DOI: 10.20103/j.stxb.202504160890

宋珂辰,张浩,雍嘉仪,邓文辉,管思雨,胡海英,傅理.降水变化下荒漠草原植物群落共存物种根、叶功能性状的差异与权衡.生态学报,2026,46(2):1034-1051.

Song K C, Zhang H, Yong J Y, Deng W H, Guan S Y, Hu H Y, Fu L.Differences and trade-offs in root and leaf functional traits of coexisting plant species in desert steppe under precipitation variability.Acta Ecologica Sinica,2026,46(2):1034-1051.

降水变化下荒漠草原植物群落共存物种根、叶功能性状的差异与权衡

宋珂辰[1],张 浩[1],雍嘉仪[1],邓文辉[1],管思雨[1],胡海英[1,*],傅 理[2]

1 宁夏大学林业与草业学院, 银川 750021

2 宁夏师范大学资源环境与生命科学学院, 固原 756099

摘要: 为探究荒漠草原共存植物在降水变化下的功能性状多样性及水分适应策略,以宁夏荒漠草原为研究对象,通过截雨棚模拟五种降水量处理(减少 50%($P_{-50\%}$)、减少 30%($P_{-30\%}$)、自然降水(P_{CK})、增加 30%($P_{+30\%}$)、增加 50%($P_{+50\%}$)),在生长季的前、中、后期分别测定了 5 种共存植物的叶片、根系功能性状及生物量性状。结果表明:(1)不同物种功能性状间协同演化形成了差异化的抗旱策略:短花针茅(*S. breviflora*)通过根冠比与叶片形态的协同调整,逐渐转向更为保守的水分利用模式;牛枝子(*L. potaninii*)依赖深根系扩展增强深层水分获取;银灰旋花(*C. ammannii*)采取耐旱型策略,优化根系与叶片结构以维持水分平衡;远志(*Polygala tenuifolia*)对水分变化反应敏感,并通过根系投资与水分储存的权衡快速适应干旱;赖草(*Leymus secalinus*)依赖浅层水分吸收并快速生长,二者均偏向“资源获取型”策略。除银灰旋花外,针茅、牛枝子、赖草和远志都采用了减少地上生长并增加地下生长的抗旱策略。(2)极端降水处理($P_{+50\%}$ 和 $P_{-50\%}$)显著提升了荒漠草原植物群落的功能多样性水平,相较于 P_{CK} 处理,$P_{+50\%}$ 和 $P_{-50\%}$ 处理下群落的功能丰富度指数分别提高了 839% 和 350%,功能均匀度指数分别提高了 462% 和 487%,功能分异度指数分别提高了 756% 和 456%,Rao 二次熵指数分别提高了 458% 和 379%。说明极端水分条件下群落功能趋于多样化,生态位分异增强,物种间的功能差异与协同效应提升。研究为理解干旱生态系统植物群落的适应机制及稳定性维持提供了新视角。

关键词:荒漠草原;共存植物;降水时空变化;功能性状多样性;生长权衡策略

Differences and trade-offs in root and leaf functional traits of coexisting plant species in desert steppe under precipitation variability

SONG Kechen[1], ZHANG Hao[1], YONG Jiayi[1], DENG Wenhui[1], GUAN Siyu[1], HU Haiying[1,*], FU Li[2]

1 *College of Forestry and Prataculture, Ningxia University, Yinchuan* 750021, *China*

2 *College of Resources, Environment and Life Sciences, Ningxia Normal University, Guyuan* 756099, *China*

Abstract: In the context of global climate change, precipitation variability poses profound challenges to plant communities in arid and semi-arid ecosystems, where water availability is the primary limiting factor for plant growth and coexistence. To explore the diversity of functional traits and water adaptation strategies of coexisting plants in response to precipitation changes, this study focused on the desert steppe of Ningxia, China. A field experiment was conducted using rainout shelters to simulate five precipitation treatments: 50% reduction ($P_{-50\%}$), 30% reduction ($P_{-30\%}$), ambient precipitation (P_{CK}), 30% increase ($P_{+30\%}$), and 50% increase ($P_{+50\%}$). During the early, middle, and late growing seasons, we measured a comprehensive set of functional traits for five coexisting plant species, including leaf traits, root traits, and biomass

基金项目:国家自然科学基金地区项目(32160406)

收稿日期:2025-04-16; **网络出版日期**:2025-10-15

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: haiying@nxu.edu.cn

allocation traits. The results revealed two key findings:(1) The synergistic evolution among functional traits of different species formed differentiated drought-resistant strategies. *Stipa breviflora* gradually shifted to a more conservative water use pattern through the synergistic adjustment of root-shoot ratio and leaf morphology. *Lespedeza potaninii* relied on deep root expansion to enhance deep water acquisition. *Convolvulus ammannii* adopted a drought-tolerant strategy, optimizing root and leaf structures to maintain water balance. *Polygala tenuifolia* was sensitive to changes in water conditions, quickly adapting to drought through the trade-off between root investment and water storage; *Leymus secalinus* relied on shallow water absorption and grew rapidly, with both preferring an "resource-acquisitive" strategy. Except for *Convolvulus ammannii*, *Stipa breviflora*, *Lespedeza potaninii*, *Leymus secalinus*, and *Polygala tenuifolia* all adopted the drought-resistant strategy of reducing above-ground growth and increasing underground growth. (2) Extreme precipitation treatments ($P_{+50\%}$ and $P_{-50\%}$) significantly increased the level of functional diversity in the desert steppe plant community. Compared with the P_{CK} treatment, under $P_{+50\%}$ and $P_{-50\%}$ treatments, the community's functional richness index (FRic) increased by 839% and 350% respectively; the functional evenness index (FEve) increased by 462% and 487% respectively; the functional divergence index (FDiv) increased by 756% and 456% respectively; and Rao's quadratic entropy index (*QE*) increased by 458% and 379% respectively. This indicates that under extreme water conditions, community functions tend to diversify, niche differentiation is enhanced, and the functional differences and synergistic effects among species are improved. This study provides a new perspective for understanding the adaptation mechanisms and stability maintenance of plant communities in arid ecosystems.This study provides novel insights into how plant communities in arid ecosystems adapt to precipitation variability through trait differentiation and trade-offs, highlighting the critical role of functional trait diversity in maintaining community stability under changing climates. These findings contribute to a deeper understanding of adaptation mechanisms in water-limited ecosystems and offer theoretical support for predicting and managing the responses of desert steppe communities to future climate change.

Key Words: desert grassland; coexisting plants; spatiotemporal precipitation variability; functional trait diversity; growth trade-off strategies

在全球气候变化不断加剧的背景下,降水格局正发生显著变化,极端降水和干旱事件的频率、强度及持续时间呈上升趋势[1—2]。荒漠草原是对水分波动高度敏感的脆弱生态系统,降水作为该地区植被组成筛选的重要"过滤器"[3],对植物功能性状的影响尤为显著[4]。

植物经济谱理论认为[5—6]植物在适应环境时,会通过不同功能性状间的权衡来调整生长策略,其功能性状沿基础资源轴排列:一端是快速资源获取、强调"快速投资-高回报"的策略;另一端则是侧重资源保存、体现"缓慢投资-低回报"模式的策略。也就是说,相较于持保守策略的物种,那些偏向资源获取策略的物种更易受水分胁迫甚至死亡。

植物叶片和根系的功能性状直接体现了植物适应环境变化的生长策略与资源利用模式[7—8]。在干旱少雨且土壤贫瘠的荒漠环境中,植物经历长期演化积累出独特的适应机制和高效的资源利用策略[9—10]。例如,在降水增加的情况下,一些物种可能通过增大叶面积和提高叶片氮含量来优化光合作用效率;而在水分受限时,更多物种则倾向于采取高碳投资、低蒸腾损耗的保守策略,以增加根系生物量分配[11—12]。这种功能性状的分化不仅重构了群落内的资源竞争格局,还调控了生物量分配与生态位分布[13—14]。研究表明,尽管叶片与根系的形态特征存在分化,但二者之间紧密相连。Wang 等[15]和 Zhao 等[16]的研究发现,多种叶片及根系功能要素具有相似的调控机制,而 Weigelt 等[17]则指出,根系和叶片的保守梯度表现出耦合性,植株高度与根系深度呈显著正相关。对于草本植物而言,根与叶可视为一个有机的整体:叶片产生的蒸腾拉力有助于促进根系吸水。因此,仅关注单一器官的功能性状关系难以全面反映植物适应策略,跨器官的功能性状协同分析显得尤为必要[18—19]。

植物功能性状多样性作为衡量群落中物种功能特征变化范围的重要指标,不仅反映了物种间功能的差异性及其对生态系统服务的贡献[20],还兼顾了群落内的种间的互补作用,将植物功能与生态系统功能紧密联系[21—22]。例如,董世魁等[23]的研究发现,高寒草甸与高寒草原中物种多样性、植物功能性状多样性以及两者

与初级生产力间的关系存在显著差异,且植物功能性状多样性对生态系统生产力的解释力往往高于物种多样性。另有研究指出,功能性状多样性在生态系统进化、演替以及结构和功能维持中发挥着关键作用[24]。总体而言,对植物功能性状多样性的探究不仅揭示了植被内部复杂的功能联系,也为解析降水变化背景下物种的共存和适应机制提供了新视角。

基于此,本文从根、叶功能性状的协同抗旱策略出发,以荒漠草原植物群落为样本,研究了不同降水量处理和降水时期下,共存物种器官功能性状间的差异与权衡关系,以及植物功能性状多样性对群落植物生态位分化和物种共存的内在调控机制。研究结果将为理解荒漠生态系统中植物的生存策略及其对气候变化的响应提供新的理论依据和实践参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于宁夏盐池县高沙窝镇俞家圈村的长期封育天然草地(37°27′30″—37°37′30″N;106°37′30″—106°56′15″E)。该地处于鄂尔多斯台地向黄土高原过渡地带,与毛乌素沙地相连,属于典型的中温带大陆性气候。年均温 8.1℃,年均降水量为 296.5mm,降水多分布在 7—9 月,年均蒸发量为 2136mm,无霜期为 160 d 左右。土壤类型以灰钙土和风沙土为主,植被以旱生和中旱生植物类型为主,草地类型以荒漠草原为主,短花针茅(*Stipa breviflora*)为主要建群种。

1.2 试验设计与样地布设

本研究于 2021 年 10 月在研究区内布设了水分控制装置,以模拟不同的降水量特征,包括增加 50%降水量、增加 30%降水量、自然降水、减少 30%降水量和减少 50%降水量,分别标记为 $P_{+50\%}$、$P_{+30\%}$、P_{CK}、$P_{-30\%}$、$P_{-50\%}$(图 1)。在降水过程中,从 $P_{-50\%}$ 地块中截留的降水被重定向到 $P_{+50\%}$ 地块中,其他处理同样。每个处理重复三次,共设置 15 个试验小区,每个小区面积为 6m×10m,相邻小区之间间隔 3m。本研究在 2022 年 3 月开展了预试验,内容包括植被调查和土壤含水量测量。至 2023 年 6 月,预实验结果证明实验区域已形成明显的土壤水分梯度,且大部分植物已进入返青阶段,正式测试开始。

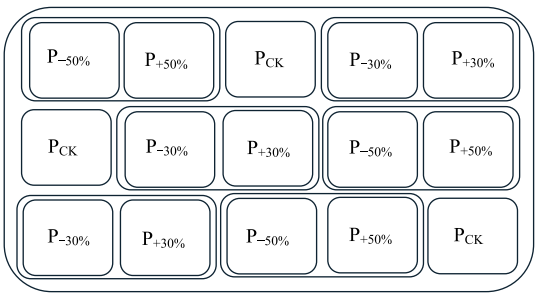

图 1 研究区样地布设图

Fig.1 Sampling plot layout of the study area

$P_{+50\%}$:降水增加 50%处理;$P_{+30\%}$:降水增加 30%处理;P_{CK}:自然降水处理;$P_{-30\%}$:降水减少 30%处理;$P_{-50\%}$:降水减少 50%处理

水分控制装置采用固定式遮雨棚,遮雨棚四周敞开,顶部均匀地安装透明的截雨槽(截雨槽为夹角为 60°,开口向上的 V 型聚碳酸树脂板),截雨槽连接滴灌设施,每次降水事件发生后,减雨处理中截留的降水将通过滴灌设施补充入增雨区。

1.3 植被调查与样品采集

研究区植物生长季和降水都集中在 6 月至 9 月(图 2),因此,根据降水动态变化及植物的物候生长期,本研究分别在 2023 年 6 月 5 日、7 月 24 日和 9 月 14 日进行了植被调查和采样(图 3),调查内容包括群落内物种的盖度、高度、密度、频度。为了便于研究植物对降水季节动态的响应,本研究将 5 月 1 日至 6 月 4 日的降水划分为春末降水(EP),6 月 5 日至 7 月 24 日的降水划分为仲夏降水(MP),7 月 25 日至 8 月 15 日的降水划分为夏末降水(LP)。因此,EP 累积降水量为 53.3mm,MP 为 75.5mm,LP 为 76.3mm。

本研究采集了在 3 个生长时期,5 个水分处理中均出现的物种作为荒漠草原植物群落的共存物种进行后续研究。这些植物的基本信息如表 1 所示。采集植物样品时,选择晴朗无雨清晨,快速采集 5 种代表植物的 20—30 片健康成熟的植物叶片置于自封袋中,用便携式冰箱保存,用于叶片性状的测定。再使用全株挖掘法在破坏性样方中将目标植物全株挖出,用于根性状测定。

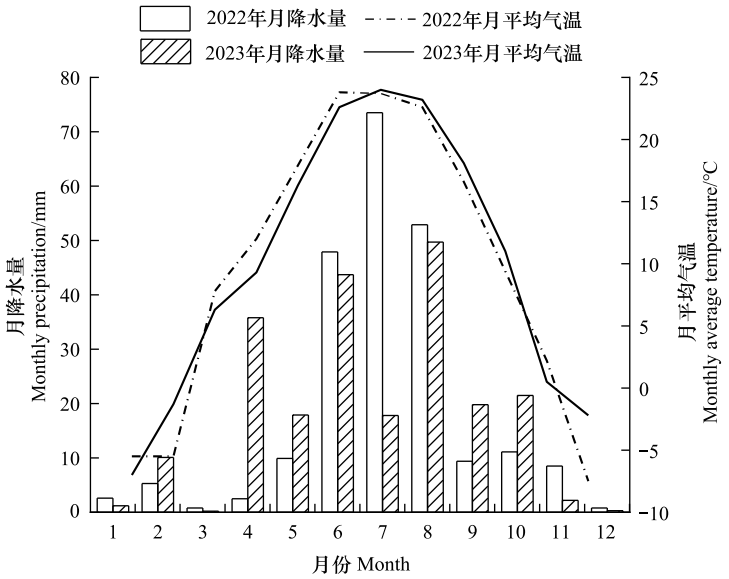

图 2　2022—2023 年高沙窝镇逐月降水量平均气温图

Fig.2　Monthly precipitation and average temperature in Gaoshawo Town in 2022—2023

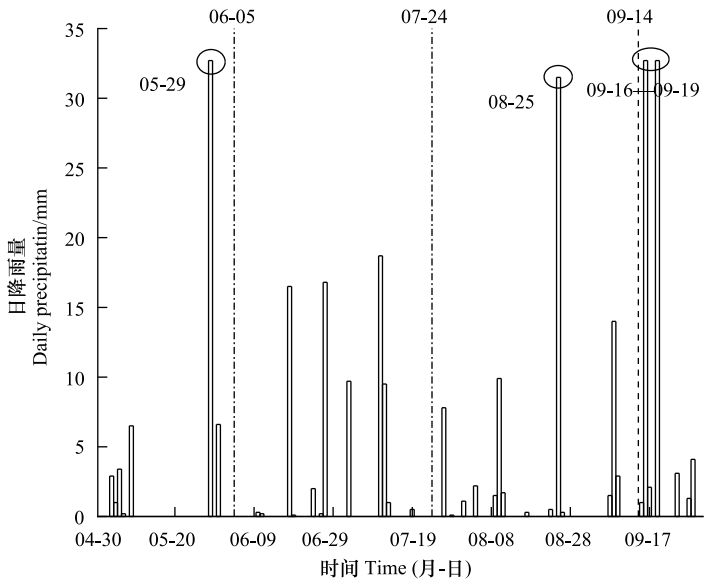

图 3　2023 年 4—10 月高沙窝镇日降水量图

Fig.3　Daily precipitation in Gaoshawo Town from april to october 2023

数据来源为盐池县气象局的小型气象监测站;图中虚线表示 3 次采样时间,圆圈表示显著降水事件发生时间(>30mm)

表 1　荒漠草原 5 种共存植物的根型和重要值

Table 1　Root types and importance values of five coexisting plants in desert steppe

物种 Species	科 Family	根型 Root type	重要值 Importance value				
			$P_{+50\%}$	$P_{+30\%}$	P_{CK}	$P_{-30\%}$	$P_{-50\%}$
短花针茅(Stipa breviflora	禾本科	须根型	0.91	0.90	0.93	1.15	1.03
牛枝子(*Lespedeza potaninii*	豆科	轴根型	0.38	0.39	0.29	0.17	0.1
银灰旋花(Convolvulus ammannii	旋花科	轴根型	0.20	0.22	0.27	0.31	0.30
赖草(*Leymus secalinus*	禾本科	匍匐根型	0.60	0.25	0.20	0.25	0.01
远志 *Polygala tenuifolia*	远志科	直根型	0.13	0.12	0.11	0.15	0.12

$P_{+50\%}$:降水增加 50%处理;$P_{+30\%}$:降水增加 30%处理;P_{CK}:自然降水处理;$P_{-30\%}$:降水减少 30%处理;$P_{-50\%}$:降水减少 50%处理

1.4 样品测定方法

1.4.1 植物叶片性状测定

叶面积(*LA*):使用台式扫描仪(Epson Perfection V700,Seiko Epson Corp,Suwa,日本)对叶片进行扫描获得叶面积,物种的叶面积为该处理下随机 15 株植物叶片的平均值。

叶厚度(*LT*):用精度为 0.01mm 的电子游标卡尺测量 5 片叶片前端、中端和后端的叠加厚度,测量时注意避开主叶脉位置,取其平均厚度作为测量值,重复 3 次。

叶片相对含水率(RWC):将自封袋中剩余的鲜叶剪碎,称取 3 份鲜重为 0.3g 左右的叶片(3 个重复)置于 10mL 离心管中,加去离子水 10mL,于 4℃冰箱中静置 12h 以上,取出叶片后用吸水纸吸收叶子表面的水分,称取此时的叶片重量,即为饱和重。将称过饱和重的叶片置于牛皮纸袋中,于 105℃烘箱杀青 30min,65℃烘干至恒重,此时称取叶片重量,得到叶片干重。叶片相对含水量的计算公式为:

$$RWC = (W_f - W_{d)} / (W_t - W_d) \quad (1)$$

式中,RWC 为叶片相对含水率;W_f为鲜重,W_d为干重,W_t为饱和鲜重。

叶水势(*WP*):采用原位测定法在清晨测量植物叶片水势,采用 Wescor 干湿计(PSYPRO 水势测量系统)套件 C-52 样品室。测定过程中,将植物叶片夹在植物原位叶室中,平衡 1 小时,用橡皮泥完全封闭叶室。被测植物的叶子完全覆盖了测量室。1 小时后,探针连接到 PSYPRO 宿主上,测量叶片水势。

1.4.2 植物根性状测定

将采集到的植物根系清洗干净后浸泡于去离子水中,使用台式扫描仪(Epson Perfection V700,Seiko Epson Corp,Suwa,日本)进行扫描,采用 WinRHIZO 根系分析系统软件(Regent Instruments Inc. Quebec,加拿大)对根系图像进行分析,获得根长(*RL*)、根表面积(RSA)、根体积(*RV*)和根直径(*RD*)。

1.5 数据统计分析

1.5.1 显著性检验

所有数据的统计整理均在 Excel 2010 中进行,数据分析均在 R 中完成。可视化在 R 和 Origin 软件中完成。

本研究使用了函数“aov” 在 R 中进行 ANOVA 方差分析来检验主效应和交互效应,并在方差分析结果上应用 Tukey 检验,使用函数“TukeyHSD”进行事后比较,获得不同组之间的显著性比较,并使用字母标记显著差异的组。

功能指数的计算基于每个样方中物种的多度数据以及 12 个功能性状的高氏距离矩阵,在 R 3.4.0 中的 vegan、FD 函数包中完成。

1.5.2 生物量权衡模型

利用根冠比和均方根误差(生物量权衡模型)来量化降水变化下 5 种优势植物的生物量权衡(图 2)。根冠比(RCB)的计算公式为:

$$RCB = AGB/BGB \quad (2)$$

地上生物量(AGB)和地下生物量(BGB)之间的权衡用均方根误差来表示。单个对象的效益定义为给定观测值相对于平均值的相对偏差。相对效益(*A*)的计算公式如下。

$$A = \frac{X_i - X_{\min}}{X_{\max} - X_{\min}} \quad (3)$$

式中,X_i、$X_{\min}$和 $X_{\max}$分别是地上生物量或地下生物量的观测值、最小值和最大值。每个观测值都会对应一个相对权益,其范围在 0 到 1 之间。将所得观测值的相对权益映射到坐标轴上,通过计算该点到零权衡线的距离,便可得到其地上或地下生物量的权衡(图 4)。具体来说,若点正好落在线上,视为零权衡;若点落在线上方,表示向地上权衡;若点落在线下方,表示向地下权衡,点离线越远表示权衡值越大[25]。

1.5.3 功能性状多样性指数

本研究选取了 9 种植物功能性状指标用于评估植物功能性状多样性,这些指标包括:根冠比(RCB)、叶片

厚度(*LT*)、叶面积(*LA*)、叶片相对含水量(RWC)、叶片水势(*WP*)、根直径(*RD*)、根长(*RL*)、根体积(*RV*)和根表面积(RSA)。这些性状涵盖了植物在资源获取、环境适应等方面的关键功能特征,能够全面反映植物在生态系统中的功能表现。植物功能性状多样性的计算基于以下指数:

(1)功能丰富度指数(Functional Richness Index, FRic)的计算公式:

$$\mathrm{FRic}=\frac{SF_{ci}}{R_c} \tag{4}$$

式中,SF_{ci}为群落 i 内物种所占据的生态位空间;R_c为特征 C 的绝对值。

(2)功能均匀度指数(Functional Evenness Index, FEve)的计算公式:

$$\mathrm{FEve}=\frac{\sum_{i=1}^{S}\left[\min\left(P_i\frac{1}{S-1}\right)-\frac{1}{S-1}\right]}{1-\frac{1}{S-1}} \tag{5}$$

式中,S 为物种数目;P_i为物种 i 的相对丰度。

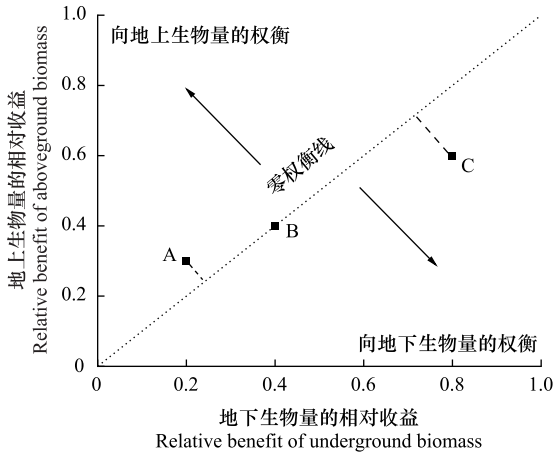

图 4　生物量权衡模型图

Fig.4　Biomass trade-off model diagram

A 点表示向地上生物量权衡,C 表示向地下生物量权衡,B 点表示零权衡,C 点的权衡值大于 A 点

(3)功能分异度指数(Functional Divergence Index, FDiv)的计算公式:

$$\mathrm{FDiv}=\frac{1}{N}\sum_{i=1}^{N}(d_i-\bar{d})^2 \tag{6}$$

式中,d_i是物种 i 到群落功能空间质心的距离;$\bar{d}$ 是所有物种到质心的平均距离;N 是物种的总数。

(4)功能分散度指数(Functional Dispersion Index, FDis)的计算公式

$$\mathrm{FDis}=\sum(a_j\times z_j)/\sum a_j \tag{7}$$

式中,a_j为物种 j 的多度;z_j为物种 j 到加权质量的距离。

(5)Rao 二次熵指数(Rao′s Quadratic Entropy Index, *QE*)的计算公式:

$$QE=\sum_{i=1}^{N}\sum_{j=1}^{N}(p_i\,p_j\,d_{ij}) \tag{8}$$

式中,p_i和 p_j分别是物种 i 和物种 j 的相对丰度;d_{ij}是物种 i 和物种 j 之间的功能距离;N 是物种的总数。

1.5.4　主成分分析

利用主成分分析(Principal component analysis, PCA),分别从降水量尺度和物种尺度上找出影响植物生态位分化的环境因子,分析得到荒漠草原 5 种代表植物对干旱的适应策略。该分析过程在 Origin 2018 软件中进行,所有数据在分析前均经过标准化处理。

2　结果与分析

2.1　降水变化对荒漠草原共存植物生物量分配的影响

如图 5 所示。在早期(春末)降水(EP),随着降水量减少,短花针茅的 RCB 呈先下降后上升趋势,在 $P_{-30\%}$和 $P_{-50\%}$处理下显著高于 $P_{+50\%}$、$P_{+30\%}$和 P_{CK}处理($P<0.05$)。牛枝子的 RCB 呈缓慢上升趋势,在 $P_{-50\%}$处理下显著大于 $P_{+50\%}$处理($P<0.05$)。在中期(仲夏)降水(MP),短花针茅、牛枝子和赖草的 RCB 均逐渐上升($P<0.05$)。其中远志的上升幅度最大,在 $P_{-30\%}$和 $P_{-50\%}$处理下几乎增至 P_{CK}处理的 2 倍,显著高于 $P_{+50\%}$、$P_{+30\%}$和 P_{CK}处理($P<0.05$)。在晚期(夏末)降水(LP),所有植物的 RCB 均随降水减少逐渐上升。从降水时期

的变化看,短花针茅、远志和赖草的 RCB 随季节推移逐渐增加($P<0.05$),银灰旋花和牛枝子未显示显著变化($P\geqslant0.05$)。

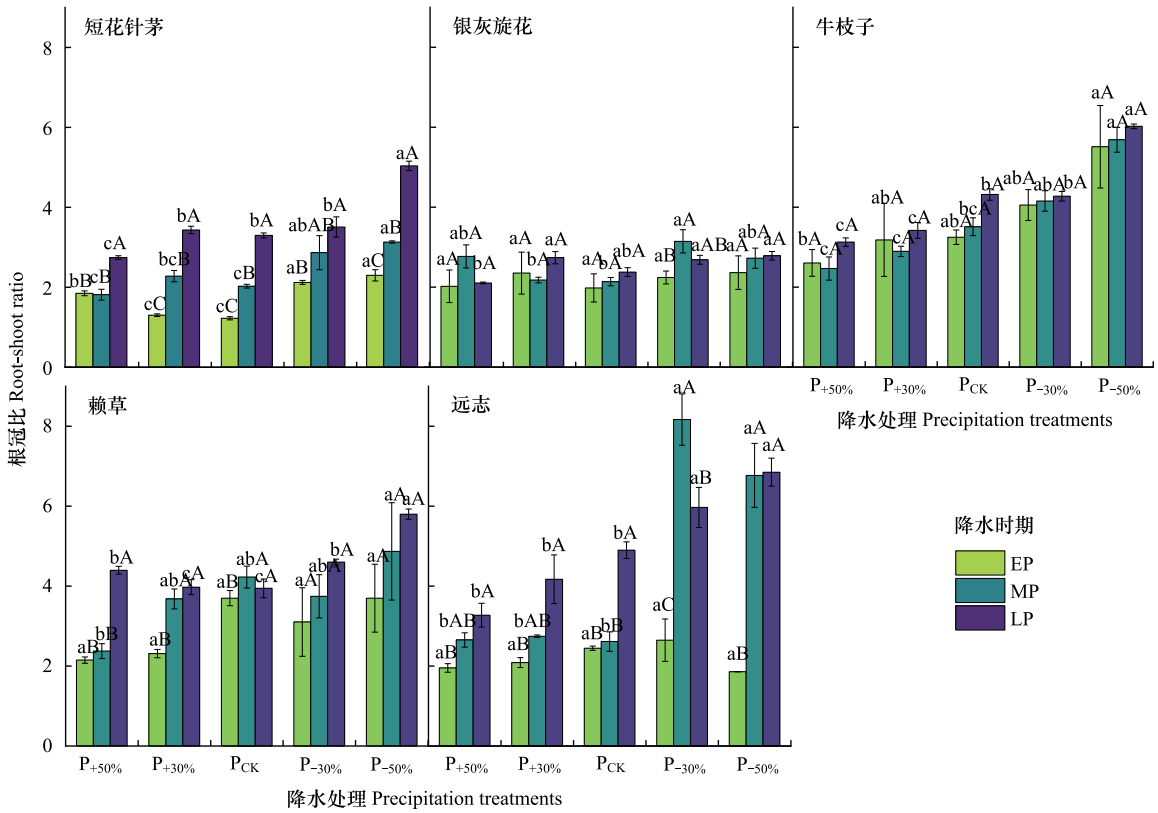

图 5 降水量变化下荒漠草原植物的根冠比

Fig.5 Root-to-shoot ratio of desert steppe plants under varying precipitation levels

不同小写字母表示不同处理间差异显著($P<0.05$);不同大写字母表示不同时期间差异显著($P<0.05$);EP:早期(春末)降水;MP:中期(仲夏)降水;LP:晚期(夏末)降水

不同植物的生物量分配策略不同(图 6)。短花针茅在自然条件下向地上部分分配生物量,但在增雨和减雨条件下则向地下部分倾斜。银灰旋花和牛枝子的生物量分配变化较小。赖草在所有处理下均表现为向地下部分分配生物量。远志的生物量分配变化最大,在 $P_{+30\%}$ 和 $P_{+50\%}$ 处理下向地上部分分配,而在其他处理下则向地下部分分配。

2.2 降水变化对荒漠草原共存植物叶片功能性状的影响

随降水梯度递减,5 种植物的叶片相对含水量(RWC)普遍呈现下降趋势,且物种间差异明显(图 7)。在 EP,牛枝子的 RWC 对降水变化无显著响应($P\geqslant0.05$),其余植物的 RWC 则随降水减少而降低($P<0.05$)。到 MP 和 LP,所有物种的 RWC 均随降水减少显著下降($P<0.05$)。总体而言,除远志外,其余植物在 EP 阶段的 RWC 均为最高($P<0.05$),这可能与雨季初期充足降水和较低蒸腾压力有关。

在 EP,植物水势(*WP*)随降水减少逐渐降低($P<0.05$)(图 8)。在 MP,银灰旋花的 *WP* 对降水变化无显著变化($P\geqslant0.05$),而其余植物在减雨条件下显著降低($P<0.05$)。在 LP,除牛枝子的 *WP* 先升后降外,其余植物的 *WP* 继续下降($P<0.05$)。整体来看,植物在 EP 的 *WP* 最高($P<0.05$)。

叶厚度(*LT*)的物种间差异显著(图 9)。禾本科植物短花针茅的叶片最薄,赖草稍厚,非禾本科植物银灰旋花、牛枝子和远志的叶片厚度显著高于禾本科植物($P<0.05$)。在 EP,随降水减少,短花针茅和远志的 *LT* 逐渐增加,而赖草、牛枝子和银灰旋花先增加后减少($P<0.05$)。在 MP,短花针茅、银灰旋花和远志的 *LT* 呈先增后减的趋势,牛枝子的叶片厚度逐渐降低,赖草呈波动变化($P<0.05$)。在 LP,短花针茅的 *LT* 波动变化,银

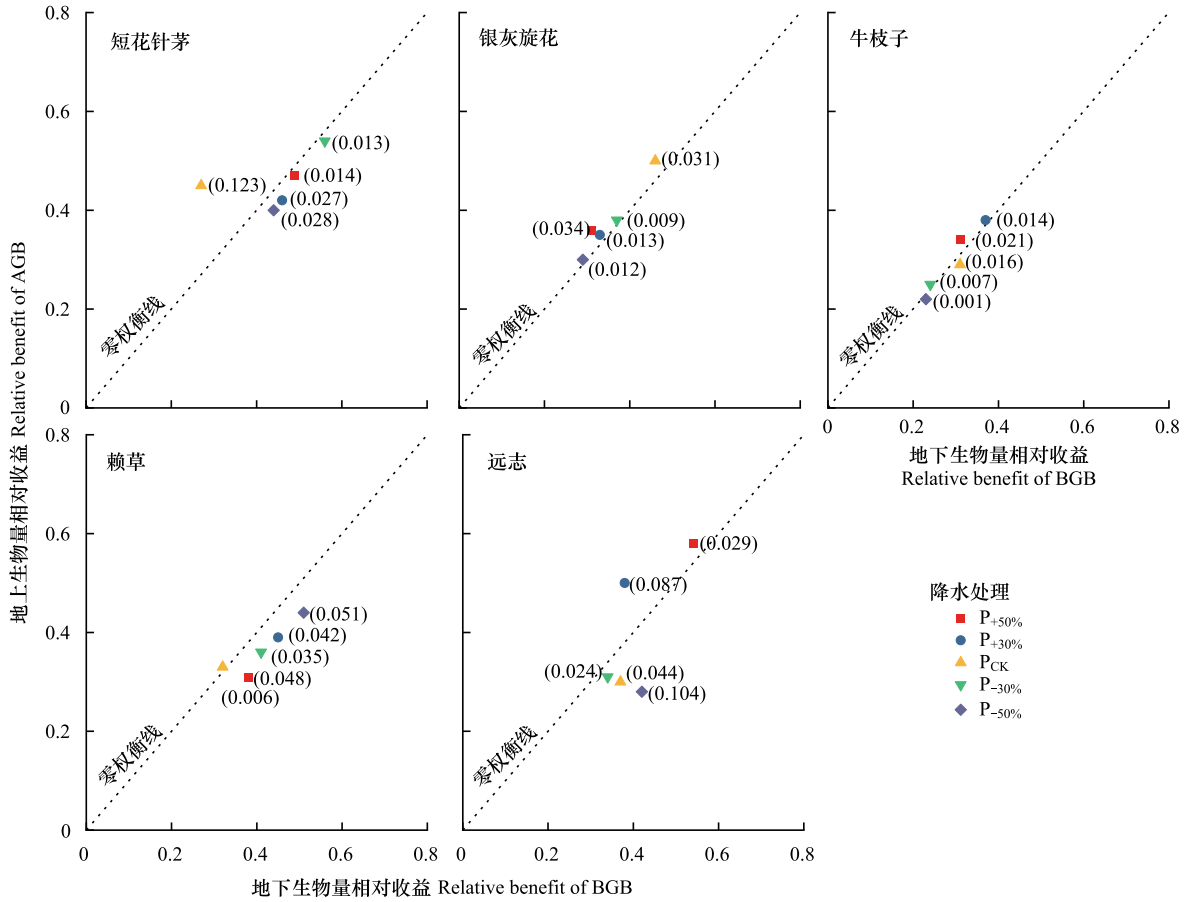

图 6　降水量变化下荒漠草原植物的生物量分配与权衡

Fig.6　Biomass allocation and trade-offs of desert steppe plants under varying precipitation levels

括号内数字代表该点到零权衡线的垂线距离

灰旋花和赖草先增加后减小,牛枝子逐渐增加,远志逐渐减少(P<0.05)。

叶面积(LA)的种间差异显著(图 10)。禾本科植物赖草和短花针茅的 LA 显著大于其他植物,尤其赖草,其 LA 是非禾本科植物银灰旋花、牛枝子和远志的 10 倍以上(P<0.05)。总体来看,除 LP 的银灰旋花和远志外,植物的 LA 均随降水减少而减少,其中赖草和短花针茅的变化最显著(P<0.05)。

2.3　降水变化对荒漠草原共存植物根功能性状的影响

不同物种的根长(RL)对降水量变化的响应不一致(图 11)。随降水量减少,短花针茅的 RL 在 EP 和 LP 呈先降低后升高的趋势(P<0.05),在 MP 无显著变化(P≥0.05)。银灰旋花和牛枝子的 RL 在 EP 和 LP 逐渐降低,MP 呈先升高后下降的变化趋势(P<0.05)。赖草的 RL 在 MP 逐渐降低;远志的 RL 在 EP 逐渐降低(P<0.05)。

根表面积(RSA)随降水减少的变化趋势明显(图 12)。短花针茅在 EP 和 LP 的 RSA,远志在 MP 的 RSA 呈现先降低后升高的变化趋势,银灰旋花在 EP 的 RSA 和牛枝子在 EP 及 LP 的 RSA 逐渐降低(P<0.05)。

植物根体积(RV)的变化未呈现出明显的规律性(图 13)。随着降水量减少,只有牛枝子的 RV 表现出显著的规律性变化:在 EP 阶段,RV 先降低后升高,而在 LP 阶段则逐渐下降(P<0.05)。除此之外,降水量变化对根直径(RD)的影响也未呈现出明显的规律性,且变化有限(图 14)。

在 EP 阶段,只有银灰旋花在 $P_{+50\%}$ 处理下的 RD 显著大于 $P_{+30\%}$ 处理(P<0.05)。在 MP 阶段,短花针茅在 $P_{+30\%}$ 处理下的 RD 显著高于 P_{CK}、$P_{-30\%}$ 和 $P_{-50\%}$ 处理;银灰旋花在 P_{CK} 处理下的 RD 显著高于 $P_{+50\%}$ 和 $P_{-50\%}$ 处理(P<0.05)。在 LP 阶段,远志在 $P_{+50\%}$ 处理下的 RD 显著高于 $P_{+30\%}$、P_{CK} 和 $P_{-30\%}$ 处理(P<0.05)。

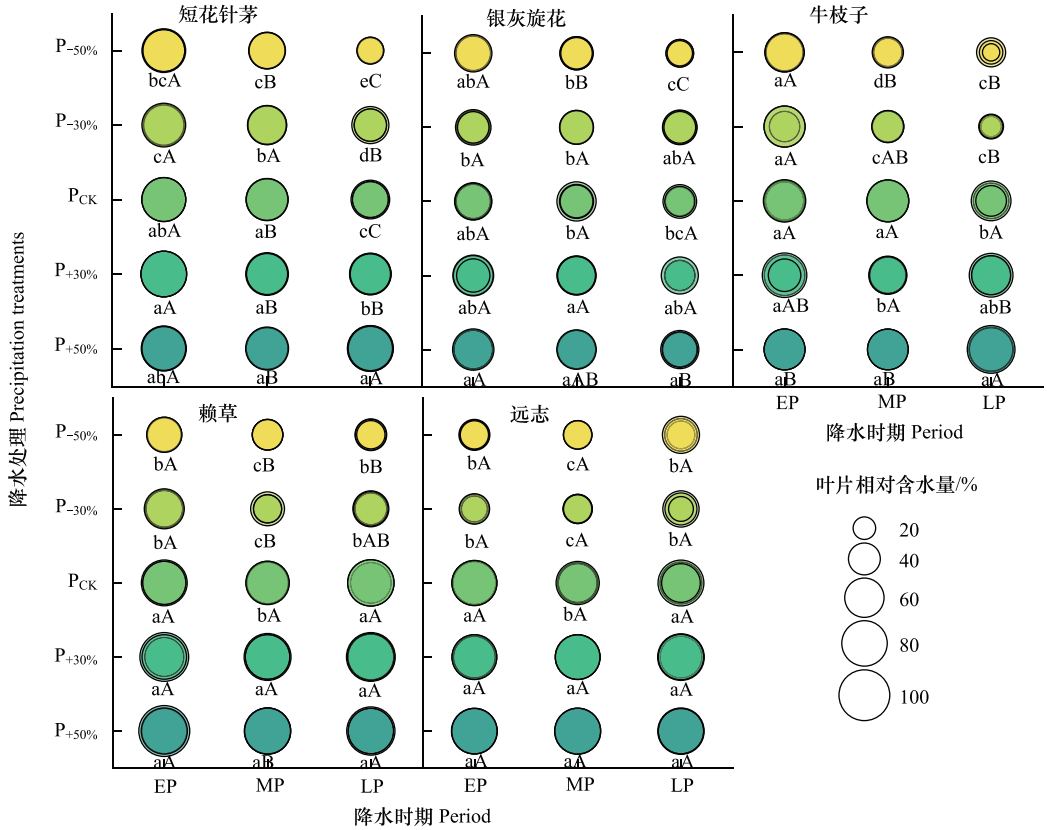

图 7 降水变化对荒漠草原共存植物叶片相对含水量的影响

Fig.7 The effects of precipitation variation on the relative water content of leaves in coexisting desert steppe plants

2.4 降水量和降水时期及其交互作用荒漠草原共存植物功能性状的影响

降水量(*Pr*)、物种(*S*)、降水时期(*Pe*)及其交互作用显著影响荒漠草原共存植物的功能性状(表 2)。*Pr* 对除 RCB 和 *RD* 外的所有功能性状均有极显著影响($P<0.01$)。*S* 对所有功能性状均有极显著影响($P<0.001$)。*Pe* 对 *LT*,RWC,*WP*,*RL*,的影响极显著($P<0.01$),对 RSA 的影响显著($P<0.05$)。

表 2 物种,降水量和降水时期及其交互作用对荒漠草原共存植物功能性状影响的方差分析

Table 2 Analysis of variance on the effects of species, precipitation amount, precipitation period, and their interactions on the functional traits of coexisting plants in desert steppe

指标 Indicator	变量类型 Indicator						
	Pr	*S*	*Pe*	*Pr*×*S*	*Pr*×*Pe*	*S*×*Pe*	*Pr*×*S*×*Pe*
RCB	0.81^{ns}	7.87^{***}	2.23^{ns}	3.95^{***}	0.49^{ns}	0.28^{ns}	0.73^{ns}
LT	14.66^{***}	903.09^{***}	41.67^{***}	18.05^{***}	8.40^{***}	35.40^{***}	20.04^{***}
LA	33.35^{***}	1102.23^{***}	4.40^{ns}	55.21^{***}	2.33^{*}	6.22^{***}	4.02^{***}
RWC	108.73^{***}	57.66^{***}	42.33^{***}	12.33^{***}	4.28^{***}	6.32^{***}	3.52^{***}
WP	53.78^{***}	28.47^{***}	138.61^{***}	5.37^{***}	3.27^{***}	22.52^{***}	2.81^{***}
RD	0.895^{ns}	96.03^{***}	0.24^{ns}	2.54^{*}	0.76^{ns}	5.86^{***}	1.01^{ns}
RL	3.39^{**}	91.84^{***}	7.08^{**}	1.52^{ns}	1.18^{ns}	54.56^{***}	2.85^{***}
RV	3.61^{**}	40.83^{***}	2.43^{ns}	2.74^{*}	2.26^{*}	1.06^{ns}	2.46^{*}
RSA	3.32^{**}	90.82^{***}	4.26^{*}	1.75^{ns}	2.27^{*}	4.00^{**}	2.97^{***}

RCB:根冠比 Root-shoot ratio; *LT* 叶厚 Leaf thickness;*LA* 叶面积 Leaf area;RWC 叶相对含水量 Leaf relative water content;*WP* 叶水势 Leaf water potential;*RD* 根直径 Root diameter; *RL* 根长 Root length;*RV* 根体积 Root volume;RSA 根表面积 Root surface area;*Pr* 降水量;*S* 物种;*Pe* 降水时期;*Pr*×*S* 降水量和物种的交互作用;*Pr*×*Pe* 降水量和降水时期的交互作用;*S*×*Pe* 物种和降水时期的交互作用量、物种、降水时期的交互作用;“ns”表示 $P\geqslant0.05$,“*”表示 $P<0.05$,“**”表示 $P<0.01$;“***”表示 $P<0.001$

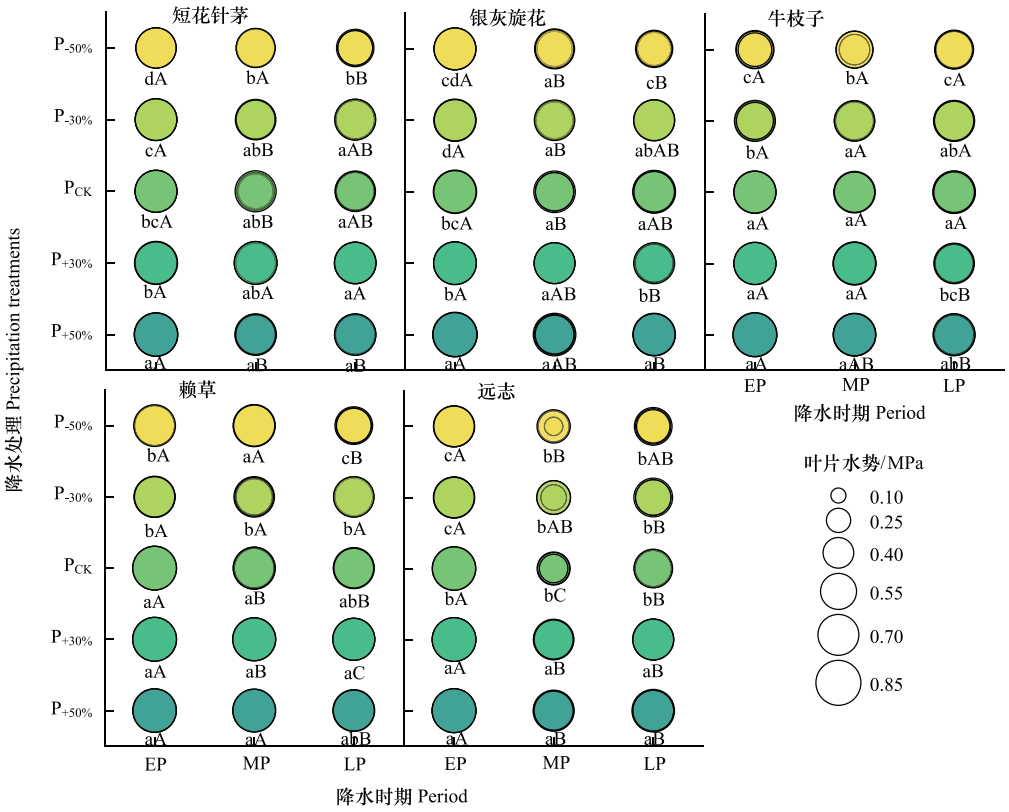

图 8　降水变化对荒漠草原共存植物叶片水势的影响

Fig.8　The effects of precipitation variation on the water potential of leaves in coexisting desert steppe plants

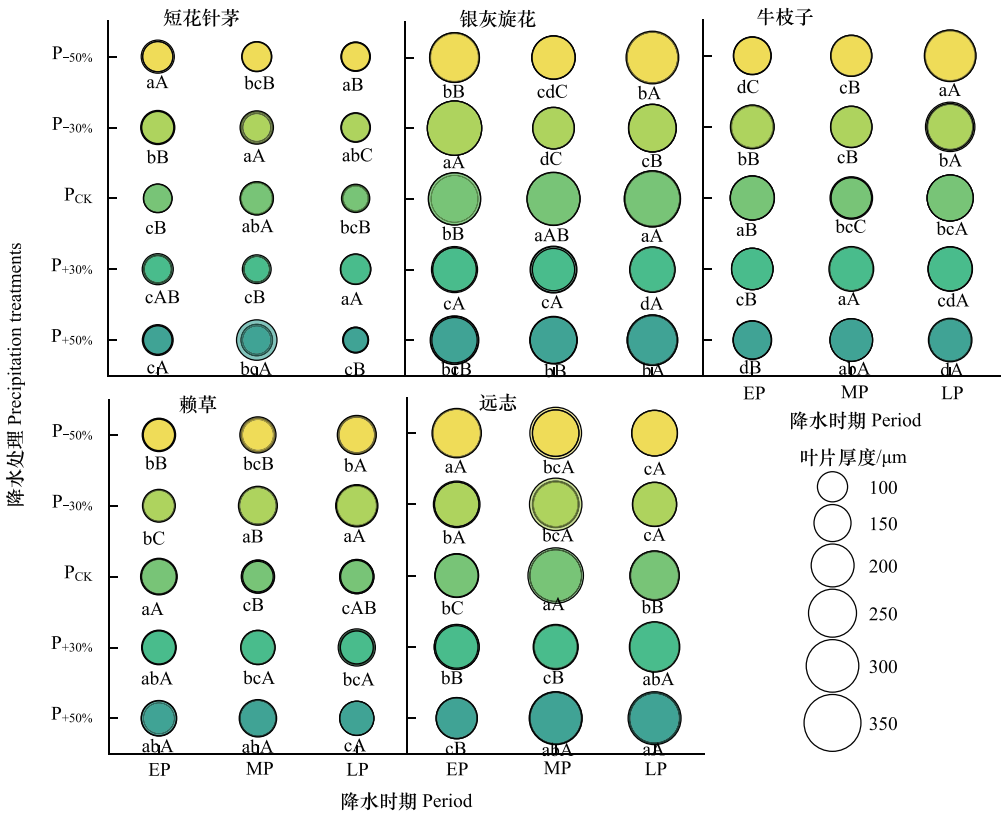

图 9　降水变化对荒漠草原共存植物叶片厚度的影响

Fig.9　The effects of precipitation variation on the thickness of leaves in coexisting desert steppe plants

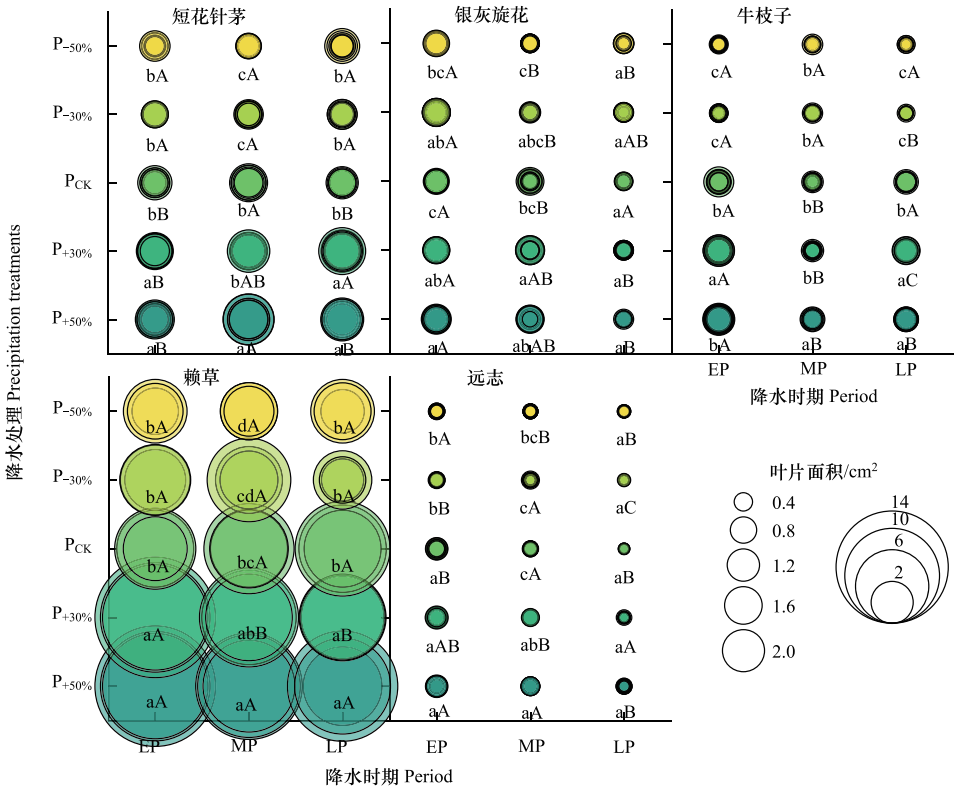

图 10 降水变化对荒漠草原共存植物叶片面积的影响

Fig.10 The effects of precipitation variation on the area of leaves in coexisting desert steppe plants

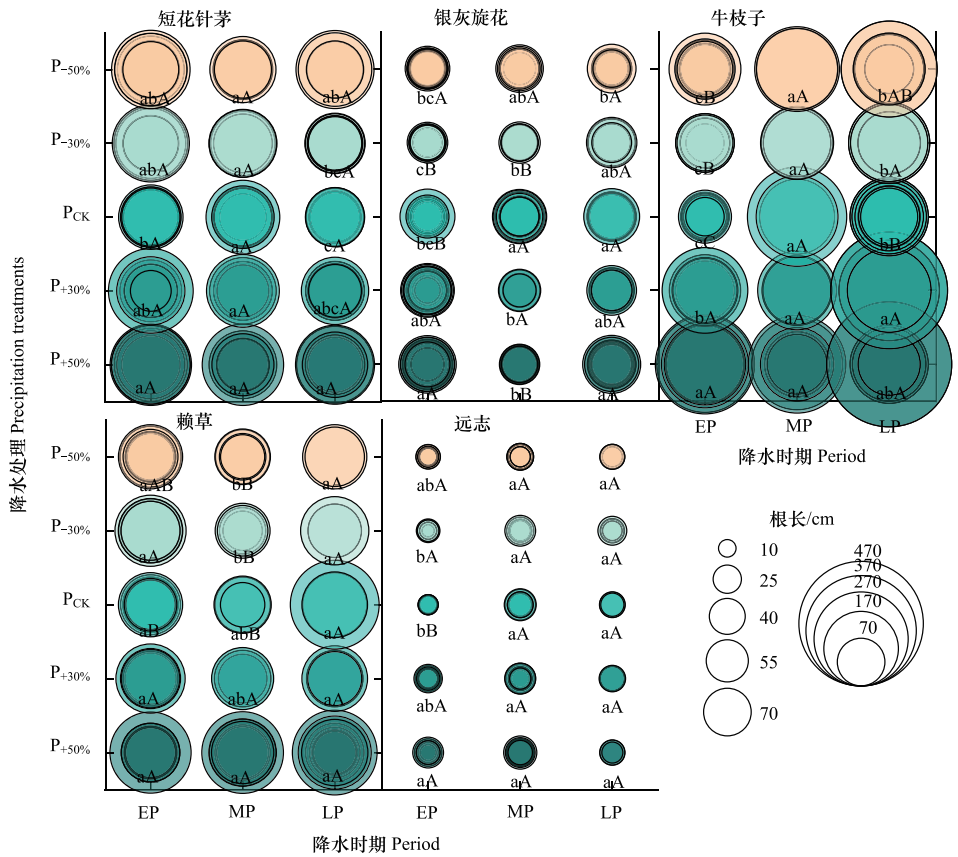

图 11 降水变化对荒漠草原共存植物根长的影响

Fig.11 Effects of precipitation changes on root length of coexisting plants in desert steppe

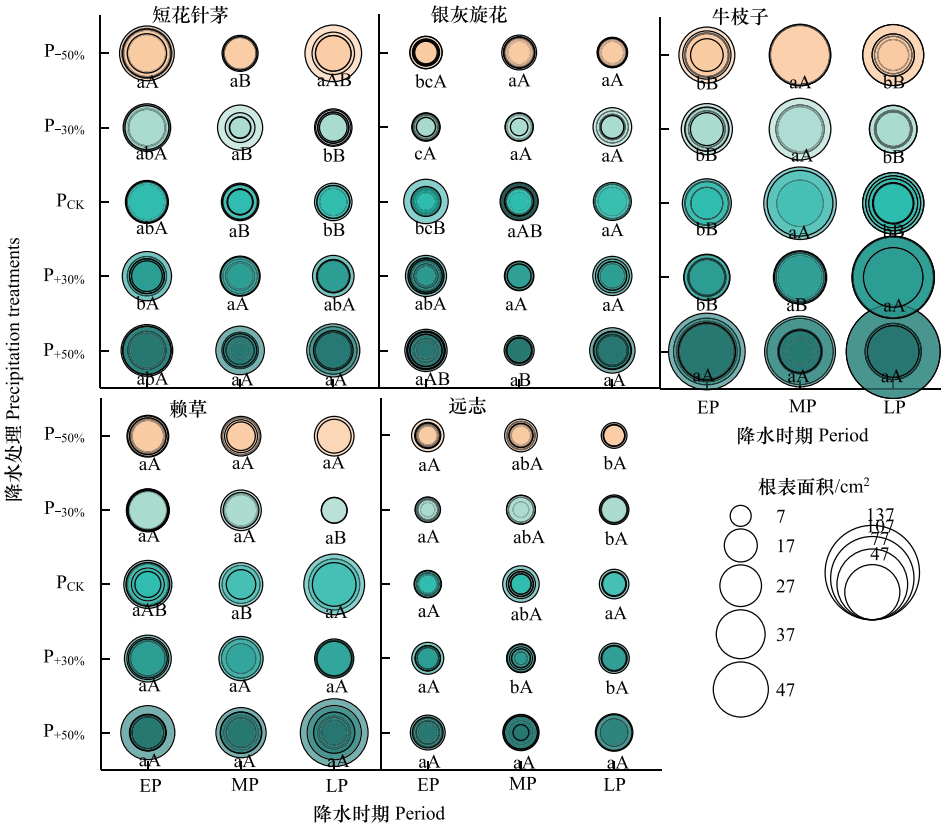

图 12　降水变化对荒漠草原共存植物根表面积的影响

Fig.12　Effects of precipitation changes on root surface area of coexisting plants in desert steppe

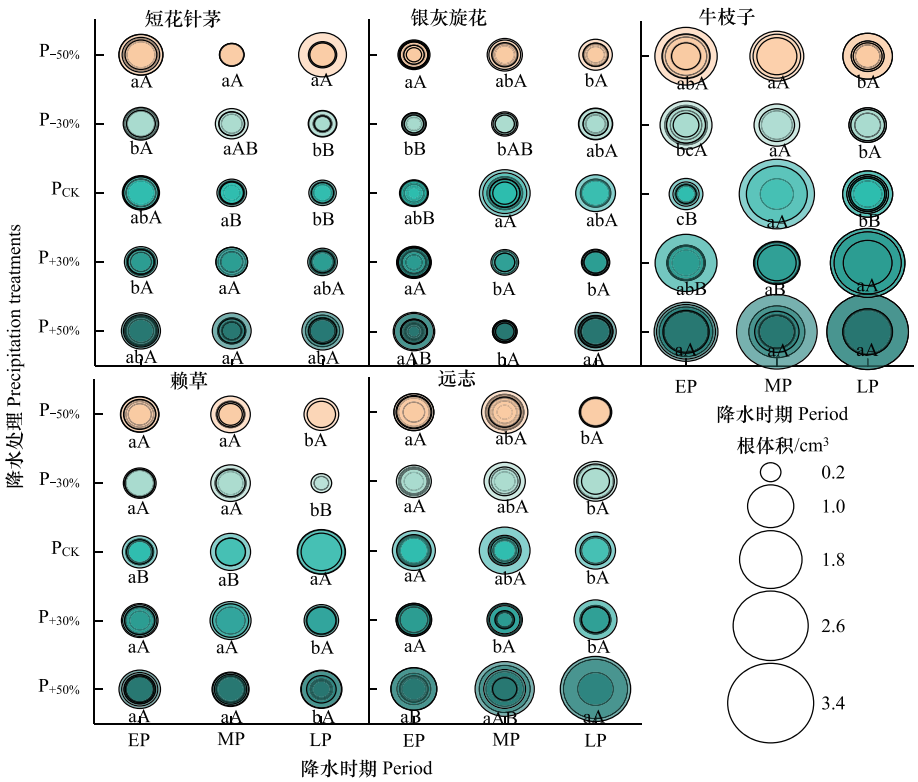

图 13　降水变化对荒漠草原共存植物根体积的影响

Fig.13　Effects of precipitation changes on root volume of coexisting plants in desert steppe

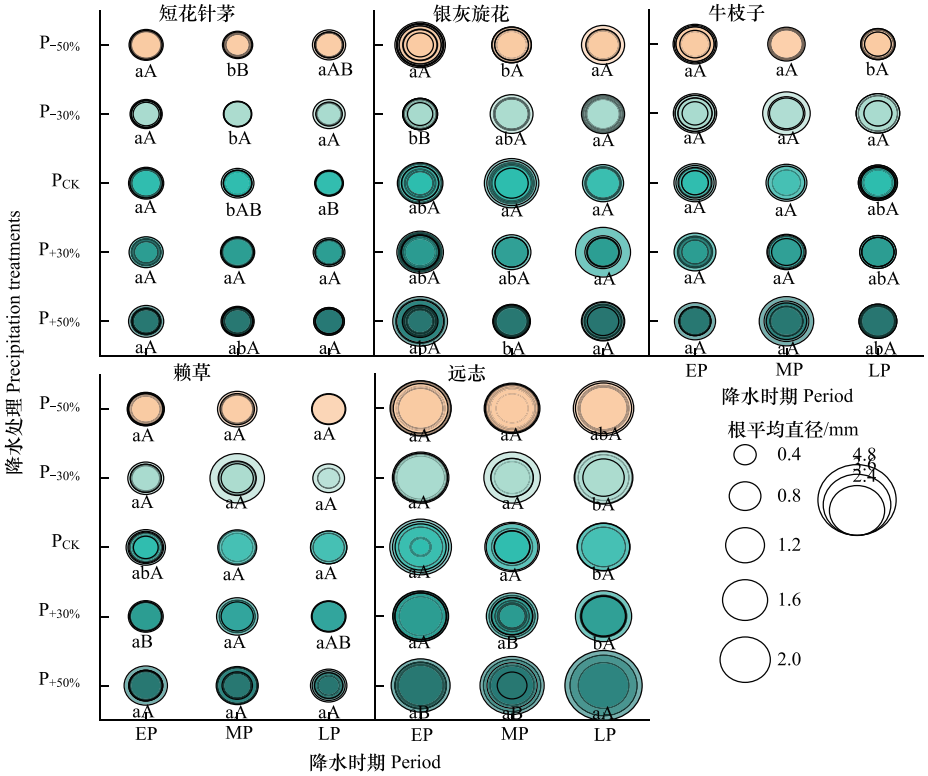

图 14 降水变化对荒漠草原共存植物根平均直径的影响

Fig.14 Effects of precipitation changes on average root diameter of coexisting plants in desert steppe

交互作用分析表明,*Pr*×*S* 对除 *RL* 和 RSA 外的所有功能性状影响显著(P<0.05),*Pr*×*Pe* 对除 RCB,*RD*,*RL* 外的所有功能性状影响显著(P<0.05),*S*×*Pe* 对除 RCB,*RV* 外的所有功能性状有极显著影响(P<0.01),此外,*Pr*×*S*×*Pe* 对除 RCB,*RD* 外的所有功能性状均有显著影响(P<0.05),说明 *Pr*、*S* 和 *Pe* 共同作用影响根、叶功能性状。

2.5 降水变化下荒漠草原共存植物根、叶功能性状的主成分分析

短花针茅的 PC1 轴解释了 39.5%的变异,揭示了根功能性状和水力性状的变化(图 15-短花针茅),PC2 轴解释了 22.7%的变异,代表了调整叶片形态以逐步增加保水抗旱能力的变化。随着降水量的减少,短花针茅在 PCA 图上的分布范围逐渐从 PC2 的下端向上端移动。

银灰旋花的 PC1 轴主要与根性状相关,解释了 35.6%的变异,PC2 轴主要与叶片性状相关,解释了 22.5%的变异(图 15-银灰旋花)。在 P_{CK} 下,银灰旋花在 PC1 轴上的占比较大,随着增雨和减雨处理的施加,其在 PC1 轴占比减少,在 PC2 轴占比增加。

减雨处理下,牛枝子在 PC1 上的分布范围明显缩小,并从右侧向左侧移动,说明相比于水分增加,牛枝子的功能性状对水分减少更为敏感(图 15-牛枝子)。PC1 轴解释了 37.4%的变异,且与根功能性状正相关,表明在水分稀缺环境下,牛枝子通过优化根系结构加强深层土壤水分的获取。PC2 轴与 *WP* 正相关,与 *LT* 负相关,显示出牛枝子通过增强叶片厚度和降低叶片水势来提高水分吸收能力与抗旱性。

赖草的 PC1 轴与 RCB、*RL*、*RV*、RSA、RWC 和 *LA* 正相关,与 *LT* 负相关,能解释 38.5%的变异,表明赖草具有较强的资源获取能力(图 15-赖草)。PC2 轴与 *LT* 正相关,与 *RD* 和 *WP* 负相关,能解释 21.8%的变异。减雨处理下,赖草在 PC1 上的分布范围明显缩小,同时从右侧向左侧移动,显示出其在干旱环境下调整生理和形态特征的适应性。

远志的 PC1 轴与根功能性状显著正相关,能够解释 34.3%的变异(图 15-远志)。PC2 轴与 *WP* 和 *LA* 正相关,与 *RL* 和 *LT* 负相关,能够解释 24.9%的变异,表明远志通过叶片形态和水力性状的调节适应干旱。随着降水量减少,远志的分布范围在 PCA 图中逐渐从右侧向左侧移动,范围逐渐缩小,PC1 的比重明显减小。说明

在水分稀缺的环境中,远志倾向于减少不必要的生长,采用更加节约的生长模式。

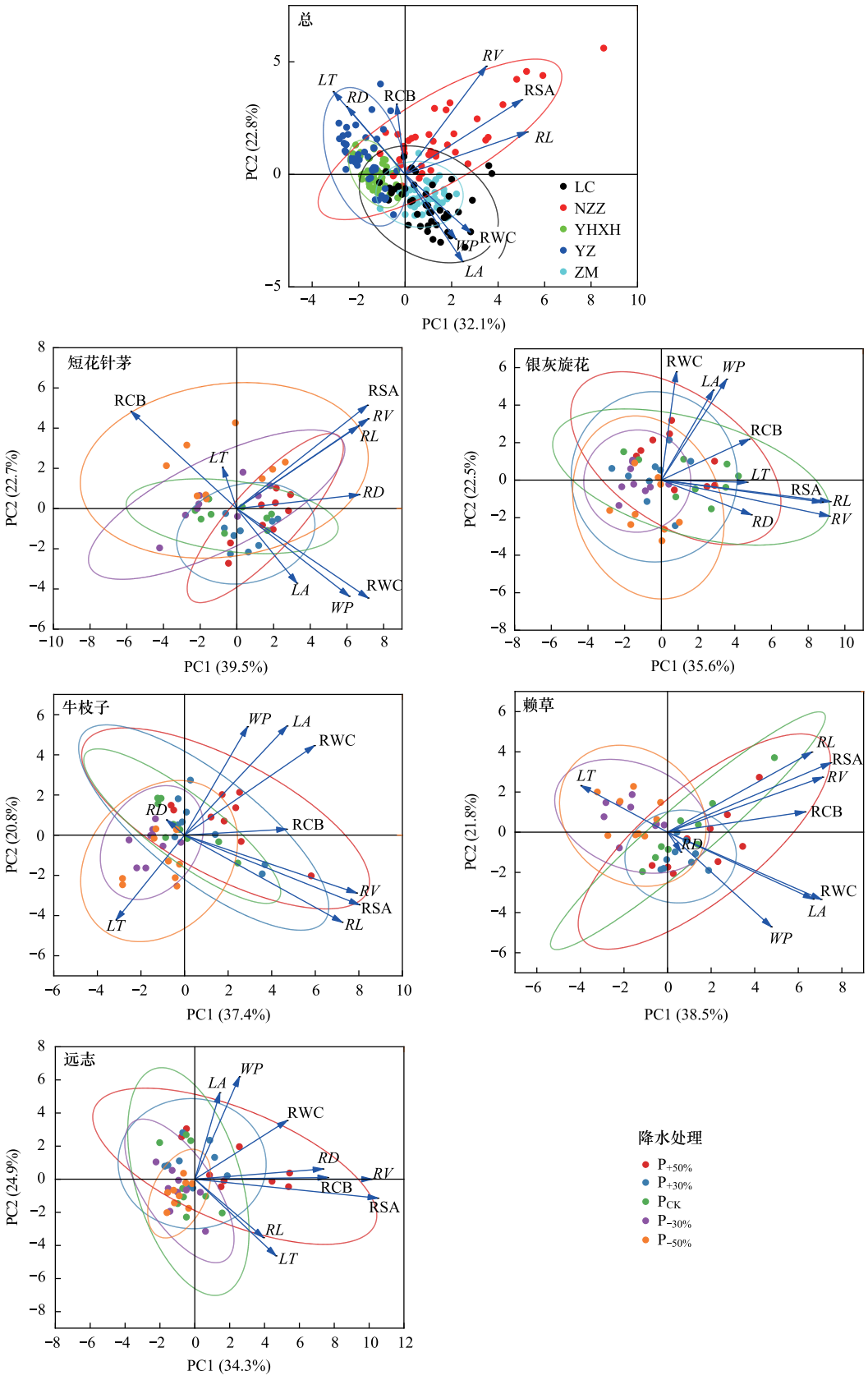

图 15　降水变化下荒漠草原共存植物功能性状的主成分分析

Fig.15　Principal component analysis of functional traits of coexisting plants in desert steppe under precipitation changes

LC: 赖草;NZZ: 牛枝子,YHXH: 银灰旋花;YZ: 远志;ZM: 短花针茅

对荒漠草原植物群落中的 5 个共存物种进行主成分分析(图 15-总),本研究发现 5 个物种的分布范围差异明显,说明其采用了不同的抗旱策略。其中 PC1 的解释量为 32.1%,主要与 *RL*、RSA 相关,反映了植物根系在空间中的扩展性与吸水能力。PC2 的解释量为 22.8%,主要与 RCB、*RD*、*LT*、*LA* 和 *WP* 相关,反映了植物在干旱条件下具备的水分储存能力和水分获取能力。

2.6 降水变化对荒漠草原共存植物功能多样性指数的影响

由图 16 可知,降水变化显著影响了荒漠草原植物功能性状多样性,除功能分散度指数(FDis)未发生显著变化外($P \geqslant 0.05$),其余的 4 个植物功能性状多样性指数均发生了显著变化($P<0.05$),且变化规律相同:$P_{+50\%}$ 和 $P_{-50\%}$ 处理下的功能丰富度指数(FRic),功能均匀度指数(FEve),功能分异度指数(FDiv),Rao 二次熵指数(QE)显著大于其余 3 个处理($P<0.05$)。说明在极端干旱和湿润的条件下,物种间功能差异的范围和变异性增加,物种功能特征的多样性和极端差异程度增加,物种功能特征趋于不同。

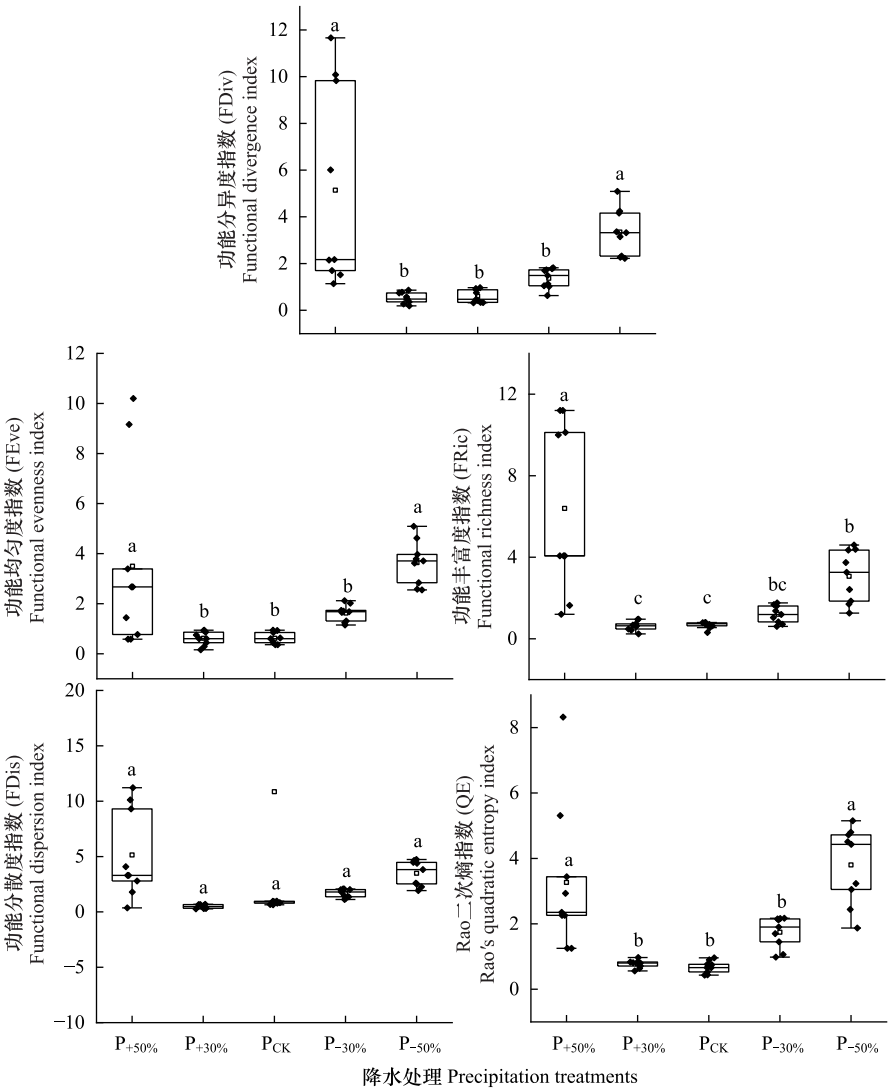

图 16 降水变化对荒漠草原植物群落植物功能性状多样性指数的影响

Fig.16 The effect of precipitation variation on the plant functional trait diversity index of desert grassland plant communities

3 讨论

3.1 降水变化条件下荒漠草原共存植物的生物量分配与权衡

水分是影响干旱区植物生物量分配的主要因素[26],植物的根冠比和生物量权衡在一定程度上反映了植

物应对干旱胁迫的适应策略和耐受范围[27]。本研究发现,除银灰旋花外,短花针茅、牛枝子、赖草和远志的根冠比均随着降水量的减少显著增加。这一结果与大多数研究一致[28],表明在干旱胁迫下,多数植物会采用减少地上生长并增加地下生长的生物量分配策略[29—30]。从生物量权衡策略的角度分析,禾本科植物短花针茅和赖草表现出向地下部分生长的趋势,这进一步证实了禾本科植物在资源匮乏时优先发展根系的生存策略[31]。银灰旋花和牛枝子的生物量分配变化不显著,表明它们可能采取了相对保守的生长策略。远志在增雨条件下优先向地上部分分配生物量,而在减雨条件下则向地下部分分配生物量,体现了其灵活的调节能力和适应环境胁迫的多变生物量权衡策略。

3.2　降水变化条件下荒漠草原植物根、叶功能性状的变化与协同

植物功能性状作为连接植物和外界环境的桥梁,具有“可遗传、相对稳定及可测量的”特征,其中,叶片和根系功能性状的变化规律与植物的生长策略及资源利用能力紧密相关[32]。本研究发现,降水量、降水时期、物种及其交互作用对荒漠草原植物的根、叶功能性状有显著影响($P<0.05$)。具体而言,不同植物对降水量变化的响应差异较大,但对降水季节的响应较为一致。在湿润时期(EP),所有物种的水势和相对含水量(RWC)均为最高,随着干旱加剧,二者显著下降($P<0.05$),此特征的季节性变化反映了充足降水与低蒸腾需求的湿润时期和干旱时期降水不足、蒸腾加剧的环境差异。

荒漠草原植物主要通过两个主要途径应对干旱:一是通过根系性状增加水分吸收与保留,二是通过叶片性状减少水分散失[33]。本研究发现,降水变化显著影响植物叶片形态功能性状。在干旱条件下,禾本科植物(如短花针茅和赖草)通过增加叶厚度(*LT*)并减少叶面积(*LA*)实施“快速响应-低能耗”策略,而叶片小而厚的物种(如牛枝子和银灰旋花)则通过减少水分消耗提高对干旱环境的适应性。远志能够在水分充足时迅速恢复生长,展现出“快速资源获得型”策略。

随降水梯度的减小,植物根功能性状普遍呈现“先减少后增加”的趋势,这可能与长期干旱条件下植物生长特性有关。在较少降水时,植物根系较为细弱,生长受限;随着降水增多,根系得到改善并表现出恢复性生长。极端干旱条件下,植物通过增加地下生物量分配,获取深层土壤水分[34]。从物种差异来看,牛枝子的根系特征(如根长、根表面积、根体积)显著优于其他物种,表明其可能通过根系网络增强水分竞争能力。值得注意的是,尽管根系性状随降水变化显著变化,根直径(*RD*)几乎不受降水变化影响,表明其性状相对稳定,更多受到土壤类型和植物种类的遗传背景影响。

总体而言,植物通过根系和叶片功能性状的多维协同调节,形成了从“瞬时规避”到“稳健维持”的抗旱策略谱,这种多样化的功能性状调节机制有助于解释物种在群落中的生态位分化与长期共存[6]。短花针茅依赖叶片形态的可塑性规避水分胁迫,并通过逐步从“快速增长、高资源投入”转向“缓慢增长、低资源投入”,调整根系和叶片特征以增强水分保持与获取能力。牛枝子和银灰旋花则通过深根策略增加水分吸收面积,保持稳定的水分供应,并通过小而厚的叶片保持水分,展现出较强的长期耐旱性和保守的资源利用策略。远志根系浅,仅能利用浅层土壤水分,赖草叶面积大,光合与蒸腾较高,二者均表现出“快速资源获得型”与“资源依赖型”策略,适合湿润环境,但难以抵抗极端干旱。

3.3　降水变化条件下荒漠草原植物群落的植物功能性状多样性与物种共存机制

本研究中,植物功能性状多样性指数随降水量变化的规律非常一致,即极端降水处理($P_{+50\%}$ 和 $P_{-50\%}$)显著提升了植物群落的植物功能性状多样性水平,FDiv、QE、FRic 和 FEve 指数均显著增加。说明极端降水条件下,群落功能趋于多样化,生态位得以扩展和进一步分化,物种间的功能差异和协同效应进一步增强[34—35]。其中,FRic 的上升表明群落功能空间的覆盖范围扩大,植物群落在不同水分条件下能利用更广阔的生态功能空间,从而提高对环境变化的适应能力。FDis 的增加意味着生态位分化增强,物种功能特征的离散度提高,这可能有助于提升群落的稳定性和抗干旱能力。而 FDiv 的提升则反映了群落中功能极端值分布的扩大,使生态位边界得到拓展。Rao 二次熵的升高说明物种丰度与功能特征之间的“质-量”耦合效应得到加强。FEve 的改善则表明群落内各功能特征的分布更加均衡,从而促进了资源利用的协同效率与功能稳定性[36]。值得

注意的是,FDis 的不显著变化说明群落整体功能结构框架可能未发生根本改变,但 QE 的显著变化揭示了物种在既定功能空间内通过丰度再分配实现了效率优化,形成“快速响应-稳健维持”的功能互补格局。这一结果支持干旱生态系统“扰动中介共存”理论[34],即在环境压力下,群落可通过促进性状分异的方式保持稳定。

以上研究结果还与经典环境过滤理论[35]形成了有趣对比:在极端干旱($P_{-50\%}$)和强降水($P_{+50\%}$)条件下,群落并未出现该理论预期的功能趋同,反而通过生态位边界扩展(FDiv)和功能空间填充优化(FRic)实现了植物功能性状多样性提升。因此本研究推测,极端水分梯度可能加剧了资源异质性,驱动植物采取差异化生存策略:薄叶物种通过形态可塑性快速占据瞬时湿润生态位,而厚叶物种则强化结构抗旱以巩固干旱微生境,这种“时空生态位分离"机制[14]有效降低了种间竞争排斥,提升了植物功能性状多样性指数,促使荒漠草原群落植物在水资源有限的生态系统中实现生态位分离和共存。

4 结论

(1)$P_{-30\%}$ 和 $P_{-50\%}$ 处理下共存植物均表现出减小叶面积、增厚叶片与增加地下生物量的耐受干旱特征。随降水量减少,物种间功能性状变化存在明显差异,短花针茅调整根系和叶片形态避免脱水并增强水分保持与获取能力,深根系植物牛枝子和银灰旋花增加根长和根面积保持水分吸收,以小而厚的叶片耐受干旱。远志根系浅,赖草叶面积大,光合与蒸腾较高,二者具有“快速资源获得型”与“资源依赖型”特征。

(2)极端降水处理($P_{+50\%}$ 和 $P_{-50\%}$)显著提升了荒漠草原植物群落的功能多样性水平,功能分异度(FDiv)、Rao 二次熵指数(QE)、功能丰富度(FRic)和功能均匀度(FEve)同步增加,群落功能趋向多样化,物种间的功能差异与协同效应提升,促进了物种共存。

参考文献(References):

[1] IPCC. Climate Change. The Physical Science Basis. Cambridge UK: Cambridge University Press, 2021.

[2] Stevenson S, Coats S, Touma D, Cole J, Lehner F, Fasullo J, Otto-Bliesner B. Twenty-first century hydroclimate: a continually changing baseline, with more frequent extremes. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2022, 119(12): e2108124119.

[3] Diaz S, Cabido M, Casanoves F. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. Journal of Vegetation Science, 1998, 9(1): 113-122.

[4] Bartholomeus R P, Witte J P M, van Bodegom P M, van Dam J C, Aerts R. Climate change threatens endangered plant species by stronger and interacting water-related stresses. Journal of Geophysical Research Biogeosciences, 2011, 116, G04023.

[5] Wright I J, Reich P B, Westoby M, Ackerly D D, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen J H C, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom P K, Gulias J, Hikosaka K, Lamont B B, Lee T L, Lee W, Lusk C, Midgley J J, Navas M L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov V I, Roumet C, Thomas S C, Tjoelker M G, Veneklaas E J, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum. Nature, 2004, 428(6985): 821-827.

[6] DíazS KattgeJ, CornelissenJHC, WrightIJ LavorelS, DrayS ReuB KleyerM, WirthC, ColinPrenticeI, GarnierE BönischG, WestobyM, PoorterH, ReichPB, MolesAT, DickieJ, GillisonAN, ZanneAE, ChaveJ, JosephWrightS, Sheremet′evSN, JactelH, BaralotoC, CeraboliniB, ShipleyB, KirkupD, CasanovesF, JoswigJS, GüntherA, FalczukV, RügerN, MahechaMD, GornéLD. The global spectrum of plant form and function. Nature 2016. 529(7585): 167-171.

[7] 盘远方, 陈兴彬, 姜勇, 梁士楚, 陆志任, 黄宇欣, 倪鸣源, 覃彩丽, 刘润红. 桂林岩溶石山灌丛植物叶功能性状和土壤因子对坡向的响应. 生态学报, 2018, 38(5): 1581-1589.

[8] Farrish K W. Spatial and temporal fine-root distribution in three Louisiana forest soils. Soil Science Society of America Journal, 1991, 55(6): 1752-1757.

[9] Hu H Y, Zhu L, Li H X, Xu D M, Xie Y Z. Seasonal changes in the water-use strategies of three herbaceous species in a native desert steppe of Ningxia, China. Journal of Arid Land, 2021, 13(2): 109-122.

[10] Zhang H, Song K C, Hu H Y, Ma S, Ma F H. Variability in precipitation influences the water sourcing and adaptive strategies of key plant species within the desert steppe ecosystem. Ecological Indicators, 2024, 158: 111333.

[11] 李永华, 卢琦, 吴波, 朱雅娟, 刘殿君, 张金鑫, 靳占虎. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系. 植物生态学报, 2012, 36(1): 88-98.

[12] 吴旭东, 季波, 何建龙, 任小玢, 俞鸿千, 王占军. 控制降水梯度对荒漠草原优势植物叶功能性状及土壤养分的影响. 生态学报, 2021, 41(7): 2719-2727.

[13] Freschet G T, Cornelissen J H C, Van Logtestijn R S P, Aerts R. Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. Journal of Ecology, 2010, 98(2): 362-373.

[14] Silvertown J, Araya Y, Gowing D. Hydrological niches in terrestrial plant communities: a review. Journal of Ecology, 2015, 103: 93-108.

[15] Wang R L, Wang Q F, Zhao N, Yu G R, He N P. Complex trait relationships between leaves and absorptive roots: Coordination in tissue N concentration but divergence in morphology. Ecology and Evolution, 2017, 7(8): 2697-2705.

[16] Zhao N, Yu G R, He N P, Wang Q F, Jia Y L. Coordinated pattern of multi-element variability in the leaves and roots across Chinese forest biomes. Global Ecology and Biogeography, 2016, 25(3): 359-367.

[17] Weigelt A, Mommer L, Andraczek K, Iversen C M, Bergmann J, Bruelheide H, Fan Y, Freschet GT, Guerrero-Ramírez NR, Kattge J. An integrated framework of plant form and function: The belowground perspective. New Phytologist, 2021, 232, 42-59.

[18] 李善家, 王子濠, 苏培玺, 王辉, 王福祥, 崔莉娟. 荒漠植物性状权衡策略及功能多样性研究进展. 生态学报, 2022, 42(18): 7308-7320.

[19] Brum M, Alves L F, de Oliveira-Junior R C, Moutinho V H P, Restrepo-Coupe N, Chaves K, Penha D, Prohaska N, de Camargo P B, Teodoro G S, Júnior S R X, Stark S C, Moura J M S, Silva R, Oliveira R S, Saleska S R. Tree hydrological niche acclimation through ontogeny in a seasonal Amazon forest. Plant Ecology, 2023, 224(12): 1059-1073.

[20] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity (FD), species richness and community composition. Ecology Letters, 2002, 5(3): 402-411.

[21] Diaz S, Cabido M. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution, 2001, 16(11): 646-655.

[22] Petchey O L, Gaston K J. Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecology Letters, 2006, 9(6): 741-758.

[23] 董世魁, 汤琳, 张相锋, 刘世梁, 刘全儒, 苏旭坤, 张勇, 武晓宇, 赵珍珍, 李钰, 沙威. 高寒草地植物物种多样性与功能多样性的关系. 生态学报, 2017, 37(5): 1472-1483.

[24] Ottaviani G, Keppel G, Götzenberger L, Harrison S, Opedal Ø H, Conti L, Liancourt P, Klimešová J, Silveira F A O, Jiménez-Alfaro B, Negoita L, Doležal J, Hájek M, Ibanez T, Méndez-Castro F E, Chytrý M. Linking plant functional ecology to island biogeography. Trends in Plant Science, 2020, 25(4): 329-339.

[25] Sun J, Wang H M. Soil nitrogen and carbon determine the trade-off of the above- and below-ground biomass across alpine grasslands, Tibetan Plateau. Ecological Indicators, 2016, 60: 1070-1076.

[26] Cheng Z, Cui Z, Shi J J, Liu Y, La Pierre K J, Wu G L. Plant functional types drive differential responses of grassland ecosystem functions along a precipitation gradient. Ecological Indicators, 2021, 133: 108433.

[27] Peng F, Xue X, You Q G, Sun J, Zhou J, Wang T, Tsunekawa A. Change in the trade-off between aboveground and belowground biomass of alpine grassland: Implications for the land degradation process. Land Degradation & Development, 2020, 31(1): 105-117.

[28] 邢彬彬, 安慧, 刘姝萱, 尹星元, 文志林, 郭建超, 刘小平, 王波. 降水变化对荒漠草原植物群落生物量及其权衡关系的影响. 草地学报, 2023, 31(10), 3103-3113.

[29] 张腊梅, 刘新平, 赵学勇, 张铜会, 岳祥飞, 云建英. 科尔沁固定沙地植被特征对降雨变化的响应. 生态学报, 2014, 34(10): 2737-2745.

[30] 张彬, 朱建军, 刘华民, 潘庆民. 极端降水和极端干旱事件对草原生态系统的影响. 植物生态学报, 2014, 38(9): 1008-1018.

[31] Zhou T C, Sun J, Zong N, Hou G, Shi P L. Community species diversity mediates the trade-off between aboveground and belowground biomass for grasses and forbs in degraded alpine meadow, Tibetan Plateau. Ecology and Evolution, 2021, 11(19): 13259-13267.

[32] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, Oleksyn J, Poot P, Mommer L. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control. New Phytologist, 2012, 193(1): 30-50.

[33] Chaves M M, Maroco J P, Pereira J S. Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. Functional Plant Biology, 2003, 30(3): 239-264.

[34] Schwinning S, Ehleringer J R. Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. Journal of Ecology, 2001, 89(3): 464-480.

[35] Kraft N J B, Adler P B, Godoy O, James E C, Fuller S, Levine J M. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. Functional Ecology, 2015, 29(5): 592-599.

[36] Villéger S, Mason N W H, Mouillot D. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology, 2008, 89(8): 2290-2301.