

DOI: 10.11686/cyxb2024333

http://cyxb.magtech.com.cn

郭彬, 罗维成, 单立山, 等. 模拟增温对河西走廊典型荒漠灌木光合作用的影响. 草业学报, 2025, 34(7): 145–157.

GUO Bin, LUO Wei-cheng, SHAN Li-shan, et al. Effects of simulated warming on photosynthesis of typical desert shrubs in the Hexi Corridor. Acta Prataculturae Sinica, 2025, 34(7): 145–157.

模拟增温对河西走廊典型荒漠灌木光合作用的影响

郭彬¹, 罗维成², 单立山^{1*}, 安宁^{2,3}, 刘冰²

(1. 甘肃农业大学林学院, 甘肃兰州 730070; 2. 中国科学院西北生态环境资源研究院, 干旱区生态安全与可持续发展全国重点实验室, 中国科学院临泽内陆河流域研究站, 甘肃兰州 730000; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 在全球气候变暖的背景下, 西北地区气候趋于暖湿化, 对植物的生长发育和生理生态过程产生重要影响。然而, 气候变暖对荒漠植物光合作用的具体影响尚无一致结论。本研究以河西走廊典型荒漠灌木泡泡刺、梭梭、柠条和荒漠区植物怪柳为对象, 利用不同高度(1.0、1.8和2.3 m)开顶式气室(OTC)模拟增温, 探究典型荒漠灌木光合作用对增温的响应机制。结果表明: 1) 在植物生长季(4–9月), 不同高度OTC使空气平均温度分别升高1.7、2.5和3.5 °C, 10 cm土壤温度升高0.6、1.2和1.8 °C, 40 cm土壤温度升高0.8、1.2和1.8 °C。2) 增温显著提高了C₃植物泡泡刺、怪柳和柠条的净光合速率, 但对C₄植物梭梭的影响不显著, 其中柠条的净光合速率随增温幅度增加先下降后上升。3) 增温显著提高了泡泡刺、梭梭和柠条的气孔导度和胞间CO₂浓度, 而怪柳的气孔导度和胞间CO₂浓度随增温幅度增加先升后降。4) 增温显著提高了梭梭的蒸腾速率, 柠条仅在最高温下显著提高, 怪柳显著降低, 而泡泡刺无显著变化。增温还显著提高了泡泡刺、怪柳和柠条的水分利用效率, 但显著降低了梭梭的水分利用效率。4种植物的凌晨水势和正午水势均显著降低。综上所述, 荒漠植物对增温表现出较强适应性, 其中C₄植物比C₃植物在高温环境中更具优势。增温条件下, C₄植物梭梭的蒸腾速率提高和水势降低有助于其水分吸收, 维持光合作用稳定; 而C₃植物泡泡刺、怪柳和柠条的气孔导度和胞间CO₂浓度的增加促进了光合作用。

关键词: 荒漠灌木; 光合作用; 模拟增温; 水分利用效率; 水势

Effects of simulated warming on photosynthesis of typical desert shrubs in the Hexi Corridor

GUO Bin¹, LUO Wei-cheng², SHAN Li-shan^{1*}, AN Ning^{2,3}, LIU Bing²

1. Forestry College of Gansu Agricultural University, Lanzhou 730070, China; 2. Northwest Institute of Eco-Environment and Resources, Chinese Academy of Sciences, National Key Laboratory of Ecological Security and Sustainable Development in Arid Region, Linze Inland River Basin Research Station, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou 730000, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract: With global climate warming, the climate in Northwest China is becoming increasingly warm and humid. This is significantly impacting plant growth and development, and physiological-ecological processes. However, the specific effect of climate warming on the photosynthesis of desert plants is still not fully understood. In this study, typical desert shrubs of the Hexi Corridor, including *Nitraria sphaerocarpa*, *Haloxylon ammodendron*, and *Caragana korshinskii*, along with the desert plant *Tamarix ramosissima*, were grown in open top chambers (OTCs) of varying heights (1.0, 1.8, and 2.3 m) to simulate increased temperatures, and the photosynthetic responses of

收稿日期: 2024-08-28; 改回日期: 2024-11-06

基金项目: 国家自然科学基金项目(42177457)和中国科学院西部青年学者项目资助。

作者简介: 郭彬(2000–), 男, 甘肃庆阳人, 在读硕士。E-mail: guo486246@163.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: shanls@gsau.edu.cn

these typical desert shrubs to warming were investigated. The results indicated that: 1) During the plant growing season (April to September), the OTCs of 1.0, 1.8, and 2.3 m height increased the average air temperature by 1.7, 2.5, and 3.5 °C, respectively; the soil temperature at 10 cm depth by 0.6, 1.2, and 1.8 °C, respectively, and the soil temperature at 40 cm depth by 0.8, 1.2, and 1.8 °C, respectively. 2) Warming significantly increased the net photosynthetic rate of the C₃ plants *N. sphaerocarpa*, *T. ramosissima*, and *C. korshinskii*, but had no significant effect on the C₄ plant *H. ammodendron*. Under increasing temperature, the net photosynthetic rate of *C. korshinskii* initially decreased before increasing. 3) Warming significantly increased stomatal conductance and the intercellular CO₂ concentration in *N. sphaerocarpa*, *H. ammodendron*, and *C. korshinskii*; however, in *T. ramosissima*, the stomatal conductance and intercellular CO₂ concentration initially increased before subsequently declining as the temperature increased. 4) Warming significantly increased the transpiration rate of *H. ammodendron*. The transpiration rate of *C. korshinskii* was increased only at the highest temperature, and that of *T. ramosissima* exhibited a significant decrease under increased temperatures. Warming did not significantly affect the transpiration rate of *N. sphaerocarpa*. Warming significantly enhanced the water use efficiency of *N. sphaerocarpa*, *T. ramosissima*, and *C. korshinskii*, but significantly reduced that of *H. ammodendron*. The predawn and midday water potentials of all four plant species were significantly reduced under warming conditions. In summary, these desert plants exhibited strong adaptability to warming, with C₄ plants demonstrating greater advantages over C₃ plants in the high-temperature environments. Under warming conditions, the increased transpiration rate and reduced water potential of the C₄ plant *H. ammodendron* facilitated its water absorption and stabilized photosynthesis, and the increase in stomatal conductance and intercellular CO₂ concentration promoted photosynthesis in the C₃ plants *N. sphaerocarpa*, *T. ramosissima*, and *C. korshinskii*.

Key words: desert shrubs; photosynthesis; simulated warming; water use efficiency; water potential

全球气候变暖已成不争事实,过去的百年间全球温度上升超过0.85 °C^[1],导致温室效应加剧,进而对陆地生态系统的生物多样性产生负面影响^[2]。近30年,青藏高原高海拔地区平均气温每10年升高0.25 °C^[3]。政府间气候变化专门委员会(intergovernmental panel on climate change, IPCC)评估指出,过去百年温度持续上升,预计21世纪末全球平均气温将上升1.8~4.0 °C^[4]。有研究预测,较干旱地区的气温升幅可能更为显著^[5]。全球气温上升显著改变了植物生理过程和性状特征,进而影响陆地生态系统的结构和功能^[6],也为生态系统多功能性研究带来了新的挑战。

气候变暖对植物分布、生理生态过程、生产力及养分循环等陆地生态系统的关键过程产生了深远影响^[7]。研究表明,随着气候变暖,植物正逐步向高海拔和高纬度地区迁移^[8]。同时,气候变暖导致植物叶片生长和花期提前,促使种子成熟和衰老过程加速,缩短了植物的活跃期和繁殖期^[9]。此外,气候变暖可能提高植物光合速率,延长生长季,提升氮矿化速率及养分利用率,从而增强植物生产力^[10]。在未来气候持续变暖的趋势下,植物将对由温度引起的各种环境变化以及由此引起的群落结构、功能变化产生积极的效应,并能通过自身生理生化特性的改变,对增温环境做出有利于自身生长的适应。

不同类型植物对气候变暖的响应存在一定差异。研究表明,在高温条件下,植物光合作用的最适温度有所提高,并且植物对温度升高具备适应机制,但其适应程度在不同植物物种之间存在明显差异^[11]。增温对草本植物光合作用的影响较为显著,相比之下,乔木和灌木的光合反应较为稳定^[12]。此外,Arft等^[13]通过荟萃分析发现,苔原带草本植物对增温的响应强于灌木和乔木。因此,目前关于植物对气候变暖响应的研究主要集中在草本植物的群落结构、生理生态和光合特征等方面^[14-15],而对灌木的研究多集中在高寒草原生态系统和森林生态系统^[16-17],对荒漠灌木的研究则相对较少。

河西走廊的荒漠植被以灌木为主,是人工固沙植被建设的主要物种,因此荒漠灌木在绿洲风沙灾害防治和生物多样性维持等方面具有重要作用。然而,现有研究多集中于荒漠灌木的分布、多样性、生理及适应性等方面^[18],

关于荒漠灌木光合特性对气候变暖响应的研究仍较为缺乏。深入研究典型荒漠灌木对气候变暖的响应,不仅有助于理解全球变暖对这些物种的影响,还能为荒漠植被的建立及管理提供科学依据。因此,本研究以河西走廊典型荒漠灌木为对象,通过模拟增温试验,探明增温对其光合作用的影响,旨在揭示荒漠植物适应气候变暖环境的内在机制。

1 材料与方 法

1.1 研究区概况

研究区位于甘肃河西走廊中部临泽绿洲北部(39°22' N, 100°08' E),处于巴丹吉林沙漠南缘延伸带,属于温带干旱荒漠气候。年均降水量约117 mm,最高可达210.5 mm,最低约82.9 mm,降水主要集中在7—9月,占全年降水量的71%左右。年潜在蒸发量高达2390 mm,约为降水量的20倍。干旱、高温和多风是该地区主要的气候特点。典型的荒漠植物主要包括沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)、梭梭(*Haloxylon ammodendron*)、柠条(*Caragana korshinskii*)和泡泡刺(*Nitraria sphaerocarpa*)等。

1.2 试验设计

本试验在中国科学院临泽内陆河流域研究站的长期增温试验场进行,增温设施于2010年建成。为模拟增温效果,使用了开顶式气室(open top chamber, OTC)。每个OTC的底部为正六边形,边长为1.5 m,地上部分采用透光率超过90%的玻璃材料,设定高度为0、1.0、1.8和2.3 m,分别对应对照(T_0)及3个增温梯度(T_1 、 T_2 、 T_3)。每个OTC内按照同样的方式栽植长势相近的4种灌木,包括C₃植物泡泡刺、柽柳(*Tamarix ramosissima*)、柠条和C₄植物梭梭,经过10余年的生长,植物已进入稳定期。试验设置每个梯度3个重复,共计12个处理单元。

1.3 测定指标及方法

1.3.1 气体交换特征 本次光合生理特征测定使用Li-6400便携式光合测定系统(LI-COR,美国),分别于2023年7、8和9月中旬在晴朗无云的天气条件下进行。测定时使用自带红蓝光源的2 cm×3 cm叶室,叶室条件设定为:光照强度800 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,CO₂浓度(380±10) $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,温度25℃,相对湿度70%。每种植物选取生长状况相似的植株,选择枝条上部同一叶位的成熟且完全展开的叶片,每种处理重复测定3次。测定参数包括净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)、胞间CO₂浓度(intercellular CO₂ concentration, C_i)和蒸腾速率(transpiration rate, T_r),所有数据均由光合作用测定系统自动记录并同步显示各项参数。由于植物叶片相对较小,无法完全覆盖叶室,因此使用叶面积测定仪(Epson Perfection V850 Pro,中国)测量叶面积,并根据叶室面积与实际叶面积的比例校正气体交换参数。叶片瞬时水分利用效率(water use efficiency, WUE)通过公式 $WUE=P_n/T_r$ 计算。

1.3.2 叶片水势 采用植物压力室(Model 1505,美国)同步测定4种植物带枝小叶水势(water potential, Ψ)。测定时间与气体交换特征测定同步进行,水势测定分别于北京时间06:00(凌晨)和13:00(正午)进行。试验从生长状态良好且长势相似的植株中选取不同的带叶小枝,分别测量其水势,每种处理重复测定3次。

1.3.3 温度和相对湿度 采用华图USB温湿度记录仪(HE 173,中国,温度精度±0.5℃,相对湿度精度±3%)对样地内空气温度和相对湿度进行自动记录。记录仪安装于距地面1.5 m处,监测时间包括整个植物生长期(2023年4—9月)。

1.3.4 土壤温度和含水量 采用温湿度仪(TR-73U,日本)自动记录样地内10和40 cm土层温度。在植物生长季(2023年4—9月),每月定期采用烘干法^[19]测定样地内不同增温处理下10和40 cm的土壤含水量。每次取样重复3次,样品于105℃烘干24 h后测定其土壤含水量。

1.4 数据处理

利用Excel 2021软件对数据进行初步整理,使用SPSS 26.0软件进行方差齐性检验,采用单因素方差分析(One-way ANOVA)对比不同增温处理间不同植物光合参数差异。采用Origin 2022软件绘图。

2 结果与分析

2.1 OTC的增温效应

OTC模拟增温装置的增温效果明显,各处理组的空气温湿度差异较大(图1)。在整个植物生长季(4—9月),增温处理的最高温度比对照组分别高出1.4、5.0和6.4℃,平均温度则分别高出1.7、2.5和3.5℃(表1)。相对湿度则呈与温度相反的趋势,依次为 $T_0 > T_1 > T_2 > T_3$ 。

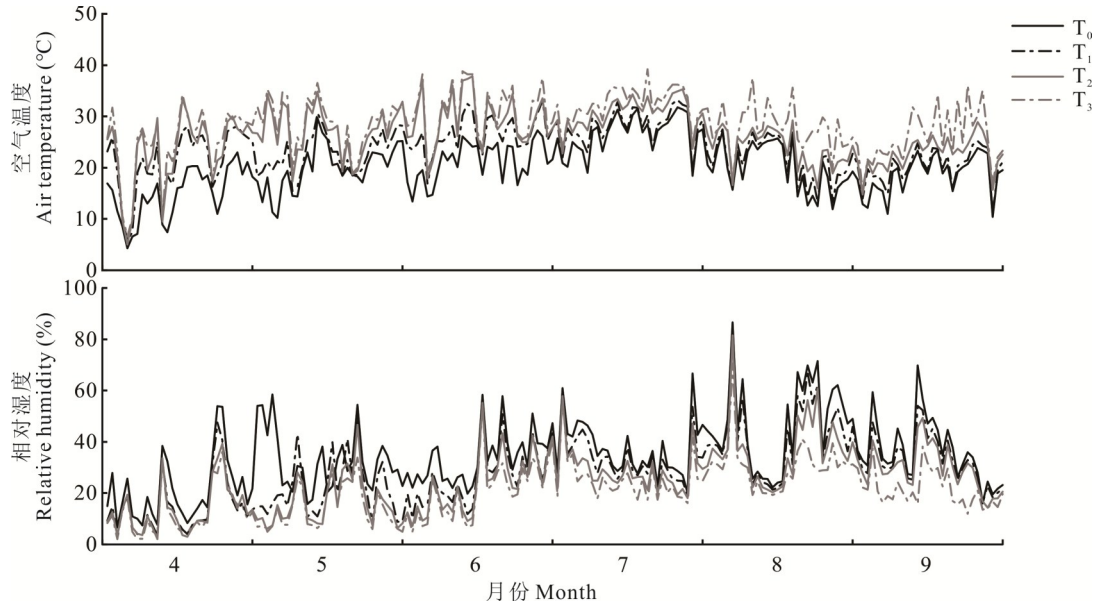


图1 增温对植物生长季空气温度和相对湿度的影响

Fig. 1 Effect of warming on air temperature and relative humidity during the growing season of plants

OTC模拟增温对土壤温度也有明显影响(图2)。在植物生长季内,10 cm土层增温处理的土壤平均温度比对照组分别高出0.6、1.2和1.8℃,40 cm土层的土壤平均温度则分别高出0.8、1.2和1.8℃(表2)。此外,模拟增温明显降低了土壤含水量(图3)。在整个植物生长季,10 cm土层增温处理的平均土壤含水量比对照组分别降低0.24%、0.38%和0.53%,40 cm土层的平均土壤含水量分别降低了0.17%、0.47%和0.57%。

2.2 典型荒漠灌木净光合速率随增温幅度的变化

增温幅度与泡泡刺和柽柳的净光合速率(P_n)呈显著正相关关系($P < 0.05$), P_n 随增温幅度的增加显著提高。与对照相比,不同增温处理下,泡泡刺的 P_n 分别增加了39.5%、53.6%和81.9%;柽柳的 P_n 分别提高了74.8%、68.4%和84.8%。相比之下,梭梭的 P_n 与增温幅度基本无关联,变化不显著($P > 0.05$)。柠条的 P_n 与增温幅度呈显著的抛物线型关系,即随着增温幅度的增加, P_n 先下降后上升,在 T_2 处理下较对照显著降低了43.6%($P < 0.05$),但在 T_3 处理下显著增加了174.6%($P < 0.05$,图4)。

2.3 典型荒漠灌木气孔导度随增温幅度的变化

增温幅度与泡泡刺和梭梭的气孔导度(G_s)呈显著正相关关系($P < 0.05$),且 G_s 的增长速率随着增温幅度的增加逐渐降低,但在所有处理下均显著高于对照。与对照相比,不同增温处理下,泡泡刺的 G_s 分别增加了38.6%、116.5%和55.4%;梭梭的 G_s 分别提高了37.8%、221.0%和104.2%。而柽柳和柠条的 G_s 与增温幅度呈

表1 植物生长季不同增温处理下空气温度变化

Table 1 Changes in air temperature under different warming treatments during plant growing season (°C)

| 项目 Items | T_0 | T_1 | T_2 | T_3 |
|--------------------------|-------|-------|-------|-------|
| 最高温度 Maximum temperature | 31.8 | 33.2 | 36.8 | 38.2 |
| 最低温度 Minimum temperature | 4.3 | 5.0 | 5.7 | 6.6 |
| 平均温度 Average temperature | 20.1 | 21.8 | 22.6 | 23.6 |

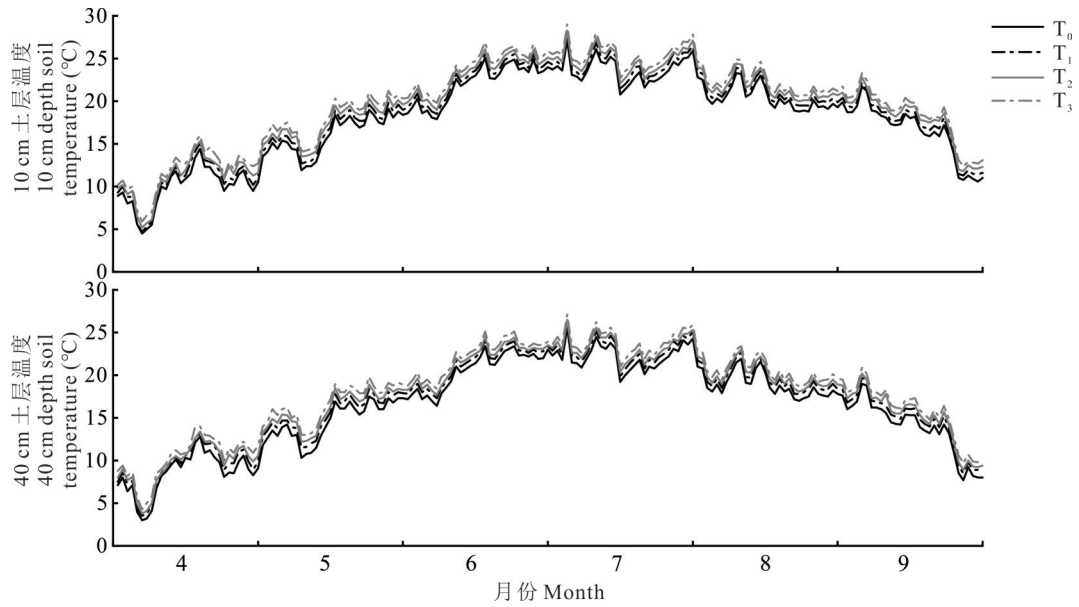


图 2 增温对植物生长季土壤温度的影响

Fig. 2 The effect of warming on soil temperature during the growing season of plants

显著的抛物线型关系。具体而言,随着增温幅度的增加,桧柳的 G_s 先上升后下降,在 T_1 处理下较对照显著上升了 53.3% ($P < 0.05$),而在 T_3 处理下显著降低了 33.5% ($P < 0.05$);柠条的 G_s 则先降低后上升,在 T_1 处理下变化不显著 ($P > 0.05$),但在 T_2 和 T_3 处理下分别显著上升了 26.4% 和 78.1% ($P < 0.05$, 图 5)。

2.4 典型荒漠灌木胞间 CO_2 浓度随增温幅度的变化

增温幅度与泡泡刺、梭梭和柠条的胞间 CO_2 浓度 (C_i) 呈显著正相关关系 ($P < 0.05$), C_i 随着增温幅

表 2 植物生长季不同增温处理下不同土层土壤温度变化

Table 2 Changes in soil temperature in different soil layers under different warming treatments during plant growing season ($^{\circ}C$)

| 土层 Soil layer | 项目 Items | T_0 | T_1 | T_2 | T_3 |
|------------------|--------------------------|-------|-------|-------|-------|
| 10 cm | 最高温度 Maximum temperature | 27.2 | 27.8 | 28.3 | 29.0 |
| | 最低温度 Minimum temperature | 4.5 | 4.7 | 5.2 | 5.9 |
| | 平均温度 Average temperature | 18.1 | 18.7 | 19.3 | 19.9 |
| 40 cm | 最高温度 Maximum temperature | 25.6 | 26.3 | 26.5 | 27.1 |
| | 最低温度 Minimum temperature | 3.0 | 3.5 | 3.8 | 4.3 |
| | 平均温度 Average temperature | 16.4 | 17.2 | 17.6 | 18.2 |

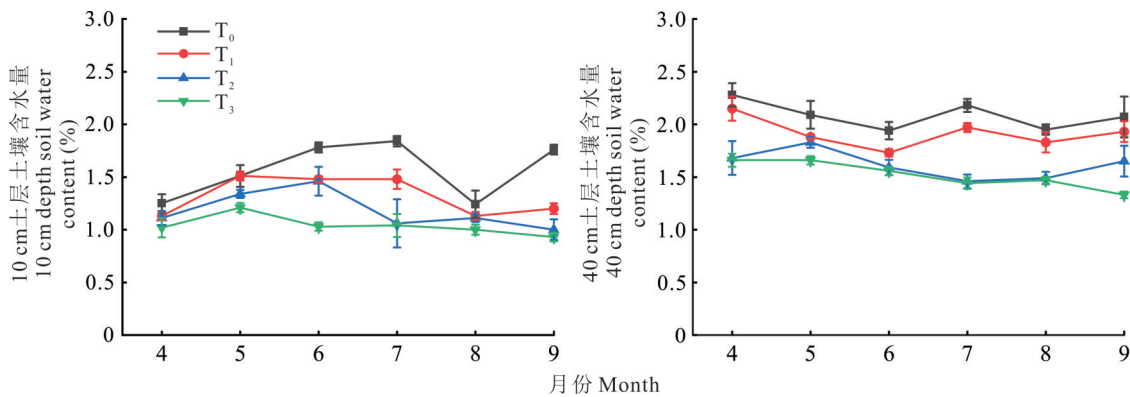


图 3 增温对植物生长季土壤含水量的影响

Fig. 3 Effect of warming on soil water content during the growing season of plants

度的增加显著升高。与对照相比,不同增温处理下,泡泡刺的 C_i 分别增加了 18.7%、27.8% 和 24.2%;梭梭的 C_i 分别提高了 34.1%、38.5% 和 44.8%;柠条在 T_2 和 T_3 处理下的 C_i 分别显著上升了 32.7% 和 37.6% ($P < 0.05$)。

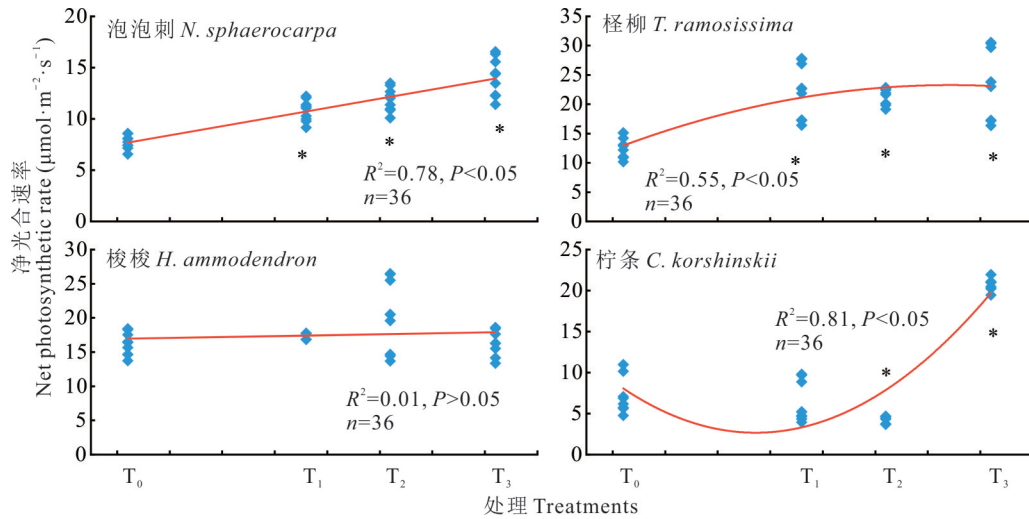


图4 升温对典型荒漠灌木净光合速率的影响

Fig. 4 Effects of warming on net photosynthesis rate (P_n) of typical desert shrubs

表示该温度下指标值与T₀相比差异显著($P<0.05$),下同。 indicates a significant difference of the index at this temperature compared to T₀ ($P<0.05$), the same below.

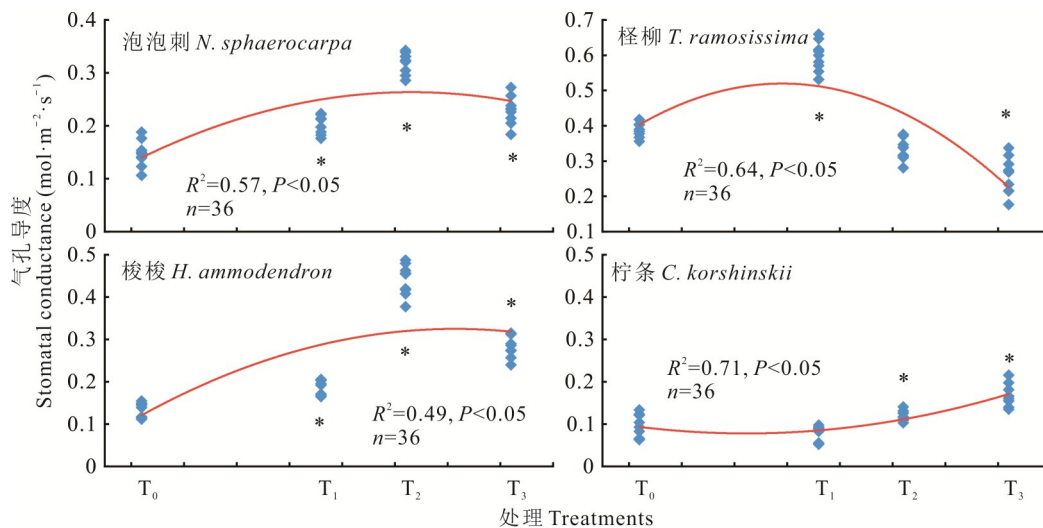


图5 升温对典型荒漠灌木气孔导度的影响

Fig. 5 Effects of warming on stomatal conductance (G_s) of typical desert shrubs

而柽柳的 C_i 与升温幅度呈显著的抛物线型关系,随着升温幅度的增加,柽柳的 C_i 先上升后下降,在T₁和T₂处理下较对照分别上升了19.2%和14.4%,在T₃处理下显著降低了3.2%($P<0.05$,图6)。

2.5 典型荒漠灌木蒸腾速率随升温幅度的变化

升温幅度与柽柳的蒸腾速率(T_r)呈显著负相关关系($P<0.05$), T_r 随着升温幅度的增加显著降低。与对照相比,不同升温处理下,柽柳的 T_r 分别下降了26.7%、26.4%和57.7%。梭梭和柠条的 T_r 与升温幅度呈显著的抛物线型关系。梭梭的 T_r 在升温幅度增加时先升后降,但在所有升温处理下均显著高于对照, T_r 分别提高了59.3%、152.9%和48.9%;柠条的 T_r 则先下降后上升,在T₃处理下较对照显著上升了80.2%($P<0.05$)。相比之下,泡泡刺的 T_r 与升温幅度基本无关联,变化不显著($P>0.05$,图7)。

2.6 典型荒漠灌木水分利用效率随升温幅度的变化

升温幅度与泡泡刺和柽柳的水分利用效率(WUE)呈显著正相关关系($P<0.05$)。与对照相比,泡泡刺和柽柳在T₃处理下的WUE分别显著提高了56.7%和273.8%($P<0.05$)。梭梭和柠条的WUE与升温幅度则呈显

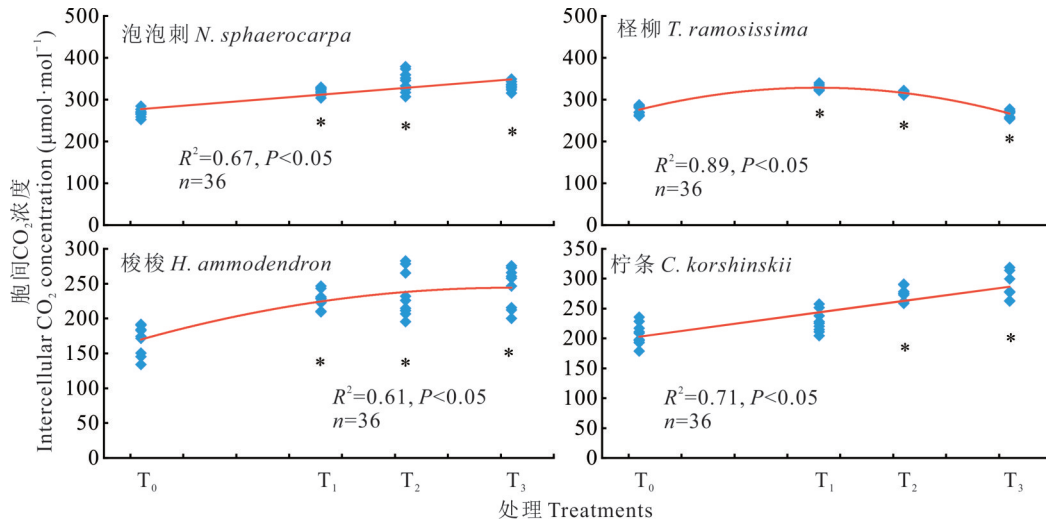
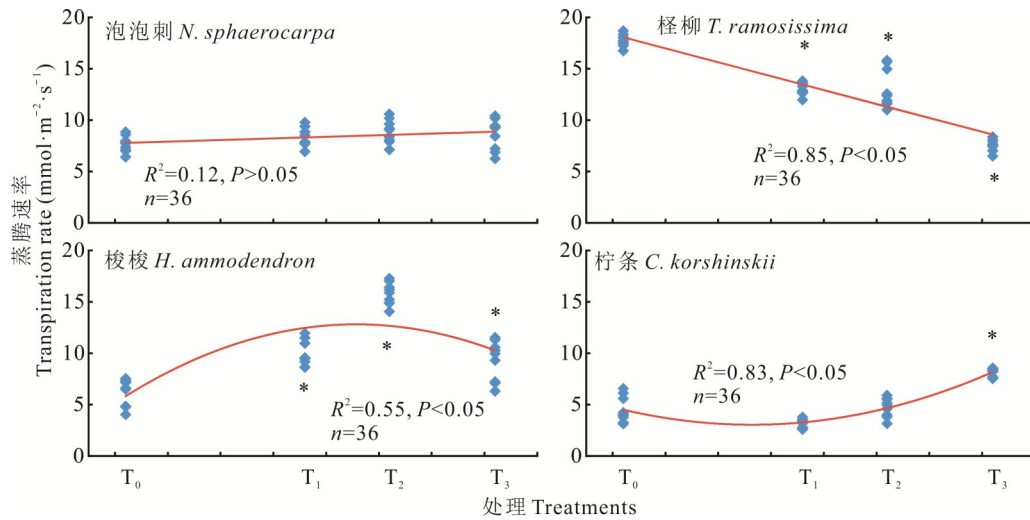
图 6 增温对典型荒漠灌木胞间 CO₂ 浓度的影响Fig. 6 Effects of warming on intercellular CO₂ concentration (C_i) of typical desert shrubs

图 7 增温对典型荒漠灌木蒸腾速率的影响

Fig. 7 Effects of warming on transpiration rate (T_r) of typical desert shrubs

著的抛物线型变化。具体而言,梭梭的 WUE 随着增温幅度的增加先降低后升高,但在所有处理下均低于对照组,在 T₂ 处理下显著下降了 51.5% ($P < 0.05$); 柠条的 WUE 也表现出类似趋势,先下降后上升,在 T₁ 和 T₂ 处理下较对照分别显著降低了 18.4% 和 17.4%,但在 T₃ 处理下显著提高了 48.4% ($P < 0.05$, 图 8)。

2.7 典型荒漠灌木叶片水势随增温幅度的变化

增温幅度与 4 种植物的凌晨水势 (Ψ) 呈显著负相关关系 ($P < 0.05$), 随着增温幅度的增加, 凌晨 Ψ 显著降低。与对照相比, 泡泡刺的凌晨 Ψ 分别下降了 2.1%、27.1% 和 47.6%; 怪柳的凌晨 Ψ 分别下降了 20.2%、38.6% 和 61.7%; 梭梭的凌晨 Ψ 分别下降了 3.4%、38.6% 和 55.3%; 柠条的凌晨 Ψ 分别下降了 12.6%、52.6% 和 68.4% ($P < 0.05$, 图 9)。

增温幅度与 4 种植物的正午水势 (Ψ) 也呈显著负相关关系 ($P < 0.05$), 正午 Ψ 随着增温幅度的增加显著降低。与对照相比, 泡泡刺的正午 Ψ 分别降低了 9.7%、23.7% 和 34.4%; 怪柳的正午 Ψ 分别降低了 7.8%、23.8% 和 49.2%; 梭梭的正午 Ψ 分别降低了 18.8%、26.5% 和 47.8%; 柠条的正午 Ψ 分别降低了 59.2%、109.9% 和 135.7% ($P < 0.05$, 图 9)。

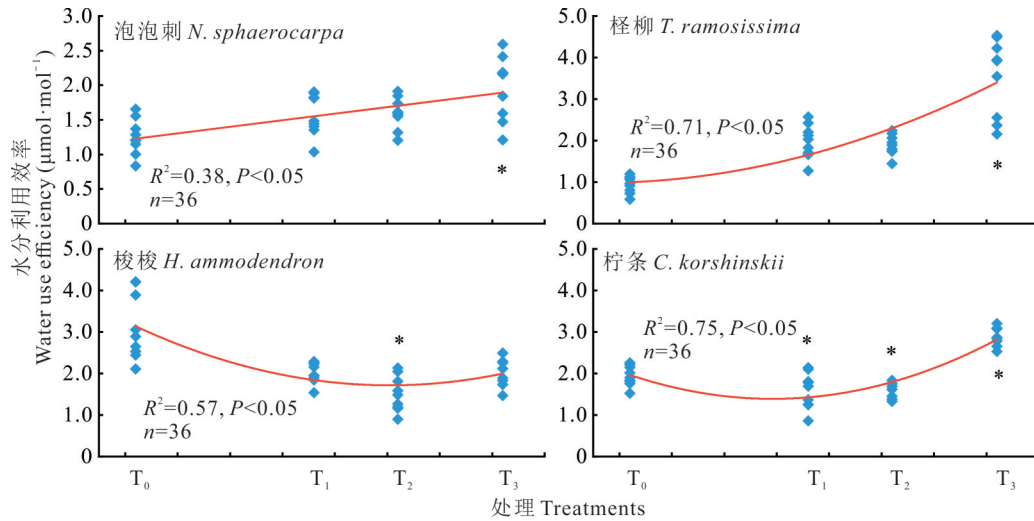


图8 升温对典型荒漠灌木水分利用效率的影响

Fig. 8 Effects of warming on water use efficiency (WUE) of typical desert shrubs

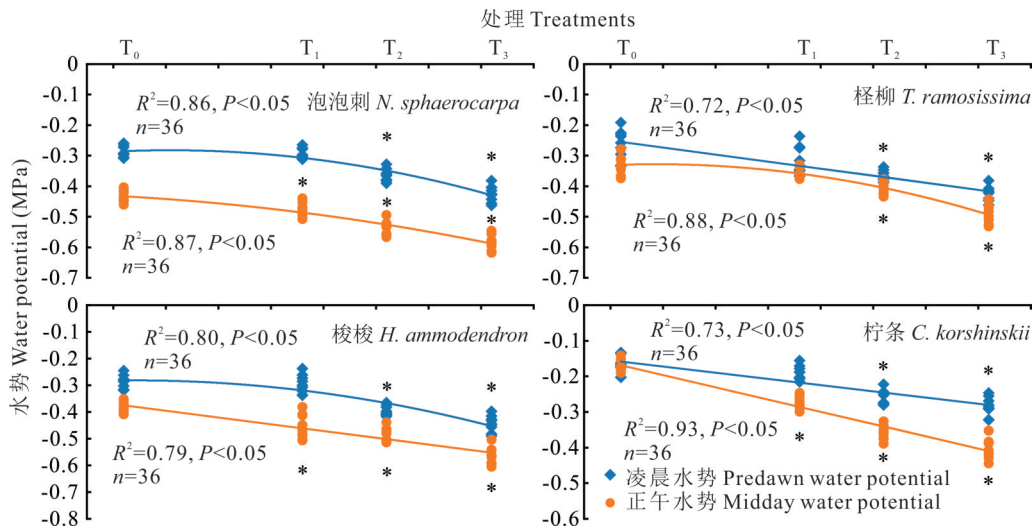


图9 升温对典型荒漠灌木水势的影响

Fig. 9 Effects of warming on water potential (Ψ) of typical desert shrubs

3 讨论

3.1 OTC的增温效应

为准确模拟全球变暖,基于可行性、操作简便性、运行成本和数据采集等因素,目前主要采用被动增温和主动增温两种方式。被动增温包括温室、开顶式气室、降雪栅栏和红外线反射器;主动增温则使用加热电缆和红外线辐射器^[20]。不同增温方法各有优缺点,广泛应用于相关科学研究中。根据以往研究,OTC增温方法能够使空气温度提升2~6℃^[21]。本研究结果与此一致,不同增温梯度下空气平均温度分别上升1.7、2.5和3.5℃,10 cm土壤平均温度分别上升0.6、1.2和1.8℃,40 cm土壤平均温度分别上升0.8、1.2和1.8℃,10 cm土壤湿度分别降低0.24%、0.38%和0.53%,40 cm土壤湿度分别降低0.17%、0.47%和0.57%。OTC增温的原理是利用高透光率材料,允许太阳短波辐射进入,同时有效阻挡地表反射的长波辐射,从而改变能量收支实现增温。同时,空气温度上升带动土壤温度升高,进一步加剧土壤蒸发,导致土壤湿度降低,这与青藏高原进行的研究结果相符^[22]。这些发现验证了模拟增温试验的有效性。然而,OTC装置在提升空气温度的同时也改变了局域小气候,因此后续关于模拟增温的研究需根据研究目的合理选择增温方法。

3.2 模拟增温对植物光合生理特性的影响

增温对植物光合作用的影响存在较大争议,不同研究的结论并不一致。有研究表明,增温可以促进植物的光合作用,因为温度升高能够增强光合作用相关酶的活性,从而提高光合作用的效率^[23]。然而,也有研究发现,增温对光合作用具有抑制作用,原因是高温可能导致叶绿素蛋白变性失活,进而抑制植物光合作用的进行^[24]。此外,还有研究指出,增温对光合作用的影响不显著,主要原因在于某些植物具备较强的温度适应能力,其光合作用相关酶系统及调控机制能够在一定范围内抵御温度变化带来的负面影响^[25]。

净光合速率(P_n)是评估环境因素对光合作用影响的关键指标。本研究发现,增温显著提高了泡泡刺、柽柳和柠条的 P_n ,这一结果与先前有关增温对高寒荒漠植物影响的研究结果一致^[26];这种现象可能是因为光合作用依赖一系列温度敏感的酶促反应,适度升温能够增强光合作用关键酶(如核酮糖-1,5-二磷酸羧化酶/加氧酶)的活性,提高植物的碳同化能力,从而直接促进 P_n 的上升^[27];同时,温度升高加速细胞分裂,增强植物根系对土壤水分和养分的吸收能力,从而间接促进植物生长,这种营养供给的改善对光合作用也具有积极的促进作用^[28]。此外,本研究观察到柠条的 P_n 在增温初期下降,随后随着温度进一步升高有所回升;这可能是由于温度升高在初期短暂抑制了光合作用相关酶活性,在低至中等增温条件下,气孔导度下降限制 CO_2 吸收,导致 P_n 降低;当温度进一步升高时,植物可能启动热适应机制,如增加热激蛋白的表达,从而保护光合作用相关酶免受高温损伤^[29]。与此同时,气孔重新开放,气孔导度增加, CO_2 的吸收得以恢复,导致 P_n 的回升。对于 C_4 植物梭梭,本研究未发现增温对其 P_n 有显著影响; C_4 植物的光合作用机制使其在高温环境中具备更高的光合效率,其光合作用的最适温度通常高于 C_3 植物,通过独特的 C_4 碳固定途径, C_4 植物能够在高温和干旱条件下更有效地进行碳同化^[30],因此在模拟增温条件下,梭梭的 P_n 表现出相对稳定的趋势。这也表明,在研究增温对 C_4 植物的影响时,增温幅度需设定在更高的水平以观察其更显著的响应。

植物气孔是体内外气体交换的主要通道,其开闭状态直接影响光合作用和蒸腾作用等关键生理过程。已有研究表明,增温能够显著提高植物的气孔导度(G_s),增强叶片与大气间的 CO_2 交换,促进光合作用^[31],本研究结果同样显示,增温显著增加了泡泡刺、梭梭和柠条的 G_s ;这是因为温度升高增加了植物细胞内水分子的动能,促进了叶片蒸腾作用,即水分从叶片气孔向大气中散失的过程。当蒸腾速率提高时,植物体内水势下降,叶片水势的降低直接刺激了 G_s 的上升,这是植物为维持水分平衡和气体交换的自我调节机制^[32]。 G_s 的增加不仅为光合作用提供了更多的 CO_2 ,也增强了植物对环境变化的适应能力。然而,本研究还发现,柽柳的 G_s 在增温条件下呈先升后降的趋势,这与先前针对胡枝子(*Lespedeza bicolor*)和糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)的研究结果一致^[33];这种现象可归因于气孔对温度和水分状况的双重调控机制,在温度升高初期,植物通过加快蒸腾速率释放由土壤和空气温度升高带来的多余热量,以避免叶片温度过高导致的热损伤,而蒸腾增加通常伴随着 G_s 的上升,因为气孔开放是蒸腾作用的前提^[34]。但当温度继续升高,超过某一临界温度时,植物体内水分迅速消耗,导致水分亏缺现象加剧,在这种情况下,植物通过一系列生理应激反应进行自我调节,最关键的是脱落酸(abscisic acid, ABA)含量的增加,ABA是植物在水分亏缺条件下释放的信号分子,它会促使气孔关闭以减少进一步的水分损失^[35],从而导致 G_s 的下降。这一机制是植物在极端高温或水分亏缺环境下的一种适应性策略。

胞间 CO_2 浓度(C_i)是植物光合作用过程中的重要生理指标,反映叶肉细胞对 CO_2 的需求和利用情况。当叶肉细胞对 CO_2 需求增加时, C_i 通常会下降;反之,当需求减少时, C_i 上升。因此, C_i 的变化可以间接反映叶片光合能力的强弱^[36]。本研究发现,增温显著提高了4种典型荒漠灌木的 C_i ,这与已有研究结果一致,如增温显著增加了牛皮杜鹃(*Rhododendron aureum*)、小叶章(*Deyeuxia angustifolia*)和猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)的 C_i ^[33];这一现象主要归因于增温对Rubisco加氧酶活性的影响,Rubisco同时具有羧化和加氧化活性,温度升高时,加氧酶活性相对增强,导致光呼吸强度增加,尽管光呼吸消耗了一部分 CO_2 ,但高温对光合作用的光反应阶段,特别是光系统II(PSII)产生不利影响,减少三磷酸腺苷(adenosine triphosphate, ATP)和还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸(nicotinamide adenine dinucleotide phosphate, NADPH)的生成。由于这些光合资源不足,导致碳固定效率降低,未被同化的 CO_2 在胞间积累,导致 C_i 升高^[37]。此外, G_s 直接影响外界 CO_2 进入叶肉细胞的效率, G_s 增加时, CO_2 更

容易通过气孔扩散进入叶片,从而导致 C_i 上升^[38]。在本研究中,增温条件下泡泡刺、梭梭和柠条的 G_s 与 C_i 均显著上升,表明温度升高促进了 CO_2 的气孔扩散,进而增加了 C_i 。然而,本研究还发现,在较高增温幅度下怪柳的 C_i 和 G_s 显著降低,这表明增温对植物的影响存在阈值效应。初期温度升高促进气孔开放和 CO_2 吸收,但当温度进一步升高,超过植物的生理耐受范围时,植物为了减少水分蒸发会关闭气孔,限制大气 CO_2 进入叶片的速率,导致叶肉细胞无法获得足够的 CO_2 ,最终导致 C_i 下降。

3.3 模拟增温对植物水分生理特性的影响

蒸腾速率(T_r)是植物调节水分平衡和适应环境胁迫的重要指标,与净光合速率之间存在密切联系,二者通常呈相互促进的关系。本研究发现,梭梭的 T_r 随增温幅度增加表现出先增大后减小的趋势,与先前有关糙皮桦(*Betula utilis*)和杉木(*Cunninghamia lanceolata*)对增温响应的研究结果一致^[39];这种现象可能是因为植物的 T_r 与 G_s 密切相关,增温导致气孔开放, G_s 增加,使得水分更容易通过蒸腾作用散失,从而提高 T_r ^[40]。但当温度超过植物的耐受范围时,过高的温度会导致气孔关闭, G_s 下降,最终导致 T_r 降低。此外,温度升高还直接影响水分子的扩散速率,随着温度增加,水分子扩散速度加快,植物体内的水分更容易通过气孔蒸发,这也是导致 T_r 增大的另一个关键因素。本研究还发现,怪柳的 T_r 在增温条件下显著下降;这是因为在高温条件下,土壤水分蒸发加速,限制了植物根系从土壤中吸收水分的能力,导致叶片水势降低,水分运输受阻,蒸腾过程也因此受到抑制。在水分供应受限的情况下,植物为了减少水分损失、维持体内水分平衡,主动降低 T_r 以适应水分供给不足的环境^[41]。

水分利用效率(WUE)是指植物消耗单位水分所形成的干物质重量,是光合作用和蒸腾特性的综合体现。本研究发现,增温显著提高了泡泡刺、怪柳和柠条的WUE,也有研究表明增温处理可使克氏针茅(*Stipa krylovii*)的WUE显著增加16.5%^[41],先前研究也表明,荒漠植物在面临高温引发的水分亏缺时,通常会表现出较高的WUE,以确保有限水资源的高效利用,从而抵御干旱胁迫^[42];这种现象可能是由于在增温条件下,植物的 P_n 通常会提高,从而固定更多的 CO_2 ,促进植物生长,进而提高WUE^[43]。同时,温度升高也会加快植物的 T_r ,增加水分流失,但由于光合作用的增幅通常超过水分蒸发的速率,因此植物的WUE提高。此外,增温促进了植物根系的发育,增加根系表面积和分布深度,这种变化不仅增强了植物对水分的吸收能力,还能够使其更好地利用土壤深层的水资源,缓解由于温度升高引发的 T_r 加剧,从而提高了植物的WUE^[44]。然而,也有研究发现增温可能导致植物的WUE显著下降^[45],本研究同样发现增温降低了梭梭的WUE;这表明不同植物对增温的响应存在差异,梭梭WUE的下降可能是由于增温导致其 T_r 的增加幅度超过了 P_n 的提升幅度,从而导致WUE下降。这种现象可能与气孔调节能力的差异有关,在过高温下,尽管 G_s 增加,蒸腾作用增强,但 P_n 的提升受限,尤其是在极端高温条件下,光合作用的酶促反应效率下降,使得植物的WUE反而降低。

叶片水势(Ψ)是植物水分状态的重要生理指标,反映了植物从土壤中吸收水分以维持生长活动的能力^[46]。本研究发现,增温显著降低了4种荒漠灌木的凌晨 Ψ 和正午 Ψ ,这与其他研究结果一致,即随着温度升高,植物的 Ψ 呈逐渐降低的趋势^[47];出现这种现象的原因在于在增温条件下,地表温度升高加剧了土壤水分蒸发,导致土壤含水量显著降低,而植物的水势和土壤水势之间紧密相关,当土壤含水量降低时,植物根系吸收水分的难度增加,迫使植物通过降低叶片水势来增加水分梯度,以维持水分的持续吸收^[48]。此外,温度升高会促进植物的蒸腾作用,增温条件下, T_r 的增加会导致植物的水分消耗加剧,从而引发 Ψ 的下降。植物通过降低 Ψ 来维持水分的运输通道,这种机制保证了在 T_r 较高时,植物可以持续从土壤中吸收水分,防止因水分不足而影响生理功能^[49]。此外,增温不仅影响植物的水分平衡,还可能引发细胞中的氧化应激反应。在高温条件下,活性氧(reactive oxygen species, ROS)在线粒体和叶绿体中积累,过量的ROS会损伤细胞膜的结构并增加其通透性,为应对这种氧化应激,植物通过增加抗氧化物质的生成以及调节膜结构来保护细胞,但这一过程需要消耗大量能量。能量分配的不平衡可能削弱植物对水分的调控能力,导致 Ψ 进一步降低,以维持水分运输和代谢需求的基本平衡^[50]。

4 结论

OTC模拟增温装置能够有效模拟气候变暖,对典型荒漠灌木的光合特性产生显著影响,并表现出明显的种间差异。 C_4 植物梭梭的光合作用在增温下保持相对稳定,净光合速率(P_n)基本不变,但气孔导度(G_s)、胞间 CO_2

浓度(C_i)和蒸腾速率(T_r)显著增加,水分利用效率(WUE)和水势(Ψ)显著降低;而 C_3 植物泡泡刺、柽柳和柠条的 P_n 、 G_s 、 C_i 和WUE显著提高,其中柽柳的 G_s 和 C_i 先增后降,3种植物的 T_r 变化较小甚至降低,而 Ψ 显著降低。总之,荒漠灌木对模拟增温具有良好的适应性,且 C_4 植物的适应性优于 C_3 植物。

参考文献 References:

- [1] Sun Q H, Kong D X, Miao C Y, *et al.* Variations in global temperature and precipitation for the period of 1948 to 2010. *Environmental Monitoring and Assessment*, 2014, 186(9): 5663–5679.
- [2] Chapin III F S, Diaz S. Interactions between changing climate and biodiversity: shaping humanity's future. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2020, 117(12): 6295–6296.
- [3] Kuang X X, Jiao J J. Review on climate change on the Tibetan Plateau during the last half century. *Journal of Geophysical Research-Atmospheres*, 2016, 121(8): 3979–4007.
- [4] Gray V. Climate change 2007: The physical science basis summary for policymakers. *Energy and Environment*, 2007, 18(3/4): 433–440.
- [5] Cunningham S J, Martin R O, Hojem C L, *et al.* Temperatures in excess of critical thresholds threaten nestling growth and survival in a rapidly-warming arid savanna: a study of common fiscals. *PLoS One*, 2013, 8(9): e74613.
- [6] Bai W M, Wan S Q, Niu S L, *et al.* Increased temperature and precipitation interact to affect root production, mortality, and turnover in a temperate steppe: implications for ecosystem C cycling. *Global Change Biology*, 2010, 16(4): 1306–1316.
- [7] Fu G, Zhang H R, Sun W. Response of plant production to growing/non-growing season asymmetric warming in an alpine meadow of the Northern Tibetan Plateau. *Science of the Total Environment*, 2019, 650(Part2): 2666–2673.
- [8] Root T L, Price J T, Hall K R, *et al.* Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 2003, 421(6918): 57–60.
- [9] Reyes-Fox M, Steltzer H, Trlica M J, *et al.* Elevated CO₂ further lengthens growing season under warming conditions. *Nature*, 2014, 510(7504): 259–262.
- [10] Crous K Y. Plant responses to climate warming: physiological adjustments and implications for plant functioning in a future, warmer world. *American Journal of Botany*, 2019, 106(8): 1049–1051.
- [11] Smith N G, Dukes J S. Short-term acclimation to warmer temperatures accelerates leaf carbon exchange processes across plant types. *Global Change Biology*, 2017, 23(11): 4840–4853.
- [12] Zhai B Y, Hu Z Y, Sun S Q, *et al.* Characteristics of photosynthetic rates in different vegetation types at high-altitude in mountainous regions. *Science of the Total Environment*, 2024, 907(1): 168071.
- [13] Arft A M, Walker M D, Gurevitch J, *et al.* Responses of tundra plants to experimental warming: meta-analysis of the international tundra experiment. *Ecological Monographs*, 1999, 69(4): 491–511.
- [14] Liu H Y, Mi Z R, Lin L, *et al.* Shifting plant species composition in response to climate change stabilizes grassland primary production. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2018, 115(16): 4051–4056.
- [15] Gielen B, Naudts K, Dhaese D, *et al.* Effects of climate warming and species richness on photochemistry of grasslands. *Physiologia Plantarum*, 2007, 131(2): 251–262.
- [16] Malfasi F, Cannone N. Climate warming persistence triggered tree ingression after shrub encroachment in a high alpine tundra. *Ecosystems*, 2020, 23(8): 1657–1675.
- [17] Brigham L M, Esch E H, Kopp C W, *et al.* Warming and shrub encroachment decrease decomposition in arid alpine and subalpine ecosystems. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2018, 50(1): e1494941.
- [18] Dong X, Li Y H, Xin Z M, *et al.* Gobi shrub species diversity and its distribution pattern in west Hexi Corridor. *Arid Land Geography*, 2020, 43(6): 1514–1522.
董雪, 李永华, 辛智鸣, 等. 河西走廊西段戈壁灌木群落多样性及其分布格局研究. *干旱区地理*, 2020, 43(6): 1514–1522.
- [19] Braun S, Thomas V F D, Quiring R, *et al.* Does nitrogen deposition increase forest production? The role of phosphorus. *Environmental Pollution*, 2010, 158(6): 2043–2052.
- [20] Marion G M, Henry G H R, Freckman D W, *et al.* Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology*, 1997, 3(Supple1): 20–32.
- [21] Stenstrom M, Gugerli F, Henry G H R. Response of *Saifraga oppositifolia* L. to simulated climate change at three contrasting

- latitudes. *Global Change Biology*, 1997, 3(Supple1): 44–54.
- [22] Li N, Wang G X, Yang Y, *et al.* Short-term effects of temperature enhancement on community structure and biomass of alpine meadow in the Qinghai–Tibet Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2011, 31(4): 895–905.
李娜, 王根绪, 杨燕, 等. 短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响. *生态学报*, 2011, 31(4): 895–905.
- [23] Wan S Q, Xia J Y, Liu W X, *et al.* Photosynthetic overcompensation under nocturnal warming enhances grassland carbon sequestration. *Ecology*, 2009, 90(10): 2700–2710.
- [24] 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*. *Plant and Soil*, 2005, 269(1): 131–139.
- [25] Llorens L, Penurlas J, Estiarte M. Ecophysiological responses of two Mediterranean shrubs, *Erica multiflora* and *Globularia alypum*, to experimentally drier and warmer conditions. *Physiologia Plantarum*, 2003, 119(2): 231–243.
- [26] Feng J, Zhang X F, Dong S K, *et al.* Effect of climate warming and nitrogen deposition on net photosynthetic rate of alpine plants on Qinghai–Tibet Plateau. *Pratacultural Science*, 2018, 35(4): 781–790.
冯憬, 张相锋, 董世魁, 等. 增温与氮沉降对高寒植物净光合速率的影响. *草业科学*, 2018, 35(4): 781–790.
- [27] Fan Y H, Lv Z Y, Qin B Y, *et al.* Night warming at the vegetative stage improves pre-anthesis photosynthesis and plant productivity involved in grain yield of winter wheat. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2022, 186(9): 19–30.
- [28] Yuan S Y, Xie L J, Ye S Y, *et al.* Responses of photosynthetic characteristics of *Phragmites australis* to simulated warming in salt marshes of the Yellow Sea and Bohai Sea, China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2023, 34(7): 1825–1833.
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. *应用生态学报*, 2023, 34(7): 1825–1833.
- [29] Ding Y L, Shi Y T, Yang S H. Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures. *Molecular Plant*, 2020, 13(4): 544–564.
- [30] Liu T T, Zhu X F, Zhang S Z, *et al.* Impact of threshold selection on the spatiotemporal change characteristics of high temperature. *Scientia Geographica Sinica*, 2023, 43(4): 726–736.
刘婷婷, 朱秀芳, 张世喆, 等. 阈值选择对高温时空变化特征的影响. *地理科学*, 2023, 43(4): 726–736.
- [31] Zhang Y B, Ma K P. Geographic distribution patterns and status assessment of threatened plants in China. *Biodiversity and Conservation*, 2008, 17(4): 1783–1798.
- [32] Liu Y, Zhang L N, Liu X H, *et al.* Research progress from individual plant physiological response to ecological model prediction under drought stress. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(24): 10042–10053.
刘燕, 张凌楠, 刘晓宏, 等. 干旱胁迫植物个体生理响应及其生态模型预测研究进展. *生态学报*, 2023, 43(24): 10042–10053.
- [33] He Y Z, Huang W D, Wang H H, *et al.* Leaf photosynthetic responses to warming and precipitation reduction of three dominant species in Horqin sandy land. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2022, 42(4): 684–693.
何远政, 黄文达, 王怀海, 等. 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. *西北植物学报*, 2022, 42(4): 684–693.
- [34] Zhang Y T, Ye W M, Xiong D C, *et al.* Seasonal dynamics in photosynthetic characteristics and growth of *Cunninghamia lanceolata* saplings and their response to soil warming. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2024, 35(1): 195–202.
张雅婷, 叶旺敏, 熊德成, 等. 杉木幼树光合特性与生长的季节变化及其对土壤增温的响应. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 195–202.
- [35] Xu W H. Bosten Tamarix study photosynthesis characteristics under the gradients of soil water-salt. Urumqi: Xinjiang Normal University, 2016.
徐文海. 水盐梯度下博斯腾湖多枝怪柳光合作用特征研究. 乌鲁木齐: 新疆师范大学, 2016.
- [36] Zhu X C, Song F B, Liu F L, *et al.* Carbon and nitrogen metabolism in arbuscular mycorrhizal maize plants under low-temperature stress. *Crop and Pasture Science*, 2015, 66(1): 62–70.
- [37] Yang Y L, Xu J, Huang L C, *et al.* PGL, encoding chlorophyllide a oxygenase 1, impacts leaf senescence and indirectly affects grain yield and quality in rice. *Journal of Experimental Botany*, 2016, 67(5): 1297–1310.
- [38] Sun X Z, Zhang L N, Dai Y J, *et al.* Effect of increased canopy temperature on cotton plant dry matter accumulation and its physiological mechanism. *Acta Agronomica Sinica*, 2012, 38(4): 683–690.
孙啸震, 张黎妮, 戴艳娇, 等. 花铃期增温对棉花干物重累积的影响及其生理机制. *作物学报*, 2012, 38(4): 683–690.
- [39] Ye W M, Xiong D C, Yang Z J, *et al.* Effect of soil warming on growth and photosynthetic characteristics of *Cunninghamia*

- lanceolata* saplings. *Acta Ecologica Sinica*, 2019, 39(7): 2501–2509.
- 叶旺敏, 熊德成, 杨智杰, 等. 模拟增温对杉木幼树生长和光合特性的影响. *生态学报*, 2019, 39(7): 2501–2509.
- [40] Mei X R, Zhong X L, Liu X Y. Improving water use efficiency of crops by exploring variety differences. *Acta Agronomica Sinica*, 2013, 39(5): 761–766.
- 梅旭荣, 钟秀丽, 刘晓英. 探讨品种间差异改良作物水分利用效率. *作物学报*, 2013, 39(5): 761–766.
- [41] Yan Y L, Zhang L X, Wan Z Q, *et al.* Effects of simulated warming and precipitation enhancement on photosynthesis of *Stipa krylovii*. *Acta Prataculturae Sinica*, 2016, 25(2): 240–250.
- 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. *草业学报*, 2016, 25(2): 240–250.
- [42] Rouhi V, Samson R, Lemeur R, *et al.* Photosynthetic gas exchange characteristics in three different almond species during drought stress and subsequent recovery. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 59(2): 117–129.
- [43] Wang F, Sun Z G, Yin F, *et al.* Effects of elevated temperature and CO₂ on the photosynthetic characteristics of intercropping maize. *Scientia Agricultura Sinica*, 2021, 54(1): 58–70.
- 王飞, 孙增光, 尹飞, 等. 增温增CO₂对间作玉米光合特性的影响. *中国农业科学*, 2021, 54(1): 58–70.
- [44] Sun B Y. Effects of experimental warming on the key processes of carbon cycling in the Yellow River Delta. Shanghai: East China Normal University, 2022.
- 孙宝玉. 模拟增温对黄河三角洲湿地生态系统碳循环关键过程的影响及机制. 上海: 华东师范大学, 2022.
- [45] Jiang X H, Xie L J, Ye S Y, *et al.* Responses of photosynthetic characteristics of *Phragmites australis* and *Spartina alterniflora* to the simulated warming in Jiangsu coastal wetlands. *Acta Ecologica Sinica*, 2022, 42(19): 7760–7772.
- 江星浩, 谢柳娟, 叶思源, 等. 江苏滨海湿地芦苇和互花米草光合特性对模拟增温的响应. *生态学报*, 2022, 42(19): 7760–7772.
- [46] Xu B H. Effect of soil depth on the cold and drought resistance of *Parthenocissus quinquefolia* and *Pueraria montana*. Baoding: Hebei Agricultural University, 2022.
- 许北华. 土层厚度对五叶地锦和葛的抗寒、抗旱能力的影响. 保定: 河北农业大学, 2022.
- [47] Wang S Q, Zhou G S, Zhou M Z, *et al.* Photosynthetically physiological mechanism of *Stipa krylovii* withered and yellow phenology response to precipitation under the background of warming. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2021, 32(3): 845–852.
- 王思琪, 周广胜, 周梦子, 等. 增温背景下克氏针茅枯黄期物候对降水响应的光合生理机制. *应用生态学报*, 2021, 32(3): 845–852.
- [48] Gao G R. The physiological and molecular mechanism of *Hippophae rhamnoides* in response to drought stress and rehydration. Beijing: Chinese Academy of Forestry, 2019.
- 高国日. 沙棘对干旱胁迫和复水响应的生理及分子机制. 北京: 中国林业科学研究院, 2019.
- [49] Li W B, Zhang H X, Zhang Y S, *et al.* Influence of diurnal asymmetric warming on carbon sink capacity in a broadleaf Korean pine forest in Changbai mountains, China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2023, 47(9): 1225–1233.
- 李伟斌, 张红霞, 张玉书, 等. 昼夜不对称增温对长白山阔叶红松林碳汇能力的影响. *植物生态学报*, 2023, 47(9): 1225–1233.
- [50] Dwivedi S K, Basu S, Kumar S, *et al.* Enhanced antioxidant enzyme activities in developing anther contributes to heat stress alleviation and sustains grain yield in wheat. *Functional Plant Biology*, 2019, 46(12): 1090–1102.