

文章编号: 1000-5641(2012)06-0029-10

# 崇明东滩芦苇光合特征对模拟增温的响应

祁秋艳<sup>1</sup>, 杨淑慧<sup>1</sup>, 仲启铖<sup>1</sup>, 张超<sup>1</sup>, 王开运<sup>1,2</sup>

(1. 华东师范大学 环境科学系, 上海 200062;

2. 华东师范大学 上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室, 上海 200062)

**摘要:** 采用开顶式生长室(Open-top chambers, OTC)模拟未来气候变暖的方法, 研究崇明东滩湿地植物芦苇(*Phragmites australis*)快速生长期光合特征对模拟增温的响应, 并探究其响应机制. 结果表明: 增温使芦苇的净光合速( $P_n$ )、蒸腾速率( $T_r$ )和气孔导度( $G_s$ )分别降低了11.9%、22.5%和21.7%, 但是对胞间 $CO_2$ 浓度( $C_i$ )和水分利用效率(WUE)没有明显影响; 此外, 非线性拟合芦苇叶片光合响应曲线的结果显示, 两种处理下芦苇的光合响应曲线均表现为先迅速增加后渐平缓的趋势, OTC内芦苇的光合响应曲线始终位于对照的下方; 同时, 增温显著地降低了芦苇的表观量子效率(AQY)和光饱和点(LSP), 分别降低了12.1%和22.0%; 而芦苇的暗呼吸速率( $R_d$ )和光补偿点(LCP)却显著增加, 分别为16.5%和14.9%, 但对最大净光合速率( $P_{max}$ )无明显影响. 增温条件下, 芦苇的叶氮含量( $N_{mass}$ )显著减少, 比叶重(LMA)显著增加, 但光合氮素利用效率(PNUE)未产生显著的变化. 另外, 相关性分析的结果显示: LMA与 $P_{max}$ 、PNUE呈现出显著的负相关, 与 $N_{mass}$ 呈现极显著的负相关.  $N_{mass}$ 与PNUE之间呈现极显著正相关, 二者均与 $P_{max}$ 显著正相关, 其中 $N_{mass}$ 与 $P_{max}$ 的相关性则达到了极显著的水平. 总之, 模拟增温效应对芦苇的光合特征产生了显著的影响.

**关键词:** 增温; 芦苇; 光合特征; 影响因素

**中图分类号:** Q148; Q945; S564 **文献标识码:** A

**DOI:** 10.3969/j.issn.1000-5641.2012.06.004

## Responses of photosynthetic characteristics of *Phragmites australis* to simulated temperature enhancement in Eastern Chongming Island, China

QI Qiu-yan<sup>1</sup>, YANG Shu-hui<sup>1</sup>, ZHONG Qi-cheng<sup>1</sup>,  
ZHANG Chao<sup>1</sup>, WANG Kai-yun<sup>1,2</sup>

(1. Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China; 2. Shanghai Key Laboratory of Urbanization Ecological Restoration, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

**Abstract:** Using the method of Open-top chambers (OTC) to simulate climate warming in the

收稿日期: 2011-09

基金项目: 国家科技部“十一五”科技支撑重大项目(2006BAC01A14);

上海市科委科技创新行动计划(10dz1200602, 10dz1200902)

第一作者: 祁秋艳, 女, 硕士研究生, 研究方向为湿地生态学. E-mail: sophia.qqy@hotmail.com.

通信作者: 王开运, 男, 教授, 研究方向为生态系统生态学. E-mail: kywang@re.ecnu.edu.cn.

future, The study was carried out in reclaimed marsh in Eastern Chongming Island in rapid growth season. The results showed that the net photosynthetic rate( $P_n$ ), transpiration rate( $T_r$ ) and stomatal conductance( $G_s$ ) of *P. australis* in OTC were significantly reduced by 11.9%, 22.5% and 21.7%, respectively, while the intercellular  $CO_2$  concentration( $C_i$ ) and water use efficiency ( $WUE$ ) were lower, but the changes were not significant. The net photosynthetic rate-light intensity ( $P_n$ - $PAR$ ) curves which were nonlinear fitted in OTC and CK showed the same trend that  $P_n$  increased quickly and then hasten gentle by  $PAR$ . In OTC, photosynthetic response curve of the *P. australis* was lower than the control plots; at the same time, the temperature enhancement made the light saturation point ( $LSP$ ) and apparent quantum efficiency ( $AQY$ ) dramatically reduced by 22.0% and 12.1%, respectively, but the dark respiration rate ( $R_d$ ) and light compensation point ( $LCP$ ) respectively increased by 16.5% and 14.9%. The maximum net photosynthetic rate( $P_{max}$ ) of *P. australis* in OTC was not evidently effected. Meanwhile, the leaf nitrogen content( $N_{mass}$ ) of *P. australis* in OTC were significantly reduced, while the leaf mass per area ( $LMA$ ) was higher, but the changes of photosynthetic nitrogen use efficiency ( $PNUE$ ) was not significant. To *P. australis* in Eastern Chongming Island, the  $LMA$  was significantly negatively correlated with the  $PNUE$ ,  $P_{mass}$  ( $p \leq 0.05$ ) and  $N_{mass}$  ( $p \leq 0.01$ ), while the  $N_{mass}$  was positively correlated with the  $PNUE$  ( $p \leq 0.01$ ). The correlation analysis showed that the  $P_{max}$  was significantly positively correlated with  $N_{mass}$  ( $p \leq 0.01$ ) and  $PNUE$  ( $p \leq 0.05$ ). In summary, the simulated warming significantly affected the photosynthetic characteristics of *P. australis*.

**Key words:** temperature enhancement; *Phragmites australis*; photosynthetic characteristics; factors

## 0 引 言

全球变暖是全球气候变化的主要表现之一<sup>[1]</sup>. 根据政府间气候变化专门委员会(Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC)第4次评估报告的预测,到2100年全球平均气温将升高1.4~4.0℃<sup>[2]</sup>. 科学家们普遍认为,由于湿地生态系统独特的物理、化学和生物学结构和功能,其对环境的变化可能十分敏感和迅速<sup>[3,4]</sup>. 因此,湿地是对全球气候变化响应的关键生态系统.

温度作为重要环境因子之一,影响着植物生长、发育和功能<sup>[5]</sup>. 同时,植物的形态、生理和生态特征对环境温度也具有一定的适应能力. 增温不仅对植物产生直接影响,如对植物的生长周期、碳同化速率和暗呼吸产生直接效应<sup>[6]</sup>;而且还通过改变其他环境因子对植物产生间接影响,主要包括改变土壤含水量和对营养物质的利用<sup>[7]</sup>. 不同物种对环境变化表现出不同的适应方式<sup>[8]</sup>,这势必对植物的生长及生理生态特性产生巨大影响<sup>[9]</sup>. 温度升高可能对植物光合作用和呼吸作用产生直接影响,大量研究表明,温度升高加快了植物的呼吸速率<sup>[10,11]</sup>;而对植物光合作用的影响却不甚确定,表现出增加<sup>[12,13]</sup>、下降<sup>[14]</sup>或无影响<sup>[15]</sup>.

氮是光合物质代谢和植物生长的关键性因子,叶氮含量及利用效率与光合能力密切相关<sup>[16]</sup>. 许多研究表明,植物叶氮含量与光合速率、PS II 电子传递量子效率存在明显的正相关关系<sup>[17,18]</sup>,但也有一些学者认为光合速率与叶氮含量呈负相关<sup>[19]</sup>,甚至无相关性<sup>[20]</sup>,其关系依赖于物种及其环境因子<sup>[17]</sup>. 比叶重是一个衡量植物种相对生长速率的重要参数,是影

响叶片光合能力的主要原因,其变化会影响到叶片的氮含量.理论上讲,比叶重高的植物叶片的细胞壁组分和碳含量较高,而其叶片的水分含量和含氮量较低<sup>[16]</sup>.氮利用效率是衡量植物利用氮营养和合理分配氮的能力,是氮对植物光合生产力乃至生长产生影响的重要指标.

未来气候变化对全球植被产生的影响及植被的响应的研究正日趋成熟.20世纪末期,开顶式生长室(Open-top chamber, OTC)模拟增温研究生态系统对增温响应的试验方法被广泛采用.近些年来,有关模拟增温对各类型生态系统影响的研究取得了许多成果<sup>[21,22]</sup>,而有关湿地生态系统对模拟增温响应的研究相对较少.崇明东滩是长江口地区最大的河口型潮汐滩涂湿地和陆海相互作用的集中地带,也是上海重要的生态屏障,而芦苇作为该类型湿地重要的优势植物,其光合生理生态特性直接影响湿地生态系统的生态功能.目前,增温对芦苇的影响的研究多局限于其生长、物候和繁殖方面<sup>[23-25]</sup>,而芦苇光合特征对模拟增温的响应及其适应增温的生理机制的研究尚鲜见报道.因此,开展芦苇光合生理特征对增温的响应及其响应机制的研究具有一定的科学意义.

本实验使用开顶式生长室模拟增温,以崇明东滩芦苇为研究对象,通过研究增温对植被的影响,揭示芦苇光合特征对模拟增温的短期响应及其适应增温的生理机制,旨在为未来气候变化背景下该区域植被的研究提供基础资料.

## 1 材料与方法

### 1.1 研究区概况

研究地点位于上海市崇明岛东滩(121°45'E,31°30'N).崇明东滩位于长江入海口、我国第三大岛崇明岛的最东端,是长江口地区最大的河口型潮汐滩涂湿地.该区域属于北亚热带海洋气候,是东亚季风盛行地区,气候温和湿润,四季分明,年平均气温为15.3℃,7、8月最热,月均温为27.5℃,1月最冷,月均温为2.9℃;全年降水量充足,年均降水量为1117.1mm;日照充足,年平均日照时数2104h,全年无霜期229d.本实验的研究对象芦苇在滩涂湿地中一般仅分布于高潮区,优势群落芦苇的高度为2~3m,盖度在80%以上.

### 1.2 OTC实验

于2008年2月底在崇明东滩国际湿地公园围垦区盐沼湿地生态系统修复示范区选取地势均匀、植物群落生长状况较为一致的地块设置样地.样地东西长60m,南北长30m.设置8个OTC小区,主要由0.8cm厚氟化玻璃制成,11边形,高约3.5m,底部面积12.5m<sup>2</sup>,顶部开口略收紧,以减少气体交换的干扰,单室总体积为37.5m<sup>3</sup>.本实验选取4个OTC作为平行小区,在同一区域另设4个底部面积与开顶室一致的对照样方(CK).升温组和对照组皆为随机分布.为防止实验过程中对植被的践踏破坏,在各样方之间和样方内部都设置了木质或砖石质栈道,且整个实验期间植物未被施肥.

自2008年3月起,采用全自动小型气候观测系统监测OTC和CK内的光合有效辐射(Photosynthetically active radiation, PAR)、空气温度(Air temperature,  $T_{air}$ )、土壤温度(Soil temperature,  $T_{soil}$ )等环境因子.所有传感器均用导线与控制器连接(LT/WSK-PLC, Qianjing Corporation, Beijing),数据存储间隔为1min.

### 1.3 植物光合生理指标的测定

研究区域芦苇的生长期为3月出芽至11月结果,通常在8月份达到生长旺盛时期,期

间芦苇的光合生理指标处于相对稳定的状态。

**瞬时气体交换参数的测定** 在 2010 年 8 月,选取晴朗无风天气的上午 8:30~11:30,共 3 次,用 Li-6400 便携式光合测定仪(Model Li-6400, Li-Cor, Inc., Lincoln, NE, USA)测定芦苇叶片的净光合速率(Net photosynthetic rate,  $P_n$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、蒸腾速率(Transpiration rate,  $T_r$ ,  $\text{mmol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、气孔导度(Stomatal conductance,  $C_s$ ,  $\text{mol H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )、胞间  $\text{CO}_2$  浓度(Intercellular  $\text{CO}_2$  concentration,  $C_i$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )等生理参数并计算出水分利用效率(Water use efficiency,  $WUE$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,  $WUE = P_n/T_r$ )。测定的同时控制叶室内光源强度( $PAR$ )为  $1\ 500\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ,温度为  $20\sim 21\ ^\circ\text{C}$ ,  $\text{CO}_2$  浓度为  $350\sim 360\ \mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ ,相对湿度为  $71\%\sim 75\%$ 。随机选取自顶端始第一片完全展开、生长良好的向阳叶片,每个 OTC 和对照样地内测定 3 片叶子,重复测定 3 次,每一个光合有效辐射强度测定数据采集 4 min。

**光合响应曲线的测定** 测定光合有效辐射为  $1\ 500$ 、 $1\ 200$ 、 $1\ 000$ 、 $800$ 、 $500$ 、 $200$ 、 $100$ 、 $50$ 、 $20$  和  $0\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  时的净光合速率  $P_n$ 。测定条件与上述一致。其中,  $PAR$  为 0 时,  $P_n$  值为暗呼吸速率(Dark respiration rate,  $R_d$ ,  $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。  $PAR$  强度为  $0\sim 200\ \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  之间的部分为直线,而直线方程的斜率为表观量子产量(Apparent quantum yield,  $AQY$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ )。用公式  $P_n = P_{\max} \times (1 - C_0 \times \exp(-a \times PAR, P_{\max}))$  [26] 对芦苇  $P_n$ - $PAR$  响应曲线进行非线性拟合( $P_{\max}$ :最大净光合速率; $C_0$ :度量弱光下净光合速率趋近于 0 的指标; $a$ :表观量子产量),求出拟合参数,再根据  $LSP = (P_{\max} \times \ln(100 \times C_0))/a$  和  $LCP = (P_{\max} \times \ln C_0)/a$  分别计算光饱和点(Light saturated point,  $LSP$ ,  $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )和光补偿点(Light compensation point,  $LCP$ ,  $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )。叶片的选取与测定瞬时气体交换参数时一致。

## 1.4 植物光合特征影响因素的测定

### 1.4.1 叶片比叶重的测定

2010 年 8 月底,分别在每个 OTC 内和对照样地内,随机选取 5 株芦苇,齐地刈割,通过 CI-203 激光叶面积仪(CID Inc., Camas, WA, USA)测定单株芦苇的总叶面积,后将叶带回实验室,  $105\ ^\circ\text{C}$  下杀青  $15\sim 30\ \text{min}$ ,然后在  $65\ ^\circ\text{C}$  下连续烘干至恒重后称其干重。

比叶重(Leaf mass per area,  $LMA$ ,  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ )计算公式为  $LMA = M_L/L$ 。式中:  $M_L$  为叶干重( $\text{g}$ ),  $L$  为叶面积( $\text{m}^2$ )。

### 1.4.2 叶片氮浓度的测定

分别在每个 OTC 内和对照样地内,随机采集用于气体交换测定的植物的上、中、下叶片数片,带回实验室,测定叶面积,并在  $70\ ^\circ\text{C}$  下  $48\ \text{h}$  烘干,然后采用凯氏定氮法测定叶片的氮含量(Leaf nitrogen concentration,  $N_{\text{mass}}$ ,  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ )。

### 1.4.3 光合氮素利用效率的计算

根据 Poorter(1998) 的公式,用  $P_{\max}$  和  $N_{\text{mass}}$  的比值计算光合氮素利用效率(Photosynthetic nitrogen use efficiency,  $PNUE$ ,  $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ ) [27]。

## 1.5 统计分析

采用 SPSS 统计分析软件包(SPSS 16.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA)对 OTC 组和 CK 组各项指标进行单因素方差分析(One-Way ANOVA),并用 LSD 法进行多重比较;对光合速率与主要影响因素进行相关性分析。统计显著性水平为  $p \leq 0.05$ ,极显著水平为  $p \leq 0.01$ 。

## 2 结果与分析

### 2.1 OTC 的增温效应

基于 2010 生长季节的环境变量监测数据分析表明,在整个生长季,OTC 内距地面高 1.2 m 处的空气平均温度比对照样地增加了  $(1.6 \pm 0.4) ^\circ\text{C}$  (见图 1). 与 CK 相比,OTC 内日最高气温升高  $3.9 ^\circ\text{C}$ , 而土壤温度平均升高  $(1.1 \pm 0.4) ^\circ\text{C}$ ; 8 月份 OTC 的空气平均温度 (1.2 m 处) 和土壤温度分别比 CK 高  $(1.9 \pm 0.5) ^\circ\text{C}$  和  $(1.3 \pm 0.5) ^\circ\text{C}$ , 这表明 OTC 处理增温效应显著.

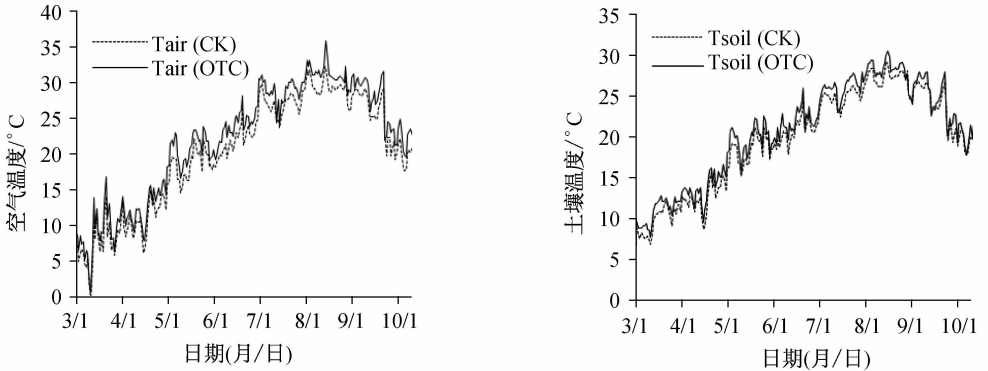


图 1 OTC 和 CK 的日平均气温和土壤温度变化(2010 年 3 月 1 日~11 月 1 日)

Fig. 1 Changes of diurnal mean temperature of air and soil in OTC and CK (Mar. 1 - Nov. 1, 2010)

### 2.2 温度升高对芦苇瞬时气体交换参数的影响

对 OTC 样地和对照样地内芦苇的主要气体交换参数指标进行了测定,从表 1 可以看出,增温对芦苇瞬时气体交换产生了显著影响,增温后芦苇的净光合速率、蒸腾速率和气孔导度均显著降低,比对照分别降低了 11.9%、22.5% 和 21.7%. 但增温对芦苇在饱和光强下的胞间二氧化碳浓度和水分利用效率未产生明显的影响. 这表明升温抑制了芦苇光合生理活动.

表 1 增温对芦苇气体交换参数的影响

Tab. 1 Effect of temperature enhancement on gas exchange of *P. australis* (Mean  $\pm$  SD,  $n = 12$ )

处理	净光合速率 $P_n$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	蒸腾速率 $T_r$ / ( $\text{mmol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	气孔导度 $C_s$ / ( $\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	胞间 $\text{CO}_2$ 浓度 $C_i$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )	水分利用效率 WUE/ ( $\mu\text{mol} \cdot \text{mol}^{-1}$ )
增温(OTC)	11.89 $\pm$ 1.63a	3.36 $\pm$ 0.68a	0.18 $\pm$ 0.05a	248.47 $\pm$ 10.56a	3.54 $\pm$ 0.21a
对照(CK)	13.49 $\pm$ 2.04b	4.29 $\pm$ 0.73b	0.23 $\pm$ 0.05b	254.25 $\pm$ 11.34a	3.15 $\pm$ 0.22a

注:不同字母表示差异显著性 ( $p \leq 0.05$ ),  $n$  为实际测定的叶片数,下同

### 2.3 温度升高对芦苇光合响应曲线及响应参数的影响

光合响应曲线反映的是植物光合速率随光照强度改变的变化规律,在一定程度上反映了植物光合能力的强弱. 对芦苇不同光强下测定的净光合速率进行非线性拟合,显示出了 OTC 样地与对照样地内芦苇的光响应曲线(见图 2). 该模型较好地模拟出两种处理下芦苇光合作用的光响应过程,均表现为先迅速增加后渐平缓的趋势,OTC 内芦苇的光合相应曲线始终位于对照的下方. 结合表 2 可以看出,温度升高对大部分芦苇光响应参数产生了显著的影响:其中,显著地降低了芦苇的 AQY 和 LSP,分别降低了 12.1% 和 22.0%;同时增加了芦苇的  $R_d$  和 LCP,分别为 16.5% 和 14.9%;但对  $P_{\text{max}}$  无显著影响.

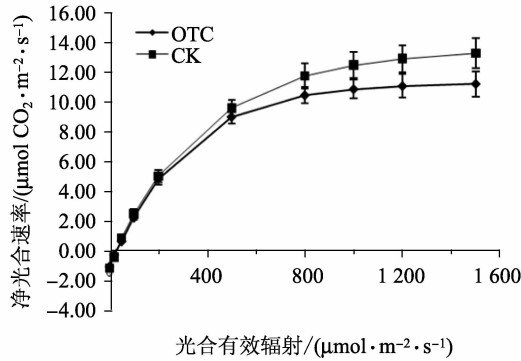


图 2 增温对芦苇光合响应曲线的影响

Fig. 2 Effect of temperature enhancement on light response curves of *Phragmites australis* (Mean  $\pm$  SD,  $n = 12$ )

表 2 增温对芦苇主要光合响应参数的影响

Tab. 2 Effect of temperature enhancement on the main photosynthetic parameters of

$P_n$ -PAR curves of *P. australis* (Mean  $\pm$  SD,  $n = 12$ )

处理	最大净光合速率 $P_{max}$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	暗呼吸速率 $R_d$ / ( $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	表观量子效率 AQY/ ( $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \mu\text{mol}^{-1}$ )	光补偿点 LCP/ ( $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )	光饱和点 LSP/ ( $\mu\text{mol photons} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ )
OTC	11.25 $\pm$ 1.32a	1.27 $\pm$ 0.17a	0.029 $\pm$ 0.001a	34.05 $\pm$ 3.65a	1393 $\pm$ 56a
CK	13.51 $\pm$ 0.84a	1.06 $\pm$ 0.14b	0.033 $\pm$ 0.002b	28.98 $\pm$ 2.34b	1786 $\pm$ 77b

### 2.4 温度升高对芦苇叶片氮浓度、比叶重及光合氮素利用效率的影响

增温对芦苇叶片氮浓度、比叶重及光合氮素利用效率均产生了显著的影响(见图3)。OTC内芦苇  $N_{mass}$  为(1.79  $\pm$  0.309)  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ , 比对照降低了9.8%。表明模拟增温对芦苇植株叶氮浓度表现出显著的负效应;  $LMA$  在增温处理下显著高于对照处理, 分别为(86.4  $\pm$  8.98)和(71.3  $\pm$  8.09)  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$ ; 而 OTC 与 CK 内芦苇的光合氮素利用效率无显著性差异。

### 2.5 $P_{max}$ 、 $PNUE$ 、 $N_{mass}$ 和 $LMA$ 之间的相关性

对  $P_{max}$ 、 $PNUE$ 、 $N_{mass}$  和  $LMA$  进行相关性分析的结果表明(见表3):  $LMA$  与  $P_{max}$ 、 $PNUE$  呈现出显著负相关, 而与  $N_{mass}$  呈现极显著负相关。  $N_{mass}$  与  $PNUE$  之间有极显著正相关关系, 二者均与  $P_{max}$  有显著的正相关关系, 其中  $N_{mass}$  与  $P_{max}$  的相关性则达到了极显著的水平。

表 3  $P_{max}$ 、 $PNUE$ 、 $N_{mass}$  和  $LMA$  之间的相关性

Tab. 1 Pearson's correlation ( $r$ ) between main leaf traits of *Phragmites australis*

	$LMA$	$N_{mass}$	$P_{max}$
$N_{mass}$	-0.836 **		
$P_{max}$	-0.784 *	0.904 **	
$PNUE$	-0.812 *	0.895 **	0.792 *

注: \*\* 相关性极显著( $p \leq 0.01$ ), \* 相关性显著( $p \leq 0.05$ )

## 3 讨 论

植物体内物质和能量代谢的生理生化过程是生长发育的基础, 各个生理生化过程都受温度的影响和调控。植物所处的环境及物种的不同导致了其生长发育对增温的不同响

应<sup>[10]</sup>,造成这些差异的主要原因可能是植物本身对环境的敏感性以及植物实际生长的环境温度不同<sup>[28]</sup>.此外,温度的变化也通过改变群落小环境而影响植物对水分和养分的吸收<sup>[29]</sup>,并间接地影响植物生物量的积累.

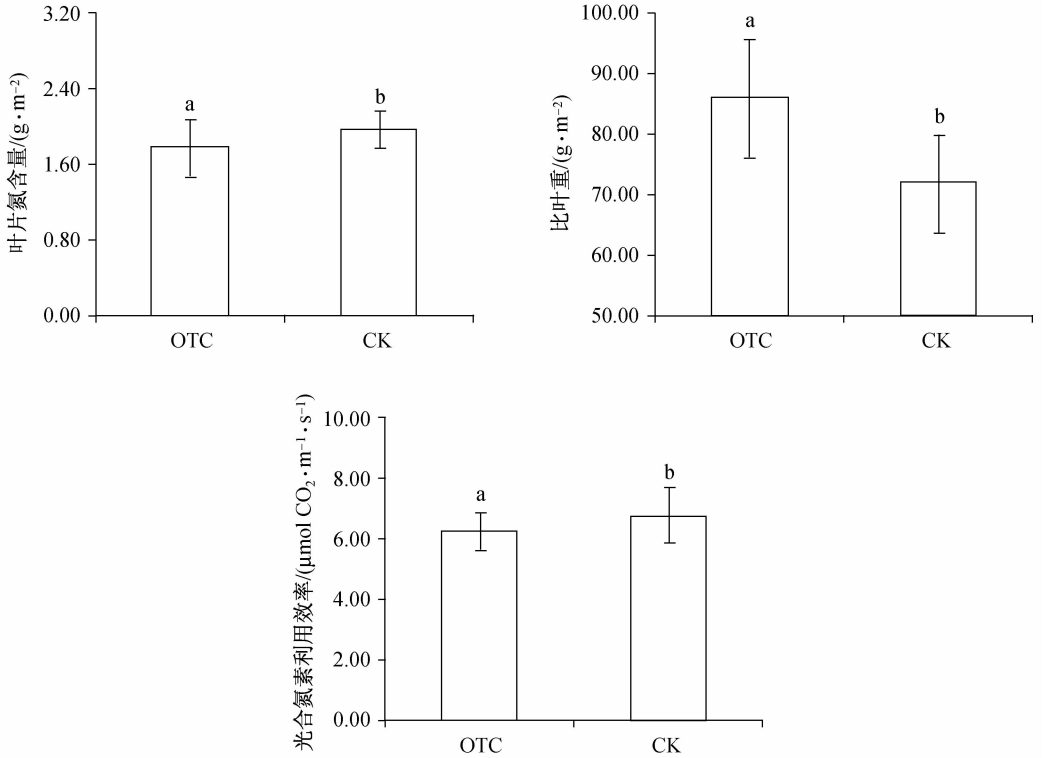


图3 增温对芦苇叶片氮含量、比叶重及光合氮素利用效率的影响

Fig. 3 Effect of temperature enhancement on leaf nitrogen concentration, the leaf mass per area and the photosynthetic nitrogen use efficiency of *P. australis* (Mean ± SD)

### 3.1 芦苇瞬时气体交换参数对模拟增温的响应

不同物种的光合生理对温度升高响应不同<sup>[30]</sup>,表现出一定程度上的复杂性和不确定性.光合速率是一个重要的光合效率指标.本研究中,OTC内芦苇的 $P_n$ 、 $T_r$ 、 $C_s$ 和 $C_i$ 均出现不同程度的降低,这表明升温抑制了芦苇的光合生理活动,这与石福孙等<sup>[9]</sup>于2008年对遏蓝菜的研究结果一致.植物叶片的光合能力主要通过比叶重、叶氮含量、光合氮素利用效率和氮在不同光合组分中的分配等对外界环境发生响应<sup>[31]</sup>. $LMA$ 是影响叶片光合能力的主要原因,大部分研究认为 $LMA$ 与 $N_{mass}$ 呈负相关关系<sup>[18]</sup>.本研究中,芦苇 $LMA$ 与 $N_{mass}$ 总体上呈极显著的负相关, $N_{mass}$ 又直接决定着叶片的光合能力.有研究表明, $N_{mass}$ 的损耗能引起植物光合作用的下调,原因可能是Rubisco酶含量和活性的降低<sup>[32]</sup>,进而导致 $P_{max}$ 及 $R_d$ 的降低.叶片中氮的缺乏容易对叶绿素含量和可溶性蛋白含量造成影响,还能引起 $C_s$ 的变化,从而降低光合速率.

气孔是反映 $CO_2$ 和水汽交换能力的一个极其重要的生理指标<sup>[33]</sup>, $C_s$ 的大小与 $P_n$ 、 $T_r$ 紧密相关,气体交换能力的降低,导致芦苇叶片 $P_n$ 也随之减小.此外,按照许大全等<sup>[34]</sup>提出,引起植物叶片 $P_n$ 降低的植物自身因素不外乎气孔的部分关闭(气孔限制)和叶肉细胞

自身活性下降(非气孔限制)两类:前者使  $C_i$  降低,而后者使  $C_i$  增高.判断的标准应当是  $C_i$  变化的方向,而不是  $C_i$  变化的幅度.本研究中, $P_n$  的降低同时伴随着  $C_i$  的降低,表明光合速率的降低可能是由气孔限制引起的,这或许是 OTC 内土壤水分胁迫造成的.温度升高对芦苇瞬时  $WUE$  并未产生明显的影响,这可能是因为芦苇的  $P_n$  和  $T_r$  对模拟增温有着相近的响应方式和程度.

### 3.2 芦苇光合响应曲线及响应参数对模拟增温的响应

光合响应曲线反映了植物光合速率随光照强度改变的变化规律: $LCP$  和  $LSP$  分别反映了植物对弱光、强光的利用能力,二者的变化反映着植物可利用光范围的改变;OTC 内芦苇  $LCP$  显著增加, $LSP$  显著降低, $LSP$  越高,植物在受到强光时越不易发生光抑制<sup>[35]</sup>. $AQY$  是植物利用弱光能力的重要指标, $AQY$  越大,植物在早晚弱光条件下的光能利用能力越强.本研究发现,模拟增温显著降低了  $AQY$ ,这同样也表明,增温使得 OTC 内芦苇吸收与转换光能的色素蛋白复合体较少,可利用弱光的能力较弱<sup>[35]</sup>.温度升高后,芦苇的  $R_d$  值显著增加,较高的  $R_d$  增加了碳的消耗<sup>[36]</sup>.

### 3.3 $P_{max}$ 、 $PNUE$ 、 $N_{mass}$ 和 $LMA$ 之间的相关性

简单的相关分析表明,芦苇  $P_{max}$  与  $LMA$  呈负相关,而与  $N_{mass}$  及  $PNUE$  呈正相关. $LMA$  较小,即单位重量的叶片有更大的捕获光能的叶面积以及有较高的  $PNUE$  和较高的光拦截能力,能更有效地进行碳积累, $P_{max}$  也较高<sup>[37]</sup>.本研究中,芦苇  $LMA$  与  $N_{mass}$ 、 $PNUE$  呈负相关.目前,多数研究都支持此观点<sup>[18,27]</sup>:叶片氮在光合器与非光合器之间的分配模式,决定了植物在增大  $PNUE$  以提高光合效率与增加  $LMA$  以提高防御能力之间的关系较为矛盾,以致  $PNUE$  与  $LMA$  呈负相关<sup>[38]</sup>.

综上所述,增温效应对芦苇的光合特征产生了较为显著的影响.但是,本研究揭示的仅是芦苇对升温的短期响应,并不能据此判定该地区芦苇对模拟增温的最终表现.此外,增温效应对植物的光合生理特性的影响可能存在年际间的差异.总之,未来气候变化可能不仅对个体而且对生态系统都会产生强烈的影响,气候变化对植物个体诱发的生理生态变化可能影响其长期的表现<sup>[39]</sup>.至今,植物形态、生理及生长对增温效应的诸多响应机制仍存在极大的不确定性.

## [参 考 文 献]

- [1] WANG K Y, KELLOMÄKI S, LAITINEN K. Acclimation of photosynthetic parameters in Scots pine after three years exposure to elevated temperature and  $CO_2$  [J]. Agricultural and Forest Meteorology, 1996, 82(1-4): 195-217.
- [2] IPCC Fourth Assessment Report of Working Group. Climate Change 2007: The Physical Science Basis[R]. Cambridge: Cambridge University Press, 2007.
- [3] REFAIE G E. Temperature impact on operation and performance of Lake Manzala Engineered Wetland, Egypt [J]. Ain Shams Engineering Journal, 2010, 1(1): 1-9.
- [4] 孟宪民. 湿地与全球环境变化[J]. 地理科学, 1999, 19(5): 385-391.
- [5] MORISON J L, LAWLOR D W. Interactions between increasing  $CO_2$  concentration and temperature on plant growth[J]. Plant Cell Environment, 1999, 22(6): 659-682.
- [6] 曾小平, 赵平, 孙谷畴. 气候变暖对陆生植物的影响[J]. 应用生态学报, 2006, 17(12): 2445-2450.
- [7] SHAH N H, PAULSEN G M. Interaction of drought and high temperature on photosynthesis and grain-filling wheat[J]. Plant Soil, 2003, 257(1): 219-226.



- [8] HARTE J, SHAW R. Shifting dominance within a montane vegetation community: Results of a climate-warming experiment[J]. *Science*, 1995, 267(5199): 876-880.
- [9] 石福孙,吴宁,吴彦,等. 模拟增温对川西北高寒草甸两种典型植物生长和光合特征的影响[J]. *应用与环境生物学报*, 2009, 15(6): 750-755.
- [10] RUSTAD L, CAMPBELL J, MARION G, et al. A meta analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming[J]. *Oecologia*, 2001, 126(4): 543-562.
- [11] KOU T J, ZHU J G, XIE Z B, et al. Effect of elevated atmospheric pCO<sub>2</sub> on soil respiration during wheat bloom-growth period[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2007, 26(3): 1111-1116.
- [12] TISSUE D T, THOMAS R B, STRAIN B R. Atmospheric CO<sub>2</sub> enrichment increases growth and photosynthesis of *Pinus taeda*: a 4-year experiment in the field[J]. *Plant, Cell and Environment*, 1997, 20(9): 1123-1134.
- [13] ERICE G, IRIGOYEN J J, PEREZ P, et al. Effect of elevated CO<sub>2</sub>, temperature and drought on photosynthesis of *nodulated alfalfa* during a cutting regrowth cycle[J]. *Physiologia Plantarum*, 2006, 126(3): 458-468.
- [14] BUNCE J A. Stomatal conductance, photosynthesis and respiration of temperate deciduous tree seedlings growth outdoors at an elevated concentration of carbon dioxide[J]. *Plant Cell and Environment*, 1992, 15(5): 541-549.
- [15] LOIK M E, REDAR S P, HARTE J. Photosynthetic responses to a climate-warming manipulation for contrasting meadow species in the Rocky Mountains, Colorado, USA[J]. *Functional Ecology*, 2000, 14(2): 166-175.
- [16] 郑淑霞,上官周平. 不同功能型植物光合特征及其与叶氮含量、比叶重的关系[J]. *生态学报*, 2007, 27(1): 171-181.
- [17] EVANS J R. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C<sub>3</sub> plants[J]. *Oecologia*, 1989, 78: 9-19.
- [18] TAKASHIMA T, HIKOSAKE K, HIROSE T. Photosynthesis or persistence: nitrogen allocation in leaves of evergreen and deciduous *Quercus* species[J]. *Plant Cell and Environment*, 2004, 27: 1047-1054.
- [19] 赵平, KRIEBITZSCH W, 张志权. 欧洲3种常见乔木幼苗在两种光环境下叶片的气体交换、叶绿素含量和氮素含量[J]. *热带亚热带植物学报*, 1999, 7(2): 133-139.
- [20] WARREN C R, ADAMS M A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis[J]. *Trends in Plant Science*, 2004(9): 270-274.
- [21] HENRY G H R, MOLAU U T. Undra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX) [J]. *Global Change Biology*, 1997, 3(s1): 1-9.
- [22] WOOKEY P A, PARSONS A N, WELKER J M, et al. Comparative responses of phenology and reproductive development to simulated environmental change in sub-arctic and high arctic plants[J]. *Oikos*, 1993, 67(3): 490-502.
- [23] 石冰, 马金妍, 王开运, 等. 崇明东滩围垦芦苇生长、繁殖和生物量分配对大气温度升高的响应[J]. *长江流域资源与环境*, 2010, 19(4): 383-388.
- [24] 董艳, 姜彬慧, 于梅, 等. 五十年辽河三角洲湿地气候变化对植物种群的影响[J]. *沈阳化工大学学报*, 2008, 22(1): 29-34.
- [25] 李荣平, 刘晓梅, 周广胜. 盘锦湿地芦苇物候特征及其对气候变化的响应[J]. *气象环境学报*, 2006, 22(4): 30-34.
- [26] BASSMAN J B, ZWIER J C. Gas exchange characteristics of *Populus trichocarpa*, *Populus dehooides* and *Populus trichocarpa* × *P. dehooides* clone[J]. *Tree Physiology*, 1991, 8(2): 145-149.
- [27] POORTER H, EVANS J R. Photosynthetic nitrogen-use efficiency of species that differ inherently in specific area [J]. *Oecologia*, 1998, 116: 26-37.
- [28] ZHAO C Z, LIU Q. Growth and photosynthetic responses of two coniferous species to experimental warming and nitrogen fertilization[J]. *Canadian Journal of Forest Research*, 2008, 38: 1-12.
- [29] DE VALPINE P, HARTE J. Plant response to experimental warming in a montane meadow[J]. *Ecology*, 2001, 82(3): 637-648.
- [30] 于强, 王天铎. 光合作用—蒸腾作用—气孔导度的耦合模型及 C<sub>3</sub> 植物叶片对环境因子的生理响应[J]. *植物学报*, 1998, 40(8): 740-754.

- [31] 张亚杰,冯玉龙.不同光强下生长的两种榕树叶片光合能力与比叶重、氮含量及分配的关系[J].植物生理与分子生物学报,2004,30(3):269-276.
- [32] LONG S P, AINSWORTH E A, ROGERS A, et al. Rising atmospheric carbon dioxide: plant FACE the future [J]. Annual Review of Plant Biology, 2000, 14: 166-175.
- [33] ZHANG Y B, DUAN B L, QIAO Y Z, et al. Leaf photosynthesis of *Betula albosinensis* seedlings as affected by elevated CO<sub>2</sub> and planting density [J]. Forest Ecology and Management, 2008, 255(5-6): 1937-1944.
- [34] 许大全.气孔的不均匀关闭与光合作用的非气孔限制[J].植物生理学通讯,1995,31(4):246-252.
- [35] 焦娟玉,尹春英,陈珂.土壤水、氮供应对麻疯树幼苗光合特性的影响[J].2011,35(1):91-99.
- [36] 冯玉龙,曹坤芳,冯志立,等.四种热带雨林树种幼苗比叶重、光合特性和暗呼吸对生长光环境的适应[J].生态学报,2002,22(6):901-909.
- [37] 李春燕.常绿阔叶林树种栲树幼苗对不同光环境的光合生理响应[J].生态学杂志,2009,28(9):1801-1807.
- [38] WARREN C R, ADAMS M A. Evergreen trees do not maximize instantaneous photosynthesis [J]. Trends in Plant Science, 2004(9): 270-274.
- [39] 徐振锋,胡庭兴,张力,等.青藏高原东缘林线交错带糙皮桦幼苗光合特性对模拟增温的短期响应[J].植物生态学报,2010,34(3):263-270.

(上接第12页)

- [6] RECKHOW K H, SIMPSON J T. A procedure using modeling and error analysis for the prediction of lake phosphorus concentration from land use information [J]. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1980, 37(9): 1439-1448.
- [7] 刘瑞民,何孟常,王秀娟.大辽河流域上游非点源污染输出风险分析[J].环境科学,2009,30(3):663-667.
- [8] SORANNO P A, HUBLER S L, CARPENTER S R, et al. Phosphorus loads to surface waters: A simple model to account for spatial pattern of land use [J]. Ecological Applications, 1996, 6(3): 865-878.
- [9] 蔡明,李怀恩,庄咏涛,等.改进的输出系数法在流域非点源污染负荷估算中的应用[J].水利学报,2004,35(7):40-45.
- [10] 程红光,郝芳华,任希岩,等.不同降雨条件下非点源污染氮负荷入河系数研究[J].环境科学学报,2006,26(3):392-397.
- [11] 张国琴,于金莲.黄浦江上游水源保护区非点源污染分析[J].上海师范大学学报:自然科学版,2008,37(6):632-636.
- [12] 吕永鹏.平原河网地区城市集水区非点源污染过程模拟与系统调控管理研究[D].上海:华东师范大学,2011.
- [13] 单保庆,陈庆锋,尹澄清.塘—湿地组合系统对城市旅游区降雨径流污染的在线截控作用研究[J].环境科学学报,2006,26(7):1068-1075.
- [14] 徐祖信,黄沈发,鄢忠纯.上海市非点源污染负荷研究[J].上海环境科学,2003,22(S):112-116.