

毛乌素沙地油蒿和牛心朴子 生理生态学研究*

郑海雷** 黄子琛

(兰州大学生物系, 兰州 730000)

董学军

(中国科学院植物研究所)

摘 要

作为毛乌素沙地植被主要建群种的油蒿(*Artemisia ordosica*)在一些地方出现了不同程度的退化,而萝藦科的一种多年生草本植物牛心朴子(*Cynanchum komarovii*)却出现了繁茂的生长。它们之间存在着一定的演替关系。本文通过对油蒿和牛心朴子的生理生态学特性和生殖生物学特性的研究及其生境各要素的分析,说明了油蒿具有变水植物的特点,牛心朴子具有恒水植物的特点。在不同立地条件下,两种植物的光合、蒸腾及气孔行为都不相同。即便是在相同立地条件下,牛心朴子的水分利用效率亦显著高于油蒿;并且,牛心朴子只受轻微水分胁迫或不受水分胁迫,而油蒿则始终处于水分胁迫之下,说明牛心朴子在竞争中比油蒿占有相对的优势。在生态诸因子中,土壤水分状况是演替的外因,两种植物的水分生理生态特性和生殖生物学特征的差异是演替的内因。

关键词 演替;油蒿;牛心朴子;生理生态

油蒿(*Artemisia ordosica*)也称黑沙蒿,属菊科半灌木。是鄂尔多斯-阿拉善特有种,在我国西北沙区由它组成的一主要群落类型,广泛分布于甘肃、宁夏、陕西、阿拉善及鄂尔多斯的草原,半荒漠及荒漠的沙区。特别是在毛乌素沙地,油蒿是天然分布的,优势度超过90%的建群种。它既可形成单一的油蒿群落,也可和许多植物形成其它的群落。在荒漠、干草原地带,其生境主要是固定、半固定沙区。随着稳定的油蒿群落的建立及沙区的被固定,油蒿出现生长不良,其群落结构趋于退化。在油蒿群落出现衰退的相同或邻近地段,另一种多年生植物牛心朴子(*Cynanchum komarovii*)却生长繁茂。牛心朴子属萝藦科,俗称老瓜头^[8],具有地下芽及根蘖性的特点,茎叶皆有毒,牲畜避而不食,无任何经济价值。因此,有人认为它是草原逆行演替过程中最后阶段的指示种^[1],是干草原、荒漠草原沙漠化标志之一。在鄂尔多斯,牛心朴子群落的旺盛发育严重影响到该地区的畜牧业生产,正日益受到人们的关注。但迄今尚未见到任何关于油蒿和牛心朴子之间演替关系

本文于1990年12月收到,1991年3月收到修改稿。

* 本文属国家自然科学基金委员会生命重大科研项目中的“毛乌素沙化草地优化模式生态研究”课题。

** 郑海雷现已在兰州大学攻读生态学博士。

及其生理生态特性的报道。因此,本文从分析两种植物生理生态学特性及与之所处环境因子关系入手,着重讨论发生逆行演替的生理机制和生态学基础。

一、自然概况

实验区位于东经 $109^{\circ}51'$,北纬 $39^{\circ}2'$;海拔1355.8m的毛乌素沙地东北部。属于干旱和半干旱过渡地带。行政区归属于伊克昭盟伊金霍洛旗霍洛苏木石灰庙嘎查(大队)。地处成吉思汗陵以东3km。境内梁地,块状沙地与低湿草甸相间,以沙地为主。年雨量380—400mm;年均日照3611小时,太阳辐射 $140.7\text{卡}/\text{cm}^2$;平均温度 6.2°C , $\geq 10^{\circ}\text{C}$ 积温 2754°C ;无霜期137—154天;属中温带暖温型干草原气候,有利于各种温带植物生长,半固定-固定沙地植被覆盖率30—45%。本区风沙活动频繁,年均风速3—3.5m/s,平均大风日数26.3天,沙尘暴26.8天,扬沙日数43天,尤以春夏之交为剧。冰雹、霜冻时有发生,严重影响农作物及草场。

二、研究方法

在相邻的地段我们选择了3个在群落结构上存在着显著差别的样地,所有调查和测定都在这3个样地中的15个样方内进行。牛心朴子群落的样方大小是 $2\times 2\text{m}^2$,油蒿群落的样方大小是 $4\times 4\text{m}^2$ 。

群落学调查着重统计每个样方中牛心朴子和油蒿的丛数、丛围、盖度、多度和物候。另外对单位面积上两种植物的生物量也作了详细分析,分别考虑了植物老枝和当年生鲜枝的情况,同时也记录了生殖器官占整株植物的比例。

生理生态指标的测定用美国LI-COR公司产便携式光合作用分析系统(LI-6000型,LI-COR Instrument Co., Lincoln, Nebraska U. S. A.),该系统能在短时间内同步获得活体叶片的净光合强度,蒸腾强度、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、叶温及气温、大气相对湿度、大气 CO_2 浓度、光合有效辐射(PAR)等一系列生理生态参数。测定步长视具体情况而定,通常在光合作用较弱的凌晨和傍晚测定时步长取20—30秒;在光合作用较强的中午,测定步长取2—5秒。在计算光合强度和蒸腾强度时该系统需输入供试叶片的叶面积,该值另由LI-COR公司产LI-3000便携式叶面积仪给出。测定采取定株定叶的方法,每样方随机选取5株。对于油蒿一律取3—5龄株作为样株。

油蒿及牛心朴子植株的水势参照压力室法^[5]测定,试验所用压力室为日本产Dik-PC型压力室仪。土壤水分测定用烘干称重法。

三、结果与讨论

(一)油蒿牛心朴子群落学特征

样地选择是根据植物群落存在显著差别并且在空间上具连续性等原则进行的,依据这样的原则我们选择了3块样地,对它们的群落学调查结果如表1和图1所示。从1号样地到3号样地,油蒿的冠幅逐渐变小,而牛心朴子的冠幅却逐渐增大。两种植物的盖度和多度也存在着显著差别并且呈良好的梯度关系,特别是在单位面积干重(见图1)上两种

植物在 3 个样地中的差异更为显著。以上结果显示了两种群落在空间分布格局上的特点: 从 1 号样地到 3 号样地, 油蒿分布由密至稀到无; 而牛心朴子则由少至多到密集。这反映了油蒿和牛心朴子之间存在着演替格局。

(二) 立地状况

1. 地貌特征和土壤性质 实验区为黄土高原与鄂尔多斯高原接壤地带, 小区地貌以黄土低丘为主, 地势为微起伏地形, 侵蚀沟谷地貌发育明显, 其宽平底为第四纪砂质沉积物所填满, 在某些地段分布低矮的新月形砂丘。土壤以砂质栗钙土和砂质淡栗钙土为主, 呈复合相间分布。土体上层 (0—10cm 表层土壤) 质地多由细砂和粉砂组成, 砂粒直径小于 0.01mm, 含量为 1.29—2.46%。有机质含量在 0.546—1.102% 之间, 土壤十分贫瘠。下层以黄土母质为主。土体

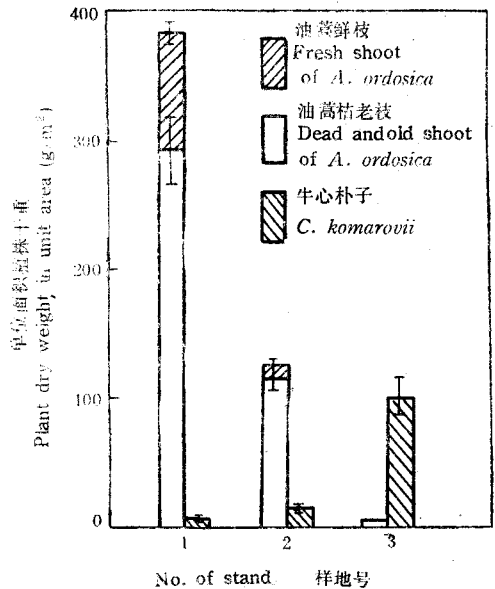


图 1 不同样地中油蒿和牛心朴子单位面积上的干重

Fig. 1 Plant dry weight of *A. ordosica* and *C. komarovii* per unit area at different stands

表 1 不同样地油蒿和牛心朴子群落学特征¹⁾

Tab. 1 Community characteristic of *A. ordosica* and *C. komarovii* at different stands

样方 No. of stand	植物名 Species	丛数 Cluster No.	冠幅 Size of ca- nopy (cm ²)	盖度 Coverage (%)	多度 ²⁾ Abundance	物候 Phen. stages
3 (2×2)	牛心朴子 <i>C. komarovii</i>	35	31×46	40	4.5	结实 Fruit
	其他 Others	3	—	1	—	—
2 (4×4)	牛心朴子 <i>C. komarovii</i>	19	29×38	20	2	结实 Fruit
	油蒿 <i>A. ordosica</i>	6 (死株 30)	36×52	35	3	结实 Fruit
	其他 Others	6	—	1.5	—	—
1 (4×4)	牛心朴子 <i>C. komarovii</i>	24	30×30	16	1	结实 Fruit
	油蒿 <i>A. ordosica</i>	28	40×55	55	4.5	结实 Fruit
	其他 Others	66	—	2	—	—

1) 表中数据为 5 个样方调查的统计值。The data is the statistic of five sites

2) 多度的分级采用 Braun-Blanquet 5 级制 The classification of abundance is according to Braun-Blanquet system

水分来源除靠降水外,地下水(一般为6—7m)也具一定补充作用。

2. 土壤水分状况 决定种群分布的关键因素是环境中的水热组合状况,在一个特定的有限空间内,可以认为热量和水分在大气中的分布是均一的。种群生长和分布的环境限制因子将取决于土壤基质中的水分非均一性^[2]。因此,在鄂尔多斯雨季来临之前,对3个样地作了细致的水分调查。图2是3块样地不同深度沙层的水分状况,可以看出:在油蒿密集生长的1号样地,各沙层的含水量都显著低于2号和3号样地,特别是3—5龄油蒿根系密集分布的30—60cm沙层,其间含水量相差达50%。这说明密集生长的油蒿群落显著降低了沙地的含水量。而牛心朴子群落或稀疏的油蒿群落则保持着相对较高的沙地含水量,这除了由于随着油蒿群落密度的增大,土壤表层的物理性状发生改变,如通气性降低,表层板结度增大等^[4,10]使土壤对降水的截获能力降低外,最主要的原因是油蒿和牛心朴子的水分生理生态特性的不同。

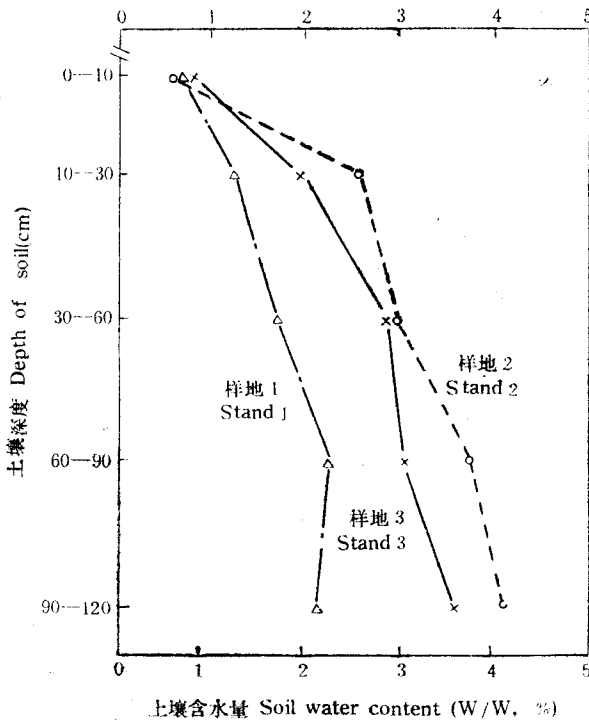


图2 不同样地不同深度土壤含水量

Fig. 2 Soil water content in different depths for different stands

(三) 两种建群植物的生理生态特性

1. 植物的水势 油蒿和牛心朴子在生理生态特性上的不同主要表现为水分生理的差异。图3显示了在一个典型的晴朗天气条件下两种植物的枝叶水势日变化情况。可以看出:牛心朴子枝叶水势在24小时内始终比较平稳地保持在 -0.2MPa 以上水平,而油蒿的枝叶水势即使是在环境水分条件较好的早晨也低于 -0.40MPa (在中午15:00达

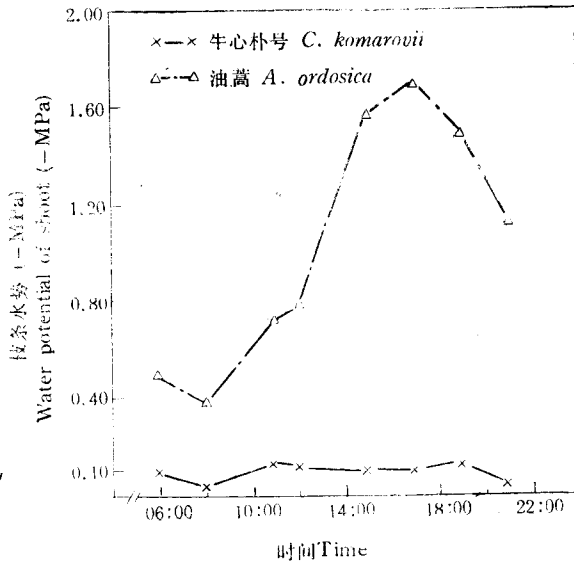


图3 油蒿和牛心朴子的水势日变化

Fig. 3 Diurnal water potential changes of *A. ordosica* and *C. komarovii* shoot

-1.7MPa)。显然就保持水分的能力而言,油蒿和牛心朴子是两种不同类型的植物。按 Berger-Landefeldt 的标准^[7,8],油蒿属变水植物,而牛心朴子属恒水植物。两种植物

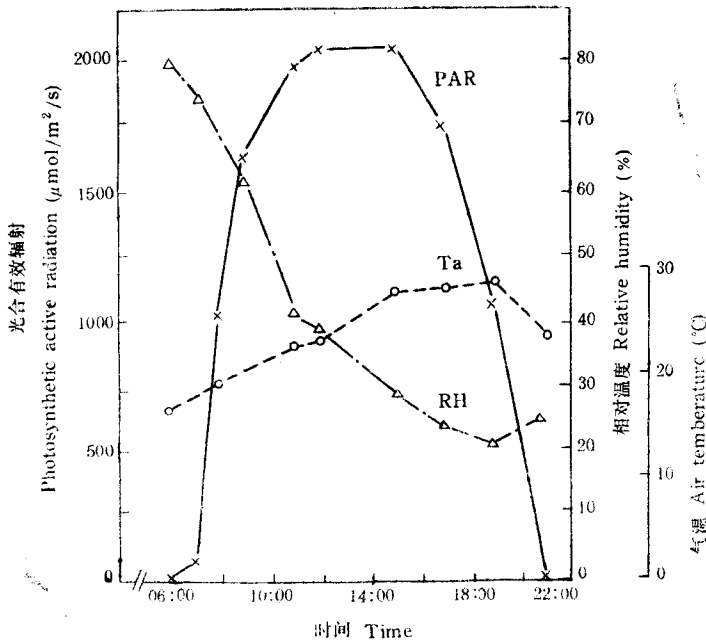


图4 光合有效辐射(PAR)、大气相对湿度(RH)和气温的日变化

Fig. 4 Diurnal changes of photosynthetic active radiation (PAR), relative humidity (RH) and air temperature (Ta)

在水分代谢过程中所采取的不同策略表明它们对环境水分的需求是不同的。这决定了两种植物在鄂尔多斯地区的分布和生长。

2. 两种植物的水分利用效率 在测定植株水势变化的同时,用 LI-6000 型便携式光合仪同步测定了两种植物的光合作用(图 5)和蒸腾作用(图 6)的日进程,并且同步观测了气象诸因子的变化情况(图 4)。光合作用除了从上午 10:00 到下午 16:00,两种植物在各样地中有轻微的差别外基本保持相同的光合水平和变化趋势。即:从整体水平看,两种植物在各样地中的光合作用基本相同。但是对蒸腾作用它们之间的差异却是显著的,基本上有以下两个特点:1)在相同土壤水分条件下,油蒿的蒸腾强度始终高于牛心朴子的蒸腾强度。表明:3—5 龄油蒿在整体上比牛心朴子要消耗更多的水分。2)有良好土壤水分供应的样地,其植株的蒸腾强度要大于土壤水分条件差的样地,如 2 号样地油蒿和牛心朴子的蒸腾强度要大于 1 号样地、3 号样地相应植物种的蒸腾强度。以上说明了植株

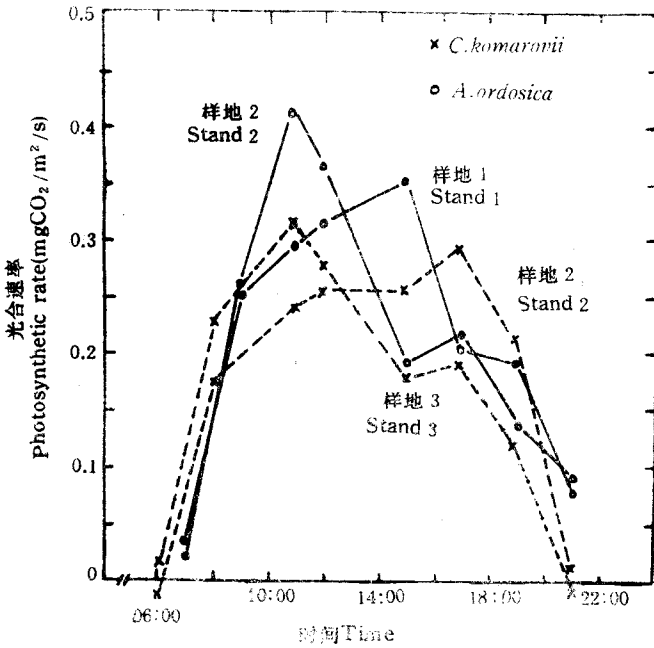


图 5 不同样地中油蒿和牛心朴子的光合作用日变化

Fig. 5 Diurnal changes of photosynthesis for *A. ordosica* and *C. komarovii* in different stands

在热量截获相同和其它气象因子相近的条件下,蒸腾强度大小取决于物种和土壤水分的有效性。

图 7 给出了不同立地条件下油蒿和牛心朴子水分利用效率的日变化情况。这里,水分利用效率是指瞬时水分利用效率。根据 Fischer^[9]的定义,取:

$$\text{水分利用效率 (WUE)} = \frac{\text{光合作用强度 (P)}}{\text{蒸腾作用强度 (T)}}$$

水分利用效率说明植物消耗每单位重量水分所固定 CO₂ 的数量,它表示植物对环境资源的利用水平。从图 7 可以看出:牛心朴子水分利用效率在一天中的各个时刻都显著大

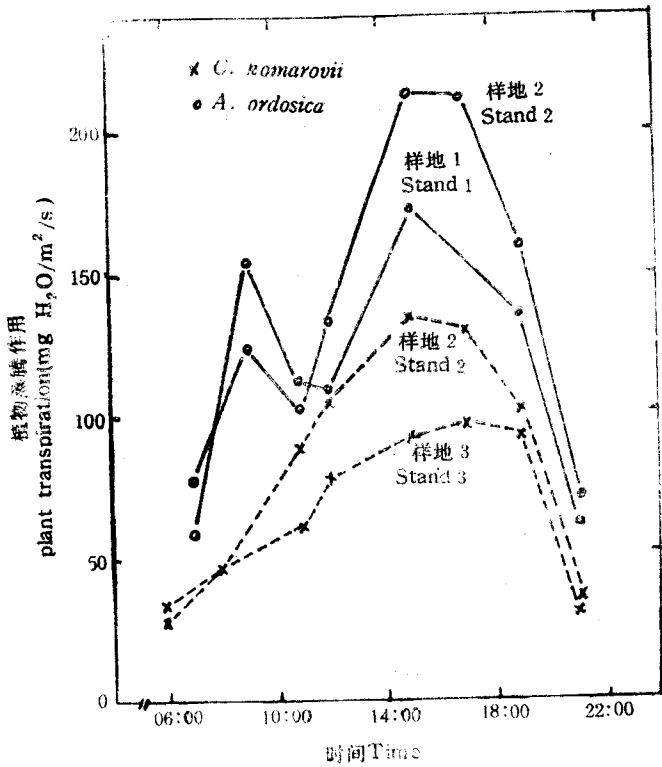


图 6 不同样地油蒿和牛心朴子的蒸腾作用日变化

Fig. 6 Diurnal changes of transpiration for *A. ordosica* and *C. komarovii* in different stands

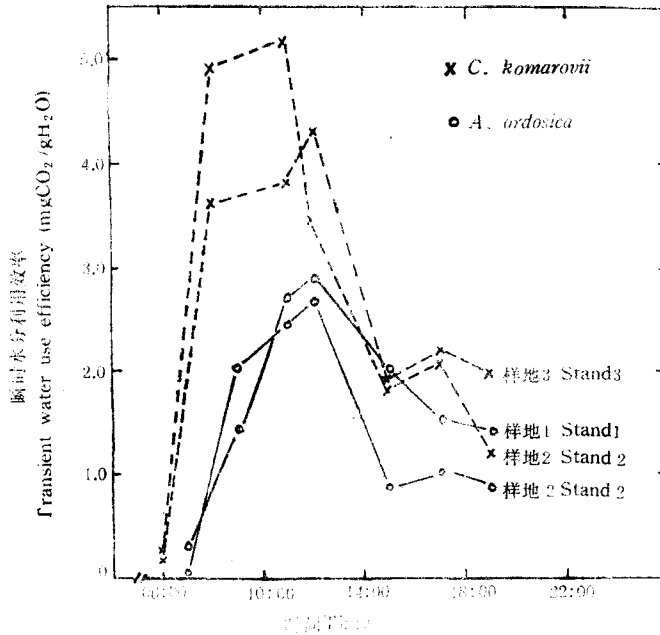


图 7 油蒿和牛心朴子在不同样地中的瞬时水分利用效率日变化

Fig. 7 Water use efficiency of *A. ordosica* and *C. komarovii* at different hours in a day for different stands

于油蒿的水分利用效率。即使在相同水分条件下(如在2号样地),牛心朴子的WUE值仍高于油蒿的WUE值。将各时刻的瞬时水分利用效率取平均,则油蒿在1号样地和2号样地的平均水分利用率分别为 $1.7220\text{mgCO}_2/\text{g}\cdot\text{H}_2\text{O}$ 和 $1.6230\text{mgCO}_2/\text{g}\cdot\text{H}_2\text{O}$,而牛心朴子在2号样地和3号样地的平均水分利用率分别为 $2.4334\text{mgCO}_2/\text{g}\cdot\text{H}_2\text{O}$ 和 $2.2599\text{mgCO}_2/\text{g}\cdot\text{H}_2\text{O}$ 。以上结果说明:决定植物水分利用效率首先是植物种的不同,其次才是环境中的水分状况。

3. 气孔运动的调节作用 气孔对植物的调节主要表现在1)对蒸腾作用的控制;2)对 CO_2 气体交换的控制,下面就这两方面分别对气孔运动的调节进行讨论。

图8是油蒿和牛心朴子气孔导度的日变化情况,与水势的日变化相似;牛心朴子的气孔导度日变化基本上保持稳定,而油蒿的气孔导度日变化曲线却有较大的起伏。气孔行为的不同决定着两种植物蒸腾强度的不同,进而决定着气温和两种植物叶温之差的不同(如图9所示)。由于牛心朴子属恒水型植物及其叶表具蜡质,因此,它可以通过反射过剩太阳辐射和保持大量热容常数大的水分以使体温总是低于气温,而无需以增大蒸腾强度来保证气温、叶温之差大于零。但是对于油蒿,由于它属变水植物,因此为了防止植物体不被太阳辐射灼伤,它必须通过增加蒸腾作用来防止植物体温的过高(见图6),然而,由于油蒿的高蒸腾,当其根系吸水速度低于蒸腾失水速度时,植物水势降低引起气孔关闭。在土壤供水不足的情况下,增加蒸腾作用强度已成为不可能。因此,在有太阳辐射的大部分时间内,油蒿的叶温经常高于气温。所以叶温、气温之差和气孔行为在一定水平上反映着植物受水分胁迫的程度^[7]。在图9中,牛心朴子的叶温、气温之差和油蒿的情况完全不同,说

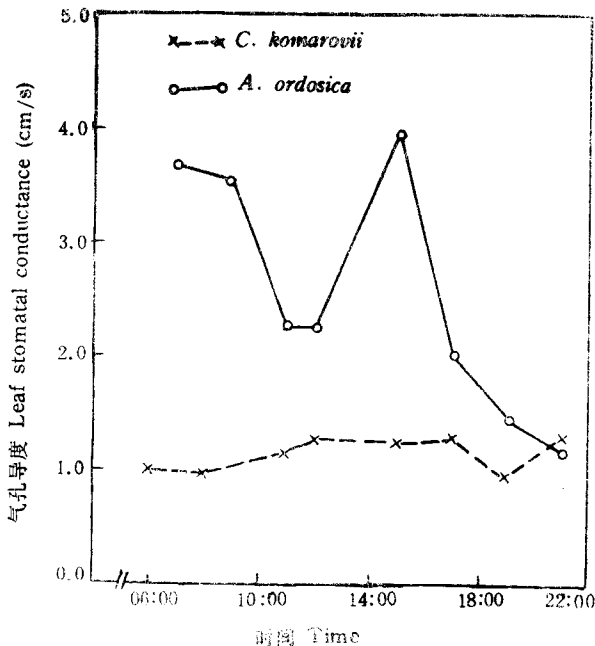


图8 油蒿和牛心朴子气孔导度日变化

Fig. 8 Diurnal changes of leaf stomatal conductance of *A. ordosica* and *C. komarovii*

明在相同的土壤水分供应条件下,牛心朴子只受轻微水分胁迫或不受水分胁迫,而油蒿则始终处于水分的胁迫之下。

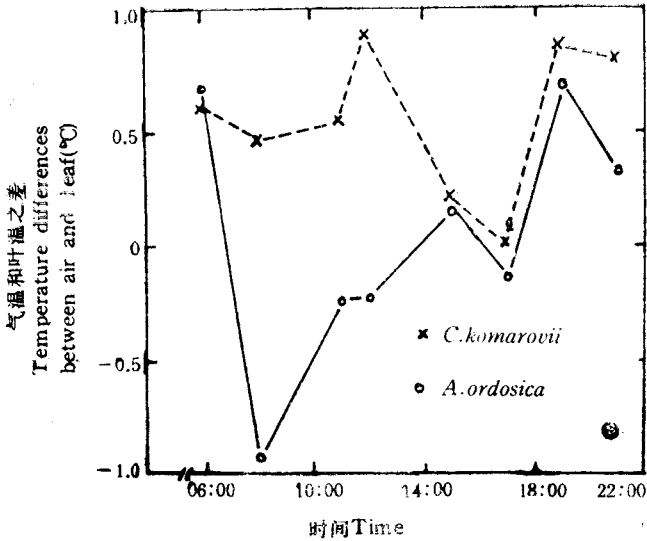


图9 气温和油蒿及牛心朴子叶温之差日变化

Fig. 9 Diurnal changes of temperature differences between air and leaf for *A. ordosica* and *C. komarovii*

用 Farquhar 和 Sharkey^[6] 的计算方法: 气孔对光合的限制 = $(A_0 - A)/A_0$, 其中 A_0 为没有气孔限制时的光合作用, A 为任一条件下的光合作用。这样可以估算出油蒿和牛心朴子由于环境因子限制通过气孔运动调节而对光合作用的限制程度(见表 2)。可以看出: 在土壤水分不同的 1 号、2 号样地, 油蒿光合作用受气孔限制的程度分别为 0.4354 和 0.2091。这种限制反映了土壤水分不同对油蒿光合作用的抑制水平。在具有相同水分供应的 2 号样地, 油蒿和牛心朴子光合作用被气孔限制的程度分别为 0.2091 和 0.0761。这种差别显示了在该土壤水分条件下, 牛心朴子光合作用与油蒿光合作用相比受气孔运动的限制较小。表现出两种植物的不同水分生理生态特征。

演替是多原因的, 除上述原因外, 两种植物生殖生物学特征的差别亦颇重要, 下面简述之。油蒿属半灌木, 它的繁殖主要靠种子的散播。牛心朴子属草本, 它的繁殖一方面通过根蘖的方式完成, 另一方面同样地也依赖其种子传播。因此, 两种植物生殖器官在整体植株中所占比例大小对于决定两种植物的分布及种群大小有着重要意义。图 10 给出了两种植物生殖器官所占植株重量比例的调查结果。可以看出: 牛心朴子与油蒿相比, 其净同化产物的 40—50% 被分配到生殖器官, 而油蒿只有 2—6% 的净同化产物分配于生殖器官。油蒿的生殖器官重和植株重之比显著低于牛心朴子的生殖器官重和植株重之比, 两者相差 7—20 倍。在种子的特性上, 两者亦具差别, 牛心朴子种子具有白色伞状长绒毛, 极易随风飞扬, 而油蒿的果实为瘦果, 且无毛。由于种子所具有的不同特性, 决定了两种植物散播能力及散播程度的不同。在这里, 显然牛心朴子的种子比油蒿的种子具更强的散播能力, 更有利于牛心朴子种群的天然更新和分布。

表 2 在不同样地中气孔限制对油蒿和牛心朴子光合作用的影响¹⁾²⁾
 Tab.2 Stomatal limitation to photosynthesis of *A.ordosica* and *C.komarovii* in different stands

植物种 Species	样地 Stand	A_s (mgCO ₂ /m ² /s)	A (mgCO ₂ /m ² /s)	Limit = (A _s - A)/A _s
油蒿 <i>A.ordosica</i>	1	0.5255*	0.2967	0.4354
	2	0.5255	0.4156	0.2091
牛心朴子 <i>C.komarovii</i>	2	0.3195**	0.2951	0.0761
	3	0.3195	0.2796	• 0.1248

1) 测定条件: Ta = 25.848°C, PAR = 2280 μmol/m²/s, RH = 55%

2) 测定条件: Ta = 25.56°C, PAR = 2087 μmol/m²/s, RH = 53%

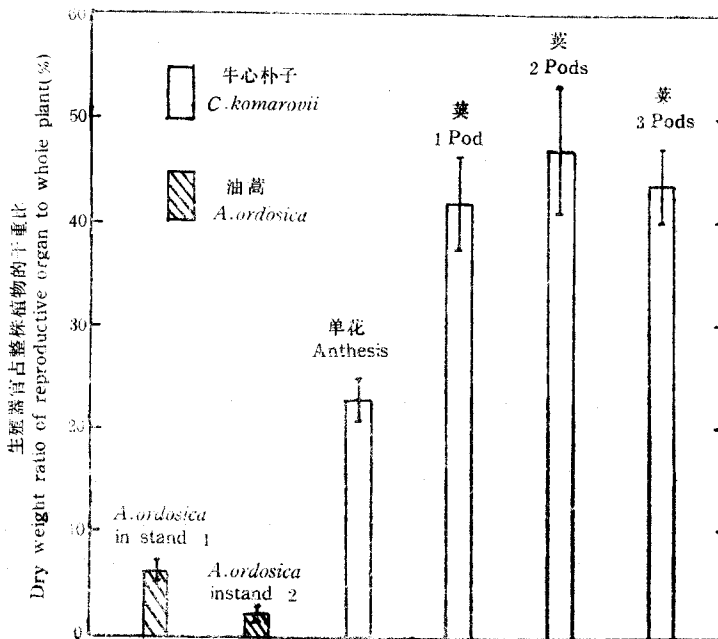


图 10 不同样地中油蒿和不同发育阶段牛心朴子生殖器官占植株干重比例
 Fig.10 Dry weight ratio of reproductive organ to whole plant of *A.ordosica* in different sites and *C.komarovii* in different development stages

四、初步结论

1. 实验区在以油蒿为建群种的鄂尔多斯沙区,在这里油蒿群落在逐步退化,牛心朴子群落正在逐渐发育,并正逐步取代着油蒿群落。在群落结构格局上明显表现出两者之间的演替关系。

2. 对油蒿和中心朴子生理生态学调查表明:虽然两者在光合作用方面并没有显著的差异,但是在蒸腾强度上两者却存在着明显的区别,这就是牛心朴子的蒸腾强度显著低于油蒿的蒸腾强度。这使得牛心朴子水分利用率显著高于油蒿的水分利用率。另外,由于

牛心朴子具有恒水植物的特点及油蒿具有变水植物的特点,使得这两种不同类型的植物在水分成为植物分布及生长限制因子的鄂尔多斯沙区,牛心朴子更具竞争优势。

3. 伴随着油蒿群落的发育和茂盛,流动沙丘将逐渐被固定下来,这时由于油蒿群落的过于密集及其高蒸腾水平,使得生长地土壤水分状况日趋恶化,严重影响着油蒿的正常生长。然而与油蒿不同,牛心朴子以其低蒸腾和恒水植物的特征,在油蒿出现不良生长或衰亡地段仍能不断侵入并进而形成稳定的牛心朴子群落。

参 考 文 献

- [1] 张强、王振先, 1986: 伊克昭盟植被演替与土地沙漠化的关系, 中国科学院兰州沙漠研究所集刊, 第3号, 89—105。
- [2] 中国植物学会植物生态学和地植物学专业委员会, 1983: 三十年来中国植物生态学和地植物学的回顾与展望, 植物生态学与地植物学丛刊, 7(3)169—185。
- [3] 中国科学院《中国植物志》编辑委员会, 1978: 中国植物志, 63: 344。
- [4] 朱震达、刘恕, 1981: 中国北方地区的沙漠化过程及其治理区划, 中国林业出版社。
- [5] Scholander, P.F., Hammel, H. T., Bradstreet, E. D., Hemmingsen, E. A., 1965: Sap pressure in vascular Plants; negative hydrostatic pressure can be measured in plants. *Science*, 148: 339—346.
- [6] Farquhar, G. D. and Sharkey, T. D., 1982: Stomatal conductance and photosynthesis. *Ann. Rev. plant physiol.* 33: 317—345.
- [7] Larcher, W., 1980: *Physiological Plant Ecology*. 2nd. ed. Springer-Verlag. 236—239.
- [8] ———, 1980: *Physiological Plant Ecology*. 2nd. ed. Springer-Verlag. 24—27.
- [9] Fischer, R. A. & Turner, N. C., 1978: Plant production in the arid and semiarid zones. *Ann. Rev. plant physiol.* 29: 277—317.
- [10] Towner G. D., 1986: The Influence of Particle Size Distribution on Soil Physical Properties. *J. of Agric. Science.* (3).

PHYSIOLOGICAL ECOLOGY STUDIES ON *ARTEMISIA*
ORDOSICA AND *CYNANCHUM KOMAROVII*
IN THE MAOWUSU SANDLAND

Zheng Hai-lei Huang Zi-chen

(*Institute of Desert Research, Academia Sinica*)

Dong Xue-jun

(*Institute of Botany, Academia Sinica*)

Abstract

The growth of *Artemisia ordosica*, which is the main community-constructing species, appears in some locations in the Maowusu sandland. *Cynanchum komarocii*, a perennial species, however, grows luxuriantly throughout the area. There is obviously succession between these two species in experimental area. The characteristics of the two species are explained by our investigation based on physiological ecology, reproductive biology and by the analysis of fundamental elements of the environment.

A. ordosica and *C. komarovii* are characteristic of anisohydric and isohydric plants respectively. The photosynthesis, transpiration and stomatal behavior of the two species are distinctly different from one location to another. The water-use efficiency of *C. komarovii* is much higher than that of *A. ordosica*. Furthermore, *C. komarovii* is more drought resistant and therefore less sensitive to water stress; *A. ordosica*, however, is less tolerant therefore more sensitive to water stress. The result is that *C. komarovii* is more dominant than *A. ordosica* in survival competition.

In conclusion, one of the main external factors of succession is the water content of the soil; the major internal factors of succession are the distinctive water physiological-ecological and reproductive biological characteristics of the two species.

Key words Succession; *Artemisia ordosica*; *Cynanchum komarovii*; Physiological ecology