

# 施水量变化对毛乌素沙地优势植物 形态与生长的影响

肖春旺 周广胜\* 马风云

(中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093)

**摘要** 以毛乌素沙地优势植物沙柳(*Salix psammophila*)、杨柴(*Hedysarum mongolicum*)、油蒿(*Artemisia ordosica*)和柠条(*Caragana intermedia*)为对象,人工控制4种施水量来研究这4种植物形态和生长对模拟降水量变化的响应。结果表明不同施水量显著影响着沙柳、杨柴、油蒿和柠条的分枝格局、叶片、生物量及其分配,并且这4种植物的以上特征对不同施水量的响应也有明显差异。在157.5 mm和630.0 mm的施水量之间,施水量的增加对沙柳、油蒿和杨柴枝叶形态和生物量等生长特征都具有显著正效应。而157.5 mm和630.0 mm的施水量对柠条生长具有负作用。同时,沙柳、杨柴和柠条的根冠生物量干重比随着施水量增加均显著减小,而不同施水量的油蒿根冠生物量干重比差异不显著。

**关键词** 模拟降水量 毛乌素沙地 优势植物 分枝格局 叶片 生物量

## EFFECT OF WATER SUPPLY CHANGE ON MORPHOLOGY AND GROWTH OF DOMINANT PLANTS IN MAOWUSU SANDLAND

XIAO Chun-Wang ZHOU Guang-Sheng\* and MA Feng-Yun

(Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

**Abstract** It was investigated for the responses of morphology and growth of *Artemisia ordosica* Krasch., *Salix psammophila* C. Wang et Ch. Y. Yang, *Hedysarum mongolicum* Turcz., and *Caragana intermedia* Kuang et H. C. Fu, four dominant plants in Maowusu sandland, to simulated precipitation change by artificially controlling four water supply levels. The results showed that different water supplies significantly affected the branching pattern, leaf characters, biomass and their distribution of the four plants, and there were obviously differences in the effects of different water supplies on those characteristics among the four plants. In 157.5 - 630.0 mm water supplies, there were positive effects of increasing water supplies on morphology of branch and leaf and biomass of *S. psammophila*, *H. mongolicum* and *A. ordosica*, but the passive effects on the growth of *C. intermedia* treated by 157.5 mm and 630.0 mm water supplies. In addition, the root/shoot biomass weight gradually decreased with the increase of water supplies for *S. psammophila*, *H. mongolicum*, and *C. intermedia*, but there was not significant difference in the root/shoot biomass weight compared with *A. ordosica* treated by the four water supplies.

**Key words** Simulated precipitation, Maowusu sandland, Dominant plant, Branching pattern, Leaf, Biomass

植物的生长不仅受到自身遗传物质的控制,还受到多项多变的环境因子的影响,如光、温、水、土壤营养物质等在时空上的差异。所以植物的生长过程是反映环境因子的变化过程,也是对环境的适应过程。环境因子对植物生长的作用是综合的。同时,识别植物生长对个别环境因子的依赖性,尤其是影

响植物生长的主导因子,是评价环境因子间相互作用和植物反应的前提。在诸多环境因素中,限制植物生长的最普遍的因素之一是水分,尤其在干旱的环境(Lange *et al.*, 1976)。水分不仅是植物体内重要的物质组成部分,同时植物诸多生理过程都需要水分参与。过去几十年中,关于粮食作物和蔬菜对

收稿日期: 2001-03-16 接受日期: 2001-11-09

基金项目: 国家重点基础研究专项经费(G1999043407)、中国科学院知识创新工程项目(KSCX2-1-07)和国家自然科学基金委重点项目(79930800)

在论文完成过程中,得到张新时导师、董鸣博士、郑元润博士、蒋高明博士等,及其内蒙古鄂尔多斯林业局广大同志的帮助,在此一并致谢!

\* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: zhougs@public2.bta.net.cn

水分抗逆报道较多 (Salter & Goode, 1967; Slavik, 1974; Lange *et al.*, 1976; Hsiao, 1993; Collinson *et al.*, 1999), 而有关陆地生态系统优势植物种研究较少。

毛乌素沙地地处中国北部沙区系列中部, 属于干旱和半干旱沙区。这里的自然条件恶劣, 沙漠化严重, 蒸发强烈, 水分是影响该地区生态系统的最大限制因子 (张新时, 1994)。同时, 该沙区生态系统以灌木为主 (董学军等, 1997)。其中沙柳、杨柴、油蒿和柠条是该沙区优势植物。过去有关水分变化对这 4 个物种形态和生长的影响报道较少。因此, 本文采用人工控制施水量法, 开展在该沙区植物生长季节内的降水量较现在减少、相当、增多和极增多 4 种条件下的生长模拟实验, 探讨这 4 种植物枝叶分布格局和生物量及分配对模拟降水量变化的响应和差异, 以期为全球变化下的毛乌素沙地优势植物生产模拟提供参数, 进而为科学地预测毛乌素沙地优势生态系统变化趋势和有效地防止荒漠化等问题提供理论依据。

## 1 研究方法

### 1.1 研究地点与物种

研究地点设在中国科学院植物研究所内蒙古伊克昭盟鄂尔多斯沙地草地生态研究定位站 (新站) 院内, 地理位置 39°29.66' N, 110°11.47' E, 海拔 1295 m。年均温 6.0~8.5℃, 最冷月 (1 月) 均温 -10℃, 最热月 (7 月) 均温 22℃。年降水量 358.3 mm, 且 2/3 以上的降水集中于 6~9 月。该地区是荒漠-草原、草原-森林过渡地带。土壤以淡栗钙土和沙性淡栗钙土为主。详细资料见张新时 (1994)。

沙柳 (*Salix psammophila*) 是杨柳科柳属落叶丛生中生性灌木或小乔木, 高可达 2~4 m, 单叶, 叶条形。主要分布于内蒙古、新疆、西藏、陕西, 具有良好的防风固沙性能, 可作为防护林的重要组成部分, 也是毛乌素沙地优势灌木物种之一。杨柴 (*Hedysarum mongolicum*) 是豆科岩黄芪属落叶半灌木, 高可达 1.5~2.0 m, 奇数羽状复叶, 小叶 9~17 枚, 小叶条形或条状矩圆形。主要分布于鄂尔多斯高原沙漠及库布其沙漠, 另外在东北、内蒙古、陕西、宁夏也有分布。在鄂尔多斯南部的半固定沙丘与波状起伏的固定沙地上成片分布, 是该区优势种。油蒿 (*Artemisia ordosica*) 是菊科蒿属半灌木, 高可达 0.6~1 m, 叶羽状全裂。主要分布于内蒙古、宁夏、陕西, 是毛乌素沙地中分布最广泛的沙生植物群落的优势种, 普遍见于半固定与固定的沙丘沙地,

被认为是沙地天然植物群落, 是当地主要的天然放牧场, 并具有较好的固沙功能。柠条又名中间锦鸡儿 (*Caragana intermedia*), 是豆科锦鸡儿属落叶灌木, 高 0.7~2 m, 长枝上的托叶硬化成针刺, 羽状复叶, 小叶 3~8 对, 小叶椭圆形或倒卵状椭圆形。主要分布于我国宁夏、内蒙古、山西和陕西, 具有良好的固沙性能, 耐沙埋、抗风蚀, 能在沙地上形成稳定的群落, 是鄂尔多斯高原防护林的主要灌木树种, 也是本区草-林-农复合系统中灌木带的优势组成者。

### 1.2 实验材料及其幼苗处理

一年生杨柴、沙柳和油蒿幼苗来自鄂尔多斯生态站苗圃地和鄂尔多斯生态站附近沙丘幼苗同生群, 5 月 1~3 日, 分别选取每一物种生长良好、大小一致的各 80 株幼苗, 每一物种幼苗随机分成 4 组, 各 20 株; 柠条种子分别植入 16 个深 67 cm、宽 1.5 m、长 2 m 的长方体水泥沙池 (下部有 1 个可控出水管) 中, 另外留出 4 个水泥沙池不栽植物, 共计 20 个水泥沙池。所有水泥池是 1999 年 4 月 26 日修建在铁架下。4 月 27 日, 每个水泥池被装上 60 cm 深的沙土, 沙土来自附近沙丘。柠条种子在 3~5 d 开始萌发, 在 5 月 23 日, 每施水处理保留 50 株幼苗以供实验。

实验期间, 依据毛乌素沙地年平均降水量 358.3 mm、生长季节平均降水量大约 300.0 mm、以及全球变化可能造成该地区降水量增多或减少等基本条件, 研究设计出 157.5 mm、315.0 mm、472.5 mm 和 630.0 mm 4 种施水量处理, 它们分别相当于温带典型荒漠地带、温带典型草原地带、温带草甸草原地带和温带落叶阔叶林地带在生长季节内的降水总量。4 种植物幼苗在 4 种水分处理下, 培养 105 d, 即 5 月 24 日开始, 至 9 月 5 日结束。4 种水分处理为: 每种施水处理的总施水次数均相同、且每次施水均在同一天下午内完成, 即从 5 月 24 日下午 5:00~6:00, 完成第一次施水, 后每隔 2 d 继续下一次施水, 累积一共 35 次施水, 但 4 种施水处理的每次施水量分别为 4.5 mm、9.0 mm、13.5 mm 和 18.0 mm。实验期间, 晴天时, 包在铁架上的防水布被打开, 水泥池直接暴露在自然环境中; 当阴天和雨天时, 铁架上挂有防水布阻碍自然降水, 使得铁架下的除降水以外的其它自然因子尽量接近自然状况。同时经常除草和防除病虫害。

### 1.3 测量方法

1999 年 9 月 5 日, 从每一施水处理随机选取 10 株幼苗作为观测株, 分别测定幼苗株高、基径、枝条

数、叶片长,记录叶片数、每级枝条数量和长度。枝序按 Strahler 法确定 (McMahon & Kronauer, 1976), 即由外及内, 外层的第一小枝为第一级枝, 两个第一级枝相遇即为第二级枝, 以此类推。根据各级枝数, 利用 Whitney (1976) 提出的并经 Steingraeber 和 Waller (1986) 修改的总体分枝率公式  $R_b = (N_T - N_S) / (N_T - N_1)$  ( $N_T$  为所有枝级中枝条的总数,  $N_1$  为最高枝级的枝条数,  $N_S$  为第一级的枝条总数), 求出总体分枝率  $R_b$ 。另外, 叶面积的测定是随机在非观测区选取大小不等的叶片, 通过美国产 CI-203 型叶面积仪测得叶片面积和叶长, 求出其回归方程: 沙柳为  $Y = 0.4686X - 0.3181$  ( $R = 0.912, N = 70$ ); 油蒿为  $Y = 0.5576 - 0.0173$  ( $R = 0.949, N = 56$ ); 杨柴为  $Y = 0.5798X - 0.3672$  ( $R = 0.903, N = 114$ ); 柠条为  $Y = 0.3577X + 0.0363$  ( $R = 0.898, N = 49$ ), 其中  $Y$  为叶面积,  $X$  为叶长。然后根据回归方程求出单株叶面积。1999 年 9 月 7 日, 挖取所有幼苗, 测定根、茎枝和叶生物量鲜重。然后将这些材料放入烘箱中, 在  $85^\circ\text{C}$  下经过 48 h 的烘烤, 最后测定它们的生物量干重。

1.4 数据处理

所有数据均利用 SPSS 统计软件进行一维和二维方差分析, 用 Duncan 法进行多重比较检验, 并用字母法标记 (卢纹岱等, 1997)。

2 研究结果

2.1 枝叶分布格局

2.1.1 株高

不同施水量和不同植物种的幼苗株高具有显著性差异, 并且施水量和植物种之间对幼苗株高具有显著性的交互作用 (表 1、图 1)。其中, 株高随着施水量增加而显著增高 (表 2); 同时植物种的株高为沙柳 > 油蒿 > 杨柴 > 柠条 (表 3)。不同植物种的幼苗株高对不同施水量的响应是不同的 (图 1)。其中沙柳、杨柴和油蒿幼苗的株高均随着施水量的增大而增高, 但柠条幼苗在施水量为 630.0 mm 时, 株高生长受到显著抑制。

2.1.2 枝条特征

不同施水量和不同植物种的幼苗总枝数、总枝长和分枝率具有显著性差异, 并且施水量和植物种之间对幼苗总枝数、总枝长和分枝率都具有显著性的交互作用 (表 1、图 2)。其中, 总枝数、枝长和分枝率几乎随着施水量增加而显著增高 (表 2); 同时植物种的总枝数、总枝长和分枝率均为油蒿 > 杨柴 > 沙柳 > 柠条 (表 3)。沙柳、杨柴和油蒿幼苗的总枝

数和枝长对不同施水量的响应格局是相同的, 它们均随着施水量的增大而增高 (图 2 A、B)。而这 3 种植物的分枝率对不同施水量的响应是不同的 (图 2 C)。沙柳和杨柴幼苗的分枝率明显受到施水量变化的影响, 但油蒿幼苗的分枝率没有受到显著影响。在本研究中, 柠条幼苗没有生枝 (图 2 A、B)。

2.1.3 叶特征

不同施水量和不同植物种的幼苗叶数、叶面积和单位叶面积干重均有显著性差异, 并且施水量和植物种之间对幼苗叶数和叶面积具有显著性的交互

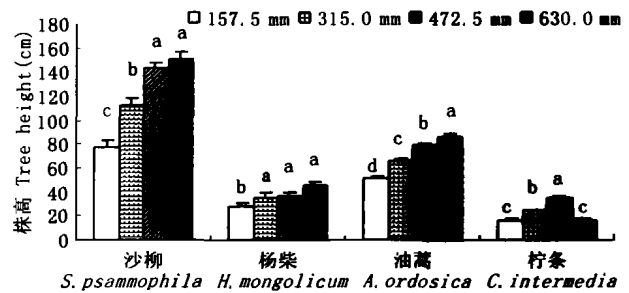


图 1 不同施水量对沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗株高的影响

Fig. 1 Effect of different water supplies on tree height of *S. psammophila*, *H. mongolicum*, *A. ordosica*, and *C. intermedia* seedlings

通过一维方差分析, 具有不同字母的处理差异性显著 ( $p < 0.05$ )。误差棒代表平均值的标准误差。Treatments with the different letters are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to One-way ANOVA. The error bars represent standard errors of the means

表 1 二维方差分析中施水量和植物种类对幼苗形态和生长影响的 F-值

Table 1 F-values of Two-way ANOVA of the effects of water supplies and plant species on morphology and growth of the seedlings

生长特征 Growth characters	施水量 Water supplies	物种 Species	施水量 × 物种 Water supplies × Species
株高 <sup>1)</sup>	83.1***	730.7***	20.6***
总枝数 <sup>2)</sup>	37.8***	206.3***	9.7***
总枝长 <sup>3)</sup>	39.5***	204.3***	14.7***
分枝率 <sup>4)</sup>	68.8***	10.4***	3.7***
叶数 <sup>5)</sup>	26.2***	324.8***	17.8***
叶面积 <sup>6)</sup>	29.6***	271.9***	14.7***
单位叶面积干重 <sup>7)</sup>	9.1***	1305.9***	1.4 <sup>NS</sup>
叶生物量干重 <sup>8)</sup>	38.3***	227.4***	8.5***
茎枝生物量干重 <sup>9)</sup>	71.0***	414.3***	29.6***
根生物量干重 <sup>10)</sup>	48.1***	214.8***	10.7***
总生物量干重 <sup>11)</sup>	85.8***	433.4***	24.8***
根/冠生物量干重 <sup>12)</sup>	24.8***	152.5***	3.2**

\*\*\*:  $p < 0.001$  \*\*:  $p < 0.01$  \*:  $p < 0.05$  NS:  $p > 0.05$  1): Tree height (cm) 2): Total branch number 3): Total branch length (m) 4): Bifurcation ratio 5): Leaf number 6): Leaf area ( $\text{cm}^2$ ) 7): Specific leaf dry weight ( $\text{g} \cdot \text{dm}^{-2}$ ) 8): Leaf biomass dry weight (g) 9): Stem and branch biomass dry weight (g) 10): Root biomass dry weight (g) 11): Total biomass dry weight (g) 12): Root/shoot biomass dry weight

表2 4种施水量的幼苗生长特征的二维方差分析中的Duncan多重比较检验

Table 2 Duncan multiple range test of Two-way ANOVA on growth characters of the seedlings for the four water supplies

生长特征 Growth characters	施水量 Water supplies			
	157.5 (mm)	315.0 (mm)	472.5 (mm)	630.0 (mm)
株高 <sup>1)</sup>	43.1 <sup>c</sup>	60.6 <sup>b</sup>	73.5 <sup>a</sup>	74.7 <sup>a</sup>
总枝数 <sup>2)</sup>	22.5 <sup>c</sup>	39.2 <sup>b</sup>	57.0 <sup>a</sup>	64.3 <sup>a</sup>
总枝长 <sup>3)</sup>	3.65 <sup>d</sup>	7.22 <sup>c</sup>	11.06 <sup>b</sup>	12.91 <sup>a</sup>
分枝率 <sup>4)</sup>	0.88 <sup>c</sup>	1.33 <sup>b</sup>	1.70 <sup>a</sup>	1.64 <sup>ab</sup>
叶数 <sup>5)</sup>	402.3 <sup>c</sup>	859.9 <sup>b</sup>	1140.4 <sup>b</sup>	1279.9 <sup>a</sup>
叶面积 <sup>6)</sup>	1222.5 <sup>c</sup>	2652.0 <sup>b</sup>	3590.0 <sup>a</sup>	4056.5 <sup>a</sup>
单位叶面积干重 <sup>7)</sup>	0.33 <sup>a</sup>	0.33 <sup>b</sup>	0.34 <sup>a</sup>	0.37 <sup>b</sup>
叶生物量干重 <sup>8)</sup>	3.31 <sup>c</sup>	6.94 <sup>b</sup>	8.75 <sup>a</sup>	9.64 <sup>a</sup>
茎枝生物量干重 <sup>9)</sup>	4.57 <sup>d</sup>	10.81 <sup>c</sup>	16.68 <sup>b</sup>	19.33 <sup>a</sup>
根生物量干重 <sup>10)</sup>	3.90 <sup>c</sup>	7.04 <sup>b</sup>	9.05 <sup>a</sup>	0.01 <sup>a</sup>
总生物量干重 <sup>11)</sup>	12.06 <sup>d</sup>	24.79 <sup>c</sup>	35.29 <sup>b</sup>	39.81 <sup>a</sup>
根/冠生物量干重 <sup>12)</sup>	0.59 <sup>a</sup>	0.54 <sup>b</sup>	0.43 <sup>c</sup>	0.41 <sup>c</sup>

表中数据为平均值 Data of the table represent average value 通过 Duncan 多重比较检验,具有不同字母的处理差异性显著 ( $p < 0.05$ ) Treatments with the different letters are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan multiple range test 1) ~ 12): 同表1 See Table 1

表3 对4种植物的幼苗生长特征的二维方差分析中的Duncan多重比较检验

Table 3 Duncan multiple rang test of Two-way ANOVA on growth characters of the seedlings for the species

生长特征 Growth characters	植物种 Plant species			
	沙柳 <i>S. psammophilus</i>	杨柴 <i>H. mongolicum</i>	油蒿 <i>A. ordosica</i>	柠条 <i>C. intermedia</i>
株高 <sup>1)</sup>	121.1 <sup>a</sup>	37.3 <sup>c</sup>	70.5 <sup>b</sup>	23.0 <sup>d</sup>
总枝数 <sup>2)</sup>	18.0 <sup>c</sup>	73.4 <sup>b</sup>	91.6 <sup>a</sup>	0
总枝长 <sup>3)</sup>	5.47 <sup>c</sup>	7.39 <sup>b</sup>	21.99 <sup>a</sup>	0
分枝率 <sup>4)</sup>	1.46 <sup>b</sup>	1.79 <sup>b</sup>	2.29 <sup>a</sup>	0
叶数 <sup>5)</sup>	397.0 <sup>b</sup>	220.0 <sup>bc</sup>	2955.7 <sup>a</sup>	108.8 <sup>c</sup>
叶面积 <sup>6)</sup>	967.7 <sup>c</sup>	1822.1 <sup>b</sup>	8481.1 <sup>a</sup>	250.2 <sup>d</sup>
单位叶面积干重 <sup>7)</sup>	0.73 <sup>a</sup>	0.21 <sup>b</sup>	0.22 <sup>b</sup>	0.25 <sup>b</sup>
叶生物量干重 <sup>8)</sup>	6.87 <sup>b</sup>	4.47 <sup>c</sup>	16.65 <sup>a</sup>	0.66 <sup>d</sup>
茎枝生物量干重 <sup>9)</sup>	11.14 <sup>b</sup>	4.02 <sup>c</sup>	35.70 <sup>a</sup>	0.55 <sup>d</sup>
根生物量干重 <sup>10)</sup>	7.53 <sup>b</sup>	7.48 <sup>b</sup>	14.49 <sup>a</sup>	0.51 <sup>c</sup>
总生物量干重 <sup>11)</sup>	25.54 <sup>b</sup>	17.88 <sup>b</sup>	66.84 <sup>a</sup>	1.71 <sup>d</sup>
根/冠生物量干重 <sup>12)</sup>	0.46 <sup>b</sup>	0.80 <sup>a</sup>	0.29 <sup>c</sup>	0.43 <sup>b</sup>

表中数据为平均值 Data of the table represent average value 通过 Duncan 多重比较检验,具有不同字母的处理差异性显著 ( $p < 0.05$ ) Treatments with the different letters are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Duncan multiple range test 1) ~ 12): 同表1 See Table 1

作用,但对单位叶面积干重没有显著性的交互作用(表1、图3)。其中,叶数、叶面积和单位叶面积干重

随着施水量增加而增大(表2);同时植物种的叶数为油蒿 > 沙柳 > 杨柴 > 柠条,叶面积为油蒿 > 杨柴 > 沙柳 > 柠条,单位叶面积干重为沙柳 > 油蒿 ≈ 杨柴 ≈ 柠条(表3)。不同植物种的幼苗叶数、叶面积和单位叶面积干重对不同施水量的响应是不同的(图3)。其中沙柳、杨柴和油蒿幼苗的叶数和叶面积均随着施水量的增大而增高(图3 A、B),而单位叶面积干重却随着施水量增加而有减小趋势(图3 C)。柠条幼苗在施水量为 630.0 mm 时,叶数和叶面积生长受到显著抑制(图3 A、B),而单位叶面积干重不受施水量的影响(图3 C)。

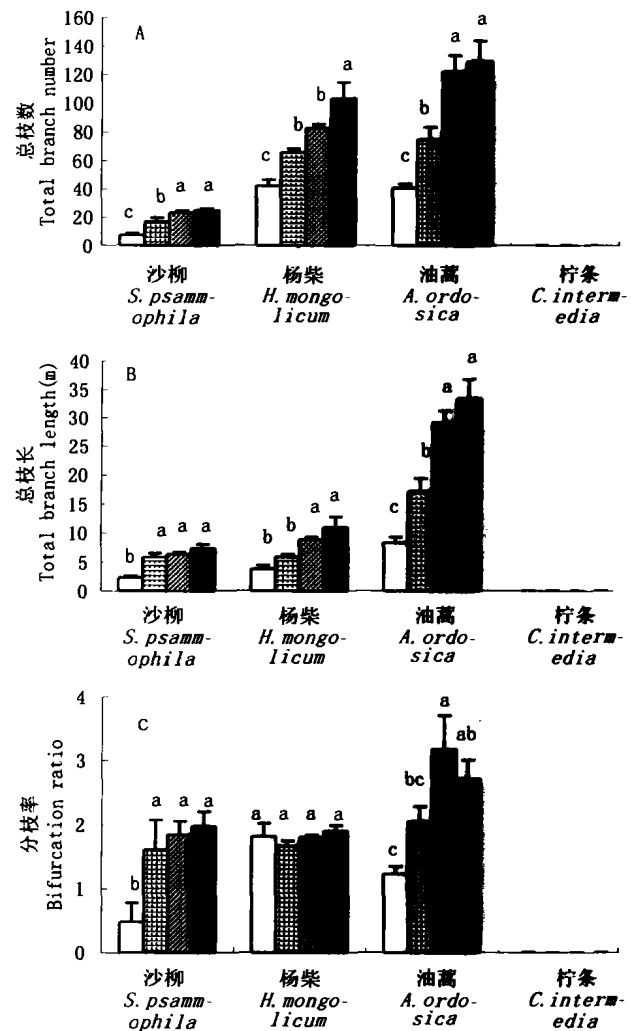


图2 不同施水量对沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗分枝格局的影响 Fig.2 Effect of different water supplies on branching pattern of *S. psammophilus*, *H. mongolicum*, *A. ordosica*, and *C. intermedia* seedlings 通过一维方差分析,具有不同字母的处理差异性显著 ( $p < 0.05$ )。误差棒代表平均值的标准误差 Treatments with the different letters are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to One-way ANOVA. The error bars represent standard errors of the means 图2图例同图1 The legends of Fig.2 are the same as those in Fig.1

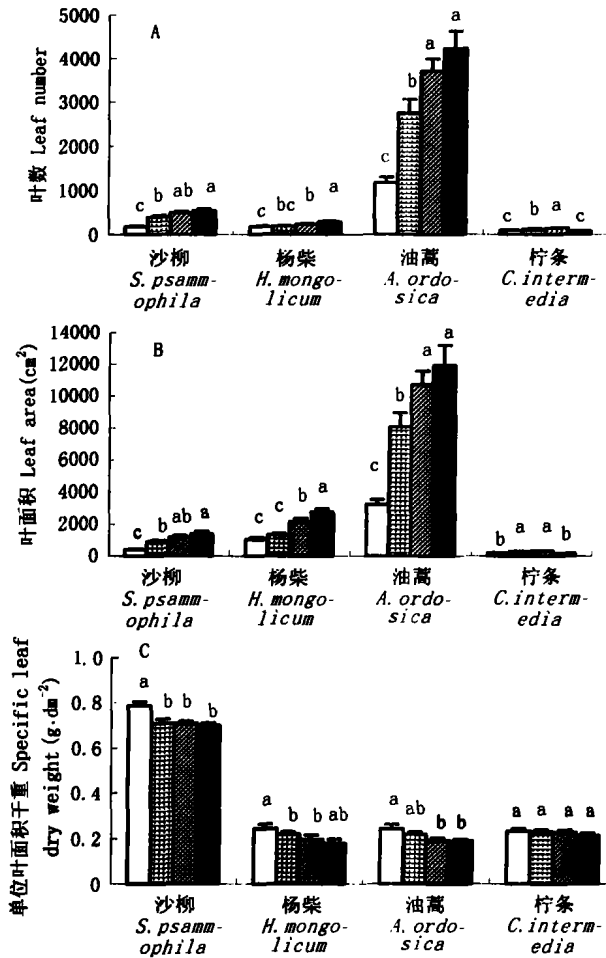


图3 不同施水量对沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗叶片特征的影响

Fig.3 Effect of different water supplies on leaf characters of *S. psammophila*, *H. mongolicum*, *A. ordosica*, and *C. intermedia* seedlings. Through one-way ANOVA, treatments with different letters are significantly different ( $p < 0.05$ ). The error bars represent standard errors of the means. Fig.3 legends are the same as those in Fig.1.

## 2.2 生物量

不同施水量和不同植物种的幼苗叶、枝、根和总生物量干重均有显著性差异,并且施水量和植物种之间对幼苗叶、枝、根和总生物量干重具有显著性的交互作用(表1、图4)。其中,叶、枝、根和总生物量干重均随着施水量增加而增大(表2);同时植物种的叶、枝、根和总生物量干重均为油蒿>沙柳>杨柴>柠条(表3)。不同植物种的幼苗叶、枝、根和总生物量干重对不同施水量的响应是不同的(图4)。其中沙柳、杨柴和油蒿幼苗的叶、枝、根和总生物量干重均随着施水量的增大而增高(图4),而柠条幼苗在施水量为630.0 mm时,叶、枝、根和总生物量干重受到显著抑制(图4)。

## 2.3 生物量分配

不同施水量和不同植物种的幼苗根冠生物量干重比有显著性差异,并且施水量和植物种对幼苗根冠生物量干重比具有显著性的交互作用(表1、图5)。其中,根冠生物量干重比随着施水量增加而减小(表2);同时植物种的根冠生物量比为杨柴>沙柳≈柠条>油蒿(表3)。不同植物种的幼苗根冠生物量比对不同施水量的响应是不同的(图5)。沙柳、杨柴和油蒿幼苗的根冠生物量干重比均随着施水量的增大而减小(图5),而不同施水量对柠条幼苗根冠生物量干重比影响不显著(图5)。

## 3 讨论

### 3.1 分枝格局

不同的分枝格局影响着植物对空间和光资源的不同利用(Hutchison *et al.*, 1986; Hollinger, 1989; Barker & Booth, 1996),而不同的光环境可能会影响植物树冠的氮的分布格局,进而影响着植物整个树冠对碳的获取(Field, 1983; Hirose & Werger, 1987)。通常茎枝条长度和分枝率等是决定植物分枝格局的主要参数。在本研究中,除了柠条幼苗没有发枝外,不同施水量显著影响着沙柳和杨柴的株高、枝条数、枝条长度和分枝率,随着施水量的增加,它们几乎均逐渐增大。而对于油蒿幼苗而言,施水量增加显著提高了幼苗株高、叶数和叶面积,但对分枝率影响不显著。以上结果表明施水量的增加显著增大沙柳、杨柴和油蒿幼苗的利用空间,这样便于捕获更多的光能和吸收更多的 $CO_2$ ,以提高植物光合作用。另外,以上结果也反映了沙柳、杨柴和油蒿幼苗的分枝格局之间具有很大的种间差异。同时,沙柳、杨柴和油蒿幼苗种内的分枝格局也具有不稳定性,这与一般人认为的分枝格局具有种内、个体内、枝内三个层次的稳定性假设不同。但目前已有人对这种稳定性假设提出质疑(Borchert & Slade, 1981; Steingraeber *et al.*, 1979; Steingraeber, 1982; Steingraeber & Waller, 1986)。

### 3.2 叶特征

叶片是植物的重要组成部分。地球上所有生物都是直接或间接的以植物光合同化产物为食。而叶片是植物进行光合作用最重要的场所。叶片数量变化以及叶的扩展性生长,如叶面积和叶厚度,非常容易受到环境因子变化的影响(Jones, 1985),并且很多植物在受到水分胁迫时,最敏感的过程似乎是叶的扩展性生长(Hsiao, 1973)。同时叶面积不足,截取太

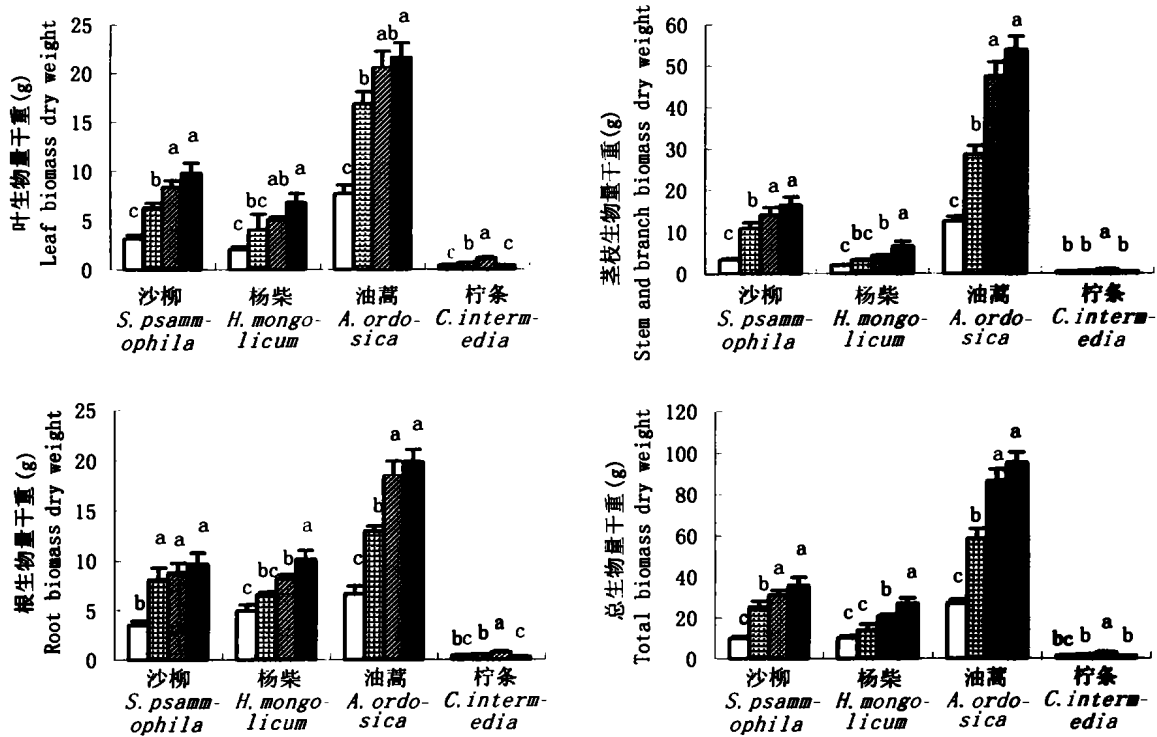


图4 不同施水量对沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗生物量的影响

Fig.4 Effect of different water supplies on biomass of *S. psammophila*, *H. mongolicum*, *A. ordosica*, and *C. intermedia* seedlings 通过一维方差分析,具有不同字母的处理差异性显著( $p < 0.05$ )。误差棒代表平均值的标准误差 Treatments with the different letters are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to One-way ANOVA. The error bars represent standard errors of the means

图4图例同图1 The legends of Fig.4 are the same as those in Fig.1

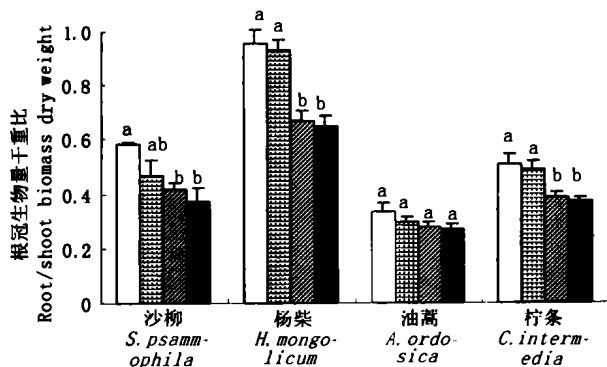


图5 不同施水量对沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗生物分配的影响

Fig.5 Effect of different water supplies on biomass distribution of *S. psammophila*, *H. mongolicum*, *A. ordosica*, and *C. intermedia* seedlings 通过一维方差分析,具有不同字母的处理差异性显著( $p < 0.05$ )。误差棒代表平均值的标准误差 Treatments with the different letters are significantly different ( $p < 0.05$ ) according to One-way ANOVA. The error bars represent standard errors of the means 图5图例同图1 The legends of Fig.5 are the same as those in Fig.1

化具有非常敏感的响应。在少量施水下,沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗叶片生长受到水分亏缺的影响,叶数和叶面积显著减少,进而影响  $CO_2$  同化作用,影响生物量的累积。反过来说,叶面积减少,以及沙柳、杨柴和油蒿幼苗因干旱胁迫而增大了单位叶面积干重(即叶片变厚,加强叶片的旱生结构特征),使得幼苗叶片蒸腾受阻,蒸腾量降低,能减少幼苗对沙地水分吸收量,以致于在有限的水资源中生存生长。这也是许多植物适应干旱环境生长的一种生态策略。另外,水分变化对柠条幼苗的单位叶面积干重影响不大,这可能是因为柠条叶片很小,且叶下被密绒毛,叶片旱生结构特征已十分明显,不易受到环境变化的影响。而随着施水量的增加,沙地水分增加,沙柳、油蒿和杨柴幼苗的叶数和叶面积得到显著提高,但柠条幼苗在过多的给水条件下,叶数和叶面积生长受到抑制。显然,柠条是一种旱生植物,水分过高不适宜柠条幼苗的生长。另外,油蒿幼苗的叶数和叶面积显著高于其它3种植物。

### 3.3 生物量及其分配

植物的生物量是植物生长最主要的参数,在考

阳辐射减少,这就会成为植物  $CO_2$  同化作用的一个限制因子(Loomis *et al.*, 1971)。在本研究中,也同样发现毛乌素沙地优势植物沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗的叶数、叶面积和单位叶面积干重对施水量变

虑水分变化对植物生产率的影响时首先受到关注的是植物各部分之间干物质的产生和分配,即累积性的 CO<sub>2</sub> 净同化和同化产物的分配 (Lange *et al.*, 1976)。在本研究中,沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗叶、枝、根和总生物量干重以及它们对不同施水量的响应均具有明显差异。在受到干旱胁迫时,沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗的生物量累积均受到抑制。而随着施水量的增加逐渐解除沙柳、杨柴和油蒿幼苗干旱胁迫,幼苗生物量累积较快。而柠条幼苗在一定的施水范围内,施水量的增加显著提高其幼苗的生物量,但施水过多时,生物量累积受阻,这可能是由于施水过多,造成沙地水分过多而使其幼苗根受到缺氧胁迫。

沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗的根系和枝叶资源投资分配以及它们对水分变化的响应格局也有很大差别。相对于油蒿幼苗而言,沙柳、杨柴和柠条幼苗的资源分配对水分变化更敏感,随着施水量增加,它们的根冠生物量比均逐渐减小,而油蒿幼苗根冠比差异不大,这可能反映出沙柳、杨柴和柠条幼苗在资源投资分配上对水分变化具有很好的适应性。因为在水分充足条件下,沙柳、杨柴和柠条幼苗将生物量干重相对多地分配到地上叶和枝的生长上,以便于幼苗分配更多的资源去捕获更多的光能,提高光合能力,满足植物本身消耗和生长的需要。而在水分缺少时,幼苗将更多的资源分配到根系生长,这样才能从土壤中获得更多的水分和营养物质,以提高竞争生长能力。另外,沙地干旱造成沙地水势减少,可能造成沙地的机械强度增加而对根生长的阻力增大 (Taylor & Gardner, 1963),但仍然有利于沙柳等植物根系的生长。这种自相矛盾的行为可能是因为根的渗透调节能力方面胜过地上部分 (Hsiao, 1973)。许多植物对资源限制都做出了类似的反应 (Pearson, 1966; El Nadi *et al.*, 1969; Hoffman *et al.*, 1971; Hsiao, 1993)。同时,在资源分配中,杨柴幼苗资源对根的分配比例显著高于沙柳、柠条和油蒿幼苗,主要是因为杨柴是一种克隆植物,具有无性分株的能力,具有较大的根系生长,将有利于无性系分株发生,已适应干旱环境。

综上所述,施水量的变化对毛乌素沙地优势植物沙柳、杨柴、油蒿和柠条幼苗茎枝叶形态和生物量及其分配均具有显著的影响。显然,随着全球气候的变化,这里的优势生态系统结构和功能将发生巨大变化。但本研究仅考虑了水分变化对优势植物生长的影响,而事实上,植物生长对全球气候变化的响

应还受到 CO<sub>2</sub> 浓度和气温变化以及 CO<sub>2</sub> 浓度、温度和水分之间的交互作用的影响,这方面的研究有待加强。

### 参 考 文 献

- Barker, M.G. & W.E. Booth. 1996. Vertical profiles in a Brunei rain forest. II. Leaf characteristics of *Dryobalanops lanceolata*. *Journal of Tropical Forest Science*, 9:52~66.
- Borchert, R. & N.A. Slade. 1981. Bifurcation ratios and the adaptive geometry of trees. *Botanical Gazette*, 142:394~401.
- Collinson, S.T., J. Berchie & S.N. Azam-Ali. 1999. Effect of soil moisture on light interception and the conversion coefficient for three landraces of bambara groundnut (*Vigna subterranea*). *The Journal of Agricultural Science*, 133: 151~157.
- Dong, X.J. (董学军), X.S. Zhang (张新时) & B.Z. Yang (杨宝珍). 1997. A preliminary study on the water balance for some sandland shrubs based on transpiration measurements in field conditions. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 21:208~225. (in Chinese)
- El Nadi, A.H., R. Brouwer & J. Locker. 1969. Some responses of the root and the shoot of *Vicia faba* plants to water stress. *Netherlands Journal of Agricultural Science*, 17:133~142.
- Field, C.B. 1983. Allocating leaf nitrogen for the maximization of carbon gain: leaf age as a control on the allocation program. *Oecologia*, 56:341~347.
- Hirose, T. & M.J.A. Werger. 1987. Maximizing daily canopy photosynthesis with respect to the leaf nitrogen allocation pattern in the canopy. *Oecologia*, 72:520~526.
- Hoffman, G.J., S.L. Rawlins, M.J. Garber & E.M. Cullen. 1971. Water relations and growth of cotton as influenced by salinity and relative humidity. *Agronomy Journal*, 63: 822~826.
- Hollinger, D.Y. 1989. Canopy organization and foliage photosynthetic capacity in a broad-leaved evergreen montane forest. *Functional Ecology*, 3: 53~62.
- Hsiao, T.C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24:519~570.
- Hsiao, T.C. 1993. Effect of drought and elevated CO<sub>2</sub> on plant water use efficiency and productivity. In: Jackson, M. B. & C. R. Black eds. *Interaction stresses on plants in a changing climate*. NATO ASI Series 1: Global environmental change. Vol. 16. Berlin: Springer-Verlag. 435~465.
- Hutchison, B.A., D.R. Matt, R.T. McMillen, L.J. Gross, S.J. Tajchman & J.M. Norman. 1986. The architecture of a deciduous forest canopy in eastern Tennessee, U.S.A. *Journal of Ecology*, 74:635~646.
- Jones, M. 1985. Modular demography and form in silver birch. In: White, J. ed. *Studies on plant demography: a festschrift for John L. Harper*. London: Academic Press. 223~237.
- Lange, O.L., L. Kappen & E.D. Schulze. 1976. *Water and plant life: problems and modern approaches*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag.
- Loomis, R.S., W.A. Williams & A.E. Hall. 1971. Agricultural productivity. *Annual Review of Plant Physiology*, 22:431~468.
- Lu, W.D. (卢纹岱), Y.L. Zhu (朱一力), J. Sha (沙捷) & H.B. Zhu (朱红兵). 1997. SPSS for windows from rudiment to mastery. Beijing: Electronics Industry Publishing House. (in Chinese)
- McMahon, T.A. & R.E. Kronauer. 1976. Tree structures: deducing the principle of mechanical design. *Journal of Theoretical Biology*, 59:443~466.
- Pearson, R.W. 1966. Soil environment and root development. In: Peire,

- W. H., D. Kirkham, J. Peseck, R. Shaw eds. Plant environment and efficient water use. Madison: American Society of Agronomy and Soil Science Society of America. 95 ~ 126.
- Salter, P. J. & J. E. Goode. 1967. Crop responses to water at different stages of growth. Research review No. 2. Farnham Royal, England: Commonwealth Agricultural Bureaux.
- Slavik, B. 1974. Methods of studying plant water relations. Ecological studies. New York: Springer-Verlag.
- Steingraeber, D. A. 1982. Phenotypic plasticity of branching pattern in sugar maple (*Acer saccharum*). American Journal of Botany, **69**:638 ~ 640.
- Steingraeber, D. A. & D. M. Waller. 1986. Non-stationary of tree branching pattern and bifurcation ratios. Proceedings of the Royal Society of London B, **228**:187 ~ 194.
- Steingraeber, D. A., L. J. Kascht & K. H. Franck. 1979. Variation of shoot morphology and bifurcation ratio in sugar maple (*Acer saccharum*) saplings. American Journal of Botany, **66**:441 ~ 445.
- Taylor, H. M. & H. R. Gardner. 1963. Penetration of cotton seedling tap-roots as influenced by bulk density, moisture content, and strength of soil. Soil Science, **96**: 153 ~ 156.
- Whitney, G. G. 1976. The bifurcation ratio as an indicator of adaptive strategy in woody plant species. Bulletin of Torrey Botanical Club, **103**: 67 ~ 72.
- Zhang, X. S. (张新时). 1994. Principles and optimal models for development of Maowusu sandy grassland. Acta Phytocologica Sinica (植物生态学报), **18**:1 ~ 16. (in Chinese)

责任编辑: 蒋高明 责任编辑: 孙冬花

## 征稿通知

### 热带亚洲季风区的生物多样性格局与生态系统过程

—— A Special Issue of The Journal of Tropical Ecology

季风(Monsoon)是指盛行风向在不同的季节完全相反或几乎完全相反的风系类型,在热带地区表现特别显著。在南亚和东南亚一带(包括印度、孟加拉国、缅甸、老挝、泰国北部、中国云南大部、西藏东南部和四川西南部),主要的盛行风向为西南的夏季季风(又称印度季风)。在其分布区内,夏半年(5~10月份)的大气环流为暖湿的西南季风环流控制,表现为多雨天气(即季风雨);而冬半年(11~4月份)则是由于干暖的南支气流控制,多为晴朗、少雨干燥的天气,因而在一个年度中形成了雨季与干季相互交替的气候特征。

季风气候的季节性节律对南亚和东南亚地区生物多样性的演化格局以及生态系统过程产生着深刻影响,加之该区属青藏高原的南延部分,高峻的山体与深邃的河谷纵横交错,形成了复杂多样的环境条件,使当地的生态系统无论在结构上还是在功能上都表现出明显区别于典型赤道热带的地区性特征。另一方面,西南季风区的相当一部分地区处于亚洲热带和温带之间的地理过渡带(交错区),南北生物区系和植被类型在这里镶嵌交融,进一步加剧了当地生态系统结构和功能的复杂性。此外,这里众多的少数民族及其丰富多样的传统文化背景与当地的自然生态系统交相辉映,也构成了绚丽多彩的自然与人文景观。然而由于上一世纪的人口快速增长,人类对当地自然资源的开发利用强度也日渐增强。因此,研究这一地区的生态系统格局与过程及其对环境变化的响应机制具有重要的科学意义和应用价值。

经中国科学院西双版纳热带植物园与英国剑桥大学出版社协商,计划于2003年初在《The Journal of Tropical Ecology》期刊上出版题为“热带亚洲季风区的生物多样性格局与生态系统过程”的研究专辑。本专辑将集中报道近年来热带亚洲季风区(特别是西南季风区)生物多样性格局和生态系统过程的最新科学研究成果,旨在揭示该区重要生物类群的分布格局与演化历史、生态系统结构与功能及其对干扰的响应机制、物种相互作用与协同进化、土地利用方式及景观变化规律等。欢迎国内外相关研究领域的学者积极投稿。

#### 论文征集范围

- 热带亚洲季风区的生物地理学历史
- 生物多样性格局与重要物种保护
- 生态系统过程与动态(生物地球化学过程、植物生理生态学、植被动态与更新)
- 繁殖生态学与种间相互关系(物候节律、动物行为与传粉、种子散布)
- 民族文化与生物多样性(自然保护区)管理
- 混农林业与农业生物多样性
- 土地利用格局、环境变化与全球变暖

(下转 108 页)