

DOI: 10.5846/stxb201311072691

蒋延玲, 周广胜, 王玉辉, 王慧, 石耀辉. 内蒙古地带性针茅植物对 CO₂ 和气候变化的适应性研究进展. 生态学报, 2015, 35(14): 4559-4569.

Jiang Y L, Zhou G S, Wang Y H, Wang H, Shi Y H. Advances in the adaptability of zonal *Stipa* plants to CO₂ and climate change in Inner Mongolia. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(14): 4559-4569.

内蒙古地带性针茅植物对 CO₂ 和气候变化的适应性研究进展

蒋延玲¹, 周广胜^{1,2,*}, 王玉辉¹, 王慧^{1,3}, 石耀辉^{1,3}

1 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

2 中国气象科学研究院, 北京 100081; 3. 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 收集了 1992—2013 年关于模拟 CO₂ 浓度升高及气候变化(温度升高、降水变化)对内蒙古地带性草原群落的 5 个建群种针茅植物(贝加尔针茅、本氏针茅、大针茅、克氏针茅、短花针茅)影响的实验研究结果表明, 模拟 CO₂ 浓度升高、增温和增雨将提高针茅植物的光合作用和株高生长, 但 CO₂ 处理时间延长会导致光合适应; 温度和降雨变化将改变针茅植物的物候进程, 但物种之间反应有差异; CO₂ 浓度升高有助于针茅植物生物量增加, 增温和干旱则相反, CO₂ 浓度升高对干旱的影响具有补偿作用; 干旱和涝渍胁迫将提高针茅植物植株 C/N, CO₂ 浓度升高将加剧水分胁迫下针茅植物植株 C/N 的增加效应, 导致牧草品质下降。由于当前在适应性指标、针茅植物对气候变化协同作用的适应机理及其敏感性研究等方面存在的不足, 导致目前无法全面比较各针茅植物对 CO₂ 和温度、降水变化的响应差异及其敏感性, 因而无法预测未来在全球变化背景下, 这几种针茅植物的动态变化及其在地理分布上的迁移替代规律。为科学应对气候变化, 未来应加强内蒙古地带性针茅植物的适应性指标、针茅植物对多因子协同作用的适应机理及敏感性研究。

关键词: 适应性; CO₂ 浓度升高; 温度升高; 降水变化; 针茅植物

Advances in the adaptability of zonal *Stipa* plants to CO₂ and climate change in Inner Mongolia

JIANG Yanling¹, ZHOU Guangsheng^{1,2,*}, WANG Yuhui¹, WANG Hui^{1,3}, SHI Yaohui^{1,3}

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

2 Chinese Academy of Meteorological Sciences, Beijing 100081, China

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

Abstract: *Stipa* plants, distributed in arid and semi-arid regions, are sensitive to drought caused by the decrease of precipitation and changes of other climatic factors. What the effects of global change on *Stipa* plants were studied would help to understand the response and adaptability of zonal steppe plants to global change in Inner Mongolia. The impacts of elevated CO₂, warming and precipitation change on five zonal and constructive *Stipa* species (*S. Baicalensis*, *S. bungeana*, *S. grandis*, *S. krylovii* and *S. breviflora*) in Inner Mongolia were reviewed based on simulating experimental results from 1992 to 2013. The main objective is to reveal the response and adaptation mechanism of the zonal *Stipa* plants to CO₂ and climate change in Inner Mongolia, and we hope to provide sound knowledge for further studying the effects of global change on the zonal *Stipa* plants. Increasing CO₂ concentration, temperature and precipitation all enhanced the photosynthesis and

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973 计划)(2010CB951303); 中国科学院战略性先导科技专项-应对气候变化的碳收支认证及相关问题(XDA05050408)

收稿日期: 2013-11-07; **网络出版日期:** 2014-09-09

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

height of *Stipa* plants, while the plant photosynthetic acclimation would appear with the processing time longer of CO₂ treatment. Temperature and precipitation changes would affect the phenological process of *Stipa* plants, but the responses to temperature and precipitation change were different among different species. Elevated CO₂ increased and warming and drought decreased the biomass of *Stipa* plants. Elevated CO₂ could alleviate the effect of drought on plant photosynthesis and growth. Drought and water logging stress increased C/N of *Stipa* plants, and elevated CO₂ would aggravate the C/N of *Stipa* plants under drought. Therefore, the forage quality would decrease. Although many simulations of the adaptability of zonal *Stipa* plants to CO₂ and climate change in Inner Mongolia had been done, there were still a lot of insufficiencies as follows: (1) Lack of study on the adaptability indexes: Many researches focus on the responses of the physiological ecology, structural and functional characteristics of *Stipa* plants to CO₂ and climate change. But the relationships among the same and different indexes of all the five *Stipa* species were not studied and too many indexes were used to studying the adaptability to global change, and it is very difficult to find the representative and indicative adaptability indexes in the responses of *Stipa* plants to global change. So it is impossible for comprehensively evaluating and comparing the adaptabilities of *Stipa* plants to CO₂ and climate change now. (2) Lack of study on the adaptation mechanism of *Stipa* plants to the synergistic effects of climatic factors: Current studies mostly concerned the impacts of single factor such as elevation of CO₂ concentration, warming and water stress on *Stipa* plants, but rarely concerned the synergistic effects of the environmental factors. The research of the synergistic effects of all the three environmental factors had not been reported so far. In fact, the three environmental factors simultaneously change and work on *Stipa* plants under global change, and there would be interactions among the factors on *Stipa* plants (enhancing or alleviating effects). Therefore, the adaptability of *Stipa* plants under global change could not be well understood if the effects of only one environmental factor on *Stipa* plants were concerned and studied. (3) Lack of study on the sensitivity of *Stipa* plants to CO₂ and climate change: many experiments did not have enough treatmental gradients in present researches. For instance, only one or two drought stress levels for precipitation change and only elevation of temperature or CO₂ concentration were usually designed in the simulative experiments. Many studies have shown that the effects of the environmental factors on *Stipa* plants presented the parabolic relationships but not linear relationships. Therefore, the adaptation mechanisms and sensitivity threshold of *Stipa* plants to CO₂ and climate change could not be exactly revealed if there are not enough treatmental factor gradients designed in the simulative experiments. Because of the insufficiencies above, we can't compare the differences in responses and sensitivities of the five kinds of *Stipa* plants to the change of CO₂, temperature and precipitation. Therefore, we can't predict the dynamic changes of the *Stipa* plants and their geographical migration and substitution laws under future global change. Future studies should add enough environmental factor gradients, take into account the synergistic effects among the factors, and select sensitive indexes to comprehensively analyze the response of *Stipa* plants to CO₂ and climate change in different intensity, time and duration. It would help us to fully reveal the impacts of CO₂ and climate change on the structure and function processes of *Stipa* plants and their control mechanisms, and then explore the adaption degree, threshold and vulnerability of *Stipa* plants to CO₂ and climate change under global change.

Key Words: adaptability; elevated CO₂; warming; precipitation change; *Stipa* plants

气候变化已经在全球范围内发生,并将继续影响人类赖以生存的生物圈^[1]。尽管当前在气候变暖的幅度、原因和区域分布,未来气候变化的预估及气候变化的影响评估等方面仍存在不确定性,但气候变化导致的生态系统脆弱性正在不断加剧^[2-3]。因此,开展以优势植物种为核心的生态系统对气候变化的适应性研究已经成为全球变化研究中的一个热点。

旱生针茅植物(*Stipa* L.)是内蒙古地带性草原群落的主要建群种,在内蒙古高原从东向西呈规律性的生态替代分布,反映了植物对水分变化的适应性。贝加尔针茅(*S. baicalensis*)是内蒙古东部半干旱、半湿润森林

草原的建群种之一,适宜降水范围 492—542 mm;本氏针茅(*S. bungeana*)、大针茅(*S. grandis*)和克氏针茅(*S. krylovii*)是半干旱区暖温型、半干旱型和干旱型典型草原建群种,适宜降水范围分别在 389—454 mm、336—355 mm 和 282—350 mm;而短花针茅(*S. breviflora*)是干旱、半干旱荒漠草原的建群种^[4-6],适宜降水范围 267—337 mm。在未来气候变化背景下,无论该地区干旱化趋势加剧或变得更加湿润^[7-8],都必将导致针茅植物的种类迁移及替代。研究针茅植物对气候变化的适应机制有助于增进对其气候变化适应性的理解,并为制定相应的适应对策提供依据。本研究综述了 1992—2013 年关于 CO₂ 浓度升高和气候变化对内蒙古地带性草原的 5 个建群种针茅植物影响的模拟实验研究结果,揭示针茅植物对 CO₂ 及气候变化的响应及其适应机制,为进一步深入开展针茅植物对全球变化的响应研究提供科学依据。

1 模拟研究方法

1.1 实验时间及模拟影响因素

关于 CO₂ 和气候变化(温度升高、降水变化)对内蒙古地带性针茅植物影响的模拟实验至少持续 1 个生长季。已有文献中,单因子实验主要关注增温^[9-12] 和降水变化^[13-22] 对针茅植物的影响,双因子实验主要是 CO₂ 浓度升高和降水变化^[16,19,21,23-24] 以及增温和降水变化^[25] 的影响模拟。至今还没有关于 CO₂、温度和降水 3 个因子对针茅植物影响的综合模拟研究。

1.2 实验方法

CO₂ 浓度的模拟采用人工气候室^[16,19,21] 和开顶式同化箱(OTC)^[23-24] 法,对 CO₂ 浓度进行 24 h 控制;温度的模拟均采用野外红外灯管增温的方式,有对照和增温(地表增温约 1.3 ℃)两种处理^[9-12,25];降水变化的模拟采用室内人工洒水^[13-16,19-24] 和野外控制降水结合人工浇水^[17-18,25] 两种方式,根据实验目的设置不同的增水和减水处理,以及不同的降水时间和降水间隔时间。具体的实验方法及处理见表 1。由于针茅植物分布于干旱半干旱的草原地区,水分是制约其生长和分布的主要因素,因而在模拟研究中也主要关注降水变化,关注温度变化影响研究只有 4 篇文献,而且均采用野外增温的方式,仅有 1 个增温处理。

1.3 测定指标

测定的指标包括生理生态、形态和功能特性等,详见表 1。

表 1 模拟方法及观测指标

Table 1 Simulation methods and observation indices

影响因子 Impact factor	针茅种类 <i>Stipa</i> species	模拟方法 Simulation method	实验时间 Experimental time	实验处理 Experimental treatment	测定指标 Observation Index	参考文献 References
温度 Temperature	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>	移栽苗,野外红外增温	2005 年 6—9 月	对照、增温	荧光参数、光合生理生态特征等	[9]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	野外原位红外增温	2006 年 5 月—2009 年	对照、增温(地表增温 1.36 ℃)	可溶性糖含量、生物量、养分含量、能值、资源分配、繁殖特征、光合生理生态特征、生殖物候等	[10-11]
			2006 年 6 月—2007 年 10 月	对照、增温(地表增温 1.32 ℃)	物候、株高、生物量等	[12]
降水 Precipitation	本氏针茅 <i>S. bungeana</i>	播种苗,室内控水	2009 年 6—9 月	田间持水量(22%)的 75%、55%和 40%	株高、叶面积、叶片含水量、耗水量、水分利用效率等	[13]
	大针茅 <i>S. grandis</i>	播种苗,室内控水	2008 年 7—9 月	降水量:对照(120mm)、+50%;降水间隔时间:3 d、15 d	光合生理生态特征、生物量、叶数、叶面积、水分利用效率、土壤 N 含量等	[15]
		移栽苗,室外控水	2000—2001 年 5—9 月	- 50%、- 25%、- 15%、0% (350mm)、+10%、+15%、+25%、+40%	分蘖数、生物量、养分含量等	[20]

续表

影响因子 Impact factor	针茅种类 <i>Stipa species</i>	模拟方法 Simulation method	实验时间 Experimental time	实验处理 Experimental treatment	测定指标 Observation Index	参考文献 References
CO ₂ + 降水 CO ₂ vs. precipitation	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>	播种苗, OTC 内 控水	2009 年 7—9 月	降水量:对照(150 mm)、 +50%;降水间隔时间:5 d、 15 d	生物量及其分配、根冠比、根 拓展生物量等	[22]
		野外原位控制自 然降水 + 人工 浇水	2002 年 6—8 月	对照(178.7 mm)、0 mm、 200.92 mm、223.14 mm	地上生物量、生殖枝数量和重 量等	[17]
		野外原位控制自 然降水 + 人工 浇水	2004—2005 年 5—8 月	对照(2004 年 233.9 mm,2005 年 228.7 mm)、345 mm、 115 mm	株高、叶面积、叶 N 含量、茎 密度、根重密度、生物量及其 分配、繁殖体生物量等	[18]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	播种苗,室内控水	2008 年 4—7 月	充分供水(田间持水量 (23.6%)的 70%—80%)、中 度干旱	生物量、叶片含水量、叶片光 合和荧光参数等	[14]
	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	移栽苗、播种苗, 人工气候室控制 CO ₂ 浓度和施 水量	2000—2001 年 6—9 月	CO ₂ :对照(350 μL/L)、650— 700 μL/L;降水:对照(田间 持水量的 60—80%)、45— 60%、30—45%	生物量、株高、根长、植株养分 含量等	[16]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	播种苗, OTC 内 控制 CO ₂ 浓度和 施水量	2011 年 6—9 月	CO ₂ :对照(390 μL/L)、450 μL/L、550 μL/L;降水:对照 (216 mm)、-30%、-15%、 +15%、+30%	株高、生物量、根冠比等 生物量、养分积累及分配等	[19] [21]
温度+降水 Temperature vs. precipitation	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>	野外原位红外增 温,自然降水+人 工浇水	2005—2006 年 5—8 月	温度:对照、增温;降水:对照 (自然降雨)、春季增雨(5—6 月增雨 120 mm)、夏季增雨 (7—8 月增雨 120 mm)	光合生理生态特征 株高、叶片数、生物量等	[23] [24]
					生物物候	[25]

2 模拟研究结果

2.1 针茅植物的生理生态适应性

CO₂浓度升高及一定范围内的增温、增雨均有助于提高针茅植物光合作用^[9-11,14-15,23,26]。随 CO₂浓度升高,针茅植物叶片净光合速率呈增加趋势,气孔导度和蒸腾速率下降,水分利用效率显著提高。但随 CO₂处理时间延长,光合能力下降,出现光合适应现象^[23](表 2)。

增温将导致针茅叶片 1,5-二磷酸核酮糖(RuBP)的最大羧化速率(V_{cmax})及其再生能力(J_{max})提高,光合最适温度及对应的光合速率亦有提高^[9]。叶片瞬时光合速率对增温的反应不如上述指标敏感^[9-11],可能是由于野外模拟增温幅度较小,而增温引起的土壤水分降低也抵消了部分增温效应,因而在短期内其增温效应不明显。但增温的累积效应使生长季内平均光合速率显著提高,并且表现出光合作用的温度驯化现象^[9]。增温使短花针茅植株可溶性糖含量增加,降低了植物体的渗透势,以适应高温的逆境条件,而且在增温条件下可溶性糖向生殖枝的分配增加,以满足短花针茅繁殖更新能力增强对可溶性糖需求的增加^[10](表 2)。

干旱胁迫导致针茅植物叶片含水率下降,气孔导度下降、阻力增加,从而光合速率和蒸腾速率降低;但水分利用效率随干旱强度的增加而显著提高,植株抗旱能力增强^[13-15,23,26-27]。适量增加降水会促进植物的生长,提高其光合作用能力,但水分过多造成的涝渍胁迫也会抑制植物的光合作用,使针茅植物叶片的气孔导度、光合速率和蒸腾速率下降^[23]。CO₂浓度升高可以减缓水分胁迫对叶片生理生态过程造成的负效应^[23](表 2)。

表 2 CO₂ 和气候变化对针茅植物生理生态特征的影响Table 2 Impacts of CO₂ and climate change on the ecophysiological characteristics of *Stipa* plants

特征指标 Characteristic index	物种 Species	[CO ₂] 升高 Elevated CO ₂	温度增加 Elevated temperature	降水增加 Precipitation increase	[CO ₂] 升高+ 降水增加 Elevated CO ₂ vs. precipitation increase	参考文献 Reference
叶片含水率 Leaf water content	本氏针茅 <i>S. bungeana</i>			+		[13]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>			+		[14]
叶干物质含量 Leaf dry matter content	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			0		[18]
光合速率 Photosynthetic rate	大针茅 <i>S. grandis</i>			+		[15]
	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>		0			[9]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	+	0	∩	+	[10-11,14,23]
V_{cmax}	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>		+			[9]
J_{max}	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>		+			[9]
气孔导度 Stomatal conductance	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	-		∩	+	[14,23]
蒸腾速率 Transpiration rate	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	-		∩	+	[14,23]
水分利用效率 Water use efficiency	大针茅 <i>S. grandis</i>			0		[15]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	+		-	0	[14,23]
初始荧光(F_0) Initial fluorescence	短花针茅 <i>S. breviflora</i>			-		[14]
PS II 最大光化学效率(F_v/F_m) Maximum quantum yield of PS II	短花针茅 <i>S. breviflora</i>			0		[14]
PS II 实际光能转化效率($\Phi_{\text{PS II}}$) Actual photochemical efficiency of PS II	短花针茅 <i>S. breviflora</i>			+		[4]
非光化学淬灭系数(NPQ) Non-photochemical quenching	短花针茅 <i>S. breviflora</i>			+		[4]
光化学淬灭系数(qP) Photochemical quenching	短花针茅 <i>S. breviflora</i>			+		[4]
可溶性糖生殖分配 Distribution of soluble sugar to reproduction	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		+			[10]
可溶性糖含量 Soluble sugar content	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		+			[10]

+: 环境因子对该指标有正影响; -: 环境因子对该指标有负影响; 0: 无显著影响; ∩: 指标值随环境因子的增加而先增加后降低; 空白表示无相关研究结果

2.2 针茅植物的形态特征适应性

野外增温条件可显著提高短花针茅的株高及其生长速度,但对其分蘖数量没有显著影响^[10]。干旱胁迫使针茅植物生长减慢,如生殖枝数量减少、株高及其生长速度下降、叶数减少、叶面积和比叶面积减小、茎密度降低、根长减小等^[13,16-18,24]。针茅植物通过降低高度、减少叶片数量、减小叶面积等方式减少蒸腾面积,从而降低蒸腾失水,提高其抗旱性。适度增加降水对植物的生长有利,但水分过多也会对其生长造成抑制作用,导

致生殖枝数量和叶片数量减少,株高和茎密度下降^[17-18,24]。CO₂浓度升高提高了针茅植物的植株高度、根长和叶面积,因此可缓解干旱胁迫带来的不利影响,但随着 CO₂处理时间的延长,这种促进和缓解作用将逐渐减弱^[16,24](表 3)。

表 3 CO₂和气候变化对针茅植物形态特征的影响Table 3 Impacts of CO₂ and climate change on the morphological characteristics of *Stipa* plants

特征指标 Characteristic index	物种 Species	[CO ₂] 升高 Elevated CO ₂	温度增加 Elevated temperature	降水增加 Precipitation increase	[CO ₂] 升高+ 降水增加 Elevated CO ₂ vs. precipitation increase	参考文献 References
叶数 Leaf number	大针茅 <i>S. grandis</i>			+		[15]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	0		∩	+	[24]
分蘖数 Tiller number	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		0			[10]
营养枝数量 Number of vegetative shoots	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		0			[10]
生殖枝数量 Number of reproductive shoots	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			+		[17]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		0			[10]
株高 Height	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	+	[16,19]
	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			+		[18]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	+	+	∩	+	[10,12,24]
株高生长速度 Growth rate of height	本氏针茅 <i>S. bungeana</i>			+		[13]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		+			[10]
根长 Root length	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	+	[16,19]
叶面积 Leaf area	本氏针茅 <i>S. bungeana</i>				+	[13]
	大针茅 <i>S. grandis</i>			+		[15]
	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			+		[18]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	+		∩	+	[24]
比叶面积 Specific leaf area	大针茅 <i>S. grandis</i>			0		[15]
	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			+		[18]
茎密度 Shoot density	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			+		[18]
根密度 Root density	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			0		[18]

+: 全球变化因素对该指标有正影响;-: 全球变化因素对该指标有负影响;0: 无显著影响;∩: 表示指标值随环境因子的增加而先增加后降低;空白表示无相关研究结果

2.3 针茅植物功能特征的适应性

2.3.1 物候

气候变化使针茅植物物候开始和结束的日期发生了相应的变化(表4)。无论野外增温、增雨还是增温和增雨交互作用,均导致克氏针茅的结实期提前和生殖持续时间缩短,但其生殖持续时间缩短的原因不同。野外增温条件下,克氏针茅的开花期提前,但其提前的天数小于结实期提前的天数;而增雨和增温、增雨交互作用使克氏针茅的开花期延迟。说明降雨增加削弱了增温对克氏针茅开花时间的影响,并且增雨的作用大于增温的作用^[25]。野外增温对短花针茅开花期的影响与克氏针茅一致为提前,但短花针茅的结实期延迟,导致其生殖持续时间延长^[10-12]。增温还使短花针茅整个物候持续时间延长,其中营养期、花蕾/抽穗期、开花期和果后营养期持续时间延长,而结实期持续天数减少^[12]。

表4 CO₂和气候变化对针茅植物功能特征的影响

Table 4 Impacts of CO₂ and climate change on the functional characteristics of *Stipa* plants

特征指标 Characteristic index	物种 Species	[CO ₂] 升高 Elevated CO ₂	温度增加 Elevated temperature	降水增加 Precipitation increase	[CO ₂] 升高+ 降水增加 Elevated CO ₂ vs. precipitation increase	增温+ 降水增加 Elevated temperature vs precipitation increase	参考文献 References
开花期 Flowering stage	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>		+	-		-	[25]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		+				[10-12]
结实期 Productive phase	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>		+	+		-	[25]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		+				[10-12]
生殖持续时间 Duration of reproduction	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>		-	-		-	[25]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		+				[10-11]
物候持续时间 Duration of phenophase	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		+				[12]
地上生物量 Aboveground biomass	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	+		[16,19,21]
	大针茅 <i>S. grandis</i>			+			[20,22]
地下生物量 Belowground biomass	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	+		[16,19,21]
	大针茅 <i>S. grandis</i>			0			[20,22]
总生物量 Gross biomass	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			0			[18]
	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	+		[16,19]
相对生长速率 Relative growth rate	大针茅 <i>S. grandis</i>			+			[15,22]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>	+	-	∩	+		[10,24]
根冠比 Root-shoot ratio	大针茅 <i>S. grandis</i>			0			[15,22]
	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	-		+			[16,19]
	大针茅 <i>S. grandis</i>			-			[15]

续表

特征指标 Characteristic index	物种 Species	[CO ₂]升高 Elevated CO ₂	温度增加 Elevated temperature	降水增加 Precipitation increase	[CO ₂]升高+ 降水增加 Elevated CO ₂ vs. precipitation increase	增温+ 降水增加 Elevated temperature vs precipitation increase	参考文献 References
生殖蘖生物量 Biomass of reproductive tillers	短花针茅 <i>S. breviflora</i>			-			[10]
	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			+			[17]
营养蘖生物量 Biomass of vegetative tillers	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		-				[10]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		-				[10]
繁殖分配比例 Reproductive allocation proportion	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			+			[17]
可溶性糖生殖分配 Distribution of soluble sugar to reproduction	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		+				[10]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		+				[10]
叶 C 积累量 Leaf C accumulation	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	0		[21]
根 C 积累量 Root C accumulation	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	0		[21]
植株 C 积累量 C accumulation	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	0		[21]
叶 N 积累量 Leaf N accumulation	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	+		[21]
根 N 积累量 Root N accumulation	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	+		[21]
植株 N 积累量 Total N accumulation	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	+		[21]
叶 C 含量 Leaf C content	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	0		0	0		[16,21]
根 C 含量 Root C content	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	0		0	0		[16,21]
植株总 C 含量 Total C content	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	0		0	0		[21]
叶 N 含量 Leaf N content	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		0				[10]
	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		-	+		[16,21]
根 N 含量 Root N content	克氏针茅 <i>S. krylovii</i>			+			[18]
	大针茅 <i>S. grandis</i>			-			[20]
植株总 N 含量 Total N content	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		-	+		[16,21]
地上 C/N Aboveground C/N	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		+	+		[21]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		0				[10]
	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		-	-		[21]

续表

特征指标 Characteristic index	物种 Species	[CO ₂] 升高 Elevated CO ₂	温度增加 Elevated temperature	降水增加 Precipitation increase	[CO ₂] 升高+ 降水增加 Elevated CO ₂ vs. precipitation increase	增温+ 降水增加 Elevated temperature vs precipitation increase	参考文献 References
	大针茅 <i>S. grandis</i>			0			[20]
	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		0				[10]
地下 C/N Belowground C/N	贝加尔针茅 <i>S. Baicalensis</i>	+		-	-		[21]
地上 N/P Aboveground N/P	大针茅 <i>S. grandis</i>			+			[20]
能量值 Energy value	短花针茅 <i>S. breviflora</i>		+				[10]

+: 全球变化因素对该指标有正影响;-: 全球变化因素对该指标有负影响;0: 无显著影响;□: " 指标值随环境因子的增加而先增加后降低;空白表示无相关研究结果

2.3.2 生物量及其分配

针茅植物的地上、地下及总生物量均随着 CO₂ 浓度的升高而增加,根冠比随 CO₂ 浓度升高而降低^[19,24](表 4)。短花针茅的总生物量、生殖蘖生物量和营养蘖生物量随温度增加均降低,但向生殖蘖分配的生物量比例则随温度增加而增加,表明短花针茅有选择繁殖更新适应环境变化的趋势^[10]。随着干旱胁迫程度的加强,针茅植物的生物量均降低,适度增加降水可提高其生物量;但由于水分过多造成土壤涝渍对于旱生的针茅植物而言亦是一种逆境,导致其生物量下降,这可能是由于水分过多引起根系缺氧,进而抑制光合作用所致^[14-15,17-22,28-29]。随着干旱程度的加重,大针茅和短花针茅均将更多的光合产物分配到根系的生长,以吸收更多的水分和营养物质,提高对于干旱的适应能力^[10,14-15];但贝加尔针茅根冠比的变化则呈相反的趋势,干旱条件下其地下生物量下降导致根冠比降低^[21,24]。适度增加降水可提高克氏针茅的繁殖分配比例,使其繁殖更新能力增强,而水分过多则不利其繁殖生长,导致其生殖蘖生物量和繁殖分配比例减少^[17]。

CO₂ 浓度升高对土壤干旱的影响具有显著的补偿作用,减轻了土壤干旱对贝加尔针茅的不利影响,表现出显著的 CO₂ 施肥效应,即使在土壤发生干旱胁迫时,这种施肥效应依然存在,CO₂ 浓度倍增和充足供水条件下贝加尔针茅的生物量最大^[16,24]。

2.3.3 养分积累

对于同一物种来说,其植物体 C 含量一般比较稳定,受环境影响不大。贝加尔针茅全 C 含量在 CO₂ 浓度升高、水分变化以及 CO₂ 和水分交互作用下均没有发生显著变化^[16,21],同样,短花针茅的全 C 含量在野外增温条件下也没有显著变化^[10](表 4)。但由于 CO₂ 浓度、温度和水分的变化引起了植物生物量的变化,从而导致植物体内 C 的积累量发生变化。贝加尔针茅植株 C 的积累量随 CO₂ 浓度升高而显著增加;干旱胁迫条件下 C 的积累量减少;CO₂ 浓度升高缓解了干旱胁迫对 C 积累的减少作用,这些变化都与贝加尔针茅生物量的变化趋势一致^[21]。

贝加尔针茅植株全 N 含量随 CO₂ 浓度升高而降低,但 N 的积累量随 CO₂ 浓度升高显著增加,有利于提高土壤 N 的利用效率^[21]。适度增加降水可提高贝加尔针茅的全 N 含量及其积累量,而大针茅地上部分 N 含量则下降;水分过多使贝加尔针茅 N 含量及其积累量降低^[20-21]。CO₂ 浓度升高可以缓解水分胁迫对贝加尔针茅 N 素积累的不利影响,但却导致植物体内 N 素相对含量下降得更快^[16,21]。

干旱和涝渍胁迫均降低了贝加尔针茅植株的 N 素水平,提高其 C/N。CO₂ 浓度升高更加剧了水分胁迫对贝加尔针茅植株 C/N 的增加效应,使牧草品质严重下降^[21]。

3 结论与展望

分布于我国干旱、半干旱区的地带性针茅植物对降水减少以及由其它气候因子变化引起的干旱反应最为敏感,研究全球变化对针茅植物的影响有助于从机理上理解内蒙古地带性草原对全球变化的响应及其适应性。综合近 20 多年来关于针茅植物对全球变化响应的模拟实验研究结果表明,CO₂浓度升高、增温和增雨将提高针茅植物的光合作用和株高生长,但 CO₂处理时间延长会导致光合适应;温度和降雨变化将改变针茅植物的物候进程,但物种之间反应有差异;CO₂浓度升高有助于针茅植物生物量增加,增温和干旱则相反,CO₂浓度升高对干旱的影响具有补偿作用;干旱和涝渍胁迫将提高针茅植物植株的 C/N,CO₂浓度升高将加剧水分胁迫下针茅植物植株 C/N 的增加效应,导致牧草品质下降。

尽管我国在内蒙古地带性针茅植物对全球变化的适应性方面开展了大量的模拟研究,但综合已有研究,仍存在以下不足:

(1) 缺乏适应性指标研究 关于针茅植物对气候变化的响应已有大量研究,并从植物生理生态、结构与功能特性方面探讨了气候变化的影响,但同一特性指标及不同特性指标之间的相关性还没有相关研究,从而导致植物对气候变化适应性指标过多,缺乏代表性与指示性,无法综合评估各种针茅植物对 CO₂和气候变化的适应性。

(2) 缺乏针茅植物对气候变化协同作用的适应机理研究 目前的研究大都只考虑了 CO₂浓度升高、温度、水分等单因子对针茅植物的影响,针对 CO₂浓度升高与温度或降水等两两交互作用对针茅植物影响的研究较少,综合考虑这 3 个因子相互作用对针茅植物影响研究方面则未见报道。未来全球变化下这 3 个因子是同时发生变化并作用于植物的,并且这 3 个因子之间具有协同作用(增强或补偿效应),如果只考虑单一因子的影响则无法真实地反映未来全球变化背景下针茅植物的适应性。

(3) 缺乏针茅植物对气候变化响应的敏感性研究 已有研究在影响因子的梯度设置上强度不够,如降水变化一般只考虑干旱胁迫的影响、温度和 CO₂的影响一般只考虑一个升高水平等。而很多研究表明各因子对植物的影响并非线性而是抛物线形式,如果影响因子设置的梯度不够,则无法揭示植物对全球变化各因子的适应机制及其敏感性阈值。

由于上述研究不足,导致目前无法全面比较各针茅植物对 CO₂和温度、降水变化的响应差异及其敏感性,因而无法预测未来在全球变化背景下,这几种针茅植物的动态变化及其在地理分布上的迁移替代规律。未来应该在已有研究的基础上,加大影响因子变化的梯度范围,并考虑各因子间的协同作用,选取敏感性指标,综合分析全球变化影响下各针茅植物的变化,包括影响的程度、影响时间、影响的持续性和可逆性等;揭示全球变化对针茅植物结构与功能的影响过程与控制机制,探讨针茅植物对全球变化的自适应程度、变化阈值及其脆弱程度。

参考文献(References):

- [1] 周广胜,周莉,袁文平. 地球环境与生命过程. 地球科学进展, 2004, 19(5): 706-711.
- [2] IPCC. Climate Change Impacts, Adaptation and Vulnerability // Parry M L, Canziani O F, Palutikof J P, van der Linden P J, Hanson C E. Contribution of Working Group II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge: Cambridge University Press, 2007: 976-976.
- [3] IPCC. Climate Change Synthesis Report // Pachauri R K, Reisinger A. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Geneva, Switzerland: IPCC, 2007: 104-104.
- [4] 卢生莲,吴珍兰. 中国针茅属植物的地理分布. 植物分类学报, 1996, 34(3): 242-253.
- [5] 宛涛,卫智军,杨静,张恩厚. 内蒙古草原针茅属六种植物的花粉形态研究. 草地学报, 1997, 5(2): 117-122.
- [6] 牛建明. 内蒙古主要植被类型与气候因子关系的研究. 应用生态学报, 2000, 11(1): 47-52.
- [7] 李新周,刘晓东,马柱国. 近百年来全球主要干旱区的干旱化特征分析. 干旱区研究, 2004, 21(2): 97-103.
- [8] Pan Y D, Melillo J M, Kicklighter D W, Xiao X M, McGuire A D. Modeling structural and functional responses of terrestrial ecosystems in China

- to changes in climate and atmospheric CO₂. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(2): 175-189.
- [9] Niu S L, Li Z X, Xia J Y, Han Y, Wu M Y, Wan S Q. Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of northern China. *Environmental and Experimental Botany*, 2008, 63(1-3): 91-101.
- [10] 高福光. 增温和施氮对短花针茅有性繁殖的影响 [D]. 内蒙古: 内蒙古农业大学, 2010.
- [11] 高福光, 韩国栋, 石凤翎, 王珍, 李元恒, 李娜, 张利枝. 短花针茅生殖物候和光合作用对增温和施氮的响应. *内蒙古农业大学学报*, 2010, 31(2): 104-108.
- [12] 珊丹. 控制性增温和施氮对荒漠草原植物群落和土壤的影响 [D]. 内蒙古: 内蒙古农业大学, 2008.
- [13] 郭颖, 韩蕊莲, 梁宗锁. 土壤干旱对黄土高原 4 个乡土禾草生长及水分利用特性的影响. *草业学报*, 2010, 19(2): 21-30.
- [14] 王龙玉. 水分胁迫对黄土高原弃耕地不同演替阶段物种种子萌发和光合特性的影响 [D]. 兰州: 兰州大学, 2010.
- [15] Liu Y S, Pan Q M, Zheng S X, Bai Y F, Han X G. Intra-seasonal precipitation amount and pattern differentially affect primary production of two dominant species of Inner Mongolia grassland. *Acta Oecologica*, 2012, 44: 2-10.
- [16] 高素华, 郭建平, 周广胜, 杨利民. 高 CO₂ 条件下贝加尔针茅对土壤干旱胁迫响应的试验研究. *应用气象学报*, 2003, 14(2): 252-256.
- [17] 张昊, 李鑫, 姜凤和, 林国辉, 杜丽华. 水分对克氏针茅和冷蒿生殖生长的影响. *草地学报*, 2005, 13(2): 106-110.
- [18] 田青. 内蒙古典型草原植物性状对模拟降雨的响应及其对生态系统功能的影响 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2009.
- [19] 高素华, 郭建平. 羊草、针茅对高 CO₂ 浓度及土壤干旱的响应. *水土保持通报*, 2003, 23(6): 12-14.
- [20] 李金花. 内蒙古典型草原几种优势植物生态适应对策研究 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2002.
- [21] 郭建平, 高素华. 高 CO₂ 浓度和土壤干旱对贝加尔针茅 C, N 积累和分配的影响. *水土保持学报*, 2005, 19(2): 118-121.
- [22] 周双喜, 吴冬秀, 张琳, 施慧秋. 降雨格局变化对内蒙古典型草原优势种大针茅幼苗的影响. *植物生态学报*, 2010, 34(10): 1155-1164.
- [23] 王慧, 周广胜, 蒋延玲, 石耀辉, 许振柱. 降水与 CO₂ 浓度协同作用对短花针茅光合特性的影响. *植物生态学报*, 2012, 36(7): 597-606.
- [24] 石耀辉, 周广胜, 蒋延玲, 王慧, 许振柱. CO₂ 浓度和降水协同作用对短花针茅生长的影响. *生态学报*, 2013, 33(14): 4478-4485.
- [25] 李元恒. 内蒙古典型草原植物生殖物候对气候变化和人为干扰的响应 [D]. 兰州: 甘肃农业大学, 2008.
- [26] 周秋平, 程积民, 万惠娥, 俞靓. 干旱胁迫下本氏针茅光合特性和水分利用效率日动态研究. *草地学报*, 2009, 17(4): 510-514.
- [27] 胡相明, 程积民, 万惠娥, 赵艳云, 徐宣斌, 李鹏远. 施水对本氏针茅光合作用和叶绿素荧光特征的影响. *中国水土保持科学*, 2006, 4(2): 39-46.
- [28] 汤章城. 植物对水分胁迫的反应和适应性——I. 抗逆性的一般概念和植物的抗涝性. *植物生理学通讯*, 1983, 19(3): 24-29.
- [29] 杜占池, 杨宗贵. 羊草和大针茅光合生态特性的比较研究 // 中国科学院内蒙古草原生态系统定位站. 草原生态系统研究(第 2 集). 北京: 科学出版社, 1988: 52-66.