

吕亮雨, 蔡宗程, 刘青青, 等. 三江源区大武滩高寒草甸不同生境光稈茅香表型性状变异及其对土壤因子的响应[J]. 沈阳农业大学学报, 2024, 55(6): 706–718.

LÜ Liangyu, CAI Zongcheng, LIU Qingqing, et al. Variations in functional traits of *Anthoxanthum glabrum* (Tvin.) veldkamp in different habitats of dawutan high-altitude wetland in the sanjiangyuan area and its response to soil factors[J]. Journal of Shenyang Agricultural University, 2024, 55(6): 706–718.

## 三江源区大武滩高寒草甸不同生境光稈茅香表型性状变异及其对土壤因子的响应

吕亮雨<sup>a</sup>, 蔡宗程<sup>a</sup>, 刘青青<sup>a</sup>, 保善存<sup>a</sup>, 李发毅<sup>a</sup>, 韩燕<sup>b</sup>, 常诗娅<sup>b</sup>, 施建军<sup>a</sup>

(青海大学 a. 畜牧兽医科学院, b. 农牧学院, 西宁 810016)

**摘要:**三江源区地处青藏高原, 研究区生态系统多样, 包括高寒草甸、湖泊和湿地等, 是研究物种多样性的热点区域。植物的表型性状表达受遗传特征和外部环境条件共同影响, 其表型性状可反映物种对环境的适应策略。通过大样本抽样调查和统计分析方法, 对大武滩高寒草甸的五种生境(阳坡湿生生境 A1、阴坡湿生生境 A2、中生境 A3、阴坡旱生生境 A4 和阳坡旱生生境 A5)中的光稈茅香进行分株和叶表型性状的比较研究, 并分析不同生境下光稈茅香表型性状的分异规律及其对土壤因子的响应。结果表明: 不同生境光稈茅香的分株性状和叶性状的变异系数分别在 2%~13% 和 1%~21% 之间。其中, 在阳坡旱生生境中光稈茅香的分株性状和叶性状变异系数较大, 而在湿生生境中变异系数较小。光稈茅香表型性状之间的相关性因生境不同存在一定变化, 阳坡湿生生境中叶宽与生殖枝长度呈极显著相关关系(0.970), 阴坡湿生生境中叶片数与叶厚(-0.973)、叶长与冠幅(-0.959)均呈极显著负相关关系, 阴坡旱生生境中叶长与生殖枝鲜质量呈极显著相关关系(0.980)。光稈茅香的原位土壤因子在不同生境下表现出异质性特征, 光稈茅香表型性状的变异是含水量、pH 值、有机质、电导率、全氮、全磷、碱解氮和速效磷等土壤因子综合作用的结果, 其中电导率是负向驱动因子, 其余各土壤因子均为正向驱动因子。因此, 光稈茅香通过自我调节表型性状来更好地适应不同的生存环境, 在局域尺度上, 不同生境的土壤因子是导致光稈茅香表型性状产生分异的主要因素。

**关键词:**三江源区; 大武滩高寒草甸; 不同生境; 光稈茅香; 表型性状; 土壤因子

中图分类号: Q948

文章编号: 1000-1700(2024)06-0706-13

文献标识码: A

开放科学(资源服务)标识码(OSID):



### Variations in Functional Traits of *Anthoxanthum glabrum* (Tvin.) Veldkamp in Different Habitats of Dawutan High-altitude Wetland in the Sanjiangyuan Area and Its Response to Soil Factors

LÜ Liangyu<sup>a</sup>, CAI Zongcheng<sup>a</sup>, LIU Qingqing<sup>a</sup>, BAO Shancun<sup>a</sup>, LI Fayi<sup>a</sup>, HAN Yan<sup>b</sup>,  
CHANG Shiya<sup>b</sup>, SHI Jianjun<sup>a</sup>

(a. College of Animal Science and Veterinary Science, b. College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining 810016, China)

**Abstract:** The Sanjiangyuan area is located in the Qinghai-Tibet Plateau. The study area has diverse ecosystems, including alpine meadows, lakes and wetlands, and it is a hot area for studying species diversity. The expression of plant functional traits is influenced by both genetic characteristics and external environmental conditions, and its functional traits can reflect the adaptation strategy of species to the environment. By means of large sample sampling survey and statistical analysis, the ramets and leaf functional characters of *Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp in five habitats of Dawutan alpine wetland

收稿日期: 2024-08-22

项目基金: 国家重点研发计划项目(2021YFC3201600); 第二次青藏高原综合科学考察研究项目(2019QZKK1002)

第一作者: 吕亮雨(1997-), 男, 博士研究生, 从事牧草经营管理研究, E-mail: 1670240560@qq.com

通信作者: 施建军(1970-), 男, 博士, 研究员, 博士生导师, 从事牧草经营管理研究, E-mail: 378605242@qq.com

(wet habitat A1, semi-wet habitat A2, mesophyte habitat A3, shady dry habitat A4 and sunny dry habitat A5) were comparatively studied, and the differentiation law of functional characters of *Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp in different habitats and its response to soil factors were analyzed. The results showed that the coefficient of variation of ramet traits and leaf traits in different habitats were between 2%–13% and 1%–21%, respectively. Among them, the coefficient of variation of ramet traits and leaf traits of *Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp is larger in dry habitat on sunny slope, but smaller in wet habitat. The correlation between functional characters of *Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp with different habitats. The leaf width in wet habitat was significantly correlated with the length of reproductive branches (0.970), the leaf number in semi-wet habitat was negatively correlated with the leaf thickness (-0.973) and the leaf length was negatively correlated with the crown width (-0.959), and the leaf length in dry habitat on shady slopes was significantly correlated with the fresh quality of reproductive branches. In situ soil factors in different habitats showed heterogeneous characteristics, and the variation of functional characteristics of *Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp was the result of the comprehensive action of soil factors such as water content, pH value, organic matter, conductivity, total nitrogen, total phosphorus, alkali-hydrolyzable nitrogen and available phosphorus, among which conductivity was a negative driving factor, and the other soil factors were positive driving factors. Therefore, it is better to adapt to different living environments through self-regulation of functional traits. On the local scale, soil factors in different habitats are the main factors leading to the differentiation of functional traits.

**Key words:** Sanjiangyuan area; Dawutan high-altitude wetland; different habitats; *Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp; functional traits; soil factors

三江源区地处青藏高原腹地,生态系统类型丰富,包括高寒草甸、湖泊和湿地等,该区是研究生物多样性的关键区域<sup>[1]</sup>。为保护三江源区物种多样性,我国建立了三江源国家公园,以加强生态环境监测,推动三江源区生态系统可持续发展<sup>[2]</sup>。三江源国家公园的建立旨在平衡保护生态环境与促进经济发展之间的关系,实现人与自然的和谐共生。

植物表型性状变异与其生存环境密切相关,对植物于特定生境定植、存活、成长、繁殖和死亡等方面影响显著。表型性状不仅可反映植物适应生境因子的生理生态机制,还可反映生境因子改变后植物在生活史策略上作出的调整<sup>[3]</sup>。同时,生态系统功能在一定程度上也会受到植物表现型性状的影响。因此,作为联系植物和生境之间的桥梁,表型性状的相关研究已从植物个体扩展到生态系统的各个层次,成为解决生态学问题的重要手段<sup>[4]</sup>。叶片是植物对外界环境变化最为敏感的植物器官,研究其表型性状变异及其与生境因子的相关性能够直接反映植物对生境因子的适应性<sup>[5]</sup>。近年来,对叶表型性状的研究已比较全面,包括叶长、叶宽、叶厚、叶片光合特性、叶片质量及其化学计量特征等<sup>[6]</sup>。然而,对高寒草甸生态系统中特定物种在不同土壤微生境下叶片表型性状变异的研究相对较少<sup>[7]</sup>。因此,开展局域尺度上特定物种表型性状分异规律及其与环境因子的关系研究,有助于更好地理解 and 预测植物对资源利用分配能力及适应策略,同时避免种群间遗传差异的影响。

光稈茅香[*Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp],是禾本科多年生草本植物,具有抗盐碱、抗寒、抗涝等特点<sup>[8]</sup>。它广泛分布于青藏高原的河滩、湿地地带的高寒草甸,主要通过分蘖根繁殖,由于营养繁殖原因使其后代基因型与亲本几乎一样<sup>[9]</sup>。因此,不同生境下的土壤因子可能是光稈茅香表型性状变异的主要环境因素。在三江源区大武滩高寒草甸中,光稈茅香在维持高寒草甸生态系统的结构和稳定性方面发挥着重要作用。光稈茅香富含香豆素的特性也使其成为一种优质牧草,能够提高夏季草场牧草适口性<sup>[10-11]</sup>。因此,本研究以大武滩高寒草甸光稈茅香为研究对象,旨在通过对不同微生境下光稈茅香分株性状和叶性状的差异性进行比较,分析其性状之间的协同性,并探索土壤因子与这些性状之间的相关性,揭示在局域尺度下不同土壤微生境对光稈茅香表型性状的分异规律及其主导因素的影响,为高寒草甸保护和管理提供以及光稈茅香合理利用供理论指导,以促进三江源区生态系统的可持续发展和保护。

## 1 材料与方法

### 1.1 试验地概况

试验于2023年8月下旬在果洛州玛沁县进行。玛沁县位于果洛藏族自治州东北部(33°43'N ~ 35°

16°N, 98°24'E ~ 100°56'E), 海拔3 700 m, 年平均气温约为-3.5 °C, 年降水量约为500 mm, 属于高原大陆性半湿润气候, 境内高寒草甸资源十分丰富<sup>[12]</sup>。大武滩高寒草甸位于玛沁县的东南角, 面积约为10 km<sup>2</sup>, 境内主要包括草甸草原、草甸和沼泽等3种植被类型, 土壤类型涵盖砂土、砾石滩、砂壤土和草甸土。样地地表水丰富, 地下水位较高, 土壤常处于季节性或长期性积水状态, 呈现嫌气环境, 微生物活动较弱, 有机物质积累显著<sup>[13-14]</sup>。

## 1.2 样地设置

根据光稈茅香分布情况、群落盖度、伴生种、土壤类型和水分条件等特征设置阳坡湿生生境(A1)、阴坡湿生生境(A2)、中生生生境(A3)、阴坡旱生生境(A4)和阳坡旱生生境(A5)共5种样地<sup>[7]</sup>。样地基本信息见表1。样地间距离在5 km以内, 坡位均为中坡位, 坡度15~25°, 土层厚度10~15 cm, 海拔约3 700 m。5块不同生境光稈茅香样地面积均为5 m×30 m, 在各样地随机设置5个0.5 m×0.5 m的样方。

表1 5块研究样地基本信息

Table 1 Analysis of five kinds of test foundations

生境 Habitat	土壤类型 Soil type	水分条件 Water condition	光稈茅香分布 Distribution of <i>Anthoxanthum</i> <i>glabrum</i> (Trin.) Veldkamp	群落盖度/% Community coverage	伴生种 Associated species
A1	砂土 Sandy soil	雨季积水 Rainy season waterlogging	单优群落 Single optimal community	>95	早熟禾、披碱草 Early maturing grass and alkali grass
A2	砂土 Sandy soil	无或少积水 No or minimal water accumulation	单优群落 Single optimal community	>95	多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i>
A3	砾石滩 Gravel beach	无积水 No standing water	斑块群落 Plaque community	>80	短穗兔儿草 Short spike rabbit grass
A4	砂壤土 Sandy loam soil	无积水 No standing water	斑块群落 Plaque community	>75	西藏沙棘、冷蒿 Hippophae Tibetana and <i>Artemisia frigida</i>
A5	草甸土 Meadow soil	无积水 No standing water	斑块群落 Plaque community	<40	赖草、冷蒿 Leymus and <i>Artemisia frigida</i>

注: A1为阳坡湿生生境; A2为阴坡湿生生境; A3为中生生生境; A4为阴坡旱生生境; A5为阳坡旱生生境。下同。

Note: A1 is sunny wet habitat; A2 is shady wet habitat; A3 is mesogenic habitat; A4 is shady dry habitat; A5 is sunny dry habitat. The same below.

## 1.3 研究方法

1.3.1 植株表型性状测定 表型性状测定参照禾本科草种质资源描述和数据采集规范(DB/T 2532-2022)<sup>[15]</sup>。具体方法为: 于2023年8月下旬在上述5种样地中的25个样方取样, 样地中光稈茅香为自然生长, 每样方随机选择10~12个2年生成熟期且生长态势一致的分株完整剪下, 再从中随机抽取30株(每样方6株), 并对分株进行编号。用卷尺(精度1 mm)测量样株株高、生殖枝长度、冠幅(统一为南北和东西方向测量); 用电子天平(精度0.001 g)测量生殖枝鲜质量; 在每株样株基部采集2片成熟叶, 用游标卡尺(精度0.01 mm)测量叶长、叶宽和叶厚, 5株为1组, 用电子天平称量10叶鲜质量; 通过实测计数法统计单株叶片数。

1.3.2 土壤理化性质测定 在天气晴朗时采集土壤样品, 采样时间为16:00, 沿着样方内的对角线及中心点设置5个采样点, 使用直径5 cm的土钻钻取0~10 cm土层土壤5钻。将其均匀混合为1份土壤样品, 挑出砾石、凋落物、植物残根后过孔径2 mm筛, 分装为2部分带回实验室。第1部分用于测定土壤基本物理性质(土壤电导率、含水量、pH值); 第2部分在避光处阴干后用于测定土壤C、N、P含量。参照《土壤农化分析》<sup>[16]</sup>, 测定土壤有机质、全氮、全磷、碱解氮、速效磷等指标, 具体测定指标及方法见表2<sup>[17-18]</sup>。土壤含水量采用烘干法; 土壤pH值采用电位法(水土比为2.5:1)测定; 土壤电导率采用DDS-308A型电导率仪测定(水土质量比为5:1)。

## 1.4 数据处理

针对不同生境下的光稈茅香的各表型性状, 进行单因素方差分析(one-way ANOVA,  $\alpha=0.05$ )来比较它们之间的差异, 用Pearson相关分析法来分析生境内及生境间表型性状之间及表型性状与土壤因

表2 土壤养分含量测定项目及测定方法

Table 2 Determination items and methods of soil nutrient content

测试项目 Test item	测试方法 Test method
有机质 Organic matter	高温外加热重铬酸钾氧化容量法 High-temperature external-heating potassium dichromate oxidation volumetric method
全氮 Total nitrogen	凯氏定氮法 Kjeldahl method
全磷 Total phosphorus	酸溶-钼锑抗比色法 Acid-digestion-molybdenum-antimony anti-colorimetric method
碱解氮 Alkali hydrolyzed nitrogen	碱解-扩散法 Alkali-hydrolysis-diffusion method
速效磷 Available phosphorus	碳酸氢钠浸提-钼锑抗比色法 Sodium bicarbonate extraction-molybdenum-antimony anti-colorimetric method

子之间的相关性。数据分析部分用SPSS 26.0软件,用Excel 2019软件绘图。

## 2 结果与分析

### 2.1 不同生境光稈茅香分株性状的比较

由表3可知,5种生境光稈茅香分株性状变化规律一致,冠幅、株高、生殖枝长和生殖枝鲜重均表现为A2 > A1 > A3 > A4 > A5。其中不同生境光稈茅香的冠幅和株高差异显著( $p < 0.05$ );生殖枝长度除阴坡旱生生境(A4)和阳坡旱生生境(A5)间无显著差异之外,其余各生境均存在显著差异( $p < 0.05$ );生殖枝鲜质量在中生生境(A3)和阴坡旱生生境(A4)间无显著差异( $p > 0.05$ ),其余各生境间均差异显著。

生境内冠幅在阳坡湿生生境(A1)和阴坡旱生生境(A4)中变异系数小于10%,其余各生境变异系数均达到10%以上;株高、生殖枝长和生殖枝鲜质量在各生境中变异系数均小于10%,变异程度较弱,其变异系数分别为4%~9%、3%~8%、2%~4%;生境间各性状变异系数变化范围为2.6%~8.4%,其中,生殖枝鲜质量变异系数最小,仅为2.6%。生境内和生境间光稈茅香冠幅的变异度普遍高于株高、生殖枝长和生殖枝鲜质量,不同生境光稈茅香分株性状间存在稳定变异。

表3 不同生境光稈茅香分株性状及显著性检验

Table 3 Subdivision traits and significance test of *Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp in different habitats

性状 Character	生境 Habitat	样本数 N	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	显著性 ST	标准差 SD	变异系数/% CV
冠幅/cm Crown	A1	30	9.00	8.00	8.61	b	0.39	5
	A2	30	14.50	10.50	12.50	a	1.58	13
	A3	30	8.30	6.45	7.34	c	0.80	11
	A4	30	6.35	5.85	6.10	d	0.19	3
	A5	30	5.62	4.26	4.96	e	0.51	10
	平均Mean	4	8.75	7.01	7.90		0.69	8.4
株高/cm Plant height	A1	30	35.00	31.00	32.80	b	1.48	5
	A2	30	37.00	34.00	35.20	a	1.30	4
	A3	30	31.00	26.00	28.20	c	1.92	7
	A4	30	27.00	22.00	24.60	d	1.95	8
	A5	30	21.00	17.00	18.40	e	1.67	9
	平均Mean	4	30.20	26.00	27.84		1.67	6.6
生殖枝长度/cm Genital length	A1	30	27.90	26.10	27.08	b	0.72	3
	A2	30	33.00	29.00	30.80	a	1.48	5
	A3	30	22.10	18.90	20.52	c	1.28	6
	A4	30	17.00	14.00	15.80	d	1.30	8
	A5	30	16.00	13.00	14.40	d	1.14	8
	平均Mean	4	23.20	20.20	21.72		1.18	6.0
生殖枝鲜质量/g Fresh quality of reProductive branches	A1	30	0.34	0.33	0.33	b	0.01	2
	A2	30	0.41	0.39	0.40	a	0.01	3
	A3	30	0.33	0.31	0.32	c	0.01	2
	A4	30	0.32	0.30	0.31	c	0.01	2
	A5	30	0.19	0.17	0.18	d	0.01	4
	平均Mean	4	0.32	0.30	0.31		0.01	2.6

注:不同小写字母表示生境间差异显著( $p < 0.05$ )。下同。

Note: Different lowercase letters indicate significant differences among habitats. The same below.

## 2.2 不同生境光稈茅香叶性状的比较

由表4可知,5种生境光稈茅香的叶片数、叶长、叶宽、叶厚和10叶鲜质量均以阴坡湿生生境(A2)最大,阳坡旱生生境(A5)最小。其中阴坡旱生生境(A4)和阳坡旱生生境(A5)光稈茅香的叶长、叶宽、叶厚、10叶鲜质量间以及中生生境(A3)和阴坡旱生生境(A4)的叶片数间差异均未达到显著水平( $p>0.05$ )。

生境内叶片数在5种生境中变异系数均达到10%以上;叶宽和10叶鲜质量在各生境中变异系数均小于10%,变异程度较弱,其变异系数分别为1%~7%、1%~5%;叶长和叶厚在阴坡旱生生境(A4)中变异系数大于10%,分别为11%、12%,其余各生境变异系数均在10%以下;生境间各性状变异系数变化范围为3.6%~14.4%,其中,叶片数变异系数最大,为14.4%。生境内和生境间光稈茅香叶片数的变异度普遍高于叶长、叶宽、叶厚和10叶鲜质量,不同生境光稈茅香叶性状间存在稳定变异。

表4 不同生境光稈茅香叶性状及显著性检验

Table 4 Analysis on the difference of leaf traits of *Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp in five different habitats

性状 Character	生境 Habitat	样本数 N	最大值 Max	最小值 Min	平均值 Mean	显著性 ST	标准差 SD	变异系数/% CV
叶片数/个 Number of blades	A1	30	5.00	4.00	4.60	b	0.55	12
	A2	30	6.00	5.00	5.60	a	0.55	10
	A3	30	4.00	3.00	3.80	c	0.45	12
	A4	30	4.00	3.00	3.40	c	0.55	16
	A5	30	3.00	2.00	2.60	d	0.55	21
	平均Mean	30	4.40	3.40	4.00		0.53	14.4
叶长/cm Leaf length	A1	30	19.00	16.00	17.60	b	1.14	6
	A2	30	23.00	19.00	20.80	a	1.48	7
	A3	30	16.00	13.00	14.80	c	1.30	9
	A4	30	12.00	9.00	10.60	d	1.14	11
	A5	30	11.00	10.00	10.40	d	0.55	5
	平均Mean	30	16.20	13.40	14.84		1.12	7.6
叶宽/cm Leaf width	A1	30	0.56	0.54	0.55	b	0.01	2
	A2	30	0.69	0.64	0.67	a	0.02	4
	A3	30	0.53	0.51	0.52	b	<0.01	1
	A4	30	0.50	0.41	0.47	c	0.03	7
	A5	30	0.47	0.40	0.44	c	0.03	6
	平均Mean	30	0.55	0.50	0.53		0.02	4.0
叶厚/mm Leaf thickness	A1	30	0.24	0.20	0.21	b	0.01	5
	A2	30	0.28	0.23	0.25	a	0.02	9
	A3	30	0.23	0.17	0.19	b	0.01	8
	A4	30	0.22	0.16	0.19	c	0.02	12
	A5	30	0.17	0.14	0.16	c	0.01	8
	平均Mean	30	0.22	0.18	0.20		0.02	8.4
10叶鲜质量/g Ten-leaf fresh quality	A1	30	1.69	1.66	1.67	b	0.01	1
	A2	30	2.31	2.02	2.20	a	0.12	5
	A3	30	1.55	1.48	1.51	c	0.03	2
	A4	30	1.20	1.08	1.14	d	0.05	5
	A5	30	1.18	1.03	1.12	d	0.06	5
	平均Mean	30	1.59	1.46	1.53		0.05	3.6

## 2.3 光稈茅香表型性状间的关联分析

2.3.1 5种生境内光稈茅香表型性状的关联分析 由表5可知,5种生境光稈茅香的表型性状之间均呈现出一定的相关关系。在阳坡湿生生境(A1)中,冠幅与叶宽和生殖枝长度之间呈显著正相关关系( $p<0.05$ );叶宽与生殖枝长度达到极显著水平( $p<0.01$ )。在阴坡湿生生境(A2)中,冠幅与叶长之间呈极显著负相关关系( $p<0.01$ ),与叶宽之间呈显著负相关关系( $p<0.05$ );叶厚与叶片数间呈极显著负相关( $p<0.05$ )。生殖枝长度与生殖枝鲜质量呈显著负相关关系( $p<0.05$ )。在中生生境(A3)中,株高与10叶鲜质量之间呈极显著负相关关系( $p<0.01$ ),冠幅与生殖枝长度、10叶鲜质量与株高间均达到显著负相关水平( $p<0.05$ )。在阴坡旱生生境(A4)中,叶片数与株高呈显著正相关关系( $p<0.05$ ),生殖枝鲜质量与叶长呈极显

显著正相关关系( $p < 0.01$ ),生殖枝长度与叶长、叶厚、生殖枝鲜质量均呈显著负相关关系( $p < 0.05$ )。在阳坡旱生生境(A5)中,叶仅片数与叶厚、叶厚与生殖枝鲜质量呈显著正相关关系( $p < 0.05$ )。

表5 5种生境内光稈茅香表型性状相关性分析

Table 5 Correlation analysis of phenotypic traits of *Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp in five species

生境 Habitat	性状 Character	叶片数 Number of blades	叶长 Leaf length	叶厚 Leaf thickness	叶宽 Leaf width	冠幅 Crown	10叶鲜质量 Ten-leaf fresh quality	株高 Plant height	生殖枝鲜质量 Fresh quality of reproductive branches	
A1	叶长 Leaf length	0.080								
	叶厚 Leaf thickness	-0.667	-0.721							
	叶宽 Leaf width	0.122	0.496	-0.689						
	冠幅 Crown	0.024	0.040	-0.359	0.879*					
	10叶鲜质量 Ten-leaf fresh quality	0.621	0.399	-0.826	0.661	0.444				
	株高 Plant height	-0.123	0.237	-0.277	0.527	0.395	0.668			
	生殖枝鲜质量 Fresh quality of reproductive branches	-0.824	0.452	0.222	0.122	-0.010	-0.460	0.029		
	生殖枝长度 Length of reproductive shoot	-0.089	0.386	-0.504	0.970**	0.911*	0.553	0.608	0.231	
	A2	叶长 Leaf length	-0.123							
		叶厚 Leaf thickness	-0.973**	0						
叶宽 Leaf width		-0.763	0.728	0.670						
冠幅 Crown		0.289	-0.959**	-0.202	-0.832*					
10叶鲜质量 Ten-leaf fresh quality		-0.570	-0.709	0.631	-0.091	0.615				
株高 Plant height		0.140	0.801	-0.327	0.384	-0.606	-0.619			
生殖枝鲜质量 Fresh quality of reproductive branches		0.016	-0.615	-0.095	-0.418	0.707	0.539	-0.158		
生殖枝长度 Length of reproductive shoot		0.492	0.545	-0.431	0.027	-0.533	-0.820	0.284	-0.856*	
A3		叶长 Leaf length	0.343							
		叶厚 Leaf thickness	-0.075	0.362						
	叶宽 Leaf width	0.325	-0.048	0.378						
	冠幅 Crown	-0.673	-0.615	-0.625	-0.641					
	10叶鲜质量 Ten-leaf fresh quality	-0.487	-0.398	0.688	0.221	-0.004				
	株高 Plant height	0.349	0.518	-0.596	-0.507	0.091	-0.935**			

续表

生境 Habitat	性状 Character	叶片数 Number of blades	叶长 Leaf length	叶厚 Leaf thickness	叶宽 Leaf width	冠幅 Crown	10叶鲜质量 Ten-leaf fresh quality	株高 Plant height	生殖枝鲜质量 Fresh quality of reproductive branches
	生殖枝鲜质量 Fresh quality of reproductive branches	-0.020	-0.63	-0.767	-0.573	0.723	-0.216	0.239	
	生殖枝长度 Length of reproductive shoot	0.707	0.257	0.529	0.799	-0.918*	0.140	-0.316	-0.531
	叶长 Leaf length	0.320							
	叶厚 Leaf thickness	0.084	0.769						
	叶宽 Leaf width	0.709	0.213	0.475					
	冠幅 Crown	0.001	0.059	0.247	0.095				
A4	10叶鲜质量 Ten-leaf fresh quality	0.090	0.538	0.342	-0.151	0.770			
	株高 Ant height	0.890*	0.585	0.154	0.461	-0.240	0.138		
	生殖枝鲜质量 Fresh quality of reproductive branches	0.345	0.980**	0.777	0.239	0.253	0.675	0.550	
	生殖枝长度 Length of reproductive shoot	-0.210	-0.908*	-0.902*	-0.385	0.102	-0.228	-0.433	-0.850*
	叶长 Leaf length	-0.167							
	叶厚 Leaf thickness	0.910*	-0.210						
	叶宽 Leaf width	0.514	0.575	0.463					
	冠幅 Crown	-0.373	0.628	-0.245	0.568				
A5	10叶鲜质量 Ten-leaf fresh quality	-0.565	-0.122	-0.584	-0.861	-0.485			
	株高 Plant height	0.491	-0.491	0.733	-0.195	-0.499	0.010		
	生殖枝鲜质量 Fresh quality of reproductive branches	0.832*	-0.507	0.912*	0.338	-0.257	-0.647	0.664	
	生殖枝长度 Length of reproductive shoot	0.721	0.080	0.404	0.620	-0.132	-0.572	-0.236	0.412

注: \* $p < 0.05$ ; \*\* $p < 0.01$ 。下同。

Note: The same below.

2.3.2 生境间光稈茅香表型性状的关联分析 由表6可知,5种生境间光稈茅香的表型性状之间均呈现出较强的相关关系。除叶厚外,叶片数与其他光稈茅香表型性状间均呈显著正相关关系。叶宽与其他光稈茅香表型性状间均呈显著或极显著相关关系。叶厚仅与10叶鲜质量之间达到显著相关关系。10叶鲜质量与冠幅、叶长、生殖枝长度之间呈极显著正相关关系,与株高之间呈显著正相关关系。冠幅与叶长、生殖枝长、生殖枝鲜质量、株高之间均呈显著正相关关系。叶长、生殖枝鲜质量、生殖枝长度均与株高呈显著正相关关系。

表6 生境间光稈茅香表型性状相关性分析

Table 6 Correlation analysis of phenotypic characters of *Anthoxanthum glabrum* (Trin.) Veldkamp in different habitats

性状 Character	叶片数 Number of blades	叶宽 Leaf width	叶厚 Leaf thick- ness	10叶鲜质量 Ten-leaf fresh quality	冠幅 Crown	叶长 Leaf length	生殖枝鲜质量 Fresh quality of reproductive branches	生殖枝长度 Length of re- productive shoot	株高 Plant height
叶片数 Number of blades	1								
叶宽 Leaf width	0.880*	1							
叶厚 Leaf thickness	0.761	0.883*	1						
10叶鲜质量 Ten-leaf fresh quality	0.847*	0.946**	0.851*	1					
冠幅 Crown	0.849*	0.914*	0.808	0.953**	1				
叶长 Leaf length	0.860*	0.931**	0.814	0.932**	0.852*	1			
生殖枝鲜质量 Fresh quality of reproductive branches	0.832*	0.834*	0.826	0.810	0.841*	0.780	1		
生殖枝长度 Length of repro- ductive shoot	0.896*	0.917*	0.803	0.930**	0.881*	0.951**	0.802	1	
株高 Plant height	0.895*	0.871*	0.803	0.862*	0.834*	0.910*	0.907*	0.909*	1

## 2.4 光稈茅香表型性状与土壤因子相关性分析

2.4.1 不同生境土壤理化性质分析 由图1可知,除pH值外,5种不同生境下其土壤理化性质(土壤含水量、有机质、电导率、全氮、全磷、碱解氮和速效磷)差异显著。其中土壤含水量、有机质、全氮、全磷、碱解氮均为A2生境含量最高,A1生境速效磷含量最高,土壤电导率在A2生境达到最低值。

2.4.2 5种生境内光稈茅香表型性状的关联分析 由图2可知,不同生境内光稈茅香表型性状与土壤理化性质之间的相关性不同。其中,阳坡湿生(A1)生境光稈茅香表型性状与土壤理化性质之间的相关性最强,旱生(A4、A5)生境光稈茅香表型性状与土壤理化性质之间的相关性较弱。

2.4.3 生境间光稈茅香表型性状与土壤理化性质之间的关联分析 进一步分析发现,不同生境间光稈茅香表型性状与土壤因子具有较好的相关性(表7)。其中,所有性状与pH值、有机质和全磷之间均达到显著( $p < 0.05$ )或者极显著( $p < 0.01$ )的正相关;所有性状与电导率之间均呈显著( $p < 0.05$ )或极显著( $p < 0.01$ )的负相关;除生殖枝长度外,光稈茅香各表型性状均与土壤含水量间达到极显著或者显著的正相关;除10叶鲜质量外,其余各表型性状均与全氮、碱解氮之间达到极显著或者显著的正相关;诸多表型性状与速效磷之间相关性均未达到显著水平。

## 3 讨论与结论

同种植物在不同生境下生长发育特性存在显著差异,该差异主要通过植物的表型性状来体现<sup>[19-20]</sup>。株高和冠幅可以反映植物对光照、土壤养分等资源的获取能力<sup>[21]</sup>。较高的株高和宽广的冠幅可以增加植物对光能的捕获、养分的吸收以及生境的适应能力,进而提高其生产力、竞争力和生态系统功能。生殖枝的长度增加有利于增强繁殖能力、提高营养物质积累、增强竞争优势和适应环境变化,从而促进种群的生长和繁衍<sup>[22-23]</sup>。研究表明在大武滩高寒草甸中,光稈茅香的分株性状和叶性状都存在一定程度的变异。其中,阴坡湿生生境(A2)的光稈茅香表现出较高的冠幅、株高、生殖枝长度、生殖枝鲜质量、叶片数、叶长、叶宽和10叶鲜质量,而阳坡旱生生境(A5)的各表型性状较小。光稈茅香的分株性状和叶性状的变异系数分别在2%~13%和1%~21%。这与张睿等<sup>[24]</sup>研究内蒙古高原草甸优

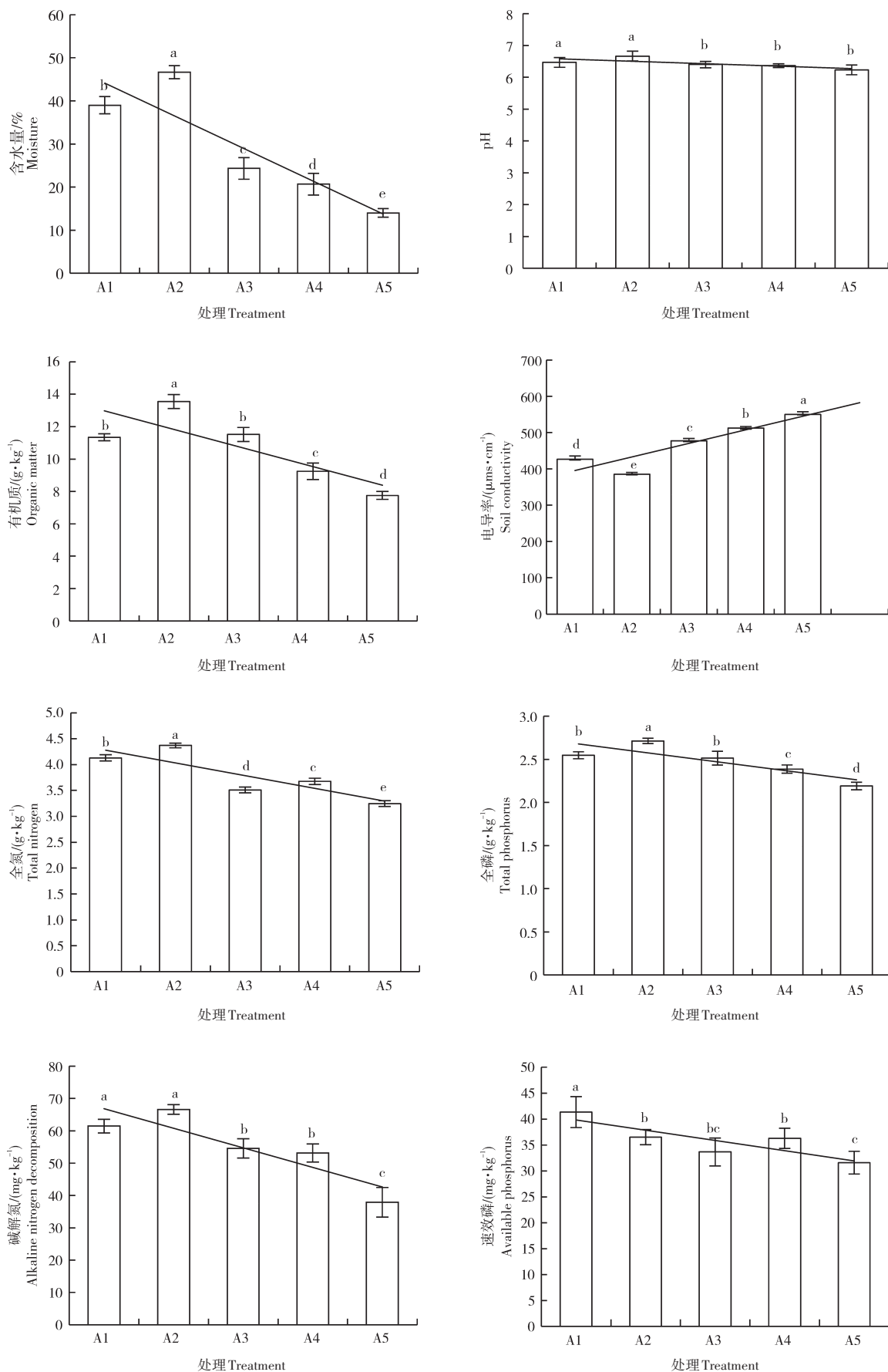
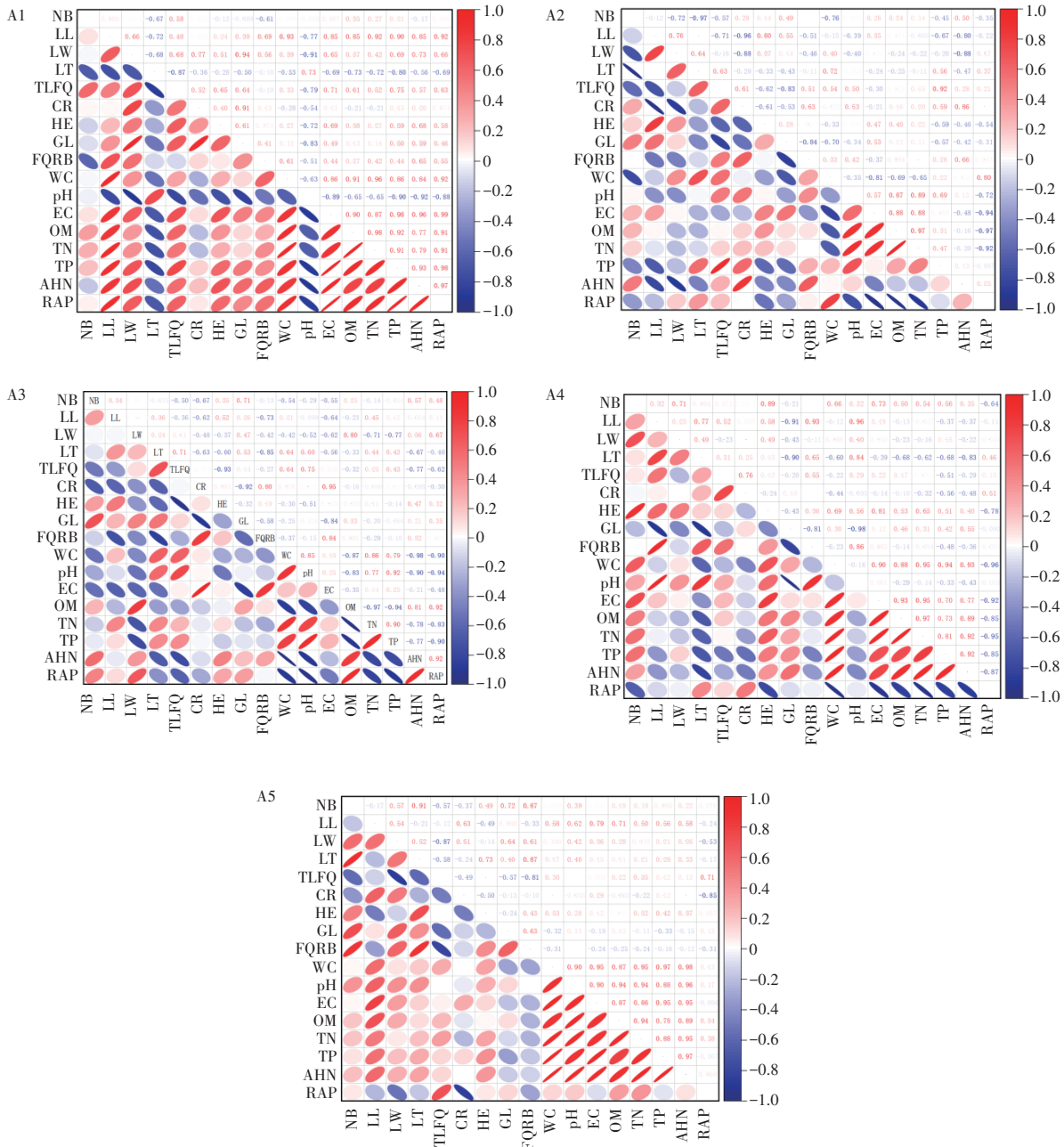


图1 5种生境土壤理化性质分析

Figure 1 Analysis of soil physical and chemical properties in five habitats



NB.叶片数;LL.叶长;LW.叶宽;LT.叶厚;TLFQ.10叶鲜质量;CR.冠幅;HE.株高;GL.生殖枝长度;FQRB.生殖枝鲜质量;WC.含水量;  
EC.电导率;OM.有机质;TN.全氮;TP.全磷;AHN.碱解氮;RAP.速效磷  
NB.Number of blades; LL.Leaf length; LW.Leaf width; LT.Leaf thickness; TLFQ.Ten-leaf fresh quality; CR.Crown; HE.Plant height; GL.Length  
of reproductive shoot; FQRB.Fresh quality of reproductive branches; WC.Water content; EC.Electrical conductivity; OM.Organic matter; TN.To-  
tal nitrogen; TP.Total phosphorus; AHN.Alkaline hydrolyzable nitrogen; RAP.Rapidly available phosphorus

图2 5种生境内光稈茅香表型性状与土壤理化性质关联分析

Figure 2 Correlation analysis between phenotypic characteristics and physical and chemical properties of soil in five species

势植物表型性状特征及其适应性结果相似,其发现不同生境中赖草等禾本科牧草,在株高、叶长、叶宽、叶厚、叶片鲜质量和叶面积等表型性状上也存在显著性差异。这表明草甸生境植物表型性状受到环境因子的强烈影响,其通过采取不同的生存策略来适应环境。同时,还有研究表明随着纬度的增加植物的株高和株重会减少<sup>[21]</sup>,而两者的表型可塑性会增加。因此,无论在大尺度的地理空间还是在局部尺度的不同生境中,植物表型性状上都会产生差异。这是植物为适应不同环境而采取的生存策略,

表7 光稈茅香表型性状与土壤因子相关性分析

**Table 7 Correlation analysis between functional characters of *Anthoxanthum glabrum* (Trin.)  
Veldkamp and soil factors**

性状 Character	pH	电导率 EC	含水量 WC	全氮 TN	有机质 OM	全磷 TP	碱解氮 AHN	速效磷 RAP
冠幅 Crown	0.987**	-0.962**	0.956*	0.913*	0.937*	0.935*	0.885*	0.470
株高 Plant height	0.937*	-0.983**	0.961**	0.928*	0.954*	0.978**	0.981**	0.720
生殖枝长度 Length of reproductive shoot	0.934*	-0.897*	0.860	0.870	0.922*	0.966**	0.978**	0.610
生殖枝鲜质量 Fresh quality of reproductive branches	0.931*	-0.990**	0.989**	0.929*	0.923*	0.923*	0.898*	0.640
叶片数 Number of blades	0.986**	-0.994**	0.987**	0.958*	0.952*	0.969**	0.953*	0.620
叶长 Leaf length	0.930*	-0.980**	0.969**	0.887*	0.945*	0.928*	0.870	0.550
叶宽 Leaf width	0.980**	-0.963**	0.950*	0.893*	0.953*	0.942*	0.880*	0.440
叶厚 Leaf thickness	0.995**	-0.967**	0.968**	0.966**	0.919*	0.947*	0.943*	0.601
10叶鲜质量 Ten-leaf fresh quality	0.955*	-0.961**	0.948*	0.870	0.947*	0.924*	0.850	0.430

也是遗传因素和环境因素共同作用的结果<sup>[25]</sup>。对于大武滩高寒草甸中光稈茅香的表型性状分异是遗传型还是表现型,还需要进一步研究来进行验证。

植物对不同生境的响应不仅表现在表型性状本身改变上,还体现在不同表型性状之间的组合上<sup>[26]</sup>。面对环境变化,植物会通过调整资源分配来改变自身的表型性状,通过不同性状的协同变化形成最佳组合以适应特定环境。研究发现,在大武滩高寒草甸中,光稈茅香的叶宽与冠幅,叶片数与叶厚,生殖枝长度与冠幅之间存在显著相关关系。这与杨军等<sup>[27]</sup>对若尔盖典型高寒草甸植物叶表型性状对水深梯度响应的研究结果一致。而生殖枝鲜质量与其他表型性状之间并没有显著或极显著相关关系。因此,面对环境变化,植物通过形态上的可塑性以及差异化来形成表型性状间的稳定协同和权衡关系,以提高其对变化环境的适应能力。

目前,许多植物表型性状研究侧重于大尺度范围,主要关注气候因素如温度和降水对植物的影响。相比气候因子,土壤因子与植物表型性状之间关系的研究主要集中在局域尺度上的同一物种<sup>[28-29]</sup>。土壤被认为是影响局域尺度植物表型性状的主要驱动因素,其中土壤水分、pH值和电导率共同影响着高寒草甸植物的表型性状和土壤养分分布。大量研究表明,土壤水分对植物表型性状的影响更为显著,影响着株高、冠幅、地上生物量、茎粗、叶长、叶宽以及物种多样性和种群密度等生态指标<sup>[30]</sup>。

本研究表明,大武滩高寒草甸的5种生境的土壤特征具有异质性,这些特征对光稈茅香的表型性状产生影响。主要的土壤因子包括含水量、pH值、有机质、电导率、全氮、全磷和碱解氮。除电导率是一个负向驱动因子外,其他各土壤因子均为正向驱动因子。这与钟欣孜等<sup>[31]</sup>研究土壤养分变化对鄱阳湖生境植物叶片氮磷及其化学计量关系的影响,以及王秋雪等<sup>[32]</sup>研究闽江福州段草地草本植物叶片与细根表型性状对水盐梯度的响应结果具有一致性。上述研究均发现土壤理化性质的变化会导致植物表型性状的差异。大武滩高寒草甸中早生生境的土壤含水量、有机质、全氮、全磷、碱解氮和速效磷含量较低,电导率较高。这些不利的土壤条件限制了光稈茅香的生长,导致其分株矮小纤细瘦弱,叶性状也显著低于其他生境。较小的叶宽、冠幅和较矮的株高使其在生态位上具有较低的位置,能够减少受光面积,缓解蒸腾作用造成的水分损失,以保护自身。多数研究表明,资源丰富区域中的植物具有较高的株高、生殖枝高度和地上生物量,而生长在资源匮乏区域中的植物的株高和生物量较低<sup>[33]</sup>。大武滩高寒草甸湿生生境中,土壤含水量、有机质、全氮、全磷、碱解氮和速效氮磷含量高,而电导率较低,这使得光稈茅香的分株性状和叶性状均显著高于中生生境和早生生境。因此,在土壤养分

含量高的环境中,光稈茅香具有更强的竞争优势,能够更好地与其他植物竞争光能、水分和其他资源,从而提高在群落中的生存能力和竞争力。目前,对植物表型性状的研究主要集中在固定时间的静态变化,对不同生长阶段和不同演替阶段植物表型性状的动态变化研究较少<sup>[34]</sup>。大武滩高寒草甸是三江源区利用人工翻耕补播措施修复高寒退化草地的一个实例<sup>[35]</sup>。人工草地的建植,显著降低了大武滩高寒草甸的黑土滩化,有效缓解了高寒草甸的退化,建植最久的人工草地距今已超过20年。因此,在不同演替阶段下,光稈茅香表型性状的分异规律及土壤因子变化有待进一步研究。

在大武滩高寒草甸5种生境中,光稈茅香的分株性状和叶性状均在阴坡湿生生境中价值更高,在阳坡旱生生境中价值较低。无论是在生境内还是在生境间,其表型性状均呈现出一定程度的变异,光稈茅香冠幅的变异系数明显高于其他表型性状。不同生境中光稈茅香表型性状之间相关性不同,其中阴坡湿生生境中叶片数与叶厚、叶长与冠幅均呈极显著相关关系。不同生境中原位土壤因子表现出异质性特征,光稈茅香表型性状的差异是多种土壤因子综合作用的结果。因此,在局域尺度下,不同生境的土壤因子对光稈茅香的表型性状发挥驱动作用,从而使得光稈茅香能够调整自身的表型性状并形成协同关系,以保持正常的生长状态。

### 参考文献:

- [1] 赵新全,徐世晓,赵亮,等.三江源国家公园生物多样性保护创新及实践[J].中国科学院院刊,2023,38(12):1833-1844.
- [2] 邵全琴,樊江文,刘纪远,等.基于目标的三江源生态保护和建设一期工程生态成效评估及政策建议[J].中国科学院院刊,2017,32(1):35-44.
- [3] 吕亮雨,刘青青,蔡宗程,等.三江源地区小花棘豆表型多样性及其与环境因子的相关性[J].植物资源与环境学报,2024,33(2):50-57.
- [4] 孙盛楠,严学兵,尹飞虎.我国沿海滩涂盐碱地改良与综合利用现状与展望[J].中国草地学报,2024,46(2):1-13.
- [5] 代景忠,闫瑞瑞,张小英,等.有机肥对羊草营养生长期功能性状变化的影响[J].西北植物学报,2024,44(2):194-204.
- [6] 董雪,许德浩,韩春霞,等.天然沙冬青器官生态化学计量特征对异质生境的响应[J].生态学报,2024,44(2):858-869.
- [7] 焦德志,钟露朋,杨建霄,等.扎龙湿地不同生境芦苇功能性状变异及其对土壤因子的响应[J].生态学报,2023,43(22):9305-9313.
- [8] 杨允菲,李建东,郑慧莹.松嫩平原光稈茅香无性系种群的营养繁殖特征[J].应用生态学报,1997,8(6):571-574.
- [9] 刘志扩,丰吉,李海燕,等.不同利用方式对松嫩草地两种禾草种群构件特征的影响[J].中国草地学报,2022,44(12):11-18.
- [10] 贾美玉,张金屯,梁钰,等.五台山林线附近优势草本植物的分布格局、过程与尺度分析[J].生态学杂志,2019,38(2):343-353.
- [11] 盛军,朱瑶,李海燕,等.松嫩平原异质生境光稈茅香种群构件结构的比较[J].中国草地学报,2018,40(5):36-42.
- [12] 林春英,李希来,张玉欣,等.黄河源区高寒沼泽湿地土壤微生物群落结构对不同退化的响应[J].环境科学,2021,42(8):3971-3984.
- [13] 刘德梅,杨倩,陈志国,等.藏嵩草高寒湿地中孢粉记录的古植被与古环境状况[J].冰川冻土,2016,38(2):539-548.
- [14] JIANG M D,LI H L,ZHANG W,et al.Effects of climate change and grazing on the soil organic carbon stock of alpine wetlands on the Tibetan Plateau from 2000 to 2018[J].CATENA,2024,238,doi:org/10.1016/j.catena.2024.107870.
- [15] 中国农业科学院草原研究所.禾本科草种质资源描述和数据采集规范:DB15/T 2532-2022[S].呼和浩特:内蒙古自治区市场监督管理局,2022.
- [16] 鲍士旦.土壤农化分析[M].3版.北京:中国农业出版社,2000.
- [17] FU F Z,LUO J P,ZHAO L F,et al.Impact of cellulose and lignin on restoration of vegetation and soil chemical properties for saline-alkali soil of Songnen Plain[J].PLoS One,2024,19(1),doi:10.1371/journal.pone.0296366. eCollection 2024.
- [18] YANG L Y,SHI H Q,ZHANG L L,et al.Seeds exhibit the most stable elemental composition with nitrogen addition in an Inner Mongolian grassland[J].The Science of the Total Environment,2024,919,doi: 10.1016/j.scitotenv.2024.170920.Epub 2024 Feb 12.
- [19] 罗恬,俞方圆,练璐愉,等.冠层垂直高度对植物叶片功能性状的影响:以鼎湖山亚热带常绿阔叶林为例[J].生物多样性,2022,30(5):1-14.

- [20] 殷东生,沈海龙.森林植物耐荫性及其形态和生理适应性研究进展[J].应用生态学报,2016,27(8):2687-2698.
- [21] REN L J, GUO X, LIU S N, et al. Intraspecific variation in *Phragmites australis*: Clinal adaptation of functional traits and phenotypic plasticity vary with latitude of origin[J]. *Journal of Ecology*, 2020, 108(6): 2531-2543.
- [22] 张晓龙,吴梦迪,吴秋堂,等.克隆植物对异质生境的适应对策研究进展[J].生态学报,2022,42(10):4255-4266.
- [23] 孙小祥,易雪梅,黄远洋,等.三峡水库坝下江心洲植物群落及其性状对不同水淹强度的响应[J].生态学报,2021,41(23):9481-9491.
- [24] 张睿,刘华民,寇欣,等.内蒙古高原湖滨湿地优势植物功能性状特征及其适应性[J].生态学报,2022,42(19):7773-7784.
- [25] GONG H Y, ZHOU Z Y, BU C H, et al. Computational dissection of genetic variation modulating the response of multiple photosynthetic phenotypes to the light environment[J]. *BMC Genomics*, 2024, 25(1), doi:10.1186/s12864-024-09968-8.
- [26] SHAN H, CHOU Q C, LÜ C C, et al. How do the growth forms of macrophytes affect the homogeneity of nearshore and open water areas?[J]. *The Science of the Total Environment*, 2024, 908, doi:10.1016/j.scitotenv.2023.168165. Epub 2023 Nov 2.
- [27] 杨军,王玥,刘建亮,等.若尔盖典型高寒湿地植物叶功能性状对水深梯度的响应[J].应用与环境生物学报,2023,29(1):102-108.
- [28] 孙梅,田昆,张贇,等.植物叶片功能性状及其环境适应研究[J].植物科学学报,2017,35(6):940-949.
- [29] BASHIRZADEH M, SOLIVERES S, FARZAM M, et al. Plant-plant interactions determine taxonomic, functional and phylogenetic diversity in severe ecosystems[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2022, 31(4): 649-662.
- [30] LAVOREL S, GRIGULIS K, LAMARQUE P, et al. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services[J]. *Journal of Ecology*, 2011, 99(1): 135-147.
- [31] 钟欣孜,吴琴,崔浩,等.土壤养分变化对鄱阳湖湿地植物叶片氮磷及其化学计量关系的影响[J].生态学杂志,2018,37(10):2913-2919.
- [32] 王秋雪,彭书婷,甘婉怡,等.闽江福州段湿地草本植物叶片与细根功能性状对水盐梯度的响应[J].植物科学学报,2024,3(6):1-19.
- [33] 王乐,王晓东,安雨,等.莫莫格小叶章湿地植物功能性状对养分添加的响应[J].长春师范大学学报,2023,42(2):89-93.
- [34] MCINTYRE S, LAVOREL S, LANDSBERG J, et al. Disturbance response in vegetation - towards a global perspective on functional traits[J]. *Journal of Vegetation Science*, 1999, 10(5): 621-630.
- [35] 张梦迪,张立锋,陈之光,等.土壤蒸发和植被蒸腾对三江源退化高寒草甸蒸散的影响[J].生态学报,2021,41(18):7138-7152.

[责任编辑 李薇]