

根茎禾草沙鞭的克隆生长在毛乌素沙地斑块动态中的作用

陈玉福, 于飞海, 张称意, 董 鸣*

(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:毛乌素沙地沙化景观是由众多不同类型和大小的斑块镶嵌而成的,许多生态学过程影响着这些斑块的动态,根茎禾草沙鞭的克隆生长就是其中之一。通过对有沙鞭生长的 3 块 1hm² 风蚀样地的野外调查和染料饲喂实验,研究了沙鞭的克隆生长在毛乌素沙化景观斑块动态中的作用。每块样地均被划分为 625 个 4m×4m 的格子,在 3 块样地的流沙斑块出现的植物中,沙鞭占据了最多的格子数。沙鞭根茎扩展的主要方向是从半固定斑块到流沙斑块,染料饲喂实验测量了沙鞭扩展到风蚀流沙斑块中的分株数、根茎分枝数、根茎长度和地上生物量。将不同斑块土壤含水量和沙鞭根茎在土壤中的分布进行比较发现,在沙鞭根茎分布集中的地下 30~50cm 处,流沙斑块的土壤含水量显著地高于半固定斑块。这一研究结果表明沙鞭的克隆生长在风蚀流沙斑块的固定和演变中起着非常重要的作用。

关键词:沙鞭; 克隆植物; 风蚀; 斑块动态; 毛乌素沙地

Role of clonal growth of the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in patch dynamics of Mu Us sandy land

CHEN Yu-Fu, YU Fei-Hai, ZHANG Chen-Yi, DONG Ming* (Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21 (11): 1745~1750.

Abstract: Mu Us sandy landscape is a mosaic of many different patches. A number of ecological processes at landscape level control the dynamics of these patches. Clonal growth of the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* is one of the ecological processes not well known up to now. In this paper, the role of clonal growth of *P. villosa* in the patch dynamics in Mu Us sandy landscape was examined by means of field investigation in three 1hm² wind-eroded plots and by methods of the acid fuchsin application. Each plot was divided into 625 4m×4m quadrats. The plant species occupied most of the quadrats in the mobile sandy patches of the three plots. Its rhizomes extended from the semi-fixed sandy patches to the mobile sandy patches. Number of ramets, number of rhizome branches, length of rhizome and aboveground biomass of *P. villosa* extending from the semi-fixed sandy patches to the mobile sandy patches were measured. In both the mobile and semi-fixed sandy patches, *P. villosa* plants usually distributed most of their roots belowground from 30cm to 50cm depth. The soil water content in 30~50cm depths belowground was higher in the mobile sandy patches than in the semi-fixed sandy patches. In Mu Us sandy land, the wind-erosion and the rainfall regime discouraged the plant seeds' generation and survival. However, the heterogeneous environments caused by the wind-erosion may benefit the clonal growth. *P. villosa* extended its rhizomes towards the mobile sandy patches where the soil water contents were high. Clonal integration between the ramets in the

基金项目:国家重点基础研究发展规划项目(G2000018607),国家杰出青年科学基金项目(39825106),中国科学院“九五”重大项目(KZ951-B1-108)

收稿日期:2000-12-19; **修订日期:**1998-10-20

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: dongming@public.east.net.cn

作者简介:陈玉福(1968~),男,山东人,博士,主要从事景观生态学和植物生态学研究。

different patches promoted the plant growth. This result suggests clonal growth of *P. villosa* played an important role in stabilizing wind-eroded patches.

Key words: *Psammochloa villosa*; clonal plants; wind erosion; patch dynamics; Mu Us sandy land

文章编号: 1000-0933(2001)11-1745-05 中国分类号: Q948 文献标识码: A

生境的空间异质性是生态系统的普遍特征。植物的生长格局同环境异质性的相互影响是植物与环境之间相互关系的一个重要方面。环境的空间异质性对植物种群和群落结构与动态等方面都有重要的影响^[1]。同时,植物的生长对环境异质性的形成也具有重要的影响,这种植物对环境的改造作用在一些特殊地区的景观发育中起关键作用^[2]。

几乎所有的植物群落都经受着由自然事件或人类活动所引起的干扰^[3]。位于鄂尔多斯高原东南部的毛乌素沙地,地处我国北方内陆干旱-半干旱区,由于干旱多风和广泛的沙质覆盖,风蚀成为该区沙丘景观的一个经常性扰动事件,这指示着生态系统的脆弱性。在没有人干扰的情况下,风蚀和天然植被的演替就成为决定沙丘景观内斑块动态的因素,风蚀常常在固定-半固定沙丘中造成大小不等的流沙斑块,在适当的条件下,靠种子繁殖的一年生沙生先锋植物(如沙米,绵蓬等)能够侵入这些斑块,但在短暂的雨季过后,这些植物开始枯萎,被随之而来的大风连根吹走,因而其在风蚀流沙斑块的再固定过程中所起的作用是有限的。然而,依靠根状茎繁殖的多年生植物,如根茎禾草沙鞭(*Psammochloa villosa*)通过其根茎和分株向风蚀流沙斑块的快速扩展,其固定风蚀流沙斑块的作用可能是巨大的。克隆植物(Clonal plants)的维管结构和生理整合有助于其在生物的和非生物异质性环境中的生长扩展;生理整合促进克隆生长(Clonal growth),使其在生境中快速运动。这些特点可使克隆植物找到更有利的生境斑块并在这些生境中良好生长^[4]。这样,克隆植物通过克隆生长实现的在异质资源性环境中的“觅食”^[5]就具有影响景观内部斑块动态的效果。因此,研究克隆植物沙鞭对斑块资源利用的特点有助于理解发生在毛乌素沙地的景观生态学过程。

沙鞭是毛乌素沙地沙丘植被演替少数几个先锋种之一^[6]。有关毛乌素沙地沙鞭的野外观测和实验生态学研究表明,沙鞭根茎单轴分枝,具“游击型”克隆构型和相当快的克隆扩展,因而,沙鞭基株(Genet)能够跨越具有不同环境条件的斑块,占据比具相似地上高度的非克隆植物(Non-clonal plants)大得多的水平空间,同时,相连的克隆分株(Ramet)间具有很强的克隆整合作用,能够支持沙鞭扩展到风蚀流沙斑块中的分株的生长^[6-8]。沙鞭的克隆生长习性及以此为基础的生态对策可能赋予它适宜在沙化异质性环境中生长和改变沙化环境的能力^[9]。

目前尚缺乏有关沙鞭在流沙环境中跨越不同斑块生长,利用异质性资源,固定流动沙丘的直接证据,本文旨在通过野外调查实验来认识克隆植物沙鞭在自然条件下的异质性斑块中的克隆生长,为克隆植物沙鞭在固定风蚀流沙斑块中的作用提供直接证据。

1 研究方法

1.1 研究物种

沙鞭(*Psammochloa villosa*)是禾本科沙鞭属具根状茎的多年生大型草本植物,在我国西北诸省区广泛分布,是一种典型的沙生、旱生植物,适宜在流沙上生长。植株的根状茎在沙中水平横走,秆直立,高可达1~1.5m,是一种优良的饲草和固沙植物^[10]。

1.2 研究地点

研究地点位于中国科学院植物研究所鄂尔多斯沙地草地生态研究站(Ordos Sandland Ecological Station,简称 OSES)石灰庙基地(39°21'28"N,109°49'45"E),地处毛乌素沙地东部,行政上隶属内蒙古自治区伊克昭盟伊金霍洛旗伊金霍洛苏木。该地景观的地貌特征是梁地和滩地相间分布,并在梁滩之上有人片的沙丘覆盖。成片的沙鞭(*Psammochloa villosa*)见于该地的许多沙丘之中,除了沙鞭之外,调查范围内还有油蒿(*Artemisia ordosica*)、羊柴(*Hedysarum laeve*)和沙柳(*Salix psammophila*)等植物分布。

1.3 研究方法

1.3.1 风蚀样地的调查 选取有沙鞭生长的风蚀样地 3 块,每块样地上设置面积为 1hm^2 的样方,每一样方划分为 25×25 个相邻格子,每个格子的大小为 $4\text{m} \times 4\text{m}$,记录每个格子内植物的种类组成、盖度,并根据格子的植物盖度将其划分为流动沙丘斑块($<20\%$)、半固定沙丘斑块($20\% \sim 60\%$)和固定沙丘斑块($>60\%$)^[1]。

1.3.2 沙鞭跨越斑块间边界的调查 在半固定沙丘和流动沙丘的边界处,将从半固定沙丘生长到流动沙丘的沙鞭根茎暴露并切断,将流动沙丘中沙鞭部分的断口端浸入盛有足量的 0.5% 酸性品红溶液的塑料瓶进行染料饲喂实验。实验中,根茎触到瓶底以保证其始终浸在品红溶液之中,将塑料瓶口用塑料薄膜封住防止品红溶液挥发至干。随后连续观察几天,其间如果品红溶液沿根茎和分株的传递出现停滞,则在品红传递的最前端将地下根茎挖出,用同样的方法进行接力饲喂,最后记录在风蚀流沙斑块中沙鞭各分枝延伸的长度,以及所有被品红溶液染色的相连沙鞭分株的个数,并齐地面剪下这些分株,室内 80C 下 48h 烘干称重。

1.3.3 土壤含水量及沙鞭根茎的分布 在 3 个 1hm^2 的样地内,分别在无沙鞭生长的流沙斑块(NPMD)、有沙鞭生长的流沙斑块(PMD)、有沙鞭生长的半固定沙丘斑块(PSD)和无沙鞭生长的半固定沙丘斑块(NPSD)中随机选取 6 个样点,从地表到地下 60cm 处每 10cm 一层取土样测量土壤重量百分含水量,用 t 检验比较不同斑块之间对应层次的土壤含水量的差异。另外,在有沙鞭生长的流沙斑块和有沙鞭生长的半固定沙丘斑块中同时调查每层中的沙鞭根茎的数量。

2 结果

2.1 风蚀样地概况

从植被覆盖的程度来看,所调查的 3 块样地是由不同类型和大小的斑块所组成的镶嵌体,其中以半固定斑块和流沙斑块为主(图 1)。3 块样地各自的平均植被盖度分别为 24% 、 27% 和 19% 。沙鞭在各种类型的斑块中均有分布,并且在所有植物中,沙鞭占据的格子数最多(图 2)。

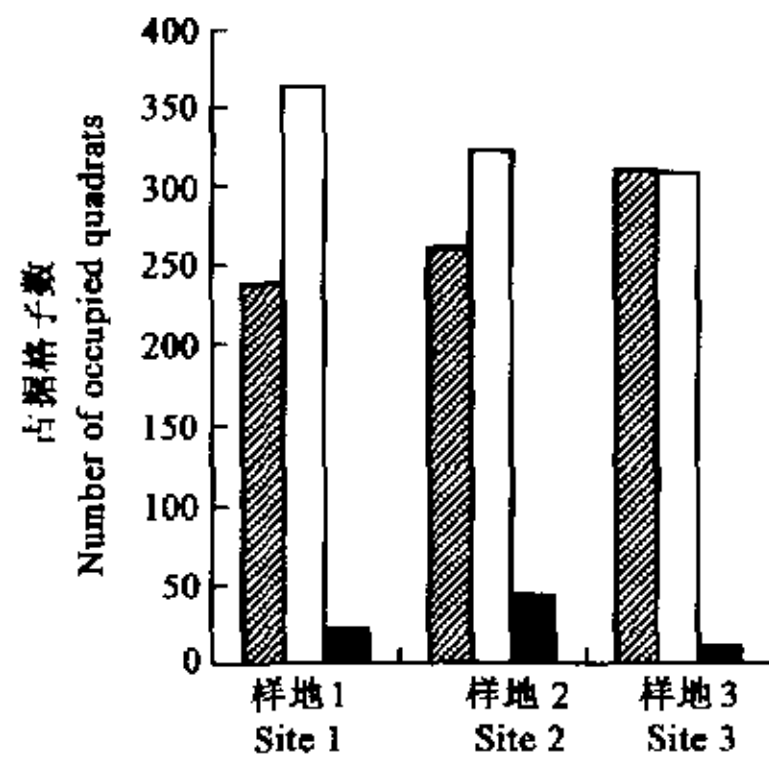


图 1 3 块调查样地中不同斑块占据的格子数

Fig. 1 Number of occupied quadrats by different patches in the three investigated sites

斜线柱为流沙斑块,白色柱为半固定斑块,黑色柱为固定斑块 Hatched bars are mobile sandy patches, open bars semi-fixed sandy patches, and solid bars fixed sandy patches

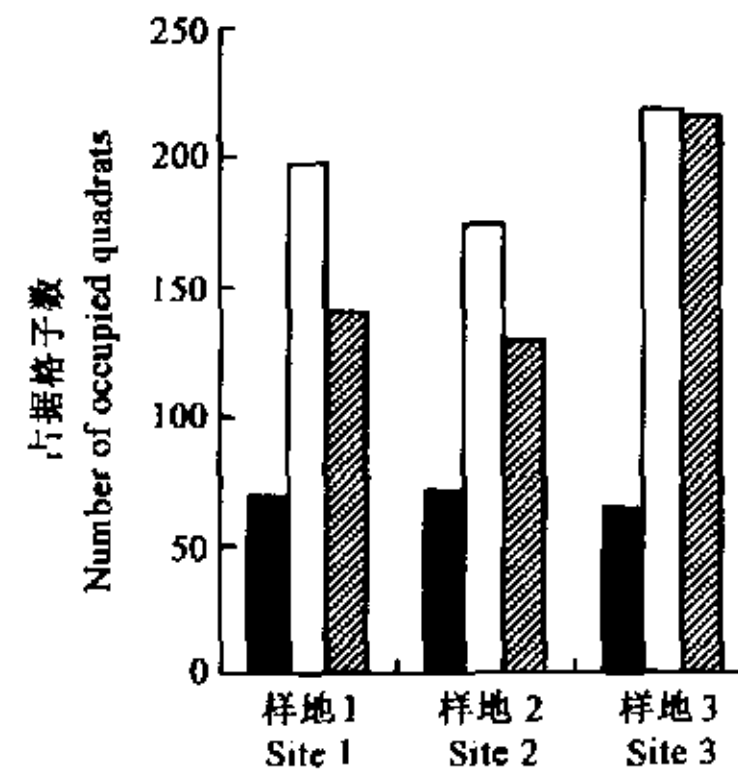


图 2 3 块样地风蚀流沙斑块中不同植物占据格子数

Fig. 2 Number of occupied quadrats by different plants in wind-eroded mobile patches of the three sites

黑色柱为多年生非克隆植物,白色柱为沙鞭,斜线柱为 1 年生植物 Solid bars are non-clonal perennial plants, open bars *Psammochloa villosa*, and hatched bars annuals

2.2 沙鞭向风蚀流沙斑块的扩展

沙鞭根茎的延伸方向是从半固定斑块到流沙斑块,用酸性品红溶液调查过的从半固定斑块扩展到流沙斑块中的沙鞭部分的分株数、根茎分枝数、根茎长度和地上部分生物量总结于表 1。表 1 显示了沙鞭的克

隆生长从半固定斑块向流沙斑块传递了大量的沙鞭分株和可观的生物量,其根茎在地下延伸可达数十米,并产生大量分枝。

表 1 从半固定沙丘斑块扩展到达风蚀流动沙丘斑块的根茎禾草沙鞭部分的生长状况

Table 1 Characteristics of rhizomatous grass *Psammochloa villosa* extending from semi-fixed sandy patches to mobile sandy patches

样地 Plot	重复 Replicate	分株数 Number of ramets	根茎分枝数 Number of branches of rhizome	根茎分枝总长度(m) Total length of branches of rhizome	最大根茎分枝长度(m) Length of the longest branches of rhizome	地上生物量(g) Aboveground biomass
I	1	237	6	35.5	20.2	373.63
	2	208	5	35.6	15.3	295.19
	3	144	4	19.5	9.1	192.38
	4	241	5	31.5	17.0	306.51
	5	49	1	10.5	10.5	44.27
	6	150	5	29.7	15.0	193.31
	Mean	171	4.3	27.1	14.5	234.22
	S. E.	29.8	0.7	4.1	1.7	47.6
II	1	103	1	15.8	15.8	189.61
	2	261	6	45.8	28.1	379.99
	3	102	1	17.3	17.3	184.56
	4	105	3	28.3	14.0	169.15
	5	79	2	24.3	20.3	156.61
	6	65	1	20.9	20.9	109.29
	Mean	119	2.3	25.4	19.4	198.25
	S. E.	29.1	0.8	4.5	2.0	38.2
III	1	139	3	20.9	14.4	198.49
	2	100	4	22.3	17.0	150.59
	3	145	4	18.1	13.2	348.74
	4	128	3	18.7	16.6	261.86
	5	124	4	20.3	16.7	270.94
	6	99	3	22.0	18.1	170.50
	7	116	3	20.1	15.0	232.82
	Mean	122	3.4	20.3	15.8	233.42
S. E.	6.7	0.2	0.6	0.6	25.6	

2.3 不同斑块土壤含水量及沙鞭根茎的分布

4种斑块的土壤含水量在地下0~60cm的分布情况见图3。图4为沙鞭根茎在流沙斑块和半固定沙丘斑块土壤中的分布。流沙和半固定斑块的土壤含水量显示出显著的差异,在有沙鞭分布的土层中,流沙斑块的土壤含水量显著地高于半固定斑块。也就是说,在沙鞭分布集中的土层,流沙斑块比半固定斑块具有较高的土壤含水量。

3 讨论

沙丘景观占据毛乌素沙区大约三分之二的面积^[1],在干旱和风蚀的作用下,这些沙丘景观内往往形成大小不同的流沙斑块,与植被盖度较大的半固定斑块和固定斑块镶嵌在一起^[12]。与流沙斑块相邻的固定或半固定斑块对于流沙斑块的固定起着非常重要的作用,固定或半固定斑块是流沙斑块种子库的最近的源泉,但是植物种子的萌发和幼苗的生长,受到降雨的制约,埋藏于沙土中的种子由于干旱而不能出土,幼苗也容易遭受干旱致死。然而,如果有克隆植物存在,情况就会完全不同,因为克隆植物能够借助已建成的植物体繁殖个体,通过克隆生长产生与母体相连的新分株个体。由于有克隆生理整合,水分可在不同相连分株间相互传输,从而使其向流沙斑块的扩展较少受或不受降雨的制约。另外,克隆生长使克隆植物的新生

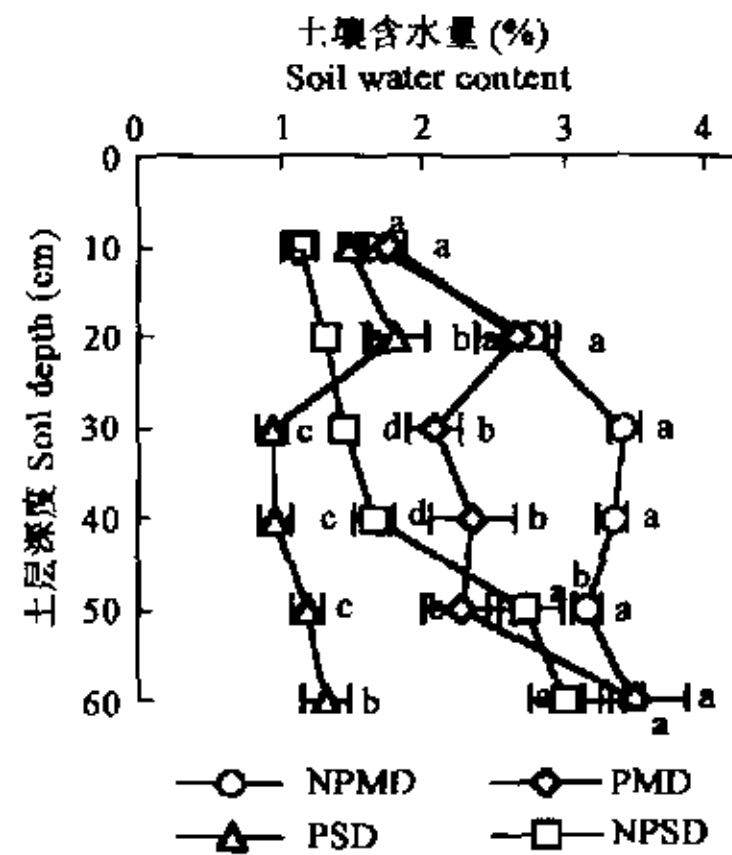


图3 不同斑块不同土层的土壤百分含水量

Fig. 3 Soil per cent moisture ($\pm SE$) of different soil horizons in different patches

NPMD: 没有沙鞭生长的流沙斑块 No *Psammochloa villosa* mobile patches; PMD: 有沙鞭生长的流沙斑块 *Psammochloa villosa* mobile patches; PSD: 有沙鞭生长的半固定斑块 *Psammochloa villosa* semi-fixed patches; NPSD: 没有沙鞭生长的半固定斑块 No *Psammochloa villosa* semi-fixed patches. Points sharing the same letter are not significantly different at $P=0.05$. 每层中相同的字母表示没有显著性差异 ($P=0.05$)

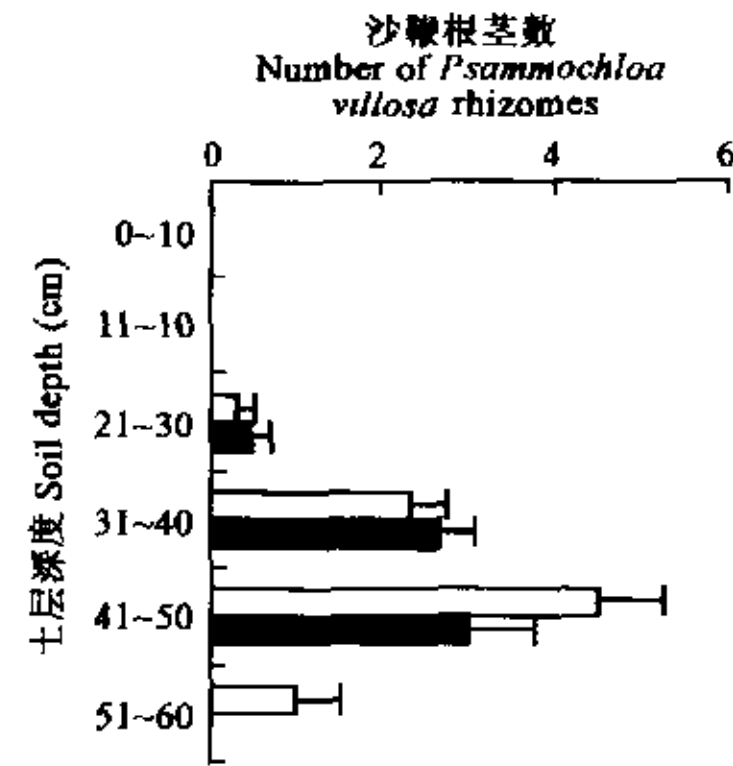


图4 流沙斑块(黑色条)和半固定斑块(白色条)不同层次土壤中的沙鞭根茎数

Fig. 4 Number ($\pm SE$) of *Psammochloa villosa* rhizome in different soil horizons mobile sandy patches (solid bars) and in semi-fixed sandy patches (open bars)

分株相对于母体发生了空间位移^[11],这样,固定或半固定斑块中的克隆植物就有可能跨越边界,在流沙斑块中,利用其充足的水分较好地生长,随之而来的生态学效应将使地表流沙固定下来,从而使斑块之间的边界向流沙斑块推移,缩小流沙斑块。沙鞭在自然群落中,主要靠克隆生长繁殖个体,丁可青等^[13]发现,沙鞭在数百平方米的范围内只有一个基因型。一个相连的沙鞭基株或克隆片段可以延伸数十米,并且由于流沙斑块有比半固定斑块较多的土壤水分^[14],沙鞭在开阔的流沙上生长很好,因而,沙鞭总是不断地向风蚀流沙斑块延伸。在这一点上,沙鞭就象欧洲的沙生苔草(*Carex arenaria*),这种苔草也具有能存活很久的地下根茎,利用风蚀形成的裸沙斑块作为根茎扩展的资源^[15]。

在毛乌素沙地,风蚀所造成的异质性环境对靠种子繁殖的非克隆植物是非常不利的,但对靠根茎繁殖的沙鞭的生长扩展可能是有利的。因为沙地表面的土壤含水量极低,不利于种子萌发和幼苗生长;而沙鞭的根茎通常在地下土壤含水量较高的20~50cm处水平穿行,加上克隆分株间的生理整合,沙鞭能在流沙斑块中快速良好地生长。另外,当沙鞭侵入流动沙丘斑块以后,随着沙丘地表形态趋于稳定,其他种类植物的相继侵入,植物种间竞争的加剧,地上和地下资源出现亏缺,沙鞭在这种环境中的竞争能力较弱,因而在沙丘趋于固定的环境中生长较弱。在风蚀造成的流沙斑块中,地上光照资源充足,空间压力小,同时,沙鞭又具有靠根茎快速扩展的能力,因而沙鞭向对它有利的斑块中的扩展成为它的一个生态适应对策。

由此可见,沙鞭本身适宜于斑块镶嵌的流沙环境,同时,其对沙化景观具有改造作用。总的来看,沙鞭通过克隆生长对风蚀造成的流沙斑块的有效入侵具有以下几个方面的生态学意义:(1)它具有很好的固沙效果,它的固沙效果优于其他两种克隆植物羊柴和拂子茅(*Calamagrostis epigejos*)^[15];(2)跨越斑块间边界的沙鞭使得一个斑块能够向另一个斑块输送植物个体(基因和基因型)和生物量,跨越不同斑块的沙鞭根茎成为不同斑块间物质交换和能量流动的通道^[9];(3)它开始了裸沙斑块上的植物群落演替;(4)它最终影响到局部斑块动态和景观格局变化。沙鞭的这种适应沙生环境的克隆生长习性使它成为该区生态环境治理的一个重要的生物资源。

参考文献

- [1] Fowler N. The effects of environmental heterogeneity in space and time on the regulation of populations and communities. In: Davy A J, Hutchings M J and Watkinson A R. Eds. *Plant population ecology*. Oxford: Blackwell scientific publications, 1988. 249~269.
- [2] 北京大学地理系,中国科学院自然资源综合考察委员会,兰州沙漠所,等. 毛乌素沙地自然条件及其改良利用. 北京: 科学出版社, 1983.
- [3] Bell G and Lechowicz M J. Spatial heterogeneity at small scales and how plants respond to it. In: Caldwell, M M and Pearcy R W. Eds. *Exploitation of environmental heterogeneity by plants*. San Diego: Academic Press, 1994. 391~414.
- [4] Price F A C and Hutchings M J. The causes and developmental effects of independence between different parts of *Glechoma hederacea* clones. *Oikos*, 1992, **63**: 376~386.
- [5] 董 鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, 1996, **38**(10): 828~835.
- [6] 董 鸣, 阿拉腾宝, 邢雪荣, 等. 根茎禾草沙鞭的克隆基株及分株种群特征. 植物生态学报, 1999, **23**(4): 302~310.
- [7] 董 鸣. 切断根茎对根茎禾草沙鞭和赖草克隆生长的影响. 植物学报, 1999, **41**(2): 194~198.
- [8] Dong M and Alaten B. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. *Plant Ecology*, 1999, **141**: 53~58.
- [9] 董 鸣, 陈玉福, 于飞海, 等. 克隆植物在过渡带环境治理中的资源价值. 见: 董 鸣, M J A Werger 主编. 生态学研究文集. 重庆: 西南师范大学出版社, 1999. 14~19.
- [10] 音扎布. 沙鞭属. 见: 马毓泉主编. 内蒙古植物志(第五卷), 第二版. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1991. 219.
- [11] 董治宝, 陈渭南, 董光荣, 等. 植被对风沙土风蚀作用的影响. 环境科学学报, 1996, **16**(4): 457~443.
- [12] 陈玉福, 于飞海, 董 鸣. 毛乌素沙地沙生半灌木群落的空间异质性. 生态学报, 2000, **20**(4): 568~572.
- [13] 王可青, 葛 颂, 董 鸣. 根茎禾草沙鞭的等位酶变异及克隆多样性. 植物学报, 1999, **41**(5): 537~540.
- [14] 郭 柯, 董学军, 刘志茂. 毛乌素沙地沙丘土壤含水量特点——兼论老固定沙地上油蒿衰退原因. 植物生态学报, 2000, **24**(3): 275~279.
- [15] Noble J C and Marshall C. The population biology of plants with clonal growth. I. The nutrient strategy and modular construction of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, 1983, **71**: 865~877.
- [16] Donders S and Roels B. Morphological plasticity and sandybinding capacity in three clonal plant species growing in the Ordos sandyland of Inner Mongolia, China. *Utrecht University & Chinese Academy of Sciences*, 2000.