

DOI: 10.11686/cyxb2025118

<http://cyxb.magtech.com.cn>

乔雅楠, 王洪强, 李颖, 等. 内蒙古典型草原植物叶片性状网络对极端干旱的响应. 草业学报, 2026, 35(2): 107–119.

QIAO Ya-nan, WANG Hong-qiang, LI Ying, *et al.* Responses of leaf trait networks to extreme drought in typical steppe plants of Inner Mongolia. *Acta Prataculturae Sinica*, 2026, 35(2): 107–119.

内蒙古典型草原植物叶片性状网络对极端干旱的响应

乔雅楠¹, 王洪强², 李颖^{1*}, 庾强^{1*}

(1. 北京林业大学草业与草原学院, 北京 100083; 2. 中国农业科学院农业资源与农业区划研究所, 北京 100081)

摘要: 全球气候变化加剧导致极端干旱事件频发, 严重威胁植物存活与生态系统功能。叶片性状网络通过整合多种功能性状及其相互作用, 揭示植物对环境胁迫的综合响应。虽然已有研究关注极端干旱下单一或少数性状的变化, 但叶片性状网络的整体结构及其核心性状对极端干旱的响应尚未明确。本研究以内蒙古典型草原为对象, 设置两种极端干旱类型: 每年 5–8 月降水量减少 66% (CHR) 和每年 6–7 月降水量减少 100% (INT), 系统测定 20 种叶片性状, 并基于性状网络分析方法, 评估极端干旱对叶片性状变化及其性状关系网络的影响。结果显示, 极端干旱显著降低叶片水势, 提高镁元素含量, 并削弱网络连通性和复杂度, 表现为网络边数、边密度及平均聚类系数下降。进一步将所选性状划分为叶片水力学性状、组成性状和形态学性状后发现, 水力学性状在两类极端干旱处理中均表现出最高的度、紧密度与介数, 表明其在网络中居于核心调控地位, 主导其他功能性状对干旱胁迫的响应与协调。本研究从性状网络视角揭示了植物适应极端干旱的调控机制, 为深入理解植物抗旱策略及其生态适应性提供了新见解, 并为预测气候变化背景下植物的生态响应奠定了理论基础。

关键词: 典型草原; 叶片性状网络; 极端干旱; 水力学性状

Responses of leaf trait networks to extreme drought in typical steppe plants of Inner Mongolia

QIAO Ya-nan¹, WANG Hong-qiang², LI Ying^{1*}, YU Qiang^{1*}

1. *School of Grassland Science, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China*; 2. *Institute of Agricultural Resources and Regional Planning, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China*

Abstract: With the intensification of global climate change, extreme drought events are occurring with increasing frequency, posing severe threats to plant survival and ecosystem functioning. Leaf trait networks, which integrate multiple functional traits and their interactions, provide a comprehensive framework for understanding plant responses to environmental stress. Although previous studies have examined the effects of extreme drought on individual or a few leaf traits, the response of the overall trait network structure and its key traits under extreme drought remains unclear. This study was conducted in the typical steppe of Inner Mongolia, where two types of extreme drought were simulated: a 66% reduction in precipitation from May to August each year (CHR), and a 100% reduction in precipitation during June and July each year (INT). We systematically measured 20 leaf traits and employed a trait network analysis approach to assess the impacts of extreme drought on trait variation and network properties. It was found that extreme drought significantly reduced leaf water potential and increased magnesium

收稿日期: 2025-04-07; 改回日期: 2025-05-16

基金项目: 国家重点研发计划项目 (2022YFE0128000, 2022YFF1300603) 和国家自然科学基金项目 (32171592) 资助。

作者简介: 乔雅楠 (2000–), 女, 内蒙古乌海人, 在读硕士。E-mail: 562264760@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: Liying1993@bjfu.edu.cn; yuq@bjfu.edu.cn

concentration, while weakening network connectivity and complexity, as indicated by decreases in the number of edges, edge density, and average clustering coefficient. Furthermore, by classifying the selected traits into hydraulic, compositional, and morphological categories, we found that hydraulic traits consistently exhibited the highest degree, closeness, and betweenness under both drought treatments. This highlights their central regulatory role in the network, suggesting that they play a dominant role in coordinating the responses of other functional traits to drought stress. This study provides novel insights into the integrated regulatory mechanisms of plant adaptation to extreme drought from a trait network perspective. Our findings enhance the understanding of plant drought resistance strategies and ecological adaptability, and offer a theoretical foundation for predicting plant ecological responses under future climate change scenarios.

Key words: typical grassland; leaf trait network; extreme drought; hydraulic behavior

全球变暖及人类活动已显著改变全球大气和水循环模式,导致极端天气和气候事件(如干旱和热浪)的频率、强度及持续时间增加,预计这种趋势将在未来进一步加剧,对自然和人类系统造成异常严重的影响^[1-3]。近年来,极端气候事件的严重程度和持续时间显著增加,对植物的生长和存活构成了严重威胁^[4-5]。植物功能性状是影响植物生长、繁殖和存活等生命过程的特征或属性^[6-8],它们在预测物种分布、群落组成以及对气候变化的响应等方面具有重要作用^[9-10],是揭示植物适应性机制的关键指标。传统研究多利用少量性状来估算植物的“策略”或“维度”^[11-14],但这种简化方法可能掩盖植物叶片适应的整体模式。近期研究考虑了广泛性状集及其在物种间关联的重要性,聚焦于量化物种内和物种间的“表型整合”,借助性状-性状关系网络的连通性与复杂性来深入剖析植物性状间的相互作用及其综合效应^[15-16]。通过植物性状网络(plant trait networks, PTNs)这一视角,研究者能够突破传统单一维度分析的局限,从多维度解析多个性状模块的协同作用,通过网络参数的变异量化这些性状关系网络的连通性和复杂性,从而更深入地理解植物功能系统的整合机制及其在不同环境中的适应模式,这对于更精准地预测植物群落动态和生态系统功能响应,以及深入揭示植物对全球变化的响应与适应策略具有关键意义。

极端干旱通过引发土壤水分亏缺,直接导致叶片水势和气孔导度的下降^[17]。这些水力学变化抑制了植物的光合作用,限制了碳同化能力。持续干旱可能导致气孔长时间关闭,虽然这减少了蒸腾作用以维持水分平衡,但也降低了二氧化碳的吸收效率,最终使植物陷入“碳饥饿”状态^[18]。当干旱强度进一步加剧时,输导组织可能发生栓塞,降低木质部的水分运输效率,甚至诱发叶片脱落以维持短期存活^[19]。此外,长期或反复的干旱胁迫会驱动植物在形态和功能上发生适应性调整,例如叶片面积缩小、比叶面积降低、角质层增厚以及气孔密度减少,以减少蒸腾损失并提升干旱耐受性^[20-21]。这些干旱诱导的生理和结构变化不仅影响单个性状的表达,还可能改变叶片性状之间的相互作用模式,从而重塑叶片性状网络的结构和功能。研究表明,在干旱条件下,叶片厚度与比叶面积之间的权衡关系显著增强,反映了植物在水分限制下的资源分配调整策略^[14]。此外,干旱胁迫可能通过改变性状间的协同或权衡关系,重塑叶片性状网络的拓扑结构。例如,气孔导度与叶片氮含量之间的正相关性在干旱条件下可能减弱甚至逆转,这与植物为平衡水分和碳获取所做的适应性调整密切相关^[13]。

尽管已有大量研究阐明了干旱尤其是极端干旱对植物性状(特别是水力学性状)的重要影响,但极端干旱如何驱动叶片性状间相互作用的变化仍需深入探讨。亟须进一步的实证研究来揭示不同植物适应干旱的策略及其生态学意义。在极端干旱条件下,植物叶片性状网络可能呈现截然不同的响应模式。一方面,由于水力学性状在维持植物水分平衡中的关键作用^[4,22],其与其他功能性状的关联可能增强,从而提升性状网络的整体连通性。这种增强的连通性可能反映了一种协同适应策略,即不同性状相互协调,以维持植物在干旱胁迫下的生存能力。另一方面,极端干旱可能限制单个性状的变异范围^[23-24],导致水力学性状与其他性状的关联性减弱,使性状网络趋于破碎化,连通性下降。这种破碎化可能源于水分胁迫对叶片生理功能的极端限制,削弱了部分性状之间的耦合关系。现有研究在一定程度上支持这两种可能性。例如,一些研究表明水力学性状在干旱条件下对植物存活至

关重要^[25-27],而另一些研究则发现,在耐旱物种中,水力学性状并非性状网络的核心^[28]。此外,物种间的功能冗余、适应性策略、物种多样性以及长期水分胁迫的历史等因素都可能影响叶片性状网络的结构及其对极端干旱的响应^[29-30]。然而,目前针对这些机制的试验研究仍显不足,尤其是水力学性状在性状网络中的关键作用尚未得到系统性探讨。

因此,本研究依托极端干旱联网实验平台,选取内蒙古锡林浩特典型草原代表性样点,设置两种极端干旱处理,分别是每年 5—8 月降水量减少 66%(CHR)和每年 6—7 月降水量减少 100%(INT),通过测定叶片水力学性状、叶片组成及形态学性状等 20 种重要的叶片性状,构建并分析植物性状网络,旨在回答如下问题:1)极端干旱是否会改变叶片性状网络的紧密度和复杂度? 2)极端干旱下植物叶片性状网络的核心性状是否是水力学性状? 本研究有助于理解植物在极端干旱环境中的生理适应机制,并为干旱生态系统的植被恢复提供重要的理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究依托极端干旱联网实验平台(extreme drought in grasslands experiment, EDGE),选取位于内蒙古锡林浩特典型草原的代表性样点进行研究。该地区位于内蒙古中部,属温带半干旱大陆性气候,具有明显的干旱和半干旱特征。年降水量较少,约为 250~350 mm,且主要集中在夏季(5—8 月),占全年降水量的 70% 以上;冬季则寒冷干燥,降水稀少,气温可低至 -20℃ 以下。研究区内植被优势物种为羊草(*Leymus chinensis*)和大针茅(*Stipa grandis*),两者约占群落净初级生产力(net primary production, NPP)的 70%。其余伴生植物包括克氏针茅(*Stipa krylovii*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)等,共同构成了典型的草原植物群落。研究区的地带性土壤为栗钙土。

1.2 试验设计

本研究采用随机区组设计,设置对照组(control, Cont)及两种不同极端干旱类型:每年 5—8 月降水量减少 66%(chronic extreme drought, CHR)和每年 6—7 月降水量减少 100%(intense extreme drought, INT)(图 1)。每个处理 3 个重复,共计 9 个试验小区。不同干旱类型在自然界中具有不同的发生过程和生态后果。CHR 模拟的是长时段、持续性的水分亏缺过程,反映干旱胁迫的积累效应,因此覆盖整个生长季;而 INT 模拟的是短时段、极端强度的降水完全缺失事件,更符合突发性极端气候事件的特征,故选用生长季中最为敏感的 6—7 月作为控制时间段,两者互为补充,有助于全面理解极端干旱对草原植物功能性状的调控机制。试验样地自 2015 年开始实施处理,极端干旱处理均采用搭建遮雨棚的方法拦截目标比例的降水,其中凹槽遮雨板采用的是透光率为 90% 的高透光聚碳酸酯。遮雨棚四周埋有 1 m 深的塑料膜阻挡土壤水分的侧向移动。为了有效保证空气流通,遮雨棚四面敞开,遮雨棚的边缘与地面之间的距离为 0.6 m。每块样地面积为 6 m×6 m,样地间设置宽度为 1 m 的缓冲带以避免处理间的相互影响。

1.3 样品采集与保存

样品采集工作于 2024 年进行。在控制试验小区内,首先对植物群落进行盖度、密度、高度和生物量的测定,以评估群落的基本特征。进行植物叶片样品的采集。为确保样品的代表性,从每个小区内随机选取 3~5 株健康植株,采集其茎中上部完全展开的成熟叶片,每株植株采集 3~5 片叶片。采集后立即将叶片置于标有样地编号的密封塑料袋中,袋内加入湿润滤纸以维持湿度。采集的叶片经过筛选后,根据测定需求分为 3 类:新鲜植物样品、固定植物样品和干燥植物样品,并分别采用不同的处理和保存方式,以确保后续叶片性状测定的准确性和可靠性。具体而言,新鲜植物样品立即置于 4℃ 冰箱中冷鲜保存,以维持其生理活性;固定植物样品使用 FAA 固定液(配比为 70% 乙醇:37% 甲醛:冰醋酸=90:5:5)进行封装保存,以保留叶片的组织结构;干燥植物样品则通过烘干新鲜叶片制备,烘干过程在 50℃ 恒温烘箱中进行 24~48 h,烘干后的样品装入纸质信封中保存,并置于干燥通风处以防潮湿和霉变。

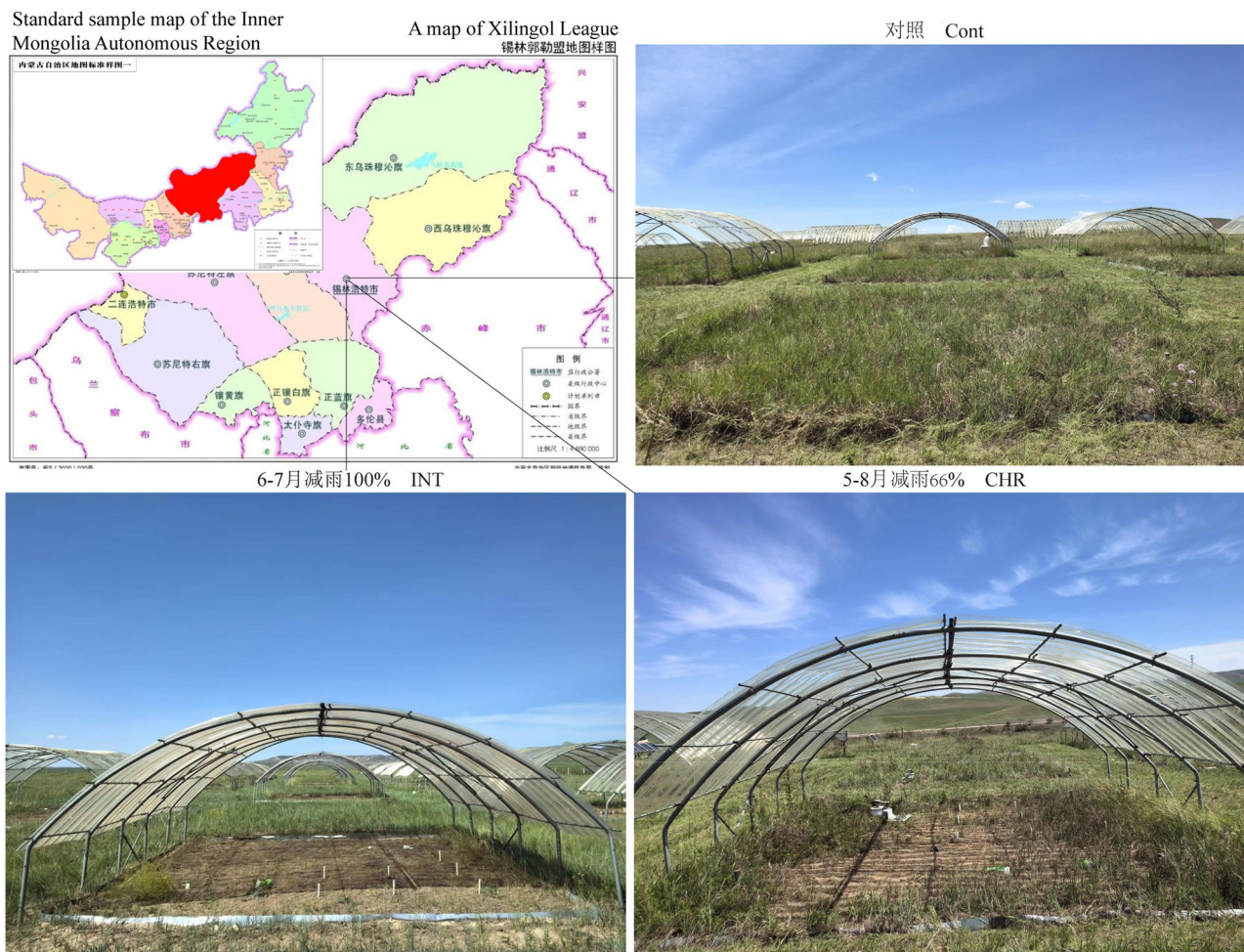


图1 试验研究样地布设

Fig. 1 Experimental study layout

基于自然资源部标准地图服务网站蒙S(2017)026号和蒙S(2020)030号标准地图制作,底图边界均无修改。Based on the standard map service website Mongolian S (2017) No. 026 and Mongolian S (2020) No. 030 of the Ministry of Natural Resources, the boundary of the base map is not modified.

1.4 功能性状的测定与计算

本研究共测定20种植物叶片性状,涵盖叶片水力学性状、叶片组成性状及形态学性状3大类。各性状的具体名称、单位及缩写信息详见表1。

具体测定方法如下:

1) 叶片含水量(leaf water concentration, LWC)。用分析天平(精度0.0001 g,BSA224S-CW,德国)称量叶片鲜重(leaf fresh weight, LFW),随后将样品置于60 °C烘箱中干燥48 h至恒重,再次称量叶片干重(leaf dry weight, LDW)。叶片含水量通过以下公式计算:

$$LWC = \frac{LFW - LDW}{LFW} \quad (1)$$

2) 气孔性状。气孔性状的测定使用指甲油膜法^[31]进行观察并使用数码液晶显微镜(Nikon E100,日本)拍摄。对于每张照片,利用ImageJ软件(ImageJ 1.51j8,美国)测量与气孔大小相关的性状,如气孔长(stomatal pore length, PL),气孔器长(stomatal length, SL)和气孔器宽(stomatal width, SW)。其余气孔性状的计算均依据以下公式进行:

$$\text{气孔密度: } SD = \frac{N}{S} \quad (2)$$

表 1 叶片性状的分类、单位及缩写

Table 1 Plant leaf traits and their categories, units and abbreviations

分类 Sort	性状 Traits	单位 Unit	缩写 Abbreviation
叶片水力学性状 Leaf hydraulic traits	叶片含水量 Leaf water concentration	%	LWC
	气孔器长 Stomatal length	μm	SL
	气孔器宽 Stomatal width	μm	SW
	气孔长 Stomatal pore length	μm	PL
	气孔面积 Stomatal area	μm^2	SA
	气孔密度 Stomatal density	$\text{pores}\cdot\text{mm}^{-2}$	SD
	气孔面积指数 Stomatal area fraction	%	SAF
	叶片水势 Leaf water potential	Mpa	LWP
叶片组成性状 Leaf composition traits	叶片钙含量 Leaf calcium concentration	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	Ca
	叶片铁含量 Leaf iron concentration	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	Fe
	叶片钾含量 Leaf potassium concentration	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	K
	叶片镁含量 Leaf magnesium concentration	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	Mg
	叶片磷含量 Leaf phosphorus concentration	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	P
	叶片硫含量 Leaf sulfur concentration	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	S
	叶片锌含量 Leaf zinc concentration	$\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$	Zn
叶片形态学性状 Leaf morphological traits	叶绿素含量 Chlorophyll concentration	—	SPAD
	叶片厚度 Leaf thickness	mm	LT
	叶片面积 Leaf area	cm^2	LA
	比叶面积 Specific leaf area	$\text{mm}^2\cdot\text{mg}^{-1}$	SLA
	叶片干物质含量 Leaf dry matter concentration	%	LDMC

$$\text{气孔面积: } SA = \frac{\pi}{4} \times SL \times SW \quad (3)$$

$$\text{气孔面积指数: } SAF = SD \times SA \quad (4)$$

式中:SD(stomatal density)为气孔密度, N 为气孔个数, S 为固定视野面积。SA(stomatal area)为气孔面积,SL(stomatal length)和SW(stomatal width)分别为气孔器长和气孔器宽,SAF(stomatal area fraction)为气孔面积指数。

3)叶片凌晨水势(leaf water potential, LWP)。使用便携式植物水势压力仪(Model 1000, PMS Instrument Company, 美国)于清晨(5:00—7:00)测定叶片凌晨水势,以反映植物在最低蒸腾状态下的水分状况。每株植株重复测定3次。

4)叶片元素含量。将干燥叶片样品用高通量组织研磨仪(RETSCH MM400, 德国)研磨成均匀粉末后,利用电感耦合等离子体质谱仪(ICP-MS, 美国)测定钙(Ca)、铁(Fe)、钾(K)、镁(Mg)、磷(P)、硫(S)和锌(Zn)的含量。

5)叶绿素含量(chlorophyll concentration, SPAD)。使用手持式叶绿素检测仪(TYS-4N, TOP Instrument, 中国)测定叶绿素含量。每个叶片在避开主脉的位置测量3次,取平均值,结果以SPAD表示。

6)叶片厚度(leaf thickness, LT)。使用游标卡尺(精度0.01 mm, SYNTEK JS20-GTG, 中国)测量叶片厚度,选择叶片中部避开主脉的区域,每个样品重复测量3次,取平均值。

7)叶片面积(leaf area, LA)。将新鲜叶片平铺于扫描仪(CanoScan LiDE 110, 日本)上扫描,获取高分辨率图像,随后使用ImageJ(ImageJ 1.51j8, 美国)对图像进行处理,计算叶片面积(cm^2)。每个样品测量3片叶片,取平均值。

8)比叶面积(specific leaf area, SLA)。利用软件对扫描得到的图像进行处理和分析。比叶面积通过叶片面积与其干重之间的比值计算。计算公式如下:

$$SLA = \frac{LA}{LDW} \quad (5)$$

式中:LA(leaf area)为叶片面积,LDW(leaf dry weight)为叶片干重。

9)叶片干物质含量(leaf dry matter concentration, LDMC)。通过叶片干重与其鲜重之间的比值计算。计算公式如下:

$$LDWC = \frac{LDW}{LFW} \quad (6)$$

1.5 叶片性状网络的构建与参数计算

本研究基于20种植物叶片性状数据构建叶片性状网络(leaf trait networks, LTNs),以性状为节点,性状间关系为边。首先,计算性状间的双变量关系矩阵,采用Pearson相关系数量化性状关系,并设置阈值($|r| > 0.2, P < 0.05$)筛选显著相关性^[32]。满足条件的关系在邻接矩阵中赋值为1,其余赋值为0,以此构建性状网络。随后,利用R语言的“igraph”软件包对LTNs进行可视化,并计算其相关参数^[14]。

1)整体参数。整体参数用于表征LTNs的全局特征,主要包括节点数(性状数, number of nodes)、边数(连接数, number of edges)、边密度(实际边数与最大潜在边数的比值, edge density, ED)、直径(最长路径长度, diameter, D)、平均路径长度(最短路径的平均值, average path length, AL)、模块度(子网络分离程度, modularity)和平均聚类系数(节点聚类系数的均值, average clustering coefficient, AC)。其中,边密度值越高、平均路径长度和直径值越低的网络,其连通性越强;而平均聚类系数值越高、模块化值越低的网络,其复杂性越高^[14]。

连通性用于衡量网络中各性状间的平均关联程度,反映其在整体系统中所处的功能整合程度。高连通性的网络代表各性状间协同紧密,信号传递效率高,有利于植物实现多性状联合调节,从而在干旱等胁迫条件下快速响应、协调资源分配与生理调节。复杂性通常指网络中节点(性状)间相互连接的多样性和结构层级,反映了性状间潜在的功能耦合与协调程度。复杂性越高,表示性状间存在更多样化的连接关系与功能路径,反映植物在面对环境胁迫时具有更丰富的调节机制与策略选择,进而提升整体的调控灵活性和功能稳定性。

2)节点参数。节点参数用于识别性状在LTNs中的拓扑角色,包括度(相连边数, degree)、紧密度(最短路径平均值的倒数, closeness)、介数(通过该节点的最短路径数, betweenness)和聚类系数(邻接性状间相连的概率, clustering coefficient)^[11]。

1.6 数据统计分析

网络构建、参数计算及作图均使用RStudio(2023.03.1 Build 446)完成。在Excel中完成数据的前期处理。使用IBM SPSS 27.0对单个性状在不同处理间的差异进行单因素方差分析。其中,性状值采用群落加权平均性状值(community-weighted mean, CWM)表示,计算公式如下:

$$CWM = \sum_{i=1}^S IV_i \times X_i \quad (7)$$

$$IV_i = (\text{相对多度} + \text{相对频度} + \text{相对盖度})/3 \quad (8)$$

式中: IV_i 是物种*i*的相对重要值; X_i 是物种*i*的功能性状值; S 是样方中的物种总数。

2 结果与分析

2.1 不同极端干旱处理对叶片性状的影响

除叶片凌晨水势和镁含量外,两种干旱处理对其他性状的影响均未达到显著水平。这些结果表明,叶片凌晨水势和镁含量是植物响应干旱胁迫的关键性状(表2)。在Cont处理中,叶片水势为12.825 MPa,镁含量为11.728 mg·g⁻¹;在CHR处理下,叶片水势降至8.305 MPa,镁含量增至17.276 mg·g⁻¹;在INT处理下,叶片水势为9.428 MPa,镁含量升至19.460 mg·g⁻¹。与Cont相比,两种干旱处理(CHR和INT)显著提升了叶片镁含量

($P < 0.05$), 表明干旱胁迫促进了镁的积累。叶片凌晨水势在 CHR 处理下显著低于 Cont ($P < 0.05$), 反映中等干旱对植物水分状态的明显抑制, 而 INT 处理与 Cont 差异不显著, 可能是极端干旱下植物采取了其他适应策略。

表 2 叶片性状对不同干旱处理的响应

Table 2 Response of leaf traits to different drought treatments

性状 Traits	对照 Control	5—8月降水量减少66% The precipitation decreased by 66% from May to August	6—7月降水量减少100% The precipitation in June and July decreased by 100%
叶片厚度 Leaf thickness (mm)	0.245±0.016a	0.225±0.017a	0.231±0.033a
叶片面积 Leaf area (cm ²)	7.905±2.221a	7.706±1.831a	8.149±0.238a
叶片含水量 Leaf water content (%)	0.661±0.058a	0.734±0.046a	0.743±0.061a
比叶面积 Specific leaf area (mm ² ·mg ⁻¹)	54.420±17.597a	51.927±6.112a	57.729±6.550a
叶片干物质含量 Leaf dry matter content (%)	0.598±0.041a	0.648±0.007a	0.620±0.025a
叶片水势 Leaf water potential (MPa)	12.825±1.402a	8.305±1.026b	9.428±0.282ab
叶绿素含量 Chlorophyll concentration	25.287±6.395a	35.097±0.608a	31.326±3.697a
气孔密度 Stomatal density (pores·mm ⁻²)	1187.711±254.074a	615.443±53.889a	511.659±200.541a
气孔器长 Stomatal length (μm)	0.020±0.004a	0.022±0.002a	0.024±0.001a
气孔器宽 Stomatal width (μm)	0.015±0.003a	0.014±0.002a	0.015±0.001a
气孔长 Stomatal pore length (μm)	0.013±0.002a	0.013±0.002a	0.015±0.001a
气孔面积 Stomatal area (μm ²)	214.365±78.887a	200.715±40.244a	216.898±21.307a
气孔面积指数 Stomatal area fraction (%)	0.112±0.007a	0.063±0.021a	0.065±0.024a
叶片钙含量 Leaf calcium concentration (mg·g ⁻¹)	64.993±9.344a	81.673±11.979a	90.204±12.828a
叶片铁含量 Leaf iron concentration (mg·g ⁻¹)	1.484±0.072a	2.977±0.895a	2.008±0.286a
叶片钾含量 Leaf potassium concentration (mg·g ⁻¹)	147.292±16.118a	170.308±21.986a	180.783±38.755a
叶片镁含量 Leaf magnesium concentration (mg·g ⁻¹)	11.728±1.476b	17.276±1.531a	19.460±1.773a
叶片磷含量 Leaf phosphorus concentration (mg·g ⁻¹)	11.004±0.331a	15.368±2.723a	16.454±1.176a
叶片硫含量 Leaf sulfur concentration (mg·g ⁻¹)	18.695±4.075a	23.280±3.084a	24.832±1.907a
叶片锌含量 Leaf zinc concentration (mg·g ⁻¹)	0.265±0.009a	0.365±0.053a	0.328±0.011a

注: 不同字母表示 3 个处理之间差异显著 ($P < 0.05$)。

Note: Different letters indicate significant differences among the three treatments ($P < 0.05$).

2.2 叶片性状网络及参数

本研究构建了 3 种处理条件下的 LTNs 并对其网络参数进行分析(图 2)。结果表明, 干旱处理对 LTNs 的拓扑结构产生了明显影响, 具体体现在网络的整体特征和连通性在不同处理条件之间存在明显差异。干旱处理明显降低了 LTNs 的连通性。具体表现为: 边数和边密度在 Cont 中最高(分别为 69 和 0.404), 在 CHR 处理中次之(分别为 55 和 0.290), 而在 INT 处理中最低(分别为 48 和 0.253)。同时, 直径和平均路径长度在 CHR 处理中最大(分别为 7 和 1.775), 在 INT 处理中次之(分别为 5 和 1.607), 在 Cont 中最小(分别为 3 和 1.061)。在复杂性方面, 干旱处理明显降低了 LTNs 的复杂度。网络的模块度在 INT 处理中最高(0.365), 在 CHR 处理中次之(0.355), 在 Cont 中最低(0.194)。而平均聚类系数则在 Cont 中最高(0.726), 在 CHR 处理中次之(0.700), 在 INT 处理中最低(0.559)(表 3)。这些结果表明, 随着干旱程度的加剧, LTNs 的连通性和复杂性均呈降低的趋势。

基于 3 种处理下 LTNs 的节点参数分析(图 3), 极端干旱改变了性状在网络中的拓扑角色。在 Cont 中, 磷(P)和铁(Fe)表现出较高的度和紧密度(均为 12, 0.0417), 叶厚度(LT)最低(度 2, 紧密度 0.025); 介数以气孔面

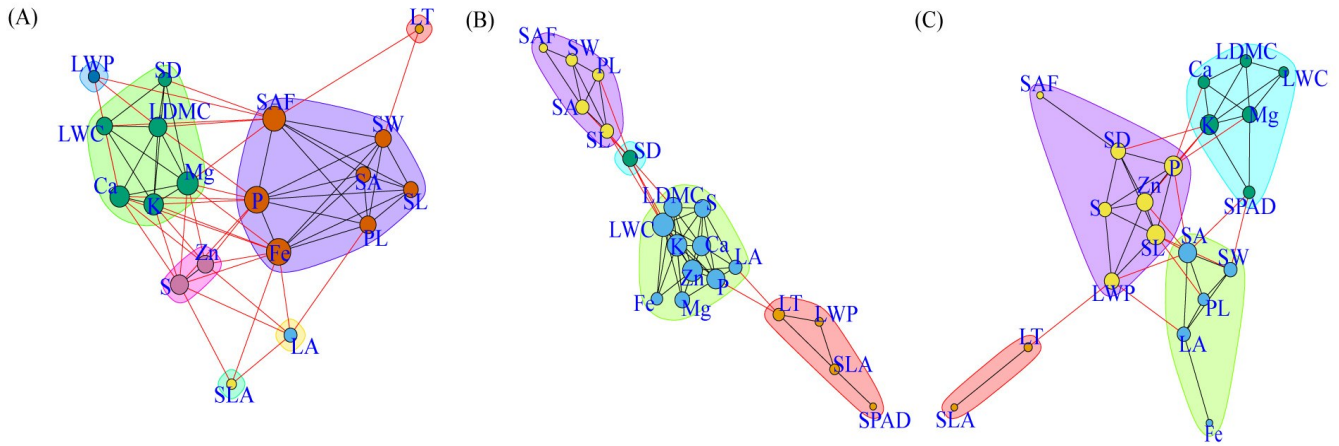


图2 叶片性状网络

Fig. 2 Leaf trait network

(A)为对照处理下的叶片性状网络;(B)为5—8月减雨66%处理下的叶片性状网络;(C)为6—7月减雨100%处理下的叶片性状网络。在图中,叶片性状网络(leaf trait networks, LTNs)被划分为不同的模块,同一颜色的节点属于同一模块。黑色线条表示同一模块内节点之间的连接,而红色线条表示不同模块节点之间的连接。LT,叶片厚度;LA,叶片面积;SLA,比叶面积;LDMC,叶片干物质含量;LWC,叶片含水量;LWP,叶片水势;SD,气孔密度;SL,气孔器长;SW,气孔器宽;PL,气孔长;SA,气孔面积;SAF,气孔面积指数;Ca,叶片钙含量;Fe,叶片铁含量;K,叶片钾含量;Mg,叶片镁含量;P,叶片磷含量;S,叶片硫含量;Zn,叶片锌含量。SPAD,叶片叶绿素含量。不同的颜色表示不同的叶片功能模块。下同。(A) represents the leaf trait network under the control treatment; (B) represents the leaf trait network under the 66% precipitation reduction from May to August; (C) represents the leaf trait network under the 100% precipitation reduction during June and July. In the figure, leaf trait networks are divided into different modules, with nodes of the same color belonging to the same module. Black lines represent connections between nodes within the same module, while red lines indicate connections between nodes from different modules. LT, leaf thickness; LA, leaf area; SLA, specific leaf area; LDMC, leaf dry matter content; LWC, leaf water content; LWP, leaf water potential; SD, stomatal density; SL, stomatal length; SW, stomatal width; PL, Stomatal pore length; SA, stomatal area; SAF, stomatal area fraction; Ca, leaf calcium content; Fe, leaf iron content; K, leaf potassium content; Mg, leaf magnesium content; P, leaf phosphorus content; S, leaf sulfur content; Zn, leaf zinc content; SPAD, leaf chlorophyll content. Different colors represent different leaf functional modules. The same below.

表3 叶片性状网络的整体参数

Table 3 Overall parameters of leaf trait network

处理 Treatment	节点数 Number of nodes	边数 Number of edges	边密度 Edge density	直径 Diameter	平均路径长度 Average path length	模块度 Modularity	平均聚类系数 Average cluster- ing coefficient
对照 Control	19	69	0.404	3	1.061	0.194	0.726
5—8月降水量减少66% The precipitation decreased by 66% from May to August	20	55	0.290	7	1.775	0.355	0.700
6—7月降水量减少100% The precipitation in June and July decreased by 100%	20	48	0.253	5	1.607	0.365	0.559

积指数(SAF, 27.03)最高,叶厚度(LT)和比叶面积(SLA, 均为0)最低,而聚类系数则相反,LT和SLA均为1,SAF仅0.382,显示正常条件下营养元素性状关联性强,水力学性状局部聚集突出。CHR处理下,叶片含水量(LWC)在度(10)、紧密度(0.03)和介数(51.01)上均最高,叶绿素含量(SPAD)最低(度1,紧密度0.013);聚类系数以叶片水势(LWP)、气孔面积指数(SAF)和铁含量(Fe)较高(均为1),叶厚度(LT)和比叶面积(SLA)较低(均为0.333),反映中等干旱条件下水分相关性状占据网络核心。INT处理中,度以气孔器长(SL)、气孔面积(SA)、磷(P)和钾(K)较高(均为8),比叶面积(SLA)、气孔面积指数(SAF)和铁含量(Fe)较低(均为1);紧密度以锌含量(Zn, 0.03)最高,比叶面积(SLA, 0.014)最低;介数以叶片水势(LWP, 40.23)最高,比叶面积(SLA)、气孔面积指数(SAF)、叶片含水量(LWC)和铁含量(Fe)较低(均为0);聚类系数以叶片含水量(LWC, 1)最高,叶厚度(LT, 0)最低。这些变化显示,随着干旱加剧,性状间协同性减弱,水分相关性状在网络中的核心地位增强。

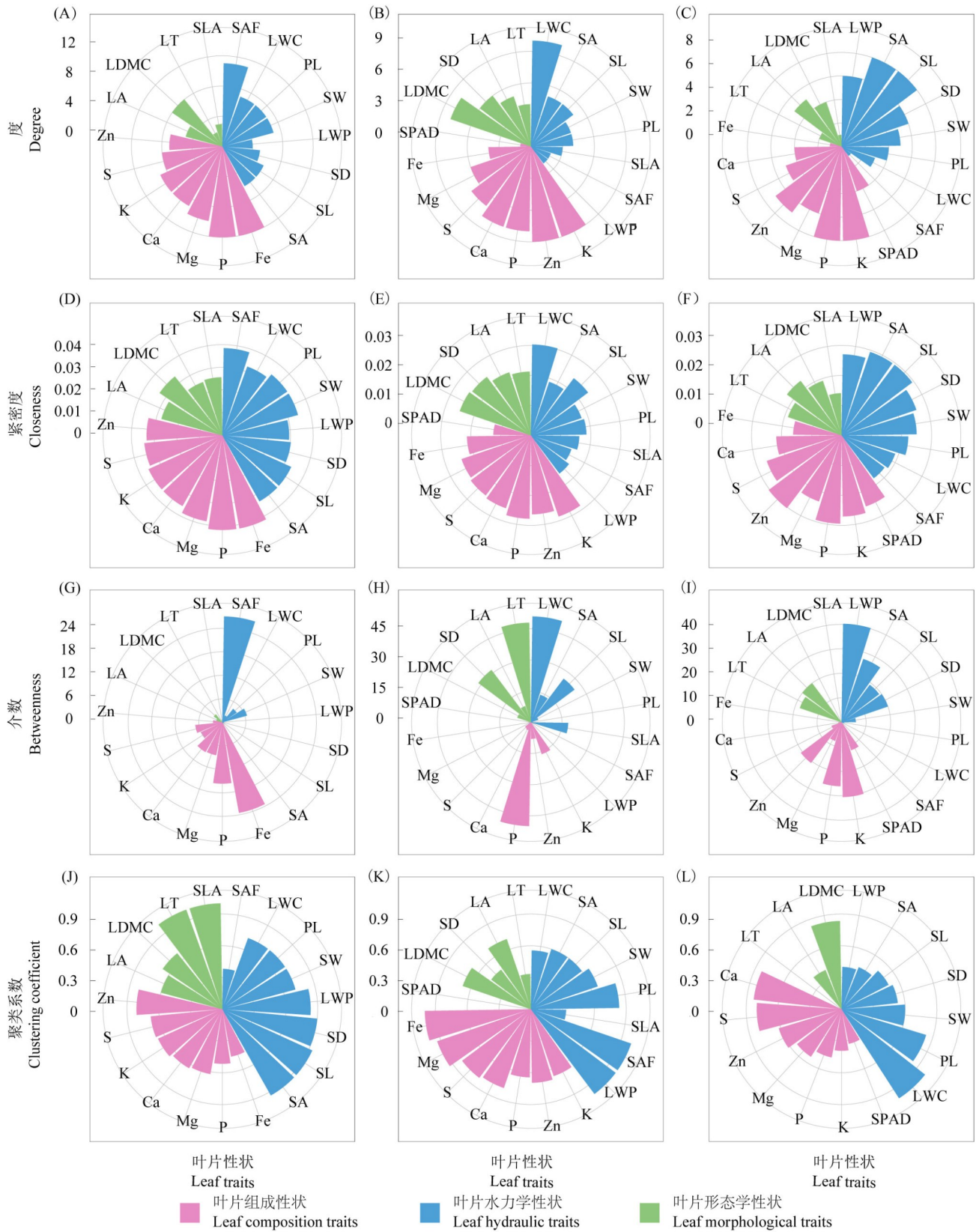


图 3 不同处理下叶片性状网络节点参数的变化

Fig. 3 Changes in leaf trait network node parameters under different treatments

(A)~(C)分别为对照组、5-8月降水量减少66%、6-7月降水量减少100%处理下的度;(D)~(F)分别为3种处理下的紧密度;(G)~(I)分别为3种处理下的介数;(J)~(L)分别为3种处理下的聚类系数。(A)~(C) represent the degree under the control, 66% precipitation reduction from May to August, and 100% precipitation reduction during June and July, respectively; (D)~(F) show the closeness centrality under the three treatments; (G)~(I) show the betweenness centrality under the three treatments; (J)~(L) show the clustering coefficient under the three treatments.

3 讨论

3.1 极端干旱影响植物的水势和镁含量

本研究表明,极端干旱显著影响植物叶片水势和镁含量,其中CHR处理下叶片水势显著下降($P < 0.05$),而INT处理虽未表现出显著差异,但两种处理均显著提高了镁含量($P < 0.05$)。叶片水势的下降与Naikwade^[33]的发现一致,即极端干旱下草本和木本植物的水势显著降低,尤其是蒸腾需求高的物种更为明显,其主要机制包括气孔关闭以减少水分损失及木质部水力导度下降限制水分传输^[25,33-34]。CHR处理模拟的极端干旱可能加剧这些效应,导致水分供应持续不足,水势显著下降。而INT处理未显著降低水势,可能因突发性极端干旱触发了快速适应机制,如气孔调控或水分重新分配,缓解了水势的剧烈波动。

同时,极端干旱显著增加叶片镁含量,这一结果与干旱胁迫下营养元素动态变化的研究相符^[35]。镁作为叶绿素核心成分和酶活性调节因子,在光合作用和抗逆中至关重要^[36]。在本研究中,干旱条件下叶片镁含量显著升高,可能不仅与光合效率维持有关,也与其在细胞渗透调节与离子稳态维持中的潜在功能相关。已有研究表明,干旱胁迫可能通过促进根系镁吸收与镁转运蛋白(如MGTs)的表达,增强镁在植物体内的有效分配,进而维持细胞渗透势和膜稳定性,缓解因水分亏缺引起的细胞胁迫^[37-39]。如,INT处理下锌含量紧密度最高可能通过协同离子调控机制间接促进镁的富集。镁含量的增加或有助于维持光合作用效率并增强抗旱能力^[40],尤其在极端水分限制下为植物生存提供缓冲。这一结果提示,镁代谢可能是草原植物应对极端干旱的重要适应策略,与水势变化共同反映了植物对水分胁迫的生理响应。

3.2 极端干旱对网络的整体影响

本研究发现,极端干旱显著削弱了叶片性状网络(LTNs)的连通性和复杂度,在INT处理下,边数(48)、边密度(0.253)和平均聚类系数(0.559)低于Cont(分别为69、0.404、0.726),而直径(5)、平均路径长度(1.607)和模块度(0.365)高于Cont(分别为3、1.061、0.194)。这一趋势与Anderegg等^[37]报道的干旱导致木本植物性状网络简化的结论一致,他们发现干旱加剧使网络连通性和复杂度下降,性状间协同性减弱。本研究中,气孔器长(SL)和气孔面积(SA)与叶片含水量(LWC)呈正相关关系,表明极端干旱下气孔形态调整以提升水分利用效率,与Medeiros等^[41]观察到的水分相关性状独立性增强相符。

元素含量与气孔性状的关联进一步揭示了网络简化趋势。硫(S)、锌(Zn)和SL正相关,钾(K)、S、Zn和气孔密度(SD)负相关,提示这些元素在干旱下的调节作用:钾通过调控气孔开闭维持水分平衡^[42],硫增强植物抗氧化能力^[43],锌可能通过气孔功能间接影响水分状态^[44]。这些发现与Medeiros等^[41]报道的养分性状在干旱下功能分化一致。网络连通性下降与Marschner^[38]及Abuelsoud等^[45]的观点吻合,即干旱下性状关联减少以降低资源消耗风险。平均聚类系数降低表明局部协同性减弱,生理过程趋于独立^[13]。同时,直径和路径长度增加,模块度升高,显示性状联系更分散,功能模块(如水分调节和养分吸收)独立性增强^[46],与Medeiros等^[41]描述的干旱驱动模块化趋势高度一致。这种模块化可能提升植物对极端干旱的适应性,但也可能削弱系统间的协调性,使整体响应更复杂化^[47]。

3.3 水力学性状是极端干旱性状网络的核心性状

水力学性状直接表征植物对水分吸收、分配和利用的能力,对水分调节和抗逆性具有关键影响。本研究揭示,在极端干旱条件下,叶片水势(LWP)、气孔器长(SL)、气孔面积(SA)和叶片含水量(LWC)等水力学性状在叶片性状网络(LTNs)中占据核心地位,其显著变化驱动网络拓扑结构的调整,进而塑造植物在水分胁迫下的适应策略。在CHR处理中,LWC表现出最高的度(10)、紧密度(0.03)和介数(51.01),凸显其作为网络枢纽在调节水分状态中的主导作用。LWC不仅是水分动态的直接指标,还与气孔行为、蒸腾作用和光合效率高度耦合^[48]。其高连通性表明,在中等干旱下,LWC整合其他性状以维持生理平衡。此外,LWP、气孔面积指数(SAF)和铁含量(Fe)的高聚类系数(均为1)反映了这些性状与其他性状形成紧密的功能集群,优化水分利用效率并稳定代谢过程^[22],与Medeiros等^[41]提出的水力学性状在干旱网络中主导性的观点一致。

在INT处理中,SL、SA、磷(P)和钾(K)显示出最高的度,表明这些性状与其他性状具有最多的显著关联,处

于网络的核心位置,反映其在极端干旱胁迫下的高协同性和调控潜力。SL 和 SA 通过调控气孔开闭优化气体交换与水分蒸腾^[49],而 P 和 K 支持能量代谢和水分稳态^[42],与 He 等^[13]强调的水力与营养性状联合抗旱的机制相符。LWP 以最高介数(40.23)扮演桥梁角色,连接水分调节与其他生理功能,调节多条功能通路,协调气体交换、水分保持及渗透调控,从而维持植物整体水分平衡^[50]。LWC 的高聚类系数进一步证实其核心地位,表明其与邻近性状之间形成了高度紧密的局部网络,具有较强的内部协同,增强了叶片水分保持能力并提升抗旱适应性^[46]。综上所述,水力学性状在 CHR 和 INT 处理中通过显著的网络参数(高“度”指示其中心性状,高“介数”反映其桥梁功能,高“聚类系数”表示为局部集群)主导 LTNs,协调植物生理响应并优化水分利用效率。这一发现与近年研究^[37]确认的水力学性状在极端干旱下的关键作用高度一致,为理解草原植物抗旱机制提供了重要依据。值得强调的是,本研究引入功能性状网络分析方法,系统刻画了不同极端干旱类型下植物性状间的协同关系与结构演化,拓展了以往以单一或少数性状为基础的分析框架,揭示了水力学性状作为网络核心调控因子在植物抗旱策略中的统筹作用,具有较强的理论创新性与实践意义。未来研究应进一步聚焦极端干旱后水力学性状的动态变化,以揭示其在全球变化特别是极端干旱背景下的潜在作用,为生态系统管理提供科学启示。

4 结论

本研究阐明极端干旱深刻影响内蒙古典型草原植物叶片性状网络(LTNs),削弱其拓扑结构的连通性与复杂度,同时通过降低叶片水势和提升镁含量驱动植物适应水分胁迫。在 CHR 和 INT 处理下,LTNs 性状间关联松散,协同性减弱,而水力学性状如叶片含水量和水势分别在两种干旱中扮演核心角色,协调抗旱生理响应,INT 下模块化增强进一步凸显性状独立性的提升。这些发现揭示水力学性状在极端干旱中的关键调控作用,为理解植物适应机制提供理论支持,并提示未来需聚焦水力学性状的动态交互以应对全球干旱挑战。

参考文献 References:

- [1] Hao Z, Li W, Singh V P, *et al.* Impact of dependence changes on the likelihood of hot extremes under drought conditions in the United States. *Journal of Hydrology*, 2020, 581: 124410.
- [2] Kang X M, Yan L, Cui L J, *et al.* Reduced carbon dioxide sink and methane source under extreme drought condition in an alpine peatland. *Sustainability*, 2018, 10(11): 4285.
- [3] Intergovernmental Panel on Climate Change. *Climate change 2013: The physical science basis*// Stocker T F, Qin D, Plattner G K, *et al.* Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2013.
- [4] Maestre F T, Quero J L, Gotelli N J, *et al.* Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 2012, 335(6065): 214–218.
- [5] Wright I J, Reich P B, Westoby M, *et al.* The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827.
- [6] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 2002, 16(5): 545–556.
- [7] Poorter H, Niinemets V, Poorter L, *et al.* Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): A meta-analysis. *New Phytologist*, 2009, 182(3): 565–588.
- [8] Violle C, Navas M L, Vile D, *et al.* Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 2007, 116(5): 882–892.
- [9] Aguirre-Gutiérrez J, Rifai S W, Deng X, *et al.* Canopy functional trait variation across earths tropical forests. *Nature*, 2025, 641: 129–136.
- [10] Diaz S, Kattge J, Cornelissen J H C, *et al.* The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 2016, 529(7585): 167–171.
- [11] Bruelheide H, Dengler J, Purschke O, *et al.* Global trait-environment relationships of plant communities. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(12): 1906–1917.
- [12] Doughty C E, Santos-Andrade P E, Shenkin A, *et al.* Tropical forest leaves may darken in response to climate change. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(12): 1918–1924.
- [13] He N P, Li Y, Liu C C, *et al.* Plant trait networks: improved resolution of the dimensionality of adaptation. *Trends in Ecology & Evolution*, 2020, 35(10): 908–918.

- [14] Li Y. Variation of leaf trait network among different vegetation types and its influencing factors. Beijing: Beijing Forestry University, 2020.
李颖. 叶片性状网络在不同植被类型间的变异规律及其影响因素. 北京: 北京林业大学, 2020.
- [15] Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate change 2021: The physical science basis//Masson-Delmotte V, Zhai P, Pirani A, *et al.* Contribution of working group I to the sixth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge: Cambridge University Press, 2021: 1767–1926.
- [16] Yu Q, Xu C, Wu H H, *et al.* Contrasting drought sensitivity of Eurasian and North American grasslands. *Nature*, 2025, 639(1): 114–118.
- [17] Joshi J, Stocker B D, Hofhansl F, *et al.* Towards a unified theory of plant photosynthesis and hydraulics. *Nature Plants*, 2022, 8(11): 1304–1316.
- [18] Lu J N, Zhao X Y, Wang S K, *et al.* Untangling the influence of abiotic and biotic factors on leaf C, N, and P stoichiometry along a desert-grassland transition zone in northern China. *Science of the Total Environment*, 2023, 884: 163902.
- [19] Lens F, Gleason S M, Bortolami G, *et al.* Functional xylem characteristics associated with drought-induced embolism in angiosperms. *New Phytologist*, 2022, 236(6): 2019–2036.
- [20] Song W, Song R Z, Zhao Y, *et al.* Research on the characteristics of drought stress state based on plant stem water content. *Sustainable Energy Technologies and Assessments*, 2023, 56: 103080.
- [21] Wellstein C, Poschlod P, Gohlke A, *et al.* Effects of extreme drought on specific leaf area of grassland species: A meta-analysis of experimental studies in temperate and sub-mediterranean systems. *Global Change Biology*, 2017, 23(6): 2473–2481.
- [22] Anderegg W R L, Konings A G, Trugman A T, *et al.* Hydraulic diversity of forests regulates ecosystem resilience during drought. *Nature*, 2018, 561(7724): 538–541.
- [23] Gutierrez V. Understanding the role of plant hydraulic traits in ecological processes. Minnesota: University of Minnesota, 2021.
- [24] Martínez-Vilalta J, García-Valdés R, Jump A, *et al.* Accounting for trait variability and coordination in predictions of drought-induced range shifts in woody plants. *New Phytologist*, 2023, 240(1): 23–40.
- [25] Choat B, Brodribb T J, Brodersen C R, *et al.* Triggers of tree mortality under drought. *Nature*, 2018, 558(7711): 531–539.
- [26] Li X M, Xi B Y, Wu X C, *et al.* Unlocking drought-induced tree mortality: Physiological mechanisms to modeling. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 835921.
- [27] Mantova M, Herbette S, Cochard H, *et al.* Hydraulic failure and tree mortality: From correlation to causation. *Trends in Plant Science*, 2022, 27(4): 335–345.
- [28] Song Y J, Sterck F, Zhou X Q, *et al.* Drought resilience of conifer species is driven by leaf lifespan but not by hydraulic traits. *New Phytologist*, 2022, 235(3): 978–992.
- [29] Ploughe L W, Jacobs E M, Frank G S, *et al.* Community response to extreme drought (CRED): A framework for drought-induced shifts in plant-plant interactions. *New Phytologist*, 2019, 222(1): 52–69.
- [30] Li Y, Liu C C, Sack L, *et al.* Leaf trait network architecture shifts with species-richness and climate across forests at continental scale. *Ecology Letters*, 2022, 25(6): 1442–1457.
- [31] Beaulieu J M, Leitch I J, Patel S G, *et al.* Genome size is a strong predictor of cell size and stomatal density in angiosperms. *New Phytologist*, 2008, 179(4): 975–986.
- [32] Kleyer M, Trinogga J, Cebrián-Piqueras M A, *et al.* Trait correlation network analysis identifies biomass allocation traits and stem specific length as hub traits in herbaceous perennial plants. *Journal of Ecology*, 2019, 107(2): 829–842.
- [33] Naikwade P V. Plant responses to drought stress: Morphological, physiological, molecular approaches, and drought resistance. *Plant Metabolites under Environmental Stress*, 2023: 149–183.
- [34] Flexas J, Bota J, Loreto F, *et al.* Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant Biology*, 2004, 6(3): 269–279.
- [35] Sardans J, Janssens I A, Ciais P, *et al.* Recent advances and future research in ecological stoichiometry. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2021, 50: 125611.
- [36] Bartlett M K, Scoffoni C, Sack L. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters*, 2012, 15(5): 393–405.
- [37] Anderegg W R L, Klein T, Bartlett M, *et al.* Meta-analysis reveals that hydraulic traits explain cross-species patterns of drought-induced tree mortality across the globe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(18): 5024–5029.

- [38] Marschner H. Marschner's mineral nutrition of higher plants. Pittsburgh, USA: Academic Press, 2011.
- [39] Cakmak I, Kirkby E A. Role of magnesium in carbon partitioning and alleviating photooxidative damage. *Physiologia Plantarum*, 2008, 133(4): 692–704.
- [40] Tränkner M, Jáklí B, Tavakol E, *et al.* Magnesium deficiency decreases biomass water-use efficiency and increases leaf water-use efficiency and oxidative stress in barley plants. *Plant and Soil*, 2016, 406: 409–423.
- [41] Medeiros C D, Trueba S, Henry C, *et al.* Simplification of woody plant trait networks among communities along a climatic aridity gradient. *Journal of Ecology*, 2025, 113(4): 896–912.
- [42] Wang M, Zheng Q S, Shen Q R, *et al.* The critical role of potassium in plant stress response. *International Journal of Molecular Sciences*, 2013, 14(4): 7370–7390.
- [43] Hasanuzzaman M, Bhuyan M H M B, Nahar K, *et al.* Potassium: a vital regulator of plant responses and tolerance to abiotic stresses. *Agronomy*, 2018, 8(3): 31.
- [44] Ahmad S, Muhammad I, Wang G Y, *et al.* Ameliorative effect of melatonin improves drought tolerance by regulating growth, photosynthetic traits and leaf ultrastructure of maize seedlings. *BMC Plant Biology*, 2021, 21(1): 368.
- [45] Abuelsoud W, Hirschmann F, Papenbrock J. Sulfur metabolism and drought stress tolerance in plants. *Drought Stress Tolerance in Plants, Volume 1: Physiology and Biochemistry*, 2016: 227–249.
- [46] Li Y, Liu C C, Xu L, *et al.* Leaf trait networks based on global data: Representing variation and adaptation in plants. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 710530.
- [47] Perez-Harguindeguy N, Diaz S, Garnier E, *et al.* Corrigendum to: New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2016, 64(8): 715–716.
- [48] McDowell N G, Ryan M G, Zeppel M J B, *et al.* Improving our knowledge of drought-induced forest mortality through experiments, observations, and modeling. *New Phytologist*, 2013, 200(2): 289–293.
- [49] Lawson T, Blatt M R. Stomatal size, speed, and responsiveness impact on photosynthesis and water use efficiency. *Plant Physiology*, 2014, 164(4): 1556–1570.
- [50] Bartlett M K, Klein T, Jansen S, *et al.* The correlations and sequence of plant stomatal, hydraulic, and wilting responses to drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2016, 113(46): 13098–13103.