DOI: 10.13718/j.cnki.xdzk.2022.09.003

降雨极端化对喀斯特草本植物功能性状的影响

咎瑛，　索朗玉珍，　马竟文，　余钰淋，　陶建平，　罗唯学

西南大学 生命科学学院/三峡库区生态环境教育部重点实验室，重庆 400715

摘要：植物功能性状不仅能够客观地反映植物对外部环境适应策略的差异，还可以揭示植物对群落结构和生态系统过程与功能的影响. 探究植物叶片和根系主要性状对降雨极端化的响应，对揭示西南喀斯特地区草本植物对环境变化的响应和适应策略至关重要. 以西南喀斯特弃耕地群落演替初期草本植物为研究对象，分析在未来降雨格局变化的背景下，随着不同级别降雨强度的极端化，喀斯特弃耕地中不同草本植物的叶片、根系功能性状的响应及二者之间的关系. 结果表明：① 植物功能性状的变异主要受到种间变异的影响，但叶组织密度的变异主要受种内变异的控制；② 短期内，除叶组织密度外，降雨极端化对各植物叶片和根系的功能性状并无统计学意义；③ 叶片与根系的成对性状之间的关系为协同关系，且在短期内这种协同关系并没有随着降雨极端化而发生改变.

关　键　词：喀斯特；弃耕地；降雨极端化；叶片和根系性状；植被恢复

中图分类号：Q948.12　　**文献标志码**：A　　开放科学(资源服务)标识码(OSID)：

文 章 编 号：1673-9868(2022)09-0020-12

Effects of Rainfall Extremes on Functional Traits of Karst Herbaceous Plants

ZAN Ying，　Suoliangyuzhen，　MA Jingwen，
YU Yulin，　TAO Jianping，　LUO Weixue

School of Life Sciences，Southwest University/Key laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region，Ministry of Education，Chongqing 400715，China

Abstract：Plant functional traits can not only objectively reflect the differences of plants adaptation strategies to the external environment，but also reveal the effects of organisms on community structure and ecosystem processes and functions. It is very important to explore the response of the important traits of plant leaf and root to rainfall extremes to reveal the response and adaptation strategies of herbaceous plants to environmental changes in karst areas of Southwest China. The present study took herbaceous plants in abandoned farmland of karst region in Southwest China as the research object to analyze the response of leaf

收稿日期：2022-06-21
基金项目：国家重点研发计划项目(2016YFC0502304).
作者简介：咎瑛，硕士研究生，主要从事植物生态学的研究.
通信作者：罗唯学，讲师.

and root functional traits of different herbaceous plants and the relationship between them under the background of future rainfall pattern change. The results showed that: ① The variation of plant functional traits was mainly affected by interspecific variation, but the leaf tissue density was mainly affected by intraspecific variation. ② In the short term, rainfall extremes had no significant effect on leaf and root functional traits except leaf tissue density. ③ The relationship between paired traits of leaf and root was synergistic, and this synergistic relationship did not change with rainfall extremes in the short term. The results can provide a scientific basis for understanding the environmental adaptation strategies of herbaceous plants in karst ecosystem, and benefit for predicting community dynamics and accelerating the vegetation restoration in abandoned farmland of karst region.

Key words: karst; abandoned farmland; extreme rainfall; leaf and root traits; vegetation restoration

未来全球气温的持续上升会加剧全球水循环强度和过程的改变，导致全球降雨格局发生变化[1]. 降雨格局的变化主要体现在降雨量的变化、降雨时间分布的变化和极端降雨事件的增加等方面[2-3]. 相对于降雨量的变化，极端降雨事件的增加对生态系统进程的影响更为重要[4-5]. 我国未来极端降雨事件也呈增加的趋势[6]，这种极端气候的增加会通过影响陆地植物的生理、行为以及初级生产力而使全球的生物群落发生变化，进而改变植物群落的结构和生态系统服务功能[7-8].

植物功能性状是能够响应生存环境的变化并(或)对生态系统功能有一定影响的植物性状[9-10]. 它不仅能够客观地反映植物自身生理过程及其对外部环境适应策略的差异，还可有效地将群落结构与环境以及生态系统过程等密切联系起来，揭示植物对生态系统过程与功能的影响[11]. 叶片和根系作为植物的地上和地下资源吸收器官，二者的功能性状与群落组成和生态系统的功能密切相关[12-13]. 当未来降雨格局变化时，植物的叶片和根系的功能性状可能会呈现出不同的响应[14-16]. 大部分研究表明二者之间的关系表现为协同关系[17-18]，即植物的叶片和根系有着相似的表现型；而少数研究结果表明二者之间的关系表现为权衡关系[19-20]，即植物将增加对地上器官的分配和投入，减少对地下器官的分配和投入. 分析植物功能性状对未来降雨极端化的响应，可为探寻未来降雨极端化下植物的生长策略提供科学依据[21].

西南喀斯特地区作为世界上最大的连续喀斯特分布地区之一，由于其具有地表土被薄且不连续、储水保水能力不强和岩石裸露率高等特点，使土壤水分成为该地区生态系统重要的限制因素[22]. 由于社会经济的快速发展和城镇化的推进，耕地破碎化的现象日趋严峻[23]，越来越多的农田被弃耕[24]，形成了大面积的弃耕地. 近年来，关于弃耕地上的植被恢复日益成为喀斯特地区生态建设的重要内容. 弃耕地的植被恢复可以最大限度地发挥其对土壤碳储存和其他温室气体(如 CH_4 和 N_2O)排放的积极影响[25]，其中喀斯特弃耕地具有显著增加土壤有机碳和全氮的潜力[26]. 因此，开展喀斯特地区的植被恢复工作对于增加废弃农田的碳储存以及应对气候变化具有重要的意义.

随着弃耕年限的增加，植物群落会逐渐从草本群落向灌木群落演替，其地上生物量也会明显增加，这有利于植物更好地适应环境[27]. 然而，当极端干旱事件增加时，植物可能会增加对根系的投资来适应环境[28]. 本研究以喀斯特弃耕地 12 种草本植物的 4 组叶片和根系的功能性状指标为研究对象，探究以下问题：① 在未来降雨格局变化的背景下，不同草本植物叶片、根系性状是如何变化的？② 与光合作用有关的叶片性状和与养分吸收有关的根系性状之间是协同关系还是权衡关系？

1　材料与方法

1.1　研究区概况

研究区位于金佛山喀斯特生态系统国家野外科学观测研究站——中梁山槽上观测点(E106°26′47″，N29°47′18″)，海拔 592 m. 该地属于中亚热带季风湿润气候，年平均温度为 18.5℃，年平均降水量约为 1 100 mm，全年的降水主要集中在 3～9 月，地带性植被为中亚热带常绿阔叶林. 但由于受到岩性、土壤属

性、水土流失和人类活动的多重影响，岩溶槽谷中已经没有典型的常绿阔叶林地. 该实验地中目前的优势种主要为小蓬草(*Erigeron canadensis*)、狗尾草(*Setaria viridis*)等草本植物.

1.2 实验设计

2020年7月，在研究站设置了可以控制降雨强度变化的观测样地(图1). 根据国家气象局资料[29]划分的降雨强度等级、喀斯特地区现在实际的降雨情况及对未来降雨情况的预测，最终确定了4个处理组，即自然降雨处理组(CK)，截流40%后累积水量达到中雨(10 mm)后回补的中雨频率增强处理组(T10)，截流40%后累积水量达到大雨(25 mm)后回补的大雨频率增强处理组(T25)，截流40%后累积水量达到暴雨(50 mm)后回补的暴雨频率增强处理组(T50). 采用完全随机设计，每个处理组均有10个遮雨棚作为重复，降雨实验共计40个遮雨棚.

图1 研究区位置及遮雨棚示意图

将所选区域内0～20 cm的表层土壤挖出，去除土壤中的根系和植物体，集中混匀后回填，从而保证每个实验样方的土壤种子库来源一致. 每个遮雨棚的占地面积为3 m×3 m(9 m^2)，其中核心区为2 m×2 m(4 m^2)，外围为缓冲区. 每个遮雨棚的高度相同且具有一定的倾斜度，便于雨水的收集. 处理组的棚顶用“V”型PVC材料进行遮挡，PVC管的平均宽度为6.31cm，每个处理组放置19条，使每个遮雨棚的遮挡面积为40%，对照组放置相同的挡板数，但将其呈“倒V”型放置. 最后，使用电脑控制(www.dyyyyyy.cn/)对30个遮雨棚进行降雨截流及回补，实现降雨极端化处理.

降雨极端化处理事件为2020年11月至2021年9月底. 在此期间，排除2 mm以下的无效降雨(51次)后[30]，自然降雨处理组(CK)共有49次小雨、14次中雨、8次大雨和5次暴雨. 经过降雨处理后，中雨频率增强处理组(T10)有6次小雨、34次中雨、3次大雨和0次暴雨；大雨频率增强处理组(T25)有10次小雨、3次中雨、14次大雨和0次暴雨；暴雨频率增强处理组(T50)有10次小雨、3次中雨、1次大雨和7次暴雨，最终实现了对不同级别降雨的极端化处理.

1.3 植物功能性状取样及指标测定

基于2021年8月的植物调查，按照各处理组中不同物种的多度进行排序，最终选择各处理组中均存在

且多度较高的 12 个物种(表 1)．在各处理组中，12 个物种的总多度均达到 80%．

表 1　中梁山喀斯特弃耕地 12 种草本植物

序号	物种名	科名	生活型
1	稗(*Echinochloa crus-galli*)	禾本科	一年生草本
2	狗尾草(*Setaria viridis*)	禾本科	一年生草本
3	金色狗尾草(*Setaria pumila*)	禾本科	一年生草本
4	升马唐(*Digitaria ciliaris*)	禾本科	一年生草本
5	鸭跖草(*Commelina communis*)	鸭跖草科	一年生草本
6	蛇莓(*Duchesnea indica*)	蔷薇科	多年生草本
7	丛枝蓼(*Polygonum posumbu*)	蓼科	一年生草本
8	铁苋菜(*Acalypha australis*)	大戟科	一年生草本
9	小蓬草(*Erigeron canadensis*)	菊科	一年生草本
10	喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)	苋科	一年生草本
11	紫菀(*Aster tataricus*)	菊科	多年生草本
12	酢浆草(*Oxalis corniculata*)	酢浆草科	多年生草本

2021 年 8 月，进行植物采样．在每个处理组中，每个物种随机选择 3～5 株长势一致且无病虫害的植物进行采集．将植株的叶片和冲洗后的根系分别装入对应处理组的自封袋，做好标记并放入装有冰袋的泡沫箱中，迅速带回实验室，进行下一步的植物形态结构的测定(表 2)．

叶形态性状指标主要包括叶厚度(Leaf thickness，LT)、叶组织密度(Leaf tissue density，LTD)、比叶面积(Specific leaf area，SLA)、叶氮质量分数(Leaf nitrogen content，LNC)．其中，采用 CHNS-O 元素分析仪(Vario EL cube，Germary)测定叶氮质量分数．叶厚度使用测厚仪进行测定．用 image J 对扫描后得到的叶图片(CanoScan Lide300)进行叶面积(Leaf area，LA)和叶体积(leaf volume，LV)的计算．将扫描后的叶片烘干至恒质量，得到叶干质量(Leaf dry weight，LG)，计算叶组织密度($D_{叶组织}$)和比叶面积($S_{比叶}$)．

$$D_{叶组织}=G_{叶}/V_{叶}$$

$$S_{比叶}=A_{叶}/G_{叶}$$

式中，$G_{叶}$ 为叶干质量，$V_{叶}$ 为叶体积，$A_{叶}$ 为叶面积．

根系形态性状主要包括根直径(Root diameter，RD)、根组织密度(Root tissue density，RTD)、比根长(Specific root length，SRL)、根氮质量分数(Root nitrogen content，RNC)．用 CHNS-O 元素分析仪(Vario EL cube，Germary)测定根氮质量分数．用根系扫描仪(WinRHIZO Expression 10000XL)进行扫描，获得根直径、根长(Root length，RL)和根体积(Root volume，RV)．然后，将根放入烘箱中烘干后称量，得到根干质量(Root dry weight，RG)，计算出根组织密度($D_{根组织}$)和比根长($L_{比根}$)．

$$D_{根组织}=G_{根}/V_{根}$$

$$L_{比根}=L_{根}/G_{根}$$

式中，$G_{根}$ 为根干质量，$V_{根}$ 为根体积，$L_{根}$ 为根长．

表 2　地上地下成对性状的生态学意义

成对性状	生态学意义
叶厚度(LT，mm)—根直径(RD，mm)	植物叶片水分的供应和存储
比叶面积(SLA，$cm^2 \cdot g^{-1}$)—比根长(SRL，$cm \cdot g^{-1}$)	植物获取资源的能力
叶组织密度(LTD，$g \cdot cm^{-3}$)—根组织密度(RTD，$g \cdot cm^{-3}$)	植物水分保持及防御外界的能力
叶氮质量分数(LNC，$mg \cdot g^{-1}$)—根氮质量分数(RNC，$mg \cdot g^{-1}$)	与光合速率和植物养分储存相关，反映植物生长及生理机制调节

1.4　数据分析

本研究通过变异系数量化种间和种内性状变异的程度[31]，计算变异系数：

$$CV = S/\overline{X} \times 100$$

式中，CV 为某一性状变异系数(%)，S 为该性状的标准差，$\overline{X}$ 为该性状的平均值.

对所有植物功能性状数据进行 $\ln(x+1)$ 转换使数据符合正态分布. 采用线性混合效应模型对性状变异进行嵌套式方差分解，分析性状变异的来源；采用森林图对12种草本植物叶片和根系功能性状对不同处理组的响应进行可视化，计算不同处理组下性状的响应比(response ratio，RR)：

$$RR = (\overline{R_t} - \overline{R_{ck}})/\overline{R_{ck}}$$

式中，RR 为某一性状的响应比(%)，$\overline{R_t}$ 为 T10，T25 或 T50 处理组中该性状的平均值，$\overline{R_{ck}}$ 为对照组中该性状的平均值.

用单因素方差分析各性状的响应比在不同处理中是否有统计学意义；采用主成分分析法(PCA)分析叶片和根系性状的相关性以及在各处理组中是否有统计学意义；采用一般线性回归模型将叶片和根系的成对性状进行拟合. 以上分析和制图均在 SPSS 25.0，R 4.1.1 和 Original Pro 2021 软件中进行.

2 结果分析

2.1 植物叶片和根系功能性状的变异特征

在植物功能性状的种内变异系数中，同一物种的不同功能性状变异系数不同. 在不同降雨处理下，部分草本植物与资源获取有关的性状变异系数较大，如酢浆草、稗、狗尾草、升马唐和铁苋菜. 此外，部分草本植物与防御外界能力有关的性状变异系数较大，如紫菀、丛枝蓼、金色狗尾草、蛇莓和小飞蓬(表3). 在植物功能性状的种间变异系数中，比根长(SRL)在不同的处理组中变异系数最大，叶组织密度(LTD)次之. 在12个草本植物中，铁苋菜的叶厚度(LT)、叶组织密度(LTD)、根直径(RD)、比根长(SRL)和根组织密度(RTD)的变异系数均为最大(表3).

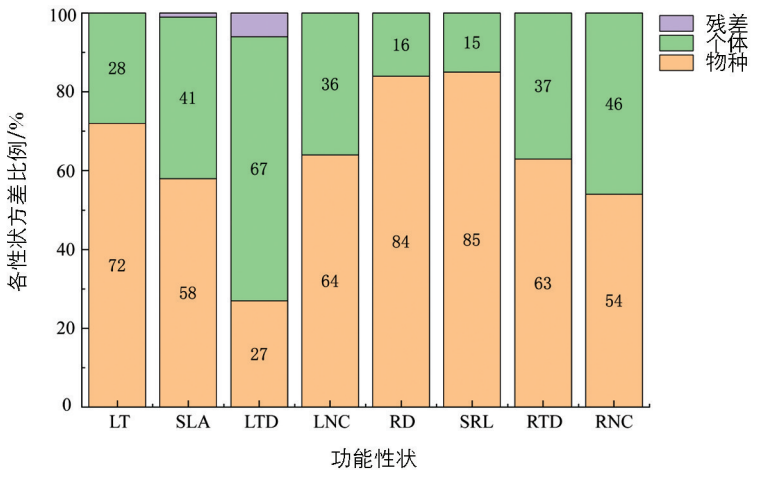
不同性状变异来源大致可以分为2类：第一类为种间性状主导，除叶组织密度(LTD)以外，种间性状变异对其他7个指标的解释率在54%～85%之间，这表明种间变异是叶厚度(LT)、比叶面积(SLA)、叶氮质量分数(LNC)、根直径(RD)、比根长(SRL)、根组织密度(RTD)和根氮质量分数(RNC)性状变异的主要来源；第二类为种内性状变异主导，叶组织密度(LTD)的种内性状变异高达67%，这表明种内性状变异是叶组织密度(LTD)性状变异的主要来源(图2).

表3 喀斯特弃耕地12种草本植物叶和根功能性状的变异系数

物种	种内性状变异系数/%							
	叶厚度/cm	比叶面积/($cm^2 \cdot g^{-1}$)	叶组织密度/($g \cdot cm^{-3}$)	叶氮质量分数/($mg \cdot g^{-1}$)	根直径/mm	比根长/($cm \cdot g^{-1}$)	根组织密度/($g \cdot cm^{-3}$)	根氮质量分数/($mg \cdot g^{-1}$)
稗	18.74	10.37	11.99	11.30	12.04	30.14	5.49	16.19
狗尾草	13.54	8.07	10.12	15.87	14.84	18.58	8.28	9.23
金色狗尾草	7.47	2.36	6.44	22.34	18.07	28.04	33.71	5.54
升马唐	22.76	11.67	14.90	8.09	20.92	48.39	21.96	6.79
鸭跖草	6.59	3.70	5.76	25.04	11.89	22.29	11.51	26.19
酢浆草	14.46	40.42	27.56	6.56	22.92	26.15	27.06	5.82
丛枝蓼	14.37	10.70	16.50	7.13	14.63	14.78	21.52	11.23
蛇莓	15.40	26.03	23.85	15.59	5.29	19.72	12.10	14.13
铁苋菜	27.17	9.52	79.57	6.70	29.89	141.66	62.79	19.11
小飞蓬	2.47	5.65	8.03	11.86	14.20	23.03	28.96	23.39
喜旱莲子草	3.95	7.20	48.17	13.35	14.37	33.21	15.80	15.40
紫菀	19.31	9.03	35.96	17.78	18.46	31.06	23.34	5.22
种间性状变异系数/%	23.83	29.59	60.18	22.54	28.08	71.33	37.90	23.69

2.2　植物叶片和根系性状对降雨极端化的响应

12 种草本植物的叶片和根系性状对降雨极端化的响应在方向和程度上差异均有统计学意义(图 3)，但不同级别降雨的极端化对大多数植物叶片和根系性状的影响并没有统计学意义. 在根系功能性状中，T10 处理组中喜旱莲子草的根氮质量分数(RNC)与对照组有统计学意义，且随着降雨极端化程度的加大，差异逐渐减小；T50 处理组中金色狗尾草的比根长(SRL)与对照组有统计学意义. 然而，大多数的物种会选择通过改变叶片功能性状来响应降雨的极端化，如单子叶植物稗、狗尾草、金色狗尾草、升马唐和鸭跖草都会通过增加叶片厚度(LT)，降低叶组织密度(LTD)来响应降雨的极端化. 对于双子叶植物叶片而言，其功能性状响应并无明显趋势，如蛇莓通过减少叶氮质量分数(LNC)和比叶面积(SLA)，增加叶组织密度(LTD)和叶厚度(LT)来响应降雨的极端化，而紫菀却通过增加叶氮质量分数(LNC)和比叶面积(SLA)，降低叶厚度(LT)来响应降雨的极端化. 这些结果表明，不同的物种会通过改变不同的性状来适应环境的变化，双子叶植物对降雨极端化的响应要比单子叶植物更多元化. 草本植物性状的综合分析结果显示，降雨极端化仅仅对叶组织密度(LTD)有统计学意义(表 4).



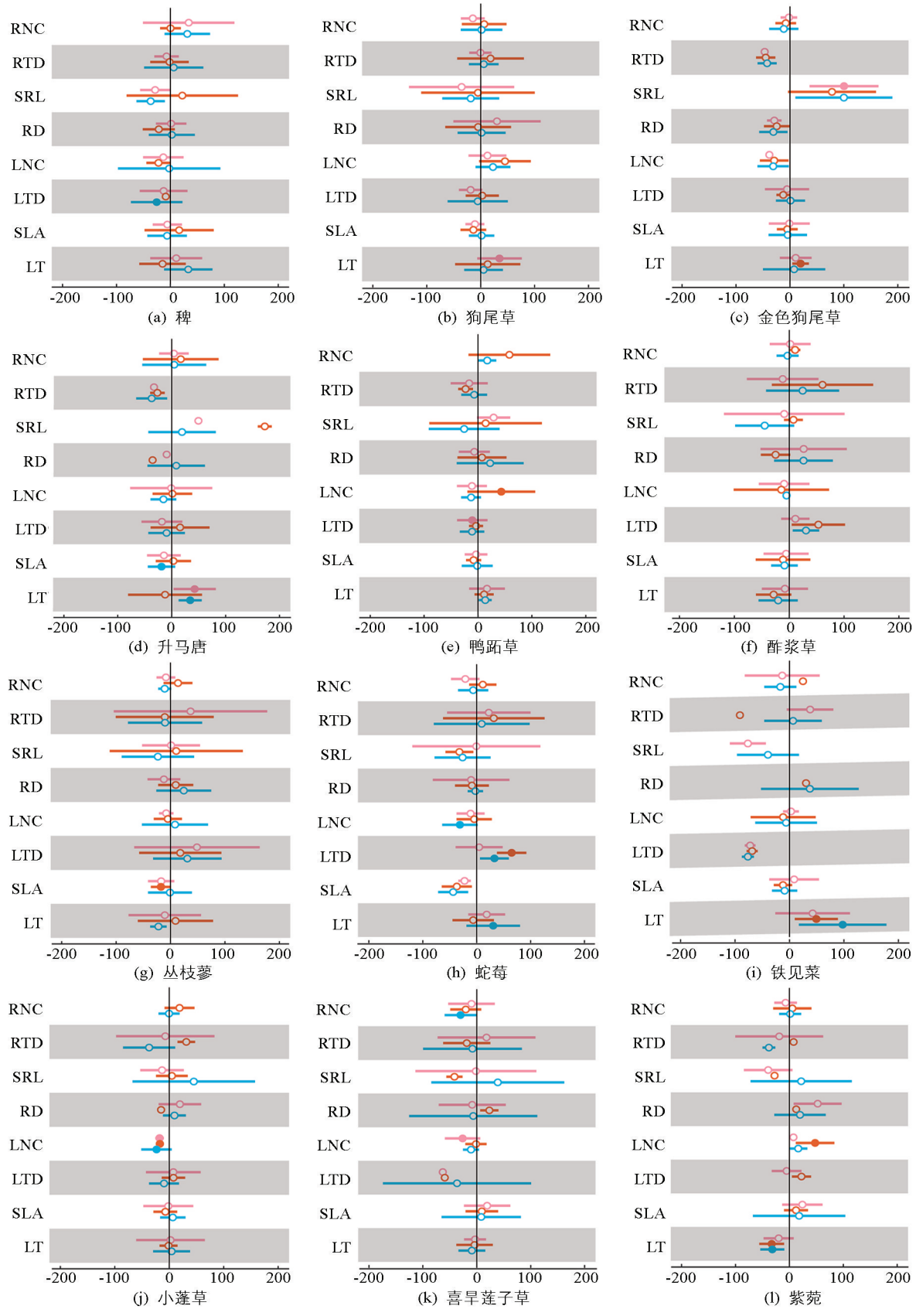
图中数值为对应的方差解释量，其解释量越高代表该因素对性状变异的影响越大. LT 为叶厚度，SLA 为比叶面积，LTD 为叶组织密度，LNC 为叶氮质量分数，RD 为根直径，SRL 为比根长，RTD 为根组织密度，RNC 为根氮质量分数.

图 2　植物功能性状变异来源分析

表 4　降雨极端化对喀斯特弃耕地草本植物叶和根功能性状的影响($\bar{X}\pm S$)

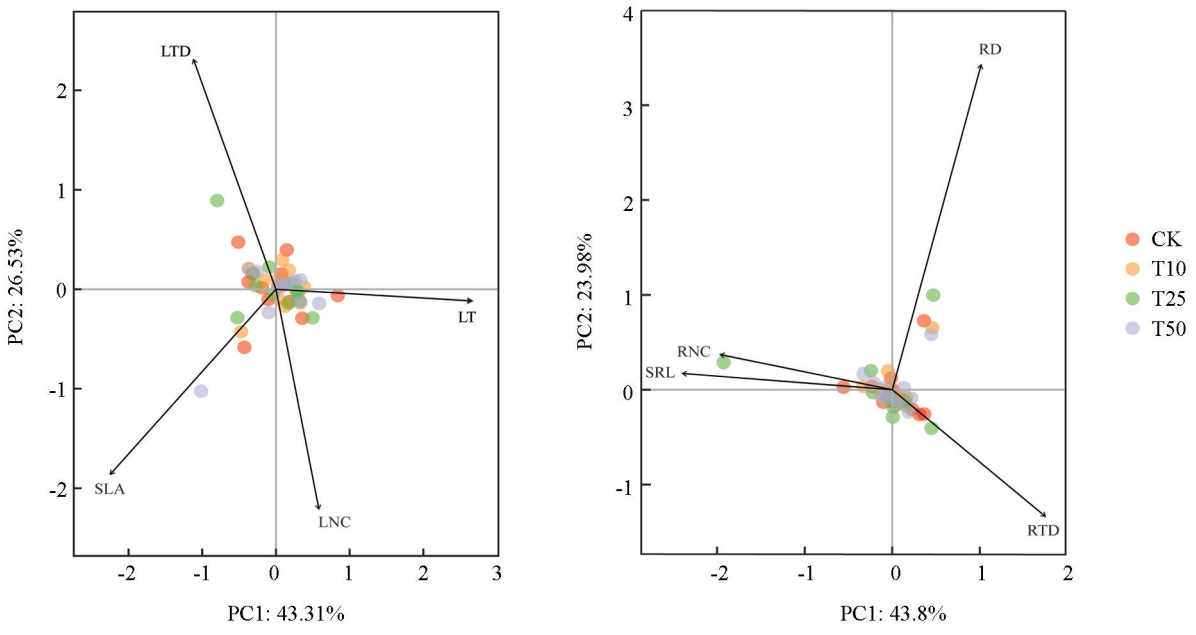
测量指标	处理组				
	CK	T10	T25	T50	p 值
叶厚度/cm	0.26±0.13	0.26±0.08	0.23±0.10	0.25±0.10	0.07
比叶面积/($cm^2 \cdot g^{-1}$)	334.95±123.72	309.05±111.76	322.71±110.140	378.00±336.66	0.56
叶组织密度/($g \cdot cm^{-3}$)	0.19±0.27	0.16±0.13	0.19±0.24	0.14±0.04	0.01
叶氮质量分数/($mg \cdot g^{-1}$)	16.32±6.67	15.31±5.70	16.74±6.44	14.52±5.25	0.45
根直径/mm	0.66±0.70	0.67±0.69	0.68±0.87	0.67±0.58	0.14
比根长/($cm \cdot g^{-1}$)	2 232.19±1 740.78	2 113.55±1 741.74	3 747.80±6 479.62	2 152.19±2 695.66	0.34
根组织密度/($g \cdot cm^{-3}$)	0.40±0.25	0.33±0.14	0.40±0.22	0.39±0.22	0.51
根氮质量分数/($mg \cdot g^{-1}$)	5.89±1.74	6.13±1.68	6.83±2.36	6.74±3.04	0.38

在叶片功能性状中，比叶面积(SLA)与叶组织密度(LTD)和叶厚度(LT)呈负相关关系，与叶氮质量分数(LNC)呈正相关关系. 在根系功能性状中，比根长(SRL)与根直径(RD)、根组织密度(RTD)呈负相关关系，与根氮质量分数(RNC)呈正相关关系. 当不同级别的降雨极端化时，4 个处理组并没有出现明显的分异(图 4)，这表明虽然叶片和根系会通过权衡性状之间的关系来共同协调适应水分的变化，但这种权衡关系并没有随着降雨极端化的程度而发生改变.



水平误差条表示响应值的标准误差($\overline{X}\pm S$). 实心圆表示根系性状对降雨极端化影响有统计学意义($p<0.05$). 蓝色、橙色和粉色分别代表T10, T25和T50处理组. LT为叶厚度, SLA为比叶面积, LTD为叶组织密度, LNC为叶氮质量分数, RD为根直径, SRL为比根长, RTD为根组织密度, RNC为根氮质量分数. LT为叶厚度, SLA为比叶面积, LTD为叶组织密度, LNC为叶氮质量分数, RD为根直径, SRL为比根长, RTD为根组织密度, RNC为根氮质量分数.

图3 喀斯特弃耕地12种草本植物叶片和根系功能性状对降雨极端化的响应



(a) 叶片　　(b) 根系

LT 为叶厚度，SLA 为比叶面积，LTD 为叶组织密度，LNC 为叶氮质量分数，RD 为根直径，SRL 为比根长，RTD 为根组织密度，RNC 为根氮质量分数.

图 4　喀斯特弃耕地草本植物叶片与根系的主成分分析图

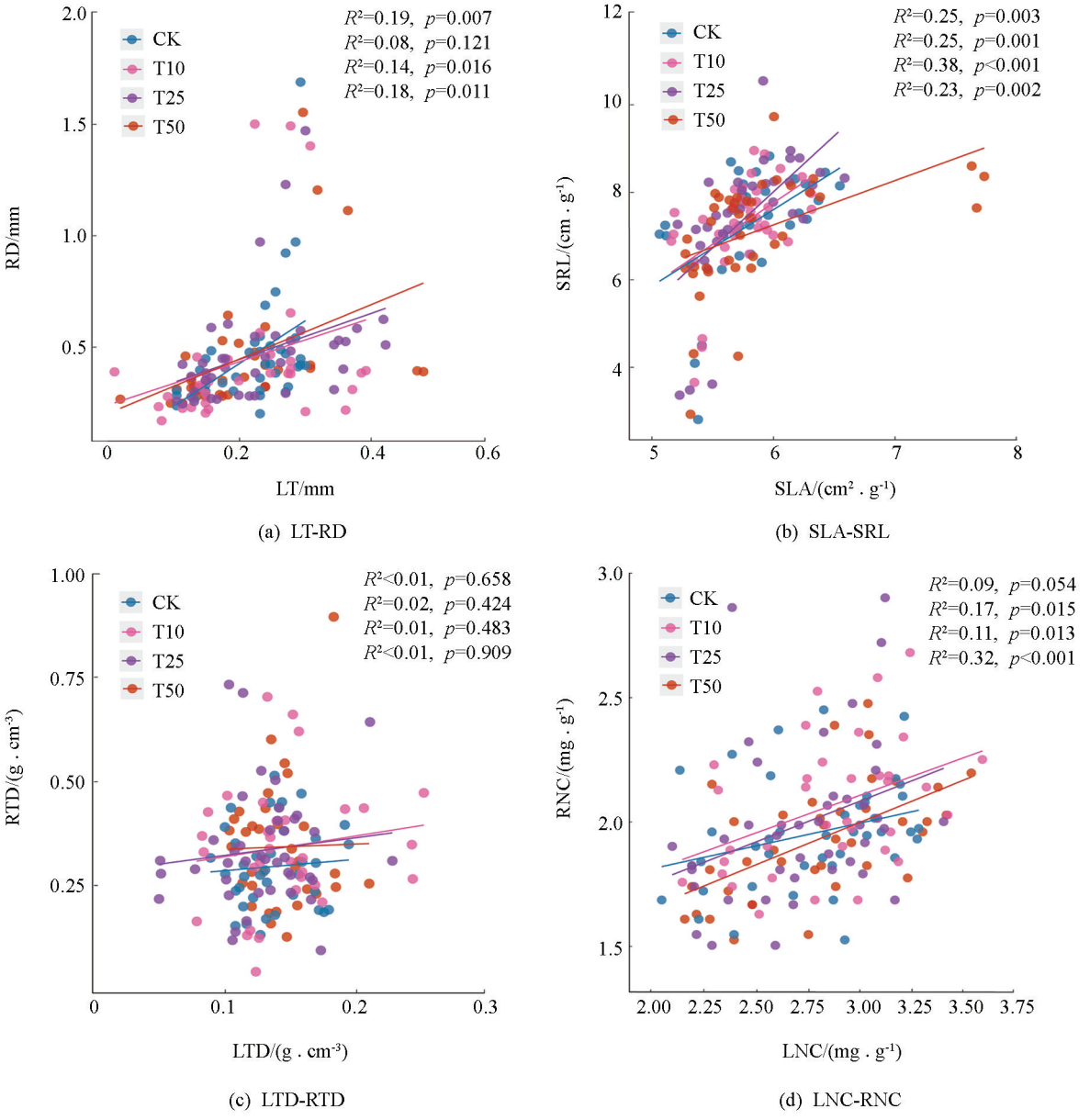
2.3　降雨极端化对植物叶片与根系成对性状的影响

除成对性状叶组织密度—根组织密度(LTD-RTD)以外，叶厚度—根直径(LT-RD)与叶氮质量分数—根氮质量分数(LNC-RNC)、比叶面积—比根长(SLA-SRL)均呈显著的正相关关系(图 5)，这表明在喀斯特弃耕地草本植物中，植物的叶片和根系表现为协同关系. 当未来不同级别的降雨极端事件增加时，植物地上地下性状之间的协同性并未发生改变，但其协同程度会发生变化. 从图 5 中回归方程的斜率可以看出，未来极端降雨事件增加时，叶氮质量分数—根氮质量分数(LNC-RNC)的协同性将增加，而叶厚度—根直径(LT-RD)的协同性却降低. 当中雨和大雨频率增强时，比叶面积—比根长(SLA-SRL)的协同性增加，而暴雨频率增加时，该成对性状的协同性降低.

3　讨论与结论

3.1　植物叶、根功能性状的变异特征及对降雨极端化的响应

种间变异是植物功能性状变异的主要来源，不同的功能性状变异来源不同. Zhou 等[32]通过 meta 分析发现，相对于种间性状变异而言，种内性状变异要弱很多，甚至有时会完全消失. 本研究中除叶组织密度外，其他性状的变异来源均为种间变异，即造成这些性状发生变化的主要原因是不同物种的进化史差异. 但是，种内变异也不容忽视. Siefert 等[33]研究发现，30%左右的功能性状变异来源于种内个体差异，并且在不同环境和群落内，不同功能性状的种间和种内差异也存在显著不同. 在本研究中，叶组织密度的变异是由种内变异所主导，这表明相对于其他功能性状，叶组织密度对极端降雨事件的增加表现出较大的表型可塑性. 当植物的生存环境处于干旱状态时，植物为了适应恶劣的生存环境会适当增加叶组织密度，将植物合成的干物质更多投入到叶片的构建中，叶肉密度增大、叶片含水量减少，即增加了叶片内部水分向叶片表面扩散的距离或阻力. 因此，其相应的比叶面积会处于较小的水平，从而降低了水分散失，增强了对干旱环境的抗逆性[34].



LT为叶厚度，SLA为比叶面积，LTD为叶组织密度，LNC为叶氮质量分数，RD为根直径，SRL为比根长，RTD为根组织密度，RNC为根氮质量分数.

图5 叶与根成对功能性状之间的相关性

不同的物种和功能性状对降雨极端化的响应并不相同. 极端降雨事件的增加会通过直接影响土壤的物理结构和水分的有效性等间接导致植物功能性状的变化. 有研究表明，北方草本植物的根系功能性状对降雨量的增减并无明显响应[14]，而沿着降雨梯度，叶片不同的功能性状对其的响应并不相同[16]. 在本研究中，随着不同级别降雨事件的增加，植物的根系性状对极端降雨事件的增加并没有显著的响应，这可能是因为在植物进化早期发生的选择压力对现在根系性状的表达有很大影响，而不是其当下所受到的环境胁迫[35]. 在叶片功能性状中，仅叶组织密度在各处理组中有统计学意义. 尽管叶片和根系都是植物获取资源的器官，但本研究中叶片表现出比根系更高的响应，这可能是二者的生长受到不同限制因素的影响. 根系的生长不仅取决于植物自身资源(水分和养分)的需要，还受到土壤中资源可用性的限制[36]. 根系作为多种压力的第一反应器官，当缺水时，它可以向土壤中更湿润的区域生长，从而降低缺水造成的影响. 对于叶片而言，其主要受到光照和温度的影响. 由于蒸腾作用水分损失极高，而叶片并

无其他直接的吸水方式，因此叶片会受到更强的水分胁迫[35]. 总体而言，本研究与大多研究结果相同，根系性状对环境变化的响应具有异质性，即根经济型谱是多维的，而叶经济型谱大多是一维的[35]. 综上，本研究表明西南喀斯特弃耕地的草本植物虽然表现出高度的性状变异，但短期内，极端降雨事件增加并不是驱动性状变异的主要因素.

3.2　降雨极端化对植物叶片和根系成对性状之间关系的影响

植物功能性状之间的权衡关系可以反映植物在资源获取与分配中所选择的不同策略[37]. 喀斯特弃耕地中，草本植物的叶片与根系功能性状之间主要表现为协同关系，这与以往叶氮质量分数增加，根氮质量分数也增加[38]的研究结果类似. 这表明植物根系获取水分和养分的能力增强时，叶片的光合作用的能力也会增强，反映了叶片和根系之间存在着内在的功能联系. Jiang 等[38]的研究表明，叶片和细根在养分质量分数和比例方面的协调性强于形态性状(即比叶面积—比根长)，且草本植物比叶面积—比根长的协同性并不明显. 但在本研究中成对形态性状(叶厚度—根直径和比叶面积—比根长)的协同性反而要强于养分性状(叶氮质量分数—根氮质量分数). 这种不同结果出现的原因可能是西南喀斯特地区地表土被薄且岩石裸露，植物的根系需要不断往其他有水分的地方生长，而 Jiang 等的研究位于北方沙漠，在该地区比根长可能并不能反映根系获取资源的能力.

极端降雨事件的增加对叶片和根系成对性状之间的关系是有影响的. Du 等[19]的研究发现干旱会增强入侵植物叶片和根系成对性状的关系. 在本研究中，未来极端降雨事件增加时，叶氮质量分数—根氮质量分数的协同性增加，这表明降雨极端化会使得物种倾向于将更高的成本用于叶片和根系获取养分，但叶厚度—根直径的协同性响应会降低. 因此，当极端降雨事件增加时，与木本物种相比，一年生草本植物会倾向于选择快速生长的策略来提高自己的竞争力，草本植物往往具有更高的氮质量分数和比根长、更低的根组织密度及更细的根直径[39-40].

本研究的结果表明，在短期内，极端降雨事件的增加对叶片和根系的功能性状并未表现出显著影响，这可能是由两方面的原因引起：第一，植物受到胁迫后，会形成“胁迫记忆”，该记忆会持续在植物的整个生命后期，甚至在收获和重新发芽后都会有影响[41]，因此，本研究降雨极端化处理对植物的影响可能不会表现在当代植株上；第二，降雨处理时间较短，极端降雨事件增加对植物的影响可能是长期且缓慢的. 有研究表明，极端降雨事件对生态系统的影响在很大程度上取决于季节变化[41-42]，生长季早期或中期出现的降水变化在植物快速生长期间可能会产生很大影响. 在本研究中，降雨处理是持续进行的，因此，不同时期极端降雨事件的增加对植物生长的影响可能会相互抵消.

综上，在喀斯特弃耕地中，草本植物的叶片和根系成对性状之间存在协同关系，当极端降雨事件增加时，一年生植物会通过增加根直径和根系氮质量分数来提高植物水分和养分的吸收能力，并通过高的叶片氮质量分数来维持植物的光合作用，以保障根系生长的物质来源，表现出叶片和根系同时投资的生态策略. 此外，本研究在物种水平上探究了极端降雨事件增加对植物叶片和根系成对功能性状的影响，为预测喀斯特弃耕地草本植物对未来气候变化的响应和该地区植被恢复提供了重要的理论依据.

参考文献：

[1] IPCC. Clinate change 2021：the physical science basis [M/OL]. [2021-08-01]. https：//www. ipcc. ch/report/ar6/wg1/downloads/report/IPCC_AR6_WGI_Full_Report. Pdf.

[2] EASTERLING D R，MEEHL G A，PARMESAN C，et al. Climate Extremes：Observations，Modeling，and Impacts [J]. Science，2000，289(5487)：2068-2074.

[3] MEEHL G A，ARBLASTER J M，TEBALDI C. Understanding Future Patterns of Increased Precipitation Intensity in Climate Model Simulations [J]. Geophysical Research Letters，2005，32(18)：1-4.

[4] REYER C P, LEUZINGER S, RAMMIG A, et al. A Plant's Perspective of Extremes: Terrestrial Plant Responses to Changing Climatic Variability [J]. Global Change Biology, 2013, 19(1): 75-89.

[5] THOMPSON R M, BEARDALL J, BERINGER J, et al. Means and Extremes: Building Variability into Community-Level Climate Change Experiments [J]. Ecology Letters, 2013, 16(6): 799-806.

[6] 中国气象局气候变化中心. 中国气候变化蓝皮书(2021) [M]. 北京: 科学出版社, 2021.

[7] BOONMAN C C F, HUIJBREGTS M A J, BENÍTEZ-LÓPEZ A, et al. Trait-Based Projections of Climate Change Effects on Global Biome Distributions [J]. Diversity and Distributions, 2022, 28(1): 25-37.

[8] 张腾, 郑秋敏, 王玉玲, 等. 缙云秋海棠与主要伴生物种的种间关联性研究 [J]. 西南师范大学学报(自然科学版), 2019, 44(9): 52-59.

[9] PÉREZ-HARGUINDEGUY N, DÍAZ S, GARNIER E, et al. New Handbook for Standardised Measurement of Plant Functional Traits Worldwide [J]. Australian Journal of Botany, 2013, 61(3): 167.

[10] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展 [J]. 中国科学: 生命科学, 2015, 45(4): 325-339.

[11] CHENG H, GONG Y B, ZUO X A. Precipitation Variability Affects Aboveground Biomass Directly and Indirectly via Plant Functional Traits in the Desert Steppe of Inner Mongolia, Northern China [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 674527.

[12] MYERS-SMITH I H, THOMAS H J D, BJORKMAN A D. Plant Traits Inform Predictions of Tundra Responses to Global Change [J]. The New Phytologist, 2019, 221(4): 1742-1748.

[13] 郑华, 潘权, 文志, 等. 植物功能性状与森林生态系统服务的关系研究综述 [J]. 生态学报, 2021, 41(20): 7901-7912.

[14] ZHOU M, WANG J, BAI W M, et al. The Response of Root Traits to Precipitation Change of Herbaceous Species in Temperate Steppes [J]. Functional Ecology, 2019, 33(10): 2030-2041.

[15] WELLES S R, FUNK J L. Patterns of Intraspecific Trait Variation along an Aridity Gradient Suggest both Drought Escape and Drought Tolerance Strategies in an Invasive Herb [J]. Annals of Botany, 2020, 127(4): 461-471.

[16] YANG Y Z, KANG L, ZHAO J, et al. Quantifying Leaf Trait Covariations and Their Relationships with Plant Adaptation Strategies along an Aridity Gradient [J]. Biology, 2021, 10(10): 1066.

[17] HU Y K, PAN X, YANG X J, et al. Is there Coordination of Leaf and Fine Root Traits at Local Scales? a Test in Temperate Forest Swamps [J]. Ecology and Evolution, 2019, 9(15): 8714-8723.

[18] LIU G F, FRESCHET G T, PAN X, et al. Coordinated Variation in Leaf and Root Traits across Multiple Spatial Scales in Chinese Semi-Arid and Arid Ecosystems [J]. The New Phytologist, 2010, 188(2): 543-553.

[19] DU L S, LIU H Y, GUAN W B, et al. Drought Affects the Coordination of Belowground and Aboveground Resource-Related Traits in Solidago Canadensis in China [J]. Ecology and Evolution, 2019, 9(17): 9948-9960.

[20] 赵广帅, 刘珉, 石培礼, 等. 羌塘高原降水梯度植物叶片、根系性状变异和生态适应对策 [J]. 生态学报, 2020, 40(1): 295-309.

[21] 龚春梅, 白娟, 梁宗锁. 植物功能性状对全球气候变化的指示作用研究进展 [J]. 西北植物学报, 2011, 31(11): 2355-2363.

[22] 陈永毕, 熊康宁, 池永宽. 我国南方喀斯特石漠化治理进展 [J]. 江苏农业科学, 2019, 47(1): 17-21.

[23] 何鑫, 钟九生, 林双双, 等. 西南喀斯特地区耕地破碎化与石漠化空间格局及耦合关系研究 [J]. 西南大学学报(自然科学版), 2022, 44(6): 160-170.

[24] WANG G Z, LIU Y G, CUI M, et al. Effects of Secondary Succession on Soil Fungal and Bacterial Compositions and Diversities in a Karst Area [J]. Plant and Soil, 2022, 475(1-2): 91-102.

[25] YANG Y, HOBBIE S E, HERNANDEZ R R, et al. Restoring Abandoned Farmland to Mitigate Climate Change on a Full Earth [J]. One Earth, 2020, 3(2): 176-186.

[26] LI D J, WEN L, YANG L Q, et al. Dynamics of Soil Organic Carbon and Nitrogen Following Agricultural Abandonment in a Karst Region [J]. Journal of Geophysical Research: Biogeosciences, 2017, 122(1): 230-242.

[27] GU M H, LIU S L, DUAN H C, et al. Dynamics of Community Biomass and Soil Nutrients in the Process of Vegeta-

tion Succession of Abandoned Farmland in the Loess Plateau [J]. Frontiers in Environmental Science, 2021, 9: 580775.

[28] KARLOWSKY S, AUGUSTI A, INGRISCH J, et al. Land Use in Mountain Grasslands Alters Drought Response and Recovery of Carbon Allocation and Plant-Microbial Interactions [J]. The Journal of Ecology, 2018, 106(3): 1230-1243.

[29] 中华人民共和国国家质量监督检验检疫总局，中国国家标准化管理委员会. 降雨量等级：GB//T 28592-2012 [S]. 北京：中国标准出版社，2012.

[30] 陈敏玲，张兵伟，任婷婷，等. 内蒙古半干旱草原土壤水分对降水格局变化的响应 [J]. 植物生态学报，2016，40(7)：658-668.

[31] 江蓝，魏晨思，何中声，等. 格氏栲天然林林窗植物群落功能性状的变异 [J]. 植物生态学报，2022，46(3)：267-279.

[32] ZHOU J H, CIERAAD E, VAN BODEGOM P M. Global Analysis of Trait-Trait Relationships within and between Species [J]. New Phytologist, 2022, 233(4): 1643-1656.

[33] SIEFERT A, VIOLLE C, CHALMANDRIER L, et al. A Global Meta-Analysis of the Relative Extent of Intraspecific Trait Variation in Plant Communities [J]. Ecology Letters, 2015, 18(12): 1406-1419.

[34] 祁建，马克明，张育新. 北京东灵山不同坡位辽东栎(Quercus liaotungensis)叶属性的比较 [J]. 生态学报，2008，28(1)：122-128.

[35] LOZANO Y M, AGUILAR-TRIGUEROS C A, FLAIG I C, et al. Root Trait Responses to Drought are more Heterogeneous than Leaf Trait Responses [J]. Functional Ecology, 2020, 34(11): 2224-2235.

[36] TUMBER-DÁVILA S J, SCHENK H J, DU E Z, et al. Plant Sizes and Shapes above and Belowground and Their Interactions with Climate [J]. The New Phytologist, 2022, 235(3): 1032-1056.

[37] 何芸雨，郭水良，王喆. 植物功能性状权衡关系的研究进展 [J]. 植物生态学报，2019，43(12)：1021-1035.

[38] JIANG X Y, JIA X, GAO S J, et al. Plant Nutrient Contents rather than Physical Traits are Coordinated between Leaves and Roots in a Desert Shrubland [J]. Frontiers in Plant Science, 2021, 12: 734775.

[39] MA Z Q, GUO D L, XU X L, et al. Evolutionary History Resolves Global Organization of Root Functional Traits [J]. Nature, 2018, 555(7694): 94-97.

[40] 林艳华，梁千慧，刘锦春. 喀斯特地区适生树种复羽叶栾树幼苗对干旱胁迫下异质生境的生长和光合响应 [J]. 西南大学学报(自然科学版)，2019，41(8)：20-26.

[41] LI L F, ZHENG Z Z, BIEDERMAN J A, et al. Ecological Responses to Heavy Rainfall Depend on Seasonal Timing and Multi-Year Recurrence [J]. The New Phytologist, 2019, 223(2): 647-660.

[42] CAO J R, LIN L, PANG S, et al. Early Season Precipitation Accounts for the Variability of Fine-Root Traits in a Tibetan Alpine Grassland [J]. Environmental and Experimental Botany, 2020, 172: 103991.

责任编辑　周仁惠