

陕北水蚀风蚀交错带沙柳和柠条叶光合作用对降雨改变的响应

陈丽茹¹ 李秧秧^{2*}

(¹西北农林科技大学林学院, 陕西杨凌 712100; ²西北农林科技大学水土保持研究所, 陕西杨凌 712100)

摘要 为揭示黄土高原水蚀风蚀交错带分布广泛的两种灌木沙柳和柠条叶光合作用对降雨改变的响应机制, 采用模拟降雨操纵试验(对照、降雨增加45%和减少50%), 研究了降雨改变第3年两种灌木叶水分关系、光合能力、叶形态结构和养分含量的变化。结果表明: 沙柳旱季和雨季不同处理间黎明前叶水势无显著差异, 旱季正午叶水势对增水和干旱均有显著响应; 柠条黎明前和正午叶水势对干旱有显著响应, 而对增水无显著响应; 沙柳旱季最大光合速率(A_{\max})、柠条旱季和雨季的 A_{\max} 对增水和干旱均有显著响应; 增水导致沙柳旱季 A_{\max} 增加的原因主要是叶生物化学性质改善, 而干旱降低沙柳旱季 A_{\max} 的主要原因是 CO_2 扩散的限制; 增水导致柠条旱季光合增加的主要原因是气孔限制的减少, 而雨季则与气孔限制及生化限制的减少均有关; 干旱导致柠条旱季和雨季光合降低的主要原因是细胞生化限制的增加; 两种灌木比叶质量、叶氮及磷含量对增水和干旱均无显著响应, 表明降水改变导致的光合能力变化与叶形态结构和叶养分含量改变关系不大。研究结果可为全球气候变化背景下两种灌木的适应性评价和水碳循环模拟提供参考。

关键词 沙柳; 柠条; 光合能力; 增水; 遮雨

Responses of leaf photosynthesis in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii* to precipitation alteration in the water-wind erosion crisscross region of northern Shaanxi Province.

CHEN Li-ru¹, LI Yang-yang^{2*} (¹ College of Forestry, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China; ² Institute of Soil and Water Conservation, Northwest A&F University, Yangling 712100, Shaanxi, China).

Abstract: To understand the responses of photosynthesis in *Salix psammophila* and *Caragana korshinskii*, two shrub species commonly distributed in the water and wind erosion crisscross region on the Loess Plateau, to precipitation alteration, a manipulated precipitation experiment (control, water addition by 45%, and water reduction by 50%) was conducted. Leaf water relation, photosynthetic capacity, leaf morphological structure and nutrient concentration were measured after three years precipitation manipulation. For *Salix*, there was no difference of predawn leaf water potential among treatments during both dry and wet season, while midday leaf water potential showed significant responses to both water addition and reduction during the dry season. For *Caragana*, both predawn and midday leaf water potential significantly decreased by water reduction, and showed no response to water addition. The light-saturated photosynthetic rate (A_{\max}) in *Salix* during the dry season and *Caragana* during both dry and wet changed for the treatments of water addition and reduction. The enhanced A_{\max} in *Salix* by water addition during dry season was attributed to improved biochemical properties, while the decreased A_{\max} in *Salix* during dry season was mainly related to increased CO_2 diffusion limitation. For *Caragana*, the increased A_{\max} by water increase during the dry season was attributed to decreased stomatal limitation, and to decreased CO_2 diffusion limitation and biochemical limitation during the wet season, respectively. The decreased A_{\max} of *Caragana* by water reduction during both seasons was related

国家自然科学基金项目(41371507和41530854)资助。

收稿日期: 2019-01-22 接受日期: 2019-06-17

* 通讯作者 E-mail: yyli@ms.iswc.ac.cn

to increased biochemical limitation. Specific leaf mass, N and P contents of both species did not respond to water addition and reduction, indicating that the variation of A_{\max} by water availability was not related to leaf structure and nutrient limitation. These results provide reference for evaluating the adaptability of both shrub species and modeling water and carbon cycling under future climate change.

Key words: *Salix psammophila*; *Caragana korshinskii*; photosynthetic capacity; precipitation; precipitation exclusion.

全球气候变化必然会导致降雨格局发生改变 (Easterling *et al.* 2000; Arnell 2004), 从而对植物个体的生理生态过程乃至生态系统的结构和功能产生影响。干旱半干旱生态系统是对全球气候变化相对敏感的区域 (de Dios *et al.* 2007)。降雨格局改变如何影响这些地区植物的生理生态过程是目前全球气候变化研究的一个重要议题。

光合作用是植物生产力形成的基础, 决定着植物的碳固定潜力。关于降水改变对光合作用的影响已有一些研究。美国西南部赤松 (*Pinus edulis*) 和单籽松 (*Juniperus monosperma*) 光合气体交换对降水改变的响应模式不同, 赤松光饱和下的光合速率 (A_{\max}) 和气孔导度 (g_s) 对增水的响应程度更大, 而单籽松 A_{\max} 和 g_s 对干旱的响应程度更大, 表现出“不对称性”, 并且两种树木最大羧化速率 (V_{cmax}) 并未发生改变, 表明其光合速率响应的差异主要与气孔限制有关 (Limousin *et al.* 2010)。遮雨导致地中海常绿圣栎 (*Quercus ilex*) 叶水势、 A_{\max} 、 g_s 、叶肉导度 (g_m)、 V_{cmax} 和最大电子传递速率 (J_{\max}) 等显著下降, 随叶水势下降, 气孔限制的作用要大于非气孔限制, 且非气孔限制中, 叶肉导度的限制要大于生物化学限制 (Limousin *et al.* 2013)。对中国亚热带树种木荷 (*Schima superba*) 而言, 干旱导致光合降低主要是气孔限制, 但对于马尾松 (*Pinus massoniana*) 来说, 气孔和非气孔限制的作用程度相当, 且叶肉导度的限制占 24% (Zhou *et al.* 2016)。这些研究表明, 因水分胁迫程度和植物抗旱策略不同, 不同植物光合能力对降水改变响应的程度和机制并不相同。

除降水改变导致的水力限制直接影响光合气体交换外, 长期的降水改变可能会导致植物叶形态结构和化学组成发生变化, 从而间接影响光合作用。干旱生境中的植物一般叶面积小而比叶质量大 (Wright *et al.* 2001), 高的比叶质量会导致叶厚度及/或叶密度的增加, 直接影响光合速率 (Niinemets, 1999)。土壤长期干旱会导致有机质的矿化能力和土壤酶活性下降 (Sardans *et al.* 2005), 长期增水可

能加速养分淋溶, 从而影响植物对养分的吸收和转运。已有研究表明, 氮亏缺直接导致分配到 RUBP 羧化酶中的氮比例下降 (Field *et al.*, 1986), 磷亏缺导致 RUBP 羧化酶羧化能力和电子传递速率下降 (Loustau *et al.*, 1999), 从而导致光合速率下降。降水改变条件下光合速率的改变是否与叶形态结构改变或养分限制有关尚不清楚。

沙柳 (*Salix psammophila*) 和柠条 (*Caragana korshinskii*) 是黄土高原水蚀风蚀交错区的两种典型灌木, 沙柳为杨柳科中生灌木, 较耐旱, 抗沙埋, 生长迅速, 为优良的固沙树种; 柠条是豆科锦鸡儿属的旱生落叶灌木, 具有很强的抗旱、抗寒、抗风沙特性, 是干旱半干旱地区防风固沙和保持水土的主要树种。关于两种灌木幼苗光合作用对短期模拟降水改变的响应有一定研究 (肖春旺等, 2001), 但田间原位成熟灌木对长期降水改变的响应鲜有报道。本研究采用补灌 45% (增水) 和遮雨 50% (干旱) 处理, 研究了两种灌木叶水分关系和光合能力对模拟降雨改变的响应, 目的在于揭示两种灌木对未来降雨改变的适应性差异, 为该地区生态系统水和碳循环模拟提供参考。

1 研究地区与研究方法

1.1 研究区概况

研究区位于陕西省神木县六道沟小流域 (38°46'N—38°51'N, 110°21'E—110°23'E, 海拔 1081.0~1273.9 m), 属典型的黄土高原水蚀风蚀交错带。该地属中温带半干旱气候, 冬春季干旱少雨、多风沙, 夏秋多雨, 年平均降水量为 422.7 mm (1957—2011 年), 其中最大年降水量为 818.1 mm (1967 年), 最小年降水量为 108.4 mm (1965 年) (吴胜勇, 2013), 70% 以上的降水集中在 7—9 月。年均气温 8.4 °C, ≥ 10 °C 活动积温 3248 °C, 全年无霜期 153 d, 年日照时数 2836 h, 年总太阳辐射 5922 MJ·m⁻²。土壤主要有绵沙土、新黄土、红土及在沙地发育起来的风沙土和沙地淤土。植被为沙生植物

和黄土区植物交错出现,木本植物主要以小叶杨(*Populus simonii*)和旱柳(*Salix matsudana*)等人工乔木林,及柠条、沙柳、紫穗槐(*Amorpha fruticosa*)等人工灌木林为主。

1.2 试验设计

选择位于地势相对平坦($<5^\circ$)的梁顶上生长良好、高度均匀的成龄沙柳和柠条样地各一块,其面积分别为0.25和0.34 hm^2 ,栽植年限为30 a左右,其中沙柳密度为1600株 $\cdot\text{hm}^{-2}$,柠条为2100株 $\cdot\text{hm}^{-2}$,林下土壤均为风沙土。每块样地设3个处理:对照、增水和干旱,其中对照水分输入量为当地自然降雨;干旱处理在冠层上方1.5 m高处搭建遮雨棚进行遮雨,遮雨棚为透明的聚碳酸酯板(透光率为92%)并加工成V形,每隔20 cm均匀布设在支撑架上,遮雨面积占小区面积的50%,遮去的雨存贮在贮水桶中,用作增水处理的补水源;增水处理比对照水分增加45%,每次降雨后(<5 mm的次降雨除外)将遮雨处理汇集的雨水全部补灌到增水处理小区,补灌时将小区分成网格,然后根据汇集的水量平均分配给各网格单元,浇水时用洒水壶均匀喷洒到地表。降水量改变的设计原则是以毛乌素沙漠沙柳分布的北缘(内蒙鄂多克旗)的多年平均降水量220 mm(1980—2005年)为降水量改变的下限,以黄土高原森林草原带南缘(陕西富县子午岭)的多年平均降水量600 mm为降水量改变的大致上限。每个处理设3个重复,每个重复小区面积50 m^2 ,各小区随机排列。小区之间设2 m宽保护行,四周用60 cm深石棉瓦隔绝地表和土壤浅层水分运动。每个小区布设有2根中子管,利用CNC503B型中子仪每隔1月左右测定土壤水分(0.2~3 m),垂直剖面上测量间距为20 cm,表层土壤含水量用烘干法测定。

试验于2014年5月布设,在2016年(降水改变的第3年)生长盛期的6月(旱季)和8月(雨季)进行相关生理指标测定。

1.3 测定项目与方法

1.3.1 黎明前和正午叶水势 每小区选取2株生长良好的植株上2片健康的完全展开叶,用压力室(美国PMS公司)测定叶水势。黎明前叶水势(Ψ_{pd})和正午叶水势(Ψ_{md})采样时间分别为5:00和12:00。

1.3.2 光饱和和气体交换参数及CO₂响应曲线 在晴天9:00—11:30用LI-6400光合仪(美国Li-Cor公司)测定光饱和(1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 光强)下的

光合气体交换参数及CO₂响应曲线。每一小区选择冠层上部健康成熟叶1片(每处理共3片)并标记,先在自然光下诱导30 min,然后在饱和光强下测定其光饱和和光合速率(A_{max})及气孔导度(g_s),二者之比为潜在水分利用效率($IWUE = A_{\text{max}}/g_s$)。测定过程中,CO₂浓度为400 $\text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 左右,叶室温度为25 $^\circ\text{C}$ 左右,相对湿度为30%~40%。

光饱和和下气体交换参数测定完成后进行CO₂响应曲线的测定。CO₂由LI-6400光合仪携带的小气瓶提供,CO₂设置梯度为400、300、200、100、50、200、400、600、800、1000、1200、1500和1800 $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$ 。测定前先在饱和光强下诱导30 min,测定过程中维持光强在1500 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,叶温大约在25 $^\circ\text{C}$,相对湿度30%~40%。CO₂响应曲线测定结束后关闭光源,10 min后测定叶暗呼吸速率(R_d)。CO₂响应曲线用Sharkey等(2007)的方法拟合,输入测定的 R_d 以提高模拟的精度,最终求得叶肉导度(g_m)、最大羧化速率(V_{cmax})和最大电子传递速率(J_{max})。

上述测定完成后剪取叶片,用扫描仪扫描,ImageJ软件分析其叶面积。扫描后的叶70 $^\circ\text{C}$ 下烘干后测定干质量,干质量与叶面积之比即为比叶质量(LMA)。

1.3.3 叶养分含量 叶水势和光合曲线测定完后的叶片烘干粉碎后,用来进行养分含量测定,其中叶氮和磷含量用H₂SO₄-H₂O₂进行消化,凯氏定氮法测定氮含量,钼钼蓝比色法测定磷含量。

1.4 数据处理

用双因素方差分析检验处理、季节及其交互作用对叶水势、光合参数及CO₂响应曲线参数、叶形态特征及养分含量的影响,若处理的效应达到显著后,用单因素方差分析检验某一测定季节处理间的差异。所有统计分析用SPSS 16.0软件进行。

2 结果与分析

2.1 气象条件与土壤含水量

模拟降雨改变试验始于2014年,2014年年降雨量和生长季(4—10月)降雨量与多年平均值(分别为422和373 mm)持平,2015年年降雨量和生长季降雨量分别比多年平均值低65和34 mm,2016年年降雨量和生长季降雨量分别比多年平均值高282和313 mm,表明2016年是降雨相对充足的一年(图1)。2016年4—6月的降雨量占生长季降雨量的16.4%,而7—10月的降雨量占83.6%(图1)。

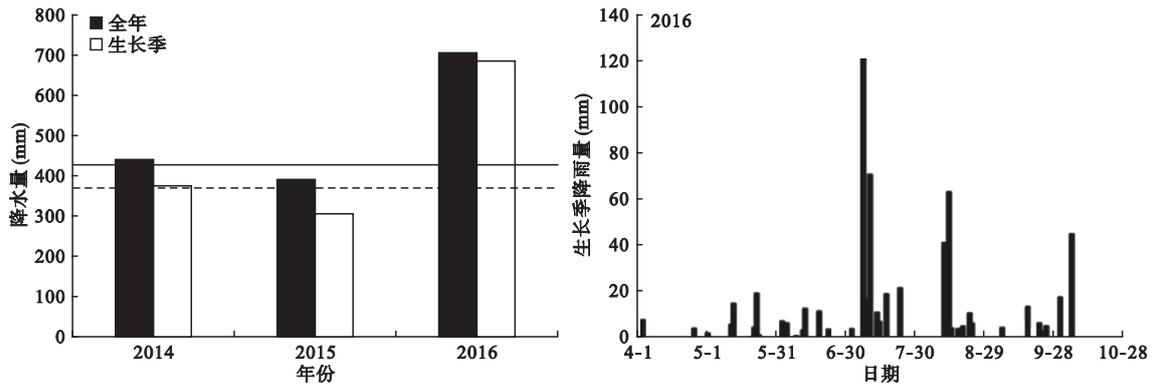


图 1 2014—2016 年的降水量及试验年份生长季降雨量分布
Fig.1 Precipitation during 2014–2016 and the growing season of 2016 (April–October)
直线代表多年年平均降水量,虚线代表多年生长季平均降水量。

3 年的模拟降雨改变导致不同处理间土壤含水量呈现一定的差异。

沙柳旱季(6 月)和雨季(8 月)不同处理间 0~1 m 土壤含水量无显著差异;旱季干旱处理深层(1~3 m)土壤含水量显著低于增水处理和对照,雨季以增水处理的土壤含水量最高,对照次之,而干旱处理的最低。柠条旱季增水处理 0~1 m 土壤含水量显著高于其他两个处理,雨季不同处理间 0~1 m 土层土壤含水量间差异不显著;旱季干旱处理深层土壤含水量显著低于其他两个处理,雨季则显著低于增水处理(表 1)。

2.2 叶水势

双因素方差分析表明:降水改变对沙柳 Ψ_{pd} 的影响不显著,但对沙柳 Ψ_{md} 、柠条 Ψ_{pd} 和 Ψ_{md} 有显著影响。增水显著提高了沙柳旱季的 Ψ_{md} ,而干旱则显著降低了沙柳旱季 Ψ_{md} ;沙柳雨季 Ψ_{md} 对增水和干旱均无显著响应。柠条不同处理间旱季和雨季的 Ψ_{pd} 和 Ψ_{md} 均有显著差异,无论是旱季还是雨季, Ψ_{pd} 和 Ψ_{md} 对增水无响应,干旱显著降低了 Ψ_{pd} 和 Ψ_{md} (图 2)。

2.3 叶光合能力

2.3.1 光饱和和下净光合速率 (A_{max})、气孔导度 (g_s) 及潜在水分利用效率 ($IWUE$) 双因素方差分析表明:沙柳 A_{max} 、 g_s 和 $IWUE$ 对模拟降雨改变均有显著的响应。旱季,沙柳的 A_{max} 和 g_s 均表现为增水>对照>干旱,其中增水处理 A_{max} 和 g_s 分别比对照高 9.85% 和 55.61%,而干旱处理分别比对照低 26.33% 和 46.50%。旱季沙柳干旱处理的 $IWUE$ 显著高于对照和增水处理;雨季,和对照相比,沙柳 A_{max} 和 g_s 对增水和干旱均无显著响应,但增水处理的 A_{max} 和 g_s 显著高于干旱处理,雨季沙柳不同处理间的 $IWUE$ 无显著差异。柠条无论是在旱季还是雨季,其 A_{max} 和 g_s 对增水和干旱均有显著响应,旱季增水处理的 A_{max} 和 g_s 分别比对照高 29.72% 和 89.76%,雨季增水处理的 A_{max} 和 g_s 分别比对照高 14.51% 和 71.06%,旱季干旱处理的 A_{max} 和 g_s 分别比对照低 19.87% 和 29.18%,雨季干旱处理的 A_{max} 和 g_s 分别比对照低 27.67% 和 32.39%。无论是旱季还是雨季,与对照相比,增水处理显著降低柠条的 $IWUE$,而干旱处理则无明显变化(图 3)。

表 1 沙柳和柠条林地不同处理 2016 年旱季和雨季的土壤体积含水量 (%)

Table 1 Soil volumetric water content (%) in *Salix* and *Caragana* stands under different treatments during the dry and wet season of 2016

物种	处理	旱季		雨季	
		0~1 m	1~3 m	0~1 m	1~3 m
沙柳	对照	5.76±0.80 a	9.77±1.14 ab	7.10±0.58 a	10.87±1.08 b
	增水	5.26±0.30 a	10.55±0.89 a	8.47±0.61 a	15.25±1.41 a
	干旱	5.17±0.31 a	7.34±1.81 b	6.90±0.26 a	8.47±0.39 c
柠条	对照	6.26±0.20 b	10.51±0.39 a	9.18±0.36 a	16.61±0.89 ab
	增水	8.91±0.26 a	11.35±0.47 a	10.57±0.37 a	18.67±1.13 a
	干旱	6.10±0.25 b	9.90±0.45 b	9.42±0.44 a	11.72±0.31 b

不同小写字母代表同一物种相同测定时间不同处理间的差异达到显著 ($P<0.05$),平均值±标准误,表 2 相同。

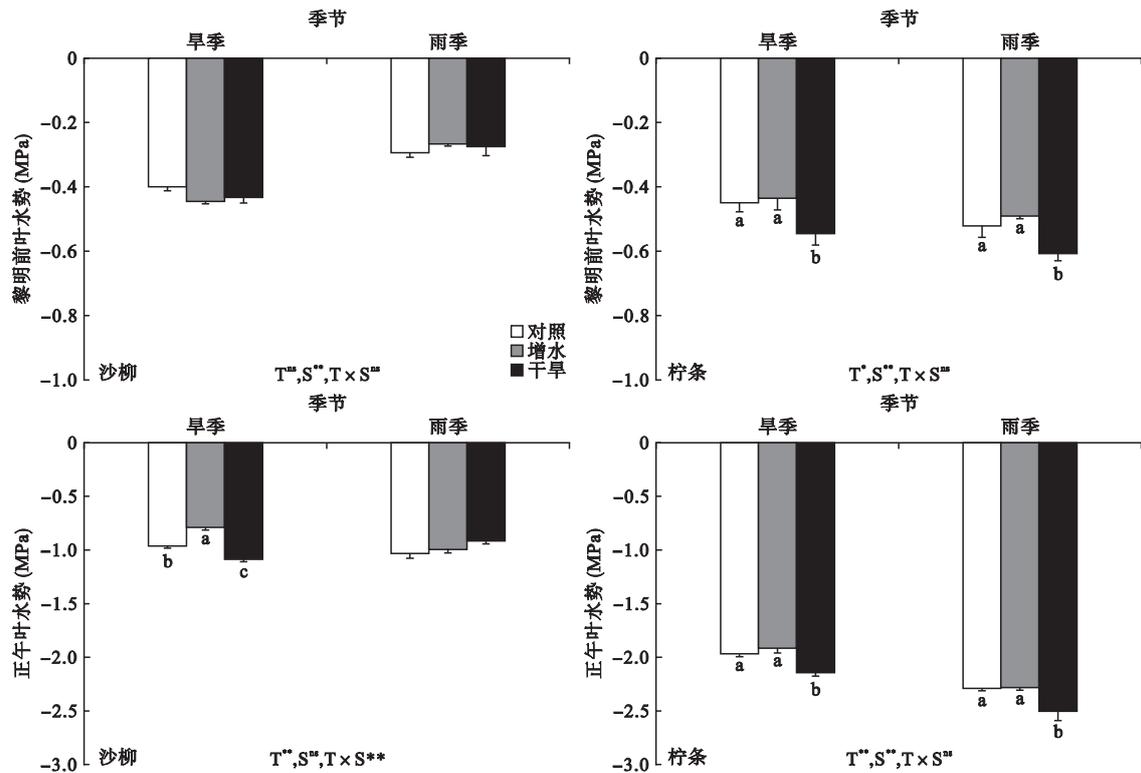


图 2 沙柳和柠条旱季和雨季不同处理的黎明前和正午叶水势

Fig.2 Predawn and midday leaf water potential of different treatments in dry and wet season of 2016 in *Salix* and *Caragana*
T: 处理, S: 季节, T x S: 交互作用; * P < 0.05, ** P < 0.01, ns P > 0.05。下同。

2.3.2 叶肉导度 (g_m) 沙柳和柠条 g_m 对降雨改变均有显著响应, 但仅沙柳的 A_{max}/g_m 对降雨改变有响应, 而柠条的 A_{max}/g_m 对降雨改变无响应 (二因素方差分析)。干旱显著降低了沙柳旱季的 g_m , 与此同时, 其 A_{max}/g_m 显著升高, 表明 g_m 下降程度大于 A_{max} , g_m 下降是其光合下降的一个重要原因; 雨季沙柳干旱处理 g_m 显著下降, 但 A_{max}/g_m 并未发生变化。对柠条而言, 旱季增水处理的 g_m 显著增加, 雨季不同处理间 g_m 无显著差异, 旱季和雨季柠条不同处理间 A_{max}/g_m 均无显著差异, 表明 g_m 不是造成柠条不同处理光合速率差异的主要原因 (图 4)。

2.3.3 最大羧化速率 (V_{cmax}) 和最大电子传递速率 (J_{max}) 两种灌木叶 V_{cmax} 和 J_{max} 对模拟降雨改变均有显著响应 (二因素方差分析)。对沙柳而言, 旱季和雨季的 V_{cmax} 和 J_{max} 对增水有显著响应, 但对干旱无明显响应。柠条旱季 V_{cmax} 和 J_{max} 对干旱有显著响应, 但对增水无显著响应, 雨季 V_{cmax} 对干旱有显著响应, 而 J_{max} 对增水有显著响应 (图 5)。

2.4 叶形态结构及养分含量

模拟降雨改变对两种灌木比叶质量影响不大, 但显著影响叶养分含量 (表 2)。无论是沙柳还是柠条, 旱季不同处理间的叶氮和磷含量有显著差异, 与

表 2 沙柳和柠条旱季和雨季的比叶质量、叶氮和磷含量

Table 2 Leaf mass per area, N and P content of different treatments during the dry and wet season in *Salix* and *Caragana*

物种	处理	比叶质量 ($g \cdot cm^{-2}$)		叶氮含量 (%)		叶磷含量 (%)	
		旱季	雨季	旱季	雨季	旱季	雨季
沙柳	对照	10.69±0.51	10.36±0.52	0.98±0.02 ab	1.17±0.03	0.15±0.01 ab	0.18±0.03
	增水	10.46±0.51	10.35±0.21	1.05±0.05 a	1.21±0.04	0.17±0.02 a	0.20±0.01
	干旱	10.31±0.40	10.31±0.26	0.91±0.01 b	1.17±0.04	0.14±0.01 b	0.18±0.01
	方差分析	T ^{ns} , S ^{ns} , T x S ^{ns}		T* S** , T x S ^{ns}		T** S** , T x S ^{ns}	
柠条	对照	7.45±0.26	7.24±0.21	1.75±0.04 ab	1.91±0.04	0.14±0.02 ab	0.18±0.01
	增水	7.07±0.34	7.48±0.24	1.84±0.02 a	1.94±0.05	0.17±0.01 a	0.19±0.01
	干旱	6.99±0.62	6.93±0.37	1.64±0.02 b	1.86±0.08	0.13±0.01 b	0.17±0.02
	方差分析	T ^{ns} , S ^{ns} , T x S ^{ns}		T* S** , T x S ^{ns}		T** S** , T x S ^{ns}	

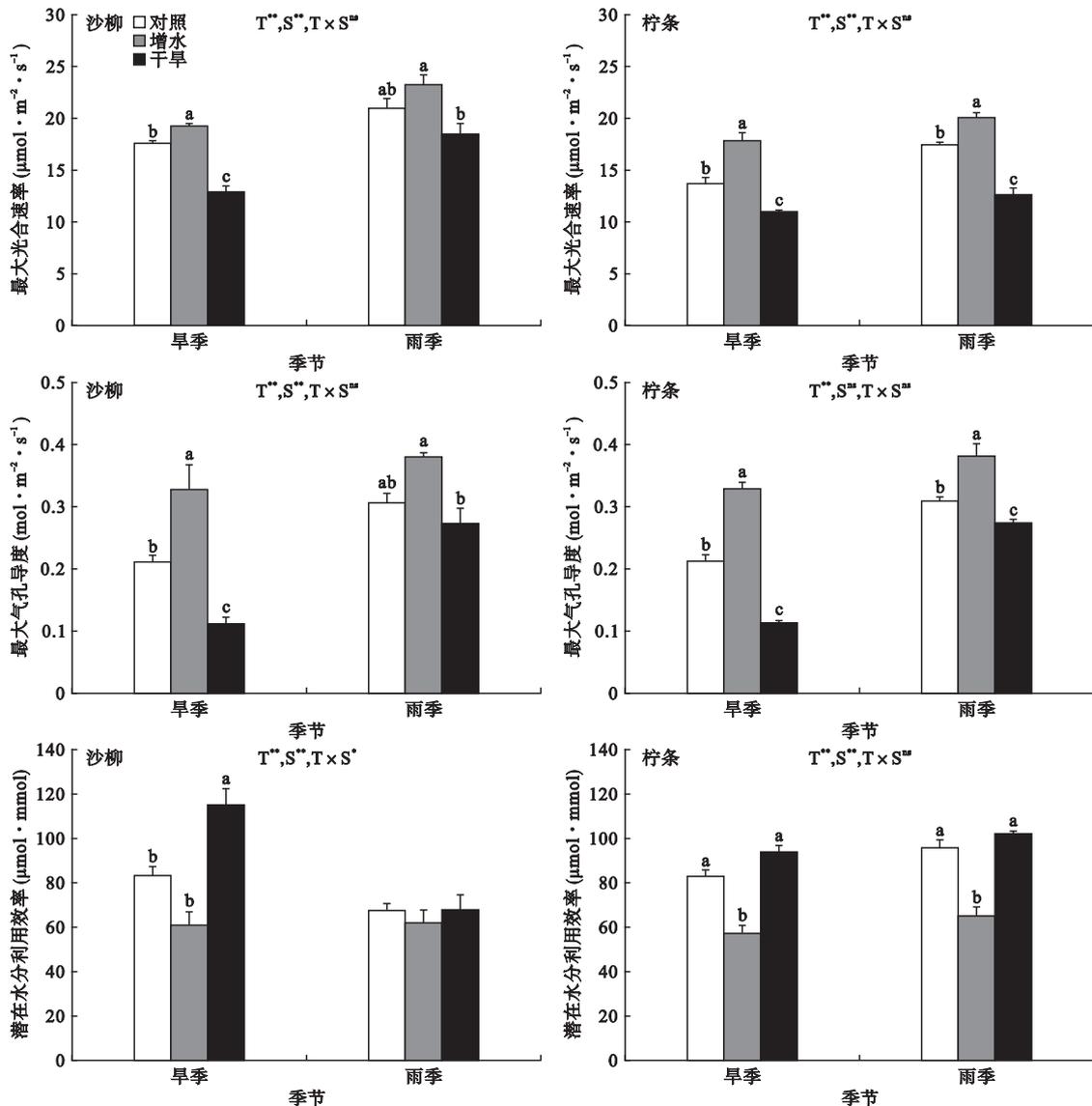


图 3 沙柳和柠条旱季和雨季不同处理的光饱和和光合速率、气孔导度和潜在 WUE

Fig.3 Light-saturated photosynthetic rate (A_{max}), stomatal conductance (g_s) and intrinsic water use efficiency (A_{max}/g_s) in *Salix* and *Caragana* under different treatments during the dry and wet season

对照相比, 增水和干旱处理的叶氮和磷含量无显著差异, 但增水处理的叶氮和磷含量显著高于干旱处理; 不同处理雨季的叶养分含量无显著差异。

3 讨论

3.1 两种灌木叶水分关系对模拟降雨改变的响应

黎明前叶水势一定程度上可反映根区土壤的水分状况。沙柳旱季和雨季不同处理间 1 m 内土壤的含水量差异并不大 (表 1), 这可能与风沙土砂粒含量高, 土壤入渗能力强而保水能力相对弱有关。研究表明, 沙柳根系分布浅, 而水平根系发达, 主要利用浅层土壤水 (刘健等 2010); 此外, 沙柳属等水型

(isohydric) 植物, 其叶水势和土壤水分状况存在解耦联现象 (Tardieu *et al.*, 1998), 因而沙柳不同处理黎明前叶水势的差异并不大。但在正午的高大气蒸发力下, 不同处理间旱季正午叶水势明显不同, 这种差异可能与沙柳根系对深层土壤水利用比例的增加有关。柠条旱季 1 m 内土壤含水量以增水处理相对较高, 而干旱处理 1~3 m 的土壤含水量显著降低; 雨季不同处理间 1 m 内土壤含水量差异不显著, 但干旱处理 1~3 m 土壤含水量仍相对较低 (表 1)。利用稳定性同位素对柠条根系吸水来源的研究表明, 柠条具有双相根系, 即在旱季主要吸收利用深层土壤水, 而在雨季主要利用表层土壤水 (Wilson *et al.*,

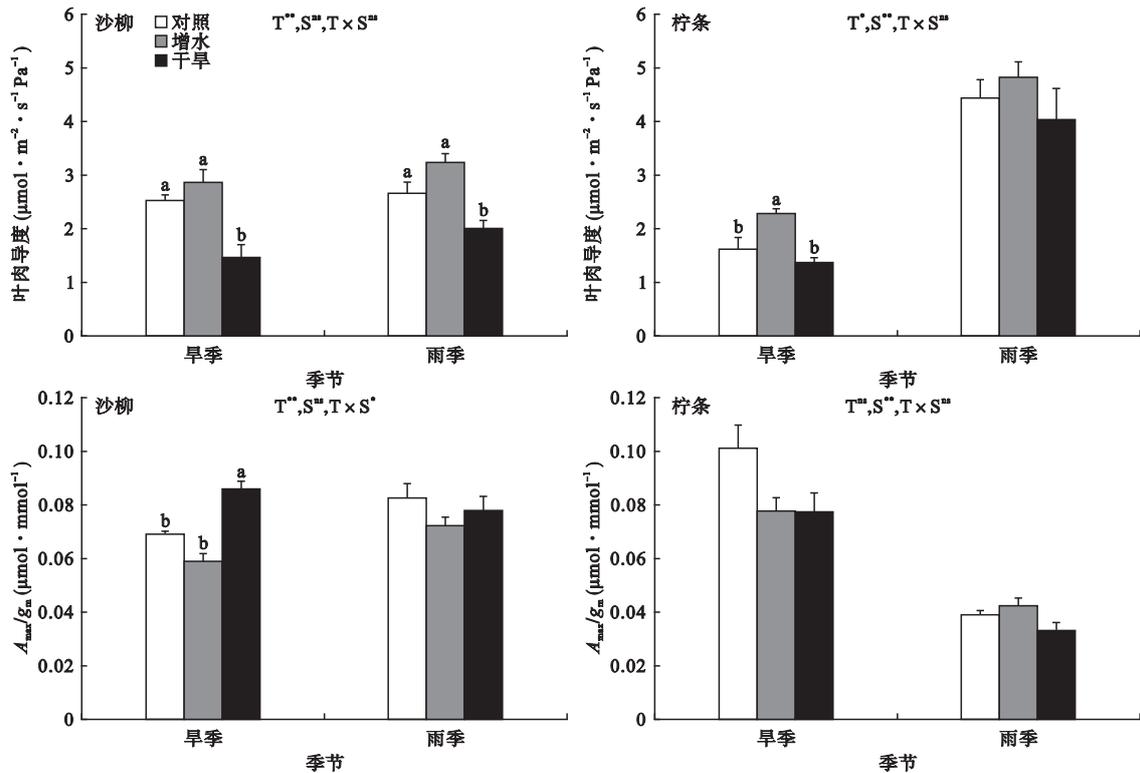


图 4 沙柳和柠条旱季和雨季不同处理的叶肉导度及 A_{max}/g_m 比值
 Fig.4 Mesophyll conductance (g_m) and A_{max}/g_m in *Salix* and *Caragana* under different treatments during the dry and wet season

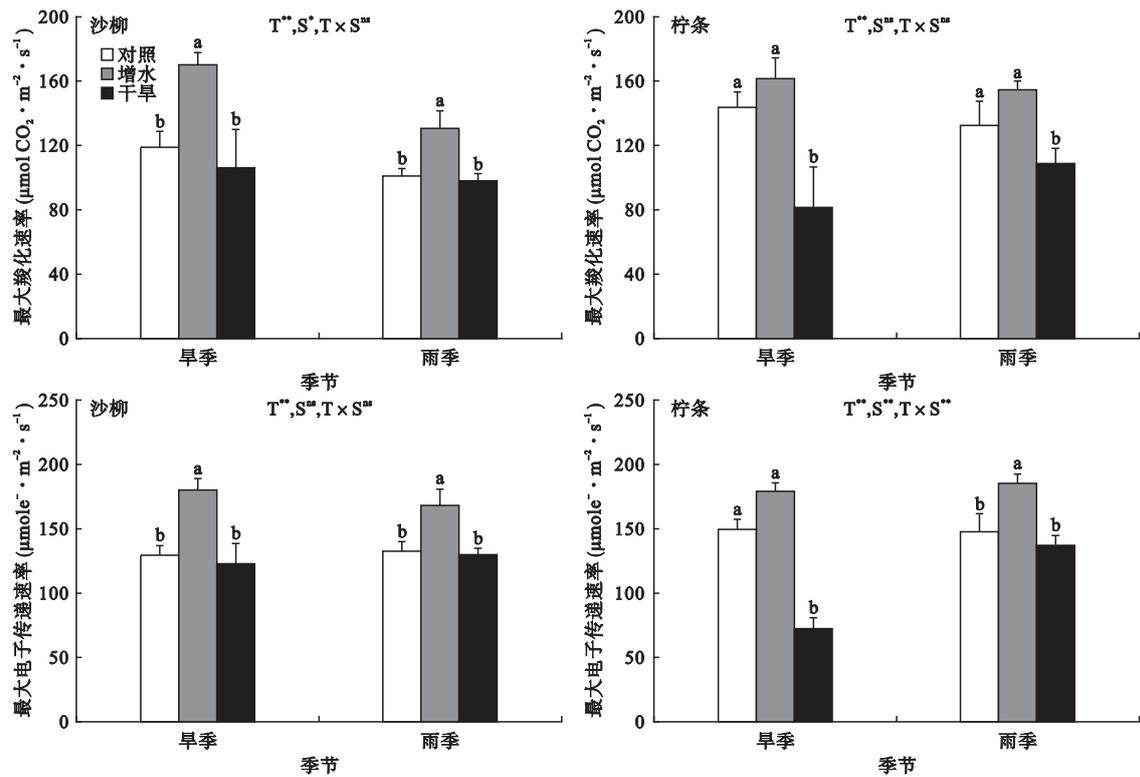


图 5 沙柳和柠条旱季和雨季不同处理的最大羧化速率和最大电子传递速率
 Fig.5 Maximum carboxylation velocity and maximum rate of electron transport in *Salix* and *Caragana* under different treatments during the dry and wet season

2003)。本研究中,无论是旱季还是雨季,柠条干旱处理 Ψ_{pd} 和 Ψ_{md} 显著降低,表明柠条对深层水分一直具有相对高的利用比例,同属的小叶锦鸡儿上也发现如此(付青云等,2019)。原因可能在于,两种锦鸡儿属植物根系分布相对较深及本研究中深层土壤含水量较高等有关。

3.2 两种灌木叶光合能力对模拟降雨改变的响应

沙柳的 A_{max} 在旱季对增水和干旱均有显著响应,而雨季对增水和干旱无显著响应;柠条无论是旱季和雨季,其 A_{max} 对增水和干旱均有显著响应(图 2)表明增水 45% 和遮雨 50% 显著影响两种灌木的叶光合能力。在美国西南部进行的研究表明:浅根系赤松 A_{max} 对增水的响应强度更大,而深根系的单子松对干旱的响应强度更大,呈现“不对称性”(Limousin *et al.*, 2010)。不同植物气体交换对降雨改变响应程度的差异与扎根深度、气孔的敏感性、渗透调节、抵抗空穴化能力、耐干燥能力和干旱复水后光合作用的恢复能力等均有关(Flexas *et al.*, 2014)。尽管一般认为沙柳根系分布相对浅,而柠条根系分布深(Wilson *et al.*, 2003; 刘健等,2010),但本试验是在降雨改变第 3 年进行的,2 年多的降雨改变可能使细根分布发生可塑性变化,增水处理细根相对分布浅,而干旱处理细根分布相对深(Joslin *et al.*, 2003),从而导致两种植物光合速率和气孔导度趋向于对增水和干旱均有响应。

光合速率的改变源于气孔导度、叶肉导度和叶生物化学性质的改变(Sardans *et al.*, 2008)。旱季,沙柳 A_{max} 对增水有显著响应, g_s 亦增加,但 A_{max}/g_s 并未发生变化; g_m 和 A_{max}/g_m 对增水无显著响应, V_{cmax} 和 J_{max} 显著增加,表明增水导致沙柳旱季光合增加的原因主要是叶生物化学性质的改善。干旱导致沙柳旱季 A_{max} 显著降低, g_s 和 g_m 均显著下降, A_{max}/g_s 和 A_{max}/g_m 显著增加,但 V_{cmax} 和 J_{max} 未发生变化,表明旱季沙柳干旱处理光合速率降低的主要原因是 CO_2 扩散限制的增加。雨季沙柳 A_{max} 对增水无显著响应,相应的光合参数 g_s 和 A_{max}/g_s 、 g_m 和 A_{max}/g_m 无显著变化,但 V_{cmax} 和 J_{max} 均增加,表明增水引起的叶生物化学性质的改变并未转变成光合优势;雨季干旱处理的 A_{max} 无显著降低,其 g_s 和 A_{max}/g_s 、 A_{max}/g_m 、 V_{cmax} 和 J_{max} 和对照相比亦未发生改变。

柠条无论是旱季还是雨季,叶 A_{max} 对增水和干旱均有显著的响应。旱季增水时, g_s 和 g_m 显著增加, A_{max}/g_s 显著下降, A_{max}/g_m 未发生变化, V_{cmax} 和

J_{max} 亦未发生变化,表明旱季光合增加的主要原因与气孔导度限制的减少有关。雨季增水时, g_s 和 J_{max} 显著上升, A_{max}/g_s 显著下降, g_m 、 A_{max}/g_m 和 V_{cmax} 未发生改变,表明雨季光合增加与气孔导度及生化限制的减少均有关。干旱导致旱季和雨季柠条 A_{max} 显著降低, g_s 亦显著减小,但 A_{max}/g_s 、 g_m 和 A_{max}/g_m 并未发生改变,旱季 J_{max} 和 V_{cmax} 均降低,而雨季 V_{cmax} 降低,表明干旱导致柠条光合降低的主要原因是细胞生物化学限制。

3.3 模拟降雨改变对沙柳和柠条叶形态结构与养分含量的影响

本研究表明,模拟降雨改变并未影响两种灌木的比叶质量。两种灌木旱季增水处理的叶氮和磷含量显著高于干旱处理,但和对照相比,增水和干旱处理的叶氮和磷含量无差异;雨季两种灌木不同处理间叶氮和磷含量无差异。表明在旱季水分不足时,两种灌木对养分的吸收和分配受到影响,而雨季水分充足时,其养分吸收和分配并未受影响。在地中海灌木林上的研究表明:6 年的遮雨导致两种灌木(*Erica multiflora* 和 *Globularia alypum*) 叶氮浓度分别下降 16% 和 19%,但固氮灌木 *Dorycnium pentaphyllum* 的叶氮含量并未发生变化(Meier *et al.*, 2014)。对不同降雨的欧洲山毛榉(*Fagus sylvatica*) 而言,随年降雨量下降,土壤有机氮和磷库下降,但叶氮和磷含量并未发生变化,说明降雨改变对植物养分含量的影响因物种而异。本研究中,与对照相比,两种灌木叶养分浓度维持相对稳定,表明降水改变时导致的养分含量变化不是其光合能力发生改变的主要原因。但本研究并未调查不同处理叶绿体中氮和磷分配比例,降水改变有可能通过叶绿体中氮磷分配比例的改变影响光合,对此值得进一步研究。

参考文献

- 付青云,刘廷玺,段利民,等. 2019. 基于稳定性氧同位素分析不同树龄小叶锦鸡儿用水策略. 生态学杂志, 38(5): 1570-1579.
- 刘健,贺晓,包海龙,等. 2010. 毛乌素沙地沙柳细根分布规律及与土壤水分分布的关系. 中国沙漠, 30(6): 1362-1366.
- 吴胜勇. 2013. 神木县近 55 年气候特征及变化分析. 陕西气象, (2): 20-23.
- 肖春旺,周广胜. 2001. 不同浇水量对毛乌素沙地沙柳幼苗气体交换过程及其光化学效率的影响. 植物生态学报, 25(4): 444-450.
- Arnell NW. 2004. Climate change and global water resources:

- SRES emissions and socio-economic scenarios. *Global Environmental Change*, **14**: 31–52.
- de Dios VR, Fischer C, Colinas C. 2007. Climate change effects on Mediterranean forests and 25 preventive measures. *New Forests*, **33**: 29–40.
- Easterling DR, Meehl GA, Parmesan C, et al. 2000. Climate extremes: Observations, modeling and impacts. *Science*, **289**: 2068–2074.
- Field C, Mooney HA. 1986. The photosynthesis-nitrogen relationship in wild plants// Givnish TJ, ed. On the economy of form and function. Cambridge: Cambridge University Press: 25–55.
- Flexas J, Diaz-Espejo A, Gago J, et al. 2014. Photosynthetic limitations in Mediterranean plants: A review. *Environmental and Experimental Botany*, **103**: 12–23.
- Joslin JD, Wolfe MH. 2003. Fine-root growth response// Hanson PJ, Wullschlegel SD, eds. North American Temperate Deciduous Forest Response to Changing Precipitation Regimes. Ecological Studies (Vol. 166). New York: Springer: 274–302.
- Limousin JM, Bickford CP, Dickman LT, et al. 2013. Regulation and acclimation of leaf gas exchange in a piñon-juniper woodland exposed to three different precipitation regimes. *Plant, Cell and Environment*, **36**: 1812–1825.
- Limousin JM, Misson L, Lavoie AV, et al. 2010. Do photosynthetic limitations of evergreen *Quercus ilex* leaves change with long-term increased drought severity? *Plant, Cell and Environment*, **33**: 863–875.
- Loustau D, Ben Brahim M, Gaudillere JP. 1999. Photosynthetic responses to phosphorus nutrition in two-year-old maritime pine seedlings. *Tree Physiology*, **19**: 707–715.
- Meier IC, Leuschner C. 2014. Nutrient dynamics along a precipitation gradient in European beech forests. *Biogeochemistry*, **120**: 51–69.
- Niinemets Ü. 1999. Components of leaf dry mass per area, thickness and density alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, **144**: 35–47.
- Sardans J, Peñuelas J. 2005. Drought decreases soil enzyme activity in a Mediterranean *Quercus ilex* L. forest. *Soil Biology and Biochemistry*, **37**: 455–461.
- Sardans J, Peñuelas J, Estiarte M, et al. 2008. Warming and drought alter C and N concentration, allocation and accumulation in a Mediterranean shrubland. *Global Change Biology*, **14**: 2304–2316.
- Sharkey TD, Bernacchi CJ, Farquhar GD, et al. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant, Cell and Environment*, **30**: 1035–1040.
- Tardieu F, Simonneau T. 1998. Variability among species of stomatal control under fluctuating soil water status and evaporative demand: Modelling isohydric and anisohydric behaviours. *Journal of Experimental Botany*, **49**: 419–432.
- Wilson KB, Hanson PJ. 2003. Deciduous hardwood photosynthesis: Species differences, temporal patterns, and responses to soil-water deficits// Hanson PJ, Wullschlegel SD, eds. North American Temperate Deciduous Forest Responses to Changing Precipitation Regimes. Ecological studies (vol. 166). New York: Springer: 35–47.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habits. *Functional Ecology*, **17**: 423–434.
- Zhou L, Wang SQ, Chi YG, et al. 2016. Responses of photosynthetic parameters to drought in subtropical forest ecosystem of China. *Scientific Reports*, **5**: 18254.
-
- 作者简介 陈丽茹,女,1992年生,硕士,研究方向为植物生理生态学。E-mail: chenliru1029@163.com
责任编辑 张敏
-