

科尔沁草原主要牧草冷蒿和差不嘎蒿的生理生态学特性与竞争机制

周海燕^{1,2}, 赵爱芬²

(1. 兰州大学干旱农业生态国家重点实验室, 兰州 730000; 2. 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所沙坡头开放试验站, 兰州 730000)

摘要: 一日内冷蒿和差不嘎蒿的光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)和水分利用效率(WUE)在早或晚出现了最高值, 而其余时间则变化低缓, 原因归结于沙地环境因子和植物内部因子的共同作用。冷蒿的 P_n 和 WUE 日均值高于差不嘎蒿, E 的日均值却低于差不嘎蒿, 说明冷蒿在干旱环境下具有较高的物质生产量和节约用水的能力。自然状态下冷蒿各生长季的水势(ψ_w)和充分膨胀时的渗透势(ψ_{π}^{100})远低于差不嘎蒿, 水分相对亏缺(RWD)、束缚水含量(BWC)、束缚水与自由水的比值(BWC/FWC)远高于差不嘎蒿, 表明其具有更强的抗旱性; 干旱和旱后复水条件下差不嘎蒿的 RWD 、 BWC 和 BWC/FWC 产生大幅度波动; 长期极端干旱条件下两者 RWD 、 BWC 和 ψ_w 终极值相近; 长期淹水对冷蒿生理过程的影响更大些。干旱使两种牧草蛋白质发生分解, 脯氨酸和可溶性糖大量累积, 其中冷蒿的累积量远远超过差不嘎蒿, 这种累积特征可能正是两种牧草竞争机制的本质所在。

关键词: 冷蒿; 差不嘎蒿; 生理生态特性; 竞争机制

Ecophysiological Characteristics and Their Competition Mechanism of the Two Dominant Grasses in Horqin Sandy Land: *Artemisia halodendron* and *Artemisia frigida*

ZHOU Hai-Yan^{1,2}, ZHAO Ai-Fen² (1. The State Key Lab. of Arid Agroecology, Lanzhou University, Lanzhou, 730000, China; 2. Shapotou Desert Experimental Research Station, Cold and Arid Regions Environmental and Engineering Research Institute, Chinese Academy of Sciences, Lanzhou, 730000, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22 (6): 894~900.

Abstract: It is revealed that the maximum P_n , E and WUE of the two concerned grasses appears at both dawn and dusk time, comparing to a slow variation at other time due to the co-action of sandy environment factors and the inter-factors of the grass. *A. halodendron* has a higher daily average P_n and WUE but lower daily average E than *A. frigida*. It suggests that *A. halodendron* has a relatively higher primary productivity and water saving capability in aridity situation. At natural conditions, *A. frigida* has much lower Ψ_w and Ψ_{π}^{100} than *A. halodendron*, while *A. halodendron* has much lower RWD , BWC , BWC/FWC than *A. frigida*, implying *A. frigida* more drought-resistant than *A. halodendron*. Drought and post-drought watering produces very variable RWD , BWC and BWC/FWC in *A. halodendron*. Long-term drought stress makes the two grasses have similar RWD , BWC and Ψ_w while long-term waterlogging has a greater impact on *A. frigida*. Drought stress could stimulate decomposition of protein, considerable accumulation of proline and soluble sugar, which are far higher in *A. frigida* than *A. halodendron*.

基金项目: 国家重点基础研究发展规划资助项目(G2000048704); 中国科学院寒区旱区环境与工程研究所知识创新工程资助项目(CACX210031)

收稿日期: 2000-08-01; 修订日期: 2001-03-26

作者简介: 周海燕(1963-), 女, 内蒙古赤峰市人, 理学硕士, 副研究员。主要从事半干旱区、干旱区植物生理生态研究。E-mail: Zhouhy@ns.lzb.ac.cn

Accumulation of proline and soluble sugar might be the key to their competition mechanism.

Key words: *Artemisia frigida*; *Artemisia halodendron*; ecophysiological characteristics; competition mechanism

文章编号:1000-0933(2002)06-0894-07 中图分类号:Q143,Q945 文献标识码:A

冷蒿(*Artemisia frigida*)和差不嘎蒿(*A. halodendron*)是科尔沁草原沙质草场的两种主要牧草,也是草场沙漠化演替过程中交替出现的两种指示性植物。在典型草原区,冷蒿被称为草原生态系统退化的一种指示植物^[1],差不嘎蒿为沙地先锋植物。而今天的科尔沁草原已严重沙漠化,很少见到冷蒿群落,取而代之的是放牧利用价值虽低、但在生物固沙中起着重要作用的差不嘎蒿群落。冷蒿群落在受到保护的沙漠化草场中才见有面积出现。有关两种牧草对沙漠化适应机制的研究已有一些报道,但主要是群落学特征、地上、地下和种子形态学特征方面的工作^[2,3]。鉴于水分是该区植物生长最主要的限制因子,本文从光合和水分利用效率特点及其与环境因子的关系、植株水分平衡的季节变化特征和水分胁迫条件下的物质累积特征等方面系统研究了两种牧草的共性与区别,旨在找出其竞争的关键机制,为草场的植被演替和沙漠化过程研究及退化生态系统的恢复和重建提供理论依据。

1 研究地自然概况与研究方法

1.1 自然概况

实验区位于科尔沁草地南部,介于东经 120°19′~121°31′,北纬 42°14′~43°32′,属于温带大陆性半干旱气候类型,行政区属内蒙古自治区哲里木盟奈曼旗。实验区为固定沙丘和丘间低地相间分布;年平均温度 6.4℃;年降水量 366mm,主要集中在 6~8 月份,占全年降水量的 67.4%;年蒸发量 1935mm;无霜期 150d。

1.2 测试方法

1.2.1 土壤水分胁迫处理 选择正常生长的冷蒿和差不嘎蒿植株,春季移入花盆;盆内土壤为风沙土,栽前使每个花盆总重一致,恢复正常生长后于 6~7 月份进行水分胁迫处理。进行水分胁迫前,做花盆空白试验,花盆灌足水后(土壤含水量在 30%~33%),用土壤湿度计监测盆内土壤含水量变化情况,至 23%~20%、10%~7%、4%的土壤含水量时分别称花盆总重,以确定适宜的补水量和补水间隔天数(栽有植物的花盆补水间隔天数短,为隔日补)。处理分 4 个等级:(1)淹水,使盆内土壤水分保持饱和状态,土壤含水量为 30%~33%;(2)对照,土壤含水量为饱和含水量的 70%,土壤含水量为 20%~23%;(3)干旱,土壤含水量和自然状况下沙地相近,为 7%~10%;(4)极端干旱,一直干旱不灌,土壤含水量为 4%;(5)旱后复灌,干旱处理 20d 后复灌,使土壤含水量恢复为 20%~24%。处理一个月后进行各生理指标的测定。此处土壤含水量为体积含水量,用日本产土壤湿度计测定。

1.2.2 光合速率、蒸腾速率等因子的测定 在植株生长旺盛的 8 月份,选择天然生长在沙丘中下部的冷蒿和差不嘎蒿植株,在晴天无风日进行测定,测定枝选择在植冠中部向阳方向,每次测定 5 个重复,从早 6:00~18:00,每隔 2h 测定 1 次,取平均值作图。测定项目包括光合速率、蒸腾速率、气孔导度、胞间 CO₂ 浓度、光合有效辐射、空气相对湿度、气温,所用仪器为美国 CI-301PS 光合测定系统;水势用兰州大学 ZLZ-5 型压力室测定。

1.2.3 水分状况参数的测定 选择当年生新枝做 PV 曲线^[4],从中可求出相对水分亏缺、束缚水含量、自由水含量、充分膨胀时的渗透势和膨压,所用仪器为兰州大学 ZLZ-5 型压力室和美国 AP250 型 1/10 万电子天平;综合抗旱性指数(DI)的计算采用王孟本^[5]的方法。

1.2.4 其它生理指标的测定 叶绿素含量测定用混合液法^[6];硝态氮含量测定用比色法^[7];硝酸还原酶活性用 Radin^[8]的方法;蛋白质含量用紫外吸收法^[9];脯氨酸含量测定用茚三酮比色法^[10];可溶性糖含量测定用蒽酮比色法。细胞质膜透性用美国 Cole-Parmer19820 型电导仪测定。有机物干重的测定:将叶片用无离子水冲净,吸干水分,80℃烘干后再称重,置马伏炉中(550℃)灰化后,于干燥器中冷却后称重,有机物干重=干重-灰分。

2 结果与分析

2.1 两种牧草光合作用和蒸腾作用的一般特征

2.1.1 光合速率、蒸腾速率和水分利用效率的日变化特征 图 1a 为两种牧草在生长旺季的测定结果。与以往经典的植物光合速率日变化曲线(单峰型、双峰型等^[11,12])不同,冷蒿和差不嘎蒿的光合速率(P_n)分别在早或晚出现了最高值,全天大部分时间(8:00~16:00)则呈低缓的状态。差不嘎蒿在 6:00 P_n 最高可达 $17.39\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,冷蒿在 18:00 最高可达 $6.18\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;从色素含量测定结果分析,差不嘎蒿的总叶绿素含量($7.687\text{mg}/(\text{g} \cdot \text{FW})$)高于冷蒿($4.461\text{mg}/(\text{g} \cdot \text{FW})$),说明前者具有潜在高光合能力,所以在光、温、湿条件适宜的早晨,差不嘎蒿具有较高的光合速率。日间环境胁迫的存在,使两种牧草的 P_n 低缓,但冷蒿 P_n 的日均值($2.10\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)高于差不嘎蒿($1.34\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),说明冷蒿在胁迫条件下的光合生产力高于差不嘎蒿。

由图 1b 可见,两种牧草的蒸腾速率(E)日变化特征与 P_n 的日变化相似,二者皆在 18:00 回升至较高水平,其中差不嘎蒿 E 为 $3.51\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,冷蒿为 $2.64\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$;差不嘎蒿 E 的日间波动较大,冷蒿则较平缓;一日内冷蒿 E 的平均值($1.45\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)低于差不嘎蒿($2.29\text{mmol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$),说明冷蒿的蒸腾耗水量较低。

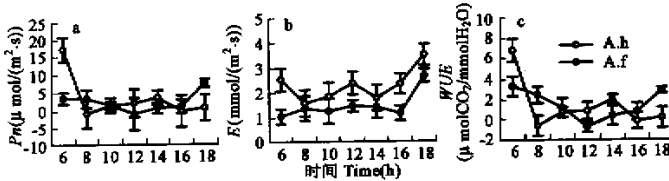


图 1 冷蒿(*A. f*)和差不嘎蒿(*A. h*)光合速率(P_n)、蒸腾速率(E)和水分利用效率(WUE)的日变化特征

Fig. 1 Diurnal variations of photosynthetic rate (P_n), transpiration rate (E) and water use efficiency (WUE) of *A. frigida* (*A. f*) and *A. halodendron* (*A. h*)

两种牧草上述光合、蒸腾日变化特点相近,使得二者瞬时水分利用效率(WUE)日变化特征相近,由图 1c 可见其 WUE 日变化曲线均呈波谷型,在午间 12:00 两种牧草 WUE 达日间最低;冷蒿 WUE 日均值($1.48\mu\text{molCO}_2/(\text{mmolH}_2\text{O})$)稍高于差不嘎蒿($1.41\mu\text{molCO}_2/(\text{mmolH}_2\text{O})$),说明冷蒿在物质产出相等的条件下更能有效的利用水分。

2.1.2 沙丘环境因子和植物内部因子的调控作用 测定是在干热的 8 月初进行的,此时沙土体积含水量为 6.3%。在 10:00~16:00 时段,空气相对湿度(RH ,图 2a)仅 30%,气温(T ,图 2b)高达 37.5°C ,光合有效辐射(PAR ,图 2c)达 $1730\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,这势必对植物的生理过程造成胁迫。从图 2d、图 2e 可以看到此时段气孔导度(G_s)已基本降到了极限,而此时非气孔作用(由 G_s 、 C_i 变化趋向判断^[13])大大增强,甚至超过气孔因素的作用。而在早晚,环境条件则有较好的组合:在 6:00 PAR 即可达 $1000\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$, RH 为 75%, T 为 25°C ;在 18:00 RH 为 47%, T 为 31.5°C 、 PAR 为 $470\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,这两种组合均利于植物的光合作用,这时植物主受气孔的调控,可恢复其正常的生理活动。

由图 2f 可以看到,差不嘎蒿的水势(ψ_w , $-1.18 \times 10^6\text{Pa}$)明显高于冷蒿($-1.75 \times 10^6\text{Pa}$),且一日内随外界环境条件的变化较明显,而冷蒿在 ψ_w 降到一定值后,无论光合有效辐射、气温、相对湿度如何变化,水势变化不大,说明冷蒿对干旱环境的适应性强于差不嘎蒿。

由上述分析可见,沙地环境因子和由此导致的植物内部因子的共同作用,使差不嘎蒿和冷蒿的光合蒸腾日变化曲线表现出了与经典曲线所不同的“凹”型曲线。

2.2 两种牧草水分状况参数的变化特征

2.2.1 水分状况参数的季节变化特征 由表 1 可见,在各生长季中无论土壤含水量如何变化,冷蒿小枝水势均低于差不嘎蒿,这利于植物从干旱的土壤中吸水;而低的蒸腾、高的束缚水含量(BWC)和束缚水/自

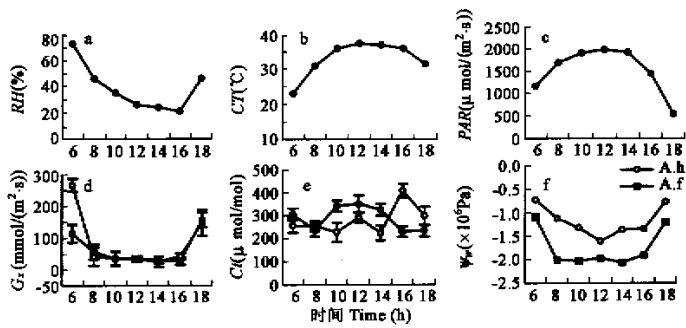


图 2 环境因子和植物内部因子的日变化特征

Fig. 2 Diurnal variations of environmental and plant internal factors

RH: 空气相对湿度 relative air humidity, *T*: 气温 air temperature, *PAR*: 光合有效辐射 photosynthetically active radiation, *G_s*: 气孔导度 stomatal conductance, *C_i*: 胞间 CO₂ 浓度 intercellular CO₂ concentration, *Ψ_w*: 水势 leaf water potential

由水比值(*BWC*/*FWC*)说明其对干旱的适应性高于差不嘎蒿,同时可在较大的水分亏缺(*RWD*)条件下完成其生命过程,其综合抗旱性指数(*DI*)高于差不嘎蒿。

2.2.2 土壤水分胁迫条件下各水分状况参数的变化特征 正常条件下,*RWD*、*BWC*、*FWC* 在植物体内以一定比例共存(表 2),亦即 *RWD* + *BWC* + *FWC* = 100%。正常土壤含水量条件下(对照 a. m.)冷蒿体内 *BWC* 明显高于差不嘎蒿,说明冷蒿组织对水分束缚能力强,保持水分的能力大。差不嘎蒿在土壤极端干旱条件下(a. m.)*RWD* 猛增,丧失了大量的自由水,*BWC* 增加明显。旱后复灌一段时间,3 种参数所占比例又恢复到对照水平,可见这是差不嘎蒿对干旱胁迫作出的一种适应性调节。冷蒿在土壤干湿变化期间 *RWD* 和 *Ψ_w* 变化不明显,原因可能主要在于其高的 *BWC*、低的蒸腾和革质化的叶片使水分损失较少;在极端干旱的午后,当冷蒿的 *BWC* 急剧下降时,*RWD* 和 *Ψ_w* 才较对照有明显的差异。冷蒿的 *BWC* 变化幅度不及差不嘎蒿,但在极端干旱(a. m.)条件下 *BWC* (47.0%) 和差不嘎蒿相近(49.7%)。在土壤水分处于饱和时(淹水),两者 *BWC* 也都明显增加,说明此时过多的水分也对植物构成了一种胁迫。极旱条件下的午后,两种牧草不仅 *RWD* 急剧增大,*BWC* 也明显下降,说明此时高温、

表 1 水分状况参数的季节变化特征

Table 1 Seasonal changes in water state of *A. frigida* and *A. halodendron*

种名	季节	*土壤含水量 (%)	ψ_w ($-1 \times 10^6 \text{Pa}$)	RWD (%)	BWC (%)	BWC/FWC	DI
Name of species	Season	Soil moisture					
冷蒿 <i>A. frigida</i>	6 月 June	1.08	1.40	12.2	29.0	1.73	1.773
	7 月 July	3.06	1.85	22.9	58.5	3.15	
	8 月 August	3.58	1.75	17.7	50.0	1.55	
差不嘎蒿 <i>A. halodendron</i>	6 月 June	1.08	0.91	6.4	30.0	0.47	1.082
	7 月 July	3.06	1.23	18.2	10.0	0.14	
	8 月 August	3.58	1.30	12.3	37.0	0.73	

Ψ_w: 水势 Leaf water potential; *RWD*: 水分相对亏缺 Water relative deficit; *BWC*: 束缚水含量 Bound water content; *BWC*/*FWC*: 束缚水与自由水比值 Bound water to free water ratio; *DI*: 综合抗旱性指数 Drought resistance index; * 此处土壤含水量为重量含水量

高光辐射和干旱已造成了植物体内水分平衡的破坏(自由水下降到束缚水下降亏缺,是植物遭受旱害的信号),也同时说明两种牧草只有在极端干旱的下午方遭旱害威胁,这从两种牧草叶片细胞质膜透性的变化上亦可得到证实,差不嘎蒿在对照(a. m.)条件下膜透性为 18.69 μs,极旱(p. m.)条件下为 24.17 μs;冷蒿以上各值分别为 0.93 μs 和 25.12 μs。

万方数据

由表 2 可见,土壤淹水和极端干旱的午后,两种牧草 *Ψ_w* 值相近,这基本为两种牧草 *Ψ_w* 最高和最低的

极限值,其它条件下冷蒿的 ψ_w 明显低于差不嘎蒿;极端干旱和旱后复水对差不嘎蒿的 ψ_w 影响较大,淹水对冷蒿 ψ_w 影响较大,说明两者体内水分对土壤干湿的反应程度是不同的。

表 2 水分胁迫对冷蒿和差不嘎蒿体内水分状况参数的影响

Table 2 Water state in the *A. frigida* and *A. halodendron* as influenced by water stress

种名 Name of species	处理 Treat-ments	$RWD(\%)$ Water reletive deficit		$FWC(\%)$ Free water		$BWC(\%)$ Bound water		$\psi_w(-\times 10^6\text{Pa})$ Leaf water potential		ψ_p ($\times 10^6$ Pa)	ψ_{π}^{100} (-1×10^6 Pa)	渗透调节能力 ($\times 10^6\text{Pa}$) Osmoregulation ability	
		a. m.	p. m.	a. m.	a. m.	p. m.	a. m.	p. m.	a. m.	p. m.		a. m.	p. m.
冷蒿 <i>A. frigida</i>	淹水 Waterlogging	26.3		20.5	53.2		1.10		0.01	0.33		-0.69	
	对照 Check	32.4		29.1	38.2		1.43	1.63	0.09	1.02		0.00	0.15
	极端干旱 Extremely drought	32.7	45.3	20.0	47.3	25.0	1.50	1.80	0.16	1.05		0.02	0.28
	旱后复灌 Rewatering	31.3		31.5	37.2		1.45		0	0.87		-0.15	
差不嘎蒿 <i>A. halodendron</i>	淹水 Waterlogging	8.7		51.1	40.2		0.95		0.23	0.59		-0.11	
	对照 Check	10.0		67.0	23.0		0.73	1.05	0.29	0.70		0.00	-0.23
	极端干旱 Extremely drought	35.0	43.0	15.3	49.7	28.0	1.30	1.75	0.45	1.41		0.71	0.40
	旱后复灌 Rewatering	8.2		65.7	26.1		1.05		0.20	0.68		-0.02	

* ψ_p : 膨压 Turgor pressure; ψ_{π}^{100} : 饱和含水时的最大渗透势 Maximum osmotic potential at water saturation point

由表 2 还可看到,正常土壤水分条件下维持差不嘎蒿生理活动的膨压(ψ_p)为 $0.29\times 10^6\text{Pa}$ 占其饱和渗透压(ψ_{π}^{100})的 41.4%,而此时冷蒿的膨压只有 $0.09\times 10^6\text{Pa}$,只占其 ψ_{π}^{100} 的 8.8%,也就是说冷蒿组织的膨压维持在差不嘎蒿的 30%左右时即可进行正常的生命活动。

由 ψ_{π}^{100} 所计算的渗透调节能力(渗透调节能力=对照 ψ_{π}^{100} —处理 ψ_{π}^{100} [6])可以看到(表 2),差不嘎蒿在极端干旱时表现出的总体渗透调节能力远远高于冷蒿,但由于这里所说的渗透调节能力是由对照到极旱时的变化数值,而此时两种牧草已近死亡,差不嘎蒿由于大量失水,其渗透调节能力也可能早已丧失。

2.3 水分胁迫对两种牧草物质累积的影响

2.3.1 有机物、蛋白质、硝态氮含量及硝酸还原酶活性的变化 由图 3a 可见,土壤含水量处在 20%~10%之间时,冷蒿每克干物质中有机物干重(0.91)稍高于差不嘎蒿(0.89);当土壤含水量降至 10%~4%之间时,冷蒿干物质累积量(0.96)与差不嘎蒿(0.91)的差值变大。这说明在高温、低湿、强光辐射的 7 月份,尽管土壤水分能够满足植物生长,但大气干旱仍对植物造成了胁迫,且差不嘎蒿所受的影响较冷蒿要大,从而表现出干物质的累积能力低于冷蒿;当土壤水分胁迫发生时,大气干旱和土壤干旱的共同作用使这种差距更加明显。

由图 3b 可见,土壤含水量处于 20%~10%之间时,差不嘎蒿可溶性蛋白质含量(414.58mg/g FW)高于冷蒿(167.32mg/g FW);冷蒿蛋白质大量分解时的土壤含水量低于差不嘎蒿,说明后者对水分胁迫的敏感性高于前者;冷蒿蛋白质降解的幅度(62.3%)高于差不嘎蒿(38.2%),这更利于极旱时脯氨酸的累积。

由图 3c 和表 2 可见,当土壤含水量在 20%~10%之间时,冷蒿的硝态氮(NO_3^--N)含量($0.37\mu\text{g/g FW}$)和硝酸还原酶(NR)活性($3.45\mu\text{g}/(\text{g DW}\cdot\text{h})$)高于差不嘎蒿($0.22\mu\text{g/g FW}$, $3.24\mu\text{g}/(\text{g DW}\cdot\text{h})$),表

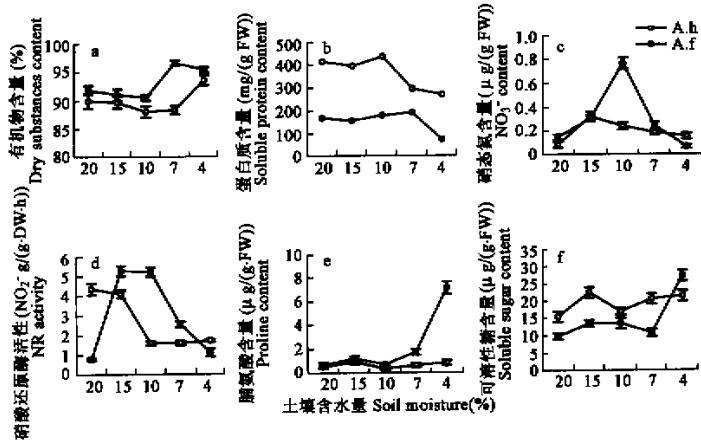


图3 水分胁迫对两种牧草物质累积的影响

Fig. 3 Accumulation of soluble substances in *A. frigida* and *A. halodendron* as influenced by water stress
明冷蒿根吸收 NO₃⁻-N 的能力高于差不嘎蒿,同时利于蛋白质的合成。在极端干旱条件下,两种牧草的 NO₃⁻-N 含量和 NR 活性均降到很低,且数值接近。

2.3.2 脯氨酸、可溶性糖含量的变化 由图 3e 可以看到,正常土壤水分条件下冷蒿的脯氨酸含量高于差不嘎蒿,这可能是一种进化特征^[14],但同时也不能排除大气干旱的影响;轻度水分胁迫一出现,冷蒿的脯氨酸含量即大幅度提高,胁迫加深,积累越多,甚至可达 7.133μg/g FW,是胁迫前的 8.2 倍,这种特征对于细胞渗透调节、解毒贮氮、保护膜代谢功能是至关重要的^[15];差不嘎蒿胁迫后脯氨酸含量只提高了 2.2 倍。

由图 3f 可见,差不嘎蒿体内总可溶性糖含量在土壤含水量低于 10% 时即开始累积,至极旱时提高了 0.27 倍;冷蒿累积的时间稍晚,但在土壤含水量 7%~4% 期间迅速累积,至极旱时提高了 1.29 倍,这种特征对于能量贮存、旱后恢复是非常重要的;而差不嘎蒿积累较少的原因则可能是干旱期间呼吸加强,糖类被作为呼吸基质消耗掉的缘故。

3 结论

3.1 与经典的光合蒸腾日变化曲线形式不同,冷蒿和差不嘎蒿的光合蒸腾皆出现早晚较高,日间低缓的“凹”型曲线,原因归结于环境因子和植物内部因子的共同作用。在有环境胁迫存在时,冷蒿的光合速率和水分利用效率高于差不嘎蒿,蒸腾速率则低于差不嘎蒿,说明冷蒿在干旱环境下具有较高的物质生产量和节约用水的能力。在整个生长季节和一定的土壤含水量范围内,冷蒿的抗旱能力皆高于差不嘎蒿。两种牧草对水分胁迫反应的敏感程度不同,其中差不嘎蒿以各生理指标大幅度变化适应变化着的环境条件,冷蒿则相对稳定;尽管如此,二者均可在一定的生存阈限内共存。这正如我们所看到的,在多雨或雨量适中的年份,沙地土壤含水量较高,冷蒿和差不嘎蒿可在固定沙丘、半固定沙丘共存,且长势良好;在沙地水分条件最好的流动沙丘,差不嘎蒿由于耐沙埋、高的光合生长速度等特性而占据优势。

3.2 两种牧草之间的竞争最主要的就是对土壤水分的竞争。冷蒿从光合、蒸腾和水分利用效率等生理生态特性的表现上比差不嘎蒿的竞争力强。在遭受土壤极端干旱时,两种牧草的水势、相对水分亏缺、束缚水含量的终极值相近,说明二者此时所表现出的抗旱能力也是相近的,关键在于冷蒿在遭受旱害的过程中不断有新枝萌发出来,第二年春仍能旺盛生长,而差不嘎蒿则全部死亡;这说明,差不嘎蒿在受到旱害提高抗性的同时,其生理过程受到严重破坏,丧失了恢复的能力,而冷蒿在干旱过程中不但正常的生理过程受到的干扰小,而且能积累大量的脯氨酸、可溶性糖等有用物质,这对于能量贮存和旱后恢复是至关重要的。在实地可看到,干旱年份,冷蒿由于较强的抗旱能力和恢复能力而存活,差不嘎蒿则逐渐衰退。

3.3 由于植物自身的生理生态特性及自然和人为因素的共同作用,两种牧草在草场沙漠化演替过程中的

出现亦受多因素的影响,如在多雨年份,由于牧草大量的生长而使沙土含水量减少,冷蒿侵入,沙地呈草原景观。而在少雨年份,由于牧草少易出现过牧,使冷蒿数量减少,沙地由固定、半固定变为半流动、流动,沙漠化程度加剧;而此时植被的减少又使沙地水分条件好转,差不嘎蒿以其生长快在半流动沙地占据优势,沙地呈现沙漠化景观。如果对草场进行封育,则沙地又呈现草原景观。可见,除植物自身因素外,外界因素的作用亦不容忽视。

参考文献

- [1] Li Y H (李永宏). Primary study on the degradation model and expert system for degeneration monitoring of grazing in Inner Mongolia Grassland. *Acta Phytocologica Sinica*(in Chinese) (植物生态学报), 1994, **18**(1): 68~79.
- [2] Liu X M (刘新民), Zhao H L (赵哈林), Zhao A F (赵爱芬). *Windy-sandy environment and vegetation in the Horqin Sandy Land* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1996. 83~85.
- [3] Li S G (李胜功), Zhao A F (赵爱芬), Chang X L (常学礼). Several problems about vegetation succession of Horqin Sandy Land. *J Desert Res.* (in Chinese)(中国沙漠), 1997, **17**(Supp. 1): 25~33.
- [4] Li J Y (李吉跃), An application of PV technique to study drought resistance of *Pinus tabulaeformis* and *Platycladus orientalis* seedlings. *J Beijing For Univ*(in Chinese) (北京林业大学学报), 1989, **11**(1): 20~25.
- [5] Wang M B (王孟本), Li H J (李洪建), Chai B F (柴宝峰), Drought resistance index of three species of trees in the Northwestern Shanxi. *Bull. Bot. Res.* (in Chinese) (植物研究), 1996, **16**(2): 195~200.
- [6] Chen F M (陈福明). Method of chlorophyll measurement using mixed solution. *Forestry Science and Technology Communication* (in Chinese)(林业科技通讯), 1984, (2): 4~8.
- [7] Ye X F (叶叙丰), Cai D F (蔡得福), Zhou Q Q (周庆祺). Nitrate nitrogen colorimetric estimation. *Plant Physiol Communi.* (in Chinese) (植物生理学通讯), 1979, (3): 31~33.
- [8] Radin J W. *Plant Physiol.* 1973, **51**: 332~336.
- [9] Zhu G L (朱广廉), Zhong H W (钟海文), Zhang A Q (张爱琴). *Experiment guide for physiology*(in Chinese). Beijing: Beijing University Press, 1990. 126~130.
- [10] Zhu G L (朱广廉), Deng X W (邓兴旺), Zuo W X (左卫线). Measurement of proline in plant. *Plant Physiol Communi.* (in Chinese)(植物生理学通讯), 1984, (1): 35~37.
- [11] Zhang L P (张利平), Wang X P (王新平), Liu L C (刘立超), *et al*. Study on gas exchange characteristics of main constructive plants *A. ordosica* and *C. korshinskii* in Shapotou region. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese) (生态学报), 1998, **18**(2): 133~137.
- [12] Yin L J (殷利娟), Wang P (王萍). Distribution of C_3 and C_4 photosynthetic pathways of plants on the steppe of northeastern China. *Acta Ecologica Sinica* (in Chinese)(生态学报), 1997, **17**(2): 113~123.
- [13] Xu D Q (许大全). Some problems in stomatal limitation analysis of photosynthesis. *Plant Physiol Communi.* (in Chinese) (植物生理学通讯), 1997, **33**(4): 241~244.
- [14] Hou C X (侯彩霞), Tang Z C (汤章城). Function and mechanism of compatible solutes. *Plant Physiol Communi.* (in Chinese)(植物生理学通讯), 1999, **35**(1): 1~7.
- [15] Liu Y L (刘有良). *Adverse Physiology on Plant Water Regime* (in Chinese). Beijing: Agriculture Press, 1992. 70~80.