P < 0.05$),

高山带与亚冰雪带间差异不显著 ($P > 0.05$); 莎草的单株叶面积亚高山带的 1869 mm^2 低于高山带的 5425 mm^2 , 亚高山带与高山带间差异显著 ($P < 0.05$) (图 3(B)).

3 种功能型植物叶面积比随海拔升高呈降低趋势, 亚高山带禾草分别与高山带和亚冰雪带的差异显著 ($P < 0.05$), 高山带与亚冰雪带间差异不显著 ($P > 0.05$), 莎草和双子叶草本海拔间差异不显著 ($P > 0.05$) (图 4(A)).

双子叶草本、禾草的单株比叶面积随海拔升高呈减少趋势, 两种功能型植物在亚高山带分别与高山带和亚冰雪带差异显著 ($P < 0.05$), 高山带与亚冰雪带之间差异不显著 ($P > 0.05$); 莎草的单株比叶面积由亚高山带的 $73.87 \text{ cm}^2/\text{g}$ 增加到高山带的 $99.19 \text{ cm}^2/\text{g}$, 亚高山带与高山带间差异显著 ($P < 0.05$) (图 4(B)).

3 种功能型植物的叶根比都随海拔升高而降低, 双子叶草本和禾草的叶根比在亚高山带与高山带、亚高山带与亚冰雪带之间差异都显著 ($P < 0.05$), 高山带与亚冰雪带差异都不显著 ($P > 0.05$), 莎草叶根比海拔间差异不显著 ($P > 0.05$) (图 4(C)).

禾草、莎草的叶面积/细根生物量比值随海拔升高呈减少趋势, 禾草的叶面积/细根生物量比值在亚高山带与高山带、亚高山带与亚冰雪带之间差异都显著 ($P = 0.05$), 高山带与亚冰雪带之间差异不显著 ($P > 0.05$), 莎草海拔间差异不显著 ($P > 0.05$); 双子叶草本叶面积/细根生物量比值随海拔升高呈先降低后升高, 亚高山带和高山带都与亚冰雪带之间的差异显著 ($P < 0.05$), 亚高山带与高山带之间差异不显著 ($P > 0.05$)

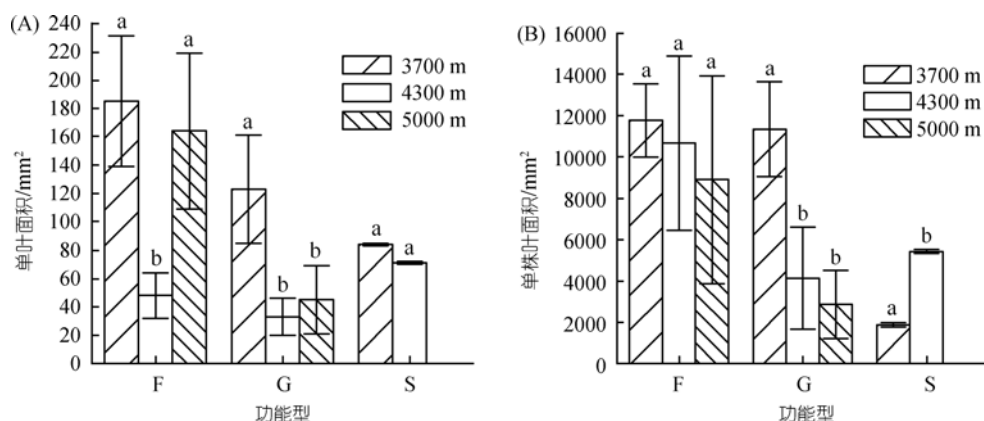


图3 3 种功能型单叶面积(A)、单株叶面积(B)随海拔梯度变化规律

F: 双子叶草本; G: 禾草; S: 莎草. a, b: 字母不同示差异显著

(图 4(D)).

从亚高山带到亚冰雪带双子叶草本和禾草地上生物量呈减少趋势; 双子叶草本地上生物量海拔间差异不显著($P>0.05$); 在亚高山带与高山带、亚高山带与亚冰雪带之间禾草地上生物量差异显著($P<0.05$), 高山带与亚冰雪带之间差异不显著($P>0.05$). 莎草地上生物量呈增加趋势, 海拔间差异不显著($P>0.05$)(图 5(A)).

相反, 从亚高山带到亚冰雪带 3 种功能型植物细根生物量都呈增加趋势; 双子叶草本的细根生物量海拔间差异不显著($P>0.05$); 禾草细根生物量在亚高山带与高山带、亚高山带与亚冰雪带之间差异都显著($P<0.05$), 高山带与亚冰雪带差异都不显著($P>0.05$); 莎草细根生物量在亚高山带与高山带之间差异显著($P<0.05$)(图 5(B)).

3 种功能型植物的地下/地上生物量比值均随海

拔升高而增加, 双子叶草本在亚高山带与亚冰雪带、高山带与亚冰雪带之间差异显著($P<0.05$), 亚高山带与高山带间差异不显著($P>0.05$); 禾草地下/地上生物量在亚高山带与高山带、高山带与亚冰雪带间差异显著($P<0.05$), 亚高山带与亚冰雪带间差异不显著($P>0.05$); 莎草地下/地上生物量在不同海拔区差异不显著($P>0.05$)(图 5(C)).

3 讨论

3.1 海拔对植物生物量分配模式的影响

在山地垂直带上, 海拔综合控制着其他生物环境因子的组合与变异, 植物沿海拔梯度的变异为人们提供了一个“天然实验”模型. 尽管相同海拔或植被带的单株生物量及其分配具有一定变幅差异, 但反映了不同功能型的趋同适应, 因此, 在不同海拔上

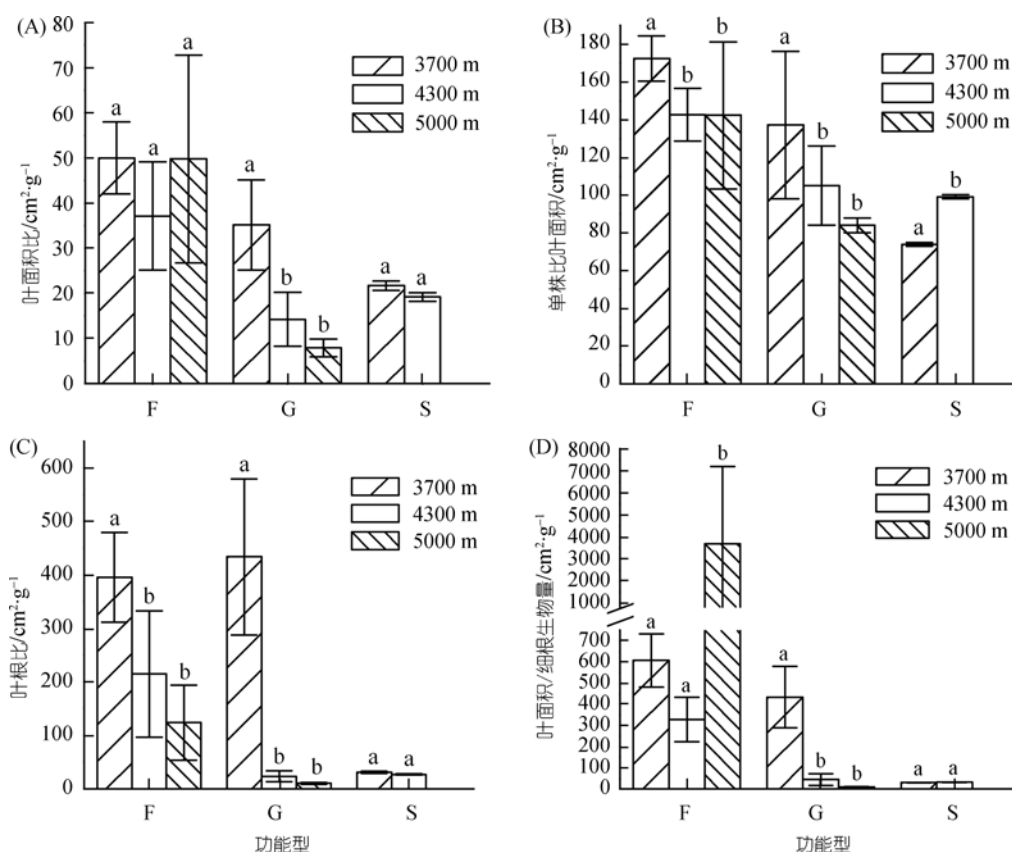


图 4 3 种功能型叶面积比(A)、单株比叶面积(B)、叶根比(C)、叶面积/细根生物量(D)随海拔梯度变化规律

F: 双子叶草本; G: 禾草; S: 莎草. a, b: 字母不同示差异显著

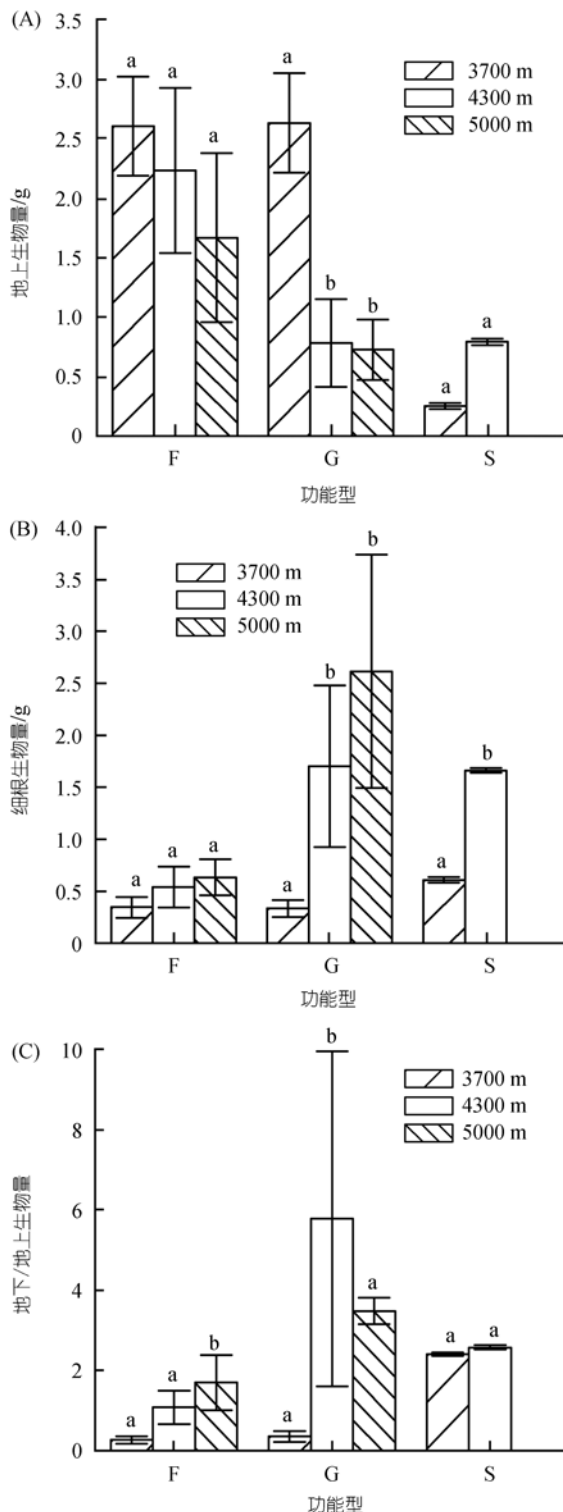


图 5 3 种功能型地上生物量(A)、细根生物量(B)、地下/地上生物量(C)的海拔梯度变化规律

F: 双子叶草本; G: 禾草; S: 莎草. a, b: 字母不同示差异显著

生物量分配的变异反映了植物对环境的适应, 因此可以为植物个体和种群对气候变化的长期适应及其机制提供参考. 不同海拔区植物的生理生态反应已成为目前高山植物研究的热点^[19]. 从亚高山带到亚冰雪带, 随海拔升高植株个体愈变矮小, 植物地上/地下生物量和地上/总生物量均降低(图 1 和 2), 花和茎生物量比值降低, 表明随海拔升高植物有性繁殖减少, 无性繁殖的重要性增加. 这与青藏高原 5 个海拔梯度上中华山蓼繁殖分配的研究结果一致^[20]. 在地上繁殖器官生物量分配显著降低的同时(附表 1), 地下细根生物量都显著增加(图 5(B)), 对细根的投入增加了根系吸收表面积, 有利于从高海拔高寒养分限制(氮、磷等)环境中吸收养分. 通过降低地上茎和增加根系(尤其是<2 mm 细根)来提高根冠比, 使其地下部分获得足够的养分和温度, 从而适应高山风大、低温、土壤贫瘠等极端环境^[19]. 许多研究表明, 在高山带低温胁迫下植物分配给根系的碳水化合物远高于地上部分^[21~25]. 高山植物各器官生物量随海拔变化趋势提示, 其总体可能存在特殊的生物量分配模式, 该模式反映在植物体对碳水化合物的分配^[16]. 本研究中, 叶质比(LMR)在生物量分配中是一个比较稳定的性状, 从亚高山带到亚冰雪带, 变化幅度为 20%~28%, 与阿尔卑斯流石滩植被的均值 24%非常接近^[19], 这表明高海拔植物并不倾向于降低碳水化合物在光合器官的投资, 稳定的光合器官投入比例有利于在高海拔低温和低 CO₂ 分压下对低光合速率进行补偿. 因此, 高山植物通过稳定光合器官的投入和增加细根的吸收表面积, 提高了高山低温和养分限制环境下的碳供给和养分吸收能力.

3.2 高山植物功能性状与功能型结合对海拔变化的适应性

植物性状(也称功能性状)是植物长期与环境相互作用逐渐形成的内在生理和外在形态方面的适应对策, 以最大程度地减小环境的不利影响^[26]. 高山区海拔高度对各种生物和环境因子产生综合影响, 植物则表现出与气候和环境变化相适应的特征, 其中作为光合碳水化合物合成器官的叶和吸收养分的根系(尤其是细根)的性状变化最为显著. 不同功能型植物因遗传和生理学差异形成了不同的功能性状^[16,19,27,28]. SLA 是重要的植物叶片性状之一, 它与植物的光合和生产对策有密切联系, 在一定程度上

反映植物的资源获取能力和对不同生境的适应特征^[29~32], SLA 主要随环境变化而变化^[27,33~36]。双子叶草本和禾草 SLA 随海拔升高都有降低趋势, 莎草有增加趋势, SLA 随海拔升高而降低主要是由于叶片厚度以及细胞表皮细胞壁厚度在高海拔地区为适应寒冷而变厚^[19]。表明海拔升高后由于温度和养分有效性降低使得双子叶草本和禾草植物获取资源能力降低, 但莎草的获取资源能力并未降低。LAR 是 LMR 和 SLA 的产物, 3 种功能型植物的 LAR 随海拔升高都有降低的趋势。从植物碳经济学角度考虑, 在形态特征相同的情况下, 高海拔植物叶片增厚、寿命延长、SLA 减少(单位叶面积投入的碳更多)、LMR 相似而 LAR 更低以适应低温、资源有限的高山环境^[19]。随海拔上升双子叶草本和禾草的单株叶面积随海拔升高而减小, 相反, 莎草单株叶面积增加(图 3(B))。地下/地上生物量比值和植株细根生物量随海拔升高有增

加趋势, 其中禾草和莎草细根量增加显著(图 5(B)和(C)), 这使它们在养分受限的高寒环境中具有增加吸收能力的优势, 对于莎草科植物意义更加重大。有很多研究表明, 莎草科植物没有菌根, 细根生物量增加对高寒草甸菌根形成能力弱是一种补偿, 莎草可以通过细根生物量增加来提高养分的吸收能力从而弥补没有菌根的缺陷。对碳供给和养分吸收的重要指标——叶面积/细根生物量比例而言(图 4(D)), 不同功能型植物表现出两种适应策略。随海拔升高, 双子叶草本倾向于增加叶面积, 而禾草和莎草则以增加细根生物量提高养分吸收能力来适应环境, 形成了以双子叶植物和莎草植物为两极的分化。相比之下, 3 种功能型植物随海拔变化升高, 莎草在高寒养分受限的环境中无论从叶性状还是细根性状来说, 都具有优势。这可能是莎草科植物在高寒草甸中占优势的重要原因。

致谢 感谢中国农业大学生物学院邵小明研究员和姜炎彬博士在植物鉴定方面给予的帮助。

参考文献

- 1 王金亭. 青藏高原高山植被的初步研究. 植物生态学报, 1988, 12: 81—90
- 2 Hölscher D, Schmitt S, Kupfer K. Growth and leaf traits of four broad-leaved tree species along a hillside gradient. Forstwiss Centralbl, 2002, 121: 229—239
- 3 Oleksyn J, Modrzyński J, Tjoelker M G, et al. Growth and physiology of *Picea abies* populations from elevational transects: common garden evidence for altitudinal ecotypes and cold adaptation. Funct Ecol, 1998, 12: 573—590
- 4 Oleksyn J, Tjoelker M G, Reich P B. Growth and biomass partitioning of populations of European *Pinus sylvestris* L. under simulated 50° and 60°N daylengths: evidence for photoperiodic ecotypes. New Phytol, 1992, 120: 561—574
- 5 Oleksyn J, Tjoelker M G, Reich P B. Whole plant CO₂ exchange of seedlings of two *Pinus sylvestris* L. provenances grown under simulated photoperiodic conditions of 50° and 60°N. Trees, 1992, 6: 225—231
- 6 Grime J P. Plant Strategies and Vegetation Processes. New York: John Wiley, 1979. 5—9, 20—75
- 7 Bloom A J, Chapin III F S, Mooney H A. Resource limitation in plants—an economic analogy. Annu Rev Ecol Syst, 1985, 16: 363—392
- 8 王长庭, 龙瑞军, 曹广民, 等. 三江源地区主要草地类型土壤碳氮沿海拔变化特征及其影响因素. 植物生态学报, 2006, 30: 441—449
- 9 王长庭, 龙瑞军, 王启基, 等. 高寒草甸不同海拔梯度土壤有机质氮磷的分布和生产力变化及其与环境因子的关系. 草业学报, 2005, 14: 15—20
- 10 李凯辉, 胡玉昆, 王鑫, 等. 不同海拔梯度高寒草地地上生物量与环境因子关系. 应用生态学报, 2007, 18: 2019—2024
- 11 Fabbro T, Körner C H. Altitudinal differences in flower traits and reproductive allocation. Flora, 2004, 199: 70—81
- 12 张林静, 石云霞, 潘晓玲. 草本植物繁殖分配与海拔高度的相关分析. 西北大学学报(自然科学版), 2007, 37: 77—80, 90
- 13 魏晶, 吴钢, 邓红兵. 长白山高山冻原植被生物量的分布规律. 应用生态学报, 2004, 15: 2000—2004
- 14 Yang Y H, Fang J Y, Ji C J, et al. Above- and belowground biomass allocation in Tibetan grasslands. J Veg Sci, 2009, 20: 177—184
- 15 Li Y H, Luo T X, Lu Q. Plant height as a simple predictor of the root to shoot ratio: evidence from alpine grasslands on the Tibetan Plateau. J Veg Sci, 2008, 19: 245—252
- 16 Körner C H, Renhardt U. Dry matter partitioning and root length/leaf area ratios in herbaceous perennial plants with diverse altitudinal distribution. Oecologia, 1987, 74: 411—418

- 17 杜荣骞. 生物统计学. 北京: 高等教育出版社, 1985. 221—224
- 18 周忠实, 郭建英, 万方浩, 等. 低温冷藏对豚草天敌广聚萤叶甲存活和生殖力的影响. 中国生物防治, 2008, 24: 376—378
- 19 Körner C H. Alpine Plant Life: Functional Plant Ecology of High Mountain Ecosystems. Heidelberg: Springer-Verlag, 1999. 1—338
- 20 赵方, 杨永平. 中华山蓼不同海拔居群的繁殖分配研究. 植物分类学报, 2008, 46: 830—835
- 21 Mack M C, D'Antonio C M. Exotic grasses alter controls over soil nitrogen dynamics in a Hawaiian woodland. Ecol Appl, 2003, 13: 154—166
- 22 Chapin III F S, Chapin M C. Ecotypic differentiation of growth processes in *Carex aquatilis* along latitudinal and local gradients. Ecology, 1981, 62: 1000—1009
- 23 Chapin III F S, Autumn K, Pugnaire F. Evolution of suites of traits in response to environmental stress. Am Nat, 1993, 142: S78
- 24 Luo T X, Brown S, Pan Y, et al. Root biomass along subtropical to alpine gradients: global implication from Tibetan transect studies. For Ecol Manag, 2005, 206: 349—363
- 25 Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. Critical analysis of root: shoot ratios in terrestrial biomes. Global Change Biol, 2006, 12: 84—96
- 26 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境 and 生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31: 150—165
- 27 Garnier E, Laurent G, Bellman A, et al. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. New Phytol, 2001, 152: 69—83
- 28 Reich P B, Ellsworth D S, Walters M B, et al. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. Ecology, 1999, 80: 1955—1969
- 29 Meziane D, Shipley B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. Plant Cell Environ, 1999, 22: 447—459
- 30 Poorter H, Jong R. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. New Phytol, 1999, 143: 163—176
- 31 Garnier E, Shipley B, Roumet C, et al. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. Funct Ecol, 2001, 15: 688—695
- 32 Fernanda V, Sandra D, Diego E G, et al. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. New Phytol, 2002, 154: 147—157
- 33 田青, 曹致中, 王国宏. 内蒙古多伦典型草原 14 种植物比叶面积对水分梯度变化的响应. 草原与草坪, 2008, 25: 23—26
- 34 McIntyre S, Lavorel S, Landsberg J, et al. Disturbance response in vegetation-towards a global perspective on functional traits. J Veg Sci, 1999, 10: 621—630
- 35 Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, et al. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. Aust J Bot, 2003, 51: 335—380
- 36 Craine J M, Froehle J, Tilman D G, et al. The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. Oikos, 2001, 93: 274—285

附表 1 分配给植物不同器官生物量的相对百分比(相对于总生物量, %)^{a)}

物种	采样数	生物量相对百分比(%)				生物量/g	
		细根	储存器官	花茎	叶	总生物量	标准误
3700 m 亚高山带							
<i>Erodium stephanianum</i>	6	5.63	4.35	67.10	22.92	3.24	0.16
<i>Microula sikkimensis</i>	8	7.00	0.82	77.73	14.45	2.73	0.35
<i>Eritrichium laxum</i>	8	5.32	11.53	69.66	13.48	1.85	0.45
<i>Setaria viridis</i>	8	9.53	—	42.38	48.09	2.76	0.74
<i>Eragrostis minor</i>	6	13.66	—	56.05	30.30	3.99	1.64
<i>Pennisetum flaccidum</i>	8	14.87	24.04	25.89	35.20	2.49	0.79
<i>Digitaria ischaemum</i>	6	3.47	32.05	54.65	9.83	4.73	0.00
<i>Artemisia sieversiana</i>	6	38.31	14.52	25.22	21.95	5.09	3.05
<i>Ixeris chinensis</i>	6	14.72	11.68	36.36	37.24	1.44	0.49
<i>Aster flaccidus</i>	6	11.54	5.59	62.48	20.40	3.63	0.98
<i>Galinsoga parviflora</i>	6	11.05	2.70	42.18	44.07	1.76	0.54
<i>Leontopodium ochroleucum</i>	6	10.91	—	78.25	10.85	1.19	0.28
<i>Carex atrofusca</i>	6	70.62	—	—	29.38	0.86	0.00
<i>Fagopyrum esculentum</i>	6	23.45	—	38.30	38.24	0.83	0.19
<i>Polygonum capitatum</i>	6	8.55	1.72	57.97	31.77	1.98	0.94
<i>Chenopodium foetidum</i>	6	12.21	3.96	70.74	13.09	2.15	0.32
<i>Melilotus alba</i>	6	3.81	5.75	69.16	21.28	5.93	2.53
<i>Medicago falcata</i>	6	16.64	—	36.43	46.93	1.02	0.22
<i>Astragalus strictus</i>	6	10.85	10.25	42.52	36.38	7.01	1.75
<i>Plantago depressa</i>	6	5.30	5.50	60.43	28.78	1.80	0.24
<i>Malva crispa</i>	6	12.77	12.44	51.03	23.76	4.23	0.00
<i>Tribulus terrestris</i>	8	1.95	0.69	68.68	28.68	7.01	1.19
<i>Elsholtzia ciliata</i>	8	14.45	5.59	38.88	41.08	1.77	0.72
平均值(n=23)		14.20	6.66	50.96	28.18	3.02	
标准误		3.02	1.72	4.04	2.41	0.39	
4300 m 高山带							
<i>Carex atro-fusca</i>	6	58.75	13.28	10.49	17.47	2.83	0.55
<i>Pennisetum flaccidum</i>	6	22.77	46.31	12.67	18.25	2.09	0.38
<i>Poa pratensis</i>	6	93.35	—	4.21	2.43	3.37	1.02
<i>Stipa capillacea</i>	3	47.17	—	34.06	18.76	7.47	1.08
<i>Stipa purpurea</i>	3	55.50	—	24.53	20.00	0.65	0.17
<i>Potentilla multifida</i>	6	9.90	17.33	36.84	35.92	0.74	0.16
<i>Potentilla nivea</i>	6	10.06	43.31	35.91	10.71	1.49	0.48
<i>Astragalus strictus</i>	6	11.45	35.45	11.32	41.78	8.10	1.86
<i>Anaphalis xylorhiza</i>	6	8.64	61.69	16.63	13.03	18.22	3.72
<i>Aster flaccidus</i>	6	19.66	2.25	35.75	42.31	1.61	0.51
<i>Artemisia sieversiana</i>	6	17.16	53.48	18.30	11.05	5.52	0.88
<i>Pleurospermum hookeri</i>	6	6.28	24.56	61.80	7.35	5.46	0.99
<i>Microula sikkimensis</i>	6	9.81	—	40.00	50.14	0.36	0.09

续附表 1

物种	采样数	生物量相对百分比(%)				生物量/g	
		细根	储存器官	花茎	叶	总生物量	标准误
<i>Androsace mariae</i>	6	10.24	—	49.81	40.00	0.63	0.19
<i>Arenaria kansuensis</i>	6	14.99	41.19	25.82	18.06	0.54	0.13
平均值(n=15)		26.38	22.59	27.88	23.15	3.94	
标准误		6.58	5.80	4.15	3.83	1.22	
>5000 m 亚冰雪带							
<i>Oxytropis glacialis</i>	3	5.57	26.36	57.70	10.36	2.67	0.00
<i>Potentilla nivea</i>	6	43.16	17.74	13.16	25.93	0.89	0.15
<i>Elymus nutans</i>	3	79.23	—	10.08	10.69	4.71	2.04
<i>Poa tibetica</i>	6	75.89	—	16.32	7.79	1.96	0.29
<i>Rhodiola quadrifida</i>	6	16.82	74.41	4.41	4.36	4.33	1.74
<i>Gentiana urnula</i>	4	56.07	3.30	8.13	32.50	1.76	0.67
<i>Saxifraga consanguinea</i>	3	59.00	—	22.27	18.73	2.83	0.60
<i>Androsace tapete</i>	3	23.79	3.20	42.96	30.06	5.81	3.65
<i>Paris polyphylla</i>	3	24.75	—	64.36	10.89	0.10	0.00
<i>Meconopsis horridula</i> var. <i>racemosa</i>	3	13.45	6.74	69.91	9.90	12.84	0.00
<i>Ajania purpurea</i>	3	0.66	31.30	43.55	24.50	2.44	0.00
<i>Syncalathium kawaguchii</i>	3	23.10	21.44	25.00	30.46	7.09	0.99
<i>Saussurea superba</i>	3	18.15	44.96	3.28	33.62	2.78	0.75
<i>Saussurea medusa</i>	6	20.98	38.04	11.31	29.67	0.40	0.15
<i>Cremanthodium humile</i>	3	44.45	1.84	31.74	21.97	1.74	0.80
<i>Arenaria kansuensis</i>	3	6.76	6.49	63.77	22.98	33.67	0.00
<i>Polygonum macrophyum</i>	3	1.07	66.82	21.02	11.08	0.99	0.23
<i>Lamioophlomis rotata</i>	3	5.29	55.08	7.55	32.07	1.46	0.36
<i>Pedicularis tibetica</i>	6	27.57	6.78	53.53	12.12	0.56	0.15
平均值(n=19)		28.72	21.29	30.00	19.98	4.69	
标准误		5.58	5.54	5.22	2.27	1.75	

a) 前面标有*的数值在平方根反正弦变换检验是否正态时剔除