

根茎半灌木羊柴对光合同化物的克隆整合

张称意^{1,3}, 杨 持², 董 鸣^{1*}

(1. 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; 2. 内蒙古大学, 呼和浩特 010021; 3. 内蒙古农业大学, 呼和浩特 010019)

摘要: 羊柴为根茎半灌木, 主要分布于我国北方半干旱区的沙地。该种的营养繁殖是由根茎的水平延伸使顶端分生组织与腋生分生组织序列化不断产生而进行的。本研究采用¹⁴C 标记和去叶实验, 探讨了母株-子株所组成的分株对内的光合同化物的整合。在 24h 的传输中, 相当可观量的¹⁴C-光合同化物自母株传输给子株, 子株的根系和根茎, 且它们的汇活度均超过了 10%。在¹⁴C-光合同化物向基向传输(由子株向母株)中, 传输率较小, 且汇活度不足 1%, 但根茎在这一传输中的汇活度却超过 2%。去叶影响着母株与子株之间的光合同化物整合。保持完整的母株增大向遭受去叶的子株传输光合产物; 反之亦然。母株和子株都向根茎传输一定量的同化物, 表明根茎自分株获得光合同化物的支持。羊柴的相连分株间通过根茎而发生克隆整合, 可能使其分株和基株在不利的沙地生境中都获得净收益。

关键词: 克隆植物; 羊柴; 沙地; 分株对; 克隆整合; 光合同化物; 同位素示踪; 木本植物

The clonal integration of photosynthates in the rhizomatous half-shrub *Hedysarum laeve*

ZHANG Cheng-Yi^{1,3}, YANG Chi², DONG Ming¹ (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Science, Beijing 100093, China; 2. Inner Mongolia University, Huhhot 010021, China; 3. Agricultural University of Inner Mongolia, Huhhot 010021, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21 (12): 1986~1993.

Abstract: *Hedysarum laeve*, a rhizomatous clonal half-shrub, usually distributes in inland dune in semi-arid sandlands of northern part of China. This species propagates vegetatively by extension of horizontal rhizomes resulting in programmed reiteration of apical and/or axillary meristems. The rhizome connection is persistent after the new ramet establishment. In order to investigate the photosynthate translocation between the ortet and the daughter ramet through the rhizome in the species and the ecological significance of this translocation of the species, the ortet and the daughter ramet were labeled with ¹⁴CO₂ to detect the acropetal and basipetal translocation for the photosynthates within the ortet-daughter ramet pair, respectively. And either the ortet or the daughter ramet of the ramet pair was exposed to ¹⁴CO₂ while the other ramet was defoliated, in order to test the increase of photosynthate translocation from the intact ramet to the defoliated ramet within the pairs. A considerable amount of ¹⁴C-photosynthates acropetally transported from the ortet into the daughter ramet, roots of daughter ramet and the rhizome with approximate 5% translocation percentage and more than 10% sink activity during 24h translocation. In the basipetal translocation (from daughter ramet into ortet) of ¹⁴C-photosynthates, the proportions of ¹⁴C-photosynthates from the daughter ramet both into the ortet and the root of ortet were with a nearly 5% translocation percentage and a less than 1% sink activity, but sink activity of rhizome exceeded 2%.

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G2000018607), 国家自然科学基金项目(39860024), 国家杰出青年科学基金项目(39825106), 内蒙古自然科学基金项目(1997)

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

收稿日期: 2001-03-08; **修订日期:** 2001-09-08

作者简介: 张称意(1962~), 男, 内蒙古人, 博士。主要从事植物生态学和沙地生态学研究。

Defoliation had an influence on the photosynthate translocation between the ortet and daughter ramet. The intact ortet significantly increased its ^{14}C -photosynthate translocation into the defoliated daughter ramet than it did under the circumstance that the daughter ramet was not defoliated. And the intact daughter ramet transported significantly more ^{14}C -photosynthates to the defoliated ortet than it did in the situation that the ortet was not defoliated. Some portion of ^{14}C -photosynthates was transported into the rhizome both from the ortet and the daughter ramet, indicating that the rhizome was supported by both ramets for photosynthates. The clonal integration between ramets of the species through the rhizome connection may confer a benefit both to the ramets and to the genet in the adverse environment of the sandlands. In addition, the ecological significance of photosynthate translocation both from the ortet and from the daughter ramet into the rhizome as discussed.

Key words: clonal plants; integration; isotope tracer; *Hedysarum laeve*; sandland; ortet-daughter ramet pair; photosynthate; woody species

文章编号:1000-0933(2001)12-1986-08 中图分类号:Q145.S746 文献标识码:A

作为植物克隆生长的重要方面,克隆整合(clonal integration)是指光合同化物、矿质养分以及水分等通过克隆分株间的连接物在它们之间的转移^[1]。人们已对不少的克隆植物的分株间的克隆整合进行了研究。研究证实:相连分株间的克隆整合可以缓解分株由资源异质性(heterogeneity)带来的在获取上的差异和环境胁迫^[2~7]。在研究克隆整合时,常采用一个重要途径就是运用同位素示踪剂(isotopic tracers),例如 ^{14}C 或 ^{13}C ^[8~12]。通过这一途径,可以直接确定出光合同化物在一定时段内的转移量。这一途径与一些实验处理(如:去叶、遮荫等)结合,对揭示克隆整合的意义具有重要作用。运用这一途径,人们获得了多种植物分株间克隆整合的大量信息。大量的研究表明:相连分株的克隆整合在不同种之间有着很大差异。对某些种而言,相连分株只发生相对程度很低的克隆整合,如 *Aster acuminatus*^[13]、*A. lanceolatus*、*A. longifolius*、*A. novi-belgii*^[14]和百合属植物(*Lolium perenne*)^[14,15]。而另外一些种的分株间则发生着广泛而高度的克隆整合,如 *Carex bigelowii*^[11,16]、足叶草(*Podophyllum peltatum*)^[12,15]。然而有关这一领域研究,长期以来一直集中于对克隆草本植物的分株间整合的揭示。而对克隆木本植物的整合的研究却仅有为数不多的研究^[17]。特别是关于木本克隆植物的光合同化物整合的专门研究,目前还尚未见报道。为了深入理解克隆灌木植物的生态适应性,选择豆科根茎半灌木羊柴(*Hedysarum laeve* Maxim.)^[18]作为研究物种,来探讨克隆整合对其生态适应的意义。生态特性上,羊柴为沙生植物,集中分布于我国北方半干旱区的沙地中,对我国北方沙地的风沙控制与土地荒漠化的防治具有重要作用。形态发育上,羊柴具多年生的地下根茎。其通过根茎在地下的水平延伸程序化地不断产生顶端和侧生分生组织而进行克隆扩繁,从而形成多分株相连的分株系统,产生对其生态适应与进化的深远影响。

在沙地环境中,干旱、风蚀、沙埋^[19]、资源的时空异质性^[20]等生态因子往往以强的选择压方式作用于植物^[21],严重地影响着植物的正常生命活动。特别是,严酷的生境条件制约着新个体的产生与成功定居,导致成年分株遭受高的死亡率;动物的采食直接导致植株光合面积的减少,削弱植物对资源的吸收利用能力,从而加重不利环境条件对植物的胁迫作用。植物只有拥有了克服其生活期中各种各样环境胁迫的机制,才能在不利的环境中长期生存;否则,只能成为过客。对草本克隆植物的研究结果表明:一些种的相连分株会增加对遭受去叶胁迫分株的光合同化物资助(subsidy),如 *Clintonia borealis* (Ait.) Raf.^[13]、*Carex bigelowii* Torr. Ex Schwein.^[13]和 *Lolium multiflorum* Lam.^[15];而某些种的相连分株则对遭受去叶胁迫的分株不增加光合同化物的资助,如 *Aster acuminatus*^[13]。羊柴在沙地环境长期生存进化中,形成了对其环境胁迫的适应机制与策略。揭示和深入理解这些机制与策略,不仅是植物生态学研究的重要任务,同时也为合理利用羊柴这一宝贵植物资源防治荒漠化实践所必需。羊柴的根茎连接,不仅使同一基株内的各个个体保持了形体的连接,而目藉以支持新分株在不利环境中成功定居、分株间的相互物质援助以减缓环境胁迫提供了可用渠道,具有进化适应意义。否则,根茎的产生与连接的保持只能是资源的无效损耗,为进化的副

产品。基于上述对羊柴克隆生长形态的理论思考,本文就光合同化物在相连分株间的转移提出如下 3 个问题:(1)相连的分株对是否通过相连的木质根茎而传输光合同化物?(2)保持完整的分株是否向处于光合叶面减小的分株增加光合同化物的援助?(3)分株是否将其地上叶合成的部分光合同化物向下转移给根茎,以维持根茎的基本代谢?通过 ^{14}C 标记技术与去叶实验处理的结合运用,本文试图回答这些问题;同时对羊柴相连分株间的克隆整合与其生态适应的关系予以讨论。

1 材料与方法

1.1 羊柴克隆生长简述

羊柴具地下根茎(rhizome),其进行合轴分枝生长并宿存。根茎的节上及顶端均具芽,这些芽可向上生长,长出地面后形成具绿叶的地上株。由种子萌发而形成的实生苗称为母株(ortet)。在自然生境中,母株一般生长 2~3a 后达到一定的形体大小时,于根颈处萌生一至数条根茎。这些根茎在地下水平生长一段时间后转而向上生长,发育为具茎、叶、花等器官的地上植株^[22],称为子代分株(daughter ramet)。子代分株则在其基部和其邻近的根茎节上长出不定根(adventitious roots),使其具有了地上和地下营养获取的器官,具备潜在独立性(potential independent),从而表现出有机构件性^[23]。子代分株基部的芽以及其根茎节上的侧芽或保持休眠,或进行活动发育成为新的根茎,进而在其顶端转向上生长后的发育形成新的分株,从而使其具有了克隆构件性^[23]。通常,由根茎相互连接的羊柴分株可存活多年,其分株的高度达 60~160cm 或更高^[24]。实地取样调查发现羊柴基株(genet)广泛地扩散其克隆分株,并由此而在沙地上占居一个相对大的面积^[21]。

1.2 供试材料

试验所用材料由采自毛乌素沙地 1 株羊柴的种子繁育而成。1996 年 9 月份将采集来的种子经催芽后种于温室内,种子发芽成苗后移入直径为 60cm 的花盆内,每盆 1 株。盆内装满混合土壤,其由沙、厩肥、壤土按 4:2:1 的比例混合而成。盆内的羊柴苗日浇水 1 次、自然光照;每月以 200mm 的 Hoagland 液施肥 1 次。盆内这一直接由种子发芽形成的羊柴植株为母株(ortet)。经过在温室内的 20 多个月的连续生长,1998 年 4~5 月份盆内陆续可见根茎的顶芽自地面钻出。这些顶芽在钻出地面后很快发育为具绿叶的植株,即:一级子株(简称子株)。子株于当年 8 月下旬进行试验标记时生长建植良好,地上高度为 18~23 cm,并发育了自身的根系。因而,盆内的羊柴克隆是由母株和子株为一条根茎所连接而组成的一个分株对(ramet pair)。本文报告以这一分株对为材料对羊柴克隆内分株间的光合同化物整合的试验研究结果。

1.3 试验设计

本试验设 4 个处理。处理 1:母株用 $^{14}\text{CO}_2$ 进行标记,子株保持完整;处理 2:母株用 $^{14}\text{CO}_2$ 进行标记,子株去叶 50%;处理 3:子株用 $^{14}\text{CO}_2$ 进行标记,母株保持完整;处理 4:子株用 $^{14}\text{CO}_2$ 进行标记,母株去叶 50%。

处理 1(图 1A)与处理 3(图 1B)用于测定光合同化物在母株与子株间的相互传输。处理 1 与处理 2 用于比较分析去叶对母株向子株输送光合同化物的影响,处理 3 与处理 4 则用于比较分析去叶对子株向母株输送光合同化物的影响。4 个处理均重复 3 次,每一处理则随机设置,去叶在标记前进行。

1.4 $^{14}\text{CO}_2$ 标记

对所有的设定入选标记株,选其 4~7 片完全展开的叶片(叶面积 6.1~8.5 cm^2)装入饲喂叶室内,叶室密闭后通入 $^{14}\text{CO}_2$ 气。 $^{14}\text{CO}_2$ 的释放在气体发生装置中进行,将过量的 1.0 ml 的 0.1mol/L 硫酸液(H_2SO_4)注入到放射强度为 749KBq 的 $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ 溶液中。气体发生装置中产生的 $^{14}\text{CO}_2$ 由气体循环泵导入饲喂叶室。饲喂叶室内的羊柴叶片通过光合作用将 $^{14}\text{CO}_2$ 转变为光合同化物。经过 20~30min 的光合固定后,剩余的 $^{14}\text{CO}_2$ 用钠石灰吸收^[5, 14]。吸收完成后将叶室移去。光合同化物经过 24h 的传输运转后,将标记株及与其相连的另一分株同时收获。

1.5 测定与数据分析

收获的羊柴克隆按其组成为母株、母株根、根茎、子株和子株根 5 个部分(图 1)。收获时将饲喂叶与同株内其它茎叶分开取样,并将饲喂叶去掉不作进一步分析测定。收获样品迅速放入烘箱内进行烘干。

烘干时为尽可能地降低植物材料离体后的呼吸消耗,烘箱在样品放入时的温度为 95℃,以迅速杀死植物活细胞。恒温 15min 后降温至 80℃,在 80℃ 恒温下烘干至恒重。烘干的植物样品经称重、粉碎后,进行液闪测定。液闪测定时,先将制备好的样品在生物样品氧化仪(Biological Sample Oxidizer, model Ox400, Harvey, USA)中燃烧,产生 $^{14}\text{CO}_2$ 的由 10 ml 的闪烁液吸收,然后在液闪仪(Scintillation Counter, Wallac 1410, Finland)进行闪烁计数测定。样品中光合同化物的 ^{14}C 活度(^{14}C activity)计数为扣除本底后的闪烁计数值(DPM),闪烁计数时间为 5min,计数效率 81.5%~85.5%。

依照 Clifford 等提出的方法^[1],羊柴克隆各组分由饲喂叶的转移来的 ^{14}C 传输率(translocation percentage)计算为其 ^{14}C 总活度值占克隆总活度的百分率,而汇活度(sink activity)则计算为其每克干重的 ^{14}C 活度占克隆每克干重的 ^{14}C 活度均值的百分率;而各组分的活度值则由其生物量和样品实测活度的乘积来得出。因不同羊柴克隆在饲喂条件以及其自身的光合速率有所差异,即使同一处理的不同重复间在 ^{14}C 总活度值以及每克干重的 ^{14}C 活度值上都有很大差异(图 1)。用上述方法计算 ^{14}C 总输入率与汇活度可避免直接用 ^{14}C 总活度值和每克干重的 ^{14}C 比活度值计算所出现的大偏差。同一克隆组分的总输入率与汇活度在不同处理间的差异依设计进行比较,并用 t 检验进行分析。在 t 检验之前,先对数据进行方差齐性检验^[2]。

2 结果分析

2.1 光合同化物在母株与子株间的传输

^{14}C -光合同化物(^{14}C -photosynthates)自母株的饲喂叶向顶性地传输给了子株和子株的根系(图 1),传输给它们的数量分别占总量 5.7% 和 1.9% (表 1)。子株和其根系在这一传输中的汇活度则分别达到 14.5% 和 17.3%。在 $^{14}\text{CO}_2$ 饲喂 24h 后,一定量的 ^{14}C -光合同化物由母株的茎叶传输给了根茎。根茎的传输率和汇活度分别达 5.7% 和 17.2% (图 2,表 1)。 ^{14}C -光合同化物自母株传输给了根茎,表明根茎在光合同化物上受母株支持。

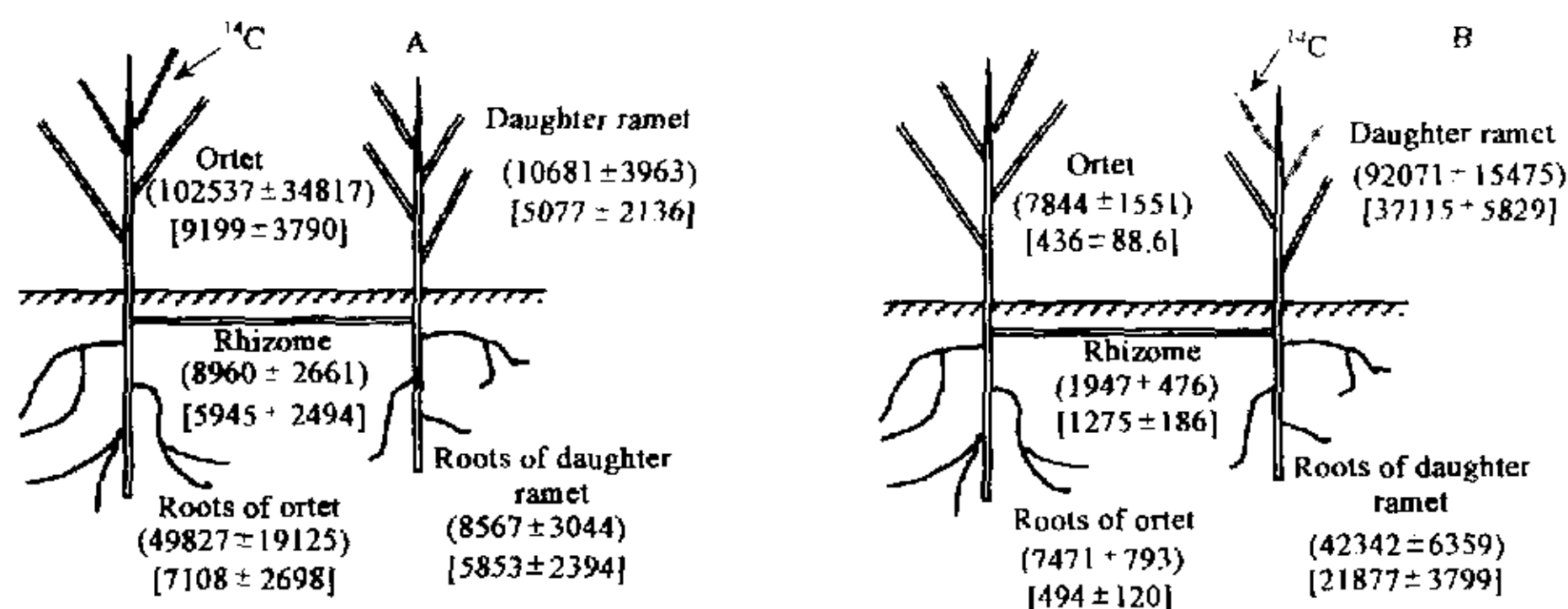


图 1 供试的母株-子株组成的分株对与该分株对各组分在 $^{14}\text{CO}_2$ 分别饲喂给母株(A)和子株(B)24h 的 ^{14}C 总活度(DPMs,小括号内)与标准活度(DPMs/g dw⁻¹,方括号内)

Fig. 1 Schematic illustration of the ortet-daughter ramet pair of *Hedysarum laetum* used in the experiment, and allocation of total ^{14}C -activity in the component parts (DPMs in parentheses) and ^{14}C -activity of per g dry mass of the various parts (DPMs/g dw, in square brackets) of the pairs 24h late after $^{14}\text{CO}_2$ was fed to ortet (A) and daughter ramet (B), respectively.

自子株的饲喂叶, ^{14}C -光合同化物向基性地传输给了母株及其根系(图 1B)。母株及母株根系在接受子株传输来的光合同化物时,它们的汇活度均不足 1% (表 1),表明子株只向母株传输少量的光合同化物。大量的 ^{14}C -光合同化物则留在子株体内(表 1),表明子株将光合形成的碳水物主要用于自身的生长发育。

2.2 去叶对分株对内 ^{14}C -光合同化物传输的影响

子株在去叶后,母株在 24h 内向其传输的 ^{14}C -光合同化物占总输出量的 7.65%,显著地高于在子株未

去叶状况下的传输率(图 2、表 2);子株在去叶后的汇活度要比未去叶时高 5.72%,达到显著水平(图 2、表 2)。需要指出的是处理 2 的母株汇活度(饲喂叶去掉后)和子株根系的汇活度却没有比处理 1 所

表 1 ^{14}C -光合同化物在羊柴母株-子株分株对各组分的传输¹

Table 1 ^{14}C -photosynthate translocation in ortet-daughter ramet pair of *Hedysarum laeve*

1. 各组分的传输率 Translocation percentage in component parts (%)	$^{14}\text{CO}_2$ 饲喂给母株的 4~7 片叶子 $^{14}\text{CO}_2$ fed to 4~7 leaves of ortet	$^{14}\text{CO}_2$ 饲喂给予株的 4~7 片叶子 $^{14}\text{CO}_2$ fed to 4~7 leaves of daughter ramet
母株 Ortet	56.9±3.1 [*]	5.1±0.8
母株根 Roots of ortet	27.5±3.4	5.0±0.6
根茎 Rhizome	5.0±0.8	1.4±0.7
子株 Daughter ramet	5.7±0.5	60.5±3.6 [*]
子株根 Roots of daughter ramet	4.9±0.7	28.0±1.9
I. 各组分的汇活度 Sink activity of component parts (%·gdw ⁻¹)		
母株 Ortet	27.0±1.8 [*]	0.7±0.3
母株根 Roots of ortet	23.9±5.9	0.9±0.4
根茎 Rhizome	17.2±1.5	2.2±0.7
子株 Daughter ramet	14.5±2.0	60.6±1.7 [*]
子株根 Roots of daughter ramet	17.3±0.9	35.6±1.9

① 传输时间; 24 h transport time, 24 h; ② 测定时去掉饲喂叶 The labeled leaves were excluded from calculation

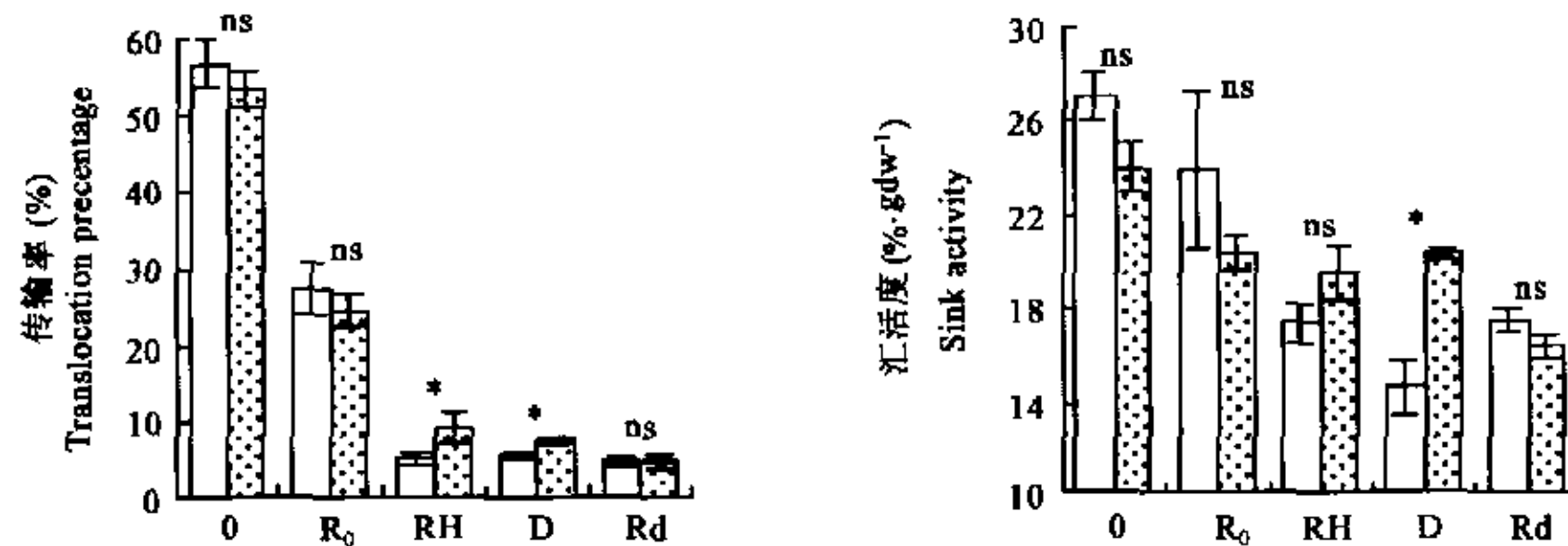


图 2 处理 2(阴影柱体)与处理 1(空心柱体)母株与子株对各组分的传输率(Mean±SE, %, 上图)和汇活度(Mean±SE, %·gdw⁻¹, 下图)的比较。O, Ro, RH, D 和 Rd 分别代表母株、母株的根系、根茎、子株和子株的根系。显著性水平 ns=不显著; * = $P < 0.05$ (t test)。

Fig. 2 Comparison of translocation percentage (Mean±SE, %, top panel) in each of component parts of the ortet-daughter ramet pairs and sink activity (Mean±SE, %·gdw⁻¹, bottom panel) of each of component parts of the ramet pairs between Treatment 2 and Treatment 1. Abbreviations: O, Ro, RH, D and Rd represent the component parts of ramet-pairs; ortet, roots of ortet, rhizome, daughter ramet and roots of the daughter ramet, respectively. Significant levels; ns = not significant; * = $P < 0.05$ (t test).

表 2 去叶与不去叶对羊柴母株-子株的分株对内光合同化物整合影响的检验(P 值)

Table 2 Test of the effects between defoliation and undefoliation on the photosynthate translocation between ortet and the daughter ramet of *Hedysarum laeve* (P value)

羊柴分株对的组分 The components of <i>Hedysarum laeve</i>	处理 2 对处理 1 Treatment 2 vs. 1		处理 4 对处理 3 Treatment 4 vs. 3	
	传输率 Translocation percentage	汇活度 Sink activity	传输率 Translocation percentage	汇活度 Sink activity
母株 Ortet	0.230	0.109	0.024	0.015 [*]
母株根 Roots of ortet	0.283	0.347	0.710	0.312
根茎 Rhizome	0.049	0.209	0.850	0.931
子株 Daughter ramet	0.014	0.040	0.148	0.046
子株的根 Roots of daughter ramet	0.969	0.202	0.198	0.301

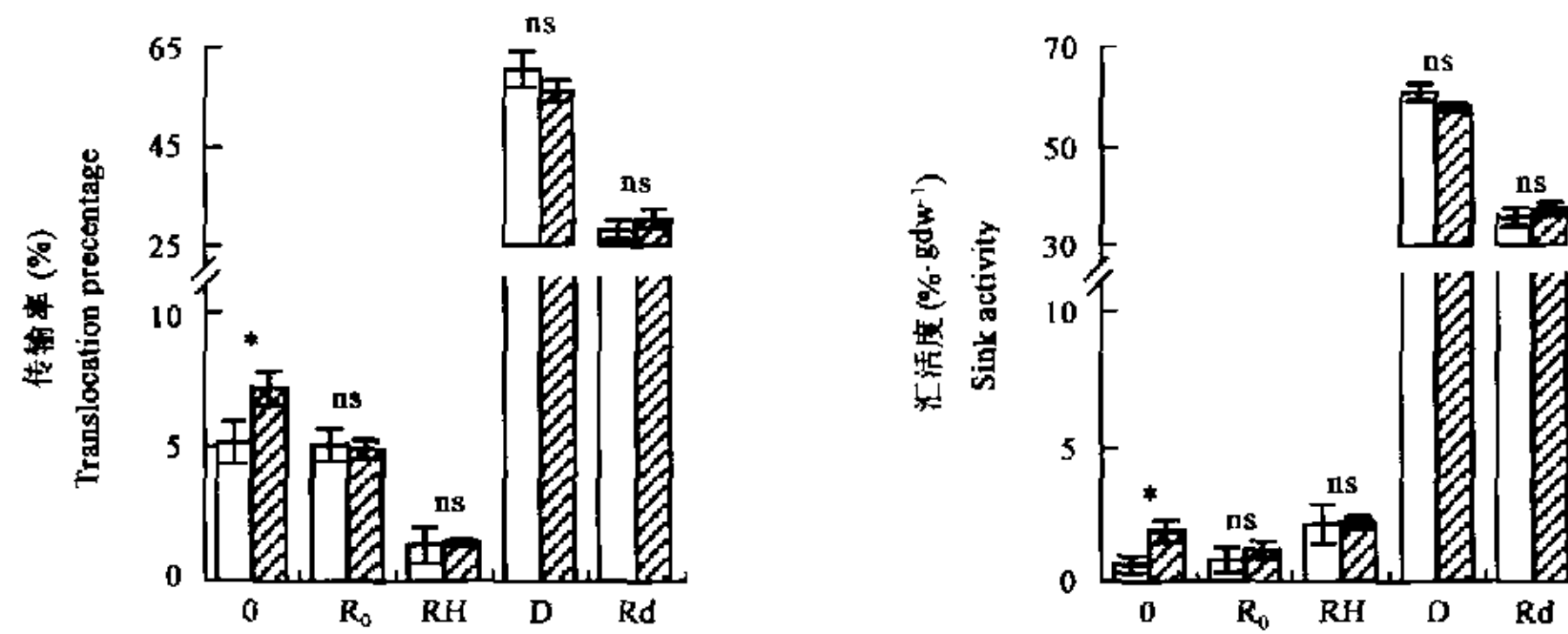


图 3 处理 4(阴影柱体)与处理 3(空心柱体)各组分的传输率(Mean±SE, %, 上图)和汇活度(Mean±SE, %, gdw⁻¹, 下图)的比较。O, Ro, Rh, D 和 Rd 所代表的意义与图 2 相同。显著性水平: ns = 不显著; * $P < 0.05$ (t -test)

Fig. 3 Comparison of translocation percentage (Mean±SE, %, top panel) in each of the component parts of oriet-daughter ramet pairs and sink activity (Mean±SE, %, gdw⁻¹, bottom panel) of each of the component parts of the pairs between Treatment 4 (shaded bars) and Treatment 3 (open bars). Abbreviations for the component parts of the pairs were shown in Fig. 2. Significant levels; ns = not significant; * $P < 0.05$ (t test)

对应的汇活度有显著的下降(表 2),表明母株在向遭受去叶胁迫的子株增大光合同化物传输时,并未显著地减少向自身根系和子株根系输送光合物质。

母株去叶后,子株在 24h 内向其传输的光合同化物较其未去叶状况下多 2.03%;母株的汇活度在处理 1 为 1.93%,比其在未去叶时的汇活度要高 1.7 倍,极显著地高于其未去叶时的汇活度(图 3、表 2)。处理 4 子株的汇活度(其上的饲喂叶去掉后)在相连的母株遭受去叶胁迫与处理 3 母株未遭受去叶的相应汇活度无显著差异(表 2),表明了子株在母株遭受去叶胁迫时在向其增大输送光合物时,并不以牺牲自身的生长为代价。

3 讨论与结论

通常用两个十分不同的实验途径来评价相连分株间的克隆整合。其一是连接物的切断(severance)、分株去叶(defoliation)、遮荫(shading)等实验处理,来评价处于不利条件下的分株受相连分株支持的长期效果;其二是同位素示踪的方法,来直接研究相连的克隆分株间的相互生理联系^[14]。同位素示踪能测得相连分株间物质传输的有无和传输强度的大小,因而同位素示踪法在研究相连分株间的克隆整合具有独特的优势^[27]。本研究的¹⁴C 示踪结果对引言中提出的第一问题给予了肯定回答,即:羊柴克隆的母株与子株通过相连根茎而相互传输光合同化物。这一结果与在生境条件严酷的苔原中(tundra)生长的根茎克隆植物 *Uncinia meridensis*^[26] 和 *Carex bigelowii*^[11] 等的一致。光合同化物的克隆整合表明羊柴克隆中分株间的相互援助潜能的存在,为羊柴分株适应沙地环境的严酷生境进而实现持续生存提供了一条有效的备择适应途径(available alternatives)。在毛乌素沙地,降雨稀少而分配不均,水分是该地区植物生长与持续生存的限制因子^[26];风沙活动以及人为干扰等因素,使生境资源在小尺度上也存在着异质性^[29, 31]。在羊柴克隆的向顶性转移中,母株将大量的光合产物传输给子株。母株的光合产物资助会增大子株在不利生境位点的成功建植定居可能性。这与野外观测的结果在沙地群落中羊柴主要以新分株产生为主,而实生苗很少是一致的^[32]。因而分株间克隆整合的存在可以使羊柴克隆有效地利用沙地的异质性资源,提高资源利用率,增加种群适合度(Fitness)。特别是当某一位点上的分株遭受强烈环境胁迫时,克隆整合使非受胁分株向受胁分株输送光合同化物,以减缓胁迫因子对受胁分株的致死性损伤(lethal damage)。如某一分株的根系在风蚀后暴露,相连分株向其输送光合同化物,以支持其根系快速生长,恢复根系功能。因而羊柴分株间对光合同化物的克隆整合具有支持新分株成功建植与促进分株在沙地的不利环境中存活的生态适应意义。

去叶的直接生物学后果就是光合面积减小,植物光合产量下降。本研究的结果对引言中提出的第二问

题给予了肯定回答,即:羊柴克隆的由母株与子株组成的分株对中,当一个分株遭受去叶胁迫时,另一相连分株会增大向其输送光合同化物。羊柴的光合面积减小主要由两个因素引起,其一是动物采食,其二是沙积掩埋。对羊柴而言,动物采食是直接的去叶胁迫,而沙埋则导致其茎叶绿色组织不能进行光合作用。当羊柴分株的地上茎叶在风积沙埋后,相连分株增大光合同化物的输送,资助其快速长出沙面,摆脱沙埋胁迫。在母株与子株组成的分株对中,保持完整分株增大了向去叶分株输送光合同化物,而并不明显降低向其它部分输送光合产物。这可能是保持完整分株增大光合强度所致。羊柴的这一表现与多花百合(*Lolium multiflorum*)和活血丹(*Glechoma hederacea*)克隆在去叶后的光合变化一致,可被看作是羊柴在去叶后的补偿生长(compensational growth)表现形式之一。

分株间的连接物对处于不利环境中的克隆植物持续生存有利。本研究证实了引言中提出的第3个问题,即:羊柴克隆中的母株和子株分别将它们地上叶合成的光合同化物部分地向下转移给了根茎。也就是说,根茎在光合同化物质上受地上分株的支持。这一结果与分布在两个极其不同生境中的克隆植物的光合产物分配特征相近。这两个克隆植物是分布于高山与亚北极的苔草属植物——*C. bigelowii*^[1]和分布于热带雨林下层的兰科植物 *Bromheadia finlaysonian*^[2]。从地上分株传输到根茎中的光合产物可能用于根茎的生长、组织与芽库的维持,以及贮藏于根茎组织中。光合产物在根茎中的贮藏有利于分株在早春的萌发生长、地上分株在动物采食损伤后再生以及休眠芽的长期保存。因此羊柴木质根茎在地上分株支持下的连接的长期保持,主要是其确保分株建植和存活的途径,而不是其在环境中获得资源的觅养(foraging)解决方案。尽管分株间的克隆整合需要一定的资源耗费,基株的适合度(fitness)却从这一整合中获得净收益(net benefit)。

在羊柴生存的沙地环境中,异质性是及其广泛存在的^[3],羊柴相连的克隆分株不仅仅有可能遭受异质性的去叶、沙埋等异质性的干扰,而且也极有可能处于不同资源可用性(resource availability)的生境位点中,如水分^[4]。羊柴的相连分株很有可能对不同可用性的资源加以整合,因面对水分等重要资源在羊柴克隆相连分株间整合的研究工作是十分需要的。

参考文献

- [1] Caraco T and Kelly C K. On the adaptive value of physiological integration in clonal plants. *Ecology*, 1991, **72**: 81~93.
- [2] Salzman A G and Packer M A. Neighbors ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia*, 1985, **65**: 273~277.
- [3] Schmid B and Bazzaz F A. Clonal integration and population structure in perennials: effects of severing rhizome connections. *Ecology*, **68**: 2016~2022.
- [4] Evans J P. Clonal integration across a salt gradient by a nonhalophyte, *Hydrocotyle bonariensis* (Amarac). *Am. J. Bot.*, 1992, **79**: 1344~1347.
- [5] Price E A C, Marshall C and Hutchings M J. Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea* L. Pattern of physiological integration. *J. Ecol.*, 1992, **80**: 25~38.
- [6] de Kroon H, Franssen B, van Rheeën J W A, et al. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling. *Oecologia*, 1996, **106**: 73~81.
- [7] Dong M and Alaten B. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. *Plant Ecol.*, 1999, **141**: 53~58.
- [8] Quinlan J D and Sagar G R. An autoradiographic study of the movement of ¹⁴C-labelled assimilates in the developing wheat plant. *Weed Res.*, 1962, **2**: 264~273.
- [9] Marshall C and Sagar G R. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. *Ann. Bot.*, 1965, **29**: 365~370.
- [10] Ong C K, Colvill K E, and Marshall C. Assimilation of ¹⁴CO₂ by the inflorescence of *Poa annua* L. And *Lolium perenne* L.. *Ann. Bot.*, 1978, **42**: 855~862.
- [11] Jónsdóttir I S and Callaghan T V. Interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos*, 1988, **52**: 120~128.

- [12] Landa K, Benner B, Watson M A, *et al.* Physiological integration for carbon in mayapple (*Podophyllum peltatum*), a clonal perennial herb. *Oikos*, 1992, **63**: 348~356.
- [13] Ashmun J W, Thomas R J and Pitelka L F. Translocation of photoassimilates between sister ramets in two rhizomatous forest herbs. *Ann. Bot.*, 1982, **49**: 403~415.
- [14] Colvill K E and Marshall C. The patterns of growth, assimilation of $^{14}\text{CO}_2$ and distribution of ^{14}C -assimilate within vegetative plants of *Lolium perenne* at low and high density. *Ann. Appl. Biol.*, 1981, **99**: 179~196.
- [15] Jónsdóttir I S and Watson M A. Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource-poor environments? In: de Kroon H. and van J. Groenendaal eds. *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys, Leiden, The Netherlands. 1997. 109~136.
- [16] Jónsdóttir I S and Callaghan T V. Localized defoliation stress and the movement of ^{14}C -photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos*, 1989, **54**: 211~219.
- [17] Peterson C J and Jones R H. Clonality in woody plants: A review and comparison with clonal herbs. In: de Kroon H. and van J. Groenendaal eds. *The ecology and evolution of clonal plants*. Backhuys, Leiden, The Netherlands. 1997. 263~289.
- [18] 内蒙古植物志编辑委员会. 内蒙古植物志(第二版,第二卷). 呼和浩特:内蒙古人民出版社,1994. 337~338.
- [19] 朱灵益,宝音. 毛乌素沙地乔灌木立地质量评价. 北京:中国林业出版社,1993.
- [20] 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**:568~572.
- [21] Danin A. Plants of desert dunes. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 1996.
- [22] 刘春和,张兰柱,乔兵,等. 羊柴在自然状态中的营养繁殖及其经济意义. 内蒙古草业,1994,(1,2):56~57.
- [23] 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**:828~835.
- [24] 陈玉福,董鸣. 毛乌素沙地根茎灌木羊柴的基株特征和不同生境中的分株种群特征. 植物生态学报,2000,**24**: 40~45.
- [25] Clifford P E, Neo H H and Hew C S. Partitioning of ^{14}C -assimilate between sources and sinks in the monopodial orchid *Aranda Tay Swee Eng*. *Ann. Bot.*, 1992, **69**: 209~212.
- [26] 杜荣骞. 生物统计学. 北京:高等教育出版社,海德堡:施普林格出版社,1999.
- [27] Marshall C. Source-sink relations of interconnected ramets. In: van Groenendaal J and de Kroon H. eds. *Clonal growth in plants: regulation and function*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands. 1990. 23~41.
- [28] Callaghan T V. Growth and translocation in a clonal Southern Hemisphere sedge, *Uncinia meridensis*. *J. Eco.*, 1984, **72**: 529~546.
- [29] 张新时. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设原则与优化模式. 植物生态与地植物学学报,1994,**18**(1):1~16.
- [30] 张称意,史绣华,张衡,等. 羊柴林沙地水分状况及其动态变化的研究. 内蒙古大学学报(自然科学版),1997,**28**(1):563~567.
- [31] 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.
- [32] 张称意. 羊柴的克隆生长与资源共享格局的研究. 内蒙古大学生命科学院,博士学位论文,1999.
- [33] Hutchings M J and Bradbury I K. Ecological perspectives on clonal perennial herbs. *BioScience*, 1986, **36**: 178~182.
- [34] Hew C S, Koh K T and Khoo G H. Pattern of photoassimilate partitioning in pseudobulbous and rhizomatous terrestrial orchids. *Environ. Exp. Bot.*, 1998, **40**: 93~104.
- [35] Dong M and de Kroon H. Plasticities in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos*, 1994, **70**: 99~106.