

青藏高原金露梅灌丛功能属性随海拔的变化研究*

北京师范大学 刘一瑶, 索旌尧, 卢冬燕

(北京师范大学 地理科学学部, 北京 100875)

指导教师 黄永梅教授

摘要: 金露梅是青藏高原高寒落叶灌木的典型代表。在青藏高原 2550-5100m 海拔进行金露梅的野外采样, 测定形态属性(株高、冠幅、比叶面积和叶片干物质含量)和化学计量属性(叶、花和茎中的 C、N、P 元素含量), 发现形态属性与海拔负相关, 而化学计量属性随器官而异, C 元素含量在茎中表现出与海拔的负相关关系, P 元素含量在叶中表现出随海拔先增后减的变化趋势, 而在花中表现出与海拔的正相关。株高、冠幅的变异系数最大, 是敏感属性, 化学计量属性则为惰性属性。多元线性回归分析表明造成上述分异规律的主要环境因子是海拔带来的热量差异, 水分差异也有一定的影响。据此推测, 在全球变暖的背景下, 金露梅分布范围可能进一步向高海拔、更干旱的生境扩张。

Abstract: *Potentilla fruticosa* is a typical representative of alpine deciduous shrub in Qinghai-Tibet Plateau. Field sampling was conducted at 2550 – 5100 m in Qinghai-Tibet Plateau. Morphological traits (plant height, crown width, specific leaf area and leaf dry matter content) and stoichiometric traits (C, N and P content in leaves, flowers and stems) were measured. It was found that morphological traits were negatively correlated with altitude, while stoichiometric traits varied with organs. C content in stems showed a negative correlation with altitude. P content in leaves showed a trend of first increase and then decrease with altitude, while in flowers showed a positive correlation with altitude. The coefficients of variation of plant height and crown width were large, which were the sensitive traits, and the stoichiometric traits were inert. Multiple linear regression analysis showed that the main environmental factor causing the above differentiation was the heat difference brought by altitude, and the water difference also had a certain impact. Therefore, it is speculated that in the global warming, the distribution range of *Potentilla fruticosa* may further expand to higher altitude and more arid habitats.

关键词: 金露梅; 植物功能属性; 海拔; 气候; 青藏高原

引言

金露梅 (*Potentilla fruticosa*) 是蔷薇科委陵菜属的一种落叶灌木, 叶片呈奇数羽状复叶, 花瓣为黄色, 生态幅较宽, 在我国华北山地至青藏高原均有分布, 是高寒落叶灌木的典型代表^[1]。金露梅耐寒、耐旱、耐贫瘠, 多作为建群种或亚建群种分布在山地阴坡及平缓滩地^[1]。

灌丛是胁迫生境下的典型植被类型, 因其能生长于森林或草地无法发育的环境中^[2]。但其生产力和生物多样性都较低, 然而在全球变暖背景下, 灌丛群落的分布可能扩张, 如草原沙化加速了耐旱灌木的侵入和荒漠灌丛的形成^[3]。植物大空间尺度的分布与环境因子关系密切^[4], 而海拔和气候因子是其中两种典型的要素。由于灌丛植被优良的抗逆性, 其分布往往能覆盖更宽的气候梯度。

青藏高原具有海拔最高, 面积最大和形成时间最晚的特点, 灌丛植被是这一地区的重要碳库, 对于气候变化、人类活动的响应也相较于低海拔区更敏感^[5]。这催生了对于青藏高原区灌丛植被植物功能属性的研究。有研究发现, 随着海拔升高, 温度降低, 土壤自由水含量减少, 在强风下植物呈生理性干旱状态, 表现出外形趋于矮小、叶片缩小等旱生化趋势^[6]。基于上述背景, 本研究以青藏高原金露梅灌丛为研究对

* 国家级大学生创新创业训练计划支持项目 (202010027001)

作者简介: 刘一瑶 (2000-), 女, 陕西西安人, 资源环境科学专业, 2018 级本科在读, 主要从事资源方向研究。

象，探究海拔及其决定的气候因子对金露梅灌丛功能属性的直接影响，以及金露梅灌丛对海拔的适应性。提出两个假设：（1）随海拔升高，金露梅植株表现出趋于矮小的趋势；（2）对于金露梅的化学计量属性，碳（C）作为基本生命元素含量可能维持稳定，而氮（N）、磷（P）两种元素含量可能随海拔升高而增加。

一、材料和方法

（一）研究区概况

青藏高原地势起伏大，海拔是影响光照、降水、温度等生态因子的一个重要因素，带来水热变化，使植物生长、功能属性和生理代谢发生适应性改变^[7]。本研究以青藏高原为研究区（85.6892-100.9362°E，31.6681-38.5728°N），在 2550-5100m 海拔梯度下进行金露梅灌丛的调查和采样（图 1）。

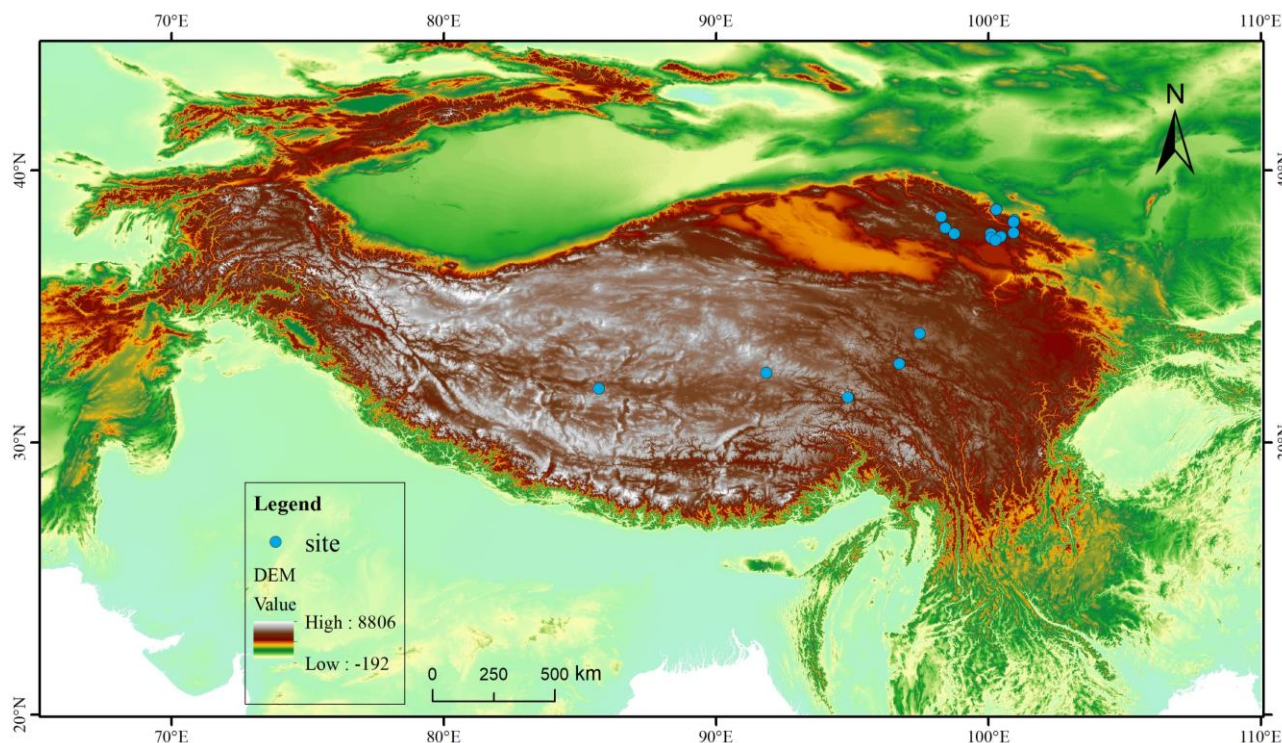


图 1 采样点分布图

（二）实验设计与方法

1. 野外样品采集

2020 年 7-8 月，在青海省祁连山区和青藏高原腹地共计 19 个采样点采样（表 1）进行采样，各样地均为坡度小于 10°的阳坡，构成一个 2550-5100m 的海拔梯度。

表 1 采样点位置及海拔信息

采样点	海拔 (m)	海拔梯度分级 (m)	纬度 (°N)	经度 (°E)
1	2563	2550	38.5728	100.2891
2	2768	2750	38.5508	100.2941
3	2914	2900	38.1854	100.9362
4	3112	3100	38.1320	100.9207
5	3158	3150	38.0985	100.9235
6	3277	3300	37.6680	100.0910
7	3503	3500	37.5207	100.1018
8	3550	3550	37.5545	100.4353
9	3548	3550	37.4332	100.2594

10	3677	3700	37.5884	100.4631
11	3796	3800	37.7081	100.9315
12	3973	3950	37.8867	98.4080
13	3981	4000	37.6778	98.7515
14	4222	4200	38.2988	98.2701
15	4300	4300	31.6681	94.8415
16	4350	4350	32.8936	96.7190
17	4591	4600	34.0006	97.4645
18	5000	5000	31.9836	85.6892
19	5100	5100	32.5558	91.8334

在各个样地上随机选取长势良好的金露梅植株进行采样。将叶片平铺于扫描仪（CanoScan LiDE 220）进行扫描，用 ImageJ 解译得到叶面积，之后将叶片泡水 12 小时称取叶片饱和鲜重，将叶片、花和茎样品烘干至恒重。测定的植物功能属性见表 2。

表 2 研究植物属性及说明

属性分类	具体属性（单位）	属性说明
	植株高度（Plant Height, H, cm）	是决定光照获取的关键因素之一，可用钢卷尺测量
	冠幅（Crown Width, CW, cm ² ）	将长、宽分别作为椭圆的长、短轴来计算的椭圆的面积作为冠幅，可用钢卷尺测量
形态属性	比叶面积（Specific Leaf Area, SLA, cm ² /g）	$SLA = \frac{\text{叶片面积}(cm^2)}{\text{叶片干重}(g)}$ ，是反映植物碳收获策略的关键属性之一，可作叶遮荫度指数
	叶片干物质含量（Leaf Dry Matter Content, LDMC, g/g）	$LDMC = \frac{\text{叶片干重}(g)}{\text{叶片饱和鲜重}(g)}$
化学计量属性	叶、花、茎的碳（C）、氮（N）、磷（P）含量	在植物生长和生理功能调节方面具有着重要作用，均可用仪器测定

2. 室内试验方法

烘干的样品使用研磨机（CT193，中国）研磨至过 100 目筛，用全自动元素分析仪（vario EL cube，德国）测定植物的全碳、全氮含量，用硝酸对植物样品进行消解后用电感耦合等离子体原子发射光谱仪（SPECTRO ARCOS EOP，德国）测定全磷含量。

（三）数据处理

气候数据为中国区域高时空分辨率地面气象要素驱动数据集^[8]。提取温度、降水数据，计算得到各样点的年均温、年降水量。

用一元回归分析探究所测功能属性与海拔之间的关系，包括一元线性、分段线性和二次多项式回归。用变异系数（Coefficient of Variation, CV）表征功能属性的离散程度， $CV = \text{标准偏差}/\text{平均值}$ ^[9]，属于表型可塑性的量化指标，而表型可塑性可反映出植物形态和生理生态特征对环境变化的响应程度^[10]。用多元线性回归分析探究环境对金露梅属性的影响，将年均温、年降水量作为自变量，属性作为因变量。

上述统计分析方法和作图在 Excel 2019、SPSS18.0 和 Origin 2021 中完成。

二、结果和分析

(一) 金露梅属性沿海拔梯度的变化特征

金露梅的四种形态属性均随海拔升高而下降，并且株高、冠幅均与海拔梯度呈显著负相关，比叶面积与海拔的负相关关系不显著 ($R^2 = 0.0726$, $P > 0.05$)，叶片干物质含量与海拔呈显著负相关 (图 2)。

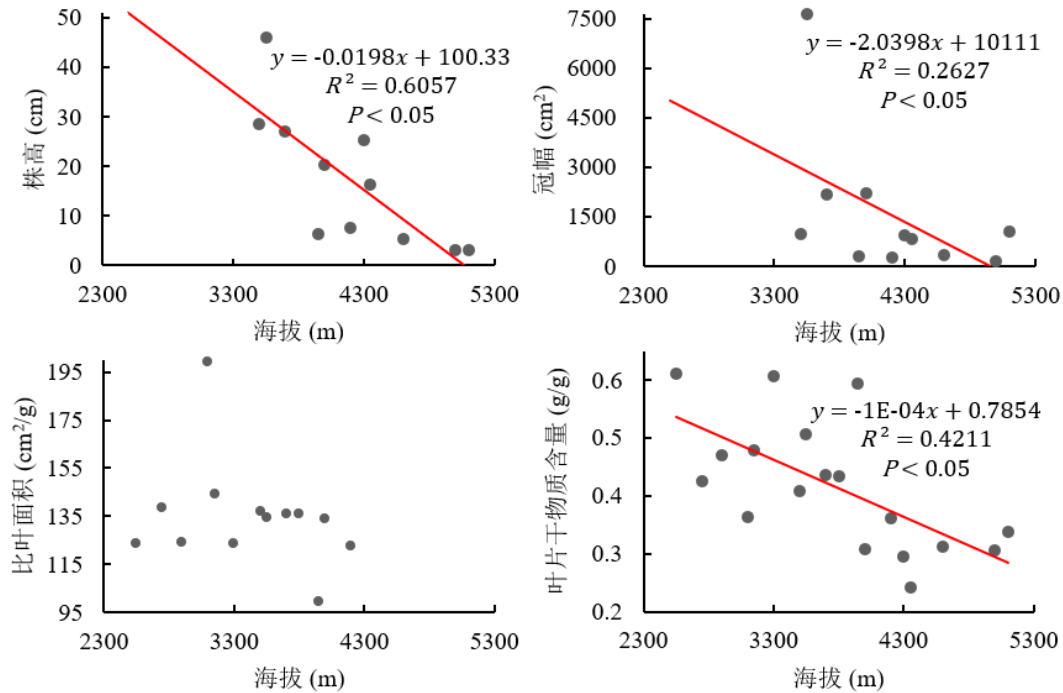


图 2 金露梅形态属性随海拔的变化

金露梅化学计量属性的变化由图 3 所示。在海拔 4300m 以上，金露梅叶 C 含量表现出明显的随海拔增高而下降的趋势；而在 2550-4300m，叶 C 含量稳定在 44%-48%，为不显著的上升趋势 ($R^2 = 0.1488$, $P > 0.5$)。叶 N、P 含量则表现出大致以海拔 4000m 为拐点的先上升后下降的二次变化趋势。随海拔升高，金露梅花 C 含量在 45%到 48%之间无明显规律地波动 ($R^2 = 0.0015$, $P > 0.05$)，花 N 含量为不显著的上升趋势 ($R^2 = 0.1539$, $P > 0.5$)，花 P 含量则较快上升。金露梅茎 C 含量有明显的随海拔增高而降低的趋势，茎 N 含量变化并不明显 ($R^2 = 0.1191$, $P > 0.05$)，茎 P 含量则随海拔升高而增加。

(三) 环境因子对金露梅植物功能属性的综合影响

建立如下的多元线性回归模型：

$$Y = b_0 + b_1x_1 + b_2x_2 + u$$

其中：Y 是多个自变量的线性函数加上随机误差项 u； b_0 、 b_1 、 b_2 为回归系数； x_1 、 x_2 分别为年均温、年降水量。

利用 SPSS 进行分析，所得结果如表 3 所示（仅展示通过显著性检验的回归模型）。

表 3 多元线性回归分析结果

功能属性	R ²	P 值	系数	非标准化系数		标准化系数	显著性
				B	标准误差		
叶 N 含量	0.754	0.007	b_0	0.960	0.281		0.011
			b_1	-0.078	0.026	-0.572	0.020
			b_2	0.002	0.000	0.747	0.006
叶 P 含量	0.566	0.003	b_0	665.372	192.348		0.004
			b_1	-61.640	17.514	-0.651	0.003
			b_2	0.543	0.446	0.226	0.243
花 P 含量	0.880	0.041	b_0	630.594	524.306		0.315
			b_1	-69.690	60.881	-0.548	0.335
			b_2	1.462	1.702	0.412	0.454

其中，叶 N 含量、叶 P 含量、花 P 含量作为因变量所得的回归方程通过了显著性检验，其余均未通过。由表 3 中系数 b_1 、 b_2 的数值可知，三者均呈现随年均温的降低而增加、随年降水量的增加而增加的规律。由系数 b_1 、 b_2 对应的显著性值可知，叶 N 含量对温度和降水均有显著响应，叶 P 含量对温度有显著响应而对降水的响应不显著，花 P 含量对温度和降水的响应均不显著。

三、讨论

(一) 金露梅对环境变化的响应

通常敏感属性受环境的影响更大，可塑性趋向资源最大化^[11]。金露梅 C 含量的变异性最小，株高、冠幅的变化是金露梅表型可塑性变化中的主要调控对策，反映了金露梅对环境的适应策略为维持化学计量元素含量的稳定性，进而维持光合、呼吸的稳定性。

在形态属性方面，随着海拔的升高，金露梅外形趋于矮小，这与已有研究结果一致^[6]。在化学计量属性方面，叶 N、P 含量与温度的显著负相关可参考温度—植物生理假说，叶 N、P 对 C 的累积利用速度与 N、P 控制的化学反应过程均具有较高的温度敏感性，因此，N、P 的增加可补偿由于温度降低导致的生物化学反应速率的降低^[12]。

综合来看，金露梅株高随海拔呈显著线性下降趋势，且株高的变异系数最大；花 C 含量的变异系数最小，且不随海拔发生显著变化，表明金露梅对海拔的适应策略之一可能是使花这一繁殖器官保持稳定，保证正常开花结果。金露梅功能属性中，C 的变异系数最小，可以解释植物构建时，作为碳水化合物最基本元素的 C 是最稳定的。

金露梅形态属性随环境的变化是其对温度、水分、海拔等自然条件改变的整体适应^[1]，根据分析结果，在未来全球变化下，气温的升高可能造成原始生境内金露梅株高的增加。未来环境因子的变化将使金露梅在一定范围内调整生态策略，平衡元素的吸收利用以适应变化，从而导致部分化学计量属性不同程度的改变。此外，青藏高原由于受全球变化和人为活动的影响，生态环境日益脆弱，高寒灌丛有进一步扩展的倾向^[13]。可以预测，随着高海拔地区温度和降水的变化，金露梅的适应能力可能使其分布进一步扩展。

(二) 对金露梅生境范围广的解释

金露梅灌丛草甸是青藏高原生态系统的重要组分，分布面积仅次于高山嵩草草甸^[14]。在世界范围内，

欧洲阿尔卑斯山区、蒙古高原、西伯利亚地区以及北美都有广泛的分布。

形态属性中表示叶片光合能力的比叶面积和叶片干物质含量的变异系数与株高、冠幅相比相对较小,说明叶片光合作用能力在较宽海拔范围内有很好的形态适应。越冷干,植物叶片越厚,比叶面积随海拔的增加和降水的减少而减小^[15],但结果表明金露梅比叶面积的变异系数相对较小,说明其对环境胁迫的适应能力较强,叶片无需变厚就能适应。

本研究从金露梅功能属性角度对其分布的广泛性进行了解释,也有较多研究者从生理生态学和分子生物学角度出发进行探究。例如郭盈添等根据实验得出,金露梅通过积累体内可溶性糖和游离脯氨酸来适应高温,并增强过氧化物酶来维持细胞内的活性氧产生和清除的动态平衡,保持细胞膜的稳定性^[16]。此外,苏培玺等指出,在青藏高原,随海拔的变化,广布种发生变种或形成生态型的现象较为普遍^[17]。在不同生境下金露梅的变化较大,形成了不同的类型,即生态学上的生态型或植物学上的变种,使得金露梅具有较宽的生态幅,从而提高了资源利用能力和环境适应能力。综上,金露梅作为高山、亚高山的常见灌木,在全球气候变化背景下,其环境适应性可能进一步增强,分布面积变得更广。

参考文献

- [1]何俊龄.金露梅对青藏高原高寒草甸植被特征和土壤性质的影响[D].兰州大学,2017.
- [2]郭焱培,艾尤尔·亥热提,刘同彦,等.中国北方典型灌丛的分布特征及气候限制[J].中国科学:生命科学,2021,51(03):346-361.
- [3]Archer S, Boutton T W, Hibbard K A. 1.9 - Trees in Grasslands: Biogeochemical Consequences of Woody Plant Expansion[M]. Elsevier Inc, 2001, 115-137.
- [4]Zhao H, Guo K, Yang Y, et al. Stipa steppes in scantily explored regions of the Tibetan Plateau: classification, community characteristics and climatic distribution patterns[J]. Journal of plant ecology. 2018, 11(4): 585-594.
- [5]张法伟,韩赟,李红琴,等.青藏高原高寒金露梅灌丛湍流热通量交换与分配特征及其环境影响机制[J].中国农业气象,2020,41(02):76-85.
- [6]李建民.不同生境的金露梅解剖特征比较[J].青海师范大学学报(自然科学版),1996(01):45-49.
- [7]许雪贇,秦燕燕,曹建军.青藏高原东北部二裂委陵菜叶片生态化学计量随海拔变化的特征.生态学报,2019,39(24).
- [8]阳坤,何杰.中国区域高时空分辨率地面气象要素驱动数据集(1979-2015).时空三极环境大数据平台,2016. DOI: 10.3972/westdc.002.2014.db.
- [9]Valladares F, Wright SJ, Lasso E, et al. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from Apanamanian rainforest[J]. Ecology, 2000, 81(7): 1925-1936.
- [10]王姝,周道玮.植物表型可塑性研究进展[J].生态学报,2017,37(24):8161-8169.
- [11]李金霞,孙小妹,刘娜,等.黑果枸杞功能性状对氮磷添加的响应及其可塑性[J].应用生态学报,2021,32(04):1279-1288.
- [12]勾昕.高寒草甸植物群落演替过程物种多样性和化学计量学动态分析[D].兰州大学,2009.
- [13]Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau[J]. Ecological Applications. 2007, 17(2):541-57.
- [14]戴黎聪,郭小伟,柯浔,等.青藏高原金露梅灌丛草甸植物群落对退化演替的响应[J].生态环境学报,2019,28(04):732-740.
- [15]宋璐璐,樊江文,吴绍洪.植物叶片性状沿海拔梯度变化研究进展[J].地理科学进展,2011,30(11):1431-1439.
- [16]郭盈添,范琨,白果,等.金露梅幼苗对高温胁迫的生理生化响应[J].西北植物学报,2014,34(09):1815-1820.
- [17]苏培玺,陈怀顺,周紫鹃,等.金露梅与格桑花[J].植物科学学报,2020,38(06):844-852.