

DOI: 10.11686/cyxb2024489

http://cyxb.magtech.com.cn

马蓉, 李俊瑶, 岳平, 等. 降水变化下荒漠草原优势植物功能性状对生物量分配的调节机制. 草业学报, 2025, 34(11): 31-39.

MA Rong, LI Jun-yao, YUE Ping, et al. Regulatory mechanisms of biomass allocation governed by functional traits of dominant plants in desert steppe under precipitation changes. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(11): 31-39.

降水变化下荒漠草原优势植物功能性状 对生物量分配的调节机制

马蓉^{1,2}, 李俊瑶^{1,3}, 岳平¹, 马旭君¹, 白珍⁴, 庄玲⁴, 白敬⁵, 赵学勇¹, 王少昆^{1*}

(1. 中国科学院西北生态环境资源研究院, 干旱区生态安全与可持续发展重点实验室, 乌拉特荒漠草原研究站, 甘肃兰州 730000; 2. 中国科学院大学资源与环境学院, 北京 101408; 3. 宁夏大学林业与草业学院, 宁夏银川 750021; 4. 巴彦淖尔市林业和草原事业发展中心, 内蒙古巴彦淖尔 015015; 5. 巴彦淖尔市林业和草原局, 内蒙古巴彦淖尔 015015)

摘要: 植物功能性状是决定植物生长和生存的关键特征, 其在植物生物量分配中的作用对植物的环境适应性具有重要意义。通过控制试验研究降水变化对乌拉特荒漠草原优势植物沙生针茅和碱韭功能性状及生物量分配的影响, 系统测定了不同降水处理下(减少50%降水、自然降水、增加50%降水)沙生针茅和碱韭的根系功能性状(比根长、根组织密度和比根面积)、叶片功能性状(比叶面积、叶干物质含量和叶组织密度)、地上生物量、地下生物量及根冠比。结果显示: 1) 碱韭的比叶面积随着降水减少显著增大, 而沙生针茅的根、叶功能性状对降水变化的响应不显著。2) 在减少50%降水时, 碱韭地上生物量显著减少, 地下生物量未发生显著变化, 但根冠比显著高于自然降水; 而在增加50%降水时, 碱韭的地上地下生物量均无显著变化。在不同降水条件下, 沙生针茅地上、地下生物量及根冠比均无显著变化。3) 降水变化通过调节土壤电导率间接影响沙生针茅的生物量分配, 通过调节比叶面积间接影响碱韭的生物量分配。研究结果为荒漠草原典型植物在降水变化下的生物量分配调节机制提供了理论依据。

关键词: 荒漠草原; 降水变化; 生物量分配; 功能性状; 沙生针茅; 碱韭

Regulatory mechanisms of biomass allocation governed by functional traits of dominant plants in desert steppe under precipitation changes

MA Rong^{1,2}, LI Jun-yao^{1,3}, YUE Ping¹, MA Xu-jun¹, BAI Zhen⁴, ZHUANG Ling⁴, BAI Jing⁵, ZHAO Xue-yong¹, WANG Shao-kun^{1*}

1. Key Laboratory of Eco-Environmental Safety and Sustainable Development in Arid Regions, Urat Desert Grassland Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; 2. College of Resources and Environment, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 101408, China; 3. School of Forestry and Grassland, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 4. Bayannur Forestry and Grassland Development Center, Bayannur 015015, China; 5. Bayannur Forestry and Grassland Administration, Bayannur 015015, China

Abstract: Plant functional traits are key characteristics determining plant growth and survival. The pattern of biomass allocation in plants is crucial for their ecological adaptability to varying environmental conditions. This study investigated the effects of precipitation changes on the functional traits and biomass allocation of *Stipa caucasica* and *Allium polyrhizum*, two dominant plant species in the Urat Desert steppe, through controlled simulation

收稿日期: 2024-12-12; 改回日期: 2025-02-17

基金项目: 内蒙古自治区科技重大专项“揭榜挂帅”项目(2024JBGS00130203)资助。

作者简介: 马蓉(2001-), 女, 内蒙古乌兰察布人, 在读硕士。E-mail: marong23@mails.ucas.ac.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: wangsk@lzb.ac.cn

experiments. Root functional traits (specific root length, root tissue density, and specific root area), leaf functional traits (specific leaf area, leaf dry matter content, and leaf tissue density), aboveground biomass, belowground biomass, and root:shoot ratio were systematically measured under three precipitation treatments (50% decrease in precipitation, natural precipitation, and 50% increase in precipitation). The results showed that: 1) The specific leaf area of *A. polyrhizum* increased significantly under reduced precipitation, whereas the root and leaf functional traits of *S. caucasica* showed no significant response to precipitation changes. 2) Under a 50% reduction in precipitation, the aboveground biomass of *A. polyrhizum* decreased significantly, while its belowground biomass showed no significant change. However, the root:shoot ratio was significantly higher than that under natural precipitation. In contrast, under a 50% increase in precipitation, both the aboveground and belowground biomass of *A. polyrhizum* remained unchanged. For *S. caucasica*, no significant changes in aboveground biomass, belowground biomass, or root:shoot ratio were observed under the three tested precipitation regimens. 3) Precipitation changes indirectly affected the biomass allocation of *S. caucasica* by modifying soil electrical conductivity, while they influenced the biomass allocation of *A. polyrhizum* through the modulation of specific leaf area. The findings provide theoretical insights into the mechanisms of biomass allocation regulation in typical desert steppe plants under reduced, normal or increased precipitation conditions.

Key words: desert steppe; precipitation change; biomass allocation; functional traits; *Stipa caucasica*; *Allium polyrhizum*

全球气候变化导致干旱和强降水等极端天气事件的频率和强度显著增加^[1-2], 从而对草地生态系统的结构与功能构成了严重威胁^[3]。降水的变化会对干旱半干旱区植物多样性和生态系统功能产生深远的影响^[4]。植物功能性状是反映植物对环境变化响应的关键表型特征^[5], 可以表征植物的生存、生长策略^[6]。利用叶与根功能性状了解生态系统功能已经成为当前生态学的研究热点。

植物性状是植物适应环境的重要表型特征, 通过调节资源获取、利用与分配策略, 对地上与地下生物量分配模式具有重要影响。根系性状决定水分与养分的吸收效率, 进而影响地下生物量分配; 叶片性状则优化光合资源的利用, 影响地上生物量的分配^[7]。在干旱胁迫条件下, 植物通常通过改变根冠比优先投资地下以应对水分限制^[8]。环境因子不仅直接作用于植物的生物量分配, 还通过调控性状间接影响分配模式, 这种机制在干旱区尤其显著^[9]。

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。研究表明, 叶片厚度和叶片含水量与降水量呈显著负相关^[10]; 降水对高寒草地植物叶片功能性状起主导作用^[11]; 随着降水减少, 叶片面积降低, 叶厚度、比叶重显著增加^[12-13]。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^[14]; 生长在干旱环境中的根系具有更粗的直径, 更低的比根长和根系氮含量^[15]。目前有关降水变化对植物功能性状的研究中缺乏将根叶性状整体考虑, 研究其水分适应策略^[16-17]。植物功能性状首先在物种水平上反映了其对环境的适应能力, 同时作为环境变化与生物量分配之间的桥梁^[18], 这种机制在群落水平也得到了广泛研究^[19]。

荒漠草原是由草原向荒漠过渡的一种旱生化草地生态系统^[20]。荒漠草原的群落结构单一导致其抵抗外界干扰的能力十分脆弱, 群落稳定性也较差^[21]。近年来, 荒漠草原生态系统中水分变化对植物功能性状及生物量分配的影响引起了广泛关注^[22-23]。然而, 目前针对植物功能性状在降水变化背景下对生物量分配调控机制的研究仍相对有限。本研究以内蒙古荒漠草原优势植物沙生针茅(*Stipa caucasica*)和碱韭(*Allium polyrhizum*)为对象, 研究其在降水变化下通过关键性状如何影响生物量分配的调控机制, 揭示荒漠草原植物适应降水变化的策略, 为荒漠草原生态系统的可持续管理与生态恢复提供理论基础。

1 材料与方法

1.1 试验区概况

研究区选在内蒙古乌拉特荒漠草原研究站(简称乌拉特站),该站位于内蒙古巴彦淖尔市乌拉特后旗,地理坐标为 $41^{\circ}25' N, 106^{\circ}58' E$,海拔1650 m。主要气候特征为春季干燥多风,夏季凉爽短暂,冬季寒冷漫长,属于典型的大陆性干旱气候。多年平均降水量150 mm,多集中于7—9月,约占全年降水量的70%。年蒸发量约为降水量的10倍,年平均气温 $5.3^{\circ}C$,最高达 $37^{\circ}C$,最低为 $-34.4^{\circ}C$, $\geq 10^{\circ}C$ 年积温为2000~3000 $^{\circ}C$ 。土壤类型为棕钙土和灰棕漠土^[24],主要植物建群种为沙生针茅,优势种为骆驼蓬(*Peganum harmala*)、碱韭、蒙古韭(*Allium mongolicum*)、猪毛菜(*Salsola collina*),主要伴生种有戈壁天门冬(*Asparagus gobicus*)、冬青叶兔唇花(*Lagochilus ilicifolius*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等。

1.2 试验设计

降水变化试验依托全球干旱联网控制试验(drought net, <http://drought-net.colostate.edu/>)的平台开展。乌拉特站于2017年7月建立草地生态系统全球变化联网试验样地,2018年4月正式开展降水变化试验。采用随机区组设计,降水变化分3个处理(CK,自然降水;CK-50%,减少50%降水;CK+50%,增加50%降水)。试验场气象站监测每年生长季的降水。在每周的特定时间,针对增雨处理小区,会采用喷壶来添加地下水,所添加的地下水量相当于环境降水量的50%。而对于减少降水处理的情况,是借助在雨棚顶部按照等距离的方式布置条状槽式遮雨板来实现的。通过这样的设置,能够让该区域所接收的降水量相较于环境降水量减少50%。这些遮雨板由具有高透光性的聚碳酸酯材料制成,能够允许近90%的有效光辐射穿透。另外,为了避免各个地块之间出现侧向水流的相互干扰,每一个地块都使用了深度为1 m的金属隔板进行分隔,并且在隔板的上方覆盖塑料薄膜。根据近十年实际降水数据,计算每个小区每周的环境降水量。试验中每个处理6次重复,共18个样方,单个样方面积为 $6 m \times 6 m$,每个样方之间设置2 m缓冲带。

1.3 样品采集与测定

植物地上部分采集与测定:2023年8月,选取3个降水处理(正常降水、减少50%降水、增加50%降水),每个处理设有6个重复小区。每个小区内,随机选取 $1 m \times 1 m$ 的样方。在每个样方中,随机采取1株沙生针茅和碱韭。使用根钻钻入20 cm土层将植物连根取出,将地上部分和地下部分分开。叶片置于两片湿润滤纸间,迅速放入自封袋,储藏于便携式车载冰箱(内部温度 $< 5^{\circ}C$)。在实验室内将植株放在清水中浸泡6 h,然后取出袋子中的植株,吸去表层水分。用精度0.01 g的电子天平测取7个叶片的饱和鲜重,再用Image J 1.8.0 (<https://imagej.nih.gov>)软件进行处理,计算单叶面积(individual leaf area, ILA)。选用精度为0.01 mm的电子游标卡尺测量叶片厚度(leaf thickness, LT)。将地上部分放入烘箱于 $65^{\circ}C$ 下烘48 h后取出称取干重,记录地上生物量,并计算比叶面积(specific leaf area, SLA)、叶组织密度(leaf tissue density, LTD)、叶干物质含量(leaf dry matter content, LDMC)^[25]。

植物地下部分采集与测定:选择20条未破坏的活根(细根,直径 $\leq 2 mm$),使用精度为0.01 mm的游标卡尺测量根长、平均直径(root average diameter, RAD),计算根表面积(root surface area, RSA)、根体积(root volume, RV)。所有地下部分在 $65^{\circ}C$ 烘箱内烘48 h,取出称干重,记录地下生物量,并计算比根长(specific root length, SRL)、比根面积(specific root area, SRA)、根组织密度(root tissue density, RTD)、根冠比(root to shoot ratio, R/S)^[26-27]。

土壤采集与测定:在每个样方内去除土壤表层的腐殖质,使用土钻在每个样方内随机采集5个直径为5 cm,深度为20 cm的土样,将5个点的土壤混匀,带回实验室进行土壤含水量(soil water content, SWC)、pH、电导率(electrical conductivity, EC)、全氮(total nitrogen, TN)、全碳(total carbon, TC)、无机氮(inorganic nitrogen, IN)含量的测定^[28]。

1.4 数据分析

采用单因素方差分析来比较沙生针茅和碱韭的叶片、根系功能性状,地上、地下生物量与降水变化的关系,并使用最小显著差异法(least significant difference, LSD)检验进行数据均值间的多重比较,探讨不同降水处理间两

种植物各指标的差异显著性,显著性水平为 $P < 0.05$ 。利用“linkET包”进行 Mantel 检验分析两种植物功能性状、地上地下生物量以及分配与土壤因子的相关性。为进一步探讨降水变化下两种植物功能性状与地上地下生物量的相互作用关系,使用“lavaan包”建立结构方程模型(structural equation modeling, SEM)。所有的数据均使用 Excel 整理,采用 R 4.4.1 进行统计分析,利用 Origin 8.0 绘图。

2 结果与分析

2.1 降水变化对沙生针茅、碱韭功能性状和生物量的影响

降水变化下,沙生针茅的地上、地下功能性状无显著变化($P > 0.05$),但其地上生物量在减水 50% 时显著低于增水 50% ($P < 0.05$, 图 1)。降水处理对碱韭的比叶面积和地上生物量有显著影响($P < 0.05$)。与自然降水和增加 50% 降水相比,在减少 50% 降水处理下碱韭的比叶面积显著增高,与增加 50% 降水相比地上生物量显著降低。由此表明,沙生针茅对于旱和增雨具有较强的环境适应性,能够在降水量变化的条件下保持其形态性状的稳定。碱韭仅比叶面积对减雨响应较为敏感,干旱条件下碱韭通过增大比叶面积来增加光合作用的总面积,从而更有效地利用有限的水分和光能。两种植物都会选择降低生物量以减少对水分的需求。减水 50% 显著改变了碱韭的根冠比,较其对照和增加 50% 降水均有提高($P < 0.05$),而降水变化对沙生针茅根冠比无显著影响($P > 0.05$)。沙生针茅在叶干物质含量、叶组织密度、比根长、根组织密度、比根面积方面呈高于碱韭的趋势,而比叶面积则低于碱韭。

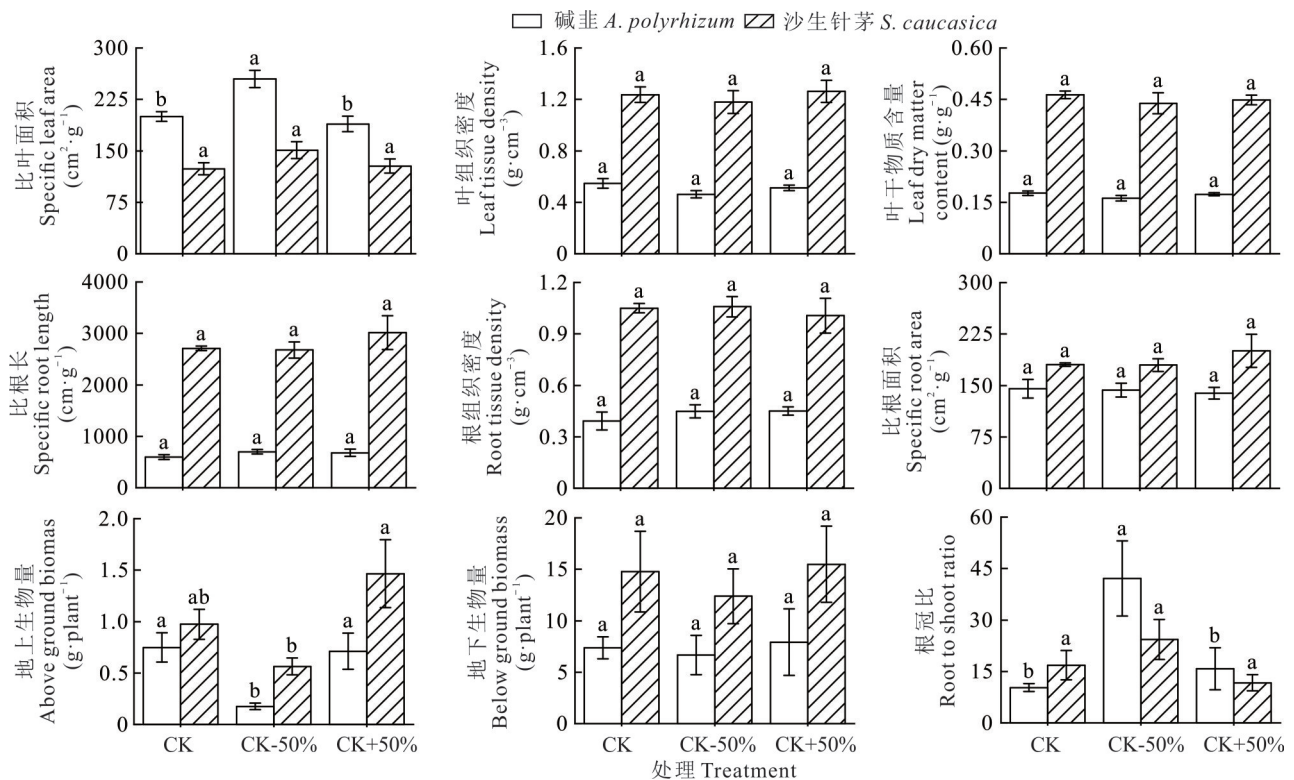


图 1 降水变化对沙生针茅、碱韭地上地下功能性状及生物量的影响

Fig. 1 Effects of precipitation changes on aboveground and belowground functional traits and biomass of *S. caucasica* and *A. polyrhizum*. Different lowercase letters indicate significant differences among different treatments for the plant ($P < 0.05$).

2.2 降水变化下沙生针茅、碱韭功能性状与生物量分配的关系

Mantel test 相关性分析阐明了沙生针茅和碱韭地上地下生物量及分配受功能性状和土壤因子的影响程度(图 2)。沙生针茅地上生物量与比根长、比根面积、土壤含水量显著正相关($P < 0.05$),与根组织密度呈极显著负

相关($P < 0.01$)。碱韭地上生物量与比根长显著正相关($P < 0.05$),与比叶面积呈极显著负相关($P < 0.01$)。沙生针茅地下生物量与叶组织密度、土壤酸碱度(pH)、土壤全氮显著正相关($P < 0.05$)。碱韭地下生物量仅与比根长显著正相关($P < 0.05$),比根长是导致碱韭在降水变化下地下生物量存在差异的主要功能性状影响因子。碱韭的根冠比与叶干物质含量呈显著正相关($P < 0.05$),与比叶面积呈极显著负相关($P < 0.01$)。从相关性连线粗细来看,沙生针茅的根冠比与比根长、比根面积、根组织密度、土壤无机氮的相关性系数为 $0.2 < r < 0.4$ 。说明这几个指标对沙生针茅根冠比的影响较大。碱韭的根冠比与土壤无机氮的相关性系数为 $0.2 < r < 0.4$ 。

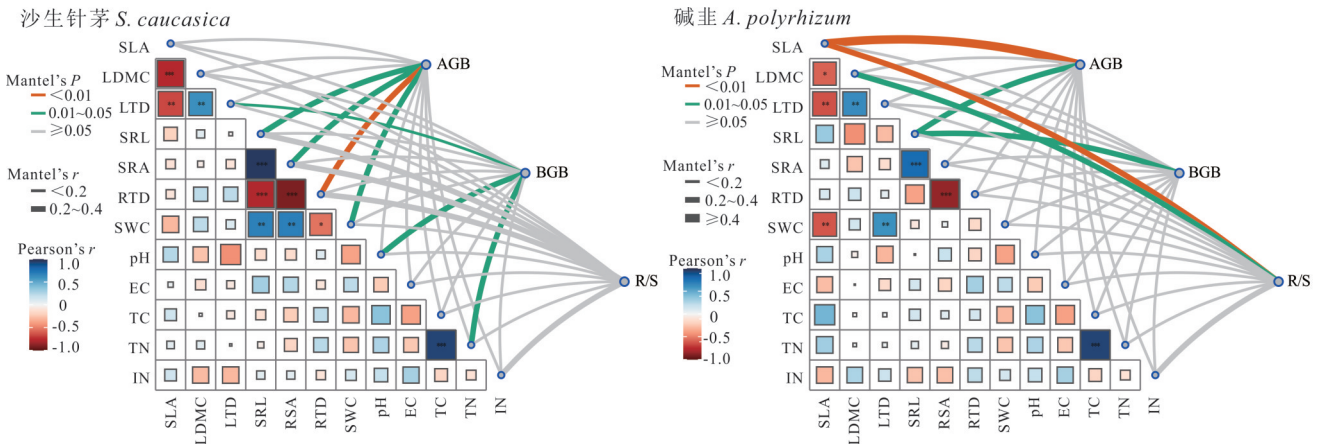


图 2 沙生针茅、碱韭生物量与功能性状和土壤因子的 Mantel 检验

Fig. 2 The Mantel test for the biomass, functional traits, and soil factors of *S. caucasica* and *A. polyrhizum*

SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; LTD: 叶组织密度 Leaf tissue density; SRL: 比根长 Specific root length; SRA: 比根面积 Specific root area; RTD: 根组织密度 Root tissue density; SWC: 土壤含水量 Soil water content; EC: 电导率 Electrical conductivity; TC: 全碳 Total carbon; TN: 全氮 Total nitrogen; IN: 无机氮 Inorganic nitrogen; AGB: 地上生物量 Aboveground biomass; BGB: 地下生物量 Belowground biomass; R/S: 根冠比 Root to shoot ratio. 下同 The same below. 图右上侧连线表示 AGB、BGB、R/S 与影响因素间 Mantel 检验后的相关性及其显著性,线条粗细表示相关性强弱,线条颜色表示显著性程度。图左下侧色块表示影响因素间 Pearson 相关性,色块大小表示相关系数绝对值大小。The lines on the top-right side of the figure represent the correlations and significance levels between AGB, BGB, RT, and the influencing factors after the Mantel test. The line thickness indicates the strength of the correlation, while the line color represents the degree of significance. The color blocks on the bottom-left side of the figure indicate the Pearson correlations between the influencing factors, with the block size reflecting the absolute value of the correlation coefficient.

2.3 降水变化下沙生针茅、碱韭功能性状与土壤因子对生物量的调控机制

在干旱荒漠草原,降水的变化决定着植物对水分的利用策略。为了量化降水处理下植物功能性状和土壤理化因子对生物量分配的相对重要性,根据图 2 中生物量与各因子之间的相关关系构建了 2 个结构方程模型(图 3)。通过对相关变量的分析和筛选,最终得到两个最优方差的结构方程模型(SEM)。图 3A 的 SEM 解释了沙生针茅地上生物量 76% 的方差、地下生物量 33% 的方差以及地下生物量与地上生物量之比 54% 的方差。对于 AGB,叶组织密度与土壤含水量对其具有直接的正向影响。对于地下生物量,叶组织密度对其存在直接的正向影响。对于根冠比,土壤含水量、pH 以及电导率对其有直接的负向影响。降水变化通过对土壤电导率产生较强的直接正向影响,进而间接影响了 R/S。图 3B 的结构方程模型较好解释了碱韭地上生物量(68%)、地下生物量(69%)和根冠比(60%)的变化,Fisher's C 统计检验显示模型整体拟合度达标($P = 0.603$)。最优模型表明,降水变化与比叶面积呈极显著负相关。同时,比叶面积对地上生物量有显著的负效应,对根冠比有显著的正效应。pH 对地下生物量有显著的负效应,而土壤全氮对地下生物量有显著的正效应。降水变化和土壤电导率之间存在显著的正相关关系。模型中反映了间接影响,降水变化对地上生物量、地下生物量和根冠比没有直接的影响,但会通过影响比叶面积来间接影响地上生物量和根冠比,通过土壤全氮来间接影响地下生物量。

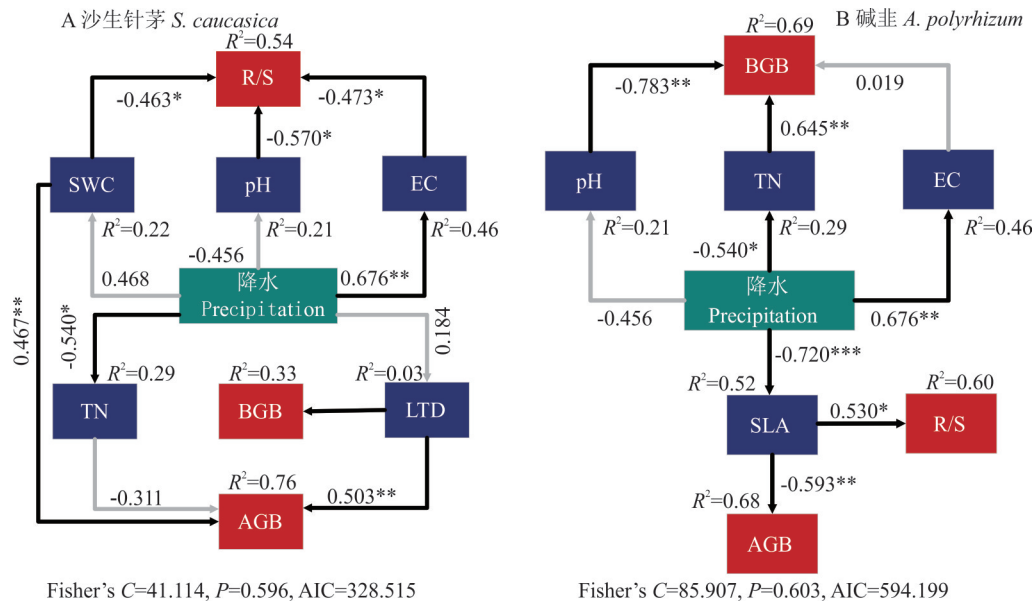


图3 降水变化下沙生针茅、碱韭植物性状与土壤因子对生物量分配的直接和间接影响的结构方程模型

Fig. 3 Structural equation models of direct and indirect effects of plant traits and soil factors on biomass allocation of *S. caucasica* and *A. polyrhizum* under precipitation variation

AIC: 赤池信息准则 Akaike information criterion. 单头箭头表示路径。黑色箭头表示显著效应,灰色箭头表示无显著效应。箭头处的数字为标准化路径系数(*: $P<0.05$, **: $P<0.01$, ***: $P<0.001$),反映了关系的效应大小。模型中每个响应变量旁的 R^2 为各变量的解释比例。Single-headed arrows indicate pathways. Black arrows indicate significant effects and gray arrows indicate no significant effects. The numbers at the arrows are standardized path coefficients (*: $P<0.05$, **: $P<0.01$, ***: $P<0.001$), which reflect the effect size of the relationship. The proportion of variance (R^2) appears alongside each response variables in the model.

3 讨论

3.1 降水变化对荒漠草原植物性状和生物量的影响

随降水量的减少,针茅的叶片性状没有显著变化,与郭新新等^[23]的研究结果一致,这说明了沙生针茅对于干旱和增雨有较强的抵抗力,选择通过维持叶片的稳定性来减少资源的消耗,进而形成适应干旱环境的保水策略。而碱韭的比叶面积在降水量减少时增加,这与黄彩变等^[29]的干旱处理增加2年生骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)幼苗比叶面积的结果相类似,但不少研究认为植物通常通过降低比叶面积来响应干旱胁迫^[30-32]。在干旱条件下,碱韭比叶面积的增加能够提高叶片对光能的捕获能力,从而在水分不足的情况下,仍能维持相对较高的光合速率。这种生长策略有助于在竞争激烈的环境中增强其光合能力以支持生长。降水变化下,两种植物的根形态性状都没有显著变化,这与夏蕾等^[13]的降水差异对内蒙古温带草原根系性状影响的结果一致。根系是植物中负责水分和养分吸收的关键器官,它们在应对多种环境压力时首先作出响应^[33]。在缺水条件下,根系展现出强烈的亲水性,能够向土壤中相对湿润的区域生长,从而显著缓解由水分缺乏引发的胁迫^[34]。水分是限制荒漠草原植物生长的主要因素,生物量是衡量植被生长发育状况的指标,对降水变化的响应较为敏感^[35],而根冠比是衡量单株植物生物量分配的重要指标,对研究植物生物量分配和对环境变化的响应具有重要的意义^[36]。碱韭的根冠比在减少降水处理下最高($P<0.05$),当地上部分的生长受到胁迫时,碱韭会将光合产物优先分配到地下部分来保证植物可以获得更多的水分和养分,因此减水处理的碱韭生物量向地下分配比例会更高,这与颜韦^[37]的研究结果相同。而沙生针茅的根冠比在降水变化下并不显著变化,这可能是由于它在长期进化过程中形成了一种更为平衡的应对降水波动的策略。

3.2 降水变化下植物性状及主要环境因素与生物量分配的关系

Mantel检验结果揭示了功能性状和土壤因子对沙生针茅与碱韭地上、地下生物量及其分配模式的影响。本研究表明,沙生针茅在降水变化下主要通过调节根系功能性状来增强水分获取能力,并实现地上生物量的增长。

这与 Kou 等^[38]研究得出在干旱环境下,植物通过改变根系长度、分枝和密度以增强水分吸收这一结果类似。根组织密度是衡量沙生针茅根系结构稳定性和资源获取能力的重要指标。研究结果显示,土壤养分供应与叶片功能性状共同作用于地下生物量的分配,这与 Wang 等^[39]的研究结果相同。碱韭表现出与沙生针茅不同的生物量分配调控模式。研究表明碱韭在降水变化下主要通过增强叶片光合作用效率和资源利用能力来积累地上生物量,比根长是碱韭在降水变化下地下生物量差异的主要影响因子。碱韭通过调整叶片性状来协调地上与地下资源分配的策略。与沙生针茅相比,碱韭的根冠比与土壤无机氮的相关性系数为 $0.2 < r < 0.4$,表明土壤养分对碱韭生物量分配进行调控。沙生针茅和碱韭表现出不同的生物量分配调控策略,前者倾向于根系功能性状对水分和养分的获取,后者倾向叶片功能性状对资源利用的效率。这种差异化策略反映了两种植物在应对降水变化时的生态适应机制。

3.3 降水变化下植物性状及主要环境因素对生物量的调控机制

沙生针茅和碱韭的生物量分配策略反映了它们在降水变化下对资源利用与生长的适应性调节机制。本研究结果表明,降水变化通过引起土壤电导率的改变,进而实现对沙生针茅地上生物量和地下生物量的调控,沙生针茅不依赖于快速变化的功能性状,而是通过对土壤性质的适应进行长期调节,从而保证其在不同环境条件下的生长稳定性。这样提高耐旱性和利用效率的策略也与许多旱生植物的功能性状适应机制相符^[40-41],相较之下,碱韭的调控策略则依赖于比叶面积。比叶面积的变化显著影响其地上生物量和根冠比,表明碱韭可能通过提高光合作用效率以适应降水变化。在降水增加条件下,碱韭通过提高比叶面积实现了对水分和光能的高效利用,从而在短时间内快速生长;而在降水减少的情况下,其较低的比叶面积可能帮助降低资源消耗并提高资源分配的经济性。此外,研究显示降水变化对碱韭和沙生针茅的功能性状影响路径具有显著差异。沙生针茅更依赖结构性功能性状以应对环境胁迫,而碱韭则通过快速响应性功能性状实现对资源动态变化的捕捉与利用。

4 结论

本研究以荒漠草原优势植物沙生针茅和碱韭为对象,探讨两种植物在降水变化下的生物量调控机制及其生态学意义。研究表明,碱韭的比叶面积随着降水减少显著增大,表现出更加高效的资源利用效率,增强了其在干旱条件下的适应能力。同时,碱韭通过显著提高根冠比,在水分减少时优先保障地下部分的生长,增强水分获取能力。相比之下,沙生针茅的生物量分配和根叶功能性状在降水变化下并无显著变化,表明其对环境波动具有更强的稳定性。进一步分析发现,沙生针茅通过调节土壤电导率间接影响其生物量分配,而碱韭直接通过调整比叶面积实现对生物量的调控。这反映了两种植物在水分利用策略和适应性上具有显著差异:碱韭更倾向于短期内的快速响应,而沙生针茅则通过长期稳定性适应环境变化。这为理解荒漠草原植物在降水变化下的生态适应策略提供了新视角。

参考文献 References:

- [1] The Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC). Climate change 2021: The physical science basis. Cambridge: Cambridge University Press, 2021.
- [2] Kim J B, So J M, Bae D H. Global warming impacts on severe drought characteristics in Asia Monsoon Region. *Water*, 2020, 12(5): 1360–1381.
- [3] Isbell F, Craven D, Connolly J, *et al.* Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 2015, 526(7574): 574–577.
- [4] Lyu X M, Wang Y H, Zhou G S, *et al.* Interactive effects of changing precipitation and elevated temperatures on plant biomass and its allocation of *Stipa breviflora*. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(3): 752–760.
吕晓敏, 王玉辉, 周广胜, 等. 温度与降水协同作用对短花针茅生物量及其分配的影响. *生态学报*, 2015, 35(3): 752–760.
- [5] Liu X J, Ma K P. Plant functional traits—concepts, applications and future directions. *Scientia Sinica Vitae*, 2015, 45(4): 325–339.
刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325–339.
- [6] Meng T T, Ni J, Wang G H. Plant functional traits, environmental and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology*, 2007,

- 31(1): 150–165.
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(1): 150–165.
- [7] Reich P B. The world-wide ‘fast-slow’ plant economic spectrum: A traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275–301.
- [8] Li C B, Zheng Z, Peng Y F, *et al.* Precipitation and nitrogen addition enhance biomass allocation to aboveground in an alpine steppe. *Ecology and Evolution*, 2019, 9(21): 12193–12201.
- [9] Jin H R, Fan C K, Zhu H Y, *et al.* Responses of plant biomass allocation to changed precipitation timing in a semi-arid steppe. *Plant and Soil*, 2024, DOI: 10.1007/s11104-024-06928-9.
- [10] Li R, Shan L S, Xie T T, *et al.* Variation in the leaf functional traits of typical desert shrubs under precipitation gradient. *Arid Zone Research*, 2023, 40(3): 425–435.
李瑞, 单立山, 解婷婷, 等. 典型荒漠灌木叶片功能性状特征随降水梯度的变化研究. 干旱区研究, 2023, 40(3): 425–435.
- [11] Sun L, Wang Y, Li Y, *et al.* Non-linear response of leaf functional traits to precipitation in alpine grassland, Qinghai–Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(2): 756–767.
孙乐, 王毅, 李洋, 等. 青藏高原高寒草地群落叶片功能性状对降水的非线性响应. 生态学报, 2023, 43(2): 756–767.
- [12] Zhao Y H, Gong X W, Ning Q R, *et al.* Plasticity and coordination of branch and leaf traits in *Ulmus pumila* along a precipitation gradient. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(2): 324–332.
赵宇航, 龚雪伟, 宁秋蕊, 等. 沿降水梯度白榆的枝叶性状可塑性与协同变异. 应用生态学报, 2023, 34(2): 324–332.
- [13] Xia L, Ji H, Zhang J Y, *et al.* Effects of different precipitation on root and leaf functional traits of plants in Inner Mongolia temperate steppe. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(12): 2112–2122.
夏蕾, 吉卉, 张家铤, 等. 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. 西北植物学报, 2022, 42(12): 2112–2122.
- [14] 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. *Plant and Soil*, 2018, 427(1): 291–304.
- [15] Isaac M E, Martin A R, Rapidel B, *et al.* Intraspecific trait variation and coordination: Root and leaf economics spectra in coffee across environmental gradients. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8(2): 1196–1209.
- [16] 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. *New Phytologist*, 2017, 216(4): 1140–1150.
- [17] Zhou M, Wang J, Bai W, *et al.* The response of root traits to precipitation changes of herbaceous species in temperate grasslands. *Functional Ecology*, 2019, 33(10): 2030–2041.
- [18] Li X Y, Zuo X A, Yue P, *et al.* Drought of early time in growing season decreases community aboveground biomass, but increases belowground biomass in a desert steppe. *BMC Ecology and Evolution*, 2021, 21(1): 106–119.
- [19] Zuo X A, Zhang J, Lv P, *et al.* Plant functional diversity mediates the effects of vegetation and soil properties on community level plant nitrogen use in the restoration of semiarid sandy grassland. *Ecological Indicators*, 2016, 64: 272–280.
- [20] Du Z Y, An H, Wang B, *et al.* Effects of nutrient addition and precipitation manipulation on plant species diversity and biomass of in a desert grassland. *Acta Agrestia Sinica*, 2020, 28(4): 1100–1110.
杜忠毓, 安慧, 王波, 等. 养分添加和降水变化对荒漠草原植物群落物种多样性和生物量的影响. 草地学报, 2020, 28(4): 1100–1110.
- [21] Long M, Wu H H, Smith D M, *et al.* Nitrogen deposition promotes phosphorus uptake of plants in a semi-arid temperate grassland. *Plant and Soil*, 2016, 408(1/2): 475–484.
- [22] Guo X X, Yue P, Li X Y, *et al.* Effects of precipitation on above-ground biomass of *Peganum harmala* in desert steppe in Inner Mongolia, China. *Journal of Desert Research*, 2022, 42(2): 164–172.
郭新新, 岳平, 李香云, 等. 降水量对荒漠草原骆驼蓬(*Peganum harmala*)地上生物量的影响. 中国沙漠, 2022, 42(2): 164–172.
- [23] Guo X X, Zuo X A, Yue P, *et al.* Responses of leaf morphological traits of three dominant plants to water and nitrogen in desert steppe of Inner Mongolia. *Journal of Desert Research*, 2021, 41(1): 137–144.
郭新新, 左小安, 岳平, 等. 内蒙古荒漠草原沙生针茅(*Stipa glareosa*)、碱韭(*Allium polyrhizum*)和骆驼蓬(*Peganum harmala*)叶形态性状对土壤水氮耦合的响应. 中国沙漠, 2021, 41(1): 137–144.
- [24] Wang S K, Zhao X Y, Jia K F, *et al.* Soil bacterial diversity and its vertical distribution in *Stipa klemenzi* community of Urad

- desert steppe. *Journal of Desert Research*, 2016, 36(6): 1564–1570.
- 王少昆, 赵学勇, 贾昆峰, 等. 乌拉特荒漠草原小针茅(*Stipa klemenzii*)群落土壤细菌多样性及垂直分布特征. *中国沙漠*, 2016, 36(6): 1564–1570.
- [25] Bao P A, Qiu K Y, Huang Y Y, *et al.* Leaf functional trait characteristics and plasticity of desert steppe plants under nitrogen and phosphorus addition. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(3): 97–106.
- 鲍平安, 邱开阳, 黄业芸, 等. 荒漠草原植物在氮磷添加下叶功能性状特征及其可塑性. *草业学报*, 2024, 33(3): 97–106.
- [26] Liu Y, Zhong Q L, Xu Z B, *et al.* Relationship between fine root functional traits and rhizosphere microenvironment of *Machilus pauhoi* at different sizes. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2024, 48(6): 744–759.
- 刘瑶, 钟全林, 徐朝斌, 等. 不同大小刨花楠细根功能性状与根际微环境关系. *植物生态学报*, 2024, 48(6): 744–759.
- [27] Jing M H, Jia X T, Zhang Y L, *et al.* Effects of long-term nitrogen addition on community aboveground and belowground biomass and their ratio in a typical steppe of Inner Mongolia. *Chinese Journal of Ecology*, 2020, 39(10): 3185–3193.
- 景明慧, 贾晓彤, 张运龙, 等. 长期氮添加对内蒙古典型草原植物地上、地下生物量及根冠比的影响. *生态学杂志*, 2020, 39(10): 3185–3193.
- [28] Reynolds S. The gravimetric method of soil moisture determination Part IA study of equipment, and methodological problems. *Journal of Hydrology*, 1970, 11(3): 258–273.
- [29] Huang C B, Zeng F J, Lei J Q. Growth and functional trait responses of *Alhagi sparsifolia* seedlings to water and nitrogen addition. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(12): 150–160.
- 黄彩变, 曾凡江, 雷加强. 骆驼刺幼苗生长和功能性状对不同水氮添加的响应. *草业学报*, 2016, 25(12): 150–160.
- [30] 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. *Journal of Applied Ecology*, 2021, 58(8): 1670–1680.
- [31] Shi Y, Wen Z M, Gong S H. Comparisons of relationships between leaf and fine root traits in hilly area of the Loess Plateau, Yanhe River basin, Shaanxi Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(22): 6805–6814.
- 施宇, 温仲明, 龚时慧. 黄土丘陵区植物叶片与细根功能性状关系及其变化. *生态学报*, 2011, 31(22): 6805–6814.
- [32] Wright I J, Reich P B, Westoby M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 2001, 15(4): 423–434.
- [33] Weemstra M, Mommer L, Visser E J W, *et al.* Towards a multidimensional root trait framework: A tree root review. *The New Phytologist*, 2016, 211(4): 1159–1169.
- [34] Eapen D, Barroso M L, Ponce G, *et al.* Hydrotropism: Root growth responses to water. *Trends in Plant Science*, 2005, 10(1): 44–50.
- [35] Sun Y, He M Z, Wang L. Effects of precipitation control on plant diversity and biomass in a desert region. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(7): 2425–2433.
- 孙岩, 何明珠, 王立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响. *生态学报*, 2018, 38(7): 2425–2433.
- [36] Lu W T, Chong P F, Tian Y L, *et al.* Effects of simulated precipitation changes and nitrogen deposition on biomass allocation patterns of *Reaumuria soongarica* and *Salsola passerina* seedlings under different growth modes. *Pratacultural Science*, 2021, 38(11): 2144–2154.
- 陆文涛, 种培芳, 田艳丽, 等. 模拟氮沉降及降水作用下红砂和珍珠猪毛菜幼苗生物量的分配模式. *草业科学*, 2021, 38(11): 2144–2154.
- [37] Yan W. Biomass allocation pattern and its influencing factors across typical terrestrial ecosystems in China. Shanghai: East China Normal University, 2017.
- 颜韦. 中国典型陆地生态系统的生物量分配及其影响因素分析. 上海: 华东师范大学, 2017.
- [38] Kou L, Wu Z M, Yang X D, *et al.* Responses of root system architecture to water stress at multiple levels: A Meta-analysis of trials under controlled conditions. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13(1): 1085409.
- [39] Wang X, Chen X, Xu J, *et al.* Precipitation dominates the allocation strategy of above- and belowground biomass in plants on macro scales. *Plants*, 2023, 12(15): 2843–2855.
- [40] Fan R, Lyu S, Ding Y, *et al.* Interactive effects of soil water, nutrients and clonal fragmentation on root growth of xerophilic plant *Stipa breviflora*. *Agriculture*, 2022, 12(12): 2112–2124.
- [41] Justin M V, Keko C N, Marco C M. Functional traits and drought strategy predict leaf thermal tolerance. *Conservation Physiology*, 2023, 11(1): 85–100.