

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2021.30258

李素慧, 陈金艺, 王佳敏, 宋海燕, 张静, 陶建平, 刘锦春. 两种一年生草本对喀斯特土壤厚度及供水的生长响应[J]. 植物科学学报, 2021, 39(3): 258-267

Li SH, Chen JY, Wang JM, Song HY, Zhang J, Tao JP, Liu JC. Growth response of two annual herbs to karst soil depth and water supply[J]. Plant Science Journal, 2021, 39(3): 258-267

两种一年生草本对喀斯特土壤厚度及供水的生长响应

李素慧, 陈金艺, 王佳敏, 宋海燕, 张静, 陶建平, 刘锦春*

(三峡库区生态环境教育部重点实验室, 重庆市三峡库区植物生态与资源重点实验室, 西南大学生命科学学院, 重庆 400715)

摘要: 以一年生草本苍耳(*Xanthium sibiricum* Patr. ex Widder)和鬼针草(*Bidens pilosa* L.)为材料, 模拟喀斯特地区不同土壤厚度以及不同水分处理, 研究了两者的形态及生物量积累与分配特征。结果显示: 资源减少(供水、土壤厚度及供水+土壤厚度)3种处理均抑制了植物的生长, 植物生物量积累显著减少, 对根和叶的投资比均未下降, 而对茎的投资比显著下降; 供水量减少对两者的根冠比、根长及比叶面积均无显著影响, 而在土壤厚度下降及供水量与土壤厚度同时下降时, 根冠比、根长与比叶面积均显著增加。研究表明, 土壤厚度降低对2种草本植物的负面影响大于供水降低的影响。资源轻度降低时, 植物以牺牲茎投资为代价保持对根和叶的稳定投资, 从而保证对水分的吸收和光合合成; 资源严重降低时, 植物通过增加比根长等地下系统的投资以对抗地下环境压力的加剧。

关键词: 岩溶干旱; 土壤浅薄; 植物功能性状; 权衡

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2021)03-0258-10

Growth response of two annual herbs to karst soil depth and water supply

Li Su-Hui, Chen Jin-Yi, Wang Jia-Min, Song Hai-Yan, Zhang Jing, Tao Jian-Ping, Liu Jin-Chun*

(Key Laboratory of Eco-environments in Three Gorges Reservoir Region (Ministry of Education), Chongqing Key Laboratory of Plant Ecology and Resources Research in Three Gorges Reservoir Region, School of Life Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract: The morphology, biomass accumulation, and distribution characteristics of *Xanthium sibiricum* Patr. ex Widder and *Bidens pilosa* L. were studied under simulated karst habitats with different soil depths and water availability. Results showed that decreased resources (i. e., water supply, soil depth, and water supply + soil depth) inhibited plant growth. The biomass accumulation and stem investment ratio of both plants decreased significantly. The decrease in water supply had no significant effect on the root-shoot ratio, root length, or specific leaf area of the species, whereas the root-shoot ratio, root length, and specific leaf area of both species increased significantly with the decrease in soil depth and water supply + soil depth. Results also showed that the inhibition effect of reduced soil depth on plant growth was greater than that of reduced water supply. When resources were slightly reduced, the root and leaf investment ratios were stable at the expense of stem investment to ensure water absorption and photosynthesis. When resources were severely reduced, plants

收稿日期: 2020-10-03, 修回日期: 2020-12-14。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31500399)。

This work was supported by a grant from the National Natural Science Foundation of China (31500399).

作者简介: 李素慧(1994-), 女, 硕士研究生, 研究方向为植物生态学(E-mail: lshsxnu@163.com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: jinchun@swu.edu.cn)。

countered the increased pressure of the underground environment by investing in underground systems, e. g., increasing specific root length.

Key words: Karst drought; Shallow soil; Plant functional traits; Trade off

环境变化会导致植物产生一系列的行为变化^[1]，其中形态和生物量的变化是研究植物对环境适应性的重要指标^[2-4]。在干旱胁迫下，植物会将更多的生物量分配到根系来增加其水分获取能力^[5]。由于环境资源有限，当植物增加对某一器官的生物量投资时，势必会减少对其它器官的生物量投资^[6]。如增加对根的投资可能会降低对叶片的投资，而减少叶片投资可能会影响植物对光资源的获取^[7]。植物如何平衡不同器官之间的生物量分配以及在平衡根叶投资时，植物的形态同时会产生怎样的变化？这些问题一直是学者们在研究植物如何应对环境变化时的焦点。

我国西南喀斯特地区成土速率极其缓慢，土壤总量先天不足^[8]。长期的岩溶作用导致喀斯特地区形成独特的地上、地下双层结构^[9]，土壤资源的再分配作用显著^[10]，土壤呈现出表层浅薄且斑块化分布，纵向在岩溶裂隙处积聚的特点^[11]，而且表层土壤储水蓄水能力差，深层土壤水分随岩溶裂隙渗漏严重，因此即使西南地区整体降水充足，植物也常常面临“岩溶干旱”的胁迫^[12]。

土壤不仅是营养与水分的储存库，同时也为植物根系提供生存空间。根系生存空间对植物的影响作用不容忽视^[13]。土壤的匮乏不仅会引起土壤储存水分的不足，同时也会造成养分的匮乏和根系扩展空间的限制。因此，我们推测，对喀斯特地区植物而言，土壤厚度降低（但降水充足）对植物的负面影响大于降水减少（但土壤较厚）对植物的影响。而当降水和土壤厚度同时降低时，植物要面临水分双重降低（土壤保水性的降低与外界降水的减少）、土壤养分匮乏及根系拓展空间限制等3重胁迫，因此降水减少与土壤厚度降低对植物的影响很有可能是降水及土壤厚度分别降低对植物影响效应的叠加。而且在全球气候变化的大背景下，西南地区降水频率降低^[14, 15]，同时降水量总体呈弱的减少趋势^[16]，在喀斯特土壤厚度降低或（和）降水减少条件下，植物如何通过地上、地下的形态可塑性和生物量分配来达到不同器官之间的投资平衡，目前尚不清楚。

近年来人类活动的过度干扰使本就脆弱的喀斯特生态系统植被退化严重^[17, 18]，恢复植被是阻止生态系统进一步恶化的必要手段。草本植物生活周期短，对环境的开拓能力较强，是前期植被恢复的理想材料^[19]，因此了解草本植物对喀斯特生境的适应策略对于指导植被恢复工作具有重要意义。苍耳(*Xanthium sibiricum* Patr. ex Widder)和鬼针草(*Bidens pilosa* L.)均为菊科一年生草本，根系发达，对环境的适应能力强，是喀斯特地区常见的草本植物。同时两者均具有较高的表型可塑性，为群落演替初期的先锋者，在石漠化的植被恢复和重建中具有较高的推广价值。因此，本研究通过不同土壤厚度和不同水分处理，模拟喀斯特土壤厚度不均且易干旱的生境特点，研究了苍耳和鬼针草的形态及生物量积累与分配特征，以回答如下科学问题：（1）土壤厚度降低是否对2种草本植物的负面影响大于供水降低的影响？（2）土壤厚度和供水同时降低是否对2种草本植物的影响具有叠加效应？（3）2种草本在逆境中是否可以通过形态可塑性和地上、地下的投资权衡来保持自身一定的抵抗力和竞争力？研究结果旨在为喀斯特地区的石漠化治理和恢复提供参考。

1 材料与方法

1.1 实验材料

实验材料为一年生草本植物苍耳和鬼针草，供试土壤为喀斯特黄色石灰土。种子和土壤均取自具典型喀斯特地貌的重庆市的中梁山。土壤基本理化性质为：pH 为 7.4 ± 0.14 ，有机质为 $(0.34 \pm 0.02)\%$ ，全氮为 $(0.28 \pm 0.03) \text{ g/kg}$ ，全磷为 $(0.39 \pm 0.02) \text{ g/kg}$ ，全钾为 $(23.7 \pm 3.22) \text{ g/kg}$ ，田间持水量为 $(39.8 \pm 2.23)\%$ 。

1.2 实验方法

实验设计为土壤深度与供水两因素随机区组处理。土壤深度设为70、40、10 cm 3个水平，容器规格（长×宽×高）分别为深土(S_{CK}): 10 cm × 10 cm × 70 cm; 中等深度土(S_M): 10 cm ×

10 cm × 40 cm; 浅土 (S_L): 10 cm × 10 cm × 10 cm。容器底部设相同数量, 大小相同的透水孔。供水处理设置为 3 个水平, 分别为: 对照充足供水 (W_{CK}), 减水 50% 轻度干旱 (W_M) 和减水 70% 重度干旱 (W_L)。根据近 30 年 (1981 – 2011 年) 的重庆平均降水量以及容器底面积来计算对照水分浇水量分别为, 4 – 6 月: 130 mL/3 d; 7 – 9 月: 125 mL/3 d; 10 – 12 月: 56 mL/3 d; 1 月: 26 mL/3 d。干旱处理组依比例减少。

实验在西南大学生态园 (29°49'N, 106°25'E) 内进行, 于 2018 年 3 月 5 日在育苗盘播种苍耳和鬼针草种子, 挑选生长良好且长势一致的植株于 2018 年 4 月 20 日进行移栽, 待植株适应一段时间后于 2018 年 5 月 20 日开始水分处理, 待植物完成其生活史之后收获。共设 10 个重复, 由于实验过程中植株具有非自然死亡的情况, 因此实际重复数见表 1。

表 1 苍耳和鬼针草不同处理的重复数
Table 1 Repetitions of different treatments for *Xanthium sibiricum* and *Bidens pilosa*

处理 Treatment		重复数 Repetition	
		苍耳 <i>X. sibiricum</i>	鬼针草 <i>B. pilosa</i>
供水 Water supply	W-CK	9	5
	W-M	9	5
	W-L	9	5
土壤厚度 Soil depth	S-CK	9	5
	S-M	10	9
	S-L	8	9
供水+土壤厚度 Water supply + Soil depth	WS-CK	9	5
	WS-M	9	8
	WS-L	6	8

注: W-CK、W-M、W-L 分别表示当土壤厚度为深土时, 供水依次为充足供水、轻度减水及重度减水; S-CK、S-M、S-L 分别表示当供水充足时土壤厚度依次为深土、中等深度、浅土; WS-CK、WS-M、WS-L 分别表示供水和土壤厚度同时下降, 依次为供水充足+深土、轻度减水+中等深度土和重度减水+浅土。下同。
Notes: W-CK, W-M, and W-L indicate sufficient water supply, slightly reduced water supply, and severely reduced water supply, respectively, under deep soil conditions; S-CK, S-M, and S-L indicate deep soil, medium depth soil, and shallow soil, respectively, under sufficient water supply; WS-CK, WS-M, and WS-L represent sufficient water supply + deep soil, slightly reduced water supply + medium depth soil, and severely reduced water supply + shallow soil, respectively. Same below.

1.3 指标测定

收集植物自然枯落叶片, 植物收获时测定株

高, 并采用流水冲洗法收集植物所有根系, 采用数字化扫描仪扫描植物根系及叶片, 采用 WinRHIZO 根系分析系统软件分析根长及叶面积。将所收获的不同植物器官分别置于信封中于 60℃ 烘干至恒重, 并用精确度为 0.001 的电子天平称量, 分别测得植物根生物量、茎生物量和叶片生物量。

指标计算: 比叶面积 (Specific leaf area) = 叶面积/叶重; 比根长 (Specific root length) = 根系长度/根重; 总生物量 (Total biomass) = 根生物量 + 茎生物量 + 叶生物量; 地上生物量 (Above-ground biomass) = 茎生物量 + 叶生物量; 根生物量比 (Root biomass ratio) = 根生物量/总生物量; 茎生物量比 (Stem biomass ratio) = 茎生物量/总生物量; 叶生物量比 (Leaf biomass ratio) = 叶生物量/总生物量; 根冠比 (Root shoot ratio) = 根生物量/地上生物量。

1.4 数据分析

采用 Excel 2016 软件整理数据, 采用 SPSS 22.0 软件分析数据。本实验将供水 (W_{CK} 、 W_M 、 W_L) 和土壤厚度 (S_{CK} 、 S_M 、 S_L) 作为实验因素。当分析供水量对植物性状的影响时, 土壤厚度均固定为 S_{CK} , 即分析组为 $W_{CK} S_{CK}$ 、 $W_M S_{CK}$ 、 $W_L S_{CK}$, 并将水分分析组命名为 W-CK、W-M、W-L。当分析土壤厚度对植物性状的影响时, 供水量固定为对照水分 W_{CK} , 即分析组为 $W_{CK} S_{CK}$ 、 $W_{CK} S_M$ 、 $W_{CK} S_L$, 土壤分析组命名为 S-CK、S-M、S-L。当分析供水+土壤厚度对植物的影响时, 分析组为 $W_{CK} S_{CK}$ 、 $W_M S_M$ 、 $W_L S_L$; 供水+土壤厚度分析组命名为 WS-CK、WS-M、WS-L。所有分析组中 CK 代表高资源组, M 代表中资源组, L 代表低资源组。采用 One-way ANOVA 分析供水、土壤厚度、供水+土壤厚度对植物生长和生物量积累及分配的影响。采用 origin8.5 软件作图。

2 结果与分析

2.1 土壤含水量

本研究发现, 当土壤厚度相同时, 随着供水量的减少, 土壤含水量显著下降; 当供水量相同 (供水量充足) 时, 不同厚度土壤含水量无显著差别; 随着土壤厚度和供水量同时下降, 土壤含水量显著下降 (表 2)。

表 2 不同处理中土壤含水量
Table 2 Soil water content under different treatments

处理 Treatment		土壤含水量 Soil water content (%)	土壤相对含水量 Relative soil water content (%)
供水 Water supply	W-CK	19.16 ± 0.71a	48FC
	W-M	14.13 ± 0.32b	36FC
	W-L	10.81 ± 0.33c	27FC
土壤厚度 Soil depth	S-CK	19.16 ± 0.71a	48FC
	S-M	20.55 ± 0.53a	51FC
	S-L	21.05 ± 0.57a	52FC
供水+土壤厚度 Water supply + Soil depth	WS-CK	19.16 ± 0.71a	48FC
	WS-M	12.86 ± 0.46b	32FC
	WS-L	7.47 ± 0.38c	19FC

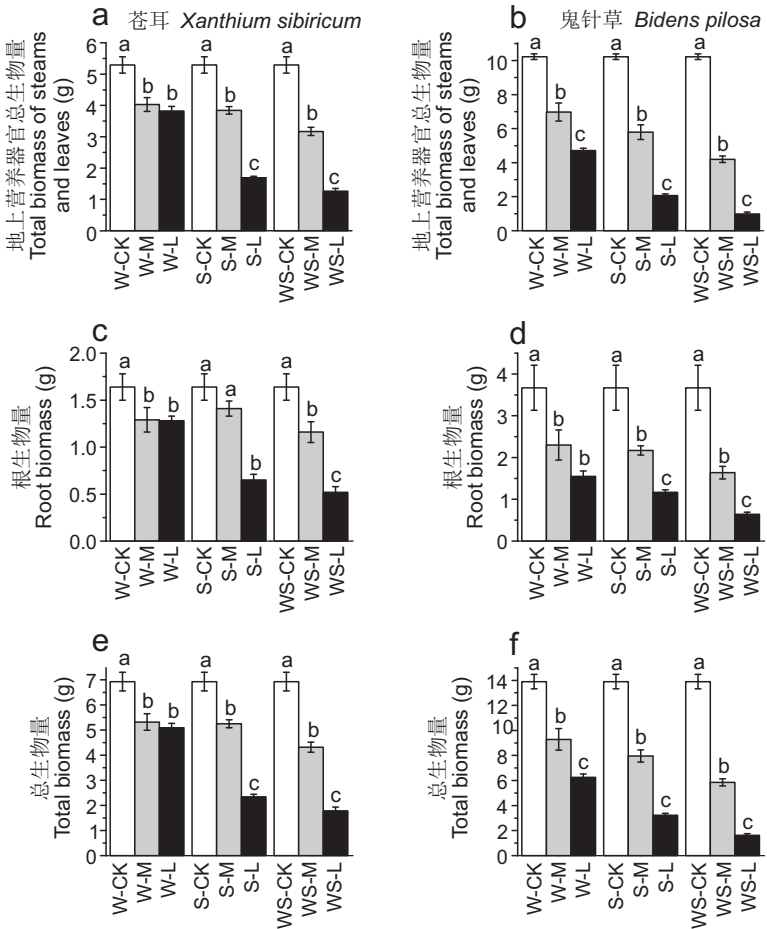
注：不同字母表示在 0.05 水平上同一处理的不同水平间具有显著差异。FC：田间持水量。
Notes: Lowercase letters indicate significant differences between different levels of same treatment at 0.05 level. FC: Field water holding capacity.

2.2 生物量积累

当供水减少、土壤厚度降低以及供水和土壤厚度同时下降时，苍耳与鬼针草的不同营养器官生物量、地上生物量以及总生物量均呈现出总体下降的趋势。2 个物种生物量随着资源水平降低而降低的程度均表现出一致的规律，即供水+土壤厚度降低的抑制作用>土壤厚度降低的抑制作用>供水减少的抑制作用(图 1)。

2.3 生物量分配

对苍耳而言，当供水量减少时根和叶生物量的分配比均不受影响，但在土壤厚度下降及供水量和土壤厚度同时下降时，根生物量比均显著增加，同时在供水量和土壤厚度同时下降时，茎生物量比显著下降。对于鬼针草而言，随着资源减少(供水、土壤厚度、供水 + 土壤厚度)，其根和叶生物量分



小写字母表示在 0.05 水平上同一处理的不同水平间具有显著差异。下同。
Lowercase letters indicate significant differences between different levels of same treatment at 0.05 level. Same below.

图 1 供水、土壤厚度及供水+土壤厚度的减少对苍耳和鬼针草营养器官生物量积累的影响
Fig. 1 Effects of variation in water supply, soil depth, and water supply + soil depth on biomass accumulation of vegetative organs of *Xanthium sibiricum* and *Bidens pilosa*

配比均呈增加的趋势，除了在供水减少时，茎生物量分配比无明显变化外，其他情况下茎生物量分配比均显著减少(图 2)。

当供水量减少时，苍耳与鬼针草的根冠比均无显著变化；在土壤厚度下降及供水量和土壤厚度同时下降时，苍耳与鬼针草的根冠比均显著增加(图 3)。

2.4 叶片及根系功能性状

本研究发现，当供水减少时，2 个物种的根长、比根长及比叶面积均无显著变化；当土壤厚度及供水和土壤厚度同时下降时，2 个物种的根长与叶面积均显著减少、比根长显著增加，不同的是苍耳的比叶面积显著上升或无显著变化，而鬼针草的比叶面积均显著下降(图 4)。

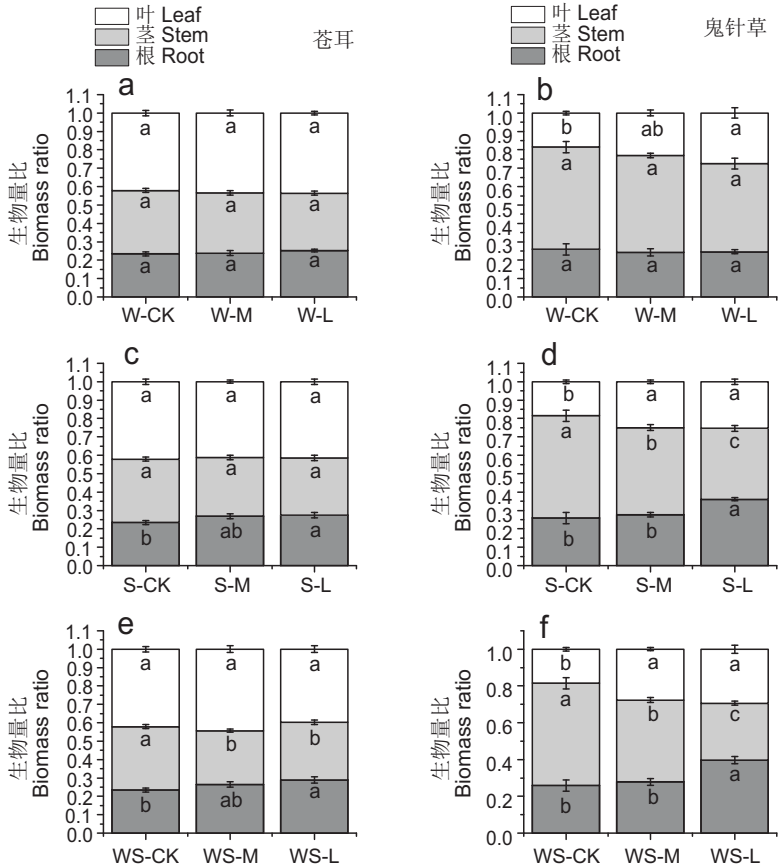


图 2 供水、土壤厚度及供水+土壤厚度的减少对苍耳和鬼针草不同营养器官生物量分配的影响
Fig. 2 Effects of variation in water supply, soil depth, and water supply + soil depth on biomass allocation of different vegetative organs of *Xanthium sibiricum* and *Bidens pilosa*

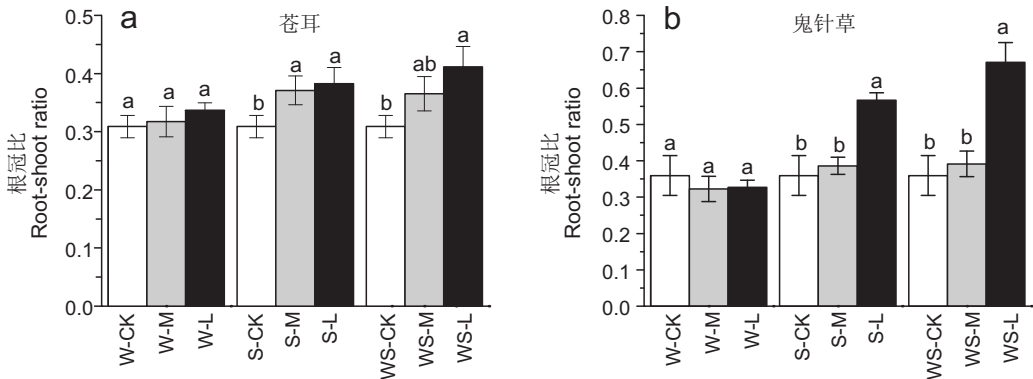


图 3 供水、土壤厚度及供水+土壤厚度的减少对苍耳和鬼针草根冠比的影响
Fig. 3 Effects of variation in water supply, soil depth, and water supply + soil depth on root shoot ratio of *Xanthium sibiricum* and *Bidens pilosa*

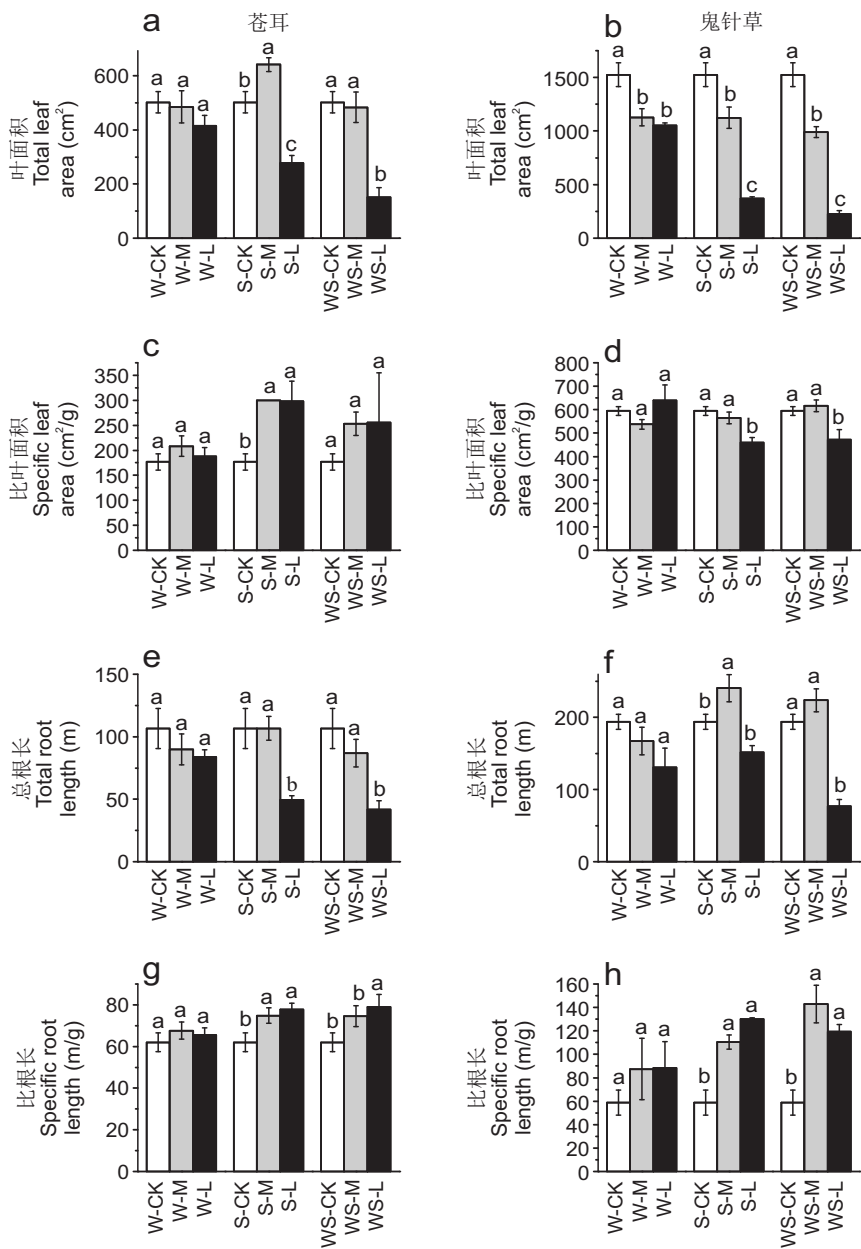


图 4 供水、土壤厚度及供水+土壤厚度的减少对苍耳和鬼针草叶片及根系形态的影响
Fig. 4 Effects of variation in water supply, soil depth, and water supply + soil depth on leaf and root morphology in *Xanthium sibiricum* and *Bidens pilosa*

3 讨论

3.1 供水、土壤厚度及土壤厚度和供水的叠加对两种草本生长的影响

研究表明，环境资源匮乏会抑制植物的生长^[20-22]。本研究发现，不管是供水降低还是土壤厚度降低，苍耳与鬼针草的地上生物量、地下生物量与总生物量均显著减少，说明水分和土壤资源减少确实对两个物种的生长产生了抑制作用。在土壤

较厚且一定时，降低供水量，土壤含水量显著下降可见供水的减少引起的干旱胁迫抑制了植物的生长。然而，在供水充足时降低土壤厚度，土壤相对含水量并未明显降低，说明土壤厚度降低对植物生长的负面影响，主要是土壤厚度降低引起的养分不足和根系拓展空间受限引起的。研究表明，根系拓展空间对植物根系的影响在一定范围内甚至超过土壤资源条件对植物的影响^[23]。我们前期的研究也发现，喀斯特地区有限的土壤生境限制了黑麦草

(*Lolium perenne* L.) 的根系生长和生物量的积累^[24]。然而, 值得关注的是, 2 个物种生物量降低的程度均出现降低土壤厚度的抑制作用大于减少供水的抑制作用。说明供水充足的条件下, 土壤厚度降低对植物的负面影响大于土壤较厚条件下供水降低的影响, 这与我们的假设一致。因此喀斯特地区植物生长受到限制的主要因素还是土壤浅薄贫瘠。

供水与土壤厚度同时降低对植物生长的抑制作用虽然大于两者单独降低时的抑制程度, 但却与我们的假设不一致, 不具有完全叠加的效应。当供水和土壤厚度同时下降时植物既要面对土壤养分的不足, 还要面临供水减少及土壤保水性降低所带来的加剧的干旱胁迫, 同时根系拓展空间也受限。因此多重胁迫可能激发了植物一定程度的“触底反弹”, 或者是植物生物量的下降存在一定的阈值, 导致植物生物量的积累虽然急剧下降, 但并不是单一资源供给量下降时的简单叠加, 而这些还需要进一步的研究来证实。对于喀斯特地区的植物而言, 如果土壤厚度足够, 即使在全球极端天气频发, 西南地区总体降水量弱减的背景下, 植物生长受喀斯特生境的抑制作用将极大减小。因此在喀斯特地区植被恢复的初期, 选择根系固土能力强的草本植物来防止进一步的水土流失可能更有利于后期植被自我恢复能力的构建。

3.2 两种草本在生物量分配和地上、地下功能性状间的平衡

3.2.1 不同营养器官之间的权衡

当环境资源有限时, 植物会不断的通过调整生物量的分配来适应环境的变化, 从而将逆境伤害降到最低^[25], 因此植物各器官的生物量分配比例可以作为表征植物对胁迫适应性的重要指标^[26]。本研究中, 随着资源减少(供水、土壤厚度及供水+土壤厚度), 苍耳与鬼针草对根和叶的投资比均没有降低, 这是因为根与叶是植物重要的功能器官, 分别承担着水养吸收功能和光合作用^[27, 28], 根与叶的生长关系着植物的生长、发育乃至繁殖^[29], 植物将生物量分配的天平向根和叶的倾斜正是为了保证资源获取而采取的一种积极生存的策略。除了根和叶的分配比之外, 我们还发现当资源减少时, 植物对根、叶投资的稳定是以牺牲茎的投资来实现的。有限性的环境资源导致植物不同器官之间存在

竞争^[30], 而很多时候植物会采取茎沉默的策略来实现整体利益最大化^[31]。

3.2.2 资源减少时植物地上、地下生长的协调

植物在权衡不同器官之间投资的同时也会协调地上、地下系统之间的关系^[32], 通过增加根系而减少地上部分干物质分配是植物适应干旱的策略^[33]。本研究发现, 当供水减少时苍耳与鬼针草的根冠比均无显著变化, 说明面对水分减少植物可以协调地上、地下的投资平衡来协同地上、地下共同响应资源减少的胁迫, 这可能是由于当供水量减少时, 植物受到轻度干旱胁迫, 但较厚的土壤可以在一定程度上缓解干旱胁迫, 因此虽然植物根系生长受阻, 但对地上营养生长不构成威胁, 所以植物在地上营养生长与地下营养生长之间没有出现竞争, 表现为地上、地下协同发展。而当土壤厚度下降及供水+土壤厚度同时下降时, 苍耳与鬼针草的根冠比均显著增加, 说明在这 2 种处理中, 植物均选择增加地下根系的投资来适应环境的变化。这可能是因为随着土壤厚度及供水+土壤厚度的下降, 植物根系受到的胁迫加剧, 只能通过增加对根的投资来响应地下资源的匮乏, 表现出营养补偿的策略。

3.2.3 根与叶对资源减少的功能响应

植物的根和叶作为主要的功能器官, 其形态在环境胁迫下具有较大的可塑性^[34, 35]。在本研究中, 供水减少时 2 个物种的根长、比根长及比叶面积均无显著变化。植物比叶面积与比根长可以反映其对资源获取和利用的权衡关系^[36], 发达的根系和叶片更利于植物获取资源^[37, 38], 而更大的比叶面积与比根长则代表植物具有更好的资源利用能力^[39, 40]。这说明在本研究中植物地下资源的获取能力以及地上、地下资源的利用能力均没有受到影响。在土壤厚度及供水和土壤厚度同时下降时, 植物的根长与叶面积均显著下降, 可能会导致植物对资源获取能力的减弱, 但由于 2 个物种的比根长均显著增加, 因此他们均可以通过提高地下资源利用能力来降低损失。

喀斯特地区存在极其丰富的微生物境类型, 如地表的石洼、石沟及地下的石缝、石隙^[41]。对喀斯特地区的草本植物而言, 即使在生长初期存在于表层生境中, 但如果可以忍耐地表生境的干旱胁迫, 利用石缝、石隙这样的特殊土壤生境来进一步拓展

根系到深层土中, 弥补上层土壤水分的匮乏, 可以解除环境对生存的胁迫。而如果没有合适的生境, 由于土壤空间的限制根系无法拓展, 植物只能权衡根长与根生物量之间的关系来维持比根长的稳定以响应地下资源的匮乏。在本研究中, 苍耳可以在提高比根长的同时增加比叶面积, 因此在多重胁迫下, 相较鬼针草, 苍耳的适应性可能更高。

参考文献:

- [1] Gratani L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors[J]. *Adv Bot*, 2014; 208747.
- [2] 郭丰辉, 侯向阳, 丁勇, 李西良, 武自念, 等. 羊草形态及生物量分配可塑性对土壤供磷能力的响应研究[J]. *草业学报*, 2016, 25(12): 53–62.
Guo FH, Hou XY, Ding Y, Li XL, Wu ZN, *et al*. Plasticity of plant morphology and biomass allocation of *Leymus chinensis* under different phosphorus conditions[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(12): 53–62.
- [3] 王君, 及利, 张忠辉, 王芳, 李焱龙, 等. 不同土壤基质下水分胁迫对蒙古栎幼苗表型可塑性的影响[J]. *生态学杂志*, 2019, 38(1): 51–59.
Wang J, Ji L, Zhang ZH, Wang F, Li YL, *et al*. Effects of water stress on phenotypic plasticity of *Quercus mongolica* seedlings grown in two soil substrates[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2019, 38(1): 51–59.
- [4] 王宁, 袁美丽, 陈浩, 李真真. 不同光照条件和土壤含水量对节节麦表型可塑性及化感作用的影响[J]. *植物资源与环境学报*, 2019, 28(1): 34–42.
Wang N, Yuan ML, Chen H, Li ZZ. Effects of different light conditions and soil water contents on phenotypic plasticity and allelopathic effect of *Aegilops tauschii*[J]. *Journal of Plant Resources and Environment*, 2019, 28(1): 34–42.
- [5] 王琪, 容丽. 环境影响下植物根系的生长分布特征研究进展[J]. *贵阳学院学报(自然科学版)*, 2015, 10(4): 61–66.
Wang Q, Rong L. Progress under the environmental impact about distribution and growth of plant roots[J]. *Journal of Guiyang College(Natural Science)*, 2015, 10(4): 61–66.
- [6] Kleyer M, Trinorra J, Cebrian-piqueras MA, Trenkamp A, Flojgaard C, *et al*. Trait correlation network analysis identifies biomass allocation traits and stem specific length as hub traits in herbaceous perennial plants[J]. *J Ecol*, 2019, 107(2): 829–842.
- [7] 潘玉梅, 唐赛春, 韦春强, 李象钦. 不同光照和水分条件下鬼针草属入侵种与本地种生长、光合特征及表型可塑性的比较[J]. *生物多样性*, 2017, 25(12): 1257–1266.
Pan YM, Tang SC, Wei CQ, Li XQ. Comparison of growth, photosynthesis and phenotypic plasticity between invasive and native *Bidens* species under different light and water conditions[J]. *Biodiversity Science*, 2017, 25(12): 1257–1266.
- [8] 万军. 贵州省喀斯特地区土地退化与生态重建研究进展[J]. *地球科学进展*, 2003, 18(3): 447–453.
Wang J. Land degradation and ecological rehabilitation in karst areas of Guizhou province, southwestern China[J]. *Advance in Earth Sciences*, 2003, 18(3): 447–453.
- [9] 陈洪松, 王克林. 西南喀斯特山区土壤水分研究[J]. *农业现代化研究*, 2008, 29(6): 734–738.
Chen HS, Wang KL. Soil water research in karst mountain areas of southwest China[J]. *Research of Agricultural Modernization*, 2008, 29(6): 734–738.
- [10] 安吉平, 王济, 蔡雄飞, 段志斌, 颜蒙蒙. 西南喀斯特二元结构下土壤流失研究进展[J]. *湖北农业科学*, 2017, 56(9): 1605–1610.
An JP, Wang J, Cai XF, Duan ZB, Yan MM. Research progress of soil Loss in karst areas under the dual structure of southwest China[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2017, 56(9): 1605–1610.
- [11] 周运超, 王世杰, 卢红梅. 喀斯特石漠化过程中土壤的空间分布[J]. *地球与环境*, 2010, 38(1): 1–7.
Zhou YC, Wang SJ, Lu HM. Spatial distribution of soils during the process of karst rocky desertification[J]. *Earth and Environment*, 2010, 38(1): 1–7.
- [12] 赵志猛, 沈有信, 朱习爱. 西南岩溶地区土壤水分研究进展[J]. *湖北农业科学*, 2017, 56(19): 3603–3609.
Zhao ZM, Shen YX, Zhu XA. Research progress of soil moisture in karst areas of southwest China[J]. *Hubei Agricultural Sciences*, 2017, 56(19): 3603–3609.
- [13] 李周, 赵雅洁, 宋海燕, 张静, 陶建平, 刘锦春. 喀斯特土层厚度异质对草地群落结构和优势种生长的影响[J]. *草业科学*, 2017, 34(10): 2023–2032.
Li Z, Zhao YJ, Song HY, Zhang YJ, Tao JP, Liu JC. The effect of soil thickness heterogeneity on grassland plant community structure and growth of dominant species in karst area[J]. *Pratacultural Science*, 2017, 34(10): 2023–2032.
- [14] 王昊, 姜超, 王鹤松, 孙建新. 中国西南部区域雨季极端降水指数时空变化特征[J]. *中国农业气象*, 2019, 40(1): 1–14.
Wang H, Jiang C, Wang HS, Sun JX. Spatial and temporal variation of extreme precipitation indices in southwestern China in the rainy season[J]. *Chinese Journal of Agrometeorology*, 2019, 40(1): 1–14.
- [15] 贺晋云, 张明军, 王鹏, 王圣杰, 王兴梅. 近50年西南地区极端干旱气候变化特征[J]. *地理学报*, 2011, 66(9): 1179–1190.
He JY, Zhang MJ, Wang P, Wang SJ, Wang XM. Climate characteristics of the extreme drought events in sou-

- thwest China during recent 50 years[J]. *Acta Geographica Sinica*, 2011, 66(9): 1179–1190.
- [16] 张琪, 李跃清. 近 48 年西南地区降水量和雨日的气候变化特征[J]. 高原气象, 2014, 33(2): 372–383.
Zhang Q, Li YQ. Climatic variation of rainfall and rain day in southwest China for last 48 years[J]. *Plateau Meteorology*, 2014, 33(2): 372–383.
- [17] 王克林, 岳跃民, 陈洪松, 吴协保, 肖峻, 祁向坤, 等. 喀斯特石漠化综合治理及其区域恢复效应[J]. 生态学报, 2019, 39(20): 7432–7440.
Wang KL, Yue YM, Chen HS, Wu XB, Xiao J, Qi XK, et al. The comprehensive treatment of karst rocky desertification and its regional restoration effects[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(20): 7432–7440.
- [18] 陈祖掇, 刘方, 王世杰, 刘元生, 通达, 朱健. 喀斯特山区植被退化过程中的土壤质量变化及评价[J]. 中国岩溶, 2016, 35(6): 639–648.
Chen ZY, Liu F, Wang SJ, Liu YS, Tong D, Zhu J. The evaluation of soil quality evolution in the process of vegetation degradation in the karst mountain area[J]. *Carsoologica Sinica*, 2016, 35(6): 639–648.
- [19] 李周, 赵雅洁, 宋海燕, 张静, 陶建平, 刘锦春. 不同水分处理下喀斯特土层厚度异质对两种草本叶片解剖结构和光合特性的影响[J]. 生态学报, 2018, 38(2): 721–732.
Li Z, Zhao YJ, Song HY, Zhang J, Tao JP, Liu JC. Effects of karst soil thickness heterogeneity on the leaf anatomical structure and photosynthetic traits of two grasses under different water treatments[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(2): 721–732.
- [20] 姚小兰, 周琳, 冯茂松, 郝建锋, 饶远林, 等. 干旱胁迫对不同基质网袋桫欏幼苗生长及生物量的影响[J]. 植物研究, 2018, 38(1): 81–90.
Yao XL, Zhou L, Feng MS, Hao JF, Rao YL, et al. Effects of drought stress on the growth and biomass of *Phoebe zhennan* seedling in different substrates net container[J]. *Bulletin of Botanical Research*, 2018, 38(1): 81–90.
- [21] 张宇君, 尚以顺, 王普昶, 丁磊磊, 张文, 邹超. 干旱胁迫下保水剂对盘江白刺花幼苗生长和生理特性的影响[J]. 草业学报, 2020, 29(7): 90–98.
Zhang YJ, Shang YS, Wang PC, Ding LL, Zhang W, Zou C. Effect of super absorbent polymers on growth and physiological characteristics of *Sophora davidii* vs. *Panjiang* seedlings under drought stress[J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2020, 29(7): 90–98.
- [22] 殷东生, 魏晓慧. 干旱胁迫对风箱果幼苗生长、光合生理和抗氧化酶活性的影响[J]. 东北林业大学学报, 2019, 47(1): 26–29.
Yin DS, Wei XH. Influence of drought stress on growth, photosynthetic physiology and antioxidant enzyme activities of *Physocarpus amurensis* seedlings[J]. *Journal of*
- Northeast Forestry University*, 2019, 47(1): 26–29.
- [23] Hess L, Hans DK. Effects of rooting volume and nutrient availability as an alternative explanation for root self/non-self discrimination[J]. *J Ecol*, 2007, 95(2): 241–251.
- [24] 宋海燕, 张静, 李素慧, 梁千慧, 李若溪, 等. 基于容器分区处理探究黑麦草生长对喀斯特不同土壤生境和水分的响应[J]. 生态学报, 2019, 39(10): 3557–3565.
Song HY, Zhang J, Li SH, Liang QH, Li RX, et al. Growth response of *Lolium perenne* L. Under different soil habitats and water conditions based on container partition in a karst area[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(10): 3557–3565.
- [25] 种培芳, 贾向阳, 田艳丽, 陆文涛. 荒漠植物红砂地上和地下生物量分配关系对大气 CO₂ 浓度升高及降水量变化的响应[J]. 草地学报, 2019, 27(6): 1537–1544.
Zhong PF, Jia XY, Lian YL, Lu WT. Effect of elevated CO₂ and precipitation regimes on allocation patterns of above-and belowground biomass of desert shrub *Reaumuria soongorica* [J]. *Acta Agrestia Sinica*, 2019, 27(6): 1537–1544.
- [26] 王九峦, 马玉寿, 陈立同. 青藏高原三种优势植物生物量分配的变化规律[J]. 广西植物, 2017, 37(6): 768–775.
Wang JL, Ma YS, Chen LT. Changes in biomass allocation to leaves, stems and roots of three dominant alpine species from the Tibetan Plateau[J]. *Guihaia*, 2017, 37(6): 768–775.
- [27] 李秉钧, 颜耀, 吴文景, 吴鹏飞, 邹显花, 马祥庆. 环境因子对植物根系及其构型的影响研究进展[J]. 亚热带水土保持, 2019, 31(3): 41–45.
Li BJ, Yan Y, Wu WJ, Wu PF, Zou XH, Ma XQ. Research progress on the effects of environmental factors on plant roots and their configurations[J]. *Subtropical Soil and Water Conservation*, 2019, 31(3): 41–45.
- [28] 范瑞瑞. 武夷山 59 种木本植物树皮、茎干、叶片功能性状特征及其关联研究[D]. 福州: 福建师范大学, 2018.
- [29] 文冬菊. 土壤养分状况对蜀葵营养生长和生殖生长的影响[D]. 成都: 四川农业大学, 2015.
- [30] Trillmich F, Geissler E, Guenther A. Senescence and costs of reproduction in the life history of a small precocial species[J]. *Ecol Evol*, 2019, 9(12): 7069–7079.
- [31] 陈哲. 高寒草地不同生境、干扰下植物资源分配与形态可塑性[D]. 西宁: 中国科学院西北高原生物研究所, 2013.
- [32] Blackman CJ, Brodribb TJ, Jordan GJ. Leaf hydraulic vulnerability influences species bioclimatic limits in a diverse group of woody angiosperms[J]. *Oecologia*, 2012, 168(1): 1–10.
- [33] 朱铁霞, 高阳, 高凯, 李志华. 干旱胁迫下菊芋各器官生物量及物质分配规律研究[J]. 生态学报, 2019, 39(21): 1–6.
Zhu TX, Gao Y, Gao K, Li ZH. Organ biomass and re-

- source allocation in response to drought stress in *Jerusalem artichoke* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(21): 1–6.
- [34] Aroca R. Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features[M]. Dordrecht: Springer-Verlag, 2012.
- [35] 王振南, 尤菲菲, 杨梅, 段兵红, 陆姣云, 杨惠敏. 陇东苜蓿叶功能性状和生物量分配的时间动态[J]. 中国草地学报, 2016, 38(2): 41–46.
- Wang ZN, You FF, Yang M, Duan BH, Lu JY, Yang HM. Temporal dynamics of leaf functional traits and biomass allocation in alfalfa [J]. *Chinese Journal of Grassland*, 2016, 38(2): 41–46.
- [36] 成向荣, 邢文黎, 苑海静, 熊静, 虞木奎. 披针叶茴香对变化光环境的表型可塑性[J]. 生态学报, 2019, 39(6): 1936–1944.
- Cheng XR, Xing WL, Yuan HJ, Xiong J, Yu MK. Phenotypic plasticity of *Illicium lanceolatum* in response to varied light environments [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(6): 1936–1944.
- [37] King DA. Allocation of above-ground growth is related to light in temperate deciduous saplings [J]. *Funct Ecol*, 2003, 17(4): 482–488.
- [38] 杨贵羽, 罗远培, 李保国, 刘晓英. 不同土壤水分处理对冬小麦根冠生长的影响[J]. 干旱地区农业研究, 2003, 21(3): 104–109.
- Yang GY, Luo YP, Li BG, Liu XY. Effect of different soil water conditions on growth of root and shoot of winter wheat [J]. *Agricultural Research in the Arid Areas*, 2003, 21(3): 104–109.
- [39] 任昱, 卢琦, 吴波, 刘明虎. 不同模拟增雨下白刺比叶面积和叶干物质含量的比较[J]. 生态学报, 2015, 35(14): 4708–4715.
- Ren Y, Lu Q, Wu B, Liu MH. Specific leaf area and leaf dry matter content of *Nitraria tangutorum* in the artificially simulated precipitation [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(14): 4708–4715.
- [40] 韦兰英, 上官周平. 黄土高原白羊草、沙棘和辽东栎细根比根长特性[J]. 生态学报, 2006, 26(12): 4165–4170.
- Wei LY, Shangguang ZP. Specific root length characteristics of three plant species, *Bothriochloa ischaemum*, *Hippophae rhamnoides* and *Quercus liaotungensis* in the Loess Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(12): 4165–4170.
- [41] Jiang M, Lin Y, Chan T, Yao Y, Liu D. Geologic factors leadingly drawing the macroecological pattern of rocky desertification in southwest China [J]. *Sci Rep*, 2020, 10(1): 1440.

(责任编辑: 周媛)