

罗维成, 赵文智, 任珩, 等. 河西走廊荒漠区典型C₃和C₄荒漠灌木对模拟增温的响应[J]. 中国沙漠, 2026, 46(3): 120-130.

河西走廊荒漠区典型C₃和C₄荒漠灌木 对模拟增温的响应

罗维成¹, 赵文智¹, 任珩¹, 郭彬², 安宁^{1,3}, 刘冰¹, 刘佳艺^{1,3}

(1. 中国科学院西北生态环境资源研究院 临泽内陆河流域研究站/国家林业和草原局山水林田湖草沙系统治理重点实验室/干旱区生态安全与可持续发展全国重点实验室, 甘肃 兰州 730000; 2. 甘肃农业大学 林学院, 甘肃 兰州 730070; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 全球气候变暖给荒漠生态系统带来巨大影响, 也给荒漠固沙稳定性维持及可持续性管理带来新的挑战。本研究利用开顶箱(Open-top chamber, OTC)模拟增温装置研究增温对典型荒漠固沙植物泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*, C₃植物)和梭梭(*Haloxylon ammodendron*, C₄植物)光合生理及化学计量元素含量的影响。结果表明: (1)不同植物光合指标对增温的响应明显不同, 不同增温幅度(ΔT)下, 泡泡刺净光合作用速率(P_n)和水分利用效率(WUE)均显著低于梭梭; 泡泡刺 P_n 和 ΔT 间为显著的线性关系, 而梭梭 P_n 与 ΔT 呈二次曲线关系; 泡泡刺 WUE 随着 ΔT 的增加而增加, 而梭梭先降低后增大。(2)增温也对两种植物叶片C、N和P含量有显著影响, 两种植物叶片C、N和P含量均随 ΔT 的增加而增大, 但泡泡刺C、N和P含量高于梭梭。(3) ΔT 和泡泡刺光合指标呈显著正相关, 而和叶片C、N、P含量呈负相关关系; ΔT 和梭梭 P_n 显著正相关, 但和 WUE 显著负相关, 且和叶片C、P含量也呈正相关关系。这说明两种荒漠植物对高温都有很强的适应能力, C₃植物泡泡刺通过增加叶片C、N和P的累积来应对高温胁迫, 呈现出“高储存-高防御”的适应策略; 而C₄植物梭梭通过增加C、N和P的消耗来加速生长, 呈现出“快速生长-高效利用”的适应策略。总之, C₃植物和C₄植物光合指标和叶片化学计量元素含量对增温的响应截然不同。以上结果对于深入理解气候变化对荒漠植物生长发育的调控具有重要意义, 同时也为干旱区人工固沙植被的稳定性维持及科学性管理提供了科学支撑。

关键词: C₃植物; 泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*); C₄植物; 梭梭(*Haloxylon ammodendron*); 模拟增温; 光合生理; 化学计量元素。

文章编号: 1000-694X(2026)03-120-11

DOI: 10.7522/j.issn.1000-694X.2025.00111

中图分类号: Q948

文献标志码: A

0 引言

根据联合国政府间气候变化专门委员会(IPCC)第六次评估报告, 近一个多世纪来, 全球平均气温上升了0.85 °C, 预计到2100年升温幅度为1.8~4.0 °C^[1-2]。同样地, 中国的年平均气温升高了0.9~1.5 °C, 预计到2050年, 中国的平均气温将进一步上升, 尤其在干旱地区, 气温升幅可能更加显著^[3-5]。随着全球气候变暖, 极端气候事件和降水格局也随之改变^[4], 进而对陆地生态系统植物群落结构和功能产生重要影响^[6]。

全球变暖对植物个体生长发育、物种组成和群落演变均有很大影响。在个体尺度上, 增温对植物生长和繁殖有重要影响, 例如气候变暖会使植物叶片生长和花期提前, 导致植物加速成熟和衰老^[7]。另外, 气候变暖还会增加植物的光合作用速率和蒸腾作用, 导致水分流失加快。在干旱地区, 这可能使植物水分胁迫加剧, 限制植物生长^[8]。增温还对植物叶片形态、化学计量元素含量和种子质量等产生影响^[9-10]。而在群落尺度上, 气候变暖会改变物种的分布, 导致物种向极地或者高海拔地区迁移, 引起植物群落结构和多样性的改变^[11]。同时, 气候

收稿日期: 2025-04-08; 改回日期: 2025-05-06

资助项目: 国家自然科学基金项目(42230720, 42177457); 中国科学院“西部之光”青年学者项目

作者简介: 罗维成(1987—), 男, 甘肃靖远人, 理学博士, 副研究员, 研究方向为荒漠植物生态学。E-mail: luoweicheng@lzb.ac.cn

通信作者: 赵文智(E-mail: zhaowzh@lzb.ac.cn)

变暖会改变植物种间竞争强度来改变群落物种组成,增温可增强耐热物种竞争力,从而导致群落中不耐热物种的减少^[12]。增温还会导致群落中物种多样性或丰富度降低,如在北极苔原地区,短期的增温使灌木和禾草的盖度增加,但减少了物种多样性^[13];增温使青藏高原区植物群落物种丰富度快速降低了26%~36%^[14]。在生态系统尺度上,气候变暖会改变生态系统物质和能量循环,进而影响生态系统稳定性和服务功能^[15]。

气候变暖对植物的影响在不同植物种和不同区域间有很大差异。温度升高可短期内提高C₃植物的光合作用速率,但长期高温会导致光呼吸增强,降低净光合作用效率^[16-17]。C₄植物由于其独特的解剖结构和CO₂同化机制,叶片净光合速率在干燥和温暖的环境条件下高于C₃物种,因此C₄植物比C₃植物更耐高温胁迫^[18]。在全球尺度上,全球变暖对北半球植物生长的影响明显高于南半球,北半球植被长势增加趋势高于南半球^[19]。对于高山草甸和高寒草甸植物群落来说,模拟增温显著降低了群落物种多样性指数^[20-21];但有研究却得出相反的结论,即增温和高寒草甸草原植物群落的物种丰富度呈正相关关系^[22]。另外,也有研究表明增温对荒漠草原植物群落物种多样性影响不显著^[23]。这也表明增温对植物群落的影响和区域差异、物种类型及增温时间等密切相关。

人工固沙植被建设是中国西北荒漠区荒漠化防治的最重要措施之一,其在绿洲风沙灾害防治及生物多样性维持等方面有重要意义^[24]。而荒漠灌木因其较强的耐干旱和高温胁迫能力,成为荒漠区人工植被建植的首选植物类型^[25]。为了探究荒漠植物对干旱和风沙生境的适应能力,以前的研究从生理特征、化学计量、形态特征和解剖结构等方面研究了荒漠植被对降水、风蚀和沙埋等的响应^[26-29]。但是,针对荒漠植被对气候变暖的响应相关的研究仍然十分匮乏,主要原因一是荒漠植被长期生长在极端高温及干旱的环境中,对气候变暖的敏感性相对较低;二是荒漠植被生长主要受降水而非温度调控。事实上,在过去的几十年间,中国西北地区气温也呈明显上升趋势,上升速率为0.34 °C/10a,高于中国(0.25 °C/10a)和全球平均水平(0.13 °C/10a)^[30]。而目前对于荒漠植被尤其是荒漠灌木对增温响应的相关研究仍然较少,这直接限制了人们对于荒漠

固沙植被适应气候变化的深入理解。

基于此,本文以河西走廊荒漠区典型荒漠C₃植物泡泡刺和C₄植物梭梭为研究对象,通过采用开顶式气室法(Open-top chamber, OTC)模拟增温,研究了不同增温幅度下两种荒漠植物光合生理和叶片化学计量元素的变化规律,以期深入理解荒漠植被对模拟增温的适应性,同时为全球气候变化背景下荒漠固沙植被稳定性维持及可持续性管理提供科学依据,最终服务于国家“三北”防护林建设等重大工程的实施。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

本研究试验场地位于甘肃省张掖市临泽县中国科学院临泽内陆河流域研究站内(图1),该区域属于典型的内陆性中温带干旱气候,多年平均降水量110 mm,降水呈显著季节变化,7—9月降水可占全年降水的50%以上,年均蒸发量为1 900~2 088 mm。年平均气温7.6 °C,昼夜温差大,最高气温出现在7月(39.1 °C),最低气温出现在1月(-27.3 °C)。土壤类型主要为灰棕漠土以及非地带性的风沙土。区域内地带性植被为中温带荒漠化草原植被,主要由超旱生灌木、半灌木、旱生肉质半灌木组成,典型灌木有泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)和怪柳(*Tamarix chinensis*)等^[31]。

1.2 试验设计

本研究在中国科学院临泽内陆河流域研究站的长期增温试验平台上进行,该平台于2010年建成,采用开顶式生长室(OTCs)来模拟增温。OTCs为边长1.5 m的正六边形,四周为透光率超过90%的钢化玻璃。共设置3个增温处理(T1、T2、T3)和1个对照组(T0),对应的OTCs高度分别为1.0、1.8、2.3、0 m,每个处理3个重复。在每个OTCs内,按照相同的方式移栽长势相近的典型荒漠C₃植物泡泡刺和C₄植物梭梭。经过十余年的生长,植物已进入相对稳定的生长状态。

1.3 试验方法

每个OTCs内分别用USB温度记录仪(华图,

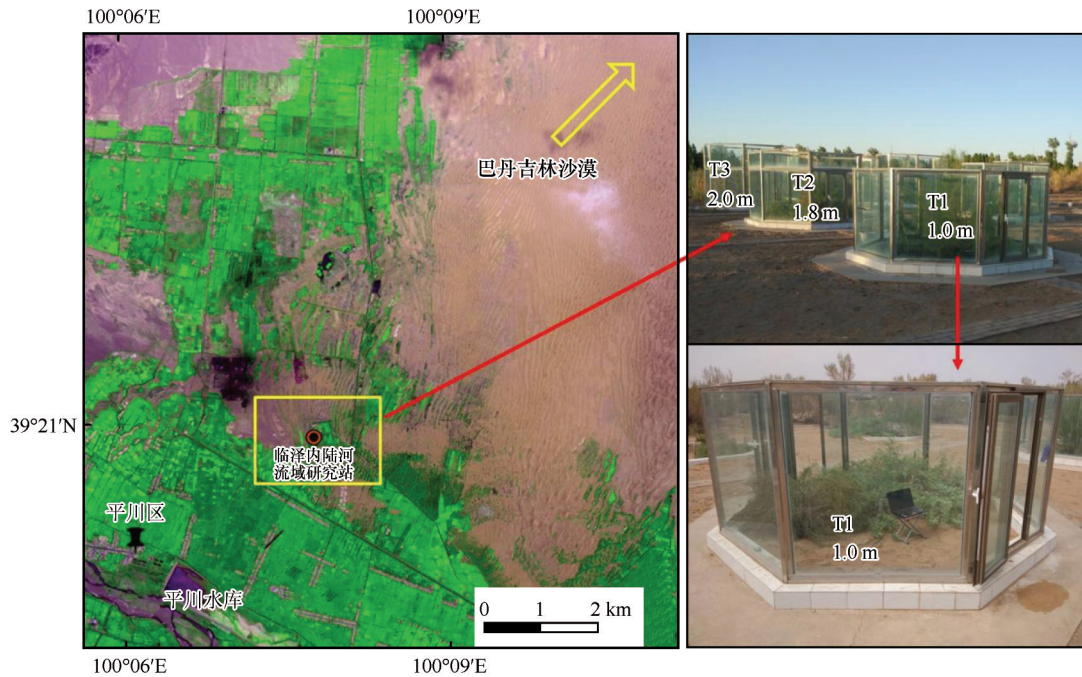


图1 研究区位置及OTC增温装置

Fig.1 Location of study area and Open-top chambers

HE173)自动记录空气温湿度,用土壤温度仪(TR-73U)记录10 cm和40 cm深土壤温度。

植物光合指标测定和叶片化学计量元素采样在植物生长最旺盛的7月开展,在每种植物上选择生长相近且健康的叶片,利用Li-6400便携式光合测定系统(LI-COR, Lincoln, 美国)测定两种植物的光合生理指标,自动记录净光合速率(P_n)、气孔导度(G_s)、胞间 CO_2 浓度(C_i)和蒸腾速率(Tr)等值,每次读取5个测量参数^[32]。叶片水分利用效率根据 $WUE=P_n/Tr$ 公式进行计算。

光合指标测定结束后,分别对每个处理中2种植物的健康叶片进行采集,带回实验室后于105 °C下杀青15 min,随后置于65 °C烘箱中烘干48 h,最后将烘干的叶片粉碎后过筛,用以测定叶片C、N和P含量。分别使用碳氮分析仪、凯氏定氮仪和连续流动分析仪测定不同处理下各植物样品C、N和P含量,并计算碳氮比(C:N)、碳磷比(C:P)和氮磷比(N:P)。

1.4 数据处理

所有数据通过方差齐性检验后进行统计分析,采用单因素方差分析($P<0.05$)对比相同增温幅度下不同植物光合指标和叶片化学计量元素含量差异;采用双因素方差分析方法分析植物种和增温幅度

对植物光合指标和叶片化学计量元素含量的影响;采用Pearson相关分析方法分析增温幅度、光合指标和叶片化学计量元素含量间的相关关系。

2 结果与分析

2.1 OTC模拟增温对空气温湿度和土壤温度的影响

模拟增温对空气温湿度和土壤温度有显著影响。和对照组T0相比,T1、T2、T3等3个增温处理组全年空气温度分别增加了1.7、2.5、3.5 °C,而生长季4—9月分别增加了3.20、5.93、8.22 °C(图2),空气湿度分别下降了6.10%、9.69%、13.74%。和对照组T0相比,T1、T2和T3等3个增温处理组4—9月10 cm深土层土壤平均温度分别增加了0.61、1.19、1.83 °C,40 cm深土层分别增加了0.72、1.14、1.79 °C。

2.2 不同植物光合指标对增温的响应

不同植物类型光合指标有明显差异,且对模拟增温幅度(ΔT)的响应也明显不同(图3)。不同 ΔT 下, C_3 植物泡泡刺 P_n 均显著低于 C_4 植物梭梭;泡泡刺 P_n 和 ΔT 间有显著的线性关系,而与梭梭呈二次曲线关系(图3A)。泡泡刺和梭梭的 G_s 和 ΔT 呈线性关系,但只有当 ΔT 较大时,梭梭的 G_s 显著高于泡泡

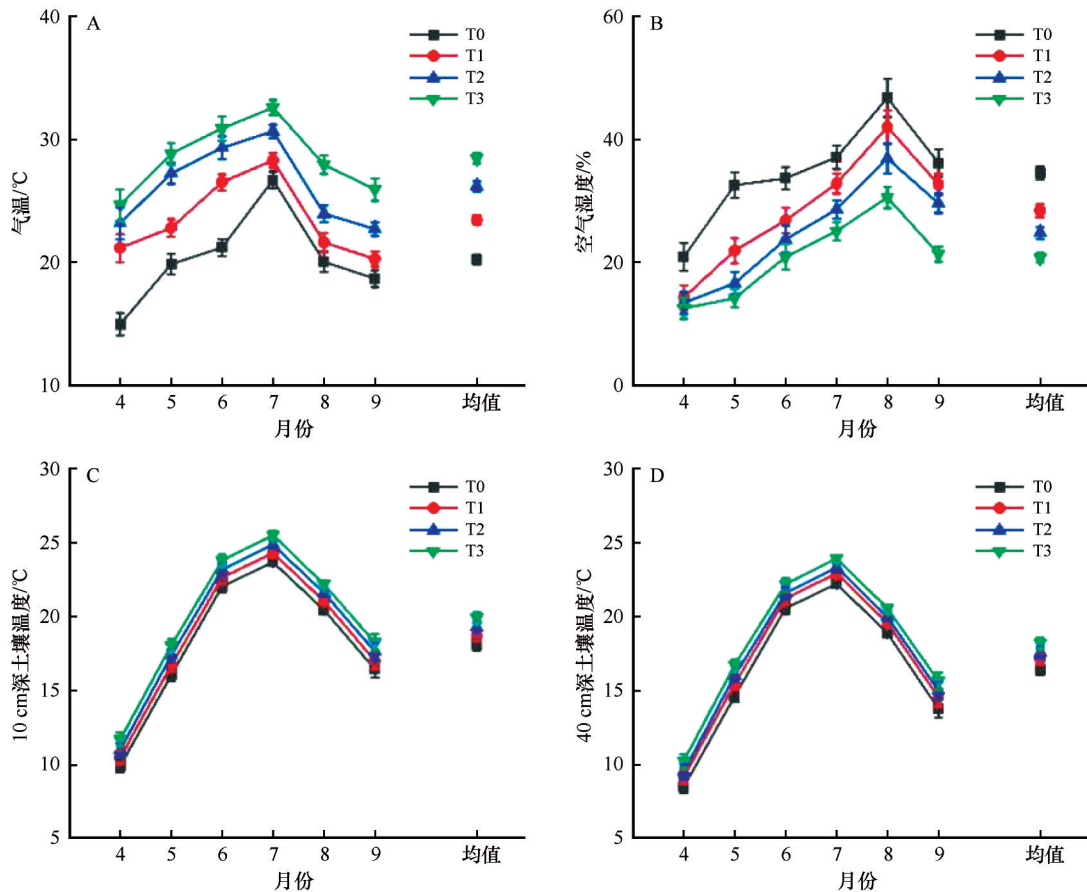


图2 生长季不同增温处理(4—9月)空气温湿度和土壤温度变化

Fig.2 Changes of air temperature, humidity and soil temperature under different warming treatments during growth seasons (April to September)

刺(图3B)。泡泡刺和梭梭的 C_i 均随着 ΔT 的增加而增大,且同一 ΔT 下泡泡刺 C_i 显著高于梭梭。泡泡刺和梭梭 T_r 都随着 ΔT 的增加而增加,但梭梭增加幅度更大;泡泡刺和梭梭间的 T_r 差异在不同 ΔT 下不尽相同(图3C)。泡泡刺 WUE 随着 ΔT 的增加而增加,而梭梭先降低后增大; ΔT 较小时,梭梭 WUE 显著高于泡泡刺(图3D)。

2.3 不同植物叶片化学计量元素含量对增温的响应

不同的植物类型叶片化学计量元素含量也有明显差异,且对 ΔT 的响应也不同(图4)。泡泡刺和梭梭叶片 C 含量均随着 ΔT 的增加先增大后减小,且泡泡刺叶片 C 含量显著高于梭梭。泡泡刺叶片 N 含量随着 ΔT 的增加先增大后减小,而梭梭叶片 N 含量随 ΔT 增加而减小,且在适度增温下泡泡刺叶片 N 含量显著高于梭梭。泡泡刺叶片 P 含量随着 ΔT 的增加而增大,而梭梭则相反,且当 ΔT 较大时泡泡刺叶片 P 含量显著高于梭梭。泡泡刺叶片 C:N 随着 ΔT

的增加先减小后增大,而梭梭则相反,且泡泡刺叶片 C:N 高于梭梭。泡泡刺和梭梭叶片 N:P 均随着 ΔT 的增大而减小,但梭梭叶片 N:P 显著高于泡泡刺。

2.4 不同植物光合指标和叶片化学计量元素与增温幅度间的关系

物种和增温幅度均对植物光合指标有显著影响,但其交互作用对 C_i 的影响不显著(表1)。不同的植物类型叶片化学计量元素含量也有明显差异,且对 ΔT 的响应也不同(图4)。除 C:P 外,物种对叶片其他化学元素含量均有显著影响,而 ΔT 只对 C 含量有显著影响,物种和 ΔT 间的交互作用对叶片化学元素含量无显著影响(表2)。

对于 C_3 植物而言, ΔT 和植物光合指标均呈正相关关系,而和叶片 C、N 和 P 含量负相关;叶片 N 和 P 含量均和光合指标负相关,而 C:N 和 C:P 均和光合指标正相关(图5)。对于 C_4 植物, ΔT 和 P_n 、 G_s 、 C_i 、

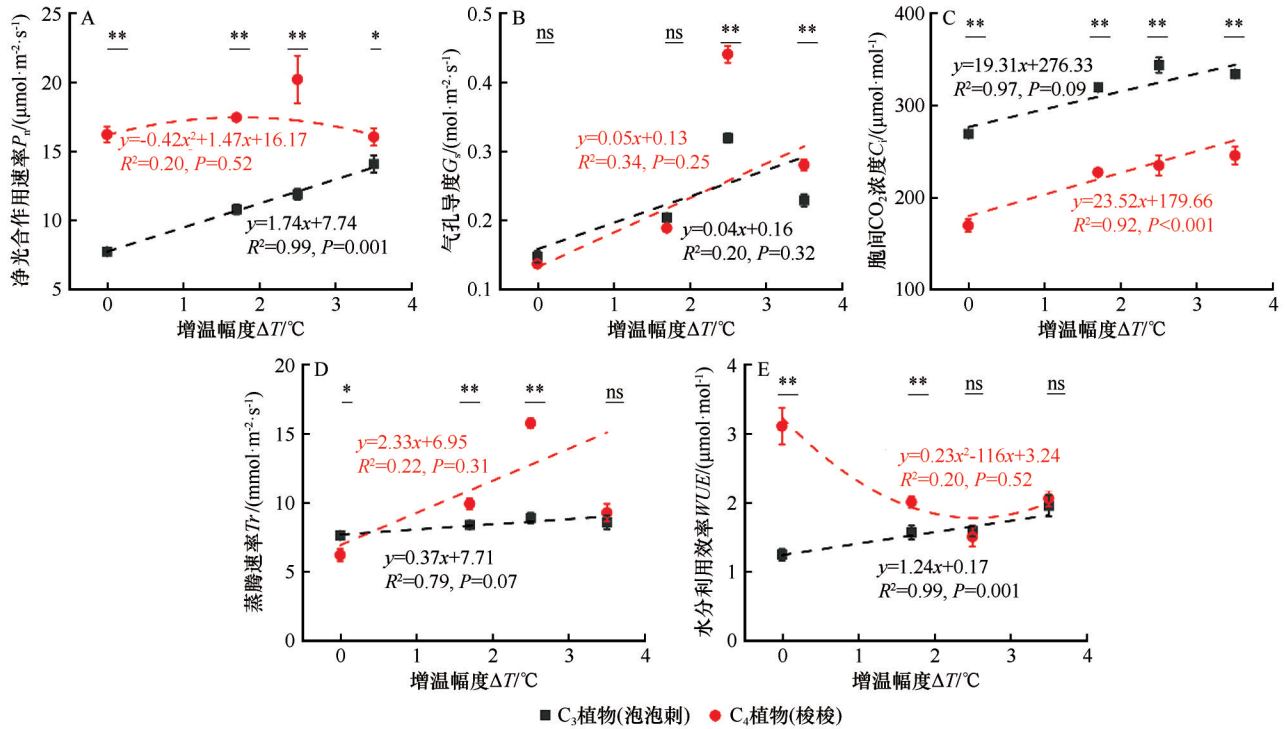


图3 不同增温幅度下C₃植物泡泡刺和C₄植物梭梭光合指标变化(*、**和ns分别表示同一增温幅度下C₃植物和C₄植物各指标差异显著($P<0.05$)、极显著($P<0.01$)和无差异($P\geq 0.05$))

Fig.3 Changes of photosynthetic indices of C₃ plant *N. sphaerocarpa* and C₄ plant *H. ammodendron* under different warming ranges (*, ** and ns indicated that the indices of C₃ plant and C₄ plant were significantly different ($P<0.05$), extremely significant ($P<0.01$) and had no difference ($P\geq 0.05$) under the same warming range, respectively)

T_r 正相关,但是和 WUE 呈显著负相关关系,与叶片C和P含量正相关;叶片C含量和除 WUE 的其他光合指标均正相关; WUE 和其他光合指标均显著负相关(图5)。

3 讨论

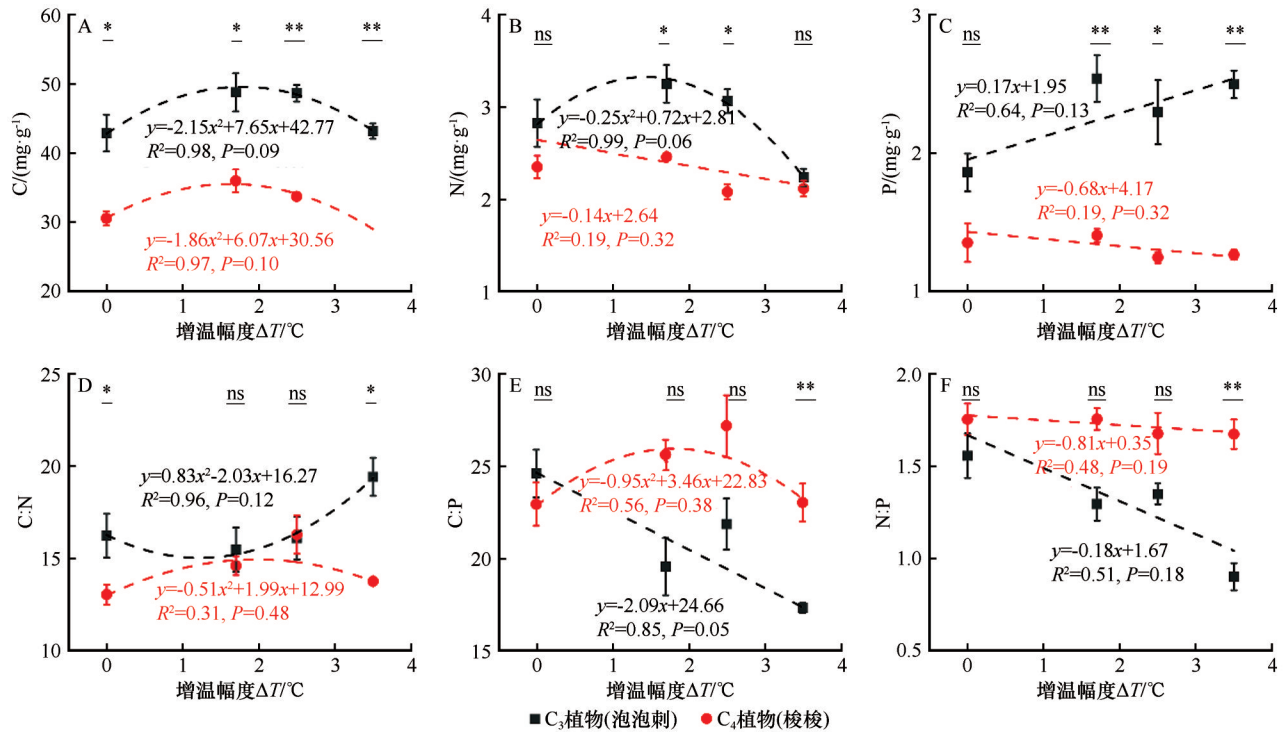
3.1 OTC模拟增温效果

OTC增温是陆地生态系统野外增温试验中常见的被动增温方法,其原理是利用开顶式的箱子将地面释放的长波辐射部分反射回植物和表层土壤,从而实现对生态系统的增温^[33]。该方法可以很好地模拟不同增温幅度对陆地生态系统过程的影响。在科尔沁沙地,1 m高的OTC增温罩可实现表层土壤10 cm平均温度增幅0.79 °C^[34]。而在青藏高原的增温研究表明,高度为40、60、80、100 cm的OTC可以使空气温度分别提高2.2、2.8、3.2、3.6 °C,使土壤温度分别提高0.9、1.9、2.1、2.1 °C,而使土壤湿度降低3.1%、4.4%、7.2%、8.7%^[35]。高度为40 cm但底面积不同的OTC可使10 cm高空气温增加0.48~1.2 °C,

使10 cm深土壤温度增加0.6~1.25 °C^[36]。本研究也有类似的发现,即在河西走廊中部荒漠区,1、1.8、2.3 m的OTC可使气温分别增加1.7、2.5、3.5 °C,而整个生长季(4—9月)温度可增加3.20、5.93、8.22 °C,空气湿度分别下降6.10%、9.69%、13.74%,10 cm深土层土壤平均温度分别增加0.61、1.19、1.83 °C。这表明,OTC模拟增温可以不同程度地增加空气和土壤温湿度,但是对空气温湿度的影响要大于土壤温湿度。但是OTC装置在改变空气和土壤温湿度的同时也会引起风速和CO₂浓度等其他气候因子的改变,因此在进行模拟增温研究时需要根据实际情况选择增温方式^[33]。

3.2 不同植物光合指标对增温的响应

温度是影响植物光合作用的最重要因素,但不同植物光合作用对增温的响应却明显不同。增温会促进C₄植物的光合作用,而抑制C₃植物的光合作用,且C₄植物净光合作用速率达到最大时的环境温度要显著高于C₃植物^[17,37]。但也有研究提出不同结论,即一定程度的增温对C₃和C₄植物的光合作用都



注：*、**和ns分别表示同一增温幅度下C₃植物和C₄植物各指标差异显著(P<0.05)、极显著(P<0.01)和无差异(P≥0.05)

图 4 不同增温幅度下 C₃ 植物泡泡刺和 C₄ 植物梭梭叶片化学计量元素含量变化

Fig.4 Changes of leaf stoichiometric element contents of C₃ plant *N. sphaerocarpa* and C₄ plant *H. ammodendron* under different warming ranges

表 1 物种和增温幅度对植物光合指标影响的双因素方差分析

Table 1 Two-way ANOVA analysis of the effects of species and warming range on plant photosynthetic indexes

	P _n		G _s		C _i		Tr		WUE	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
物种 S	991.66	<0.01	19.32	<0.01	691.15	<0.01	97.12	<0.01	50.65	<0.01
增温幅度 ΔT	74.28	<0.01	148.92	<0.01	81.09	<0.01	132.00	<0.01	11.18	<0.01
S×ΔT	56.83	<0.01	14.64	<0.01	1.47	0.26	82.49	<0.01	29.21	<0.01

表 2 物种和增温幅度对植物化学计量元素含量的影响双因素方差分析

Table 2 Two-way ANOVA analysis of the effects of species and warming range on leaf stoichiometric element contents

	C		N		P		C:N		C:P		N:P	
	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
物种 S	121.00	<0.01	9.31	<0.01	51.20	<0.01	5.33	0.04	6.70	0.20	26.03	<0.01
增温幅度 ΔT	6.49	<0.01	2.08	0.14	1.31	0.30	0.80	0.51	1.63	0.22	3.16	0.05
S×ΔT	0.23	0.87	0.94	0.44	1.40	0.28	1.59	0.23	1.54	0.24	2.06	0.15

有促进作用,但是当增温幅度超过 C₃ 和 C₄ 物种叶片光合作用的最适温度后,增温会使植物气孔关闭并抑制其光合作用,但 C₄ 植物叶片光合作用的最适温度通常高于 C₃ 植物^[16-17]。本研究得出不同的结论,即增温会促进 C₃ 和 C₄ 植物的光合作用,且随着增温幅度的增加,C₃ 植物泡泡刺 P_n 持续增大,而 C₄ 植物

梭梭先增大后减小;但在相同增温幅度下,C₄ 植物梭梭 P_n 高于 C₃ 植物泡泡刺。这说明本研究中模拟的 3.5 °C 的增温还未达到泡泡刺和梭梭的最适温度,体现出荒漠植被对高温较好的适应性。主要原因是 C₄ 植物梭梭有独特的叶片解剖结构和 CO₂ 固定机制,这使其叶片 P_n 在干燥和温暖的环境条件下高

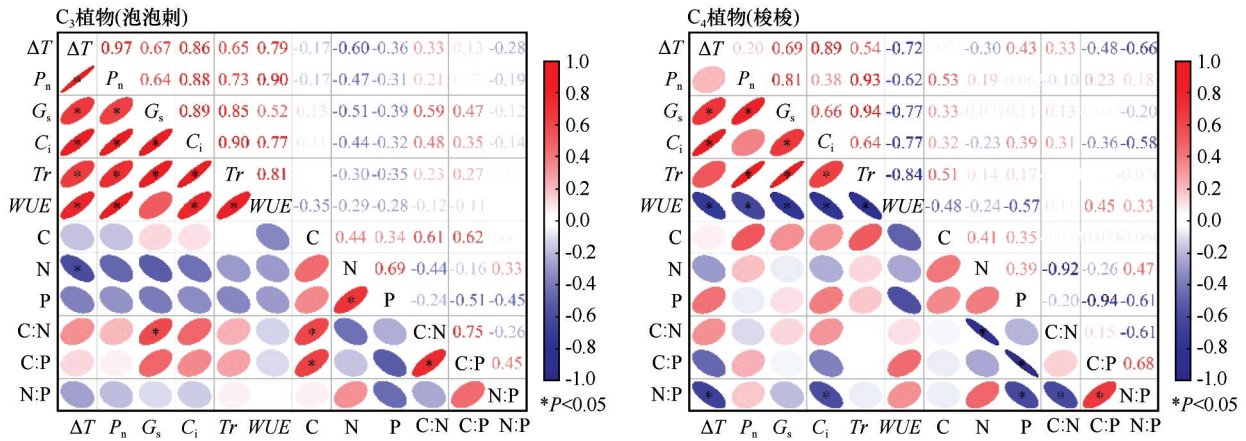


图5 C₃植物泡泡刺和C₄植物梭梭光合指标和叶片化学计量元素含量与增温幅度的相关关系

Fig.5 Correlation between photosynthetic indexes, leaf stoichiometric elements content and warming ranges of C₃ plant *Nitraria sphaerocarpa* and C₄ plant *Haloxylon ammodendron*

于C₃物种^[38-39]。但也有研究表明在干旱胁迫下C₃植物红砂的P_n和Tr均高于C₄植物珍珠(*Caroxylon passerinum*),体现出了两种植物对于干旱荒漠生境的不同适应策略^[40]。有研究还表明增温会抑制梭梭的光合作用,使其P_n和G_s显著降低,主要原因是高温使梭梭叶片渗透调节物质含量和抗氧化酶活性升高,抑制了其光合作用^[41]。另外,虽然C₄植物较高的净光合速率和较低的蒸腾速率决定了其比C₃植物拥有更有效利用水分的能力,但这种能力在严重干旱条件下会丧失^[42-43]。这说明增温对不同植物光合作用的影响不仅与植物年龄及生长状况有关,也与其所处生境的其他环境要素紧密相关^[27,44]。

WUE是评价植物对环境适应能力的综合指标,在同样的环境条件下,WUE值越大,表明固定单位CO₂所需的水分越少,植物耐旱能力越强^[44]。通常来说,C₄植物的WUE高于C₃植物,且增温降低C₃植物的WUE,却增大了C₄植物的WUE。主要原因是对于C₃植物来说,温度升高会促进其气孔开放,蒸腾作用加强,水分流失加快^[45];另外高温还会降低Rubisco酶的羧化效率,减少CO₂固定,最终导致WUE的降低^[46]。而C₄植物独特的叶片结构使其对气温的敏感性较低,导致WUE对增温的响应更稳定^[38]。本研究有不同的发现,即虽然C₃植物泡泡刺WUE显著低于C₄植物梭梭,但是不同植物WUE和增温幅度的关系截然相反,C₃植物泡泡刺WUE随着增温幅度的增加显著增大,而C₄植物梭梭则随着增温幅度的增加先增大后降低。主要原因可能是OTC增温的同时也增加了CO₂浓度,促进了C₃植物

泡泡刺光合作用,导致气孔导度的下降和WUE的增加^[47]。因此,在解释OTC模拟增温对不同植物光合作用影响时要综合考虑OTC导致的CO₂浓度和土壤性质等其他因素的变化。

3.3 不同植物叶片化学计量元素含量对增温的响应

由于不同植被类型生理特性及养分吸收利用效率差异很大,因此不同生态系统中不同植物C、N和P含量对增温的响应也存在差异。研究表明,C₃植物泡泡刺叶片C、N和P含量显著高于C₄植物梭梭。主要原因一是增温后两种植物的生物量分配策略不同,C₄植物会将更多碳分配到结构性组织,而C₃植物分配给非结构性碳水化合物;二是增温后两种植物光合作用系统响应不同,导致对C、N和P资源的吸收利用和分配策略不同^[48]。这反映出两种植物对增温的不同适应策略,C₄植物在增温下叶片C、N和P含量较低,反映了其“快速生长-高效利用”的策略,而C₃植物则体现出“高储存-高防御”的策略。本研究还表明泡泡刺和梭梭叶片C和N含量整体上均随着增温幅度的增加而减小,但泡泡刺P含量变化趋势相反(图4)。主要原因是增温促进植物生长,增加了植物呼吸对C的消耗,从而导致C含量的下降^[49-50]。另外,增温也会加强植物的蒸腾作用,导致植物对营养元素的吸收减弱,进而降低植物C和N含量^[51]。

增温幅度的不同会导致植物叶片元素含量对增温的响应完全不同,例如低幅度的增温促进植物光合作用,加强CO₂固定,导致C含量增加^[51]。相

反,大幅度的增温不仅会加剧植物呼吸对C的消耗,也会引起土壤干旱,从而抑制植物对N和P元素的吸收^[52-53]。这也是本研究发现植物叶片C和N含量随着增温幅度的增加先增大后减小的主要原因。总之,增温对植物化学计量元素含量的影响不仅和植被类型有关,也与增温幅度和持续时间等密切相关。

3.4 不同植物光合指标和叶片化学计量元素与增温间的相关关系

相关性分析表明,增温幅度和C₃植物的光合作用指标均呈显著正相关关系,而和C₄植物WUE呈显著负相关关系。对于C₃植物,叶片N、P含量、N:P均和光合作用指标呈负相关关系。这与前人的研究结果不尽相同,即增温会增加土壤中有效氮的含量,并对植物叶片氮含量产生积极影响,从而促进植物光合作用^[17]。主要原因是:一定幅度的增温促进了C₃植物的光合作用,从而加强了N和P的消耗,降低了叶片N和P含量^[48]。另外,高温胁迫会引起土壤干旱,从而限制植物对N和P元素的吸收和利用^[17]。与C₃植物泡泡刺不同的是,C₄植物梭梭叶片C含量和光合指标间关系呈正相关关系(图5)。主要原因一方面C₄植物叶肉细胞独特的解剖结构可以显著提高Rubisco酶的羧化效率,减少光呼吸碳损失,从而提高叶片C固定能力^[38];另一方面,增温显著提高了C₄植物的光合作用速率,加强了光合作用同化产物的合成,从而提高了叶片C含量^[48]。因此,植物光合指标和叶片化学计量元素间的相关关系受植物类型和环境要素共同驱动。

荒漠C₃植物泡泡刺和C₄植物梭梭对模拟增温均有很好的适应性,在平均气温升高3℃左右的情况下,两种荒漠植物仍然能够通过提高净光合作用速率和水分利用效率来维持正常生长。因此,两种植物都可以作为荒漠区人工固沙植被建设的首选物种。但也有研究表明,不同林龄的人工梭梭林的气体交换特征对极端高温的响应有着较大差异,在极端高温下,中幼林梭梭G_s、WUE和Tr波动较小,且保持着较高的P_n,采取较为保守的水分利用策略来应对高温胁迫;而老龄梭梭则不断提高Tr致使WUE不断降低,虽然能保持较高的P_n,但也可能导致树木生长受限,面临死亡风险^[27]。因此,在理解荒漠人工固沙植被对全球气候变暖适应性时还应

该充分考虑栽植年限对其适应性的影响,在荒漠人工固沙植被稳定性维持及其可持续性管理的过程中也应该考虑以上问题。

4 结论

本研究利用OTC模拟增温研究了增温对典型荒漠C₃植物泡泡刺和C₄植物梭梭光合作用和叶片化学计量元素含量的影响。

增温对两种植物光合指标和叶片化学元素含量均有显著影响,但不同植物的响应规律不同。在同一增温幅度(ΔT)下,C₄植物梭梭的P_n均高于C₃植物泡泡刺;而增温提高了泡泡刺和梭梭的P_n和G_s,提高了泡泡刺WUE,却降低了梭梭WUE。这说明一定程度的增温促进了两种荒漠植物的光合作用,反映出两种植物对高温生境极强的适应性。

两种植物叶片C、N和P含量均随着 ΔT 的增加而增大,但C₃植物泡泡刺叶片C、N和P含量均高于C₄植物梭梭。

ΔT 和泡泡刺光合指标呈显著正相关,而和叶片C、N和P含量呈负相关关系; ΔT 和梭梭P_n显著正相关,但和WUE显著负相关,和叶片C和P含量也呈正相关关系。这说明两种荒漠植物对高温都有很强的适应能力,C₃植物泡泡刺通过增加叶片C、N和P的累积来应对高温,呈现出“高储存-高防御”的适应策略;而C₄植物梭梭通过增加C、N和P的消耗来加速生长,呈现出“快速生长-高效利用”的适应策略。

总之,C₃和C₄植物对增温的响应截然不同,本研究对于深入理解气候变化对荒漠植物生长发育的调控具有重要意义,同时也为干旱荒漠区人工固沙植被的稳定性维持及可持续性管理提供了一定科学支撑。

参考文献:

- [1] IPCC. Climate Change 2007: The Physical Science Basis [M]. London, UK: Cambridge University Press, 2007.
- [2] Arias P, Bellouin N, Coppola E, et al. Climate Change 2021: the Physical Science Basis [R]. 2021.
- [3] 江志红, 张霞, 王冀. IPCC-AR4模式对中国21世纪气候变化的情景预估[J]. 地理研究, 2008(4): 787-799.
- [4] Edenhofer O. Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change [M]. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2015.
- [5] Cunningham S J, Martin R O, Hojem C L. Temperatures in ex-

- cess of critical thresholds threaten nestling growth and survival in a rapidly-warming arid savanna: a study of common fiscals [J]. PLoS One, 2013, 8(9): e74613.
- [6] Zhou D, Xiao J, Froelking S, et al. Urbanization contributes little to global warming but substantially intensifies local and regional land surface warming [J]. Earths Future, 2022, 10(5): e2021EF002401.
- [7] Piao S L, Liu Q, Chen A P, et al. Plant phenology and global climate change: current progresses and challenges [J]. Global Change Biology, 2019, 25(6): 1922–1940.
- [8] Grossiord C, Buckley T N, Cernusak L A, et al. Plant responses to rising vapor pressure deficit [J]. New Phytologist, 2020, 226(6): 1550–1566.
- [9] 徐振锋, 胡庭兴, 张力, 等. 模拟增温对川西亚高山林线交错带绵穗柳生长、物候和叶性状的影响 [J]. 应用生态学报, 2009, 20(1): 7–12.
- [10] 冯秋红, 史作民, 董莉莉, 等. 南北样带温带区栎属树种功能性状间的关系及其对气象因子的响应 [J]. 植物生态学报, 2010, 30(6): 619–627.
- [11] Pecl G T, Araújo M B, Bell J D, et al. Biodiversity redistribution under climate change: impacts on ecosystems and human well-being [J]. Science, 2017, 355(6332): eaai9214.
- [12] Urban M C, Bocedi G, Hendry A P, et al. Improving the forecast for biodiversity under climate change [J]. Science, 2016, 353(6304): aad8466.
- [13] Walker M D, Wahren C H, Hollister R D, et al. Plant community responses to experimental warming across the tundra biome [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2006, 103(5): 1342–1346.
- [14] Klein J A, Harte J, Zhao X Q. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing on the Tibetan Plateau [J]. Ecology Letters, 2004, 7(12): 1170–1179.
- [15] Garcia R A, Cabeza M, Rahbek C, et al. Multiple dimensions of climate change and their implications for biodiversity [J]. Science, 2018, 344(6183): 1247579.
- [16] Hadi A, Naz N, Rehman F, et al. Impact of climate change drivers on C_4 plants: a review [J]. Current Research in Agriculture and Farming, 2020, 1(4): 13–18.
- [17] 吕广一. 荒漠草原植物群落特征和生态系统碳交换对增温增湿的响应机制 [D]. 呼和浩特: 内蒙古农业大学, 2024.
- [18] Taylor S H, Piao S L. C_4 photosynthesis and climate change [J]. Journal of Experimental Botany, 2019, 70(10): 2589–2601.
- [19] Jia F M, Shi X Y, Thornton P E, et al. Global latitudinal-asymmetric vegetation growth trends and their driving mechanisms: 1982–2009 [J]. Remote Sensing, 2013, 53(3): 1484–1497.
- [20] 李晓丽, 徐满厚, 孟万忠, 等. 模拟增温对云顶山亚高山草甸水热因子及群落结构的影响 [J]. 生态学报, 2020, 40(19): 6885–6896.
- [21] 王婧, 刘雄洲, 金冠芳, 等. 季节性不对称模拟增温对青藏高原高寒草甸群落特征的影响 [J]. 草地学报, 2022, 30(11): 3056–3062.
- [22] 张中华, 马丽, 周秉荣, 等. 高寒草甸优势种功能多样性对增温和模拟放牧的响应 [J]. 草地学报, 2021, 29(S1): 225–232.
- [23] 王冰莹, 韩国栋, 武倩, 等. 长期增温和氮素添加对荒漠草原不同植物功能群特征的影响 [J]. 草原与草坪, 2022, 42(2): 42–49.
- [24] 赵文智, 任珩, 杜军, 等. 河西走廊绿洲生态建设和农业发展的若干思考与建议 [J]. 中国科学院院刊, 2023, 38(3): 424–434.
- [25] 赵文智, 郑颖, 张格非. 绿洲边缘人工固沙植被自组织过程 [J]. 中国沙漠, 2018, 38(1): 1–7.
- [26] 杨淇越, 赵文智. 梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 叶片气孔导度与气体交换对典型降水事件的响应 [J]. 中国沙漠, 2014, 34(2): 419–425.
- [27] 杨杰, 薛浩, 杨淇越, 等. 巴丹吉林沙漠不同林龄梭梭 (*Haloxylon ammodendron*) 气体交换对增温的适应策略 [J]. 中国沙漠, 2025, 45(1): 195–203.
- [28] 刘深思, 徐贵青, 陈图强, 等. 地下水埋深对幼龄梭梭功能性状的影响 [J]. 应用生态学报, 2022, 33(3): 733–741.
- [29] 罗维成. 河西走廊荒漠绿洲边缘风沙生境沙拐枣的适应策略 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2016.
- [30] Li B, Chen Y, Shi X. Why does the temperature rise faster in the arid region of northwest China? [J]. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 2012, 117(D16115): 1–7.
- [31] Yang Q, Zhao W, Liu B, et al. Physiological responses of *Haloxylon ammodendron* to rainfall pulses in temperate desert regions, Northwestern China [J]. Trees-Structure and Function, 2014, 28(3): 709–722.
- [32] 董姣姣, 龚吉蕊, 翟占伟, 等. 内蒙古温带草原大针茅叶片光合生理特性对氮添加的响应 [J]. 生态学报, 2023, 43(14): 5994–6004.
- [33] 朱彪, 陈迎. 陆地生态系统野外增温控制实验的技术与方法 [J]. 植物生态学报, 2020, 44(4): 330–339.
- [34] 包天玲, 刘继亮, 苑峰, 等. 科尔沁沙质草地植物群落对增温的响应 [J]. 中国沙漠, 2024, 44(1): 151–160.
- [35] 朱军涛. 实验增温对藏北高寒草甸植物繁殖物候的影响 [J]. 植物生态学报, 2016, 40(10): 1028–1036.
- [36] Shi G X, Yao B Q, Liu Y J, et al. The phylogenetic structure of AMF communities shifts in response to gradient warming with and without winter grazing on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Applied Soil Ecology, 2017, 121: 31–40.
- [37] Niu S L, Xia J, Han Y, et al. Climatic warming changes plant photosynthesis and its temperature dependence in a temperate steppe of Northern China [J]. Environmental and Experimental Botany, 2008, 63(1/3): 91–101.
- [38] Sage R F, Kubien D S. The temperature responses of C_3 and C_4 photosynthesis [J]. Plant, Cell & Environment, 2007, 30(9):

- 1086–1106.
- [39] 张海娜, 苏培玺, 李善家, 等. 荒漠区植物光合器官解剖结构对水分利用效率的指示作用[J]. 生态学报, 2013, 33(16): 10–18.
- [40] 严巧娣, 苏培玺, 高松. 干旱程度对C₃植物红砂和C₄植物珍珠光合生理参数的影响[J]. 中国沙漠, 2012, 32(2): 364–371.
- [41] 张维, 贺亚玲, 吴泽昂, 等. 模拟增温对梭梭光合生理生态特征的影响[J]. 草地学报, 2017, 25(2): 296–302.
- [42] Lattanzi F A. C₃/C₄ grasslands and climate change[C]//Proceedings of the Grassland Science in Europe, 2010(1): 3–13.
- [43] Zargar S M, Gupta N, Nazir M, et al. Impact of drought on photosynthesis: molecular perspective [J]. *Plant Gene*, 2017, 11: 154–159.
- [44] 高松, 苏培玺, 严巧娣, 等. C₄荒漠植物猪毛菜与木本猪毛菜的叶片解剖结构及光合生理特征[J]. 植物生态学报, 2009, 33(2): 347–354.
- [45] Xu Z Z, Zhou G S, Shimizu H. Plant responses to drought and rewetting [J]. *Plant Signaling & Behavior*, 2010, 5(6): 649–654.
- [46] Ainsworth E A, Rogers A. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising CO₂: mechanisms and environmental interactions [J]. *Plant, Cell & Environment*, 2007, 30(3): 258–270.
- [47] Ainsworth E A, Piao S L. What have we learned from 15 years of free-air CO₂ enrichment (FACE)? : a meta-analytic review of the responses of photosynthesis, canopy properties and plant production to rising CO₂ [J]. *New Phytologist*, 2005, 165(2): 351–372.
- [48] Poorter H, Niklas K J, Reich P B, et al. Biomass allocation to leaves, stems and roots: meta-analyses of interspecific variation and environmental control [J]. *New Phytologist*, 2012, 193(1): 1–15.
- [49] Freschet G T, Cornelissen J H C, van Logtestijn R S P, et al. Substantial nutrient resorption from leaves, stems and roots in a subarctic flora: What is the link with other resource economics traits? [J]. *New Phytologist*, 2010, 186(4): 879–889.
- [50] 谭钠丹, 吴婷, 程严, 等. 增温对南亚热带常绿阔叶林4种幼树生长和碳氮磷化学计量特征的影响[J]. 生态学报, 2021, 41(15): 6146–6158.
- [51] 袁书禹, 谢柳娟, 叶思源, 等. 黄渤海湿地芦苇光合特征对增温的响应[J]. 应用生态学报, 2023, 34(7): 1825–1833.
- [52] Yan C, Liu Z C, Yuan Z Y, et al. Aridity modifies the responses of plant stoichiometry to global warming and nitrogen deposition in semi-arid steppes [J]. *Science of the Total Environment*, 2022, 831: 154807.
- [53] 黄路路, 周慧玲, 王启帆, 等. 陆地生态系统植物碳、氮和磷含量对增温的响应: Meta分析[J]. 应用生态学报, 2024, 35(9): 2527–2534.

Responses of typical C₃ and C₄ desert shrubs to simulated warming in Hexi Corridor

Luo Weicheng¹, Zhao Wenzhi¹, Ren Heng¹, Guo Bin², An Ning^{1,3}, Liu Bing¹, Liu Jiayi^{1,3}

(1. Linze Inland River Basin Research Station / Key Laboratory of State Forestry and Grassland Administration on "Mountain-River-Forest-Farmland-Lake-Grassland-Desert System Governance" / State Key Laboratory of Ecological Safety and Sustainable Development in Arid Lands, Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; 2. College of Forestry, Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Global warming has brought great impact on desert ecosystems, and also brought new challenges to the establishment and management of desert sand-fixation vegetation. This study investigated the effects of varying degrees of warming on the photosynthetic physiology and stoichiometric element content of two typical desert sand-fixing plants—*Nitraria sphaerocarpa* (a C₃ plant) and *Haloxylon ammodendron* (a C₄ plant)—using Open-top chambers (OTCs) as warming simulation devices. The results showed that: (1) The photosynthetic responses of the two plants to warming differed significantly. Under different warming magnitudes (ΔT), *N. sphaerocarpa* exhibited significantly lower net photosynthetic rate (P_n) and water use efficiency (WUE) than *H. ammodendron*. The P_n of *N. sphaerocarpa* showed a linear relationship with ΔT , while that of *H. ammodendron* followed a quadratic relationship. The WUE of *N. sphaerocarpa* increased with ΔT , whereas that of *H. ammodendron* first decreased and then increased. (2) Warming also significantly affected the leaf C, N, and P contents of two plants. The C, N, and P contents of both species increased with ΔT , but *N. sphaerocarpa* had higher levels than *H. ammodendron*. (3) ΔT was positively correlated with the photosynthetic parameters of *N. sphaerocarpa* but negatively correlated with its leaf C, N, and P contents. In contrast, ΔT was positively correlated with the P_n of *H. ammodendron* but negatively correlated with its WUE , while showing a positive correlation with its leaf C and P contents. These findings indicate that both desert plants exhibit strong adaptability to warming through different strategies: The C₃ plant *N. sphaerocarpa* adopts a "high storage-high defense" strategy by increasing leaf C, N, and P contents to enhance photosynthetic capacity under thermal stress. The C₄ plant *H. ammodendron* employs a "fast growth-efficient utilization" strategy by accelerating growth through increased consumption of C, N, and P. In summary, the responses of photosynthetic traits and leaf stoichiometric element contents to warming were markedly different between the C₃ plant *N. sphaerocarpa* and the C₄ plant *H. ammodendron*. These results provide important insights into how climate change regulates the growth and development of desert plants and provides scientific support for the stability maintenance and scientific management of artificial sand-fixing vegetation in arid desert areas.

Key words: C₃ plant; *Nitraria sphaerocarpa*; C₄ plant; *Haloxylon ammodendron*; simulated warming; photosynthetic traits; stoichiometric element content