

毛乌素沙地优势克隆半灌木生物量配置 对小尺度植被盖度变异的响应

刘凤红^{1, 2}, 刘 建³, 董 鸣^{1*}

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学重点实验室, 北京 100093;

2. 中国科学院研究生院, 北京 100039; 3. 山东大学生命科学院, 济南 250100)

摘要: 克隆植物根据其构型可以分为游击型和密集型。游击型克隆植物的间隔子长, 分株在水平空间的扩展范围大, 可以利用更大空间范围内的资源, 其通过克隆生理整合作用发生的非局部反应的能力强。由此可以得出的推论之一是, 小生境斑块的环境发生变化, 生长于其中的密集型克隆植物的反应可能会更灵敏。这种反应可能会体现在生物量以及配置格局的变化上。以毛乌素地区沙生半灌木群落中两种优势克隆植物羊柴(*Hedysarum laeve*)和油蒿(*Artemisia ordosica*)为研究对象, 前者是典型的游击型克隆植物, 后者是密集型克隆植物。采取野外调查的方式, 观测在不同植被盖度的小生境斑块内二者地上生物量分配格局的变化情况, 并结合二者的克隆构型和生活史特征试图探讨产生这种格局的原因。结果表明: 羊柴的地上各部分生物量对植被盖度变化的响应不如油蒿敏感。这或者是因为羊柴的游击型克隆构型决定其可以跨越小尺度斑块实现克隆生理整合, 可以利用不同小生境斑块的资源导致的。油蒿只能利用小生境斑块内的资源, 当小生境斑块的条件改变, 其生物量以及配置方式也随之发生相应的变化。在繁殖方式上, 羊柴的有性繁殖结构以及有性繁殖投资显著小于油蒿。在资源有限的条件下, 对一种繁殖方式的投资常常会削弱另一种繁殖方式。羊柴主要依靠克隆繁殖, 这或者符合并支持配置理论的观点。

关键词: 油蒿; 生物量分配; 羊柴; 毛乌素沙地; 生理整合

文章编号: 1000-0933(2005)12-3415-05 中图分类号: Q145+.1 文献标识码: A

Response of biomass allocation to small-scale variation of vegetation coverage in dominant clonal semi-shrubs in the Mu Us Sandland

LIU Feng-Hong^{1, 2}, LIU Jian³, DONG Ming^{1*} (1. Key Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China; 3. School of Life Sciences, Shandong University, Jinan 250100, China). Acta Ecologica Sinica, 2005, 25(12): 3415~ 3419

Abstract Guerrilla and phalanx are the two extreme types of clonal architectures in clonal plants. In general, compared with the clonal plant with phalanx growth form, the guerrilla one has longer spacers. Thus, its ramets may be located in contrasting micro-sites and physiological integration may work amongst ramets. Hence, biomass and biomass allocation can reveal that the remote conditions would have more effects on the ramets of guerrilla clonal plant than those of phalanx one.

Hedysarum laeve is a typical clonal plant with guerrilla clonal architecture while *Artemisia ordosica* with phalanx one. We carried out a field investigation on both dominant clonal half-shrub species in the Mu Us Sandland where vegetation coverage can be indicative of available resource conditions. We selected two mobile, two semi-fixed and two fixed sand dunes, respectively, and set up a 2m × 100m transect along each dune slope. In each transect, we measured vegetation coverage in the 2m × 2m quadrates every 20m. We harvested and measured whole aboveground biomass, reproductive biomass, stem biomass

基金项目: 国家重点基础发展规划资助项目(2000018607); 国家杰出青年科学基金资助项目(39825106)

收稿日期: 2004-12-22; **修订日期:** 2005-10-30

作者简介: 刘凤红(1981~), 女, 内蒙古人, 硕士生, 主要从事克隆植物生态学研究

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dongming@ibcas.ac.cn

Foundation item: National Key Basic Research Special Foundation (No. 2000018607) and the National Science Fund for Distinguished Young Scholars (No. 39825106)

Received date: 2004-12-22; **Accepted date:** 2005-10-30

Biography: LIU Feng-Hong, Master candidate, mainly engaged in clonal ecology.

and leaf biomass of both species in the quadrates. According to their vegetation coverage, the quadrates were categorized into mobile, semi-fixed and fixed patches.

Hedysarum laeve was less sensitive to the variation of vegetation coverage than *Artemisia ordosica*. Whole aboveground biomass, reproductive biomass, stem biomass and leaf biomass of *H. laeve* did not vary with vegetation coverage while *A. ordosica* did. In addition, reproductive biomass and allocation in *H. laeve* were lower than in *A. ordosica*. These results implicated that the guerrilla *H. laeve* could utilize resources in different microhabitats using clonal physiological integration. Compared to *H. laeve*, *A. ordosica* relied more on sexual reproduction to produce offspring.

Key words: *Artemisia ordosica*; biomass allocation; *Hedysarum laeve*; the Mu Us sandland; physiological integration

克隆生长是指在自然生长条件下产生新的,具有潜在独立生长能力,基因型一致的分株的过程^[1]。具有这一生物学过程的植物称为克隆植物^[2]。克隆植物的构型或克隆植物分株的空间放置格局是由间隔子强度,分枝角度以及分枝强度这3个克隆生长过程中的形态学指标决定的^[3]。克隆植物依据构型可分为“游击型”、“密集型”以及二者之间的过渡型。克隆植物具有分株间存在着物质传输的克隆生理整合性,克隆生理整合性的存在使得处于某一资源水平的小生境中的克隆分株和间隔物不仅对其所在的局部生境条件发生反应(局部反应),而且也可能对与其相联结的其它克隆分株所经历的不同小生境条件发生非局部反应^[4]。克隆植物的不同的构型被认为是由遗传决定的,对应着在进化中形成的生态对策,具有不同的资源利用能力^[1]。与具有相似高的密集型克隆植物相比,游击型克隆植物的间隔子长,分株在水平空间的扩展范围大,可以利用更大空间范围内的资源,其通过克隆生理整合作用发生的非局部反应的能力可能会更强。由此可以得出的推论之一是,小生境斑块的环境发生变化,生长于其中的密集型克隆植物的反应可能会更灵敏。

植物必须权衡生长、维持和生殖这些功能间的资源分配^[5-9]。能量和其他资源在这一系列相互冲突的需要中分配的方式具有重要的研究意义,因为这些分配方式是我们深入认识生物如何处理与环境的关系并适应环境的依据^[10]。游击型和密集型两种构型的克隆植物对资源的不同获取方式或许会反应在二者生物量分配以及生物量对环境变化的响应方式上。对于可以占据更大范围水平空间的游击型克隆植物,生长在某一小生境斑块中的分株的生物量分配格局,不仅受到自身生长的斑块的环境条件的影响,也受到与之相连的分株生长的小生境斑块的环境的影响。这暗示着当小生境斑块发生改变时,生长在其中的游击型克隆植物的分株的生物量以及分配格局并不一定与其有一致的变化趋势。但密集型克隆植物一般只能占据相对小的生境斑块,其生物量以及分配格局主要由其生长的小生境斑块的环境条件决定。

在毛乌素沙区,植被的覆盖程度指示着景观环境因子的适宜程度^[11]。基于植被盖度得出的本区沙生半灌木群落的空间变异主要发生在小的空间尺度上^[10]。本文探讨该区优势克隆半灌木羊柴(*Hedysarum laeve*)和油蒿(*Artemisia ordosica*) (前者为根茎游击型克隆植物,后者为密集型克隆植物)的地上各部分生物量及其配置方式对小生境斑块植被盖度的响应情况。

1 材料和方法

1.1 研究区概况

位于鄂尔多斯高原东南部洼地的毛乌素沙地是中国十二大沙区之一^[12]。该区地带性植被是欧亚大草原的一个组成部分,但由于该区的砂性基质和特殊的气候条件,各种类型的沙地(固定沙地、半固定-半流动沙地、流动沙地等)成为本区的主要景观类型,沙生植被在本区占有最大的面积。调查地点位于内蒙古自治区伊金霍洛旗中国科学院植物研究所鄂尔多斯生态草地研究站附近,该地植被由以沙生半灌木群落为主的群落组成,其优势植物包括油蒿(*Artemisia ordosica*)、羊柴(*Hedysarum laeve*)、伴生物种包括狗尾草(*Setaria viridis*)和沙柳(*Salix psammophila*)等。

1.2 物种

羊柴(*Hedysarum laeve*)属豆科岩黄芪属,分布于内蒙古、陕西和宁夏境内干旱、半干旱地区,是一种优良饲料植物^[13]。由于其一方面能开花结实进行有性繁殖,另一方面又具有细长、能存活多年的地下根状茎,是典型的兼性克隆植物。羊柴的根状茎作为一种克隆器官,对群体的维持、更新和发展都具有重要的意义^[14]。油蒿(*Artemisia ordosica*)属于菊科蒿属,旱生沙生植物,是当地的原生半灌木^[15]。侧根多,可以通过枝条上生不定根进行克隆生长,也可以通过根劈裂方式形成脱离母株就能够独立生存的植株,另一方面也可以通过开花结实进行有性生殖,是密集型克隆植物^[14]。

1.3 方法

在研究区,选择羊柴和油蒿混生的流动沙丘,半固定沙丘以及固定沙丘各2个作为研究样地,在每个样地里,从坡底到坡顶沿直线每相隔20m设置一个2m×2m样方,记录样方的盖度。采集样方内的羊柴和油蒿,带回实验室进行进一步测定。将每株植物的茎、叶和果实加繁殖构件部分(包括花、果柄、萼片)分开,分别放进烘箱内80℃烘干至恒重。本实验在当地植物生长旺季的末期进行。每个样地设置6个样方。

1 4 数据处理

1 4 1 盖度级 将采集羊柴和油蒿的样方盖度, 作为羊柴和油蒿生长的 $2m \times 2m$ 范围内小生境斑块的盖度, 共有 36 个盖度值。根据陈玉福的划分标准, 按照植被盖度 $\leq 40\%$, $40\% < \text{植被盖度} < 80\%$, 植被盖度 $\geq 80\%$ 划分成低、中、高 3 个盖度级(表 1), 这 3 个盖度级分别表示流沙斑块、半固定沙丘斑块和固定沙丘斑块^[16]。

1 4 2 繁殖分配 繁殖分配指一株植物在 1 次繁殖周期中所同化的资源用于繁殖的比例。可以按下述公式计算^[16]:

$$RA = R / T$$

式中, RA 为繁殖投资, R 为繁殖结构(包括果柄、花、萼片), T 为地上生物量。

2 结果

2 1 两种植物的生物量及其分配

羊柴和油蒿的茎重、叶重、地上总生物量以及茎投资都没有显著差异, 繁殖结构生物量以及繁殖投资在二者之间存在显著差异(表 2)。盖度和物种对地上总生物量、茎重、叶重和繁殖结构生物量以及繁殖投资的影响存在交互作用(表 2)。

2 2 羊柴和油蒿对植被盖度改变的响应

2 2 1 地上生物量 羊柴和油蒿的地上总生物量以及各个器官的生物量对小生境斑块内植被盖度级的响应不同。羊柴的地上总生物量、茎重和叶重在 3 个盖度级中没有显著差异, 而油蒿的地上总生物量以及各个营养器官的生物量均在中等盖度斑块下达到最大值(图 1)。

表 1 植被盖度划分概况

Table 1 A general description of rank of vegetation coverage			
编号 Code	盖度级 Rank of vegetation coverage	平均盖度 Average vegetation coverage (%)	取样数 Sample number
A	低盖度	30.42 ± 2.17	12
B	中盖度	61.43 ± 3.66	14
C	高盖度	90.50 ± 1.45	10

表 2 盖度(C), 植物种类(S) 以及二者的交互作用对各个指标的影响的 F 值和自由度 df 值

Table 2 F values and df of the effects of coverage(C), plant species(S) and their interaction on the plant characters						
指标 Characters	物种 Species		盖度 Coverage		物种 × 盖度 S × C	
	df	F	df	F	df	F
地上生物量 Aboveground biomass(g)	1, 66	0.995	2, 66	33.28 *	2, 66	34.51 *
茎生物量 Stem biomass(g)	1, 66	0.134	2, 66	33.55 *	2, 66	35.62 *
叶片生物量 Leaf biomass(g)	1, 66	0.598	2, 66	22.19 *	2, 66	20.30 *
繁殖结构生物量 Reproductive structure biomass(g)	1, 66	10.07 *	2, 66	39.57 *	2, 66	36.89 *
茎投资 Stem allocation	1, 66	0.114	2, 66	2.570	2, 66	2.211
叶投资 Leaf allocation	1, 66	1.064	2, 66	0.217	2, 66	0.745
繁殖投资 Reproductive allocation	1, 66	20.77 * *	2, 66	32.19 *	2, 66	35.16 *

显著性水平 Significance level: *, $p < 0.05$, **, $p < 0.01$

2 2 3 繁殖结构 羊柴的繁殖结构的生物量以及繁殖投资都显著低于油蒿的(图 1), 并同植被盖度级中没有显著差异, 油蒿的繁殖结构的生物量在中等盖度下最大, 显著高于另外两个盖度级(图 1D)。

3 讨论

在毛乌素沙地, 风沙活动以及人为干扰等因素, 使生境资源在小尺度上存在异质性^[18, 19]。在以 $4m^2$ 小生境斑块内植被盖度所指示的不同环境因子改变的情况下, 羊柴的地上各器官的生物量以及总生物量都没有表现出显著差异, 而油蒿的地上总生物量以及各器官的生物量在小生境斑块的盖度属于中等水平时最大(图 1)。这可能与二者的生物学特性有关。羊柴是典型的游击型克隆植物, 克隆繁殖在其生活史格局中占据重要地位。群落中羊柴分株间距常达 $2m$, 同一根茎上相继分株的根冠间通常具有相当大的间隔^[14]。处于不同资源水平的羊柴分株可以通过克隆整合作用实现水分以及光合同化物的传输^[19, 20], 表明通过根茎相连结的不同羊柴分株可以利用不同小生境斑块的资源, 实现对不同小生境条件的非局部反应。油蒿是密集型克隆植物, 克隆繁殖在生活史中所占比例极小, 主要依靠有性繁殖维持种群和实现种群更新。其通常不能跨越 $4m^2$ 范围的生境斑块。这或者暗示着克隆生理整合作用的存在是羊柴的地上各部分的生物量对于小生境斑块植被盖度的变化的响应不敏感的原因。

鄂尔多斯沙地是以羊柴为主要飞播物种的地段^[21, 22], 羊柴具有克隆植物的适宜在异质性环境中生长的特点, 可以通过克隆生长提高地面植被覆盖面积。另外羊柴作为豆科饲料植物, 可以为牲畜圈养提供饲料。因此在毛乌素沙区的植被恢复过程中引进羊柴具有积极意义。

此外, 通常有限资源对植物的不同功能间的分配是相斥的^[23]。例如, 当有性繁殖投资减少或者不存在时, 无性繁殖的投资会增加^[24]。在羊柴的整个生活史中, 克隆繁殖所占的比重远高于油蒿生活史过程中克隆繁殖所占的比重, 本调查得出羊柴的繁殖结构生物量和繁殖投资都显著小于油蒿, 这表明油蒿相对于羊柴更依赖有性繁殖, 这符合并支持了配置理论的观点。

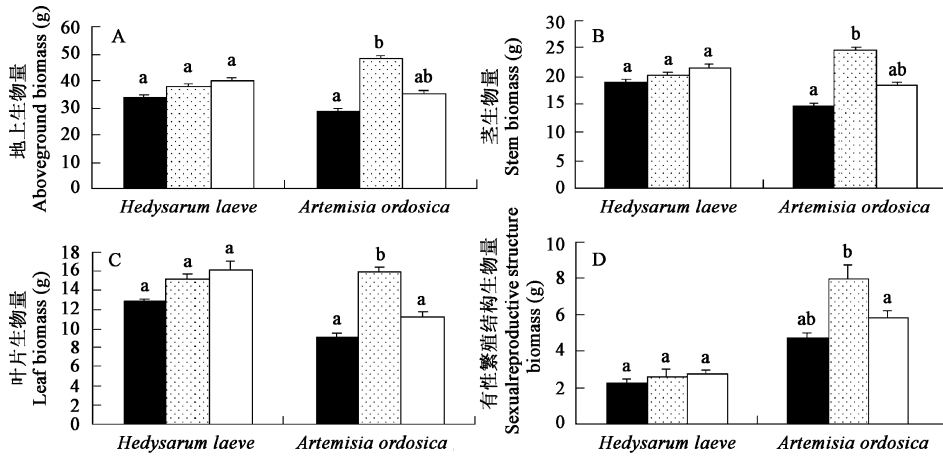


图1 不同植被盖度级下羊柴和油蒿地上器官的生物量

Fig. 1 Aboveground organs biomass of *Hedysarum laeve* and *Artemisia ordosica* in different vegetation coverage rank

(A) 地上生物量 Aboveground biomass; (B) 茎重 Stem biomass; (C) 叶重 Leaf biomass and (D) 繁殖结构生物量 Sexual reproductive structure biomass; 黑色, 散点以及白色柱状图分别表示低盖度, 中盖度和高盖度; 对于同一个物种, 相同字母表示在 $p < 0.05$ 显著性水平上不存在显著差异 The low coverage, medium coverage and high coverage are denoted with shade bar, spotted pattern bar and open bar, respectively; For the same species, the counterparts of bars with the same letter are not significantly different at $p < 0.05$ level

References

- [1] Song M H, Dong M. Importance of clonal plants in community. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 1960~ 1967.
- [2] Dong M. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk-spreading. *Acta Phytocologica Sinica*, 1996, 20(6): 543~ 548.
- [3] De Kroon H and Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: the origins reconsidered. *Journal of Ecology*, 1995, 83: 143~ 152.
- [4] Evans J P. The effects of resource integration on fitness-related traits in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, 1991, 86: 268~ 275.
- [5] Sutherland S and Vickery J R. Trade-offs between sexual and asexual reproduction in the genus *Mimulus*. *Oecologia*, 1988, 76: 330~ 335.
- [6] DeWreder R E and Klinger T. Reproductive strategies in Algae. In: Doust L L ed. *Plant reproductive ecology: patterns and strategies*. Oxford University Press, 1988. 268~ 269.
- [7] Cheplick G P. Life history trade-offs in *Amphibromus scaberrimis* (Poaceae): allocation to clonal growth, storage, and cleistogamous reproduction. *American Journal of Botany*, 1995, 82: 621~ 629.
- [8] Zhang D Y. *Research on theoretical ecology*. Higher Education Press, 2000. 10~ 14, 32~ 38.
- [9] Liu Z J, Du G J, Chen J K. Size-dependent reproductive allocation of *Ligularia virgaurea* in different habitats. *Acta Phytocologica Sinica*, 2002, 26(1): 44~ 50.
- [10] Pianka E R eds. *Evolutionary ecology*. HarperCollins College Publishers, 2002.
- [11] Chen Y F, Dong M. Spatial pattern and correlation of vegetation characteristics and soil properties in the Mu Us sandy desert. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, 25(3): 265~ 269.
- [12] Zhang X S. Principles and optimal for development of Maowusu grassland. *Acta phytocologica Sinica*, 1994, 18(1): 1~ 16.
- [13] Fu X Q. *Commission Editorial of Inner Mongolia Flora. Flora Intramongolica Vol 3*. Hohhot: Inner Mongolia People's Press, 1994. 339.
- [14] Chen Y F and Dong M. Genetic characters of *Hedysarum laeve* and its characters of ramet population in different habitats in Mu Us sandland. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, 42(1): 40~ 45.
- [15] Fu X Q. *Flora Intramongolica. Vol 4*. Hohhot: Inner Mongolia People's Press, 1994. 647.
- [16] Chen Y F, Dong M. Role of clonal growth of the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in patch dynamics of Mu Us sandy land. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21: 1745~ 1750.
- [17] Bazzaz F A and Ackerly D D. Reproductive allocation and reproductive effort in plants. In: M. Fenner. *Seeds the ecological regeneration in plant communities*. Tucson, AZ: Arizona University Press, 1992. 1~ 26.

- [18] Zhang C Y, Yang C, Dong M. The significance of rhizome connections of semi-shrub *Hedysarum laeve* in Inner Mongolia Dune, China *Acta Oecologica*, 2002, **23**: 109~ 114
- [19] Zhang C Y, Yang C, Dong M. The clonal integration of photosynthates in the rhizomatous half-shrub *Hedysarum laeve* *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(12): 1986~ 1993
- [20] Zhang C Y, Yang C, Yang X Y, *et al*. Inter-ramet water translocation in natural clones of the rhizomatous shrub, *Hedysarum laeve*, in a semi-arid area of China *Trees*, 2003, **17**: 109~ 116
- [21] Shen W S. Successional stage and rate of the aerial seedling vegetation in maowusu sandland *Science Sinica*, 1999, **35**(3): 103~ 108
- [22] Liu Y P. Air-seedling succession in Maowusu sandland *Grassland of China*, 1996, **4**: 24~ 27, 56
- [23] Tilman D. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*, Princeton, NJ: Princeton University Press, 1988
- [24] Westley L C. The effect of inflorescence bud removal on tuber production in *Helianthus tuberosus* (Asteraceae). *Ecology*, 1993, **74**: 2136~ 2144

参考文献:

- [1] 宋明华, 董鸣. 群落中克隆植物的重要性. *生态学报*, 2002, **22**(11): 1960~ 1967.
- [2] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长风险分摊. *植物生态学报*, 1996, **20**(6): 543~ 548.
- [8] 张大勇. 理论生态学研究. 北京: 高等教育出版社, 2000. 10~ 14, 32~ 38.
- [9] 刘左军, 杜国祯, 陈家宽. 不同生境下黄帚橐吾 (*Ligularia virgaurea*) 个体大小依赖的繁殖分配. *植物生态学报*, 2002, **26**(1): 44~ 50.
- [11] 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.
- [12] 张新时. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原因与优化模式. *植物生态学报*, 1994, **18**(1): 1~ 16.
- [13] 富象乾. 内蒙古植物志(第3卷). 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1994. 339.
- [14] 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**(1): 40~ 45.
- [15] 富象乾. 内蒙古植物志(第4卷). 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1994. 647.
- [16] 陈玉福, 于飞海, 张称意, 等. 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. *生态学报*, 2001, **21**: 1745~ 1750.
- [19] 张称意, 杨持, 董鸣. 根茎灌木羊柴对光合同化物的克隆整合. *生态学报*, 2001 **21**(12): 1986~ 1993.
- [21] 沈渭寿. 毛乌素沙地飞播植被演替的阶段与速度. *林业科学*, 1999, **35**(3): 103~ 108.
- [22] 刘玉平. 毛乌素沙地飞播植被演替研究. *中国草地*, 1996, **4**: 24~ 27, 56.