

DOI: 10.20103/j.stxb.202209232713

叶学华, 杜娟, 邵玉颖, 刘志兰, 黄振英. 毛乌素沙地根茎型克隆植物赖草水分再分配功能对植物群落的影响. 生态学报, 2025, 45(6): 2733-2743.
Ye X H, Du J, Shao Y Y, Liu Z L, Huang Z Y. Effects of water redistribution by a rhizomatous clonal plant *Leymus chinensis* on plant community in Mu Us Sandland. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(6): 2733-2743.

毛乌素沙地根茎型克隆植物赖草水分再分配功能对植物群落的影响

叶学华^{1,*}, 杜娟¹, 邵玉颖^{1,2}, 刘志兰¹, 黄振英¹

1 中国科学院植物研究所植被与环境变化国家重点实验室, 北京 100093

2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要: 沙基质及其导致的高度生境异质性是毛乌素沙地主要的生态因素。基于其克隆特性, 克隆植物能够很好的适应高异质性的生境, 在毛乌素沙地植物群落中占据重要地位。有研究表明克隆植物能够对异质性分布的水分和养分等资源进行水平空间上的再分配, 并且这种再分配的资源可以被其相邻植物所利用。假设基于水分再分配过程, 根茎型克隆植物赖草能够对其相邻植物的生长产生影响, 进而影响整个植物群落的结构和功能。通过野外控制实验, 研究了增水和切断根茎处理下, 根茎型克隆植物赖草对植物群落结构和功能的影响。结果表明, 在两个样方间赖草分株根茎相连的情况下, 增水处理不仅显著提高了处理样方中其他植物的地上生物量, 也显著提高了连接样方中植物总地上生物量和其他植物的地上生物量; 而切断赖草根茎情况下, 增水处理仅增加了处理样方植物总地上生物量, 而对连接样方中植物总地上生物量及其分配没有显著影响。研究证实了植物克隆性能够对植物群落结构和功能产生影响。克隆植物的群落学效应, 使得克隆植物在毛乌素沙地植被恢复与稳定性维持过程中能够发挥重要作用。进一步研究应关注于植物克隆性对资源水平空间再分配的作用机理及其影响因子, 以及植物克隆性的群落生态学效应。

关键词: 植物克隆性; 克隆整合; 资源再分配; 植物群落

Effects of water redistribution by a rhizomatous clonal plant *Leymus chinensis* on plant community in Mu Us Sandland

YE Xuehua^{1,*}, DU Juan¹, SHAO Yuying^{1,2}, LIU Zhilan¹, HUANG Zhenying¹

1 State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Science, Beijing 100093, China

2 University of Chinese Academy of Science, Beijing 100049, China

Abstract: The primary ecological features in Mu Us Sandland are the sand substrate and the resulting high habitat heterogeneity. Clonal plants, leveraging their clonal characteristics, successfully adapt to highly heterogeneous habitats and consistently play a significant role in the local plant community. Clonal plant can redistribute resources including water and nutrient in horizontal space, and these redistributed resources can also be used by its neighbors. *Leymus secalinus*, a rhizomatous clonal plant, is one of the dominant plant species in Mu Us Sandyland, which clone fragments usually occupy a larger area and across different habits. Through clonal integration, *L. secalinus* can transfer resources from the resources-rich habitat patches to the resources-poor habitat patches, which may promote the growth of its neighbors, and then affect the structure and function of the entire plant community. But there is still little direct experimental evidence. This study conducted a controlled field experiment to determine the influence of *L. secalinus* on plant community structure and function

基金项目: 国家重点研发计划子课题(2023YFF0805804)

收稿日期: 2022-09-23; 网络出版日期: 2024-12-23

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

under treatments of water addition and rhizome severing. Twenty-four quadrat pairs, consisted of a treated quadrat and an adjacent connected quadrat, were set up in the plant community of *L. secalinus* as the dominant species, and all treated quadrats were assigned to one of four treatments in a factorial design with water addition (water addition, control) and rhizome severing (severing, connecting) in this study. We tested the hypothesized that the rhizomatous clonal plant *L. secalinus* may have an impact on the growth of its neighboring plants, which in turn may have an impact on the composition and functionality of the plant community, based on mechanisms related to resources redistribution. Our findings demonstrated that the addition of water significantly increased aboveground biomass of other plants in the treated quadrat as well as that in the connected quadrat, as well as the total aboveground biomass of plants in the connected quadrat, without cutting off the rhizomes which connect the ramets of *L. chinensis* in the two adjacent quadrats. Nonetheless, when these rhizomes were severed, water addition enhanced aboveground biomass in the treated quadrat but did not significantly affect biomass or its distribution in the connected quadrat. These results confirmed our hypotheses, that plant clonality has a direct impact on the structure and function of plant communities. As a result, clonal plants may be crucial to vegetation restoration and stability maintenance in Mu Us Sandland. Future research should focus on how plant clonality influences resource reallocation mechanisms and the ecological impacts of plant clonality on plant communities and ecosystems.

Key Words: plant clonality; clonal integration; redistribution of resources; plant community

克隆植物广泛存在于植物界和各类生态系统中,并且在许多生态系统中居优势地位^[1-2]。我国鄂尔多斯高原东西样带上克隆植物占总植物种数的 45.12%^[3];我国 IGBP 东北样带西端的典型草原和荒漠草原中,克隆植物多达植物种类数的 70%^[4];我国温带草原主要建群种多为克隆植物,如羊草(*Leymus chinensis*)、赖草(*Leymus secalinus*)、沙鞭(*Psammochloa villosa*)和苔草(*Carex spp.*)等均为根茎型克隆植物。克隆植物,特别是根茎型克隆植物,往往能够形成巨大的地下根状茎网络将众多的分株相连起来,占据相当大的生境^[5-7]。如:在北美海岸沙丘,通过挖掘发现 *Hydrocotyle bonariensis* 的一个克隆网络由约 1500 个相连分株组成,覆盖约 100 m²的面积^[8];我国北方沙地的先锋物种沙鞭的根状茎水平生长可达到 100 m,能够轻易占据整个沙丘^[9];一个赖草成年分株在 3 个月内可以扩展成 37 个分株和 2.14 m 长根状茎的克隆网络^[10]。

植物功能性状是指对环境产生响应和/或对生态系统功能产生效应的有机体特征^[11]。根据功能性状对环境变化的响应和对生态系统功能的效应的差异,可将其分为对环境变化产生响应的响应功能性状(response functional trait,简称响应性状)和对生态系统功能产生影响的效应功能性状(effect functional trait,简称效应性状)^[12-13]。作为克隆植物区别于非克隆植物的最显著特征,植物克隆性既是响应性状,同时也是效应性状^[14]。一方面,克隆性使得克隆植物可以通过自身的克隆特性,如克隆可塑性(clonal plasticity)、克隆内资源共享(intraclonal sharing of resources)、克隆内分工(intraclonal division of labor)、克隆储存(clonal storage)、分株选择性放置(selective placement of ramets)和克隆构型之间的权衡(trade-off between clonal architectures)等,充分利用生境中异质性分布的各种资源,很好地适应高度异质性生境,从而提高自身的抗干扰能力和种间的竞争力^[15-28]。另一方面,克隆植物能够对其所处的生境产生直接和间接的影响^[29-31]。例如:克隆植物将更多的分株放置到资源丰富的斑块中,通过凋落物分解,使得资源丰富的斑块内资源更为富集,从而间接增强其生境的资源异质性^[14,32];克隆植物相连分株间存在着水分、养分资源和光合产物的整合^[33-39],从而克隆植物能够将土壤中的水分和养分从资源丰富的斑块中搬运到另外的资源贫乏的斑块中并释放,并且这些再分配的资源能够为其它植物所利用^[31,40]。

毛乌素沙地是我国四大沙地之一,沙基质及其导致的生境高度异质性是沙地生态系统的主要生态因素^[41-42]。克隆植物因其对高异质性生境的高适应性,在毛乌素沙地植物群落中占据重要地位^[3]。作为响应性状,对植物克隆性如何帮助克隆植物适应沙地生境的研究已经非常多^[15-17];但作为效应性状,植物克隆性如何影响沙地植物群落结构和功能的研究非常少。本研究通过野外控制实验,研究了根茎型克隆植物赖草的

水分再分配功能对植物群落结构和功能的影响。拟验证以下假设:基于水分再分配过程,根茎型克隆植物赖草能够对其相邻植物的生长产生影响,进而影响毛乌素沙地植物群落的结构和功能。

1 材料与方法

1.1 实验地点

研究地点位于中国科学院鄂尔多斯沙地草地生态研究站(Ordos Sandland Ecological Station, CAS, 北纬 39°29′; 东经 110°11′, 海拔 1290 m, 以下简称“鄂尔多斯生态站”), 地处毛乌素沙地东部。毛乌素沙地是鄂尔多斯高原的主体部分, 为半干旱气候下的草原沙地, 境内高度不等的沙丘与丘间低地相间分布, 景观异质性十分强烈。

水分是毛乌素沙地的限制因子。年均降水量为 250—450 mm, 并且降水变率大, 年际降水相对平均变率为 18%—28%。在全年的季节分布上, 以夏季最多, 7 月和 8 月份占全年降水总量的 50%—60%。毛乌素沙地潜在蒸发量是降水量的 4—9 倍, 自东南向西北递增。

1.2 实验材料

赖草(*Leymus secalinus* (Georgi.) Tzvel) 是禾本科赖草属多年生草本植物, 具有细长的下伸和横走的根茎。秆单生或丛生, 直立, 高 40—100 cm。旱中生性植物, 生境范围较广, 多见于沙丘(地)、平原绿洲及山地草原带。赖草属于典型的根茎型克隆植物, 其地下根茎可以产生很多的根茎顶端芽和根茎节芽向上发育形成新的分株, 从而实现基株的空间扩展和分株种群的持续更新^[31]。

实验选择鄂尔多斯生态站西侧赖草群落开展。群落中赖草为优势种, 分株密度为(47.4±16.2) 株/m², 植株高度为(50.3±1.1) cm, 根茎深度为(32±7.1) cm。群落中主要伴生种为角蒿(*Incarvillea sinensis*)、铁杆蒿(*Artemisia sacrirum*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、硬质早熟禾(*Poa sphondylodes*)和丝叶山苦荬(*Ixeris chinensis* var. *graminifolia*)。

1.3 实验设计

2017 年 5 月 11 日, 选择 15 m×20 m 赖草为优势种的植物群落为研究区, 在研究区内设置 24 个 1 m×1 m 的样方对, 每个样方对包括 2 个相邻的 1 m×1 m 的小样方。样方对之间间隔为 2 m。每个样方对的四周用 45 cm 深的切片将地下根状茎切断。考虑到新生赖草根状茎可能对实验结果的干扰, 60 天之后(2017 年 7 月 11 日)进行了第二次切断处理。5 月 12 日开始实验处理, 包括 1) 切断根茎不加水处理; 2) 切断根茎加水处理; 3) 不切断根茎加水处理; 和 4) 不切断根茎不加水处理。其中切断根茎处理为利用 45 cm 深的切片将样方对中的两个小样方之间相连的赖草根茎切断。为避免新生根茎对实验结果的影响, 60 天之后进行了第二次切断处理。水分处理为对样方对中的一个小样方施水 3000 mL。为避免水分扩散到相邻样方, 增加的水分被人工均匀施加到小样方的中心 0.5 m×0.5 m 的区域。之后每 7 天加水处理一次, 到实验结束共加水 20 次。实验处理见图 1, 每种实验处理共有 6 个重复。

实验于 9 月 25 日结束, 分物种调查各样方中植物盖度、高度和密度; 同时分别收获各样方中赖草和其它植物种的地上部分用于测定地上生物量, 地上生物量为植物地上部分 80 °C 烘干 48 h 后的干质量。

计算各样方的植物群落多样性, 采用物种丰富度、Simpson 指数、Shannon-wiener 指数和 Pielou 指数来表征。其中:

重要值(P_i) = (相对密度+相对盖度+相对高度+相对频率)/4

物种丰富度(S): 为群落中物种数目

Simpson 指数(D) = $1 - \sum P_i^2$

Shannon-wiener 指数(H) = $-\sum P_i \ln P_i$

Pielou 指数(P) = $H/\ln S$

式中, P_i 代表 i 物种的重要值; \sum 表示样方中 S 个物种的总和。

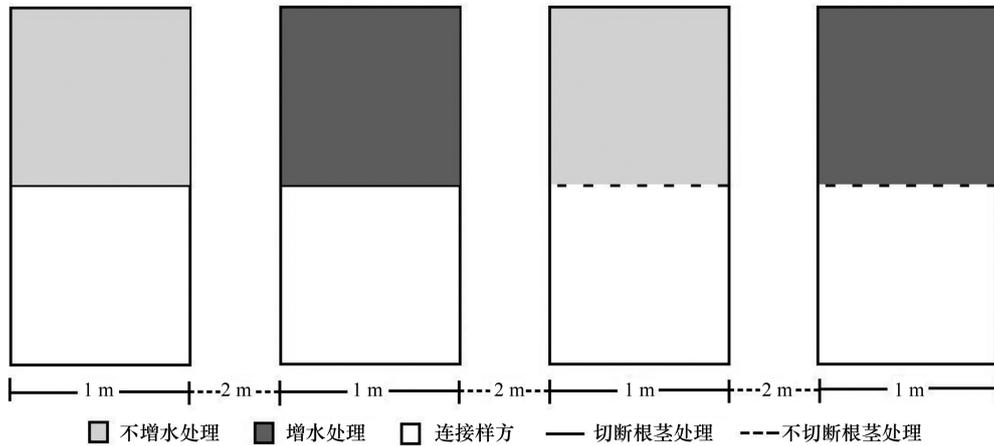


图1 实验处理

Fig.1 Experimental treatments

另外,分别计算了切断根茎处理和不切断根茎处理下各指标的增水效应系数,计算方法如下:

指标的增水效应系数 = (增水处理的指标值 - 不增水的指标值) / (增水处理的指标值 + 不增水的指标值)。

1.4 数据分析

采用 SPSS 18.0 进行数据分析,以处理样方中赖草地上生物量为协变量,通过双因素方差分析检验增水和切断根茎处理对连接样方赖草密度和地上生物量、其他植物地上生物量、总地上生物量和物种丰富度,以及样方对的植物总地上生物量、赖草地上生物量和其它植物地上生物量的影响;通过 Tukey HSD 检验不同处理间差异的显著性。通过 Pearson 相关性分析检验不同处理下处理样方赖草地上生物量、其他植物地上生物量和物种丰富度,与连接样方中赖草密度、地上生物量、其他植物地上生物量、总生物量与物种丰富度之间的相关性。

2 实验结果

增水处理显著影响了连接样方中其他植物地上生物量,一定程度上影响了连接样方总地上生物量;根茎切断处理对连接样方中各指标均没有显著影响,但水分和切断处理对连接样方中其他植物地上生物量和总地上生物量具有显著交互作用(表 1)。处理样方中赖草的重要值显著影响了连接样方中赖草的密度、其他植物地上生物量、总地上生物量、Simpson 指数、Shannon-wiener 指数和 Pielou 指数,而对连接样方中赖草生物量和物种丰富度没有显著影响(表 1)。

增水处理显著影响了样方对中植物总地上生物量和其它植物总生物量,而对赖草总地上生物量没有显著影响;切断处理对样方对中植物地上生物量及其分配均没有显著影响(表 1)。处理样方中赖草重要值显著影响了整个样方对中植物总地上生物量和赖草总生物量,对其他植物地上生物量具有一定影响。

切断增水处理下,处理样方中物种丰富度与连接样方中物种丰富度呈显著负相关;切断不增水处理下,处理样方中赖草地上生物量与连接样方中赖草密度和地上生物量呈显著正相关,物种丰富度呈显著正相关;不切断增水处理下,连接样方中的其他植物地上生物量和总地上生物量与处理样方赖草地上生物量呈显著正相关;不切断不增水(对照)处理下,处理样方物种丰富度与相连样方总地上生物量呈显著正相关(表 2)。

与切断根茎处理相比,在不切断根茎处理下,增水处理对连接样方中的赖草密度和地上生物量具有更强的负效应;增水处理对其他植物地上生物量和总地上生物量的效应由切断处理下的弱负效应转变为不切断处理下较强的正效应;而对于物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数来讲,增水处理的效应由切断处理下的正效应转变为不切断处理下的较弱的负效应(图 2)。

表 1 增水和切断处理对植物性状的影响

Table 1 Effects of water addition and rhizome severing treatments on the plant traits

性状 Plant traits	处理样方赖 草地上生物量 AB of <i>L. secalinus</i> in treated quadrat	增水处理 Water addition treatment (W)		切断处理 Rhizome severing treatment (S)		水分×切断 W×S			
		<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>		
		连接样方 In the connected quadrat	赖草密度	5.119	0.045	0.757	0.403	0.626	0.446
In the connected quadrat	赖草地上生物量	4.479	0.058	0.716	0.416	0.645	0.439	0.025	0.876
	其它植物地上生物量	14.21	0.003	5.521	0.039	0.777	0.397	6.651	0.026
	总地上生物量	36.334	<0.001	3.839	0.076	0.11	0.747	7.778	0.018
	物种丰富度	0.684	0.426	1.371	0.266	0.002	0.967	3.037	0.109
	Simpson 指数	7.219	0.021	0.611	0.451	0.054	0.821	4.486	0.058
	Shannon-wiener 指数	7.517	0.019	0.002	0.963	0.148	0.708	3.909	0.074
	Pielou 指数	9.541	0.010	1.897	0.196	0.008	0.932	0.770	0.399
样方对 In the quadrat pair	总地上生物量	16.445	0.002	5.41	0.04	0.134	0.721	2.278	0.159
In the quadrat pair	赖草地上生物量	20.982	0.001	0.208	0.657	0.708	0.418	0.006	0.938
	其它植物地上生物量	3.444	0.09	7.302	0.021	0.004	0.953	2.416	0.148

AB:地上生物量 Aboveground biomass;处理样方中赖草地上生物量为协变量 AB of *L. secalinus* in the treated quadrat as covariate

表 2 处理样方与连接样方植物性状相关性

Table 2 Correlation between plant traits in treated quadrat and which in connected quadrat

实验处理 Treatment	处理样方 In treated quadrat	连接样方 In connected quadrat				
		赖草密度 Plant density of <i>L. secalinus</i>	赖草地上 生物量 AB of <i>L. secalinus</i>	其他植物 地上生物量 AB of other plant species	总地上生物量 Total AB	物种丰富度 Species richness
CW	赖草地上生物量	0.822	0.923	0.718	0.866	-0.785
	其他植物地上生物量	-0.004	-0.219	0.16	-0.088	0.827
	物种丰富度	0.467	0.658	0.342	0.557	-0.985*
CW0	赖草地上生物量	0.998**	0.984*	0.07	0.873	0.362
	其他植物地上生物量	0.579	0.607	0.849	0.85	-0.519
	物种丰富度	0.312	0.341	-0.577	0.07	0.953*
NCW	赖草地上生物量	0.511	0.197	0.959*	0.975*	0.934
	其他植物地上生物量	-0.502	-0.714	0.212	0.122	0.13
	物种丰富度	-0.746	-0.827	0.198	0.095	0.477
NCW0	赖草地上生物量	0.897	0.864	0.391	0.708	-0.634
	其他植物地上生物量	0.896	0.861	0.376	0.695	-0.647
	物种丰富度	0.577	0.646	0.881	0.953*	0.346

CW:切断增水处理 Rhizome severing with water addition treatment;CW0:切断不增水处理 Rhizome severing without water addition treatments; NCW:不切断增水处理 Rhizome connecting with water addition treatment;NCW0:不切断不增水处理 Rhizome connecting without water addition treatment; *、** 分别表示差异显著性 $P<0.05$ 、 $P<0.01$

切断根茎处理下,增水处理显著提高了处理样方中其他植物地上生物量和总生物量,而对相连样方总生物量、赖草地上生物量和其他植物地上生物量均没有影响;不切断根茎处理下,增水处理显著提高了处理样方和连接样方的其他植物地上生物量,降低了连接样方中赖草地上生物量(图 3)。增水处理下,切断根茎显著降低了连接样方中其他植物地上生物量,以及处理样方和连接样方的总地上生物量;不增水处理下,切断根茎处理对处理样方和连接样方的地上生物量及其分配均没有显著影响(图 3)。

对样方对而言,不同处理间样方对的总生物量和赖草生物量均没有显著差异;但在不切断处理下,增水显著增加了样方对的其他植物地上生物量(图 4)。不同处理下,处理样方和连接样方的丰富度指数、Simpson 指

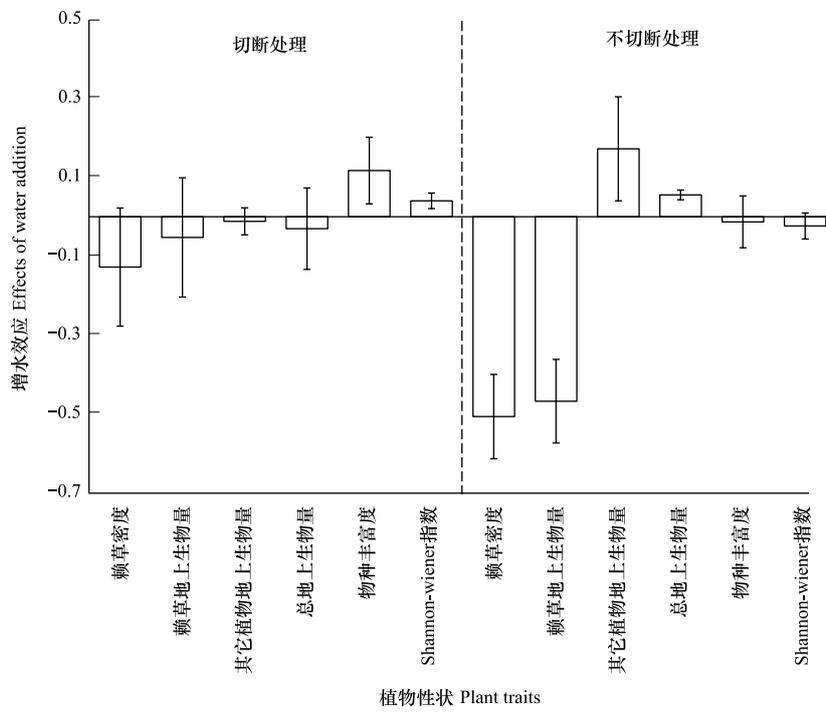


图2 切断和不切断处理下连接样方中各植物性状的增水效应

Fig.2 Effect of water addition on plant traits in connected quadrat under rhizome severing and connecting treatments

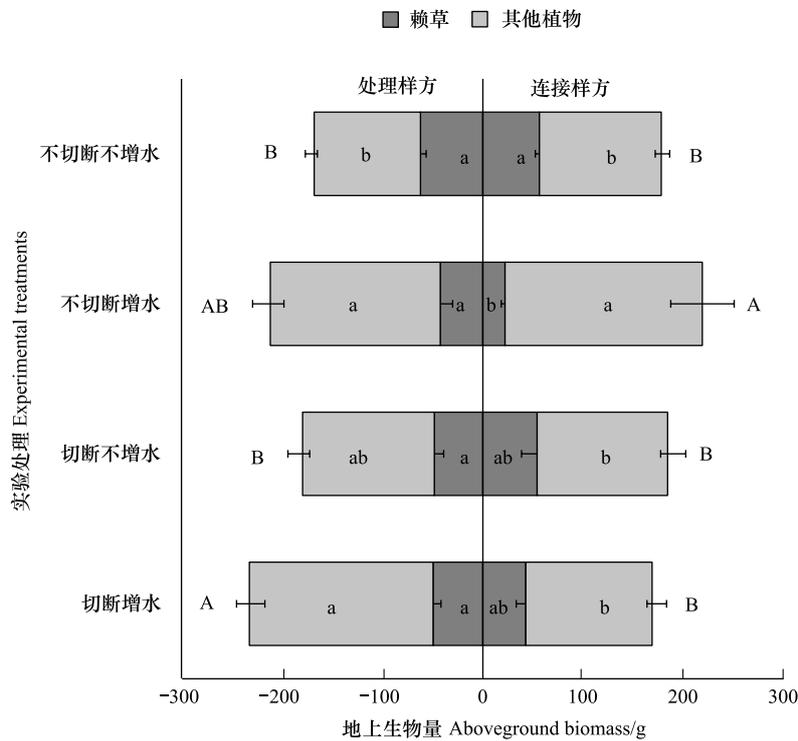


图3 不同实验处理下处理样方和连接样方中赖草和其他植物地上生物量

Fig.3 Aboveground biomass of *L. secalinus* and of other plant species in treated quadrats and connected quadrats under different experimental treatments

不同字母表示不同处理间差异显著 ($P < 0.05$)

数、Shannon-wiener 指数和 Pielou 指数均没有显著差异(图 5)。

3 讨论

克隆植物能够通过根状茎或匍匐茎等水平克隆器官将资源从一个分株运输到另一个分株^[36,43-45];同时,大量证据还表明植物根系可以通过水力再分配将资源释放到土壤中^[46-49]。前期研究也证实这些再分配的资源能够被克隆植物的相邻植物所利用^[31,40]。这意味着克隆植物具有土壤资源的水平空间再分配能力。考虑到克隆植物,特别是游击型克隆植物往往形成巨大的克隆网络^[6-7],克隆植物对资源水平空间再分配过程可能会对整个植物群落的结构和功能产生影响^[14,31,40,50]。本研究结果表明,在不切断赖草根茎情况下,增水不仅显著提高了处理样方中其他植物的地上生物量,也显著提高了相连接样方中其他植物的地上生物量(图 3);处理样方中赖草地上生物量与连接样方中其他植物生物量显著相关(表 2)。这些结果证实了我们的假说,即:基于水分再分配过程,根茎型克隆植物赖草的克隆网络能够对其相邻植物的生长产生影响,进而影响植物群落的结构和功能。

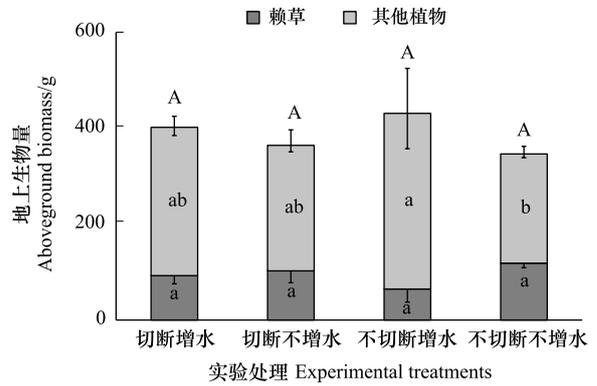


图 4 不同实验处理下样方中对赖草和其他植物总地上生物量
Fig.4 Aboveground biomass of *L. secalinus* and other plant species in the quadrat pairs under different experimental treatments
 不同字母表示不同处理间差异显著($P < 0.05$)

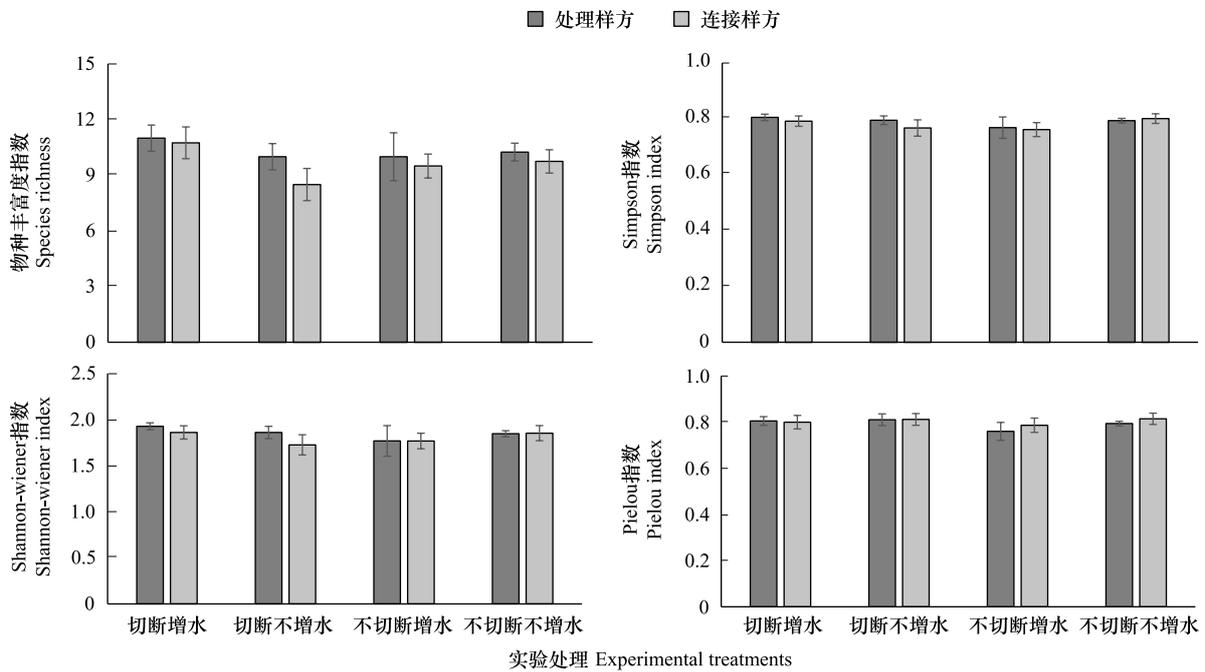


图 5 不同实验处理下处理样方和连接样方中的植物多样性指数
Fig.5 Plant diversity indexes in treated quadrats and connected quadrats under different treatments

克隆植物对土壤资源的水平再分配能力受到资源转移能力和向土壤释放资源能力的限制^[51-52]。一方面,尽管克隆植物相连分株间的物质传输可能由植物体本身的源-汇关系所引起,但资源异质性的对比度大小,将加强或减弱这种植物本身源-汇关系所确定的克隆整合作用能力,共同决定相连分株间实际物质传输

的方向和量^[16]。资源异质性的对比度是指不同斑块间关于一定环境因子在量上不同的程度^[53]。在本研究中,增水处理增加了两个相连样方间水分资源异质性的对比度,促使赖草相连分株间发生了水分资源的克隆内整合,从而实现赖草对水分资源在两个样方间的转移。研究结果中,不切断根茎处理下增水显著提高了连接样方中植物总地上生物量,意味着水分从处理样方被转移到了连接样方中。另一方面,当植物根系的水势高于根系周围最干燥的土壤水势的时候^[46,54],由于植物体内缺乏充分抑制水分流出的组织^[55],植物根内的水分有可能沿水势梯度流入水势更低的土壤中。本研究中,增水处理下不切断根茎处理显著提高了连接样方中其他植物种地上生物量,这意味着由赖草的克隆整合作用所传输过来的水分在一定程度上被赖草的相邻植物所利用,从而证实了植物克隆性所导致的水分水平空间再分配的发生。

克隆植物的资源再分配功能能够直接或间接地影响植物群落的结构与功能,具有重要的生态意义,特别是对于像毛乌素沙地这种高异质性的生态系统。首先,它能够改变群落生境中土壤资源(包括水分和养分资源)的空间分布,缓解相对干旱或贫瘠的土壤斑块资源匮乏状况,促进植物水分利用和养分吸收^[56-58]。本研究中,与切断处理相比,增水处理在没有影响处理样方中植物地上生物量的同时,显著提高了相连样方的植物地上生物量,从而提高了整个样方对的总地上生物量,表明赖草对水分的再分配功能,提高了整个植物群落对异质性分布的水分资源的利用效率。其次,在群落尺度上,它增加了克隆植物及其邻近植物在系统内的竞争能力,能够改变群落的物种组成^[59-60];通过改变群落微生境,能够对植物群落生物量分布格局产生影响^[61]。在一个研究植物克隆性对人工组配群落结构的影响实验中,植物克隆性削弱了群落中优势种的地上生物量,而提高了非优势种的生物量^[62]。本研究的结果与之相似,赖草的水分再分配能力提高了群落中其他植物种的地上生物量,抑制了赖草自身的地上生物量。另外,通过改变局部土壤内微生物的活性和土壤温湿度等条件,克隆植物的资源再分配能力还可以影响植物群落中凋落物分解速率,从而改变群落物质循环过程^[63-64]。

植物克隆性在群落和生态系统中的作用十分显著,且这种作用在不同的群落和生态系统中也存在差异^[16]。Wilsey^[65]在植物克隆性对草原生态系统初级生产力影响的研究中发现切断匍匐茎连接显著降低了群落的地上生物量;Yu 等人^[57]研究表明切断样方内外羊柴(*Hedysarum laeve*)根状茎连接并不显著影响沙地群落的物种组成和地上生物量。本研究中,不增水情况下,克隆整合对群落总地上生物量、赖草地上生物量和其他植物地上生物量均没有显著影响;但增水情况下,克隆整合显著提高了群落的总地上生物量和其他植物地上生物量。这表明植物克隆性对群落结构和功能的影响不仅与克隆植物本身特性密切相关,还受到环境条件的影响。

与本研究预计所不同的是,切断赖草根茎处理本身对连接样方的所有性状均没有显著影响;切断与水分处理的交互作用也仅对连接样方中其他植物地上生物量和总地上生物量显著,以及对 Simpson 指数和 Shanon-wiener 指数具有一定的交互作用(表 1)。这可能的原因有两个,一是为避免样方外的相连赖草分株可能对实验结果产生的影响,实验中对处理样方和连接样方外周均进行了赖草根茎切断处理,这在一定程度上可能降低了实验处理的效果。另一个原因是可能与赖草的克隆整合单元(Integrated Physiological Unit)的大小有关。克隆整合单元是指克隆植物的克隆网络中能够进行资源整合的生理单元,它的大小具有种间特异性,包括几个到几十个或者更多的相连分株^[66-69]。一个克隆片断可能包括 1 个或多个克隆整合单元,克隆整合单元的数量随着克隆片断增大而变多^[66]。理论上讲,如果赖草的克隆整合单元小于处理样方大小,切断根茎对克隆整合的影响可能会变小。

在毛乌素沙地,克隆植物对资源的再分配现象在自然条件下较为普遍。毛乌素沙地高的生境异质性使得克隆植物,特别是游击型克隆植物的相连分株往往处于不同的生境斑块中,促使其分株间克隆整合的发生,水分和养分等资源在克隆内进行迁移。同时,沙基质导致土壤持水能力差,再加上半干旱区少雨和高潜在蒸发量等特点,植物根系水势高于土壤水势的情况时有发生,这使得植株体内的资源向土壤中释放成为可能。两者共同作用下,克隆植物实现了对资源的水平空间再分配。克隆植物性的资源再分配能力使得克隆植物在毛乌素沙地植被恢复与稳定性维持中具有广泛的应用前景。例如,在毛乌素沙地斑块状退化的植被的恢复过程

中,因其快速克隆扩展能力,克隆植物往往能够先进入植被空白斑块^[70],通过资源再分配改变空白斑块的微生境,从而促进退化植被的恢复与重建;在毛乌素沙地草地灌丛化过程中,克隆植物可以增强灌丛内外的资源交换^[18],从而在一定程度上影响沙地草地统灌丛化进程及生态学效应。但目前对植物克隆性如何影响群落和生态系统结构与功能知之甚少。本研究仅研究了克隆植物通过克隆整合对水分资源再分配的影响,而没有讨论克隆植物分株选择性放置后通过凋落物分解形成的资源再分配过程;同时,本研究仅持续了一个生长季,对于植物群落研究而言,这个实验周期相对较短。进一步研究应关注于植物克隆性对资源水平空间再分配的作用机理及其影响因子,以及植物克隆性的群落生态学效应。

4 小结

克隆植物能够将水分和养分等资源进行水平空间上的再分配,并且这些再分配的水分资源能够被其相邻植物所利用^[31,34,40]。本研究中通过野外控制实验,进一步证实了克隆植物赖草能够通过水分再分配,利用高水分生境中的水分来改变相连的低水分生境中植物群落的结构和功能(表现其他植物种地上生物量和总地上生物量的增加),并且提高了水分利用效率(表现为两个生境斑块的总生物量增加)。在高生境异质性的毛乌素沙地,克隆植物的资源再分配功能具有重要的生态意义和广泛的应用前景。厘清植物克隆性资源再分配的关键影响因子,量化其对生态系统结构与功能的影响,是克隆植物生态学的重要研究方向。

参考文献(References):

- [1] Song M H, Dong M. Clonal plants and plant species diversity in wetland ecosystems in China. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13(2): 237.
- [2] 沈栋伟,李媛媛,陈小勇. 植物克隆多样性与生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, 31(4): 552-560.
- [3] 朱雅娟,叶学华,初玉,高树琴,董鸣. 降水对鄂尔多斯高原克隆植物分布的影响. *生态学报*, 2020, 40(3): 952-963.
- [4] 宋明华,董鸣,蒋高明,李凌浩. 东北样带上的克隆植物及其重要性与环境的关系. *生态学报*, 2001, 21(7): 1095-1103.
- [5] 杨允菲,李建东. 松嫩平原几种根茎型禾草种群的营养繁殖特性及其持续更新分析. *草业学报*, 1996, 5(2): 43-48.
- [6] Liu F H, Yu F H, Liu W S, Krüsi B O, Cai X H, Schneller J J, Dong M. Large clones on cliff faces: expanding by rhizomes through crevices. *Annals of Botany*, 2007, 100(1): 51-54.
- [7] Song Y B, Yu F H, Keser L H, Dawson W, Fischer M, Dong M, van Kleunen M. United we stand, divided we fall: a meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. *Oecologia*, 2013, 171(2): 317-327.
- [8] Evans J P. Nitrogen translocation in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, 1988, 77(1): 64-68.
- [9] 董鸣,阿拉腾宝,邢雪荣,王其兵. 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.
- [10] Ye X H, Yu F H, Dong M. A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. *Annals of Botany*, 2006, 98(1): 187-191.
- [11] Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, 2001, 38(3): 497-508.
- [12] Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the holy grail. *Functional Ecology*, 2002, 16(5): 545-556.
- [13] 孟婷婷,倪健,王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150-165.
- [14] Cornelissen J H C, Song Y B, Yu F H, Dong M. Plant traits and ecosystem effects of clonality: a new research agenda. *Annals of Botany*, 2014, 114(2): 369-376.
- [15] Yu F H, Dong M, Krüsi B. Clonal integration helps *Psammodloia villosa* survive sand burial in an inland dune. *New Phytologist*, 2004, 162(3): 697-704.
- [16] 董鸣. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社, 2011.
- [17] Ye X H, Gao S Q, Liu Z L, Zhang Y L, Huang Z Y, Dong M. Multiple adaptations to light and nutrient heterogeneity in the clonal plant *Leymus secalinus* with a combined growth form. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 2015, 213: 49-56.
- [18] Saixiyala, Yang D, Zhang S D, Liu G F, Yang X J, Huang Z Y, Ye X H. Facilitation by a spiny shrub on a rhizomatous clonal herbaceous in thickening-grassland in Northern China: increased soil resources or shelter from herbivores. *Frontiers in Plant Science*, 2017, 8: 809.
- [19] Chen D, Ali A, Yong X H, Lin C G, Niu X H, Cai A M, Dong B C, Zhou Z X, Wang Y J, Yu F H. A multi-species comparison of selective placement patterns of ramets in invasive alien and native clonal plants to light, soil nutrient and water heterogeneity. *Science of the Total Environment*, 2019,

- 657: 1568-1577.
- [20] Zhang D M, Zhao W Z, Luo W C. Effect of the population density on belowground bud bank of a rhizomatous clonal plant *Leymus secalinus* in Mu Us sandy land. *Journal of Plant Research*, 2019, 132(1): 69-80.
- [21] Pu L, Cheng L, Li A, Liang S, Wei Q, Wu S L, He L X, Xu X N, Lei N F, Chen J S. Effects of clonal integration on allelopathy of invasive plant *Wedelia trilobata* under heterogeneous light conditions. *Journal of Plant Ecology*, 2022, 15(3): 663-671.
- [22] Cao X X, Xue W, Lei N F, Yu F H. Effects of clonal integration on foraging behavior of three clonal plants in heterogeneous soil environments. *Forests*, 2022, 13(5): 696.
- [23] Chai X X, Sun X L, Cui X Y, Johnson P G, Fu Z H. Clonal integration systemically regulates leaf microstructure of *Bouteloua dactyloides* interconnected ramets to better adapt to different levels of simulated insect herbivory. *AoB Plants*, 2022, 15(2): plac062.
- [24] Lu Z J, Franklin S B. Clonal integration and regeneration in bamboo *Bashania fargesii*. *Forest Ecology and Management*, 2022, 523: 120504.
- [25] Wang J Y, Xu T T, Wang Y, Li G Y, Abdullah I, Zhong Z W, Liu J S, Zhu W Y, Wang L, Wang D L, Yu F H. A meta-analysis of effects of physiological integration in clonal plants under homogeneous vs. heterogeneous environments. *Functional Ecology*, 2021, 35: 578-589.
- [26] Zhang H X, Chen S C, Bonser S P, Hitchcock T, Moles A T. Factors that shape large-scale gradients in clonality. *Journal of Biogeography*, 2023, 50(5): 827-837.
- [27] Zhang L M, Alpert P, Yu F H. Nutrient foraging ability promotes intraspecific competitiveness in the clonal plant *Hydrocotyle vulgaris*. *Ecological Indicators*, 2022, 138: 108862.
- [28] 冯欣悦, 于跃, 张丽, 郭海天, 胡紫薇, 王建永, 于飞海. 植物克隆整合生态效应及潜在应用. *生态学报*, 2024, 44(5): 2149-2158.
- [29] Klimešová J, Mudrák O, Martínková J, Lisner A, Lepš J, Filartiga A L, Ottaviani G. Are belowground clonal traits good predictors of ecosystem functioning in temperate grasslands? *Functional Ecology*, 2021, 35(3): 787-795.
- [30] Ma X W, Yu W C, Tao M, Zhang C, Zhang Z Q, Yu D, Liu C H. Clonal integration in *Vallisneria natans* alters growth and the rhizosphere microbial community of neighboring plants under heterogeneous conditions. *Plant and Soil*, 2023, 482(1): 297-311.
- [31] Tian Y Q, Cui Y, Wen S H, Li X B, Song M H, Chen X X, Zhang Y, Xu X L, Kuzyakov Y. Clonal integration under heterogeneous water environment increases plant biomass and nitrogen uptake in a temperate steppe. *Plant and Soil*, 2023, 491(1): 145-159.
- [32] Magyar G, Kertész M, Oborny B. Resource transport between ramets alters soil resource pattern; a simulation study on clonal growth. *Evolutionary Ecology*, 2004, 18(5): 469-492.
- [33] Lotscher M, Hay M J M. Genotypic differences in physiological integration, morphological plasticity and utilization of phosphorus induced by variation in phosphate supply in *Trifolium repens*. *The Journal of Ecology*, 1997, 85(3): 341.
- [34] de Kroon H, van der Zalm E, van Rheenen J W A, van Dijk A, Kreulen R. The interaction between water and nitrogen translocation in a rhizomatous sedge (*Carex flacca*). *Oecologia*, 1998, 116(1): 38-49.
- [35] 张称意, 杨持, 董鸣. 根茎半灌木羊柴对光合同化物的克隆整合. *生态学报*, 2001, 21(12): 1986-1993.
- [36] Roiloa S R, Hutchings M J. The effects of physiological integration on biomass partitioning in plant modules: an experimental study with the stoloniferous herb *Glechoma hederacea*. *Plant Ecology*, 2013, 214(4): 521-530.
- [37] Dong B C, Zhang L M, Li K Y, Hu X T, Wang P, Wang Y J, Luo F L, Li H L, Yu F H. Effects of clonal integration and nitrogen supply on responses of a clonal plant to short-term herbivory. *Journal of Plant Ecology*, 2019, 12(4): 624-635.
- [38] Xue W, Huang L, Sheng W J, Zhu J T, Li S Q, Yu F H. Contrasting effects of plant-soil feedbacks on growth and morphology of physically-connected daughter and mother ramets in two clonal plants. *Plant and Soil*, 2022, 472(1): 479-489.
- [39] Yu W H, Zhang L M, Luo F L, Yu F H, Li M H. Roles of clonal parental effects in regulating interspecific competition between two floating plants. *Frontiers in Plant Science*, 2022, 13: 924001.
- [40] Ye X H, Zhang Y L, Liu Z L, Gao S Q, Song Y B, Liu F H, Dong M. Plant clonal integration mediates the horizontal redistribution of soil resources, benefiting neighboring plants. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 77.
- [41] 张新时. 毛乌素沙地的生态背景及其草地建设的原则与优化模式. *植物生态学报*, 1994, 18(1): 1-16.
- [42] 陈仲新, 张新时. 毛乌素沙化草地景观生态分类与排序的研究. *植物生态学报*, 1996(5), 20: 423-437.
- [43] Alpert P. Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations; ramets from grassland are selfish. *Oecologia*, 1999, 120(1): 69-76.
- [44] Kleunen V, Fischer, Schmid. Clonal integration in *Ranunculus reptans*; by-product or adaptation? *Journal of Evolutionary Biology*, 2000, 13(2): 237-248.
- [45] Shi J M, Mao S Y, Wang L F, Ye X H, Wu J, Wang G R, Chen F S, Yang Q P. Clonal integration driven by source-sink relationships is constrained by rhizome branching architecture in a running bamboo species (*Phyllostachys glauca*): a 15N assessment in the field. *Forest Ecology and Management*, 2021, 481: 118754.
- [46] Brooks J R, Meinzer F C, Warren J M, Domec J C, Coulombe R. Hydraulic redistribution in a Douglas-fir forest: lessons from system manipulations.

- Plant, Cell & Environment, 2006, 29(1): 138-150.
- [47] Moreira M Z, Scholz F G, Bucci S J, Sternberg L S, Goldstein G, Meinzer F C, Franco A C. Hydraulic lift in a neotropical savanna. Functional Ecology, 2003, 17(5): 573-581.
- [48] Leffler A J, Peek M S, Ryel R J, Ivans C Y, Caldwell M M. Hydraulic redistribution through the root systems of senesced plants. Ecology, 2005, 86(3): 633-642.
- [49] Smart D R, Carlisle E, Goebel M, Núñez B A. Transverse hydraulic redistribution by a grapevine. Plant, Cell & Environment, 2005, 28(2): 157-166.
- [50] Cao T T, Shi M, Zhang J B, Ji H X, Wang X, Sun J L, Chen Z X, Li Q, Song X Z. Nitrogen fertilization practices alter microbial communities driven by clonal integration in Moso bamboo. Science of the Total Environment, 2024, 924: 171581.
- [51] Nadezhkina N, David T S, David J S, Ferreira M I, Dohnal M, Tesář M, Gartner K, Leitgeb E, Nadezhdin V, Cermak J, Jimenez M S, Morales D. Trees never rest: the multiple facets of hydraulic redistribution. Ecohydrology, 2010, 3(4): 431-444.
- [52] Neumann R B, Cardon Z G. The magnitude of hydraulic redistribution by plant roots: a review and synthesis of empirical and modeling studies. New Phytologist, 2012, 194(2): 337-352.
- [53] Stueffer J F, De Kroon H, During H J. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labor in a clonal plant. Functional Ecology, 1996, 10(3): 328.
- [54] Scholz F G, Bucci S J, Goldstein G, Meinzer F C, Franco A C. Hydraulic redistribution of soil water by neotropical savanna trees. Tree Physiology, 2002, 22(9): 603-612.
- [55] Caldwell M M, Dawson T E, Richards J H. Hydraulic lift: consequences of water efflux from the roots of plants. Oecologia, 1998, 113(2): 151-161.
- [56] Dong M, Alaten B. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammodloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. Plant Ecology, 1999, 141: 53-58.
- [57] Yu F H, Wang N, He W M, Dong M. Effects of clonal integration on species composition and biomass of sand dune communities. Journal of Arid Environments, 2010, 74(6): 632-637.
- [58] He W M, Alpert P, Yu F H, Zhang L L, Dong M. Reciprocal and coincident patchiness of multiple resources differentially affect benefits of clonal integration in two perennial plants. Journal of Ecology, 2011, 99(5): 1202-1210.
- [59] Wang N, Yu F H, Li P X, He W M, Liu F H, Liu J M, Dong M. Clonal integration affects growth, photosynthetic efficiency and biomass allocation, but not the competitive ability, of the alien invasive *Alternanthera philoxeroides* under severe stress. Annals of Botany, 2008, 101(5): 671-678.
- [60] Liu H D, Yu F H, He W M, Chu Y, Dong M. Clonal integration improves compensatory growth in heavily grazed ramet populations of two inland-dune grasses. Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants, 2009, 204(4): 298-305.
- [61] 陈亚明, 傅华, 张荣, 万长贵. 根——土界面水分再分配研究现状与展望. 生态学报, 2004(5), 24: 1040-1047.
- [62] Yu F H, Wang N, Alpert P, He W M, Dong M. Physiological integration in an introduced, invasive plant increases its spread into experimental communities and modifies their structure. American Journal of Botany, 2009, 96(11): 1983-1989.
- [63] Jensen R D, Taylor S A, Wiebe H H. Negative transport & resistance to water flow through plants. Plant Physiology, 1961, 36(5): 633-638.
- [64] Mooney H A, Gulmon S L, Rundel P W, Ehleringer J. Further observations on the water relations of *Prosopis tamarugo* of the northern Atacama desert. Oecologia, 1980, 44(2): 177-180.
- [65] Wilsey B. Clonal plants in a spatially heterogeneous environment: effects of integration on serengeti grassland response to defoliation and urine-hits from grazing mammals. Plant Ecology, 2002, 159(1): 15-22.
- [66] Marshall C. Sectoriality and physiological organisation in herbaceous plants: an overview. Vegetatio, 1996, 127(1): 9-16.
- [67] Derner J D, Briske D D. An isotopic (^{15}N) assessment of intraclonal regulation in C_4 perennial grasses: ramet interdependence, independence or both? Journal of Ecology, 1998, 86(2): 305-314.
- [68] Hutchings M. Clonal plants as cooperative systems: benefits in heterogeneous environments. Plant Species Biology, 1999, 14(1): 1-10.
- [69] Oborny B. External and internal control in plant development. Complexity, 2004, 9(3): 22-28.
- [70] 叶学华, 董鸣. 毛乌素沙地克隆植物对风蚀坑的修复. 生态学报, 2011, 31(19): 5505-5511.