

糙隐子草功能性状对氮添加和干旱的响应

杨 浩^{1*} 罗亚晨^{1,2}

¹中国科学院地理科学与资源研究所, 生态系统观测与模拟重点实验室, 北京 100101; ²西南大学地理科学学院, 重庆 400715

摘 要 植物功能性状被广泛地用于研究植物对环境变化的响应。糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)是内蒙古草原重要的C₄物种, 其功能性状是如何对水氮环境的变化做出响应的, 还不十分清楚。该文采用盆栽实验的方法, 进行氮添加(0, 10.5, 35.0和56.0 g·m⁻²·a⁻¹)和降水(自然降水和70%平均月降水量)处理, 研究糙隐子草整株性状、叶形态性状和叶生理性状对氮添加和干旱的响应。结果表明, 氮添加显著影响了糙隐子草的整株性状, 氮、水处理及它们的交互作用显著影响了糙隐子草的叶形态性状和叶生理性状。各功能性状对氮添加的响应格局在自然降水和干旱处理下是不同的。根深、茎生物量和茎叶比在干旱条件下低和中氮添加处理中较高, 而在自然降水下无明显变化; 比叶面积在干旱条件下随氮添加量的增加而增加, 而在自然降水下无增加趋势; 自然降水下, 高氮添加显著刺激了光合速率和蒸腾速率, 增加了水分利用效率, 而在干旱条件下氮添加对它们没有显著影响; 叶片单位面积的氮含量在自然降水下随氮添加量的增加有增加趋势, 而在干旱条件下显著降低。在自然降水下, 氮添加主要影响糙隐子草的叶形态和生理性状, 而在干旱条件下, 氮添加主要影响糙隐子草的整株性状和形态性状。总之, 糙隐子草的功能性状对氮添加表现出明显的响应, 响应格局在不同的水分条件下不同, 反映了其对氮水环境变化的弹性适应。

关键词 C₄植物, 叶氮含量, 形态性状, 内蒙古草原, 光合速率, 生理性状

引用格式: 杨浩, 罗亚晨 (2015). 糙隐子草功能性状对氮添加和干旱的响应. 植物生态学报, 39, 32–42. doi: 10.17521/cjpe.2015.0004

Responses of the functional traits in *Cleistogenes squarrosa* to nitrogen addition and drought

YANG Hao^{1*} and LUO Ya-Chen^{1,2}

¹Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China; and ²School of Geographical Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China

Abstract

Aims Plant functional traits have been widely used to study the responses of plant to environmental change. *Cleistogenes squarrosa* is an important C₄ species in Nei Mongol grassland. How its functional traits would respond to varied nitrogen and water conditions have rarely been studied. Our subject was to examine the responses of the whole-plant traits and leaf morphological and physiological traits to nitrogen addition and drought in this species.

Methods We conducted a pot experiment with a gradient of N addition (0, 10.5, 35.0, and 56.0 g·m⁻²·a⁻¹) and water treatments (natural precipitation vs. 70% of mean monthly precipitation) in 2013. The whole-plant traits (e.g., root depth and stem-leaf biomass ratio), leaf morphological (e.g., leaf area and specific leaf area) and physiological traits (e.g., photosynthetic rate, water use efficiency, and leaf N content) were investigated.

Important findings N addition had a significant effect on the whole-plant traits in *C. squarrosa*. The effects of N addition, water treatments, and an interaction between N addition and water treatments on leaf morphological and physiological traits were highly significant in most cases. The patterns of functional traits in response to N addition differed between plants under natural precipitation and with reduced mean monthly precipitation. Root depth, stem biomass, and stem-leaf biomass ratio were increased in treatments with low and intermediate N additions under reduced precipitation, but not changed under natural precipitation. Specific leaf area increased along the N addition gradient under drought, but did not change under natural precipitation. High N addition stimulated photosynthetic rate and transpiration rate and increased water use efficiency under natural precipitation, but had no effect on under reduced precipitation. Leaf N content on area basis increased slightly with the increases in N addition under natural precipitation, but decreased significantly under reduced

precipitation. N addition influenced mainly the leaf morphological and physiological traits under natural precipitation and the whole-plant traits and leaf morphological traits under reduced precipitation. In conclusion, our results indicate that the functional traits in *C. squarrosa* respond to N addition and the patterns of responses differ under different water conditions, reflecting the adaptation to changes in N and water availability.

Key words *C₄* plant, leaf nitrogen content, morphological traits, Nei Mongol grassland, photosynthetic rate, physiological traits

Citation: Yang H, Luo YC (2015). Responses of the functional traits in *Cleistogenes squarrosa* to nitrogen addition and drought. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 39, 32–42. doi: 10.17521/cjpe.2015.0004

植物功能性状是指能够通过影响植物个体的生长、繁殖和生存而间接影响植物适应度的植物性状, 包括形态、生理和物候等性状(Violle *et al.*, 2007)。植物功能性状能够反映植物个体对环境的响应和适应, 将环境变化同植物群落的结构和功能联系起来(Díaz *et al.*, 2007; Violle *et al.*, 2007; Lavorel *et al.*, 2011)。关于全球变化和植物功能性状之间关系的研究是当前植物生态学研究的热点问题之一。

糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)是一种多年生丛生小禾草, 属C₄植物, 广泛分布于内蒙古高原的草甸草原、典型草原和荒漠草原, 是针茅草原和羊草草原的下层优势种(中国科学院内蒙古宁夏综合考察队, 1985), 也是C₄植物中生物量比例最高的物种。相比于共存的C₃植物, 糙隐子草具有高光合能力、高水分利用效率、抗干旱和耐牧等特点(汪诗平和王艳芬, 2001; Chen *et al.*, 2002; 汪诗平等, 2003)。在中度放牧条件下或退化草场恢复一段时间后, 其在群落中可处于优势地位(王鑫厅等, 2014)。全球变化和人为干扰下, 糙隐子草功能性状的改变可能会影响草原生态系统的结构和功能。近年来, 糙隐子草功能性状的相关研究, 主要集中于氮添加、放牧等野外控制实验以及不同生境下的形态和生理功能性状(崔骁勇等, 2001; Chen *et al.*, 2002, 2005; 万宏伟等, 2008; Zheng *et al.*, 2011; 秦洁等, 2014)。羊草草原长期氮添加实验结果表明, 糙隐子草叶片氮含量、叶绿素含量随施氮量的增加而增加, 叶绿素a和b的比值随施氮量的增加而降低(Huang *et al.*, 2008; 万宏伟等, 2008), 说明氮添加不仅能够提高糙隐子草的光合能力, 还可能通过改变群落结构而改变糙隐子草生长的光环境。不同的放牧强度对糙隐子草生理和形态功能特征也有显著的影响(Zheng *et al.*, 2011)。放牧降低了糙隐子草叶和茎干质量、叶面积, 增加了叶片氮含量和胞间CO₂浓度;

光合速率、蒸腾速率和气孔导度等光合生理性状在湿润年份和干旱年份对放牧的响应有所不同。原因可能是放牧改变了土壤养分和水分条件(Milchunas & Lauenroth, 1993), 进而导致了这些功能性状的变化(Adler *et al.*, 2004, 2005)。在不同的植物群落中, 糙隐子草叶片含水量在芨芨草(*Achnatherum splendens*)和冷蒿(*Artemisia frigida*)群落中高于线叶菊(*Filifolium sibiricum*)、羊草(*Leymus chinensis*)、大针茅(*Stipa grandis*)和小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)群落(Chen *et al.*, 2002)。光合利用率在半干旱生境中较高, 水分利用率在干旱生境中较高(崔骁勇等, 2001)。

植物功能性状很大程度上受土壤养分、降水等资源的可利用性影响。在内蒙古草原, 土壤氮素和降水是植被生长的限制性因子(Bai *et al.*, 2008)。因此, 已发表的野外控制实验的研究结果中, 糙隐子草功能性状的改变很可能是由可利用氮水环境的改变直接造成的。由于控制实验是在野外进行, 研究结果除了受到实验设置的主要因素(如氮添加、放牧)的影响外, 不可避免地掺杂着其他因素对糙隐子草功能性状的影响。如Chen等(2005)在比较无放牧样地、轮牧样地和过度放牧样地中糙隐子草光合特征时指出, 糙隐子草的光合速率、蒸腾速率和气孔导度等不受放牧的影响。而Zheng等(2011)在相同区域的放牧实验平台得出的结论却不同。在湿润的年份, 无放牧样地糙隐子草光合速率和气孔导度较高; 在干旱的年份, 光合速率在3只羊·hm⁻²的放牧率处理下较低。因此, 尽管野外控制实验的影响因素中包含了氮水环境的改变, 但是并不能直接地反映出氮素和水分的改变对糙隐子草的功能性状的影响, 而这部分内容却是目前糙隐子草功能性状研究亟待解决的问题。本研究采用盆栽实验, 设置氮素添加和干旱处理, 测定了糙隐子草的整株性状、叶形态和生

理功能性状,旨在分析糙隐子草功能性状对氮素添加和干旱的响应及功能性状之间的关系,有助于更好地理解大气氮沉降和干旱情景下以及各种野外控制实验中糙隐子草功能性状的改变和适应。

1 材料和方法

1.1 实验地概况

盆栽实验于2013年设置在中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站(116.68° E, 43.55° N, 海拔1 250 m)。该区域气候属于温带半干旱大陆性气候,年降水量为346 mm,其中80%降水集中在生长季(5–8月);年平均气温0.3 °C。1982–2008年期间,6月和7月平均月降水量分别为55.5 mm和92.9 mm,两个月总降水量为148.4 mm。2013年6月和8月降水量分别为87.4 mm和74.4 mm,总降水量为161.8 mm,接近于多年平均值。土壤为暗栗钙土。典型群落类型为羊草草原群落,以羊草、大针茅和糙隐子草等为优势种。

1.2 盆栽实验设计

盆栽实验地处于定位站外围,包括4个氮添加梯度和2个降水处理,每个处理4个重复。氮添加梯度为对照、低氮添加($10.5 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)、中氮添加($35.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$)和高氮添加($56.0 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$),氮肥采用分析纯尿素。内蒙古典型草原区的氮沉降量为 $1.0\text{--}1.4 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{a}^{-1}$ (Lü & Tian, 2007),因此,低氮、中氮和高氮处理的氮添加量相当于内蒙古典型草原区氮沉降量的9倍、29倍和47倍。降水处理为当年自然降水和干旱处理,干旱处理中浇水量为70%平均月降水量(1982–2008年)。减少降水的方法是搭建遮雨棚。遮雨棚南面高50 cm,北面高90 cm。晴天时收起遮雨棚,下雨时进行遮挡以防止盆栽接收自然降水。5月6–8日,在遮雨棚及旁边放置盆栽用的盆。每个盆直径30 cm,装实验地附近的0–20 cm过筛土至盆边缘5 cm,后将盆埋入土中,盆边露出地面约5 cm。盆离遮雨棚的边在1 m左右。盆放置好后,进行播种。定期浇水,剔除杂草,保证种子萌发及植株生长。6月初进行剔除,保证每盆在20丛左右。6月4日,进行施肥。6月10日至8月3日,每5天浇1次地下水(氮、磷、钾的浓度都在检测线以下)。总计6月(10–30号)浇水量为26 mm (每次460 mL,约为6.5 mm降水),7月为65 mm (每次760 mL,约为10.8 mm降水)。8月3–6日进行指标测定,并收获各器官。

1.3 取样及测定

1.3.1 整株性状指标测定

包括植株高度、根系深度、叶生物量、茎生物量。测定植株高度和根系深度后,每盆选取30个左右大小均匀的分蘖,分离茎和叶片,称鲜质量后,70 °C烘干24 h至恒重,称干质量。计算茎叶比。

1.3.2 叶形态性状指标测定

包括叶面积和叶干质量,计算比叶面积(SLA)。每盆选取30个最近完全展开的健康叶片,称鲜质量后,用叶面积仪(LI-3100, LI-COR, Lincoln, USA)测定叶面积。然后,70 °C烘干24 h,称干质量。 $SLA = \text{叶面积} / \text{叶干质量}$ 。SLA测定完成后,样品用球磨仪研磨,用元素分析仪测定单位质量叶片氮含量(N_{mass} , %)。叶片氮含量也可以表示为单位面积叶片氮含量(N_{area} , $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$),是 N_{mass} 与SLA的比值。

1.3.3 光合指标测定

测定的光合指标包括光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)。测定时间为8月3–6日8:00–11:30。在每个盆选取3个最近完全展开的健康叶片,采用开放式气体交换系统光合仪(LI-6400, LI-COR, Lincoln, USA)测定,配备2 cm × 3 cm的宽叶气室,红蓝光源(LI-6400-02B, LI-COR, Lincoln, USA)。测定过程中,叶室的 CO_2 浓度控制在 $400 \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$,光强为 $1\,500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ 。水分利用效率(WUE)和气孔限制值(L_s)采用如下公式计算: $WUE = P_n / T_r$; $L_s = 1 - C_i / 400$ 。

1.4 数据分析

使用SPSS 17.0 (SPSS, Chicago, USA)对数据进行统计分析。其中,双因素方差分析被用于分析氮处理、水处理以及它们的交互作用对功能性状的影响。单因素方差分析用于分析自然降水和减雨处理下氮添加对功能性状的影响。典型相关分析用于分析整株性状与叶片性状、叶片形态性状与生理性状之间的相关关系。聚类分析用于分析性状之间的相关关系。

2 结果

2.1 整株性状的响应

整株性状,包括植株高度、根系深度、叶生物量、茎生物量和茎叶比,仅受到施肥处理的显著影响($p < 0.01$),水处理和水肥的交互作用影响不显著($p > 0.05$)(表1)。其中,在自然降水处理下,随施肥

量的增加植株高度、茎生物量、叶生物量和茎叶比有增加的趋势(图1)。在减少降水处理下, 相比于对照, 低氮添加处理显著增加了根系深度; 低氮添加和中氮添加都显著增加了茎生物量和茎叶比(图1)。

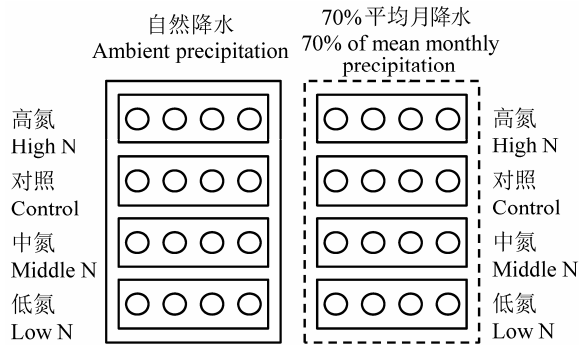


图1 样地布局图。
Fig. 1 Plot layout.

2.2 叶形态性状的响应

施肥处理显著影响了糙隐子草叶面积、叶干质量和比叶面积(叶面积, $p = 0.059$; 叶干质量和比叶面积, $p < 0.05$)(表1)。比叶面积受到降水处理的显著影响($p < 0.05$)。水肥的交互作用对叶面积、叶干质量和比叶面积都有显著影响($p < 0.01$)。其中, 在自然降水处理下, 虽然低氮添加没有显著的改变叶面积和叶干质量, 但是显著降低了比叶面积; 相比于对照, 中氮添加显著增加了叶干质量, 没有改变比叶面积(图2)。在减少降水处理下, 相比于对照, 低氮添加显著增加叶面积和叶干质量, 没有改变比叶面积; 中氮添加通过增加叶面积而增加了比叶面积; 高氮添加通过降低叶干质量而增加比叶面积; 比叶面积随施肥量的增加呈增加趋势, 但增加程度逐渐减缓(图2)。

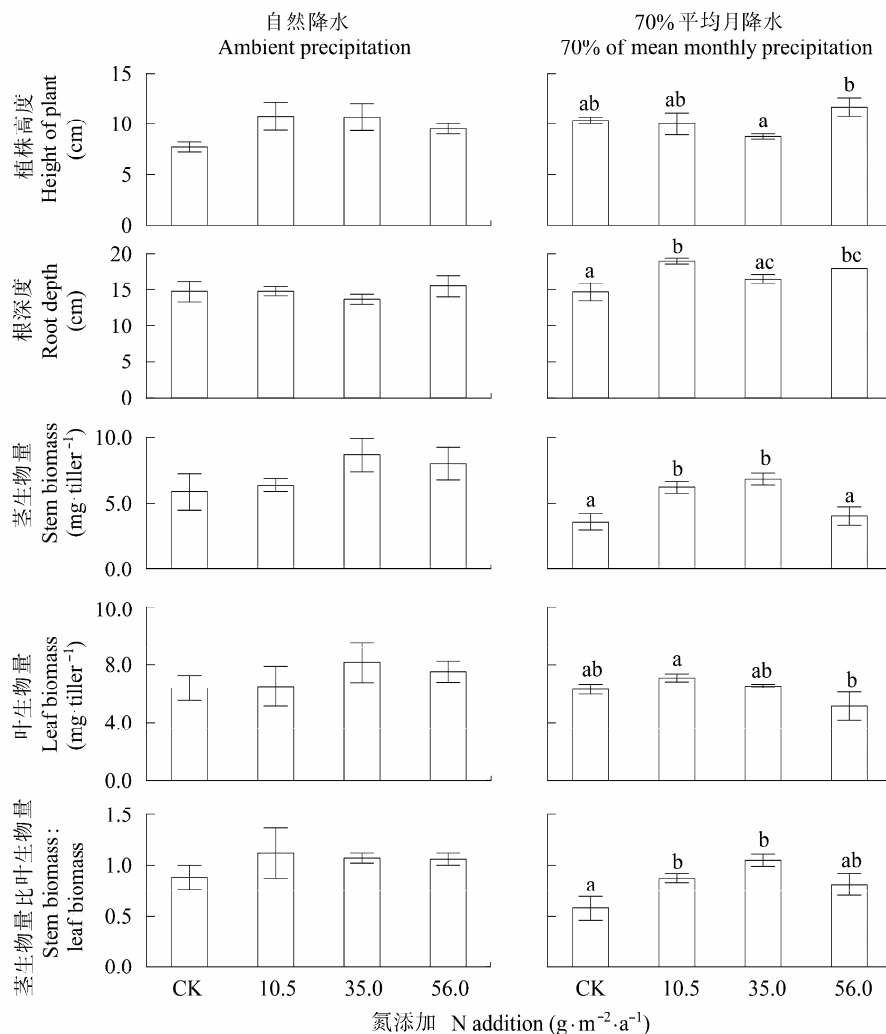


图2 施肥和干旱对糙隐子草整株性状的影响(平均值±标准误差, $n = 4$)。不同的字母表示处理间有显著的差异(LSD检验, $p < 0.05$)。
Fig. 2 Effects of N addition and drought on whole-plant traits in *Cleistogenes squarrosa* (mean \pm SE, $n = 4$). Difference letters indicate significant differences among treatments (LSD test, $p < 0.05$).

表1 氮添加、水处理和氮水交互作用对糙隐子草整体性状和叶形态性状的影响
Table 1 Results of two-way ANOVAs for the effects of N addition, water treatments and their interaction on whole-plant traits and leaf morphological traits in *Cleistogenes squarrosa*

	整体性状 Whole-plant traits					叶形态性状 Leaf morphological traits				
	高度 Height (cm)	根系深度 Root depth (cm)	茎生物量 Stem biomass (mg·tiller ⁻¹)		叶生物量 Leaf biomass (mg·tiller ⁻¹)	茎叶比 Stem: leaf ratio (tiller ⁻¹)	叶面积 Leaf area (cm ² ·leaf ⁻¹)	叶干质量 Leaf dry mass (mg·leaf ⁻¹)	比叶面积 Specific leaf area (cm ² ·g ⁻¹ ·leaf ⁻¹)	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
氮添加 N addition	4.930	0.010*	15.340	0.000**	16.940	0.000**	6.080	0.004**	2.940	0.059
水处理 Water treatment	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	0.031*	0.030*
氮添加×水处理 N addition × Water treatment	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000	1.000	8.030	0.001**
							5.950	0.005**	5.310	0.008**

*, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

表2 氮添加、水处理和氮水交互作用对糙隐子草叶生理性状和叶氮含量的影响
Table 2 Results of two-way ANOVAs for the effects of N addition, water treatments and their interaction on leaf photosynthetic traits and leaf nitrogen content in *Cleistogenes squarrosa*

	叶生理性状 Leaf photosynthetic traits					叶片氮含量 Leaf nitrogen content				
	光合速率 P_n ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	蒸腾速率 T_r ($\text{mmol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	气孔导度 G_s ($\text{mol H}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$)	胞间CO ₂ 浓度 C_i ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}$)	水分利用效率 WUE ($\mu\text{mol CO}_2\cdot\text{mol}^{-1}\text{H}_2\text{O}$)	气孔限制 L_s	单位质量叶片 氮含量 N_{mass} (%)		单位面积叶片 氮含量 N_{area} (g·m ⁻²)	
	F	p	F	p	F	p	F	p	F	p
氮添加 N addition	3.91	0.024*	1.86	0.169	1.39	0.274	11.28	0.000**	2.44	0.095
水处理 Water treatment	9.19	0.007**	12.89	0.002**	10.85	0.004**	6.29	0.021*	0.44	0.513
氮添加×水处理 N addition × Water treatment	7.82	0.001**	2.70	0.073	4.14	0.020*	10.03	0.000**	3.71	0.029*
							9.91	0.000**	0.45	0.720
							6.71	0.003**	1.34	0.290
							7.55	0.012*	15.05	0.001**
							0.720	5.16	0.008**	

C_i , intercellular CO₂ concentration; G_s , stomatal conductance; L_s , stomatal limitation; N_{area} , leaf nitrogen content based on leaf area; N_{mass} , leaf nitrogen content based on leaf mass; P_n , net photosynthetic rate; T_r , Transpiration rate; WUE , water use efficiency. *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

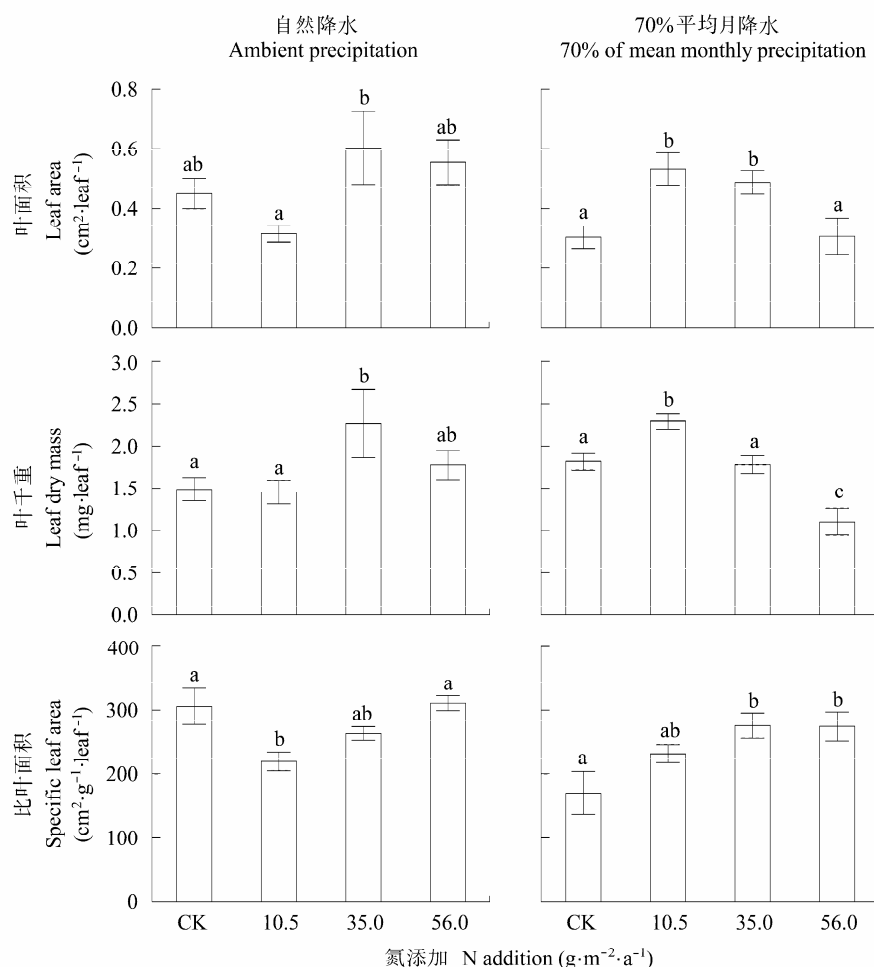


图3 施肥和干旱对糙隐子草叶片形态性状的影响(平均值±标准误差, $n = 4$)。不同的字母表示处理间有显著的差异(LSD检验, $p < 0.05$)。

Fig. 3 Effects of N addition and drought on leaf morphological traits in *Cleistogenes squarrosa* (mean ± SE, $n = 4$). Difference letters indicate significant differences among treatments (LSD test, $p < 0.05$).

2.3 叶生理性状的响应

干旱显著影响了糙隐子草叶片除水分利用效率外的其他光合性状($p < 0.05$)(表2)。 P_n 、 C_i 和 L_s 受到施肥处理的显著影响($p < 0.05$)。除 T_r 外,水肥的交互作用显著影响了其他的光合性状($p < 0.05$)。其中,在自然降水处理下,相比于对照,中氮添加降低了 C_i 并增加了 L_s 。高氮添加增加了 P_n 、 T_r 、 G_s 、 WUE 和 L_s ,降低了 C_i (图3)。随着施肥量的增加,除 C_i 逐渐下降外,其他性状指标都呈增加趋势。在干旱处理下,相比于对照,仅低氮添加降低了 C_i ,增加了 L_s 。 P_n 、 T_r 、 G_s 和 WUE 不受施肥的影响(图3)。

施肥处理仅显著影响了 N_{mass} ($p = 0.003$),而水处理对 N_{mass} 和 N_{area} 的影响均显著($p < 0.05$)(表2)。水肥的交互作用仅对 N_{area} 有显著影响($p = 0.008$)。在自

然降水和减雨处理下, N_{mass} 对施肥的响应格局是相同的,即高氮添加增加了 N_{mass} ,其他处理与对照差异不显著。而 N_{area} 对施肥的响应不同。自然降水下,低氮添加增加了 N_{area} ;减雨处理下,中氮添加降低了 N_{area} 。仅对照区而言,减少降水显著增加了 N_{area} (图4)。

2.4 功能性状间的关系

典型相关分析显示,整株性状与叶片性状是显著相关的。第一组典型变量的相关系数是0.976 ($p = 0.000$)。其中,整株性状的典型变量是叶生物量和茎生物量,解释了总变异的22%;叶片性状的典型变量是 C_i 和 L_s ,解释了总变异的19%。叶片形态性状与叶片生理性状也是显著相关的。第一组典型变量的相关系数是0.975 ($p = 0.000$)。其中,叶片形态性状

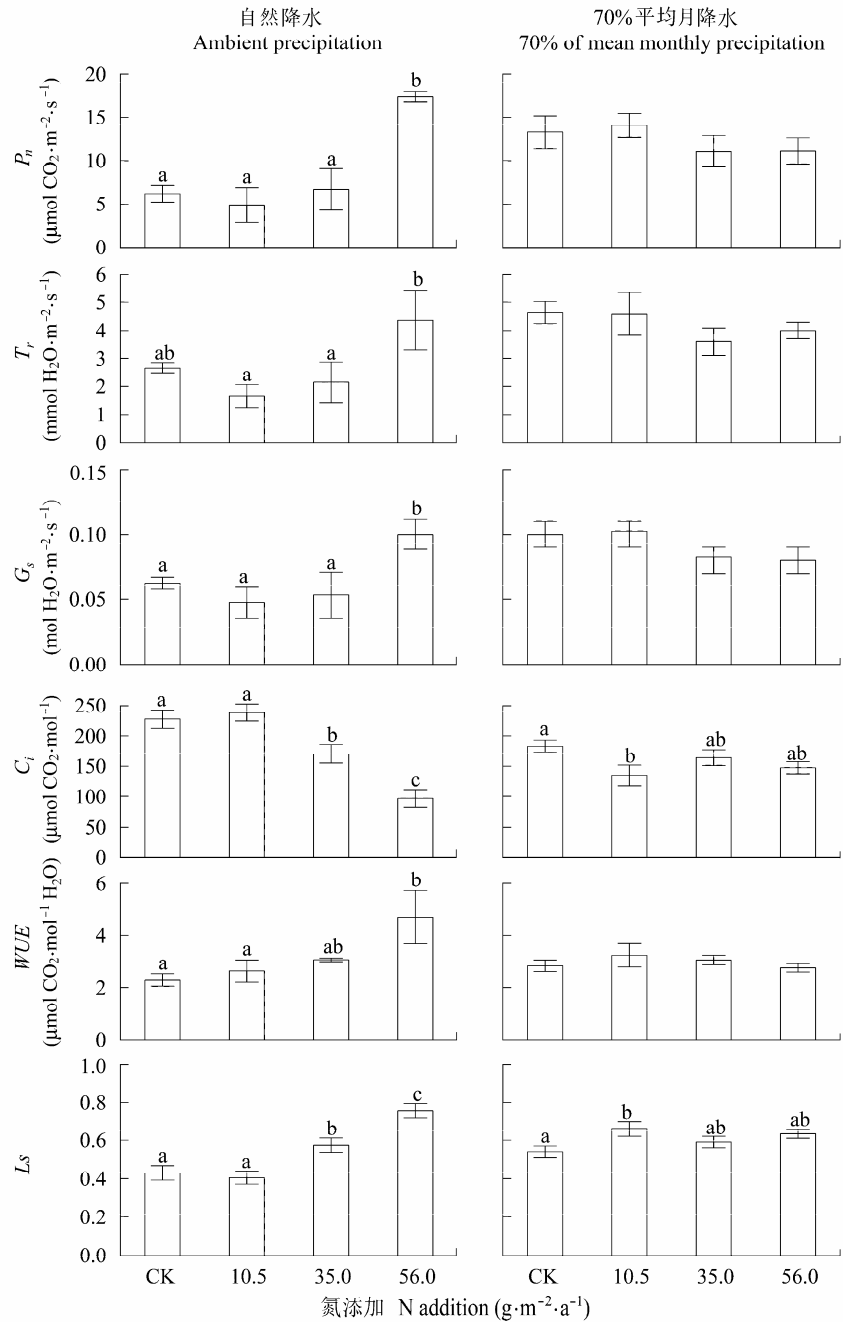


图4 施肥和干旱对糙隐子草叶片光合性状的影响(平均值±标准误差, $n = 4$)。 C_i , 胞间 CO_2 浓度; G_s , 气孔导度; L_s , 气孔限制值; P_n , 光合速率; T_r , 蒸腾速率; WUE , 水分利用效率。不同的字母表示处理间有显著的差异(LSD test, $p < 0.05$)。

Fig. 4 Effects of N addition and drought on leaf photosynthetic traits in *Cleistogenes squarrosa* (mean \pm SE, $n = 4$). C_i , intercellular CO_2 concentration; G_s , stomatal conductance; L_s , stomatal limitation; P_n , net photosynthetic rate; T_r , transpiration rate; WUE , water use efficiency. Difference letters indicate significant differences among treatments (LSD test, $p < 0.05$).

的典型变量是叶面积和叶干质量, 解释了总变异的43%; 叶片生理性状的典型变量是 C_i 、 L_s 和 N_{area} , 解释了总变异的14%。相关分析显示, N_{area} 与 P_n 、 T_r 和 G_s 显著正相关; N_{mass} 与 P_n 、 WUE 、 L_s 、根深度显著正相关; 叶面积与叶生物量、茎生物量、叶干质量和比叶面积显著正相关, 与 C_i 和负相关(图6, $p <$

0.05)。

3 讨论

氮素和水分是干旱和半干旱草地生态系统植物生长和生物量产生的主要限制因子(Bai *et al.*, 2004, 2008)。我们的研究表明, 不同的氮添加量显

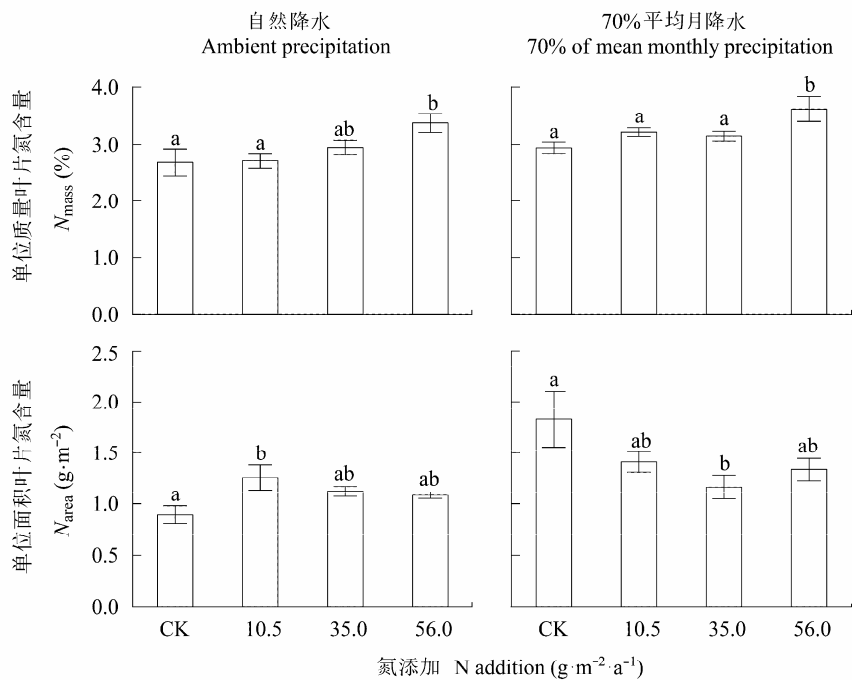


图5 施肥和干旱对糙隐子草叶片单位质量氮含量和单位面积氮含量的影响(平均值±标准误差, $n = 4$)。不同的字母表示处理间有显著的差异(LSD test, $p < 0.05$)。
Fig. 5 Effects of N addition and drought on leaf nitrogen content based on leaf mass (N_{mass}) and leaf nitrogen content based on leaf area (N_{area}) in *Cleistogenes squarrosa* (mean ± SE, $n = 4$). Difference letters indicate significant differences among treatments (LSD test, $p < 0.05$).

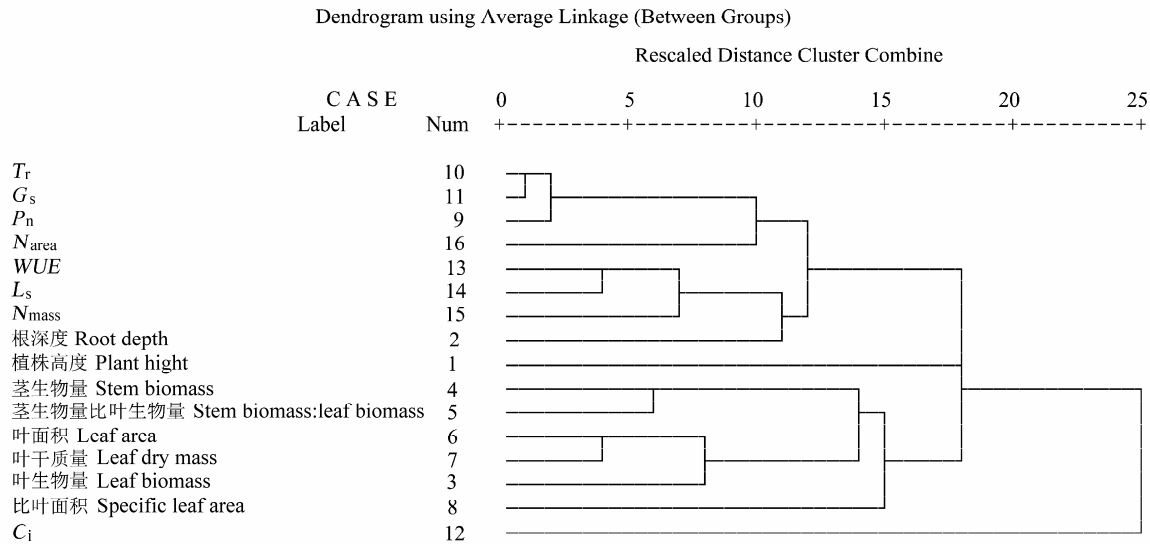


图6 性状间关系的聚类分析图。 C_i , 胞间 CO_2 浓度; G_s , 气孔导度; L_s , 气孔限制值; N_{area} , 单位面积叶片氮含量; N_{mass} , 单位质量叶片氮含量; P_n , 光合速率; T_r , 蒸腾速率; WUE , 水分利用效率。
Fig. 6 The cluster dendrogram of plant traits. C_i , intercellular CO_2 concentration; G_s , stomatal conductance; L_s , stomatal limitation; N_{area} , leaf nitrogen content based on leaf area; N_{mass} , leaf nitrogen content based on leaf mass; P_n , net photosynthetic rate; T_r , transpiration rate; WUE , water use efficiency.

著影响了糙隐子草的功能性状, 并且在自然降水和干旱处理下功能性状的响应格局是不同的。在自然降水下, 氮添加主要影响糙隐子草的叶形态和光合生理性状, 而在干旱条件下, 氮添加主要影响糙隐

子草的整株性状和形态性状。

自然降水下, 随氮添加量的增加, 糙隐子草叶片形态性状和生理性状的响应不同。除了比叶面积和单位面积的氮含量外, 低氮添加没有改变糙隐子草叶片的形态和生理性状。在中氮添加下, 糙隐子草叶片显著提高了叶面积和干质量。但是轻度干旱和中氮添加并没有提高叶片的光合速率、蒸腾速率和水分利用效率。反而在高氮添加下, 叶片氮浓度的显著提高促进了光合作用和蒸腾速率, 降低了胞间 CO_2 浓度。高的气孔导度和蒸腾速率导致水分利用效率保持不变。这充分表明, 低氮添加主要影响糙隐子草叶片形态性状, 而高氮添加主要影响叶生理性状。已发表的研究表明, 光合速率与光合能力和相对生长速率紧密相关(Shipley, 2002, 2006), 叶面积反映了叶片对光的截获能力(Milla & Reich, 2007; Poorter & Rozendaal, 2008)。因此, 高氮添加下较高的光合速率和叶面积可能是较高的叶生物量和茎生物量的主要原因。

在自然和干旱条件下, 糙隐子草对氮添加的响应格局是不同的。干旱处理下, 低氮和中氮处理提高了糙隐子草茎生物量和茎叶比, 促使单叶的叶面积和叶干质量显著增加。同时, 干旱显著改变了比叶面积的格局, 即比叶面积在自然条件下仅在低氮处理下降低, 而干旱情况下随氮添加量的增加而增加。干旱使得土壤可利用水分降低, 影响土壤微生物的活性, 不利于土壤有机氮向无机氮的转化(Paul *et al.*, 2003; Auyeung *et al.*, 2013), 植物和微生物对氮素的竞争激烈。在我们的结果中, 干旱处理下, 尽管氮添加缓和了植物和微生物的竞争, 在低氮和中氮处理下, 植物叶片氮含量仍然没有明显的增加, 同时单位叶面积上的氮含量呈下降趋势。这直接导致了氮添加对叶片光合生理参数影响不明显。即使是在高氮添加的情况下, 叶片氮含量增加, 但是叶面积和单位叶面积的氮含量并没有显著增加, 因此光合参数也没有显著改变。以上充分表明, 干旱条件下, 糙隐子草首先改变其叶片形态性状以顺应可利用氮环境的变化。可能在极端干旱的时期, 才出现生理性状的改变。

典型相关分析也表明, 叶片的形态性状和生理性状是高度相关的。单位面积的叶氮含量, 作为联系叶形态和生理功能的桥梁, 发挥着重要的作用。在糙隐子草生存环境的氮水条件发生改变时, 首先

通过改变形态功能性状以适应环境的改变。当极端条件(例如高氮添加)发生时, 转向生理性状的改变。糙隐子草功能性状应对环境压力的不同响应能使其在波动的环境中或与其他优势种竞争时, 拥有更强的生存能力和竞争能力(Reich *et al.*, 1997; Westoby *et al.*, 2002; Reich *et al.*, 2007)。

通过对比盆栽与野外群落施肥的实验结果, 糙隐子草功能性状对施肥的响应在盆栽和群落中是不同的。例如, 盆栽实验中糙隐子草叶片氮含量随施肥量的增加逐渐增加, 在高氮 $56.0 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 处理时, N_{mass} 平均值为3.38%, 仍没有饱和; 而万宏伟等(2008)(施肥量范围: $0\text{--}28.0 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)和Huang等(2008)(施肥量范围: $0\text{--}64.0 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$)的野外群落施肥实验表明, 糙隐子草叶片氮含量在 $17.5 \text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{a}^{-1}$ 施肥量时达到饱和, 饱和时 N_{mass} 分别在2.9%和3.2%左右。在比叶面积方面, 盆栽实验结果表明, 干旱条件下, 糙隐子草叶的比叶面积随施肥量的增加显著增加; 而在万宏伟等(2008)和Huang等(2008)的研究中, 两者取样年份2005年和2006年均均为干旱年份, 糙隐子草叶的比叶面积不受施肥量的影响。野外群落施肥实验与盆栽实验结果不同的原因主要有: 一是糙隐子草植株高度在10 cm左右, 在群落中属于下层植物, 野外群落施肥实验中受到光限制; 二是, 野外群落施肥实验中物种较多, 存在较强的种间竞争, 不利于糙隐子草对养分的吸收。因此, 在考虑水氮条件改变对糙隐子草功能性状的影响时, 野外群落施肥实验的结果具有局限性。

综上所述, 氮添加显著改变了糙隐子草的整株性状、叶形态性状和生理性状, 尤其是提高了氮获取能力和光合能力。同时, 在不同的水分条件下糙隐子草叶各功能性状对氮添加的响应格局不同。这些行为不仅反映了糙隐子草对氮水环境变化的弹性适应, 也决定了其在群落中的竞争能力。作为内蒙古典型草原的 C_4 优势植物, 糙隐子草的功能性状与草原生态系统的碳氮水循环紧密相连。在未来氮沉降增加和极端天气频发的情景下, 糙隐子草功能性状的变化对草原生态系统功能和服务的影响值得进一步研究。

基金项目 国家自然科学基金(31100336和31290221)。

致谢 感谢中国科学院内蒙古草原生态系统定位研究站的老师、同学和工作人员给予的帮助。

参考文献

- Adler PB, Milchunas DG, Lauenroth WK, Sala OE, Burke IC (2004). Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: A test of grazing histories. *Journal of Applied Ecology*, 41, 653–663.
- Adler PB, Milchunas DG, Sala OE, Burke IC, Lauenroth WK (2005). Plant traits and ecosystem grazing effects: Comparison of U.S. Sagebrush steppe and Patagonian steppe. *Ecological Applications*, 15, 774–792.
- Auyeung DSN, Suseela V, Dukes JS (2013). Warming and drought reduce temperature sensitivity of nitrogen transformations. *Global Change Biology*, 19, 662–676.
- Bai YF, Han XG, Wu JG, Chen ZZ, Li LH (2004). Ecosystem stability and compensatory effects in the Inner Mongolia grassland. *Nature*, 431, 181–184.
- Bai YF, Wu JG, Xing Q, Pan QM, Huang JH, Yang DL, Han XG (2008). Primary production and rain use efficiency across a precipitation gradient on the Mongolia Plateau. *Ecology*, 89, 2140–2153.
- Chen SP, Bai YF, Han XG (2002). Variation of water-use efficiency of *Leymus chinensis* and *Cleistogenes squarrosa* in different plant communities in Xilin River Basin, Nei Mongol. *Acta Botanica Sinica*, 44, 1484–1490.
- Chen SP, Bai YF, Lin GH, Liang Y, Han XG (2005). Effects of grazing on photosynthetic characteristics of major steppe species in the Xilin River Basin, Inner Mongolia, China. *Photosynthetica*, 43, 559–565.
- Cui XY, Chen ZZ, Du ZC (2001). Study on light- and water-use characteristics of main plants in semiarid steppe. *Acta Prataculturae Sinica*, 10(2), 14–21. (in Chinese with English abstract) [崔晓勇, 陈佐忠, 杜占池 (2001). 半干旱草原主要植物光能和水利用特征的研究. 草业学报, 10(2), 14–21.]
- Díaz S, Lavorel S, McIntyre S, Falczuk V, Casanoves F, Milchunas DG, Skarpe C, Rusch G, Sternberg M, Noy-Meir I, Landsberg J, Zhang W, Clark H, Campbell BD (2007). Plant trait responses to grazing — A global synthesis. *Global Change Biology*, 13, 313–341.
- Huang JY, Zhu XG, Yuan ZY, Song SH, Li X, Li LH (2008). Changes in nitrogen resorption traits of six temperate grassland species along a multi-level N addition gradient. *Plant and Soil*, 306, 149–158.
- Inner Mongolia-Ningxia Complex Expert Team of the Chinese Academy of Sciences (1985). *Vegetation of Inner Mongolia*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院内蒙古宁夏综合考察队 (1985). 内蒙古植被. 科学出版社, 北京.]
- Lavorel S, Grigulis K, Lamarque P, Colace MP, Garden D, Girel J, Pellet G, Douzet R (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99, 135–147.
- Lü CQ, Tian HQ (2007). Spatial and temporal patterns of nitrogen deposition in China: Synthesis of observational data. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 112, D22S05, doi: 10.1029/2006JD007990.
- Milchunas DG, Lauenroth WK (1993). Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, 63, 327–366.
- Milla R, Reich PB (2007). The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2109–2115.
- Paul KI, Polglase PJ, O'Connell AM, Carlyle JC, Smethurst PJ, Khanna PK (2003). Defining the relation between soil water content and net nitrogen mineralization. *European Journal of Soil Science*, 54, 39–48.
- Poorter L, Rozendaal DA (2008). Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. *Oecologia*, 158, 35–46.
- Qin J, Bao YJ, Li ZH, Hu ZC, Zhou LN, Sun Z (2014). Gradient response of *Cleistogenes squarrosa* root system to nitrogen addition. *Journal of Dalian Nationalities University*, 16, 24–28. (in Chinese with English abstract) [秦洁, 鲍雅静, 李政海, 胡志超, 周丽娜, 孙振 (2014). 糙隐子草根系统特征对氮素添加梯度的响应. 大连民族学院学报, 16, 24–28.]
- Reich PB, Walters MB, Ellsworth DS (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 94, 13730–13734.
- Reich PB, Wright IJ, Lusk CH (2007). Predicting leaf physiology from simple plant and climate attributes: A global GLOPNET analysis. *Ecological Applications*, 17, 1982–1988.
- Shipley B (2002). Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: Relationship with daily irradiance. *Functional Ecology*, 16, 682–689.
- Shipley B (2006). Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: Which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. *Functional Ecology*, 20, 565–574.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Wan HW, Yang Y, Bai SQ, Xu YH, Bai YF (2008). Variations in leaf functional traits of six species along a nitrogen addition gradient in *Leymus chinensis* steppe in Inner Mongolia. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 32, 611–621. (in Chinese with English abstract) [万宏伟, 杨阳, 白世勤, 徐云虎, 白永飞 (2008). 羊草草原群落6种植物叶片功能特性对氮素添加的响应. 植物生态学报, 32, 611–621.]
- Wang SP, Wang YF (2001). Study on over-compensation growth of *Cleistogenes squarrosa* population in Inner

- Mongolia steppe. *Acta Botanica Sinica*, 43, 413–418. (in Chinese with English abstract) [汪诗平, 王艳芬 (2001). 不同放牧率下糙隐子草种群补偿性生长的研究. 植物学报, 43, 413–418.]
- Wang SP, Wang YF, Chen ZZ (2003). Effect of climate change and grazing on populations of *Cleistogenes squarrosa* in Inner Mongolia steppe. *Acta Phytoecologica Sinica*, 23, 337–343. (in Chinese with English abstract). [汪诗平, 王艳芬, 陈佐忠 (2003). 气候变化和放牧活动对糙隐子草种群的影响. 植物生态学报, 27, 337–343.]
- Wang XT, Wang W, Liang CZ, Bao JJ (2014). *Cleistogenes squarrosa* population at different restorative succession stages in Inner Mongolia of China: A point pattern analysis. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 24, 1793–1800. (in Chinese with English abstract) [王鑫厅, 王伟, 梁存柱, 包俊江 (2014). 不同恢复演替阶段糙隐子草种群的点格局分析. 应用生态学报, 24, 1793–1800.]
- Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 125–159.
- Zheng SX, Lan ZC, Li WH, Shao RX, Shan YM, Wan HW, Taube F, Bai YF (2011). Differential responses of plant functional trait to grazing between two contrasting dominant C₃ and C₄ species in a typical steppe of Inner Mongolia, China. *Plant and Soil*, 340, 141–155.

责任编辑: 陈世苹 责任编辑: 李 敏