DOI: 10.20103/j.stxb.202403250620
于博彧,王世雷,王春媛,张富崇,张建玲,于明含.不同生长季黑沙蒿生物量积累及其生理过程对降雨量变化的响应.生态学报,2025,45(2):939-949.
Yu B Y,Wang S L,Wang C Y,Zhang F C,Zhang J L,Yu M H.Response of biomass accumulation and related physiological processes of *Artemisia ordosica* in different growth seasons to changes in rainfall.Acta Ecologica Sinica,2025,45(2):939-949.

不同生长季黑沙蒿生物量积累及其生理过程对降雨量变化的响应

于博彧[1,2],王世雷[3],王春媛[4],张富崇[1,2],张建玲[5],于明含[1,2,*]
1 北京林业大学水土保持学院,北京　100083
2 宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测研究站,盐池　751500
3 北京市密云区水土保持工作站,北京　101500
4 中国环境科学研究院,环境基准与风险评估国家重点实验室,北京　100012
5 红河州林业和草原有害生物防治检疫中心,蒙自　661199

摘要:降雨量是影响干旱半干旱区荒漠植物生长发育和植物群落建成的重要因素,为了探究不同生长季荒漠植物对降雨量变化的响应差异,以我国半干旱干旱区典型沙生灌木物种黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)为研究对象,采用人工控制降雨方法,设置减雨 70%、减雨 50%、减雨 30%、自然降雨量 CK、增雨 30%、增雨 50%六个降雨水平,分别监测萌发展叶期、生长旺盛期、开花结实期不同降雨水平下黑沙蒿叶片光合指标、叶绿素荧光参数、养分含量及地上新增生物量的变化,并探究不同生长季黑沙蒿地上新增生物量与光合指标、叶绿素荧光参数、养分含量间的关系。结果表明:(1)降雨处理显著影响黑沙蒿的地上新增生物量、光合指标、叶绿素荧光参数以及养分含量,随着降雨增加,黑沙蒿地上新增生物量(NAB)、叶片净光合速率(Pn)、潜在活性(Fv/Fo)、最大光化学量子产量(QY-max)、光化学淬灭系数(qP)、实际光化学量子效率(φPSⅡ)、叶片碳氮比(C:N)显著增大,而水分利用效率(WUE)、非光化学淬灭系数(NPQ)、叶片碳磷比(C:P)、叶片氮磷比(N:P) 显著减小($P<0.05$)。(2)降雨量变化对黑沙蒿各生理指标及地上新增生物量的影响具有生长季差异($P<0.05$),萌发展叶期是生物量积累的最关键阶段,对降雨量变化的敏感度最高,开花结实期生物量积累对降雨量变化不敏感。(3)不同生长季的生物量与各个生理指标间的相关性结果表明,萌发展叶期植物生物量积累受水分利用效率和养分环境的影响,生长旺盛期则与水分利用效率、养分环境和荧光活性均显著相关,开花结实期的生物量积累与各个生理参数相关性下降,表明该时期植物生长调控能力已经较弱。研究结果丰富了对荒漠植物生长和植被稳定性的理解,为气候变化下的植被预测和管理提供理论参考。

关键词:地上生物量;降雨变化;生理过程;生长季差异

Response of biomass accumulation and related physiological processes of *Artemisia ordosica* in different growth seasons to changes in rainfall

YU Boyu[1,2],WANG Shilei[3],WANG Chunyuan[4],ZHANG Fuchong[1,2],ZHANG Jianling[5],YU Minghan[1,2,*]
1 *School of Soil and Water Conservation*, *Beijing Forestry University*, *Beijing* 100083, *China*
2 *Yanchi Ecology Research Station of Mu Us Desert*, *Yanchi* 751500, *China*
3 *Miyun District Soil and Water Conservation Workstation*, *Beijing* 101500, *China*
4 *Chinese Academy of Environmental Sciences*, *State Key Laboratory of Environmental Benchmarking and Risk Assessment*, *Beijing* 100012, *China*
5 *Honghe Prefecture Forestry and Grassland Pest Control and Quarantine Center*, *Mengzi* 661199, *China*

基金项目:内蒙古自治区科技计划项目(2023YFHH0068);国家自然科学基金项目(31700639)
收稿日期:2024-03-25;　　**网络出版日期**:2024-10-10
* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: ymh_2012tai@163.com

Abstract: Rainfall is a crucial determinant influencing the growth and development of desert plants as well as the formation of plant communities in arid and semi-arid regions. In order to investigate the varying responses of desert plants to rainfall changes across different growth seasons, this study focuses on *Artemisia ordosica*, a representative desert shrub species in China's semi-arid regions. Using artificial rainfall manipulation, six rainfall levels were established: 70% reduce, 50% reduce, 30% reduce, natural rainfall (CK), 30% increase, and 50% increase. The study monitored changes in photosynthetic indicators, chlorophyll fluorescence indicators, nutrient indicators, and new aboveground biomass (NAB) of *A. ordosica* leaves across the germination and leaf development period, vigorous growth period, and flowering and fruiting period under these different rainfall levels. Additionally, the study explored the relationship between new aboveground biomass and the photosynthetic indicators, chlorophyll fluorescence indicators, and nutrient indicators of *A. ordosica* across the growth seasons. The results show that: (1) Rainfall treatment significantly affects the new aboveground biomass, photosynthetic indicators and chlorophyll fluorescence indicators and nutrient indicators of *A. ordosica*. With increasing rainfall, the new aboveground biomass, net photosynthetic rate (*Pn*), potential activity (*Fv/Fo*), maximum photoelectrochemical quantum yield (QY-max), photochemical quenching coefficient (*qP*), actual photochemical quantum efficiency (φPSII), and leaf carbon nitrogen ratio (C:N) of *A. ordosica* significantly increased, while water use efficiency (WUE), non photochemical quenching coefficient (NPQ), leaf carbon phosphorus ratio (C:P), and leaf nitrogen phosphorus ratio (N:P) significantly decreased ($P<0.05$). (2) Variations in rainfall have distinct impacts on the photosynthetic indicators and new aboveground biomass of *A. ordosica* across the growing season ($P<0.05$). The germination and leaf development period is pivotal for biomass accumulation, exhibiting the highest sensitivity to rainfall fluctuations. In contrast, the biomass accumulation during the flowering and fruiting period is less responsive to variations in rainfall. (3) The correlation analysis between biomass and various physiological indicators across different growth seasons reveals that during the germination and leaf development period, plant biomass accumulation is influenced by water use efficiency and nutrient availability. In the vigorous growth period, there is a significant correlation with water use efficiency, nutrient environment, and fluorescence activity. However, in the flowering and fruiting period, the correlation between biomass accumulation and physiological parameters diminishes, suggesting a weaker growth regulatory capacity during this period. The findings from the study have enhanced our understanding of desert plant growth and vegetation stability, providing theoretical foundations for predicting and managing vegetation in the context of climate change.

Key Words: aboveground biomass; rainfall change; physiological process; difference of growth seasons

植物生物量是陆地生态系统碳循环过程的重要组成部分,其与植物碳固定能力直接相关,反应了生态系统健康程度和稳定性[1]。植物生物量的积累受外界环境因子和植物自身生物因子共同影响[2]。在荒漠生态系统中,水分是影响生物量积累最关键和敏感的环境因子[3],据 IPCC 报告显示,随着气候变暖加剧,全球降雨量变化幅度增大,中纬度干旱半干旱内陆地区更是面临着极端干旱年和湿润年的频繁交替[4],在气候变化的趋势下,降雨量的变化对荒漠植被的影响已经成为重要课题。

现有诸多研究已经通过降雨试验[5—6]、模型模拟[7]等方法探究了降雨量变化对荒漠植被生物量积累的影响,生物量与降雨量变化的定量关系被广泛构建。与此同时,降雨量变化影响生物量积累的生理调控机制也得到探索,如光合固碳、酶调节、养分高效利用等[8—11]过程都被证明与生物量积累密切相关。然而,植物调控生物量积累的能力并非一成不变,而是受到其所处生长季的干扰[12—13],例如,有研究表明,萌发展叶期的极端干旱将决定性的影响当年生产力[14],开花结实期的降雨变化则主要影响下一年度的生产力[15];在植物生长初期降雨量减少对光合生产的影响主要通过气孔限制来体现,而在生长后期则转变为非气孔限制[16—17];生长季前期降雨量减少将显著影响叶片对 N、P 元素的吸收,而中后期这种影响变得不显著[18—19]。因此,在植物生物量积累对降雨变化的响应预测中,植物所处的生长季不可忽视。

然而,目前研究大多仅限于不同外界环境变化梯度对荒漠植物的影响,却鲜有考量这种影响是否存在生长季差异。基于此,本研究以毛乌素沙地的典型灌木黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)为研究对象,通过模拟未来多

种降雨量情境,监测和对比不同生长季黑沙蒿的生物量积累和响应生理过程对降雨变化情境的响应,以期探究降雨量变化影响黑沙蒿生物量积累的生长季差异,研究结果将丰富对降雨变化下植物生长和植被稳定性的理解,为应对气候变化下的植被预测和管理提供理论参考。

1　材料和方法

1.1　研究区概况

本研究在毛乌素沙地西南缘的宁夏盐池毛乌素沙地生态系统国家定位观测站开展(37°04′—38°10′N,106°30′—107°41′E)。该研究区属典型中温带半干旱大陆性季风气候,年均温 6.0—8.5℃,年最高温度为 35℃左右,年最低温度为-26℃左右,年平均日照 2867.9h。年均降雨量 338mm,主要集中在夏季和秋季,6—9 月降水量占全年的 80%左右。区内植被以沙生、旱生植物为主,主要物种包括黑沙蒿、赖草(*Leymus secalinus*)、白草(*Pennisetum centrasiaticum*)、披针叶黄华(*Thermopsis lanceolata*)、软毛虫实(*Corispermum puberulum*)等。土壤以灰钙土为主,其次是黑垆土与风沙土,土壤结构松散,肥力较低[20]。

1.2　实验设计

于 2020 年开展野外人工降雨控制试验。选取地形平坦,光照充足、无遮挡,植被覆盖度相近,植被长势良好的典型黑沙蒿灌丛群落作为研究样地。

根据中国国家气象中心的定义,一般干旱定义为连续三个月降雨量比年平均降雨量减少 25%—50%,严重干旱定义为降雨量减少 50%—80%[21],同时要考虑极端气候变化产生的降雨增多情况。基于此,试验设置六个年际降雨处理水平,分别为减雨 70%(93.3mm)、减雨 50%(155.5mm)、减雨 30%(217.7mm)、自然降雨(CK)(311.0mm)、增雨 30%(404.3mm)和增雨 50%(466.5mm)。每个降雨量处理水平 3 个重复,共计 18 个试验小区,每个试验小区面积为 5m×5m,在试验小区内搭建遮雨棚(金属棚体和透明 PVC 棚顶),通过调节棚顶挡板的遮雨面积来控制到达设计降雨量。在棚体集水槽的四个角连接软管,再依次连接雨水收集桶。每次降雨事件过后,利用可移动式人工降雨器将减雨 30%和减雨 50%遮雨棚收集的雨水分别增加到增雨 30%和增雨 50%梯度的小区中。

试验处理 2 年后,2022 年萌发展叶期(5—6 月)、生长旺盛期(7—8 月中旬)和开花结实期(8 月中旬—10 月)进行样方调查和植物样本采集,完成新增生物量和相关生理指标监测。

1.3　指标监测

植株地上新增生物量:新增生物量使用以枝条长度作为自变量估计地上生物量的异速生长方程模型法[22]进行测定。在试验小区内每个植株随机选取四分之一的营养枝和繁殖枝,测量营养枝和繁殖枝的数量和长度,以枝条长度和生物量为变量,根据 She 等[23]针对毛乌素沙地黑沙蒿建立的营养枝、繁殖枝枝条长度与生物量的异速生长模型(公式 1 和公式 2),通过枝条数量和平均长度推算出黑沙蒿植株地上总生物量。萌发展叶期生物量通过模型直接计算得到,生长旺盛期地上总生物量减去萌发展叶期地上总生物量为该生长周期内的新增生物量,开花结实期地上总生物量减去生长旺盛期地上总生物量为该生长周期内的新增生物量。异速生长模型:

$$\ln(\mathrm{Biomass}_{营养枝}) = -5.141+1.493\ln(Q) \tag{1}$$

$$\ln(\mathrm{Biomass}_{繁殖枝}) = -0.052+0.029\ln(Q) \tag{2}$$

式中:Q 代表枝条平均长度,$\mathrm{Biomass}_{营养枝}$代表营养枝生物量,$\mathrm{Biomass}_{繁殖枝}$代表繁殖枝生物量。

叶片光合参数测定:选取晴朗无云的天气,于每天 09:00—11:00,使用 LI- 6400 便携式光合测定仪(Li-COR, Lincoln, USA)测定植物叶片的净光合速率(*Pn*)、蒸腾速率(*Tr*)。并通过 *Pn* 和 *Tr* 计算水分利用效率(WUE)。测定时选取叶位及长势基本一致且无病虫害的叶片,并保持叶片自然生长角度。为了保证测定时间的一致性,每个试验小区随机测定 3 株,每株测定 3 枚叶片。

叶片叶绿素荧光参数测定:在光合参数测定的同时,利用 Fluor Cam 便携式叶绿素荧光成像仪(PSI,

Brno, Czech Republic)对黑沙蒿叶片的叶绿素荧光参数进行活体测定[24]。测量叶片选取和重复次数与光合指标一致。测定之前需要用不透光黑布进行遮盖保证切断光源,进行 20min 暗适应[25—26]。在光化光照射下,测定黑沙蒿叶片叶绿素荧光参数值,包括潜在活性(*Fv/Fo*)、最大光化学量子产量(QY-max)、非光化学淬灭系数(NPQ)、光化学淬灭系数(*qP*)和实际光化学量子效率(φPSII)。

化学计量参数测定:将完成光合参数和荧光参数的叶片带回实验室,在 105℃下杀青 1h,在 80℃下烘干至恒重。冷却后粉碎,过 100 目筛,用于测定叶片有机碳、全氮含量和全磷含量。采用 $K_2Cr_2O_7$-外加热法测定叶片有机碳。采用 $H_2SO_4 \cdot H_2O_2$ 消煮和全自动定氮仪测定叶片全 N 含量。采用紫外分光光度计法测定叶片全 P 含量。进而计算得到 C∶N、C∶P 和 N∶P 的值,以反映植物的化学计量特征。

1.4 数据分析

采用重复测量方差分析法检验不同降雨处理对黑沙蒿叶片各个生长期生理指标的影响,采用邓肯(Duncan)分析法对各个降雨和生长季之间的差异进行事后检验,对黑沙蒿地上新增生物量与各叶片生理指标进行相关性检验。数据分析采用 R 4.2.3 软件完成,使用 Origin 2021 进行绘图。

2 结果和分析

2.1 降雨处理对各生长季黑沙蒿地上新增生物量的影响

黑沙蒿地上新增生物量具有显著的生长季差异,生长旺盛期黑沙蒿地上新增生物量显著大于萌发展叶期和开花结实期($P<0.05$)(图 1)。

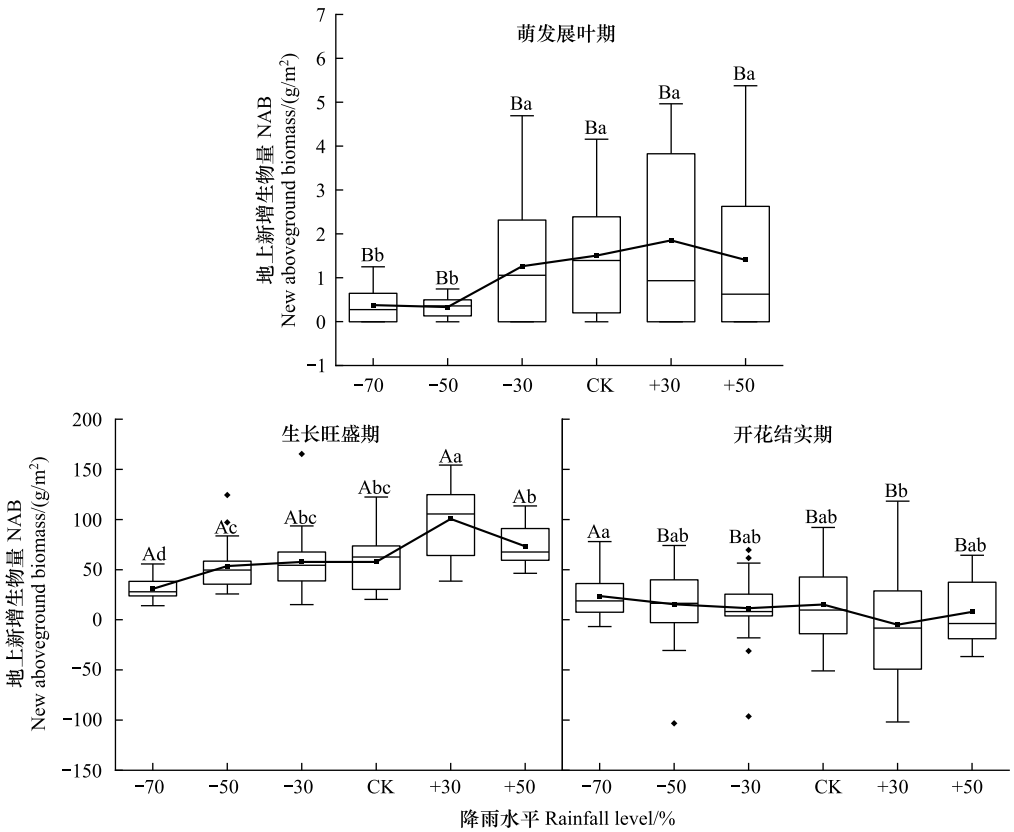

图 1 降雨处理对不同生长季黑沙蒿地上新增生物量的影响

Fig.1 The effects of rainfall treatment on the new aboveground biomass of *Artemisia ordosica* in different growth seasons

不同小写字母代表同一生长季不同降雨水平下差异显著($P<0.05$),不同大写字母代表同一降雨水平下不同生长季差异显著($P<0.05$);横坐标中“+”代表增雨,“-”代表减雨

降雨处理对黑沙蒿地上新增生物量具有显著影响($P<0.05$)(图 1),但不同生长季黑沙蒿地上新增生物量对降雨处理的响应不一致。萌发展叶期和生长旺盛期的黑沙蒿地上新增生物量在增雨 30%达到最大,在减雨 70%最小,而开花结实期黑沙蒿地上新增生物量则在减雨 70%最大,在增雨 30%最小(图 1)。

2.2　降雨处理对各生长季黑沙蒿光合特征的影响

黑沙蒿叶片的 *Pn* 和 WUE 具有显著的生长季差异,生长旺盛期和开花结实期的 WUE 显著大于萌发展叶期($P<0.05$)(图 2)。

不同生长季黑沙蒿叶片的 *Pn* 对降雨处理的响应较为一致,均随着降雨量增加而增大;而 WUE 对降雨量的响应具有显著的生长季差异,萌发展叶期的 WUE 随着降雨量增加而增大,生长旺盛期和开花结实期则 WUE 随着降雨量增加而减小(图 2)。重复测量方差分析结果表明,降雨处理对黑沙蒿的 *Pn* 具有显著影响($P<0.001$),而对 WUE 影响不显著(表 1)。

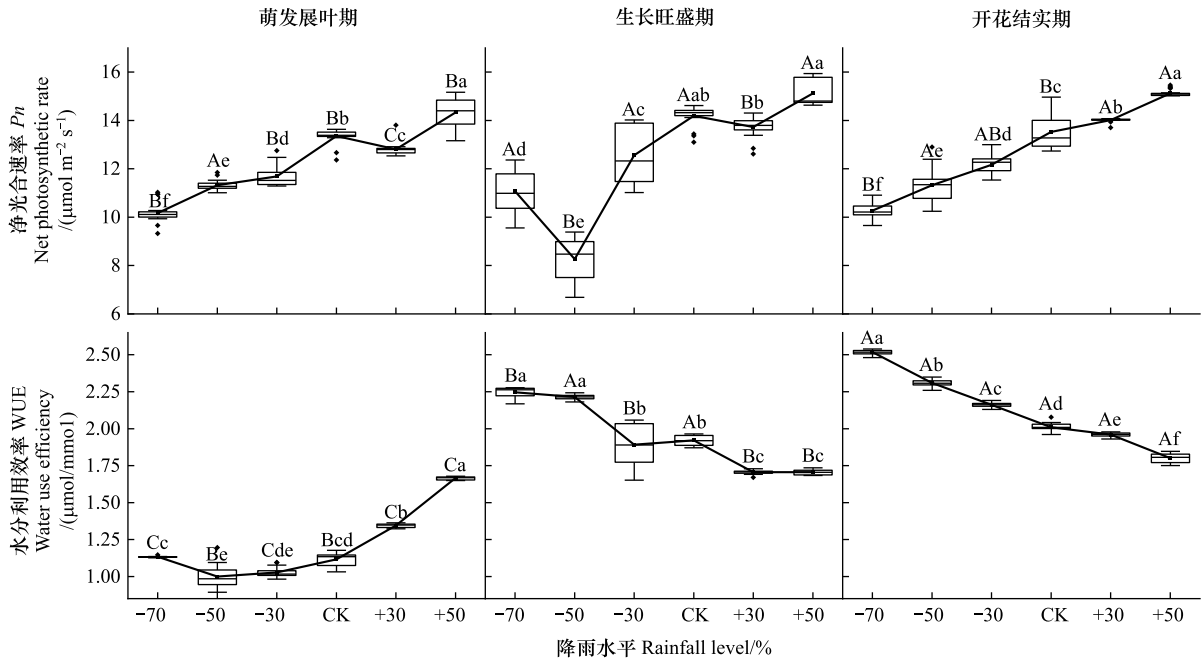

图 2　降雨处理对不同生长季黑沙蒿叶片光合速率(*Pn*)、水分利用效率(WUE)的影响

Fig.2　The effect of rainfall treatment on the photosynthetic rate (*Pn*) and water use efficiency (WUE) of *Artemisia ordosica* leaves at different growth seasons

2.3　降雨处理对各生长季黑沙蒿荧光特征的影响

Fv/Fo、QY-max 和 φPSII 具有显著的生长季差异。*Fv/Fo* 生长旺盛期显著大于萌发展叶期和开花结实期,生长旺盛期在各个降雨水平下较萌发展叶期提高了 14.76%—27.18%,较开花结实期提高了 13.67%—24.24%。QY-max 生长旺盛期显著大于萌发展叶期,提高了 4.67%—9.95%,但与开花结实期差异不显著;φPSII 开花结实期显著大于萌发展叶期和生长旺盛期,开花结实期在各个降雨水平下较萌发展叶期提高了 13.62%—20.81%;开花结实期较生长旺盛期提高了 14.46%—24.70%($P<0.05$)(图 3)。

不同生长季黑沙蒿叶片的 *Fv/Fo*、NPQ、QY-max、*qP* 和 φPSII 对降雨处理的响应一致,随着降雨量增大,*Fv/Fo*、QY-max、*qP* 和 φPSII 显著增大,而 NPQ 显著减小($P<0.05$)(图 3),但 NPQ 在萌发展叶期的各个降雨水平下指标变化浮动较小,总体趋于平稳。重复测量方差分析结果表明,降雨处理对黑沙蒿的 NPQ 具有显著影响($P<0.05$),而对其他指标影响不显著(表 1)。

表 1 降雨处理对黑沙蒿光合、荧光、养分指标的影响显著性分析

Table 1 Significance analysis of the effects of rainfall treatment on photosynthesis, fluorescence, and nutrient indicators of *Artemisia ordosica*

变量 Variables		显著性(*F* 值) Significance (*F*-value)
光合指标	净光合速率 *Pn*/(μmol m^{-2} s^{-1})	25.522***
Photosynthetic indicators	水分利用效率 WUE/(μmol/mmol)	0.098
荧光指标	潜在活性 *Fv/Fo*	1.438
Fluorescence indicators	最大光化学量子产量 QY-max	3.785
	非光化学淬灭系数 NPQ	4.161*
	光化学淬灭系数 *qP*	2.195
	实际光化学量子效率 φPSⅡ	0.62
养分指标	叶片碳氮比 C:N	3.118
Nutrient indicators	叶片碳磷比 C:P	1.188
	叶片氮磷比 N:P	14.087***

Pn:净光合速率 Net photosynthetic rate;WUE:水分利用效率 Water use efficiency;*Fv/Fo*:潜在活性 Potential activity;QY-max:最大光化学量子产量 Maximum photoelectrochemical quantum yield;NPQ:非光化学淬灭系数 Non photochemical quenching coefficient;*qP*:光化学淬灭系数 Photochemical quenching coefficient;φPSⅡ:实际光化学量子效率 Actual photochemical quantum efficiency;*** $P<0.001$,* $P<0.05$

2.4 降雨处理对各生长季黑沙蒿养分特征的影响

黑沙蒿叶片的 C:N、C:P、N:P 具有显著的生长季差异,生长旺盛期和开花结实期黑沙蒿 C:N 显著大于萌发展叶期,生长旺盛期较萌发展叶期提高了 0.08%—23.19%,开花结实期较萌发展叶期提高了 3.58%—32.66%;生长旺盛期的 C:P 显著大于萌发展叶期和开花结实期,较萌发展叶期提高了 10.00%—37.04%,较开花结实期提高了 8.61%—27.76%;生长旺盛期 N:P 显著大于开花结实期,提高了 6.86%—54.22%($P<0.05$)(图 4)

不同生长季黑沙蒿叶片的 C:P 和 N:P 对降雨处理的响应一致,减雨处理下的指标显著大于增雨处理;而不同生长季黑沙蒿叶片的 C:N 对降雨处理响应不一致,在萌发展叶期和生长旺盛期,增雨使黑沙蒿的 C:N 显著增大,而在开花结实期,增雨却使黑沙蒿的 C:N 显著减小,反而在减雨 70%处理下黑沙蒿叶片的 C:N 显著增大。重复测量方差分析结果表明,降雨处理对黑沙蒿的 N:P 具有显著影响($P<0.001$),而对 C:N、C:P 影响不显著(表 1)。

2.5 不同生长季黑沙蒿地上新增生物量与光合、荧光和叶片养分分配的关系

在萌发展叶期,黑沙蒿地上新增生物量与 *Pn*、N:P 极显著相关($P<0.001$),与 WUE、*qP* 显著相关($P<0.05$)(图 5)。在生长旺盛期,黑沙蒿地上新增生物量与 *Pn*、WUE、NPQ、φPSⅡ、C:P、N:P 极显著相关($P<0.001$),与 *Fv/Fo*、QY-max、C:N 显著相关($P<0.05$)(图 5)。在开花结实期,黑沙蒿地上新增生物量与 *Pn*、QY-max 显著相关($P<0.05$)(图 5)。

3 讨论

3.1 降雨变化对黑沙蒿生物量积累的影响

降雨量是旱区植物生物量积累的重要影响因子。已有研究多表明植物的生物量积累与年降雨量之间呈正相关关系[27]。在本研究中,黑沙蒿地上新增生物量表现为随着降雨量的增加而增大,这与以往研究结果一致。但是本研究中,与 CK 对照相比,在 50%以内的降雨量减少并没有显著影响黑沙蒿地上生物量的变化,故可以推测黑沙蒿存在一定的适应降水减少的机制,这种机制可以在光合性状中得到解释,降水减少情境下,黑沙蒿叶片 *Pn* 显著减小、WUE、NPQ 和 N:P 显著提高的趋势,可以推测,在一定的降水减少范围内,黑沙蒿可以通过增加水分和养分利用效率、减少光损伤来缓解降雨量减少造成的影响,从而在一定程度上维持了生物量的积累。这种调节机制在对白刺[28]、红砂、盐爪爪、珍珠猪毛菜[29]叶片功能性状随降水变化的研究中也得到了证实,即干旱区灌木可以通过增加叶片厚度[30]、减少气孔开合、提高水分利用效率等途径应对干旱。

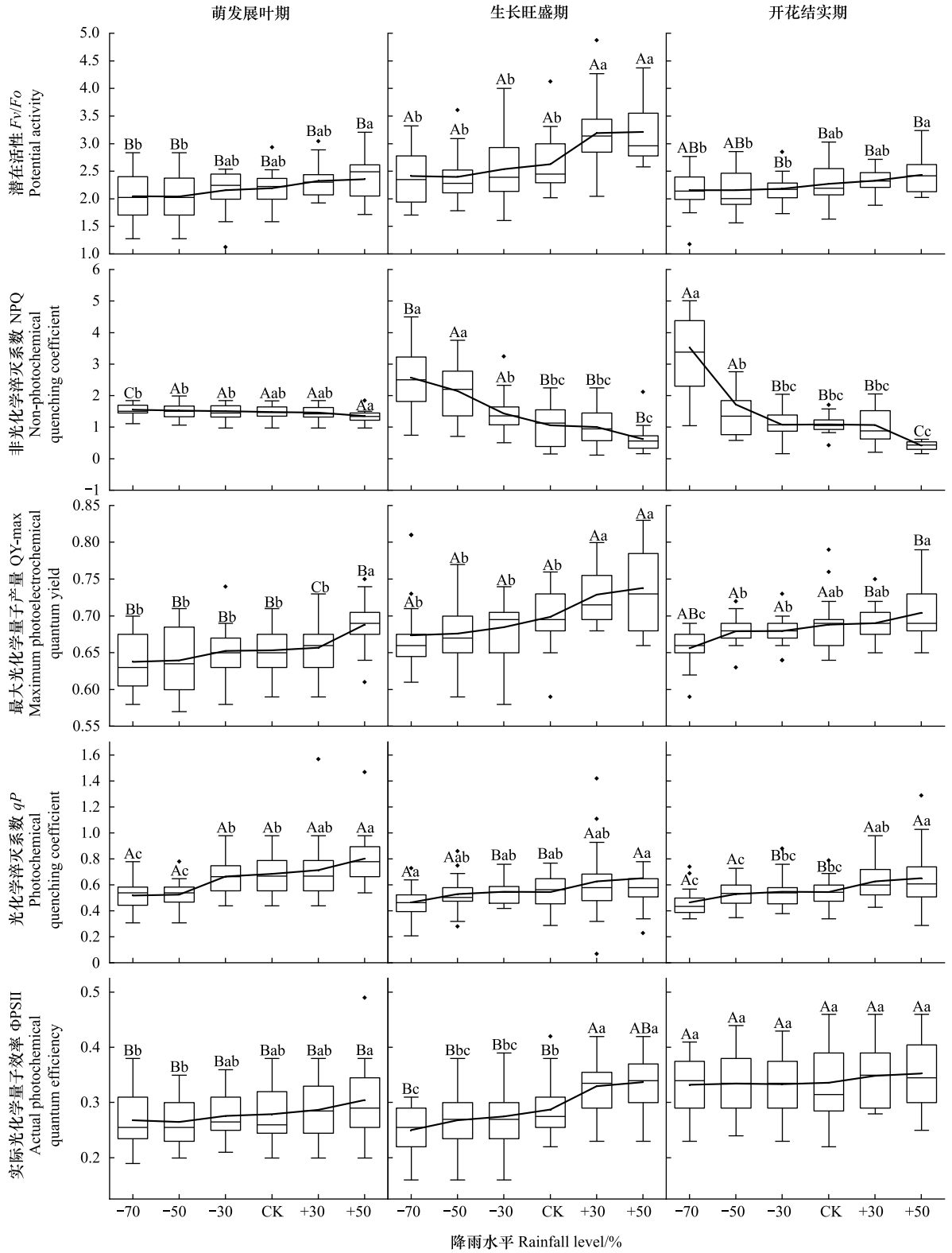

图 3　降雨处理对不同生长季黑沙蒿潜在活性(*Fv/Fo*)、非光化学淬灭系数(NPQ)、最大光化学量子产量(QY-max)、光化学淬灭系数(*qP*)和实际光化学量子效率(φPSII)的影响

Fig.3　The effects of rainfall treatment on the potential activity (*Fv/Fo*), non-photochemical quenching coefficient (NPQ), maximum photochemical quantum yield (QY-max), photochemical quenching coefficient (*qP*) and actual photochemical quantum efficiency (φPSII) of *Artemisia ordosica* at different growth seasons.

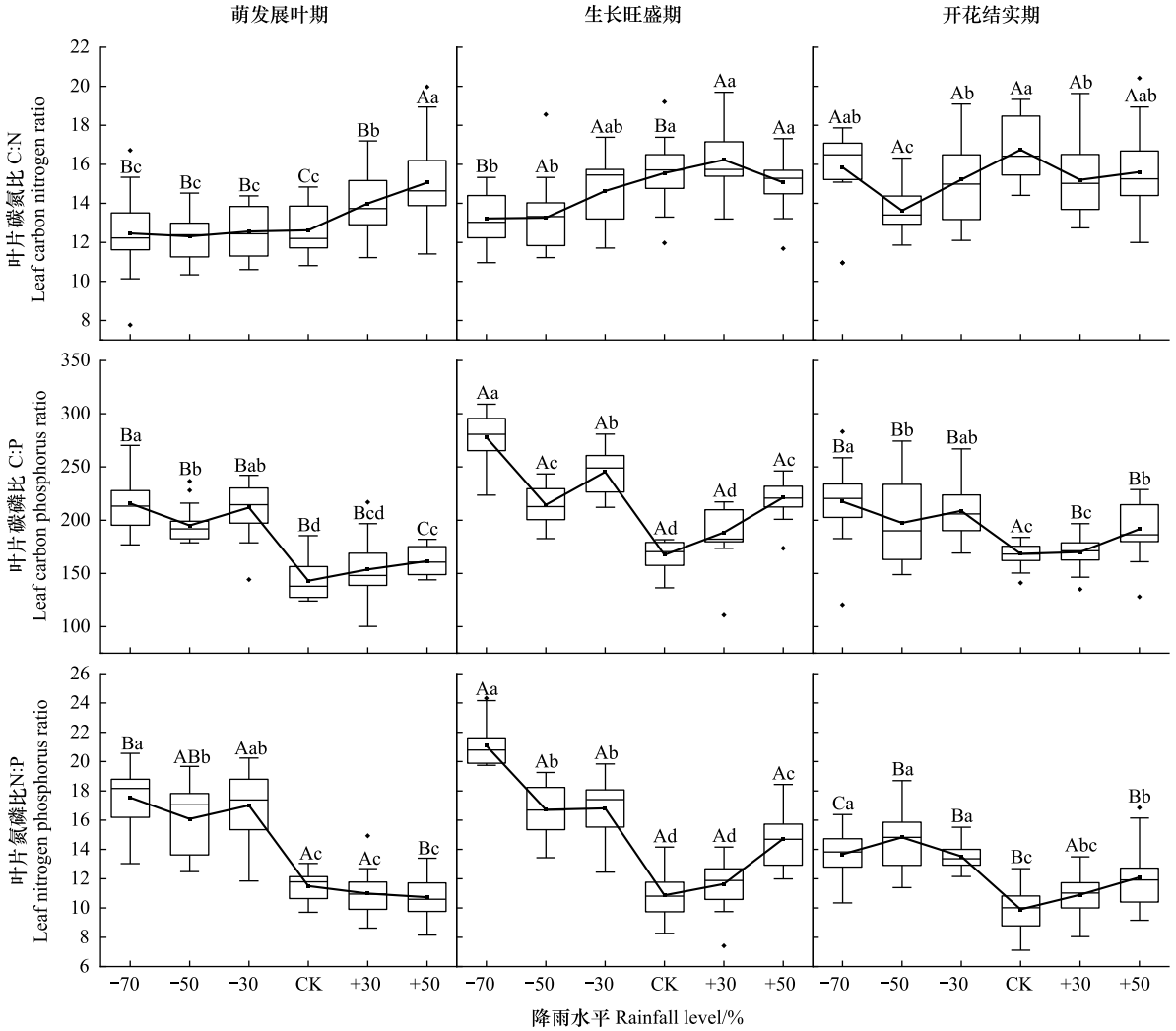

图 4 降雨处理对不同生长季黑沙蒿叶片碳氮比(C:N)、碳磷比(C:P)和氮磷比(N:P)的影响

Fig.4 The effect of rainfall treatment on the leaf carbon nitrogen ratio (C:N), leaf carbon phosphorus ratio (C:P), and leaf nitrogen phosphorus ratio (N:P) of *Artemisia ordosica* in different growth seasons

虽然降雨量增加对生物量有促进作用,但在本研究中,生长旺盛期的黑沙蒿生物量在增雨 50%的处理下较增雨 30%的处理显著减小($P<0.05$),说明增雨对生物量积累的促进作用具有一定的阈值范围,超过 50%的降水增加反而会抑制生物量的积累。基于以往研究结果,本研究认为可能有以下两种原因,第一,过量的降雨可能导致土壤中水分过多,从而产生土壤积水,使植物根系氧气不足,进而影响植物正常吸水和用水过程[31];第二,长期增加的降雨量可能导致土壤中 P、N 流失[32—33],为了汲取更多的营养,黑沙蒿倾向于向地下分配更多的光合产物,从而抑制了地上部分的生物量积累[34]。本研究中,在增雨处理下,植物叶片 C:P 和 N:P 均显著下降(图 4),在一定程度上佐证了我们的第二种推论。

3.2 植物响应降雨量变化的生长季差异

不同生长季的植物本身具有天然的生理活性差异,除此之外,本研究还证明植物对降雨量变化的响应也具有生长季差异,主要体现在生物量积累[35—36]、水分利用效率[37]、荧光参数[38]和养分传递[39]对降雨变化的敏感度不同。

3.2.1 黑沙蒿光合特征应对降雨量变化的生长季差异

以往研究表明,降雨量减少会显著提高植物的水分利用效率来应对缺水[29,40—42],这一规律在本研究中生

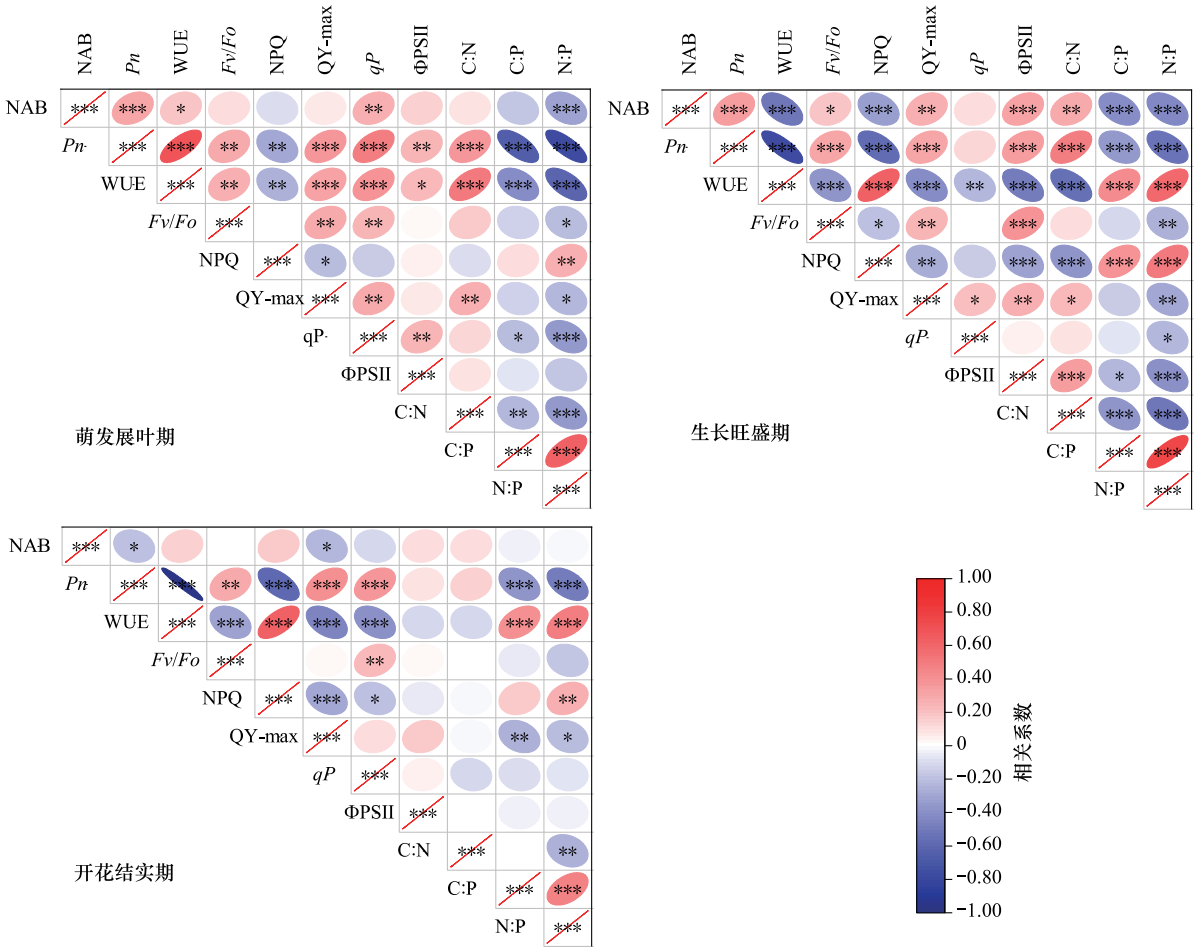

图 5　黑沙蒿地上新增生物量与光合、荧光、营养指标之间的相关性

Fig.5　Correlation between aboveground biomass and photosynthetic, fluorescence, and nutritional indicators of *Artemisia ordosica*

*** $P<0.001$, ** $P<0.01$, * $P<0.05$

长旺盛期和开花结实期的数据中得到佐证。然而,在萌发展叶期,降雨量减少显著降低了黑沙蒿的水分利用效率,这与以往研究结论分异较大,本研究推测是因为植物萌发展叶期应对干旱的能力不足,干旱导致植物叶片气孔关闭,影响了 CO_2 向叶绿体扩散、光磷酸化过程和核酮糖-1,5-二磷酸再生过程,从而导致光合速率和水分利用效率急剧下降[7]。这一结果表明,黑沙蒿光合生理过程在应对降水变化时具有显著生长季差异,萌发展叶期黑沙蒿尚不具备对缺水生境的光合适应机制。这一结果也间接证明了生物量积累在不同季节间的差异响应(图 1),本研究中,萌发展叶期的生物量在减雨情境下显著降低,且该时期生物量对降雨变化的敏感度最高,不同降雨量处理间生物量变异度达到 25.35%—56.72%。

3.2.2　黑沙蒿叶绿素荧光特征应对降雨变化的生长季差异

叶绿素荧光参数在生长旺盛期表现出随降雨量变化的高敏感性,而在萌发展叶期和开花结实期敏感性显著降低。已有研究表明,具有高抗旱能力的植物叶片可以通过提高光合电子传递速率、热耗散速率和光化学电子传递速率,保护光合器官免受干旱或减轻伤害,进而维持高光合速率[3],因此,本研究中,生长旺盛期的荧光参数高敏感性表明了在该生长期内黑沙蒿对逆境的抗旱能力更强。相关性分析结果也表明(图 5),生长旺盛期各类光合荧光参数与生物量的相关性远远高于其他两个生长季,再次证实了光合荧光耗散机制对生长旺盛期黑沙蒿生物量积累的重要作用。

3.2.3　黑沙蒿养分计量特征应对降雨变化的生长季差异

养分计量对降雨变化的响应特征同样表现出显著的季节差异。本研究显示 C∶N、C∶P、N∶P 在萌发展叶

期变异度分别为 14.47%、12.79%、12.88%,在生长旺盛期为 19.76%、18.60、16.23%,在开花结实期为 24.48%、24.83%、18.61%,开花结实期的养分计量相较于其他两个时期更为稳定,因此推测这与该期间内植物叶片活性下降有关[43]。有研究表明,植物叶片在衰老和掉落后期会发生养分元素的生物内转移,尤其是老叶中的 P 元素会被转移到幼叶组织用以最大化养分利用效率,而仅保留维持自身结构的基础 P 元素[44]。由此可以推测,在开花结实期降雨变化对叶片养分的影响程度因生物内调节得以弱化,不同降雨处理下的叶片养分含量更为稳定。

基于以上诸多生理过程的分析,综合相关性分析结果(图 5)推测可知,萌发展叶期和生长旺盛期的生物量积累受降雨变化的影响最显著。萌发展叶期植物生物量积累受水分利用效率和养分环境的影响,生长旺盛期则与水分利用效率、养分环境和荧光活性均显著相关,且敏感性显著高于其他两个生长季;生物量积累在开花结实期的变异度最低,且各个生理参数与生物量的相关性变得不显著,即该时期内植物生长受到降雨变化的干扰最小,表明该季节黑沙蒿已经处于较为稳定的生命状态。

4 结论

不同生长季黑沙蒿生物量积累和生理过程对降雨变化的响应具有显著差异,萌发展叶期生物量对降雨量变化响应的敏感度最高,该时期是影响植株年生物量积累的最关键时期;生物量积累在开花结实期的变异度最低,即该时期内植物生长受到降雨变化的干扰最小。不同生长季的生物量积累受多种生理过程的调控,萌发展叶期受到光合效率和养分利用的主要影响,生长旺盛期生物量积累受叶绿素荧光参数、养分利用和光合效率等过程综合调控。本研究创新性的揭示了荒漠灌木响应降雨量变化的生长季差异,为气候变化下荒漠植被的预测和管理提供理论依据。

参考文献(References):

[1] Peng J, Shen H, Wu W H, Liu Y X, Wang Y L. Net primary productivity (NPP) dynamics and associated urbanization driving forces in metropolitan areas: a case study in Beijing City, China. Landscape Ecology, 2016, 31(5): 1077-1092.

[2] 戴黎聪, 郭小伟, 张法伟, 柯浔, 曹莹芳, 李以康, 李茜, 林丽, 朋措吉, 舒锴, 曹广民, 杜岩功. 青藏高原两种植被类型净初级生产力与气候因素的关系及周转值分析. 生态学报, 2019, 39(14): 5241-5251.

[3] Wang C Y, Yu M H, Ding G D, Gao G L, Zhang L L, He Y Y, Liu W. Size- and leaf age-dependent effects on the photosynthetic and physiological responses of Artemisia ordosica to drought stress. Journal of Arid Land, 2021, 13(7): 744-758.

[4] Bhusal N, Lee M S, Lee H, Adhikari A, Han A R, Han A, Kim H S. Evaluation of morphological, physiological, and biochemical traits for assessing drought resistance in eleven tree species. The Science of the Total Environment, 2021, 779: 146466.

[5] Luo W T, Griffin-Nolan R J, Ma W, Liu B, Zuo X A, Xu C, Yu Q, Luo Y H, Mariotte P, Smith M D, Collins S L, Knapp A K, Wang Z W, Han X G. Plant traits and soil fertility mediate productivity losses under extreme drought in C3 grasslands. Ecology, 2021, 102(10): e03465.

[6] 李新乐, 张景波, 董雪, 辛智鸣, 段瑞兵, 罗凤敏, 李永华. 模拟增雨对荒漠植物幼苗生长和根系形态的影响. 生态学报, 2020, 40(10): 3452-3461.

[7] Gao J B, Zhang L L, Tang Z, Wu S H. A synthesis of ecosystem aboveground productivity and its process variables under simulated drought stress. Journal of Ecology, 2019, 107(6): 2519-2531.

[8] 孙迎涛, 岳艳鹏, 成龙, 庞营军, 赵河聚, 费兵强, 修晓敏, 吴波, 赵雨兴, 石麟, 何金军, 贾晓红. 毛乌素沙地油蒿(Artemisia ordosica)生长及生物量分配对沙漠化的响应. 中国沙漠, 2022, 42(1): 123-133.

[9] 吴丽媛, 神祥金, 刘奕雯, 马蓉, 张佳琦, 丁辰, 吕宪国, 姜明. 青藏高原草本沼泽植被净初级生产力时空变化及其对气候变化的响应. 生态学报, 2024, 44(5): 2115-2126.

[10] Felton A J, Smith M D. Integrating plant ecological responses to climate extremes from individual to ecosystem levels. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, Biological Sciences, 2017, 372(1723): 20160142.

[11] Zhang B W, Cadotte M W, Chen S P, Tan X R, You C H, Ren T T, Chen M L, Wang S S, Li W J, Chu C J, Jiang L, Bai Y F, Huang J H, Han X G. Plants alter their vertical root distribution rather than biomass allocation in response to changing precipitation. Ecology, 2019, 100(11): e02828.

[12] Wang C Y, Yu M H, Ding G D, Gao G L, Zhang L L. Effect of rainfall on Artemisia ordosica Krasch anual net primary production and allocation in sandy land in China. Ecological Indicators, 2021, 130: 108023.

[13] Sun B F, Zhao H, Wang X K. Effects of drought on net primary productivity: roles of temperature, drought intensity, and duration. Chinese Geographical Science, 2016, 26(2): 270-282.

[14] Zang Y X, Min X J, de Dios V R, Ma J Y, Sun W. Extreme drought affects the productivity, but not the composition, of a desert plant community

in Central Asia differentially across microtopographies. The Science of the Total Environment, 2020, 717: 137251.

[15] Šímová I, Sandel B, Enquist B J, Michaletz S T, Kattge J, Violle C, McGill B J, Blonder B, Engemann K, Peet R K, Wiser S K, Morueta-Holme N, Boyle B, Kraft N J B, Svenning J C. The relationship of woody plant size and leaf nutrient content to large-scale productivity for forests across the Americas. Journal of Ecology, 2019, 107(5): 2278-2290.

[16] Hlaváčová M, Klem K, Rapantová B, Novotná K, Urban O, Hlavinka P, Smutná P, Horáková V, Škarpa P, Pohanková E, Wimmerová M, Orság M, Jurečka F, Trnka M. Interactive effects of high temperature and drought stress during stem elongation, anthesis and early grain filling on the yield formation and photosynthesis of winter wheat. Field Crops Research, 2018, 221: 182-195.

[17] Song X Y, Zhou G S, He Q J, Zhou H L. Stomatal limitations to photosynthesis and their critical Water conditions in different growth stages of maize under water stress. Agricultural Water Management, 2020, 241: 106330.

[18] 熊星烁, 蔡宏宇, 李耀琪, 马文红, 牛克昌, 陈迪马, 刘娜娜, 苏香燕, 景鹤影, 冯晓娟, 曾辉, 王志恒. 内蒙古典型草原植物叶片碳氮磷化学计量特征的季节动态. 植物生态学报, 2020, 44(11): 1138-1153.

[19] 张秋芳, 吕春平, 周嘉聪, 李晓杰, 郑永, 熊德成, 陈岳民, 杨玉盛. 不同季节杉木幼苗叶片养分和代谢组分对增温和减少降水的响应. 应用生态学报, 2019, 30(2): 420-428.

[20] 张富崇, 于明含, 何莹莹, 王春媛, 丁国栋, 唐颖. 毛乌素沙地降水格局变化对油蒿木质部解剖特征的影响. 生态学报, 2023, 43(16): 6661-6669.

[21] 张皓, 冯利平. 近 50 年华北地区降水量时空变化特征研究. 自然资源学报, 2010, 25(2): 270-279.

[22] She W W, Zhang Y Q, Qin S G, Wu B, Liu Z, Liu J, Zhang W J. Habitat effect on allometry of a xeric shrub (Artemisia ordosica krasch) in the mu us desert of northern China. Forests, 2015, 6(12): 4529-4539.

[23] She W W, Zhang Y Q, Qin S G, Wu B, Bai Y X. Increased precipitation and nitrogen alter shrub architecture in a desert shrubland: implications for primary production. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 1908.

[24] Maxwell K, Johnson G N. Chlorophyll fluorescence—a practical guide. Journal of Experimental Botany, 2000, 51(345): 659-668.

[25] Sperdouli I, Moustakas M. Spatio-temporal heterogeneity in Arabidopsis thaliana leaves under drought stress. Plant Biology, 2012, 14(1): 118-128.

[26] Sponseller R A, Hall S J, Huber D P, Grimm N B, Kaye J P, Clark C M, Collins S L. Variation in monsoon precipitation drives spatial and temporal patterns of Larrea tridentata growth in the Sonoran Desert. Functional Ecology, 2012, 26(3): 750-758.

[27] 白蕾, 单立山, 李毅, 张正中, 种培芳. 降雨格局变化对红砂幼苗根系生长和生物量分配的影响. 西北植物学报, 2017, 37(1): 163-170.

[28] 任昱, 卢琦, 吴波, 李永华, 辛智鸣, 姚斌. 白刺叶片气孔特征对人工模拟降雨的响应. 生态学报, 2014, 34(21): 6101-6106.

[29] 李瑞, 单立山, 解婷婷, 马丽, 杨洁, 李全刚. 典型荒漠灌木叶片功能性状特征随降水梯度的变化研究. 干旱区研究, 2023, 40(3): 425-435.

[30] 李泽, 谭晓风, 卢锟, 张琳, 龙洪旭, 吕佳斌, 林青. 干旱胁迫对两种油桐幼苗生长、气体交换及叶绿素荧光参数的影响. 生态学报, 2017, 37(5): 1515-1524.

[31] Pei T T, Hou Q Q, Chen Y, Ji Z X, Wu H W, Xie B P, Qi P X, Zhang J X. Vegetation in arid areas of the Loess Plateau showed more sensitivity of water-use efficiency to seasonal drought. Forests, 2022, 13(5): 634.

[32] 赖宝朴, 于明含, 王春媛, 张富崇, 张建玲. 降水变化和叶龄对油蒿群落植物-土壤化学计量特征与生产力的调控. 生态学报, 2024, 44(7): 2898-2906.

[33] 朱雅娟, 崔清国, 杜娟, 许素寒, 刘志兰. 毛乌素沙地三种灌木群落的水分利用过程. 生态学报, 2020, 40(13): 4470-4478.

[34] 孙岩, 何明珠, 王立. 降水控制对荒漠植物群落物种多样性和生物量的影响. 生态学报, 2018, 38(7): 2425-2433.

[35] 张蕊, 赵学勇, 左小安, 刘新平, 曲浩, 马旭君, 刘良旭, 陈娟丽, 刘立平. 荒漠草原沙生针茅(Stipa glareosa)群落物种多样性和地上生物量对降雨量的响应. 中国沙漠, 2019, 39(2): 45-52.

[36] Meng B, Li J Q, Maurer G E, Zhong S Z, Yao Y, Yang X C, Collins S L, Sun W. Nitrogen addition amplifies the nonlinear drought response of grassland productivity to extended growing-season droughts. Ecology, 2021, 102(11): e03483.

[37] Lü X T, Dijkstra F A, Kong D L, Wang Z W, Han X G. Plant nitrogen uptake drives responses of productivity to nitrogen and water addition in a grassland. Scientific Reports, 2014, 4: 4817.

[38] Lin J Y, Zhou L T, Wu J J, Han X Y, Zhao B Y, Chen M, Liu L Z. Water stress significantly affects the diurnal variation of solar-induced chlorophyll fluorescence (SIF): a case study for winter wheat. The Science of the Total Environment, 2024, 908: 168256.

[39] 马星星, 鄢燕, 洪江涛, 王小丹. 藏北 3 种高寒草地植物根系碳氮磷密度的非生长季和生长季差异. 生态环境学报, 2020, 29(7): 1326-1332.

[40] 管铭, 金则新, 李月灵, 王强. 千岛湖次生林优势种植物光合生理生态特性. 生态学报, 2015, 35(7): 2057-2066.

[41] 赵洪贤, 张洋军, 徐铭泽, 卫腾宙, 毛军, 雒宇, 贾昕, 查天山. 油蒿叶片氮分配对其最大净光合速率季节变异的影响. 生态学报, 2022, 42(17): 7156-7166.

[42] 曹生奎, 冯起, 司建华, 常宗强, 曹广超, 陈克龙. 极端干旱区胡杨生长季水分利用效率变化特征研究. 中国沙漠, 2012, 32(3): 724-729.

[43] 肖遥, 陶冶, 张元明. 古尔班通古特沙漠 4 种荒漠草本植物不同生长期的生物量分配与叶片化学计量特征. 植物生态学报, 2014, 38(9): 929-940.

[44] Xu H W, Qu Q, Yang J P, Wang Z, Wang M G, Liu R T, Xue S. Impact of drought on terrestrial ecosystem C-N-P stoichiometry and microbial nutrient limitation. Soil and Tillage Research, 2024, 236: 105951.