

全球气候变化背景下增氮及降水变化对早春植物影响研究进展

方小乐, 王庆贵*

黑龙江大学现代农业与生态环境学院, 黑龙江 哈尔滨

收稿日期: 2021年10月15日; 录用日期: 2021年11月16日; 发布日期: 2021年11月26日

摘 要

全球气候变化对陆地生态系统产生了巨大的影响, 植物作为陆地生态系统的主要生产者, 不可避免地受到各种环境因素的影响。为了探索全球气候变化背景下早春植物生长所受的影响, 笔者归纳了早春植物对不同环境因子响应的国内外文献数据。在既有研究成果的基础上, 笔者详细总结了增氮、降水变化对早春植物的功能性状的影响, 并对上述变化做了合理的分析。笔者发现目前关于环境因子对早春植物生长影响的试验中, 很多都是短期模拟试验, 而且大多数试验大多是单一环境因素影响研究, 缺乏多种环境交互因素影响的探索。笔者认为在今后的研究中应该将模拟时间进一步延长, 增加多种环境交互因子的研究并对造成响应变化的机理进行探索, 旨在为我国不同环境因子对早春植物影响的演化研究、生物多样性的保护提供科学依据, 从而揭示气候变化背景下早春植物乃至生态系统的变化趋势。

关键词

气候变化, 早春植物, 环境因子, 增氮, 降水变化

Effects of Nitrogen Increase and Precipitation Changes on Early Spring Plants under Global Climate Change: A Review

Xiaole Fang, Qinggui Wang*

College of Modern Agriculture and Ecological Environment, Heilongjiang University, Harbin Heilongjiang

Received: Oct. 15th, 2021; accepted: Nov. 16th, 2021; published: Nov. 26th, 2021

*通讯作者。

文章引用: 方小乐, 王庆贵. 全球气候变化背景下增氮及降水变化对早春植物影响研究进展[J]. 世界生态学, 2021, 10(4): 592-601. DOI: 10.12677/ije.2021.104068

Abstract

Global climate change has had a huge impact on terrestrial ecosystems. As the main producers of terrestrial ecosystems, plants are inevitably affected by various environmental factors. In order to explore the impact of early spring plant growth under the background of global climate change, the author summarized the domestic and foreign literature data of early spring plant response to different environmental factors. On the basis of the existing research results, the author summarized in detail the effects of nitrogen increase and precipitation changes on the functional traits of early spring plants, and made a reasonable analysis of the above changes. The author found that most of the current experiments on the impact of environmental factors on the growth of early spring plants are short-term simulation experiments, and most of the experiments are studies on the impact of a single environmental factor, and there is a lack of exploration of the impact of multiple environmental interaction factors. The author believes that the simulation time should be further extended in future studies to increase the number of environmental interaction factors and to explore the mechanisms that cause changes in response. The aim is to provide a scientific basis for the study of the evolution of the effects of different environmental factors on early spring plants and the conservation of biological diversity in China. We aim to provide a scientific basis for the evolutionary study of the effects of different environmental factors on early spring plants and the conservation of biodiversity in China, so as to reveal the trends of early spring plants and ecosystems in the context of climate change.

Keywords

Climate Change, Early Spring Plants, Environmental Factors, Nitrogen Increase, Precipitation Change

Copyright © 2021 by author(s) and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY 4.0).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

1. 引言

气候变化被认为是陆地生态系统变化的最普遍的驱动因素之一[1]。如果气候变化的幅度足够大,可能会导致生态系统功能的破坏和生态系统服务的丧失[2] [3]。这种情况已经发生在各种生态系统中[4]。植物是陆地生态系统的重要组成部分,在其调控中发挥着重要作用。正由于人类活动,植物正在经历重大的环境变化,包括由大气二氧化碳(CO₂)和其他温室气体浓度增加所驱动的气候变化,这种变化正在增加平均温度和极端高温,并改变降水模式[5]。此外,物种对温度、降水变化以及大气二氧化碳和氮(N)增加的特定响应使得物种水平的响应难以预测,尤其是增氮和降水变化对植物的影响。因此,了解植物对氮沉降和降水的反应对于维持生态系统的稳定性非常重要[6]。

由于化石燃料的燃烧和农业生态系统中氮肥的施用,全球范围内大气氮沉降不断增加[7]。从全球尺度来看,通过工业固氮、农作物生长和化石燃料的燃烧所产生的活性氮已从1860年的仅15 TgNa⁻¹,增长到1995年的156 TgNa⁻¹,直至2005年的187 TgNa⁻¹ [7]。这些排放到大气中的活性氮并没有立即消失,而是通过干沉降或者湿沉降的形式影响着当地的生态环境[8]。同时研究发现,氮沉降能够增加土壤活性氮的含量[9],少量的氮添加就可以促进植物生长,增加生物量及生产力,而较高浓度的氮添加可能会降低物种的生产力[10] [11]。降水是土壤水分的主要来源,同时降水也是影响植物生长的关键气候因素。在

生长阶段, 增加的降水量不仅促进了新叶和新枝的产生[12], 而且增加了一年生物种的生物量积累[13]。因此, 研究生态系统中植物对降水和氮沉降的响应对于植物适应气候变化是非常必要的。

早春短命植物指的是生长在中生落叶林下或荒漠地带的年长期或生活周期很短的一类植物的总称[14], 其生长周期一般只有2个月左右, 随即地上部分或整个植株干枯死亡, 以种子或地下器官的休眠形式度过对植物生长不利的季节[15][16][17][18], 其分布地区多集中于北美洲、非洲、地中海地区、西亚、中亚等[19][20][21]。我国生长的早春短命植物, 主要分布在东北温带森林的阔叶落叶林和针阔混交林以及新疆北部准噶尔荒漠及其南缘地区[22]。它们利用早春融雪水进行萌发和生长, 具有较高的光合速率和生长速度, 可在5月中旬或5月底夏季来临之前完成整个生活史[23]。尽管早春类短命植物起源于不同的科属, 但由于对类似生长环境的长期适应, 形成了相似的生态适应性特征, 成为和其他草本植物有显著区别的生态类群。它们能采用一定的对策耐受低温、光照变化等不利的环境因子。即使如此, 早春植物对环境的变化仍十分敏感, 环境因子的变化(例如, 氮沉降增加和降水改变)对植物群落内的植物物种仍有复杂的影响[24]。目前, 国外对早春植物的研究多从环境因子出发, 探讨外部因素对早春植物内部的养分循环以及其与外界物质交换的影响。而我国在早春植物的研究方面起步较晚, 多是集中在物种组成、繁殖对策和生理生态特性等生活史及生存策略方面, 在环境因子对早春植物功能特性的影响的研究还不是很完善。

在气候变化的背景下, 在未来几十年里, 这些由人类引起的环境变化可能会越来越大, 其变化速度可能会加快。在我国的生态系统中, 虽已开展降雨和氮沉降改变对生态系统影响的相关研究, 但是同时关注降雨、氧沉降变化等环境因素对我国早春植物的生物量、根系特征和植物化学计量影响的研究还较少报道, 而这对更加准确地预测未来我国生态系统如何响应全球气候和环境变化具有重要意义。理解早春植物应对和适应这些新的环境挑战的机制至关重要, 笔者根据国内外现有研究数据, 通过对早春植物对于增氮和降水变化响应的综述, 分析了环境因子对早春植物生长状况的影响, 以期通过了解环境变化如何影响早春植物这个生态层片以及早春植物在全球气候变化背景下所采取的适应策略, 为制定维持陆地生态系统和生态系统服务的适应性战略提供参考。

2. 增氮对早春植物功能性状的影响

自从工业革命以来, 氮一直被认为是植物生长的制约因素之一, 这导致了作物产量受养分供应限制的影响[25]。因此, 氮肥被广泛用于改善植物生长[26], 这导致氮沉积在过去一个世纪增加了三到五倍[27]。有研究估计, 我国氮沉降量从1980年的 $13.2 \text{ kg} \cdot (\text{hm}^2 \cdot \text{a})^{-1}$ 增加到2010年的 $21.1 \text{ kg} \cdot (\text{hm}^2 \cdot \text{a})^{-1}$, 增幅达60%[28]。植物作为陆地生态系统的主要生产者, 不可避免地受到氮沉降的影响。氮沉降增加对陆地生态系统产生了巨大的影响, 早春植物作为生态系统的特殊层片, 对氮沉降响应更加敏感。

2.1. 增氮对早春植物生物量特征的影响

氮是直接影响早春植物生物量特征的重要因素之一。植物生长普遍受到氮素的限制, 土壤氮含量增加势必会影响植物的生长发育[29]。有研究表明, 增氮能提高土壤中活性氮的含量[9], 少量氮素可促进植物生长, 提高生物量 and 生产力, 而高浓度的氮素则会降低物种的生产力[30]。随着氮的增加, 早春植物将更多的生物量分配给生殖器官[11], 这可能是由于当氮超过植物生长的容许范围时, 氮将变成抑制植物生长的胁迫因子。此时, 植物将更多的生物量分配到根部, 以吸收更多的养分[31], 并将更多的生物量分配到生殖器官, 以生产更多的种子[32]。同时, 有研究认为, 增氮会显著增加植物体的生物量积累[33]。其原因可能在于施入适量的氮素, 能促进根系的生长, 使植株吸收养分, 有利于叶片的光合作用。正如相关研究表明的那样, 叶片中可溶性蛋白质、叶绿素和其他物质的含量随着氮的添加而显著增加[33]。因

此, 增氮导致早春植物地上、地下生物量均发生显著变化。植物性状和生物量积累之间的正相关关系已在大多数草本植物中得到证实[34]。在 chen 等[11]的研究中, 增加的氮减少了早春植物的大多数植物性状(叶面积、根长、叶数、分枝数和种子数), 并且对早春植物的高度几乎没有影响。因此, 随着氮素的增加, 早春植物的生物量积累呈下降趋势。

2.2. 增氮对早春植物根系特征的影响

适度的增氮对早春植物根系生长具有显著的影响。根系是植物吸收水分与养分的主要器官, 其在土壤中的形态特征与空间分布是影响植物水分和养分吸收利用的重要因素[35]。此外, 植物根系对环境变化十分敏感, 有着极强的可塑性, 各种生物和非生物因素的影响常能改变其形态特征[29]。研究发现, 植物根系与氮素吸收量有着密切的关系[36]。在苗期, 氮素供应不足, 植物会将更多的能量分配至根系, 通过增大根系表面积来吸收更多的养分[37]。当氮素供应充足时, 根系长度及根表面积均增加[38], 以降低土壤中氮素的损失。而当氮素供应过量时, 根系的生长受到抑制, 不仅降低了根系长度, 同时也会降低对水分、养分的利用效率[39]。同时, 研究表明, 适量的氮素添加能促进根系生长, 增加根系与土壤的接触面积, 进而促进植物吸收更多的水分和养分[40]。张岚等[41]的实验结果表明, 氮添加量为 $3 \text{ g} \cdot (\text{m}^2 \cdot \text{a})^{-1}$ 时, 小花荆芥(*Nepeta micrantha*)、小车前(*Plantago minuta*)的总根长、总表面积和根系总体积均高于对照, 但随着施氮量的增加, 根系各形态特征明显小于对照。这表明早春植物根系对氮素浓度的响应存在一定的耐性范围。同样, 相关研究也表明, 植物对氮素的响应存在一定阈值, 氮添加浓度超过一定范围, 将会对植物产生毒害作用[42]。但严小龙等[43]研究表明, 不同根系构型的植物对养分的吸收、利用效率存在较大差异。这可能是因为当氮素浓度过高时, 植物生长受到其他营养元素和水分的限制, 为了缓解这些限制, 满足植物自身生长需要, 根系会不断扩大面积和长度来获取更多养分元素以及水分[44]。总的来说, 适量的额外氮促进早春植物地上生长和根系发育, 但过量的氮会降低根系生长, 甚至损伤根系。

2.3. 增氮对早春植物化学计量特征的影响

增氮对早春植物化学计量的影响较为显著。碳(C)、氮和磷(P)是生物体生长和代谢过程中最重要和最基本的三种元素[45]。这三个要素通过物质循环将陆地生态系统的初级生产、呼吸作用、生长、分解和物种多样性从分子到全球尺度联系起来[46]。植物体或生态系统碳储存通常受氮和磷的生物地球化学循环调节。然而, 在全球气候迅速变化的情况下, 生物地球化学循环和化学计量学可能解耦或不平衡, 使得生态系统失衡[47]。在全球 304 个增氮对植物叶片 N 含量的影响研究报道中指出, 增氮能够显著增加植物叶片 N 含量[48]。有研究表明, 增氮能够显著增加黄土高原长芒草(*Stipa bungeana Trin.*)叶片 C、N 含量、C:P 和 N:P, 降低叶片 C:N 但是对叶片 P 含量无显著影响[49]。在多伦草原上的增氮试验, 也发现增氮能够增加草本植物群落 N、P 浓度和 N:P, 却显著降低了 C:N 和 C:P [50]。在加尼福利亚草原上, 增氮对短命植物 N:P 的促进作用也被发现了[51]。然而, 也有研究指出增氮对植物 N:P 无显著影响[52]。从模拟全球变化的多因子试验整合结果中发现增氮能够显著增加植物 P 含量并能显著降低 N:P [53]。一般而言, 增氮往往会提高土壤无机氮可利用性, 增加植物叶片 N 浓度, 从而降低植物叶片 C:N。但是增氮对植物叶片 P 浓度和 N:P 的影响仍有很大的不确定性, 正如我们前面所讨论的一样, 增氮可以增加植物 N:P、不显著改变植物 N:P、或者甚至降低植物 N:P。造成这些结果不一致性的原因, 可能是氮添加量的变异、试验地点环境条件的变异以及试验开展的年限不同。在我国内蒙古半干旱草原的研究发现, 在自然降雨条件下, 增氮能够显著增加大针茅(*Stipa grandis P.A. Smirn.*)、冰草(*Agropyron cristatum (L.) Gaertn.*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa (Trin.) Keng*)叶片的 N:P, 然而氮增加并不能显著改变羽茅(*Achnatherum sibiricum (L.) Keng*)和黄囊苔草(*Carex korshinskyi Kom*)叶片的 N:P [54]。增氮对宁夏荒漠草原 4 个物种叶片

C 含量均无显著影响, 却能够显著增加牛枝子(*Lespedeza potaninii* Vass)、针茅(*Stipa capillata* L)和老瓜头(*Cynanchum komarovii* Al. Iljinski)叶片 N 含量, 并且显著降低牛枝子和老瓜头叶片 C:N [55]。在崔晓庆的研究中, 早春短命植物叶片 N:P 随氮添加的增加而增加, 使得短命植物由原来的 N 限制生长, 逐步转化 N 和 P 共同限制[56]。可见, 短期的增氮能够在一定程度上提高早春植物叶片对 N 的吸收, 能够在一定程度缓解生态系统氮限制, 但是不同物种的化学计量特征对增氮的响应不同, 这对预测未来长期氮沉降增加对早春植物群落结构组成和功能的影响具有重要的指导意义。

3. 降水变化对早春植物功能性状的影响

短命植物生长对环境水分条件的变化和偶然阵性降水都具有极大的敏感性和适应性[22]。在 21 世纪, 由于与全球气候变化相关的大气环流和水文过程的变化, 大多数陆地地区的季节性和单次降水强度发生了显著变化[27]。降水模式是最重要和最复杂的气候变化因素之一, 因为它影响生长季节的时间和长度[27], 以及土壤水分和养分对常驻植物的可用性[57]。然而, 降水变化影响植物物候的方式因不同的生态系统而异。例如, 有研究发现降水时间变化会触发植物返青, 并影响干旱沙漠中大多数植物物种的生长持续时间和繁殖物候[58]。此外, 降水的改变似乎以特定的方式影响物候事件的发生时间[59]。在干旱、半干旱地区, 水分是生态系统功能过程的关键驱动因子, 对植物的生长发育起着至关重要的作用。尤其对短命植物这种“机会主义者”来说, 其种子萌发、生长、开花、结实到整个植株的枯落, 直至最后形成种子库, 整个生活周期都表现出对水分的高度依赖[60]。

3.1. 降水变化对早春植物生物量特征的影响

降水变化显著影响一些短命植物的生物量特征以及植物的多样性[61]。植物在长期的进化过程中形成了对环境变化复杂和多样的适应机制, 在不同的环境与生长压力下表现出不同的生长特性与物质积累、分配规律, 生物量是植物积累能量的主要体现[62]。生物量分配是植物生长的关键过程[63], 植物在不同生长阶段对体内能量分配及环境变化的响应存在差异。在适宜的条件下, 植物可以调节生物量向各器官的分配, 使其保持相对稳定。在张岚等[64]研究中, 早春短命植物植物地下生物量仅在展叶期分配比例较大, 随后在各生长阶段所占比例均呈不断下降趋势, 而且在降水增加的情况下, 早春植物均在始花期表现出茎生物量增加、叶生物量降低的趋势, 且仅在这一时期的生物量分配对降水增加有明显响应, 其他时期降水增加对生物量分配均无显著影响。这可能是由于植物生长前期将更多的能量分配给根系, 以促进水分和营养物质的吸收, 在后期将更多的营养分配至繁殖器官, 以维持繁殖体数量。因此, 早春植物生物量的分配反映植物对环境的响应, 改变生物量分配是植物在不断变化的环境中保持种群延续的重要策略。

3.2. 降水变化对早春植物根系特征的影响

降水增加延长了早春植物的生命周期, 这使植物能够更长时间地吸收水分和氮并促进营养生长[65][66]。植物性状是植物的外在表现, 容易受到环境因素的影响。在 chen 等[67]研究中, 降雨过多抑制了早春植物的根长度, 这表明上层土壤降水的增加刺激根停止向更深层的土壤生长。然而, 相对干燥的土壤促进根系生长到更深的土壤中。对内蒙古鄂尔多斯高原荒漠化草地的针茅的研究也发现, 根长与土壤剖面中的水深相对应[68]。因此, 根系可能是受降水影响的敏感器官, 植物性状对降水和氮素增加的显著差异很可能与根系有关[69]。也有研究表明, 大多数植物性状对降水增加没有表现出负面反应, 原因是降水增加导致氮流失。先前有学者对土壤氮的研究也发现, 在降水增加的情况下, 根际氮淋失增加[70]。因此, 根可能决定了植物对环境变化的反应差异。根系性状作为生态系统功能驱动因素的重要性引起了广

泛关注[71]。在干旱 - 半干旱生态系统中, 根系形态会影响植物响应环境变化调节自身生长的能力[72]。例如, chen 等[67]研究中, 早春植物的根部形态表现出很大差异, 最终通过吸收水分和养分来控制植物质量。根据早春短命植物对环境变化的敏感性反应, 表明根在调节早春植物对环境变化的反应的作用以及早春短命植物根的形态方面存在显著差异。

3.3. 降水变化对早春植物化学计量特征的影响

降水变化对早春植物乃至生态系统化学计量特征的影响越来越受到关注, 特别是在全球气候持续变化的背景下。大部分降水发生在早春短命植物的生长季节, 这极大地刺激了早春植物的生长。同时, 气候变暖会通过增加蒸发需求或者可能蒸散率来促成干旱, 在区域一级, 降水减少的阶段可能是干旱条件特别强的驱动因素[73]。严重的干旱不可避免地会降低植物生产力[74], 降水减少本身通常具有特定地点, 有时显然是特异性结果, 部分原因是植物群落组成、土壤类型和处理强度的差异所导致的[75]。水分亏缺会限制脱水土壤中元素的流动性、根系吸收和向叶面的垂直转运[76], 这可能在植物组织中产生不对称的元素浓度变化[77]。在崔晓庆的研究中, 水分添加对荒漠植物叶片元素含量和化学计量特征均没有显著影响[56]。然而, 在我国半干旱的温带草原上发现水分添加可以显著降低植物 P 含量, 显著增加 C:N 和 N:P [54], 这主要是水添加导致植物 P 含量降低所致。他们的研究表明, 尽管土壤中植物可利用磷主要源于风化过程, 但是水分添加对土壤中植物可利用 P 含量无显著影响, 所以水增加并不能通过增加土壤中可利用 P 含量从而使得植物体内 P 含量增加: 但是水分添加可以显著只能增加植物地上部生物量, 生长可以稀释植物体内 P 含量从而增加 C:N 和 N:P 比。在加尼福利亚一年生草原上, 增水同样也没有显著改变植物地上部 N:P, 却显著增加了禾本科植物老叶叶片 C 和 N 含量[51]。有研究表明, 水分添加对土壤中可利用氮磷养分可能存在着一定的促进作用, 但是同时水分也能促进植物生长, 导致生物量增加, 从而稀释植物叶片吸收的 N 和 P 含量[56]。此外, 水分和氮添加没有交互作用, 但是水分添加在一定程度上降低了氮添加对植物叶片 N 含量、C:N 和 N:P 的促进作用。

4. 增氮和降水的交互作用对早春植物功能性状的影响

充足的水分是氮促进植物生长的重要先决条件。研究表明, 增氮和降水的相互作用显著促进了植物物候, 改善了根系生长, 增加了叶片数量和生物量积累[78] [79]。水是原生质的重要组成部分, 影响植物中氮的运输[80]。因此, 当土壤水分充足时, 氮对植物生长的影响比仅增加氮的影响更为显著。土壤水分不足限制了氮对植物生长的促进作用, 并加剧了过量氮对土壤酸化的胁迫。许多研究还表明, 在土壤水分较低条件下, 增加氮会抑制光合作用, 降低草本植物生物量, 尤其是在草地生态系统中[81]。同样, 在古尔班通古特沙漠, 增加积雪和氮的实验也表明, 在积雪增加的情况下, 增氮促进了短命植物的生长, 但在积雪减少的情况下, 增氮限制了短命植物的生长[82]。在 chen 等[11]研究中, 降水增氮处理也显著促进了短命植物的生长和生物量积累, 这也证实了降水对植物氮利用的影响。曲鹏的研究表明, 增氮和降水减少大多不利于早春植物地上 P 含量的吸收转化, 同时增氮减水交互处理使早春植物地下 P 含量显著减小、地下 C:P 显著增加, 而且增氮减水交互处理对于地上地下 C 含量和 N 含量以及 CN 的相关性有明显影响[83]。总的说来, 增氮和降水交互作用对早春植物功能性状的影响在不同处理下差异较大, 准确地增氮和定量降水对早春植物乃至整个生态系统的影响需要更长时间尺度的观测研究。

5. 总结

本综述是在既有的研究成果上, 详细总结了全球气候变化背景下增氮、降水变化对早春植物生物量、根系以及化学计量特征的影响, 从而有助于理解环境因子如何影响早春植物种群乃至短命草本植物在全球气候变化背景下所采取的适应策略。降水加上增氮处理延长了早春植物生命周期, 增加了生物量积累,

但氮素的增加降低了植物的生长和生物量的积累, 增加了分配给生殖和根系的生物量的比例, 同时减少了分配给叶片的生物量。在根系方面, 早春植物根部形态因增氮、降水等环境因子的变化表现出很大差异。同时, 增氮和降水对早春植物的化学计量有显著的影响。总之, 大多数早春植物仅能勉强适应当前的环境条件, 它们在环境因子更恶劣条件下的生存能力有限。

6. 展望

由上述分析可见, 全球气候变化背景下不同环境因子将引起早春植物生长的变化, 早春植物的生物量、根系、化学计量都会受到增氮和降水变化等环境因素的影响。虽然不同的气候变化和人为活动改变的环境因素通常是共同发生的, 但很少有研究调查两个或多个因素的相互作用。因此, 为了明确早春短命植物对全球气候变化背景下环境因子的响应, 仍需要进一步综合考虑更多的环境交互因素, 如增温减水、增温增氮减水等, 从而全面地揭示气候变化背景下早春植物乃至生态系统的变化趋势。

参考文献

- [1] Rocha, J.C., Peterson, G.D. and Biggs, R. (2015) Regime Shifts in the Anthropocene: Drivers, Risks, and Resilience. *PLoS ONE*, **10**, Article ID: e0134639. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134639>
- [2] Higgins, P.A. and Harte, J. (2012) Carbon Cycle Uncertainty Increases Climate Change risks and Mitigation Challenges. *Journal of Climate*, **25**, 7660-7668. <https://doi.org/10.1175/JCLI-D-12-00089.1>
- [3] Daily, G.C., Söderqvist, T., Aniyar, S., Arrow, K., Dasgupta, P., Ehrlich, P.R., *et al.* (2000) The Value of Nature and the Nature of Value. *Science*, **289**, 395-396. <https://doi.org/10.1126/science.289.5478.395>
- [4] Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folke, C. and Walker, B. (2001) Catastrophic Shifts in Ecosystems. *Nature*, **413**, 591-596. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- [5] Scott, H., Gretchen, N., Dan, W. and Zhu, C. (2020) Editorial: Climate Change and Plant Nutrient Relations. *Frontiers in Plant Science*, **11**, Article No. 869. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00869>
- [6] Susana, C. and Rui, S. (2012) Seagrass Reproductive Effort as an Ecological Indicator of Disturbance. *Ecological Indicators*, **23**, 116-122. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.03.022>
- [7] Galloway, J.N., Townsend, A.R., Erismann, J.W., Bekunda, M., Cai, Z., Freney, J.R., *et al.* (2008) Transformation of the Nitrogen Cycle: Recent Trends, Questions, and Potential Solutions. *The Open Translational Medicine Journal*, **320**, 889-892. <https://doi.org/10.1126/science.1136674>
- [8] Matson, P., Lohse, K.A. and Hall, S.J. (2002) The Globalization of Nitrogen Deposition: Consequences for Terrestrial Ecosystems. *Ambio*, **31**, 113-119. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-31.2.113>
- [9] Baez, S., Fargione, J., Moore, D.I., Collins, S.L and Gosz, J.R. (2007) Atmospheric Nitrogen Deposition in the Northern Chihuahuan Desert: Temporal Trends and Potential Consequences. *Journal of Arid Environments*, **68**, 640-651. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2006.06.011>
- [10] 周晓兵, 张元明, 王莎莎, 张丙昌, 张静. 3种荒漠植物幼苗生长和光合生理对氮增加的响应[J]. 中国沙漠, 2011, 31(1): 82-89.
- [11] Chen, Y.F., Zhang, L.W., Shi, X., Ban, Y., Liu, H. and Zhang, D. (2019) Life History Responses of Spring- and Autumn-Germinated Ephemeral Plants to Increased Nitrogen and Precipitation in the Gurbantunggut Desert. *Science of the Total Environment*, **659**, 756-763. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.368>
- [12] 张浩, 王新平, 张亚峰, 虎瑞, 潘颜霞, 陈宁. 干旱荒漠区不同生活型植物生长对降雨量变化的响应[J]. 生态学杂志, 2015, 34(7): 1847-1853.
- [13] Shem-Tov, S. and Gutterman, Y. (2003) Influence of Water Regime and Photoperiod Treatments on Resource Allocation and Reproductive Successes of Two Annuals Occurring in the Negev Desert of Israel. *Journal of Arid Environments*, **55**, 123-142. [https://doi.org/10.1016/S0140-1963\(02\)00255-0](https://doi.org/10.1016/S0140-1963(02)00255-0)
- [14] 张立运. 新疆莫索湾地区短命植物的初步研究[J]. 植物生态学报, 1985, 9(3): 213-222.
- [15] Mao, Z.M. (1991) The Region Characteristics of Spring Ephemeral. *Arid Zone Research*, **9**, 11-12.
- [16] Wang, Y. (1993) Phenological Observation of the Early Spring Ephemeral and Ephemeroïd Plant in Xinjiang. *Arid Zone Research*, **10**, 34-39.
- [17] 张立运. 新疆的短命植物(一)独特的生态生物学特点[J]. 植物杂志, 2002(1): 4-6.

- [18] 兰海燕, 张富春. 新疆早春短命植物适应荒漠环境的机理研究进展[J]. 西北植物学报, 2008(7): 1478-1485.
- [19] Mulroy, J.C. and Rundel, P.W. (1977) Annual Plants: Adaptations to Desert Environments. *BioScience*, **27**, 109-114. <https://doi.org/10.2307/1297607>
- [20] Ehleringer, J. (1983) Ecophysiology of *Amaranthus Palmeri*, a Sonoran Desert Summer Annual. *Oecologia*, **57**, 107-112. <https://doi.org/10.1007/BF00379568>
- [21] 毛祖美, 张佃民. 新疆北部早春短命植物区系纲要[J]. 干旱区研究, 1994(3): 1-26.
- [22] 袁素芬, 唐海萍. 新疆准噶尔荒漠短命植物群落特征及其水热适应性[J]. 生物多样性, 2010, 18(4): 346-354.
- [23] 王爱霞, 马婧婧, 龚会蝶, 范国安, 王茂, 赵红梅, 等. 北疆一年生早春短命植物物种丰富度分布格局及其影响因素[J]. 生物多样性, 2021, 29(6): 735-745.
- [24] Liu, L., Monaco, T.A., Sun, F., Liu, W., Gan, Y. and Sun, G. (2017) Altered Precipitation Patterns and Simulated Nitrogen Deposition Effects on Phenology of Common Plant Species in a Tibetan Plateau Alpine Meadow. *Agricultural and Forest Meteorology*, **236**, 36-47. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.01.010>
- [25] Thomas, W. (1929) Balanced Fertilizers and Liebig's Law of the Minimum. *Science*, **70**, 382-384. <https://doi.org/10.1126/science.70.1816.382>
- [26] Frink, C.R., Waggoner, P.E., and Ausubel, J.H. (1999) Nitrogen Fertilizer: Retrospect and Prospect. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 1175-1180. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1175>
- [27] Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Marquis, M., Averyt, K., Tignor, M.M.B., et al. (2007) Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Intergovernmental Panel on Climate Change (IPCC), Geneva, 95-123.
- [28] Liu, X.J., Zhang, Y., Han, W., Tang, A., Shen, J., Cui, Z., et al. (2013) Enhanced Nitrogen Deposition over China. *Nature*, **494**, 459-459. <https://doi.org/10.1038/nature11917>
- [29] 李廷轩, 叶代桦, 张锡洲, 郭静怡. 植物对不同形态磷响应特征研究进展[J]. 植物营养与肥料学报, 2017, 23(6): 1536-1546.
- [30] 罗引航. 氮磷添加对小嵩草草甸地下净初级生产力的影响[D]: [硕士学位论文]. 北京: 北京林业大学, 2020.
- [31] Elsa, D., Olivier, R., Karel, V.D.M., Charbonnier, F., Pérez-Molina Junior, P., Khac, E., et al. (2016) Root Biomass, Turnover and Net Primary Productivity of a Coffee Agroforestry System in Costa Rica: Effects of Soil Depth, Shade Trees, Distance to Row and Coffee Age. *Annals of Botany*, **118**, 833-851. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw153>
- [32] Burns, J.H., Brandt, A.J., Murphy, J.E., Kaczowka, A.M. and Burke, D.J. (2017) Spatial Heterogeneity of Plant-Soil Feedbacks Increases Per Capita Reproductive Biomass of Species at an Establishment Disadvantage. *Oecologia*, **183**, 1077-1086. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3828-1>
- [33] 韩炳宏, 尚振艳, 袁晓波, 安卓, 文海燕, 李金博, 等. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草光合特性的影响[J]. 草业科学, 2016, 33(6): 1070-1076.
- [34] Carol, K.A., Monica, A.G. and Jonathan, P.E. (1985) Reproductive Output and Biomass Allocation in *Sesbania emerus* in a Tropical Swamp. *American Journal of Botany*, **72**, 1136-1143. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1985.tb08362.x>
- [35] Benlloch-González, M., Sánchez-Lucas, R. and Benlloch, M. (2017) Effects of Olive Root Warming on Potassium Transport and Plant Growth. *Journal of Plant Physiology*, **218**, 182-188. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.07.018>
- [36] 王艳, 米国华, 陈范骏, 张福锁. 玉米氮素吸收的基因型差异及其与根系形态的相关性[J]. 生态学报, 2001, 23(2): 297-302.
- [37] 李燕婷, 米国华, 陈范骏, 张福锁, 劳秀荣. 玉米幼苗地上部根间氮的循环及其基因型差异[J]. 植物生理学报, 2001, 27(3): 226-230.
- [38] Eghball, B. and Maranville, J.W. (1993) Root Development and Nitrogen Influx of Corn Genotypes Grown under Combined Drought and Nitrogen Stresses. *Agronomy Journal*, **85**, 147-152. <https://doi.org/10.2134/agronj1993.00021962008500010027x>
- [39] 姜琳琳, 韩立思, 韩晓日, 战秀梅, 左仁辉, 吴正超, 等. 氮素对玉米幼苗生长、根系形态及氮素吸收利用效率的影响[J]. 植物营养与肥料学报, 2011, 17(1): 247-253.
- [40] 张福锁, 曹一平. 根际动态过程与植物营养[J]. 土壤学报, 1992, 29(3): 239-250.
- [41] 张岚, 张玲卫, 刘会良. 氮添加对荒漠草原一年生短命植物根系形态特征的影响及其生物量特征关系[J]. 草业科学, 2020, 37(10): 2003-2011.
- [42] Tian, Q.Y., Liu, N., Bai, W.M., Li, L., Chen, J., Reich, P.B., et al. (2016) A Novel Soil Manganese Mechanism Drives Plant Species Loss with Increased Nitrogen Deposition in a Temperate Steppe. *Ecology*, **97**, 65-74.

- <https://doi.org/10.1890/15-0917.1>
- [43] 严小龙, 廖红, 戈振扬, 罗锡文. 植物根构型特性与磷吸收效率[J]. 植物学报, 2000, 17(6): 511-519.
- [44] 闫国永, 邢亚娟, 王庆贵, 王晓春, 韩士杰. 氮沉降对细根动态和形态特征的影响研究进展[J]. 中国农学通报, 2016, 32(15): 79-85.
- [45] Thompson, K. (2009) Plant Physiological Ecology, 2nd Edition. *Annals of Botany*, **103**, 8-9. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn225>
- [46] Michaels, A.F. (2003) Ecological Stoichiometry—The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere. *Science*, **300**, 906-907. <https://doi.org/10.1126/science.1083140>
- [47] Finzi, A.C., Austin, A.T., Cleland, E.E., Frey, S.D., Houlton, B.Z. and Wallenstein, M.D. (2011) Responses and Feedbacks of Coupled Biogeochemical Cycles to Climate Change: Examples from Terrestrial Ecosystems. *Frontiers in Ecology & the Environment*, **9**, 61-67. <https://doi.org/10.1890/100001>
- [48] Xia, J. and Wan, S. (2008) Global Response Patterns of Terrestrial Plant Species to Nitrogen Addition. *New Phytologist*, **179**, 428-439. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02488.x>
- [49] 安卓, 牛得草, 文海燕, 杨益, 张洪荣, 傅华. 氮素添加对黄土高原典型草原长芒草氮磷重吸收率及 C:N:P 化学计量特征的影响[J]. 植物生态学报, 2011, 35(8): 801-807.
- [50] 韩旭. 氮沉降对典型草原优势植物化学计量特征的影响[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国科学院大学, 2014.
- [51] Henry, H., Chiariello, N.R., Vitousek, P.M., Mooney, H.A. and Field, C.B. (2006) Interactive Effects of Fire, Elevated Carbon Dioxide, Nitrogen Deposition, and Precipitation on a California Annual Grassland. *Ecosystems*, **9**, 1066-1075. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0077-7>
- [52] Kozovits, A.R., Bustamante, M., Garofalo, C.R., Bucci, S., Franco, A.C., Goldstein, G., et al. (2007) Nutrient Resorption and Patterns of Litter Production and Decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology*, **21**, 1034-1043. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01325.x>
- [53] Menge, D. and Field, C.B. (2007) Simulated Global Changes alter Phosphorus Demand in Annual Grassland. *Global Change Biology*, **13**, 2582-2591. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01456.x>
- [54] Lu, X.T., Kong, D.L., Pan, Q.M., Simmons, M.E. and Han, X.-G. (2012) Nitrogen and Water Availability Interact to Affect Leaf Stoichiometry in a Semi-Arid Grassland. *Oecologia*, **168**, 301-310. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2097-7>
- [55] 黄菊莹, 赖荣生, 余海龙, 陈卫民. N 添加对宁夏荒漠草原植物和土壤 C:N:P 生态化学计量特征的影响[J]. 生态学杂志, 2013, 32(11): 2850-2856.
- [56] 崔晓庆. 降雨、温度和氮沉降增加对新疆温带荒漠生态系统氮素去向和植物化学计量特征的影响[D]: [博士学位论文]. 北京: 中国农业大学, 2018.
- [57] Weltzin, J.F., Loik, M.E., Schwinning, S., Williams, D.G., Fay, P.A., Haddad, B.M., et al. (2003) Assessing the Response of Terrestrial Ecosystems to Potential Changes in Precipitation. *Bioscience*, **53**, 941-952. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0941:ATROTE\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0941:ATROTE]2.0.CO;2)
- [58] Ghazanfar, S.A. (1997) The Phenology of Desert Plants: A 3-Year Study in a Gravel Desert Wadi in Northern Oman. *Journal of Arid Environments*, **35**, 407-417. <https://doi.org/10.1006/jare.1996.0190>
- [59] Mazer, S.J., Travers, S.E., Cook, B.I., Davies, T.J., Bolmgren, K., Kraft, N.J.B., et al. (2013) Flowering Date of Taxonomic Families Predicts Phenological Sensitivity to Temperature: Implications for Forecasting the Effects of Climate Change on Unstudied Taxa. *American Journal of Botany*, **100**, 1381-1397. <https://doi.org/10.3732/ajb.1200455>
- [60] 黄培. 干旱区免灌植被及其恢复[M]. 北京: 科学出版社, 2002.
- [61] 张彩霞, 赵文勤, 党寒利, 庄丽, 孙辉. 准噶尔盆地南缘不同坡向对短命植物生物量分配和化学计量特征的影响[J]. 西北植物学报, 2021, 41(1): 151-158.
- [62] Sherry, R.A., Weng, E., Arnone III, J.A., Johnson, D.W., Schimel, D.S., Verburg, P.S., et al. (2010) Lagged Effects of Experimental Warming and Doubled Precipitation on Annual and Seasonal Aboveground Biomass Production in a Tallgrass Prairie. *Global Change Biology*, **14**, 2923-2936. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01703.x>
- [63] Sugiura, D., Kojima, M. and Sakakibara, H. (2016) Phytohormonal Regulation of Biomass Allocation and Morphological and Physiological Traits of Leaves in Response to Environmental Changes in *Polygonum cuspidatum*. *Frontiers in Plant Science*, **7**, Article No. 1189. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.01189>
- [64] 张岚, 张玲卫, 刘会良, 陈艳锋. 降水增加对古尔班通古特沙漠两种短命植物生长的影响[J]. 应用生态学报, 2020, 31(1): 9-16.
- [65] Cleland, E.E., Chiariello, N.R., Loarie, S.R., Mooney, H.A., and Field, C.B. (2006) Diverse Responses of Phenology to Global Changes in a Grassland Ecosystem. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **103**, 13740-13744.

- <https://doi.org/10.1073/pnas.0600815103>
- [66] Han, J.J., Li, L.H., Chu, H.S., Miao, Y., Chen, S., Chen, J., *et al.* (2016) The Effects of Grazing and Watering on Ecosystem CO₂ Fluxes Vary by Community Phenology. *Environmental Research*, **144**, 64-71. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2015.09.002>
- [67] Chen, Y., Zhang, L., Shi, X., Liu, H. and Zhang, D. (2019) Life History Responses of Two Ephemeral Plant Species to Increased Precipitation and Nitrogen in the Gurbantunggut Desert. *PeerJ*, **7**, Article No. e6158. <https://doi.org/10.7717/peerj.6158>
- [68] Cheng, X., An, S., Li, B., Chen, J., Lin, G., Liu, Y., *et al.* (2006) Summer Rain Pulse Size and Rainwater Uptake by Three Dominant Desert Plants in a Desertified Grassland Ecosystem in Northwestern China. *Plant Ecology*, **184**, 1-12. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-9047-6>
- [69] Griffin-Nolan, R.J., Bushey, J.A., Carroll, C.J.W., Challis, A., Chieppa, J., Garbowski, M., *et al.* (2018) Trait Selection and Community Weighting Are Key to Understanding Ecosystem Responses to Changing Precipitation Regimes. *Functional Ecology*, **32**, 1746-1756. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.13135>
- [70] Huang, G., Su, Y.G., Zhu, L. and Li, Y. (2016) The Role of Spring Ephemerals and Soil Microbes in Soil Nutrient Retention in a Temperate Desert. *Plant and Soil*, **406**, 43-54. <https://doi.org/10.1007/s11104-016-2861-x>
- [71] Bardgett, R.D., Mommer, L. and Vries, F. (2014) Going Underground: Root Traits as Drivers of Ecosystem Processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 692-699. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2014.10.006>
- [72] Shen, W., Reynolds, J.F. and Hui, D. (2010) Responses of Dryland Soil Respiration and Soil Carbon Pool Size to Abrupt vs. Gradual and Individual vs. Combined Changes in Soil Temperature, Precipitation, and Atmospheric[CO₂]: A Simulation Analysis. *Global Change Biology*, **15**, 2274-2294. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.01857.x>
- [73] Trenberth, K.E., Dai, A., van der Schrier, G., Jones, P.D., Barichivich, J., Briffa, K.R., *et al.* (2013) Global Warming and Changes in Drought. *Nature Climate Change*, **4**, 17-22. <https://doi.org/10.1038/nclimate2067>
- [74] Breshears, D.D., Cobb, N.S., Rich, P.M., Price, K.P., Allen, C.D., Balice, R.G., *et al.* (2005) Regional Vegetation Die-Off in Response to Global-Change-Type Drought. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 15144-15148. <https://doi.org/10.1073/pnas.0505734102>
- [75] Carlyle, C.N., Fraser, L.H. and Turkington, R. (2014) Response of Grassland Biomass Production to Simulated Climate Change and Clipping along an Elevation Gradient. *Oecologia*, **174**, 1065-1073. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2833-2>
- [76] Gonzalez-Dugo, V., Durand, J.L., Gastal, F., Bariac, T. and Poincheval, J. (2012) Restricted Root-to-Shoot Translocation and Decreased Sink Size Are Responsible for Limited Nitrogen Uptake in Three Grass Species under Water Deficit. *Environmental & Experimental Botany*, **75**, 258-267. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.07.009>
- [77] Sardans, J., Peñuelas, J. and Ogaya, R. (2008) Drought's Impact on Ca, Fe, Mg, Mo and S Concentration and Accumulation Patterns in the Plants and Soil of a Mediterranean Evergreen Quercus ilex Forest. *Biogeochemistry*, **87**, 49-69. <https://doi.org/10.1007/s10533-007-9167-2>
- [78] Zhang, H., Aziz, K., Tan, D. and Luo, H. (2017) Rational Water and Nitrogen Management Improves Root Growth, Increases Yield and Maintains Water Use Efficiency of Cotton under Mulch Drip Irrigation. *Frontiers in Plant Science*, **8**, Article No. 912. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00912>
- [79] Huang, G., Li, C.H. and Li, Y. (2018) Phenological Responses to Nitrogen and Water Addition Are Linked to Plant Growth Patterns in a Desert Herbaceous Community. *Ecology & Evolution*, **8**, 5139-5152. <https://doi.org/10.1002/ece3.4001>
- [80] Siefritz, F., Otto, B., Bienert, G.P., Van Der Krol, A. and Kaldenhoff, R. (2010) The Plasma Membrane Aquaporin NtAQP1 Is a Key Component of the Leaf Unfolding Mechanism in Tobacco. *Plant Journal*, **37**, 147-155. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01947.x>
- [81] Yahdjian, L. and Sala, O.E. (2010) Size of Precipitation Pulses Controls Nitrogen Transformation and Losses in an Arid Patagonian Ecosystem. *Ecosystems*, **13**, 575-585. <https://doi.org/10.1007/s10021-010-9341-6>
- [82] Fan, L.L., Yan, L.I., Tang, L.S. and Ma, J. (2013) Combined Effects of Snow Depth and Nitrogen Addition on Ephemeral Growth at the Southern Edge of the Gurbantunggut Desert, China. *Journal of Arid Land*, **5**, 500-510. <https://doi.org/10.1007/s40333-013-0185-8>
- [83] 曲鹏. 增氮减水对早春草本植物碳、氮分配的影响[D]: [硕士学位论文]. 哈尔滨: 黑龙江大学, 2018.