

837-843

第19卷第6期
1999年11月生态学 报
ACTA ECOLOGICA SINICAVol. 19, No. 6
Nov., 1999

羊草两个趋异类型的光合生理生态特性比较的初步研究

王德利, 王正文, 张喜军

(东北师范大学草地研究所, 长春 130024)

5143.801

摘要:对羊草(*Aneurolepidium chinense*)种群的两个趋异类型——灰绿型羊草与黄绿型羊草的光合生理生态特性进行了研究,比较了同一生境条件下,两种趋异类型羊草的光合速率、蒸腾速率的日变化,以及两个羊草趋异类型的光合速率对光辐射强度、气温、相对湿度、叶温与气孔扩散阻力的响应。结果表明,同一生境条件下,灰绿型羊草的光合速率与蒸腾速率相对较高,两者的饱和光合速率分别为23.2与18.8 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,光饱和点分别为1367.6与1387.9 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,光补偿点分别为9.8与14.0 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$;灰绿型羊草与黄绿型羊草对光强度、气温、相对湿度、叶温、气孔扩散阻力的响应均有显著差异。实验测得的结果说明,同一生境条件下羊草两个趋异类型的光合生理特性变异是明显的,羊草这种生理上的变异为确定两个趋异类型是否为两个生态型提供了一些生理学方面的证据。

关键词:羊草;光合速率;蒸腾速率;趋异类型;生态型

The comparison of photosynthetic physiological characteristics between the two divergent *Aneurolepidium chinense* types

WANG De-Li, WANG Zheng-Wen, ZHANG Xi-Jun (Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Changchun 130024, China)

Abstract: A comparison of the photosynthetic physiological characteristics between two divergent *Aneurolepidium chinense* types — grey-green type and yellow-green type was made. The diurnal changes of photosynthetic rate and evaporation rate were analyzed. The response of photosynthetic rate to light radiation, air temperature, relative humidity, leaf temperature, and stomata diffusion resistance for the two *Aneurolepidium chinense* types in the same habitat were studied. The experimental results show that the photosynthetic rate and evaporation rate of grey-green type are higher than that of yellow-green type. The saturation photosynthetic rates of grey-green type and yellow-green type are 23.2 and 18.8 $\mu\text{mol CO}_2 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}$ respectively. The light saturation points of grey-green type and yellow-green type are measured as 1367.6 and 1387.9 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ respectively. And the light compensation points are 9.8 and 14.0 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$. The photosynthetic rates of the two types show significantly different responses to light radiation intensity, air and leaf temperature, stomata diffusion resistance and relative humidity. It is concluded that the two *Aneurolepidium chinense* divergent types have significant differences or variations in their photosynthetic characteristics under the same habitat conditions, and these results give some physiological evidences for determining the two ecotypes for *Aneurolepidium chinense* divergent types.

Key words: *Aneurolepidium chinense*; photosynthetic rate; evaporation rate; divergent type; ecotype

文章编号:1000-0933(1999)06-0837-07 中图分类号:Q948.112 文献标识码:A

羊草是我国北方温带草原的主要优势植物种,其地理分布十分广阔,南起我国的黄土高原,北至俄罗斯的外贝加尔,东起我国的三江平原,北至蒙古的乌兰巴托均有羊草的分布。羊草的适应性很强,生态幅度

基金项目:国家自然科学基金重点项目资助课题

收稿日期:1997-06-27;修订日期:1998-12-10

颇宽,从半干旱地区到半湿润地区,从黑土、黑钙土、栗钙土到碱化草甸土与盐化草甸土地带均有大面积生长与分布^[1,2]。由于不同的自然地理环境,以及羊草种群对特定地域生境条件的长期适应,使羊草种群产生了在形态结构、生理、生态以及遗传特征方面的趋异现象(divergent phenomenon),形成了明显的趋异类型。最常见的有灰绿型羊草与黄绿型羊草。有关羊草趋异类型的比较,已有一些形态解剖学、生态学以及细胞学方面的初步研究^[3-5],但是仅用这些研究结果来比较说明羊草不同趋异类型的生态适应特性是不充分的,也难以确定不同生境条件下羊草在趋异适应过程中是否产生了不同的生态型(ecotype)。因此,需要对不同的羊草趋异类型做更深入的比较研究。本文在自然状态下对混生种群中的两个羊草趋异类型(灰绿型与黄绿型)的光合生理特性进行了初步研究,试图为确定羊草两种生态型提供一些生理学方面的证据,同时亦为研究种群的生态适应给予生理学方面的解释。

1 材料和方法

1.1 实验地的自然条件

实验地位于长春市东北师范大学校园内,地理位置为东经 125°13',北纬 43°53',海拔 230m。本区为大陆性季风气候,年均气温 4.9℃,年均相对湿度 65%(大气),年降雨量 500~700mm,年日照时数 2600~2700h,无霜期 140d 左右。土壤为黑土,近于中性(pH7.0~7.3)。

1.2 实验材料

实验对象为羊草种群的灰绿型羊草与黄绿型羊草。羊草种群的群体寿命在 5a 以上,灰绿型与黄绿型羊草在有限的小生境内形成一个混生种群,可以认为两种类型的羊草所处的生境条件是一致的。测定的两种羊草类型均为 35~32cm 高的营养枝,选取每一类型的羊草 3~5 株,重复 3 次,分别测定相同叶位叶片的光合生理特征参数。

1.3 实验方法

用美国 CID 公司生产的 CI-301PS 便携式光合作用测定系统,在天空无云条件下,测定每株羊草的功能叶片(由上至下第 3 或第 4 片)的叶面积、净光合速率、蒸腾速率、气孔扩散阻力、叶温、气温、大气相对湿度、光辐射强度、CO₂ 浓度等。测定时系统处于开放状态,采用上海产 754 型分光光度计测定灰绿型与黄绿型功能叶片(同上)的叶绿素总量、叶绿素 a 与叶绿素 b 含量。重复 3~5 次,测定时间为 6 月上旬。

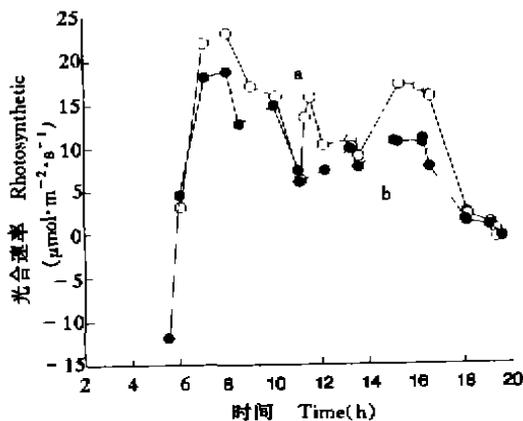


图 1 两个羊草趋异类型(a,灰绿型;b,黄绿型)的光合速率日变化

Fig. 1 Diurnal changes of photosynthetic rates of two divergent *Aneurolepidium chinense* (a, grey-green type; b, yellow-green type)

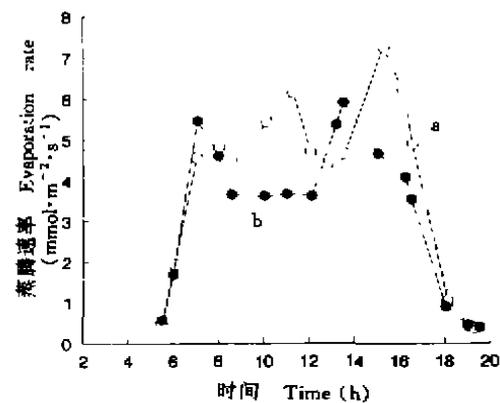


图 2 两个羊草趋异类型(a,灰绿型;b,黄绿型)的蒸腾速率日变化

Fig. 2 Diurnal changes of evaporation rates of two divergent *Aneurolepidium chinense* (a, grey-green type; b, yellow-green type)

2 结果与分析

2.1 两个羊草趋异类型的光合速率的日变化

羊草的光合生态特性研究已有一些报道^[1-4]。实验测得的羊草光合速率日变化趋势同杜占池、杨宗贵的研究结果是一致的,呈双峰曲线变化,即羊草的光合速率日变化有两个峰值,在双峰之间有一段较低的“午降”(图 1)。双峰现象的出现,说明羊草的光合作用受到水分的胁迫。实验测定时,本地区气候干旱,土壤水分在 10% 左右,因而羊草种群处于水分胁迫状态,羊草的光合速率也有一定程度的降低。但是,与杜占池、杨宗贵的研究结果相比,羊草光合速率的第 1 个峰值到达时间是不同的,本研究测得的第一个峰值到达相对较早,在 8:00 左右,这主要是植物随环境条件(地理位置、土壤营养与水分等)产生了很大的差异。第 2 个峰值到达的时间近乎相同,大约在 16:00~16:30 之间。同时测定灰绿型与黄绿型羊草,可见,虽然两个趋异类型羊草的光合速率日变化趋势是一样的(双峰型),峰值的出现时间也近乎一致,然而光合速率的强度是有明显差异的。灰绿型羊草的第 1、第 2 峰值分别为 23.2 与 17.3 $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,黄绿型羊草的峰值相对较低,分别为 18.8 与 11.1 $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。两个类型的午降最低值相差无几,灰绿型与黄绿型分别是 6.2 与 6.0 $\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。

2.2 两个羊草趋异类型的蒸腾速率的日变化

蒸腾作用的强弱是表明植物水分代谢的一个重要生理指标。一般地,光合作用速率高,蒸腾速率也较高,因为光合产物的生成需要水分以及通过水分运载的矿质营养成分的不断供应。灰绿型羊草与黄绿型羊草蒸腾作用的日变化形式基本上一致,这种变化形式与光合速率曲线有一定程度的相似,也是双峰型。这两个峰值是与光合速率曲线相对应的(图 2)。两个趋异类型羊草的蒸腾速率是有差别的,灰绿型羊草的蒸腾作用强于黄绿型羊草,灰绿型羊草的第 1、第 2 峰值分别为 6.1 与 7.2 $\text{mmolH}_2\text{O}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,黄绿型羊草的峰值相对较低,分别为 5.4 与 5.9 $\text{mmolH}_2\text{O}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 。此外,灰绿型羊草的两个峰值较黄绿型羊草到达得晚些。

2.3 两个羊草趋异类型的光合速率与羊草本身特性的变化关系

影响羊草光合特性的内容因子(本身特性)较多。本文测定了羊草叶片温度与气孔扩散阻力的日变化,同时确定了两种羊草类型的光合速率对叶片温度和气孔扩散阻力的响应关系(经二次多项式拟合)(图 3~图 6)。

羊草的叶片温度的日变化为单峰型(图 3)。虽然两个羊草趋异类型生长在一个混生种群内,其生境气温是一致的,但大部分时间内,灰绿型羊草的叶温较黄绿型羊草高,仅在中午时低于黄绿型羊草。如图 3 示叶温与光合速率的响应关系,在一定温度范围内光合速率与叶片温度呈正比例变化,叶温越高,光合速率越大,但超过一度程度(叶温超过 31 $^{\circ}\text{C}$),两个羊草类型的光合速率都开始下降。灰绿型羊草对一般植物生长温度的响应程度大,在 26~34 $^{\circ}\text{C}$ 的范围内均有相对较高的光合速率,而黄绿型羊草虽然在 27 $^{\circ}\text{C}$ 就达到其最高光合速率,但叶温升高到 38 $^{\circ}\text{C}$ 时仍有较高的光合速率,因而黄绿型羊草对高温的适应性更强。

两个羊草趋异类型的气孔扩散阻力日变化如图 4。气孔扩散阻力反映气孔的开启变化,直接影响植物的光合与蒸腾作用。两个羊草类型的气孔扩散阻力变化大致相同,其间的差异不显著。6:00 以前及 18:00 以后,气孔扩散阻力较大,超过 7 $\text{m}^2 \cdot \text{s}/\text{mol}$ 。在 6:00 至 18:00 之间,气孔扩散阻力一直保持相对较低水平。羊草光合速率与气孔扩散阻力之间,表现的是一种负指数关系,即随气孔扩散阻力增大,光合速率急速下降。但是两种羊草的光合速率对气孔扩散阻力响应的差异不大(图 6)。

2.4 两个羊草趋异类型的光合速率与生境生态因子的变化关系

羊草光合作用的主要外部影响因子-生境的光辐射强度、气温、相对湿度的日变化如图 7~8,影响羊草光合特性的环境生态因子各有其变化规律性。光辐射强度的日变化趋势是,5:00 后,光强度迅速增大;7:00,光强度已达到 1000 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$;11:00~13:30,光强度在 1800 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 以上;17:00 以后,光强度急速下降,19:30 降到 10 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 以下。羊草种群生境的气温与相对湿度的日变化曲线如图 8。气温与光辐射强度常常是密切相关的,光强度若较大,气温亦相应较高。本实验进行时正为盛夏,9:00 气温就达到 30 $^{\circ}\text{C}$ 以上,16:00 又下降到 30 $^{\circ}\text{C}$ 以下,最高气温为 16:00 的 36.06 $^{\circ}\text{C}$ 。大气相对湿度也是影响光合速率与蒸腾速率的重要因子,羊草生境的相对湿度变化趋势是,10:00 前以及 19:30 以后相对较高,均在 50% 以上,11:00~18:30 相对较低。本实验结果表明,羊草光合作用的“午降”出现时,也是相对湿度最低的时期,因

而,相对湿度是影响羊草光合作用重要因子^[11]。

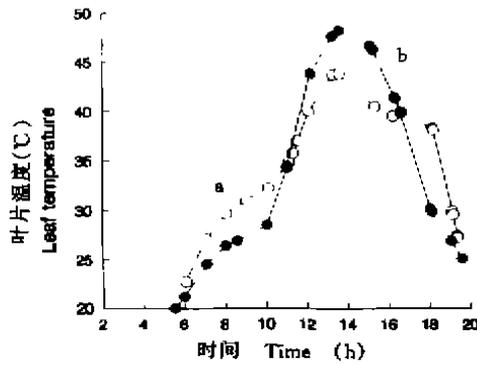


图3 两个羊草趋异类型(a,灰绿型;b,黄绿型)的叶片温度日变化

Fig. 3 Diurnal changes of leaf temperature of two divergent *Aneurolepidium chinense* (a, grey-green type; b, yellow-green type)

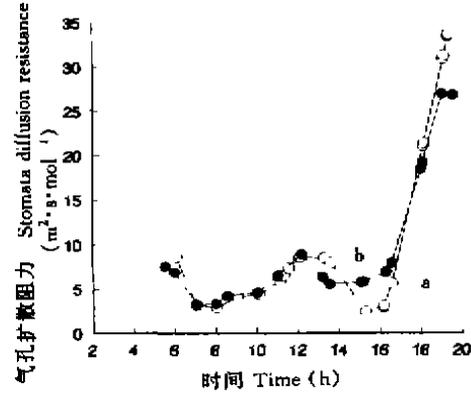


图4 两个羊草趋异类型(a,灰绿型;b,黄绿型)的气孔扩散阻力日变化

Fig. 4 Diurnal changes of stomata diffusion resistance of two divergent *Aneurolepidium chinense* (a, grey-green type; b, yellow-green type)

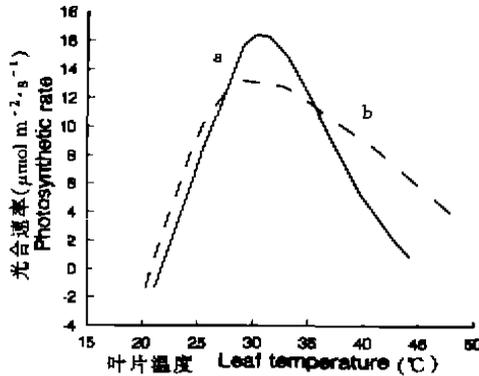


图5 两个羊草趋异类型(a,灰绿型;b,黄绿型)光合作用的叶片温度响应

Fig. 5 The leaf temperature response to photosynthesis of two divergent *Aneurolepidium chinense* (a, grey-green type; b, yellow-green type)

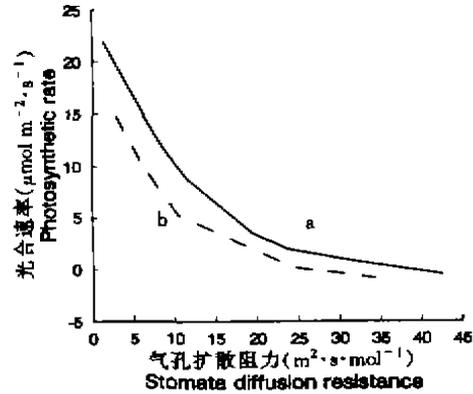


图6 两个羊草趋异类型(a,灰绿型;b,黄绿型)光合作用的气孔扩散阻力响应

Fig. 6 The leaf stomata diffusion resistance response to photosynthesis of two divergent *Aneurolepidium chinense* (a, grey-green type; b, yellow-green type)

两个羊草趋异类型的光合速率对光辐射强度、气温及相对湿度的响应曲线(经二次多项式拟合后)如图9~图11。羊草光合速率随光强度、气温及相对湿度的增大而变化。在一定范围内,光强度越大,温度越高,相对湿度越大,光合速率就越高。然而,相对于每一个影响因子,都存在一个最适范围,光强度的范围为800~1800 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$,气温为26~34 $^{\circ}\text{C}$,相对湿度为40%~60%。灰绿型羊草与黄绿型羊草的光合速率对光强度、气温及相对湿度的响应是有差异的。灰绿型羊草达到最高光合速率时的光强度、气温、相对湿度分别为1367.6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 、29.2 $^{\circ}\text{C}$ 、59.6%,而黄绿型羊草分别为1387.6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 、27.4 $^{\circ}\text{C}$ 、60.8%。

2.5 两个羊草趋异类型的光合器官特性比较

植物进行光合作用时,主要依赖于叶片中重要的细胞器——叶绿体,而叶绿体中的叶绿素在光合作用中起决定性作用。本实验测定了灰绿型与黄绿型羊草叶绿素含量(表1)。两个羊草趋异类型的对比表明,灰绿型羊草的叶绿素总量及叶绿素a、b含量都比黄绿型羊草高,两者的差异是显著的,变异率都在10%以上。

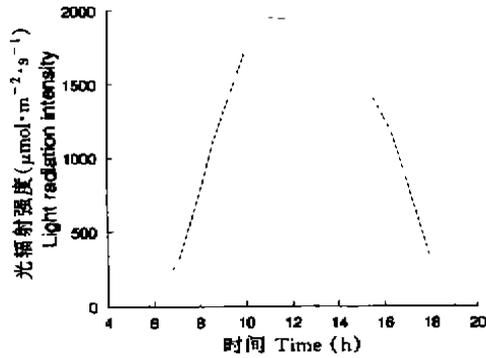


图 7 两个羊草趋异类型(a,灰绿型;b,黄绿型)生境的光辐射强度日变化

Fig. 7 Diurnal changes of light radiation intensity of two divergent *Aneurolepidium chinense* habitat (a, grey-green type; b, yellow-green type)

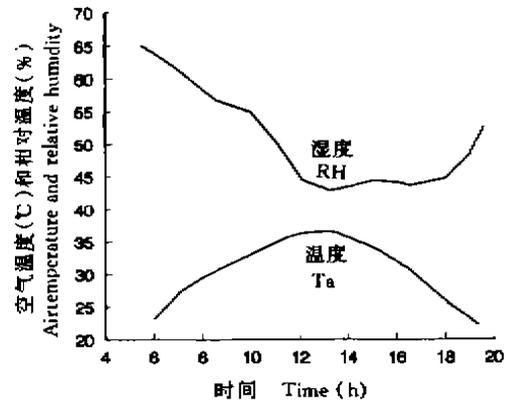


图 8 两个羊草趋异类型生境的空气温度(T_a)与相对湿度(RH)日变化

Fig. 8 Diurnal changes of air temperature and relative humidity of two divergent *Aneurolepidium chinense* habitat (T_a, air temperature; RH, relative humidity)

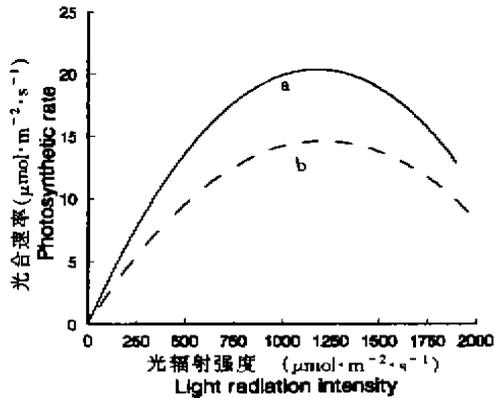


图 9 两个羊草趋异类型(a,灰绿型;b,黄绿型)光合作用的光辐射强度响应

Fig. 9 The light radiation intensity response to photosynthesis of two divergent *Aneurolepidium chinense* (a, grey-green type; b, yellow-green type)

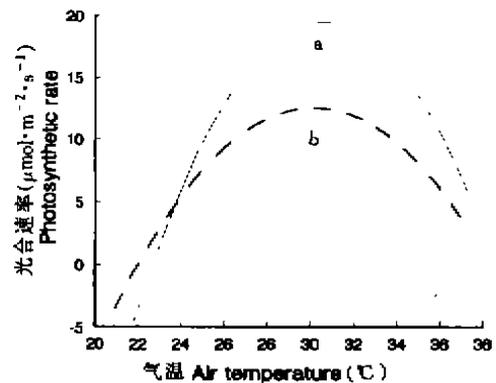


图 10 两个羊草趋异类型(a,灰绿型;b,黄绿型)光合作用的气温响应

Fig. 10 The air temperature response to photosynthesis of two divergent *Aneurolepidium chinense* (a, grey-green type; b, yellow-green type)

表 1 灰绿型与黄绿型羊草的叶绿素含量(mg/gFW)
Table 1 The chlorophyll contents of grey-green type and yellow-green type of *Aneurolepidium chinense*

羊草类型 <i>Aneurolepidium chinense</i> type	叶绿素含量 a+b Chlorophyll a+b	叶绿素 a Chlorophyll a	叶绿素 b Chlorophyll b	叶绿素 a/b Chlorophyll a/b
灰绿型 ^①	2.0258	1.2276	0.7983	1.54
黄绿型 ^②	1.5648	0.9434	0.6214	1.52
变异率 ^③ (%)	12.84	13.09	12.46	

① Grey-green; ② Yellow-green; ③ Variation.

3 讨论

3.1 羊草趋异类型的光合与蒸腾生理特性的比较

尽管羊草两个趋异类型的光合速率与蒸腾速率的日变化趋势是相同的,但同时观测的结果说明,灰绿型羊草的光合作用强度较黄绿型羊草高,它的光能转化效率较高。由于在强烈的光合活动中,蒸腾作用也相应加快,因而灰绿型羊草的蒸腾速率也较黄绿型羊草高(图 1~图 2)。对灰绿型羊草与黄绿型羊草的方差分析也表明,两者在光合速率方面差异极显著($T = -3.14, P = 0.0057$),两者在蒸腾速率方面差异显著($T = -2.53, P = 0.024$)。

灰绿型与黄绿型羊草光合特性的显著差异,是两种羊草的结构组成变异造成的,其中决定光合特性的叶片叶绿素含量是关键。叶绿素总量(包括叶绿素a,叶绿素b)的较大变异率(表1),使光合作用特性发生程度上的变异,一方面叶绿素含量(a+b)变化使叶绿体吸收光能并转换为电能的能力改变,另一方面,叶绿素比例(a/b)的变化也使叶绿体吸收的光能质量不同^[12]。此外,叶绿素总量的变化也导致两种羊草趋异类型的叶片颜色明显不同。灰绿型羊草叶绿素含量高,叶色较深,黄绿型羊草叶绿素含量较低,叶色较浅。因而,在羊草光合生理基础特性方面,灰绿型与黄绿型羊草已有一定程度的差别。

3.2 两个羊草趋异类型光合作用的生态因子响应特征比较

同一生境中的灰绿型羊草与黄绿型羊草,对光辐射强度、气温与相对湿度的响应或反应有不同程度的变化(图5~图6,图9~图11)。

光强度对羊草的光合特性有显著影响^[9~11]。由于光强度的连续梯度变化,产生羊草叶片的光饱和点与补偿点。灰绿型羊草与黄绿型羊草的光饱和点与补偿点不同(表2)。灰绿型羊草对光强度响应相对迅速,有较高的饱和光合速率($23.2\mu\text{molCO}_2/\text{m}^2\cdot\text{s}$),但它的光补偿点、饱和点均低于黄绿型羊草。一般说来,较强光辐射条件下植物的叶片叶绿素含量相对较少^[14,15]。那么,仅从光合生理和光合结构特性方面看,黄绿型羊草可能比灰绿型羊草更适于在光辐射条件充足的环境下生长。

表2 两个羊草趋异类型的光响应特征比较

Table 2 A comparison of light response characteristics for the two divergent *Aneurolepidium chinense* types

羊草类型 Type	光补偿点 Light compensation point ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)	光饱和点 Light saturation point ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)	饱和光合速率 Saturation photosynthetic rate ($\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)
灰绿型 Grey-green	9.8	1367.6	23.2
黄绿型 Yellow-green	14.0	1387.9	18.8

图10、图11的分析还表明,灰绿型羊草与黄绿型羊草的光合作用对气温与相对湿度的响应也有很大的差异。方差分析结果表明,两者的光合作用对气温与湿度的响应差异均为极显著(气温 $T = -6.00, P < 0.0001$; 相对湿度 $T = -7.59, P < 0.0001$)。气温对植物光合酶的影响是显著的,羊草对气温响应的显著差异说明灰绿型与黄绿型羊草的光合酶活性乃至光合能力可能有一定程度的变异。两个羊草趋异类型光合速率对相对湿度的反应也相差较大,虽然随湿度的升高两类羊草的光合速率都呈增大的趋势,而灰绿型羊草在相对湿度较低时就有较高的光合速率,这说明灰绿型羊草对相对湿度的响应程度大。

除此以外,两个羊草类型的光合作用对叶片温度的反应亦有不同。叶片温度直接指示了光合酶的环境温度,光合速率-叶温的响应受到叶温的影响。不同叶温条件下,灰绿型与黄绿型羊草光合速率的最大值与最适范围差异显著(图5),特别是黄绿型羊草更适于相对高温状态,它的温度生态幅度较宽。从这一点看,黄绿型羊草的分布面积大、范围广是有其生理学基础的。

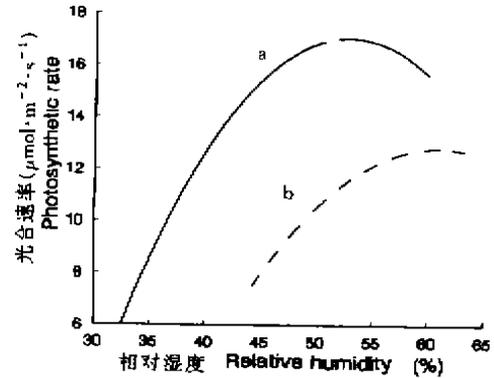


图11 两个羊草趋异类型(a,灰绿型;b,黄绿型)光合作用的相对湿度响应

Fig. 11 The relative humidity response to photosynthesis of two divergent *Aneurolepidium chinense* (a, grey-green type; b, yellow-green type)

应该说明的是,本实验的两个羊草趋异类型的光合速率-光强度响应曲线,在达到饱和光强度时,均有一定程度的下降,这与杜占池、杨宗贵的观测结果不同^[5,12]。从理论上分析,羊草为阳性植物,它的光饱和点应为全日照的100%^[12]。本实验产生这种现象的原因是,虽然光强度很高,有时超过 $1900.00\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$,但是,影响光合速率的还有气温因子,光强度在达到 $1400\mu\text{mol}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ 以后,气温上升到 30C 以上,超过了光合酶的最适温度范围,从而引起光合速率的下降。

表 3 灰绿型羊草与黄绿型羊草的特性对比

Table 3 The characteristics of grey-green type and yellow-green type of *Aneurolepidium chinense*

项目 Item	灰绿型 Grey-green	黄绿型 Yellow-green
形态结构 Structure	叶片颜色灰绿,叶片宽 气孔,表皮毛数量少	叶片颜色黄绿,叶片窄 气孔,表皮毛数量多
组分 Content	粗蛋白、粗灰分含量高 锰、铜、锌等含量高	粗脂肪、无氮浸出物含量高 硼、铜、硒等含量高
染色体 Chromosome	2n=28	2n=28
种群特性 Population	有较长根茎 根茎繁殖力强	根茎相对较短 根茎繁殖力相对较弱
生境与分布 Habitat and distribution	在我国大面积分布 多生于碱化与盐化草甸 土、草甸土上,十分耐盐 碱,常接近碱斑生长	在我国分布面积小 多生长在轻碱化与盐化草甸 土、栗钙土、淡黑钙土及风沙 土,较耐盐碱,常在灰绿羊草 的外围生长

的划分能反映物种的生态适应与进化意义。一个广布植物种,其生态型的产生总是与一个或数个环境生态因子相关,而且在长期的环境适应过程中种群内部发生了比较稳定的可遗传的变异,但是遗传生态学家们现在也特别强调物种生态型之间的生理学差异与适应^[17-19]。羊草是一种广布型禾草,由于适应于不同的生态环境,形成了两个趋异特征明显的灰绿型与黄绿型羊草,这在形态、结构、生理与生态适应方面都已得到证实。通过实验也已经初步确定,它们在某些生理结构与功能方向的明显差异,虽然目前还未能从羊草两个趋异类型的生理适应机制及遗传学基础方面做深入研究,但至少为确定两个羊草生态型提供了生理学方面的证据。

参考文献

- [1] 贾慎修主编. 羊草. 中国饲用植物志. 北京: 农业出版社, 1987. 19~34.
- [2] 李建东. 我国的羊草 *Aneurolepidium chinense* (Trin.) Kitagawa 草原. 东北师范大学学报, 1978, 1: 145~159.
- [3] 王策曦. 羊草的内部构造及其细胞学的研究. 中国草原, 1981, 2: 41~45.
- [4] 王克平. 羊草物种分化的研究——I 野生种群的考察. 中国草原, 1984, 2: 32~36.
- [5] 王克平. 羊草物种分化的研究——I 试验地种群对比. 中国草原, 1985, 2: 43~69.
- [6] 段晓刚, 樊金铃. 羊草 (*Leymus chinensis*) 染色体组型的研究. 中国草原, 1984, 1: 63~65.
- [7] 周英. 羊草营养器官的比较观察. 哈尔滨师范学院学报(自然科学版), 1977, 1: 62.
- [8] 任文伟, 郑师章. 内蒙古高原不同生境下羊草性状的比较研究. 生态学杂志, 1996, 2: 60~63.
- [9] 杜占池, 杨宗贵. 羊草光合生态特性的研究. 植物学报, 1983, 25(4): 370~379.
- [10] 杜占池, 杨宗贵. 羊草不同叶龄叶片光-光合特性的初步研究. 植物学报, 1988, 30(2): 196~206.
- [11] 杜占池, 杨宗贵. 土壤干旱条件下羊草和大针茅光合作用午间降低内因的探讨. 草原生态系统研究(第二集). 北京: 科学出版社, 1988. 82~92.
- [12] 潘瑞炽, 董遇得. 植物生理学(上册). 北京: 人民教育出版社, 1979. 81~87.
- [13] Taz L and Zeiger E. *Plant Physiology*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc. California, 1991. 249~283.
- [14] Bjorkman O and Holmgren P. Photosynthetic adaptation to light intensity in plants native shaded and exposed habitats. *Physiology Plant*, 1996, 19: 851~859.
- [15] 杨允菲, 郑慧莹, 等. 松嫩平原两个趋异类型羊草无性系种群特征的比较研究. 植物学报, 1997, 39(11): 1058~1064.
- [16] Turesson G. The species and the variety as ecological unit. *Hereditas*, 1992, 3: 100~113.
- [17] Merrell O J. *Ecological Genetics*. Longman. London, 1981. 283~287.
- [18] Futuyma D J. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates. Massachusetts, 1979. 197~209.
- [19] Real L A. *Ecological Genetics*. Princeton University Press. Princeton, 1994. 171~204.

3.3 两个羊草趋异类型是否为羊草的两个生态型

本实验已经初步确定, 灰绿型羊草与黄绿型羊草在生理结构与功能的某些方面表现了明显的趋异特征, 例如两个类型的叶片叶绿素含量、光合速率及对相关生态因子的响应程度等。根据已有的研究文献, 还能发现, 不仅两个羊草类型的形态、结构、组分、分布等方面有差别(表 3)^[17-19], 而且它们的种群特征(年龄结构、营养繁殖力等)也有明显差异^[16], 那么, 依据这些变异能否将两个羊草趋异类型确定为两个生态型?

生态型是作为生态学单位(ecological unit)而提出的, Turesson 将之定义为, 适应于生态种对特殊生境发生遗传型或基因型反应(genotypical response)而形成的产物^[16, 17]。由于每种生态型都适应了一组不同的生态条件或特殊生境, 因而生态型