

温带典型草原优势种对春秋霜冻的生理响应差异

谭朝炜, 赵思思, 田汉文, 韩娟娟*

(西南大学 地理科学学院, 重庆 400715)

摘要: 温带典型草原生长季延长、物候提前, 春秋季霜冻风险呈增加趋势, 但目前关于不同季节霜冻对植被生理指标的影响研究较为缺乏。为了揭示该区域植物生理指标对春秋季霜冻的响应规律以及种间差异, 该研究以内蒙古温带典型草原 3 种优势物种, 即菊叶委陵菜 (*Potentilla tanacetifolia*)、冷蒿 (*Artemisia frigida*) 以及克氏针茅 (*Stipa krylovii*) 为对象, 利用原位模拟实验探究了春秋季霜冻对植物叶片叶绿素以及总可溶性糖含量的影响。结果表明: (1) 秋季霜冻未对叶绿素含量产生显著影响, 但导致总可溶性糖平均含量显著上升了 36%; 而次年春季霜冻导致叶绿素和总可溶性糖的平均含量分别显著下降了 42% 和 54%, 表明叶绿素含量和可溶性糖含量的霜冻响应存在明显季节性分异。(2) 物种间对霜冻响应的敏感程度存在差异, 由高到低表现为: 菊叶委陵菜 > 冷蒿 > 克氏针茅。

(3) 两次霜冻之间存在一定的交互作用, 主要体现为对总可溶性糖的协同加剧效应; 交互作用对叶绿素的影响相对较小。(4) 秋季霜冻期间土壤温度的降低诱导了叶片总可溶性糖含量的上升; 而在次年春季, 叶绿素含量下降是导致总可溶性糖含量下降的潜在因素。该研究揭示了春秋季霜冻对温带典型草原优势物种部分生理指标的影响存在明显的季节性以及种间差异, 为理解该区域霜冻事件下植被抗逆性提供了参考。

关键词: 霜冻胁迫, 可溶性糖, 叶绿素, 温带草原, 季节差异

中图分类号: Q945

文献标识码: A

Differential physiological responses of dominant species in temperate typical steppe to spring and autumn frosts

TAN Chaowei, ZHAO Sisi, TIAN Hanwen, HAN Juanjuan*

(School of Geographical Sciences, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract: Temperate typical steppe ecosystems are experiencing prolonged growing seasons and advanced phenology, leading to an increased risk of spring and autumn frosts. However, the differential impacts of seasonal frost events on plant physiological indicators remain poorly understood. To clarify the responses of plant physiological traits to spring and autumn frosts as well as interspecific differences, we conducted in situ simulation experiments on three dominant species (*Artemisia frigida*, *Potentilla tanacetifolia*, and *Stipa krylovii*) in the temperate typical steppe of Inner Mongolia, China to investigate the responses of leaf chlorophyll and total soluble sugar contents to frost events in different seasons. The results showed that: (1) Autumn frost significantly induced a 36% increase in total soluble sugar content while chlorophyll remained stable. Conversely, spring frost in the following year caused declines in chlorophyll and total soluble sugar contents by 42% and 54%. This pattern demonstrates a clear seasonal divergence in plant physiological

基金项目: 国家自然科学基金项目 (32471673); 重庆金佛山喀斯特生态系统国家级野外科学观测研究站开放基金项目 (JFS2023A03)。

第一作者: 谭朝炜 (2001—), 硕士研究生, 主要从事草地生态学研究, (E-mail) tancwswu@163.com。

***通信作者:** 韩娟娟, 博士, 副教授, 主要从事草地碳循环研究, (E-mail) jhan20190717@163.com。

responses to frost stress. (2) The three species differed greatly in frost sensitivity, ranked from high to low as: *Potentilla tanacetifolia* > *Artemisia frigida* > *Stipa krylovii*. (3) An interaction existed between the two frost events, which mainly manifested as a synergistic enhancement effect on total soluble sugar. By contrast, the interaction exerted a relatively weak influence on chlorophyll. (4) During autumn frost events, the decrease in soil temperature appeared to induce an increase in leaf total soluble sugar content, whereas in the following spring, the reduction in chlorophyll content was a potential factor contributing to the decline in total soluble sugar content. This study confirms that spring and autumn frosts exert contrasting impacts on physiological indicators of dominant species in temperate steppes, with obvious seasonal variations and interspecific differences. This study provides important insights into the frost resistance mechanisms of steppe vegetation in this region.

Key Words: frost stress, soluble sugar, chlorophyll, temperate grasslands, seasonal variation

在全球气候持续变暖的背景下，温带及寒带地区的植被暴露在春、秋季霜冻下的风险显著增加（Augspurger, 2013; Liu et al., 2018; 陶泽兴和戴君虎, 2023）。霜冻过程中形成的低温环境会对植物生理层面造成多方面的影响，例如霜冻抑制植物的光合能力（Ploschuk et al., 2014），扰乱渗透调节物质代谢平衡（Xin et al., 2000; Fürtauer et al., 2019），损伤细胞膜结构，引发丙二醛积累、细胞电解质外渗以及脯氨酸等抗逆物质含量发生改变，进而扰乱植物的正常生理代谢（Ding et al., 2019）。但是，霜冻影响的程度在不同的物种（Kreyling et al., 2012）、光合作用类型（Liu & Osborne, 2008）、地理位置（Ma et al., 2019）等表现出显著差异，温带典型草地植被对霜冻的生理响应仍然值得我们关注。此外，春季处于植物返青期，大部分植物处于萌芽状态，叶片抗冻能力较差（Vitasse et al., 2014）；而秋季则处于植物的枯黄期，经过整个生长季的物质积累，叶片抗冻物质储备充足，抗冻能力较强。因此，不同季节的霜冻胁迫下植物的生理指标变化可能存在差异。同时，大量研究表明，霜冻产生的影响会持续到后续季节（Muffler et al., 2024; Han et al., 2025; Wang et al., 2025），这暗示春秋两季霜冻对植物的生理影响可能存在交互作用，然而，相关的研究仍然有限。植物的生理指标变化关系着植被的生长情况以及区域生态系统的固碳潜力，因此，开展植被抵御春、秋季霜冻研究对预测未来气候情境下植被生长及动态变化具有重要意义。

光合作用是植物获取能量和固定碳的核心过程，霜冻会通过损伤叶片结构和引发氧化应激反应直接降低光合效率（Ploschuk et al., 2014）。其中，叶片叶绿素含量是表征植物光合能力的关键参数，常被作为植物遭受霜冻胁迫受损程度的主要指标（Li et al., 2020）。霜冻通常会引起类囊体损伤、细胞内外水冻结（Charrier et al., 2013），导致叶绿体受损及叶绿素含量下降，且下降幅度与霜冻强度、频率密切相关（Dietrich et al., 2018）。然而，部分耐寒物种（如网状茶树、雪莲）在轻度霜冻胁迫下，叶绿素合成相关的代谢物以及基因表达可能上调，使得叶绿素含量可维持稳定甚至略有上升（Wang et al., 2025; Yu et al., 2025）。因此，霜冻对叶绿素含量的影响方向和程度，取决于霜冻强度、物种之间的相互调控。

非结构性碳水化合物是植物光合作用的主要产物，其在植物体内的积累有利于植物在不利环境下的生存（Carbone et al., 2013），可溶性糖是其主要的组成物质（宋琳等, 2020）。可溶性糖通过降低细胞冰点、维持渗透压平衡以及清除活性氧等机制，在植物抗冻过程中发挥着关键作用（Tarkowski et al., 2015; 段伟等, 2026）。尽管多数研究认为霜冻会刺激植物可溶性糖含量增加（王海梅等, 2015; 杨永娥等, 2023; Ling et al., 2025），但是严重的霜冻可能会导致植物的光合器官受到损伤，从而抑制可溶性糖的合成（Thomas et al., 2004; D'Andrea et al., 2019）。综上所述，现有研究关于霜冻对植物叶绿素与可溶性糖含量的影响仍存争议，深入解析二者在霜冻胁迫下的协同变化，不仅能深化对植物生理适应的理解，也

提高了预测植物抵抗霜冻风险的能力。

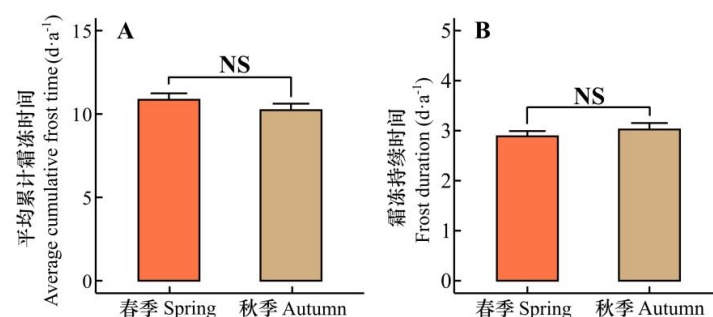
草原生态系统占陆地表面积约 40%，在调节气候变化以及植被固碳方面发挥着巨大的作用（Bai & Cotrufo, 2022; 张英俊等, 2025）。以往的霜冻相关的研究主要关注农作物和模式植物，这些研究系统完善了植物抗霜冻的分子机制，并在遗传育种改良方面增强了作物的抗冻性（Hosseinpour et al., 2018; 姚永伟等, 2020）。然而，天然草地受野外复杂环境、种间互作及物候节律的综合调控，仍需通过野外原位实验进行验证。为此，在蒙古高原典型草地开展野外实地霜冻模拟实验，该草地生态系统是春秋季霜冻的高频发生区，为研究跨季节的低温响应机制提供了理想的实验平台。在本研究中，主要探讨春秋季霜冻对温带典型草原菊叶委陵菜（*Potentilla tanacetifolia*）、冷蒿（*Artemisia frigida*）以及克氏针茅（*Stipa krylovii*）3 种优势物种的叶片叶绿素以及可溶性糖含量的影响，并探究植物对霜冻的生理响应是否存在一定规律。因此，本研究围绕以下科学问题展开：（1）温带典型草原优势物种对春秋季霜冻的生理响应是否存在显著分异；（2）草原优势物种生理指标对霜冻的响应是否存在物种之间的差异。本研究可为深入理解草原霜冻后植物生理适应过程提供一定的理论参考。

1 材料与方法

1.1 试验地概况

实验位于中国北方内蒙古自治区多伦县（116°17'E、42°02'N，1 324 m），该区域为温带典型草原，属于半干旱大陆性气候，年均气温在 2.4 °C 左右，空气温度处于 -17.5 °C 至 18.9 °C 之间，长期（1961—2017 年）年均降水量在 380 mm 左右，80% 的降水主要集中在 6—9 月。根据中国土壤分类，区域土壤类型为栗钙土（张翠景等, 2017）。植被以多年生草本植物为主，包括羊草（*Leymus chinensis*）、冷蒿（*Artemisia frigida*）、冰草（*Agropyron cristatum*）、克氏针茅（*Stipa krylovii*）以及菊叶委陵菜（*Potentilla tanacetifolia*）等。

该地区植被返青期主要集中在 4 月下旬至 5 月中旬，枯黄期主要集中在 9 月中旬至 10 月上旬，这两个关键生长阶段恰为霜冻频发期。在春季，霜冻普遍发生在 4 月 15 日至 5 月 15 日，通过分析此时间段的过去 60 年（1954—2014 年）的日最低温数据，发现春季平均累计霜冻时间为 $(10.85 \pm 0.39) \text{ d} \cdot \text{a}^{-1}$ （图 1: A），年平均单次霜冻事件持续时间为 $(2.89 \pm 0.11) \text{ d}$ （图 1: B）；在秋季，霜冻普遍发生在 9 月 15 日至 10 月 15 日，平均累计霜冻时间为 $(10.23 \pm 0.53) \text{ d} \cdot \text{a}^{-1}$ （图 1: A），年平均单次霜冻事件持续时间为 $(3.02 \pm 0.13) \text{ d}$ （图 1: B）。两个时期之间的累计霜冻时间、持续时间均不存在显著性差异（ $P > 0.05$ ）。因此，无论是从累计霜冻时间，还是霜冻持续时间来看，春、秋季霜冻已成为该区域重要的环境限制因子。



A. 平均累计霜冻时间；B. 单次霜冻事件的平均持续时间。春季计算为每年的 4 月 15 日至 5 月 15 日；秋季计算为每年的 9 月 15 日至 10 月 15 日。NS 代表处理之间差异不显著（ $P > 0.05$ ），数据表示为平均值 $\pm$ 标准误。下同。

A. Average cumulative frost time; B. Average frost duration of a single frost event. Spring is defined as April 15 to May 15, and autumn as September 15 to October 15 of each year. NS indicate significant differences among

treatments ($P > 0.05$). Data are expressed as mean $\pm$ standard error. The same below.

图 1 1954 至 2014 年春秋季平均累计霜冻时间以及持续时间。

Fig.1 Average cumulative frost days and duration in spring and autumn from 1954 to 2014

1.2 实验设计

为了模拟春秋季发生的自然霜冻事件，本实验通过自主研发的野外降温装置，于 2017 年 9 月 24 日至 9 月 30 日和 2018 年 5 月 10 日至 5 月 16 日分别开展了连续 7 d 的霜冻模拟实验。两个时期在本研究中分别用秋季以及春季进行表示，实验包括 4 个不同霜冻处理水平：对照（C）、秋季霜冻处理（A）、次年春季霜冻处理（S）、秋季和次年春季霜冻处理（SA）。各处理包含 6 个重复样方，总计 24 个样方。所有样方位于同一块平坦草地，土壤质地、植被以及微气候条件基本一致，无明显区组效应，故采用完全随机设计分配样方分布。每个样方均配置 1 个接近 4 m² 的六边形开顶式气体箱（open-top gas chamber, OTC），在霜冻处理期间，其内部平均降温幅度能够达到 8 °C，平均霜冻温度为 -4.99 °C，春、秋季分别为 -5.54 °C 和 -4.45 °C，夜间则具有更低的霜冻温度，最低可达 -13 °C 左右。日间大部分时段 OTC 内部空气温度低于环境温度，但空气温度并未达到 0 °C，因此，实验期内降温与霜冻现象交替出现（Han et al., 2025），但该特征与自然界霜冻发生规律高度一致：自然霜冻来临前，空气温度会出现显著下降。

降温方法是通过制冷压缩系统制冷乙二醇溶液实现，并使乙二醇溶液在闭路管道内，在 OTC 与制冷压缩机之间反复循环，从而达到持续降温的效果。与此同时，在不同处理的样方内安装了 HOBO 温度探头（S-THB-M008, ONSET Inc, Massachusetts, USA），该探头能够每 10 min 对空气温度进行 1 次测量，能够帮助降温装置通过实时的温度变化情况来控制降温幅度，从而减小因气温日波动带来的霜冻效果差异。此外，在降温装置开始后以及结束前对塑料板进行安装和拆卸，以最大程度的避免 OTC 产生的升温效应。更加详细的霜冻模拟方法参见 Han 等（2025）。

1.3 测定指标以及方法

在霜冻处理前 7 d 以及处理完成后的 7 d 期间内，对土壤 10 cm 深度的温度以及体积含水量进行测量，每个 7 d 内的测量次数为 2~3 次。土壤温度利用便携式红外气体分析仪 Li-8100（LI-COR Inc., Lincoln, NE, USA）上附带的温度探头进行测量，土壤体积含水量通过土壤水份测定仪 TDR350（Spectrum Technologies Inc., Aurora, IL, USA）同步进行测定。测量时间选择在早晨 9—11 点，晴朗无风的天气进行。

本研究综合了野外采样条件、样本保存、指标代表性等多方面考虑，选择了叶片可溶性糖以及叶绿素含量作为反映植物抗冻性以及霜冻损伤的指标。叶片可溶性糖是植物应对低温胁迫的主要渗透调节物质，是反映抗冻性强弱与霜冻胁迫响应程度的核心指标；叶片叶绿素含量对霜冻响应敏感，能直接反映光合系统的损伤程度。因此，上述两个指标是本研究中评估霜冻效应最为适宜的选择。同时，由于可溶性糖和叶绿素含量测定所需样品克重较大，为了降低对样地的破坏性采样，选取典型优势物种（菊叶委陵菜、冷蒿以及克氏针茅）作为研究对象。这 3 种优势物种在群落优势度、植被盖度、植被高度等方面有显著优势。分别于秋季及次年春季霜冻处理开始前 1 天及处理结束后第 3 天进行采样。采样时，在对照及相应季节的霜冻处理样方内，随机摘取上述 3 个物种的叶片。采集的叶片样本被装在塑料袋内真空保存并运送到实验室。采用蒽酮比色法测量植物叶片总可溶性糖含量，分光光度法测定叶绿素含量（胡秉芬等, 2018）。

1.4 统计分析

R 语言（版本 4.3.1）用于所有的统计分析。在所有分析之前，对数据进行了 Shapiro-Wilk 正态化检验以及 Levene 方差齐性检验。对于不满足正态性或者方差齐性的数据，进行了正

态化转换。采用线性混合效应模型检验霜冻对各指标的影响。其中，霜冻处理（Treatment）作为固定效应，用以检验霜冻带来的影响。在随机效应部分，环境数据选择将样方（plot）作为随机效应，以考虑样方之间存在的差异性（ $Y \sim \text{Treatment} + (1|\text{plot})$ ）；而对于生理指标，则额外增加了物种（Species）作为随机效应（ $Y \sim \text{Treatment} + (1|\text{plot}) + (1|\text{Species})$ ），以同时考虑物种以及样方之间存在的差异。此外，使用单因素方差分析分别检验了霜冻对 3 个物种的生理指标的影响。构建的模型使用 F 检验验证主效应显著性结果。多重比较结果使用 Tukey 法进行矫正。

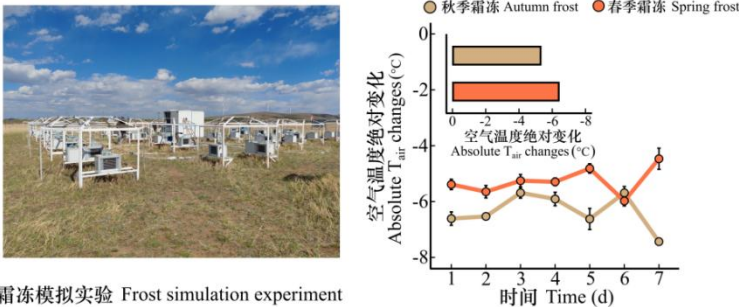
此外，本研究对两个季节霜冻的交互作用进行了分析。由于本实验未设置完整的 2×2 析因组合，即在两个霜冻时期均布设完整的四类处理组合（C、A、S、SA），因此无法开展传统方差分析的统计交互检验。本研究采用加性效应假设开展两次霜冻的互作分析：以单次秋季霜冻之后（A 样方）和单次春季霜冻之后（S 样方）的指标相对变化之和作为霜冻叠加条件下的理论期望值（Expected.SA），并与次年春季霜冻处理之后（SA 样方）实际观测值的相对变化量（Observed.SA）进行对比。通过二者的数值关系判断交互作用类型：观测值低于期望值，则该效应为协同加剧效应，反之则为拮抗效应。相对变化量计算公式为（处理-对照）/对照 $\times 100$ 。此外，受实验完全随机设计限制，期望值缺乏不同处理之间样方重复的配对（如 S 样方与 A 样方的各自 6 个重复之间无法配对），无法开展显著性检验，仅通过其与观测值的总体均值进行比较。

利用偏相关分析来分别探究秋季以及次年春季霜冻的前后各处理水平下环境因子与生理指标的相关关系。其中使用 Spearman 相关方法，并对所有数据进行标准化处理以消除量纲影响。此外，利用线性混合效应模型来探究叶绿素与可溶性糖之间的线性关系，模型中加入样方（plot）作为随机效应，通过计算总模型的拟合优度（边际决定系数， R^2_m ）以及显著性结果来判断拟合效果。

2 结果与分析

2.1 处理带来的环境变化

无论是在秋季还是次年的春季，模拟的霜冻处理均导致 7 d 内的空气温度显著下降，处理样方与对照样方之间的空气温度差异值大部分情况下能够达到 5°C 以上（图 2）。因此，当环境空气温度在 5°C 左右时，便可达到霜冻效果，鉴于该地区秋季以及春季的气温日动态情况，在霜冻期间内，每日的霜冻持续时间大约 8 h 且主要发生在夜间。此外，无论是在霜冻处理开始前，还是霜冻处理结束后，均未发现各处理之间的土壤温度以及土壤体积含水量存在显著性差异（表 1， $P > 0.05$ ）。



绝对变化（处理-对照）。

Absolute change (treatment-control).

图 2 霜冻模拟实验以及两个季节霜冻处理期间霜冻处理样方的空气温度变化情况

Fig. 2 Frost simulation experiment and air temperature changes in frost plots during frost treatments in two seasons.

表 1 不同霜冻处理下环境因子以及生理指标的主效应统计分析结果

Table 1 Main effect analysis of environmental factors and physiological indicators under different frost treatments

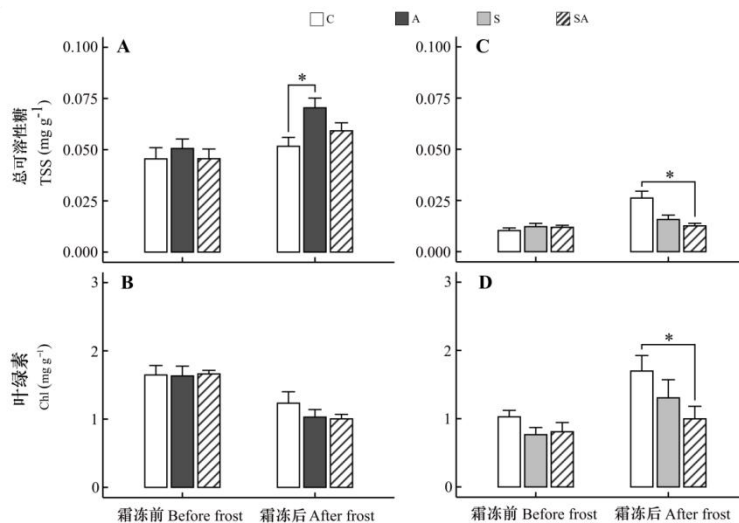
季节 Season	指标 Index	霜冻前 Before frost		霜冻后 After frost	
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
秋季 Autumn	T _s	1.092	0.360	3.367	0.061
	VWC	1.182	0.334	1.033	0.379
	TSS	0.333	0.725	5.076	0.024
	Chl	0.006	0.994	1.028	0.385
春季 Spring	T _s	0.810	0.463	0.535	0.596
	VWC	2.181	0.147	0.657	0.533
	TSS	0.536	0.595	4.323	0.042
	Chl	1.185	0.329	4.332	0.042

注：T_s. 土壤 10 cm 的温度；VWC. 土壤 10 cm 体积含水量；TSS. 总可溶性糖含量；Chl. 叶绿素含量。
加粗数字代表主效应显著。下同。

Note: T_s. Soil temperature at 10 cm depth; VWC. Volumetric water content at 10 cm soil depth; TSS. Total soluble sugar content; Chl. Chlorophyll content. Bold values indicate significant main effects. The same below.

2.2 霜冻驱动的总可溶性糖及叶绿素含量的变化

秋季霜冻诱导了叶片总可溶性糖含量的显著增加，而次年春季霜冻则导致总可溶性糖以及叶绿素的含量显著减少（表 1，图 3， $P < 0.05$ ）。具体而言，在两个季节的霜冻处理前，不同处理之间的总可溶性糖以及叶绿素含量均未出现显著性差异（表 1，图 3， $P > 0.05$ ）。但是，在秋季以及次年春季霜冻处理后，不同处理之间的总可溶性糖以及叶绿素产生了显著性差异（表 1， $P < 0.05$ ），其中仅经历秋季霜冻处理（A）下的总可溶性糖含量明显增加了 36%（图 3：A， $P < 0.05$ ），叶绿素含量无显著变化（图 3：B， $P > 0.05$ ）。在次年春季霜冻后，经历了秋季和次年春季霜冻处理（SA）后的总可溶性糖含量显著降低，相比对照下降了大约 54%（图 3：C， $P < 0.05$ ），此外，叶绿素含量显著下降约 42%（图 3：D， $P < 0.05$ ），而仅经历次年春季霜冻处理（S）下的两项指标均无显著变化（ $P > 0.05$ ）。



A. 秋季霜冻前后总可溶性糖变化；B. 秋季霜冻前后叶绿素变化；C. 次年春季霜冻前后总可溶性糖变化；D. 次年春季霜冻前后叶绿素变化。C 为对照处理；A 为秋季霜冻处理；S 为次年春季霜冻处理；SA 为秋季+次年春季霜冻处理。* 表示 $P < 0.05$ 。下同。

A. Changes in total soluble sugar before and after autumn frost; B. Changes in chlorophyll before and after autumn frost; C. Changes in total soluble sugar before and after following spring frost; D. Changes in chlorophyll before and after following spring frost. C denotes Control; A denotes Autumn frost; S denotes Following spring frost; SA denotes Autumn + Following spring frost. * indicates $P < 0.05$. The same below.

图 3 秋季以及次年春季霜冻处理前后生理指标含量的变化

Fig. 3 Differences in physiological indicators before and after autumn and following spring frost treatments

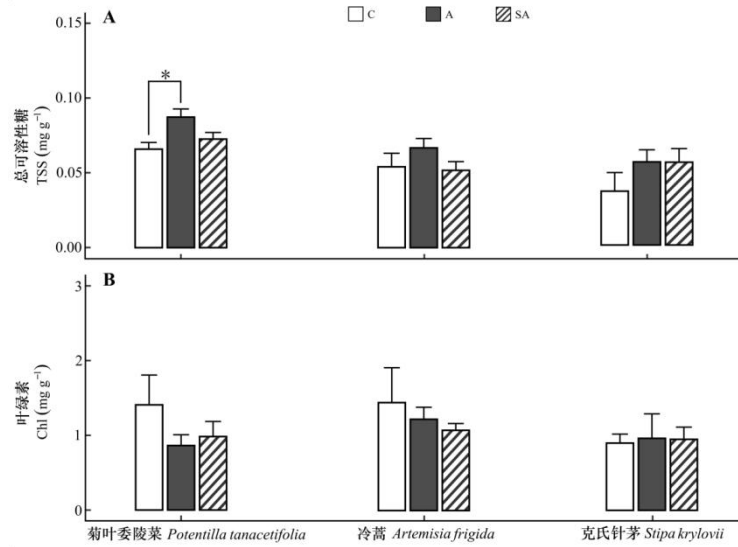
主效应分析表明，霜冻显著影响了部分优势植物生理指标，且存在明显的物种差异。其中，菊叶委陵菜受霜冻影响最为明显，冷蒿次之，而克氏针茅则表现出较强的霜冻耐受性。具体而言，秋季霜冻后，菊叶委陵菜的可溶性糖含量对霜冻处理表现出显著响应（表 2， $P = 0.026$ ），叶绿素含量未受到显著影响（表 2， $P = 0.189$ ）；春季霜冻后菊叶委陵菜的总可溶性糖以及叶绿素均受到霜冻的显著影响（表 2， $P < 0.05$ ）。冷蒿仅表现为次年春季霜冻对叶绿素含量产生了极显著影响（表 2， $P < 0.001$ ）。两个时期的霜冻均未对克氏针茅的生理指标产生显著影响（表 2， $P > 0.05$ ）。

表 2 3 种优势物种不同霜冻处理下的生理指标的主效应统计分析结果

Table 2 Statistical analysis results of main effects of physiological indicators in three dominant species under different frost treatments

季节 Season	指标 Index	物种 Species	霜冻前 Before frost		霜冻后 After frost	
			<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
秋季 Autumn	TSS	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	1.153	0.354	1.930	0.185
		菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	0.082	0.922	4.993	0.026
		克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	0.827	0.490	3.329	0.074
	Chl	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.633	0.550	0.162	0.852
		菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	0.524	0.606	1.920	0.189
		克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	1.147	0.389	0.027	0.973
春季 Spring	TSS	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	0.052	0.950	1.285	0.323
		菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	0.119	0.889	13.41	0.001
		克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	0.472	0.634	1.500	0.265
	Chl	冷蒿 <i>Artemisia frigida</i>	1.307	0.300	17.22	<0.001
		菊叶委陵菜 <i>Potentilla tanacetifolia</i>	1.360	0.286	5.344	0.026
		克氏针茅 <i>Stipa krylovii</i>	1.128	0.354	0.505	0.617

多重比较结果显示，在秋季霜冻后，菊叶委陵菜中 A 处理下总可溶性糖含量显著上升（图 4：A， $P < 0.05$ ），叶绿素含量没有发生显著变化（图 4：B， $P > 0.05$ ）；相比之下，冷蒿与克氏针茅的总可溶性糖以及叶绿素含量均未发生显著改变（ $P > 0.05$ ）。



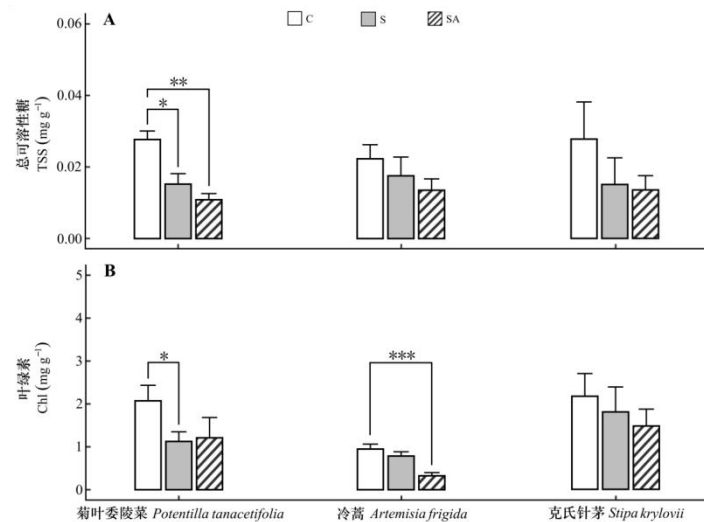
A. 秋季霜冻后总可溶性糖变化；B. 秋季霜冻后叶绿素变化。

A. Changes in total soluble sugar after autumn frost; B. Changes in chlorophyll after autumn frost.

图 4 秋季霜冻后 3 种优势物种生理指标的变化

Fig. 4 Differences in physiological indicators of three dominant species after autumn frost

在次年春季霜冻后，菊叶委陵菜中 S 以及 SA 处理下的总可溶性糖均显著下降且 SA 下降幅度 (60.9%) 略大于 S (45.2%) (图 5: A, $P < 0.05$)，而叶绿素含量仅在 S 中显著下降 (图 5: B, $P < 0.05$)；对于冷蒿，总可溶性糖含量未发生显著改变 ($P > 0.05$)，叶绿素含量在 SA 处理中显著下降 (图 5: B, $P < 0.05$)；克氏针茅各指标含量均未受到霜冻处理的显著影响 ($P > 0.05$)。



A. 次年春季霜冻后总可溶性糖变化；B. 次年春季霜冻后叶绿素变化。** 表示 $P < 0.01$ ；***表示 $P < 0.001$ 。下同。

A. Changes in total soluble sugar after following spring frost; B. Changes in chlorophyll after following spring frost. ** indicates $P < 0.01$; *** indicates $P < 0.001$. The same below.

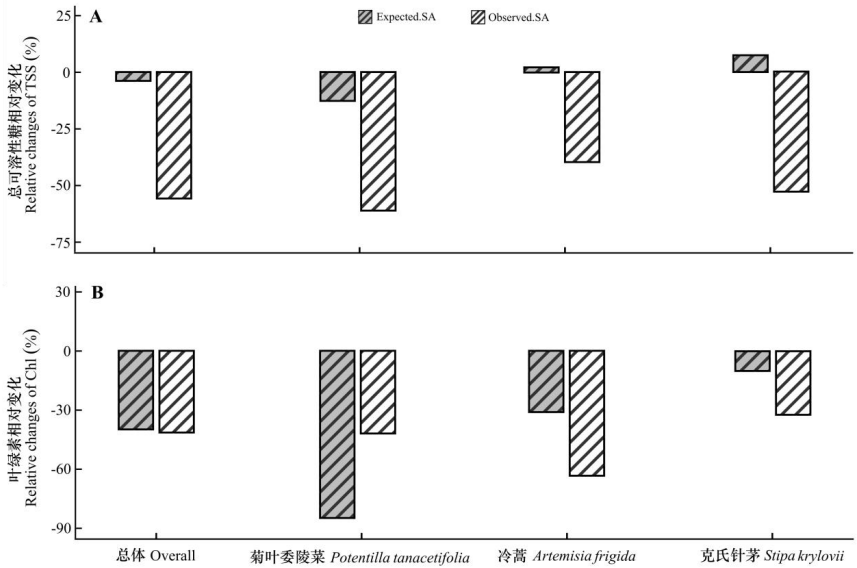
图 5 次年春季霜冻后 3 种优势物种生理指标的变化

Fig. 5 Differences in physiological indicators after following spring frost

2.3 秋季以及次年春季霜冻的交互作用

为探究跨季节连续霜冻对典型草原优势物种生理指标的交互作用,本研究对比了总可溶性糖与叶绿素含量相对变化的理论期望值与实际观测值的差异(图6)。

对于总可溶性糖,总体实际观测值的相对变化量(-54.3%)远低于理论期望值(-3.7%),且所有物种均符合该变化趋势(图6:A),表明两次霜冻存在协同加剧的效应,秋季霜冻加剧了次年春季霜冻对该指标的负面影响。对于叶绿素,总体观测值的相对变化量(-41.6%)与期望值(-39.7%)基本持平,说明总体上两次霜冻对叶绿素含量的影响相互独立,不存在明显的交互作用(图6:B)。然而,从物种水平来看,叶绿素的交互模式表现出了较大的差异(图6:B),菊叶委陵菜的观测值(-41.7%)远高于期望值(-84.6%),存在拮抗效应,而在冷蒿以及克氏针茅中则表现出了协同加剧效应。



Expected. SA. 两季霜冻叠加处理下理论期望值的相对变化量; **Observed. SA.** 次年春季霜冻后实际观测值的相对变化量。受实验完全随机设计限制,期望值缺乏独立重复,无法开展显著性检验。

Expected SA. Relative change of the theoretical expected value under combined two-season frost treatment; **Observed SA.** Relative change of observed values after spring frost. Significance tests could not be performed due to lack of independent replicates for expected values under the completely randomized design.

图6 两季霜冻叠加处理下生理指标的期望值与观测值差异

Fig. 6 Differences of expected and observed values for physiological indicators under combined autumn and spring frosts

2.4 秋季以及次年春季环境因子与生理指标的关系

偏相关分析结果(图7)显示,在秋季,总可溶性糖与土壤温度呈显著负相关($P < 0.05$),与土壤体积含水量无显著相关性($P > 0.05$);叶绿素与土壤体积含水量呈显著正相关($P < 0.05$)。而在次年春季,总可溶性糖与土壤温度、体积含水量均无显著相关($P > 0.05$);叶绿素与土壤体积含水量呈显著正相关($P < 0.05$)。

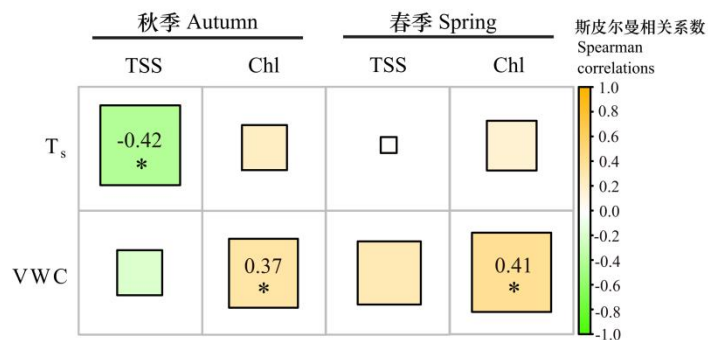
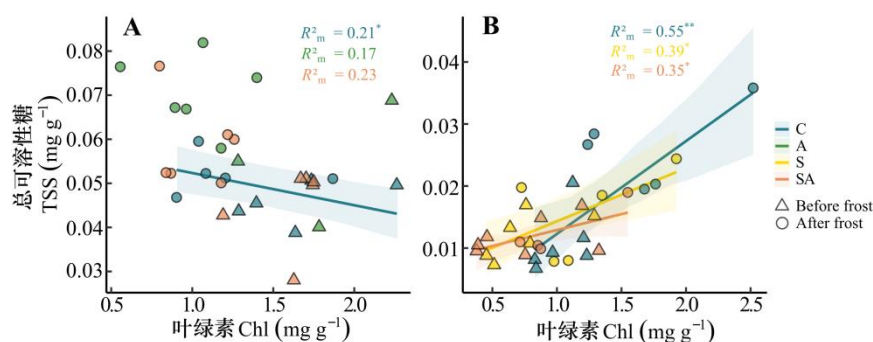


图 7 环境因子与生理指标之间的偏相关分析

Fig. 7 Partial correlation analysis between environmental factors and physiological indicators

总可溶性糖是植物光合作用的产物，其含量可能与叶绿素水平存在潜在关系。线性混合效应模型分析表明，在秋季，仅 C 处理下的叶绿素与总可溶性糖呈显著负相关 ($P < 0.05$)，叶绿素解释了其变化的 21% (图 8: A)。而在次年春季，各个处理水平下的叶绿素与总可溶性糖之间均呈显著正相关 ($P < 0.05$)，C 处理下的叶绿素解释了总可溶性糖变化的 55%，S 处理下解释了 39%，SA 处理解释了 35% (图 8: B)。



A. 秋季总可溶性糖与叶绿素的关系; B. 次年春季总可溶性糖与叶绿素的关系。 R^2_m 为线性混合效应模型中的边际决定系数，表示仅由固定效应解释的方差比例。

A. Relationship between total soluble sugar and chlorophyll in autumn; B. Relationship between total soluble sugar and chlorophyll in following spring. R^2_m is the marginal coefficient of determination in linear mixed-effects models, representing the proportion of variance explained only by fixed effects.

图 8 总可溶性糖与叶绿素之间的线性关系

Fig. 8 Linear relationship between total soluble sugar and chlorophyll

3 讨论与结论

3.1 秋季霜冻对植物叶片总可溶性糖及叶绿素含量的影响

霜冻导致植物叶绿素含量下降的现象已经得到了广泛报道 (Ploschuk et al., 2014; Dietrich et al., 2018; Li et al., 2020)。然而，本研究发现，在内蒙古温带典型草原，秋季霜冻并未对叶片叶绿素含量产生显著影响。这种差异可能是源于植物物候阶段的不同，如 Ploschuk 等 (2014) 的霜冻研究处于植物四片叶片完全展开的时期，而在本研究中，秋季霜冻处于植物的枯黄期，光合产物优先分配给各个器官用于抗逆物质的积累与调控 (Fermaniuk et al., 2021)，导致叶绿素对霜冻的响应钝化。

对于总可溶性糖，秋季霜冻则对其产生了显著的促进作用，这种响应变化在全球多物种或生态系统内均得到证实 (王海梅等, 2015; 杨永娥等, 2023; Ling et al., 2025)，表明

了其在全球范围内的普遍性。但不同的是，本研究中总可溶性糖含量的平均增幅（36%）略高于 Ling 等（2025）研究的热带多歧苏铁（*Cycas multipinnata*, 21%），这可能源于温带草原植物长期适应寒冷气候所演化出的高效应激响应机制。霜冻事件会诱导植物将体内的淀粉向可溶性糖转化（Fermaniuk et al., 2021），能够减少细胞内溶液结冰、维持细胞膜稳定以及保护蛋白质功能（Morin et al., 2007; Tarkowski et al., 2015）。此外，本实验仅对空气温度进行调控，土壤的缓冲保温作用可能会形成植物叶片与根系之间的温度梯度，寒冷条件下的植物冠层会阻止新的光合产物向根部的输出，从而导致可溶性糖在叶片中滞留（Sperling et al., 2017）。

3.2 次年春季霜冻对植物叶片总可溶性糖及叶绿素含量的影响

次年春季霜冻对植物生理指标的影响与秋季完全相反，显著降低了叶片叶绿素与总可溶性糖含量，体现了物候阶段对植物霜冻响应的调控作用。由于春季正值植物的返青期，新生叶片抗冻能力较弱（Vitasse et al., 2014），霜冻可能会导致叶片的严重损伤甚至脱落，进而引起生理指标的改变。就叶片叶绿素而言，本研究观测结果与 Kreyling 等（2012）关于欧洲 3 种常见草本植物在晚春霜冻下的表现极为类似。尽管叶绿素含量与土壤水分呈显著正相关（ $P < 0.05$ ），但试验期间土壤水分无显著变化，可排除水分干扰，而更可能与霜冻对叶绿体的直接损伤有关。在霜冻过程中，最严重的冻结现象通常在叶绿体中被发现（Prozherina et al., 2003），而霜冻引起的类囊体损伤、细胞内外水冻结会导致叶绿体受到损害（Charrier et al., 2013），造成叶绿素降解流失。

可溶性糖作为植物光合产物的重要组成部分，其积累水平与光合功能密切相关（Thomas et al., 2004）。已有研究证实，在部分物种中叶片叶绿素的变化会引起可溶性糖含量的变化（孙等，2017; Yuan et al., 2019）。本研究中，春季霜冻后叶片叶绿素与总可溶性糖含量呈显著正相关，因此，我们推测叶绿素降解引发的光合衰退，是可溶性糖含量下降的潜在原因。同时，霜冻导致的植物呼吸加剧、抗逆物质参与损伤修复等过程，可能进一步消耗叶片可溶性糖（Sperling et al., 2015）。

3.3 不同物种对霜冻的差异响应

本研究发现，内蒙古温带典型草原 3 种优势物种对霜冻胁迫的生理响应存在显著的种间分化，霜冻敏感性表现为菊叶委陵菜>冷蒿>克氏针茅。植物在演化过程中会形成一定的形态结构特征以应对环境变化（王海玲等, 2021），面积小且密集的叶片可有效减小霜冻带来的影响（Suonan et al., 2026）。菊叶委陵菜叶片宽大平展、厚度较薄、幼嫩组织直接暴露在环境中，缺乏有效的物理防护，因此其对于霜冻较为敏感。冷蒿叶片呈羽状分裂，单叶面积偏小，特别是叶面表皮覆银白色毛状物，能够减小霜冻影响（蔡萍等，2007; Jiang et al., 2018）。克氏针茅叶片狭长且强烈内卷（黄菊莹等，2012），有效缩小了叶片与外界低温空气的接触面积，使其具备较强的耐霜冻能力。除形态特征外，植物体内的抗冻信号通路、抗氧化系统以及内源激素等也是重要的影响因素（王芳等，2019; Ding et al., 2019），未来仍需结合多组学、生理生化实验进行深入剖析。

3.4 秋季霜冻与次年春季霜冻的交互作用

通过比较两个季节霜冻叠加条件下生理指标的理论期望值与实际观测值，发现两个季节的霜冻存在一定的交互作用。总可溶性糖表现为协同加剧效应，实际下降幅度远大于预期幅度，这暗示着秋季霜冻效应可遗留且加剧影响其对次年春季的响应。尽管当前关于霜冻遗留效应的研究集中在碳循环（Han et al., 2025）、物候阶段（Wang et al., 2025）以及霜冻适应性（Muffler et al., 2024），然而尚缺乏对渗透调节物质的研究。另外，叶绿素变化的期望值与观测值基本一致，表明两季霜冻对其影响的交互作用较弱。一方面可能是由于叶绿素的单次秋季霜冻效应本身较弱，其霜冻效应难以延续到次年春季；另一方面，物种之间相反响应导致加和值被抵消，最终总体水平变化较小，例如，菊叶委陵菜表现为结

抗效应，而冷蒿和克氏针茅均表现为协同加剧效应。以上的结果表明，霜冻的交互作用在不同的指标以及物种之间存在差异，细分生理指标、聚焦各物种的交互作用响应仍然值得探究。

综上，本研究系统分析了春秋季霜冻对内蒙古温带典型草原 3 种优势物种叶片叶绿素以及总可溶性糖含量的影响，强调了生理指标变化存在季节性以及种间差异，为理解该区域植被抗冻性变化提供了一定的支撑。但本研究仍然存在一定局限：首先，本研究仅选取了该区域 3 种典型物种，虽覆盖了群落主要的优势功能群，但未能纳入更多稀有物种以及其他生活型植物，一定程度上限制了结论的普适性；其次，本研究中的霜冻实验仅包含各一次的春、秋季霜冻，缺少了多频次、长期观测，难以反映植物的持续响应水平。后续研究可以开展更加广泛的长期监测，并结合分子生态学技术，深入揭示草地植物对霜冻生理响应的长期规律及内在机理。

参考文献：

- Augspurger C K, 2013. Reconstructing patterns of temperature, phenology, and frost damage over 124 years: Spring damage risk is increasing[J]. *Ecology*, 94(1): 41-50.
- Bai Y, Cotrufo M F, 2022. Grassland soil carbon sequestration: Current understanding, challenges, and solutions[J]. *Science*, 377(6606): 603-608.
- Carbone M S, Czimczik C I, Keenan T F, et al., 2013. Age, allocation and availability of nonstructural carbon in mature red maple trees[J]. *New Phytologist*, 200(4): 1145-1155.
- Cai P, Huang S, Yin W D, et al., 2007. Study on anatomical structure of leaf and pollen morphology of *Artemisia frigida* in different habitats of Inner Mongolia[J]. *Journal of Inner Mongolia Agricultural University (Natural Science Edition)*, 28(4): 89-92.[蔡萍, 黄旌, 伊卫东, 等, 内蒙古不同生境冷蒿居群叶片解剖形态及花粉行态研究[J]. *内蒙古农业大学学报(自然科学版)*, 28(4): 89-92.]
- Charrier G, Cochard H, Ameglio T, 2013. Evaluation of the impact of frost resistances on potential altitudinal limit of trees[J]. *Tree Physiology*, 33(9): 891-902.
- D'andrea E, Rezaie N, Battistelli A, et al., 2019. Winter's bite: beech trees survive complete defoliation due to spring late-frost damage by mobilizing old C reserves[J]. *New Phytologist*, 224(2): 625-631.
- Dietrich C C, Kreyling J, Jentsch A, et al., 2018. Intraspecific variation in response to magnitude and frequency of freeze-thaw cycles in a temperate grass[J]. *AoB PLANTS*, 10(1): plx068.
- Ding Y, Shi Y, Yang S, 2019. Advances and challenges in uncovering cold tolerance regulatory mechanisms in plants[J]. *New Phytologist*, 222(4): 1690-1704.
- Duan W, Mijit M, Yimin J, et al., 2026. Physiological responses to low-temperature stress and cold resistance evaluation of 20 *Medicago falcata* Germplasms[J]. *Acta Agrestia Sinica*, 34(2): 611-623. [段伟, 穆妮热·米吉提, 加米丽古丽·伊明, 等, 2026. 20 份黄花苜蓿种质低温胁迫生理响应及抗寒性评价[J]. *草地学报*, 34(2): 611-623.]
- Fermaniuk C, Fleurial K G, Wiley E, et al., 2021. Large seasonal fluctuations in whole-tree carbohydrate reserves: is storage more dynamic in boreal ecosystems?[J]. *Annals of Botany*, 128(7): 943-957.
- Fürtauer L, Weiszmänn J, Weckwerth W, et al., 2019. Dynamics of Plant Metabolism during Cold Acclimation[J]. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(21): 5411.

- Han J, Tan C, Ru J, et al, 2025. Coinciding spring and autumn frosts have a limited impact on carbon fluxes in a grassland ecosystem[J]. *Nature Communications*, 16(1): 4431.
- Hosseinpour B, Sepahvand S, Kamali aliabad K, et al., 2018. Transcriptome profiling of fully open flowers in a frost-tolerant almond genotype in response to freezing stress[J]. *Molecular Genetics and Genomics*, 293(1): 151-163.
- Huang J Y, Yu H L, Yuan Z Y, et al., 2012. Effects of long-term increased soil N on leaf traits of several species in typical Inner Mongolian grassland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 32(5): 1419-1427.[黄菊莹, 余海龙, 袁志友, 等, 2012. 长期 N 添加对典型草原几个物种叶片性状的影响[J]. *生态学报*, 32(5): 1419-1427.]
- Hu B F, Huang H L, Ji Y Z, et al., 2018. Evaluation of the optimum concentration of chlorophyll extract for determination of chlorophyll content by spectrophotometry[J]. *Pratacultural Science*, 35(8): 1965-1974. [胡秉芬, 黄华梨, 季元祖, 等, 2018. 分光光度法测定叶绿素含量的提取液的适宜浓度[J]. *草业科学*, 35(8): 1965-1974.]
- Jiang Z, Ma K, Liu H, et al., 2018. A trait-based approach reveals the importance of biotic filter for elevational herb richness pattern[J]. *Journal of Biogeography*, 45(10): 2288-2298.
- Kreyling J, Thiel D, Simmnacher K, et al., 2012. Geographic origin and past climatic experience influence the response to late spring frost in four common grass species in central Europe[J]. *Ecography*, 35(3): 268-275.
- Li X, Jia J, Zhao P, et al., 2020. LcMYB4, an unknown function transcription factor gene from sheepgrass, as a positive regulator of chilling and freezing tolerance in transgenic *Arabidopsis*[J]. *BMC Plant Biology*, 20(1): 238.
- Ling Z, Peng X, Lu E, et al., 2025. Dynamics of nonstructural carbohydrates and glycerolipids following unexpected freezing stress and subsequent recovery in *Cycas multipinnata*[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 222: 109707.
- Liu M Z, Osborne C P, 2008. Leaf cold acclimation and freezing injury in C3 and C4 grasses of the Mongolian Plateau[J]. *Journal of Experimental Botany*, 59(15): 4161-4170.
- Liu Q, Piao S, Janssens I A, et al., 2018. Extension of the growing season increases vegetation exposure to frost[J]. *Nature Communications*, 9(1): 426.
- Ma Q, Huang J, Hänninen H, et al., 2019. Divergent trends in the risk of spring frost damage to trees in Europe with recent warming[J]. *Global Change Biology*, 25(1): 351-360.
- Muffler L, Weigel R, Beil I, et al., 2024. Winter and spring frost events delay leaf-out, hamper growth and increase mortality in European beech seedlings, with weaker effects of subsequent frosts[J]. *Ecology and Evolution*, 14(7): e70028.
- Morin X, Ameglio T, Ahas R, et al, 2007. Variation in cold hardiness and carbohydrate concentration from dormancy induction to bud burst among provenances of three European oak species[J]. *Tree Physiology*, 27(6): 817-825.
- Ploschuk E L, Bado L A, Salinas M, et al., 2014. Photosynthesis and fluorescence responses of *Jatropha curcas* to chilling and freezing stress during early vegetative stages[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 102: 18-26.
- Prozherina N, Freiwald V, Rousi M, et al., 2003. Interactive effect of springtime frost and elevated ozone on early growth, foliar injuries and leaf structure of birch (*Betula pendula*) [J]. *New Phytologist*, 159(3): 623-636.
- Song L, Luo W T, Ma W, et al., 2020. Extreme drought effects on nonstructural carbohydrates of dominant plant species in a meadow grassland[J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 44(6): 669-

676. [宋琳, 雒文涛, 马望, 等, 2020. 极端干旱对草甸草原优势植物非结构性碳水化合物的影响[J]. 植物生态学报, 44(6): 669-676.]
- Sperling O, Earles J M, Secchi F, et al., 2015. Frost Induces Respiration and Accelerates Carbon Depletion in Trees[J]. PLoS ONE, 10(12): e0144124.
- Sperling O, Silva L C R, Tixier A, et al, 2017. Temperature gradients assist carbohydrate allocation within trees[J]. Scientific Reports, 7(1): 3265.
- Sun Z C, Ren W, Pan Y Z, et al., 2017. Effects of combined application of nitrogen, phosphorus, and potassium fertilizers on contents of pigments and soluble sugar in leaf of *Nandina domestica* ‘Hongye’ and correlation analysis[J]. Journal of Plant Resources and Environment, 26(3): 59-68.[孙泽晨, 任文, 潘远智, 等, 2017. 氮、磷、钾肥配施对‘红叶’南天竹叶片色素和可溶性糖含量的影响及相关性分析[J].植物资源与环境学报, 26(3): 59-68.]
- Suonan J, Lu X, Michalet R, et al., 2026. Frost tolerance increases with plant height among co - occurring alpine species in the central tibetan plateau[J]. Ecology and Evolution, 16(5): e73512.
- Tao Z X, Dai J H, 2023. Variations in spring leaf phenology and leaf freezing damage of common woody species in China[J]. Progress in Geography , 42(4): 766-781. [陶泽兴, 戴君虎, 2023. 中国常见木本植物春季展叶物候及叶冻害变化[J]. 地理科学进展, 42(4): 766-781.]
- Tarkowski ł P, Van den ende W, 2015. Cold tolerance triggered by soluble sugars: a multifaceted countermeasure[J]. Frontiers in Plant Science, 6: 203.
- Thomas F M, Meyer G, Popp M, 2004. Effects of defoliation on the frost hardiness and the concentrations of soluble sugars and cyclitols in the bark tissue of pedunculate oak (*Quercus robur* L.)[J]. Annals of Forest Science, 61(5): 455-463.
- Vitasse Y, Lenz A, Körner C, 2014. The interaction between freezing tolerance and phenology in temperate deciduous trees[J]. Frontiers in Plant Science, 5: 541.
- Wang F, Wang Q, Zhao X Y, 2019. Research progress of phenotype and physiological response mechanism of plants under low temperature stress[J]. Molecular Plant Breeding, 17 (15): 5144-5153.[王芳, 王淇, 赵曦阳, 2019. 低温胁迫下植物的表型及生理响应机制研究进展[J]. 分子植物育种, 17(15): 5144-5153.]
- Wang H L, Xiang W, Zhu S D, et al., 2021. Correlation between leaf structural traits and cold resistance in *Saccharum officinarum* L[J]. Plant Science Journal, 39(6): 672-680.[王海玲, 项伟, 朱师丹, 等, 2021. 甘蔗叶片结构性状与抗寒性的关联[J]. 植物科学学报, 39(6): 672-680.]
- Wang H M, Hou Q, Yang Q Y, et al., 2015. Determining the meteorological indexes of spring frost in Hetao irrigation district based on physiological indexes of maize[J]. Agricultural Research in the Arid Areas, 33(6): 172-177.[王海梅, 侯琼, 杨钦宇, 等, 2015. 基于生理指标确定河套灌区玉米春霜冻的气象指标[J]. 干旱地区农业研究, 33(6): 172-177.]
- Wang J, Hua H, Guo J, et al., 2025. Late spring frost delays tree spring phenology by reducing photosynthetic productivity[J]. Nature Climate Change, 15(2): 201-209.
- Wang M, Yu X, Zhao J, et al., 2025. Overexpression of *SikPsaF* can increase the biomass of *Broussonetia papyrifera* by improving its photosynthetic efficiency and cold tolerance[J]. Plant Science, 352: 112380.
- Xin Z, Browse J, 2000. Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperatures[J]. Plant, Cell & Environment, 23(9): 893-902.
- Yang Y E, Zhang X Y, Liang X J, et al., 2023. Studies on the sensitivity of apple flowers and fruits to low temperatures from flowering to young fruiting stage[J]. Acta Botanica Boreali-

- Occidentalia Sinica, 43(10): 1694-1703.[杨永娥, 张晓煜, 梁小娟, 等, 2023. 苹果花期至幼果期花朵和果实对低温的敏感性研究[J]. 西北植物学报, 43(10): 1694-1703.]
- Yao Y W, Han Q X, Zhang A S, et al., 2020. Difference analysis of frost resistance of different winter wheat varieties at jointing stage[J]. Journal of Triticeae Crops, 40(12): 1455-1460. [姚永伟, 韩巧霞, 张奥深, 等, 2020. 不同冬小麦品种拔节期抗冻性差异及相关基因表达分析[J]. 麦类作物学报, 40(12): 1455-1460.]
- Yu J, Hu M, XU s, et al., 2025. Unraveling the differential responses of *Camellia reticulata* to drought, cold, and combined stress through physiological characteristics and lipid metabolism[J]. Industrial Crops and Products, 234: 121618.
- Yuan Y, Xu X, Gong Z, et al., 2019. Auxin response factor 6A regulates photosynthesis, sugar accumulation, and fruit development in tomato[J]. Horticulture Research, 6(1): 85.
- Zhang C J, Shen J P, Sun Y F, et al., 2017. Responses of soil ammonia oxidizers to simulated warming and increased precipitation in a temperate steppe of Inner Mongolia[J]. Environmental Science, 38(8): 3463-3472. [张翠景, 沈菊培, 孙翼飞, 等, 2017. 模拟的增温增雨对内蒙古温带草原土壤氨氧化微生物的影响[J]. 环境科学, 38(8): 3463-3472.]
- Zhang Y J, Liang J Y, He J S, et al., 2025. Formation and regulation mechanisms of grassland productivity: A review (in Chinese)[J]. Chinese Science Bulletin, 70(11): 1477-1485. [张英俊, 梁俊毅, 贺金生, 等, 2025. 草原生产力形成与调控机制研究展望[J]. 科学通报, 70(11): 1477-1485.]