

降水差异对内蒙古温带草原植物根系和叶片功能性状的影响

夏 蕾, 吉 卉, 张家铤, 韩 飞, 高剑飞, 刘碧桃*

(山西农业大学 林学院, 山西太谷 030801)

摘 要: 植物能够调整叶片或根系功能性状的变化来适应气候变化, 从而形成多样性的环境适应策略。该研究以内蒙古温带草原降水量存在差异的草原群落(较为湿润的多伦草原和较为干旱的正镶白旗草原)为研究对象, 分别测定两个草原群落优势种(多伦 20 种和正镶白旗 13 种)和共有种(8 种)的根系功能性状(根直径、比根长和根组织密度)和叶片功能性状(叶面积、比叶面积、叶干物质含量、叶碳含量、叶氮含量), 分析根叶性状的变异规律及其关系, 以探究草种对不同降水环境的适应策略, 为不同降水区域草种的选择以及草原经营管理提供理论依据。结果显示: (1) 随着降水量的变化, 草种的根性状在两个群落间无显著差异, 多伦草原植物的比叶面积显著高于正镶白旗草原, 而叶干物质含量和叶碳含量则呈相反趋势; 两个草原群落的单子叶禾草类植物根直径最小, 比根长最大, 叶干物质含量最高; 单子叶百合科类植物的根组织密度最小, 叶干物质含量和叶氮含量最低; 双子叶非禾草类植物的根组织密度最大, 比叶面积最高而叶面积最低。(2) 随降水量的减少, 两个群落共有种的叶面积、比叶面积降低, 叶干物质含量和叶碳含量增加; 其中, 羊草、冰草、糙隐子草的直径增加, 比根长和根组织密度降低, 而猪毛蒿的直径和比根长则呈相反的趋势; 糙隐子草、羊草、猪毛蒿的叶氮含量增加, 冰草、克氏针茅叶氮含量降低。(3) 主成分分析表明, 单个草原或综合两个草原的植物根与叶性状几乎不相关。研究表明, 单子叶禾草类植物的根系性状在降水变化中差异较为明显, 而双子叶非禾草类植物基本没有变化; 干旱对植物叶性状的影响大于根性状; 在不同降水环境下, 草原植物根系存在独特的资源获取方式, 根与叶性状对环境变化的适应策略均具有独立性。

关键词: 形态性状; 种内和种间变异; 物种类群; 共存物种; 环境适应策略

中图分类号: Q948.112⁺.3; S812 **文献标志码:** A

Effects of Different Precipitation on Root and Leaf Functional Traits of Plants in Inner Mongolia Temperate Steppe

XIA Lei, JI Hui, ZHANG Jiayi, HAN Fei, GAO Jianfei, LIU Bitao*

(College of Forestry, Shanxi Agricultural University, Taigu, Shanxi 030801, China)

Abstract: Plants can adjust changes in leaf or root function to adapt to climate change and to form a diversity of environmental adaptation strategies. The study focused on steppe communities with different precipitation in temperate steppe of Inner Mongolia (the steppe of Duolun, which is wetter, and the steppe of Zhengxiangbaiqi, which is drier), the root functional traits (root diameter, specific root length and root tissue density) and leaf functional traits (leaf area, specific leaf area, leaf dry matter content, leaf carbon

收稿日期: 2022-01-10; 修改稿收到日期: 2022-10-17

基金项目: 国家自然科学基金(31700382); 山西农业大学科技创新基金(2017YJ19); 山西省优秀博士来晋奖励项目(SXYBK Y201743)

作者简介: 夏蕾(1997-), 女, 在读硕士研究生, 主要从事根系生态学研究。E-mail: 1589302341@qq.com

* 通信作者: 刘碧桃, 副教授, 硕士生导师, 主要从事根系生态学研究。E-mail: liubitao126@126.com

content and leaf nitrogen content) of community dominant species from two steppe communities (20 species in Duolun and 13 species in Zhengxiangbaiqi) and eight common species (8 species) were measured, respectively, by analyzing the variation of root and leaf traits and their relationships, to study on adaptation strategies of grass species to different precipitation environments. It provides theoretical basis for the selection of grass species and grassland management in different precipitation regions. The results showed that: (1) with the change of precipitation, there was no significant difference in root traits between the two communities, the specific leaf area of grassland plants in Duolun is significantly higher than that in Zhengxiangbaiqi. The leaf dry matter content and leaf carbon content showed the opposite trend. The monocotyledonous grasses of the two grassland communities had the smallest root diameter and the largest root length, the leaf dry matter content was the highest. The root tissue density of monocotyledonous liliaceae is the smallest and leaf dry matter content and leaf nitrogen content were the lowest. Dicotyledonous non-grass plants have the highest root tissue density, the specific leaf area was the highest and the leaf area was the lowest. (2) As precipitation decreases, the leaf area and specific leaf area of the common species of the two communities decreased, leaf dry matter content and leaf carbon content increased. Among them, the diameter of *Leymus chinensis*, *Agropyron cristatum* and *Cleistogenes squarrosa* increased, specific root length and root tissue density decreased, the diameter and specific root length of *Artemisia scoparia* showed the opposite trend. The leaf nitrogen content of *Cleistogenes squarrosa*, *Leymus chinensis* and *A. scoparia* increased, and the leaf nitrogen content of *A. cristatum* and *Stipa krylovii* decreased. (3) Principal component analysis shows that, there is little correlation between root and leaf traits in single steppe or integrated steppe. The results showed that the root traits of monocotyledonous grasses were significantly different in precipitation, while that of dicotyledonous non-grasses were almost unchanged. The effect of drought on leaf traits was greater than that on root traits. Under different precipitation conditions, grassland plant roots have unique ways of resource acquisition, the adaptation strategies of root and leaf traits to environmental changes were independent.

Key words: morphological traits; intraspecific and interspecific variation; species groups; coexistence species; environmental adaptation strategies

植物性状是植物体具有的与其定植、存活、生长和死亡紧密相关的一系列核心植物性状,且这些性状能够显著影响生态系统功能,并能够反映植被对环境变化的响应^[1-3]。植物通过自身功能性状的改变来调整对气候、植被、地形等环境变化的适应机制以及生存策略^[4]。植物生态学研究工作者,根据叶片光合速率和寿命的关系,将不同物种的生态策略定位到从“资源保守策略”(具有较长的叶寿命,较低的叶氮浓度和比叶面积)到“资源获取策略”(具有较高的叶氮浓度和比叶面积,较短的叶寿命)轴上,称之为“叶片经济谱”^[5]。而与叶片光合作用相对应的,根系从土壤中吸收水分和养料,承担土壤资源的获取功能,是许多生态系统过程的驱动因素^[6]。目前降水变化对植物功能性状的研究大多集中在对叶片的研究^[7],关于根系在此方面的研究远远不够,又缺乏将根叶性状结合在一起进行的植物整体水分适应策略^[8-9]研究。

水分是决定植物生长和存活最重要的因素之一,降水量变化是调节草原生态系统功能极其重要的因素^[10]。最近,越来越多的研究表明,植物叶片

可以通过改变自身功能性状来调整其资源获取能力,以响应降水的变化。Lozano 通过对不同水分处理下叶片功能性状的研究发现,植物在较为干旱的环境下表现出较低的比叶面积和叶氮含量,以及较高的叶干物质含量^[11]。同样 Luong 对于干旱条件下草原叶片功能性状的研究发现,环境越干旱,植物叶片碳含量越高,氮含量越低,比叶面积也越低^[12]。在对有关根系功能性状在干旱条件下的研究发现,在水分充足的环境中,根系直径和根组织密度增加,比根长降低,植物获取能力降低^[13]。然而 Isaac 在研究中发现,生长在干旱环境中的根系具有更高的直径,更低的比根长和根系氮含量^[14],此外,全球田间试验的综合结果显示,在干旱条件下,杂草的比根长降低,但木本植物的比根长增加^[15]。因此,根系对于干旱环境不同反应模式背后的机制值得进一步探讨。

植物通过协同地上与地下的功能性状以获取和分配有限资源来更好地适应环境,研究环境条件变化下根叶关系如何协同变异尤为重要。然而,目前关于根叶关系协同变异在环境变化下的研究很少。

Tjoelker 在对 24 种水分充足的稀树草原物种根叶关系的研究发现,根组织密度和叶氮浓度在地上和地下均为正相关^[16],表明此稀树草原物种之间根叶关系具有协同性。根据 Liu 的研究,在干旱和半干旱生态系统中,叶氮含量与根氮含量、比叶面积与比根长之间存在较强的相关性^[17]。而 de la Riva 发现干旱环境下,根叶功能性状之间的协同性变得很弱或没有协同性^[18]。因此,通过解析不同降水条件下其根系和叶片功能性状如何变化以及它们之间的关系如何变化,对揭示草原植物物种根系和叶片性状对于干旱环境的响应机制,以及预测未来全球气候变化下草原植被结构和功能的变化具有重要意义。

本研究以内蒙古温带草原不同降水条件的两个草原群落(较为湿润的多伦草原和较为干旱的正镶白旗草原)为研究对象,两个草原群落分别选取优势草种(多伦草原为 20 种,正镶白旗草原为 13 种)和共有种(8 种),分为单子叶禾草类、单子叶百合科类和双子叶非禾草类 3 种植物类群,分别测定 3 个根性状:包括根直径(root diameter, RD)、比根长(specific root length, SRL)和根组织密度(root tissue density, RTD);及 6 个叶性状:包括叶面积(leaf area, LA)、比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LD-MC)、叶碳(leaf carbon, LC)、叶氮(leaf nitrogen, LN)和叶碳氮比(leaf carbon to nitrogen ratio, L_C/N)。以期解决以下两个科学问题:(1)不同降水条件草原群落优势种和共有种的根叶功能性状变异趋势及其关系?(2)不同植物类群根叶性状的变化规律。

1 材料和方法

1.1 研究区概况及物种选择

研究区位于内蒙古自治区锡林浩特的多伦草原(42°02' N, 116°17' E)和正镶白旗(简称“正白”)草原(42°24' N, 115°17' E),气候为温带大陆性气候,降水量偏少,植被类型主要以禾本科、百合科、菊科、蔷薇科和豆科等科的多年生草本植物为主,常见种有糙隐子草、冷蒿和冰草等。根据植物根叶生理性状对水分响应的不同趋势,将选择的草本植物分为单子叶禾草类(monocotyledonous grasses)、单子叶百合类(monocotyledonous lilies)和双子叶非禾草类(dicotyledonous forbs)(表 1)^[19]。多伦草原的平均海拔为 1 400 m,年均温度为 2.1 °C,年均降水量为 385 mm;正白草原的平均海拔为 1 300 m,年

均温度为 2.7 °C,年均降水量为 326 mm。2021 年多伦草原生长季节(5~9 月)的降雨量为 322 mm,正白草原为 265 mm。尽管两个草原的年均降水量差异仅为 60 mm,但两个草原群落结构发生了明显的变化,又由于这两个草原群落包含有共同物种^[20],因此,十分有利于研究植物种间和种内的根叶功能性状在不同降水条件下的变异规律及其对环境的适应策略。前期研究表明所选的两个草原群落土壤养分基本相似,0~40 cm 土层的全氮和全磷含量分别为 0.64 g·kg⁻¹、0.75 g·kg⁻¹ 和 0.28 g·kg⁻¹、0.35 g·kg⁻¹^[8]。研究区用围栏封堵,处于长期无放牧干扰状态,因此,除降水因子外,其他环境条件如地形、土壤养分、放牧等在两个草原群落间均没有明显变化。

1.2 样品采集及性状测定

2021 年 7 月,在多伦和正白草原先进行群落调查,之后选择两个草原群落的优势种和共同种,根据不同草种的丰度和植株大小,每个草种选取 10~20 株健康、完整的成熟个体,进行整株挖出。每个草种选取完整叶片 10 片,迅速放入装有水的塑料袋冷藏(< 5 °C)保存,回到室内将叶片放入水中,在水分达到饱和后,用吸水纸迅速吸掉叶片表面的水分,用千分之一电子天平上称量叶片饱和和鲜重,再用叶面积仪(Li-300, Li-COR, Lincoln, USA)测量叶面积。在 65 °C 条件下烘干至恒重,测定叶片干重,最后用球磨仪粉碎叶片样品,用元素分析仪(Elementar, vario, EL, III, Elementar, Hanau, Germany)测定叶片的全碳、全氮含量^[21],计算叶碳氮比(叶片中全碳和全氮含量的质量比),比叶面积(叶片面积除以叶片干重)和叶干物质含量(叶片干重除以叶片鲜重)。

每个草种挑选 5~8 个完整根枝(至少包括前 2 级根),小心清理掉根表面土壤和杂质,装入信封贴上标签,24 h 内运回草原站放在冰柜-20 °C 保存。在实验室,按照 Pregitzer 等^[22]根系分级的方法和 McCormack 等^[23]根系功能模块法,将根系前两级挑出,作为研究对象,称其为吸收根。将吸收根平铺在装有蒸馏水的透明塑料器皿,用爱普生扫描仪(Epson Expression 10000 XL desktop scanner)在 400 dpi 分辨率下扫描,用根系分析软件 WinRHI-ZO(Regent Instruments, Quebec, Canada)获得平均根直径、根体积和总根长度(root length, RL),之后根样品在 65 °C 下烘干至恒重,获取根系干重。计算其比根长(吸收根的总根长度除以其总干重);根组织密度(吸收根的总干重除以其体积)。

1.3 数据处理与分析

用 SPSS 23.0 (SPSS Inc., Chicago, IL, USA) 的描述性统计分析分别计算多伦和正白两个草原群

落植物根、叶性状的平均值和变异系数,并用单因素方差分析(one-way ANOVA)分别比较同一植物性状在两个草原群落间的差异。用 R 软件(R 4.0.5)

表 1 本研究的物种基本信息

Table 1 The basic information of the species in this study

地区 Site	物种 Species	科名 Family	子叶类型 Cotyledon type	植物类型 Plant type
多伦 DL	黄囊薹草 <i>Carex korsinskyi</i>	莎草科 Cyperaceae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
多伦 DL	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	禾本科 Gramineae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
多伦 DL	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	禾本科 Gramineae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
多伦 DL	糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	禾本科 Gramineae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
多伦 DL	羽茅 <i>Achnatherum sibiricum</i>	禾本科 Gramineae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
多伦 DL	克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	禾本科 Gramineae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
多伦 DL	长梗葱 <i>Allium neriniflorum</i>	百合科 Liliaceae	单子叶 Monocots	百合科类 Lilies
多伦 DL	山韭 <i>Allium senescens</i>	百合科 Liliaceae	单子叶 Monocots	百合科类 Lilies
多伦 DL	多根葱 <i>Allium polyrhizum</i>	百合科 Liliaceae	单子叶 Monocots	百合科类 Lilies
多伦 DL	猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	菊科 Asteraceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
多伦 DL	地蔷薇 <i>Chamaerhodos erecta</i>	蔷薇科 Rosaceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
多伦 DL	阿尔泰狗娃花 <i>Aster altaicus</i>	菊科 Asteraceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
多伦 DL	扁蓿豆 <i>Melissitus ruthenicus</i>	豆科 Leguminosae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
多伦 DL	星毛委陵菜 <i>Potentilla acaulis</i>	蔷薇科 Rosaceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
多伦 DL	多裂委陵菜 <i>Potentilla multifida</i>	蔷薇科 Rosaceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
多伦 DL	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	菊科 Asteraceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
多伦 DL	胡枝子 <i>Lespedeza bicolor</i>	豆科 Leguminosae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
多伦 DL	菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	蔷薇科 Rosaceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
多伦 DL	瓣蕊唐松草 <i>Thalictrum petaloideum</i>	毛茛科 Ranunculaceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
多伦 DL	达乌里苳芭 <i>Cymbaria daurica</i>	玄参科 Scrophulariaceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
正白 ZB	羊草 <i>Leymus chinensis</i>	禾本科 Gramineae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
正白 ZB	冰草 <i>Agropyron cristatum</i>	禾本科 Gramineae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
正白 ZB	糙隐子草 <i>Cleistogenes squarrosa</i>	禾本科 Gramineae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
正白 ZB	克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	禾本科 Gramineae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
正白 ZB	画眉草 <i>Eragrostis pilosa</i>	禾本科 Gramineae	单子叶 Monocots	禾草类 Grasses
正白 ZB	多根葱 <i>Allium polyrhizum</i>	百合科 Liliaceae	单子叶 Monocots	百合科类 Lilies
正白 ZB	天门冬 <i>Asparagus cochinchinensis</i>	百合科 Liliaceae	单子叶 Monocots	百合科类 Lilies
正白 ZB	栉叶蒿 <i>Neopallasia pectinata</i>	菊科 Asteraceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
正白 ZB	猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	菊科 Asteraceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
正白 ZB	扁蓿豆 <i>Melissitus ruthenicus</i>	豆科 Leguminosae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
正白 ZB	驼绒藜 <i>Ceratoides latens</i>	藜科 Chenopodiaceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
正白 ZB	银灰旋花 <i>Convolvulus ammannii</i>	旋花科 Convolvulaceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs
正白 ZB	达乌里苳芭 <i>Cymbaria daurica</i>	玄参科 Scrophulariaceae	双子叶 Dicots	非禾草类 Forbs

注:多伦表示多伦草原;正白表示正镶白旗草原;下同。粗体草种为两个草原群落的共有种

Note: DL means Duolun steppe; ZB means Zhengxiangbaiqi steppe; the same as below. The bold indicates common species of the two grassland communities

的“ggpubr”包绘制多伦和正白草原群落优势种根、叶性状的箱线图。对三类草本植物的根、叶性状变化用单因素方差分析进行比较,若有显著差异,则用Turkey检验其显著性差异。对两个草原群落的共有种根、叶性状的差异用单因素方差分析进行比较;用R软件“vegan”包对两个草原群落共有种的根、叶性状进行主成分分析(principal component analysis,PCA)。

2 结果与分析

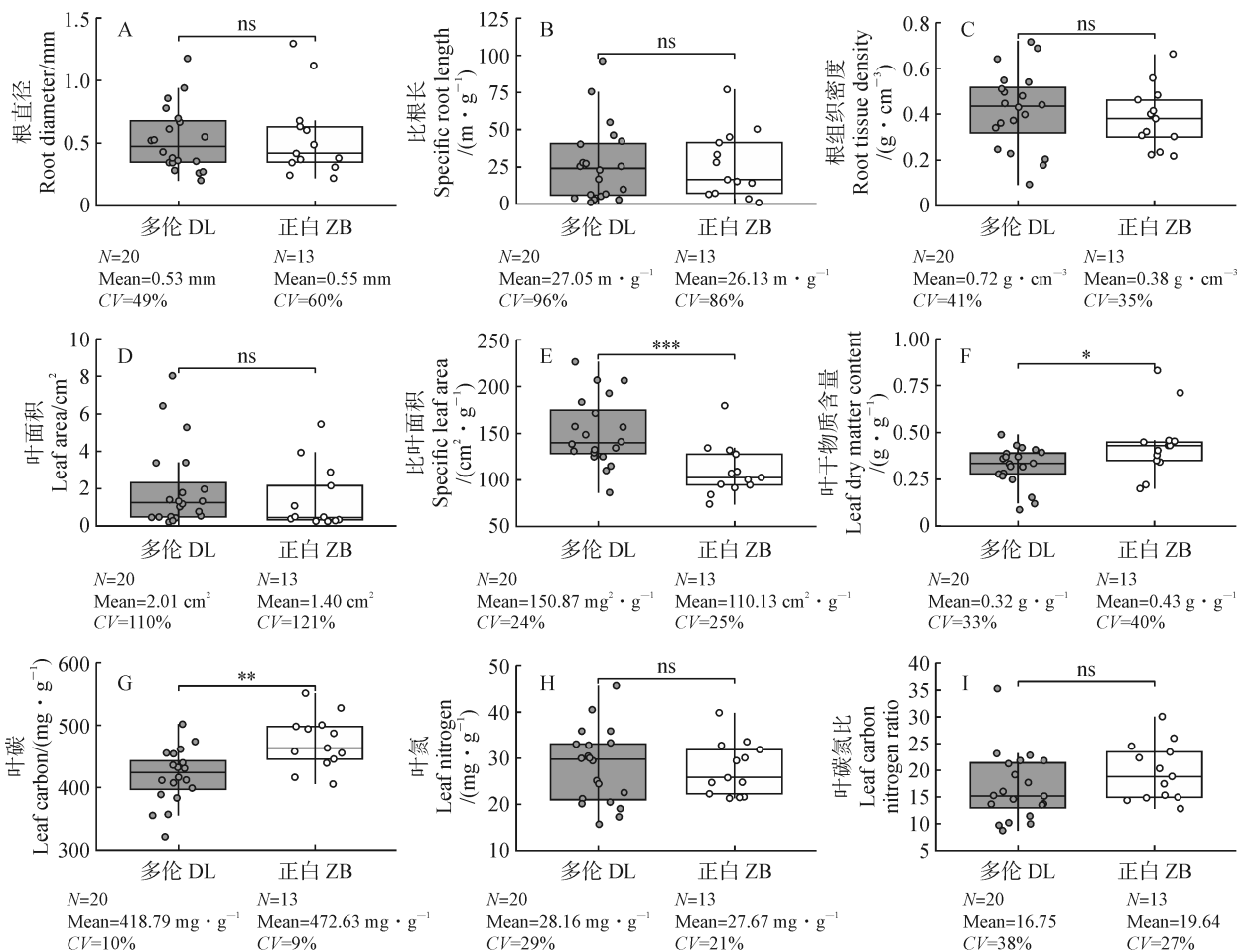
2.1 两个草原群落优势种根和叶性状的变异

通过对两个地区根叶性状的变异系数进行分析,结果表明,在所有性状中,变异系数最大的是叶面积(多伦为110%,正白为121%)和比根长(多伦为96%,正白为86%)(图1),这意味着叶面积和比根长会优先对环境变化做出响应。在多伦,根直径

最大的为达乌里芯芭(1.18 mm),最小为苔草(0.20 mm);在正白,根直径最大为天门冬(1.30 mm),最小为栉叶蒿(0.22 mm)和猪毛蒿(0.24 mm)。猪毛蒿的叶碳含量在两个地方均为最大(多伦为501.86 mg·g⁻¹、正白为551.47 mg·g⁻¹)(图1)。对多伦和正白的根叶性状单因素方差结果发现,植物根性状在两个群落间无显著差异,多伦草原植物的比叶面积显著高于正白旗草原($P < 0.05$),而叶干物质含量和叶碳含量则是相反趋势(图1)。

2.2 三种植物类群根叶性状的差异

对单子叶禾草类、单子叶百合科类、双子叶非禾草类3个植物类群的根叶性状进行单因素方差分析,结果(图2)表明,单子叶禾草类植物的根直径最小,比根长最大,叶干物质含量最高;单子叶百合科植物根组织密度最小,叶干物质含量和叶氮含量最低;双子叶非禾草类植物根组织密度最大,比叶面积

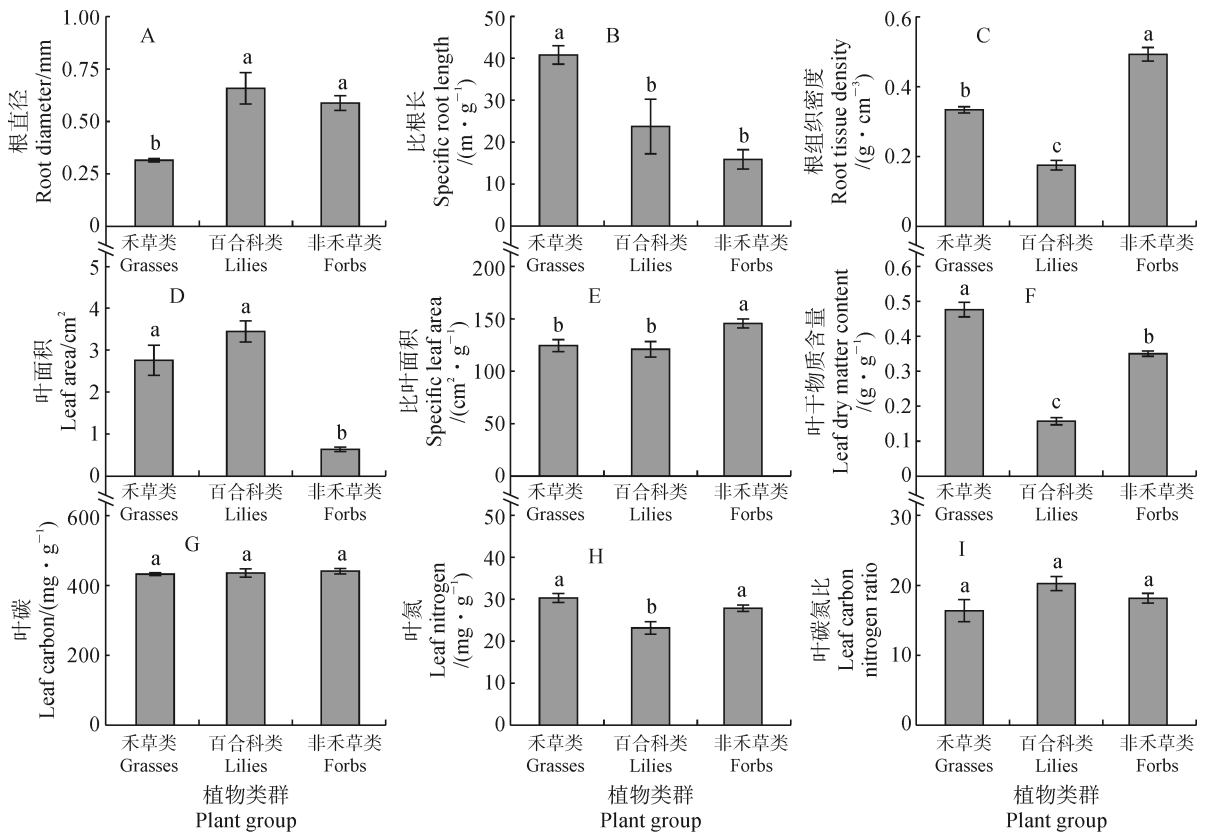


*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, $P > 0.05$,下同

图1 多伦和正白草原植物根叶性状的变化

*, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$; ns, $P > 0.05$, the same as below

Fig. 1 Changes in root and leaf traits in Duolun and Zhengbai steppe



图中数据为平均值±标准误差;图中不同小写字母表示三个植物类群的根叶性状存在显著差异

图 2 三种植物类群根叶性状的变化

The data in the figure is mean ± standard error; The different normal letters indicated that there were significant differences in root and leaf traits among the three plant groups

Fig. 2 Changes of root and leaf traits in three plant groups

最高而叶面积最低(图 2)。

2.3 多伦及正白草原共有种对降水变化的响应

与多伦相比,羊草、冰草、糙隐子草在正白的根直径分别增加 32%、13%、20%,猪毛蒿则降低 31%;猪毛蒿、扁蓿豆的比根长分别增加 49%、40%,羊草、糙隐子草分别降低 48%、21%;羊草、冰草、糙隐子草的根组织密度分别降低 6%、19%、23%,其他则无显著变化(图 3)。

与多伦相比,羊草、冰草、糙隐子草在正白的叶面积分别降低了 15%、36%、13%,糙隐子草、克氏针茅的比叶面积分别降低了 13%、14%,冰草、糙隐子草的叶干物质含量分别增加了 49%、41%,猪毛蒿、扁蓿豆、多根葱、达乌里芯芭的叶面积分别降低了 19%、33%、25%、14%,比叶面积分别降低了 37%、35%、24%、25%,叶干物质含量分别增加了 28%、27%、24%、19%;共有种在正白的叶碳含量均增加了 10%左右,冰草、克氏针茅的叶氮含量分别降低 30%、19%,而糙隐子草、羊草、猪毛蒿的叶氮含量分别增加了 15%、33%、19%;冰草、克氏针茅、

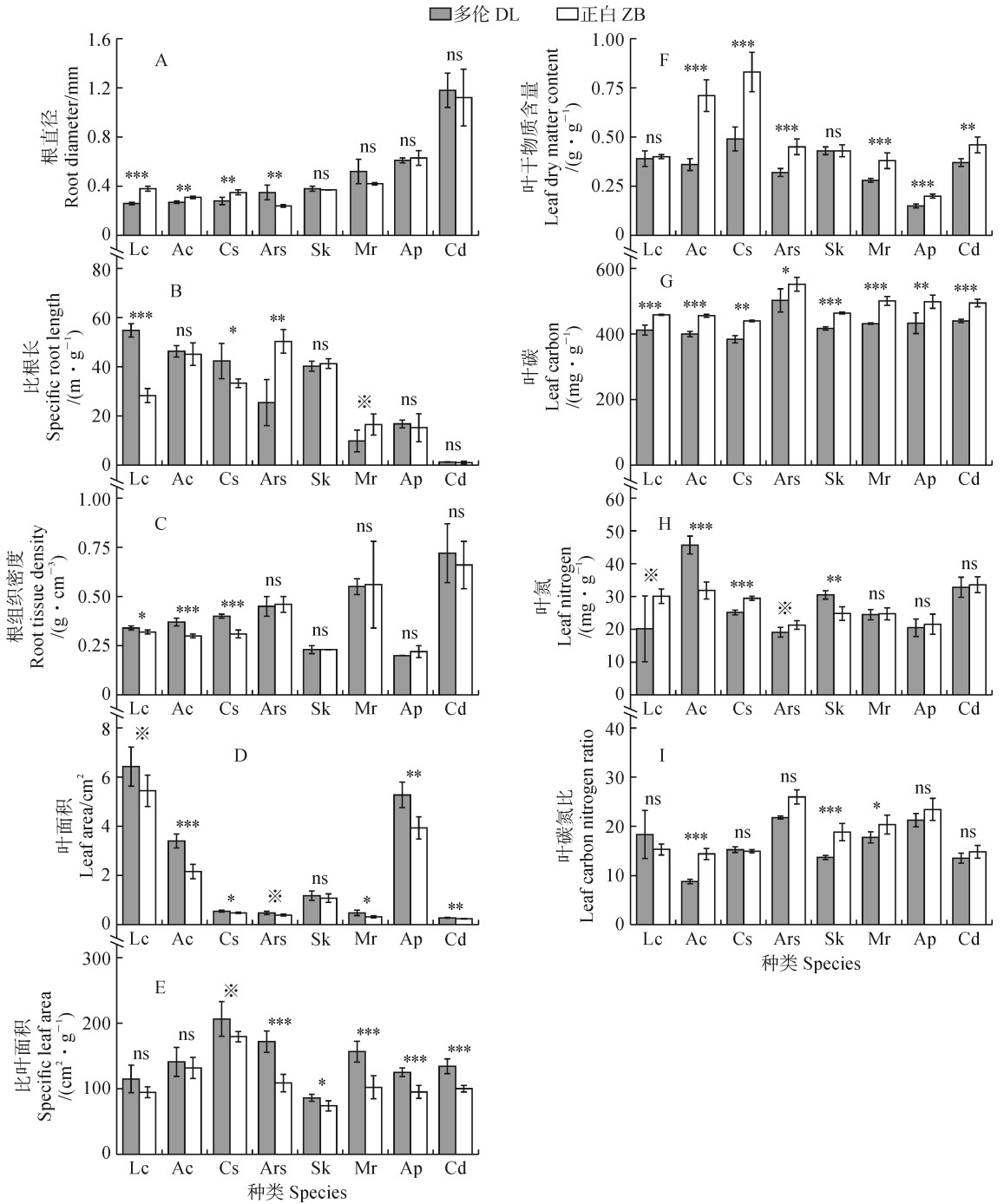
扁蓿豆的叶碳氮比分别增加了 39%、27%、13%(图 3)。

2.4 两个草原群落植物根叶性状的关系

主成分分析结果表明,在多伦,主成分第一轴解释率为 30.62%,而第二轴的解释率为 22.36%。在正白,主成分的第一轴和第二轴解释率分别为 30.15%和 26.37%,多伦和正白整体情况下,主成分的第一轴和第二轴解释率分别为 26.74%和 20.28%,且根与叶性状几乎不相关(图 4)。在多伦,根直径与比根长负相关,与根组织密度正相关;在正白,叶面积与根组织密度呈负相关(图 4)。

3 讨论

对多伦和正白的根叶性状单因素方差结果发现,随降水量的减少,草种的根性状没有显著变化,比叶面积显著降低,而叶干物质含量和叶碳含量显著增加,这表明叶片对干旱的反应比根系更为敏感,Lozano 也报告了叶性状对干旱反应更加敏感这一现象^[11],这可能与根和叶片生理的差异有关,根系结构比叶片更为复杂,受到系统发育的强烈影响,根



Lc. 羊草; Ac. 冰草; Cs. 糙隐子草; Ars. 猪毛蒿; Sk. 克氏针茅; Mr. 扁扁豆; Ap. 多根葱; Cd. 达乌里芯芭; *, 0.05 < P < 0.10

图3 多伦和正白草原共有种的根和叶性状变化

Lc. *Leymus chinensis*; Ac. *Agropyron cristatum*; Cs. *Cleistogenes squarrosa*; Ars. *Artemisia scoparia*; Sk. *Stipa krylovii*;

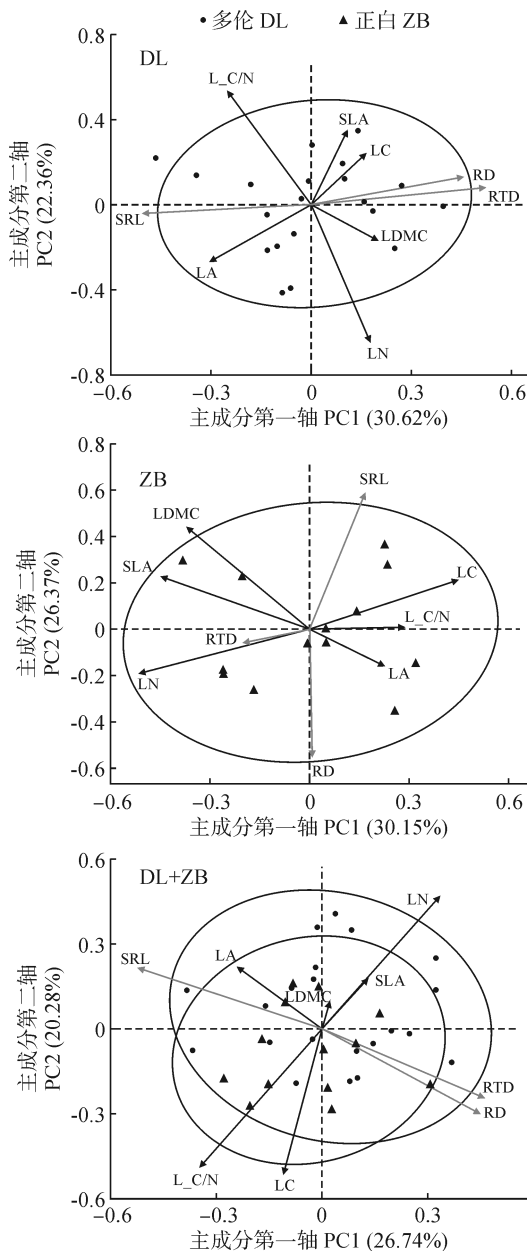
Mr. *Melissitus ruthenicus*; Ap. *Allium polyrhizum*; Cd. *Cymbaria daurica*; *, 0.05 < P < 0.10

Fig. 3 Changes in root and leaf traits of common species in Duolun and Zhengbai Steppe

是负责吸收水分的器官,对多种压力作出第一反应^[24],缺水条件下,由于根系具有亲水性,可以向土壤中更为潮湿的地块生长,很大程度上减少了缺水带来的影响^[25]。对于叶片,会有更高的水分胁迫,因为随着气孔打开吸收二氧化碳,蒸腾过程中会失

去极高的水分^[26],其次,根系需要水分进行自身的新陈代谢,所以到达叶片的水分会减少^[27]。这与之前的研究结果一致,Meziane 研究发现叶片性状对环境变化的响应比根系性状更为敏感^[28]。

本研究表明,单子叶禾草类植物的根直径最小,



RD. 根直径; SRL. 比根长; RTD. 根组织密度; LA. 叶面积; SLA. 比叶面积; LDMC. 叶干物质含量; LC. 叶碳; LN. 叶氮; L_C/N. 叶碳氮比

图 4 多伦与正白两个地区根性状与叶性状的主成分分析

RD. Root diameter; SRL. Specific root length; RTD. Root tissue density; LA. Leaf area; SLA. Specific leaf area; LDMC. Leaf dry matter content; LC. Leaf carbon; LN. Leaf nitrogen; L_C/N. Leaf carbon nitrogen ratio

Fig. 4 Principal component analysis of root traits and leaf traits in Duolun and Zhengbai Steppe

比根长最大,这可能是由于单子叶禾草类植物的木质部导管较小,较小的根直径会在养分吸收和运输之间取得更好的平衡^[19],通常根直径越细,比根长越高^[29]。双子叶非禾草类植物根组织密度最大,单子叶百合科植物最小,这可能是由于双子叶非禾草

类植物具有较低的皮层厚度和较高的中柱比例,使得其维管束的比例较大,从而导致根组织密度较大,而单子叶百合科植物较高的皮层厚度以及较低的中柱比例,其维管束比例较小,根组织密度较小^[19]。双子叶非禾草类植物的比叶面积最大而叶面积最小,可能是因为双子叶非禾草类植物根外追肥效果一般好于单子叶植物,叶面积较小,且一些双子叶如冷蒿、阿尔泰狗娃花等植株较矮,受光较弱,导致比叶面积较大^[30],单子叶禾草类叶干物质含量最高,而百合科植物最低,这可能是由于单子叶百合科植物的皮层厚度比单子叶禾草类植物和双子叶非禾草类植物大得多,其导管直径也大得多,这表明单子叶百合科植物的径向水力阻力比草本植物的高,而单子叶百合科植物的总体流量主要由径向导水系数决定,高的径向水力阻力可能是单子叶百合科植物水分传输较低的原因,对于双子叶非禾草类植物来说,较低的皮层厚度可能会降低径向水力阻力,而较高的中柱比例将有利于轴向水力传导^[26]。单子叶禾草类植物的导管较小但密度较大,即较窄但较密集的导管是对日益干旱的适应性变化^[31]。这一发现与以前的报告一致,单子叶禾草类植物的长期水分利用效率可能最大^[32]。另外,本研究发现,单子叶禾草类植物如羊草、冰草、糙隐子草等,其根系性状在降水变化中差异较为明显,而双子叶非禾草类植物基本没有变化(图 2),可能是因为大多数双子叶非禾草类植物根系性状在系统发育上较为保守^[33-34]。

此外,在降水减少的情况下,羊草、冰草、糙隐子草直径增加,比根长、根组织密度降低,而猪毛蒿的直径、比根长则相反。这可能是由于不同的植物类群在获得水分和养分以支持其生长以应对干旱胁迫的策略上有显著差异^[35],羊草等禾草类植物通过增加直径,降低比根长以适应干旱的环境,在本研究中,猪毛蒿的根系十分细,直径为 0.24 mm,一般来说,根直径越细,根系组织密度较低,比根长越高,更容易从土壤中吸收水和养分,在生态策略中属于快速生长的“资源获取策略”。另外,猪毛蒿在干旱环境可能通过增强地上生物量、密度、株高和冠幅等表型可塑性来适应降水的变化,以及通过独特的代谢机制也使得在干旱环境中仍然可以快速繁殖后代、保证种群存活^[36-37,15],且较大的比根长使它们能够在干旱条件下快速吸收水分和养分,这也是快速生长物种的一种“资源获取策略”,在降水变化下,根系存在独特的资源获取方式。

降水减少的情况下,糙隐子草、猪毛蒿、扁蓿豆、

多根葱、达乌里芯芭的叶面积和比叶面积均降低,叶干物质含量均增加,羊草和冰草的叶面积降低,冰草的叶干物质含量增加,这可能是因为干旱环境下光合作用减弱,植物通过减小叶面积、增加叶厚的方式降低蒸腾速率,导致比叶面积降低^[38],表明叶片在干旱条件下保持膨大并将细胞损伤降至最低^[39]。而较高的叶干物质含量可以增加植物的抗旱性^[40]。此外,降水减少导致植物叶碳含量都增加,这可能是因为干旱使蒸腾速率降低的同时,气孔导度增加,由此吸收二氧化碳增加^[33],也可能是因为干旱条件下,植物为了适应水分的缺乏,将更多比例的光合碳分配给根际沉积和菌根共生以调节根系的生长^[41]。糙隐子草、羊草、猪毛蒿的叶氮含量增加,冰草、克氏针茅叶氮含量降低,这与之之前的研究结果类似,如Chen对386种木本植物叶片氮含量分析发现,叶氮含量随降水的减少而增加^[42],也有研究发现植物叶片氮含量随降水减少而降低^[43],这可能是因为糙隐子草和羊草在降水减少时叶面积减小从而体积变小,引起叶氮含量的增加^[42],这也体现出植物在应对环境变化时具有不同的适应策略。

本研究结果发现,在降水不同的条件下,根与叶性状几乎不相关,Liu等在内蒙古草原环境梯度带上的研究也表明地上、地下性状权衡变异较小,而更多的是协同变化^[44],这可能是因为地上、地下面临不同的环境约束和选择压力,根系属于结构器官,叶片属于代谢器官,二者面对不同的环境条件,采取不同的资源利用策略^[45-46]。在降水较少的正镶白旗,叶面积与根组织密度呈负相关,这可能是因为根系组织密度越高的物种,如达乌里芯芭,在生态策略中

属于保守型策略物种,根系生长速率和资源获取速率(水分、养分等)较为缓慢;那么从植物地上地下功能的协同性来讲,其地上的光合速率和蒸腾速率也较低,且在干旱环境中,保守型物种的叶片往往较厚,面积较小;与之相反,根系组织密度低的物种为获取型策略,生长较为快速,如冰草等禾草类植物,其对应的叶片光合速率和蒸腾速率也较高,具有更高的叶面积。地下性状和地上性状展现出来的这种协同性,往往在资源胁迫更强的环境中具有更高的协同性,以使植物具有更高的适应逆境的能力^[47-48]。

4 结 论

本研究通过对内蒙古温带草原不同降水条件的两个草原群落优势种和共有种的根叶性状进行比较分析,结果发现随降水量的减少,草种的根性状没有显著变化,比叶面积显著降低,而叶干物质含量和叶碳含量显著增加。不同植物类群的根叶性状变异趋势不一致,单子叶禾草类的根直径最低,比根长和叶干物质含量最高;单子叶百合科类的根组织密度、叶干物质含量和叶氮含量最低;双子叶非禾草类的根组织密度和比叶面积最高。两个草原共有种的根叶性状变异趋势也不一致,随降水量的降低,糙隐子草、羊草、猪毛蒿的叶氮含量增加,冰草和克氏针茅的叶氮含量降低,羊草、冰草、糙隐子草的根直径增加,比根长和根组织密度降低,而猪毛蒿的直径、比根长则是相反的趋势,表明植物具有不同的水分环境适应策略。干旱对植物叶性状的影响大于根性状,且不同降水环境下,根与叶性状几乎不相关,表明根叶性状对环境的适应策略具有独立性。

参考文献:

- [1] DÍAZ S, LAVOREL S, MCINTYRE S, *et al.* Plant trait responses to grazing - A global synthesis[J]. *Global Change Biology*, 2007, **13**(2): 313-341.
- [2] WRIGHT I J, ACKERLY D D, BONGERS F, *et al.* Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests[J]. *Annals of Botany*, 2006, **99**(5): 1 003-1 015.
- [3] LAVOREL S, GRIGULIS K. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services[J]. *Journal of Ecology*, 2012, **100**(1): 128-140.
- [4] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. 中国科学: 生命科学, 2015, **45**(4): 325-339.

- [5] LIU X J, MA K P. Plant functional traits—Concepts, applications and future directions[J]. *Scientia Sinica (Vitae)*, 2015, **45**(4): 325-339.
- [6] REICH P B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economics spectrum: A traits manifesto[J]. *Journal of Ecology*, 2014, **102**(2): 275-301.
- [7] GUO D L, XIA M X, WEI X, *et al.* Anatomical traits associated with absorption and mycorrhizal colonization are linked to root branch order in twenty-three Chinese temperate tree species[J]. *The New Phytologist*, 2008, **180**(3): 673-683.
- [8] 岳喜元, 左小安, 庾强, 等. 降水量和短期极端干旱对典型草原植物群落及优势种羊草(*Leymus chinensis*)叶性状的影响[J]. 中国沙漠, 2018, **38**(5): 1 009-1 016.
- [9] YUE X Y, ZUO X A, YU Q, *et al.* Effects of precipitation

- and short term extreme drought on leaf traits in inner Mongolia typical steppe[J]. *Journal of Desert Research*, 2018, **38**(5): 1 009-1 016.
- [8] LI H B, LIU B T, MCCORMACK M L, *et al.* Diverse belowground resource strategies underlie plant species coexistence and spatial distribution in three grasslands along a precipitation gradient[J]. *The New Phytologist*, 2017, **216**(4): 1 140-1 150.
- [9] ZHOU M, WANG J, BAI W M, *et al.* The response of root traits to precipitation change of herbaceous species in temperate steppes[J]. *Functional Ecology*, 2019, **33**(10): 2 030-2 041.
- [10] WANG H, WANG R X, HARRISON S P, *et al.* Leaf morphological traits as adaptations to multiple climate gradients[J]. *The Journal of Ecology*, 2022, **110**(6): 1 344-1 355.
- [11] LOZANO Y M, AGUILAR-TRIGUEROS C A, FLAIG I C, *et al.* Root trait responses to drought are more heterogeneous than leaf trait responses[J]. *Functional Ecology*, 2020, **34**(11): 2 224-2 235.
- [12] LUONG J C, HOLL K D, LOIK M E. Leaf traits and phylogeny explain plant survival and community dynamics in response to extreme drought in a restored coastal grassland[J]. *Journal of Applied Ecology*, 2021, **58**(8): 1 670-1 680.
- [13] RYALLS J M W, MOORE B D, JOHNSON S N, *et al.* Root responses to domestication, precipitation and silicification: Weeping meadow grass simplifies and alters toughness[J]. *Plant and Soil*, 2018, **427**(1): 291-304.
- [14] ISAAC M E, MARTIN A R, DE MELO VIRGINIO FILHO E, *et al.* Intraspecific trait variation and coordination: Root and leaf economics spectra in coffee across environmental gradients[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2017, **8**: 1 196.
- [15] ZHOU G Y, ZHOU X H, NIE Y Y, *et al.* Drought-induced changes in root biomass largely result from altered root morphological traits: Evidence from a synthesis of global field trials[J]. *Plant, Cell & Environment*, 2018, **41**(11): 2 589-2 599.
- [16] TJOELKER M G, CRAINE J M, WEDIN D, *et al.* Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species[J]. *The New Phytologist*, 2005, **167**(2): 493-508.
- [17] LIU G F, FRESCHE T, PAN X, *et al.* Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems[J]. *The New Phytologist*, 2010, **188**(2): 543-553.
- [18] DE LA RIVA E G, TOSTO A, PÉREZ-RAMOS I M, *et al.* A plant economics spectrum in Mediterranean forests along environmental gradients: Is there coordination among leaf, stem and root traits? [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2016, **27**(1): 187-199.
- [19] ZHOU M, BAI W M, LI Q M, *et al.* Root anatomical traits determined leaf-level physiology and responses to precipitation change of herbaceous species in a temperate steppe[J]. *The New Phytologist*, 2021, **229**(3): 1 481-1 491.
- [20] 赵杏花, 孙长乐, 郭 璐, 等. 锡林郭勒草原国家级自然保护区种子植物区系研究[J]. *西北植物学报*, 2022, **42**(1): 173-180.
- ZHAO X H, SUN C L, GUO L, *et al.* Analysis on seed plants flora of Xilin gol grassland national nature reserve[J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, **42**(1): 173-180.
- [21] 张 珂, 何明珠, 李新荣, 等. 阿拉善荒漠典型植物叶片碳、氮、磷化学计量特征[J]. *生态学报*, 2014, **34**(22): 6 538-6 547.
- ZHANG K, HE M Z, LI X R, *et al.* Foliar carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of typical desert plants across the Alashan Desert[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2014, **34**(22): 6 538-6 547.
- [22] PREGITZER K, DEFOREST J, BURTON A, *et al.* Fine root architecture of nine North American trees[J]. *Ecological Monographs*, 2002, **72**: 293-309.
- [23] MCCORMACK M L, DICKIE I A, EISSENSTAT D M, *et al.* Redefining fine roots improves understanding of belowground contributions to terrestrial biosphere processes[J]. *The New Phytologist*, 2015, **207**(3): 505-518.
- [24] WEEMSTRA M, MOMMER L, VISSER E J W, *et al.* Towards a multidimensional root trait framework: A tree root review[J]. *The New Phytologist*, 2016, **211**(4): 1 159-1 169.
- [25] EAPEN D, BARROSO M L, PONCE G, *et al.* Hydrotropism: Root growth responses to water[J]. *Trends in Plant Science*, 2005, **10**(1): 44-50.
- [26] GUHA A, CHHAJED S S, CHOUDHARY S, *et al.* Hydraulic anatomy affects genotypic variation in plant water use and shows differential organ specific plasticity to drought in *Sorghum bicolor*[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2018, **156**: 25-37.
- [27] CHEN X, ZHANG D, TAN G, *et al.* Effect of heat treatment on structure and properties of electrodeposited Fe-Ni-W alloys[J]. *Materials Research Innovations*, 2015, **19**(S9): S9-285.
- [28] MEZIANE D, SHIPLEY B. Interacting components of interspecific relative growth rate: Constancy and change under differing conditions of light and nutrient supply[J]. *Functional Ecology*, 1999, **13**(5): 611-622.
- [29] CHEN W L, KOIDE R T, ADAMS T S, *et al.* Root morphology and mycorrhizal symbioses together shape nutrient foraging strategies of temperate trees[J]. *PNAS*, 2016, **113**(31): 8 741-8 746.
- [30] LOÏC P, KONRAD F, CHARLOTTE N, *et al.* Shifts in species richness, herbivore specialization, and plant resistance along elevation gradients[J]. *Ecology and Evolution*, 2012, **2**(8): 1 818-1 825.
- [31] POORTER L, MCDONALD I, ALARCÓN A, *et al.* The importance of wood traits and hydraulic conductance for the

- performance and life history strategies of 42 rainforest tree species[J]. *The New Phytologist*, 2010, **185**(2): 481-492.
- [32] PFAUTSCH S, HARBUSCH M, WESOLOWSKI A, *et al.* Climate determines vascular traits in the ecologically diverse genus *Eucalyptus* [J]. *Ecology Letters*, 2016, **19** (3): 240-248.
- [33] BEERLING D J, FRANKS P J. The hidden cost of transpiration[J]. *Nature*, 2010, **464**(7 288): 495-496.
- [34] VALVERDE-BARRANTES O J, FRESCHE T, ROUMET C, *et al.* A worldview of root traits: The influence of ancestry, growth form, climate and mycorrhizal association on the functional trait variation of fine-root tissues in seed plants[J]. *The New Phytologist*, 2017, **215** (4): 1 562-1 573.
- [35] YU J J, LIU M X, YANG Z M, *et al.* Growth and physiological factors involved in interspecific variations in drought tolerance and postdrought recovery in warm- and cool-season turfgrass species[J]. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 2015, **140**(5): 459-465.
- [36] ROUMET C, PICON - COCHARD C, DAWSON L A, *et al.* Quantifying species composition in root mixtures using two methods: Near - infrared reflectance spectroscopy and plant wax markers[J]. *New Phytologist*, 2006, **170** (3): 631-638.
- [37] 陈生钢, 庞丹波, 陈林, 等. 荒漠草原猪毛蒿生长和代谢对降水变化的响应[J]. 北京林业大学学报, 2022, **44**(2): 65-74.
- CHEN S G, PANG D B, CHEN L, *et al.* Response of growth and metabolism of *Artemisia scoparia* to precipitation change in desert steppe[J]. *Journal of Beijing Forestry University*, 2022, **44**(2): 65-74.
- [38] ZHOU H L, ZHOU G S, HE Q J, *et al.* Environmental explanation of maize specific leaf area under varying water stress regimes[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, **171**: 103 932.
- [39] BONGERS F J, OLMO M, LOPEZ-IGLESIAS B, *et al.* Drought responses, phenotypic plasticity and survival of Mediterranean species in two different microclimatic sites[J]. *Plant Biology* (Stuttgart, Germany), 2017, **19** (3): 386-395.
- [40] YANG Y Z, WANG H, HARRISON S P, *et al.* Quantifying leaf-trait covariation and its controls across climates and biomes[J]. *The New Phytologist*, 2019, **221**(1): 155-168.
- [41] WANG R Z, CAVAGNARO T, KEITEL C, *et al.* Carbon allocation to the rhizosphere is affected by drought and nitrogen addition[J]. *Journal of Ecology*, 2021, **109** (10): 3 699-3 709.
- [42] CHEN W L, ZENG H, EISENSTAT D M, *et al.* Variation of first-order root traits across climatic gradients and evolutionary trends in geological time[J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2013, **22**(7): 846-856.
- [43] 于海玲, 李愈哲, 樊江文, 等. 中国草地样带不同功能群植物叶片氮磷含量随水热因子的变化规律[J]. 生态学杂志, 2016, **35**(11): 2 867-2 874.
- YU H L, LI Y Z, FAN J W, *et al.* Variation of leaf nitrogen and phosphorus contents with water and heat factors in different functional groups of grassland transect in China [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, **35**(11): 2 867-2 874.
- [44] LIU G, FRESCHE T, PAN X, *et al.* Coordinated variation in leaf and root traits across multiple spatial scales in Chinese semi-arid and arid ecosystems [J]. *New Phytologist*, 2010, **188**(2): 543-553.
- [45] 赵广帅, 刘珉, 石培礼, 等. 羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策[J]. 生态学报, 2020, **40**(1): 295-309.
- ZHAO G S, LIU M, SHI P L, *et al.* Variation of leaf and root traits and ecological adaptive strategies of precipitation gradient plants in the Changtang plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, **40**(1): 295-309.
- [46] 贾文杰, 王祥宁, 马璐琳, 等. 干旱胁迫对东方百合根叶生理功能及花粉育性的影响[J]. 西北植物学报, 2017, **37** (11): 2 194-2 203.
- JIA W J, WANG X N, MA L L, *et al.* Effects of drought stress on physiological function of root and leaf and pollen fertility of *Lilium Oriental* [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2017, **37**(11): 2 194-2 203
- [47] 魏圆慧, 王志鑫, 梁文召, 等. 胡杨枝叶功能性状对地下水位梯度的响应与适应[J]. 西北植物学报, 2020, **40** (6): 1 043-1 051.
- WEI Y H, WANG Z X, LIANG W Z, *et al.* Response and adaptation of branch and leaf functional traits of *Populus Eufratica* to groundwater level gradient [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2020, **40**(6): 1 043-1 051.
- [48] REICH, P. B. The world-wide “fast-slow” plant economics spectrum: A traits manifesto [J]. *Journal of Ecology*, 2014, **102**(2): 275-301.

(编辑:潘新社)