

# 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

朱雅娟<sup>1 2</sup> 阿拉腾宝<sup>1 3 4</sup> 董 鸣<sup>1</sup> 黄振英<sup>1 \*</sup>

(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 中国科学院研究生院, 北京 100049) (3 北京林业大学研究生院, 北京 100083)  
(4 内蒙古自治区鄂尔多斯市林业局, 东胜 017000)

**摘 要** 羊柴 (*Hedysarum laeve*) 是豆科多年生半灌木, 在自然条件下可以同时进行有性繁殖和克隆繁殖。该文在野外条件下研究了不同水平的水分和养分处理对羊柴种群的繁殖权衡的影响。结果表明, 与对照相比, 增加一定量的水分处理显著减少了花和荚果的生物量, 显著增加了克隆分株枝的生物量, 显著减少了分株根茎的生物量, 但没有影响其它部分的生物量。增加一定量的水分会抑制有性繁殖, 改变生物量对克隆繁殖分株各部分的分配比例。与对照相比, 增加一定量的养分能够促进有性繁殖, 抑制克隆繁殖。

**关键词** 羊柴 有性繁殖 克隆繁殖 养分 水分 生物量分配

## EFFECTS OF INCREASING WATER OR NUTRIENT SUPPLIES ON REPRODUCTION TRADE-OFFS IN THE NATURAL POPULATIONS OF CLONAL PLANT, *HEDYSARUM LAEVE*

ZHU Ya-Juan<sup>1 2</sup>, ALATEN Bao<sup>1 3 4</sup>, DONG Ming<sup>1</sup>, and HUANG Zhen-Ying<sup>1 \*</sup>

<sup>1</sup>Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China, <sup>2</sup>Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China, <sup>3</sup>Graduate School of Beijing Forestry University, Beijing 100083, China, and <sup>4</sup>Ordos Forestry Department, Dongsheng, Inner Mongolia 017000, China

**Abstract Aims** *Hedysarum laeve* is a rhizomatous perennial semi-shrub, which reproduces both sexually and clonally in natural populations. Study of reproduction trade-off of this species could provide theoretical foundation for the management of natural grassland. The specific goal of this study was to determine if there is a trade-off between sexual and clonal reproduction in *H. laeve* natural population in response to water and nutrient supplies.

**Methods** During the growing season of June to September 2005, we conducted two field experiments in Mu-U's Sandland using 1 m × 1 m plots. Different amounts of water were added to the plots to imitate 0, 16, 32 and 64 mm of precipitation. Nutrient additions were 0, 30, 60, 90 and 120 g. The biomass of *H. laeve* ramets in each plot was measured in late September 2005.

**Important findings** Increasing water supply decreased both biomass and biomass allocation to flowers, fruit sets and rhizomes, whereas it increased biomass and biomass allocation to clonal ramet shoots. Within increasing water supply, biomass allocation to sexual reproduction decreased, whereas biomass allocation to clonal reproduction did not change. However, increasing water supply increased biomass allocation to ramet shoots but decreased that to ramet rhizomes. Therefore, increase in water supply inhibited sexual reproduction and thus changed the biomass allocation to clonal reproduction. Increasing nutrient supply increased fruit biomass and decreased biomass of shoots, leaves and rhizomes of clonal ramets, but did not affect biomass of other parts. With increasing nutrient supply, biomass allocation to fruits increased, whereas biomass allocation to leaves and shoots of clonal ramets decreased. Therefore, increase in nutrient supply enhanced sexual reproduction, but reduced clonal reproduction. We conclude that there is a trade-off between the sexual and clonal reproduction in *H. laeve* population in responses to water and nutrient supplies. The plastic responses of sexual and

收稿日期: 2006-07-29 接受日期: 2007-11-05

基金项目: 国家自然科学基金项目(30330130, 30570281) 国家科技部 973 项目(2007CB106802) 和科技部国家自然科技资源共享平台建设项目(2005DKA21006)

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

clonal reproduction of *H. laeve* populations to environmental factors may be an adaptation to heterogeneous environments.

**Key words** *Hedysarum laeve*, sexual reproduction, clonal reproduction, nutrient, water, biomass allocation

克隆植物的种群可以通过两种方式进行生存与生长:1)有性繁殖,即产生种子,种子萌发之后形成新植株;2)克隆繁殖,即形成克隆分株。这两种繁殖体在克隆植物的生活史中所起的作用是不同的。在不可预测的极端环境中,克隆繁殖是一种保持特定生境中的基因型的安全机制;而有性繁殖具有较大的风险,是一种发现新环境的机制。尽管有性繁殖的幼苗能够成功定居的数量少,但是它可以增加基因重组的机会,保持种群的遗传多样性(Arizaga & Ezcurra, 2002)。

资源分配理论表明,一株植物能够利用的资源是有限的,进行繁殖会减少用于营养生长的资源。而且,有性繁殖与克隆繁殖之间也会存在权衡(Trade-off)的问题(Ericsson, 1997; Ronsheim & Bever, 2000)。在一些植物中,克隆繁殖与有性繁殖之间的分配表现为直接竞争相同的资源;资源对其中一个过程的分配是以牺牲对另一个过程的投资为代价的(Arizaga & Ezcurra, 2002)。通常,克隆植物主要通过克隆繁殖来增加种群的数量,很少通过种子来补充种群,但是,由于种子比植物组织更有利于传播,而且在短期内能够增加物种的遗传变异,因此克隆植物也会进行一定的有性繁殖(Ericsson, 1997)。繁殖分配(Reproductive allocation)指一株植物在一年中同化的资源中用于繁殖的比例,实际指总资源供给繁殖部分的比例。通常将植物体分为繁殖部分和非繁殖部分,用生物量或者能量做指标(钟章成, 1995)。繁殖权衡可能受到密度(Takada & Nakajima, 1996)、个体大小(Mendoza & Franco, 1998; Reekie, 1998; Pino *et al.*, 2002; Sato, 2002)、种内竞争(Kleumen *et al.*, 2001)、环境异质性(Sakai, 1995; Prati & Schmid, 2000)、干扰(Winkler & Stöcklin, 2002)和生境(Li *et al.*, 2005)等因素的影响。

羊柴(*Hedysarum laeve*),学名塔洛岩黄芪,是豆科岩黄芪属的多年生半灌木。羊柴是一种沙生中旱生植物,可以作为优质牧草。在我国北方,它主要分布在草原和沙地的半固定沙丘和固定沙丘上(马毓泉, 1989)。羊柴的根状茎能够在沙层中形成复杂的网络结构(陈玉福和董鸣, 2000),具有比较强的固沙作用(Roels *et al.*, 2001)。目前,国内关于羊柴种群的研究主要集中在以下几方面:种群的分

布格局(沈渭寿, 1998)、克隆多样性与克隆分化(葛颂等, 1999)、分株类型和基株构型以及不同生境的种群特征(陈玉福和董鸣, 2000)、分株之间的克隆整合(张称意等, 2001)、沙埋对羊柴幼苗生长的影响(张称意等, 2002)、功能型(邓红英, 2002)、密度和竞争对种群特征的影响(肖洒等, 2003)、影响小尺度种群格局的因素、羊柴在流动沙丘植被演替中的作用以及生物量配置对小尺度植被盖度变异的响应(刘凤红等, 2004, 2005)。

尽管前人已经开展了一些关于羊柴种群的克隆繁殖特性的研究(葛颂等, 1999; 陈玉福和董鸣, 2000; 刘凤红等, 2004),但是对以下科学问题还没有相关的研究报道:1)羊柴种群的有性繁殖和克隆繁殖之间是否存在权衡关系,以及2)羊柴种群的繁殖权衡对养分和水分等不同生态因子的变化做出什么反应。因此,本文通过对羊柴自然种群的野外实验,从生物量及其分配等方面探讨不同水平的养分和水分处理对种群的有性和克隆繁殖权衡的影响,从而丰富植物繁殖权衡对策的理论研究,并为生产实践中羊柴灌丛的管理和退化植被的重建提供理论依据。

## 1 材料和方法

### 1.1 试验区域的生境概况

本研究的实验于2005年夏季到秋季在中国科学院植物研究所鄂尔多斯沙地草地生态研究站(OS-ES)附近自然分布的羊柴种群内开展。该站(39°02' N, 109°51' E)位于内蒙古自治区鄂尔多斯高原南部,海拔1355 m,年平均气温为6.0~8.5 °C,年平均降雨量为358.3 mm,并且集中在6~9月(张新时, 1994)。

在毛乌素沙地,羊柴每年4月开始返青,其花期为6~9月,果期为9~10月。它主要分布在半固定沙地上,群落中的主要伴生植物有油蒿(*Artemisia ordosica*)和一些一年生植物,包括蒙古虫实(*Corispermum mongolicum*)、雾冰藜(*Bassia dasyphylla*)、刺藜(*Chenopodium aristatum*)、狗尾草(*Setaria viridis*)、蝇子草(*Silene fortunei*)和地锦(*Euphorbia humifusa*)等。

### 1.2 水分对羊柴种群繁殖权衡影响的测定

2005年6月中旬,在羊柴的自然生境中设置20个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的样方,进行4个不同水平,相当于增加0、16、32和64 mm降雨量的浇水处理,每个处理有5个重复。实验中所用的水是生态站的地下水。浇水量分别为每次0、1.25、2.5和5 L,每7 d浇水1次。浇水之前在样方边缘堆土以防止水分流失,在分株上方将所需的水分均匀喷洒在样方中。实验进行91 d,共浇水13次,日期分别为6月16日、6月23日、6月30日、7月7日、7月14日、7月21日、7月28日、8月4日、8月11日、8月18日、8月25日、9月1日和9月8日。9月下旬,待羊柴的种子成熟而且叶片没有枯黄时,挖出样方中的所有分株进行测定。实验期间的2005年6月1日~9月31日,当地的降雨量为233 mm,其中月降雨量分别为47.2、58.0、95.4和32.4 mm。在样方中,开花和结果的分株为有性繁殖分株,其枝、叶和根茎为生长部分的生物量,花和果实为有性繁殖部分的生物量;未开花的分株为克隆分株,其枝叶和根茎为克隆繁殖的生物量。按照表1将所有植株分为不同的部分,将各部分分别装在纸袋中,在 $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 下干燥48 h之后测量各部分的生物量(g),计算生物量对各部分的分配比例(%)。

表1 实验中测定的生物量指标(g)

Table 1 The index of biomass measured in the experiments (g)

繁殖 Reproduction	有性繁殖 Sexual reproduction	花 Flower 荚果 Fruit
	总生物量 Total biomass	克隆繁殖 Clonal reproduction
生长 Growth	叶 Leaf 枝 Shoot 根茎 Rhizome	

### 1.3 养分处理对羊柴种群繁殖权衡影响的测定

2005年6月中旬,当羊柴植株的花序出现之后,在其自然生境中分别设置25个 $1\text{ m} \times 1\text{ m}$ 的样方。样方的盖度为75%~90%,高度为100~120 cm,其中有25~30个羊柴分株,分株的直径为5~8 mm(地上10 cm处)。在其中进行5个不同水平的养分处理,每个处理共设5个重复。实验中所用的肥料为Peters 1(N-P-K:20-20-20)(美国SCOTIS公司生产)。15 d施肥1次,每次的施肥量分别为0、5、10、15和20 g。将50 g肥料溶解在10 L地下水中,搅拌均匀,然后分别向每个样方的土壤表面均匀喷洒0、1、2、3和4 L营养液,喷洒时尽量避免营养液

接触叶片。实验进行3个月,共施肥6次,日期分别为6月18日、7月3日、7月18日、8月2日、8月17日和9月1日。肥料的总量分别为0、30、60、90和120 g。9月下旬,在大部分种子成熟而且叶片没有枯黄时,挖出样方中的所有分株。生物量的测量同2.1,计算生物量对各部分的分配比例(%)。

### 1.4 数据分析

羊柴植株各部分的生物量(g)和生物量对各部分的分配比例(%)以平均值 $\pm$ 标准误差表达。通过单因子方差分析(One-way ANOVA)检验各处理间的差异显著性,如果差异显著,再利用Tukey's检验确定平均值之间的差异性(Sokal & Rohlf, 1995)。

## 2 实验结果

### 2.1 水分对羊柴种群的繁殖权衡的影响

经过不同水平的浇水处理(0、16、32和64 mm)之后,羊柴种群的繁殖部分、生长部分和总生物量没有显著差异(图1A)。增加水分显著影响了羊柴的有性繁殖,随着浇水量的增加,有性繁殖(包括花和荚果)的生物量显著减少( $p < 0.05$ )(图1B)。和对照相比,不同水量的浇灌之后,羊柴的克隆分株的总生物量和叶生物量没有显著差异,但浇水显著影响了克隆分株的枝和根茎的生物量;64 mm的浇水量显著增加了克隆分株枝的生物量,同时显著减少了克隆分株的根茎生物量( $p < 0.05$ )(图1C)。增加不同水平的水分之后,生长部分的叶、枝和根茎的生物量都没有显著差异(图1D)。

在生物量的分配比例方面,和对照相比,增加水分对羊柴种群的繁殖,包括有性繁殖和克隆繁殖都产生了显著影响( $p < 0.05$ )(表2)。经过增加32和64 mm的水分处理之后,生物量对有性繁殖的分配比例显著减少( $p < 0.05$ );对克隆繁殖的分配比例显著增加( $p < 0.05$ );对繁殖部分的总分配(包括有性和克隆繁殖)比例也显著增加( $p < 0.05$ )(表2)。增加32和64 mm水分之后,生物量对花和荚果的分配比例显著减少( $p < 0.05$ )(图2A)。增加水分之后,生物量对克隆分株的叶的分配比例没有显著差异,但是,与对照相比,增加32和64 mm的水分之后,生物量对克隆分株枝的分配显著增加( $p < 0.05$ );生物量对克隆分株根茎的分配显著减少( $p < 0.05$ )(图2B)。经过不同水平的水分处理之后,生物量对生长部分的叶、枝和根茎的分配比例没有显著差异(图2C)。

表 2 增加水分对羊柴种群繁殖生物量分配 (% ± SE) 的影响  
Table 2 Effects of increasing water supply on biomass allocation (% ± SE) to reproduction of the *Hedysarum laeve* populations

水分 Water (mm)	0	16	32	64
有性繁殖 Sexual reproduction	3.40 ± 0.52 <sup>b</sup>	2.50 ± 0.66 <sup>b</sup>	1.00 ± 0.32 <sup>a</sup>	1.20 ± 0.20 <sup>a</sup>
克隆繁殖 Clonal reproduction	32.8 ± 1.44 <sup>a</sup>	33.5 ± 3.66 <sup>ab</sup>	36.8 ± 2.12 <sup>b</sup>	39 ± 2.62 <sup>b</sup>
总繁殖 Total reproduction	34.6 ± 1.87 <sup>a</sup>	31.75 ± 6.14 <sup>a</sup>	40 ± 2.11 <sup>b</sup>	39.8 ± 2.89 <sup>b</sup>

根据 Tukey's 检验, 不同的字母表示差异显著 ( $p < 0.05$ ) Different letters indicate different significance ( $p < 0.05$ ), according to Tukey's test

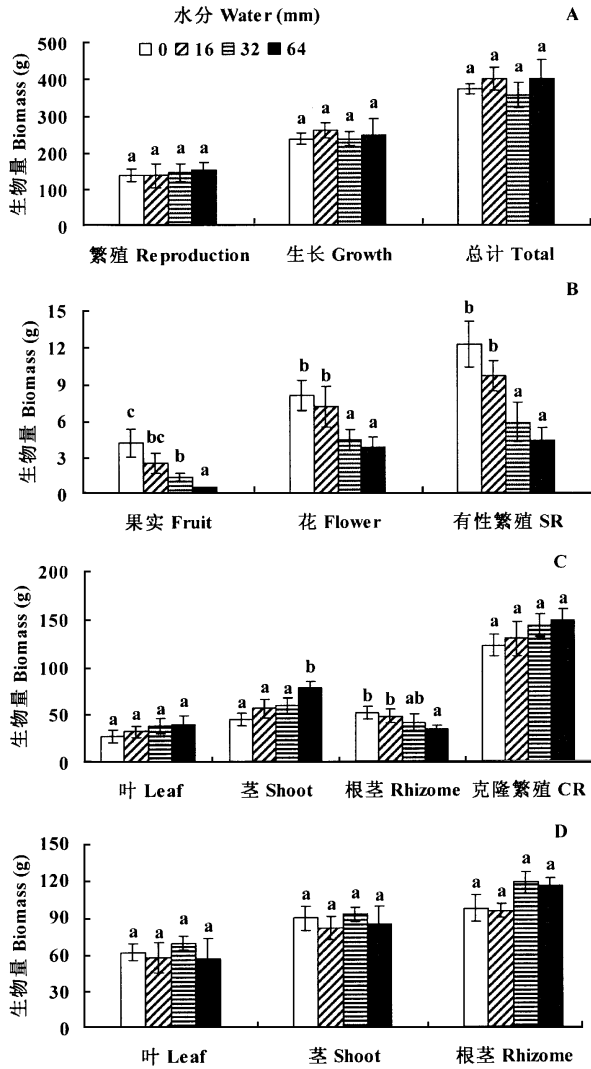


图 1 增加水分对羊柴种群生物量的影响 (平均值 ± 标准误差)

Fig. 1 Effects of increasing water supply on biomass (mean ± SE)

A: 繁殖、生长和总生物量 Reproduction, growth and total biomass  
B: 有性繁殖 Sexual reproduction (SR) C: 克隆繁殖 Clonal reproduction (CR)  
D: 生长部分 Growth traits of the *Hedysarum laeve* populations 根据 Tukey's 检验, 各组之内由不同小写字母标记的值之间的差异是显著的 ( $p < 0.05$ )。在样方中, 开花和结果的分株为有性繁殖分株, 其枝、叶和根茎为生长部分的生物量, 花和果实为有性繁殖部分的生物量, 未开花的分株为克隆分株, 其枝叶和根茎为克隆繁殖的生物量。In each group, bars sharing the same letters are not significantly different ( $p < 0.05$ ) according to Tukey's tests. The ramets with flower or fruit are considered as sexual ramets; their flower and fruit are the biomass of sexual reproduction, and their shoot, leaf and rhizome are the biomass of growth. The ramets without flower or fruit are considered as clonal ramets; their shoot, leaf and rhizome are the biomass of clonal reproduction

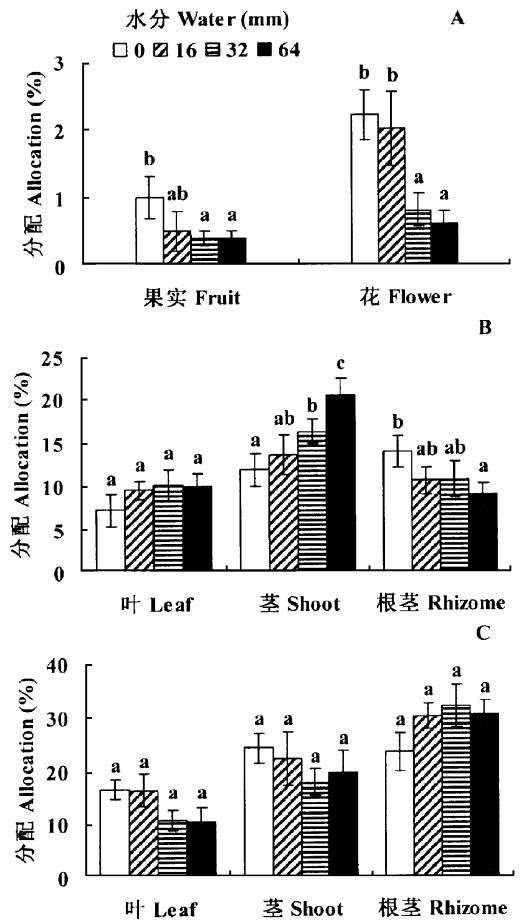


图 2 增加水分对羊柴种群生物量分配的影响 (平均值 ± 标准误差)  
Fig. 2 Effects of increasing water supply on biomass allocation (mean ± SE)

A: 有性繁殖 Sexual reproduction B: 克隆繁殖 Clonal reproduction  
C: 生长部分 Growth traits of the *Hedysarum laeve* populations 图注同图 1 Notes see Fig. 1

## 2.2 养分对羊柴种群的繁殖权衡的影响

经过不同水平的养分处理 (0、30、60、90 和 120 g) 之后, 羊柴种群的总生物量和生长部分的生物量没有显著差异 (图 3A)。与未施养分的对照相比, 经过养分处理之后, 繁殖的生物量都显著减少 ( $p < 0.05$ ) (图 3A)。花的生物量没有显著差异, 但是 120 g 的养分处理显著增加了荚果的生物量和有性繁殖的生物量 ( $p < 0.05$ ) (图 3B)。然而, 与对照相比, 经过养分处理之后, 克隆繁殖的生物量, 包括分株的叶、枝和根茎的生物量都显著减少 ( $p < 0.05$ )

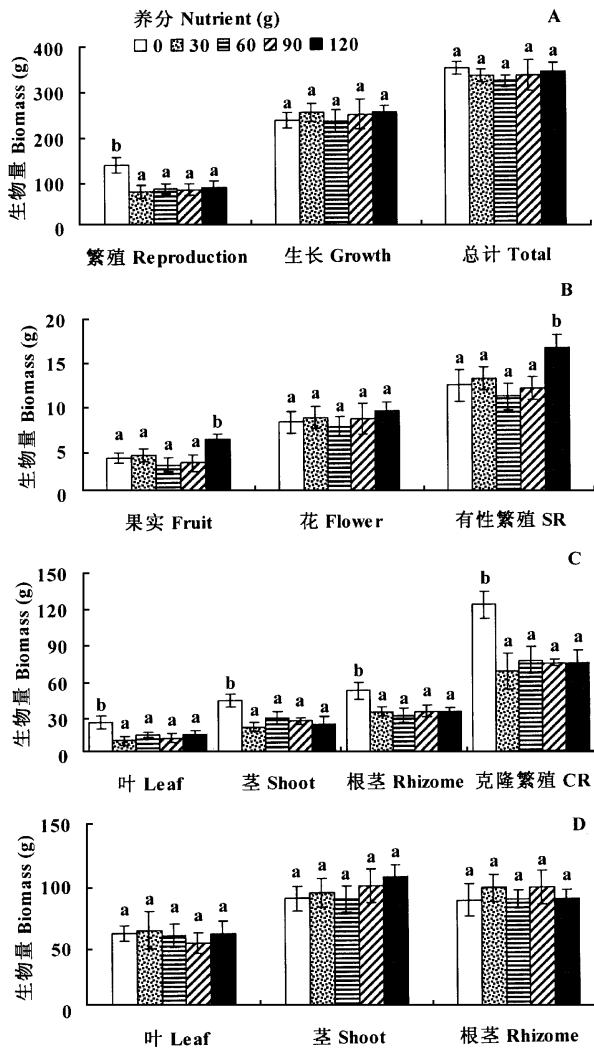


图3 增加养分对羊柴种群生物量的影响(平均值±标准误差)

Fig. 3 Effects of increasing nutrient supply on the biomass (mean ± SE)

A: 繁殖、生长和总生物量 Reproduction, growth and total biomass  
B: 有性繁殖 Sexual reproduction (SR) C: 克隆繁殖 Clonal reproduction (CR) D: 生长部分的生物量 Growth of the *Hedysarum laeve* populations  
图注同图1 Notes see Fig. 1

(图3C)。增加不同水平的养分之一后,生长部分的叶、枝和根茎的生物量都没有显著差异(图3D)。

经过不同水平的养分处理之后,生物量对繁殖,包括有性繁殖和克隆繁殖的分配都产生了显著影响( $p < 0.05$ )。120 g的养分处理显著增加了生物量对有性繁殖的分配比例,但是显著减少了生物量对总繁殖和克隆繁殖的分配比例(表3)。经过养分处理之后,生物量对花的分配比例没有显著差异,但是120 g的养分处理显著增加了生物量对荚果的分配比例( $p < 0.05$ )(图4A)。随着养分的增加,生物量对克隆分株的叶和枝的分配比例逐渐减少( $p < 0.05$ ),但是生物量对克隆分株根茎的分配比例没有显著差异(图4B)。经过养分处理之后,生物量对

生长部分的叶、枝和根茎的分配比例没有显著差异(图4C)。

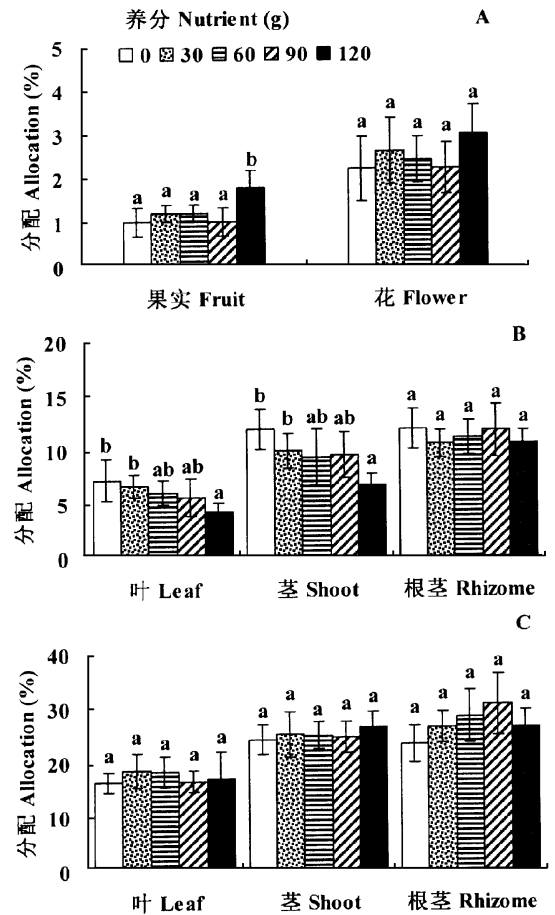


图4 增加养分对羊柴种群生物量分配的影响(平均值±标准误差)

Fig. 4 Effects of increasing nutrient supply on biomass allocation (mean ± SE)

A: 有性繁殖 Sexual reproduction B: 克隆繁殖 Clonal reproduction  
C: 生长部分 Growth of the *Hedysarum laeve* populations 图注同图1  
Notes see Fig. 1

### 3 讨论和结论

羊柴是豆科多年生半灌木,在自然条件下可以通过种子进行有性繁殖,也可以通过根茎进行克隆繁殖(马毓泉,1989;陈玉福和董鸣,2000)。冬季,它的地上部分枯萎,次年由根茎重新形成枝叶。在毛乌素沙地,牧民经常在秋季刈割羊柴的枝叶作为冬季的青贮饲料。根据我们的观察,尽管每年秋季羊柴可以产生大量的种子(荚果),但是它的自然种群通常是由克隆分株构成的,通过种子萌发形成的幼苗很少。这可能是因为沙地的自然条件限制了它的种子萌发和幼苗的生存(何维明,2002)。研究表明,固定沙丘的羊柴分株种群对根茎、花和荚果的生物量分配更多(陈玉福和董鸣,2000)。而且,在比

表 3 增加养分对羊柴种群繁殖生物量分配 ( $\% \pm SE$ ) 的影响  
Table 3 Effects of increasing nutrient supply on biomass allocation ( $\% \pm SE$ ) to reproduction of the *Hedysarum laeve* populations

养分 Nutrient (g)	0	30	60	90	120
有性繁殖 Sexual reproduction	$3.4 \pm 1.0^a$	$3.6 \pm 0.8^a$	$3.6 \pm 0.8^a$	$3.2 \pm 0.8^a$	$5.0 \pm 1.1^b$
克隆繁殖 Clonal reproduction	$32.8 \pm 2.9^b$	$28.8 \pm 2.6^b$	$27.4 \pm 3.2^b$	$26.6 \pm 2.6^b$	$21.2 \pm 1.5^a$
总繁殖 Total reproduction	$36.2 \pm 1.9^b$	$34.2 \pm 2.5^b$	$30.8 \pm 2.9^b$	$31.6 \pm 2.6^b$	$26.2 \pm 2.0^a$

表注同表 2 Notes see Table 2

较小的空间尺度上,克隆繁殖是影响羊柴种群格局的首要因素(刘凤红等,2004)。在毛乌素沙地中,土壤养分贫瘠,降雨量少而且分布不均匀,养分和水分是限制植物生长分布的主要因子(张新时,1994)。那么,羊柴种群对这两种不同的繁殖方式的分配比例是否会受到养分和水分的影响?有性繁殖与克隆繁殖之间是否存在权衡?

我们的实验结果表明,增加一定量的水分显著减少了羊柴的花和荚果的生物量,没有改变克隆分株的总生物量,但是显著增加了克隆分株的枝的生物量,显著减少了分株的根茎的生物量。水分处理对生物量分配的影响与它对生物量的影响类似。增加一定量的水分之后,生物量对有性繁殖的分配显著减少,而生物量对克隆繁殖的分配没有变化。因此,水分处理会抑制有性繁殖,而不影响克隆繁殖,两者之间没有表现出权衡关系。有性繁殖对水分的可塑性反应可能是羊柴对环境异质性的一种适应(Charpentier & Stuefer, 1999)。根据我们的野外观察,8月降雨量过大时,羊柴的开花会减少。因此,增加水分之后,羊柴的有性繁殖受到抑制,克隆繁殖的各部分的生物量发生变化,分株的枝的生长被促进,而根茎的生长受到抑制。这可能是该物种对降雨过量的一种适应。研究表明,降雨量及其分布会影响植物群落的组成和动态(Gillespie *et al.*, 2004; Bates *et al.*, 2005; Schwinning *et al.*, 2005)。不同植物或者不同的生态型对降雨的变化有不同的反应(Perkins & Owens, 2003; Schwinning *et al.*, 2003; Ogle & Reynolds, 2004)。

增加一定量的土壤养分能够促进有性繁殖,同时抑制克隆繁殖。因此,在养分有限的条件下,羊柴种群的有性繁殖和克隆繁殖会竞争养分资源,二者之间表现出权衡关系,类似的现象在 *Agave macroacantha* 中也有发现(Arizaga & Ezcurra, 2002)。有性繁殖和克隆繁殖对养分的可塑性反应可能是羊柴对环境异质性的一种适应。前人对 *Scirpus maritimus* 的研究也得出了类似的结论(Charpentier & Stuefer, 1999)。尽管沙地的土壤养分含量比较低,但是羊柴

的根瘤菌可以通过固氮作用补充氮肥(刘智慧和张明珍,1999),因此我们猜测羊柴的生长和繁殖对土壤养分的依赖性可能比较少。

综上所述,羊柴的有性繁殖和克隆繁殖之间存在权衡关系,这种繁殖权衡会受到环境因子的影响。例如,增加水分会抑制羊柴的有性繁殖,但是不影响它的克隆繁殖。增加养分可以增加种子产量,促进羊柴的有性繁殖,但是,肥料可能会抑制克隆分株的生长。有性繁殖和克隆繁殖对环境因子变化的可塑性反应可能是羊柴对环境异质性的一种适应。

## 参 考 文 献

- Arizaga SA, Ezcurra E (2002). Propagation mechanism in *Agave macroacantha* (Agavaceae), a tropical arid-land succulent rosette. *American Journal of Botany*, 89, 632 - 641.
- Bates JD, Svejcar T, Miller RF, Angell RA (2006). The effects of precipitation timing on sagebrush steppe vegetation. *Journal of Arid Environments*, 64, 670 - 697.
- Charpentier A, Stuefer JF (1999). Functional specialization of ramets in *Scirpus maritimus*: splitting the tasks of sexual reproduction, vegetative growth, and resource storage. *Plant Ecology*, 141, 129 - 136.
- Chen YF (陈玉福), Dong M (董鸣) (2000). Genet characters of *Hedysarum laeve* and the character of its ramet population in different habitats in Mu Us sandland. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 40 - 45. (in Chinese with English abstract)
- Deng HY (邓红英) (2002). Plant functional types based on the response of dominant plants in Maowusu sand land to the change of simulated precipitation. *Journal of Yunnan University* (云南大学学报), 24, 75 - 80. (in Chinese with English abstract)
- Ericsson O (1997). Clonal life histories and the evolution of seed recruitment. In: Kroon H, Groenendael J eds. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backbuys Publishers, Leiden, 211 - 216.
- Ge S (葛颂), Wang KQ (王可青), Dong M (董鸣) (1999). Genetic diversity and clonal structure in *Hedysarum laeve* in Mo Us sandland. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 41, 301 - 306. (in Chinese with English abstract)
- Gillespie IG, Michael ME, Loik E (2004). Pulse events in Great Basin Desert shrublands: physiological responses of *Artemisia tridentata* and *Purshia tridentata* seedlings to increased summer precipitation. *Journal of Arid Environments*, 59, 41 - 57.
- He WM (何维明) (2002). Why does asexual generation in *Sabina vulgaris* population dominate in nature? *Acta Phytocologica*

- Sinica* (植物生态学报), 26, 235 – 238. (in Chinese with English abstract)
- Kleumen M, Fischer M, Schmid B (2001). Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant. *Oikos*, 94, 515 – 524.
- Li RF, Zhang AS, Duan SS, Kang LF (2005). Patterns of reproductive allocation in *Artemisia halodendron* inhabiting two contrasting habitats. *Acta Oecologia*, 28, 57 – 64.
- Liu FH (刘凤红), Liu J (刘建), Dong M (董鸣) (2004). Spatial pattern of sandy vegetation and two dominant clonal semi-shrubs in the Ordos Plateau. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 2374 – 2381. (in Chinese with English abstract)
- Liu FH (刘凤红), Liu J (刘建), Dong M (董鸣) (2005). Response of biomass allocation to small-scale variation of vegetation coverage in dominant clonal semi-shrubs in the Mu Us Sandland. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 24, 3415 – 3419. (in Chinese with English abstract)
- Liu ZH (刘智慧), Zhang MZ (张明珍) (1999). The ultrastructure orientation of ATP enzyme viability in *Hedysarum laeve* root nodule. *Journal of Sichuan University* (Natural Science Edition) (四川大学学报(自然科学版)), 36, 747 – 751. (in Chinese with English abstract)
- Ma YQ (马毓泉) (1989). *Flora Intramongolica* (内蒙古植物志). Tomus 3. Inner Mongolia People Press, Huhhot, 339. (in Chinese)
- Mendoza A, Franco M (1998). Sexual reproduction and clonal growth in *Reinhardtia gracilis* (Palmae), an understory tropical palm. *American Journal of Botany*, 85, 521 – 527.
- Ogle K, Reynolds JF (2004). Plant responses to precipitation in desert ecosystems: integrating functional types, pulses, thresholds, and delays. *Oecologia*, 141, 282 – 294.
- Perkins SR, Owens MK (2003). Growth and biomass allocation of shrub and grass seedlings in response to predicted changes in precipitation seasonality. *Plant Ecology*, 168, 107 – 120.
- Pino J, Sans FX, Masalles RM (2002). Size-dependent reproductive pattern and short-term reproductive cost in *Rumex obtusifolius* L. *Acta Oecologia*, 23, 321 – 328.
- Prati D, Schmid B (2000). Genetic differentiation of life-history traits within populations of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Oikos*, 90, 442 – 456.
- Reekie E (1998). An explanation for size-dependent reproductive allocation in *Plantago major*. *Canadian Journal of Botany*, 76, 43 – 50.
- Roels B, Donders S, Werger M, Dong M (2001). Relation of wind-induced sand displacement to plant biomass and plant sand-binding capacity. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 43, 979 – 982.
- Ronsheim M, Bever J (2000). Genetic variation and evolutionary trade-offs for sexual and asexual reproductive modes in *Allium vineale*. *American Journal of Botany*, 87, 1769 – 1777.
- Sakai S (1995). Optimal resource allocation to vegetative and sexual reproduction of a plant growing in a spatially varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 175, 271 – 282.
- Sato T (2002). Size-dependent resource allocation among vegetative propagules and male and female functions in the forest herb *Lappula bulbifera*. *Oikos*, 96, 453 – 462.
- Schwinning S, Starr BI, Ehleringer JR (2003). Dominant cold desert plants do not partition warm season precipitation by event size. *Oecologia*, 136, 252 – 260.
- Schwinning S, Starr BI, Ehleringer JR (2005). Summer and winter drought in a cold desert ecosystem (Colorado Plateau) part II. effects on plant carbon assimilation and growth. *Journal of Arid Environments*, 61, 61 – 78.
- Shen WS (沈渭寿) (1998). Distribution patterns of three main air-seedling plant populations in Mu Us sandy land. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 18, 372 – 378. (in Chinese with English abstract)
- Sokal RR, Rohlf EJ (1995). *Biometry*. Freeman, San Francisco, CA. 887.
- Takada T, Nakajima H (1996). The optimal allocation for seed reproduction and vegetative reproduction in perennial plants: an application to the density-dependent transition matrix model. *Journal of Theoretical Biology*, 182, 179 – 191.
- Winkler E, Stöcklin J (2002). Sexual and vegetative reproduction of *Hieracium pilosella* L. under competition and disturbance: a grid-based simulation model. *Annals of Botany*, 89, 525 – 536.
- Xiao S (肖洒), Wang G (王刚), Li L (李良) (2003). Adjustment of *Artemisia ordosica* and *Hedysarum laeve*'s allometric pattern and individual size to the intra-specific competition in Mu us sandland. *Journal of Desert Research* (中国沙漠), 23, 67 – 72. (in Chinese with English abstract)
- Zhang CY (张称意), Yang C (杨持), Dong M (董鸣) (2001). The clonal integration of photosynthates in the rhizomatous half shrub *Hedysarum laeve*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 1986 – 1993. (in Chinese with English abstract)
- Zhang CY (张称意), Yu FH (于飞海), Dong M (董鸣) (2002). Effects of sand burial on the survival, growth and biomass allocation in semi-shrub *Hedysarum laeve* seedlings. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 44, 337 – 343.
- Zhang XS (张新时) (1994). Principles and optimal models for development of Maowusu Sandy Grassland. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报) 18, 1 – 16. (in Chinese with English abstract)
- Zhong ZC (钟章成) (1995). The reproductive strategy of plant population. *Chinese Journal of Ecology* (生态学杂志), 14, 37 – 42. (in Chinese with English abstract)