

退化草地植物对调控对策的 生理生态学效应

沈振西 王启基 周兴民 张堰青 陈 波 邓自发

(中国科学院西北高原生物研究所)

摘要

调控策略对退化草地植物群落的微气候环境具有明显的影响。松耙、补播和施肥在处理区冠层内的光照强度、地表温度、冠层内温度和叶温均低于对照区，冠层内相对湿度则大于对照区。叶水势随生长期的延伸而逐渐降低。处理区内垂穗披碱草和高原早熟禾的叶水势较低且变化幅度也较大，有较强的渗透调节能力，日间叶水势最低点在15:00—17:00点。处理区内植物蒸腾强度比对照区略小，其日变化呈“单峰”曲线，最高峰在13:00点左右。调控对策的实施，提高了垂穗披碱草和高原早熟禾的干物质积累率和植株增高率，促进了这两种禾草的生长，相对地抑制了美丽风毛菊和柔软紫菀的生长。

关键词：调控对策；退化草地；微气候；生理生态学

粗放经营，滥垦和超载过牧等不合理的放牧制度，使草畜之间失去固有的平衡，加之鼠害猖獗，草地严重退化，有的地方甚至形成了“黑土滩”，为提高草地生产力，对退化草地进行松耙、补播及施肥等调控对策，不仅能改善土壤结构和养分状况，补充优质种源，增加植被覆盖度，而且使植物群落内微环境发生变化，使群落向良性方向演替。本文通过调控对策下植物种群生理生态学特性的比较研究，为退化草地恢复过程中植物种群的演化、竞争以及群落的演替机理提供理论依据。

目前，有关高寒草甸生态系统中矮嵩草草甸植物种群在自然状态下的生理生态学研究已逐步开展，在植物光合作用、蒸腾作用及水分关系方面做了不少工作（杨福圆等，1988；1989；沈振西等，1991；张树源等，1991），但在调控对策下高寒退化草地的植物生理生态学研究报道尚缺。

• 中科院网洛台站重大课题和海北站基金课题资助。

材料和方法

本实验在中国科学院海北高寒草甸生态系统开放实验站进行。样地选择在35年前开垦的撂荒地及鼠害破坏后严重退化的矮嵩草草甸草场，样地面积30公顷。实验设计已有报道（王启基等，1995）。

实验材料分别选择处理区（松耙+补播+施肥）和对照区的优势种群垂穗披碱草（*Elymus nutans*）、高原早熟禾（*Poa alpigena*），以及伴生种美丽风毛菊（*Saussurea superba*）和柔软紫菀（*Aster flaccidus*）。

1991年7—8月，每隔20天左右测定1次，每天从9:00点至19:00点分别在处理区和对照区内用小液流法测定植物叶水势；快速离体称重法测定植物蒸腾强度（薛应龙，1984），用收割法测定植物地上部分生物量，钢卷尺测定株高。根据不同时期的地上生物量和株高分别计算干物质积累率和植株增高率，并同步测定距离地表10厘米、20厘米和30厘米处的微气候因子。用香港产LX-6101 LUX照度计测定光照强度；半导体点温计测定气温、地表温度、冠层内温度和叶温；盒式温度计测定冠层内湿度。每次测定均为3次重复。

结果与讨论

1. 微气候和叶温

(1) 微气候变化 通过松耙、补播和施肥等不同调控措施，使退化草地中的土壤结构和养分状况得到改善，进而对植物产生一定影响，使植物群落的种类组成、盖度、高度等发生变化（王启基等，1995a；王启基，1995b），从而形成特有的群落内微气候（表1）。光照强度的高低直接影响着温度和湿度的变化，高原地区辐射强烈，冠层内外的光照强度差异显著，冠层内的光照强度是影响微气候的一个重要因子。处理区植物冠层内的光照强度低于对照区，说明处理区群落的郁闭度高于对照区，从而提高了群落对太阳辐射的吸收率。

由于处理区郁闭度较大，冠层内光照强度较小，致使冠层内湿度和地表温度小于对照区，其序列为地表温度>植冠内温度>气温。处理区冠层湿度大于对照区。两区内所有微气候因子从7月初至8月底均有明显的变化，光照强度、地表温度、植冠内温度和气温有逐渐增大的趋势，冠层内湿度呈明显的下降趋势。

(2) 植物叶温变化 植物温度特别是叶温与植物的生理活动关系极为密切，它制约和影响着植物叶片内的所有生理进程，如干物质积累速率、蒸腾速率和植物体的水分代谢等。由于太阳辐射强度的大小、叶片的形状、大小、位置、定向及表而特性的差异，使不同植物种群的叶温具明显不同。

从表2可以看出，对照区内4种植物的叶温均高于处理区1—2℃，两区内植物的叶温从7月初到8月底逐渐升高。同一区内不同植物的叶温也不相同，它们依次为美丽风毛菊>柔软紫菀>垂穗披碱草>高原早熟禾。如美丽风毛菊叶片呈椭圆形、表而角质层薄且少

表1 处理区(I)与对照区(CK)的微气候变化

Table 1 Variation of microclimat factors in treatment site (I) and compared site(CK)

因 子 Factors	样 区 Site	7月4日 4,July	7月29日 29,July	8月21日 21,August	平 均 Average
植冠内光强(Lux) Canopy light intensity	I CK	570.00 713.50	680.94 782.17	735.17 793.61	662.04 762.93
地表温度(℃) Ground temperature	I CK	17.77 20.45	21.97 24.33	25.88 26.72	21.83 23.83
植冠内温度(℃) Canopy temperature	I CK	17.61 19.55	19.27 22.33	24.15 24.64	20.24 22.17
气温(℃) Air temperature	I CK	16.85 18.49	18.50 19.65	22.43 23.01	19.26 20.38
植冠内湿度(%) Related humidity of Canopy	I CK	63.76 63.20	59.67 56.89	53.17 48.91	58.87 56.33

表2 处理区(I)和对照区(CK)内4种植物的叶温(℃)

Table 2 Leaf temperature of 4 plant species in treatment site(I)
and compared site(CK)

植 物 Species	样 区 Site	7月4日 4,July	7月29日 29,July	8月21日 21,August	平 均 Average
垂穗披碱草 <i>Festuca nutans</i>	I CK	16.52 18.61	19.45 20.79	23.25 25.05	19.74 21.48
高原早熟禾 <i>Poa alpigena</i>	I CK	17.06 17.52	19.58 20.90	22.62 22.97	19.75 20.46
柔軟紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	I CK	17.35 17.76	20.34 20.19	22.52 25.79	20.07 21.25
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	I CK	18.59 18.01	20.32 21.90	23.64 26.82	20.85 22.24

绒毛，呈水平位置，对太阳辐射的吸收率较高，导致叶温较禾本科植物高。一般情况下叶温大于气温而小于冠层内温度和地表温。

2. 植物种群地上部分干物质积累速率和植株增高速率

松耙、补播和施肥使退化草地的土壤结构和植物群落的种类组成发生改变，养分及种源得以补充，结果植被的覆盖度增加（王启基等，1995b）。因此调控措施作用下植物群落将形成新的微气候环境，直接影响着植物生长发育（表3）。

表3 处理区(I)与对照区(CK)4种植物的干物质积累率(DWAR)和植株增高速率(HIR)

Table 3 The dry weight accumulated rate(DWAR) and height increased rate(HIR)
of four plant species in treatment site(I) and compared site(CK)

种名 Species	样区 Site	干物质积累率(毫克/天·株) DWAR(mg/day·tiller)			植株增高速率(厘米/天·株) HIR(cm/day·tiller)		
		7.4—7.29	7.29—8.21	平均	7.4—7.29	7.29—8.21	平均
		4.Jul.— 29.Jul.	29.Jul.— 21.Aug.	Average	4.Jul.— 29.Jul.	29.Jul.— 21.Aug.	Average
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	I	4.80	6.57	5.65	0.961	1.105	1.047
	CK	4.84	3.61	4.25	0.853	0.672	0.766
高原早熟禾 <i>Poa alpigena</i>	I	1.28	0.44	0.88	0.671	0.055	0.376
	CK	0.92	0.52	0.73	0.608	0.060	0.345
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	I	12.88	16.17	14.45	0.003	0.053	0.027
	CK	13.60	21.61	17.44	0.033	0.027	0.030
柔軟紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	I	10.04	11.70	10.83	0.562	0.127	0.354
	CK	18.52	3.00	11.08	0.607	0.173	0.399

从表3可知,处理区内垂穗披碱草和高原早熟禾的干物质积累率和增高率明显高于对照区;处理区内美丽风毛菊和柔軟紫菀的干物质积累率及植株增高率均低于对照区。结果表明退化草地经调控措施,使土壤及微气候环境发生的改变有利于禾本科植物垂穗披碱草和高原早熟禾的生长发育,相对地抑制了双子叶植物美丽风毛菊和柔軟紫菀的生长发育。松耙使土壤变得疏松而通气,美丽风毛菊和柔軟紫菀的直根受到一定的破坏作用,而对须根型的垂穗披碱草和高原早熟禾根系的生长则具有促进作用。施肥提高了土壤速效养分的含量,为喜肥的垂穗披碱草和高原早熟禾的生长发育提供了必须的养分,提高了它们在群落中的分蘖株密度和竞争能力。

不同生长期各植物的干物质积累率和植株增高率具明显差异。处理区内垂穗披碱草的干物质积累率和植株增高率从7月初至8月底逐渐增大,对照区内则呈下降趋势。高原早熟禾在两区的干物质积累率和植株增高率均下降,但在7月初至7月底处理区的干物质积累率明显大于对照区。处理区内美丽风毛菊从7月初至8月底干物质积累率和植株增高率均升高,对照区内干物质积累率升高而植株增高率下降;柔軟紫菀在处理区干物质积累率逐渐增高而植株增高率下降;对照区干物质积累率和植株增高率均下降,说明处理区的美丽风毛菊和柔軟紫菀的营养生长期延长,而在对照区则较早地进入生殖生长阶段,减缓了株高的生长。

3. 植物种群的叶水势

(1) 植物叶水势的大小及季节变化 从表4可知,植物叶水势具明显的季节性变化,植物种类不同,其值的大小和变化幅度也有差异。处理区与对照区之间变化的总趋势一般是:7月初叶水势缓慢降低,7月底以后有较大幅度的下降。其中垂穗披碱草和高原早熟禾

变化幅度尤为显著,从 -0.78 MPa — -1.45 MPa ,最低值已接近 -1.5 MPa 的临界萎蔫点(杨学荣,1981),说明这两种植物的水分渗透调节能力较强。美丽风毛菊和柔软紫菀的叶水势变幅较小(-0.73 MPa — -1.20 MPa),对水分渗透调节能力较弱。两区植物叶水势值的大小顺序是:垂穗披碱草<高原早熟禾<柔软紫菀<美丽风毛菊。对照区植物的叶水势平均值低于处理区 0.1 MPa 左右。从t值检验大小看,两区之间垂穗披碱草的值差异较大,其次是美丽风毛菊(这两种植物各期的t值均大于1),高原早熟禾在7月初两区之间的叶水势值差异也较大($t=1.74$),7月底和8月底逐渐降低。即这3种植物均表现为早期差异较大,中后期差异较小。柔软紫菀的水势值在7月初差异较小,7月底差异最大,8月底又下降。这些差异的存在主要是由于调控措施不仅改善了土壤的水分状况,提高了土壤的贮水能力,使处理区的土壤水分状况优于对照区,从而导致处理区植物的叶水势高于对照区。同时植物表现出的叶水势的差异大小是对其环境的综合应激反应,特别是对土壤水分条件的反应更为显著。

表4 处理区(I)与对照区(CK)4种植物的叶片水势(-兆帕)的比较

Table 4 Comparison of leaf potential(-MPa) of 4 plant species
in treatment site(I) and compared site(CK)

种名 Species	样区 Site	7月4日 4, July	t-测验 t-test	7月29日 29, July	t-测验 t-test	8月21日 21, August	t-测验 t-test	平均 Average
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	I CK	0.845 ± 0.166 0.944 ± 0.177	2.50	0.959 ± 0.134 1.010 ± 0.135	2.08	1.344 ± 0.149 1.355 ± 0.145	1.00	1.049 ± 0.343 1.166 ± 0.220
高原早熟禾 <i>Poa alpigena</i>	I CK	0.835 ± 0.149 0.785 ± 0.114	1.74	0.868 ± 0.124 0.689 ± 0.089	1.00	1.445 ± 0.081 1.445 ± 0.081	0.00	1.049 ± 0.262 1.040 ± 0.355
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	I CK	0.725 ± 0.183 0.795 ± 0.103	1.78	0.798 ± 0.105 0.828 ± 0.050	1.07	1.021 ± 0.126 1.051 ± 0.149	1.46	0.945 ± 0.171 0.891 ± 0.139
柔软紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	I CK	0.834 ± 0.144 0.535 ± 0.150	0.25	0.858 ± 0.090 0.929 ± 0.064	3.80	1.142 ± 0.149 1.203 ± 0.167	0.68	0.848 ± 0.154 0.891 ± 0.139

(2) 植物叶水势的日变化 由图1-1、1-2和1-3可知,处理区与对照区植物叶水势的日变化趋势基本一致,从早晨9:00点开始,叶水势由较高的值缓慢下降,到15:00点至17:00点左右达最低值,此后叶水势又逐渐呈回升趋势。处理区植物叶水势的日变化曲线略高于对照区。

不同生长期这4种植物叶水势日变化各有其特点。垂穗披碱草在7月初的水势日进程中,自9:00点开始下降,15:00点又回升;7月底回升点在17:00点左右,略有推迟。8月底此回升点又是15:00点,随植物生长期的延伸叶水势的变化幅度逐渐变小,且叶水

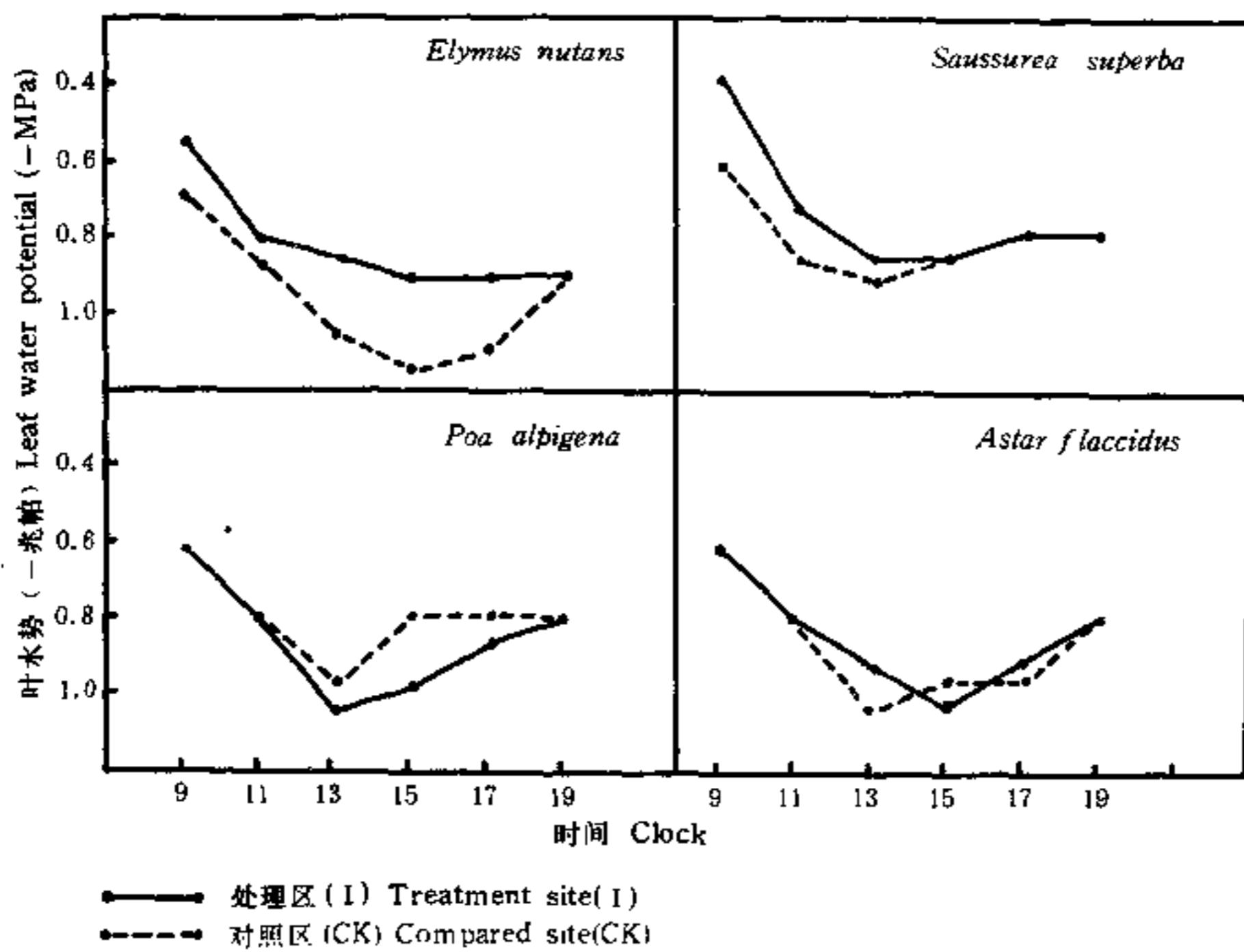


图1-1 7月3日处理区与对照区4种植物的叶水势日变化

Fig. 1-1 Diurnal changes of leaf water potential of four plants in treatment site and compared site in 3th, July.

势值也缓慢降低，尤其从7月底以后的降低幅度较大。叶水势的这种变化趋势和幅度均与植物自身的生长发育节律和生物学特性密切相关。

4. 植物种群的蒸腾强度

蒸腾作用是植物以气态散失水分的过程，它是植物被动吸水的动力，能促进植物体对矿物质元素的吸收和传导，并能调节植物体温度以维持正常代谢的需要。

(1) 蒸腾强度大小及季节性变化 从表5可以看出，垂穗披碱草和高原早熟禾的蒸腾强度在对照区较高。两区内美丽风毛菊和柔软紫菀的蒸腾强度相近，差异较小。根据两区植物蒸腾强度的大小排序为：美丽风毛菊>柔软紫菀>高原早熟禾>垂穗披碱草。说明两种禾草植物的蒸腾强度相对较小，这是因为禾草类植物叶片具有泡状细胞，当环境中水分缺乏时可以调节泡状细胞的渗透压，使叶片折合或卷曲，以减少蒸腾失水，其中垂穗披碱草的这种能力较强。两种杂类草植物叶片较宽大，无泡状细胞，蒸腾失水较多，其根系类型也与禾草类不同，吸水能力也有差异，因此可以说植物蒸腾强度的大小除与环境因子变化有关外，也与植物本身的生理生态学差异有关。

两区植物的蒸腾强度具有明显的季节性差异，从7月初到8月底呈逐渐下降趋势。在7月初，处理区垂穗披碱草的蒸腾强度明显小于对照区，以后两区间的差异逐渐缩小，8月底两区蒸腾强度已非常接近。7月初，处理区高原早熟禾的蒸腾强度略小于对照区，7月

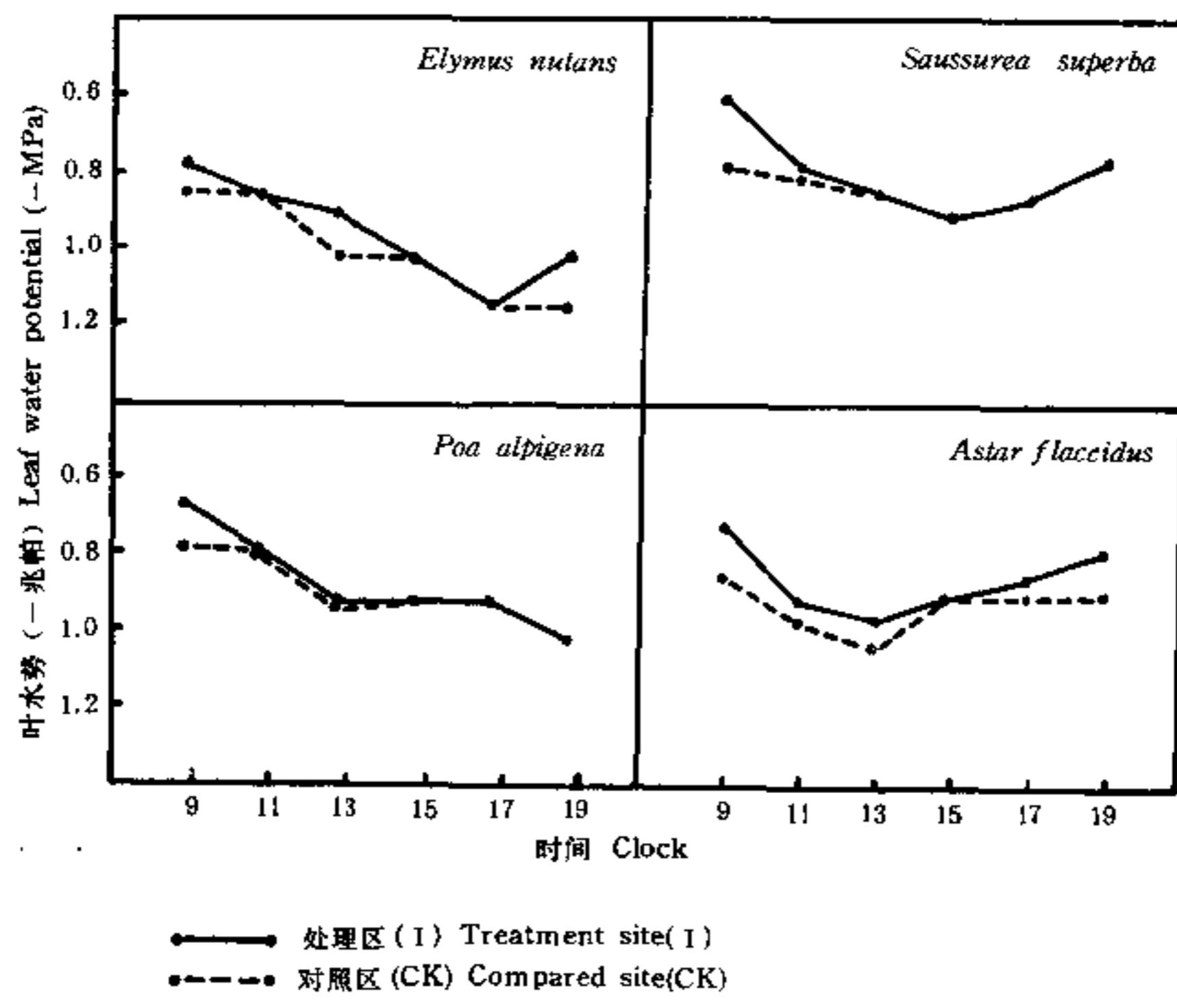


图1-2 7月29日处理区与对照区4种植物的叶水势日变化
Fig. 1-2 Diurnal changes of leaf water potential of four plants
in treatment site and compared site in 29th, July.

表5 处理区(I)与对照区(CK)4种植物的蒸腾强度[毫克/(克·秒)]
Table 5 Transpiration intensity(mg/g·s) of four plant species in two sites

种名 Species	样区 Site	7月4日 4, July	7月29日 29, July	8月21日 21, August	平均 Average	t-测验 t-test
垂穗披碱草 <i>Elymus nutans</i>	I	0.23	0.20	0.10	0.17±0.05	1.156
	CK	0.48	0.22	0.10	0.27±0.13	
高原早熟禾 <i>Poa alpigena</i>	I	0.36	0.17	0.13	0.26±0.13	1.009
	CK	0.38	0.38	0.30	0.35±0.03	
美丽风毛菊 <i>Saussurea superba</i>	I	0.58	0.58	0.53	0.57±0.02	0.161
	CK	0.73	0.57	0.35	0.55±0.14	
柔軟紫菀 <i>Aster flaccidus</i>	I	0.71	0.45	0.28	0.48±0.15	0.006
	CK	0.71	0.42	0.32	0.48±0.14	

底和8月底两区间的差异较大。7月初美丽风毛菊在两区群落的郁闭度不大的情况下，对照

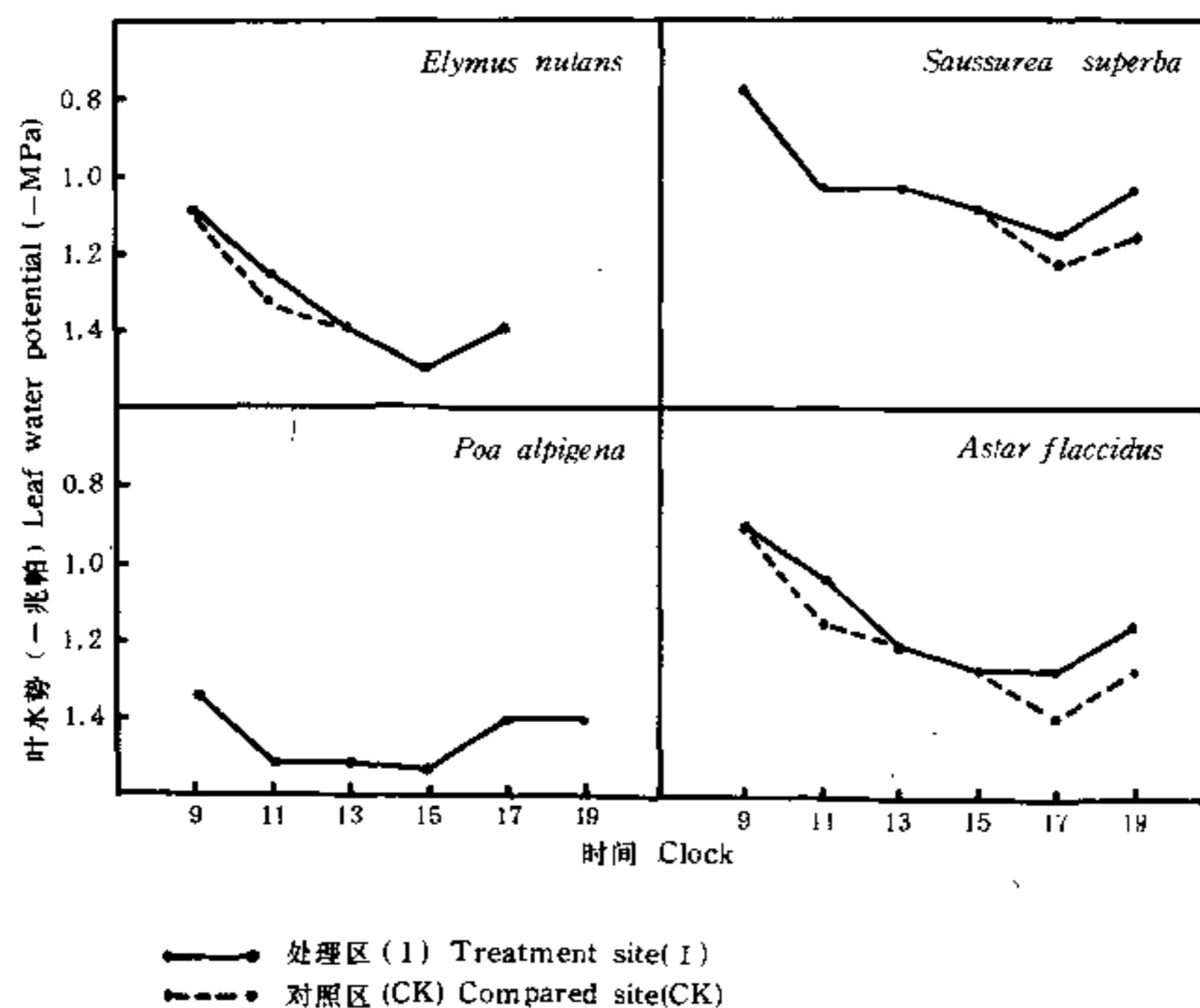


图1-3 8月21日处理区与对照区4种植物的叶水势日变化

Fig. 1-3 Diurnal changes of leaf water potential of four plants in treatment site and compared site in 21th, August.

区植物相对稀疏，环境因子的综合作用则有利于美丽风毛菊的蒸腾，表现为处理区小于对照区，之后随群落郁闭度增加，两区内的美丽风毛菊种群均处于群落下层，微环境也趋于相似，处理区内美丽风毛菊蒸腾强度略高于对照区；8月底，由于调控措施的作用，处理区群落的优势种群发育良好，群落结构稳定，群落内的微气候环境变化较小，使下层的美丽风毛菊生长受外界环境的影响较小，蒸腾强度比7月底略有下降，而对照区则不同，美丽风毛菊受到外界环境的影响较大。由于早熟和生长发育的衰退，蒸腾作用也小于处理区。柔软紫菀在两区群落内均处于中层，7月初蒸腾强度相同，7月底处理区略高对照区；8月底处理区略小与对照区。对照区植被较处理区稀疏，由于冠层内光照较强、气温较高、空气相对湿度较小，叶温较高等原因，使植物体内外的蒸汽压差很大，更利于蒸腾失水，因此表现为对照区的植物蒸腾强度大于处理区。

(2) 植物种群蒸腾强度的日变化 蒸腾强度是随环境因子（如光、温度和空气湿度等）的变化而变化（沈振西等，1991）。从图2可以看出，4种植物的蒸腾强度自9:00点逐渐升高，13:00点左右达高峰，以后渐次下降，基本呈“单峰”曲线，但由于植物种不同和植物生长发育阶段的不同步而有差异。如图2-1中4种植物的蒸腾强度变化曲线和图2-2中美丽风毛菊、高原早熟禾属典型的“单峰”曲线。但由于测定时天气状况变化无常，有

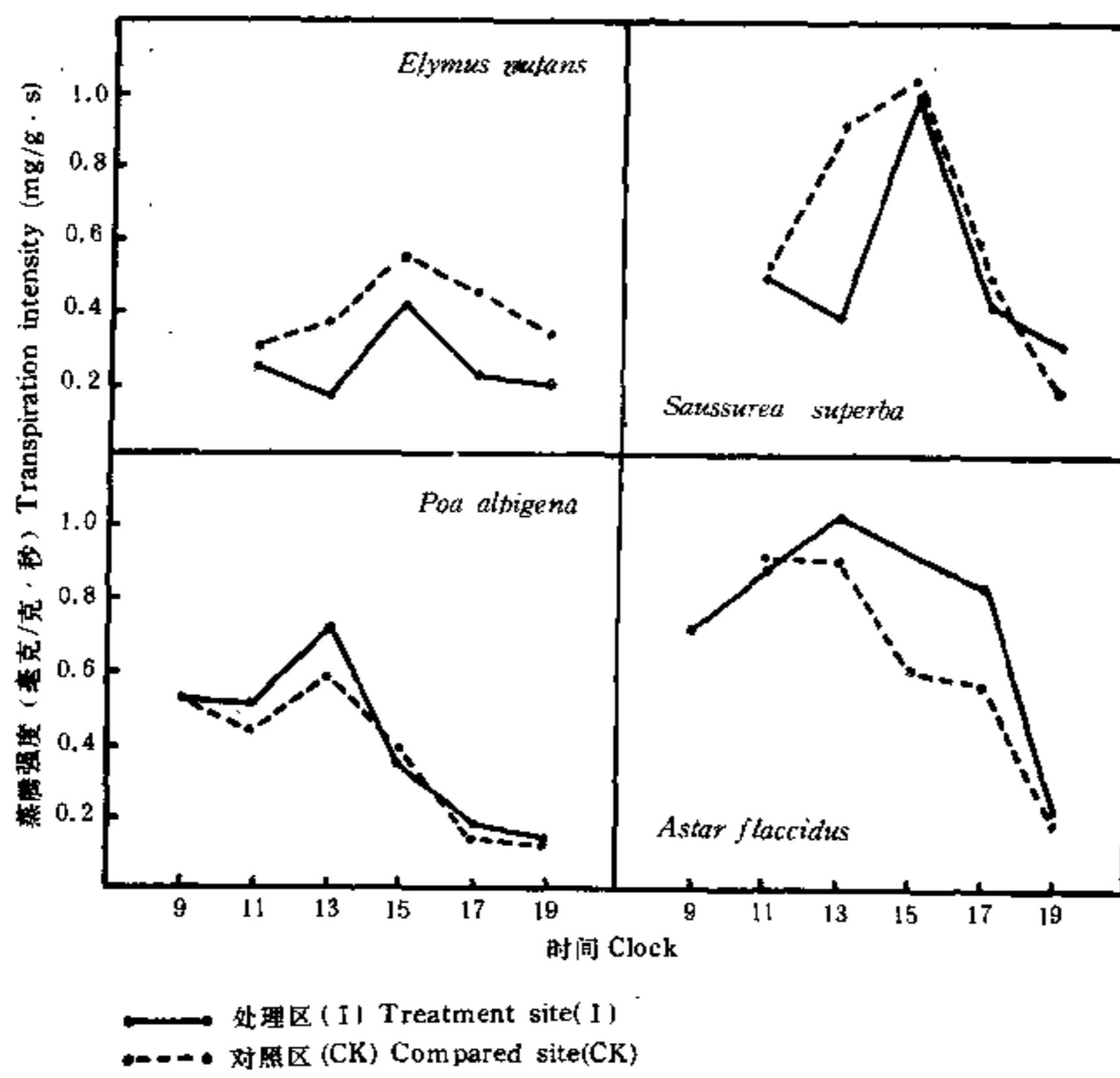


图2-1 7月3日处理区与对照区4种植物蒸腾强度日变化

Fig. 2-1 Diurnal changes of transpiration intensity of

four plants in treatment site and compared site in 3rd July.

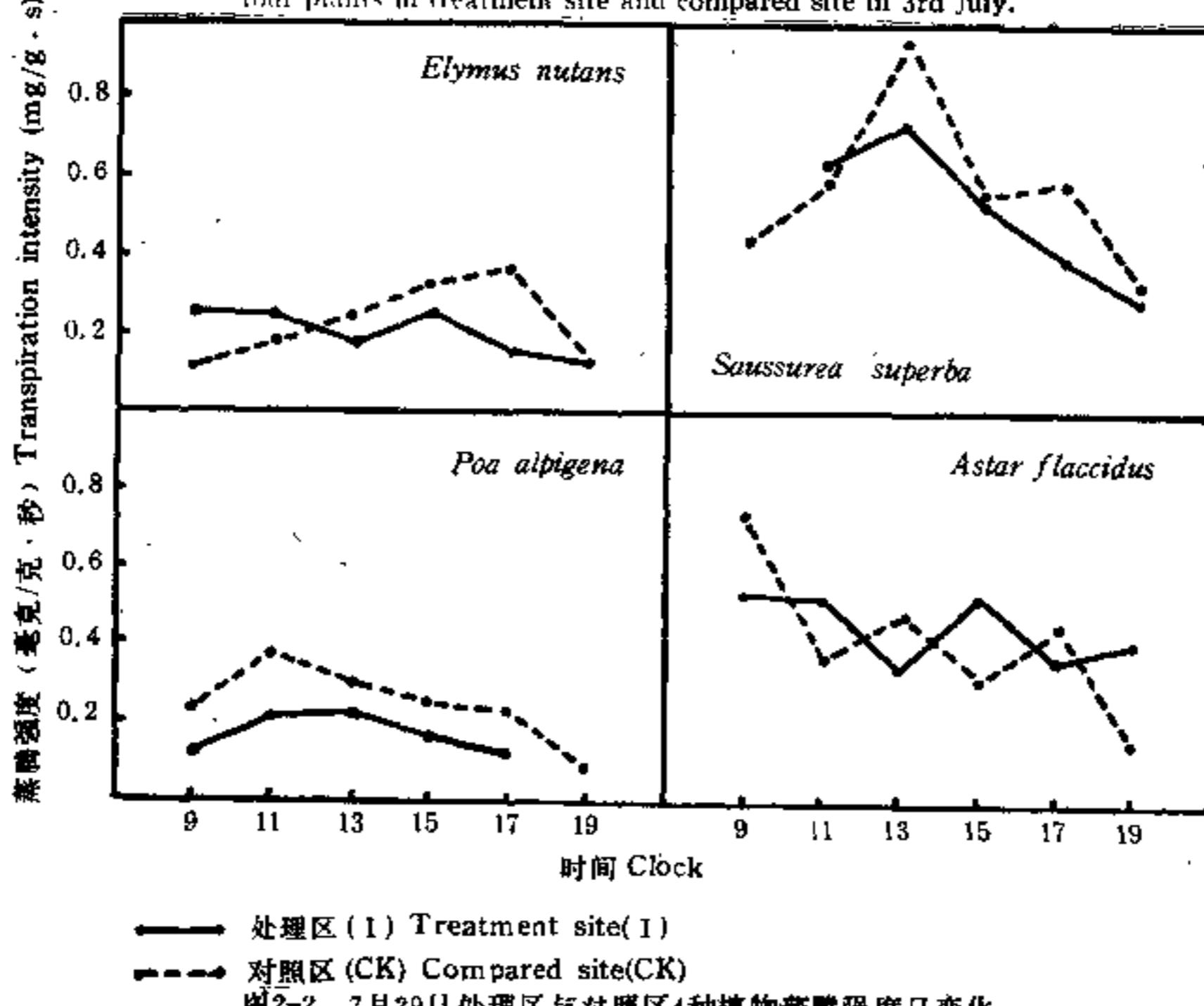


图2-2 7月29日处理区与对照区4种植物蒸腾强度日变化

Fig. 2-2 Diurnal changes of transpiration intensity of four plants in treatment site and compared site in 29th July.

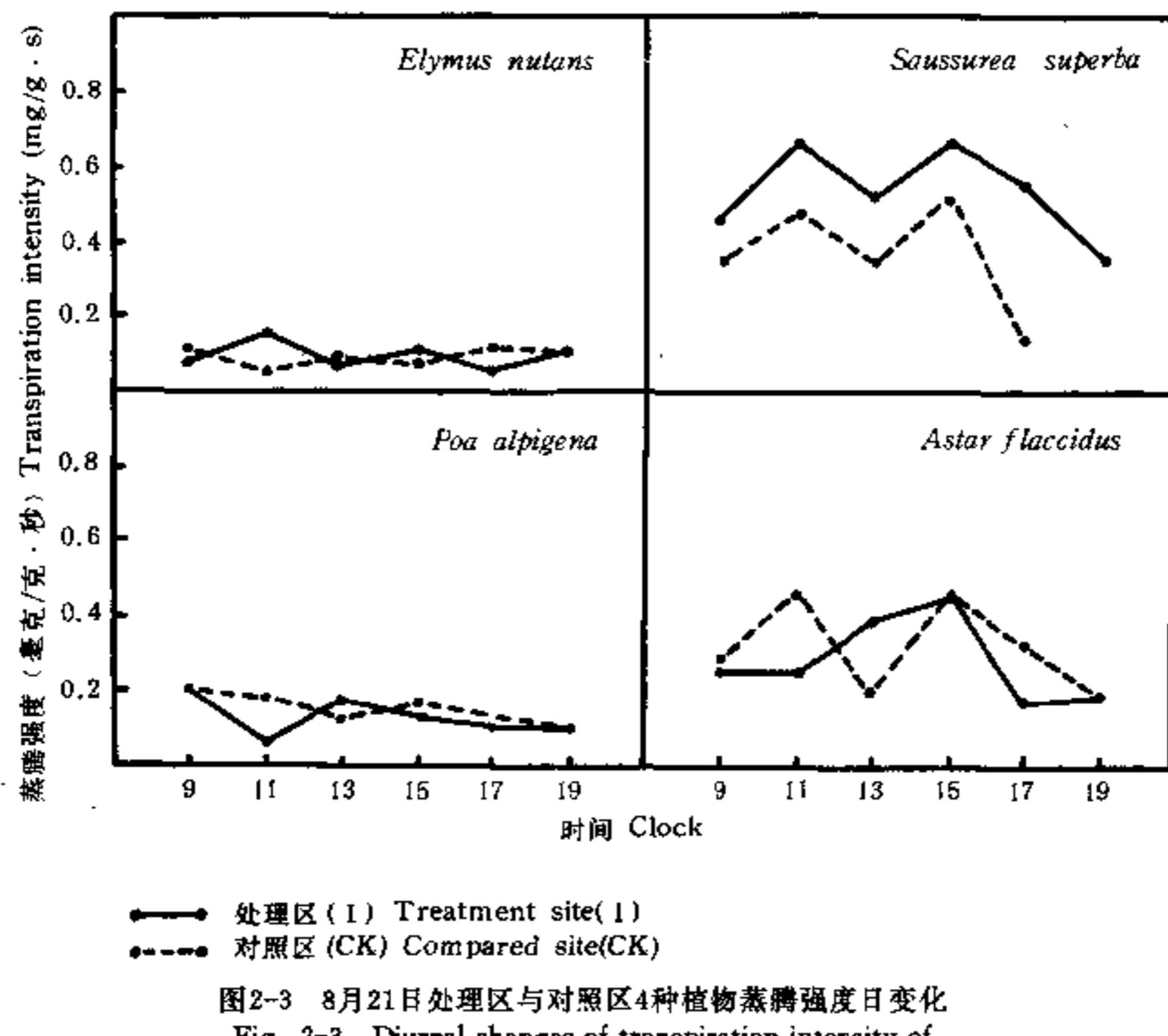


图2-3 8月21日处理区与对照区4种植物蒸腾强度日变化

Fig. 2-3 Diurnal changes of transpiration intensity of

four plants in treatment site and compared site in 21st August.

时会出现高峰点后移（图2-2对照区的垂穗披碱草），有时也会出现多峰现象（图2-2中的柔软紫莞；图2-3中的4个种），但如在晴朗无云的天气下则表现为“单峰”曲线。

从上述分析可以看出调控措施对退化草地植物种群的影响是不同的，这些措施对禾本科牧草垂穗披碱草和高原早熟禾的影响较大，而对杂类草的美丽风毛菊和柔软紫莞的影响较小。这种特性不仅与植物种群自身的生理生态学特性有关，而且与植物所处的环境及对养分的吸收、运输及转换效率有关，其机理有待进一步探讨。

参 考 文 献

- 王启基、周兴民、沈振西、陈波, 1995a, 不同调控策略下退化草地植物群落结构及其多样性分析, 高寒草甸生态系统第4集, 科学出版社。
- 王启基、周兴民、沈振西、张堰青、张耀生, 1995b, 调控策略对高寒退化草地中的氮、磷、钾含量积累及转移效应的分析, 高寒草甸生态系统第4集, 科学出版社。
- 杨福国、沈振西、钟海民, 1989, 矮嵩草草甸植物蒸腾强度的初步研究, 植物生态学与地植物学报, 13 (1), 136—143。
- 杨福国、沈振西、钟海民, 1988, 高寒矮嵩草草甸主要植物的组织水势, 中国草地, 第5期, 36—40。
- 杨学荣主编, 1981, 植物生理学, 122—213页, 高等教育出版社。
- 沈振西、杨福国、钟海民, 1991, 矮嵩草草甸植物蒸腾强度与环境因子相互关系的初步研究, 高寒草甸生态系统第3集, 55—62页, 科学出版社。
- 张树源、武海、沈振西等, 1991, 高寒草甸柔软紫莞和糙毛鹤冠草的光合作用特性, 高寒草甸生态系统第3集, 45—54页, 科学出版社。
- 薛应龙主编, 1984, 植物生理学实验, 30—87页。

PHYSIOLOGICAL ECOLOGY EFFECT OF MAIN PLANT POPULATION IN ALPINE DEGENERATE GRASSLAND BY CONTROL STRATEGIES

Shen Zhenxi Wang Qiji Zhou Xingmin Zhang Yanqing Chen Bo Deng Zifa
(*Northwest Plateau Institute of Biology, The Chinese Academy of Sciences*)

Abstract

There was an obvious effect of the control strategy on microclimate environment of plant community in alpine degenerate grassland. Using scarification, reseeding, fertilizer measure, the light intensity, ground temperature, canopy temperature and leaf temperature of plant community in the treatment site were lower than that of the compared site, but the relative humidity of canopy were higher than that of the compared site.

Leaf water potential gradually decreased with the extended of plant growth. The leaf water potential of *Elymus nutans* and *Poa alpigena* in the treatment site were lower, but the variation range were also larger, the ability of osmotic regulation were strength. The lower point of leaf water potential of diurnal was 13: 00.

The transpiration intensity of plant in the treatment site was slight little than that of the compared site. Its diurnal change was "single peak" curve. The highest peak was about 13: 00.

Accumulated rate of the dry material and the hight increased rate of *Elymus nutans* and *Poa alpigena* were raised by applying of control measure, and promoted the growth of the two grass, restrained relative the growth of *Saussurea superba* and *Astar flaccidus*.

Key words: Control strategies; degenerate grassland; physiological ecology; microclimate

