

DOI: 10.20103/j.stxb.202411182825

李冬梅, 田家泰, 董亚威, 陶金, 辛智鸣, 张志铭, 钱建强. 干旱沙区根茎型克隆植物藜子朴应对沙埋干扰的权衡策略. 生态学报, 2025, 45(15):

Li D M, Tian J T, Dong Y W, Tao J, Xin Z M, Zhang Z M, Qian J Q. Trade-off strategies of rhizomatous clonal species *Inula salsoloides* in response to sand burial in arid sand dunes. Acta Ecologica Sinica, 2025, 45(15):

干旱沙区根茎型克隆植物藜子朴应对沙埋干扰的权衡策略

李冬梅¹, 田家泰¹, 董亚威¹, 陶金¹, 辛智鸣², 张志铭¹, 钱建强^{1,*}

¹ 河南农业大学林学院, 郑州 450046

² 中国林业科学研究院沙漠林业实验中心, 磴口 015200

摘要: 根茎型克隆植物在沙丘生态系统中占据优势, 并在沙区植被恢复与重建中发挥关键作用, 但其不同结构与功能应对风沙干扰的权衡策略尚未阐明。以乌兰布和沙漠固定沙丘优势根茎型克隆植物藜子朴(*Inula salsoloides*)为研究对象, 通过研究不同沙埋深度下的生长格局、繁殖策略与克隆生长构型, 旨在探究根茎型克隆植物应对沙生环境的关键权衡策略。结果表明: 随沙埋深度增加, 生殖分枝数量与生物量显著增加, 而营养分枝无明显变化, 二者相对占比呈相反变化趋势; 花序数量与生物量显著增加而地下芽数量与生物量无明显变化, 同时花序数量与生物量占比显著增加, 而地下芽数量与生物量占比显著降低; 根茎芽数量、生物量及其相对占比显著减小, 分蘖芽则显著增加。研究表明, 根茎型克隆植物藜子朴进化形成多种权衡策略以应对沙生环境, 表现为严重沙埋干扰下倾向于进行生殖生长, 增强有性繁殖潜力, 且表现出更强的垂直生长能力。本研究初步阐明了根茎型克隆植物适应沙生环境的关键权衡策略, 为预测种群结构与群落动态及沙区植被恢复重建提供重要理论依据。

关键词: 干旱沙区; 克隆植物; 沙埋; 资源分配; 权衡策略

Trade-off strategies of rhizomatous clonal species *Inula salsoloides* in response to sand burial in arid sand dunes

LI Dongmei¹, TIAN Jiatai¹, DONG Yawei¹, TAO Jin¹, XIN Zhiming², ZHANG Zhiming¹, QIAN Jianqiang^{1,*}

¹ College of Forestry, Henan Agricultural University, Zhengzhou 450046, China

² Experimental Center of Desert Forestry, Chinese Academy Forestry, Dengkou 015200, China

Abstract: Due to their various advantages such as strong lateral spread ability, physiological integration, resource foraging behavior, and risk-spreading strategies, rhizomatous clonal species dominate sand dune ecosystems, and play an important role in the vegetation restoration and reconstruction of sandy regions. However, the trade-off strategies among different structures and functions of rhizomatous clonal species in response to aeolian disturbance have not yet been fully discussed. Thus in this study we selected the dominant rhizomatous clonal species *Inula salsoloides* on fixed sand dunes in the Ulanbuh desert as the target species. By investigating the growth pattern (reproductive growth vs. vegetative growth), reproductive strategy (sexual reproduction vs. vegetative reproduction), and clonal growth form (vertical growth by tiller buds vs. horizontal growth by rhizome buds) under different sand burial depths, we aimed to explore the key potential trade-off strategies of rhizomatous clonal species in response to the sandy environment. Results showed that with the increasing sand burial depth, the number and biomass of reproductive shoots significantly increased while there were no obvious changes in

基金项目: 国家自然科学基金项目(41877542); 河南省重点研发与推广专项(科技攻关)(232102320245)

收稿日期: 2024-11-18; **网络出版日期:** 2025-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jq.qian@henau.edu.cn

vegetative shoots, but their relative proportions showed an opposite trend. The number and biomass of inflorescences significantly increased but there were no significant changes in those of belowground buds, the number ratio and biomass ratio of inflorescences significantly increased but those of belowground buds decreased with the increasing sand burial depth. As regard with the belowground bud bank composition, the number, biomass, and their relative proportion of rhizome buds significantly decreased but those of tiller buds significantly increased with the increasing sand burial depth. Our study indicates that this rhizomatous clonal species has evolved a variety of key trade-offs to adapt to the sandy environment in arid sand dunes. Specifically, this rhizomatous clonal species tends to more proceed reproductive growth, enhance sexual reproduction potential, and adopt more vertical growth ability by increasing tiller buds with the increasing sand burial depth. This study preliminarily elucidates the key trade-offs of rhizomatous clonal species in response to sandy environment, and it not only provides an important theoretical basis for predicting clonal plant population structure and community dynamics, but also offers practical guidance for implementing vegetation restoration measures in arid sandy areas.

Key Words: arid sand dune; clonal plant; aeolian disturbance; resource allocation; trade-off strategy

为应对环境变化与干扰,植物在长期适应进化过程中会对其自身存活与繁殖策略进行调整,往往表现出不同结构与功能间的权衡,以保证其个体适合度(individual fitness)与种群持久性(population persistence)^[1]。长期以来,权衡(trade-off)被认为是植物应对环境胁迫与干扰的重要生态策略^[2]。植物通过调整其资源分配格局,优化不同结构与功能的资源投入,最大程度提高在环境胁迫与干扰下的生存能力^[3-5]。在有限资源条件下,植物增加对某一结构或功能的投入则会减低对其他结构或功能的投入,由此产生植物生活史策略中普遍存在的权衡关系^[6]。例如,植物对繁殖的资源投入中存在种子大小与数量间的权衡,植物可产生大而少的种子,利用大种子充足的资源储备提高萌发后幼苗存活率与竞争力,亦或产生小而多的种子,利用较多小种子易于传播的优势占据更大空间^[7];土壤水分受限条件下,羊草(*Leymus chinensis*)生殖生长与营养生长间存在权衡,增加营养生长的资源投入是以减少生殖生长的资源投入为代价^[8-9];竞争强度改变调整鹅绒委陵菜(*Potentilla anserine*)有性繁殖与营养繁殖之间的关系,表现为高竞争下倾向于更多投入到有性繁殖,而在低竞争下投入到营养繁殖^[10]。因此,阐明植物应对环境胁迫与干扰下的权衡策略对于揭示其适应机制至关重要。

沙丘生态系统环境胁迫与风沙干扰并存,对植物个体生长、种群维持与更新构成极大威胁^[11]。沙生植物经长期适应进化,已在生理、形态、繁殖等诸多方面形成多种适应策略与机制以应对严酷沙生环境^[12]。克隆植物因其生理整合、风险分摊、觅食行为等诸多优势,在沙丘生态系统中占据优势,亦在沙区植被恢复与重建中发挥重要作用^[13]。在贫瘠的资源环境与频繁的风沙干扰下,克隆植物需优化其资源分配格局,权衡不同结构与功能间的资源投入,以确保种群维持与更新^[14]。例如,科尔沁沙地优势根茎型禾草芦苇(*Phragmites australis*)随风沙干扰强度变化表现出分株个体大小与数量间以及垂直生长与水平扩展间的调整^[15-16];干旱流动沙丘根茎型克隆植物沙鞭(*Psammochloa villosa*)在轻度沙埋下倾向于更多采用根茎芽的横向扩展进行水平觅食以应对表层严重水分胁迫,而在重度沙埋下更多采用分蘖芽进行高生长以应对严重沙埋^[17]。然而,已有相关研究多关注克隆植物适应风沙环境在单一层面的潜在权衡关系,系统阐明根茎型克隆植物应对沙生环境的关键权衡策略对于明确植物沙生适应策略,为沙区植被恢复与生物多样性保护提供理论依据具有重要意义。

乌兰布和沙漠作为中国八大沙漠之一,位于黄河“几字湾”与风沙防治“攻坚战”关键区域,风沙活动强烈,植被稀疏^[18],该区植被恢复与重建对抑制荒漠化进程与构建有效生态屏障具有重要作用。根茎型克隆植物因其庞大的地下根茎系统与较强的抗逆能力,在沙区植被恢复与重建中发挥关键作用。蓼子朴(*Inula salsoloides*)作为乌兰布和沙漠固定沙丘优势先锋沙生植物,茎常横卧,被沙土掩盖后能够迅速产生直立分枝,形成密集植被覆盖,并可通过根茎快速拓殖以维持种群规模与竞争优势,也可通过有性繁殖产生种子实现远距离传播以逃离不利生境,因其独特的沙生适应策略,可被潜在选用于固沙与植被恢复模式物种。然而,以蓼

子朴为代表的典型沙生根茎型克隆植物不同结构与功能应对沙生环境是否以及存在何种权衡关系尚未得到系统研究。鉴于此,本研究以藜子朴为研究对象,通过研究其生殖分枝与营养分枝、花序与地下芽、分蘖芽与根茎芽在数量、生物量及其相对比例随沙埋深度的变化规律,旨在探究根茎型克隆植物生殖生长与营养生长分配、有性繁殖与营养繁殖潜力、垂直生长与水平扩展能力响应沙生环境的潜在权衡策略。研究结果将有助于丰富与完善克隆植物沙生适应策略,为干旱沙区植被恢复与重建提供重要理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究区位于乌兰布和沙漠东北部内蒙古自治区巴彦淖尔市磴口县中国林业科学研究院沙漠林业实验中心实验二场附近的固定沙丘(40°15'57"N,106°56'39"E),属于中国西北部荒漠与半荒漠过渡地带。研究区为温带大陆性季风气候,年均降水量 114.5 mm,且主要集中在 6—9 月,年均蒸散量 2397.6 mm,年均日照量普遍在 3300 h 以上;主要土壤类型为粉沙粘土和风沙土。地貌地形多为高低不等的流动、半固定、固定沙丘、平缓沙地及丘间低地相互交错呈镶嵌式分布格局,海拔在 1048—1053 m 之间。研究区气候极度干旱,植被覆盖度小,群落组成植物种类较少,植被以沙生、旱生植物为主,主要有藜子朴(*L. salsoloides*)、沙鞭(*P. villosa*)、芦苇(*P. australis*)、黑沙蒿(*Artemisia ordosica*)、白刺(*Nitraria tangutorum*)和旱蒿(*Artemisia xerophytica*)等^[19]。

1.2 研究方法

1.2.1 研究对象

藜子朴属菊科旋覆花属,为多年生菊科草本植物,生于荒漠草原带和草原带的沙地、砂砾质冲积土上,也可进入荒漠带,具有较强的繁殖能力。其横走根状茎在沙土中蜿蜒,并可进行营养繁殖,主根及根颈部位均呈淡黄色,根颈粗 0.5 cm。茎直立、斜升或平卧,圆柱形,基部稍木质,有纵条棱,由基部向上多分枝。瘦果多数,小而具冠毛,随风飘荡,极易传播,遇条件适合,便可发芽,长成新的植株^[20]。

1.2.2 实验设计

选取藜子朴集中分布的典型固定沙丘,设定 100 m×100 m 的样地,利用五点采样法确定 5 个 20 m×20 m 的样地小区。于 2022 年 5 月藜子朴生长季前期采集样本,在每个样地小区内采用追根法随机挖取生长状况相近(株高差异在±5 cm 范围内、叶片数量差异在±2 片范围内、基径差异在±0.2 cm 范围内)且地下根茎系统与地上分株部分连接完整的藜子朴克隆片段,并将克隆片段附近沙土带回用于后期种植箱盆栽处理实验。克隆片段带回实验室后,修剪分株两侧根茎至 10 cm 并按统一方向栽植于种植箱(长 80 cm、宽 40 cm、高 50 cm)。野外调查发现,藜子朴地下根茎较细,节间不明显,与水平根形态类似,根茎埋深差距较大,自然条件下无性系分株形成的最大埋深约为 40 cm。已有研究表明,轻度沙埋指沙埋深度小于植株高度的四分之一^[21],基于前期野外调查与已有相关研究,本研究将沙埋深度设定为轻度(10 cm)、中度(20 cm)、重度(30 cm)、极重度(40 cm)四个梯度,每个梯度处理移栽 20 个克隆片段,操作时用标准测量工具确保沙埋深度的准确性。每天上午 9 点和下午 5 点对移栽的藜子朴进行适当浇水,使沙土湿度保持在 20%—30%之间,依据是预实验中观察到在此条件下藜子朴生长状态相对稳定。

1.2.3 采样方法

2022 年 9 月(生长季末)对种植箱内的藜子朴进行破坏性取样,每个沙埋深度挖取 6 个大小相近的克隆片段作为重复,取样时,将地上部分和地下部分一并挖出,将所有样品挖取完成后使用滤纸包裹并喷洒适当蒸馏水,以保证样品不因水分丧失而失去活性,样品采集后尽快完成地下芽的鉴定和计数工作以保证实验数据的准确性。统计每一沙埋深度处理下藜子朴每一克隆片段的生殖分枝和营养分枝数量、花序数量、根茎芽和分蘖芽数量(图 1),将其分装至不同信封并作标记,放入烘箱内将温度调至 105 ℃杀青 30 min,在 65 ℃下烘 48 h,烘干至恒重测其生物量,并计算藜子朴各器官的数量占比和生物量占比,判定资源分配比例。

1.2.4 数据处理

在数据分析之前,将原始数据转换为藜子朴单位根茎长度(m)下各器官(生殖分枝、营养分枝、花序、根茎

芽、分蘖芽)的数量和生物量,并计算各器官的数量占比和生物量占比,然后对数据进行方差齐性与正态分布检验,数据符合方差分析先决条件(数据正态分布且通过方差齐性检验),采用单因素方差分析(One-Way ANOVA)比较不同沙埋深度下各器官数量、生物量以及所占比例的差异,采用 Duncan 法进行后续多重比较;不符合正态分布的数据采用 Kruskal-Wallis 检验并进行多重比较。统计分析采用 SPSS 27.0 进行,绘图采用 Origin 2022 完成。

2 结果与分析

2.1 蓼子朴生殖生长与营养生长对沙埋深度的响应

随沙埋深度增加,蓼子朴生殖分枝数量和生物量均显著增加,具体表现为生殖分枝数量在重度沙埋(30 cm)下显著高于轻度沙埋(10 cm),在极重度沙埋(40 cm)下显著高于轻度与中度沙埋(20 cm) ($P < 0.05$);生殖分枝生物量在重度和极重度沙埋下显著高于轻度与中度沙埋,且极重度沙埋显著高于重度沙埋($P < 0.05$);营养分枝数量与生物量随沙埋深度增加无显著变化($P > 0.05$) (图 2);极重度沙埋条件下,生殖分枝数量占比与生物量占比显著增加,而营养分枝数量占比与生物量占比显著降低($P < 0.05$) (图 2)。

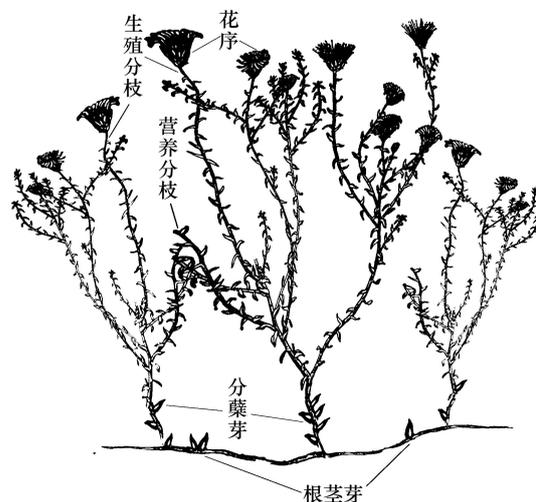


图 1 蓼子朴地下和地上器官示意图

Fig.1 Schematic representation of belowground and aboveground organs in *Inula salsaoides*

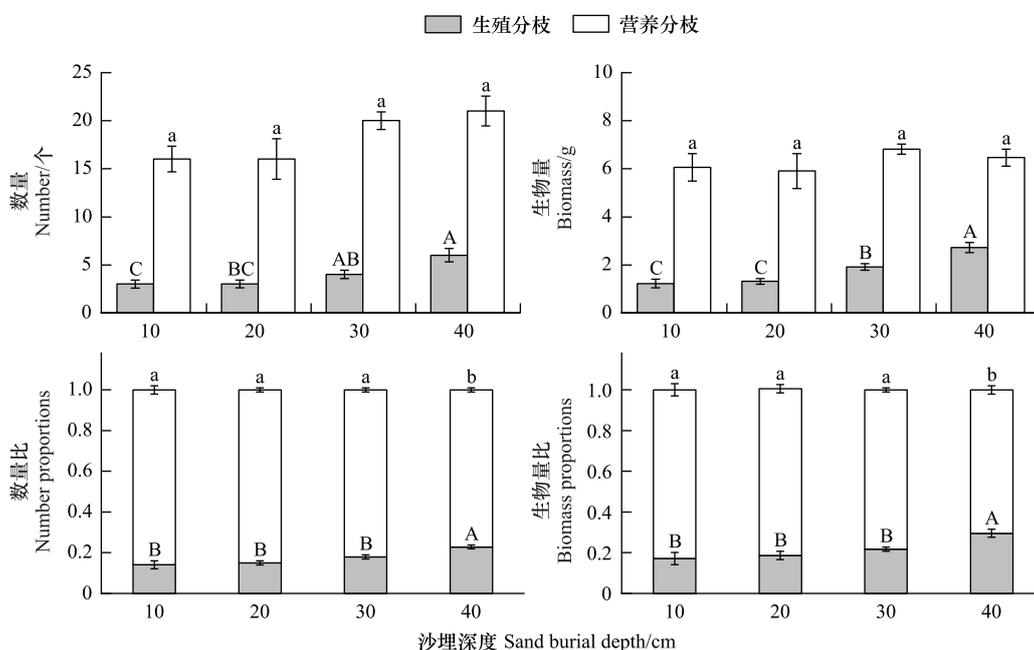


图 2 蓼子朴生殖分枝与营养分枝数量和生物量及其相对比例随沙埋深度的变化

Fig.2 Changes in the number, biomass and their proportions of reproductive- and vegetative shoots in *Inula salsaoides* with sand burial depth

图中数据为 6 次重复的平均值±标准误差,不同字母表示沙埋深度间在 $P < 0.05$ 显著水平上差异显著

2.2 蓼子朴有性繁殖与营养繁殖潜力对沙埋深度的响应

蓼子朴花序数量和生物量亦随沙埋深度增加显著增加,表现为花序数量在重度沙埋下显著高于轻度沙

埋,在极重度沙埋下显著高于轻度与中度沙埋($P<0.05$);花序生物量在重度和极重度沙埋显著高于轻度与中度沙埋,且极重度沙埋显著高于重度沙埋($P<0.05$);总芽数量随沙埋深度增加无明显变化趋势,而在重度和极重度沙埋下显著高于轻度与中度沙埋($P<0.05$)(图3);花序与总芽的数量和生物量占比随沙埋深度增加表现出相反变化趋势,相较于轻度沙埋,极重度沙埋条件下花序数量占比与生物量占比显著增加,而总芽数量占比与生物量占比显著降低($P<0.05$)(图3)。

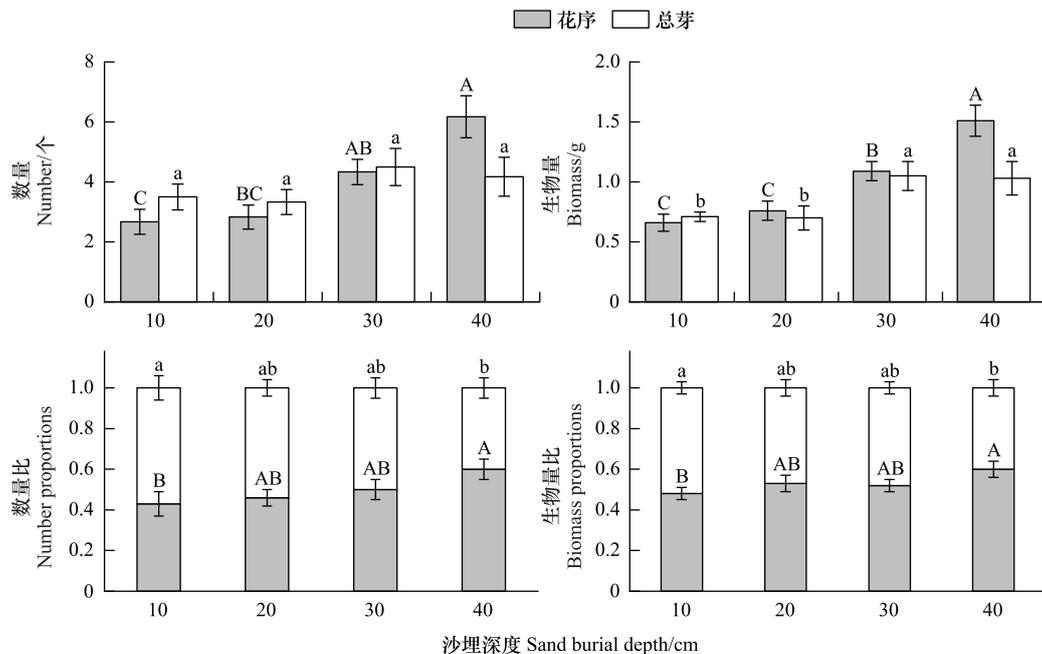


图3 藜子朴芽与花序的数量和生物量及其相对比例随沙埋深度的变化

Fig.3 Changes in the number, biomass and their proportions of buds and panicles in *Inula salsoloides* with sand burial depth

2.3 藜子朴垂直生长与水平拓展潜力对沙埋深度的响应

随沙埋深度增加,藜子朴分蘖芽数量与生物量显著增加,表现为重度与极重度沙埋显著高于轻度与中度沙埋($P<0.05$),而根茎芽数量和生物量随沙埋深度增加而显著降低,表现为根茎芽数量在轻度与中度沙埋下显著高于极重度沙埋,同时根茎芽生物量在轻度沙埋下显著最高,而在极重度沙埋下显著最低($P<0.05$)(图4);分蘖芽与根茎芽数量和生物量占比随沙埋深度增加表现出完全相反的变化规律,重度与极重度沙埋条件下分蘖芽数量占比和生物量占比显著高于轻度与中度沙埋,而根茎芽数量占比和生物量占比显著降低($P<0.05$)(图4)。

3 讨论

3.1 沙埋深度变化下生殖生长与营养生长的权衡

在有限资源环境条件下,植物能够通过调整其资源分配模式,权衡生殖生长与营养生长之间的关系,以确保个体存活与种群持久性^[22-24]。水分胁迫与风沙干扰是影响干旱沙区植物种存活与繁衍最为重要的非生物因子,二者亦表现出一定程度的对立关系^[25]。已有研究发现,干旱沙区土壤含水量随沙埋深度增加而增加^[26],在沙埋干扰加剧的情况下为沙生植物生长与繁殖提供适宜水分条件应对干旱胁迫。同期调查发现,研究区沙丘土壤含水量在沙埋 20 cm 时为(2.03±0.87)%,在沙埋 30 cm 时为(3.13±0.19)%,在沙埋 40 cm 时为(4.07±0.76)%^[27],因此藜子朴生殖分株数量与生物量随沙埋深度的增加可能更多归因于土壤水分条件的改善,这进一步证实了水分胁迫是干旱沙区最为重要的非生物胁迫因子。相比之下,其营养生长能力对沙埋深度变化未表现出明显响应,由此证实相较于营养生长,植物生殖生长对环境胁迫与干扰具有较强的敏感性^[28]。

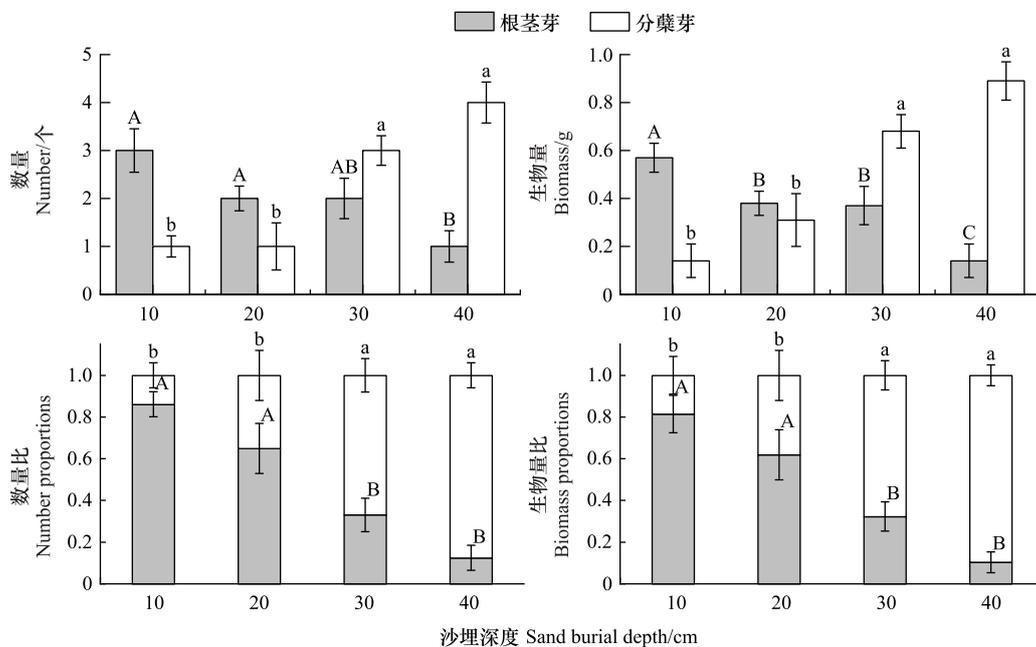


图4 蓼子朴分蘖芽与根茎芽的数量和生物量及其相对比例随沙埋深度的变化

Fig.4 Changes in the number, biomass and their proportions of rhizome- and tiller buds in *Inula salsaoides* with sand burial depth

由生殖分枝与营养分枝的数量和生物量相对占比随沙埋深度的变化规律来看,蓼子朴表现出生殖生长与营养生长在一定程度上的权衡关系,在严重沙埋条件下倾向于进行生殖生长,一方面得益于较为适宜的土壤水分条件,另一方面通过增强生殖生长从而后续产生更多种子逃离沙埋干扰下的不利生境,而在沙埋干扰不甚严重时倾向于进行营养生长以保证干旱沙区水分胁迫下的种群持久性。已有研究发现,在沙埋干扰下华北白前(*Cynanchum komarovii*)亦倾向于提高生殖生长资源分配,同时营养生长能力随沙埋深度增加而减弱^[29]。由此可推断,克隆植物可通过调整其生殖生长与营养生长之间的关系以应对环境变化,在有利条件下将更多资源用于营养生长以保证竞争优势,在不利条件下将更多资源分配至生殖生长以逃离生境,即通过调整营养生长和生殖生长之间的关系以达到种群最优生存状态^[30-31]。

3.2 沙埋深度变化下有性繁殖与营养繁殖的权衡

克隆植物既可通过种子进行有性繁殖,又可通过分生组织(芽)进行营养繁殖,两种繁殖方式的成本及其对环境的依赖性不同,可能会影响植物在不同环境胁迫与干扰下的繁殖策略^[32-33]。本研究分别选取花序和地下芽的相关指标评估根茎型克隆植物的有性繁殖与营养繁殖潜力。研究发现,随沙埋深度增加,蓼子朴花序数量和生物量显著增加,芽的数量无明显变化而生物量显著增加。已有研究表明,深度沙埋下土壤水分含量较高,有利于植株生长发育^[34],植株会产生较高的分枝频度,导致种内竞争激烈,因此增强有性繁殖产生大量种子实现远距离传播使子代逃离竞争激烈的生境^[35]。同时,随沙埋深度增加,植物能够获取更多水分和养分,促进植物个体生长并为繁殖体的形成提供更多资源供应,表现为两种类型繁殖体(花序与芽)的生物量均随沙埋深度增加而增加^[36]。

花序与总芽的数量和生物量相对占比随沙埋深度的相反变化规律表明蓼子朴有性繁殖与营养繁殖间存在权衡关系。具体而言,重度沙埋干扰时蓼子朴因适宜的土壤水分条件倾向于产生更多的种子进行有性繁殖以逃离不利沙埋生境,而在轻度沙埋干扰下水分胁迫严重且风蚀作用强烈,其更倾向于借助于根茎连接及其营养繁殖以提供种群繁殖保障。已有研究证实,植物在应对环境胁迫与干扰时能够通过调整营养繁殖和有性繁殖的相对作用,确保种群维持与繁衍^[37]。在重度沙埋条件下,得益于深层土壤剖面中相对适宜的土壤水分条件,蓼子朴生殖分株数量与生物量均显著增加,这在一定程度上同样解释了有性繁殖潜力(表现为花序数

量与生物量占比)随沙埋深度增加而增加。相比之下,严重沙埋条件下土壤紧实度增加,对植物个体生长与繁殖构成物理障碍,芽作为营养繁殖的载体与潜力表征,其萌蘖与出苗受到极大抑制,基于“成本-收益(benefit-cost)关系”^[38],藜子朴倾向于减弱其营养繁殖潜力,表现为总芽的数量与生物量占比随沙埋深度增加而减小。由此可知,根茎型克隆植物可通过调整繁殖策略,权衡有性繁殖与营养繁殖之间的关系以适应沙埋深度变化,作为其在沙丘生态系统中维持种群持久性的一项重要机制。

3.3 沙埋深度变化下垂直生长与水平拓展的权衡

地下繁殖体库是植物种群维持与更新的基础与关键。在沙丘生态系统中,地下芽库是沙生克隆植物种群维持与更新的基础,其大小与组成决定克隆植物未来克隆生长或克隆繁殖的能力与方向^[39-40],具体而言,茎基部的分蘖芽代表植株垂直生长潜力,而水平根茎上的根茎芽反映植株横向生长潜力。克隆植物通过调整地下芽库大小与组成,进而调控其克隆生长格局以应对沙埋干扰^[41-42]。本研究表明,藜子朴分蘖芽数量和生物量随沙埋深度增加显著增加,而根茎芽数量和生物量则显著降低。已有研究发现,土壤水分胁迫与风沙干扰是影响沙区植物存活、生长与植被恢复的关键因素^[43]。在干旱胁迫下根茎型克隆植物倾向于通过提高根茎拓殖能力使其在更大范围内寻觅并吸收土壤水分^[44-45],因此在轻度沙埋干扰下由于水分胁迫藜子朴倾向于产生更多根茎芽进行横向扩张以获取更多资源^[46];随沙埋深度增加,土壤水分胁迫得到缓解,藜子朴则倾向于增加垂直生长潜力来促进高生长以抵御沙埋干扰^[47-48]。

藜子朴根茎芽与分蘖芽的数量和生物量相对占比随沙埋深度增加呈现相反变化趋势,表明藜子朴在垂直生长和水平拓展间存在一定程度的权衡以适应沙埋干扰。科尔沁沙地沙丘生态系统中地下芽库的研究发现,重度沙埋生境植物往往产生更多分蘖芽,而根茎芽对水分胁迫更为敏感^[11],这与我们的研究结果一致。已有研究同样发现,沙生先锋克隆植物芦苇在半干旱沙丘上的垂直和水平生长之间存在权衡,在严重沙埋条件下倾向于垂直生长,而在轻度沙埋条件下倾向于水平生长^[16]。这些研究结果与本研究均表明,根茎型克隆植物可通过调整其克隆生长格局,采取垂直生长与水平扩展之间的权衡策略来应对沙埋干扰,最大限度提高其在严酷沙生环境中的生存能力,保障种群维持与更新。

4 结论

本研究从植物生长格局、繁殖策略与克隆生长构型三个角度,通过研究干旱沙区典型根茎型克隆植物藜子朴生殖生长-营养生长、有性繁殖-营养繁殖、垂直生长-水平扩展之间关系沿沙埋深度的变化规律,探讨并明确了根茎型克隆植物应对沙埋干扰的关键权衡策略。研究发现,随沙埋深度增加,根茎型克隆植物藜子朴倾向于将更多资源投入到生殖生长,通过增强有性繁殖潜力以产生种子的方式逃离不利生境,并通过增加分蘖芽数量与比例表现出更强的垂直生长能力以抵御严重沙埋。本研究初步阐明了根茎型克隆植物适应沙生环境的关键权衡关系,有助于推动克隆生态学与恢复生态学理论发展,为预测根茎型克隆植物种群结构与群落动态以及干旱沙区植被恢复与重建提供重要理论依据。

参考文献(References):

- [1] Laitinen R A E, Nikoloski Z. Strategies to identify and dissect trade-offs in plants. *Molecular Ecology*, 2024, 33(10): e16780.
- [2] 孙佳慧, 史海兰, 陈科宇, 纪宝明, 张静. 植物细根功能性状的权衡关系研究进展. *植物生态学报*, 2023, 47(8): 1055-1070.
- [3] Chen J G, Engbersen N, Stefan L, Schmid B, Sun H, Schöb C. Diversity increases yield but reduces harvest index in crop mixtures. *Nature Plants*, 2021, 7(7): 893-898.
- [4] 赵玉红, 魏学红, 苗彦军, 其美, 扎旺. 藏北高寒草甸不同退化阶段植物群落特征及其繁殖分配研究. *草地学报*, 2012, 20(2): 221-228.
- [5] 王一峰, 王文越, 寇靖, 马诣欣, 李怡颖. 沙生风毛菊花期资源分配对海拔的响应. *西北师范大学学报: 自然科学版*, 2017, 53(3): 83-87.
- [6] Funk J L, Cornwell W K. Leaf traits within communities: context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 2013, 94(9): 1893-1897.
- [7] 余梅生, 钟雨辰, 余世成, 王志平, 雷艳平, 徐高福, 于明坚. 片段化生境中木本植物种子大小对幼苗存活的影响. *浙江林业科技*, 2021, 41(2): 47-52.
- [8] 朱雅娟, 阿拉腾宝, 董鸣, 黄振英. 增加水分与养分对克隆植物羊柴自然种群繁殖权衡的影响. *植物生态学报*, 2007, (4): 658-664.
- [9] 周婵, 张卓, 吕勇通, 杨允菲. 松嫩平原两个生态型羊草营养和生殖生长的研究. *草地学报*, 2011, 19(3): 372-376.

- [10] Rautiainen P, Koivula K, Hyvärinen M. The effect of within-genet and between-genet competition on sexual reproduction and vegetative spread in *Potentilla anserina* ssp. *egedii*. *Journal of Ecology*, 2004, 92(3): 505-511.
- [11] Ma Q, Qian J Q, Tian L, Liu Z M. Responses of belowground bud bank to disturbance and stress in the sand dune ecosystem. *Ecological Indicators*, 2019, 106: 105521.
- [12] 张怡. 沙生植物形态与生理特性及其对沙漠环境的意义简析. *环球人文地理*, 2015, (18): 221.
- [13] 张晓龙, 吴梦迪, 吴秋堂, 王立冬, 张树岩, 黎磊, 韩广轩, 管博. 克隆植物对异质生境的适应对策研究进展. *生态学报*, 2022, 42(10): 4255-4266.
- [14] 刘凤红. 克隆整合与植物对沙地生境的适应——毛乌素沙地的案例[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2007.
- [15] Ba C Q, Zhai S S, Qian J Q, Liu B, Zhu J L, Liu Z M. Trade-offs in growth and reproduction of rhizomatous clonal plant *Phragmites communis* in response to aeolian processes. *Journal of Plant Ecology*, 2024, 17(1): rtad043.
- [16] Liu B, Liu Z M, Wang L X, Wang Z N. Responses of rhizomatous grass *Phragmites communis* to wind erosion; effects on biomass allocation. *Plant and Soil*, 2014, 380(1): 389-398.
- [17] 董亚威, 郭子月, 陶金, 张志铭, 辛智鸣, 钱建强. 干旱沙区克隆植物沙鞭根茎拓殖速率的调控要素分析. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 2022, 53(6): 621-628.
- [18] 冯林艳, 周火艳, 赵晓迪. 乌兰布和沙漠两种植物的分布格局及其变化. *南京林业大学学报(自然科学版)*, 2024, 48(1): 155-160.
- [19] 郭子月, 董亚威, 巴超群, 辛智鸣, 张志铭, 钱建强. 干旱沙区沙鞭生物量分配格局与克隆生长形态可塑性对沙埋的响应. *内蒙古大学学报(自然科学版)*, 2022, 53(3): 283-289.
- [20] 中国科学院中国植物志编辑委员会. 中国植物志-第四十二卷, 第一分册. 北京: 科学出版社, 1993: 278.
- [21] 赵春彦, 秦洁, 贺晓慧, 周冬蒙. 轻度沙埋对典型荒漠植物的影响. *中国沙漠*, 2022, 42(5): 63-72.
- [22] Müller I, Schmid B, Weiner J. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2000, 3(2): 115-127.
- [23] Ritterbusch D. Growth patterns of reed (*Phragmites australis*): the development of reed stands in carp ponds. *Aquaculture International*, 2007, 15(3): 191-199.
- [24] Li Z M, Wu J F, Han Q, Nie K Y, Xie J N, Li Y F, Wang X Y, Du H B, Wang D L, Liu J S. Nitrogen and litter addition decreased sexual reproduction and increased clonal propagation in grasslands. *Oecologia*, 2021, 195(1): 131-144.
- [25] 刘志民, 余海滨, 汪海洋. 论沙丘植被过程的基本生态关系. *应用生态学报*, 2024, 35(1): 1-7.
- [26] 田丽慧, 汪海娇, 张登山, 王俏雨, 刘蕊娜. 高寒沙地典型固沙植物在沙丘不同地貌部位的水分利用特征. *生态学报*, 2021, 41(15): 6215-6226.
- [27] 郭子月. 干旱沙区根茎型克隆植物沙鞭对沙生环境的响应规律研究[D]. 河南农业大学, 2022.
- [28] 唐学玺. 环境胁迫下雌雄异株植物的差异响应特征及研究进展. *中国海洋大学学报(自然科学版)*, 2020, 50(7): 74-81.
- [29] Xu L, Yu F H, Werger M, Dong M, Anten N R. Interactive effects of mechanical stress, sand burial and defoliation on growth and mechanical properties in *Cynanchum komarovii*. *Plant Biology*, 2013, 15(1): 126-134.
- [30] Weiner J, Campbell L G, Pino J, Echarte L. The allometry of reproduction within plant populations. *Journal of Ecology*, 2009, 97(6): 1220-1233.
- [31] Wang Y C, Alberto B C, Jiang D M, Ala M S, Li X H, Zhou Q L, Lin J X, Ren G H, Jia L. The role of sexual vs. asexual recruitment of *Artemisia wudanica* in transition zone habitats between inter-dune Lowlands and active dunes in Inner Mongolia, China. *Solid Earth*, 2016, 7(2): 621-629.
- [32] Klimešová J, Klimeš L. Bud banks and their role in vegetative regeneration: A literature review and proposal for simple classification and assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2007, 8(3): 115-129.
- [33] Mitchell M L, Stodart B J, Virgona J M. Genetic diversity within a population of *Microlaena stipoides*, as revealed by AFLP markers. *Australian Journal of Botany*, 2014, 62(7): 580.
- [34] 裴艳武, 黄来明, 邵明安, 李荣磊, 张应龙. 毛乌素沙地不同地下水位埋深下土壤水补给特征及影响因素. *农业工程学报*, 2021, 37(12): 108-116.
- [35] Stuefer J F, During H J, Schieving F. A model on optimal root-shoot allocation and water transport in clonal plants. *Ecological Modelling*, 1998, 111(2/3): 171-186.
- [36] 汤俊兵, 肖燕, 安树青. 根茎克隆植物生态学研究进展. *生态学报*, 2010, 30(11): 3028-3036.
- [37] 张家亮. 繁殖模式和环境胁迫对入侵植物繁殖投入的影响[D]. 北京: 中国科学院大学, 2019.
- [38] Vesik P A, Westoby M. Funding the bud bank: a review of the costs of buds. *Oikos*, 2004, 106(1): 200-208.
- [39] Hartnett D, Setshogo M, Dalgleish H. Bud banks of perennial savanna grasses in Botswana. *African Journal of Ecology*, 2006, 44(2): 256-263.
- [40] 吕林有, 赵艳, 陈曦, 刘慧林, 关冰, 罗祥志. 围封对退化沙质草地地下繁殖体库恢复的影响. *黑龙江畜牧兽医*, 2019, (13): 93-96.
- [41] 祝婉月, 王建永, 许彤彤, 潘晓斌, IRAM A, 王岭. 克隆植物空间拓展及在退化生境修复中的应用. *草业科学*, 2020, 37(11): 1-12.
- [42] 韩大勇, 张维, 努尔买买提·依力亚斯, 杨允菲. 植物种群更新的补充限制. *植物生态学报*, 2021, 45(1): 1-12.
- [43] Meehl G A, Tebaldi C. More intense, more frequent, and longer lasting heat waves in the 21st century. *Science*, 2004, 305(5686): 994-997.
- [44] 陈骥, 曹军骥, 魏永林. 青海湖鸟岛水分梯度下草地生物量分配格局初步研究. *干旱地区农业研究*, 2014, 32(3): 203-208.
- [45] 谢妍洁, 朱玉怀, 张大才, 李双智. 2种嵩草属植物形态特征对生境干旱化的响应. *西北植物学报*, 2016, 36(4): 796-803.
- [46] Han Q, Bouma T J, Brun F G, Suykerbuyk W, van Katwijk M M. Resilience of *Zostera noltii* to burial or erosion disturbances. *Marine Ecology Progress Series*, 2012, 449: 133-143.
- [47] 温都日呼, 王铁娟, 张颖娟, 吴芳芳. 沙埋与水分对科尔沁沙地主要固沙植物出苗的影响. *生态学报*, 2015, 35(9): 2985-2992.
- [48] Wang Z W, Xu A K, Zhu T C. Plasticity in bud demography of a rhizomatous clonal plant *Leymus chinensis* L. in response to soil water status. *Journal of Plant Biology*, 2008, 51(2): 102-107.