

内蒙古锡林河流域典型草原植物叶片与细根性状在种间及种内水平上的关联

徐冰 程雨曦 甘慧洁 周文嘉 贺金生*

北京大学城市与环境学院生态学系, 北京 100871

摘要 植物的叶片与细根分别作为植物体地上和地下部分重要的营养器官, 很多功能性状在二者之间存在着一定的关联性。研究这种关联有助于理解植物各性状之间的相互作用、植物生长过程中对资源的利用和分配, 以及建立细根性状的估算模型。该研究对内蒙古锡林河流域65种植物叶片与细根的氮(N)含量、磷(P)含量、N:P以及比叶面积(SLA)和比根长(SRL)进行了比较研究, 结果表明: 在种间尺度上, 叶片与细根间的N、P和N:P存在显著的相关性, 而SLA与SRL之间相关性较弱; 在种内尺度上, 叶片和细根的N、P及SLA与SRL, 在不同的物种中呈现出不同的趋势。此外, 叶片与细根性状的关联, 在不同的植物功能群之间存在差异。例如, 双子叶植物叶片与细根间的N含量显著相关, P含量不相关; 而单子叶植物二者之间的P含量显著相关, N含量无关联。该研究的主要结论是, 在相对一致的生境中, 植物叶片与细根性状的关联主要发生在不同物种之间, 在种内尺度上这种关联不明显, 这可能与植物功能性状在种内存在较小的变异幅度有关。

关键词 生态计量学, 功能性状, 比叶面积, 比根长, 温带草地

Correlations between leaf and fine root traits among and within species of typical temperate grassland in Xilin River Basin, Inner Mongolia, China

XU Bing, CHENG Yu-Xi, GAN Hui-Jie, ZHOU Wen-Jia, and HE Jin-Sheng*

Department of Ecology, College of Urban and Environmental Sciences, Peking University, Beijing 100871, China

Abstract

Aims Studies on the relationship between leaf and fine root traits provide insights into interactions among plant functional traits, plant strategy for resource acquisition and mass partitioning, and predictive models for fine root traits. Our main objectives were to test if leaf and fine root traits vary in a coordinated pattern in typical temperate grassland and to determine to what extent inter- and intra-specific leaf and fine root traits exhibit structural and functional convergence.

Methods During July and August 2006, we measured nitrogen (N) and phosphorus (P) concentrations, N:P ratios of leaves and fine roots (diameter < 2 mm), specific leaf area and specific root length of 65 grassland species in Xilin River Basin, Inner Mongolia. We statistically analyzed correlations between leaf and fine root traits among and within species.

Important findings At the inter-specific level, N concentrations, P concentrations and N:P ratios of leaves and fine roots were significantly correlated, while specific leaf area and specific root length showed a weak relationship. Species from different functional groups differ in the correlation pattern. In dicotyledons there was a strong correlation between leaf and fine root N concentrations, but not in P concentrations. In contrast, monocotyledons had a positive relationship between leaf and fine root P concentrations, but not N concentrations. Observed inter-specific correlations between above and belowground traits weakened or disappeared when examined at the intra-specific level. Thus, leaf and fine root traits were generally correlated among species, while correlations were weak within species.

Key words ecological stoichiometry, functional traits, specific leaf area, specific root length, temperate grassland

植物叶片的功能性状包括氮(N)、磷(P)含量、速率等; 植物细根性状也包括N、P含量、比根长、比叶面积(SLA, 单位叶片重量的叶面积)、最大光合(SRL, 单位重量的细根长度)等(Reich *et al.*, 2003)。

收稿日期Received: 2009-01-12 接受日期Accepted: 2009-06-03

* 通讯作者 Author for correspondence (E-mail: jshe@pku.edu.cn)

叶片与细根的这些功能性状反映了植物体对环境的适应,也体现了植物的基本功能特征(Meng *et al.*, 2007; Feng *et al.*, 2008)。

植物的叶片与细根作为植物体地上和地下部分重要的营养器官,其很多性状具有一定的关联(Craime & Lee, 2003; Craime *et al.*, 2005; Tjoelker *et al.*, 2005; Kerkhoff *et al.*, 2006; Withington *et al.*, 2006)。研究这种关联有助于理解植物各性状之间相互作用的机制(Eviner & Chapin, 2003)和植物生长过程中对资源的利用和分配过程(Chapin, 1980; Kerkhoff *et al.*, 2006),也有助于建立更合理的生态系统机制模型(Reich *et al.*, 2001)。

大量研究表明,植物的根系在生态系统的结构和功能、物种之间的竞争关系,以及植物对环境变化的响应方面都发挥着重要的作用(Jackson *et al.*, 1997; Norby & Jackson, 2000)。细根作为植物吸收营养物质的主要器官,对植物体的生长和资源的利用有显著的影响(Guo *et al.*, 2004)。然而,对植物细根的研究却受到测量方法的限制,许多细根的性状,如细根的生命与周转速率,在很多情况下难以直接观测(Eissenstat *et al.*, 2000; Norby & Jackson, 2000)。同时,近年来的研究也表明,植物体不同性状之间存在一定的关联,如叶片N含量较高的植物也往往具有较高的P含量、较快的代谢速率和较大的比叶面积,叶片的寿命也较短(Reich *et al.*, 1997; Wright *et al.*, 2004; Zhang & Luo, 2004; He *et al.*, 2006b)。相似的关联也发生在植物的根系中(Eissenstat *et al.*, 2000; Hendricks *et al.*, 2000)。因此,如果植物细根的性状与叶片的性状具有确定的相互关系,则可以利用更加便于测量的叶片性状对细根的性状进行估算,从而加深我们对植物功能性状的理解。

目前,国内外关于叶片与细根性状关联的研究主要集中在多地点、多物种的研究上(Craime & Lee, 2003; Craime *et al.*, 2005)。然而,在不同的研究区域之间,植物生长的环境条件和资源的可利用状况具有明显的差异(Reich & Oleksyn, 2004);在不同的生物类群或物种之间,植物的生理特征和代谢方式也可能有所不同。大尺度的研究表明,植物叶片与细根的性状具有一定的相关性。但在排除了环境条件和物种特性的影响之后,这种相关性是否依然存在,成为一个关键的问题。理论上讲,如果在不

同物种之间两个功能性状存在正相关的关系(图1A),那么在每一个物种内部,这两个性状之间可能仍然存在正相关的关系(图1B),也可能不存在相关性(图1C),甚至可能出现负相关的关系(图1D)。因此,植物叶片与细根性状之间的关系,在不同的尺度上是否具有相同的规律,是一个值得深入探讨的问题。

本研究以内蒙古锡林河流域为研究地点,在同一区域内采集了65种植物的叶片与细根样品,分析其化学计量学特征和形态结构特征的关联,目的在于:1)探讨我国温带典型草原主要物种叶片与细根对应性状之间是否存在显著的关联;2)比较不同植物功能群之间叶片与细根性状关系的区别;3)探究植物叶片与细根性状间的关联能否体现在种内、种间等不同的水平上。

1 数据和方法

1.1 样地概况

本研究的取样地点位于内蒙古高原锡林河流域,地理坐标为116°42' E、43°38' N,海拔1 100 m。研究区气候类型属于大陆性气候中的温带半干旱草原气候,四季分明,年平均气温为-0.4 °C,最冷月(1月)平均气温为-22.3 °C,最热月(7月)平均气温为8.8 °C。年平均降雨量为350 mm左右,6-9月降水量约占全年降水量的80%。研究区域内的主要植被类型为温带典型草原,地带性土壤为暗栗钙土。羊草草原和大针茅草原是该地区分布最广的植被类型,主要优势物种包括羊草(*Leymus chinensis*)、大针茅(*Stipa grandis*)、草(*Koeleria cristata*)和冰草(*Agropyron cristatum*)等。该研究区域属于典型的温带草原区,其气候与植被状况具有广泛的代表性。

1.2 取样方法

2006年7-8月,在研究区域内未受放牧等人类活动影响的区域布设样地,选择不同植物功能群的物种进行采样,每种植物取5-10个植株,每个植株采集5-10枚成熟完整的叶片及直径2 mm以下的细根。共调查了90种植物,包括乔木、灌木、草本等不同生活型在研究区内的主要物种。其中,有65种植物同时采集到了叶片与细根,这些植物分别隶属于20科51属。

每棵植株取3-5枚完整成熟的叶片,用扫描仪对平展的叶片进行扫描,在图像处理软件Adobe

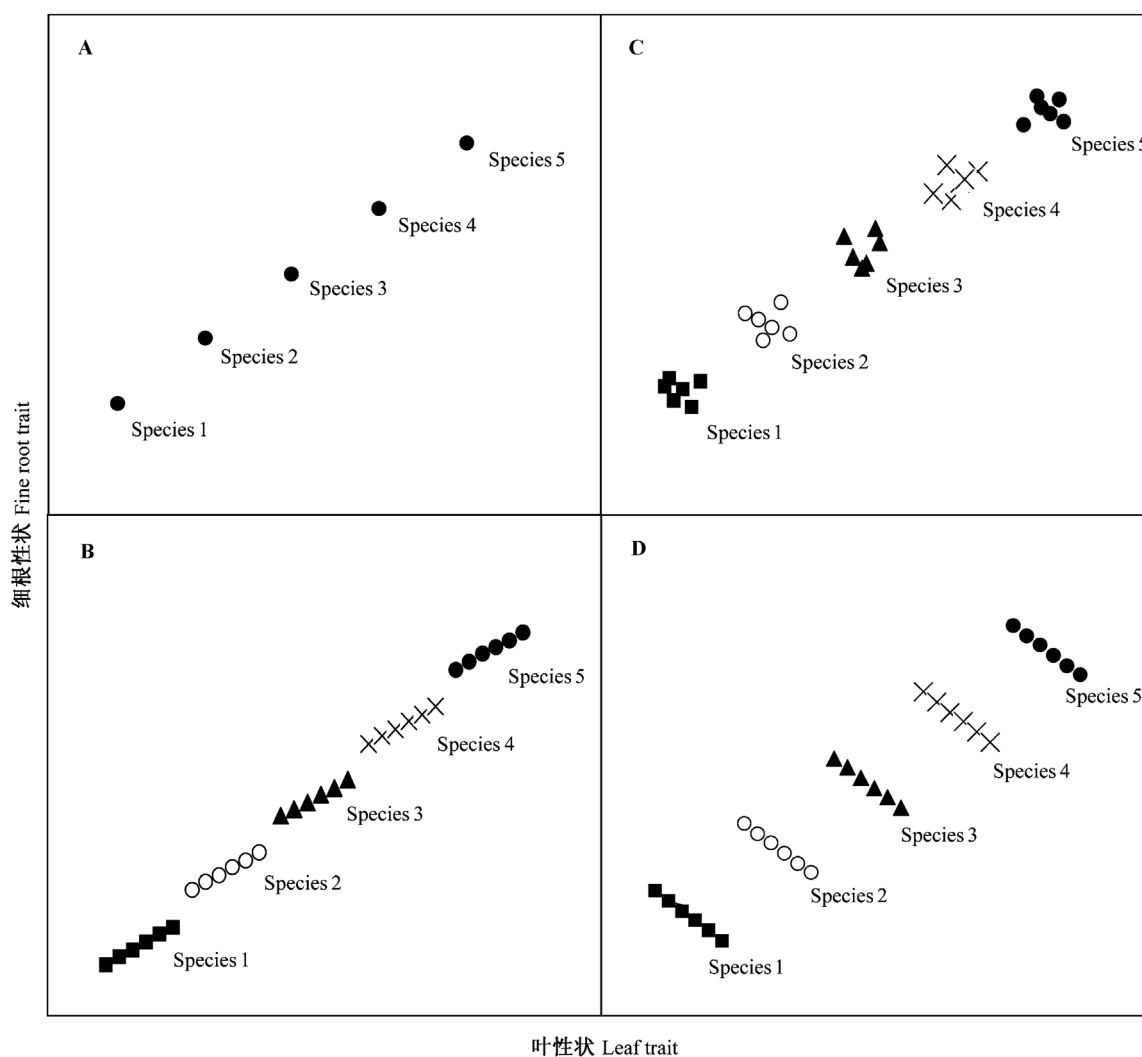


图1 不同尺度上植物叶片与细根功能性状潜在关系示意图。A, 物种之间表现出相关性(数据点示一个物种内的平均值)。B, 物种间正相关, 物种内不相关。C, 物种间正相关, 物种内正相关。D, 物种间正相关, 物种内负相关。

Fig. 1 The theoretical correlations between leaf and fine root traits at different scales. A, Correlations among species (date point represents mean value of each species). B, Positive correlation among species, but random within species. C, Positive correlation among species and within species. D, Positive correlation among species, but negative correlation within species.

Photoshop 7.0 (1999–2002, v. 7.0; Adobe System Inc., USA)中对扫描图像进行处理, 根据叶片图像的像素数计算叶面积。测定叶面积后, 将叶片在60 °C下烘干48–72 h后称重, 得到比叶面积 SLA (叶面积/质量, $cm^2 \cdot g^{-1}$)。

用冰水将植物细根冲洗干净, 用数字图像分析系统(WinRhizo; Régent Instruments Inc., Quebec, Canada)进行扫描, 获得细根的总长度。然后, 将细根在60 °C下烘干48–72 h后称重, 得到比根长 SRL (总长度/质量, $m \cdot g^{-1}$)

将烘干后的叶片和细根样品粉碎后, 用C/N元素分析仪 (2400II CHNS/O Elemental Analyzer,

Perkin-Elmer, USA)分别测定叶片和细根的总C和总N含量, 并用磷钼蓝比色法测定总P含量(Kuo, 1996)。测定过程中, 当样品质量不足时, 将同一物种不同植株的样品进行合并。

1.3 数据分析

利用Pearson相关分析在种间水平上全面检验了叶片与细根各性状之间的相关关系, 用回归分析拟合不同植物功能群叶片与细根对应性状之间的关系, 用相关分析检验种内水平上叶片与细根性状的相关性。在分析过程中, 为使数据正态化, 对叶片的比叶面积(SLA)和细根的比根长(SRL)这两个指标进行了取对数处理。上述统计分析均在统计软件SPSS

13.0 (2001, v. 13.0; SPSS Inc., Chicago, USA)下完成。回归分析中的回归曲线采用II类线性回归方法,在统计软件SMATR 2.0 (Standardized Major Axis Tests & Routines Version 2.0)中计算回归系数。

2 结果

2.1 种间水平上叶片与细根功能性状的关系

内蒙古锡林河流域主要物种叶片的平均总N含量在1.36%–4.26%之间,平均值为2.79%;细根的平均总N含量在0.58%–3.72%之间,平均值为1.30%。主要物种之间叶片与细根的N含量存在显著的相关性($p < 0.001$) (图2A),细根的N含量随着叶片N含量的增加而增大,叶片N含量较大时,细根的N含量在不同物种之间存在较大的差异。主要物种叶片的平

均总P含量在0.08%–0.36%之间,平均值为0.17%;细根的平均总P含量在0.07%–0.34%之间,平均值为0.17%。叶片与细根的P含量在种间水平上也存在较显著的相关性($p = 0.003$) (图2B)。用物种内N、P含量的平均值计算N:P比,不同物种间叶片与细根的N:P比相关性更加显著($R^2 = 0.275, p < 0.001$) (图2C)。

研究区内主要物种叶片的平均比叶面积在33.82–297.63 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ 之间,平均值为141.45 $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$;细根的比根长在2.04–140.51 $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$ 之间,平均值为29.01 $\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$ 。在种间水平上,取对数以后的比叶面积与比根长相关性较弱($p = 0.052$) (图2D)。不同物种之间比叶面积与比根长的差异较明显。

在种间水平上,研究区内植物叶片与细根的化

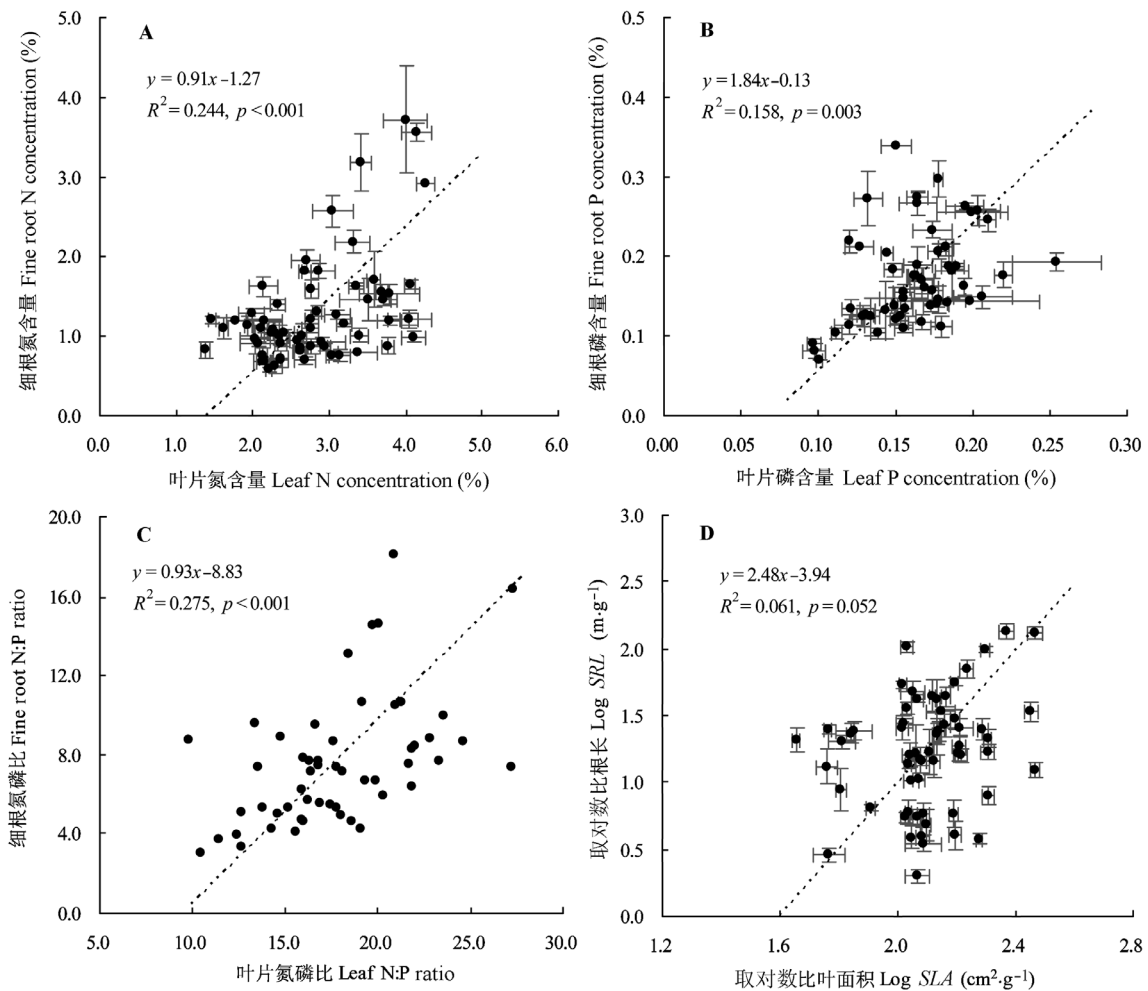


图2 物种水平叶片与细根N含量(A)、P含量(B)、N:P比(C),以及取对数比叶面积(SLA)与取对数比根长(SRL)(D)之间的关系。数据为平均值±标准误差。

Fig. 2 Correlations between leaf traits and fine root traits in N concentrations (A), P concentrations (B), N:P ratios (C) and log-transformed specific leaf area and specific root length (D). Values are mean \pm SE.

学计量性状存在显著的相关关系, 而形态性状的相关性较弱。

2.2 不同植物功能群叶片与细根性状关系的比较

用不同的方法将研究的物种划分成不同的功能群。根据植物的生活型, 将所有植物分为禾草(grass)、杂类草(forb)和木本植物(woody)三类, 根据进化关系分为单子叶植物和双子叶植物两类, 根据有无固氮能力分为豆科植物和非豆科植物两类。植物叶片与细根性状的相关关系并不存在于所有的植物功能群之中, 不同功能群之间叶片与细根性状的关系存在明显的差异(表1)。杂类草除P含量以外, 其他属性叶片与细根对应性状之间均显著相关; 而禾草植物叶片与细根的P含量相关性较好。非豆科植物的叶片与细根性状之间具有明显的关联, 豆科植物由于样本量较小没有表现出叶片与细根性状的相关关系。

单子叶植物与双子叶植物叶片与细根对应性状的关系具有明显的区别(图3)。双子叶植物叶片与细根的N含量有显著的相关性($p = 0.001$); 单子叶植物细根的N含量则不随叶片N含量的增高而变化($p > 0.1$) (图3A); 双子叶植物的叶片与细根的P含量没有显著的共变关系, 单子叶植物细根的P含量则与叶片的P含量显著相关($p < 0.001$) (图3B)。单子叶与双子叶植物叶片和细根的N:P比都有一定的相关性($p < 0.001, p = 0.061$) (图3C)。比叶面积与比根长的相关性则主要表现在双子叶植物当中($p = 0.001$) (图3D)。

2.3 种内水平上叶片与细根功能性状的关系

在物种内部, 比较不同个体叶片与细根性状的

关系(表2)。在研究区域内占优势、样本量较大的20个主要物种中, 植物叶片与细根的N、P含量以及形态特征, 在大多数物种中没有表现出显著的相关性, 相关系数在有的物种内是正值, 在有的物种内是负值。在考察的20个主要物种中, 叶片与细根的N含量只在3个物种中呈现出显著的正相关关系($p < 0.5$), P含量在所有物种中都没有表现出显著的相关性, 比叶面积与比根长在1个物种中有显著的正相关关系, 在1个物种中有显著的负相关关系, 在其他物种中没有明显的相关性。叶片与细根性状的关联在不同物种的内部表现出不同的趋势。

3 讨论

3.1 影响植物叶片与细根性状关系的因素

本研究结果表明, 在环境条件相似的区域内, 不同种植物之间叶片与细根的N、P含量和N:P都存在显著的相关性。N和P是植物体生长发育所需的重要元素(Chapin, 1980), N循环和P循环是体现生态系统功能的重要过程(Hooper & Vitousek, 1998; Elser *et al.*, 2007; Hattenschwiler *et al.*, 2008)。大量研究表明, 在草地生态系统中N含量和P含量是限制群落生长的主要因素(Aerts & Chapin, 2000)。在植物生长的过程中, 根系吸收N、P等营养物质并将其输送到其他器官, 叶片利用这些物质进行光合作用, 并将固定的能量输送给根系和其他器官。叶片与细根N、P含量的相关性表明, 植物体生长代谢的过程具有整体性, 营养物质在地上、地下主要器官之间的分配遵循一定的规律。

表1 不同功能群植物叶片与细根性状的关系

Table 1 Correlations between leaf and fine root traits among different functional groups

植物功能群 Functional group	n	Leaf N-Root N		Leaf P-Root P		Leaf N:P-Root N:P		SLA-SRL	
		b	R ²	b	R ²	b	R ²	b	R ²
禾草 Grass	13	0.083	0.138	1.052	0.590**	0.177	0.146	0.970	0.346*
杂类草 Forb	36-45	0.376	0.208**	0.293	0.023	0.621	0.427**	1.521	0.234**
木本植物 Woody	5-6	0.767	0.701	1.524	0.599	0.886	0.732	-0.324	0.057
双子叶植物 Dicotyledon	35-44	0.458	0.251**	0.273	0.017	0.673	0.379**	1.205	0.156*
单子叶植物 Monocotyledon	19-20	0.079	0.035	0.916	0.593**	0.196	0.192	0.582	0.047
豆科植物 Legume	5	0.252	0.021	1.011	0.539	-0.249	0.027	-0.376	0.026
非豆科植物 Non-legume	49-59	0.265	0.129**	0.712	0.142**	0.290	0.186**	0.744	0.088*

Leaf N, 叶片氮含量(%); Root N, 细根氮含量(%); Leaf P, 叶片磷含量(%); Root P, 细根磷含量(%); Leaf N:P, 叶片氮磷比; Root N:P, 细根氮磷比; SLA, 比叶面积($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$); SRL, 比根长($\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$); b, 回归曲线斜率; R², 决定系数; *和**分别表示显著性达到0.05和0.01水平; 比叶面积与比根长做取对数处理。

Leaf N, N concentrations of leaves (%); Root N, N concentrations of fine roots (%); Leaf P, P concentrations of leaves (%); Root P, P concentrations of fine roots (%); Leaf N:P, N:P ratios of leaves; Root N:P, N:P ratios of fine roots; SLA, specific leaf area ($\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$); SRL, specific root length ($\text{m} \cdot \text{g}^{-1}$); b, slope of the linear regression; R², determination coefficient; * and ** indicate that the regression coefficients are significant at the 0.05 and 0.01 levels, respectively; SLA and SRL data were log-transformed.

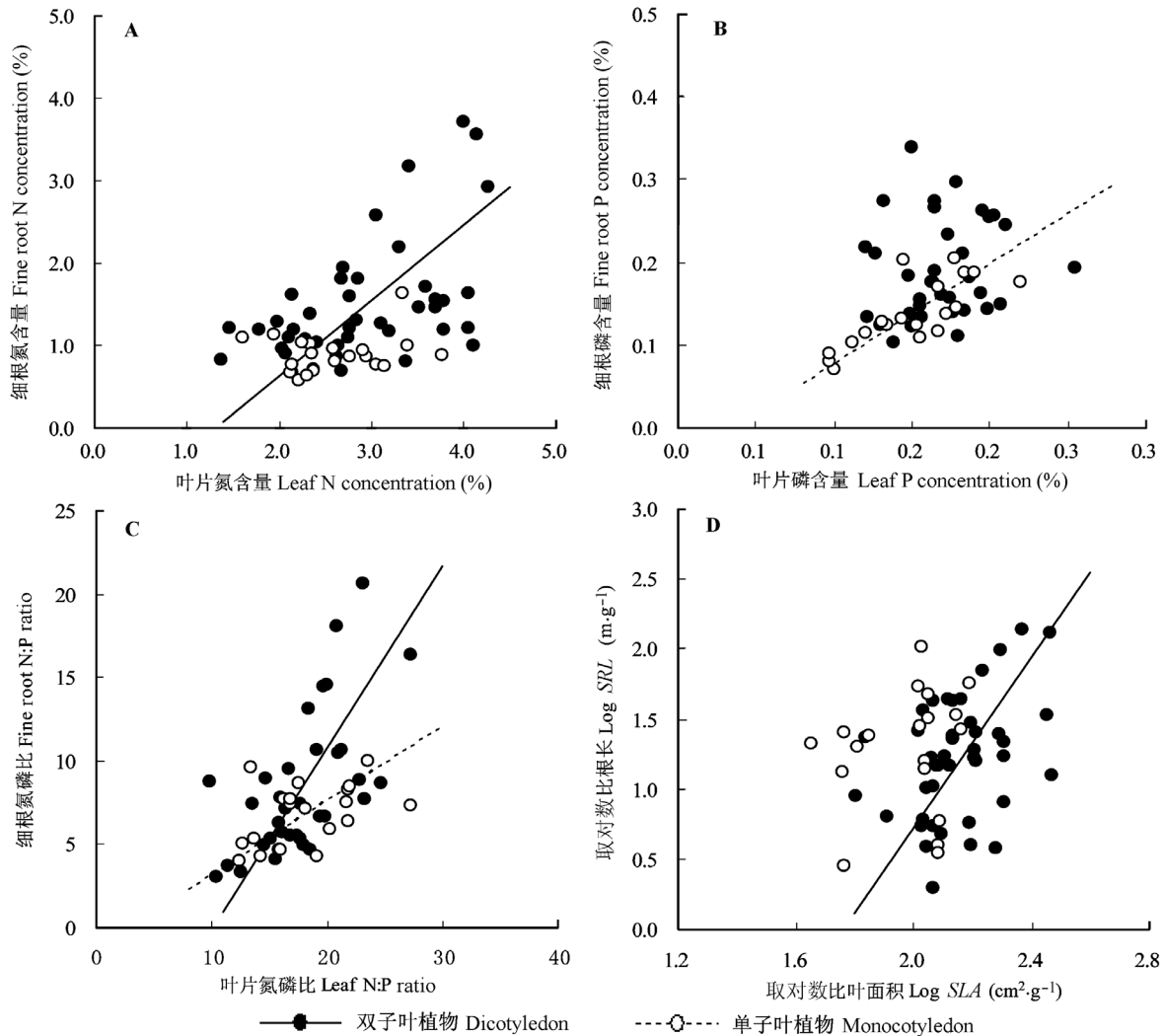


图3 单子叶植物和双子叶植物叶片与细根性状关系的对比。叶片与细根性状之间显著的相关关系给出II类线性回归曲线。**A**, N含量的关系: 双子叶植物 $y = 0.92x - 1.20$ ($R^2 = 0.251, p = 0.001$)。 **B**, P含量的关系: 单子叶植物 $y = 1.21x - 0.04$ ($R^2 = 0.593, p < 0.001$)。 **C**, N/P比的关系: 双子叶植物 $y = 1.09x - 11.10$ ($R^2 = 0.379, p < 0.001$), 单子叶植物 $y = 0.45x - 1.31$ ($R^2 = 0.192, p = 0.061$)。 **D**, *SLA*与*SRL*取对数后的关系: 双子叶植物 $y = 3.05x - 5.38$ ($R^2 = 0.156, p = 0.011$)。

Fig. 3 Comparison of correlations between leaf and fine root traits among monocotyledons and dicotyledons. The significant correlations between leaf and fine root traits are shown by type II regression lines. **A**, N concentration: $y = 0.92x - 1.20$ ($R^2 = 0.251, p = 0.001$) for dicotyledons. **B**, P concentration: $y = 1.21x - 0.04$ ($R^2 = 0.593, p < 0.001$) for monocotyledons. **C**, N:P ratio, $y = 1.09x - 11.10$ ($R^2 = 0.379, p < 0.001$) for dicotyledons, and $y = 0.45x - 1.31$ ($R^2 = 0.192, p = 0.061$) for monocotyledons. **D**, Log-transformed specific leaf area and specific root length: $y = 3.05x - 5.38$ ($R^2 = 0.156, p = 0.011$) for dicotyledons.

N:P是衡量生物体营养状况和判断植物群落受养分限制情况的重要指标(Zeng & Chen, 2005)。本研究中, 各种植物叶片和细根的平均N:P比分别为16.74和7.80, 其值与中国草地的平均水平类似(He *et al.*, 2006a, 2008), 高于全球平均水平(Reich & Oleksyn, 2004), 说明研究区域内植物的P含量普遍偏低是群落生长的重要限制因素。各主要物种叶片和细根N:P的相关性($R^2 = 0.275$)高于N含量($R^2 = 0.244$)和P含量($R^2 = 0.158$), 且其斜率接近于1 ($b = 0.93, p < 0.001$), 说明叶片与细根吸收和利用营养

元素的比例具有一致性。

比叶面积和比根长是描述叶片和细根形态结构的指标, 而不同物种之间叶片和根系的形态结构往往具有较大的差异(Eissenstat *et al.*, 2000; Shipley & Almeida-Cortez, 2003)。因此, 虽然比叶面积和比根长都与植物的含N水平相关(Ryser & Lambers, 1995), 但在本研究中, 二者之间的相关性较弱($R^2 = 0.061, p = 0.052$)。Craine等(2005)、Tjoelker等(2005)和Withington等(2006)对比叶面积和比根长之间关系的研究也得到了不同的结论。

表2 种内水平叶片与细根对应性状的关系

Table 2 Correlations between leaf and fine root traits within species

物种名 Species	Leaf N-Root N			Leaf P-Root P			SLA-SRL		
	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>	<i>n</i>	<i>r</i>	<i>p</i>
棉团铁线莲 <i>Clematis hexapetala</i>	8	0.464	0.247	4	-0.767	0.233	10	0.140	0.812
瓣蕊唐松草 <i>Thalictrum petaloideum</i>	10	0.231	0.522				10	-0.250	0.636
二裂委陵菜 <i>Potentilla bifurca</i>	8	0.226	0.591	7	0.132	0.778	10	0.645	0.113
菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	8	0.376	0.358	7	-0.571	0.181	10	0.374	0.467
地榆 <i>Sanguisorba officinalis</i>	5	-0.138	0.825				5	0.909	0.042
披针叶黄华 <i>Thermopsis lanceolata</i>	8	0.283	0.497	5	0.874	0.052	10	-0.330	0.488
歪头菜 <i>Vicia unijuga</i>	5	0.877	0.051	5	0.438	0.460	5	0.857	0.067
狭叶柴胡 <i>Bupleurum scorzonerifolium</i>	5	0.150	0.809	4	0.409	0.591	7	0.412	0.365
阿尔泰狗娃花 <i>Heteropappus altaicus</i>	8	0.555	0.153	4	0.640	0.360	10	-0.036	0.786
全缘橐吾 <i>Ligularia mongolica</i>	5	0.961	0.009	5	0.785	0.116	4	0.785	0.314
芨芨草 <i>Achnatherum splendens</i>	4	-0.604	0.396	5	0.138	0.825	5	0.938	0.115
雀麦 <i>Bromus japonicus</i>	10	0.798	0.006				10	-0.452	0.147
草 <i>Koeleria cristata</i>	9	-0.447	0.228	6	-0.341	0.509	10	0.087	0.883
黄囊薹草 <i>Carex korshinskii</i>	10	0.750	0.012	6	0.542	0.267	10	-0.773	0.005
日阴菅 <i>Carex pediformis</i>	4	-0.624	0.376	5	0.796	0.107	5	0.548	0.197
野韭 <i>Allium ramosum</i>	10	0.446	0.196	4	-0.357	0.643	10	0.260	0.357
山韭 <i>Allium senescens</i>	10	0.487	0.154	4	0.595	0.405	9	0.054	0.697
知母 <i>Anemarrhena asphodeloides</i>	8	-0.049	0.908				8	0.322	0.612
小黄花菜 <i>Hemerocallis minor</i>	5	0.242	0.695	4	0.258	0.742	5	-0.428	0.548
野鸢尾 <i>Iris dichotoma</i>	5	0.003	0.997	5	-0.318	0.602	4	0.579	0.373

Leaf N、Root N、Leaf P、Root P、SLA、SRL同表1。*r*，相关系数；*p*，显著性水平。加粗数字表示相关系数显著($p < 0.05$)。比叶面积与比根长做取对数处理。

Leaf N, Root N, Leaf P, Root P, SLA, SRL, see Table 1. *r*, correlation coefficient; *p*, significance level. Figures in bold indicate that the correlation coefficients are significant ($p < 0.05$). SLA and SRL data were log-transformed.

与叶性状相比,植物根系的性状具有更大的变异性和不确定性(Comas & Eissenstat, 2004),因此,叶片与细根性状的关系,主要受细根性状的影响。在本研究中,细根的定义是直径小于2 mm的根系,但植物的根系具有分支的结构,不同分支等级的根在结构和功能上具有较大的差异(Guo *et al.*, 2004, 2008)。对于草本植物而言,直径2 mm以下的根系可能包含有多个不同的等级,这可能会影响叶片与细根之间的对应关系。实际上,不同物种采样时所取的根级数目不同,是造成比根长数值差异很大的主要原因,因此,比叶面积和比根长之间的关系受采样方法的影响很大,还需更加系统深入的研究。

3.2 不同植物功能群叶片与细根性状关系的特点

在草地生物群落中,不同类群的植物发挥着不同的功能(Tilman *et al.*, 1997; 白永飞等, 2001; Sun *et al.*, 2003; Bai *et al.*, 2004; Hu *et al.*, 2008),不同功能群的植物对于环境变化也有着不同的响应(Luscher & Nosberger, 1997; Reich *et al.*, 2001)。有研

究表明,物种间不同的代谢途径和进化历史会影响叶片与细根性状间的关系(Craine *et al.*, 2002, 2005; Craine & Lee, 2003)。本研究从3个不同的角度划分了植物的功能群,比较不同功能群之间叶片与细根性状的关系(表1)。由于有的功能群样本量较小,叶片与细根性状未表现出显著的相关性。对于N、P含量而言,回归曲线的斜率是营养元素在叶片与细根之间分配比例的体现,表1中各类群回归曲线的斜率有很大的差异,说明不同的生活型和代谢方式对营养元素的分配有较大影响(Novotny *et al.*, 2007)。

不同植物类群叶片与细根性状关系的差异,在单子叶植物和双子叶植物中表现得最为明显。在双子叶植物中,叶片与细根的N含量显著相关,P含量无显著相关性;在单子叶植物中则刚好相反,细根的N含量不随叶片N含量的变化而变化,而细根的P含量随叶片P含量的升高而增大。造成这种差异的原因,可能是双子叶植物和单子叶植物根系的结构

具有明显的差异(Cannon, 1949; Weaver, 1958; Craine *et al.*, 2003)。单子叶植物的须根系可能对N含量的变化不敏感, 而P含量则受到环境条件的限制, 与叶片的P含量具有较好的共变性。在本研究区域内, 单子叶植物是构成生物群落的主要类群, 单子叶植物根系对P含量的敏感性与该地区P限制的环境条件相吻合(He *et al.*, 2006b, 2008)。另外, 植物根系的共生真菌在植物体吸收营养元素的过程中发挥着重要的作用(Koide, 1991), 不同功能群植物所结合共生真菌的类型和养分利用效率不同(Vandenkoornhuyse *et al.*, 2003), 这也可能是导致不同功能群植物叶片与细根性状关系有所不同的原因。同时, 这一结果也说明, 在通过叶片性状预测细根性状的过程中, 应该考虑生活型和物种的进化关系对叶片与细根性状关系的影响。

3.3 不同尺度、不同水平上叶片与细根性状关联

本研究采集的植物样品来自同一研究区域, 可以认为, 所有的物种具有相似的生活环境和资源供应状况。与Craine等(2005)大尺度的研究结果比较, 本研究的结果表明: 叶片与细根性状的关联不仅发生在处于不同环境梯度的样地之间, 在同一研究区域内部的不同物种之间, 叶片与细根性状也存在相关性, 叶片与细根性状的关联在不同的空间尺度上表现出如图1C所示的趋势。在相同的环境条件下, 不同物种之间仍然表现出叶片与细根性状的关联, 说明这种植物功能性状在不同器官之间的平行性, 可能来自植物对环境的适应以及物种的协同进化(Reich *et al.*, 2003; Kay *et al.*, 2005; Kerkhoff *et al.*, 2006)。

本研究还通过在种内水平上的研究发现, 在各主要物种内部, 叶片与细根性状的关系未表现出一致的规律。在不同的物种内部, 叶片与细根对应性状的关系有的呈显著的正相关, 有的呈显著的负相关, 而在大多数物种中, 二者之间没有显著的相关关系。这说明: 在种间水平上, 存在显著相关性的叶片与细根性状, 在各物种内部表现出如图1B、1C、1D相结合的趋势。

植物叶片与细根性状的相关性在种内、种间两个水平上的差异, 可能来自植物功能性状在两个水平上不同的变异幅度。在种间水平上, 植物叶片与细根性状受物种本身特性、系统位置及其生理可塑性的影响变异幅度较大(Shipley & Almeida-Cortez,

2003; Kerkhoff *et al.*, 2005), 而种内水平上的变异主要来自个体对所处微环境的适应, 变异幅度较小, 具有保守性(McCarthy & Enquist, 2007)。因此, 在环境条件相似的另一研究区域内, 种内水平上叶片与细根性状的相关性可能不易被观察到。另外, 本研究在个体水平上的样本量有限, 结果可能存在一定的随机性。不同水平上植物叶片与细根性状具体的关联程度和机制还有待于进一步研究。

致谢 国家自然科学基金(30870381)和北京大学本科生科研计划“苍政基金”资助项目。项目野外考察中得到了内蒙古大学梁存柱老师、刘晓东老师和周鹏等同学的支持, 在此表示感谢。

参考文献

- Aerts R, Chapin FS III (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30, 1–67.
- Bai YF (白永飞), Li LH (李凌浩), Huang JH (黄建辉), Chen ZZ (陈佐忠) (2001). The influence of plant diversity and functional composition on ecosystem stability of four *Stipa* communities in the Inner Mongolia Plateau. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 43, 280–287. (in Chinese with English abstract)
- Bai YF, Han XG, Wu JG, Chen ZZ, Li LH (2004). Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 431, 181–184.
- Cannon WA (1949). A tentative classification of root systems. *Ecology*, 30, 542–548.
- Chapin FS III (1980). The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11, 233–260.
- Comas LH, Eissenstat DM (2004). Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology*, 18, 388–397.
- Craine JM, Lee WG (2003). Covariation in leaf and root traits for native and non-native grasses along an altitudinal gradient in New Zealand. *Oecologia*, 134, 471–478.
- Craine JM, Lee WG, Bond WJ, Williams RJ, Johnson LC (2005). Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits of grasses. *Ecology*, 86, 12–19.
- Craine JM, Tilman D, Wedin D, Reich P, Tjoelker M, Knops J (2002). Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology*, 16, 563–574.
- Craine JM, Wedin DA, Chapin FS III, Reich PB (2003). Relationship between the structure of root systems and resource use for 11 North American grassland plants. *Plant Ecology*, 165, 85–100.
- Eissenstat DM, Wells CE, Yanai RD, Whitbeck JL (2000). Building roots in a changing environment: implications for

- root longevity. *New Phytologist*, 147, 33–42.
- Elser JJ, Bracken MES, Cleland EE, Gruner DS, Harpole WS, Hillebrand H, Ngai JT, Seabloom EW, Shurin JB, Smith JE (2007). Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10, 1135–1142.
- Eviner VT, Chapin FS III (2003). Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34, 455–485.
- Feng QH (冯秋红), Shi ZM (史作民), Dong LL (董莉莉) (2008). Response of plant functional traits to environment and its application. *Scientia Silvae Sinicae* (林业科学), 44, 125–131. (in Chinese with English abstract)
- Guo DL, Li H, Mitchell RJ, Han WX, Hendricks JJ, Fahey TJ, Hendrick RL (2008). Fine root heterogeneity by branch order: exploring the discrepancy in root turnover estimates between minirhizotron and carbon isotopic methods. *New Phytologist*, 177, 443–456.
- Guo DL, Mitchell RJ, Hendricks JJ (2004). Fine root branch orders respond differentially to carbon source-sink manipulations in a longleaf pine forest. *Oecologia*, 140, 450–457.
- Hattenschwiler S, Aeschlimann B, Couteaux MM, Roy J, Bonal D (2008). High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. *New Phytologist*, 179, 165–175.
- He JS, Fang JY, Wang ZH, Guo DL, Flynn DFB, Geng Z (2006a). Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China. *Oecologia*, 149, 115–122.
- He JS, Wang L, Flynn DFB, Wang XP, Ma WH, Fang JY (2008). Leaf nitrogen: phosphorus stoichiometry across Chinese grassland biomes. *Oecologia*, 155, 301–310.
- He JS, Wang ZH, Wang XP, Schmid B, Zuo WY, Zhou M, Zheng CY, Wang MF, Fang JY (2006b). A test of the generality of leaf trait relationships on the Tibetan Plateau. *New Phytologist*, 170, 835–848.
- Hendricks JJ, Aber JD, Nadelhoffer KJ, Hallett RD (2000). Nitrogen controls on fine root substrate quality in temperate forest ecosystems. *Ecosystems*, 3, 57–69.
- Hooper DU, Vitousek PM (1998). Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, 68, 121–149.
- Hu N (胡楠), Fan YL (范玉龙), Ding SY (丁圣彦), Liao BH (廖秉华) (2008). Progress in researches on plant functional groups of terrestrial ecosystems. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 3302–3311. (in Chinese with English abstract)
- Jackson RB, Mooney HA, Schulze ED (1997). 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*, 94, 7362–7366.
- Kay AD, Ashton IW, Gorokhova E, Kerkhoff AJ, Liess A, Litchman E (2005). Toward a stoichiometric framework for evolutionary biology. *Oikos*, 109, 6–17.
- Kerkhoff AJ, Enquist BJ, Elser JJ, Fagan WF (2005). Plant allometry, stoichiometry and the temperature-dependence of primary productivity. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 585–598.
- Kerkhoff AJ, Fagan WF, Elser JJ, Enquist BJ (2006). Phylogenetic and growth form variation in the scaling of nitrogen and phosphorus in the seed plants. *The American Naturalist*, 168, E103–E122.
- Koide RT (1991). Nutrient supply, nutrient demand and plant-response to mycorrhizal infection. *New Phytologist*, 117, 365–386.
- Kuo S (1996). Phosphorus. In: Bigham JM ed. *Method of Soil Analysis. Part 3. Chemical Method*. Soil Science Society of American/American Society of Agronomy, Madison, WI, USA. 869–919.
- Luscher A, Nosberger J (1997). Interspecific and intraspecific variability in the response of grasses and legumes to free air CO₂ enrichment. *Acta Oecologica-International Journal of Ecology*, 18, 269–275.
- McCarthy MC, Enquist BJ (2007). Consistency between an allometric approach and optimal partitioning theory in global patterns of plant biomass allocation. *Functional Ecology*, 21, 713–720.
- Meng TT (孟婷婷), Ni J (倪健), Wang GH (王国宏) (2007). Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)* (植物生态学报), 31, 150–160. (in Chinese with English abstract)
- Norby RJ, Jackson RB (2000). Root dynamics and global change: seeking an ecosystem perspective. *New Phytologist*, 147, 3–12.
- Novotny AM, Schade JD, Hobbie SE, Kay AD, Kyle M, Reich PB, Elser JJ (2007). Stoichiometric response of nitrogen-fixing and non-fixing dicots to manipulations of CO₂, nitrogen, and diversity. *Oecologia*, 151, 687–696.
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 13730–13734.
- Reich PB, Tilman D, Craine J, Ellsworth D, Tjoelker MG, Knops J, Wedin D, Naeem S, Bahaeddin D, Goth J, Bengtson W, Lee TD (2001). Do species and functional groups differ in acquisition and use of C, N and water under varying atmospheric CO₂ and N availability regimes? A field test with 16 grassland species. *New Phytologist*, 150, 435–448.
- Reich PB, Wright IJ, Cavender-Bares J, Craine JM, Oleksyn J, Westoby M, Walters MB (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164, S143–S164.

- Reich PB, Oleksyn J (2004). Global patterns of plant leaf N and P in relation to temperature and latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101, 11001–11006.
- Ryser P, Lambers H (1995). Root and leaf attributes accounting for the performance of fast-growing and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil*, 170, 251–265.
- Shipley B, Almeida-Cortez J (2003). Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient availability. *EcoScience*, 10, 74–79.
- Sun GJ (孙国钧), Zhang R (张荣), Zhou L (周立) (2003). Trends and advances in researches on plant functional diversity and functional groups. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 1430–1435. (in Chinese with English abstract)
- Tilman D, Knops J, Wedin D, Reich P, Ritchie M, Siemann E (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, 277, 1300–1302.
- Tjoelker MG, Craine JM, Wedin D, Reich PB, Tilman D (2005). Linking leaf and root trait syndromes among 39 grassland and savannah species. *New Phytologist*, 167, 493–508.
- Vandenkoornhuysen P, Ridgway KP, Watson IJ, Fitter AH, Young JPW (2003). Co-existing grass species have distinctive arbuscular mycorrhizal communities. *Molecular Ecology*, 12, 3085–3095.
- Weaver JE (1958). Classification of root systems of forbs of grassland and a consideration of their significance. *Ecology*, 39, 393–401.
- Withington JM, Reich PB, Oleksyn J, Eissenstat DM (2006). Comparison of structure and life span in roots and leaves among temperate trees. *Ecological Monographs*, 76, 381–397.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets U, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Zeng DH (曾德慧), Chen GS (陈广生) (2005). Ecological stoichiometry: a science to explore the complexity of living systems. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 29, 1007–1019. (in Chinese with English abstract)
- Zhang L (张林), Luo TX (罗天祥) (2004). Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 28, 844–852. (in Chinese with English abstract)

责任编辑: 白永飞 责任编辑: 王 葳