

doi:10.11733/j.issn.1007-0435.2026.07.017

引用格式:王一鸣,杨洁,张晓娟,等.降雨变化对中国草原植物功能性状与气体交换的影响[J].草地学报,2026,34(7):2528—2539

WANG Yi-ming, YANG Jie, ZHANG Xiao-juan, et al. The Influence of Rainfall Variations on the Functional Traits and Gas Exchange of Plants in Chinese Grasslands[J]. Acta Agrestia Sinica, 2026, 34(7):2528—2539

降雨变化对中国草原植物功能性状与气体交换的影响

王一鸣, 杨洁, 张晓娟, 岳磊, 马晶, 杨健, 唐庄生*

(甘肃农业大学草业学院/草业生态系统教育部重点实验室/中美草地畜牧业可持续发展研究中心/甘肃草业工程实验室, 甘肃兰州 730070)

摘要:为揭示中国草原植物对降雨变化的响应规律及适应策略,本研究采用Meta分析,系统分析了降雨变化对不同草原(草甸、典型及荒漠草原)及不同功能群植物叶片功能性状与气体交换参数的影响。结果表明:与对照相比,减雨条件下叶面积(Leaf area, LA, -24.80%)、比叶面积(Specific leaf area, SLA, -6.78%)、净光合速率(Photosynthetic rate, P_n , -31.38%)、蒸腾速率(Transpiration rate, T_r , -27.60%)、气孔导度(Stomatal conductance, G_s , -20.95%)显著下降($P<0.05$),而水分利用效率(Water use efficiency, WUE, 3.71%)显著提高。增雨条件下 LA (8.07%)、 P_n (24.60%)、 T_r (23.94%)、 G_s (26.73%)与 WUE (5.75%)显著上升($P<0.05$),胞间二氧化碳浓度(Intercellular carbon dioxide concentration, C_i , -2.04%)显著下降。亚组分析结果表明,荒漠草原或干旱区对增雨敏感,而草甸草原或湿润区对减雨敏感,禾本科或优势种植物在增雨条件下倾向于获取性策略而在减雨条件下转向保守型策略。本研究阐明了中国北方草原植物对降雨变化的差异化响应,为预测气候变化下草原生态系统稳定性及功能演变提供了科学依据。

关键词:降雨减少;降雨增加;功能性状;气体交换参数;Meta分析

中图分类号:Q948.112

文献标识码:A

文章编号:1007-0435(2026)07-2528-12

The Influence of Rainfall Variations on the Functional Traits and Gas Exchange of Plants in Chinese Grasslands

WANG Yi-ming, YANG Jie, ZHANG Xiao-juan, YUE Lei, MA Jing, YANG Jian, TANG Zhuang-sheng*

(College of Prataculture, Gansu Agricultural University/Key Laboratory of Prataculture Ecosystem of Ministry of Education/China-US

Research Center for Sustainable Development of Grassland Animal Husbandry/ Pratacultural Engineering Laboratory of Gansu Province

Forestry Science and Technology Extension Station of Gansu Province, Lanzhou, Gansu Province 730070, China)

Abstract: To reveal the response patterns and adaptation strategies of grassland plants in China to rainfall changes, in this study we adopted a meta-analysis to systematically analyze the effects of rainfall changes on leaf functional traits and gas exchange parameters of plants in different grasslands (meadows, typical, and desert steppes) and different functional groups. Overall, the results showed that compared with the control, under rainfall decreased conditions, the leaf area (LA, -24.80%), specific leaf area (SLA, -6.78%), net photosynthetic rate (P_n , -31.38%), transpiration rate (T_r , -27.60%), and stomatal conductance (G_s , -20.95%) were decreased significantly ($P<0.05$), while the water use efficiency (WUE, 3.71%) was significantly increased. Under conditions of rainfall increase, the LA (8.07%), P_n (24.60%), T_r (23.94%), G_s

收稿日期:2025-10-30;修回日期:2025-11-27

基金项目:国家自然科学基金(32360345);甘肃农业大学伏羲青年英才(GAUFx-04Y06);甘肃省杰出青年基金(24JRRA632);中国农业大学对口支援项目(GSAU-DKZY-2024-004)资助

作者简介:王一鸣(2000-),男,汉族,甘肃兰州人,硕士研究生,主要从事气候变化对草地生态研究,E-mail:wangyiming14159@gmail.com;

*通信作者 Author for correspondence, E-mail:tzsxyzl@126.com

(26.73%) and WUE (5.75%) were increased significantly ($P < 0.05$), and C_i (-2.04%) was decreased significantly compared to that of the control. The results of subgroup analysis showed that desert steppe or arid areas were respectively sensitive to rainfall increase, while meadow steppe or humid areas were respectively sensitive to rainfall decrease. Under rainfall enhancement conditions, grasses or dominant species tend to adopt acquisitive strategies, while under rainfall reduction conditions, they turn to conservative strategies. This study clarifies the differentiated responses of grassland plants in northern China to rainfall changes, providing a scientific basis for predicting the stability and functional evolution of grassland ecosystems under climate change.

Key words: Rainfall decrease; Rainfall increase; Functional traits; Gas exchange parameters; Meta analysis

降雨活动决定土壤水分条件,显著影响植物的生长发育状况^[1]。然而,联合国气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)报告指出,全球降雨格局正因气候变暖而呈现区域性暖干化、暖湿化加剧的趋势^[2]。我国草原总面积为2.6亿公顷,占陆地面积的27.5%,是我国最大的陆地生态系统^[3]。草原不仅是我国畜牧业和旅游业发展的基石,还具有涵养水源、防风固沙以及稳定陆地生态系统碳氮循环等十分重要的生态服务功能^[4-6]。然而,草原植物的生活史较短、种群更新较快、恢复能力较弱,相比于其他陆地生态系统更容易受到气候变化的影响^[7]。伴随着降雨格局局部暖干化和暖湿化程度加重,水分因子深刻影响着草原植物的生长繁殖、光合生理以及功能性状等特征,从而改变草原植物群落的结构和分布,进而影响草原生态系统的稳定性和功能^[8]。

我国草原类型多样,生物多样性高,广泛分布于干旱区与湿润区。不同区域气候、土壤与植被异质性较大,对降雨变化的敏感性不同^[9]。我国降雨格局总体呈现西北与东南地区逐年增加的趋势,而在草原区则呈现逐年波动上升的趋势^[10-11]。降雨的时空分布变化缓慢而显著地改变着草原的结构^[12]。例如,荒漠草原植物碱韭(*Allium polyrhizum*)通过减小比叶面积(Specific leaf area, SLA)和增加根冠比提高抗旱能力,而沙生针茅(*Stipa caucasica*)无显著变化,表明降雨变化对荒漠草原不同优势种的生物量分配模式影响显著不同^[13]。干旱时期及持续时间显著改变了高寒草甸群落的结构与功能多样性^[14]。冯彩霞^[15]的研究表明,典型草原植物冰草(*Agropyron cristatum*)光合生理特征对降雨变化的敏感性高于二裂委陵菜(*Potentilla bifurca*)。这表明不同类型草原与不同草原植物功能群对降雨的生理与生态响应具有显著差异性。其中,草原植物在不同水分条件下的功能性状与气体交换特性的响应机制仍需深入研究。

降雨变化对植物功能性状与气体交换具有显著影响。随着环境水分的充盈,细胞膨压增加,为

叶片扩展、茎秆伸长提供动力^[16]。光合系统得到活化增强,气孔大幅开放加速物质交换与代谢过程。反之,降雨减少导致细胞失水,叶片萎蔫,气孔闭合抑制气体交换,光合作用减弱影响固碳效率^[17]。植物功能性状动态与气体交换过程相互影响,密不可分。植物光合作用和水力学的大一统理论指出,植物光合作用在不同水分条件下通过调节叶片水力性状达到资源最大化利用^[18]。植物受光面积、气孔分布依赖叶面积的变化,而光合作用效率直接影响叶干物质合成。侯雅琳^[19]证明降雨增加促进湿地生态系统中芦苇(*Phragmites australis*)的株高、基径、叶长等功能性状显著增加,同时净光合速率(Photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(Transpiration rate, T_r)与气孔导度(Stomatal conductance, G_s)显著提高,但水分利用效率(Water use efficiency, WUE)显著下降。植物SLA与WUE分别反映了植物叶片尺度上对外界环境的适应和碳水耦合的关系。SLA增加,表明叶片更宽阔而轻薄,光合能力增强,但对逆境抵抗力更低,表明植物采取获取型策略。而更高的WUE显示更精细调节水分的吸收与利用,倾向于保守型策略^[20]。这一特征组合与植物经济谱理论一致,反映了植物在获取型与保守型策略间的连续变化模式^[21]。然而,草原植物对降雨变化的响应研究仍没有统一的结论。有研究表明,蒙古冰草(*Agropyron mongolicum*)在减雨条件下主动增加SLA以适应干旱^[22],而 C_4 植物在增雨条件下具有更高的WUE^[23]。此外,高寒草甸中垂穗披碱草(*Elymus nutans*)的 G_s 相较于麻花艹(*Gentiana straminea*)对增雨更为敏感^[24]。这表明大尺度下我国不同草原生态系统的功能性状-碳水耦合响应规律尚未得到系统整合,不同植物功能群应对降雨变化的适应机制仍不明确。

鉴于不同草原类型及其植物功能群对降雨变化的响应存在显著差异,不同植物在应对降雨变化时采取的生存策略亦不尽相同。降雨变化对我国各类草原生态系统的影响特征及差异性仍缺乏系统比较。

特别是,不同草原植物如何通过调整功能性状以应对降雨减少或增加,其适应策略和生态学机制尚未得到充分揭示。因此,有必要从植物功能性状与碳水耦合过程的角度,对降雨减少或增加条件下草原植物的生存策略响应开展综合、定量的分析研究。

1 材料与方法

1.1 数据检索收集

本研究采用 Meta 分析的方法。首先使用 Web of Science, Google Scholar 和中国知网 (China National Knowledge Infrastructure, CNKI) 等网站完成文献检索。关键词如下:“降水(降雨)(Precipitation)”或“干旱(Drought)”或“降水(降雨)控制(Precipitation manipulation)”或“灌溉(Irrigation)”或“降雨(Rainfall)”或“土壤水分(Soil moisture)”或“水分亏缺(Water deficit)”+“草原(Grassland/Steppe)”或“草甸(Meadow)”+“叶片(Leaf)”+“功能性状(Functional traits)”+“气体交换参数(Gaseous exchange parameters)”或“净光合速率(Net photosynthetic rate)”或“光合作用(Photosynthesis)”或“气孔导度(Stomatal conductance)”或“水分利用效率(Water use efficiency)”。检索年限为 2000—2024 年,检索完成后进行文献筛选。

本研究所纳入的文献必须满足以下条件:(1)实验样本需在严格控制条件下进行,且文献中应明确描述关键试验信息,包括试验地点(经纬度)、气候条件(如年均降雨量, Mean annual precipitation, MAP)、试验设计(包括水分控制梯度与处理持续时间)以及研究植物的学名等。除此之外,试验中其他环境条件应保持一致,以确保结果的可比性。(2)数据来源仅限于野外实地试验,例如遮雨棚挡雨措施或灌溉模拟降雨变化措施(不包括盆栽或温室条件以及数值模拟)。本研究将自然降雨且未进行其他处理的试验组设为对照组,将仅控制降雨或水分输入变化的试验组设为处理组。(3)研究仅限于中国天然草甸草原、典型草原及荒漠草原类型,而森林草原过渡带及人工草地被排除在外。从符合条件的文献中提取植物叶片功能性状及气体交换参数[叶面积(Leaf area, LA)、比叶面积(SLA)、净光合速率(P_n)、水分利用效率(WUE)、蒸腾速率(T_r)、气孔导度(G_s)以及胞间二氧化碳浓度(C_i)]的配对数据,包括对照组与处理组的均值、标

准差(或标准误、置信区间)及样本量。对于文中能够提供 Meta 分析所需要的表格数据,直接进行提取或进行数值转换后提取,对于以统计图的形式发表的数据,使用数据提取软件 Web Plot Digitizer Version 4(<https://automeris.io/>)获取数据^[25]。如果同一篇研究中出现以下情况,则可以将其视为不同的实验样本,均纳入此次 Meta 分析:(1)多个试验地点,各个地点具有独立的对照和处理;(2)研究了不同类型的草原生态系统;(3)研究了不同植物对降雨变化的响应;(4)植物属于同一物种但处于不同测定时期;(5)不同梯度的降雨处理。对数据进行检索和筛选后,最终建立了一个包含 45 篇经过同行评审的研究论文的数据集。将所有数据按不同的降雨强度[轻度增雨(0%~50%)、重度增雨(50%~100%)、轻度减雨(0%~-50%)和重度减雨(-50%~-100%)]^[26],植物功能群(禾本科、豆科和杂类草),群落优势度(优势种和非优势种),草原类型(草甸草原、典型草原和荒漠草原)^[27],地理干湿分区(MAP≤400 mm 和 MAP>400 mm)进行分组。

1.2 数据分析方法

为统一降雨变化幅度,将降雨变化范围按照以下公式换算为-100%~100%:

$$\text{降雨变化}(\%) = \frac{W_t - W_c}{W_c} \times 100\% \quad (1)$$

式中, W_t 及 W_c 分别代表了降雨处理组和环境对照组的水分变化量(mm),如果同一年内多次进行水分处理则统计总水分变化量。

本研究中使用自然对数响应比(Natural logarithmic response ratio, lnRR)作为效应值来衡量降雨变化对植物叶片气体交换特征的影响,计算公式如下^[28]:

$$\ln RR = \ln\left(\frac{X_t}{X_c}\right) = \ln X_t - \ln X_c \quad (2)$$

式中, X_t 和 X_c 分别为降雨处理组和环境对照组的平均值。每一条数据结果的自然对数响应比研究方差(v_i)为:

$$v_i = \frac{S_t^2}{N_t \times X_t^2} + \frac{S_c^2}{N_c \times X_c^2} \quad (3)$$

式中, X_t , S_t , N_t 和 X_c , S_c , N_c 分别为降雨处理组和环境对照组的平均值、标准差、样本量。

采用随机效应模型(Random effects model),结合单个研究样本的 lnRR_{*ij*}值($i=1, 2, 3, 4, \dots, m; j=$

1,2,3,4,...,k),通过加权方式计算所有纳入研究的加权响应比值($\ln RR_{++}$),权重(w_i)为研究内方差与研究间方差和的倒数,公式如下^[29-30]:

$$w_i = \frac{1}{v_i + \tau^2} \quad (4)$$

式中, v_i 为研究内方差, τ^2 为研究间方差,由于增减雨处理导致的异质性来源不同,因此采用不同的 τ^2 ,利用R(version 4.4.2)中的“metafor”包进行估算,采用限制性极大似然法(Restricted Maximum Likelihood,REML)获得。

通过权重进行加权运算,以下标“++”标记加权响应比值($\ln RR_{++}$), $\ln RR_{++}$ 通过公式(5)计算:

$$\ln RR_{++} = \frac{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k w_{ij} \times \ln RR_{ij}}{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k w_{ij}} \quad (5)$$

式中, m 为级别组数, k 是第 i 个组的组别数。若 $\ln RR_{++} > 0$,说明处理对实验结果产生正效应;若 $\ln RR_{++} = 0$,说明处理对实验结果不产生影响;若 $\ln RR_{++} < 0$,说明处理对实验结果产生负效应。其标准误 $[s(\ln RR_{++})]$ 计算公式为:

$$s(\ln RR_{++}) = \sqrt{\frac{1}{\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^k w_{ij}}} \quad (6)$$

为了更好地描述降雨处理对某一参数影响的大小,本研究将上述加权响应比转换为百分比变

化,计算公式如下^[31]:

$$\text{百分比变化} = [\exp(\ln RR_{++}) - 1] \times 100\% \quad (7)$$

$\ln RR_{++}$ 的95%置信区间(Confidence interval, CI)由以下公式得出:

$$95\% CI = \ln RR_{++} \pm C_{\alpha/2} \times s(\ln RR_{++}) \quad (8)$$

其中 $C_{\alpha/2}$ 为标准正态分布的95%双尾临界值,取值为1.96。当一个组的数据点数小于20时,本研究采用bootstrap方法,通过R中的“boot”包定义新函数实现,以9999次重采样迭代得出95%的置信区间,确保结果可复现^[32]。

如果 $\ln RR_{++}$ 的95%CI与0重叠,则认为降雨处理对气体交换特征影响不显著($P > 0.05$)。如果 $\ln RR_{++}$ 的95%CI不与0重叠,则认为降雨处理对气体交换特征影响作用显著($P < 0.05$),CI位于零左侧为负效应,右侧为正效应。

本研究通过建立线性混合效应模型来量化分析降雨变化对草原植物功能性状与气体交换参数的影响。其中,以降雨的百分比变化作为固定效应,将不同的研究文献作为随机效应,采用R中的“lme4”及“lmerTest”包完成模型构建与显著性检验。利用Q检验进行研究间异质性分析,当 $P < 0.05$ 时认为具有显著异质性,并采用失安全系数检验(表1)是否存在发表偏倚,当 $P > 0.05$ 时认为不存在发表偏倚,否则存在发表偏倚,结果可靠^[33]。所有分析结果均采用R中“ggplot2”包进行可视化。

表1 Rosenthal失安全系数结果

Table 1 Results of Rosenthal's fail-safe number

参数 Parameters	处理 Treatment	失安全系数 Fail-safe number	处理 Treatment	失安全系数 Fail-safe number
叶面积 Leaf area, LA	降雨减少	13 788****	降雨增加	692****
比叶面积 Specific leaf area, SLA	Rainfall decrease	3524****	Rainfall increase	767****
净光合速率 Net photosynthetic rate, P_n		115 083****		7 312 096****
水分利用效率 Water use efficiency, WUE		2369****		543 769****
蒸腾速率 Transpiration rate, T_r		65 126****		5 258 741****
气孔导度 Stomatal conductance, G_s		25 128****		2 767 148****
胞间二氧化碳浓度 Intercellular carbon dioxide concentration, C_i		234****		7 398 300****

注:Rosenthal失安全系数用于评估Meta分析结果可靠性。失安全系数上标****代表极显著不存在发表偏倚($P < 0.0001$)

Note: Rosenthal's fail-safe number was used to evaluate the reliability of the results of Meta analysis. The superscript **** for the fail-safe number indicates extremely significant absence of publication bias at the 0.0001 level

2 结果与分析

2.1 减雨对叶片功能性状和气体交换参数的影响

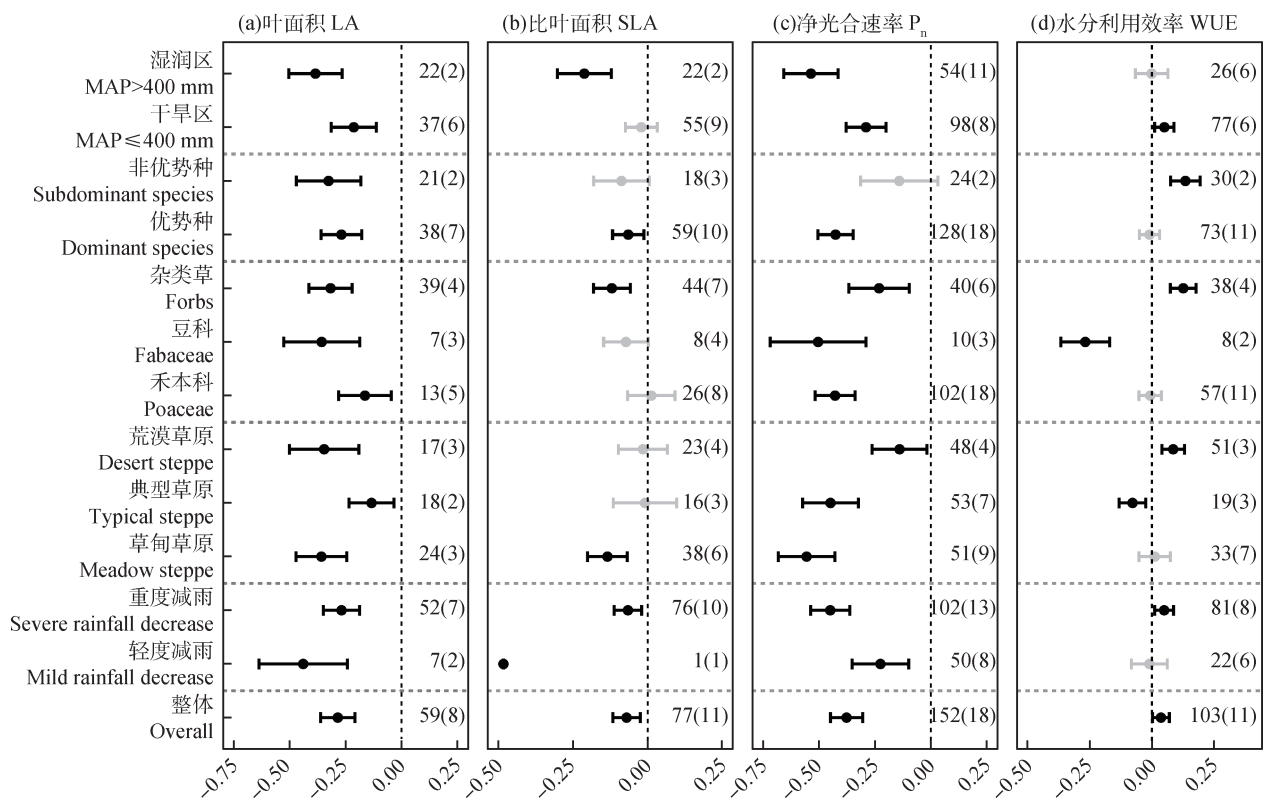
减雨条件下,LA(-24.80%),SLA(-6.78%)、 P_n (-31.38%), T_r (-27.60%)和 G_s

(-20.95%)显著($P < 0.05$)下降,而植物WUE显著提高了3.71%。轻度减雨下 C_i 显著降低16.44%,与轻度减雨相比,重度减雨下 P_n (-36.19%)显著降低。除SLA, P_n 与 C_i 以外,不同减雨程度下植物叶片的功能性状与气体交换参数

差异不明显。草甸草原植物相较于其他草原类型植物受到减雨的抑制程度更剧烈,SLA(−12.58%)、 T_r (−42.36%)相比于其他草原类型显著降低,但WUE无显著变化。草甸草原(−30.10%)与荒漠草原(−29.24%)植物LA对减雨的响应相似,而典型草原(−22.88%)与荒漠草原(−20.88%)植物 T_r 对减雨的响应相似。荒漠草原的WUE(8.92%)在减雨条件下显著提高,且 P_n (−13.03%)受减雨的抑制程度显著小于其他草原(草甸草原为−42.60%,典型草原为−36.12%)。减雨条件对禾草、豆科植物与杂类草的影响基本无显著差异,然而豆科植物(−23.52%)和杂类草(13.43%)的WUE在水分减少下呈现显著不同的响应($P<0.05$)。减雨对草原植物群落中的优势种抑制更为明显。优势种植物 P_n (−34.67%)和 G_s (−28.72%)与非优势种相比受到减雨的抑制更为显著,而非优势种植物在减雨条件下WUE(14.40%)显著提高。干旱区与湿润区对降雨减少的响应具有较大差异。与干旱区植物相比,湿润区植物受到减雨的抑制效应更严重,其中LA(−31.94%)、SLA(−19.10%)、 P_n (−41.48%)、 T_r (−40.42%)、 G_s (−42.25%)与 C_i (−10.63%)在减雨条件下显著低于干旱区植物,而干旱区植物WUE(5.11%)与 C_i (12.05%)在减雨条件下显著提高(图1)。

2.2 增雨对叶片功能性状和气体交换参数的影响

增雨条件下,植物LA(8.07%)、 P_n (24.60%)、WUE(5.75%)、 T_r (23.94%)与 G_s (26.73%)显著提高($P<0.05$),而 C_i (−2.04%)显著下降,同时SLA无显著变化。不同增雨强度对草原植物影响具有显著差异,轻度增雨下,植物WUE(14.67%)显著提高而 C_i (−5.16%)显著降低,重度增雨相较于轻度增雨显著提高了 P_n (31.60%)、 T_r (40.51%)、 G_s (42.05%)与 C_i (6.88%),显著降低了WUE(−10.15%)。草甸草原相较于其他草原类型对水分增加不敏感, P_n (8.38%)与 G_s (10.73%)显著提高而其他性状无显著变化。典型草原 P_n (22.19%)、WUE(12.13%)与 T_r (17.91%)显著提高而 C_i (−2.55%)显著下降。荒漠草原对水分的增加更敏感,其中LA(20.10%)、 P_n (22.19%)、 T_r (62.12%)、 C_i (5.64%)显著上升而SLA(−8.31%)与WUE(−16.21%)显著下降。增雨条件下,禾本科植物叶片性状无显著变化, P_n (24.31%)、WUE(16.06%)与 T_r (20.15%)显著提高而 C_i (−4.03%)显著下降。豆科植物 P_n (9.62%)、 T_r (8.49%)、 G_s (10.17%)与 C_i (5.66%)显著上升,杂类草 P_n (29.63%)显著提高而WUE(−7.10%)显著下降。与其他功能群植物相比,杂类草对降雨增加更敏感, T_r (35.57%)与 G_s



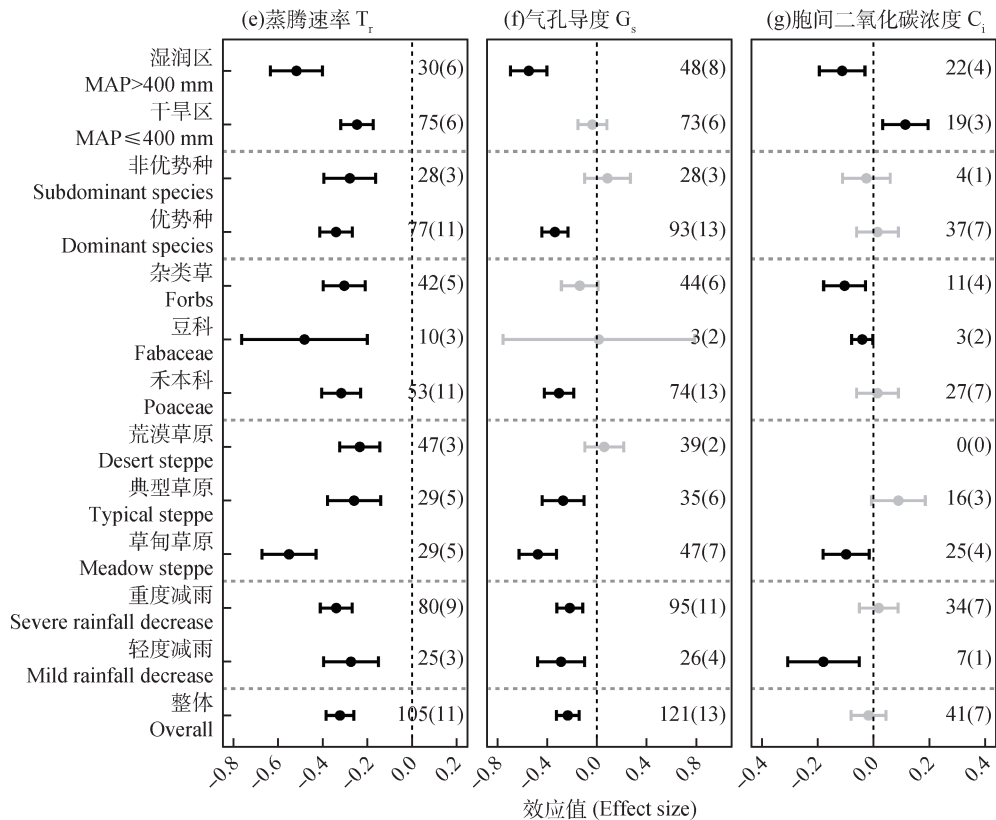


图 1 降雨减少对草原植物功能性状与气体交换参数的影响

Fig. 1 The influence of rainfall decreases on the functional traits and gas exchange parameters of grassland plants

注:亚组分析展示不同组内降雨减少对草原植物叶片功能性状与气体交换参数的影响差异,图中为效应值 $\pm 95\%$ 置信区间。黑色填充置信区间代表显著($P < 0.05$),其中位于0线左侧为负效应,右侧为正效应。灰色填充置信区间代表不显著($P > 0.05$)。每一个指标右侧数字为样本量,括号内数字为对应研究篇数

Note: Subgroup analysis shows the differences in the effects of rainfall decrease on the functional traits of grassland plant leaves and gas exchange parameters within different groups. The figure shows the $\pm 95\%$ confidence intervals of the effect values. Black-filled confidence intervals represent significance ($P < 0.05$), where those on the left side of the 0 line are negative effects and those on the right side are positive effects. Grey-filled confidence intervals represent insignificance ($P > 0.05$). The number to the right of each indicator represents the sample size, and the number in parentheses indicates the corresponding number of research articles

(35.50%)显著上升。增雨条件下,草原植物群落中优势种植物除SLA不显著以外其余性状显著提高,而非优势种植物相较于优势种对水分增加更为敏感,其中 P_n (49.54%)、 T_r (77.50%)与 G_s (87.70%)相比优势种显著提高,且WUE(−20.09%)显著下降。增雨条件下,干旱区草原植物相较于湿润区草原植物更敏感。与湿润区相比,干旱区草原植物 P_n (27.01%)、 T_r (25.84%)与 G_s (30.48%)显著提高,而SLA(−3.58%)与 C_i (−3.95%)显著下降(图2)。

2.3 草原植物对降雨变化的响应

线性混合效应模型结果表明植物 LA 、 P_n 、WUE、 T_r 及 G_s 受到降雨变化的显著影响($P < 0.05$),而SLA及 C_i 与降雨变化无显著关系。其中,

植物 LA 、 P_n 、 T_r 以及 G_s 随着降雨增加呈显著的升高趋势,而WUE呈现显著的下降趋势($P < 0.05$)。降雨变化下 T_r 变化速率(slope=0.550)大于 P_n 变化速率(slope=0.546)(图3)。

3 讨论

3.1 植物对水分变化的对称与非对称响应机制

本研究结果表明, LA 、 P_n 、 T_r 与 G_s 表现为显著的对称变化:在减雨条件下显著降低,而在增雨条件下显著上升,印证了线性混合效应模型的结果,与其他人的研究结果一致^[34-36]。而WUE在降雨减少或增加条件下表现出截然相反的变化,总体上随着降雨增加而显著下降,但不同降雨梯度下WUE变化显著不同,呈现非对称响应特征,这与张娟^[37]

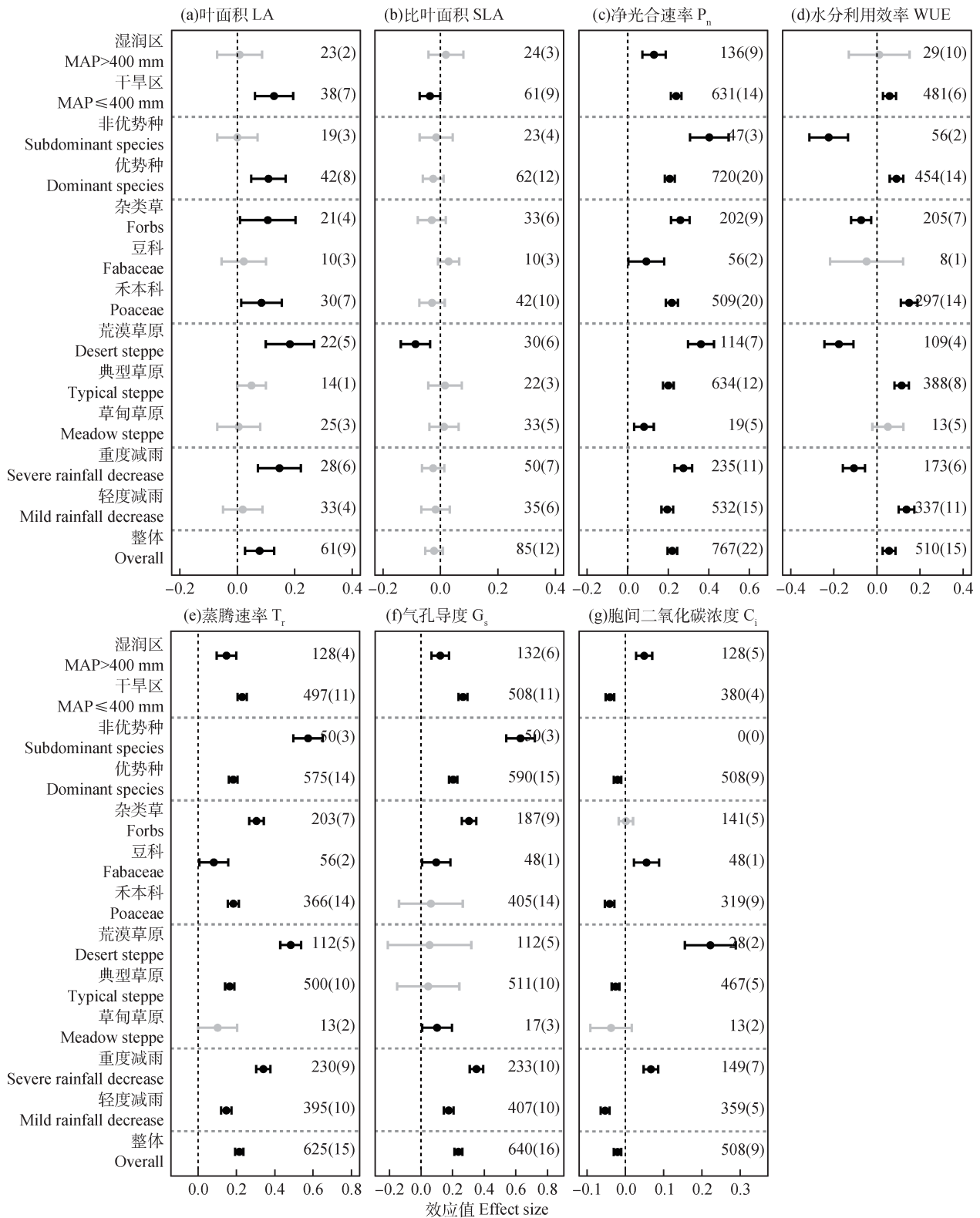


图 2 增雨对草原植物功能性状与气体交换参数的影响

Fig. 2 The influence of rainfall increases on the functional traits and gas exchange parameters of grassland plants

注: 亚组分析展示不同组内增雨对草原植物叶片功能性状与气体交换参数的影响差异, 图中为效应值 $\pm 95\%$ 置信区间。黑色填充置信区间代表显著($P < 0.05$), 其中位于0线左侧为负效应, 右侧为正效应。灰色填充置信区间代表不显著($P > 0.05$)。每一个指标右侧数字为样本量, 括号内数字为对应研究篇数

Note: Subgroup analysis shows the differences in the effects of rainfall increases on the functional traits of grassland plant leaves and gas exchange parameters within different groups. The figure shows the $\pm 95\%$ confidence intervals of the effect values. Black-filled confidence intervals represent significance ($P < 0.05$), where those on the left side of the 0 line are negative effects and those on the right side are positive effects. Grey-filled confidence intervals represent insignificance ($P > 0.05$). The number to the right of each indicator represents the sample size, and the number in parentheses indicates the corresponding number of research articles

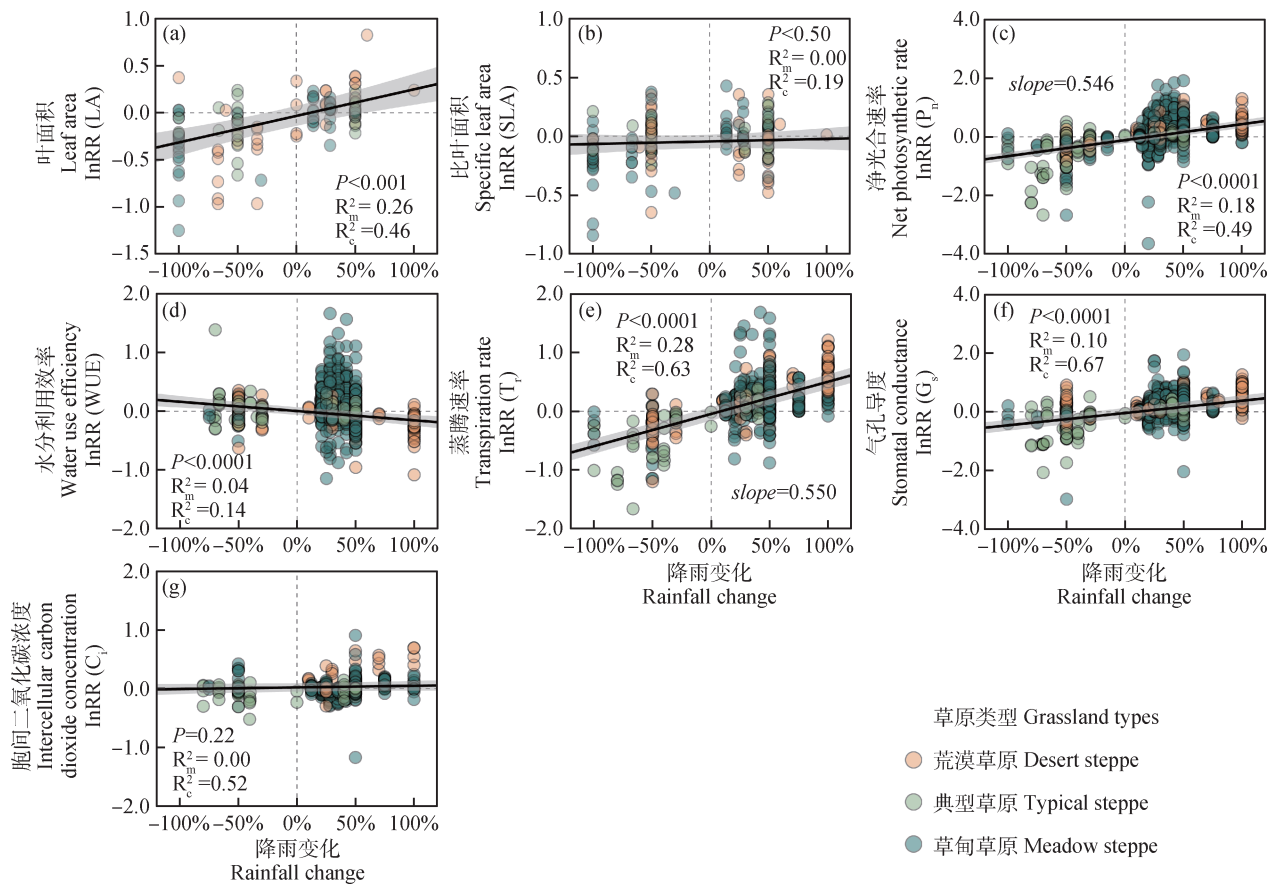


图3 叶片功能性状与气体交换参数对降雨变化的响应

Fig. 3 The response of leaf functional traits and gas exchange parameters to rainfall changes

注:降雨变化对植物功能性状和气体交换参数影响的线性混合效应模型结果。散点颜色代表不同的草原类型。黑色实线为植物对降雨变化整体响应的预测结果,灰色区域为预测结果的95%置信区间。 $P < 0.05$ 表明植物整体对降雨变化有显著响应。 R_m^2 为边际 R^2 , R_c^2 为条件 R^2 , slope为斜率。(a)为叶面积(LA);(b)为比叶面积(SLA);(c)为净光合速率(P_n);(d)为水分利用效率(WUE);(e)为蒸腾速率(T_r);(f)为气孔导度(G_s);(g)为胞间二氧化碳浓度(C_i)

Note: The results of the linear mixed effects model of the influence of rainfall changes on plant functional traits and gas exchange parameters. The scattered colors represent different types of grasslands. The black solid line represents the prediction results of the overall response of plants to rainfall changes, and the gray area represents the 95% confidence interval of the prediction results. A P value < 0.05 indicates that the plants as a whole have a significant response to changes in rainfall. R_m^2 is marginal R^2 , and R_c^2 is conditional R^2 , "slope" represents the slope. Figure (a) shows Leaf area (LA); Figure (b) shows Specific leaf area (SLA); Figure (c) shows Net photosynthetic rate (P_n); Figure (d) shows Water use efficiency (WUE); Figure (e) shows Transpiration rate (T_r); Figure (f) shows: Stomatal conductance (G_s); Figure (g) shows Inter-cellular carbon dioxide concentration (C_i)

的研究结果一致。有研究表明降雨增加有助于叶肉细胞膨胀,支撑并舒展叶片达到最佳截光面积,同时叶片水势调控气孔开闭活动^[38-39]。此外,水分作为光合作用的原料和相关光合酶促反应的必需物质,几乎参与植物体内所有生化反应^[40]。降雨增加强化植物蒸腾过程的拉力可以提高根系对土壤水分和矿物质的吸收效率和有机物的转运效率^[41]。而水分不足会引起叶片萎蔫,降低植物叶面积,导致蒸腾作用降低,减少气孔开放程度,提高植物保水能力^[42]。这与本研究的结果互相印证,叶片功能性状和气体交换参数在降雨增加条件下显著升高

以提高资源获取和利用能力,而降雨减少条件通过降低气体交换,保留水分以抵御胁迫。表明植物通过调控叶片功能性状和气体交换过程,提高自身对降雨增加或减少趋势的适应能力。

WUE与SLA是表征植物应对环境变化的两个关键性状,反映了气候变化背景下植物资源利用获取型策略与保守型策略的差异^[43-44]。本研究发现,水分变化对草原植物WUE具有显著影响,且WUE随着降雨输入的增加而显著减少,同时除 C_i 及WUE以外,其他气体交换参数呈现显著上升趋势,这与王慧等^[45]的研究结果一致。线性混合效应模

型结果显示,降雨变化对 T_r 的影响略大于对 P_n 的影响。这说明减雨条件下 T_r 相比 P_n 小幅下降以及增雨条件下 T_r 相对于 P_n 小幅上升最终导致了 WUE 显著下降。本研究结果表明在降雨逐渐增加的背景下,草原植物倾向于消耗更多的水分来固定碳,即光合速率与蒸腾速率的异速增加带来的非对称响应,这与 Hai 等^[46]的研究结果一致。其次,植物 G_s 上升进一步增强植物叶片内部与外界环境的气体交换,适应 T_r 升高并耗散过剩的水分^[47]。从叶片功能性状角度来说,植物维持较低的 SLA 有助于其在干旱环境中存活^[48]。本研究发现,减雨条件下植物 LA 显著下降,最终导致 SLA 下降,植物倾向保守型策略减少水分损失^[49]。相反,在增雨条件下,LA 增加,SLA 总体变化不显著,这可能是叶片干物质积累同步上升导致的。其中,荒漠草原类型 SLA 下降显著,证明荒漠草原植物在降雨增加条件下采取获取型策略。叶片功能性状与气体交换参数的对称与非对称响应揭示了草原植物通过在获取型与保守型策略间的权衡转换,主动适应降雨变化。

3.2 草原植物功能性状与气体交换对降水变化的环境影响因素

草甸草原分布于冷凉湿润气候区,具有更高的生物多样性、更强的生态系统抵抗力,其景观和植被分布与荒漠草原显著不同。荒漠草原植物则长期适应干燥气候,叶片结构特化以减少水分损失,且 WUE 更高^[50]。此外,荒漠草原相较于草甸草原具有更高比例的 C_4 植物,具有高效碳水转换能力,同时群落空间分布稀疏,种间竞争相对较弱^[51-52]。因此,减雨条件下草甸草原 SLA 与 T_r 急剧降低以保留水分,表明草甸草原相较于荒漠草原对减雨信号更敏感。草甸草原 P_n 受到干旱的抑制程度也显著高于荒漠草原,这与 G_s 显著下降减少了 C_i 作为光合作用底物的结果相印证^[53]。荒漠草原在增雨条件下表现出剧烈变化。LA 上升增加截光面积, C_i 提高增加光合作用底物浓度,最终促进 P_n 上升,增强植物固碳能力。而 WUE 显著下降,表明荒漠草原在增雨条件下更倾向于获取型策略,这与 Hu 等^[54]的研究结果相一致。 T_r 的升高会产生充足蒸腾拉力,进而提升养分与能量的转运效率^[55]。荒漠草原 WUE 在减雨条件下的显著升高,进一步印证了植物对干旱贫瘠环境已形成长期适应机制^[56]。典型草原因气候条件介于草甸草原和荒漠草原之间,对

降雨变化的响应也大致介于两者之间。值得注意的是,典型草原在减雨条件下 WUE 显著降低,而在增雨条件下反而升高,这与袁雪婷^[57]的研究结果一致,提示在温带典型草原区,严重减雨可导致植物碳水过程解耦,进而降低 WUE;而在增雨条件下,植物则通过特定的策略适应水分增加而提高 WUE。同时本研究结果表明在减雨下植物通过降低 LA 以及气体交换活动,支持了土壤-叶片水导度控制理论^[58]。从区域尺度来看,降雨变化对不同地理区域的影响与不同草原类型的结果高度相似。湿润区受到减雨的抑制作用比干旱区更明显,这印证了湿润区高寒草甸草原在长期降雨增加条件下对减雨胁迫抵抗力显著降低^[59]。而干旱区在增雨条件下 SLA 与 WUE 的显著提高说明了干旱区草原植物伴随暖湿化趋势转向获取型策略^[60]。

不同功能群植物对减雨和增雨的响应存在显著差异。禾本科植物是草原的优势物种,常占据核心地位,甚至成为群落的建群种。相较于其他功能群,禾本科植物具有较高的光合能力和繁殖能力,同时具备更强的抗逆性^[61]。因此,在减雨条件下,尽管 P_n 与 T_r 显著下降,其 SLA 与 WUE 仍然保持稳定,维持碳水获取与转化的平衡。在资源丰富时,禾本科植物能迅速调整生活策略以增强对资源的获取利用能力,在增雨条件下显著提高气体交换参数,促进能量和物质的高效转化和流通^[62]。豆科植物与根瘤菌形成共生关系可以有效提高对水分的利用能力。然而,土壤水分的变化会直接影响土壤微生物的活性与分布,从而间接影响豆科植物的生理活动^[63]。减雨条件下,植物体脱落酸分泌增加可促进结构蛋白基因表达以增强抗旱性^[64]。但根瘤菌对脱落酸高度敏感,过量的脱落酸会抑制根系结瘤,从而削弱其吸收水分和养分的能力^[65]。对于杂类草,减雨条件下 LA 显著下降引起 SLA 显著下降。尽管 P_n 与 T_r 下降,但 C_i 提高有利于光合固碳,从而提高 WUE。表明杂类草在减雨条件下通过抑制气孔开度降低 T_r 以节约水分,表现为典型的保守用水策略^[66]。相反,在增雨条件下,杂类草叶片功能性状保持不变而 G_s 显著提高,对 T_r 的增强作用高于 P_n ,WUE 显著下降,印证了降雨变化强度是影响杂类草生长的重要因素之一^[67]。此外,不同竞争地位的物种也表现出不同的响应模式。减雨条件下,优势种的叶片 LA 与 SLA 显著下降, P_n 与 T_r 的同步下降保持了 WUE。而非优势种叶片性状无显著变化,通过降低 T_r 以提高

WUE,这与Matos等^[68]的结果一致。增雨条件下,非优势种的SLA显著增加,气体交换参数比优势种波动剧烈,对水分变化更为敏感。相反,优势种LA显著增加,干物质合成能力显著提高,同时 C_i 显著下降,表明增雨条件下植物光合能力大幅提升而使得 CO_2 供应不足,这与WUE显著增加的结果相吻合^[69]。综上,不同功能群与物种在减雨和增雨条件下采取不同的生理与形态策略,以实现碳水平衡与水分调控。这种多样化的响应策略体现了草原群落在环境波动下的功能冗余性与生态稳定性。

4 结论

本研究结果表明:(1)增雨促进而减雨抑制草原植物的叶片功能性状和气体交换参数;(2)干旱区或荒漠草原对增雨信号敏感,湿润区或草甸草原对减雨信号敏感;(3)禾本科植物倾向于保守型策略而杂类草倾向于获取型策略;(4)优势种在减雨条件下采取保守型策略,而在增雨条件下转向获取型策略。我国草原生态系统对降雨变化的响应具有高度异质性,未来应关注气候因子间的交互效应,以及植物功能性状的网络反馈机制。

参考文献

- [1] WANG J, FU B J, LU N, et al. Seasonal variation in water uptake patterns of three plant species based on stable isotopes in the semi-arid Loess Plateau[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 609: 27-37
- [2] ALLAN R P, ARIAS P A, BERGER S, et al. Summary for policymakers: Climate change 2021 - The physical science basis - Sixth assessment report [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2023: 3-32
- [3] 韩国栋. 中国草地资源[J]. 草原与草业, 2021, 33(4): 2
- [4] HAN G D. Grassland resources in China[J]. *Grassland and Prataculture*, 2021, 33(4): 2
- [5] BAI Y F, COTRUFO M F. Grassland soil carbon sequestration: current understanding, challenges, and solutions[J]. *Science*, 2022, 377(6606): 603-608
- [6] BRISKE D D. Rangeland systems: processes, management and challenges [M]. Cham: Springer International Publishing, 2017: 263-395
- [7] GUO Q, HU Z M, LI S G, et al. Contrasting responses of gross primary productivity to precipitation events in a water-limited and a temperature-limited grassland ecosystem [J]. *Agricultural and Forest Meteorology*, 2015, 214/215: 169-177
- [8] AN Q, HE H X, NIE Q W, et al. Spatial and temporal variations of drought in Inner Mongolia, China[J]. *Water*, 2020, 12(6): 1715
- [9] WANG Y F, XUE K, HU R H, et al. Vegetation structural shift tells environmental changes on the Tibetan Plateau over 40 years[J]. *Science Bulletin*, 2023, 68(17): 1928-1937
- [10] 黄琳铭, 赵芬, 胡国铮, 等. 中国北方不同草地类型植被响应极端气候的差异分析[J]. *生态学报*, 2025, 45(24): 12122-12134
- [11] HUANG L M, ZHAO F, HU G Z, et al. A study of differential vegetation responses to extreme climate events across grassland types in Northern China[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2025, 45(24): 12122-12134
- [12] 孔锋, 薛澜. 1961—2017年中国不同长历时暴雨与总降雨事件的空间分异特征对比研究[J]. *长江流域资源与环境*, 2019, 28(9): 2262-2277
- [13] KONG F, XUE L. Comparative study on spatial differentiation characteristics of different long duration heavy rainfall and total rainfall events in China from 1961 to 2017[J]. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2019, 28(9): 2262-2277
- [14] 张丽平, 高海林, 韩燕丽. 锡林郭勒草原近60年降水变化特征分析[J]. *内蒙古科技与经济*, 2023(18): 89-91
- [15] ZHANG L P, GAO H L, HAN Y L. Analysis of precipitation variation characteristics of Xilingol grassland in the past 60 years[J]. *Inner Mongolia Science Technology & Economy*, 2023(18): 89-91
- [16] 刘洋洋, 任涵玉, 章钊颖, 等. 中国草地覆盖度时空动态格局及其影响因素[J]. *水土保持研究*, 2022, 29(2): 221-230, 242
- [17] LIU Y Y, REN H Y, ZHANG Z Y, et al. Temporal and spatial dynamic pattern of grassland coverage and its influencing factors in China[J]. *Research of Soil and Water Conservation*, 2022, 29(2): 221-230, 242
- [18] 马蓉, 李俊瑶, 岳平, 等. 降水变化下荒漠草原优势植物功能性状对生物量分配的调节机制[J]. *草业学报*, 2025, 34(11): 31-39
- [19] MA R, LI J Y, YUE P, et al. Regulatory mechanisms of biomass allocation governed by functional traits of dominant plants in desert steppe under precipitation changes[J]. *Acta Prataculture Sinica*, 2025, 34(11): 31-39
- [20] 刘慧慧, 胡国铮, 干珠扎布, 等. 高寒草甸植物群落功能多样性对不同生长期干旱的响应机制[J]. *生态学报*, 2023, 43(16): 6605-6616
- [21] LIU H H, HU G Z, GANJU Z, et al. Responses of functional diversity of plant communities to drought in different growing periods in alpine meadow[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(16): 6605-6616
- [22] 冯彩霞. 氮、水添加对温带典型草原群落优势植物光合特性的影响[D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2022: 25-28
- [23] FENG C X. The effect of nitrogen and water addition on photosynthetic properties of dominant species plant in temperate typical grassland community[D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2022: 25-28
- [24] COSGROVE D J. Growth of the plant cell wall[J]. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2005, 6(11): 850-861
- [25] RAZI K, MUNEEER S. Drought stress-induced physiological mechanisms, signaling pathways and molecular response of chloroplasts in common vegetable crops[J]. *Critical Reviews in Biotechnology*, 2021, 41(5): 669-691
- [26] JOSHI J, STOCKER B D, HOFHANS L F, et al. Towards a unified theory of plant photosynthesis and hydraulics [J]. *Nature Plants*, 2022, 8(11): 1304-1316

- [19] 侯雅琳. 模拟降雨量变化对黄河三角洲湿地植物群落特征和功能性状的影响[D]. 开封:河南大学,2022:50-52
HOU Y L. Effects of simulated precipitation changes on plant community characteristics and functional traits of a wetland in the yellow river delta, China[D]. Kaifeng:Henan University, 2022:50-52
- [20] CARVAJAL ACOSTA A N, AGRAWAL A A, MOONEY K. Plant water-use strategies as mediators of herbivore drought response: ecophysiology, host plant quality and functional traits[J]. *Journal of Ecology*, 2023, 111(3): 687-700
- [21] WRIGHT I J, REICH P B, WESTOBY M, et al. The worldwide leaf economics spectrum[J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821-827
- [22] 吴旭东, 季波, 何建龙, 等. 控制降水梯度对荒漠草原优势植物叶功能性状及土壤养分的影响[J]. *生态学报*, 2021, 41(7): 2719-2727
WU X D, JI B, HE J L, et al. The effects of precipitation gradient control on the leaf functional traits and soil nutrients of the dominant plants in a desert steppe[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2021, 41(7): 2719-2727
- [23] 王新雅. 增加温度和降水对荒漠草原植物水分利用效率的影响[D]. 呼和浩特:内蒙古农业大学,2022:34-37
WANG X Y. Effect of increasing temperature and precipitation on water use efficiency of desert grassland plants[D]. Hohhot: Inner Mongolia Agricultural University, 2022:34-37
- [24] 王朋朋. 全球气候变化因素对青藏高原高寒草甸典型植物生理特性的影响[D]. 南京:南京信息工程大学,2018:72-73
WANG P P. Effects of global change on physiological characteristics of typical Alpine Meadow plants in Tibetan Plateau[D]. Nanjing: Nanjing University of Information Science & Technology, 2018:72-73
- [25] BURDA B U, O'CONNOR E A, WEBBER E M, et al. Estimating data from figures with a Web-based program: considerations for a systematic review [J]. *Research Synthesis Methods*, 2017, 8(3): 258-262
- [26] LIU Y L, ZHANG A L, LI X Y, et al. Litter decomposition rate response to multiple global change factors: A meta-analysis[J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2024, 195: 109474
- [27] YANG Y Z, GOU R K, ZHAO J, et al. Variation in carbon isotope composition of plants across an aridity gradient on the Loess Plateau, China [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2022, 33: e01948
- [28] HEDGES L V, GUREVITCH J, CURTIS P S. The meta-analysis of response ratios in experimental ecology [J]. *Ecology*, 1999, 80(4): 1150-1156
- [29] FEDROWITZ K, KORICHEVA J, BAKER S C, et al. Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis[J]. *The Journal of Applied Ecology*, 2014, 51(6): 1669-1679
- [30] GUREVITCH J, HEDGES L V. Statistical issues in ecological meta-analyses[J]. *Ecology*, 1999, 80(4): 1142-1149
- [31] LI W B, JIN C J, GUAN D X, et al. The effects of simulated nitrogen deposition on plant root traits: A Meta-analysis [J]. *Soil Biology and Biochemistry*, 2015, 82: 112-118
- [32] ADAMS D C, GUREVITCH J, ROSENBERG M S. Resampling tests for Meta-analysis of ecological data [J]. *Ecology*, 1997, 78(4): 1277-1283
- [33] ROSENTHAL R, ROSNOW R L. Essentials of behavioral research: Methods and data analysis[M]. 3rd ed. New York: McGraw-Hill, 2008: 663-689
- [34] 张翼. 宁夏荒漠草原植被-土壤-微生物系统对降水变化和增温的响应[D]. 银川:宁夏大学,2022:45-51
ZHANG Y. The response of Ningxia desert grassland vegetation-soil-microbial to precipitation change and warming [D]. Yinchuan: Ningxia University, 2022:45-51
- [35] 李熙萌, 冯金朝, 周芸芸, 等. 水分对科尔沁沙地差不嘎蒿气体交换特性的影响[J]. *中国沙漠*, 2012, 32(3): 744-749
LI X M, FENG J Z, ZHOU Y Y, et al. Effects of water supply condition on gas exchange characteristics of *Artemisia halodendron* in horqin sandy Land [J]. *Journal of Desert Research*, 2012, 32(3): 744-749
- [36] 张金伟. 降雨量与氮沉降及其耦合对羊草主要叶经济性状的影响[D]. 长春:东北师范大学,2016:40-45
ZHANG J W. Impacts of rainfall regime, nitrogen deposition and their coupling on leaf economic traits in *Leymus chinensis* [D]. Changchun: Northeast Normal University, 2016:40-45
- [37] 张娟. 降水变化对典型草原优势种光合特性及其根际土壤生态化学计量特征的影响[D]. 银川:宁夏大学,2020:29-31
ZHANG J. Effects of precipitation changes on photosynthetic characteristics of dominant grass species and their rhizospheric soil eco-stoichiometric characteristics on the typical grassland [D]. Yinchuan: Ningxia University, 2020:29-31
- [38] PANTIN F, SIMONNEAU T, ROLLAND G, et al. Control of leaf expansion: a developmental switch from metabolics to hydraulics[J]. *Plant Physiology*, 2011, 156(2): 803-815
- [39] BRODRIBB T J, MCADAM S A M. Passive origins of stomatal control in vascular plants[J]. *Science*, 2011, 331(6017): 582-585
- [40] LAWLOR D W. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP [J]. *Annals of Botany*, 2002, 89(7): 871-885
- [41] BUCKLEY T N. The control of stomata by water balance[J]. *New Phytologist*, 2005, 168(2): 275-292
- [42] BUCKLEY T N. How do stomata respond to water status?[J]. *New Phytologist*, 2019, 224(1): 21-36
- [43] XU H F, SONG Y, TAN Y H, et al. Convergent strategies for leaf traits in tree species from divergent habitats [J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(3): e70108
- [44] WALDE M, ALLAN E, CAPPELLI S L, et al. Both diversity and functional composition affect productivity and water use efficiency in experimental temperate grasslands [J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(11): 3877-3891
- [45] 王慧, 周广胜, 蒋延玲, 等. 降水与 CO₂ 浓度协同作用对短花针茅光合特性的影响[J]. *植物生态学报*, 2012, 36(7): 597-606
WANG H, ZHOU G S, JIANG Y L, et al. Interactive effects of changing precipitation and elevated CO₂ concentration on photosynthetic parameters of *Stipa breviflora* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2012, 36(7): 597-606
- [46] HAI X Y, LI J P, LI J W, et al. Variations in plant water use efficiency response to manipulated precipitation in a temperate grassland [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 881282
- [47] MA Q H, LI Y B, ZHU Y, et al. Precipitation variations, rather

- than N deposition, determine plant ecophysiological traits in a desert steppe in Northern China [J]. *Ecological Indicators*, 2022, 141:109144
- [48] WELLSTEIN C, POSCHLOD P, GOHLKE A, et al. Effects of extreme drought on specific leaf area of grassland species: A meta-analysis of experimental studies in temperate and sub-Mediterranean systems [J]. *Global Change Biology*, 2017, 23(6):2473-2481
- [49] KRAMP R E, LIANCOURT P, HERBERICH M M, et al. Functional traits and their plasticity shift from tolerant to avoidant under extreme drought [J]. *Ecology*, 2022, 103(12):e3826
- [50] 沈海花, 朱言坤, 赵霞, 等. 中国草地资源的现状分析 [J]. *科学通报*, 2016, 61(2):139-154
- SHEN H H, ZHU Y K, ZHAO X, et al. Analysis of current grassland resources in China [J]. *Chinese Science Bulletin*, 2016, 61(2):139-154
- [51] 于鸿莹, 陈莹婷, 许振柱, 等. 内蒙古荒漠草原植物叶片功能性状关系及其经济谱分析 [J]. *植物生态学报*, 2014, 38(10):1029-1040
- YU H Y, CHEN Y T, XU Z Z, et al. Analysis of relationships among leaf functional traits and economics spectrum of plant species in the desert steppe of Nei Mongol [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(10):1029-1040
- [52] 李潮, 谢应忠, 许冬梅, 等. 宁夏荒漠草原植物群落的种间关系 [J]. *草业科学*, 2013, 30(11):1801-1807
- LI C, XIE Y Z, XU D M, et al. Plant interspecific relationships in desert steppe of Ningxia [J]. *Pratacultural Science*, 2013, 30(11):1801-1807
- [53] 李林芝, 张德罡, 辛晓平, 等. 呼伦贝尔草甸草原不同土壤水分梯度下羊草的光合特性 [J]. *生态学报*, 2009, 29(10):5271-5279
- LI L Z, ZHANG D G, XIN X P, et al. Photosynthetic characteristics of *Leymus chinensis* under different soil moisture grades in Hulunber prairie [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2009, 29(10):5271-5279
- [54] HU Y, ZUO X A, YUE P, et al. Increased precipitation shapes relationship between biochemical and functional traits of *Stipa glareosa* in grass-dominated rather than shrub-dominated community in a desert steppe [J]. *Plants*, 2020, 9(11):1463
- [55] CHEN Z, LI H B, ZHANG W H, et al. The roles of stomatal morphologies in transpiration and nutrient transportation between grasses and forbs in a temperate steppe [J]. *Annals of Botany*, 2023, 132(2):229-239
- [56] 种培芳, 姬江丽, 李毅, 等. 红砂 (*Reaumuria soongorica*) 对大气 CO₂ 浓度升高及降水变化的光合生理响应 [J]. *中国沙漠*, 2017, 37(4):714-723
- CHONG P F, JI J L, LI Y, et al. Photosynthetic physiology responses to elevated CO₂ concentration and changing precipitation in desert plant *Reaumuria soongorica* [J]. *Journal of Desert Research*, 2017, 37(4):714-723
- [57] 袁雪婷. 夜间增温和降水变化对中国北方温带草原水分利用效率的影响 [D]. 保定: 河北大学, 2023: 53-60
- YUAN X T. Effects of nighttime warming and changing precipitation on water use efficiency in temperate steppes of northern China [D]. Baoding: Hebei University, 2023: 53-60
- [58] WAGGONER P E, MONTEITH J L, SZEICZ G. Decreasing transpiration of field plants by chemical closure of stomata [J]. *Nature*, 1964, 201(4914):97-98
- [59] WU J J, YANG Y Q, YIN G F, et al. Greening nonlinearly intensifies drought impacts on grasslands of the Qinghai-Tibet Plateau [J]. *Global Change Biology*, 2025, 31(10):e70532
- [60] LIU P, CHI Y G, HUANG Z, et al. Multidimensional response of China's grassland stability to drought [J]. *Global Ecology and Conservation*, 2024, 52:e02961
- [61] 王敏. 降水量变化对大针茅群落水分利用的影响 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2020: 36-40
- WANG M. The effect of precipitation variation on the utilization of water fall of *Stipa grandis* [D]. Hohhot: Inner Mongolia University, 2020: 36-40
- [62] HU J X, MA W, WANG Z W. Effects of nitrogen addition and drought on the relationship between nitrogen- and water-use efficiency in a temperate grassland [J]. *Ecological Processes*, 2023, 12(1):36
- [63] ZAHARAN H H. Rhizobium-legume symbiosis and nitrogen fixation under severe conditions and in an arid climate [J]. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 1999, 63(4):968-989, table of contents
- [64] 李佳. 干旱胁迫下油莎豆 *CePP2C19* 基因的表达分析及功能研究 [D]. 长春: 吉林农业大学, 2023: 45-47
- LI J. Expression analysis and functional study of *CePP2C19* gene in *Cyperus esculentus* under drought stress [D]. Changchun: Jilin Agricultural University, 2023: 45-47
- [65] WILMOWICZ E, KUČKO A, GOLINSKA P, et al. Absciscic acid and ethylene in the control of nodule-specific response on drought in yellow lupine [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2020, 169:103900
- [66] 胡中民, 于贵瑞, 樊江文, 等. 干旱对陆地生态系统水碳过程的影响研究进展 [J]. *地理科学进展*, 2006, 25(6):12-20
- HU Z M, YU G R, FAN J W, et al. Effects of drought on ecosystem carbon and water processes: a review at different scales [J]. *Progress in Geography*, 2006, 25(6):12-20
- [67] 韩雪娇, 图雅, 刘晓娟, 等. 气候因子对乌兰察布草原区不同植被类型群落特征的年际影响 [J]. *生态与农村环境学报*, 2024, 40(3):363-373
- HAN X J, TU Y, LIU X J, et al. Interannual effects of climate factors on community characteristics of different vegetation types in Ulanqab steppe [J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2024, 40(3):363-373
- [68] MATOS I S, ELLER C B, OLIVERAS I, et al. Three ecophysiological strategies of response to drought maintain the form and function of a tropical montane grassland [J]. *Journal of Ecology*, 2021, 109(1):327-341
- [69] ZHANG Z, ZHANG Z H, HAUTIER Y, et al. Effects of intra-annual precipitation patterns on grassland productivity moderated by the dominant species phenology [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2023, 14:1142786

(责任编辑 闵芝智)