

DOI: 10.20103/j.stxb.202405301253

张晓雪,左小安,岳平,宋兆斌,郭新新,王怀海,汪正蛟.内蒙古荒漠草原优势植物叶形态性状与地上生物量对多资源协同的响应.生态学报, 2025, 45(6): 2811-2820.

Zhang X X, Zuo X A, Yue P, Song Z B, Guo X X, Wang H H, Wang Z J Y. Response of leaf morphological traits and aboveground biomass of dominant plants to multi-resource synergies in desert steppe of Inner Mongolia. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(6): 2811-2820.

内蒙古荒漠草原优势植物叶形态性状与地上生物量对多资源协同的响应

张晓雪^{1,2,3}, 左小安^{1,2,*}, 岳平^{1,2}, 宋兆斌^{1,2,3}, 郭新新^{1,2,3}, 王怀海^{1,2,3}, 汪正蛟^{1,2,3}

1 中国科学院西北生态环境资源研究院干旱区生态安全与可持续发展国家重点实验室/乌拉特荒漠草原研究站, 兰州 730000

2 中国科学院西北生态环境资源研究院甘肃省寒区旱区胁迫生理与生态重点实验室, 兰州 730000

3 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 探究多资源添加数量对荒漠草原优势植物叶片形态特征与生物量的影响, 对于揭示荒漠草原植被对全球变化的响应特征和适应规律具有重要意义。为分析不同的资源添加的数量是否会影响到植物功能性状与地上生物量, 通过设置资源添加数量的梯度(0(对照(Cont, 自然降水)); 1(氮(N)添加、磷(P)添加、钾(K)添加、+50%降水); 2(PK添加、NP添加、NK添加、N+50%降水); 3(NPK添加); 4(NPK+50%降水)), 研究多资源添加数量对荒漠草原优势植物碱韭(*Allium polyrhizum*)和沙生针茅(*Stipa glareosa*)叶性状及其生物量的影响, 为荒漠草原植物响应多种全球变化因子提供理论依据。研究结果表明:(1)碱韭和沙生针茅叶干物质含量(LDMC)与叶片氮含量(LNC)对多资源添加数量响应存在显著差异:随着多资源添加数量增加, 碱韭和沙生针茅LDMC显著降低($P < 0.05$), 但株高和比叶面积没有发生显著改变($P > 0.05$)。此外, 碱韭叶鲜重和叶片氮含量随着多资源添加数量增加显著升高($P < 0.05$), 叶鲜重、株高和比叶面积在添加四种资源要素时达到最高, 而LDMC则最低。(2)多资源添加数量对两种优势植物地上生物量无显著影响($P > 0.05$)。(3)两种优势物种地上生物量与株高、植株密度显著正相关($P < 0.05$); 与SLA、LDMC和LNC无相关性($P > 0.05$)。(4)结构方程模型表明多资源添加数量通过提高碱韭和沙生针茅植株密度、比叶面积和叶片氮含量来间接增加地上生物量。综上所述, 相比单一资源添加, 多资源添加会对荒漠草原优势植物功能性状和生物量产生复杂影响, 在多种资源变化背景下, 植物功能性状是预测地上生物量的有效指标, 这种研究对于在持续的全球变化背景下管理沙漠草原植被至关重要。

关键词: 多资源添加; 比叶面积; 叶干物质含量; 荒漠草原

Response of leaf morphological traits and aboveground biomass of dominant plants to multi-resource synergies in desert steppe of Inner Mongolia

ZHANG Xiaoxue^{1,2,3}, ZUO Xiaolan^{1,2,*}, YUE Ping^{1,2}, SONG Zhaobin^{1,2,3}, GUO Xinxin^{1,2,3}, WANG Huaihai^{1,2,3}, WANG Zhengjiaoyi^{1,2,3}

1 Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Urat Desert-grassland Research Station, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

2 Key Laboratory of Stress Physiology and Ecology in Cold and Arid Region of Gansu Province, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China

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

Abstract: Exploring the impact of the number of multiple resource additions on the leaf morphological characteristics and

基金项目: 内蒙古自治区科技重大专项课题, 退化荒漠草原生态修复机理与关键技术(2024JBCS0011-02); 国家自然科学基金(42071140)

收稿日期: 2024-05-30; **网络出版日期:** 2024-12-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zuoxa@lzb.ac.cn

biomass of dominant plants in desert steppe is of great significance for revealing the response characteristics and adaptation laws of desert steppe vegetation to global change. In order to analyze whether different number of resource addition will affect plant functional traits and aboveground biomass, gradients of resource addition number were set (0 (control (Cont, natural precipitation)); 1 (nitrogen (N) addition, phosphorus (P) addition, potassium (K) addition, + 50% precipitation); 2 (PK addition, NP addition, NK addition, N+50% precipitation); 3 (NPK addition); 4 (NPK+50% precipitation)) to study the impact of the number of multiple resource addition on the leaf traits and biomass of the dominant plants *Allium polyrhizum* and *Stipa glareosa* in the desert steppe, providing a theoretical basis for desert steppe plants to respond to multiple global change factors. The research results are as follows: (1) There are significant differences in the responses of leaf dry matter content (LDMC) and leaf nitrogen content (LNC) of *Allium polyrhizum* and *Stipa glareosa* to the number of multiple resource addition; with the increase in the number of multiple resource addition, the LDMC of *Allium polyrhizum* and *Stipa glareosa* decreased significantly ($P < 0.05$), but plant height and specific leaf area (SLA) did not change significantly ($P > 0.05$). In addition, the fresh leaf weight and leaf nitrogen content of *Allium polyrhizum* increased significantly with the increase in the number of multiple resource addition ($P < 0.05$). The fresh leaf weight, plant height and specific leaf area reached the highest when four resource elements were added, while LDMC was the lowest. (2) The number of multiple resource addition had no significant impact on the aboveground biomass of the two dominant plants ($P > 0.05$). (3) The aboveground biomass of the two dominant species was significantly positively correlated with plant height and plant density ($P < 0.05$); and had no correlation with SLA, LDMC and LNC ($P > 0.05$). (4) The structural equation model showed that the number of multiple resource addition indirectly increased the aboveground biomass by increasing the plant density, specific leaf area and leaf nitrogen content of *Allium polyrhizum* and *Stipa glareosa*. In conclusion, compared with single resource addition, multiple resource addition will have a complex impact on the functional traits and biomass of dominant plants in the desert steppe; under the background of multiple resource changes, functional traits serve as effective indicators for predicting aboveground biomass. This research is essential for managing desert steppe vegetation in the context of ongoing global change.

Key Words: multi-resource addition; specific leaf area; leaf dry matter content; desert steppe

荒漠草原是从典型草原向干旱荒漠转变的生态过渡带,主要分布于温带半干旱区^[1]。作为最干旱的草原类型之一,主要表现为环境严酷,年降水量稀少,四季温差与昼夜温差显著,覆盖稀疏,植被组成简单,植物物种多样性相对匮乏^[2]。内蒙古中西部的荒漠草原作为全球荒漠化最为严重的地区之一,面临生态环境退化衍生出的诸多问题,其中气候变化与人为活动的交互影响,是草原向荒漠化进程加速的关键驱动力^[3-4]。这些问题不仅深刻改变了荒漠草原植物与环境之间的互馈关系,也对荒漠草原植物的结构和功能产生了重要影响^[5]。植物功能性状和地上生物量作为群落结构和功能最为重要的指标之一,研究荒漠草原植物叶形态性状和生物量对环境变化的响应规律,探究多资源添加数量对植物生物量的影响机制变得尤为重要。

植物功能性状是植物在长期适应环境的过程中形成的,不同生境条件植物叶性状的变化表明了植物对不同环境的适应对策^[6]。植物的叶片形态特征与生物量积累被视为评估其生长状态的关键指标。通过对荒漠草原优势植物叶形态性状和生物量的研究,可以了解荒漠草原植物的生长状况,以及多资源添加数量对其生长的影响^[7]。通过研究叶形态性状,可以预测植物的生物量^[8]。例如,比叶面积(SLA)与叶干物质含量(LDMC)是分析植物特性的重要参数,不仅描绘了叶片的形态特性,还深刻体现了植物在资源利用及环境适应策略上的差异^[9-10]。

草地约占陆地生态系统植被的37%,具有十分重要的经济和生态价值^[11]。但是,人为活动引起的降水变化和养分沉积(氮(N)、磷(P)和钾(K)等多种元素)的变化深刻影响了草原生态系统的结构和功能,并威胁着这些地区的可持续发展^[12]。在大多数草原生态系统中,资源富集通过支持植物生长和繁殖直接提高了生

产力^[13-14]。此外,资源的改良改变了多方面的生物多样性(物种组成、植物功能策略等)以间接影响草地生产力^[15]。特别是,由于水和 N/P/K 等资源要素的变化而导致的荒漠草原生态系统中对优势植物叶形态性状和生物量的影响已经引起了广泛的关注。研究发现,相对于氮素,水分是限制群落植被生产的主要限制因子^[16],当降水限制解除后,养分是限制植物生长的主要因子^[17]。此外,多资源添加数量还能够影响荒漠草原优势植物的生态适应性,在多资源添加下,草本植物展现出的比叶面积(SLA)是灌木的 2.39 倍,而单位叶质量氮含量(N_{mass})则达到灌木的 1.20 倍,凸显了不同植被类型对资源变化的特异响应模式^[5]。了解优势植物叶形态性状和生物量对多重资源添加数量的响应是如何变化的,以及为什么会发生变化,对于阐明资源富集对荒漠草原优势植物叶形态性状与地上生物量的影响机制至关重要。

依托于全球变化下草原生态系统联网研究平台,聚焦于乌拉特地区的典型荒漠草原植被。先前研究表明随着资源添加数量的增加会显著改变草原生态系统的结构和功能^[18-19]。该研究选择乌拉特荒漠草原优势草本植物碱韭(*Allium polyrhizum*)和沙生针茅(*Stipa glareosa*),进行了水分和养分的多资源添加试验,探索其叶形态性状和生物量对多资源数量增加的响应,阐明碱韭、沙生针茅 2 种植物叶形态性状和生物量对资源添加数量 0(对照(Cont,自然降水));1(氮(N)添加、磷(P)添加、钾(K)添加、+50%降水);2(PK 添加、NP 添加、NK 添加、N+50%降水);3(NPK 添加);4(NPK+50%降水)的适应性差异,明确资源施加数量如何影响荒漠草原优势植物叶功能性状,进而在更深层次上揭露荒漠草原植被适应外界环境变迁的机理与策略,为制定荒漠草原的生态保护策略与可持续管理方案提供坚实的理论支撑与科学导向。

1 研究区概况

研究区位于内蒙古乌拉特后旗中部(41°25'N、106°58'E,海拔 1650 m)。该区域呈现典型的大陆性干旱气候,年降水量约为 155.6 mm,主要集中在 7—8 月,其占年降水量的 70%左右;年均气温 5.3 °C,年有效积温介于 2000—3000 °C 之间。该区域植被以荒漠灌丛和草本为主,土壤主要是灰棕漠土和棕钙土^[20]。研究样地位于中国科学院乌拉特荒漠草原研究站的综合实验场内。该实验场(350 hm²)从 2010 年开始围封,由南向北可划分为沙生针茅、芨芨草和红砂群落^[21]。沙生针茅群落中优势植物主要有沙生针茅和碱韭,其他伴生植物有蒙古韭(*Allium mongolicum*)、虫实(*Corispermum hyssopifolium*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、雾冰藜(*Bassia dasphylla*)等。

2 研究方法

2.1 样地设置

本试验依托 2017 年 7 月在综合实验场内建立的全球变化联网实验(Global Change Network)平台开展。2018 年,开始进行多资源(水和养分)添加试验,包括对照(Cont,自然降水)、氮(N)添加、磷(P)添加、钾(K)添加、+50%降水、PK 添加、NP 添加、NK 添加、N+50%降水、NPK 添加和 NPK+50%降水处理。实验采用随机区组设计,共计 11 个处理,每个处理 6 次重复,共计 66 个小区;小区面积为 6 m×6 m,过道为 2 m。为了探讨增加资源的维度是否改变了生态位维度,从而影响优势植物叶形状和生物量。根据所包含的资源添加数量将水和养分添加实验分为五种资源添加类型(0(对照(Cont,自然降水));1(氮(N)添加、磷(P)添加、钾(K)添加、Cont+50%降水);2(PK 添加、NP 添加、NK 添加、N+50%降水);3(NPK 添加);4(NPK+50%降水)),从而形成资源数量增加的梯度。增加降雨是通过监测生长季降雨量,在增雨小区内 4—8 月每星期累计添加 50%的降雨。N/P/K 的添加量均为 10 g m⁻² a⁻¹,其中养分采用树脂包膜尿素(纯氮含量 44%)、磷养分采用重过磷酸钙(P₂O₅含量 40%,纯磷 17%),钾养分采用硫酸钾(K₂O 含量 50%,纯钾 40%)。

2.2 研究方法

2.2.1 样品采集与处理

2022 年 8 月中旬,选择在试验小区中心区域的 5 m×5 m 范围内进行采样,以消除样方边缘效应。在各个

处理小区内,采集了碱韭和沙生针茅的叶片,每种植物选择 20 片左右完整展开、健康无损的成熟叶片。采集后,叶片置于去离子水湿润的滤纸中,密封保存于塑料袋内,并在 4℃ 条件下运输至实验室。在实验室,叶片先在 4℃ 的去离子水中浸泡 6 h,然后用滤纸吸干,随机选取 10 片叶片进行扫描(Epson perfection v330 photo, 日本)。使用 WinRHIZO 软件计算叶面积(Regent Instruments Pro 2015a, 加拿大),并用游标卡尺测定叶片厚度(DL91150, 中国)。使用万分之一电子天平称量其总饱和鲜重。最后使用烘干恒重法(65 °C, 48 h)测定叶干重。比叶面积(SLA, specific leaf area)定义为新鲜叶片单面面积与其干重的比值;叶片干物质含量(LDMC, leaf dry matter content)是叶片干重与其饱和鲜重之比。另外采集 2 g 左右成熟的碱韭和沙生针茅叶片烘干至恒重(65 °C, 48 h)并研磨过筛后,用元素分析仪(Costech ECS 4010, 意大利)测定叶片的碳、氮含量(LCC, leaf carbon content; LNC, leaf nitrogen content)。同时,在各实验小区随机选择 1 个 1 m×1 m 的样方进行植被调查,调查优势植物碱韭和沙生针茅植株密度、高度和地上生物量(Above-ground biomass, AGB; 刈割法, 烘干恒重法, 65 °C, 48 h)。

2.2.2 数据处理

采用 SPSS 22.0 软件进行统计分析,并使用单因素方差分析(ANOVA, one-way analysis of variance)评估多资源添加数量对植物生长效应的差异性以及检验不同处理对碱韭与沙生针茅叶片特征及生物量的影响是否存在显著性变化,并采用最小显著性差异(LSD)法进行多重比较($P < 0.05$);使用一般线性回归分析探讨多资源添加数量与不同优势植物物种地上生物量与植株高度、密度的相关关系,将 0.05 水平设为显著性水平;使用 R(R software version 4.0.3, piecewiseSEM)构建结构方程模型(SEM, Structural Equation Modeling)分析多资源添加数量对荒漠草原优势植物地上生物量的影响机制。所有数据均表示为平均值±标准误差(mean±SE)。

3 结果与分析

3.1 多资源添加数量对优势植物叶形态性状的影响

方差分析结果表明,碱韭($n = 57$)和沙生针茅($n = 66$)叶性状形态均受到多资源添加数量的显著影响(表 1)。在不同资源添加数量水平下(0、1、2、3、4),荒漠草原碱韭的叶干重、厚度、高度、密度、比叶面积、叶片碳含量无显著变化($P > 0.05$),而荒漠草原沙生针茅的叶鲜重、叶干重、厚度、高度、密度、叶片碳含量无显著变化($P > 0.05$)。但多资源添加数量显著影响沙生针茅的叶片干物质含量和叶片氮含量($P < 0.05$),对碱韭的株高和沙生针茅的比叶面积有较弱的影响($0.05 < P < 0.1$)。

表 1 多资源添加数量对两种优势植物叶形态性状影响的方差分析

Table 1 Analysis of variance on the effects of multiple resource additions on leaf morphological traits of two dominant plants

物种 Species	性状 Traits								
	叶鲜重 FW	叶干重 DW	厚度 LT	株高 Height	植株密度 Density	比叶面积 SLA	叶干物质含 LDMC	叶片碳含量 LCC	叶片氮含量 LNC
碱韭 <i>Allium polyrhizum</i>	2.12 *	1.20	0.87	2.15 [^]	1.05	1.54	2.70 *	0.51	4.37 **
沙生针茅 <i>Stipa glareosa</i>	0.47	1.61	1.17	1.47	1.38	2.94 [^]	8.32 ***	0.27	7.43 ***

[^]表示 $0.05 < P < 0.1$, * 表示 $P < 0.05$, ** 表示 $P < 0.01$, *** 表示 $P < 0.001$; FW: 叶鲜重 Fresh weight; DW: 叶干重 Dry weight; LT: 叶片厚度 Leaf thickness; Height: 植物高度 Plant height; Density: 植株密度 Plant density; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; LDMC: 叶干物质含量 Leaf dry matter content; LCC: 叶片碳含量 Leaf carbon concentration; LNC: 叶片氮含量 Leaf nitrogen concentration

碱韭和沙生针茅的株高对多资源添加数量无显著性差异($P > 0.05$) (图 1)。其中随着多资源添加数量的增加,碱韭的株高有上升的趋势(图 1)。碱韭的叶鲜重随着添加资源数量的增加有显著的上升趋势($P < 0.05$) (图 1),而沙生针茅的叶鲜重对多资源添加数量无显著性差异($P > 0.05$) (图 1)。

碱韭和沙生针茅的叶干物质含量和叶片氮含量对多资源添加数量有显著性差异($P < 0.05$),而比叶面积无显著性差异($P > 0.05$),但随着资源添加数量的增加有上升的趋势(图 2)。其中,碱韭和沙生针茅的叶干物质含量随着资源添加数量的增加有显著的下降趋势($P < 0.05$) (图 2),而碱韭的叶片氮含量随着资源添加数

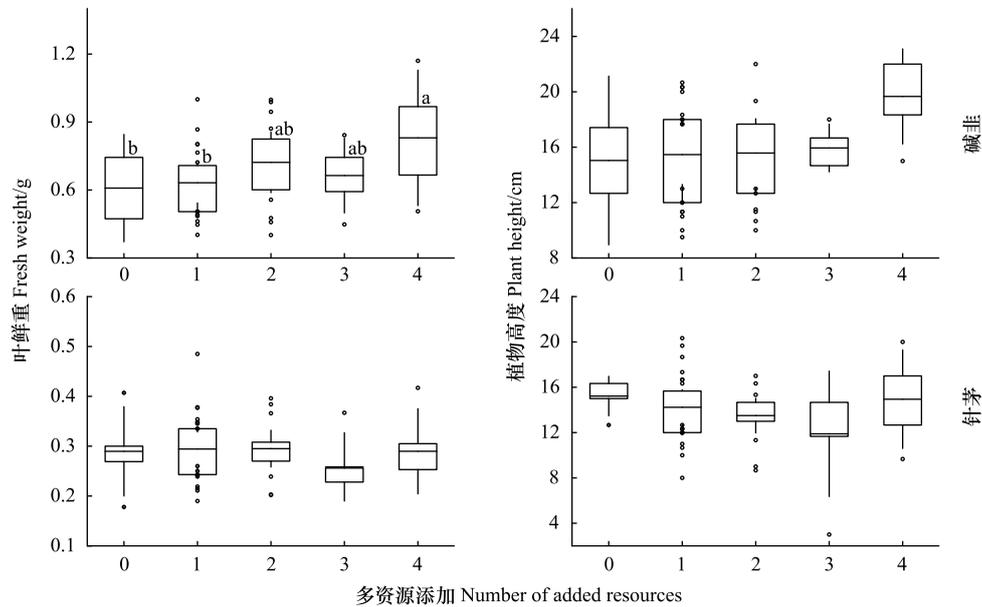


图1 多资源添加数量对不同优势植物叶鲜重和株高的影响

Fig.1 Effects of multi-resource addition on leaf fresh weight and plant height of different dominant plants

不同小写字母表示同一物种不同多资源添加数量处理间存在显著性差异 ($P < 0.05$) (均值 \pm 标准误); 0(对照 (Cont, 自然降水)); 1(氮 (N) 添加、磷 (P) 添加、钾 (K) 添加、+50%降水); 2(PK 添加、NP 添加、NK 添加、N+50%降水); 3(NPK 添加); 4(NPK+50%降水); FW: 叶鲜重 fresh weight; Height: 植物高度 Plant height

量的增加有显著的上升趋势 ($P < 0.05$) (图 2)。

3.2 多资源添加数量对优势植物地上生物量的影响

多资源添加数量对碱韭的地上生物量无显著差异 ($P > 0.05$) (图 3), 4 种资源的数量添加处理下的针茅地上生物量显著高于其他资源添加数量处理下的针茅地上生物量, 而 3 种资源数量添加处理下的针茅生物量显著低于其他资源添加处理 ($P < 0.05$)。

3.3 多资源添加下优势植物植株密度和功能性状对其地上生物量 (AGB) 的影响

在五种资源添加类型下, 荒漠草原碱韭和沙生针茅的地上生物量与植物高度、植株密度显著正相关 ($P < 0.05$) (图 4), 而与比叶面积和叶片干物质含量没有显著相关关系 ($P > 0.05$)。

通过对相关变量的分析和筛选, 最终得到碱韭和沙生针茅的最优方差结构方程模型 (SEM) (碱韭: $\chi^2 = 2.64$, $P = 0.45$, RMSEA = 0.00, NFI = 0.95; 针茅: $\chi^2 = 1.21$, $P = 0.75$, RMSEA = 0.00, NFI = 0.97)。

五种资源添加类型处理下植物密度、叶片氮含量和比叶面积共同解释了碱韭 AGB 变异的 40%, 针茅 AGB 变异的 20% (图 5)。SEM 结果表明, 多资源添加数量对碱韭和沙生针茅 AGB 均有间接影响。其中多资源添加处理通过提高碱韭和沙生针茅的植株密度、比叶面积和叶片氮含量间接增加其 AGB (图 5)。

4 讨论

不同生态环境与物种背景下的植物叶片功能属性展现出广泛变异, 凸显了此类性状的显著可调整性, 并指示它们作为环境变迁的可靠信号价值^[22]。植物的特有功能属性既体现了其应对环境变异的适应机制, 也对维系和塑造生态系统服务发挥着核心效用^[23-25]。本研究表明多资源添加可以直接影响碱韭和沙生针茅的叶干物质含量和叶片氮含量。因此, 叶干物质含量与叶片氮含量作为评估植物生长状态的关键指标, 紧密关联于植物的生长、繁殖及生存策略, 而这些特性上的差异性源于多种环境因素的综合作用^[26-27], 探究这些特征的动态变化及其相互关系, 对于揭示植物如何通过调整叶片特性来适应环境具有重要意义^[28], 反映出植物

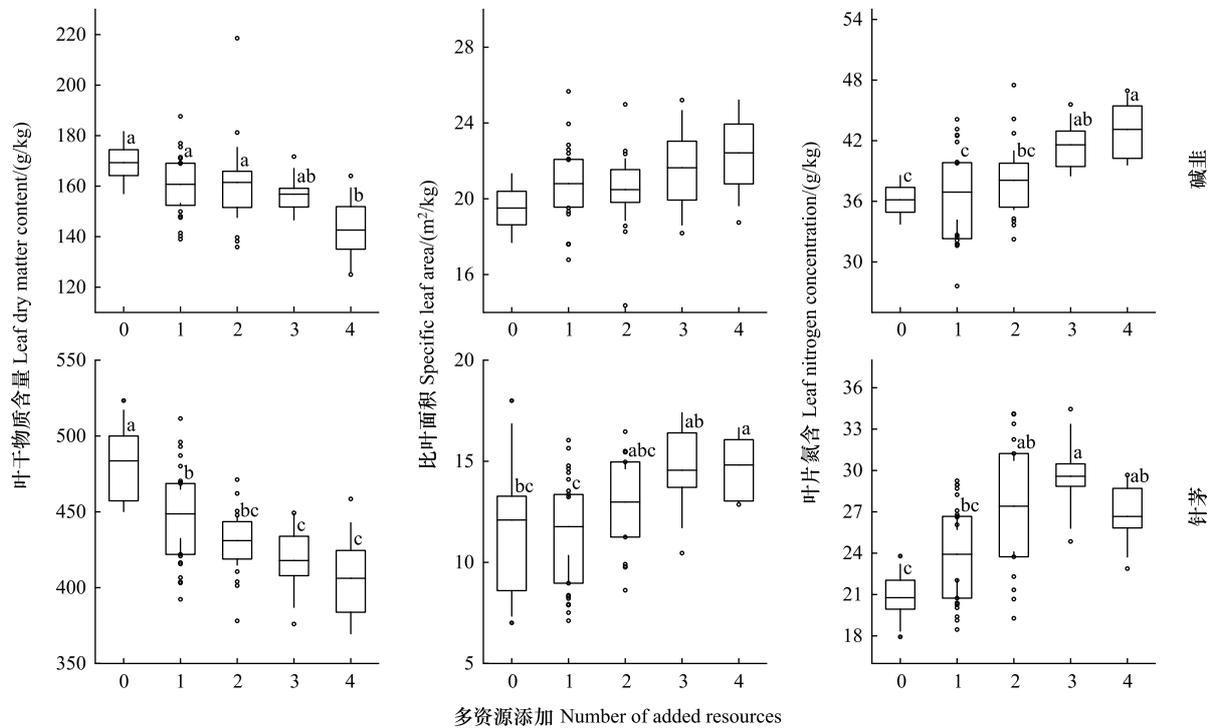


图2 多资源添加数量对不同优势植物比叶面积、叶干物质含量、叶片氮含量的影响

Fig.2 Effects of multi-resource addition on specific leaf area, leaf dry matter content and leaf nitrogen content of different dominant plants

SLA: 比叶面积 specific leaf area; LDMC: 叶干物质含量 leaf dry matter content; LNC: 叶片氮含量 leaf nitrogen concentration

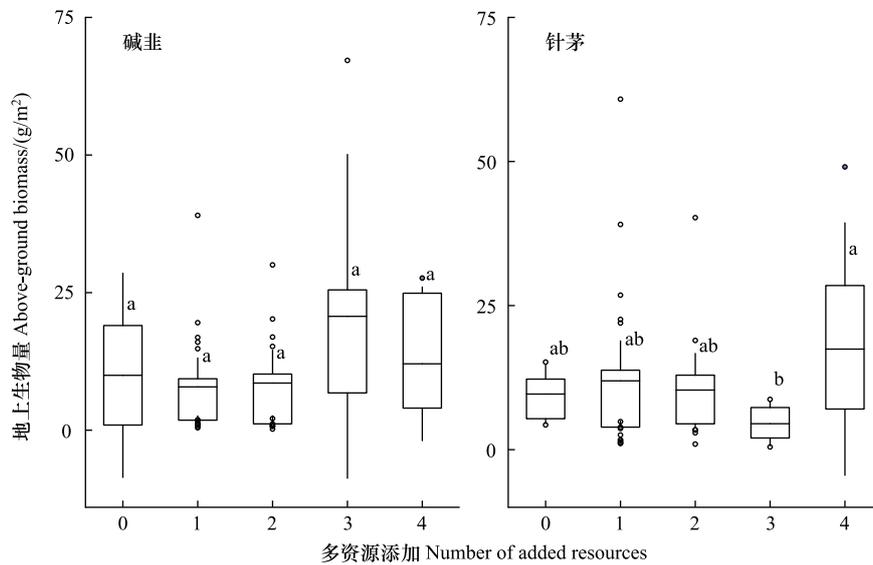


图3 多资源添加数量对不同优势植物地上生物量的影响

Fig.3 Effects of multiple resource additions on the aboveground biomass of different dominant plants

AGB: 地上生物量 Above-ground biomass

对气候和生长环境的趋同适应^[29]。有研究发现,相较于高温环境下的小麦植株,低温条件下的小麦叶片展现出更高的叶绿素含量与净光合速率,同时其冠层结构也表现出更高的复杂性^[30]。这说明多资源的添加可能会改变植物叶片的面积和形状,从而影响其光合作用的效率。因此,植物的功能性状特性日益被视为评估生

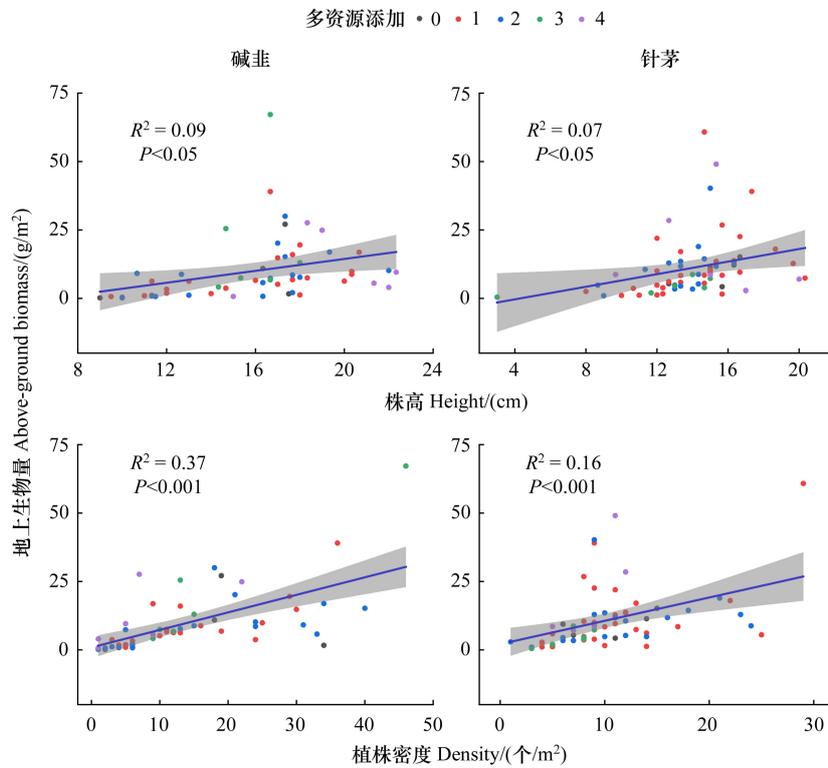


图 4 多资源添加下优势物种地上生物量与植株高度、密度的相关关系

Fig.4 Correlation between aboveground biomass and plant height and density of dominant species under multiple resource addition 与地上生物量线性关系不显著的指标未列出。阴影区域是拟合的 95% 置信区间

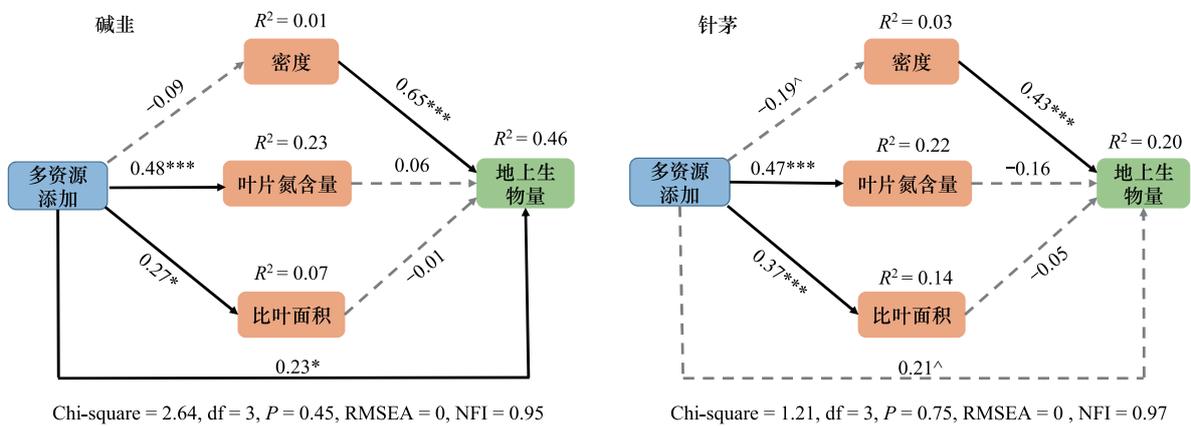


图 5 不同物种地上生物量与多资源添加、植株密度、比叶面积、叶片氮含量的所有交互作用途径的结构方程模型

Fig.5 Structural equation model of all interaction pathways between aboveground biomass and multiple resource addition, plant density, specific leaf area and leaf nitrogen content of different species

结构方程模型的单头箭头表示路径。标准化回归权重(沿路径分析所得)及总体方差解释量,表示所有预测变量对该目标变量的影响结果; ^, *, ** 和 *** 表示路径在统计上显著水平分别为 0.05<P< 0.1, P< 0.05, P<0.01 和 P<0.001

态系统对环境变异响应的关键指示特征^[31-32]。这与本研究结果,在多元资源添加下,植物的生长和发育受到多种环境因子的影响,而植物自身特征的变化也会影响其对环境变化的适应能力相一致。因此,在研究多资源添加对植物的影响时,需要全面考虑各种环境因子和植物自身特征的综合影响。

SLA 是衡量作物水分利用效率的一个重要指标,它反映了作物的光合速率、养分利用效率和碳同化物的最高效率。SLA 的增加,意味着植物捕获光能的效能得以显著提升,相对生长效率变高,属于投资生长型策略^[33-35]。有研究表明,植物若具有较低的 SLA 值,通常展现出对贫瘠及干旱条件更强的适应力;相反,高 SLA 植物则更擅长维持较高的营养存储水平^[36-37]。然而,本研究表明两种优势植物的 SLA 对多资源添加数量没有明显的反应,这一结果与与降水和养分添加会提高叶片的 SLA 部分不太相符^[38-39],这可能是由于缓效树脂包膜尿素养分释放速率受到了施肥量和土壤水分的限制^[40],短期内不能对荒漠草原植物 SLA 产生显著影响。有研究表明,施用氮肥能增进土壤养分的有效性,增强了植物在光能利用上的竞争优势,继而促进了光合作用效率的提升,植物 SLA 越高,其对土壤养分的利用效率也就越高^[41-42]。因此,长期监测与深入探究仍是必要的,以明确多资源添加能否有效缓解资源稀缺对植物叶片形态特征的制约作用。LDMC 作为衡量叶片结构紧实程度的指标,对于评估植物资源获取及对抗环境压力的潜力具有重要预示意义^[43]。本研究结果表明,随着多资源添加数量增加荒漠草原区碱韭和沙生针茅的 LDMC 会显著降低。这与黄彩变等^[44]有关植物 LDMC 在水分和氮添加的交互处理下有显著影响的结果相一致。有研究指出,长期接受资源添加的植物可能在面对环境变化时表现出更强的适应性,但也有研究指出,过度的养分供应可能会使植物变得过于依赖外部资源,从而降低其对环境变化的适应能力^[45]。沙生针茅群落构成了荒漠草原生态系统中的核心群落样式,尤其以其中的优势物种——碱韭(*Allium polyrhizum*)和沙生针茅(*Stipa glareosa*)为代表,二者虽同为多年生草本植物,却分属迥异的科与属,展现出明显的叶形区别:前者隶属禾本科针茅属,其叶片特点为内卷形态与较小的表面积;后者归于百合科葱属,具备鳞茎聚生特征及半圆柱形的叶片构造。因此,碱韭和沙生针茅对多元资源添加数量的响应不一致。

碱韭和沙生针茅的地上生物量(AGB)与高度之间存在显著正相关关系($P < 0.05$,图5),这一发现与先前研究强调的植物高度对生物量积累的正面效应相符^[46]。然而在最终构建的结构方程模型(SEM)中并未纳入植物高度作为变量,可能是因为植物高度与植株密度之间存在极高关联性,导致高度的独立效应在模型中变得不显著。多资源添加数量通过对植物功能性状的影响间接改变碱韭和沙生针茅的 AGB。可见多资源添加数量不仅影响碱韭和沙生针茅的叶鲜重、株高、LDMC 以及叶片氮含量,还诱导碱韭和沙生针茅在群落中的分布密度以间接改变其 AGB。

5 结论

多资源添加数量可以显著改变乌拉特荒漠草原的优势植物的叶形态性状,在四种资源的联合添加下有利于荒漠草原优势种的生长。乌拉特荒漠草原生态系统中,碱韭和针茅叶形态性状对多资源添加数量的响应存在明显差异,本论文基于植物叶片形态性状深入探讨了荒漠草原碱韭和沙生针茅这 2 种优势植物对多资源添加数量的响应与适应策略,主要通过不同的生态适应策略以应对和利用环境变化所带来的机遇。多资源添加数量增加直接提高了碱韭生物量,也通过直接改变叶性状快速获取资源,从而间接提高生物量,沙生针茅叶形态通过改变密度间接提高其生物量。未来的研究应进一步探讨多资源添加数量对荒漠草原的优势植物生长的影响机制,这对于预测未来全球变化下该区域植被组成和功能具有重要意义。

参考文献(References):

- [1] 张果,周广胜,阳伏林. 内蒙古温带荒漠草原生态系统水热通量动态. 应用生态学报,2010,21(3): 597-603.
- [2] 胡亚,郭新新,岳平,李香云,赵生龙,郭爱霞,左小安. 水分和养分添加对内蒙古荒漠草原沙生针茅生长与生理特性及其敏感性的影响. 干旱区研究,2021,38(2): 487-493.
- [3] Han J J, Chen J Q, Xia J Y, Li L H. Grazing and watering alter plant phenological processes in a desert steppe community. Plant Ecology, 2015, 216(4): 599-613.
- [4] 杨新国,古君龙,王兴,陈林,王磊,宋乃平,曲文杰. 荒漠草原中间锦鸡儿(*Caragana intermedia*)冠层穿透雨的发生与分布特征. 干旱区研究,2019,36(1): 131-138.

- [5] 于鸿莹,陈莹婷,许振柱,周广胜. 内蒙古荒漠草原植物叶片功能性状关系及其经济谱分析. 植物生态学报,2014,38(10): 1029-1040.
- [6] 安慧. 放牧干扰对荒漠草原植物叶性状及其相互关系的影响. 应用生态学报,2012,23(11): 2991-2996.
- [7] 梁金华. 内蒙古荒漠化草原四种植物的根系构型特点及其生态适应性研究[D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学,2012.
- [8] 张林,罗天祥,邓坤枚,李文华. 云南松比叶面积和叶干物质含量随冠层高度的垂直变化规律. 北京林业大学学报,2008,30(1): 40-44.
- [9] Cornelissen J H C, Lavorel S, Garnier E, Diaz S, Buchmann N, Gurvich D E, Reich P B, ter Steege H, Morgan H D, van der Heijden M G A, Pausas J G, Poorter H. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany, 2003, 51(4): 335.
- [10] 郭新新,左小安,岳平,李香云,赵生龙,吕朋,胡亚. 内蒙古荒漠草原沙生针茅(*Stipa glareosa*)、碱韭(*Allium polyrhizum*)和骆驼蓬(*Peganum harmala*)叶形态性状对土壤水氮耦合的响应. 中国沙漠,2021,41(1): 137-144.
- [11] DeMalach N, Zaady E, Kadmon R. Light asymmetry explains the effect of nutrient enrichment on grassland diversity. Ecology Letters, 2017, 20(1): 60-69.
- [12] Sardans J, Peñuelas J. Potassium: a neglected nutrient in global change. Global Ecology and Biogeography, 2015, 24(3): 261-275.
- [13] DeMalach N, Zaady E, Kadmon R. Contrasting effects of water and nutrient additions on grassland communities: a global meta-analysis. Global Ecology and Biogeography, 2017, 26(8): 983-992.
- [14] Eskelinen A, Gravuer K, Harpole W S, Harrison S, Virtanen R, Hautier Y. Resource-enhancing global changes drive a whole-ecosystem shift to faster cycling but decrease diversity. Ecology, 2020, 101(12): e03178.
- [15] Biederman L, Mortensen B, Fay P, Hagenah N, Knops J, La Pierre K, Laungani R, Lind E, McCulley R, Power S, Seabloom E, Tognetti P. Nutrient addition shifts plant community composition towards earlier flowering species in some prairie ecoregions in the U.S. Central Plains. PLoS One, 2017, 12(5): e0178440.
- [16] 孔德良. 水分和氮素添加以及植物功能群去除对内蒙古典型草原根系结构和动态的影响[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2009.
- [17] Guo X X, Zuo X A, Yue P, Li X Y, Hu Y, Chen M, Yu Q. Direct and indirect effects of precipitation change and nutrients addition on desert steppe productivity in Inner Mongolia, Northern China. Plant and Soil, 2022, 471(1): 527-540.
- [18] Song Z B, Hautier Y, Wang C. Grassland stability decreases with increasing number of global change factors: a meta-analysis. Science of the Total Environment, 2023, 898: 165651.
- [19] Guo X X, Zuo X A, Medina-Roldán E, Guo A X, Yue P, Zhao X Y, Qiao J J, Li X Y, Chen M, Wei C Z, Yang T, Ke Y G, Yu Q. Effects of multi-resource addition on grassland plant productivity and biodiversity along a resource gradient. Science of the Total Environment, 2023, 857 (Pt 1): 159367.
- [20] 王少昆,赵学勇,贾昆峰,高宝兰,曲浩,毛伟,连杰,陈敏,朱阳春. 乌拉特荒漠草原小针茅(*Stipa klemenzii*)群落土壤细菌多样性及垂直分布特征. 中国沙漠,2016,36(6): 1564-1570.
- [21] 张蕊,赵学勇,左小安,刘新平,曲浩,马旭君,刘良旭,陈娟丽,刘立平. 荒漠草原沙生针茅(*Stipa glareosa*)群落物种多样性和地上生物量对降雨量的响应. 中国沙漠,2019,39(2): 45-52.
- [22] 张静,孙路. 浅谈植物功能性状对气候变化的响应. 南方农业,2019,13(14): 150-151.
- [23] 刘晓娟,马克平. 植物功能性状研究进展. 中国科学: 生命科学,2015,45(4): 325-339.
- [24] 杨元合,张典业,魏斌,刘洋,冯雪徽,毛超,徐玮婕,贺美,王璐,郑志虎,王媛媛,陈蕾伊,彭云峰. 草地群落多样性和生态系统碳氮循环对氮输入的非线性响应及其机制. 植物生态学报,2023,47(1): 1-24.
- [25] He N P, Liu C C, Piao S L, Sack L, Xu L, Luo Y Q, He J S, Han X G, Zhou G S, Zhou X H, Lin Y, Yu Q, Liu S R, Sun W, Niu S L, Li S G, Zhang J H, Yu G R. Ecosystem traits linking functional traits to macroecology. Trends in Ecology & Evolution, 2019, 34(3): 200-210.
- [26] 熊玲,龙翠玲,廖全兰,薛飞. 茂兰喀斯特森林木本植物叶的功能性状及其相互关系. 应用与环境生物学报,2022,28(1): 152-159.
- [27] Zirbel C R, Bassett T, Grman E, Brudvig L A. Plant functional traits and environmental conditions shape community assembly and ecosystem functioning during restoration. Journal of Applied Ecology, 2017, 54(4): 1070-1079.
- [28] Fu P L, Zhu S D, Zhang J L, Finnegan P M, Jiang Y J, Lin H, Fan Z X, Cao K F. The contrasting leaf functional traits between a Karst forest and a nearby non-Karst forest in south-west China. Functional Plant Biology, 2019, 46(10): 907-915.
- [29] Scoffoni C, Rawls M, McKown A, Cochard H, Sack L. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. Plant Physiology, 2011, 156(2): 832-843.
- [30] 刘蕾蕾,纪洪亭,刘兵,马吉锋,肖润骏,汤亮,曹卫星,朱艳. 拔节期和孕穗期低温处理对小麦叶片光合及叶绿素荧光特性的影响. 中国农业科学,2018,51(23): 4434-4448.
- [31] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the holy grail. Functional Ecology, 2002, 16(5): 545-556.
- [32] Funk J L, Larson J E, Ames G M, Butterfield, B J, Cavender - Bares J, Firn J, Laughlin D C, Sutton-Grier A E, Williams L, Wright J. Revisiting the

- Holy Grass: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 2017, 92(2): 1156-1173.
- [33] 蒋成益, 马明东, 肖玖金. 川西北不同沙化程度草地植物功能性状及其驱动因子. *西北植物学报*, 2017, 37(5): 965-973.
- [34] 张晶, 左小安, 杨阳, 岳喜元, 张婧, 吕朋, 周欣, 连杰, 刘良旭, 何钊全. 科尔沁沙地草地植物群落功能性状对封育和放牧的响应. *农业工程学报*, 2017, 33(24): 261-268.
- [35] 马静利, 马红彬, 宿婷婷, 王晓芳, 周瑶, 贾希洋. 宁夏荒漠草原优势植物叶功能性状对封育的响应. *中国草学会: 中国草学会年会论文集*. 2018.
- [36] Lambers H, Poorter H. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences// *Advances in Ecological Research*. Amsterdam: Elsevier, 1992: 187-261.
- [37] Wilson P J, Thompson K, Hodgson J G. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 1999, 143(1): 155-162.
- [38] Zhang D Y, Peng Y F, Li F, Yang G B, Wang J, Yu J C, Zhou G Y, Yang Y H. Trait identity and functional diversity co-drive response of ecosystem productivity to nitrogen enrichment. *Journal of Ecology*, 2019, 107(5): 2402-2414.
- [39] 胡梦瑶, 张林, 罗天祥, 沈维. 西藏紫花针茅叶功能性状沿降水梯度的变化. *植物生态学报*, 2012, 36(2): 136-143.
- [40] 王琦. 盐碱地玉米缓释型专用肥缓效氮添加比例的研究[D]. 太原: 山西大学, 2016.
- [41] 黄菊莹, 袁志友, 李凌浩. 羊草绿叶氮、磷浓度和比叶面积沿氮、磷和水分梯度的变化. *植物生态学报*, 2009, 33(3): 442-448.
- [42] 李颖, 林笠, 朱文琰, 张振华, 贺金生. 青藏高原高寒草地常见植物叶属性对氮、磷添加的响应. *北京大学学报: 自然科学版*, 2017, 53(3): 535-544.
- [43] 李玉霖, 崔建垣, 苏永中. 不同沙丘生境主要植物比叶面积和叶干物质含量的比较. *生态学报*, 2005, 25(2): 304-311.
- [44] 黄彩变, 曾凡江, 雷加强. 骆驼刺幼苗生长和功能性状对不同水氮添加的响应. *草业学报*, 2016, 25(12): 150-160.
- [45] Güsewell S. Responses of wetland graminoids to the relative supply of nitrogen and phosphorus. *Plant Ecology*, 2005, 176(1): 35-55.
- [46] Giese M, Brueck H, Gao Y Z, Lin S, Steffens M, Kögel-Knabner I, Glindemann T, Susenbeth A, Taube F, Butterbach-Bahl K, Zheng X H, Hoffmann C, Bai Y F, Han X G. N balance and cycling of Inner Mongolia typical steppe: a comprehensive case study of grazing effects. *Ecological Monographs*, 2013, 83(2): 195-219.