

DOI: 10.5846/stxb202110222982

袁野梅, 柳隽瑶, 高秀丽, 薛璟, 王仁忠. 温带草原 7 种针茅植物根系特征及其对环境因子变化的适应. 生态学报, 2022, 42(21): 8784-8794.

Yuan Y M, Liu J Y, Gao X L, Xue J, Wang R Z. Root traits of seven *Stipa* species and their relations with environmental factors in temperate grasslands. Acta Ecologica Sinica, 2022, 42(21): 8784-8794.

温带草原 7 种针茅植物根系特征及其对环境因子变化的适应

袁野梅¹, 柳隽瑶², 高秀丽³, 薛璟^{3,4}, 王仁忠^{3,4,*}

1 广东培正学院统计学系, 广州 510830

2 陕西省林业科学院黄土高原水土保持与生态修复国家林草局重点实验室, 西安 710082

3 中国科学院植物研究所, 北京 100093

4 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 为比较针茅(*Stipa*)植物适应策略, 以大尺度梯度下(>1600 km)温带草原主要针茅植物为对象, 系统研究了 8 个样点 7 种针茅根系生物量、根冠比、解剖结构和生理调节物质的差异及其对环境因子的适应。在由东北至西南的区域上, 随降水量下降针茅植物根系的抗旱特征增强或适应策略趋于复杂, 不同针茅植物根系对水分变化(或旱季和雨季)有着不同的适应策略。综合分析表明贝加尔针茅(*S. baicalensis*)、大针茅(*S. grandis*)及克氏针茅(*S. krylovii*) (多伦样点)的生长受干旱制约, 对降水高度敏感, 雨季降水促进其生物量快速积累。沙生针茅(*S. glareosa*)、短花针茅(*S. breviflora*)、戈壁针茅(*S. gobica*)、本氏针茅(*S. bungeana*)等通过增大根冠比和渗透调节物质累积等途径提高根系吸水和保水能力, 抵御干旱胁迫。偏相关分析显示实验区域针茅植物根系性状与降水量和海拔高度存在显著的相关性。

关键词: 针茅植物; 根系生物量; 根冠比; 解剖结构; 生理调节; 大尺度梯度

Root traits of seven *Stipa* species and their relations with environmental factors in temperate grasslands

YUAN Yemei¹, LIU Junyao², GAO Xiuli³, XUE Jing^{3,4}, WANG Renzhong^{3,4,*}

1 Department of Statistics, Guang Dong Peizheng College, Guangzhou 510830, China

2 Key Laboratory of State Forestry Administration on Soil and Water Conservation & Ecological Restoration of Loess Plateau, Shaanxi Academy of Forestry, Xi'an 710082, China

3 Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

4 University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: In order to compare the adaptive strategies of *Stipa* species, divergences of root traits and their relationships with the environmental factors were addressed along a large-scale gradient (>1600 km) in temperate grasslands from northeast Inner Mongolia to central Ningxia (106.88°—120.12° E, 38.02°—49.35° N). Root traits (e.g. root biomass, root shoot ratio (R/S), anatomical structures and physiological adjustments) of seven *Stipa* species were measured twice over the growing season (dry season and rainy season) in eight sites along the gradient. Root drought resistance traits for *Stipa* species were enhanced or complicated with the decrease of precipitation along the gradient from northeast to southwest, resulting in divergence of adaptive strategies to moisture changes (or dry season and rainy season) for these *Stipa* species.

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项 A(XDA26020103); 国家自然科学基金面上项目(32071857); 国家重点研发计划项目(2016YFC0500501)

收稿日期: 2021-10-22; **网络出版日期:** 2022-06-21

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangrz@ibcas.ac.cn

In general, root biomass of *Stipa* species exhibited fluctuating growth trend among the eight sites, reflecting both interspecific differences and convergent adaptability to drought. R/S of *Stipa* species were greater in dry season than in rainy season, but its changing trend was not in conformity in the two seasons. The variations of root epidermal thickness (E_{pt}) and cortical thickness (C_{ort}) for *Stipa* species were consistent with root diameter (R_d) in the eight sites, but differed between dry and rainy seasons. E_{pt} and C_{ort} become thinner with the decrease of precipitation in dry season, this was in favour of water absorption and horizontal transportation. Thickening E_{pt} and C_{ort} in rainy season prevented water flowing back from stele to C_{ort} and enhanced water retention. Root proline (Pro) and soluble sugar (SS) contents of *Stipa* species in deep soil layer were significantly higher than those in the surface soil, mainly because the deep roots were newborn absorbing roots with strong physiological activity and the main participants in osmotic regulation. The comprehensive analysis showed that the growths of *Stipa baicalensis*, *S. grandis* and *S. krylovii* (in Duolun site) were restricted by the seasonal drought, and these species were highly sensitive to moisture with rapid biomass accumulation in rainy season. Drought resistances for some species (e.g. *S. glareosa*, *S. breviflora*, *S. gobica*, *S. bungeana*) was raised by increasing R/S, water retention and absorption capacities and accumulation of osmotic adjustments. Partial regressions exhibited that the root traits were related significantly with precipitation and altitude in the grassland region. The distribution ranges of *Stipa* species with complex adaptability, such as *S. glareosa* and *S. krylovii*, may expand, if the drought in the region intensified in the future as IPCC predicted.

Key Words: *Stipa* species; root biomass; root shoot ratio; anatomical structures; physiological adjustments; large-scale gradient

在陆地生态系统中,根系不仅是植物获取水分、养分及同化物分配的重要器官,也是植物适应环境变化的重要构件,因此受到广泛关注^[1-2]。根系作为水分吸收器官对干旱极为敏感,不仅根系外部形态性状因干旱而产生变化^[3-4],根系解剖结构^[5-6]和生理调节物积累也表现出一定的变化^[7-9],从而形成应对环境变化的综合适应机制。但以往的研究多集中在生态学、解剖学或生理生态学等某一特定层次上,缺乏多学科多层次的系统性研究^[10],因此在根系生物量、解剖结构和生理调节等多层次上系统研究植物对环境变化的综合适应机制对探讨未来气候变化下植物适应策略及分布区域变化等有着重要的理论和实践意义^[11]。

针茅属植物广泛分布于我国西部干旱和半干旱区的天然草地,是荒漠草原区主要牧草资源。关于针茅属植物的研究报道很多^[12-13],主要集中在特定区域或某一种针茅植物的特征^[14-17]、草地管理方式对针茅植物根系的影响^[18-19]等方面,关于大尺度梯度下多种针茅植物根系性状的比较、与区域环境因子的关系及未来气候变化下适应策略和分布区域变化等尚不明确。本研究以温带草原 8 个针茅草地的 7 种针茅植物根系为研究对象,系统研究了针茅属植物根系生物量、根冠比(R/S)、解剖结构和生理调节物积累等性状的变化规律,并分析了根系性状与环境变化的关系,旨在为探究未来气候变化下针茅植物适应策略及不同针茅植物分布区更替趋势等提供科学依据。

1 材料和方法

1.1 研究区自然概况

研究区域涵盖了我国温带主要针茅草原(106°88′—120°12′E, 38°02′—49°35′N),从东北部的海拉尔到西南部的盐池高沙窝镇(约 1600 km),东西贯穿经度约 14°,南北跨越纬度约 10°(表 1)。海拔高度呈现由东北至西南增加的趋势,位于东北端的海拉尔(HL)平均海拔为 679 m,锡林郭勒白音锡勒牧场(BY)和多伦(DL)海拔高度逐渐升高至 1000 m 以上,达茂旗召河(ZH)和乌拉特后旗(UR)地势隆升,海拔高于 1600 m,乌海四合木保护区(WH)、鄂尔多斯草原(OR)及宁夏盐池高沙窝镇(GS)海拔在 1300—1400 m 之间。

该区域属温带大陆性季风气候,夏季风弱、冬季风强,气候干燥,日照丰富。近 50 年(1970—2018 年)气象数据统计表明区域年平均气温在 -0.8—8.5℃ 之间,最低温多出现在 1 月,最高温均出现在 7 月,年均气温

总体呈现由东向西及由北至南逐次递增的趋势(表 1)。降水量少而不均是限制该区域草原植物生长的首要因子,年降水量分布东多西少,北高南低,西南部乌拉特后旗和乌海年降水量小于 150 mm,东北部海拉尔、多伦、白音锡勒牧场年降水量高于 350 mm,是西南部样点年降水量的 2 倍多。春季和初夏(4—6 月)会经历较为明显的季节性干旱(1—6 月降水量约占全年的 30%),降水量峰值出现在 7—8 月(降水量约占全年的 50%)。降水和气温的梯度变化导致植被分布呈现出明显地带性格局,由东北到西南依次为草甸草原、典型草原和荒漠草原或荒漠,土壤主要为钙土或暗栗钙土、栗钙土、风沙土、灰钙土、漠钙土和棕漠土等,主要针茅植物依次为贝加尔针茅、大针茅、克氏针茅、本氏针茅、短花针茅、戈壁针茅和沙生针茅。

表 1 大尺度梯度下实验样点地理位置、气候、地带性植被和主要针茅植物种类。

Table 1 Sample site location, climate, zonal vegetation and *Stipa* species along large-scale gradient

样点 Site	经度 Longitude/E	纬度 Latitude/N	海拔高度 Altitude/m	年降水量 Mean annual precipitation/mm	年平均气温 Mean annual temperature/°C	植被类型 Vegetation type	针茅植物 <i>Stipa</i> species
HL	120°12′	49°35′	679	363	-0.8	草甸草原	贝加尔针茅
DL	116°28′	42°03′	1334	358	2.7	典型草原	克氏针茅
BY	116°55′	42°53′	1173	351	2.9	典型草原	大针茅
OR	110°03′	39°43′	1317	340	6.9	典型草原	本氏针茅
ZH	111°23′	41°25′	1701	296	4.6	典型草原	克氏针茅
GS	107°05′	38°02′	1439	288	8.5	荒漠草原	短花针茅
WH	106°88′	39°53′	1297	160	8.3	荒漠草原	戈壁针茅
UR	106°97′	41°42′	1669	138	7.8	荒漠草原	沙生针茅

BY:白音锡勒 Baiyinxile; DL:多伦 Duolun; GS:高沙窝 Gaoshawo; HL:海拉尔 Hailar; OR:鄂尔多斯 Ordos; UR:乌拉特后旗 Urad Houqi; WH:乌海 Wuhai; ZH:召河 Zhaohe

1.2 实验方法

在研究区内选择 8 个优势种为针茅属植物且人为干扰较少的天然草地为固定采样点(表 1),2018 年 4 月 26 日—6 月 11 日(旱季)开花期和 7 月 28 日—9 月 5 日(雨季)果后期分别进行野外采样。为减少不同样点植物生长节律差异的影响,旱季由南至北(西南部返青早于东北部),雨季由北至南进行调查取样(北部枯死期早于南部)。在各样点选取 3 个天然针茅草地作为采样区(面积大于 1 hm²,且土壤条件基本一致),每个采样区随机设置 5 个 1 m×1 m 样方,在样方内取 1 个包含中等大小针茅株丛的 20 cm×20 cm×20 cm 土柱,将土柱分成 0—10 cm 和 10—20 cm² 层(涵盖了针茅植物 90%以上根系生物量),分别装入塑料袋带回实验室。地上部分分成针茅和其他植物,分别装入纸袋,烘干称重。

用 1 mm 孔径筛子筛出每层土样中的土粒,将植物根装入 90 目尼龙网袋,用清水冲洗干净。去除杂物和其他植物根系,得到针茅根系样品,用吸水纸将植物根表面的水分吸干。剪下针茅根蘖,称根系样品鲜重。依据颜色、弹性、韧性等将其分为活根和死根,活根再分为吸收根(主要是当年新生 1—3 序级细根)和运输根(主要是大于 3 序级的往年细根)^[20—21],用信封封装,放入烘箱,105℃杀青 1 h,65℃烘 48 h,称干重。根冠比(R/S)为地下根系生物量与地上生物量之比。

在每个土柱中取 2—3 段针茅植物活根(从根尖开始 5 cm 长,主要是当年生的吸收根)放入 FAA(冰醋酸:甲醛:70%乙醇=1:1:18)固定液固定。采用石蜡切片法^[5],经过软化、抽真空、脱水、透明、浸蜡以及石蜡包埋,用切片机(Leica, RM2235, Germany)切成 8—10 μm 切片,最后染色制片。利用 NIS-Elements(Nikon, Japan)图像分析软件测定根切片的导管(V_{ca})和中柱(S_{tea})直径,表皮厚度(E_{pt})、皮层厚度(C_{ort})、内皮层厚度(E_{in})、内皮层径向壁厚度(R_{awt})及根直径(R_d)等^[10]。

烘干称量后的各层活根样品经球磨机粉碎过 100 目筛,粉末样品用于测定抗旱生理指标脯氨酸(Pro)和可溶性糖(SS)含量。取 0.1—0.5 g 样品粉末加入碘基水杨酸(10 mL, 3%)进行提取,经滤纸过滤后取上清液 2 mL,茚三酮法测定 Pro 含量^[10]。取 50 mg 样品粉末置于 80%乙醇萃取液,85℃静置 1 h。然后高速离心(3000 转)10 min,如此反复用 80%乙醇萃取三次,合并上清液,加入活性炭脱色,在真空干燥器里干燥,最后

用蒸馏水定容,蒽酮比色法测定 SS 含量^[10]。

在各样方中采集 0—20 cm 土样,风干后研磨粉碎过 0.15 mm 筛。取 0.1—1.0 g 土样,重铬酸钾滴定法测土壤碳含量。取 0.1—1.0 g 样品,凯氏定氮仪 (FOSS2200, Denmark) 测定土壤全氮含量。

1.3 数据处理

采用 Excel 2016 和 R 3.4.1 软件对各样点旱季和雨季针茅植物地上地下生物量、 R/S 、 V_{ea} 、 S_{tea} 、 E_{pt} 、 C_{ort} 、 E_{nt} 、 R_{awt} 、Pro 和 SS 含量等数据进行统计分析,方差分析比较各样点间及同一样点旱雨季间针茅根系地上地下生物量、 R/S 、 V_{ea} 、 S_{tea} 、 E_{pt} 、 C_{ort} 、 E_{nt} 、 R_{awt} 、Pro 和 SS 含量的差异。利用一元线性回归分析了针茅根系生物量、 R/S 、 E_{pt}/R_d 、 C_{ort}/R_d 、 E_{nt}/R_{awt} 、 V_{ea}/S_{tea} 、Pro 和 SS 含量与旱季和雨季降水量和气温间的关系(旱季和雨季降水量和气温分别指 1—6 月和 1—8 月降水量和平均气温,涵盖了所有时段降水和气温对植物性状的影响)。采用独立性较高的旱季和雨季平均气温、降水量、海拔作为环境变量对针茅植物上述性状进行偏相关分析(控制其中两个因子,分析各指标与第 3 个因子的关系)。本研究气象数据来源于中国气象数据网 (<http://www.worldclim.org>) 1970—2018 年地面常规观测资料。

2 结果

2.1 根系生物量和根冠比

无论是旱季还是雨季,除 BY 样点的大针茅具有较高的根系生物量外,在由东北到西南的大尺度区域内针茅植物根系生物量基本呈现增加的趋势(图 1)。除了旱季 OR 与 ZH、雨季 DL、OR 与 ZH 相邻样点间外,其

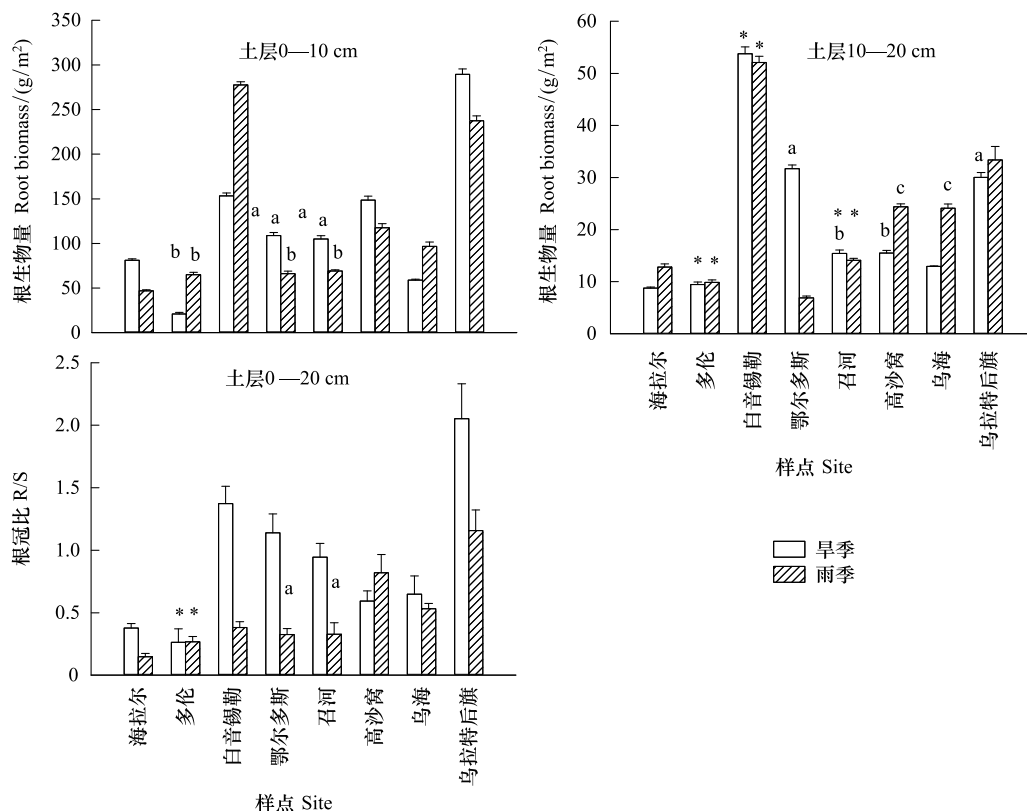


图 1 大尺度梯度下旱季 (DS) 和雨季 (RS) 各取样点 0—10 cm 和 10—20 cm 土层针茅植物根系生物量和根冠比的比较 (平均值±标准误)

Fig.1 Comparisons of root biomass of *Stipa* species in 0—10 cm and 10—20 cm soil layers and root shoot ratio between dry (DS) and rainy (RS) seasons along large-scale gradient (mean ± SE)

BY: 白音锡勒 Baiyinxile; DL: 多伦 Duolun; GS: 高沙窝 Gaoshawo; HL: 海拉尔 Hailar; OR: 鄂尔多斯 Ordos; UR: 乌拉特后旗 Urad Houqi; WH: 乌海 Wuhai; ZH: 召河 Zhaohe. 相同小写字母表示样点间差异不显著 ($P < 0.05$); * 表示同一样点旱季和雨季间差异不显著 ($P > 0.05$)

他各样点 0—10 cm 土层根系生物量差异均达到显著水平 ($P<0.05$), 旱季 DL 和 ZH 样点的克氏针茅 0—10 cm 土层根系生物量差异也达到了显著水平。旱季和雨季, HL 和 DL 样点 0—10 cm 土层根系生物量仅为 UR 和 BY 样点的 7% 和 17%。8 个样点 10—20 cm 土层针茅植物根系生物量变化基本与表层一致, BY 样点根系生物量最大, 显著高于其他样点 ($P<0.01$), 旱季约为最低样点 (HL) 的 6.1 倍、雨季约为最低样点 (DL) 5.3 倍。旱季 OR 与 UR、ZH 与 GS 间及雨季 GS 与 WH 间 10—20 cm 土层根系生物量差异不显著 ($P>0.05$)。旱季和雨季各样点 0—10 cm 土层针茅根系生物量均显著大于 10—20 cm 土层 ($P<0.05$), 且表层平均根系生物量为总根系生物量的 85%。在研究区域内, 针茅植物 R/S 差异显著, HL 和 DL 样点 R/S 最低, 旱季由 BY 至 WH 逐渐降低, 最低值 (DL) 仅为 BY 和 UR 样点的 20% 和 13%, UR 样点针茅 R/S 最大。雨季由东北到西南 R/S 基本呈增加的趋势, UR 样点的 R/S 约为 HL 样点的 8 倍。

2.2 运输根和吸收根

旱季和雨季, 各针茅植物 0—10 cm 土层根系中运输根占比最大, 平均为 64.4% 和 65.4%, 且由东北至西南呈逐渐增大的趋势 (图 2), 吸收根平均占比分别为 20.7% 和 17.4%, 其变化趋势与运输根相反。在 10—20 cm 土层根系中, 运输根平均占比下降 (图 2), 旱季和雨季分别为 31.0% 和 38.3%, 二者差异显著 ($P<0.05$), 吸收根比例分别增大到 49.0% 和 36.2%, 且旱季显著大于雨季 ($P<0.01$)。雨季下层土壤中死根比例有所增加, 达到 25.4%, 是旱季的 3 倍。旱季和雨季, BY、ZH、OR 和 WH 样点针茅植物 0—10 cm 的吸收根与运输根比 (R_a/R_t) 差异显著 ($P<0.05$), BY 样点大针茅旱季 R_a/R_t 约是雨季的 2 倍。GS 和 HL 样点 10—20 cm 土层中

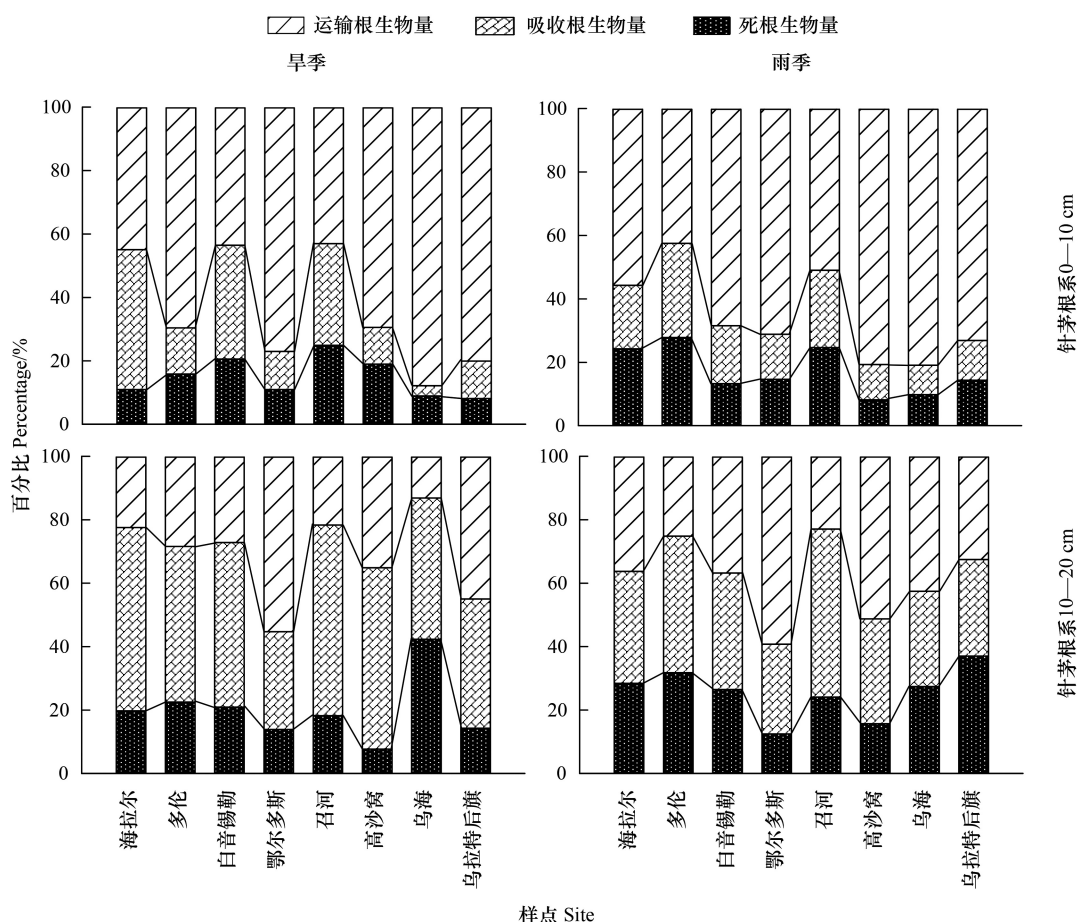


图 2 旱季 (DS) 和雨季 (RS) 针茅根系 0—10 cm 和 10—20 cm 土层运输根 (R_t)、吸收根 (R_a) 和死根 (R_d) 生物量百分比堆叠图

Fig. 2 Biomass percentage stacking diagram of transport root (R_t), absorbing root (R_a) and dead root (R_d) for *Stipa* species in 0—10 cm and 10—20 cm soil layers in dry (DS) and rainy (RS) seasons

R_a/R_l 旱季和雨季差异显著,GS 样点短花针茅旱季是雨季近 3 倍。

2.3 根解剖结构

在实验区域内,旱季和雨季针茅植物根直径(R_d)、表皮厚度(E_{pt})和皮层厚度(C_{ort})表现出不同的变化规律(表 2)。旱季针茅 R_d 、 E_{pt} 和 C_{ort} 基本表现为由东北至西南呈下降趋势,但在最西部的 UR 各指标均出现明显上升,而雨季总体呈由东北到西南的上升趋势。旱季 HL 样点 R_d 比雨季高 45% ($P<0.01$),而其他样点均为雨季高于旱季。旱季东北部 3 个样点的 E_{pt} 和 C_{ort} 均显著高于雨季 ($P<0.05$),而西南部 5 个样点则低于雨季。

表 2 旱季和雨季针茅根直径、表皮厚度及皮层厚度(平均值±标准误)

Table 2 Root diameter, epidermal and cortical thickness (mean±SE) of *Stipa* species in dry and rainy seasons

样点 Site	根直径 Root diameter/ μm		表皮层厚 Epidermal thickness/ μm		皮层厚 Cortical thickness/ μm	
	旱季	雨季	旱季	雨季	旱季	雨季
HL	501.7±84.1 **	347.1±59.9 a	21.7±3.7a **	15.8±1.9a	202.9±37.7 **	140.1±28.8 a
DL	365.8±42.7 a *	444.5±47.9 b	17.6±5.5 *	15.5±2.3a	154.0±42.1 *	136.1±20.3 b
BY	340.7±63.1 *	367.7±54.2 a	21.2±3.4a **	14.4±2.2b	141.8±24.6 *	132.3±23.7 b
OR	259.2±55.5 b **	401.9±61.5	15.0±2.8	15.8±1.5a	102.1±20.2a *	124.7±18.5
ZH	363.5±58.8 a *	440.6±55.4 b	13.9±3.1b *	14.6±1.9 b	126.8±24.4 **	139.3±29.9a
GS	252.5±45.3 b **	552.0±64.5	14.4±2.7b **	16.7±2.5	096.0±8.9 a **	148.6±46.4
WH	197.6±33.8 **	701.8±82.3	13.8±2.2 b **	17.7±1.8 c	77.2±10.7 **	197.4±29.7
UR	351.7±59.6 **	625.1±77.1	16.0±2.9 *	17.6±2.5 c	145.2±45.5 **	228.5±30.9

相同小写字母表示样点间差异不显著($P>0.05$); * ($P<0.05$)、** ($P<0.01$)表示同一样点旱季和雨季差异显著和极显著

各针茅植物根系的内皮层均有不同程度的马蹄形加厚,旱季针茅根系内皮层(E_{nt})和径向壁厚度(R_{awt})由东北至西南有下降趋势,但在 UR 样点显著增加($P<0.01$),而雨季无明显趋势(表 3)。旱季东北部 3 个样点的 E_{nt} 和 R_{awt} 均显著高于雨季($P<0.05$),其余 5 个样点的 E_{nt} 则是雨季高于旱季。8 个样点中,针茅植物中柱(维管束)直径(S_{tea})的种间差异显著,但无明显规律。导管直径(V_{ea})的变化与 E_{nt} 相似,但雨季大体由东北至西南逐渐上升(表 3)。除东北部 3 个样点外,其余 5 个样点的 S_{tea} 和 V_{ea} 基本为雨季高于旱季。

表 3 旱季和雨季针茅根内皮层、径向壁厚度、中柱和导管直径变化(平均值±标准误)

Table 3 Root endodermis and radial wall thickness, stele and vessel diameters of *Stipa* species (mean±SE) in dry and rainy seasons

样点 Site	内皮层 Endodermis/ μm		径向壁 Radial wall/ μm		中柱直径 Stele diameter/ μm		导管直径 Vessel diameter/ μm	
	旱季	雨季	旱季	雨季	旱季	雨季	旱季	雨季
HL	30.6±5.0 **	18.6±3.9 a	5.0±0.7 **	3.8±0.5	144.9±35.8	141.7±23.0	33.3±7.1 **	24.0±4.5 a
DL	20.8±4.3 a *	16.6±1.7 b	4.6±0.9 **	3.2±0.7 b	138.0±31.9 **	177.0±27.0	21.6±3.7 a	20.7±2.4
BY	27.5±5.1 *	21.9±4.1	5.6±1.1 **	4.2±0.9 a	96.2±20.3 a	102.6±19.6	27.3±5.2 *	24.7±4.0 ab
OR	15.0±2.5 *	17.1±2.7	3.4±0.9 **	4.4±1.0 a	102.2±21.4 a **	156.3±26.3	21.6±3.7 a *	24.9±4.7 a
ZH	17.7±1.9	17.8±2.7	5.2±1.0 **	3.3±0.9 b	150.3±23.5	147.5±22.4	21.0±3.9 a	23.5±3.0 b
GS	13.4±2.3 *	16.6±3.8 b	2.4±0.5	2.5±0.6	131.1±34.3 **	304.9±38.9	21.3±4.2 a *	28.4±5.0
WH	09.0±1.1 **	18.9±2.8 a	2.1±0.3	2.2±0.5	56.9±9.2 **	312.6±26.7	13.9±3.5 **	35.8±4.4
UR	19.8±3.8 a *	23.8±2.3	7.7±2.0 **	5.7±2.7	127.7±22.6 **	167.1±26.3	18.5±2.8 **	26.9±4.6

根表皮厚度和皮层厚度与根直径比例(E_{pt}/R_d 、 C_{ort}/R_d)可以直观地反映植物根对表皮的物质投入比例及其适应功能。各样点针茅植物 E_{pt}/R_d 和 C_{ort}/R_d 基本为旱季大于雨季(ZH 样点 C_{ort}/R_d 除外),WH 样点戈壁针茅旱雨季差异最大,旱季 E_{pt}/R_d 约为雨季的 3 倍($P<0.01$),贝加尔针茅(HL)、克氏针茅(DL,ZH)和本氏针茅(OR)季节差异不显著($P>0.05$)(表 4)。旱季各植物 E_{pt}/R_d 处于波动状态,种间差异显著。雨季 E_{pt}/R_d 总体呈现由东北向西南逐渐下降的趋势,最大值为 HL 样点贝加尔针茅,是最小值 WH 样点戈壁针茅的 1.6 倍($P<0.05$)。

内皮层与径向壁厚度比(E_{nt}/R_{awl})在一定程度上反映了根保水能力的强弱。各样点针茅根 E_{nt}/R_{awl} 基本是雨季大于旱季(表 4),且差异显著($P<0.01$)(GS 样点除外)。无论旱季还是雨季 GS 和 WH 样点的 E_{nt}/R_{awl} 均显著高于其他样点。导管面积与中柱面积比(V_{ea}/S_{tea})体现了根系的输水效率,该值越大说明根输水能力越强。旱季和雨季间各种针茅植物 V_{ea}/S_{tea} 差异较小,且东北部 3 个样点针茅植物间差异均不显著($P>0.05$),最西部的 UR 样点 V_{ea}/S_{tea} 显著高于其他样点($P<0.01$)。

表 4 旱季和雨季针茅根表皮厚度、皮层厚度与根直径比、根内皮层与径向壁厚度比和导管与中柱面积比

Table 4 Ratio of epidermal thickness and cortical thickness to root diameter, endodermis thickness to radial wall thickness and vessel area to stele area for *Stipa* species in dry and rainy seasons

样点 Site	表皮厚度/根直径 Epidermal thickness/ root diameter		皮层厚度/根直径 Cortical thickness/ root diameter		内皮层/径向壁 Endodermis/ radial wall		导管面积/中柱面积 Vessel area/ stele area	
	旱季	雨季	旱季	雨季	旱季	雨季	旱季	雨季
HL	0.047a	0.038ab	0.362a	0.334ab	3.15a **	4.65a	0.091ab	0.092a
DL	0.032b	0.032c	0.346a	0.326ac	2.81b **	5.20ab	0.090ab	0.091a
BY	0.053 **	0.041a	0.367a *	0.351b	3.11ab **	5.39b	0.099a	0.091a
OR	0.039cd	0.035bc	0.319b	0.304c	3.25 **	3.80c	0.113	0.109b
ZH	0.036bd	0.034c	0.318b	0.330a	3.13a **	4.97ab	0.097a	0.098b
GS	0.045a **	0.026d	0.306b **	0.259d	5.99c	6.16	0.088b	0.074
WH	0.074 **	0.024d	0.359a **	0.281d	5.57c **	8.82	0.076 **	0.130
UR	0.042ac **	0.028d	0.364a	0.370	2.88b **	3.97c	0.144	0.149

2.4 根系生理调节物

各样点针茅根系脯氨酸含量(Pro)波动很大,由东北到西南没有明显的变化规律(表 5),最西部的 UR 样点 Pro 最高。旱季和雨季仅有不到一半样点各土层根系 Pro 差异显著,然而,无论是旱季还是雨季,各样点 10—20 cm 土层根系 Pro 含量均高于 0—10 cm 土层(除最西部的 UR 样点外)。3/4 样点 10—20 cm 土层根系 Pro 旱季高于雨季。与 Pro 变化相似,由东北到西南针茅植物根系可溶性糖含量(SS)没有呈现明显的增减趋势(表 5)。除 OR 样点外,各样点根系 SS 呈现显著的季节性差异($P<0.05$),西南部 3 个样点旱季 0—10 cm 土层根系 SS 含量显著高于雨季。除 HL 样点外,10—20 cm 土层根系 SS 含量均为旱季高于雨季。

表 5 旱季和雨季 0—10 cm 和 10—20 cm 土层针茅根系脯氨酸和可溶性糖含量(平均值±标准误)

Table 5 Root proline and soluble sugar contents of *Stipa* species (mean ± SE) in 0—10 cm and 10—20 cm soil layers in dry and rainy seasons

样点 Site	脯氨酸 Pro _{0—10cm} / (μg/mg)		脯氨酸 Pro _{10—20cm} / (μg/mg)		可溶性糖 SS _{0—10cm} / (μg/mg)		可溶性糖 SS _{10—20cm} / (μg/mg)	
	旱季	雨季	旱季	雨季	旱季	雨季	旱季	雨季
HL	0.021±0.005	0.022±0.007	0.048±0.011	0.043±0.018	3.92±0.62a *	4.62±1.32a	7.85±1.22a *	9.41±2.44a
DL	0.057±0.016a	0.062±0.011a	0.086±0.008a	0.082±0.012a	6.83±2.42b *	4.52±1.30ab	16.02±1.07b **	5.65±1.69b
BY	0.083±0.014 **	0.027±0.004b	0.115±0.019 *	0.089±0.014a	6.66±1.18b **	3.04±0.57	7.75±1.34a **	3.64±1.00c
OR	0.008±0.002 **	0.051±0.005	0.061±0.008	0.051±0.008	3.87±0.77a	4.55±0.89ab	6.16±1.56d	
ZH	0.058±0.013a	0.058±0.020a	0.082±0.012a	0.061±0.008	5.66±1.95c **	8.48±2.06	17.09±2.90b **	10.91±1.40a
GS	0.028±0.004	0.027±0.007b	0.078±0.018a **	0.029±0.012	5.68±0.94c **	3.34±0.94	12.13±2.80 **	7.62±2.11bc
WH	0.025±0.009 **	0.045±0.013	0.604±0.178 **	0.070±0.016	3.05±1.15 *	2.33±0.52	10.13±1.54c **	4.02±1.15c
UR	0.241±0.012 **	0.057±0.015a	0.136±0.060	0.149±0.015	7.45±0.25 **	4.28±1.10	9.63±4.12c *	6.27±1.47d

Pro_{0—10 cm}: 0—10 cm 根系脯氨酸含量 root proline content in 0—10 cm; Pro_{10—20 cm}: 10—20 cm 根系脯氨酸含量 root proline content in 10—20 cm; SS_{0—10 cm}: 0—10 cm 根系可溶性糖含量 soluble sugar content in 0—10 cm; SS_{10—20 cm}: 10—20 cm 根系可溶性糖含量 soluble sugar content in 10—20 cm

2.5 根系性状与环境因子的相关分析

偏相关分析显示大尺度梯度上针茅植物根系性状与环境因子(降水量、平均气温和海拔高度(Alt))间存

在显著的相关性(表 6)。0—10 cm 土层针茅根系生物量与 P_{1-6} 、 P_{1-8} 、 T_{1-6} 、 T_{1-8} 和 Alt 均呈极显著负相关关系($P<0.01$); 10—20 cm 土层根系生物量与 P_{1-8} 和 Alt 呈显著负相关关系($P<0.01$), 但与 T_{1-6} 呈显著正相关关系($P<0.05$)。旱季针茅植物 R/S 仅与 P_{1-6} 显著负相关($P<0.01$), 但雨季 R/S 与 P_{1-8} 和 Alt 均达到了极显著负相关水平($P<0.01$), 且与 T_{1-8} 呈正相关关系($P<0.01$)。降水量、平均气温和海拔高度对各土层针茅运输根生物量均呈负效应, 与旱季 0—10 cm 土层运输根生物量呈极显著负相关关系($P<0.01$)。旱季针茅植物吸收根生物量受到降水量和海拔高度的极显著负效应($P<0.01$), T_{1-6} 仅对表层吸收根生物量产生极显著的正效应($P<0.01$), 雨季环境因子对针茅植物吸收根生物量的影响较旱季明显减弱。

表 6 大尺度梯度上根系生物量、根冠比、吸收根和运输根生物量与气候和海拔高度(Alt)等因子的偏相关分析

Table 6 Partial correlations of root biomass, R/S, absorbing root biomass, transport root biomass with climate variables and altitude (Alt) along the large-scale gradient

环境因子 Environment factor		根生物量 Root biomass /(g/m ²) 0—10 cm	根生物量 Root biomass /(g/m ²) 10—20 cm	根冠比 R/S	运输根生物量 transport root biomass/ (g/m ²) 0—10 cm	运输根生物量 transport root biomass/ (g/m ²) 10—20 cm	吸收根生物量 absorbing root biomass/ (g/m ²) 0—10 cm	吸收根生物量 absorbing root biomass/ (g/m ²) 10—20 cm
旱季 DS	P_{1-6}	-0.562 **	-0.118	-0.504 **	-0.454 **	-0.249	-0.528 **	-0.323 *
	T_{1-6}	-0.282 **	0.285 *	0.058	-0.403 **	-0.008	0.301 **	0.247
	Alt	-0.389 **	-0.453 **	-0.191	-0.270 **	-0.265	-0.518 **	-0.455 **
雨季 RS	P_{1-8}	-0.340 *	-0.478 **	-0.489 **	-0.430 **	-0.448 **	-0.023	-0.199
	T_{1-8}	-0.169	0.056	0.623 **	-0.197	-0.176	-0.298 *	0.302 *
	Alt	-0.185	-0.583 **	-0.551 **	-0.220	-0.352 *	0.050	-0.571 **

DS: 旱季 dry season; RS: 雨季 rainy season; P_{1-6} : 1—6 月降水量 January—June precipitation (mm); P_{1-8} : 1—8 月降水量 January—August precipitation (mm); T_{1-6} : 1—6 月均温 January—June mean temperature (°C); T_{1-8} : 1—8 月均温 January—August mean temperature (°C)

环境因子对针茅植物根系解剖性状有显著影响(表 7), P_{1-6} 对 E_{pl}/R_d 、 C_{ort}/R_d 及 P_{1-8} 对 C_{ort}/R_d 、 E_{nt}/R_{awt} 、 V_{ea}/S_{tea} 均有显著负效应($P<0.01$), 温度(T_{1-6} 、 T_{1-8})对上述各指标的影响不尽相同。降水量显著影响旱季各土层和雨季 10—20 cm 土层 Pro 含量($P<0.05$), 温度对各土层根系 SS 有极显著负效应($P<0.01$)。海拔高度对表层根系 Pro 和 SS 含量有显著正效应($P<0.01$)。

表 7 旱季和雨季针茅根系解剖和生理调节特征与降水、温度和海拔的偏相关分析

Table 7 Partial correlations analysis of *Stipa* root anatomical and physiological traits with precipitation, temperature and elevation in dry and rainy seasons

环境因子 Environment factor		表皮厚度/ 根直径 Epidermal thickness /root diameter	皮层厚度/ 根直径 Cortical thickness /root diameter	内皮层/ 径向壁 Endodermis /radial wall	导管/ 中柱面积 Vessel area /stele area	脯氨酸含量 Proline/(μg/mg)		可溶性糖含量 soluble sugar/(μg/mg)	
						0—10 cm	10—20 cm	0—10 cm	10—20 cm
旱季 DS	P_{1-6}	-0.624 **	-0.344 **	-0.067	-0.037	-0.451 **	-0.480 **	0.081	0.177
	T_{1-6}	0.216 **	-0.266 **	0.577 **	-0.017	-0.267 *	0.133	-0.370 **	-0.417 **
	Alt	-0.634 **	-0.179 *	-0.448 **	0.181 *	0.339 **	-0.290 *	0.539 **	0.654 **
雨季 RS	P_{1-8}	0.165 *	-0.352 **	-0.303 **	-0.414 **	0.114	-0.451 **	0.156	-0.087
	T_{1-8}	-0.323 **	-0.540 **	0.191 *	0.047	-0.129	-0.160	-0.491 **	-0.414 **
	Alt	0.075	0.330 **	-0.337 **	-0.032	0.543 **	0.036	0.653 **	0.237

3 讨论

3.1 针茅植物根系性状差异及其适应策略变化

植物应对干旱的适应策略虽然复杂多样, 但主要包括以下两种途径, 一是通过改变根系性状(如增加

R/S、减小内皮层厚度等)最大程度增加吸水和保水能力,二是改变植物叶片性状(如减少气孔密度、增加比叶重等)减少水分散失^[9]。针茅植物根系对于干旱极为敏感,研究其耐旱性状变化对揭示针茅植物的适应策略和机制具有重要的理论和实践意义。在本研究的 8 个样点中,由东北至西南针茅根系生物量呈现波动增长趋势(图 1),即体现了针茅植物的种间差异,也反映了它们对于干旱的趋同适应性。这一趋势与其他报道基本一致,Gao 等对分布于不同沙丘部位两种沙蒿根系的比较发现生长在沙丘顶部(干旱贫瘠)的白沙蒿(*Artemisia sphaerocephala*)比生长在沙丘底部(水分和养分相对较好)的褐沙蒿(*A. intramongolica*)具有更发达的根系,不仅分布较深(140 cm 以上),而且生物量也高^[4]。Wang 等的研究显示在典型草原和荒漠草原区随干旱增加羊草根系生物量呈现增加的趋势^[22]。干旱区生态系统中发达的根系增强了植物吸水和保水能力,进而增强了植物适应干旱的能力^[3-4]。多数样点针茅植物在旱季维持较高的表层(0—10 cm)根系生物量,这主要是由于表层运输根占比高(约 65%,图 2),其木质素含量高周转率低^[2]。针茅植物深层(10—20 cm)根系生物量旱季和雨季差异不显著,其原因是深层根系中周转率较高的吸收根(或细根)占比大(图 2),相对稳定的土壤环境(主要是温度和水分)导致吸收根新生或死亡的波动较小^[4]。深层根系对降水的响应较弱表明针茅有着较强的耐旱性,其深层根系的相对稳定维持了群落生物量的稳定^[23]。

Ma 等的研究显示内蒙古草原群落 R/S 与降水量及温度没有显著相关性^[13],但在本研究区域内,各针茅植物 R/S 普遍是旱季大于雨季,且旱季和雨季 R/S 与降水量均呈极显著负相关,这与 Schenk 等^[3]、Mokany 等^[24]和 Wang 等^[22]的结果基本一致。旱季较高的 R/S 增强了植物吸水、保水及碳水化合物贮藏能力,有助于植物度过干旱逆境^[25]。与以往报道不同的是在由东北至西南的样带上,旱季针茅植物 R/S 并没有随年均降水量的减少而增加(图 1),而是由 BY 样点至 WH 样点呈逐渐下降的趋势,这可能与该样带温度变化有关,BY 样点至 WH 样点年均温逐渐增加,升温导致根系呼吸增强,降低生物量积累,同时升温有助于植物生长和地上生物量增加,结果导致这些样点针茅 R/S 下降。升温与干旱胁迫对植物根系交互影响比较复杂,今后需要增加控制实验才能准确甄别。

3.2 针茅植物根系功能和解剖结构及其对环境的适应

干旱不仅改变植物 R/S,也改变根系的功能结构。本研究根据文献^[20-21]、根序级及解剖结构将针茅根系分为吸收根和运输根两部分,划分虽然简单,却能较好地地区分不同等级根系在适应干旱过程中的功能作用。表层根系中运输根占比较大,深层吸收根比例较高,且旱季大于雨季(图 2),表明二者在应对干旱逆境时其结构和功能发生了分异。旱季吸收根生物量与降水量呈显著负相关关系也证明了植物根系功能组成和适应策略的差异(表 6)。Wang 等关于干旱胁迫增加深层羊草新生根(即吸收根)生物量的报道也支持上述结论^[25]。但 Gao 等报道在本实验区域内两种沙蒿植物细根生物量分布与土壤水分没有显著的相关性^[4],因为沙蒿根系很深,主要利用深层地下水,受土壤干旱的影响较小。目前,关于植物粗根和细根的研究主要集中在碳周转率方面^[2,21],而关于根系性状与水分关系的报道也多集中于作物研究^[1,7],因而关于草原和荒漠等干旱区不同植物类群根系功能分异的系统研究仍需加强。

解剖结构的变化是植物长期生活在特定环境下而形成的稳定性适应策略,在本研究区域内针茅植物根表皮厚度(E_{pt})和皮层厚度(C_{ort})的变化与根直径一致(表 2),但是,旱季和雨季变化趋势不同。旱季由东北至西南随降水量的减少 E_{pt} 和 C_{ort} 变薄,Chimungu 等研究显示 E_{pt} 和 C_{ort} 变薄、细胞增大等有利吸收土壤水分,并横向输送至导管^[26]。在最干旱的 UR 样点针茅根系 E_{pt} 和 C_{ort} 均维持较高水平, E_{pt} 和 C_{ort} 增厚虽然降低水分横向输导,但防止了根内水分由中柱倒流回皮层,增强了保水能力^[27]。雨季由东北至西南 E_{pt} 和 C_{ort} 则呈增加趋势, E_{pt} 和 C_{ort} 增加,防止根内水分和养分倒流^[27]。以往研究主要涉及特定时期(或一次取样)植物解剖结构,关于解剖结构的季节性差异报道甚少^[10]。本研究发现旱季和雨季不同气候区域针茅植物根系 E_{pt} 和 C_{ort} 呈现不同的变化规律,东北部 3 个样点 E_{pt} 和 C_{ort} 旱季大于雨季(表 2),因为在这些样点区域春季和夏初具有明显干旱胁迫现象,增加 E_{pt} 和 C_{ort} 厚度可以起到保水作用,雨季这些区域降水量充沛, E_{pt} 和 C_{ort} 厚度减少可以增加吸水的能力。西北部 5 个样点 E_{pt} 和 C_{ort} 雨季大于旱季,这些区域常年处于干旱缺水状态,即使雨季降水量显

著增加,水分仍然匮乏,雨季增加 E_{pt} 和 C_{ort} 厚度可以增强根系保水能力,有效应对干旱。旱季针茅根 E_{pt}/R_d 和 C_{ort}/R_d 与降水量呈显著负相关也证明了这一点。

内皮层(E_{nt})和径向壁(R_{awt})调控皮层和中柱间水分和养分的运输,控制水分和养分进入中柱,也防止中柱内溶质倒流回皮层^[27]。在由东北至西南的样带上,针茅植物根系内皮层(E_{nt})和径向壁(R_{awt})厚度变化与 E_{pt} 和 C_{ort} 基本相似(表 3),其功能作用也是类似的,这里不再赘述。WH 样点戈壁针茅和 GS 样点短花针茅的 E_{nt}/R_{awt} 显著高于其他针茅植物(表 4),体现出了较强的耐旱保水能力。水分通过横向运输到达中柱导管进行轴向运输, V_{ea}/S_{tea} 的大小在一定程度上反映了根系轴向水分运输能力^[5-6]。本研究中,针茅植物中柱直径和维管束直径与内皮层具有相似的变化趋势,旱季由东北向西南逐渐下降,而雨季逐渐增加(表 3),且多数样点,旱季中柱(S_{tea})和导管(V_{ea})直径小于雨季,干旱条件下针茅根导管直径减小有助于根内水分贮存,为地上部分生长提供保障。Richards 等^[28]的研究支持这个观点,该研究表明春小麦种子根部轴向水分运输阻力由于导管直径减小而增大,节约了小麦生长早期对水分的消耗,有利于其之后的生长并实现丰产。偏相关分析(表 7)表明雨季针茅根 V_{ea}/S_{tea} 与降水呈负相关关系($P<0.05$),这也证明在干旱区随水分条件的改善针茅植物会选择增大导管直径的方式来提高导管占中柱的相对面积,增强根系水分运输效率。中柱和维管束直径大小与植物耐旱性关系存在争议,其不同植物类群和不同生长期的功能作用也不同^[10],因而今后对不同植物类群及不同生长期的 S_{tea} 和 V_{ea} 的比较研究是必要的。

3.3 针茅植物生理调节机制差异

脯氨酸(Pro)是理想的渗透调节物质,相较于可溶性糖(SS)更加灵活,可以在胁迫发生时迅速累积^[8]。本研究中,各针茅植物间 Pro 和 SS 含量均处于较大的波动状态,最干旱的 UR 样点具有相对较高的 Pro 和 SS 含量(表 5),表明各针茅物种根系渗透调节物质及其功能存在明显的种间差异。Guo 等的研究显示大尺度水分梯度上植物 Pro 和 SS 含量与干旱指数(SPEI)显著相关,且不同植物功能群间差异显著^[10]。本研究发现针茅植物深层根系 Pro 和 SS 含量显著高于表层(表 5),这主要是深层根系基本为新生吸收根,生理活性强,是渗透调节的主要参与者。与 Munns 的报道相反,本研究中多数样点针茅根系 Pro 旱雨季差异不显著,而 SS 差异显著(表 5),说明 SS 在针茅植物应对干旱过程中的功能作用可能比 Pro 更加活跃或二者对不同环境因子的响应存在差异。偏相关分析结果显示针茅植物根系 Pro 含量与降水量呈显著负相关,而 SS 含量却与均温呈显著的负相关关系(表 7),表明针茅植物对各环境因子的响应机制不尽相同。Guo 等研究表明在干旱草原区乔木 Pro 和 SS 存在着权衡关系,即在应对干旱时二者的功能是不一致的^[10]。Pro 和 SS 作为快速响应逆境胁迫的重要调节物对环境因子(干旱、升温等)变化反应迅速,这也增加了其不稳定性,因此,要明确自然条件下他们的功能作用及相互关系需要做严格的控制实验。

4 结论

在由东北至西南 1600 km 的研究区域内,针茅属植物呈现明显的更替分布(间或镶嵌分布)状态,总体表现为随降水量的逐渐下降针茅植物的抗旱特征增强或适应策略趋于复杂(采用多种抗旱策略),旱季和雨季不同针茅植物根系有着不同的适应策略。针茅根系各性状与环境因子的偏相关分析表明贝加尔针茅、大针茅及克氏针茅受干旱制约显著,克氏针茅和大针茅对降水高度敏感,雨季降水能够促进其快速生长。沙生针茅、短花针茅、戈壁针茅、本氏针茅通过增大根冠比、加大根系保水和吸水能力、增加渗透调节物质累积等途径适应干旱,这些变化可能为预测未来气候变化^[29]下针茅植物分布区域变化及防风固沙能力等提供参考依据^[30-31]。

参考文献(References):

- [1] Kameli A, Lösel D M. Carbohydrates and water status in wheat plants under water stress. *New Phytologist*, 1993, 125 (3): 609-614.
- [2] Jackson R B, Mooney H A, Schulze E D. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National*

- Academy of Sciences of the United States of America, 1997, 94(14): 7362-7366.
- [3] Schenk H J, Jackson R B. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 2002, 90(3): 480-494.
- [4] Gao X L, Liu X Q, Ma L N, Wang R Z. Root vertical distributions of two *Artemisia* species and their relationships with soil resources in the Hunshandake desert, China. *Ecology and Evolution*, 2020, 10(6): 3112-3119.
- [5] Sobrado M A. Relationship of water transport to anatomical features in the mangrove *Laguncularia racemosa* grown under contrasting salinities. *New Phytologist*, 2007, 173(3): 584-591.
- [6] Maestre F T, Eldridge D J, Soliveres S, Kéfi S, Delgado-Baquerizo M, Bowker M A, García-Palacios P, Gaitán J, Gallardo A, Lázaro R, Berdugo M. Structure and functioning of dryland ecosystems in a changing world. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 2016, 47: 215-237.
- [7] Henry A, Cal A J, Batoto T C, Torres R O, Serraj R. Root attributes affecting water uptake of rice (*Oryza sativa*) under drought. *Journal of Experimental Botany*, 2012, 63(13): 4751-4763.
- [8] Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell & Environment*, 2002, 25(2): 239-250.
- [9] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology: FPB*, 2003, 30(3): 239-264.
- [10] Guo C Y, Ma L N, Yuan S, Wang R Z. Morphological, physiological and anatomical traits of plant functional types in temperate grasslands along a large-scale aridity gradient in northeastern China. *Scientific Reports*, 2017, 7: 40900.
- [11] Guo F Y, Lenoir J, Bonebrake T C. Land-use change interacts with climate to determine elevational species redistribution. *Nature Communications*, 2018, 9: 1315.
- [12] 陈世鑽, 李银鹏, 孟君, 占布拉, 张昊. 内蒙古几种针茅特性和生态地理分布的研究. *内蒙古农牧学院学报*, 1997, 18(1): 40-46.
- [13] Ma W H, Yang Y H, He J S, Zeng H, Fang J Y. Above- and belowground biomass in relation to environmental factors in temperate grasslands, Inner Mongolia. *Science in China Series C, life Sciences*, 2008, 51(3): 263-270.
- [14] 黄德华, 陈佐忠. 内蒙古锡林郭勒草原五十四种植物根系容重积重的测定. *植物学通报*, 1985, 20(6): 34-35.
- [15] 陈佐忠, 黄德华. 内蒙古锡林河流域羊草草原与大针茅草原地下部分生产力和周转值的测定. *草原生态系统研究*, 1988: 132-138.
- [16] 黄德华, 尹承军, 陈佐忠. 羊草草原和大针茅草原地上和地下部分生物量的分配. *植物学通报*, 1993, 28(S1): 29-30.
- [17] 黄静, 曾辉, 熊燕梅, 郭大立. 内蒙古温带草地低级根生物量格局及其与环境因子的关系. *北京大学学报: 自然科学版*, 2015, 51(5): 931-938.
- [18] 苏纪帅, 赵洁, 井光花, 魏琳, 刘建, 程积民, 张金娥. 半干旱草地长期封育进程中针茅植物根系格局变化特征. *生态学报*, 2017, 37(19): 6571-6580.
- [19] 周艳松, 王立群, 张鹏, 梁金华, 王旭峰. 大针茅根系构型对草地退化的响应. *草业科学*, 2011, 28(11): 1962-1966.
- [20] McCormack M L, Dickie I A, Eissenstat D M, Fahey T J, Fernandez C W, Guo D L, Helmisaari H S, Hobbie E A, Iversen C M, Jackson R B, Leppälampi-Kujansuu J, Norby R J, Phillips R P, Pregitzer K S, Pritchard S G, Rewald B, Zadworny M. Redefining fine roots improves understanding of below-ground contributions to terrestrial biosphere processes. *New Phytologist*, 2015, 207(3): 505-518.
- [21] Sun K, Luke McCormack M, Li L, Ma Z Q, Guo D L. Fast-cycling unit of root turnover in perennial herbaceous plants in a cold temperate ecosystem. *Scientific Reports*, 2016, 6: 19698.
- [22] Wang R Z, Gao Q, Chen Q S. Effects of climatic change on biomass and biomass allocation in *Leymus chinensis* (Poaceae) along the North-east China Transect (NECT). *Journal of Arid Environments*, 2003, 54(4): 653-665.
- [23] Bai Y F, Wu J G, Xing Q, Pan Q M, Huang J H, Yang D L, Han X G. Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia plateau. *Ecology*, 2008, 89(8): 2140-2153.
- [24] Mokany K, Raison R J, Prokushkin A S. Critical analysis of root:shoot ratios in terrestrial biomes. *Global Change Biology*, 2006, 12(1): 84-96.
- [25] Wang R Z, Chen L, Bai Y G, Xiao C W. Seasonal dynamics in resource partitioning to growth and storage in response to drought in a perennial rhizomatous grass, *Leymus chinensis*. *Journal of Plant Growth Regulation*, 2008, 27(1): 39-48.
- [26] Chimungu J G, Brown K M, Lynch J P. Reduced root cortical cell file number improves drought tolerance in maize. *Plant Physiology*, 2014, 166(4): 1943-1955.
- [27] 李正理, 李荣放. 我国甘肃九种旱生植物同化枝的解剖观察. *植物学报*, 1981, 23(3): 181-185.
- [28] Richards R A, Passioura J B. Seminal root morphology and water use of wheat II. Genetic Variation. *Crop Science*, 1981, 21(2): 253-255.
- [29] IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). *Climate change: the science of climate change*. New York: Cambridge University Press, 2013.
- [30] 朱趁趁, 龚吉蕊, 杨波, 张子荷, 王彪, 矢佳昱, 岳可欣, 张魏圆. 内蒙古荒漠草原防风固沙服务变化及其驱动力. *生态学报*, 2021, 41(11): 4606-4617.
- [31] 胡玲, 孙聪, 范闻捷, 刘海江, 任华忠, 崔要奎. 近 20 年防风固沙重点生态功能区植被动态分析. *生态学报*, 2021, 41(21): 8341-8351.