

郭新新,岳平,李香云,等.降水量对荒漠草原骆驼蓬(*Peganum harmala*)地上生物量的影响[J].中国沙漠,2022,42(2):164-172.

降水量对荒漠草原骆驼蓬(*Peganum harmala*) 地上生物量的影响

郭新新^{1,2}, 岳平¹, 李香云^{1,2}, 乔静娟^{1,2}, 胡亚^{1,2}, 左小安¹

(1.中国科学院西北生态环境资源研究院 乌拉特荒漠草原研究站/奈曼沙漠化研究站/甘肃省寒区旱区逆境生理与生态重点实验室,甘肃兰州730000; 2.中国科学院大学,北京100049)

摘要:了解降水变化对荒漠草原植物生长发育的影响对于预测荒漠草原植物对气候变化的响应和适应具有重要意义。本文研究了3年的降水量增减($\pm 50\%$)对乌拉特荒漠草原优势植物骆驼蓬(*Peganum harmala*)的数量特征(分枝数、果实数和植株密度)、地上生物量(AGB)和功能性状的影响。利用相关分析研究各指标与AGB的相关性,并建立结构方程模型(SEM)来探究降水变化、骆驼蓬的数量特征及功能性状对AGB的影响机制。结果表明:(1)增加50%降水量处理下,骆驼蓬的分枝数、果实数和株高显著提高($P < 0.05$);减少50%降水量下,AGB、比叶面积(SLA)和株高显著降低($P < 0.05$),但叶干物质含量(LDMC)显著增加($P < 0.05$)。(2)生长季前期降水量(EGSP)增多有利于对骆驼蓬分枝和果实的发育,也缓解了年降水量减半对其SLA、LDMC和株高的胁迫。(3)骆驼蓬AGB与分枝数、果实数、植株密度和株高显著正相关($P < 0.05$),与LDMC和叶片碳含量显著负相关($P < 0.05$)。(4)SEM表明,增加的年降水量通过增加株高、果实数和植株密度来间接增加AGB,EGSP则通过改变果实数间接影响AGB。研究干旱草原植物生产力对降水变化的响应时,EGSP和年降水量的变化都值得关注。植物数量特征和功能性状在驱动植物生产力对降水变化的响应方面具有重要作用。

关键词:降水量;地上生物量;功能性状;结构方程模型

文章编号:1000-694X(2022)02-164-09

DOI:10.7522/j.issn.1000-694X.2021.00107

中图分类号:Q945.1

文献标志码:A

0 引言

全球气候变化导致降水时间和强度剧烈变化^[1-2],越来越多的证据表明中国北方干旱地区极端干旱和极端降水事件发生将更频繁^[3-4],将深刻影响草地生态系统的稳定性^[5-6]。降水是影响干旱半干旱草地植物生长发育的主要因素^[7-8],年降水量的增加会提高草原生产力^[9-10]。但也有研究显示,年降水量并不能很好地解释植物地上生物量(AGB)的年际变化,而降水的时间分布可以极大地影响草地植物的AGB^[11],而且生长季前期的降水往往导致生产滞后^[12]。可见,对于降水变化对草地植物生物量的影响还存在较大争议,研究植物AGB对降水量的大小和时间分布的响应和适应特征,对预测全球变

化下草原生态系统结构和功能具有重要意义。

在草原群落中,AGB是植物在生态系统中最主要的功能体现^[13]。分枝在植物形态建成中起关键作用,同时也影响植物的果实和AGB^[14-15]。果实作为植物的繁殖器官,易受降水等环境因子的影响^[16],而且与植株个体大小密切相关^[17]。植物功能性状是植物对环境变化的响应所形成的内在生理和外在形态的适应特征^[18-19]。多数学者认为光获取性状(如株高和比叶面积(SLA))与降水量呈正相关^[20-21]。也有研究表明,在温带草原,SLA保持不变,而叶干物质含量(LDMC)随着干旱程度的增加而降低^[22]。植物功能性状可以作为环境变化和AGB之间的桥梁^[23],如降水增加通过提高植物高度增加对群落AGB产生积极影响等^[24]。但是相关研

收稿日期:2021-04-22; 改回日期:2021-08-25

资助项目:国家重点研发计划项目(2017YFA0604802);国家自然科学基金项目(42071140);中国科学院“西部之光”人才计划项目(E129050301)

作者简介:郭新新(1995—),女,河南开封人,博士研究生,主要从事全球变化生态学方面的研究。E-mail: guoxinxin@lzb.ac.cn

通信作者:左小安(E-mail: zuoxia@lzb.ac.cn)

究多是在群落水平^[8,25-26],关于物种水平功能性状与AGB相互关系的研究极少。

荒漠草原是干旱半干旱地区主要植被类型,也是草原向荒漠过渡的旱生化草原生态系统^[27],在生态地理条件、群落结构和功能方面具有独特性^[28]。乌拉特荒漠草原位于内蒙古西北部干旱半干旱边缘地区^[29]。荒漠草原植物群落丰富度和密度随着季节性降水的增加而增加^[2]。6—8月生长期的月累计降水量对群落植被AGB的影响最显著^[30]。荒漠草原植物对降水量变化更为敏感^[23,31]。荒漠草原生态系统的净初级生产力随着降水的增加而增强^[28]。之前对乌拉特荒漠草原的相关研究多在群落水平的碳吸收能力以及物种多样性等对年降水量的响应方面,关于降水的年总量和季节性变化对物种水平AGB的研究极少。乌拉特荒漠草原的优势植物骆驼蓬(*Peganum harmala*)是蒺藜科(Zygophyllaceae)多年生草本植物^[32],适应性强,容易繁殖,生长迅速,是保持水土、绿化荒地的先锋物种^[33]。骆驼蓬多生于干旱、贫瘠以及盐渍化草地^[34],在北美、北非、地中海、亚洲等多地区广泛分布^[35]。骆驼蓬在中国主要分布于西北干旱半干旱地区,是荒漠植被的重要组成部分^[36]。然而,以往对骆驼蓬的研究多在化学成分、药理等方面^[37],对它的生态学功能研究较少。因此,在乌拉特荒漠草原,以骆驼蓬为研究对象,探讨不同年份降水量和年际间月降水分布差异对其生物量、分枝数、果实数、密度和功能性状的影响,以期为干旱及半干旱区的植被修复和重建提供理论依据。

1 研究材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古西北部的乌拉特后旗(41°25'N、106°58'E,海拔1650 m)^[38]。该地处于中温带,属大陆性干旱气候。年均气温5.3℃,年均降水量151 mm,年均风速5 m·s⁻¹。土壤类型以棕钙土和灰棕漠土为主,植被类型以荒漠草原和荒漠灌丛为主^[28]。采样点位于中国科学院乌拉特荒漠草原研究站2010年开始围封的沙生针茅群落内。该群落中主要植物有针茅(*Stipa glareosa*)、骆驼蓬、碱韭(*Allium polyrhizum*)、蒙古韭(*Allium mongolicum*)、冷蒿(*Artemisia frigida*)等。骆驼蓬约占该群落生物量的40%,占总盖度的25%。

研究区2018—2020年的降水量特征见图1,2018、2019、2020年的降水量分别为251、207、166.6

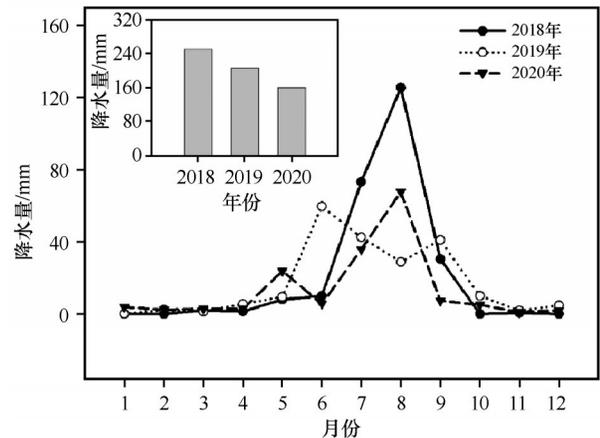


图1 2018—2020年的月降水量和年降水量

Fig.1 Monthly and annual precipitation in 2018–2020

mm;生长季前期(3—6月)降水量分别为21.4、75.9、35.2 mm。2018年降水量最高,主要发生在7—8月,生长季前期降水量最低。2019年生长季前期降水量明显较2018年和2020年高。

1.2 试验设计

2018年在均质的沙生针茅群落中设计了3个水平的降水处理试验(Cont.:自然降水;+50%:增加50%降水;-50%:减少50%降水)。试验采用随机区组设计,每个处理有6个重复,共计18个小区。每个小区面积为6 m×6 m,小区间缓冲区为2 m。通过试验站的气象站监测生长季降雨量,并在每周计算一个小区的自然降水量,在增降水处理小区,4—8月每周利用地下水增加自然降水量的50%。目前较多水添加试验是用地下水替代降水,未产生不合常理的结果^[10,39]。在减少降水量处理中,50%的降水是通过在遮雨棚顶部以相等间隔排列的条形凹槽遮雨板来消除的。遮雨板采用高透光性聚碳酸酯,可穿透近90%的有效光辐射^[40]。每年试验结束后将其拆除。用包有塑料纸的金属隔板(1 m深)将每个小区隔开,以减小水分的侧向干扰。

1.3 采样与测定方法

于2018—2020年的每年8月中旬,选择在试验小区中心区5 m×5 m的范围内调查采样,以减小样方的边际效应。在每个样方内,选择5—8株大小均匀的骆驼蓬植株分别数其分枝数和果实数,并用卷尺测定株高。然后采集20片左右的成熟完整的叶片置于两片湿润滤纸间,迅速放入自封袋,储藏于便携式车载冰箱内(内部温度<5℃)。回实验室后

将叶片浸泡于4℃的去离子水中6 h,然后取出袋中的叶片,吸去其表层水分,选择10个叶片平铺在扫描仪(Epson perfection v330 photo, 日本)上扫描,用WinRHIZO软件(Regent Instruments Pro 2015a, 加拿大)计算叶面积(LA, leaf area)。并用游标卡尺(DL91150, 中国)测定叶片厚度(LT, leaf thickness)。再迅速置于精度万分之一的电子天平,称取10个叶片的总饱和鲜重(FW, fresh weight)。最后放入65℃烘箱内烘48 h后取出称叶干重(DW, dry weight)。比叶面积(SLA, specific leaf area)是新鲜叶片的单侧面积与其干重之比,即 $SLA=LA/DW$ 。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,即 $LDMC=DW/FW$ 。另采集2 g左右成熟的骆驼蓬叶片烘干以备用元素分析仪(Costech ECS 4010, 意大利)测叶片碳含量(LCC, leaf carbon content)。此外,在各小区随机选择1个100 cm×100 cm的样方,调查骆驼蓬株数并剪取其现存生物量装入信封。带回实验室于65℃下烘48 h至恒重得骆驼蓬AGB。

1.4 数据分析

用两因素方差分析法(two-way ANOVA)分析不同降水处理、不同年份间骆驼蓬分枝数、果实数、植株密度、AGB和6个功能性状的差异,并用Duncan法进行多重比较。用Pearson相关分析法检验骆驼蓬地上生物量与其他性状的关系。为了探究降水变化(降水增减处理和生长季前期降水量)对骆驼蓬AGB的影响途径,建立了结构方程模型(structural equation model, SEM)。模型中以降水处理和生长季前期降水量为外生变量;以分枝数、果实数、植株密度以及骆驼蓬6个功能性状为内生变量;骆驼蓬AGB为响应变量。通过对相关变量的筛选,最终得到AIC值最小的模型,卡方检验($P>0.05$),近似均方根误差(RMSEA<0.05)和拟合优度指数(GFI>0.95)^[26]。数据统计分析采用SPSS22软件,结构方程模型分析用AMOS25.0软件。绘图用Sigma-Plot12.5软件和R的basicTrendline包。

2 结果

2.1 降水变化对骆驼蓬分枝数、果实数、植株密度和AGB的影响

骆驼蓬分枝数、果实数、植株密度和AGB对降

水变化(处理和年际间)的响应不同(表1)。骆驼蓬的分枝数、果实数均随着降水量增加而显著增加(表2,图2)。与减少50%降水(-50%)相比,自然降水(Cont.)和增加50%降水(+50%)分别使分枝数增加了0.52倍和1.34倍,果实数增加了2.19倍和3.88倍。与自然降水相比,减少50%降水使骆驼蓬AGB显著降低了60.44%。植株密度对处理和年际间的降水变化的响应均不显著($P>0.05$)。而分枝数、果实数在年际间均差异显著($P<0.01$),2019年的分枝数、果实数较高。此外,降水处理与年际交互作用对分枝数有显著影响($P<0.01$),对果实数有轻微影响($0.05<P<0.1$)。与自然降水相比,2018年和2020年减少50%降水下分枝数和AGB均显著降低,而增加50%降水对其无显著影响;但2019年减少50%降水对其无显著影响,而增加50%降水下分枝数、果实数和AGB均显著增加。这可能与2019年生长季前期降水较充足有关(图1)。增加生长季降水量或生长季前期降水较多都有利于分枝和果实的发育。

表1 降水变化对骆驼蓬性状影响的方差分析

Table 1 Variance analysis of the effect of precipitation change of on traits of *Peganum harmala*

性状	降水处理	年际间	降水处理×年际间
分枝数	36.306***	16.321***	4.489**
果实数	12.357***	7.093**	2.350 [^]
植株密度	2.864 [^]	1.724	0.576
地上生物量	8.363***	1.266	1.143
叶面积	0.922	12.230***	3.959**
叶厚度	0.449	14.284***	0.326
比叶面积	14.302***	1.845	9.373***
叶干物质含量	26.902***	4.894 [^]	6.954***
叶片碳含量	2.737 [^]	19.002***	2.42 [^]
植株高度	15.023***	1.467	3.948**

[^], *, **和***分别为在0.05<P<0.1、P<0.05、P<0.01和P<0.001水平上差异有统计学意义。

2.2 降水变化对骆驼蓬功能性状的影响

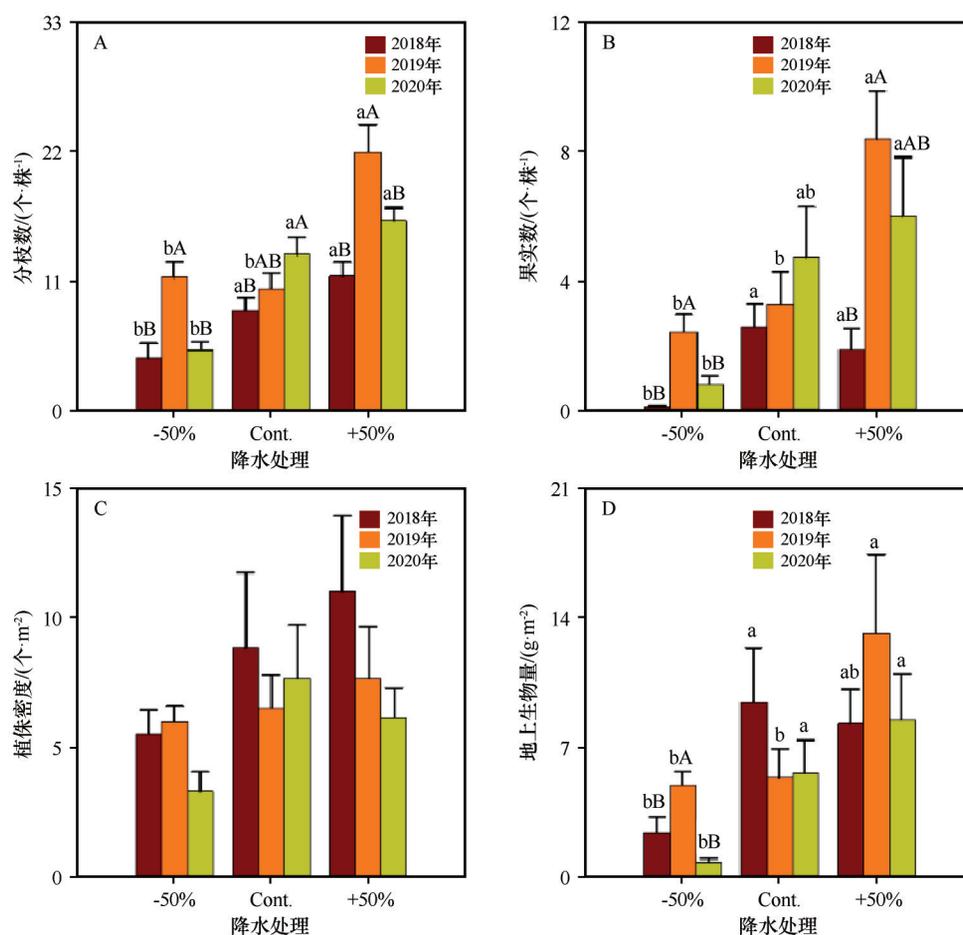
骆驼蓬的不同功能性状对降水变化(处理和年际间)的响应存在差异(表1)。降水处理对SLA、LDMC和株高有显著影响($P<0.001$)。与自然降水相比,在减少50%降水处理下骆驼蓬的SLA和株高

表 2 骆驼蓬性状在不同降水变化下的差异比较

Table 2 Comparison of traits of *Peganum harmala* under different precipitation changes

性状	降水处理			年份		
	-50%	Cont.	+50%	2018	2019	2020
分枝数	7.06±0.96 ^c	10.76±0.85 ^b	16.54±1.37 ^a	8.19±0.93 ^c	14.59±1.58 ^a	11.58±1.28 ^b
果实数	1.11±0.3 ^c	3.54±0.65 ^b	5.42±1 ^a	1.53±0.39 ^b	4.69±0.86 ^a	3.84±0.93 ^a
植株密度	4.94±0.49	7.67±1.21	8.28±1.26	8.44±1.43	6.72±0.78	5.72±0.88
地上生物量	2.69±0.55 ^b	6.8±1.27 ^a	9.99±1.73 ^a	6.7±1.34	7.79±1.71	4.97±1.23
叶面积	0.23±0.01	0.21±0.01	0.22±0.01	0.2±0.01 ^b	0.2±0.01 ^b	0.25±0.01 ^a
叶厚度	0.57±0.02	0.58±0.02	0.56±0.02	0.51±0.02 ^b	0.6±0.01 ^a	0.61±0.02 ^a
比叶面积	10.84±0.77 ^b	13.99±0.47 ^a	13.62±0.49 ^a	13.53±1.02	12.55±0.4	12.38±0.41
叶干物质含量	373.12±26.36 ^a	251.08±9.05 ^b	257.91±8.51 ^b	301.15±29.17 ^a	261.88±8.18 ^b	319.07±19.6 ^a
叶片碳含量	409.16±2.92	403.33±5.37	398.03±4.94	388.06±5.48 ^c	405.22±2.24 ^b	417.25±2.23 ^a
植株高度	6.44±0.53 ^c	8.41±0.56 ^b	9.97±0.43 ^a	8.34±0.84	8.79±0.47	7.69±0.42

不同小写字母表示不同降水处理或不同年份之间存在显著差异($P<0.05$, 均数±标准误, $n=12$)。



降水处理: -50%, 减少 50% 降水; Cont., 自然降水; +50%, 增加 50% 降水。不同小写字母表示同一年份不同降水处理间的差异;

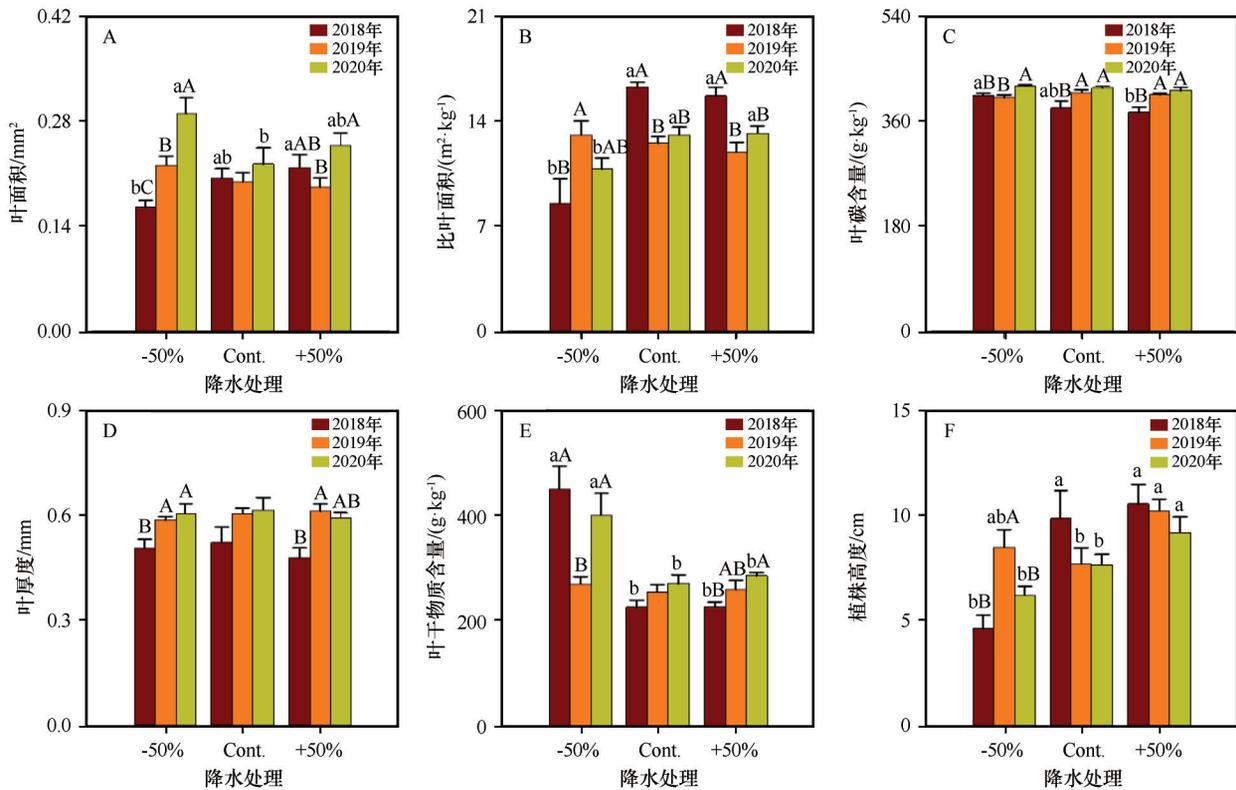
不同大写字母表示同一降水处理下年际间差异($P<0.05$)。所有数据均以均数±标准误表示($n=6$)

图 2 降水变化对骆驼蓬分枝、果实、密度和生物量的影响

Fig.2 Effects of precipitation changes on branch, fruit, plant density and above-ground biomass of *Peganum harmala*

显著降低, LDMC显著增加;在增加50%降水处理下株高增加1.56 cm ($P<0.05$, 表2)。LA、LCC、LT、LDMC在年际间差异显著 ($P<0.05$), 均是2020年较高。降水处理与年际的交互作用对LA、SLA、LDMC和株高均有较显著的影响 ($P<0.01$, 表1), 对LCC有轻微的影响 ($0.05<P<0.1$)。2018年和2020

年, 干旱(-50%)使SLA显著降低, LDMC显著增加, 而2019年SLA和LDMC在降水处理下无显著差异(图3)。此外, 在减少50%降水处理下, 2019年的株高显著高于2018年和2020年。这表明, 较多的生长季前期降水可以改变骆驼蓬SLA、LDMC和株高对年降水量减少的响应和适应。



降水处理: -50%, 减少50%降水; Cont., 自然降水; +50%, 增加50%降水。不同小写字母表示同一年份不同降水处理间的差异; 不同大写字母表示同一降水处理下年际间差异 ($P<0.05$)。所有数据均以均值±标准误表示 ($n=6$)

图3 降水变化对骆驼蓬功能性状的影响

Fig.3 Effects of precipitation changes on functional traits of *Peganum harmala*

2.3 降水变化下骆驼蓬密度特征和功能性状对AGB的调控机制

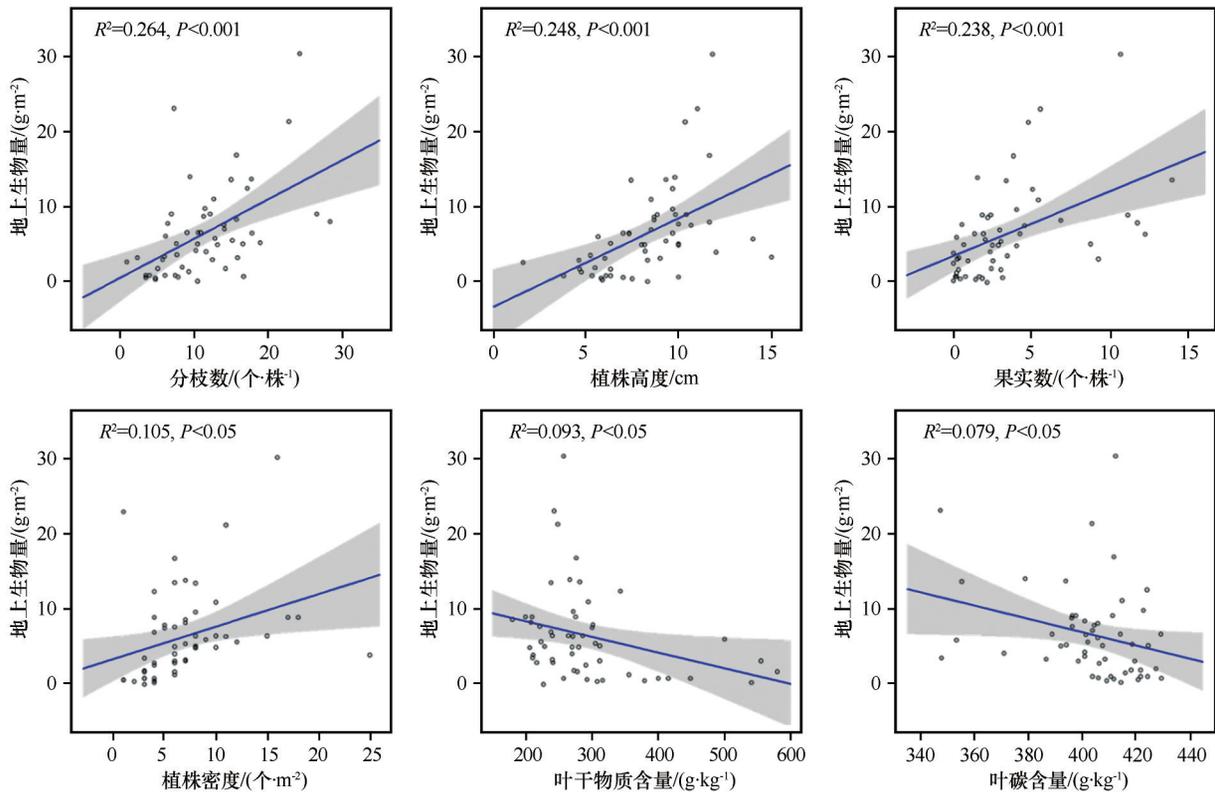
骆驼蓬AGB与分枝数、果实数、高度和密度显著正相关 ($P<0.05$), 与LDMC、LCC显著负相关 ($P<0.05$, 图4)。此外, 骆驼蓬AGB与降水处理显著正相关 ($P<0.05$), 而与生长季前期降水没有显著相关关系 ($P>0.05$)。通过对相关变量的分析和筛选, 最终得到一个最优方差的结构方程模型 (SEM) ($AIC=32.001$, $\chi^2=6.001$, $P=0.647$, $RMSEA=0.000$, $GFI=0.967$), 该SEM解释了骆驼蓬AGB40%的方差(图5)。SEM结果表明, 降水处理和生长季前期的降水量变化对骆驼蓬AGB均有间接影响。具体地, 降水处理通过提高骆驼蓬的株高、植株密度和果实数间

接增加其AGB; 生长季前期降水通过增加果实数间接提高骆驼蓬AGB(图5)。

3 讨论

3.1 降水变化对骆驼蓬分枝数、果实数、植株密度、AGB的影响

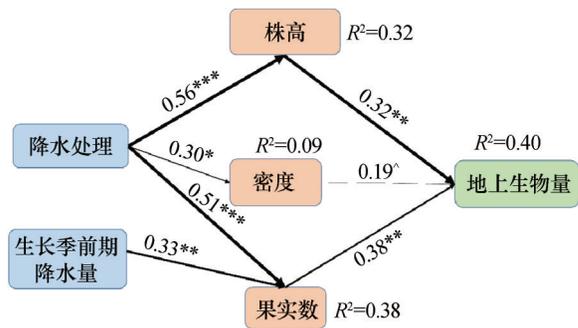
在干旱半干旱的荒漠草原, 降水的变化决定着植物对水分的利用和策略^[27,41]。年降水量的减少制约了骆驼蓬分枝和果实的发育以及AGB(表2)。这与紫花苜蓿的分枝数和AGB随土壤含水量的减少而降低的结果相同^[42-43]。多数学者认为干旱胁迫不仅会降低植物的单株结果数^[44], 还影响同化物向果



与地上生物量线性关系不显著的指标未列出

图 4 骆驼蓬地上生物量与分枝数、果实数、植株密度、植株高度、叶干物质含量、叶碳含量的简单线性回归分析

Fig.4 Simple linear regression analyses between above-ground biomass of *Peganum harmala* and branch, fruit, plant density, height, leaf dry matter content, leaf carbou content for traits by AGB



概念模型的单头箭头表示路径。箭线的宽度与关系的强弱成正比。标准化回归权重(沿路径)和总方差解释为所有预测因子指向该变量的结果。 \wedge , *, **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 $P < 0.001$

图 5 骆驼蓬地上生物量与降水处理、生长季前期降水、植株密度、株高、果实数的所有交互作用途径的结构方程模型

Fig.5 Structural equation model showing all interaction pathways of above-ground biomass of *Peganum harmala* and precipitation treatment, precipitation in early growing season, plant density, height, fruit number

实的运输和分配^[45]。而生长季前期降水较高的年份,降水量的减少并未降低骆驼蓬的分枝数和果实

数(图 2)。先前的研究也表明,3—6月降水量能显著改变多年生草本和短命植物的生长生殖^[41]。不同生长时期的干旱对植物的分枝和果实数有不同的影响^[46]。降水的总量和时间分布变化对研究植物的营养和生殖生长均值得关注。此外本研究表明骆驼蓬 AGB 与年降水量的增减显著相关,与生长季前期的降水并无显著相关。这与多数研究关于植物 AGB 与年降水量关系的研究一致^[47-48],而年降水量对骆驼蓬植株密度的影响较小(表 1),这可能与骆驼蓬对降水变化的响应策略有关。降水量增加时,骆驼蓬可能为了减小种内竞争,主要通过提高其单株的生长发育而非及时增加单位面积植株数来提高对水分的利用效率。也可能是我们在累计一周降水量后再添加相应量的地下水,一定程度上人为改变了降水的时间分布,由此可能一定程度上引起骆驼蓬的植株密度对降水量变化响应的不确定性。

3.2 降水变化对骆驼蓬功能性状的影响

植物的功能性状往往对降水变化反应较迅

速^[49-50]。降水减少会使植物的株高和SLA降低,而LDMC增加^[51-52],这与本研究的结果相一致(表2)。低SLA、高LDMC的植物更能适应干旱贫瘠的环境^[53],可见骆驼蓬对干旱响应迅速且适应性强^[32]。而LA、LT和LCC随年份增大(图3),骆驼蓬虽为地上部分每年枯死的多年生草本,但由野外观察可知,其根部木质化,这一定程度上影响到来年叶片的生长。在生长季前期降水量较高的年份,与自然降水相比,减少50%降水处理下,骆驼蓬的株高、SLA和LDMC均无显著变化。这与生长季前期降水对分枝数和果实数的作用一致,可见骆驼蓬的功能性状一定程度上也受降水的季节性分布变化影响。生长季前期降水较多可以缓解年降水量减半对骆驼蓬生长发育的胁迫。

3.3 降水变化下骆驼蓬分枝数、果实数、植株密度和功能性状对AGB的调控机制

骆驼蓬的AGB与分枝数显著正相关($P < 0.001$, 图4),与前人所述分枝的发育影响着植物的AGB的结果一致^[15]。然而分枝数在最终的SEM中并未被选入,可能是因为分枝数与果实数高度相关。降水处理和生长季前期降水量通过对分枝和果实发育的影响间接改变骆驼蓬的AGB。此外,年降水量的增加使骆驼蓬株高显著增加进而提高其AGB,这与在温带沙质草原的研究结果相同^[26]。株高是重要的光获取性状,影响植物对光资源的竞争和利用^[20]。改变的年降水量还影响骆驼蓬在单位面积的植株数以作用其单位面积的AGB。可见降水变化不仅通过影响单株骆驼蓬的果实发育和株高,还诱导骆驼蓬在群落中的分布密度以间接改变其AGB。

4 结论

本研究揭示了降水变化对荒漠草原骆驼蓬分枝数、果实数、植株密度和功能性状、AGB及其相互关系的影响。结果表明,骆驼蓬AGB与年降水量变化显著正相关。骆驼蓬的分枝数、果实数和功能性状对降水量的减少比降水量的增加更为敏感。而生长季前期降水量的增多可以缓解干旱对骆驼蓬生长发育的胁迫。此外,年降水量的升高通过诱导骆驼蓬单株果实数和株高以及单位面积的植株密度的增加间接提高其AGB。而生长季前期降水量通过影响骆驼蓬果实的发育对AGB产生间接的正

向效应。要更明确地确定降水变化是如何诱导物种数量特征和功能性状来影响荒漠草原植物生产力,还需要近一步的野外观测。本研究为预测骆驼蓬生长发育对全球变暖背景下降水格局变化的响应提供了理论依据,这对干旱区草地生态系统的修复和管理具有重要意义。

参考文献:

- [1] Allan R P, Soden B J. Atmospheric warming and the amplification of precipitation extremes [J]. *Science*, 2008, 321 (5895): 1481-1484.
- [2] Robertson T R, Zak J C, Tissue D T. Precipitation magnitude and timing differentially affect species richness and plant density in the sotol grassland of the Chihuahuan Desert [J]. *Oecologia*, 2010, 162(1): 185-197.
- [3] Kim J B, So J M, Bae D H. Global Warming impacts on severe drought characteristics in Asia Monsoon Region [J]. *Water*, 2020, 12(5): 1360.
- [4] Naumann G, Alfieri L, Wyser K, et al. Global changes in drought conditions under different levels of warming [J]. *Geophysical Research Letters*, 2018, 45(7): 3285-3296.
- [5] Craine J M. The importance of precipitation timing for grassland productivity [J]. *Plant Ecology*, 2013, 214(8): 1085-1089.
- [6] 王讓. 全球气候变化对天然草地植物种群空间分布格局和种间关系的影响 [D]. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2018.
- [7] Lü X T, Zhuo Y L, Yan Y H, et al. Testing nitrogen and water co-limitation of primary productivity in a temperate steppe [J]. *Plant Soil*, 2018, 432(1/2): 119-127.
- [8] Wilcox K R, Blair J M, Smith M D, et al. Does ecosystem sensitivity to precipitation at the site-level conform to regional-scale predictions? [J]. *Ecology*, 2016, 97(3): 561-568.
- [9] Zhang B, Zhu J J, Liu H M, et al. Effects of extreme rainfall and drought events on grassland ecosystems [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2014, 38(9): 1008-1018.
- [10] Niv, DeMalac, Eli, et al. Contrasting effects of water and nutrient additions on grassland communities: a global meta-analysis [J]. *Global Ecology and Biogeography*, 2017, 26(8): 983-992.
- [11] Gao Y, Giese M, Brueck H, et al. The relation of biomass production with leaf traits varied under different land-use and precipitation conditions in an Inner Mongolia steppe [J]. *Ecological Research*, 2013, 28(6): 1029-1043.
- [12] Oesterheld M, Loreti J, Semmartin M, et al. Inter-annual variation in primary production of a semi-arid grassland related to previous-year production [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2001, 12(1): 137-142.
- [13] 王玉辉, 周广胜. 内蒙古羊草草原植物群落地上初级生产力时间动态对降水变化的响应 [J]. *生态学报*, 2004(6): 1140-1145.
- [14] 李婷. 密植和遮荫抑制棉花叶枝生长发育的机制及GhNAC4基因功能的研究 [D]. 济南: 山东大学, 2019.

- [15] 李亚栋,张芊,孙学辉,等.植物分枝发育的调控机制[J].中国农业科技导报,2009,11(4):1-9.
- [16] Mazer S J.Seeds-ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination[J].Science, 1999,283(5400):334.
- [17] 赵志刚,杜国祯,任青吉.5种毛茛科植物个体大小依赖的繁殖分配和性分配[J].植物生态学报,2004(1):9-16.
- [18] Butterfield B J, Suding K N.Single-trait functional indices outperform multi-trait indices in linking environmental gradients and ecosystem services in a complex landscape[J].Journal of Ecology, 2013, 101(1):9-17.
- [19] Ma Q H, Liu X D, Li Y, et al.Nitrogen deposition magnifies the sensitivity of desert steppe plant communities to large changes in precipitation[J].Journal of Ecology, 2019, 108(2): 122-131.
- [20] Zhang D Y, Peng Y F, Li F, et al.Trait identity and functional diversity co-drive response of ecosystem productivity to nitrogen enrichment[J].Journal of Ecology, 2019, 107(5): 2402-2414.
- [21] Zhang J, Zuo X A, Zhao X Y, et al.Effects of rainfall manipulation and nitrogen addition on plant biomass allocation in a semi-arid sandy grassland[J].Scientific Reports, 2020, 10(1)14962.
- [22] Luo W T, Zuo X A, Griffin-Nolan R J, et al.Long term experimental drought alters community plant trait variation, not trait means, across three semiarid grasslands[J].Plant Soil, 2019, 442(1/2):343-353.
- [23] Li X Y, Zuo X A, Yue P, et al.Drought of early time in growing season decreases community aboveground biomass, but increases belowground biomass in a desert steppe[J].BMC Ecology and Evolution, 2021, 21: 106.
- [24] Lavorel S, Grigulis K.How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services[J].Journal of Ecology, 2012, 100(1): 128-140.
- [25] Forrester E J, Donoghue M J, Edwards E J, et al. Different clades and traits yield similar grassland functional responses [J].Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2017, 114(4): 705-710.
- [26] Zuo X A, Zhang J, Lv P, et al.Plant functional diversity mediates the effects of vegetation and soil properties on community-level plant nitrogen use in the restoration of semiarid sandy grassland[J].Ecological Indicators, 2016, 64:272-280.
- [27] 杜忠毓,安慧,王波,等.养分添加和降水变化对荒漠草原植物群落物种多样性和生物量的影响[J].草地学报, 2020, 28(4):1100-1110.
- [28] Zhang R, Zhao X Y, Zuo X A, et al.Impacts of precipitation on ecosystem carbon fluxes in desert-grasslands in Inner Mongolia, China [J].Journal of Geophysical Research-Atmospheres, 2019, 124(3):1266-1276.
- [29] Luo W T, Zuo X A, Griffin-Nolan R J, et al.Chronic and intense droughts differentially influence grassland carbon-nutrient dynamics along a natural aridity gradient[J].Plant and Soil, 2020:4571 .
- [30] 赵学勇,刘良旭,王玮,等.降水波动对荒漠草原生产力的影响[J].中国沙漠,2014,34(6):1486-1495.
- [31] 赵文智,刘鹤.干旱、半干旱环境降水脉动对生态系统的影响[J].应用生态学报,2011,22(1):243-249.
- [32] 郭新新,左小安,岳平,等.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[J].中国沙漠, 2021, 41(1): 137-144.
- [33] 赵金花,李青丰,高允汗,等.内蒙古荒漠草原匍根骆驼蓬营养器官的旱生结构[J].内蒙古草业, 2009, 21(2):38-40.
- [34] 马骥,王勋陵,赵松岭.西北地区骆驼蓬属元素化学成分的分析[J].西北植物学报, 1995(5):86-91.
- [35] 杨旭,陆嘉惠,陈晓翠,等.荒漠植物骆驼蓬的繁殖生物学特性研究[J].石河子大学学报(自然科学版), 2018, 36(1): 81-88.
- [36] 马骥,王勋陵,李俊祯,等.骆驼蓬属叶表皮特征的研究[J].草业学报, 1997(4):50-57.
- [37] 李博,刘斌,时晓娟,等.骆驼蓬的研究进展[J].中医药导报, 2016, 22(1):97-100.
- [38] Du H, Zuo X, Li S, et al.Wind erosion changes induced by different grazing intensities in the desert steppe, Northern China [J].Agriculture Ecosystems & Environment, 2019, 274: 1-13.
- [39] 郑婧,余维维,白宇轩,等.氮素和水分添加对毛乌素沙地油蒿群落优势植物叶片性状的影响[J].林业科学, 2018, 54(10):167-174.
- [40] Yue X, Zuo X, Yu Q, et al.Response of plant functional traits of *Leymus chinensis* to extreme drought in Inner Mongolia grasslands[J].Plant Ecology, 2019, 220(2): 141-149.
- [41] 刘华峰.降水变化对准噶尔荒漠植物种子萌发及其群落多样性的影响[D].新疆石河子:石河子大学,2018.
- [42] Cohen Y, Bielorai H, Dovrat A.Effect of timing of irrigation on total nonstructural carbohydrate level in Roots and on seed yield of alfalfa (*Medicago sativa* L.)[J].Crop Science, 1972, 12(5):634-636.
- [43] 霍海丽,王琦,师尚礼,等.灌溉和施磷对紫花苜蓿分枝数、干草产量及水分利用效率的影响[J].土壤通报, 2013, 44(4): 905-911.
- [44] 张永兰,龚记熠,张冬林,等.引种辣椒果实对干旱胁迫的响应[J].贵州科学, 2018, 36(1):20-24.
- [45] Pinheiro C, Chaves M M.Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data?[J].Journal of Experimental Botany, 2011, 62(3): 869-882.
- [46] 赵宏伟,李秋祝,魏永霞.不同生育时期干旱对大豆主要生理参数及产量的影响[J].大豆科学, 2006(3): 329-332.
- [47] Qin X J, Hong J T, Ma X X, et al.Global patterns in above-ground net primary production and precipitation-use efficiency in grasslands [J].Journal of Mountain Science, 2018, 15(8): 1682-1692.
- [48] Yang Y H, Fang J Y, Ma W H, et al.Relationship between variability in aboveground net primary production and precipitation in global grasslands[J].Geophysical Research Letters, 2008, 35(23):6708-6715.

- [49] 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 (Basel, Switzerland)*, 2020, 9(11): 1355–1362.
- [50] 侯梦媛. 干旱胁迫对设施甜椒植株内源激素、生长及果实品质的影响[D]. 南京: 南京信息工程大学, 2018.
- [51] Ren H Y, Xu Z W, Huang J H, et al. Nitrogen and water addition reduce leaf longevity of steppe species [J]. *Annals of Botany*, 2011, 107(1): 145–155.
- [52] 任昱, 卢琦, 吴波, 等. 不同模拟增雨下白刺比叶面积和叶干物质含量的比较[J]. *生态学报*, 2015, 35(14): 4707–4715.
- [53] 周欣, 左小安, 赵学勇, 等. 科尔沁沙地中南部34种植物叶功能性状及其相互关系[J]. *中国沙漠*, 2015, 35(6): 1489–1495.

Effects of precipitation on above-ground biomass of *Peganum harmala* in desert steppe in Inner Mongolia, China

Guo Xinxin^{1,2}, Yue Ping¹, Li Xiangyun^{1,2}, Qiao Jingjuan^{1,2}, Hu Ya^{1,2}, Zuo Xiaolan¹

(1. *Urat Desert-Grassland Research Station / Naiman Desertification Research Station / Key Laboratory of Stress Physiology and Ecology, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China*; 2. *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China*)

Abstract: Understanding the effects of precipitation change on plant growth and development in desert steppe is crucial for predicting the response and adaptation of desert steppe plants to climate change. Here, we conducted a 3-years experiment to examine the effects of precipitation changes (background and $\pm 50\%$ precipitation) on quantitative characteristics (branch number, fruit number and plant density), aboveground biomass (AGB) and functional traits of the dominant plant *Peganum harmala* in Urat desert steppe. Correlation analysis was conducted to study the correlation between each factor and AGB. And structural equation model (SEM) was established to explore the influence mechanisms of precipitation change, quantitative characteristics and functional traits on AGB of *P. harmala*. The results showed that: (1) Under the treatment of increased 50% precipitation, the number of branches, the number of fruits and the plant height were significantly increased ($P < 0.05$). Under decreased 50% precipitation, AGB, specific leaf area (SLA) and plant height were significantly decreased ($P < 0.05$), but leaf dry matter content (LDMC) was significantly increased ($P < 0.05$). (2) The increase of precipitation in the early growing season (EGSP) was beneficial to the growth of branch and fruit. It also alleviated the stress of decreased precipitation on SLA, LDMC and plant height. (3) AGB was significantly positively correlated with branch number, fruit number, plant density and plant height ($P < 0.05$), but negatively correlated with LDMC and leaf carbon content ($P < 0.05$). (4) The SEM showed that increasing annual precipitation indirectly increased AGB by inducing the increase of plant height, fruit number and plant density; EGSP indirectly affected AGB by inducing the change of fruit number. Both the changes of EGSP and annual precipitation deserve more attention in studying the effect of precipitation change on plant productivity in arid steppe. Our results highlight the importance of plant quantitative characteristics and functional traits in driving the responses of plant productivity to precipitation change in desert steppe ecosystems.

Key words: precipitation; above-ground biomass; functional traits; structural equation model