

DOI: 10.20103/j.stxb.202502190345

宣瑞智, 余维维, 郭焱培, 秦欢, 乔艳桂, 袁新月, 秦树高, 张宇清. 水氮添加对毛乌素沙地黑沙蒿群落功能多样性和生态系统多功能性的影响. 生态学报, 2025, 45(23): - .

Xuan R Z, She W W, Guo Y P, Qin H, Qiao Y G, Yuan X Y, Qin S G, Zhang Y Q. Effects of water and nitrogen addition on the functional diversity and ecosystem multifunctionality of *Artemisia ordosica* community in the Mu Us Desert. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(23): - .

水氮添加对毛乌素沙地黑沙蒿群落功能多样性和生态系统多功能性的影响

宣瑞智¹, 余维维^{1,3}, 郭焱培¹, 秦欢¹, 乔艳桂¹, 袁新月¹, 秦树高^{1,4}, 张宇清^{1,2,3,5,*}

1 北京林业大学水土保持学院, 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站, 北京 100083

2 北京林业大学林木资源高效生产全国重点实验室, 北京 100083

3 北京林业大学林业生态工程教育部工程中心, 北京 100083

4 北京林业大学水土保持国家林业和草原局重点实验室, 北京 100083

5 北京林业大学林木育种与生态修复国家工程研究中心, 北京 100083

摘要:水分和氮素有效性是荒漠生态系统植物生长发育的主要限制性因素;然而,其对荒漠植物群落功能多样性与生态系统多功能性的影响尚不明晰。本研究以毛乌素沙地典型黑沙蒿群落为研究对象,基于 9 年的水氮添加野外实验,测定黑沙蒿群落中各物种的株高、比叶面积、叶片干物质含量及叶片氮、磷含量,计算群落水平性状及功能多样性指数;基于植物生产力、土壤肥力和土壤胞外酶等指标,采用平均值法计算生态系统多功能性,分析水氮添加对黑沙蒿群落功能多样性和生态系统多功能性的影响。结果显示:(1)水添加显著增加了群落水平株高,但显著降低群落叶片氮、磷含量,氮添加显著降低群落株高和群落叶片磷含量,同时显著增加群落叶片干物质含量,水添加显著增加氮添加对群落比叶面积的正效应,同时显著降低氮添加对群落叶片磷含量的正效应;(2)水添加显著增加了功能离散度指数(FDis),水添加显著减弱氮添加对功能丰富度指数的效应(FRic);(3)水氮添加对土壤速效养分和部分胞外酶活性具有显著影响,土壤速效磷和地上生产力呈负相关,水氮添加及其交互作用对生态系统多功能性均无显著的直接效应;(4)水添加通过增加群落比叶面积,氮添加通过降低功能丰富度指数和增加群落比叶面积,间接降低了生态系统多功能性。研究结果表明,水氮添加使黑沙蒿群落趋向资源获取型策略,抑制了群落内物种生态位分化,体现出更强的群落竞争和养分消耗。在未来降水和氮沉降增加的情形下,黑沙蒿群落可能向资源获取型策略转变,导致生态系统多功能性降低,可能会减弱生态系统稳定性。

关键词:水氮添加;黑沙蒿群落;植物功能性状;群落功能多样性;生态系统多功能性;毛乌素沙地

Effects of water and nitrogen addition on the functional diversity and ecosystem multifunctionality of *Artemisia ordosica* community in the Mu Us Desert

XUAN Ruizhi¹, SHE Weiwei^{1,3}, GUO Yanpei¹, QIN Huan¹, QIAO Yangui¹, YUAN Xinyue¹, QIN Shugao^{1,4}, ZHANG Yuqing^{1,2,3,5,*}

1 Yanchi Research Station of the Mu Us Desert, School of Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 State Key Laboratory of Efficient Production of Forest Resource, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

3 Engineering Research Center of Forestry Ecological Engineering, Ministry of Education, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

4 Key Laboratory of National Forestry and Grassland Administration on Soil and Water Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

5 National Engineering Research Center for Tree Breeding and Ecological Restoration, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

基金项目:国家自然科学基金(U22A20504);盐池县 2023 年引导类项目(2023YCYDCT001)

收稿日期:2025-02-19; **网络出版日期:**2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhangyq@bjfu.edu.cn

Abstract: Water and nitrogen availability are pivotal drivers of plant growth and development in desert ecosystems. However, how they influence the functional diversity of desert plant communities and ecosystem multifunctionality (EMF) remains unclear. This study presents findings from a nine-year field experiment carried out in a typical *Artemisia ordosica* community in the Mu Us Desert. This experiment examines the effects of water and nitrogen addition. In this study, an array of plant functional traits—including plant height, specific leaf area, leaf dry matter content, and leaf nitrogen and phosphorus content, are quantified to calculate community-weighted mean (CWM) values and functional diversity indices. To assess EMF, the research measures plant productivity, soil fertility, and soil extracellular enzyme activities. It subsequently analyzes the effects of water and nitrogen addition on both community functional diversity and EMF. The results showed that: (1) While water addition significantly increased the community-weighted mean of plant height (CWM_{Height}), it reduced the community-weighted mean of leaf nitrogen (CWM_{LNC}) and community-weighted mean of leaf phosphorus (CWM_{LPC}) content. Nitrogen addition led to decreases in CWM_{Height} and CWM_{LPC} content, but resulted in an increase in the community-weighted mean of leaf dry matter content (CWM_{LDMC}). Furthermore, water addition significantly enhanced the positive effect of nitrogen addition on CWM_{SLA} , while significantly reducing the positive effect of nitrogen addition on CWM_{LPC} content. (2) Water addition substantially increased functional dispersion (FDis), while the water-nitrogen interaction notably reduced the functional richness (FRic). (3) Water and nitrogen addition, as well as their interaction, markedly altered soil available nutrients and certain extracellular enzyme activities. Moreover, soil available phosphorus (SAP) showed a negative correlation with aboveground net primary productivity (ANPP). None of these treatments, however, had a notable direct impact on overall EMF. (4) Water addition indirectly reduced EMF by elevating CWM_{SLA} , while nitrogen addition indirectly reduced EMF by simultaneously decreasing FRic and enhancing CWM_{SLA} . These findings collectively suggest that water and nitrogen addition drive the *A. ordosica* community toward a resource-acquisitive strategy, which suppresses niche differentiation, intensifies intra-community competition, and accelerates nutrient consumption. Under scenarios of heightened precipitation and nitrogen deposition, this resource-acquisitive shift may lead to a decline in EMF and potentially compromise ecosystem stability.

Key Words: water and nitrogen addition; *Artemisia ordosica* community; plant functional traits; community functional diversity; ecosystem multifunctionality; Mu Us Desert

旱区(dryland)覆盖了陆地表面面积的41%,在生物多样性保护和生态系统功能维持中具有重要作用^[1-2]。水分和氮素有效性是调控旱区植物群落结构和生态系统功能的关键因素^[3-4]。全球变化如降水模式改变和氮沉降增加,显著改变了以功能多样性为代表的植物群落功能结构^[5-7]。功能多样性包括群落加权平均性状和功能多样性指数两方面,是研究群落结构与生态系统功能对环境变化响应的工具^[6-7]。如高寒草地研究发现,功能多样性可更好地解释群落生产力对氮添加的响应^[8]。然而,以往研究主要集中于植物生产力和养分循环等单一功能上^[9-10],未能全面揭示生态系统对环境变化的响应。近年来,学界逐渐认识到,单一功能难以全面反映生态系统对环境变化的响应^[11-12]。综合考虑多种生态系统功能,即生态系统多功能性^[13-14],可更全面理解旱区植物群落功能多样性与生态系统多功能性的关系。

功能性状包括形态性状(如株高、比叶面积)和营养性状(如叶片氮、磷含量)等多个方面^[15],其性状值大小反映植物种在资源保守和获取策略上的差异^[16]。在干旱胁迫环境中,植物种多采取保守型策略,通常表现出较小的株高、较低的比叶面积及较高的叶片干物质含量^[16-17]。降水改变和氮沉降不仅直接作用于植物,还可通过调节土壤胞外酶活性^[18-19],影响土壤碳、氮和磷矿化及有效性^[19-20],从而导致群落水平功能性状和生态系统功能的改变。然而,相关植物经济谱(plant economic spectrum)研究主要针对植物个体功能性状展开的,将个体功能性状整合到群落尺度上,可进一步从群落尺度上研究群落加权平均(community-weighted mean)性状值对水分和氮素变化的响应^[6, 16],以便更全面理解环境变化下,植物群落如何影响生态系统功能。

功能多样性指数常用于研究植物群落对环境变化的响应^[7],包括功能丰富度指数(FRic,表示群落中物种所占据生态位空间的大小)和功能离散度指数(FDis,表示群落中物种性状的分散程度)等不同维度^[21–22]。荒漠草原的研究表明,水氮添加分别提高了功能丰富度和功能离散度^[6, 23]。然而,此类研究多集中于单一类型资源添加下群落功能多样性指数变化,对水氮耦合添加如何影响旱区植物群落功能多样性指数的认识并不充分。

生态系统多功能性反映生态系统同时维持多种功能和服务的能力^[12, 24]。降水增加和氮沉降可通过改善土壤水肥条件,直接影响生态系统多功能性;同时,还可通过影响植物生产力、土壤养分循环过程及养分库含量,对生态系统多功能性产生间接影响^[3, 23, 25]。例如,地中海草地中,水分和氮素添加不仅直接提高生态系统多功能性,还能通过促进植物生长和养分循环,间接提高生态系统多功能性^[3]。然而,有关生态系统多功能性的研究多聚焦于不同类型草地群落中^[3, 26–28],仅有少量研究聚焦于荒漠草原^[7, 29],且在全球变化背景下的研究较为薄弱。因此,亟需深入研究荒漠草原生态系统多功能性如何响应全球变化。

毛乌素沙地地处草原和荒漠过渡地带,水分短缺,土壤贫瘠,作为中国北方防沙屏障带的重要组成部分^[30],一直是荒漠生态系统研究的热点区域。黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)群落是当地最为重要且分布面积最广的固沙植被,在维系当地生态系统功能中发挥了重要作用^[31–32]。此前研究发现,水分和氮素有效性可能促使黑沙蒿逐渐从群落中退出^[32–33]。这种群落结构的改变如何影响生态系统多功能性,目前尚不明确。为此,本研究以毛乌素沙地黑沙蒿群落为研究对象,基于连续 9 年的野外水氮添加控制实验,分析水氮添加及其交互效应对黑沙蒿群落水平功能性状、功能多样性和生态系统多功能性的影响。旨在揭示黑沙蒿群落生态系统功能对水氮可利用性变化的响应。预期结果可为全球气候变化背景下的旱区生态系统适应性管理,以及植被向地带性植物群落演替提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本研究依托于宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站开展(图 1)。研究站地处毛乌素沙地西南缘(37°42′31″N, 107°13′37″E),平均海拔 1530 m。研究区气候类型为典型半干旱温带大陆性季风气候,年均温与年均降水量分别为 8.1 °C 和 284.8 mm,约 80%降水集中于 5—9 月的植物生长季^[33]。土壤类型为风沙土,0—20 cm 土壤有机碳和全氮含量分别为 1.17—3.64 g/kg 和 0.11—0.29 g/kg^[31],土壤 pH 为 7.76—9.08^[2]。

历史上,由于过度农垦、放牧和樵采,研究区经历了严重的土地荒漠化^[34]。自 1990 年以来,为改善区域生态环境,选取当地先锋固沙灌木,如黑沙蒿、北沙柳(*Salix psammophila*)和拧条锦鸡儿(*Caragana korshinskii*)等,采用飞播、扦插和封禁等手段进行治理。经过 30 余年的生态恢复,目前研究区植被盖度达到 30%—70%^[31],以黑沙蒿群落为主,群落内优势草本物种有赖草(*Leymus secalinus*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、白草(*Pennisetum flaccidum*)、阿尔泰狗娃花(*Aster altaicus*)和雾冰藜(*Grubovia dasyphylla*)等,物种详见表 1。

1.2 实验设计

本研究于 2014 年在地形较为均一的黑沙蒿群落中建立实验样地,为避免食草动物干扰,样地周围采用铁丝网围封。气候模型预计未来该区域降水会增加 10%—50%^[35–36],结合当地氮沉降量 12 kg N hm⁻² a⁻¹和华北地区氮沉降量 56 kg N hm⁻² a⁻¹^[37],实验采用双因素完全随机区组设计,包括 3 个增水(W0,自然降水;W20,增水 20%;W40,增水 40%)和 3 个增氮(N0,0 kg N hm⁻² a⁻¹;N10,10 kg N hm⁻² a⁻¹;N60,60 kg N hm⁻² a⁻¹)组合,共 9 个处理,每个处理 4 个重复,合计 36 个小区。每个小区大小为 5 m × 5 m,相邻小区至少保持 1 m 间距(图 1)。

自 2015 年开始至 2023 年,在植物生长季(5—9 月)进行增水、增氮处理。增水小区根据多年平均降水量 285 mm 为基准进行增水,使用喷水设备分 9 次增水,其中 5、6、9 月各 1 次,7 月和 8 月各 3 次,为不改变降雨

表 1 水氮添加样地黑沙蒿群落的植物种组成

Table 1 Species composition of *A. ordosica* community in the study site

物种名称 Species name	科/属 Family/Genus	生物量占比% Biomass percentage
黑沙蒿 <i>Artemisia ordosica</i>	菊科 蒿属	54.12±4.21
猪毛蒿 <i>Artemisia scoparia</i>	菊科 蒿属	8.47±3.29
阿尔泰狗娃花 <i>Aster altaicus</i>	菊科 紫菀属	7.06±1.61
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	禾本科 赖草属	6.80±1.31
白草 <i>Pennisetum flaccidum</i>	禾本科 狼尾草属	3.80±1.59
狗尾草 <i>Setaria viridis</i>	禾本科 狗尾草属	2.69±0.69
中华苦荬菜 <i>Ixeris chinensis</i>	菊科 苦荬菜属	1.79±0.39
硬质早熟禾 <i>Poa sphondylodes</i>	禾本科 早熟禾属	0.74±0.27
角蒿 <i>Incarvillea sinensis</i>	紫葳科 角蒿属	0.62±0.21
地梢瓜 <i>Cynanchum thesioides</i>	夹竹桃科 鹅绒藤属	0.50±0.19
鹅绒藤 <i>Cynanchum chinense</i>	夹竹桃科 鹅绒藤属	0.49±0.44
雾冰藜 <i>Grubovia dasphylla</i>	苋科 雾冰藜属	0.39±0.24
针茅 <i>Stipa capillata</i>	禾本科 针茅属	0.25±0.23
猪毛菜 <i>Kali collinum</i>	苋科 猪毛菜属	0.14 ±0.09
刺藜 <i>Teloxys aristata</i>	苋科 刺藜属	0.11±0.04
女娄菜 <i>Silene aprica</i>	石竹科 蝇子草属	<0.05
地锦草 <i>Euphorbia humifusa</i>	大戟科 大戟属	<0.05
画眉草 <i>Eragrostis pilosa</i>	禾本科 画眉草属	<0.05
软毛虫实 <i>Corispermum puberulum</i>	苋科 虫实属	<0.05
乳浆大戟 <i>Euphorbia esula</i>	大戟科 大戟属	<0.05

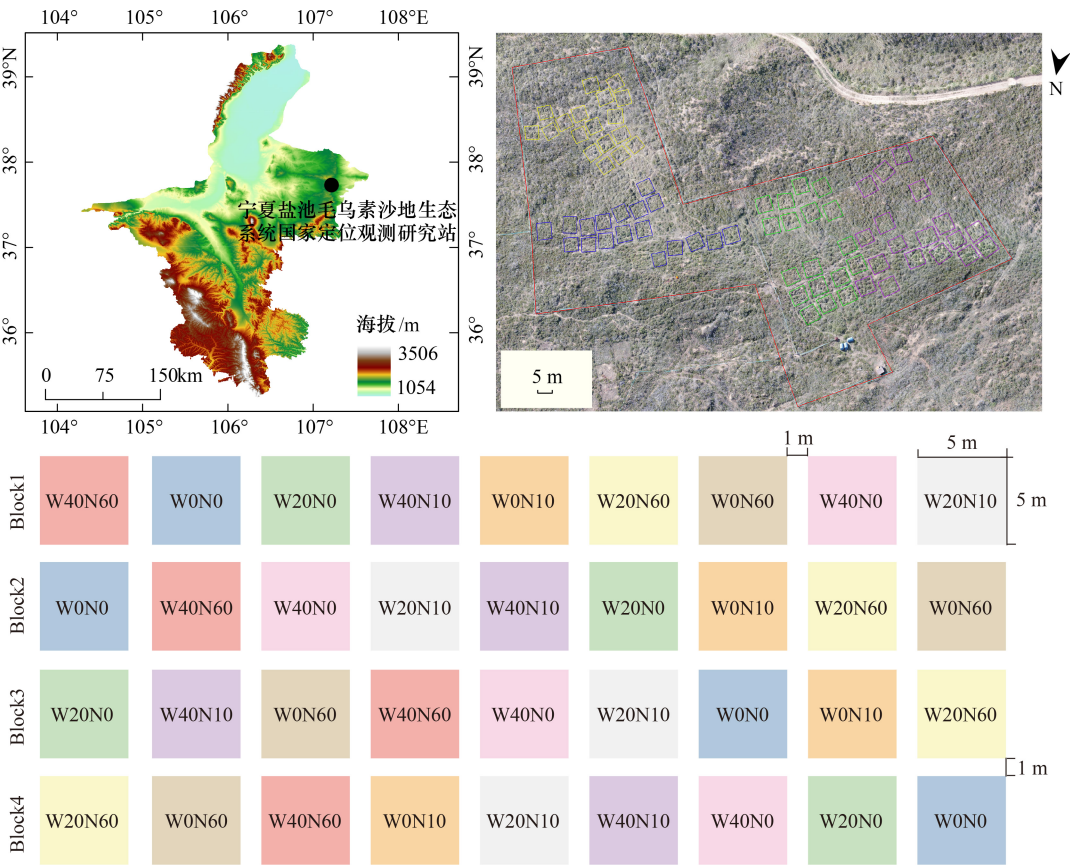


图 1 研究区概况图、水氮添加样地鸟瞰图及样地处理示意图

Fig.1 Location of the study area, water and nitrogen addition plot and schematic diagram of the plot layout
Block; 区组

格局,每次增水均在一次自然降水后进行,总增水量分别为 56 mm(W20)和 112 mm(W40)。采用多次施氮的方式来模拟自然氮沉降,具体处理方法为称取一定量 NH_4NO_3 溶于 10 L 水中,每月初使用喷壶均匀喷洒在氮添加处理小区,对照小区施加等量水,共计施氮 5 次,每个小区合计多接收 2 mm 降水,因其占比不足多年平均降水量的 1%,假定这些额外水分对植物群落无影响。

1.3 植物功能性状和生态系统功能指标测定

1.3.1 植物功能性状测定

为表征植物生长、资源获取和养分循环方面的功能策略^[5, 16, 38],本研究选取株高、比叶面积、叶片干物质含量、叶片氮含量和叶片磷含量 5 个性状。于 2023 年 8 月植物生长高峰期,根据前期植被调查结果,以生物量占比>5%为标准确定每个小区的优势种,并进行叶片功能性状测定。性状测定依据 Pérez-Harguindeguy 等^[39]的标准手册,每个优势种选取 5 株健康个体并测量其高度(cm),选取完整、无枯黄和病虫害的成熟新叶 8—10 片,将采集的叶片样品置于牛皮信封内储藏于便携式冷藏箱,迅速带回实验室。去除叶片表面小沙粒,而后将叶片完全展开,使用 Perfection V19 扫描仪系统以 300 dpi 的分辨率对植物叶片进行扫描,用 Image J 图形处理软件计算叶面积(cm^2),随后浸入去离子水中 6—8 h,称取并记录植物叶片饱和鲜重;将叶片放置于烘箱中,在 75 °C 下烘干至恒重后测定叶片干重,计算比叶面积(cm^2/g)和叶片干物质含量(mg/g)。使用高通量组织研磨仪(HF4,贺帆,上海)对烘干的植物叶片样品进行粉碎,过 2 mm 筛后装入自封袋中用于测定叶片养分含量。叶片氮含量(mg/g)使用 Vario MACRO Cube 元素分析仪(Elementar, Hanau, 德国)测定,叶片磷含量(mg/g)在 $\text{H}_2\text{SO}_4\text{--H}_2\text{O}_2$ 消解后使用 ICP-OES 光谱仪(iCAP6300 spectrophotometer, Thermo Fisher, 美国)分析测定。

1.3.2 植物生物量测定

植物功能性状测定后,在各小区中随机选取 3 株黑沙蒿,记录生长枝和繁殖枝的数量,每株黑沙蒿选取 10—20 个枝条测定长度,根据异速生长模型计算黑沙蒿地上净初级生产力^[40]。各小区布设 1 个(1 m × 1 m)草本样方,收获法将植物齐地剪下,分物种装入牛皮纸袋,带回实验室用烘箱于 75 °C 下烘至恒重,使用天平称量每种草本植物地上生物量,将黑沙蒿和草本生物量加和以表征每个小区植物地上生产力(ANPP)。

1.3.3 土壤养分库和土壤胞外酶测定

2023 年 9 月初,使用直径 3.8 cm 的土钻,在各小区中随机采集 5 钻 0—20 cm 土壤层,为避免边缘效应,采样点距小区边缘不少于 50 cm,将每个小区采集的土壤样品置于自封袋中充分混匀,共计获得 36 个土样,随后将采集的土样置于便携式冷藏箱中,立即带回实验室,去除植物根系、枯落物和石砾,然后过 2 mm 筛。每个土壤样品分为 3 份,一份使用氯化钾-分光光度计法测定土壤铵态氮(NHN)和土壤硝态氮(NON);一份样品风干,用于测定土壤有机碳(SOC)、全碳(STC)、全氮(STN)、全磷(STP)和速效磷(SAP)含量;另一份样品储存于 4 °C 冰箱中,用于测定与土壤碳[土壤 β 葡萄糖苷酶(β -GC)、土壤半纤维素酶(Hce)]、氮[土壤 N-乙酰- β -D-氨基葡萄糖苷酶(NAG)、土壤亮氨酸氨基肽酶(LAP)、土壤脲酶(URE)]及磷[土壤碱性磷酸酶(AKP)、土壤酸性磷酸酶(ACP)]循环相关的土壤胞外酶活性^[41, 42]。SOC 采用重铬酸钾氧化法测定^[31],STC、STN 使用元素分析仪(Vario MACRO Cube, Elementar, 德国)测定,SAP 使用碳酸氢钠浸提-钼锑抗分光光度法测定,STP 使用碱熔-钼锑抗分光光度法测定。土壤胞外酶采用荧光法测定。上述生态系统功能指标详见表 S1。

1.4 生态系统多功能性计算

本研究对单项生态系统功能指标的选取参考了以往在单点、区域以及全球尺度对生态系统多功能性的有关研究^[3, 11, 23, 27, 28]。将上述测定的群落地上生产力(ANPP)、土壤养分库(NHN、NON、SOC、STC、STN、STP 和 SAP)以及表征土壤养分循环密切相关的胞外酶(β -GC、Hce、NAG、LAP、URE、AKP 和 ACP)共 15 种生态系统功能指标进行 Z-score 标准化,以消除量纲不匹配现象^[11],使用平均值法计算生态系统多功能性(EMF)^[7, 11, 23]。

1.5 数据分析

基于样地调查数据,按照处理汇总成生物量矩阵和植物性状矩阵,使用 R 语言“FD”包中的“dbFD”函数,计算性状的群落加权均值和功能多样性指数^[22]。为表征群落内物种所占据生态位空间大小和物种性状的分散程度,选取具有代表性且相互补充的功能丰富度指数(FRic)和功能离散度指数(FDis),以便更全面地表征功能多样性指数^[21-22]。对各个性状的群落加权均值和功能多样性指数分别使用 Shapiro-Wilk 和 Bartlett's Test 进行正态性和方差齐性检验,对于不满足正态性和方差齐性的数据进行对数转换以提高其正态性。使用双因素方差分析检验水、氮添加及其交互作用对功能多样性指数和各个性状的群落加权均值的影响,引入随机机组效应(block),以降低实验误差。使用“emmeans”包对水氮添加及其交互作用进行 Tukey 事后比较^[43],使用“ggplot2”包进行作图^[44]。使用“psych”“igraph”“tidygraph”包对生态系统单一功能进行相关性网络分析,并使用“ggraph”作图。随后使用“lavaan”包构建结构方程模型^[45],分析黑沙蒿群落性状加权均值、功能多样性指数与生态系统多功能性的关系。所有统计分析和作图均在 R 4.3.2 中进行。

2 结果

2.1 水氮添加对黑沙蒿群落水平性状的影响

水添加显著增加了群落株高(CWM_{Height})(表 2,图 2),但降低了群落叶片氮含量(CWM_{LNC})和叶片磷含量(CWM_{LPC})(表 2,图 2)。具体而言, CWM_{Height} 在 W20、W40 下相比于 W0 分别显著增加 12.11% 和 20.52%; CWM_{LNC} 在 W40 下相较于 W0 显著降低 7.80%; CWM_{LPC} 在 W20 相较于 W0 显著降低 12.11%。

氮添加显著降低了 CWM_{Height} 和 CWM_{LPC} (表 2,图 2),但增加了群落叶片干物质含量(CWM_{LDMC})(表 2,图 2)。其中 CWM_{Height} 在 N10 和 N60 下相比于 N0 分别显著降低 6.64% 和 8.56%; CWM_{LPC} 在 N60 下相较于 N10 显著降低 13.60%; CWM_{LDMC} 在 N60 下相较于 N10 显著增加 9.50%。

整体上,水添加放大了氮添加对 CWM_{SLA} 的正效应(表 2,图 2)。水添加抑制了氮添加对 CWM_{LPC} 的负效应,表现为低水促进高水抑制(表 2,图 2)。

表 2 水氮添加下黑沙蒿群落加权均值方差分析表

Table 2 Analysis of variance table for the community weighted mean of <i>A. ordosica</i> community under water and nitrogen addition											
处理 Treatment	df	群落加权均值 Community-weighted mean									
		群落株高 CWM_{Height}		群落比叶面积 CWM_{SLA}		群落叶干物质 CWM_{LDMC}		群落叶氮含量 CWM_{LNC}		群落叶磷含量 CWM_{LPC}	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
W	2	14.19	<0.01 **	2.92	0.07	1.00	0.38	5.02	<0.05 *	5.78	<0.01 **
N	2	3.67	<0.05 **	2.99	0.07	4.81	<0.05 *	1.30	0.29	6.47	<0.01 **
W x N	4	0.40	0.81	3.23	<0.05 *	0.32	0.87	2.66	0.05	4.34	<0.01 **

W, 增水处理; N, 增氮处理; W x N, 水氮交互处理; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$

2.2 水氮添加对黑沙蒿群落功能多样性指数的影响

水添加显著增加了功能离散度指数(FDis)(表 3,图 3)。其中 FDis 在 W40 下相比于 W20 显著增加 12.11%。整体上,水添加抑制了氮添加对功能丰富度指数的负效应(表 3,图 3)。

表 3 水氮添加下黑沙蒿群落功能多样性指数方差分析表

Table 3 Analysis of variance table for the functional diversity index of <i>A. ordosica</i> community under water and nitrogen addition					
处理 Treatment	df	功能多样性指数 Functional diversity			
		功能丰富度 FRic		功能离散度 FDis	
		F	P	F	P
W	2	0.11	0.89	3.70	<0.05 *
N	2	1.70	0.20	0.93	0.41
WxN	4	4.26	<0.01 **	0.89	0.48

FRic: 功能丰富度指数; FDis: 功能离散度指数; W, 增水处理; N, 增氮处理; WxN: 水氮交互处理; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$

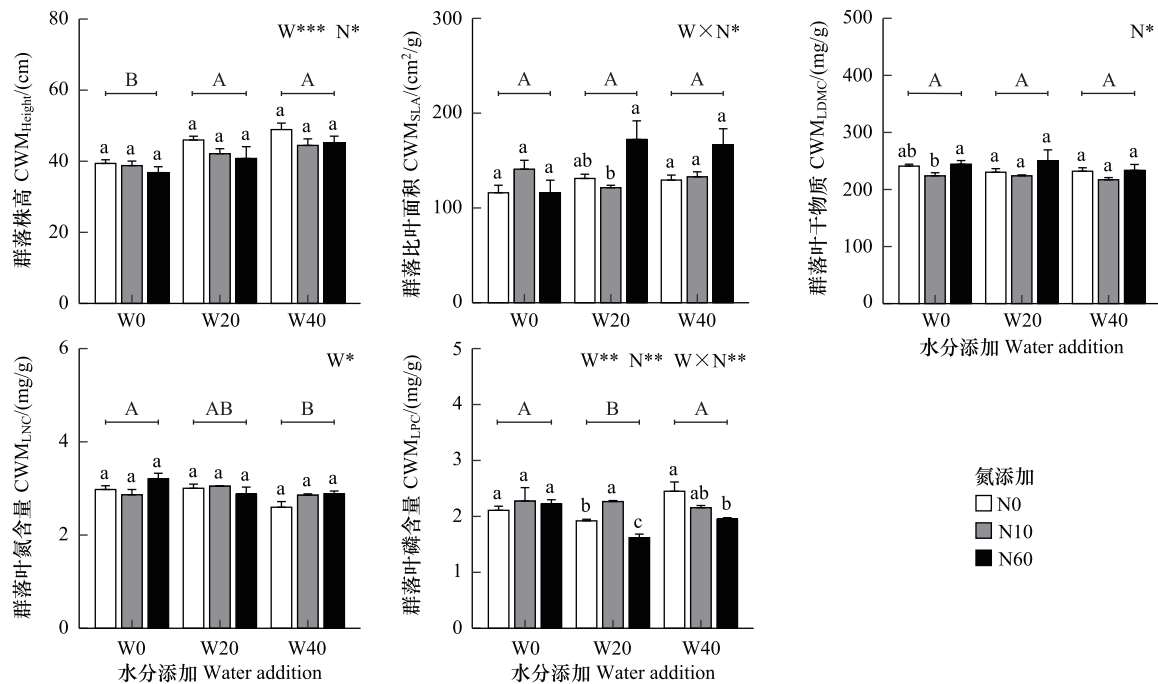


图2 黑沙蒿群落水平性状随水氮添加的变化(平均值±标准误, $n=4$)

Fig.2 Changes in the community-level traits of *A. ordosica* under water and nitrogen addition (mean±SE, $n=4$)

不同大写字母表示不同增水处理下的差异显著,不同小写字母表示水添加相同下不同氮添加处理之间的差异显著;W0,自然降水;W20,增加20%降水量;W40,增加40%降水量;N0,自然氮沉降;N10,增氮 $10 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$;N60,增氮 $60 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$;*, $P<0.05$; **, $P<0.01$; ***, $P<0.001$

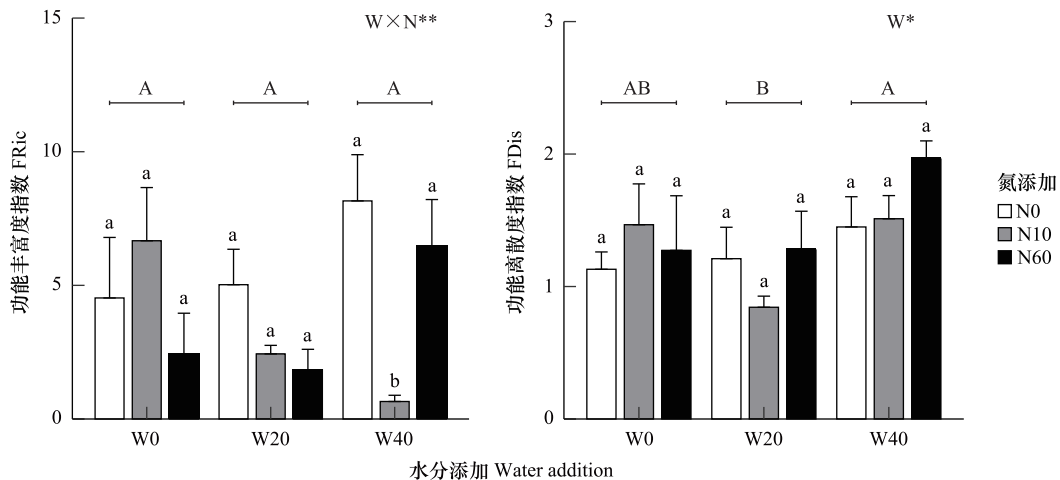


图3 黑沙蒿群落功能多样性指数随水氮添加的变化(平均值±标准误, $n=4$)

Fig.3 Changes in the functional diversity index of *A. ordosica* community under water and nitrogen addition (mean±SE, $n=4$)

不同小写字母表示降水相同下不同增氮处理之间的差异显著。W0,自然降水;W20,增加20%降水量;W40,增加40%降水量;N0,自然氮沉降;N10,增氮 $10 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$;N60,增氮 $60 \text{ kg N hm}^{-2} \text{ a}^{-1}$;*, $P<0.05$; **, $P<0.01$

2.3 水氮添加对黑沙蒿群落生态系统单一功能与生态系统多功能性的关系

水分添加显著增加了 NHN、ANPP 和 URE(表 S2,图 4),显著降低了 NON 和 SAP(表 S2,图 4)。具体为 NHN 在 W20 和 W40 下相比于 W0 显著增加了 71.81%和 78.52%;ANPP 在 W20 和 W40 下相比于 W0 明显增

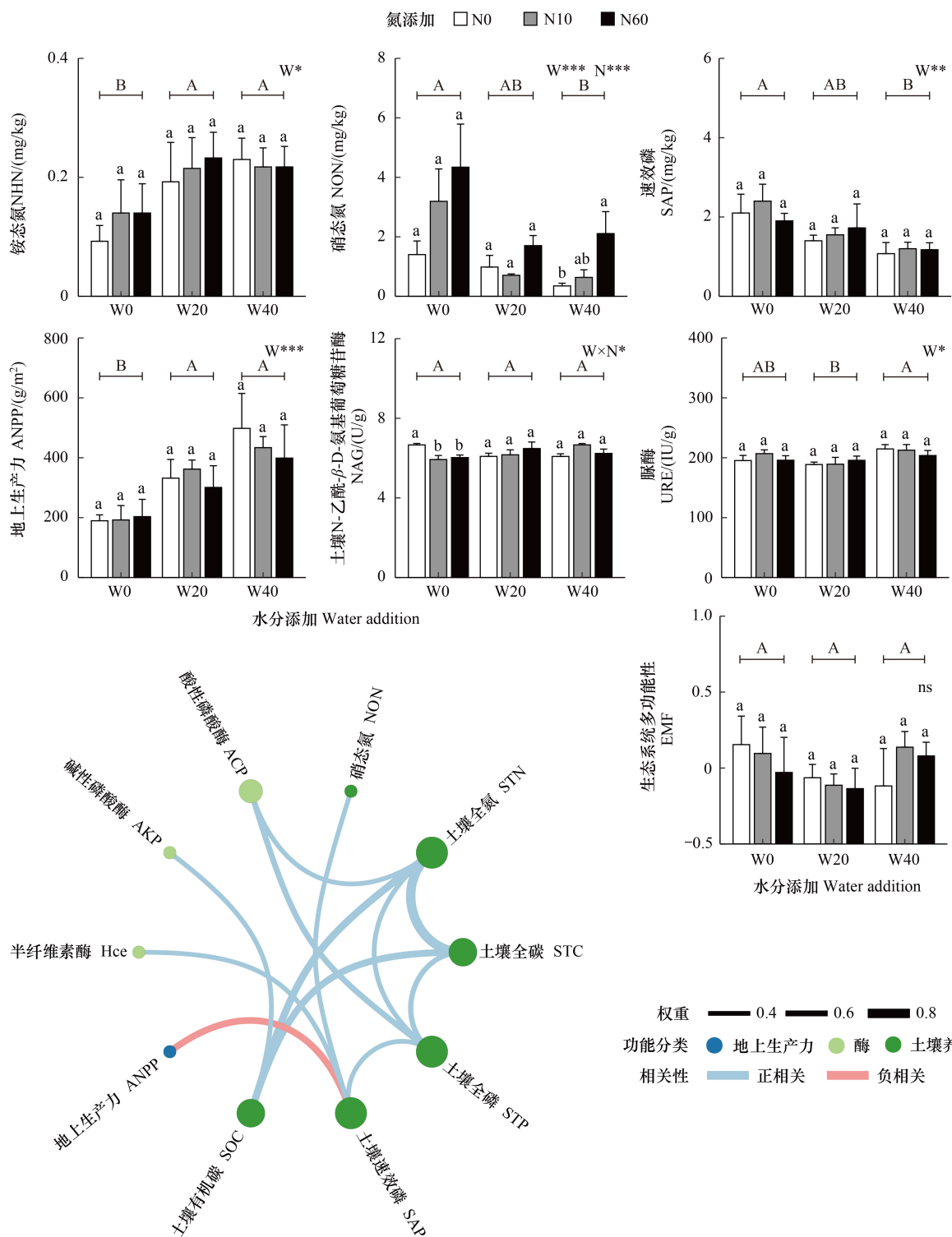


图4 水氮添加对黑沙蒿群落生态系统单一功能、多功能性以及相关性网络分析(平均值 $\pm$ 标准误, $n=4$)

Fig.4 Effects of water and nitrogen addition on single ecosystem functions, multifunctionality, and correlation network structure in *A. ordosica* communities (mean $\pm$ SE, $n=4$)

不同大写字母表示不同增水处理下差异显著,不同小写字母表示降水相同下不同增氮处理之间差异显著;W0,自然降水;W20,增加20%降水量;W40,增加40%降水量;N0,自然氮沉降;N10,增氮10 kg N hm⁻² a⁻¹;N60,增氮60 kg N hm⁻² a⁻¹;ns, $P>0.1$;***, $P<0.001$;相关性网络图中,每对节点之间连线表示有显著相关性,其中 $P<0.05$, $R^2=0.2$;蓝色代表正相关,粉色代表负相关

加了 70.00% 和 127.40%; URE 在 W40 下相较于 W20 显著增加了 10.01%。NON 在 W20 和 W40 下相比于 W0 明显降低了 62.04% 和 65.41%, 其中在 W40N60 下相较于 W40N0 显著增加 209.47%; SAP 在 W40 下相比于 W0 显著降低了 46.10%。

氮素添加明显增加了 NON(表 S2, 图 4), 具体为 NON 在 N60 下相较于 N0 显著增加了 98.10%。

水添加抑制了氮添加对 NAG 的负效应, 表现为 W0 下, 随氮添加, NAG 显著降低(表 S2, 图 4)。

生态系统单一功能的相关性分析表明, 仅 ANPP 与 SAP 之间呈负相关(图 4)。水、氮添加及其交互对黑沙蒿群落 EMF 均无显著性影响(图 4)。

2.4 水氮添加下黑沙蒿群落功能多样性与生态系统多功能性之间的关系

结构方程模型分别解释了 FRic、CWM_{SLA} 和 EMF 变化的 7%、23% 和 23%(图 5)。水添加通过增加 CWM_{SLA}(0.28)降低了 EMF(-0.07)。氮添加既直接促进 EMF(0.19), 又分别通过增加 CWM_{SLA}(0.39)和降低 FRic(-0.27)间接降低 EMF(-0.22), 总体降低了 EMF(-0.03)。通过计算单一变量对生态系统的调控效应, 结果表明, FRic 对 EMF 的总效应最高(0.43), 水、氮添加及 CWM_{SLA} 均对 EMF 表现为负效应(图 5)。

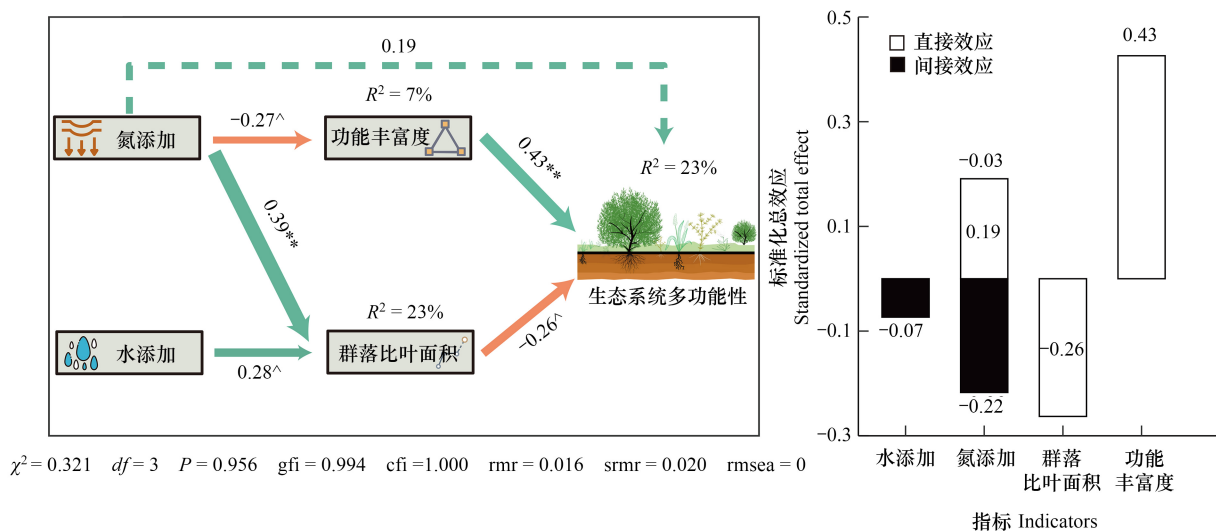


图 5 水氮添加下黑沙蒿群落功能丰富度 (FRic) 和群落比叶面积 (CWM_{SLA}) 对生态系统多功能性的影响

Fig.5 Water and nitrogen addition on the functional richness index (FRic) and community-level leaf area (CWM_{SLA}) of *A. ordosica* community on ecosystem multifunctionality (EMF). Standardized path effect of each individual variable

图中实线表示有显著关系, 虚线表示无显著性关系; 绿线表示正效应, 橙线表示负效应, 箭头宽窄及箭头临近数字表示标准化路径系数; [^], $P < 0.1$; *, $P < 0.05$; **, $P < 0.01$; ***, $P < 0.001$ 。R² 表示所有路径所解释变量的偏离效应的程度; 图中白色边框表示直接效应, 黑色边框表示间接效应

3 讨论

3.1 水氮添加对黑沙蒿群落水平功能性状的影响

水添加提高了黑沙蒿群落株高(表 2, 图 2)。这是由于水分是荒漠地区重要的限制因子, 水添加缓解土壤水分限制, 黑沙蒿作为群落中优势种, 主导了群落株高增加; 其次黑沙蒿可能改善冠层下的小环境, 使其土壤水分和养分含量高于冠层外^[31]。水添加可能进一步放大这种差异, 此时草本可能由原本的水分和养分竞争逐渐转变为光竞争^[46]。因此表现为群落株高增加, 这与既往草地研究结果相同^[3, 6, 10]。然而, 本研究发现, 群落叶片氮、磷含量随水添加而明显降低(表 2, 图 2)。一方面可能因水分添加导致养分淋溶^[47], 使得可供植物吸收利用的氮、磷减少; 另一方面可能是水添加促进植物生长, 从而稀释了叶片氮、磷含量^[48—49]。与不同的是, 内蒙古草地因其水分和氮素可利用性相较于本研究更高^[50—51], 因此水添加提高了群落叶氮含

量^[10]。上述结果表明,不同研究区本底养分条件限制了群落水平功能性状对水分响应差异。

虽然以往草地研究普遍认为氮添加显著增加群落株高^[8, 38, 52],但在黑沙蒿群落中,氮添加反而明显降低群落株高(表 2,图 2)。这主要是因为荒漠草原通常受到水分限制,氮添加可能加剧植物种对表层水分的竞争^[33],且高大植物可能因水分长距离运输,可能导致能量消耗和导管空化^[53-54]。因此植物倾向于降低株高,表现为群落株高降低。已有研究表明,在草地生态系统,氮添加通常降低群落叶片干物质含量^[52, 55],但本研究中,氮添加促进群落叶片干物质含量增加(表 2,图 2)。这可能是因为氮添加缓解土壤氮限制,植物光合能力可能增加^[56],然而受制于水分有效性,植物可能将合成的碳用于结构性碳(纤维素、半纤维素等)^[57],因此表现为群落叶片干物质含量增加。未来的研究可通过测定结构性碳和非结构性碳的占比,以进一步验证氮添加对植物碳分配的影响。

研究表明,水氮交互显著增加黑沙蒿群落比叶面积;相反,本文的研究发现,单独的水分和氮素添加并未增加群落比叶面积(表 2,图 2)。这可能是因为本研究区水分和氮素极度缺乏,只有当二者协同添加时,群落比叶面积才会明显增加。此外,水氮交互显著降低群落叶片磷含量(表 2,图 2)。不同于地中海草地和典型草地的研究^[10, 55]。一方面,这可能是水分和氮素均倾向于降低灌草比,降低对深层土壤磷资源的利用^[49];另一方面,水添加通过淋溶作用降低土壤速效磷(图 2),而水氮添加及其交互对土壤磷库(土壤全磷)、促进有机磷水解的胞外酶(碱性磷酸酶、酸性磷酸酶)均无显著影响(表 S2)。因此群落叶片磷含量明显降低。随着全球降水和氮沉降持续增加,土壤速效磷持续消耗,研究区可能由水氮限制向水氮磷共限制转变。

3.2 水氮添加对黑沙蒿群落功能多样性指数的效应

本研究中,水添加显著增加了黑沙蒿群落功能离散度(图 3)。这可能是因为草本和灌木在资源利用策略上差异明显^[6-7],且水添加增加草本物种相对丰度(图 S1),这种差异可能导致功能离散度明显增加。相比之下,典型草原中,水添加并未显著改变功能离散度^[10]。这可能是本研究区降水量(285 mm)和土壤养分含量(土壤全氮 0.11—0.29 g/kg)较典型草原更低(降水量 371 mm,土壤全氮 1.8 g/kg)^[33, 51],水分胁迫减弱后,可能导致具有不同功能性状物种定殖,因此功能离散度指数增加。

以往草地研究表明,氮添加明显提高功能离散度^[10]。然而,本研究并未得出类似结论(图 3)。这可能是荒漠草原中,氮限制更为严重^[58],尽管氮添加提高了草本优势地位(图 S1),但群落可能受到其他资源的限制(如水分、光照)^[46]。相比之下,在较湿润的典型草地中,氮添加可能促使具有不同功能性状物种定殖,从而功能离散度指数增加。上述结果表明,荒漠草地主要受到水分限制,而对氮添加并无明显变化。这可能需要更长时间的氮素添加才会影响功能离散度。

研究表明,水氮交互显著降低了黑沙蒿群落功能丰富度(图 3),说明水氮协同作用减少了黑沙蒿群落的现实生态位。这可能是因为水分充足时(W40),促进群落物种生长(表 S2),适量氮添加可促使群落种间竞争^[46],可能导致处于竞争劣势的物种从群落中消失。这种变化可能使得物种功能性状差异变小,因此降低了功能丰富度。这与其他单一水、氮添加研究不同^[23, 25],该研究认为,资源添加缓解资源限制,可能招募更多物种共存,因此表现为功能丰富度指数增加。

3.3 水氮添加对黑沙蒿群落生态系统多功能性的影响

本研究表明,水氮添加并未影响 EMF(图 4)。以往草地生态系统研究发现,单一水分和氮素添加均显著提高生态系统多功能性^[23, 25]。这与本研究结果不同,一方面可能是生态系统功能内部的权衡(图 4),可能导致生态系统多功能性并未发生明显改变;另一方面可能是因为研究区仅有 ANPP、土壤速效养分库以及部分土壤胞外酶活性发生明显改变(图 4),而大部分功能并未发生显著变化(表 S2),可能导致生态系统多功能性未发生显著变化。

3.4 水氮添加下黑沙蒿群落功能多样性与生态系统多功能性之间的关系

水氮添加通过不同路径对黑沙蒿群落生态系统多功能性产生差异化影响(图 5)。一项针对西班牙沿干旱梯度开展的灌丛生态系统研究也获得了相似结果^[7],但其影响途径不同。该研究中,可能是干旱胁迫环境

筛选出更为胁迫耐受型物种^[17]。该过程可能导致群落向保守策略转变,有利于胁迫耐受型物种定殖。此外,灌木可通过冠层的庇护作用,提供相对有利的水分和养分条件^[32],使得更多物种得以存活。因此优势种的变化和生物多样性共同驱动了生态系统多功能性。本研究中,其中水分和氮素添加促使群落向资源获取转变,导致群落优势种生长消耗土壤速效磷含量(图4),同时可能加剧种间竞争^[33]。此外,氮添加通过负向影响功能丰富度,进而降低生态系统多功能性。由生态位维度假说可知,氮素添加缓解养分限制,可能导致群落失去氮匮乏的分化维度^[59],生态位空间减小。同时,土壤氮素有效性提升同样可能加剧种间竞争^[33],共同导致生态系统多功能性降低。上述结果表明,群落优势种可能在本研究中起到主导作用。在未来降水和氮沉降持续增加下,当灌丛群落转变为地带性草本群落时,功能丰富度指数的效应将由负转正,此时生态位互补假说可能起到主导作用^[1]。因此,尚需通过多年的观测以明确转变情况。

4 结论

本研究初步探究了毛乌素沙地不同水氮添加下,黑沙蒿群落功能多样性与生态系统多功能性之间的关系。研究表明,水添加促进黑沙蒿群落向获取型策略转变,氮添加使得生态位分化减弱、资源获取型物种的优势度增加。在未来降水和氮沉降增加的背景下,黑沙蒿群落中快速生长物种有成为群落优势物种的倾向,压缩慢生物种的生态位。尽管速生物种扩张有助于植被恢复,但其快速消耗土壤资源可能降低生态系统多功能性。然而,研究选取的功能性状仅限于传统的形态和营养性状,尚需进一步考虑植物生理性状,以更全面解释全球变化下,群落演替过程中生态系统多功能性的变化。

参考文献(References):

- [1] Maestre F T, Quero J L, Gotelli N J, Escudero A, Ochoa V, Delgado-Baquerizo M, García-Gómez M, Bowker M A, Soliveres S, Escolar C, García-Palacios P, Berdugo M, Valencia E, Gozalo B, Gallardo A, Aguilera L, Arredondo T, Blones J, Boeken B, Bran D, Conceição A A, Cabrera O, Chaieb M, Derak M, Eldridge D J, Espinosa C I, Florentino A, Gaitán J, Gatica M G, Ghiloufi W, Gómez-González S, Gutiérrez J R, Hernández R M, Huang X W, Huber-Sannwald E, Jankju M, Miriti M, Moneris J, Mau R L, Morici E, Naseri K, Ospina A, Polo V, Prina A, Pucheta E, Ramírez-Collantes D A, Romão R, Tighe M, Torres-Díaz C, Val J, Veiga J P, Wang D L, Zaady E. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science*, 2012, 335(6065): 214-218.
- [2] Jia X, Zha T S, Wu B, Zhang Y Q, Gong J N, Qin S G, Chen G P, Qian D, Kellomäki S, Peltola H. Biophysical controls on net ecosystem CO₂ exchange over a semiarid shrubland in northwest China. *Biogeosciences*, 2014, 11(17): 4679-4693.
- [3] 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.
- [4] Yu H Y, Li L, Ma Q H, Liu X D, Li Y B, Wang Y H, Zhou G S, Xu Z Z. Soil microbial responses to large changes in precipitation with nitrogen deposition in an arid ecosystem. *Ecology*, 2023, 104(5): e4020.
- [5] Guittar J, Goldberg D, Klanderud K, Telford R J, Vandvik V. Can trait patterns along gradients predict plant community responses to climate change? *Ecology*, 2016, 97(10): 2791-2801.
- [6] Zuo X A, Zhao S L, Cheng H, Hu Y, Wang S K, Yue P, Liu R T, Knapp A K, Smith M D, Yu Q, Koerner S E. Functional diversity response to geographic and experimental precipitation gradients varies with plant community type. *Functional Ecology*, 2021, 35(9): 2119-2132.
- [7] Valencia E, Maestre F T, Le Bagousse-Pinguet Y, Quero J L, Tamme R, Börger L, García-Gómez M, Gross N. Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. *New Phytologist*, 2015, 206(2): 660-671.
- [8] 董六文, 任正炜, 张蕊, 谢晨笛, 周小龙. 功能多样性比物种多样性更好解释氮添加对高寒草地生物量的影响. *植物生态学报*, 2022, 46(8): 871-881.
- [9] Conti G, Díaz S. Plant functional diversity and carbon storage—an empirical test in semi-arid forest ecosystems. *Journal of Ecology*, 2013, 101(1): 18-28.
- [10] Xu Z W, Li M-H, Zimmermann N E, Li S-P, Li H, Ren H Y, Sun H, Han X G, Jiang Y, Jiang L. Plant functional diversity modulates global environmental change effects on grassland productivity. *Journal of Ecology*, 2018, 106(5): 1941-1951.
- [11] Mao H, Whalen J K, Zhang Z K, Sheng X J, Hu G R, Chen B, Ma M J. Arbuscular mycorrhizal fungi associated with alpine meadow multifunctionality in a warmer climate with variable precipitation. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 198: 109555.

- [12] 王凯, 王聪, 冯晓明, 伍星, 傅伯杰. 生物多样性与生态系统多功能性的关系研究进展. 生态学报, 2022, 42(1): 11-23.
- [13] 徐炜, 井新, 马志远, 贺金生. 生态系统多功能性的测度方法. 生物多样性, 2016, 24(1): 72-84.
- [14] 张宏锦, 王妮. 生态系统多功能性对全球变化的响应: 进展、问题与展望. 植物生态学报, 2021, 45(10): 1112-1126.
- [15] 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.
- [16] Reich P B. The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 2014, 102(2): 275-301.
- [17] Luo W T, Griffin-Nolan R J, Ma W, Liu B, Zuo X A, Xu C, Yu Q, Luo Y H, Mariotte P, Smith M D, Collins S L, Knapp A K, Wang Z W, Han X G. Plant traits and soil fertility mediate productivity losses under extreme drought in C_3 grasslands. *Ecology*, 2021, 102(10): e03465.
- [18] Seo J, Jang I, Jung J Y, Lee Y K, Kang H. Warming and increased precipitation enhance phenol oxidase activity in soil while warming induces drought stress in vegetation of an Arctic ecosystem. *Geoderma*, 2015, 259: 347-353.
- [19] Zuccarini P, Sardans J, Asensio L, Peñuelas J. Altered activities of extracellular soil enzymes by the interacting global environmental changes. *Global Change Biology*, 2023, 29(8): 2067-2091.
- [20] Szejgis J, Carrillo Y, Jeffries T C, Dijkstra F A, Chieppa J, Horn S, Bristol D, Maisnam P, Eldridge D, Nielsen U N. Altered rainfall greatly affects enzyme activity but has limited effect on microbial biomass in Australian dryland soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 189: 109277.
- [21] Mason N W H, Mouillot D, Lee W G, Wilson J B. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 2005, 111(1): 112-118.
- [22] Laliberté E, Legendre P. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 2010, 91(1): 299-305.
- [23] Hu Y, Guo A X, Li X Y, Yue P, Zhao S L, Lv P, Zuo X A. Multi-trait functional diversity predicts ecosystem multifunctionality under nitrogen addition in a desert steppe. *Plant and Soil*, 2023, 491(1): 33-44.
- [24] Manning P, van der Plas F, Soliveres S, Allan E, Maestre F T, Mace G, Whittingham M J, Fischer M. Redefining ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 2018, 2(3): 427-436.
- [25] Hu Y, Li X Y, Guo A X, Yue P, Guo X X, Lv P, Zhao S L, Zuo X A. Species diversity is a strong predictor of ecosystem multifunctionality under altered precipitation in desert steppes. *Ecological Indicators*, 2022, 137: 108762.
- [26] Eisenhauer N, Hines J, Isbell F, van der Plas F, Hobbie S E, Kazanski C E, Lehmann A, Liu M Y, Lochner A, Rillig M C, Vogel A, Worm K, Reich P B. Plant diversity maintains multiple soil functions in future environments. *eLife*, 2018, 7: e41228.
- [27] Gross N, Le Bagousse-Pinguet Y, Liancourt P, Berdugo M, Gotelli N J, Maestre F T. Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality. *Nature Ecology & Evolution*, 2017, 1:132
- [28] Shi L N, Lin Z R, Yao Z Y, Peng C J, Hu M G, Yin N, Lu X M, Zhou H K, Liu K S, Shao X Q. Increased precipitation rather than warming increases ecosystem multifunctionality in an alpine meadow. *Plant and Soil*, 2024, 498(1): 357-370.
- [29] 丁婧祎, 尹彩春, 韩逸, 赵文武. 草原灌木化对生态系统多功能性的影响. 生态学报, 2023, 43(20): 8257-8267.
- [30] 王晓峰, 勒斯木初, 张明明. “两屏三带”生态系统格局变化及其影响因素. 生态学杂志, 2019, 38(7): 2138-2148.
- [31] Bai Y X, She W W, Michalet R, Zheng J, Qin S G, Zhang Y Q. Benefactor facilitation and beneficiary feedback effects drive shrub-dominated community succession in a semi-arid dune ecosystem. *Applied Vegetation Science*, 2018, 21(4): 595-606.
- [32] Liu L, Bai Y X, Qiao Y G, Miao C, She W W, Qin S G, Zhang Y Q. Water-use characteristics of two dominant plant species in different community types in the Mu Us Desert. *Catena*, 2023, 221: 106803.
- [33] She W W, Bai Y X, Zhang Y Q, Qin S G, Jia X, Feng W, Lai Z R, Fu J, Qiao Y G. Nitrogen enrichment suppresses revegetated shrub growth under increased precipitation via herb-induced topsoil water limitation in a desert ecosystem in northern China. *Plant and Soil*, 2020, 446(1): 97-110.
- [34] 张新时. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原则与优化模式. 植物生态学报, 1994, 18(1): 1-16.
- [35] Intergovernmental Panel on Climate Change. Climate Change 2022: Impacts, Adaption and Vulnerability. (2022-02-28) [2024-04-13]. <https://www.ipcc.ch/report/ar6/wg2/>.
- [36] 张强, 杨金虎, 王朋岭, 于海鹏, 岳平, 刘晓云, 林婧婧, 段欣好, 朱飙, 闫昕旸. 西北地区气候暖湿化的研究进展与展望. 科学通报, 2023, 68(14): 1814-1828.
- [37] Xu W, Luo X S, Pan Y P, Zhang L, Tang A H, Shen J L, Zhang Y, Li K H, Wu Q H, Yang D W, Zhang Y Y, Xue J, Li W Q, Li Q Q, Tang L, Lu S H, Liang T, Tong Y A, Liu P, Zhang Q, Xiong Z Q, Shi X J, Wu L H, Shi W Q, Tian K, Zhong X H, Shi K, Tang Q Y, Zhang L J, Huang J L, He C E, Kuang F H, Zhu B, Liu H, Jin X, Xin Y J, Shi X K, Du E Z, Dore A J, Tang S, Collett J L Jr, Goulding K, Sun Y X, Ren J, Zhang F S, Liu X J. Quantifying atmospheric nitrogen deposition through a nationwide monitoring network across China. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 2015, 15(21): 12345-12360.
- [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] Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, Lavorel S, Poorter H, Jaureguiberry P, Bret-Harte M S, Cornwell W K, Craine J M, Gurvich D E, Urcelay C, Veneklaas E J, Reich P B, Poorter L, Wright I J, Ray P, Enrico L, Pausas J G, de Vos A C, Buchmann N, Funes G, Quétier F, Hodgson J G, Thompson K, Morgan H D, ter Steege H, Sack L, Blonder B, Poschlod P, Vaieretti M V, Conti G, Staver A C, Aquino S, Cornelissen J H C. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(3): 167-234.
- [40] She W W, Zhang Y Q, Qin S G, Wu B, Bai Y X. Increased precipitation and nitrogen alter shrub architecture in a desert shrubland: implications for primary production. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1908.
- [41] Gao W L, Reed S C, Munson S M, Rui Y C, Fan W Y, Zheng Z Z, Li L F, Che R X, Xue K, Du J Q, Cui X Y, Wang Y F, Hao Y B. Responses of soil extracellular enzyme activities and bacterial community composition to seasonal stages of drought in a semiarid grassland. *Geoderma*, 2021, 401: 115327.
- [42] Pérez-Izquierdo L, Zabal-Aguirre M, González-Martínez S C, Buée M, Verdú M, Rincón A, Goberna M, Shefferson R. Plant intraspecific variation modulates nutrient cycling through its below ground rhizospheric microbiome. *Journal of Ecology*, 2019, 107(4): 1594-1605.
- [43] Lenth R V, Banfai B, Bolker B, Buerkner P, Giné-Vázquez I, Herve M, Jung M, Love J, Miguez F, Piaskowski J, Riebl H, Singmann H. emmeans: Estimated Marginal Means, aka Least-Squares Means. R package version 1.10.1. (2024-04-06) [2024-04-23]. <https://cran.r-project.org/web/packages/emmeans/index.html>.
- [44] Wickham H. ggplot2. *WIREs Computational Statistics*, 2011, 3(2): 180-185.
- [45] Rosseel Y. lavaan: An R Package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software*, 2012, 48(2): 1-36.
- [46] She W W, Bai Y X, Zhang Y Q, Qin S G, Feng W, Lai Z R, Qiao Y G, Liu L, Zhang W J, Miao C. Nitrogen-enhanced herbaceous competition threatens woody species persistence in a desert ecosystem. *Plant and Soil*, 2021, 460(1): 333-345.
- [47] Austin A T, Yahdjian L, Stark J M, Belnap J, Porporato A, Norton U, Ravetta D A, Schaeffer S M. Water pulses and biogeochemical cycles in arid and semiarid ecosystems. *Oecologia*, 2004, 141(2): 221-235.
- [48] Lü X-T, Kong D-L, Pan Q-M, Simmons M E, Han X-G. Nitrogen and water availability interact to affect leaf stoichiometry in a semi-arid grassland. *Oecologia*, 2012, 168(2): 301-310.
- [49] She W W, Zhou Y, Luo W T, Bai Y X, Feng W, Lai Z R, Qiao Y G, Liu L, Zhang W J, Miao L, Miao C, Qin S G, Zhang Y Q. Precipitation and plant functional composition mediate desert canopy nutrient responses to water and nitrogen addition. *Plant and Soil*, 2024, 496(1): 609-621.
- [50] Qiao Y G, Liu L, Miao C, Zhu G N, Miao L, She W W, Qin S G, Zhang Y Q. Coupling of leaf elemental traits with root fungal community composition reveals a plant resource acquisition strategy in a desert ecosystem. *Plant and Soil*, 2023, 484(1): 115-131.
- [51] Ren H Y, Xu Z W, Isbell F, Huang J H, Han X G, Wan S Q, Chen S P, Wang R Z, Zeng D H, Jiang Y, Fang Y T. Exacerbated nitrogen limitation ends transient stimulation of grassland productivity by increased precipitation. *Ecological Monographs*, 2017, 87(3): 457-469.
- [52] Wang X Y, Yan X B, Huang K L, Luo X, Zhang Y Y, Zhou L Y, Yang F, Xu X H, Zhou X H, Niu K C, Guo H. Nitrogen enrichment and warming shift community functional composition via distinct mechanisms: The role of intraspecific trait variability and species turnover. *Functional Ecology*, 2022, 36(5): 1230-1242.
- [53] Liu H, Gleason S M, Hao G Y, Hua L, He P C, Goldstein G, Ye Q. Hydraulic traits are coordinated with maximum plant height at the global scale. *Science Advances*, 2019, 5(2): eaav1332.
- [54] Qiao J J, Zuo X A, Chen M, Yue P, Wang S K, Wang H H, Song Z B. Changes in plant functional trait composition modulate nitrogen effects on above-ground biomass in a temperate desert steppe. *Plant and Soil*, 2025, <https://doi.org/10.1007/s11104-025-07387-6>.
- [55] Wheeler G R, Brassil C E, Knops J M H. Functional traits' annual variation exceeds nitrogen-driven variation in grassland plant species. *Ecology*, 2023, 104(2): e3886.
- [56] Liang X Y, Zhang T, Lu X K, Ellsworth D S, BassiriRad H, You C M, Wang D, He P C, Deng Q, Liu H, Mo J M, Ye Q. Global response patterns of plant photosynthesis to nitrogen addition: a meta-analysis. *Global Change Biology*, 2020, 26(6): 3585-3600.
- [57] Du Y, Lu R L, Xia J Y. Impacts of global environmental change drivers on non-structural carbohydrates in terrestrial plants. *Functional Ecology*, 2020, 34(8): 1525-1536.
- [58] Qiao J J, Zuo X A, Yue P, Wang S K, Hu Y, Guo X X, Li X Y, Lv P, Guo A X, Sun S S. High nitrogen addition induces functional trait divergence of plant community in a temperate desert steppe. *Plant and Soil*, 2023, 487(1): 133-156.
- [59] Band N, Kadmon R, Mandel M, DeMalach N. Assessing the roles of nitrogen, biomass, and niche dimensionality as drivers of species loss in grassland communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2022, 119(10): e2112010119.