

DOI:10.11686/cyxb2025073

http://cyxb.magtech.com.cn

邓文辉, 宋珂辰, 张浩, 等. 降水变化对荒漠草原植物群落主要物种气孔形态和光合生理特性的影响. 草业学报, 2026, 35(1): 65—78.

DENG Wen-hui, SONG Ke-chen, ZHANG Hao, *et al.* Effects of changes in precipitation on stomatal morphology and photosynthetic and physiological characteristics of major species in desert steppe plant communities. Acta Prataculturae Sinica, 2026, 35(1): 65—78.

降水变化对荒漠草原植物群落主要物种气孔形态和光合生理特性的影响

邓文辉¹, 宋珂辰¹, 张浩¹, 管思雨¹, 雍嘉仪¹, 谢铁娜², 胡海英^{1*}

(1. 宁夏大学林业与草业学院, 宁夏 银川 750021; 2. 宁夏大学科学技术研究院, 宁夏 银川 750021)

摘要:本研究以宁夏荒漠草原植物群落的主要物种短花针茅、赖草、牛枝子、银灰旋花、远志为对象, 设置增加 50% 自然降水量(PA), 自然降水量(CK), 减少 50% 自然降水量(PR)3 个处理, 研究了不同降水量下, 荒漠草原主要植物叶片光合、气孔形态特征、水分利用效率的变化, 揭示了荒漠草原主要植物对降水改变的光合适应机制, 以为荒漠草原生态系统管理以及应对全球气候变化趋势所带来的影响提供理论依据。结果表明: 在荒漠草原, 植物通过增加叶片气孔的周长和面积来降低蒸腾速率和气孔导度, 从而降低净光合速率、提高水分利用效率达到适应干旱环境的目的。其中银灰旋花的净光合速率对降水量变化最敏感, PA 处理下的净光合速率是 PR 处理的 6.65 倍, 同时其水分利用效率最低。而赖草对水分的利用能力最高, 短花针茅和远志次之。各主要群落植物的比叶面积指数均随降水量减少而显著增大($P < 0.05$)。植物叶片气孔形状偏向于圆形会增加植物的水分利用效率, 而叶片气孔形状偏向于长形会增加植物的净光合速率。综合分析后可以看出, 这 5 种植物中光合和水分利用的生态适应能力的高低为短花针茅 > 赖草 > 远志 > 银灰旋花 > 牛枝子。

关键词: 荒漠草原; 降水变化; 光合作用; 气孔特征; $\delta^{13}\text{C}$; 比叶面积

Effects of changes in precipitation on stomatal morphology and photosynthetic and physiological characteristics of major species in desert steppe plant communities

DENG Wen-hui¹, SONG Ke-chen¹, ZHANG Hao¹, GUAN Si-yu¹, YONG Jia-yi¹, XIE Tie-na², HU Hai-ying^{1*}

1. College of Forestry and Grassland, Ningxia University, Yinchuan 750021, China; 2. Institute of Science and Technology, Ningxia University, Yinchuan 750021, China

Abstract: In this study, we investigated the photosynthetic adaptation mechanisms of five dominant plant species in the desert steppe of Ningxia (*Stipa breviflora*, *Lespedeza secalinus*, *Lespedeza potaninii*, *Convolvulus ammannii*, and *Polygala tenuifolia*) under altered precipitation regimes. Three treatments were applied: precipitation increased by 50% (PA), natural precipitation (CK), and precipitation decreased by 50% (PR). We examined changes in leaf photosynthetic parameters, stomatal morphology, and water use efficiency (WUE) to elucidate how these plants adapt to varying water availability. The results show that desert steppe plants were able to enhance their drought tolerance by increasing the stomatal perimeter and area, thereby reducing the transpiration rate and stomatal conductance. These adaptations lowered the net photosynthetic rate (P_n) and increased the WUE. *C. ammannii* exhibited the highest sensitivity of P_n to changes in precipitation, with the P_n in the PA treatment being 6.65-fold that

收稿日期: 2025-03-06; 改回日期: 2025-04-21

基金项目: 国家自然科学基金项目(32160406)和宁夏高等学校一流学科建设(草学学科)项目(NXYLXK2017A01)资助。

作者简介: 邓文辉(1999—), 男, 甘肃天水人, 在读硕士。E-mail: 1657187804@qq.com

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: haiying@nxu.edu.cn

in the PR treatment, although it had the lowest WUE among the five plants. *L. secalinus* had the highest WUE, followed by *S. breviflora* and *P. tenuifolia*. The specific leaf area (SLA) of all species significantly increased with reduced precipitation ($P < 0.05$). Stomatal shape also influenced drought adaptation; rounder stomata were correlated with higher WUE, whereas elongated stomata were correlated with enhanced P_n . As indicated by changes in photosynthesis and water use, the five plants were ranked from highest ecological adaptability to lowest as follows: *S. breviflora* > *L. secalinus* > *P. tenuifolia* > *C. ammannii* > *L. potaninii*. These findings provide theoretical insights into the management of desert steppe ecosystems under the conditions of global climate change.

Key words: desert steppe; precipitation variability; photosynthesis; stomatal characteristics; $\delta^{13}\text{C}$; specific leaf area

全球气候变化导致的气温持续升高正在深刻改变地球的水文循环系统,其中干旱地区扩展与干旱频率增加、极端天气事件频发以及降水格局失衡构成了相互强化的三重危机,正在影响着生态系统的稳定性^[1]。各种类型植被的生产力均有所降低,水资源时空分布愈发不均衡,干旱地区缺水问题雪上加霜,草地环境安全更是受到前所未有的冲击,其中荒漠草原受到干旱问题的影响最为严重^[2],因此,耐受干旱是荒漠草原物种组成与分布的重要驱动因素。据调查,荒漠草原占据我国天然草地的8.1%^[3],而在宁夏,荒漠草原占据天然草地面积的一半以上^[4],主要地处农牧交错带的生态脆弱区,是宁夏重要的生态屏障和牧业基地。荒漠草原区的植被对防治荒漠化、维护生态屏障具有决定性作用。在此环境中长期生存的植物,在这种干旱贫瘠的生态环境下形成了对抗干旱、低温等不良环境因素的强大适应能力,其生产力与光合能力、水分有效利用紧密相关。

光合作用是植物利用阳光将二氧化碳和水转化为养分的生命过程,这一过程为植物生长提供基本营养,是整个生物圈的基础^[5]。净光合速率、蒸腾速率、胞间 CO_2 浓度和气孔导度等气体交换参数能够定量地反映植物光合作用中水气的交换情况^[6],不仅能直接影响植物的初级生产力,提高荒漠草原的物种多样性^[7],还能够调节生态系统的水分循环,使荒漠草原的植物适应降水等气候因素的变化,维持荒漠草原的生态平衡^[8]。

陈林等^[9]通过测定荒漠草原优势植物猪毛蒿(*Artemisia scoparia*)的光合参数,得出在降水量增加的情况下,猪毛蒿的净光合速率显著增加,气孔限制值显著降低,而在降水量减少后,其胞间 CO_2 显著降低的结论。尹作天等^[10]探究荒漠草原中石生针茅(*Stipa tianschanica*)对极干旱进程的响应机制,发现在干旱进程加剧的过程中,石生针茅对碳源的吸收逐渐降低,同时其水分利用效率也随之减少,由此可以看出,石生针茅生态系统的碳交换与土壤含水量密切相关。

叶片的碳稳定同位素组成($\delta^{13}\text{C}$)取决于环境与叶片细胞的 CO_2 浓度比值,并受到净光合速率与气孔导度的影响^[11],因此,碳同位素与植物光合速率密切相关。大量研究表明^[12-14],植物叶片的 $\delta^{13}\text{C}$ 受降水、温度、叶片养分与含水量等的影响,在不同条件下会发生极大的变化。胡海英等^[15]通过探讨宁夏荒漠草原植物群落特征和植物对水分的利用效率,发现群落优势植物雨季的 $\delta^{13}\text{C}$ 显著低于旱季,其中甘草(*Glycyrrhiza uralensis*)最节水,而短花针茅(*Stipa breviflora*)和猪毛蒿水分利用效率较为保守。比叶面积指数与植物的生长策略、光合作用、资源利用等生理活动密切相关^[16]。一般而言,植物叶片高SLA值通常代表着植物的快速生长,其叶片一般较薄,而在外界环境不适合植物生长时,植物会减小SLA值,增加叶片厚度,以保存资源对抗周围的不良环境^[17]。岳喜元等^[18]探究了草原优势植物羊草(*Leymus chinensis*)对降水量的响应,发现草原植物群落通过改变叶片的比叶面积来适应短期极端干旱。

气孔是植物与大气交换水气的重要通道,植物通过气孔对周围环境中的气体与水分进行交换,调控着植物的呼吸作用与光合作用等生理活动^[19]。在水分充足时,气孔会保持开放,而在干旱条件下,植物会通过激素(如脱落酸)的作用促使气孔关闭,以节省水分^[20]。植物在短期内的光合作用能够通过气孔的开合对自身光合作用与生理活动进行调节,但在长期的干旱胁迫下,气孔的形态特征与分布会发生改变,以适应环境的胁迫^[21]。有研究发现^[22],气孔大小与气孔密度呈显著负相关关系。而气孔大小、气孔密度对降水、 CO_2 浓度、温度等的响应研究并未统一^[23-24],说明在外界环境的影响下,叶片的气孔特征对环境的适应并未有明确的适应策略。

近年来,荒漠草原植物群落的研究主要集中在植物的生理指标与土壤微生物及土壤理化性质方面,而对草原植物光合作用的研究也仅仅停留在优势植物,从群落水平对共存植物光合结构与生理适应机制的研究还较为匮乏。本研究通过模拟降水量的变化,在以往的研究^[25]基础上结合 $\delta^{13}\text{C}$ 和比叶面积,探究荒漠草原主要植物气孔形态和气体交换参数对降水变化的响应特征,揭示荒漠草原主要植物对降水改变的光合适应机制,以为荒漠草原生态系统管理以及应对全球气候变化趋势所带来的影响提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

本试验样地地理位置如图 1 所示,位于宁夏盐池县高沙窝镇长期禁牧封育草地(37°51′—38°10′ N, 106°30′—107°10′ E),海拔 1450 m。处于鄂尔多斯台地向黄土高原过渡地带,属于典型的中温带大陆性气候。年均温 8.1 °C,年均降水量为 296.5 mm,年际变化幅度在 30% 以上;降水多分布在 7—9 月,这一时期降水量占全年的 65% 以上,年均蒸发量为 2136 mm,无霜期为 160 d 左右。该区域地貌为缓坡丘陵,地势南高北低。土壤类型为风沙土,土壤基本特性如表 1 所示,天然降水是植物利用水分的主要来源。研究区在试验处理期间,月平均温度与月平均降水量数据如图 2 所示,数据来源于国家地球系统科学数据中心(<http://www.geodata.cn>)。试验地处理期间月最高平均温度在 2022 年 7 月,为 23.7 °C;月最低平均温度在 2022 年 1 月,为 -5.4 °C。降水量主要集中在 2022 年 7—9 月,试验处理期间总降水量为 375.83 mm。

1.2 试验设计

本试验于 2021 年 10 月开展,在封育草地选择植被生长均匀的 35 m × 25 m 地块作为研究样地,将试验地划分为 9 个试验小区,每个试验小区面积为 60 m² (10 m × 6 m),小区间设置 2 m 的过道,同时在小区四周埋入高出地面 30 cm 的隔离带,以避免水分扩散影响试验。试验采用单因素随机区组设计,水分梯度设置为增加 50% 自然降水量(PA)、自然降水量(CK)、减少 50% 自然降水量(PR),每个处理进行 3 次重复。试验采用固定式遮雨棚模拟降水量减少,在 PR 处理小区正上方布设固定式遮雨棚,采用钢架结构和透明减雨片,通过减雨片(倾斜角度为 45°)将雨水通过滴灌管输送到 PA 处理的试验小区,为保证来自减雨区雨水均匀排入 PA 小区,将滴灌管均匀扎孔并封住管道末端。在对照组和 PA 处理样地设置同样的支撑钢架,并在其顶部以同样比例布设开口向下的透明减雨片,保证所有小区的遮阴条件一致。试验开始时间为 2021 年 10 月,检测时间为 2022 年 9 月。试验期间 PA 处理降水量为 563.75 mm,CK 降水量为 375.83 mm,PR 处理降水量为 187.92 mm。降水量

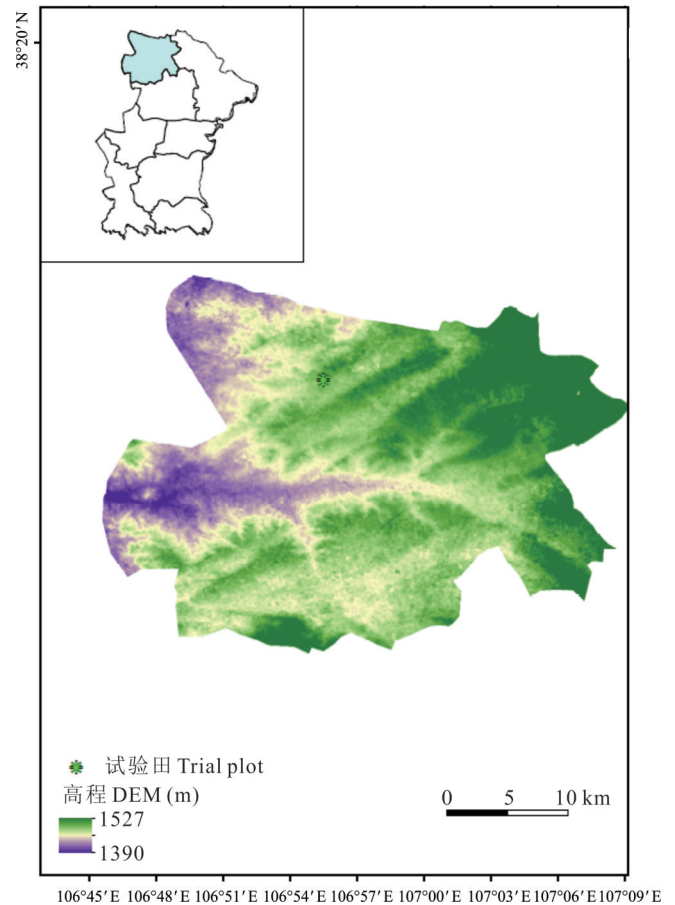


图 1 试验地地理位置

Fig. 1 Geographic location of the test site

基于自然资源部标准地图服务网站GS(2022)4308号标准地图制作,底图边界无修改。Based on the standard map service website of the Ministry of Natural Resources with the drawing review No.GS(2022)4308, the boundary of the base map is not modified. DEM: Digital elevation model.

表 1 试验地土壤基本特性

Table 1 Basic soil characteristics of the test site

土层深度 Soil depth (cm)	容重 Bulk density (g·cm ⁻³)	田间持水量 Field capacity (g·kg ⁻¹)	pH	无机碳含量 Inorganic carbon content (g·kg ⁻¹)
0~15	1.43	18.75	8.86	7.61
15~30	1.42	19.79	8.86	8.13
30~45	1.47	19.19	8.74	12.38

变化下植被重要值及生物量如表2所示,短花针茅为群落优势物种,赖草(*Leymus secalinus*)、银灰旋花(*Convolvulus ammannii*)、牛枝子(*Lespedeza potaninii*)、远志(*Polygala tenuifolia*)为主要伴生种。本研究对这5种植物进行研究。

1.3 植被调查与样品采集

采样时间选取荒漠草原植被生长旺季(9月,生物量高峰期),在每个处理小区内选择地势相对平坦、植物长势均匀的区域,设置3个小样方(1 m×1 m),在每个样方内随机测量20株植物高度,求平均值作为样方冠层高度,将样方冠层平均高度作为样地冠层高度,再记录植物种密度、频度等生长指标,并使用收获法^[26]进行地上生物量的采集。同时采集样方内主要群落植物10~20片完全伸展且无病虫害的成熟叶片,及时放入低温保温箱,带回实验室测定气孔指数与比叶面积^[27]。

1.4 指标测定

1.4.1 物种重要值计算 草地群落的重要值计算方法如下:

$$IV = RF + RC + RH$$

式中:IV为重要值(importance value),RF为相对频度(relative frequency),RC为相对盖度(relative coverage),RH为相对高度(relative height)。

$$RF = \frac{F_i}{\sum F_i}$$

$$RC = \frac{C_i}{\sum C_i}$$

$$RH = \frac{H_i}{\sum H_i}$$

式中: F_i 为某个物种的频度, $\sum F_i$ 为所有物种的总频度; C_i 为某个物种的盖度(m^2), $\sum C_i$ 为所有物种盖度之和(m^2); H_i 为某种植物种群的高度(m), $\sum H_i$ 为样方中所有植物高度之和(m)^[28]。

1.4.2 植物生物量测定 将采集的植物地上部分放入烘箱(博泰 GZX-DH,上海)中杀青(105 °C,30 min),继续于75 °C烘箱烘干24 h,烘干后称其干重并记录地上生物量。

1.4.3 气体交换参数测定 选一个晴朗的天气,在09:00—11:00选取各处理植株中部叶片,用Li-6800光合仪(美国)测定叶片净光合速率(net photosynthetic rate, P_n)、蒸腾速率(transpiration rate, T_r)、气孔导度(stomatal conductance, G_s)和胞间CO₂浓度(intercellular CO₂ concentration, C_i)。与之配套使用的2 cm×3 cm标准气室可以独立控制光合光量子通量密度(photosynthetic light quantum flux density, PPFD)、CO₂浓度、叶片温度和气室湿度。测量气体交换参数时设定叶室内光照强度为1000 $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ 、叶室CO₂浓度控制在(400±2) $\mu\text{mol}\cdot\text{mol}^{-1}$,重复3次^[29]。水分利用效率(water use efficiency, WUE)和气孔限制值(stomatal limit value, L_s)通过以下公式计算得出:

$$WUE = P_n/T_r$$

$$L_s = 1 - C_i/C_a$$

式中: C_a 为测量时环境CO₂浓度^[29]。

1.4.4 气孔形态指数测定 使用透明指甲油印迹制片法^[30]测定气孔密度与气孔长度与宽度,在叶片背部选取无病斑处,擦拭干净,涂抹大约1 cm×1 cm指甲油,干燥后用镊子轻轻撕下指甲油,在盖玻片上滴1~2滴蒸馏水,

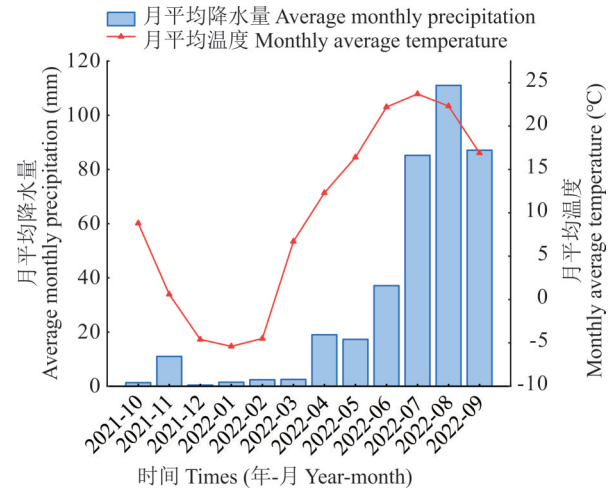


图2 试验地月降水量与月温度变化

Fig. 2 Changes in monthly precipitation and temperature in the test site

然后放在载玻片上,盖上盖玻片,吸收剩余水分。在 MOTIC 显微镜(美国)下观察,随机选择 3 个不同视野,每个视野拍 5 张,共 15 张叶片气孔显微结构照,记录每张照片的面积(area, S)和气孔的数量(number of stomata, N),然后每张照片随机选取 5 个气孔随机选择 5 张计算气孔密度,并利用 ImageJ(美国)测量单个气孔长度(stomatal length, L)和宽度(stomatal width, W)、气孔周长(stomatal circumference, SZ)和气孔面积(stomatal area, SA)。计算公式如下:

$$SLW = \frac{L}{W}$$

$$SD = \frac{N}{S}$$

$$SZ = (L \times W \times \pi) / 4$$

$$SA = L \times W$$

式中:SLW 为气孔长宽比;SD 为气孔密度(No. · mm⁻²)^[31]。

1.4.5 比叶面积测定 在实验室内将叶片浸泡于 4 °C 的去离子水中 6 h,使用台式扫描仪(Epson Perfection V 700, Seiko Epson Corp, Suwa, 日本)对叶片进行扫描,采用 WinRHIZO 根系分析系统软件(Regent Instruments Inc. Quebec, 加拿大)对叶片图像进行分析,获得叶片表面积。将扫描后的叶片分别装入纸信封在 105 °C 下杀青 15 min,70 °C 下烘干至恒重,称取叶干重。并计算比叶面积(specific leaf area, SLA),公式为:

$$SLA = \frac{LA}{LD}$$

式中:LA 为叶面积;LD 为叶干重^[32]。

1.4.6 稳定碳同位素样品测定 在清华大学地球系统科学系稳定同位素实验室使用 MAT253 同位素比率质谱仪(isotope ratio mass spectrometer, 德国)和 EA-HT 元素分析仪(elemental analyzer, 英国)测定其碳稳定性同位素值($\delta^{13}C$ 测定精度为 $\pm 0.1\text{‰}$),并与国际标准物(Pee Dee Belemnite, PDB)比对后计算出样品的 $\delta^{13}C$ 值。计算公式为:

$$\delta = \frac{(R_{sa} - R_{st}) \times 1000\text{‰}}{R_{st}}$$

式中: δ 为 $\delta^{13}C$ 值; R_{sa} 为样品中元素的重轻同位素丰度比; R_{st} 为国际通用标准物(V-SMOW、PDB)的重轻同位素丰度比^[13]。

表 2 群落植物物种组成特征及生物量

Table 2 Species composition characteristics and biomass of plant communities

物种 Species	科 Family	生活型 Life style	根系类型 Root type	重要值 Important value			生物量 Biomass (g·m ⁻²)		
				PA	CK	PR	PA	CK	PR
短花针茅 <i>S. breviflora</i>	禾本科 Gramineae	多年生草本 Perennial herb	须根系 Fibrous root system	0.81	0.95	0.89	134.31	90.81	25.97
银灰旋花 <i>C. ammannii</i>	旋花科 Convolvulaceae	多年生草本 Perennial herb	直根系 Straight root system	0.10	0.27	0.28	10.66	17.20	5.21
牛枝子 <i>L. potaninii</i>	豆科 Leguminosae	半灌木 Semi-shrubs	须根系 Fibrous root system	0.36	0.18	0.11	8.37	3.63	0.22
赖草 <i>L. secalinus</i>	禾本科 Gramineae	多年生草本 Perennial herb	须根系 Fibrous root system	0.54	0.67	0.45	2.10	2.96	2.07
远志 <i>P. tenuifolia</i>	远志科 Polygalaceae	多年生草本 Perennial herb	直根系 Straight root system	0.18	0.12	0.20	2.36	1.06	0.32
猪毛菜 <i>Salsola collina</i>	苋科 Amaranthaceae	一年生草本 Annual herb	直根系 Straight root system	0.22	0.06	0.03	0.75	0.43	0.83
狭叶米口袋 <i>Guaeldenstaedtia verna</i>	豆科 Leguminosae	多年生草本 Perennial herb	直根系 Straight root system	0.11	0.04	0.04	0.16	0.36	0.02
骆驼蒿 <i>Peganum nigellastrum</i>	白刺科 Nitramiaceae	多年生草本 Perennial herb	须根系 Fibrous root system	0.10	0.14	0.22	1.73	0.67	1.40
老瓜头 <i>Vincetoxicum mongolicum</i>	夹竹桃科 Apocynaceae	多年生草本 Perennial herb	须根系 Fibrous root system	0.18	0.04	0.00	0.43	0.43	0.00
阿尔泰狗娃花 <i>Aster altaicus</i>	菊科 Compositae	多年生草本 Perennial herb	须根系 Fibrous root system	0.00	0.08	0.07	0.00	0.00	0.00
二裂委陵菜 <i>Sibbaldianthe bifurca</i>	蔷薇科 Rosaceae	多年生草本 Perennial herb	直根系 Straight root system	0.08	0.08	0.20	0.22	0.02	0.00
砂针棘豆 <i>Oxytropis racemosa</i>	豆科 Leguminosae	多年生草本 Perennial herb	直根系 Straight root system	0.08	0.09	0.06	0.83	0.16	0.37
白草 <i>Pennisetum flaccidum</i>	禾本科 Gramineae	多年生草本 Perennial herb	须根系 Fibrous root system	0.00	0.12	0.00	0.00	0.00	0.00
猫头刺 <i>Oxytropis aciphylla</i>	豆科 Leguminosae	半灌木 Semi-shrubs	直根系 Straight root system	0.00	0.08	0.09	0.29	0.00	0.65

PA: 增加 50% 自然降水量 50% increase in natural precipitation; CK: 自然降水量 Natural precipitation; PR: 减少 50% 自然降水量 50% decrease in natural precipitation. 下同 The same below.

1.5 数据统计与分析

采用Excel 2023软件处理基础数据,采用SPSS 27软件的单因素ANOVA方差法分析处理间显著差异性 ($P < 0.05$),使用Origin 2024软件对试验结果进行可视化处理。

2 结果与分析

2.1 降水量变化对群落主要植物光合参数的影响

随着降水量的变化,5种植物的蒸腾速率和净光合速率均有显著差异 ($P < 0.05$,图3)。短花针茅的蒸腾速率最低。PA处理下,牛枝子的蒸腾速率显著降低,仅为CK的34.7%;PR处理中,银灰旋花的蒸腾速率显著降低,仅为CK的14.6%。而PA处理中除牛枝子外,其余植物净光合速率均显著高于CK ($P < 0.05$)。PR处理中除银

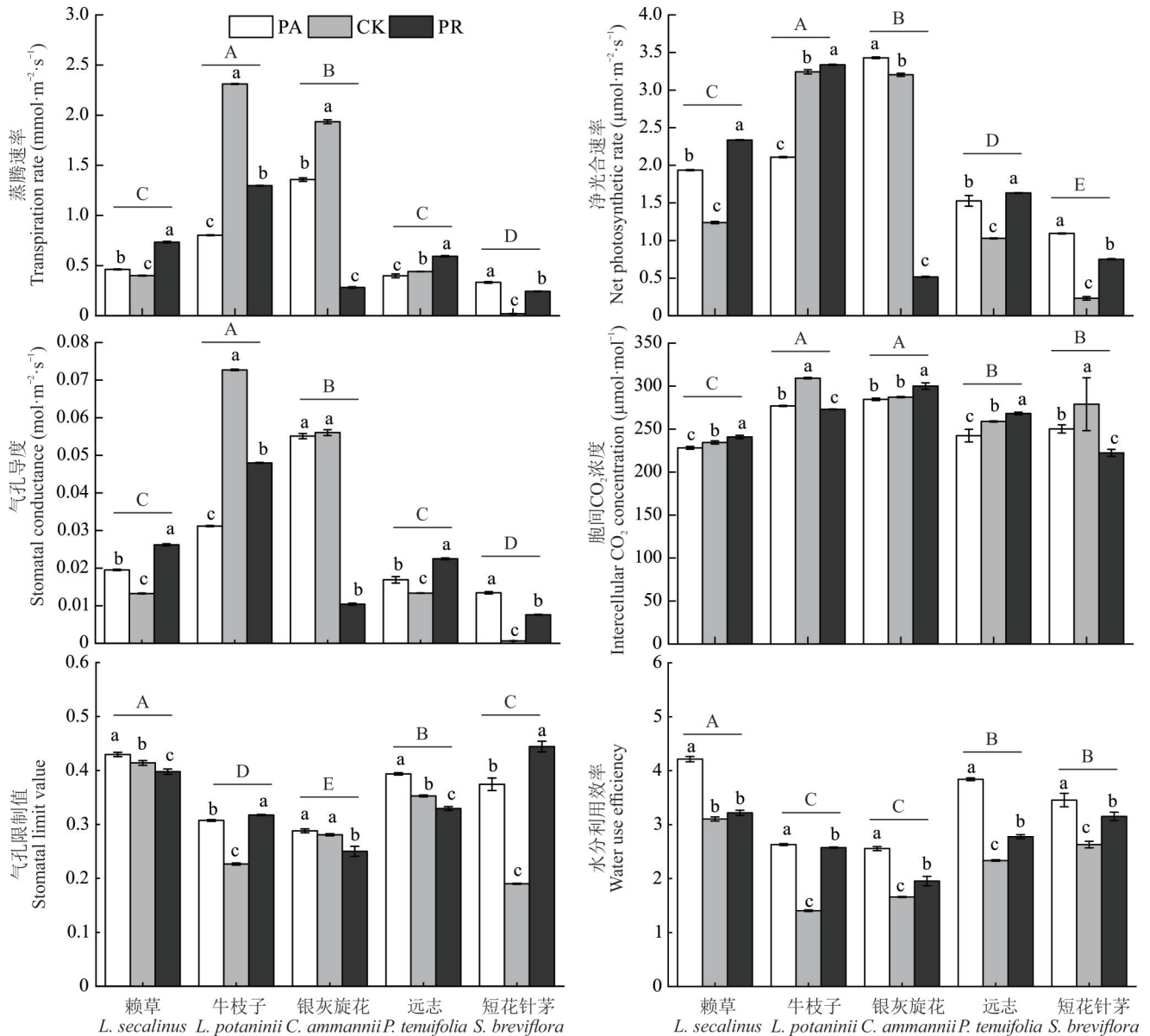


图3 降水量变化对群落主要植物光合参数的影响

Fig. 3 Effects of rainfall changes on the photosynthetic parameters of major plants in the community

PA: 增加50%降水量 50% increase in precipitation; CK: 自然降水量 Natural precipitation; PR: 减少50%降水量 50% reduction in precipitation. 不同小写字母表示同一物种不同处理间差异显著 ($P < 0.05$); 不同大写字母表示不同物种间差异显著 ($P < 0.05$)。下同。Different lowercase letters indicated significant differences among different treatments of the same species ($P < 0.05$). Different capital letters indicated significant differences among different species ($P < 0.05$). The same below.

灰旋花外,其余植物净光合速率均显著高于CK($P<0.05$)。银灰旋花的净光合速率变化幅度最大,PA处理是PR处理的6.65倍。

除银灰旋花外,其余植物的气孔导度和胞间CO₂浓度在不同处理间均有显著差异($P<0.05$)。不同处理下各植物气孔导度均值排序为牛枝子>银灰旋花>远志>赖草>短花针茅。赖草、银灰旋花、远志3种植物的胞间CO₂浓度随降水减少而呈增加趋势;牛枝子、短花针茅的胞间CO₂浓度随降水减少呈先增加后减少的趋势。

银灰旋花在PA、CK两处理下的气孔限制值均与PR处理存在显著差异($P<0.05$),但CK与PA两处理间无显著差异($P\geq 0.05$)。其余植物的气孔限制值在不同处理间均有显著差异($P<0.05$)。赖草、银灰旋花、远志的气孔限制值随降水的减少呈下降趋势;所有植物间的气孔限制值均存在显著差异($P<0.05$)。所有植物的WUE值均在PA处理下最大,CK最小。除赖草外,其余植物的WUE值在3个处理间均有显著差异($P<0.05$)。赖草与其他植物的WUE值均存在显著差异($P<0.05$),且赖草的WUE值在3个处理中均为最高。

2.2 降水量变化对群落主要植物叶片气孔形态特征的影响

短花针茅与远志的气孔长宽比随降水量的减少呈上升趋势;赖草和牛枝子的气孔长宽比在PA处理下最高,且不同处理间存在显著差异($P<0.05$),银灰旋花在PA处理下的气孔长宽比与其他两个处理间无显著差异($P\geq 0.05$,表3)。短花针茅、赖草、远志的气孔密度随降水量的减少呈上升趋势,牛枝子和银灰旋花呈下降趋势,且除赖草在PR和CK处理间无显著差异($P\geq 0.05$)外,其余植物各处理间均有显著差异($P<0.05$)。短花针茅、银灰旋花的气孔周长随降水量的减少呈下降趋势,PA处理下的赖草气孔周长最大,是CK的2.76倍。短花针茅、牛枝子、银灰旋花的气孔面积随降水量的减少呈显著的下下降趋势($P<0.05$)。

表3 降水量变化对群落主要植物叶片气孔形态参数的影响

Table 3 Effects of precipitation changes on leaf stomatal morphological parameters of major plants in the community

物种 Species	处理 Treatment	气孔长宽比 Stomatal aspect ratio	气孔密度 Stomatal density (No. · mm ⁻²)	气孔周长 Stomatal circumference (μm)	气孔面积 Stomatal area (μm ²)
短花针茅 <i>S. breviflora</i>	PA	1.23±0.03b	160.67±0.62c	271.27±6.59a	4.38±0.11a
	CK	1.32±0.02b	220.32±0.82b	109.18±3.24b	2.42±0.08b
	PR	1.51±0.06a	309.32±2.50a	59.50±3.66c	1.90±0.13c
赖草 <i>L. secalinus</i>	PA	2.35±0.04a	37.03±0.78b	441.41±14.75a	1.63±0.06a
	CK	1.87±0.03c	89.24±1.00a	160.02±3.32c	1.43±0.04b
	PR	1.98±0.03b	90.45±0.74a	188.09±4.27b	1.70±0.04a
牛枝子 <i>L. potaninii</i>	PA	2.34±0.05a	146.58±1.56a	88.14±2.32a	1.30±0.04a
	CK	1.82±0.03c	112.13±1.04b	89.37±1.87a	1.01±0.02b
	PR	2.02±0.04b	93.16±0.28c	83.71±2.03a	0.78±0.02c
远志 <i>P. tenuifolia</i>	PA	1.62±0.03b	70.70±0.86c	393.83±8.26a	2.78±0.07b
	CK	1.65±0.03b	84.37±0.79b	384.25±7.10a	3.24±0.07a
	PR	1.75±0.03a	110.32±0.78a	305.54±8.25b	3.37±0.09a
银灰旋花 <i>C. ammannii</i>	PA	1.63±0.06ab	219.87±0.69a	194.38±9.48a	4.27±0.20a
	CK	1.69±0.06a	196.97±1.20b	179.72±11.18a	3.53±0.21b
	PR	1.50±0.04b	152.69±2.12c	62.64±3.97b	0.96±0.07c

同列不同小写字母表示同一物种不同处理间差异显著($P<0.05$)。Different lowercase letters in the same column indicate significant differences among different treatments of the same species ($P<0.05$).

2.3 降水量变化对群落主要植物比叶面积指数的影响

赖草、牛枝子、银灰旋花、远志和短花针茅5种植物的比叶面积均随降水量的减少而显著增大($P<0.05$)。与PA处理相比,各植物在PR处理下比叶面积指数分别增加了2.82、3.70、5.68、2.21和3.71倍(图4)。PR处理

中,增长最大的是银灰旋花,相较于CK处理,其比叶面积增加了3.06倍。相同处理下,远志和赖草的比叶面积指数无显著差异($P \geq 0.05$),牛枝子和短花针茅的比叶面积指数无显著差异($P \geq 0.05$),银灰旋花与其他植物均无显著差异($P \geq 0.05$)。

2.4 降水量变化对群落主要植物碳同位素的影响

短花针茅的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随降水量增加而降低,PR处理分别与PA、CK有显著差异($P < 0.05$), $\delta^{13}\text{C}$ 值在PA处理中最低,为 -27.97% (图5)。赖草的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随降水量减少先降低后增加,且PA、PR两处理分别与CK有显著差异($P < 0.05$),但PR、PA处理间差异不显著($P \geq 0.05$)。远志的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随降水量减少先降低后增加,3个处理间均有显著差异($P < 0.05$)。牛枝子和银灰旋花的 $\delta^{13}\text{C}$ 值随降水量减少先升高后降低,最低值均出现在PA处理,分别为 -29.24% 和 -28.85% ,且3个处理间均有显著差异($P < 0.05$)。短花针茅、赖草、银灰旋花间无显著差异,牛枝子和远志间无显著差异($P \geq 0.05$)。短花针茅、赖草、银灰旋花和牛枝子、远志间存在显著差异($P < 0.05$)。

2.5 群落主要植物各指标之间的相关性分析

短花针茅的SLA与SD、SLW, P_n 与WUE、 G_s 呈显著正相关关系($P < 0.05$,图6),B与SD呈显著负相关关系($P < 0.05$)。赖草的WUE与SZ, C_i 与SLA呈显著正相关关系($P < 0.05$), C_i 与SL、SL与SLA呈显著负相关关系($P < 0.05$)。远志的 T_r 与SLW、SD与SLA呈显著正相关关系($P < 0.05$), C_i 与SL、B呈显著负相关关系($P < 0.05$)。牛枝子的B与SA、SD呈显著正相关关系($P < 0.05$), C_i 与SL呈显著负相关关系($P < 0.05$)。银灰旋花的SLW与 T_r ,SZ与 P_n ,SL与SA,SLA与 C_i 、 $\delta^{13}\text{C}$ 呈显著正相关关系($P < 0.05$),SLA、 C_i 与SZ、SA、SL, $\delta^{13}\text{C}$ 与SA、SL呈显著负相关关系($P < 0.05$)。

2.6 群落主要植物主成分分析

主成分分析结果表明,PC1与PC2两个主成分合理解释了60.2%的数据变异性,表明这两个主成分已经捕捉到了数据中大部分的变异信息。在第一变异轴PC1上,WUE、SL、SZ与PC1呈显著的负相关关系,而 P_n 、 G_s 、 T_r 和 C_i 与PC1呈显著的正相关关系,而在第二变异轴PC2上,SLW、 $\delta^{13}\text{C}$ 与PC2呈显著的正相关关系,SD、B与PC2呈显著的负相关关系(图7)。

PA组与CK组、PR组之间存在较明显的空间差异,PA组的样本在PCA空间中有明显的集中趋势,表明该组样本在主成分上的变化较小,特征较为一致。而CK组和PR组的样本则展示了较大的分散性,表明这两个组的样本在PC1和PC2的影响下具有更大的变异性(图7A)。赖草和远志样本较为接近,说明它们的特征在PCA的两个主成分上比较相似,而牛枝子和短花针茅则在空间中分布较为分散,表明它们在这两个主成分上的特征差异较大(图7B)。

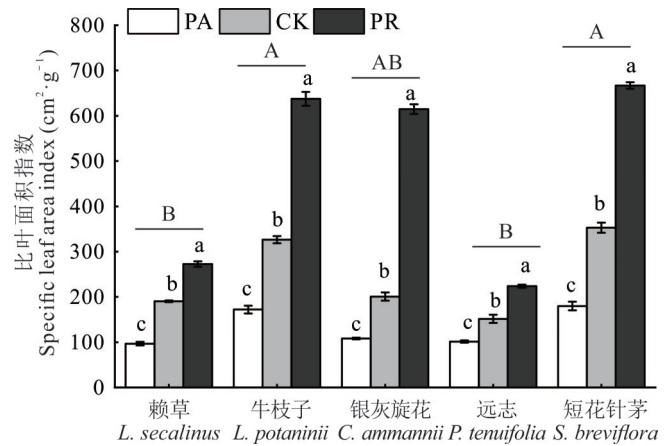


图4 降水量变化对群落主要植物比叶面积指数的影响

Fig. 4 Effects of precipitation change on specific leaf area index of major plants in the community

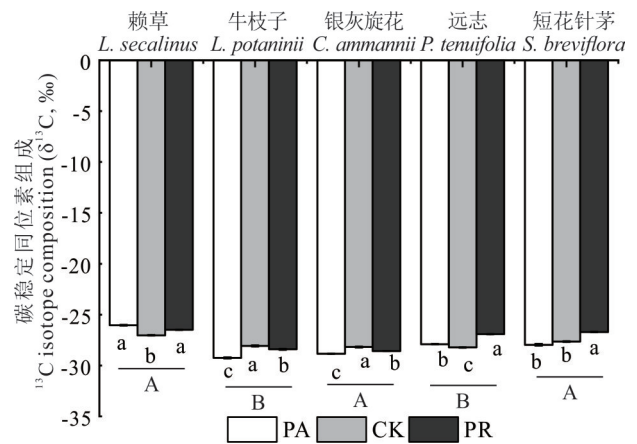


图5 降水量变化对群落主要植物 $\delta^{13}\text{C}$ 的影响

Fig. 5 Effects of precipitation changes on $\delta^{13}\text{C}$ of major plants in the community

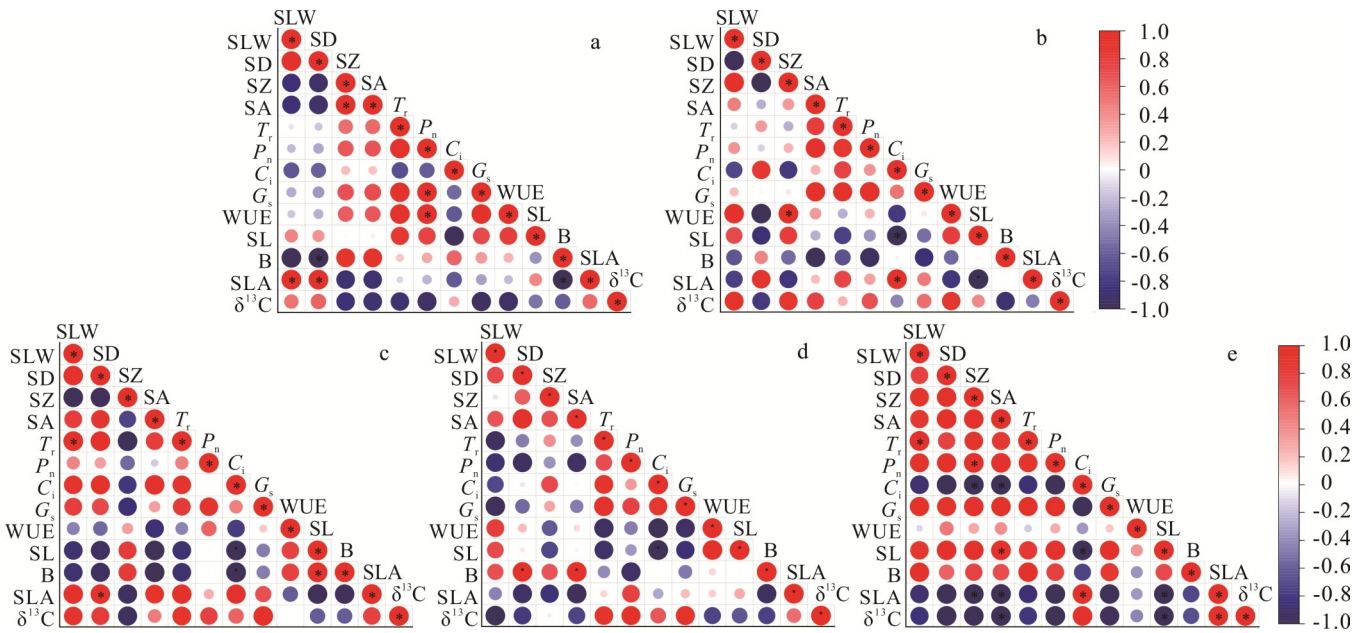


图 6 群落主要植物各指标之间的相关性分析

Fig. 6 Correlation analysis between the main plant indexes of the community

a: 短花针茅 *S. breviflora*; b: 赖草 *L. secalinus*; c: 远志 *P. tenuifolia*; d: 牛枝子 *L. potaninii*; e: 银灰旋花 *C. ammannii*. SLW: 气孔长宽比 Stomatal aspect ratio; SD: 气孔密度 Stomatal density; SZ: 气孔周长 Stomatal circumference; SA: 气孔面积 Stomatal area; T_r : 蒸腾速率 Transpiration rate; P_n : 净光合速率 Net photosynthetic rate; C_i : 胞间 CO_2 浓度 Intercellular CO_2 concentration; G_s : 气孔导度 Stomatal conductance; WUE: 水分利用效率 Water use efficiency; SL: 气孔限制值 Stomatal limit value; B: 生物量 Biomass; SLA: 比叶面积 Specific leaf area; $\delta^{13}C$: 碳稳定同位素组成 $\delta^{13}C$ isotope composition. 下同 The same below. *: $P < 0.05$.

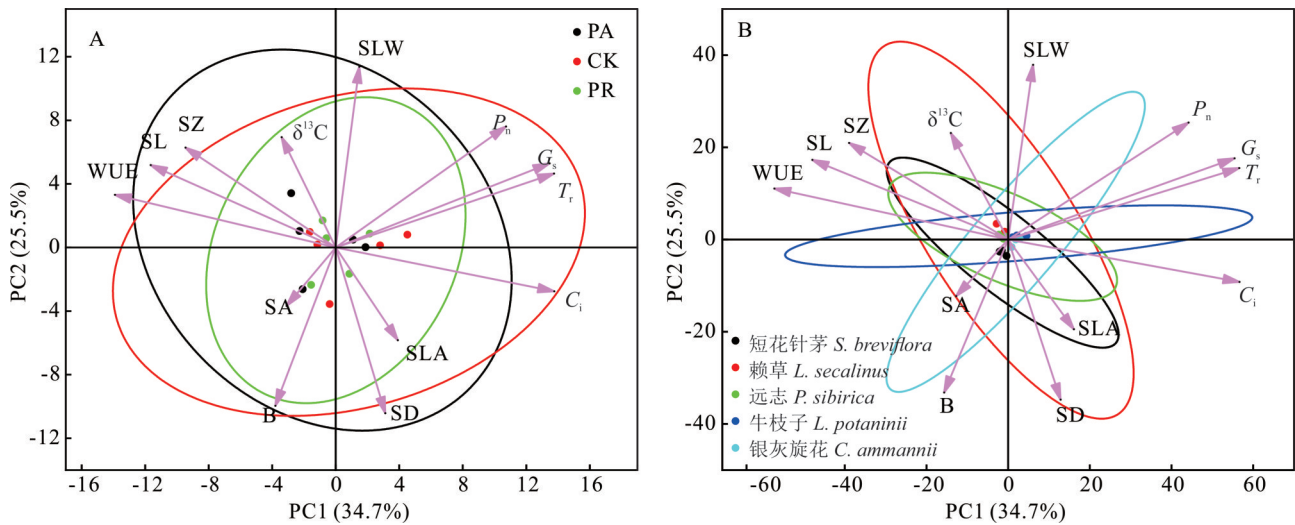


图 7 群落主要植物的主成分分析

Fig. 7 Principal component analysis of major plants in the community

3 讨论

3.1 植物光合指标对降水量变化的响应

水分是荒漠草原植物生长的重要限制因子^[2],植物光合作用是植物界乃至生物界必要的生理活动^[4],其中净光合速率能够准确地反映植物的光合碳同化能力^[21],大量研究^[33-34]表明,在雨水充沛的条件下植物净光合速率会大幅度上升,植物生长发育进程加快。在本试验中,除牛枝子外的其余植物在 PA 处理下的净光合速率均大于 CK,和前人^[35]研究结果一致,而牛枝子的净光合速率随着降水量的增加呈降低趋势,这可能是由于牛枝子作为一

种强旱生牧草,自身已经进化出适应干旱环境的生理机制,当环境中水分增加时,牛枝子会根据需求调整自身生理结构,增加叶片气孔密度、长宽比、面积等结构,在这个过程中胞间 CO_2 浓度增高,气孔限制值增大,导致净光合速率降低。

气孔限制会导致胞间 CO_2 浓度和气孔导度降低, L_s 升高,但叶片仍然进行着光合作用,非气孔限制会导致叶片本身的光合作用降低,致使气孔导度降低,胞间 CO_2 浓度降低, L_s 降低^[36]。本研究中,银灰旋花在PA处理下的胞间 CO_2 浓度和气孔导度变化一致,说明在PA处理下影响银灰旋花净光合速率的主要原因是气孔限制。而赖草的胞间 CO_2 浓度与气孔导度变化相反,则表明赖草净光合速率下降的主要影响因素是非气孔限制因素。而在PR处理下,赖草、牛枝子、远志、短花针茅的净光合速率均呈上升趋势,且它们自身的胞间 CO_2 浓度与气孔导度变化均呈相同方向,说明净光合速率上升的主要因素均为非气孔限制,表明此时植物胞间 CO_2 充足,气孔不再是限制光合作用的主要因素^[37]。而银灰旋花的胞间 CO_2 浓度与气孔导度均呈相同变化趋势,则表明其净光合速率下降的原因是气孔限制。

3.2 植物叶片形态特征对降水变化的响应

在PA处理下,银灰旋花的气孔密度与气孔面积显著增加,表明在降水量增加时,银灰旋花叶片气孔排列会更加紧密,这意味着在PA处理下,银灰旋花和外界环境有较强的水气交换能力,能够进行更为强烈的光合作用。短花针茅、赖草两种植物在PA处理下气孔周长与面积均有所增加,其原因有两点,一是植物通过增加气孔的大小使蒸腾速率加快,促使水分从根部向叶片运输,带走大量热量,降低叶片的温度,从而避免高温伤害^[38],二是蒸腾速率的加快会增加植物吸收 CO_2 的速率,气孔周长和面积的增加能够为光合作用提供更多的原料,有利于植物的生长^[39]。而在PR处理下,赖草、短花针茅、牛枝子、远志的气孔长宽比均增加,这与前人研究得出在干旱条件下,植物会降低气孔长宽比,使气孔呈较小且圆的形态以应对水分散失的结论不同^[40],其原因可能是较长的气孔能够减少气孔周围的空气边界层交换气体时带来的阻力,保证这些植物在干旱条件下尽可能高效地吸收环境中的 CO_2 进行光合作用,同时较长的气孔能够更为迅速地关闭,更方便干旱环境中的植物应对瞬时的环境压力^[41]。银灰旋花气孔长宽比、气孔密度、气孔周长、气孔面积在PR处理下均降低,这与前人研究结果^[42]一致,银灰旋花在干旱条件下会收缩叶片来降低水蒸气的散失保证其生命活动。本研究中所有植物的SLA指数均随降水量的降低而增加,这是因为在干旱环境下植物会尽可能地缩小叶片面积来降低蒸发量,将更多的养分贮存在叶片中^[43],在叶片缩小的同时增加叶片厚度,提高叶片自身重量,植物自身叶片重量增加,叶片面积变小,故SLA增大。

3.3 群落物种光合能力差异及其适应干旱的机制

大量研究发现,植物叶片碳同位素组成与WUE有显著的正相关关系^[44], $\delta^{13}\text{C}$ 能够用于评估气体交换的变化情况,一般来说, $\delta^{13}\text{C}$ 值越大,植物叶片的水分利用效率越高^[45],但也有部分研究认为WUE与降水量呈负相关关系^[46]。本试验中,短花针茅、牛枝子、赖草、远志、银灰旋花都是 C_3 植物,其 $\delta^{13}\text{C}$ 的含量为 $-30\text{‰}\sim-25\text{‰}$,与以往研究^[47]相同,这是因为 C_3 植物相对于 C_4 和景天酸代谢(crassulacean acid metabolism, CAM)植物而言,其固定碳的途径不同^[48]。短花针茅是本研究试验地的建群种,在这几种主要群落植物中净光合速率最低,WUE值较高。从气孔形态看,相对于圆形气孔而言,长形气孔具有更长的扩散路径,有利于 CO_2 更深入地进入叶片内部,提高气体交换效率^[49],而短花针茅的气孔长宽比最小,叶片气孔形状偏向圆形,这可能是短花针茅的净光合速率最低的主要原因,但短花针茅气孔密度和气孔面积最大,而多又大的气孔会增加水分蒸腾的通道^[50],因此其WUE和 $\delta^{13}\text{C}$ 值相对较高。而银灰旋花和牛枝子的净光合速率高,WUE值较低,其原因可能是这两种植物的气孔导度高,气孔开放度较大,能够快速吸收环境中的 CO_2 ,从而促进光合作用,导致净光合速率升高,但这两种植物的蒸腾速率极高(图3),高蒸腾速率往往代表着植物在光合作用中会失去大量的水分,故其WUE值较低^[51]。

从光合参数之间的相互关系来看,这5种植物的净光合速率与蒸腾速率、气孔导度呈正相关关系,与WUE、气孔限制值呈负相关关系。而从光合参数与植物叶片的形态特征来看,净光合速率与气孔长宽比呈正相关关系,与气孔周长和气孔面积呈负相关关系,而WUE正好相反。由此可以看出,在荒漠草原,植物通过增加叶片气孔

周长和气孔面积来降低蒸腾速率和气孔导度,从而降低植物净光合速率、提高水分利用效率达到适应干旱环境的目的。综合分析可以看出5种植物,光合和水分利用的生态适应能力的高低为短花针茅>赖草>远志>银灰旋花>牛枝子。

4 结论

本研究通过对宁夏荒漠草原群落主要植物进行降水量的不同处理,从植物光合作用和叶片形态指标两个方面进行探究,得出以下结论:在荒漠草原,植物通过增加叶片气孔周长和气孔面积来降低蒸腾速率和气孔导度,从而降低净光合速率、提高水分利用效率达到适应干旱环境的目的。其中银灰旋花的净光合速率对降水量变化最敏感,PA处理下的净光合速率是PR处理的6.65倍,同时其水分利用效率最低。而赖草对水分的利用能力最高,短花针茅和远志次之。各主要群落植物的比叶面积指数均随降水量减少而显著增大($P<0.05$)。植物叶片气孔形状偏向于圆形会增加植物的水分利用效率,而叶片气孔形状偏向于长形会增加植物的净光合速率。综合分析看出这5种植物中,光合和水分利用的生态适应能力的高低为短花针茅>赖草>远志>银灰旋花>牛枝子。

参考文献 References:

- [1] Qin D H, Thomas S. Highlights of the IPCC working group I fifth assessment report. *Climate Change Research*, 2014, 10(1): 1–6.
秦大河, Thomas Stocker. IPCC第五次评估报告第一工作组报告的亮点结论. *气候变化研究进展*, 2014, 10(1): 1–6.
- [2] Zhao Y N, Wang H M, Li Z L, *et al.* Responses of spatial pattern and driving factors for soil water deficit of desert grassland-shrubland transition sites. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(4): 22–34.
赵亚楠, 王红梅, 李志丽, 等. 荒漠草原灌丛转变过程土壤水分亏缺空间特征及影响因素. *草业学报*, 2024, 33(4): 22–34.
- [3] Shen H H, Zhu Y K, Zhao X, *et al.* Analysis of current grassland resources in China. *Chinese Science Bulletin*, 2016, 61(2): 139–154.
沈海花, 朱言坤, 赵霞, 等. 中国草地资源的现状分析. *科学通报*, 2016, 61(2): 139–154.
- [4] Song K C, Wang X, Xu D M, *et al.* Effects of short-term nitrogen addition on soil biological properties in desert steppe. *Journal of Soil and Water Conservation*, 2022, 36(3): 303–310, 318.
宋珂辰, 王星, 许冬梅, 等. 短期氮添加对荒漠草原土壤微生物特征的影响. *水土保持学报*, 2022, 36(3): 303–310, 318.
- [5] Zhu S Q, Sun X G. Effects of exogenous abscisic acid on photosynthetic characteristics of *Malus 'Royalty'* under lead stress. *Shandong Agricultural Sciences*, 2022, 54(6): 93–98.
朱世琦, 孙晓刚. 外源脱落酸对铅胁迫下王族海棠光合特性的影响. *山东农业科学*, 2022, 54(6): 93–98.
- [6] Gong M G, Liu K Y, Wei Y N, *et al.* Effects of arbuscular mycorrhizal fungi on photosynthetic characteristics and mesophyll cell ultrastructure of cotton under arsenic stress. *Cotton Science*, 2022, 34(3): 256–266.
龚明贵, 刘凯洋, 魏亚楠, 等. 砷胁迫下接种丛枝菌根真菌对棉花光合特性和叶肉细胞超微结构的影响. *棉花学报*, 2022, 34(3): 256–266.
- [7] Wu R N, Liu B Y, Bao Y H. Time lag and cumulative effect of drought on gross primary productivity in the grasslands of Northern China. *Arid Zone Research*, 2023, 40(10): 1644–1660.
乌日娜, 刘步云, 包玉海. 干旱对中国北方草原总初级生产力影响的时滞和累积效应. *干旱区研究*, 2023, 40(10): 1644–1660.
- [8] Zhang X W, An H, Du Z Y, *et al.* Effects and mechanism of nitrogen addition on primary productivity in a desert grassland of Ningxia, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(6): 2476–2487.
张馨文, 安慧, 杜忠毓, 等. 氮添加对宁夏荒漠草原植物初级生产力的影响机制. *生态学报*, 2023, 43(6): 2476–2487.
- [9] Chen L, Chen G L, Song N P, *et al.* Response of photosynthetic characteristics and water use efficiency of *Artemisia scoparia* to rainfall changes in Eastern Ningxia desert steppe. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(10): 87–98.
陈林, 陈高路, 宋乃平, 等. 宁夏东部荒漠草原猪毛蒿光合特征和水分利用效率对降水变化的响应. *草业学报*, 2022, 31(10): 87–98.
- [10] Yin Z T, Wang Y H, Zhou G S, *et al.* Response and sensitivity of photosynthesis of *Stipa tianschanica* in desert steppe to developing soil drought process. *Acta Prataculturae Sinica*, 2022, 31(1): 81–94.
尹作天, 王玉辉, 周广胜, 等. 荒漠草原石生针茅光合特性对渐进式土壤干旱过程的响应及敏感性分析. *草业学报*, 2022,

- 31(1): 81–94.
- [11] Peng S L, You W H, Wang Q, *et al.* Characteristics of the leaf carbon isotope in the *Castanopsis fargesii* canopy and their relationship to photosynthetic parameters in the Tiantong Mountain. *Research of Soil and Water Conservation*, 2016, 23(3): 274–277.
彭舜磊, 由文辉, 王强, 等. 天童栲树冠层叶片碳同位素组成特征及与光合参数关系. *水土保持研究*, 2016, 23(3): 274–277.
- [12] Liu H Y, Wang Z Y, Gao C P, *et al.* Effects of grazing on carbon, nitrogen, and their stable isotopes in soils of different grassland types. *Chinese Journal of Grassland*, 2024, 46(10): 14–22.
刘海洋, 王占义, 高翠萍, 等. 放牧对不同类型草原土壤碳氮及其稳定同位素的影响. *中国草地学报*, 2024, 46(10): 14–22.
- [13] Wang C S, Wang S P. A review of research on responses of leaf traits to climate change. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2015, 39(2): 206–216.
王常顺, 汪诗平. 植物叶片性状对气候变化的响应研究进展. *植物生态学报*, 2015, 39(2): 206–216.
- [14] Yan C R, Han X G, Chen L Z, *et al.* Foliar $\delta^{13}\text{C}$ within temperate deciduous forest: its spatial change and interspecies variation. *Journal of Integrative Plant Biology*, 1998(9): 76–82.
严昌荣, 韩兴国, 陈灵芝, 等. 暖温带落叶阔叶林主要植物叶片中 $\delta^{13}\text{C}$ 值的种间差异及时空变化. *植物学报*, 1998(9): 76–82.
- [15] Hu H Y, Li H X, Ni B, *et al.* Characteristic of typical vegetation community and water use efficiency of dominant plants in desert steppe of Ningxia. *Journal of Zhejiang University (Agriculture and Life Sciences)*, 2019, 45(4): 460–471.
胡海英, 李惠霞, 倪彪, 等. 宁夏荒漠草原典型群落的植被特征及其优势植物的水分利用效率. *浙江大学学报(农业与生命科学版)*, 2019, 45(4): 460–471.
- [16] Zhang L, Luo T X. Advances in ecological research on plant leaf longevity and its related leaf traits. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2004(6): 844–852.
张林, 罗天祥. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展. *植物生态学报*, 2004(6): 844–852.
- [17] Bao P A, Qiu K Y, Huang Y Y, *et al.* Leaf functional trait characteristics and plasticity of desert steppe plants under nitrogen and phosphorus addition. *Acta Prataculturae Sinica*, 2024, 33(3): 97–106.
鲍平安, 邱开阳, 黄业芸, 等. 荒漠草原植物在氮磷添加下叶功能性状特征及其可塑性. *草业学报*, 2024, 33(3): 97–106.
- [18] Yue X Y, Zuo X A, Yu Q, *et al.* Effects of precipitation and short term extreme drought on leaf traits in Inner Mongolia typical steppe. *Journal of Desert Research*, 2018, 38(5): 1009–1016.
岳喜元, 左小安, 庾强, 等. 降水量和短期极端干旱对典型草原植物群落及优势种羊草(*Leymus chinensis*)叶性状的影响. *中国沙漠*, 2018, 38(5): 1009–1016.
- [19] Chaerle L, Saibo N, van der Straeten D. Tuning the pores: Towards engineering plants for improved water use efficiency. *Trends in Biotechnology*, 2005, 23(6): 308–315.
- [20] Li L, Li D N, Yang Y Y, *et al.* Analysis of metabolomics and screening of stomatal regulating substances in alfalfa leaves under drought stress. *Acta Agrestia Sinica*, 2023, 31(9): 2671–2683.
李乐, 李丹宁, 杨叶研, 等. 干旱胁迫下紫花苜蓿叶片代谢组分析及气孔调节物质的筛选. *草地学报*, 2023, 31(9): 2671–2683.
- [21] Hetherington A M, Woodward F I. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 2003, 424(6951): 901–908.
- [22] Wang R L, Yu G R, He N P, *et al.* Altitudinal variation in the covariation of stomatal traits with leaf functional traits in Changbai Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2016, 36(8): 2175–2184.
王瑞丽, 于贵瑞, 何念鹏, 等. 气孔特征与叶片功能性状之间关联性沿海拔梯度的变化规律——以长白山为例. *生态学报*, 2016, 36(8): 2175–2184.
- [23] Xu Z Z, Zhou G S. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany*, 2008, 59(12): 3317–3325.
- [24] Yang X X, Yang Y, Ji C J, *et al.* Large-scale patterns of stomatal traits in Tibetan and Mongolian grassland species. *Basic and Applied Ecology*, 2014, 15(2): 122–132.
- [25] Zhang H, Song K C, Hu H Y, *et al.* Variability in precipitation influences the water sourcing and adaptive strategies of key plant species within the desert steppe ecosystem. *Ecological Indicators*, 2024, 158(1): 111333.

- [26] Zhu G L, Wei W S, Zhang S M, *et al.* An overview of methods of measuring underground-biomass and introduction of new technique. *Chinese Journal of Grassland*, 2008(3): 94–99.
朱桂林, 韦文珊, 张淑敏, 等. 植物地下生物量测定方法概述及新技术介绍. *中国草地学报*, 2008(3): 94–99.
- [27] Cai G J, Yang L, Chai C S, *et al.* Plant diversity of different land utilization types in semiarid Loess Hilly area. *Journal of Central South University of Forestry & Technology*, 2020, 40(1): 95–104.
蔡国军, 杨磊, 柴春山, 等. 半干旱黄土丘陵区不同土地利用类型植物物种多样性研究. *中南林业科技大学学报*, 2020, 40(1): 95–104.
- [28] Zhen Y P, Chang Z J, Han Y, *et al.* Effects of soil water deficit and elevated atmospheric CO₂ concentration on leaf photosynthesis of winter wheat. *Acta Agronomica Sinica*, 2022, 48(11): 2920–2933.
郑云普, 常志杰, 韩怡, 等. 土壤水分亏缺和大气 CO₂ 浓度升高对冬小麦光合特性的影响. *作物学报*, 2022, 48(11): 2920–2933.
- [29] Wang Q, Zhang X W, Huang Y J, *et al.* Synergistic effects of light environment and temperature on net photosynthetic rate, transpiration rate and instant water-use efficiency of *Phytolacca americana*. *Plant Physiology Journal*, 2021, 57(1): 187–194.
王强, 张欣薇, 黄英金, 等. 光环境和温度对商陆净光合速率、蒸腾速率和瞬时水分利用效率的协同影响. *植物生理学报*, 2021, 57(1): 187–194.
- [30] Gang H X, Wang J Q, Huang C Y, *et al.* Photosynthetic characteristics and leaf anatomical structure of eight tree species. *Bulletin of Botanical Research*, 2019, 39(1): 10–16.
江慧欣, 王嘉琪, 黄春岩, 等. 8 种绿化树种光合特性及叶片解剖结构比较. *植物研究*, 2019, 39(1): 10–16.
- [31] Wang Q, Liu C C, He N P, *et al.* Spatial variations and adaptive mechanisms of plant stomatal traits on the Inner Mongolian Plateau. *Acta Ecologica Sinica*, 2023, 43(9): 3766–3777.
王青, 刘聪聪, 何念鹏, 等. 内蒙古高原植物气孔性状的空间变异及其适应机制. *生态学报*, 2023, 43(9): 3766–3777.
- [32] Li X R, Liu Q J, Cai Z, *et al.* Specific leaf area and leaf area index of conifer plantations in Qianyanzhou of subtropical China. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007(1): 93–101.
李轩然, 刘琪璟, 蔡哲, 等. 千烟洲针叶林的比叶面积及叶面积指数. *植物生态学报*, 2007(1): 93–101.
- [33] Wen C, Shan Y M, Ye R H, *et al.* Effects of nitrogen and water addition on soil respiration in a Nei Mongol desert steppe with different intensities of grazing history. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2020, 44(1): 80–92.
温超, 单玉梅, 晔蕾罕, 等. 氮和水分添加对内蒙古荒漠草原放牧生态系统土壤呼吸的影响. *植物生态学报*, 2020, 44(1): 80–92.
- [34] Wang M M, Liu X P, He Y H, *et al.* Simulating the response of biomass accumulation process in semi-arid grassland to changes in precipitation. *Acta Ecologica Sinica*, 2020, 40(11): 3656–3665.
王明明, 刘新平, 何玉惠, 等. 科尔沁沙质草地生物量积累过程对降水变化的响应模拟. *生态学报*, 2020, 40(11): 3656–3665.
- [35] Du H, Fang Q X, Li F. Effects of simulated precipitation on photosynthetic water physiology of *Leymus chinensis*. *Journal of Green Science and Technology*, 2024, 26(8): 1–9.
杜华, 方庆旭, 李芳. 模拟降水对羊草光合水分生理的影响. *绿色科技*, 2024, 26(8): 1–9.
- [36] Zhang H, Hu H Y, Li H X, *et al.* Physiological response and transcriptome analysis of the desert steppe dominant plant *Lespedeza potaninii* to drought stress. *Acta Prataculturae Sinica*, 2023, 32(7): 188–205.
张浩, 胡海英, 李惠霞, 等. 荒漠草原优势植物牛枝子对于干旱胁迫的生理响应与转录组分析. *草业学报*, 2023, 32(7): 188–205.
- [37] Xin L, Song J W, Fu Y Y, *et al.* Effects of saline-fresh water rotation irrigation on photosynthetic characteristics and leaf ultrastructure of tomato plants in greenhouse. *Scientia Agriculture Sinica*, 2024, 57(19): 3784–3798.
辛朗, 宋嘉雯, 付媛媛, 等. 咸淡水轮灌对设施番茄光合特性及叶片超微结构的影响. *中国农业科学*, 2024, 57(19): 3784–3798.
- [38] Su X G, Eer D, Cheng R R, *et al.* Effects of water and fertilization addition on leaf water use efficiency of winter wheat in alfalfa-wheat rotation system. *Acta Agraria Sinica*, 2024, 23(9): 2891–2898.
苏小港, 额尔德木图, 成蓉蓉, 等. 增水和施肥对苜蓿-小麦轮作系统冬小麦叶片水分利用效率的影响. *草地学报*, 2024, 23(9): 2891–2898.
- [39] Lei X F, Wang Y, Li Y, *et al.* Effects of long-term warming on photosynthesis daily dynamics of three main plants in *Stipa breviflora* desert steppe. *Journal of Northern Agriculture*, 2021, 49(1): 111–118.

- 雷雪峰, 王妍, 李杨, 等. 长期增温对短花针茅荒漠草原3种主要植物光合日动态特性的影响. 北方农业学报, 2021, 49(1): 111—118.
- [40] Zhang Q, Guo C W, Yao M M, *et al.* Effects of grazing intensities on functional traits of the dominant plant *Leymus secalinus* in semi-arid grassland. *Acta Agrestia Sinica*, 2022, 30(8): 2108—2117.
张琦, 郭琛文, 姚蒙蒙, 等. 放牧强度对半干旱草地优势植物赖草功能性状的影响. 草地学报, 2022, 30(8): 2108—2117.
- [41] Zhang Y M, Hu H Y, Bai X M, *et al.* The effects of extreme drought stress on growth and water content in pasture brome and perennial ryegrass. *Acta Agrestia Sinica*, 2024, 32(12): 3807—3818.
张咏梅, 胡海英, 白小明, 等. 极干旱胁迫对雀麦、多年生黑麦草生长和体内水分的影响. 草地学报, 2024, 32(12): 3807—3818.
- [42] Li S T, Chen S Q, Li Y, *et al.* Effects of three plant growth regulators on the photosynthetic indices of giant juncao under different drought stress conditions. *Pratacultural Science*, 2021, 38(12): 2406—2420.
李苏涛, 陈思齐, 李妍, 等. 3种植物生长调节剂对不同干旱胁迫下巨菌草光合指标的影响. 草业科学, 2021, 38(12): 2406—2420.
- [43] Zhu Y J, Gao Q, Liu J S, *et al.* Aggregation of plant functional types based on models of stomatal conductance and photosynthesis. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007(5): 873—882.
朱玉洁, 高琼, 刘峻杉, 等. 基于气孔导度和光合模型的植物功能类群合并问题. 植物生态学报, 2007(5): 873—882.
- [44] Lu X Y, Zhao X, Xu L P, *et al.* Effects of nitrogen and phosphorus addition on functional traits of dominant plant species in abandoned grasslands of Loess Hilly region. *Chinese Journal of Grassland*, 2023, 45(3): 49—59.
卢笑玥, 赵雪, 徐莉萍, 等. 氮磷添加对黄土丘陵区撂荒地优势植物功能性状的影响. 中国草地学报, 2023, 45(3): 49—59.
- [45] Sun S F, Huang J H, Lin G H, *et al.* Application of stable isotope technique in the study of plant water use. *Acta Ecologica Sinica*, 2005(9): 2362—2371.
孙双峰, 黄建辉, 林光辉, 等. 稳定同位素技术在植物水分利用研究中的应用. 生态学报, 2005(9): 2362—2371.
- [46] Chen P, Meng P, Zhang J S, *et al.* Effects of drought stress on growth and water use efficiency of two medicinal plants. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2014, 25(5): 1300—1306.
陈平, 孟平, 张劲松, 等. 两种药用植物生长和水分利用效率对于干旱胁迫的响应. 应用生态学报, 2014, 25(5): 1300—1306.
- [47] Tan W B, Wang G A, Han J M, *et al.* $\delta^{13}\text{C}$ and water-use efficiency indicated by $\delta^{13}\text{C}$ of different plant functional groups on Changbai Mountains. *Chinese Science Bulletin*, 2009, 54(13): 1912—1916.
檀文炳, 王国安, 韩家懋, 等. 长白山不同功能群植物碳同位素及其对水分利用效率的指示. 科学通报, 2009, 54(13): 1912—1916.
- [48] Zhen S X, Shangguan Z P. Variation in the $\delta^{13}\text{C}$ of typical plants of Loess Plateau over the last 70 years. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2005(2): 289—295.
郑淑霞, 上官周平. 近70年来黄土高原典型植物 $\delta^{13}\text{C}$ 值变化研究. 植物生态学报, 2005(2): 289—295.
- [49] Liu X Z, Su Q, Li J Z, *et al.* Responses of carbon isotopic composition of C3 and C4 herbaceous plants to temperature under controlled temperature conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2015, 35(10): 3278—3287.
刘贤赵, 宿庆, 李嘉竹, 等. 控温条件下C3、C4草本植物碳同位素组成对温度的响应. 生态学报, 2015, 35(10): 3278—3287.
- [50] Guo L L, Hao L H, Jia H H, *et al.* Effects of NaCl stress on stomatal traits, leaf gas exchange parameters, and biomass of two tomato cultivars. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2018, 29(12): 3949—3958.
郭丽丽, 郝立华, 贾慧慧, 等. NaCl胁迫对两种番茄气孔特征、气体交换参数和生物量的影响. 应用生态学报, 2018, 29(12): 3949—3958.
- [51] Zhen Q Y, Liu Z X. Comparative study on the leaf stoma of six turfgrasses. *Journal of Gansu Agricultural University*, 2003(2): 158—162.
郑群英, 刘自学. 六种草坪草的叶片气孔形态和数量特征比较研究. 甘肃农业大学学报, 2003(2): 158—162.