

克隆整合对无芒雀麦 (*Bromus inermis*) 忍受沙埋能力的影响

杨慧玲^{1 2 3}, 曹志平³, 朱选伟⁴, 董 鸣², 叶永忠¹, 李春奇¹, 黄振英^{2,*}

(1. 河南农业大学生命科学学院, 郑州 450002 2. 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 ;

3. 中国农业大学资源与环境学院, 北京 100094 4. 河南科技学院生命科技学院, 新乡 453003)

摘要 无芒雀麦是浑善达克沙地植物群落中占优势的多年生根茎禾草。研究了克隆整合特性对无芒雀麦忍受沙埋能力的影响。结果表明, 克隆整合显著提高了远端完全沙埋分株的存活, 耗-益分析表明远端沙埋分株的生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长显著受益于克隆整合, 而与之相连的近端非沙埋分株却没有产生显著的损耗, 并且随着沙埋程度增加时, 远端沙埋分株的收益有增大的趋势。因而, 克隆整合特性是无芒雀麦对严酷沙埋环境形成的重要适应对策, 它能够缓解沙埋对无芒雀麦存活、生长的胁迫, 提高其在半干旱沙化地区的适合度。

关键词 浑善达克沙地, 无芒雀麦, 沙埋, 克隆整合, 适应对策

文章编号: 1000-0933 (2007) 05-1723-08 中图分类号: Q142.9, Q145, Q948 文献标识码: A

Effects of clonal integration on growth and survival of *Bromus inermis* (poaceae) in response to burial in sand

YANG Hui-Ling^{1 2 3}, CAO Zhi-Ping³, ZHU Xuan-Wei⁴, DONG Ming², YE Yong-Zhong¹, LI Chun-Qi¹, HUANG Zhen-Ying^{2,*}

1 College of Life Science, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450002, China

2 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China

3 College of Resources and Environmental Sciences, China Agricultural University, Beijing 100094, China

4 Henan Institute of Science and Technology, Xinxiang 453003, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (5) 1723 ~ 1730.

Abstract : *Bromus inermis* Leyss. is a dominant rhizomatous grass in the Othidag Sandland. In late autumn and early spring, strong winds move sand dunes quickly, depositing new sand on the edge of lowland meadows and creating sand patches of different sizes within lowland meadows. Frequently, clonal fragments (i. e. interconnected ramets) of *B. inermis* inhabiting the lowland meadows are partially buried in sand, i. e. some ramets are buried in sand and some are not. We hypothesized that partially-buried clonal fragments benefit from clonal integration. A pot experiment was conducted in a

基金项目: 中国科学院西部行动计划资助项目 (KZCX2-XB2-01), 国家重大基础研究发展规划资助项目 (2007CB106800), 国家自然科学基金面上资助项目 (30570281, 30330130), 国家科技基础条件平台建设子项目 (2005DKA21006)

收稿日期: 2006-08-05; 修订日期: 2007-03-18

作者简介: 杨慧玲 (1977 ~), 女, 河南人, 博士, 主要从事恢复生态学研究. E-mail: huilingyang@sohu.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhenying@ibcas.ac.cn

致谢: 衷心感谢美国 Kentucky 大学 Carol Baskin 和 Jerry Baskin 教授对英文摘要的润色。

Foundation item : The project was financially supported by CAS action-plan for West Development (No. KZCX2-XB2-01), The National Basic Research Program of P. R. China (No. 2007CB106800), National Natural Science Foundation of P. R. China (No. 30570281 and 30330130) and the Program of the Ministry of Science and Technology of China (No. 2005DKA21006)

Received date 2006-08-05 ; **Accepted date** 2007-03-18

Biography : YANG Hui-Ling, Ph. D., mainly engaged in restoration ecology. E-mail: huilingyang@sohu.com

greenhouse in the Otingdag Sandland. In the experiment ,each clonal fragment consisted of four interconnected ramets. The two proximal (older)ramets were not buried , while the two distal (younger) ramets were either not buried (unburied control) or buried at depths of 10 ,20 , or 30 cm in sand (burial treatments). Rhizome connections between proximal and distal ramets were severed or left intact. Rhizome severing dramatically decreased survival of distal ramets buried in sand. A cost-benefit analysis based on plant performance in terms of biomass production , number of shoots , number of leaves , number of rhizome nodes and total rhizome length showed that proximal ramets supported connected distal ramets buried in sand by clonal integration but did not incur any cost from resource export. Furthermore , effects of clonal integration on growth and survival of *B. inermis* were greater at deeper depths of burial in sand. We speculate that clonal integration may be an important adaptation of *B. inermis* to harsh burial condition in sand that increases its growth and survival , and thus fitness , in semiarid sandy lands.

Key Words : adaptative strategy ; *Bromus inermis* ; clonal integration ; Othidag Sandland ; sand burial

浑善达克沙地景观由沙地植被 (稀树林、灌丛和滩地草地)和裸露的沙丘组成 ,固定半固定沙丘与丘间低地有规律的交错结合 ,是当地主要的地表结构特征。每年的早春和晚秋 ,在当地盛行风的作用之下 ,移动沙丘迅速扩展 ,在丘间低地边缘形成新的风沙沉积区并在丘间低地内形成大小不等的集沙斑块^[1]。因而 ,生长在丘间低地中的无芒雀麦的分株种群经常部分或全部为风沙所掩埋。

沙埋通过改变植物周围生物和非生物环境条件 ,如光合有效辐射^[2]、湿度^[3]、温度^[3,4]、根际氧气含量^[5]、土壤有机物质含量^[3]以及土壤微生物 (如 真菌和线虫)活动^[6,7]等来影响植物的生理、形态特征以及生长和存活^[8]。在这种环境中 ,只有能够忍受一定程度沙埋的植物才能存活和生长。而沙埋作为一种环境筛 ,也使得生长于这种环境下的植物在进化过程中形成了形式多样的忍受沙埋的机制。

Maun 和 Lapierre^[9]以及 Maun^[8]在研究沙埋对根茎禾草 *Ammophila breviligulata* 的影响时推测 ,当 *A. breviligulata* 的部分分株遭受沙埋时 ,不仅遭受沙埋的分株对沙埋进行反应 ,而且所有与沙埋分株相连的非沙埋分株都将对沙埋进行反应。非沙埋分株对沙埋的反应是通过它与相连的沙埋分株进行物质 (如光合产物、水分、养分等)的传输而实现的 (即克隆整合) ,因而 ,遭受胁迫的分株能够通过克隆整合从与其相连处于非胁迫条件下的分株获得资源和/或信息的支持^[10~12]。克隆整合在许多生境中显示能使遭受局部环境胁迫的分株受益 ,如遮荫^[13~25]、干旱胁迫^[15,17,18,21,22,26,27]、养分匮乏^[17,25,28,29]、病原体侵染^[7]、被采食^[30]以及盐胁迫^[31~33]。但是 ,关于克隆整合在克隆植物遭受沙埋胁迫时所起作用的研究报道却很少^[34,35]。

本文以根状茎克隆草本植物无芒雀麦为研究材料进行温室控制实验 ,通过研究 : (1)不同沙埋深度对无芒雀麦克隆分株存活的影响 ; (2)不同沙埋深度对无芒雀麦克隆分株生长的影响 ; (3)克隆整合是否提高无芒雀麦克隆分株遭受沙埋时的存活能力 ; (4)克隆整合是否增加无芒雀麦存活克隆分株的生长 ,试图理解克隆整合特性能否通过缓解沙埋对无芒雀麦存活和生长的胁迫而提高其在半干旱沙化地区的适合度 ,从而理解植物对环境的适应对策。

1 材料与方法

1.1 研究地点概况

本研究在中国科学院植物研究所浑善达克沙地生态研究站 (OSES ;42°53' ~ 42°58'N , 116°01' ~ 116°08' E)进行。研究站位于内蒙古正蓝旗浑善达克沙地腹地 ,该地属于半干旱区 ,年平均温度 1.8℃ ,极端最低温度 -40℃ ,≥10℃ 年积温为 2000℃ ,年降雨量 367.1 mm^①。

1.2 实验设计与研究方法

2005 年 6 月底 ,在 OSES 附近自然分布的无芒雀麦群落中采集实验所用植株 ,把由 4 个大小相似的新生

① 内蒙古正蓝旗气象局气象资料

定居分株组成的克隆片断从母株上分离下来作为实验材料。每个克隆片断的 4 个分株分作两个部分进行处理。距离母株较近在发育上相对年老的两个分株,称为近端分株 (proximal ramets);同一克隆片断上距离母株相对较远在发育上相对年幼的两个分株,称为远端分株 (distal ramets)。选择一对直径和高度均为 25cm × 20cm 的黑色营养钵,分别装入沙子并洒水压实至 12 cm 高,然后沿着每个营养钵的边缘从上向下剪一条细缝,并在细缝下端开一个小孔。同一克隆片断的近端分株和远端分株分别种植于这样一对营养钵中。种植时,经过细缝小心地使近端和远端分株之间的根状茎通过营养钵的小孔,然后用塑料胶带把两个营养钵的细缝封好以免泄漏沙、水和营养液,最后再覆盖沙子于根状茎表面。实验所用的沙土取自当地流动沙丘。

经过 2 周的恢复生长,2005 年 7 月 3 日,对实验材料开始进行处理:近端分株均不进行沙埋处理,而对相应的远端分株分别进行 0、10、20cm 和 30cm 深度的沙埋处理。沙埋的具体实施是:将所要求高度 (沙埋深度) 的 PVC 管放置在营养钵的沙面上,注入干沙到管内直至装满,期间无芒雀麦远端分株始终保持直立。同时,半数实验克隆片断近端和远端分株间的根状茎连接被切断。因此,该实验是以沙埋深度和根状茎连接状态为处理的两因子实验,包括 8 个处理 (见表 1)。对每一处理设置 4 个重复。

表 1 实验设计 Table 1 Experimental design			
处理代码 Treatment code	近端分株条件 Proximal ramets	根状茎连接状况 Rhizome connection	远端分株条件 Distal ramets
UB-UB	不沙埋 Unburied	连接 Intact	不沙埋 Unburied
UB UB	不沙埋 Unburied	切断 Severed	不沙埋 Unburied
UB-10B	不沙埋 Unburied	连接 Intact	10cm 沙埋 10cm-deep sand burial
UB 10B	不沙埋 Unburied	切断 Severed	10cm 沙埋 10cm-deep sand burial
UB-20B	不沙埋 Unburied	连接 Intact	20cm 沙埋 20cm-deep sand burial
UB 20B	不沙埋 Unburied	切断 Severed	20cm 沙埋 20cm-deep sand burial
UB-30B	不沙埋 Unburied	连接 Intact	30cm 沙埋 30cm-deep sand burial
UB 30B	不沙埋 Unburied	切断 Severed	30cm 沙埋 30cm-deep sand burial

实验在 OSES 一塑料大棚内进行,温室内光照强度约为温室外光照的 83%。本实验持续 8 周,在实验过程中,每天施加适量水于每个营养钵,同时每周对每个营养钵施加 10 ml N-P-K 营养液 (4.373 g·L⁻¹ NH₄NO₃, 2.063 g·L⁻¹ NaH₂PO₄, 2.876 g·L⁻¹ KCl)。实验结束时,对每个克隆片断的两个营养钵内的植物材料分别予以收获。收获时,清数每个营养钵内的分株数 (分株至少有一片叶子突破沙层)、叶片数。收获后,将每个营养钵内的植株分为地上部分和地下部分,地下部分又分为根和根茎,置于烘箱内,在 70℃ 下烘 48h,材料干重在精度为 0.0001g 的天平下称量。实验过程中,植株没有开花。

1.3 数据分析

采用 One-和 two-way ANOVA 分析沙埋深度 (B)和根状茎连接状态 (R)对克隆片断、远端分株和近端分株的生物量、分株数、叶片数、根生物量分配、根茎生物量分配以及地上生物量分配的影响。如果差异显著,则用 LSD 进行多重比较。

对克隆整合的耗-益分析 (cost-benefit analysis)如下:如果保持分株间的连接能使近端分株和远端分株生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长增加,则指示克隆整合的收益;相反,如果保持分株间的连接导致近端和远端分株生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长减少,则指示克隆整合的耗费^[16,17,22,31]。

2 结果

2.1 克隆片断的表型特征

沙埋深度 (B)、连接效应 (R)以及它们的交互作用 (B × R)显著影响克隆片段的总生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长 (表 2)。当保持近端分株和远端分株间的根状茎连接时,除了 30cm 沙埋深度下克隆片段的分株数显著小于不沙埋克隆片断外,克隆片断的总生物量、叶片数、根茎节数和根茎总长对沙埋深度反

应均不显著 (UB-UB vs. UB-10B vs. UB-20B vs. UB-30B 图 1 图 2)。相反 ,当切断两者的根状茎连接时 ,沙埋深度对克隆片段的影响十分显著 20cm 和 30cm 沙埋深度下克隆片段的生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长均显著低于 10cm 沙埋深度 (UB||20B vs. UB||10B ,UB||30B vs. UB||10B) ,而 10cm 沙埋深度下克隆片段除根茎节数外 ,其它生长指标均显著小于不沙埋克隆片断 (UB||UB vs. UB||10B 图 1 图 2)。

表 2 沙埋深度 (B)、根状茎连接状况 (R)对克隆片断、近端分株和远端分株生长特征影响的 F 值
Table 2 F-values of Two-way ANOVA for the effects of sand burial (B), rhizome severing (R) on the growth characters of whole clonal fragment, its proximal and distal ramets, respectively

生长指标 Characters	克隆片断 Clonal fragment			近端分株 Proximal ramets			远端分株 Distal ramets		
	B	R	B × R	B	R	B × R	B	R	B × R
生物量	20. 14	60. 64	7. 47	0. 34	1. 19	0. 28	46. 25	202. 29	26. 06
Biomass	***	***	* *	ns	ns	ns	***	***	***
分株数	66. 00	240. 67	37. 56	—	—	—	66. 00	240. 67	37. 56
Number of ramets	***	***	***				***	***	***
叶片数	47. 85	192. 08	33. 59	0. 29	0. 41	0. 29	81. 82	353. 58	61. 68
Number of leaves	***	***	***	ns	ns	ns	***	***	***
根茎生物量分配	13. 10	0. 28	9. 79	2. 10	0. 24	0. 77	243. 18	1098. 01	138. 02
Allocation to rhizomes	***	ns	* *	ns	ns	ns	***	***	***
根生物量分配	0. 48	0. 70	0. 18	2. 03	0. 73	0. 41	247. 97	731. 00	254. 13
Allocation to roots	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	***	***
叶片生物量分配	0. 86	3. 09	0. 63	1. 10	2. 42	1. 07	1465. 62	4747. 58	1632. 45
Allocation to leaves	ns	ns	ns	ns	ns	ns	***	***	***
根茎节数	16. 45	50. 25	11. 70	0. 01	0. 02	0. 05	25. 57	82. 41	16. 69
Number of rhizome nodes	***	***	***	ns	ns	ns	***	***	***
根茎总长	18. 60	55. 39	13. 94	0. 004	0. 04	0. 06	28. 63	92. 47	19. 89
Total rhizome length	***	***	***	ns	ns	ns	***	***	***

显著水平 Significance level : ns $P>0.05$, * $P\leq0.05$, ** $P\leq0.01$, *** $P\leq0.001$.

当克隆片断不遭受沙埋时 ,克隆片断的生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长对根状茎的连接状态反应均不显著 (UB||UB vs. UB-UB 图 1 图 2)。然而 ,当克隆片断经历沙埋时 ,切断近端分株和远端分株间根状茎连接将显著降低克隆片断的生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长 ,但 10cm 沙埋深度下克隆片段的根茎节数和根茎总长例外 (UB||10B vs. UB-10B ;UB||20B vs. UB-20B ;UB||30B vs. UB-30B 图 1 ,图 2)。

沙埋深度 (B)、沙埋和连接效应的交互作用 (B × R)显著影响克隆片断的根茎生物量分配 ,但连接效应 (R)对根茎生物量分配却没有显著影响。沙埋深度 (B)、连接效应 (R)以及它们的交互作用 (B × R)对克隆片断的根生物量和叶生物量均没有显著影响 (表 2)。

2.2 近端分株的表型特征

沙埋深度 (B)、连接效应 (R)以及它们的交互作用 (B × R)对近端分株的生物量、分株数、叶片数、根茎节数、根茎总长以及根茎、根和叶的生物量分配均没有显著的影响 (表 2)。不论近端分株和远端分株间的根状茎连接与否 ,近端分株的生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长对沙埋深度反应均不显著 (UB-UB vs. UB-10B vs. UB-20B vs. UB-30B ;UB||UB vs. UB||10B vs. UB||20B vs. UB||30B) (图 1 图 2)。不论近端分株和远端分株间的根状茎连接与否 ,近端分株对叶、根茎和根的生物量分配在不同沙埋深度下均没有发生显著变化 (图 3)。

2.3 远端分株的表型特征

实验结束时 ,经历 UB-UB、UB-10B、UB-20B、UB-30B、UB||UB 和 UB||10B 处理的克隆片断的所有远端分

株均生存下来,然而,经历 UB||20B 和 UB||30B 处理的克隆片断的所有远端分株死亡。在保持远端分株和近端分株间根状茎连接的情况下,除了 30cm 沙埋深度下远端分株的分株数显著小于不沙埋远端分株外,沙埋深度对其它生长指标如生物量、叶片数、根茎节数和根茎长度影响均不显著 (UB-UB vs. UB-10B vs. UB-20B vs. UB-30B ;图 1 ,图 2)。切断两部分分株间的根状茎连接时,10cm 沙埋深度下远端分株的生物量、分株数、叶片数显著低于不沙埋的远端分株,而 20cm 和 30cm 沙埋深度下远端分株不能存活 (UB||UB vs. UB||10UB)。当远端分株不经历沙埋时,这些指标对根状茎连接状态反应不显著 (UB||UB vs. UB-UB ;图 1 ,图 2)。当远端分株经历沙埋时,切断近端分株和远端分株间根状茎连接将显著降低远端分株的生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长,甚至导致远端分株不能存活 (UB||10B vs. UB-10B ;UB||20B vs. UB-20B ;UB||30B vs. UB-30B ;图 1 ,图 2)。

根茎、根、叶生物量分配对沙埋深度和根状茎连接状态的反应均十分显著 (表 2)。当保持与近端分株根状茎连接时,遭受沙埋的远端分株分配给叶的生物量显著大于未遭受沙埋的远端分株,但叶所占的生物量比例并不随着沙埋深度增加而发生显著变化,根生物量对沙埋深度反应不显著,20cm 和 30cm 沙埋深度下远端分株的根茎生物量显著小于 10cm 沙埋和不沙埋远端分株。当切断与远端分株间根状茎连接时,遭受沙埋将显著降低远端分株分配给根和根茎的生物量,却显著增加了分配给叶的生物量 (UB||10B vs. UB||UB ;UB||10B vs. UB-10B ;图 3)。当远端分株不经历沙埋时,根状茎连接与否对远端分株的生物量分配没有显著影响 (UB||UB vs. UB-UB)。

2.4 克隆整合的耗-益分析

保持根状茎连接显著提高了遭受沙埋分株的生物量、叶片数、根茎节数和根茎总长,尤其是提高了遭受完全沙埋分株的存活率。基于生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长的耗-益分析表明,本实验中克隆整合未对无芒雀麦近端分株产生显著的耗费,然而却使远端分株显著受益,并且随着沙埋程度增加,远端分株的收益有增大的趋势。

3 讨论

前人研究表明,一些克隆植物,如 *A. breviligulata*^[9],*A. arenaria*^[6],*Agropyron psammophilum*^[8],矮生苔草 (*Carex pumila*)^[6],盐草属 (*Distichlis spicata*)^[2],披碱草属 (*Elymus farctus*)^[6,37]以及 *Rumex alpinus*^[5],当保持

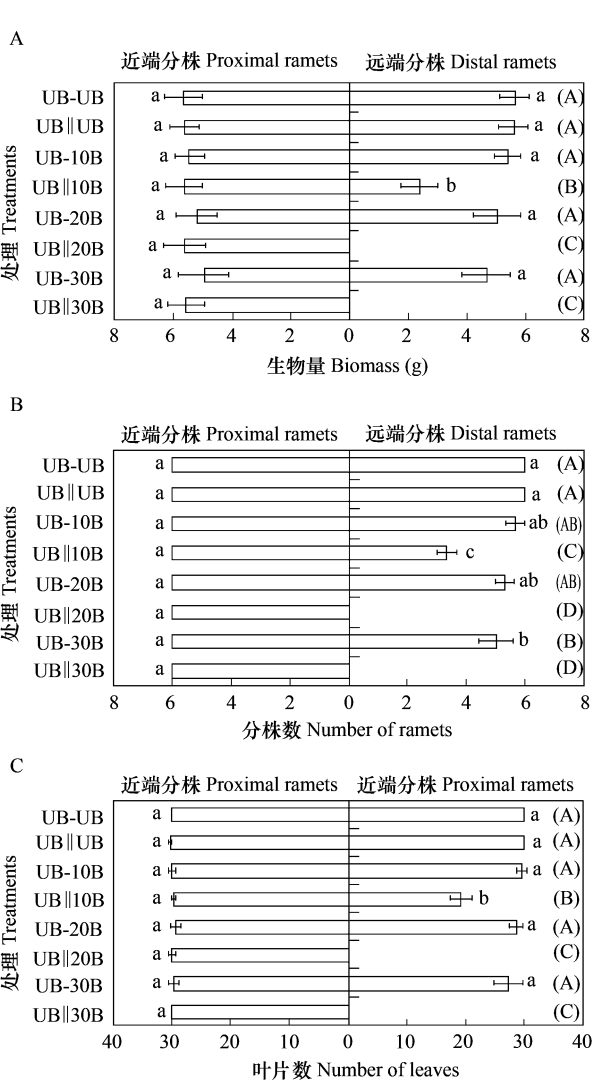


图 1 近端分株和远端分株的 (A)生物量, (B)分株数, 和 (C)叶片数的均值和标准误

Fig. 1 (A) Biomass, (B) number of ramets, (C) number of leaves of the proximal and distal ramets

整个克隆片段的这 3 种指标是近端分株和远端分株的相应指标之和,相同的小写字母表示近端分株 (或远端分株) 的处理间在 $P \leq 0.05$ 水平上没有显著差异,柱体右侧的相同大写字母表示整个克隆片段的处理间在 $P \leq 0.05$ 水平上没有显著差异;处理代码同表 1 Data are the mean with SE. These three characters for clonal integration are the sum of both proximal ramets' and distal ramets'; For proximal ramets and distal ramets, separately, values with the same lowercase letters are not significantly different at $P \leq 0.05$; Characters of clonal integration marked by same uppercase letter with parentheses are not significantly different at $P \leq 0.05$; Treatments are coded as in table 1

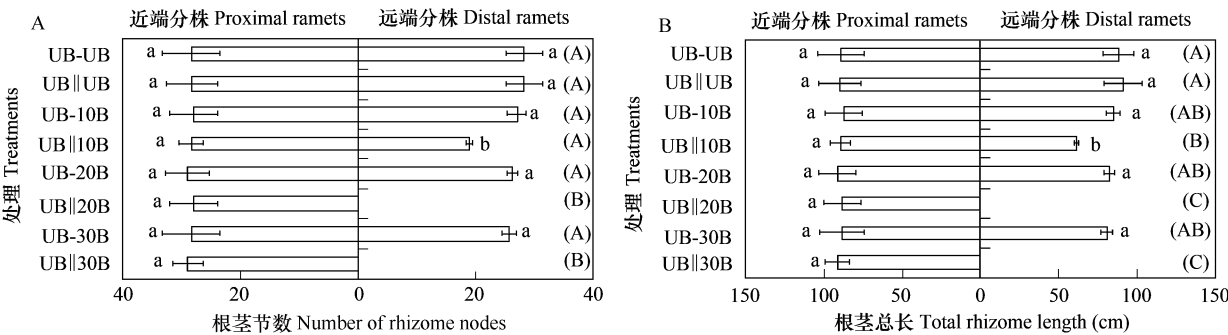


图 2 近端分株和远端分株的 (A)根茎节数, (B)根茎总长的均值和标准误

Fig. 2 (A) Number of rhizome nodes (B) total rhizome length of the proximal and distal ramets. Data are the mean with SE. These two characters for clonal integration are the sum of both proximal ramets' and distal ramets'. 整个克隆片段的这两种指标是近端分株和远端分株的相应指标之和, 相同的小写字母表示近端分株 (或远端分株) 的处理间在 $P \leq 0.05$ 水平上没有显著差异, 柱体右侧的相同大写字母表示整个克隆片段的处理间在 $P \leq 0.05$ 水平上没有显著差异, 处理代码同表 1. For proximal ramets and distal ramets, separately, values with the same lowercase letters are not significantly different at $P \leq 0.05$; Characters of clonal integration marked by same uppercase letter with parentheses are not significantly different at $P \leq 0.05$; Treatments are coded as in Table 1

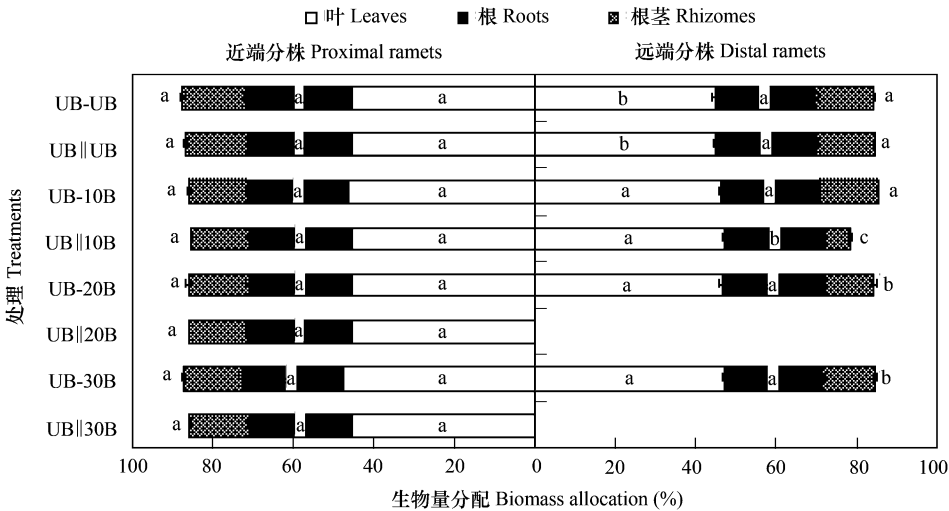


图 3 近端分株和远端分株的根、根茎和叶生物量分配的均值和标准误

Fig. 3 Biomass allocation to leaves, roots and rhizomes; Data are the mean with SE. 对于近端分株和远端分株, 各指标内由相同的小写字母标记的值之间在 $P \leq 0.05$ 水平上差异是不显著的. 处理代码同表 1. For proximal ramets or distal ramets, in each growth character, values with the same lowercase letters are not significantly different at $P \leq 0.05$; Treatments are coded as in Table 1

根状茎连接时, 遭受沙埋对分株的存活没有影响, 而切断根状茎连接时, 沙埋显著影响分株的存活率, 当遭受到大于 20cm 的完全沙埋时, 所有分株都不能存活。这些结果暗示了克隆整合可能有助于无芒雀麦在沙埋中存活。类似地, 克隆整合能够使 *Fragaria chiloensis* 在极端干旱和弱光 (1% 自然光) 中存活^[15], 使 *Phragmites australis* 侵入土壤氧气量非常低但盐度很高的低海拔沼泽地^[38]; 克隆整合还可以使鄂尔多斯高原固沙禾草沙鞭 (*Psmmochloa villosa*) 在水分短缺、蒸散剧烈、养分贫瘠、生境斑块化和经常遭受干扰的沙化草地生境中存活^[39, 40]。可见, 克隆整合是克隆植物可以成功适应多种环境压力的显著特征, 尤其是在高度异质性环境中。但是, 在另一沙地克隆植物赖草 (*Leymus secalinus*) 中却没有观察到克隆整合在赖草克隆生长中的作用, 这就暗示了克隆整合的性质和时空格局可能具有种类特异性, 克隆整合对克隆生长贡献的性质和程度可因种类而异^[40]。

当切断根状茎连接时,无芒雀麦在遭受沙埋后显著降低分株的生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长甚至导致分株死亡。许多其它克隆植物的生长如生物量、植株高度、叶片数也受到沙埋的抑制^[4,36,37]。然而,当保持无芒雀麦根状茎连接时,遭受沙埋分株的生物量、叶片数、根茎节数和根茎总长与未沙埋分株并没有明显差异。遭受沙埋后,无芒雀麦分株的生物量分配模式也发生了明显变化:无论根状茎切断与否,沙埋分株叶的生物量分配均显著高于未沙埋分株,沙埋分株根和根茎的生物量分配,在根状茎切断状态中显著低于未沙埋分株,而在根状茎连接状态中与未沙埋分株没有显著差异。叶生物量分配的增加使得叶面积增加和(或)叶片数增多,这可能是无芒雀麦突破沙层的存活的机制之一。

同一基株中的两个或多个分株通过克隆器官(如匍匐茎或根状茎)在一定时期内的连接使得它们之间可以进行资源(光合产物、水分、养分等)的共享^[10]。当无芒雀麦克隆片断部分分株遭受沙埋,保持根状茎连接显著提高了遭受沙埋分株的生物量、分株数、叶片数、根茎节数和根茎总长,尤其是提高了遭受完全沙埋分株的存活率,同时与之相连的非沙埋分株的这些生长指标又没有发生显著变化,可见,克隆整合使无芒雀麦远端沙埋分株(输入资源)显著受益,而对与之相连的近端非沙埋分株(输出资源)并没有产生显著的损耗。在克隆植物 *Hydrocotyle bonariensis* 部分分株遭受干旱、养分和盐胁迫时也发现了资源输入分株显著受益而资源输出分株无显著耗费的现象^[17,32]。Slade 和 Hutching^[16,28]在 *G. hederacea* 部分分株遭受养分胁迫和遮荫时也发现了这一现象。此外,类似的现象还在其他物种如 *Carex arenaria* 遭受病原体浸染^[7]和 *P. anserina* 遭受干旱胁迫^[22]时发现。认为无芒雀麦近端分株未遭受显著损耗的可能原因之一是:对于近端分株而言,输出到远端沙埋分株的资源往往是其生长和繁殖多余的部分,因此,失去这些资源将不影响近端分株的存活和生长,Slade 和 Hutchings^[16]在 *G. hederacea* 部分分株遭受养分胁迫和遮荫,以及 van Kleunen 和 Stuefer^[22]在 *P. anserina* 遭受干旱胁迫的研究中也得出了相似观点;另一种可能的原因是:由于受到相连沙埋远端分株所产生的强汇的影响,无芒雀麦近端分株资源吸收速率或资源吸收结构显著增加,这种观点被许多类似的克隆植物克隆整合特性的研究所认同^[10,11,14,22,26]。由于克隆整合的这种耗-益关系,克隆整合可以提高无芒雀麦忍受沙埋的能力。由于浑善达克沙地中频繁发生沙埋事件,因此,克隆整合可能是无芒雀麦对这种时空异质性沙化环境的重要适应对策之一。

由于克隆整合的存在,克隆植物可能比非克隆植物更能够忍受长时间且程度较深的沙埋。多年生克隆植物在风沙蚀积严重的冬春季节仍能起到防风固沙作用,所以,与非克隆植物相比,克隆植物具有较大的生态邻域,因而对提高流动沙丘斑块的植被盖度,稳定流动沙丘土壤基质,增强景观抗风沙蚀积的能力更加有效。我们因此推断,在干旱半干旱区退化的流动和半流动沙丘环境中,重点利用和管理克隆植物,将会高效地加快当地的生态恢复进程。

References :

[1] Zhu X W ,Huang Z Y ,Zhang S M ,et al. The response of seed germination ,seedling emergence and seedling growth in *Agropyron cristatum* to sand water content in Otindag sandy land ,China. *Acta Ecologica Sinica* ,2005 ,25 (2) :364 — 370.

[2] Brown J F. Effects of experimental burial on survival ,growth ,and resource allocation of three species of dune plants. *Journal of Ecology* ,1997 ,85 :151 — 158.

[3] Baldwin K A ,Maun M A. Microenvironment of Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* ,1983 ,61 :241 — 255.

[4] Zhang J ,Maun M A. Effects of sand burial on seed germination ,seedling emergence ,survival ,and growth of *Agropyron psammophilum*. *Canadian Journal of Botany* ,1990 ,68 :304 — 310.

[5] Klimes L ,Klimesova J ,Osbornova J. Regeneration capacity and carbohydrate reserves in a clonal plant *Rumex alpinus* :effect of burial. *Vegetatio* ,1993 ,109 :153 — 160.

[6] van der Putten W ,van Dijk C ,Petit C. Plant-specific soil-borne diseases contribute to succession in foredune vegetation. *Nature* ,1993 ,362 :53 — 56.

[7] D'Hertefeldt T ,van der Putten W H. Physiological integration of the clonal plant *Carex arenaria* and its response to soil-borne pathogens. *Oikos* ,1998 ,81 :229 — 237.

[8] Maun M A. Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Canadian Journal of Botany* ,1998 ,76 :713 — 738.

[9] Maun M A ,Lapierre J. The effects of burial by sand on *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology* ,1984 ,72 :827 — 839.

[10] Pitelka L F ,Ashmun J W. Physiology and integration of ramets in clonal plants. In :Jackson J ,Buss L ,Cook R ,eds. *Population Biology and*

- Evolution of Clonal Organisms. New Haven : Yale University Press ,1985. 399 —435.
- [11] Marshall C. Source-sink relations of interconnected ramets. In : van Groenendael J , de Kroon H , eds. Clonal Growth in Plants : Regulation and Function. The Netherlands : The Hague , SPB Academic Publishing ,1990. 23 —41.
- [12] de Kroon H , van Groenendael J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden : Backhuys Publishers ,1997.
- [13] Ong C K , Marshall C. The growth and survival of severely-shaded tillers in *Lolium perenne* L. Annals of Botany ,1979 ,43 :147 —155.
- [14] Hartnett D , Bazzaz F A. Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis*. Ecology ,1983 ,64 :779 —788.
- [15] Alpert P , Mooney H A. Resource sharing among ramets in the clonal herb *Fragaria chiloensis*. Oecologia ,1986 ,70 :227 —233.
- [16] Slade A J , Hutchings M J. An analysis of the costs and benefits of physiological integration between ramets in the clonal perennial herb *Glechoma hederacea*. Oecologia ,1987 ,73 :425 —431.
- [17] Evans J P. The effect of resource integration on fitness related traits in a clonal dune perennial *Hydrocotyle bonariensis*. Oecologia ,1991 ,86 :268 —275.
- [18] Stuefer J F , de Kroon H , During H J. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. Functional Ecology ,1996 ,10 :328 —334.
- [19] Stuefer J F , During H J , de Kroon H. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species , in response to heterogeneous light environments. Journal of Ecology ,1994 ,82 :511 —518.
- [20] Dong M. Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats , and their modification due to physiological integration. Oecologia ,1995 ,110 :282 —288.
- [21] Stuefer J F. Separating the effects of assimilate and water integration in clonal fragments by the use of steam-girdling. Abstracta Botanica ,1995 ,19 :75 —81.
- [22] van Kleunen M , Stuefer J F. Quantifying the effects of reciprocal assimilate and water translocation in a clonal plant by the use of steam-girdling. Oikos ,1999 ,85 :135 —145.
- [23] Alpert P. Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations : ramets from grassland are selfish. Oecologia ,1999 ,120 :69 —76.
- [24] Alpert P. Effects of clonal integration on plant plasticity in *Fragaria chiloensis*. Plant Ecology ,1999 ,141 :99 —106.
- [25] Yu F H , Dong M , Zhang C Y , et al. Phenotypic plasticity in response to salinity gradient in a stoloniferous herb *Halerpestes ruthenica*. Acta Phytocologica Sinica ,2002 ,26 :140 —148.
- [26] de Kroon H , Fransen B , van Rheeën J W A. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species , as quantified by deuterium labelling. Oecologia ,1996 ,106 :73 —84.
- [27] Dong M , 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.
- [28] Slade A J , Hutchings M J. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. Journal of Ecology ,1987 ,75 :1023 —1036.
- [29] Evans J P. Nitrogen translocation in a clonal dune perennial *Hydrocotyle bonariensis*. Oecologia ,1988 ,77 :64 —68.
- [30] Jonsdottir I S , Callaghan T V. Localized defoliation stress and the movement of ¹⁴C-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. Oikos ,1989 ,54 :211 —219.
- [31] Salzman A G , Parker M A. Neighbors ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. Oecologia ,1985 ,65 :273 —277.
- [32] Evans J P , Whitney S. Clonal integration across a salt gradient by a nonhalophyte *Hydrocotyle bonariensis* (Apiaceae). American Journal of Botany ,1992 ,79 :1344 —1347.
- [33] Shumway S W. Physiological integration among clonal ramets during invasion of disturbance patches in a New England salt marsh. Annals of Botany ,1995 ,76 :225 —233.
- [34] Yu F , Chen Y , Dong M. Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserina* , suffering from partial sand burial on Ordos plateau , China. Evolutionary Ecology ,2002 ,15 :303 —318.
- [35] Yu F H , Dong M , Krusi B. Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune. New Phytologist ,2004 ,162 (3) :697 —704.
- [36] Sykes M T , Wilson J B. An experimental investigation into the response of New Zealand sand dune species to different depths of burial by sand. Acta Botanica Neerlandica ,1990 ,39 :171 —181.
- [37] Harris D , Davy A J. Seedling growth in *Elymus farctus* after episodes of burial with sand. Annals of Botany ,1987 ,60 :587 —593.
- [38] Amsberry L , Baker M A , Ewanchuk P J , et al. Clonal integration and the expansion of *Phragmites australis*. Ecological Applications ,2000 ,10 :1110 —1118.
- [39] Jonsdottir I S , Watson M A. Extensive physiological integration : an adaptive trait in resource-poor environments ? In : de Kroon H , van Groenendael J , eds. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden : Backhuys Publishers ,1997. 109 —136.
- [40] Dong M. Effects of severing rhizome on clonal growth in rhizomatous grass species *Psammochloa villosa* and *Leymus secalinus*. Acta Botanica Sinica ,1999 ,41 :194 —198.

参考文献：

- [1] 朱选伟,黄振英,等. 浑善达克沙地冰草种子萌发、出苗和幼苗生长对土壤水分的反应. 生态学报,2005,25(2):364~370.
- [40] 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,1999,41:194~198.