

青藏高原星状雪兔子叶性状对海拔梯度的响应

陈希婷, 王一峰*

(西北师范大学生命科学院, 甘肃 兰州 730070)

摘要:【目的】探究青藏高原星状雪兔子(*Saussurea stella*)叶性状对高原胁迫环境的适应策略。【方法】选取5个不同的海拔梯度(3 300、3 680、4 000、4 240、4 510 m)采集星状雪兔子和土壤样品,分析其叶面积、比叶面积、叶干重、叶干物质含量等叶指标及土壤全氮含量、pH、含水量等土壤理化性质指标。【结果】(1)星状雪兔子叶干重、叶干物质含量、叶面积均与海拔呈负相关关系($P < 0.001$),而比叶面积、气孔密度和叶数量均与海拔呈正相关关系($P < 0.01$);(2)全氮、全磷含量、pH值、含水量等因子在不同海拔梯度上存在显著性差异($P < 0.01$)。其中,海拔和全氮含量是影响植物叶性状的主要控制因子。【结论】星状雪兔子以增大比叶面积、气孔密度和叶数量的方式来适应高原胁迫环境。

关键词: 青藏高原; 海拔; 器官; 星状雪兔子

中图分类号: S812 **文献标志码:** A **文章编号:** 1009-5500(2023)01-0130-07

DOI: 10.13817/j.cnki.cycp.2023.01.017



叶片作为植物获取资源和利用资源的主要营养器官^[1-2],与外界环境的接触面积大,对环境的响应较快,且具有便于观察和测量的优势^[3]。诸如叶面积、比叶面积、叶干重、叶干物质含量、气孔密度等叶性状,能影响植物的光合作用、蒸腾作用、生存策略以及自身获取资源和利用资源的能力^[4]。其中,叶片的干物质含量能反映植物对不同环境的耐受性,其含量越大说明植物耐受性越强^[5];比叶面积能反映对资源的获取和利用能力,以及光能的捕获效率^[6]。气孔是CO₂进入植物体内的“门户”,气孔密度影响植物光合作用和蒸腾作用^[7]。叶片与植物的功能也有着密不可分的联系,它能反映出大多数植物对于环境的适应策略。研究表明,青藏高原东缘常见阔叶木本植物,如温带落叶阔叶林、温带针阔混交林、高寒灌丛等植物的叶表型在高寒地带均表现出叶片小而厚、叶柄较短的现象,该植物以此来适应高海拔环境^[8]。白乌云等^[9]对羊草(*Leymus chinensis*)性状分化进行研究,发现海

拔、水分等环境因子对植物性状产生影响,其中海拔主要影响羊草母株分蘖倍数。Alinia-Ahandani^[10]发现青兰属植物(*Dracocephalum*)通过小植物叶干重的方式来适应强辐射环境。

青藏高原气候寒冷、温差大、海拔高、太阳辐射强,生态环境复杂,独特的地理环境和复杂的气候条件使其产生以海拔为主的综合环境因子,给高山植物带来较大的生长压力和繁殖胁迫^[11]。高山植物不但受到海拔的制约,还受土壤因子的制约。对植物叶性状与环境之间的关系研究能更好地反映高山植物对环境变化的响应机制^[12]。星状雪兔子(*Saussurea stella*)为多年生草本植物,全株光滑无毛,属于无茎莲座状草本植物。植物根呈深褐色,倒圆锥状。叶片为线状披针形,颜色为紫红色或近基部紫红色,或绿色,呈莲座状,星状排列在一起。头状花序为多数,在莲座状叶丛中密集排列,形成半球状。瘦果长5 mm,圆柱状,冠毛为白色,糙毛状。该植物的花果期在7~9月,主要分布在海拔3 000~4 800 m的高山草地、山坡灌丛、河滩地,河边等生境^[13]。风毛菊属植物作为该地区优势种,能体现对高山环境的适应性,而星状雪兔子全株光滑无毛不同于其他的风毛菊属植物。因此,论文选择青藏高原常见的风毛菊属植物星状雪兔

收稿日期:2022-01-11;修回日期:2022-04-29

基金项目:国家自然科学基金(31460105)

作者简介:陈希婷(1996-),女,河南汝州人,硕士研究生。

E-mail:854580548@qq.com

*通信作者。E-mail:1930855928@qq.com

子为研究对象,基于高原海拔的差异性开展研究,探究影响叶性状的主要因素和叶性状对环境的适应策略,为高寒草甸植物星状雪兔子对胁迫环境的适应性研究提供理论和实践依据。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区海拔 3 300~4 510 m(表 1),试验材料均采集于盛花期,采集地为青藏高原东缘的夏河县、久治县、玛曲县、班玛县。夏河县和玛曲县位于甘肃省甘南藏族自治州,该地区年平均气温 1.7 °C,年降水量在 500~800 mm,光照时间长,是典型的高原大陆性气候。久治县和班玛县皆位于青海省果洛藏族自治州,年均气温 0.1 °C,该地区年降水量在 700~800 mm,昼夜温差较大,属于典型的高原大陆性气候。

1.2 样品采集

2020 年 8 月底,在甘南藏族自治州、青海果洛藏族自治州境内,选择 5 个海拔梯度(3 300、3 680、4 000、4

240、4 510 m),每个海拔梯度随机选取 20 个盛花期的完整植株,将样品分株编号装袋,带回实验室。于同一时期在 5 个海拔梯度的植物采集地采集土壤样品,每个海拔梯度选取 5 个样方作为 5 个重复,在每个样方用直径为 6 cm 的土钻 5 点法选取 5 个样点合成一个重复,采集 0~20 cm 土层的土壤充分混合,然后用四分法取 1 kg 土壤作为土壤样品。将植物样品置于 80 °C 的烘箱(型号 WGL-230B)烘 24 h 后取出样品,用 1/10 000 的电子天平称取每株植物的总叶干重;每株植物随机选取 5 片完整叶片称取叶干重;统计每株植物所有叶片数量即为叶片数(枯叶除外);将样品用无色指甲油印痕法制片,并用显微镜测量计算气孔密度;用 ImageJ 软件计算叶片面积。土壤含水量用烘干法测定^[14];土壤全磷及速效磷含量采用钼锑抗比色法^[15];土壤全氮含量用凯氏定氮法测定^[15];土壤全钾含量用原子吸收分光光度计测定^[15];重铬酸钾—硫酸溶液测定有机质含量^[15];pH 值用水土比例为 2.5:1.0 混合测定^[15]。

表 1 星状雪兔子采样地概况

Table 1 Overview of the sampling site of *S. stella*

海拔/m	样本数/株	地理位置	采样地	采集时间	生境
3 300	20	N 34°44'34", E 102°32'53"	阿木去乎镇	2020-08-11	河滩草地
3 680	20	N 34°14'50", E 101°3'9"	玛曲县当庆村	2020-08-12	山坡草地
4 000	20	N 33°22'7", E 101°19'33"	桑赤山垭口附近	2020-08-13	山坡草地
4 240	20	N 34°6'20", E 101°9'38"	班玛县至木西合途中	2020-08-12	山坡草地
4 510	20	N 32°55'16", E 100°18'29"	吉卡乡	2020-08-14	山坡草地

1.3 数据分析

植物比叶面积用单叶片面积与叶干重之比表示;叶干物质含量即叶片干重与叶片饱和鲜重之比;气孔密度即视野气孔数目与实际视野面积之比^[16]。用相关性分析叶性状与海拔之间的相关性。用 RDA 冗余分析植物叶性状与海拔之间的关系。试验数据采用 Excel 和 SPSS 17.0 进行统计分析,用 Origin 2017 软件进行绘图。

2 结果与分析

2.1 叶性状与海拔的相关性

星状雪兔子叶干重、叶干物质含量、叶面积和叶大小都与海拔呈极显著性($P < 0.001$)负相关关系,即

植物叶干重、叶干物质含量、叶面积均随海拔高度的增加而逐渐减小(图 1-A~C)。星状雪兔子的比叶面积、上表皮气孔密度、下表皮气孔密度和叶片数在不同的海拔梯度上呈显著($P < 0.05$)正相关关系,即比叶面积、上表皮气孔密度、下表皮气孔密度和叶数量均表现出随海拔的升高逐渐增大的趋势(图 1-E~G)。

2.2 不同海拔间的土壤理化性质

全氮、有机质、速效磷、全磷、全钾含量、pH 值及土壤含水量等因子在不同的海拔梯度间存在显著性差异($P < 0.01$)。其中,有机质含量随海拔的升高呈上升趋势,在海拔 4 000 m 时最高;pH 值和速效磷含量随海拔高度的增加呈先升高后降低的趋势,最大值均在海拔 3 680 m 处;土壤含水量、全氮、全磷和全钾含

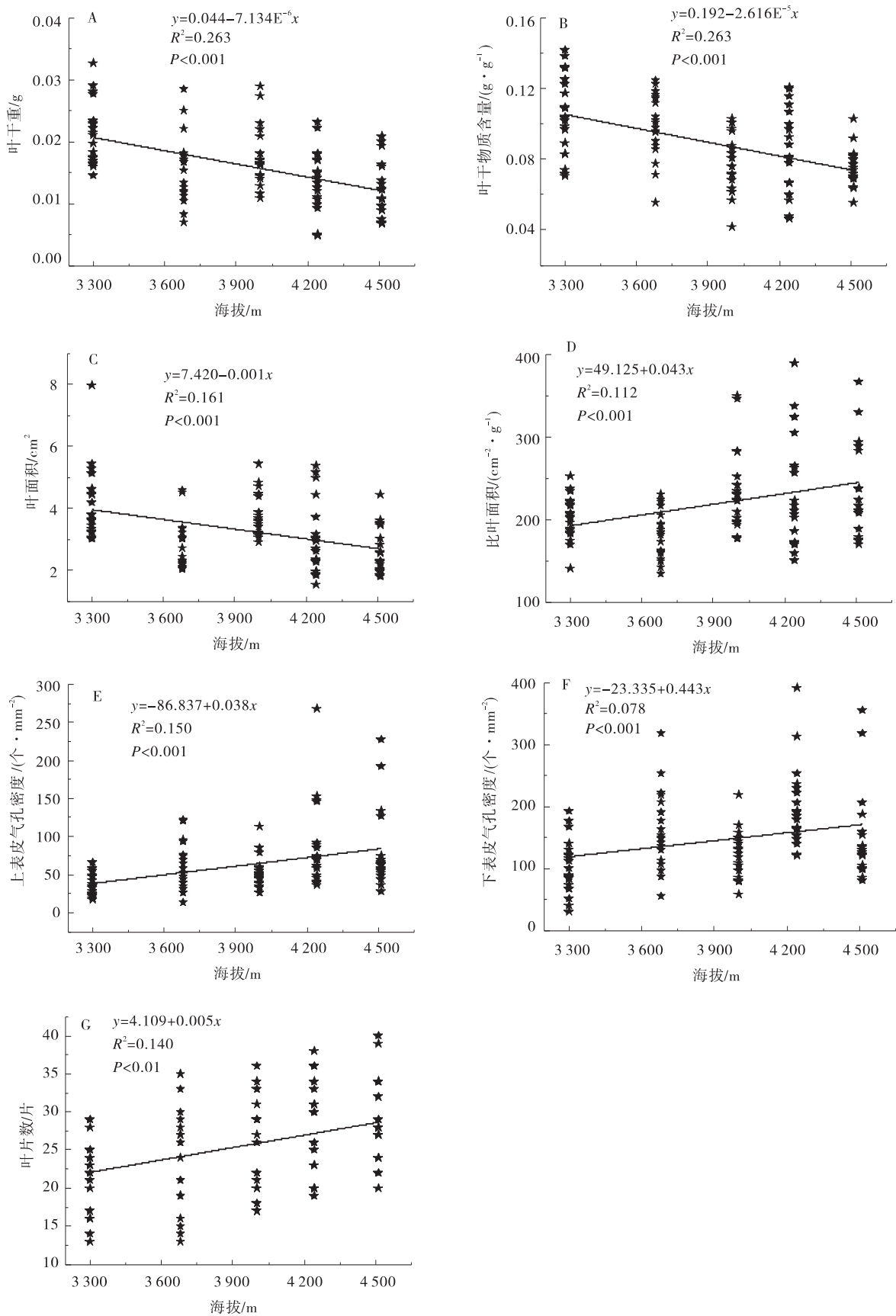


图 1 不同海拔间植物叶性状的回归

Fig. 1 Regression of plant leaf traits at different elevations

量随海拔高度的变化无显著规律,呈折线波动状,土壤含水量和全氮含量在海拔 3 300 m 处最高,全磷、全

钾含量在海拔 4 000 m 处有最大值(表 2)。

表 2 土壤理化性质随海拔梯度的变化

Table 2 Soil physical and chemical properties along the elevation gradient

海拔/m	全氮含量/ (g·kg ⁻¹)	有机质含量/ (g·kg ⁻¹)	pH 值	速效磷含量/ (mg·kg ⁻¹)	全磷含量/ (g·kg ⁻¹)	全钾含量/ (g·kg ⁻¹)	土壤含 水量/%
3 300	5.355±0.005 ^e	19.215±0.005 ^a	5.635±0.005 ^c	3.15±0.05 ^b	1.048±0.001 ^d	18.205±0.005 ^b	51.08±0.005 ^e
3 680	3.255±0.005 ^b	59.865±0.005 ^b	7.565±0.015 ^d	3.35±0.05 ^e	0.437±0.001 ^a	17.215±0.005 ^a	40.02±0.002 ^e
4 000	3.655±0.005 ^d	64.345±0.015 ^d	5.495±0.015 ^b	2.65±0.05 ^a	1.123±0.001 ^e	21.205±0.015 ^d	32.26±0.001 ^b
4 240	2.730±0.010 ^a	63.840±0.010 ^c	5.425±0.015 ^a	3.32±0.02 ^e	0.622±0.002 ^b	18.186±0.014 ^b	44.55±0.001 ^d
4 510	3.620±0.010 ^c	64.340±0.020 ^d	5.480±0.010 ^c	2.74±0.04 ^a	0.922±0.002 ^c	20.205±0.015 ^c	31.12±0.001 ^a
3 300	5.355±0.005 ^e	19.215±0.005 ^a	5.635±0.005 ^c	3.15±0.05 ^b	1.048±0.001 ^d	18.205±0.005 ^b	51.08±0.005 ^e

2.3 植物叶性状与环境因子之间的关系

海拔、全氮、有机质、速效磷、全磷、全钾含量、pH 值及土壤含水量对植物叶性状的影响均存在显著性关系($P < 0.01$)。第 1 排序轴解释量占 19.54%,第 2 排序轴解释量占 5.588%。其中,海拔是影响植物叶性状的最主要限制因子,其次是全氮含量。全氮含量与叶面积、叶干重、叶干物质含量呈正相关,相关性大小表现为:叶面积 > 叶干重 > 叶干物质含量。全氮含量与比叶面积、叶片数、上表皮气孔密度、下表皮气孔密度呈负相关,相关性大小表现为:比叶面积 > 叶片数 > 下表皮气孔密度 > 上表皮气孔密度。比叶面积与全钾含量相关性最大,叶片数与海拔相关性最大,气孔密度与有机质含量相关性最大,叶干物质含量与土壤含水量相关性最大,均呈正相关。

3 讨论

3.1 海拔对植物叶性状及环境因子的影响

随着海拔的变化,植物周围小环境的差异造成土壤养分、土壤含水量、地形等因子的不同,影响植物叶性状^[17]。本研究发现星状雪兔子的叶干重、叶干物质含量、叶面积随海拔梯度的增加呈现逐渐减小的趋势。而比叶面积、上表皮气孔密度、下表皮气孔密度和叶片数随海拔高度的增加,表现出逐渐增大的趋势,且 pH 值、全氮、全磷、有机质、全钾含量、含水量等环境因子在各海拔梯度上均存在显著性差异。

海拔梯度的不同导致大气温度、降水量、太阳辐射、土壤养分等因子在各海拔间有差异,这与庞金凤

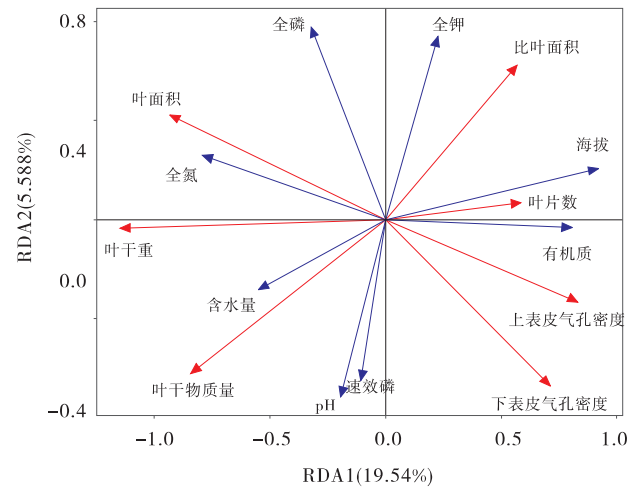


图 2 植物叶性状的 RDA 分析

Fig. 2 RDA ordination diagram of plant leaf traits and environmental factors

等^[18]学者的研究结果一致。这种差异与青藏高原的复杂生态系统密切相关,可能是因为青藏高原随海拔升高,不同小环境的土壤含水量不同,加之温度降低,光照增强导致。高海拔地区土壤全氮含量相对较低,寒冷的气候,高强的辐射,使叶肉细胞壁增厚,叶片厚度增加。同时,为避免强辐射对植物的破坏,叶面积减小^[19]。由于星状雪兔子叶干重、叶干物质含量随海拔升高逐渐减小,耐受性较弱,叶面积减小影响光合作用的策略,捕获更大的光面积,提高获取养分和利用资源的效率^[20]。岩旺等^[21]研究表明急尖长苞冷杉的气孔密度随海拔的升高均显著减小,本研究与前人研究结果不一致,星状雪兔子叶片上、下表皮气孔密度随

海拔的升高均显著增大,这可能是因为高海拔地区辐射强,CO₂分压降低,植物在恶劣环境中为保证其生存,增加气孔密度和透气性。当光照强时也可适当关闭一定数量的气孔来减少水分散失,同时也可以有足够数量的气孔保证光合作用。这与王玉萍等^[22]研究结果一致,植物在高海拔地区通过增大气孔密度来适应环境。随海拔的升高,环境因子发生改变,进而影响植物的叶面积、叶片数^[23]。青藏高原高海拔地区气温低、风速大、辐射强,植物在这种不利于生长的环境中选择将更多地光合作用产物供给叶生长。再者,在这种恶劣的环境下,植物小枝的茎容易出现栓塞,使养分、水分供应受阻,因而导致高海拔地区叶面积较小。植物在强风天气中可能会增加叶片数量来抵御伤害,也可能因强辐射而减小叶面积来减少损伤^[24-25]。由于植物在一定时间内获取的资源有限,因此,对有限的资源进行合理分配有助于生长、生殖、修复等过程^[26]。星状雪兔子以增加比叶面积、上表皮气孔密度、下表皮气孔密度和叶片数的生长模式来适应不利的环境,使自生能够在胁迫环境中生存。

3.2 不同海拔植物叶性状与环境因子之间的关系

生物地球化学循环的不同环节均有植物与土壤的参与,二者之间存在着必然的联系,植物营养元素获取的重要渠道是土壤,植物的生长发育受养分的影响^[27]。RDA分析结果说明了青藏高原星状雪兔子叶性状与环境因子之间存在复杂的关系,植物受各环境因子的共同影响。海拔与全氮含量是影响植物叶性状的主要控制因子,这与丁佳等^[28]的研究结果一致。海拔、全氮、有机质含量、pH、速效磷、全磷、全钾含量及土壤含水量等都对植物叶性状有不同程度的影响。其中海拔作为第一控制因子,可对温度、降水等环境因子再分配,使植物丰富度和微生境不同,对植物性状产生影响^[29-31]。植物对养分元素的保有能力通过叶干物质含量来反映,当其含量较高时,植物对环境资源的利用能力较强。同时,土壤含水量也对叶干物质含量产生影响,在高海拔处含水量较低,叶干物质含量较小^[32],故植物增加气孔密度保证获取充足的光合作用原料。全氮含量主要影响了植物叶面积和比叶面积,且与叶面积呈正相关关系,与比叶面积呈负相关关系。由于高海拔地区全氮含量相对较小,导致在高海拔地区叶面积较小,比叶面积较大,提高了植

物对资源的利用效率,保证了植物能够吸收足够的CO₂进行光合作用。同时,减少了植物水分散失,避免强光辐射的伤害^[33],使植物能更好的适应高原胁迫环境。

4 结论

星状雪兔子叶面积、叶干重、叶干物质含量均随着海拔的升高而逐渐减小,是因为青藏高原地区海拔的升高伴随辐射的增强和周围资源的限制性,该植物通过叶肉细胞壁变厚,叶片增厚,叶面积减小来避免强光辐射带来的损伤。同时星状雪兔子比叶面积、气孔密度和叶片数随海拔的升高而增加,保证其光合作用,使该植物在高寒环境中正常生长发育。

参考文献:

- [1] 杨晶,张倩,方青慧,等. 不同放牧管理模式下高寒草甸共有优势种叶片功能性状比较[J]. 草原与草坪, 2021, 41(6):15-22.
- [2] Geng Y, Wang L, Jin D, *et al.* Alpine climate alters the relationships between leaf and root morphological traits but not chemical traits [J]. *Oecologia*, 2014, 175 (2) : 445-455.
- [3] Zhang S, Zhang Y, Xiong K, *et al.* Changes of leaf functional traits in karst rocky desertification ecological environment and the driving factors[J]. *Global Ecology and Conservation*, 2020, 24:e01381.
- [4] 张鲜花,李江艳,袁小强,等. 不同海拔梯牧草生物型种群构件的生物量分配策略[J]. 草原与草坪, 2021, 41(3) : 1-8.
- [5] 徐倩,杨济达,张志明,等. 不同海拔车桑子叶片功能性状的比较[J]. 西部林业科学, 2017, 46(1):65-69+78.
- [6] 向琳,陈芳清,耿梦娅,等. 井冈山鹿角杜鹃群落灌木层植物叶功能性状对海拔梯度的响应[J]. 热带亚热带植物学报, 2019, 27(2):129-138.
- [7] Qian L, Jihua H, Nianpeng H, *et al.* Changes in leaf stomatal traits of different aged temperate forest stands[J]. *Journal of Forestry Research*, 2021, 32(3):927-936.
- [8] 杨继鸿,李亚楠,卜海燕,等. 青藏高原东缘常见阔叶木本植物叶片性状对环境因子的响应[J]. 植物生态学报, 2019, 43(10):863-876.
- [9] 白乌云,侯向阳,武自念,等. 地理气候因素对羊草性状分化的影响[J]. 干旱区资源与环境, 2020, 34(11) : 138-142.

- [10] Alinia-ahandani E, Fazilati M, Boghozian A, *et al.* Effect of ultraviolet (UV) radiation bonds on growth and chlorophyll content of *Dracocephalum moldavica* L. Herb [J]. *Journal of Biomolecular Research & Therapeutics*, 2019, 8(1):172.
- [11] 李全发, 王宝娟, 安丽华, 等. 青藏高原草地植物叶解剖特征[J]. *生态学报*, 2013, 33(7):2062-2070.
- [12] 刘旻霞, 车应弟, 李俐蓉, 等. 甘南高寒草甸微地形上植物叶片特征与环境因子的冗余分析[J]. *生态学杂志*, 2017, 36(9):2473-2480.
- [13] 石铸, 靳淑英. 中国植物志(第78卷第二分册)[M]. 北京:科学出版社, 1999.
- [14] Wilke B M. Determination of chemical and physical soil properties. *Monitoring and Assessing Soil Bioremediation* [J]. *Soil Biology*, 2005, (5):47-95.
- [15] 鲍士旦. 土壤农化分析(第三版)[M]. 北京:中国农业出版社, 2000.
- [16] 张茜, 赵成章, 董小刚, 等. 高寒退化草地不同海拔狼毒种群花大小与叶大小、叶数量的关系[J]. *生态学杂志*, 2015, 34(1):40-46.
- [17] Ma R, Xu S, Chen Y, *et al.* Allometric relationships between leaf and bulb traits of *Fritillaria przewalskii* Maxim. grown at different altitudes[J]. *Plos one*, 2020, 15(10):e0239427.
- [18] 庞金凤, 张波, 王波, 等. 昆仑山中段北坡不同海拔梯度下土壤生态化学计量学特征[J]. *干旱区资源与环境*, 2020, 34(1):178-185.
- [19] Yoshiyuki M, Kihachiro K. Winter photosynthesis by saplings of evergreen broad-leaved trees in a deciduous temperate forest [J]. *New Phytologist*, 2004, 165(3):857-866.
- [20] 张秀芳, 穆振北, 林美娇, 等. 琅岐岛4种优势植物叶功能性状及其影响因子[J]. *应用与环境生物学报*, 2020, 26(3):667-673.
- [21] 岩旺, 李玉春, 苏源, 等. 轿子山急尖长苞冷杉叶片和气孔特征随海拔梯度变化研究[J]. *林业调查规划*, 2018, 43(4):25-29+41.
- [22] 王玉萍, 高会会, 张峰, 等. 珠芽蓼叶片对海拔变化的表型可塑性[J]. *应用生态学报*, 2021, 32(6):2070-2078.
- [23] 吴云, 张霓雯, 彭瀚, 等. 海拔对全缘叶绿绒蒿植株性状和花特征的表型选择分析[J]. *西北植物学报*, 2016, 36(7):1443-1449.
- [24] Kong Y, Nemali K. Blue and Far-Red Light Affect Area and Number of Individual Leaves to Influence Vegetative Growth and Pigment Synthesis in Lettuce [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12:667407.
- [25] 李曼, 郑媛, 郭英荣, 等. 武夷山不同海拔黄山松枝叶大小关系[J]. *应用生态学报*, 2017, 28(2):537-544.
- [26] 杨亚军, 王一峰, 祁如林, 等. 唐古特雪莲花部特征及生殖分配的海拔差异[J]. *广西植物*, 2018, 38(2):159-168.
- [27] 张建旗, 赵峰, 黄蓉, 等. 七叶树叶片营养与立地土壤状况的相关性分析[J]. *草原与草坪*, 2021, 41(3):119-124.
- [28] 丁佳, 吴茜, 闫慧, 等. 地形和土壤特性对亚热带常绿阔叶林内植物功能性状的影响[J]. *生物多样性*, 2011, 19(2):158-167.
- [29] Wang C Y, Zhou J W, Liu J, *et al.* Differences in functional traits and reproductive allocations between native and invasive plants[J]. *Journal of Central South University*, 2018, 25(3):516-525.
- [30] 杨天成, 海春兴, 李晓佳, 等. 内蒙古典型草原区土壤理化性质对不同利用方式的响应[J]. *草原与草坪*, 2022, 42(4):139-146.
- [31] Park K H, Yoo S, Park M S, *et al.* Different patterns of belowground fungal diversity along altitudinal gradients with respect to microhabitat and guild types[J]. *Environmental microbiology reports*, 2021, 13(5):649-658.
- [32] 张慧文, 马剑英, 孙伟, 等. 不同海拔天山云杉叶功能性状及其与土壤因子的关系[J]. *生态学报*, 2010, 30(21):5747-5758.
- [33] 焦冬英, 杨春, 蔡传涛, 等. 不同海拔高度对星油藤叶片特性、植株生长及种子成分的影响[J]. *热带作物学报*, 2016, 37(2):365-371.

Responses of leaf traits of *Saussurea stella* to an elevational gradient in Qinghai–Tibet Plateau

CHEN Xi-ting, WANG Yi-feng*

(College of Life Science, Northwest Normal University, Lanzhou 730070, China)

Abstract: **【Objective】** Leaf is a vegetative organ for photosynthesis and has a large contact area with the external environment, which can be used to explore the adaptation strategies of leaf traits to plateau stress environment. **【Method】** *Saussurea stella* on the Qinghai-Tibet Plateau was selected as the research object of this topic. Plant and soil samples were collected across five elevation gradients (3 300, 3 680, 4 000, 4 240, 4 510 m). Leaf indicators, such as leaf area, specific leaf area, leaf dry weight, and leaf dry matter content of the plant as well the soil physical and chemical properties, such as soil total nitrogen, pH, and soil moisture content were analyzed. Furthermore, the adaptation strategies of leaf traits to plateau stress environment were explored. **【Result】** (1) Our results showed that leaf dry weight, leaf dry matter content and leaf area were negatively correlated with elevation ($P < 0.001$), while specific leaf area, stomatal density and number of leaves were positively correlated with elevation ($P < 0.01$); (2) There were significant differences in factors, such as total nitrogen, total phosphorus, pH, and soil moisture content on different elevation gradients ($P < 0.01$). Among them, elevation and total nitrogen were the main controlling factors affecting plant leaf traits. **【Conclusion】** The results suggest that *Saussurea stella* adapts to the stressful environment of the plateau by increasing the specific leaf area, stomatal density and number of leaves.

Key words: Qinghai-Tibet Plateau; elevation; organ; *Saussurea stella*