

沙质草地 3 种优势植物叶片光合生理对 增温和降水减少的响应

何远政^{1,2}, 黄文达^{1*}, 王怀海^{1,2}, 朱远忠^{1,2}

(1 中国科学院西北生态环境资源研究院, 兰州 730000; 2 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要:以沙质草地优势物种猪毛蒿、胡枝子和糙隐子草为研究对象,利用开顶式生长室(OTC)模拟增温,研究降水减少 20%、40% 和 60% 与增温的交互作用对 3 种典型植物叶片光合气体交换特征及叶绿素荧光特征的影响,以揭示沙质草地 3 种优势植物对气候变化的响应规律。结果显示:(1)与自然温度相比,OTC 模拟增温增加了猪毛蒿 C_i , 显著降低了胡枝子 G_s 、 P_n 和 T_r 、糙隐子草 G_s 和 P_n 、猪毛蒿 WUE 和 L_s , 也显著降低了猪毛蒿和胡枝子 F_v/F_m 和 F_v/F_o 。(2)无论增温与否,随着降水减少幅度的增加,猪毛蒿 G_s 和 P_n 呈下降趋势,且中度以上的干旱胁迫下(降水减少 > 40%)胡枝子和糙隐子草 P_n 显著低于对照。(3)在自然温度条件下,轻度干旱胁迫时(降水减少 20%)猪毛蒿 T_r 显著低于对照,重度干旱胁迫时(降水减少 60%)其 WUE、 F_v/F_m 和 F_v/F_o 显著低于对照;重度干旱胁迫时,胡枝子 C_i 显著高于对照,差异幅度达 10.7%, L_s 显著低于对照,轻度干旱胁迫时(降水减少 20%)其 F_v/F_m 和 F_v/F_o 显著高于中度以上的干旱胁迫;中度以上的干旱胁迫下糙隐子草 T_r 和 G_s 显著低于对照,重度干旱胁迫时,其 C_i 、 F_v/F_m 和 F_v/F_o 显著低于对照,WUE 和 L_s 显著高于对照。(4)增温与降水减少交互作用下,所有处理猪毛蒿 C_i 均高于对照,差异幅度分别达 4.5%、6.0% 和 8.4%;胡枝子 T_r 均显著低于对照,差异幅度达 57.8%;重度干旱胁迫时猪毛蒿 L_s 和 WUE 显著低于对照,糙隐子草 F_v/F_m 和 F_v/F_o 随降水减少而降低,中度以上的干旱胁迫时其值显著低于对照。(5)相关性分析表明,3 个优势物种的 P_n 与 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均呈显著正相关关系,其中猪毛蒿和糙隐子草的 P_n-F_v/F_m 和 P_n-F_v/F_o 斜率明显高于胡枝子。研究表明,气候变暖会在一定程度上加剧降水减少对沙质草地 3 种群落优势物种光合作用的抑制。

关键词:沙质草地;优势植物;光合作用;叶绿素荧光;气候变化

中图分类号:Q945.79

文献标志码:A

Leaf Photosynthetic Responses to Warming and Precipitation Reduction of Three Dominant Species in Horqin Sandy Land

HE Yuanzheng^{1,2}, HUANG Wenda^{1*}, WANG Huaihai^{1,2}, ZHU Yuanzhong^{1,2}

(1 Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Science, Lanzhou 730000, China; 2 University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China)

Abstract: In this study, *Artemisia scoparia*, *Lespedeza davurica* and *Cleistogenes squarrosa* from Horqin sandy grassland were selected as research subjects. We investigated the combined effects of precipitation reduction (20%, 40% and 60%) and warming using open-top chambers (OTCs) on leaf photosynthetic physiology and chlorophyll fluorescence characteristics of three psammophytes. The responses of three

收稿日期:2021-11-27;修改稿收到日期:2022-03-13

基金项目:国家自然科学基金(41971144);国家重点研发计划(2017FY100205,2016YFC0500-907)

作者简介:何远政(1995-),男,在读硕士研究生,主要从事沙地植被生态学研究。E-mail:994574693@qq.com

* 通信作者:黄文达,博士,副研究员,硕士生导师,主要从事沙地植被生态学研究。E-mail:huangwenda2008@163.com

dominant plants to climate change in sandy grassland were revealed. The results showed that: (1) compared with natural temperature, OTC simulated warming increased the C_i of *A. scoparia*, significantly decreased the G_s , P_n and T_r of *L. davurica*, the G_s and P_n of *C. squarrosa*, WUE and L_s of *A. scoparia*. It also significantly reduced the F_v/F_m and F_v/F_o of *A. scoparia* and *C. squarrosa*. (2) Regardless of warming or not, the P_n of *A. scoparia* decreased with precipitation reduction, and the G_s and P_n of *L. davurica* and *C. squarrosa* was significantly lower than that of the control when moderate or above drought stress (precipitation reduction higher than 40%). (3) When there was no warming, the T_r of *A. scoparia* was significantly lower than that of the control at mild drought stress (precipitation decreased by 20%), while the WUE, F_v/F_m and F_v/F_o of *A. scoparia* were significantly lower than those of control at severe drought stress (precipitation decreased by 60%); the C_i of *L. davurica* was significantly higher than that of the control at severe drought stress, with a difference of 10.7%, and the F_v/F_m and F_v/F_o at mild drought stress was significantly higher than other drought stress; the T_r and G_s of *C. squarrosa* were significantly lower than those of the control at moderate or above drought stress, the C_i , F_v/F_m and F_v/F_o were significantly lower than those of the control at severe drought stress, while the WUE and L_s were significantly higher than those of the control. (4) When warming and precipitation reduction interact, the C_i of *A. scoparia* in all treatments was higher than that in the control, with the difference of 4.5%, 6.0% and 8.4%, respectively. T_r of *L. davurica* under all precipitation reduction treatments was significantly lower than that of the control, with a difference of 57.8%. WUE and L_s of *A. scoparia* were significantly lower than those of control when precipitation reduction by 60%. The F_v/F_m and F_v/F_o values of *C. squarrosa* decreased with precipitation reduction, and were significantly lower than those of the control when moderate or above drought stress. (5) Correlation analysis showed that there was a significant positive correlation between P_n , F_v/F_m and F_v/F_o of the three dominant species, and the slope of $P_n - F_v/F_m$ and $P_n - F_v/F_o$ of *A. scoparia* and *C. squarrosa* were significantly higher than that of *L. davurica*. The results indicate that climate warming will intensify the inhibition of precipitation reduction on photosynthesis of psammophytes in sandy grassland.

Key words: sandy grassland; dominant plants; photosynthesis; chlorophyll fluorescence; climate change

近年来,气候变暖,降水逐渐减少,水分蒸发增加^[1-2],导致干旱和半干旱地区的面积增加^[1]。干旱和半干旱地区是典型的生态脆弱区,该地区的植物生长常受到温度和湿度的限制^[3]。温度和水作为植物生长发育重要的气候因素^[4],强烈影响着植物的各个生理过程,尤其是光合作用^[5]。有研究表明,增温和干旱都会降低植物的光合速率^[6-7],而且增温和降水减少的耦合作用也会改变植物的生理特征,抑制光合作用^[8]。因此,研究群落中不同类型植物在气候变化下的光合特性,可以更深入了解其生理特性和生态适应性^[7]。

科尔沁沙地位于中国北方半干旱农牧交错带东南端,是中国生态环境最为脆弱的地区之一^[9-10]。近年来,由于气候变化和人类活动的影响,沙漠化发展严重,植被-土壤遭受严重威胁,引起了各界的高度关注^[11]。优势种在科尔沁沙质草地群落中占据着重要生态位,对群落结构与功能的稳定起着至关重要的作用,沙区植被对环境变化的响应,主要取决于其优势种的响应和适应能力^[12]。因此明确主要优势种对气候变化的生理生态响应与变化特征,对

揭示气候变化对沙质草地植物适应性的影响具有一定意义。近年来,关于气候变化对沙质草地植物适应性研究主要集中在植物生长方面,而关于其群落优势种在气候变化下光合生理生态研究较少^[13]。猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)、胡枝子(*Lespedeza davurica*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)为沙质草地群落常见种,三者在该区植被恢复中均具有较广的分布幅度和占比,其中猪毛蒿和胡枝子分别为菊科和豆科 C_3 植物,糙隐子草为禾本科 C_4 植物。因此,本研究以中国北方农牧交错带沙质草地3种优势植物猪毛蒿、胡枝子和糙隐子草为研究对象,通过模拟增温和降水减少,探究气候变化对沙质草地群落不同类型植物光合特性的影响,揭示其对增温与降水减少的响应机制,以期为北方农牧交错带沙地治理过程中物种配置提供科学依据和理论支撑。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

研究区位于内蒙古通辽市奈曼旗,地处中国北

方农牧交错带东南部的科尔沁沙地腹地(120°41'~120°45'E, 42°55'~42°57'N, 海拔 340~370 m)。该区域属于温带大陆性气候, 年均降水量 351.7 mm, 集中在 6~8 月, 年蒸发量 1 500~2 500 mm, 年均温 4~7 °C。土壤为沙质土壤。这里地上-地下生态系统水热条件梯度变化明显, 是中国农牧交错带特征最为典型的区域。研究区域天然植被主要以小叶锦鸡儿(*Caragana microphylla*)、盐蒿(*Artemisia halodendron*)、糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、猪毛菜(*Salsola collina*)、雾滨藜(*Bassia dasyphylla*)、猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)和胡枝子(*Lespedeza davurica*)等为主。

1.2 实验设计

2019 年 9 月将试验布设于中国科学院奈曼沙漠化试验站长期围封样地内, 全年增温样地利用开顶式生长室(Open-top chamber, OTC)作为增温设施(生长季大气温度平均升高 2.1 °C)(图 1, a)。OTC 为正六边形圆台结构, 底部直径 2.0 m, 顶部直径 1.8 m, 高 0.5 m, 材料为白钢骨架和高透光性、低泛黄度指数、高 UV 穿透的透明丙烯酸塑料板。无增温样地利用与增温 OTC 一样的白钢骨架和不锈钢窗纱制作另外一种 OTC, 无增温效果, 属于自然温度样地。全年降水减少设施利用奈曼站自主研发的减雨装置(专利号: ZL 2012 2 0126834.3)(图 1, b)。该减雨装置长 2.5 m×宽 2.5 m×高 1.5 m, 由支撑架和截雨槽两部分构成, 顶部倾斜 15°。截雨槽用高透明有机玻璃板压热成直角角槽, 其透光率可达 95%, 不影响植物生长。通过截雨槽截留部分降雨来控制减雨量。试验采用气温和降水两因素全因子随机区组设计, 气温设自然温度(T_0)和增温(T)两个水平, 降水设减少降水 0(W_0 , 对照)、20%(W_{20} , 轻度干旱)、40%(W_{40} , 中度干旱)和 60%(W_{60} , 重度干旱)4 个水平, 共组成 8 个处理组

合, 48 个试验样方。每块样地降水减少区面积为 2.5 m×2.5 m, 样地间隔 2 m, 每块样地的正中放置增温或者无增温 OTC, OTC 中央 2 m² 的区域作为主要研究区域。试验样地周围使用围栏进行保护, 以防止自然或者人为放牧破坏。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 气体交换特征 采用 Li-6400 便携式光合测定系统(LI-COR, Lincoln, USA), 在无风晴朗天气里连续 3 d 依次测定猪毛蒿、胡枝子和糙隐子草的光合生理特征。本次测定于 2021 年 8 月 8~10 日 9:00~11:30 进行。每种植物选取生长状况一致的植株, 取枝条上部相同叶位且发育成熟并完全展开的叶片, 测定净光合速率(P_n)、蒸腾速率(T_r)和胞间 CO₂ 浓度(C_i)。每个处理 3 次重复。测定时均采用 2 cm×3 cm 标准叶室, 但由于 3 种植物单叶面积均小于标准叶室面积, 测定时将叶片尽量平铺于整个叶室, 避免相互遮挡。不能完全充满叶室的, 光合测定结束后, 剪下叶室中的叶片, 经扫描后计算出实际光合叶面积, 并根据实际叶面积值换算 P_n 、 G_s 、 T_r 等气体交换参数。叶片瞬时水分利用效率根据 $WUE = P_n/T_r$ 公式进行计算^[14], 气孔限制值(L_s)根据 $L_s = 1 - C_i/C_a$ 计算^[15]。

1.3.2 叶绿素荧光特征 在测定光合气体交换特征的同时, 利用便携式荧光仪(HandyPEA, 英国, Hansatech 公司)测定同一植株的叶绿素荧光特征, 每个处理 3 次重复。测定前, 先将叶片用暗适应夹夹住以适应 20~30 min。测定指标包括叶绿素初始荧光(F_0)和最大荧光(F_m)、PS II 最大光化学效率(F_v/F_m)和 PS II 潜在活性(F_v/F_0)。

1.4 数据处理与分析

采用 Excel 软件进行数据整理, 采用 SPSS 21.0 处理数据, 先对数据进行方差齐性检验和正态性检验, 然后利用双因素方差分析(Two-way ANOVA)



a. 增温装置; b. 降水减少装置; c. 增温×降水减少装置

图 1 模拟气候变化实验装置

a. Warming apparatus; b. Precipitation reduction apparatus; c. Warming and precipitation reduction union apparatus

Fig. 1 The experimental apparatus to simulate climate change

检验增温和降水减少的交互作用对3种优势物种光合气体交换参数和叶绿素荧光参数影响的差异显著性。处理间的光合气体交换参数和叶绿素荧光参数用单因素方差(One-way ANOVA)进行分析,用Duncan法进行多重比较($\alpha=0.05$)。采用 t 检验分析了增温和对照处理下各光合气体交换和叶绿素荧光参数的显著性差异,显著性水平设为 $\alpha=0.05$ 。采用一元线性回归分析 P_n 与PS II最大光化学效率和PS II潜在活性之间的关系。采用Origin 2018绘图。

2 结果与分析

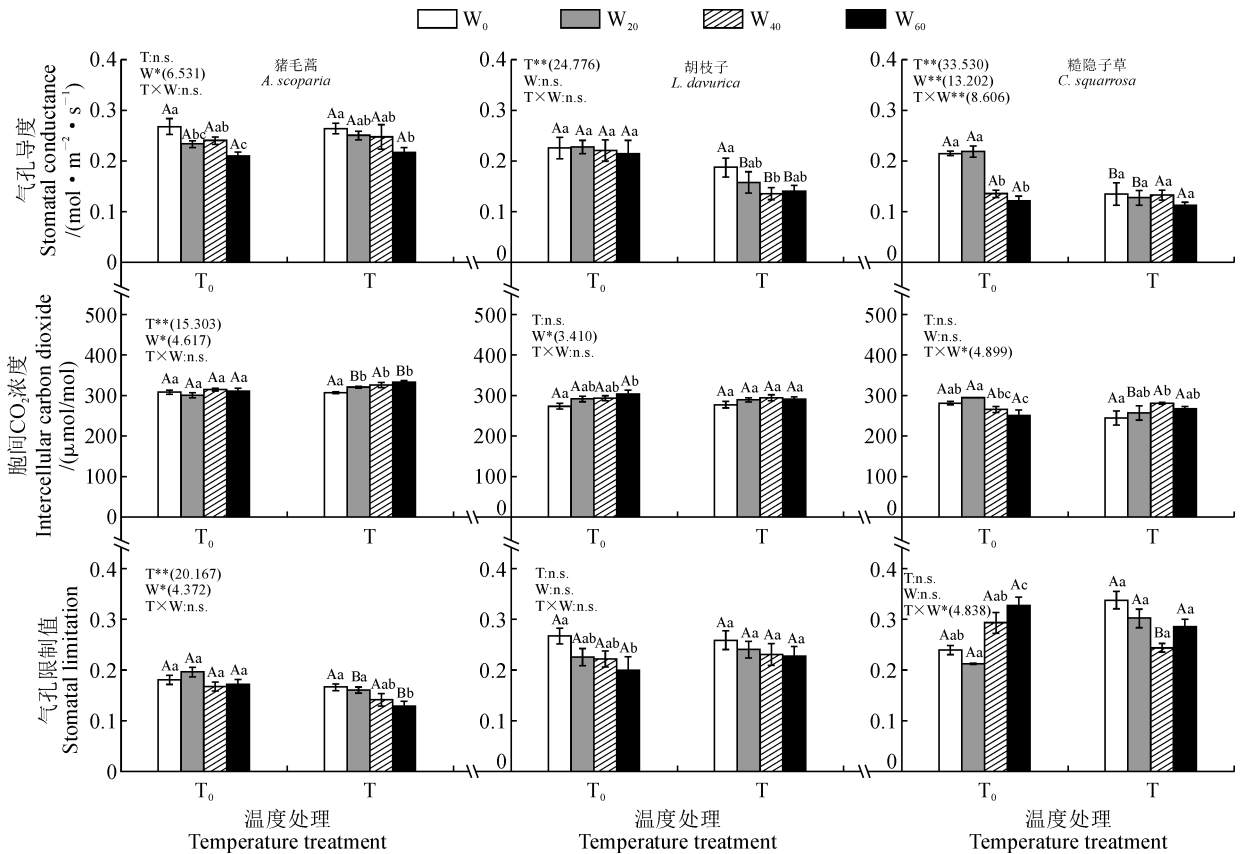
2.1 沙质草地3种优势植物叶片气体交换参数

由图2和图3可以看出增温和降水减少对3种

植物光合生理产生了不同程度影响。

2.1.1 气孔导度 增温显著降低胡枝子和糙隐子草 G_s ,对猪毛蒿 G_s 无显著影响。其中,无论增温与否,猪毛蒿 G_s 随水分胁迫加剧而降低,在重度干旱胁迫(T_0W_{60} 、 TW_{60})时分别显著低于相应对照(T_0W_0 、 TW_0)28.0%和21.9%。在自然温度条件下,中度和重度干旱胁迫时(T_0W_{40} 、 T_0W_{60})糙隐子草 G_s 分别显著低于对照(T_0W_0)59.0%和76.1%;在增温条件下,中度干旱胁迫时(TW_{40})胡枝子 G_s 显著低于对照38.1%(图2)。

2.1.2 胞间 CO_2 浓度 增温显著增加了猪毛蒿 C_i ,对胡枝子 C_i 无显著影响;在轻度干旱胁迫时,增温显著降低糙隐子草 C_i 。其中,在自然温度条件下,



T_0 表示自然温度; T 表示增温; W_0 、 W_{20} 、 W_{40} 和 W_{60} 分别表示降水减少0%、20%、40%和60%。不同小写字母表示同一温度条件下降水处理之间差异显著($P<0.05$); 不同大写字母表示同一降水条件下温度处理之间差异显著($P<0.05$); 括号内数字为不同处理下的 F 值; *和**分别表示 $P<0.05$ 和 $P<0.01$; n.s. 表示无显著差异。下同

图2 增温与降水减少对沙质草地3种优势植物气孔导度、胞间 CO_2 浓度、气孔限制值的影响

T_0 . Natural temperature; T . Warming; W_0 . Natural precipitation, W_{20} , W_{40} , and W_{60} . Precipitation decreased by 20%, 40% and 60%; Bars labeled with different lowercase letters represent significant differences among precipitation reduction treatments ($P<0.05$); Bars labeled with different capital letters differ significantly between temperature treatments ($P<0.05$). The numbers in brackets were F values under different treatments; * and ** indicate significant difference at 0.05 and 0.01 levels; n.s. means no significant difference. The same as below

Fig. 2 Effects of warming and precipitation reduction on leaf stomatal conductance, intercellular CO_2 concentration and stomatal limiting value of three dominant species in sandy grassland

重度干旱胁迫时(T_0W_{60})胡枝子 C_i 显著高于对照(T_0W_0)10.7%,而此时糙隐子草 C_i 则显著低于对照(T_0W_0)12.2%。在增温条件下,所有干旱处理猪毛蒿 C_i 均显著高于对照(TW_0),增幅分别达4.5%、6.0%和8.4%($P < 0.05$);中度干旱胁迫时(TW_{40}),糙隐子草 C_i 显著高于对照(TW_0)14.9%(图2)。

2.1.3 气孔限制值 增温显著降低了轻度和重度干旱胁迫时猪毛蒿 L_s ,增温同样显著降低了中度干旱胁迫时糙隐子草 L_s ,但对胡枝子 L_s 无显著影响。其中,在自然温度条件下,与对照(W_0)相比,重度干旱胁迫时胡枝子 L_s 显著降低了33.6%;轻度干旱胁迫时糙隐子草 L_s 显著低于重度胁迫36.8%。在增温条件下,重度干旱胁迫时猪毛蒿 L_s 显著低于对照和轻度胁迫,降幅达29.1%,糙隐子草和胡枝子的 L_s 在干旱处理间差异不显著($P > 0.05$)(图2)。

2.1.4 净光合速率 增温显著降低糙隐子草 P_n ,对猪毛蒿 P_n 无显著影响;增温显著降低在轻度和重度干旱胁迫时胡枝子 P_n 。无论增温与否,猪毛蒿 P_n 随水分胁迫加剧而降低,其在重度干旱胁迫时

(T_0W_{60} 、 TW_{60}),分别显著低于对照(T_0W_0 、 TW_0)38.9%和71.3%;胡枝子和糙隐子草的 P_n 随水分处理梯度变化一致,均表现为中度及重度干旱胁迫时其值显著低于对照,自然温度和增温处理下两种植物 P_n 降幅分别达47.8%、51.5%和26.4%、37.5%(图3)。

2.1.5 蒸腾速率和水分利用效率 增温显著增加了轻度干旱胁迫时猪毛蒿 T_r ,显著降低了轻度干旱胁迫时胡枝子 T_r 和自然降雨条件下糙隐子草 T_r 。在自然温度条件下,轻度干旱胁迫时(T_0W_{20})猪毛蒿 T_r 显著低于对照(T_0W_0);糙隐子草 T_r 随干旱胁迫加剧而降低,且轻度及以下干旱胁迫时显著高于中度及重度干旱胁迫,差异幅度达54.5%。在增温条件下,所有干旱处理下胡枝子 T_r 均显著低于对照(TW_0),差异幅度达57.8%($P < 0.05$)。另外,重度干旱胁迫时,猪毛蒿 WUE 低于对照,在自然温度和增温处理下降幅分别达23.6%和54%(图3)。

2.2 沙质草地3种优势植物叶绿素荧光特征

由图4可以看出,增温和降水减少对3种植物叶绿素荧光特征产生了不同程度影响。

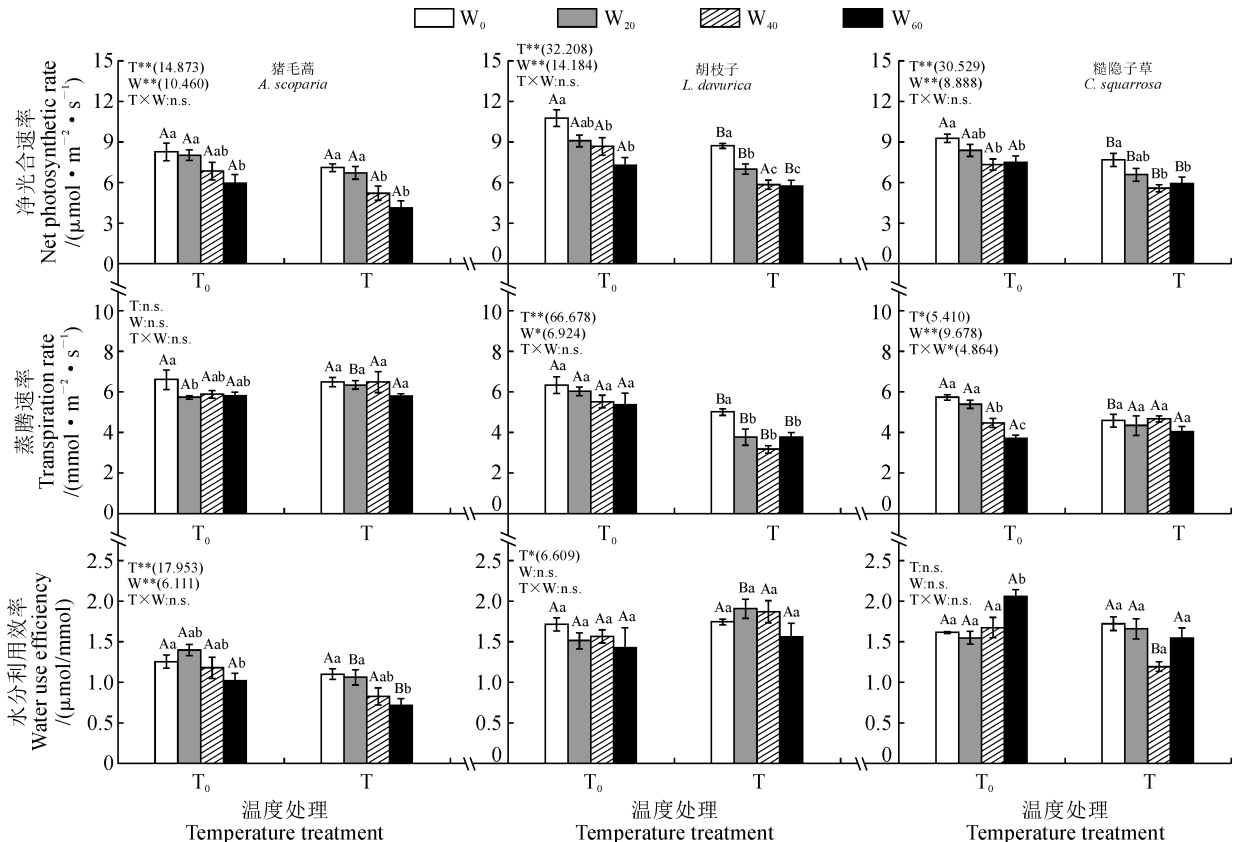


图3 增温与降水减少对沙质草地3种优势植物净光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的影响

Fig. 3 Effects of warming and precipitation reduction on leaf net photosynthetic rate, transpiration rate and water use efficiency of three dominant species in sandy grassland

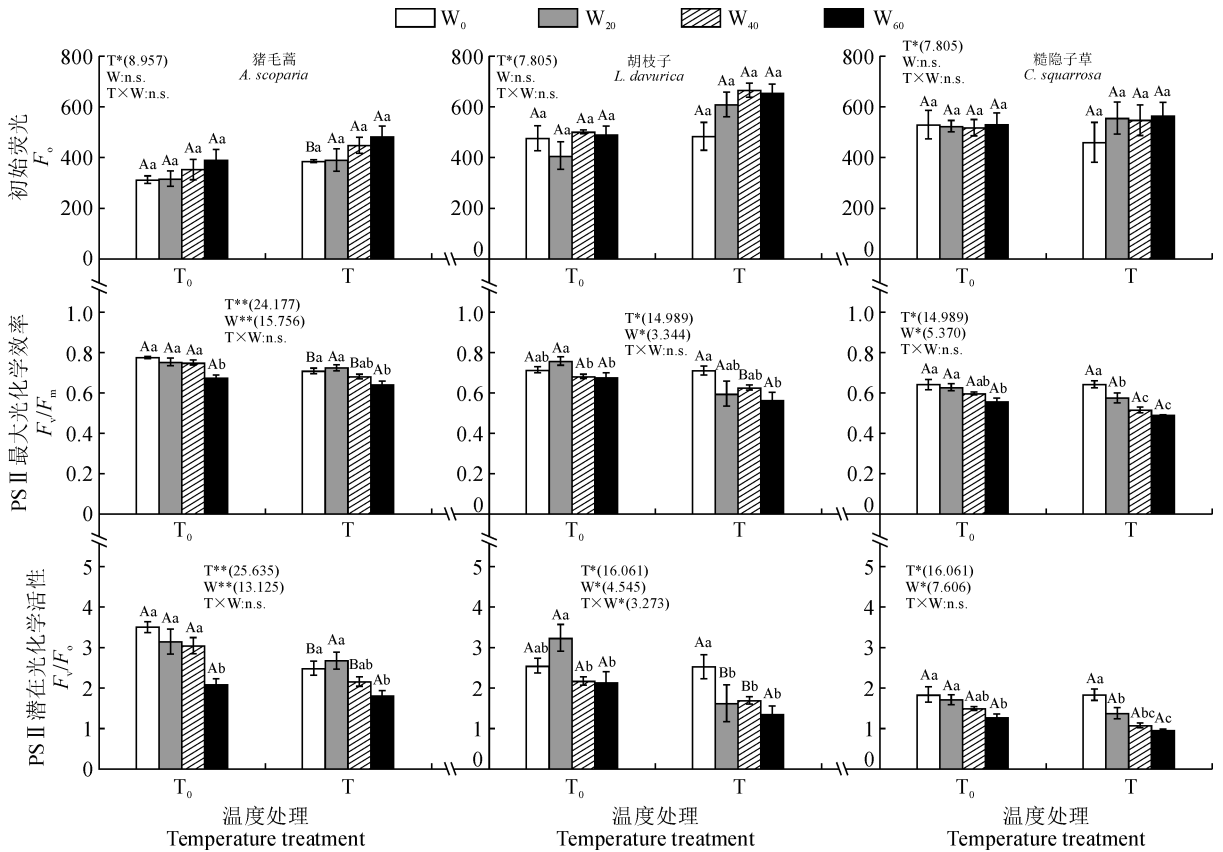


图4 增温与降水减少对沙质草地3种优势植物叶绿素荧光的影响

Fig. 4 Effects of warming and precipitation reduction on chlorophyll fluorescence of three dominant species in sandy grassland

首先,增温显著影响了自然降雨条件下猪毛蒿 F_o ,而对所有处理下胡枝子和糙隐子草 F_o 均无显著影响(图4)。无论增温与否,随着降水减少,3种优势植物的 F_o 在水分处理间差异均不显著($P > 0.05$)(图4)。

其次,增温对糙隐子草 F_v/F_m 和 F_v/F_o 均无显著影响($P > 0.05$),但显著降低了中度干旱胁迫时猪毛蒿和胡枝子 F_v/F_m 和 F_v/F_o ($P < 0.05$),也显著降低了轻度干旱胁迫时胡枝子 F_v/F_o ($P < 0.05$)。在自然温度条件下,与对照(T_0W_0)相比,猪毛蒿 F_v/F_m 和 F_v/F_o 随干旱胁迫加剧而降低,在重度干旱胁迫时(T_0W_{60})达到最低,并显著低于其他处理,降幅分别达14.7%和68.4%($P < 0.05$);轻度干旱胁迫时(T_0W_{20})胡枝子 F_v/F_m 和 F_v/F_o 显著高于其他处理,增加幅度分别为5.9%和19.6%($P < 0.05$);糙隐子草 F_v/F_m 随干旱胁迫加剧而降低,重度干旱胁迫时其 F_v/F_m 和 F_v/F_o 分别显著低于对照14.3%和43.8%($P < 0.05$)。在增温条件下,与对照(TW_0)相比,猪毛蒿和胡枝子 F_v/F_m 和 F_v/F_o 在重度干旱胁迫时(TW_{60})分别显著降低了

10.9%、20.6%和36.8%、86.8%($P < 0.05$);糙隐子草 F_v/F_m 和 F_v/F_o 随干旱胁迫加剧而降低,在中度(TW_{40})和重度干旱胁迫时显著低于对照,降低幅度分别达32.7%和89.7%($P < 0.05$)(图4)。

2.3 3种优势植物净光合速率与PS II最大光化学效率和潜在光化学活性之间的相关性

相关性分析表明(图5),3个优势种的 P_n 与 F_v/F_m 均呈显著正相关,其中猪毛蒿和胡枝子的 P_n-F_v/F_m 斜率明显高于糙隐子草。3个优势种的 P_n 与 F_v/F_o 也均呈显著正相关,其中胡枝子和糙隐子草的 P_n-F_v/F_o 斜率明显高于猪毛蒿。

3 讨论

3.1 增温对3种优势植物叶片气体交换参数和叶绿素荧光特征的影响

温度和降水是影响植物叶片水分代谢和光合作用的重要环境因子^[16]。有研究表明,温度升高会降低植物的光合速率^[6]。本研究也得出了相似的结果,即增温显著降低了胡枝子和糙隐子草叶片 P_n ,抑制了两种植物的光合作用。植物吸收的水分大部

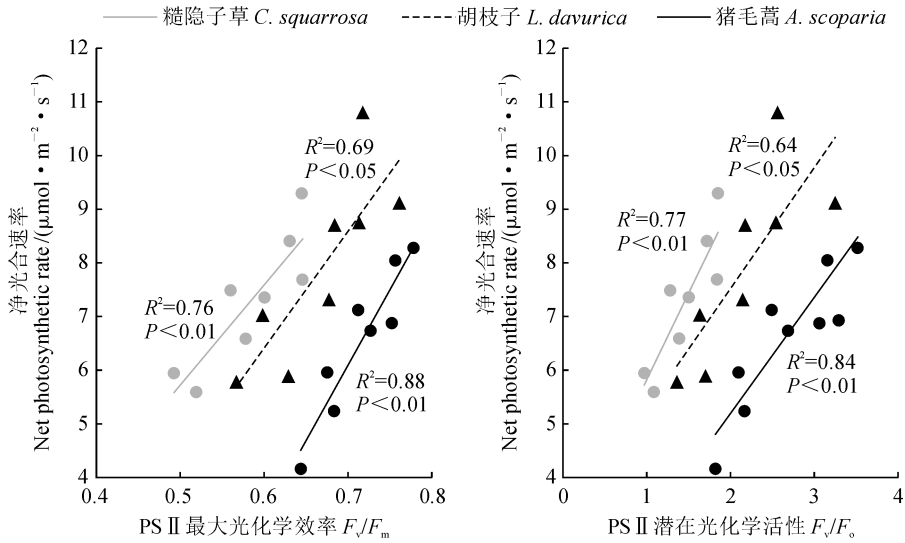


图5 增温和降水减少处理下3种优势植物叶片净光合速率与PS II最大光化学效率和PS II潜在活性的关系

Fig. 5 Relationships between leaf net photosynthetic rate with PS II maximum photochemical efficiency and PS II potential activity of the three dominant species

分消耗于蒸腾作用,蒸腾速率(T_r)反映了植物的耗水情况^[17]。本研究结果显示,增温显著降低了胡枝子叶片 T_r ,这是因为温度升高,植物通过反馈调节使叶片气孔关闭, G_s 下降,导致植物 T_r 下降^[18]。水分利用效率(WUE)作为植物光合和蒸腾特性的综合反映,能快速捕捉到植物叶片水分动态变化。本研究发现温度显著影响了猪毛蒿和胡枝子WUE,这表明这两种植物WUE对温度变化较为敏感,这与Xu和Zhou^[16]对羊草(*Leymus chinensis*)的研究结果相似。气孔调节是植物抵御水分胁迫的第一道防线^[19]。本研究结果显示,猪毛蒿的叶片气孔限制值(L_s)随增温显著降低,可能是因为增温降低了 G_s ,通过气孔进入叶肉细胞的 CO_2 浓度减少,由于叶肉细胞受到损伤导致叶肉细胞中的 C_i 未能及时同化固定,从而导致叶肉细胞中的 CO_2 浓度积累增加, L_s 降低。

叶绿素荧光特征能从内在揭示植物光合生理的表现^[20]。已有研究发现增温会显著影响植物叶绿素荧光特征^[21]。在25~40℃时,植物 F_o 增幅不大^[22]。这与本研究结果相同,增温处理下,3种优势植物的 F_o 均无显著变化,表明增温对3种植物PS II反应中心造成的损伤不大。 F_v/F_m 代表原初光能转化的最大效率, F_v/F_o 表示PS II的潜在光化学活性^[23]。本研究结果显示,猪毛蒿和胡枝子的 F_v/F_m 和 F_v/F_o 随温度升高显著降低,表明增温使两种植物PS II反应中心开放程度降低,抑制了叶片光合原初反应电子传递过程,导致原初光化学效

率降低,潜在光化学活性中心受损,引起光抑制。而糙隐子草 F_v/F_m 和 F_v/F_o 随增温均无显著变化,反映出糙隐子草PS II反应中心处于较为稳定的生理状态,免受增温伤害的能力较强,也表明不同物种对温度的响应存在显著差异^[24]。

3.2 降水减少对3种优势植物叶片气体交换参数和叶绿素荧光特征的影响

与增温效应相同,水分胁迫也会降低植物 P_n ,抑制植物生长^[7,25]。本研究结果显示自然温度下轻度和中度以上干旱胁迫分别显著降低了猪毛蒿和糙隐子草 T_r ,而且糙隐子草的变化幅度大于猪毛蒿。这是因为沙质草地群落草本植物为了保证呼吸作用正常进行,选择降低蒸腾速率,这也是一种避旱机制。当植物受到水分胁迫时,减少水分散失是植物首要选择^[26]。本研究发现降水减少只对猪毛蒿WUE起显著作用,而且重度干旱胁迫时猪毛蒿WUE显著低于自然降雨,这是因为随着干旱加剧,猪毛蒿叶片光合器官受到损害,气孔调节作用减弱, P_n 和 T_r 均下降, P_n 降幅大于 T_r 导致WUE大幅降低,这和已有的研究结果一致^[27],这也体现了沙质草地群落一年生植物的避旱策略。本研究发现,在自然温度下,随着降水梯度增加,胡枝子 L_s 显著下降,而糙隐子草 L_s 变化趋势与之相反,这可能是因为两种植物的光合途径不同,即糙隐子草是 C_4 植物,水分胁迫条件下,其叶片 P_n 的下降受到了“气孔限制”的影响,进入叶片的 CO_2 供应受阻,通过气孔进入叶肉细胞的 CO_2 浓度减少,导致 L_s 升高。

F_v/F_m 反映植物利用光能的最大能力^[23]。本研究中 3 种优势植物 F_v/F_m 值均低于正常水平 ($F_v/F_m \geq 0.8$), 而且随着干旱胁迫的加剧, 猪毛蒿和糙隐子草 F_v/F_m 均呈现显著下降趋势, 并在重度干旱胁迫时达到最低, 说明重度干旱胁迫使得两种植物 PS II 反应中心的电子传递严重受阻, 导致 PS II 反应中心光化学能力减弱^[28], 这与梭梭 (*Haloxylon ammodendron*)、白刺 (*Nitraria tangutorum*) 和沙蒿 (*Artemisia desertorum*) 的相关研究结果相一致^[29]。此外, 在相同实验梯度下, 糙隐子草 F_v/F_m 比猪毛蒿和胡枝子下降更明显, 说明糙隐子草 PS II 的光抑制更强烈, 这与部分研究结果一致^[23,30]。

3.3 温度和降水减少交互作用对叶片气体交换参数和叶绿素荧光特征的影响

气候因子之间的交互作用会对植物的光合作用产生影响^[31-32]。例如, 增温和减少降水的耦合作用会抑制植物的光合作用^[8]。本研究中, 无论增温与否, 随着降水减少梯度的增加, 3 种优势植物叶片 P_n 均显著下降, 而且均表现为重度干旱胁迫时其值显著低于自然降雨。这与许多研究中水分胁迫对植物叶片 P_n 影响的结论一致^[16,33]。说明在相同的生境条件下, 不同类型沙生植物 P_n 具有一定的趋同效应。研究还发现增温与降水减少交互作用下 3 种植物 P_n 下降幅度大于降水减少单因子处理。说明增温加剧了降水减少对 3 种优势植物 P_n 的抑制作用。增温与降水减少交互作用显著影响了胡枝子和糙隐子草 T_r 。这说明沙质草地群落多年生植物 T_r 受气候条件的影响较大。在增温条件下, 随着降水减少梯度的增加, 胡枝子 T_r 显著下降, 这可能是因为温度增加而水分供应不足时, 气孔主动调节张开的大小以避免叶片被灼伤, 因此 T_r 会大幅度下降^[34]。本研究结果指出重度干旱胁迫时, 猪毛蒿 WUE 显著低于自然降雨, 且增温与降水减少交互

作用下猪毛蒿 WUE 降幅更大。这是因为随着干旱加剧, 猪毛蒿叶片光合器官受到损害, 气孔调节作用减弱, P_n 和 T_r 均下降, P_n 降幅大于 T_r 导致 WUE 大幅降低, 这和已有的研究结果一致^[27], 这也体现了沙质草地群落一年生植物的避旱策略。随着增温和降水减少交互作用的加强, 糙隐子草 WUE 逐渐提高, 这是植物叶片气孔关闭的直接结果, 也是 P_n 下降的间接原因^[35]。然而, 无论增温与否, 降水减少并没有引起胡枝子 WUE 的显著变化, 这可能取决于其光合特性对水分胁迫的敏感度。

本研究中无论增温与否, 降水减少对 3 种优势植物 F_v 比对照处理都有所增加, 但增幅不大, 说明增温和降水减少导致 PS II 反应中心受到一定程度的破坏。在增温条件下, 3 种优势植物叶片的 F_v/F_m 随干旱胁迫加剧下降幅度更大, 说明增温加剧了降水减少对 3 种优势植物 F_v/F_m 的抑制作用。无论增温与否, 3 种优势植物的 F_v/F_m 与 F_v/F 具有相同的变化趋势, 即随着降水减少梯度的增加而逐渐降低, 表明增温与降水减少处理对 3 种优势植物光合机构造成了一定程度的损伤。

3.4 P_n 与 PS II 最大光化学效率和 PS II 潜在活性之间的关系

相关性结果指出 3 种优势植物叶片的 P_n 与 F_v/F_m 和 F_v/F 均呈显著正相关, 表明增温和降水减少降低了各优势植物的 PS II 反应中心光化学效率和潜在活性, 进而降低了光合能力。这也进一步说明, PS II 反应中心光化学效率和潜在活性的高低直接决定了光合作用的强弱, 由于胁迫环境造成的低光化学效率和潜在活性会成为光合作用的重要限制因子。付士磊等的研究结果支持了本项研究, 即随着 F_v/F 与 F_v/F_m 的降低, 植物的 PS II 反应中心受到一定程度的破坏, 导致光能用于热耗散的比例增加, 加剧了光合速率的下降^[36]。

参考文献:

[1] DAI A. Increasing drought under global warming in observations and models[J]. *Nature Climate Change*, 2013, **3**: 52-58.

[2] TRENBERTH K E, DAI A, VAN DER SCHRIER G, et al. Global warming and changes in drought[J]. *Nature Climate Change*, 2014, **4**: 17-22.

[3] SUN J, DU W. Effects of precipitation and temperature on net primary productivity and precipitation use efficiency across China's grasslands[J]. *Science Remote Sensing*, 2017, **5**: 1-17.

[4] YUE X F, ZHANG T H, ZHAO X Y, et al. Effects of rainfall patterns on annual plants in Horqin Sandy Land, Inner Mongolia of China[J]. *Journal of Arid Land*, 2016, **3**: 389-

- 398.
- [5] LEE J S. Combined effect of elevated CO₂ and temperature on the growth and phenology of two annual C₃ and C₄ weedy species[J]. *Agriculture Ecosystems Environment*, 2011, **140**(s3-4): 484-491.
- [6] TAUB D R, SEEMANN J R, COLEMAN J S. Growth in elevated CO₂ protects photosynthesis against high-temperature damage [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2010, **23**(6): 649-656.
- [7] DJEBBAR R, RZIGUI T, PETRIACQ P, *et al.* Respiratory complex I deficiency induces drought tolerance by impacting leaf stomatal and hydraulic conductances [J]. *Planta*, 2012, **235**(3): 603-614.
- [8] JIANG Y, HUANG B. Drought and heat stress injury to cool season turf grasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation [J]. *Crop Science*, 2001, **41**: 436-442
- [9] 王涛. 沙漠化研究进展[J]. 中国科学院院刊, 2009, **24**: 290-296.
WANG T. The progress of research on Aeolian desertification [J]. *Bulletin of Chinese Academy of Sciences*, 2009, **24**: 290-296.
- [10] 赵哈林, 赵学勇, 张铜会. 科尔沁沙地沙漠化过程及其恢复机理[M]. 北京: 海洋出版社, 2003.
- [11] 吴建国. 气候变化对陆地生物多样性影响研究的若干进展[J]. 中国工程科学, 2008, **10**(7): 60-68.
WU J G. The advances of the study on effects of climate [J]. *Engineering Sciences*, 2008, **10**(7): 60-68.
- [12] LUO Y Y, ZHAO X Y, ZHOU R L, *et al.* Physiological acclimation of two psammophytes to repeated soil drought and rewatering [J]. *Acta Physiol Plant*, 2011, **33**: 79-91.
- [13] CHEN J L, ZHAO X Y, LIU X P, *et al.* Growth and physiology of two psammophytes to precipitation manipulation in Horqin sandy land, Eastern China [J]. *Plants*, 2019, **8**: 244.
- [14] 王会肖, 刘昌明. 作物水分利用效率内涵及研究进展[J]. 水科学进展, 2000, **11**(1): 99-104.
WANG H X, LIU C M. Advances in crop water use efficiency research[J]. *Advances in Water Science*, 2000, **11**(1): 99-104.
- [15] WU F Z, BAO W K, LI L F, *et al.* Effects of water stress and nitrogen supply on leaf gas exchange and fluorescence parameters of *Sophora davidii* seedlings [J]. *Photosynthetica*, 2008, **46**: 40-48.
- [16] XU Z Z, ZHOU G S. Effects of water stress and high nocturnal temperature on photosynthesis and nitrogen level of a perennial grass *Leymus chinensis* [J]. *Plant and Soil*, 2005, **269**(1): 131-139.
- [17] 张振花, 孙胜, 刘洋, 等. 增施 CO₂ 对温室番茄结果期叶片光合特性的影响[J]. 生态学杂志, 2018, **5**: 1 398-1 402.
ZHANG Z H, SUN S, LIU Y, *et al.* Effects of CO₂ enrichment on photosynthetic characteristics of greenhouse tomato during fruiting stage [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2018, **5**: 1 398-1 402.
- [18] 闫玉龙, 张立欣, 万志强, 等. 模拟增温与增雨对克氏针茅光合作用的影响[J]. 草业学报, 2016, **25**(2): 240-250.
YAN Y L, ZHANG L X, WAN Z Q, *et al.* Effects of simulated warming and precipitation enhancement on photosynthesis of *Stipa krylovii* [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, **25**(2): 240-250.
- [19] SOYZ A, KILLINGBECK K T, WHITFORD W G. Plant water relations and photosynthesis during and after drought in a Chihuahuan desert arroyo [J]. *Journal of Arid Environments*, 2004, **59**(1): 27-39.
- [20] STIRBET A, GOVINDJEE. On the relation between the Kautsky effect (chlorophyll a fluorescence induction) and Photosystem II: Basics and applications of the OJIP fluorescence transient [J]. *Journal of Photochemistry and Photobiology. B: Biology*, 2011, **104**(1/2): 236-257.
- [21] ZHANG S R. A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance [J]. *Chinese Bulletin of Botany*, 1999, **16**: 444-448.
- [22] 杜国栋, 吕德国, 赵玲, 等. 高温对仁用杏光合特性及 PS 域光化学活性的影响[J]. 应用生态学报, 2011, **22**(3): 701-706.
DU G D, LÜ D G, ZHAO L, *et al.* Effects of high temperature on leaf photosynthetic characteristics and photosystem II photochemical activity of kernel-used apricot [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2011, **22**(3): 701-706.
- [23] 赵琴, 潘静, 曹兵, 等. 气温升高与干旱胁迫对宁夏枸杞光合作用的影响[J]. 生态学报, 2015, **35**(18): 6 016-6 022.
ZHAO Q, PAN J, CAO B, *et al.* Effects of elevated temperature and drought stress on photosynthesis of *Lycium barbarum* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, **35**(18): 6 016-6 022.
- [24] BERRY J, BJORKMAN O. Photosynthetic response and adaptation to temperature in higher plants [J]. *Annual Review of Plant Physiology*, 1980, **31**: 491-543.
- [25] YORDANOV I, VELIKOVA V, TSONEV T. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance [J]. *Photosynthetica*, 2000, **38**(2): 171-186.
- [26] ZHENG Y P, XU M, HOU R X, *et al.* Effects of experimental warming on stomatal traits in leaves of maize (*Zea*

- may L.) [J]. *Ecology and Evolution*, 2013, **3**: 3 095-3 111.
- [27] BU L, ZHANG R, CHANG Y, *et al.* Response of photosynthetic characteristics to water stress of maize leaf in seedling [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(5): 1 184-1 191.
- [28] MIYASHITA K, TANAKAMARU S, MAITANI T, *et al.* Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2005, **53**(2): 205-214.
- [29] 王方琳, 柴成武, 赵 鹏, 等. 3 种荒漠植物光合及叶绿素荧光对干旱胁迫的响应及抗旱性评价[J]. 西北植物学报, 2021, **41**(10): 1 755-1 765.
- WANG F L, CHAI C W, ZHAO P, *et al.* Photosynthetic and chlorophyll fluorescence responses of three desert species to drought stress and evaluation of drought resistance [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2021, **41**(10): 1 755-1 765.
- [30] 裴 斌, 张光灿, 张淑勇, 等. 土壤干旱胁迫对沙棘叶片光合作用和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学报, 2013, **5**: 55-65.
- PEI B, ZHANG G C, ZHANG S Y, *et al.* Effects of soil drought stress on photosynthetic characteristics and antioxidant enzyme activities in *Hippophae rhamnoides* Linn. seedling [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, **5**: 55-65.
- [31] ALBERT K R, MIKKELSEN T N, MICHELSEN A, *et al.* Interactive effects of drought, elevated CO₂ and warming on photosynthetic capacity and photosystem performance in temperate heath plants [J]. *Journal of Plant Physiology*, 2011, **168**: 1 550-1 561.
- [32] 周紫娟, 苏培玺, 解婷婷. 河西走廊沙漠泡泡刺群体光合特征及其与环境因子的关系[J]. 西北植物学报, 2012, **32**(9): 1 866-1 873.
- ZHOU Z J, SU P X, XIE T T. Relationship between canopy photosynthesis characteristics of *Nitraria sphaerocarpa* and environmental factors in Hexi Corridor desert [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2012, **32**(9): 1 866-1 873.
- [33] 韩 刚, 赵 忠. 不同土壤水分下 4 种沙生灌木的光合响应特性[J]. 生态学报, 2010, **15**: 4 019-4 026.
- HAN G, ZHAO Z. Light response characteristics of photosynthesis of four xerophilous shrubs under different soil moistures [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **15**: 4 019-4 026.
- [34] 李征珍, 杨 琼, 石 莎, 等. 蒙古沙冬青光合作用特征及其影响因素[J]. 生态学杂志, 2017, **36**(9): 2 481-2 488.
- LI Z Z, YANG Q, SHI S, *et al.* The photosynthetic characteristics of *Ammopiptanthus mongolicus* and its affecting factors [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(9): 2 481-2 488.
- [35] 杨建伟, 梁宗锁, 韩蕊莲. 黄土高原常用造林树种水分利用特征[J]. 生态学报, 2006, **26**(2): 558-565.
- YANG J W, LIANG Z S, HAN R L. Water use efficiency characteristics of four tree species under different soil water conditions in the Loess Plateau [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, **26**(2): 558-565.
- [36] 付士磊, 周永斌, 何兴元. 干旱胁迫对杨树光合生理指标的影响[J]. 应用生态学报, 2006, **17**(11): 2 016-2 019.
- FU S L, ZHOU Y B, HE X Y. Effects of drought stress on photosynthesis physiology of *Populus pseudo-simonii* [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, **17**(11): 2 016-2 019.

(编辑:潘新社)