

水分异质性影响两种根茎型克隆植物赖草和假苇拂子茅的水分存储能力

叶学华^{1,2} 胡宇坤² 刘志兰³ 高树琴² 董 鸣^{2*}

¹北京师范大学资源学院, 北京 100875; ²植被与环境变化国家重点实验室, 中国科学院植物研究所, 北京 100093; ³内蒙古农业大学生态环境学院, 呼和浩特 010019

摘 要 水分在自然系统中呈异质性分布。有关水分异质性对克隆植物生长、形态和生理影响的研究已有大量的工作, 但是水分异质性对克隆植物存储能力, 尤其是水分存储能力影响的研究却十分缺乏。该文将两种根茎型克隆植物赖草(*Leymus secalinus*)和假苇拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)进行水分异质性和同质性实验处理, 探讨水分异质性对克隆植物水分存储能力、生长和形态的影响。在异质性水分处理下, 两种克隆植物的间隔子、枝和根的含水量均显著增加。两种克隆植物对水分异质性分布的适应策略有所不同, 赖草通过降低单个克隆分株的生长、提高芽的数量以应对水分异质性, 而假苇拂子茅通过增强整个分株种群的地下部分(根状茎、根和芽)生长来应对水分资源的异质性分布。水分存储能力的增强可以提高克隆植物适应水分异质性的能力。

关键词 适应策略, 克隆储存, 植物含水量, 分株种群, 水分异质性

Water heterogeneity affects water storage in two rhizomatous clonal plants *Leymus secalinus* and *Calamagrostis pseudophragmites*

YE Xue-Hua^{1,2}, HU Yu-Kun², LIU Zhi-Lan³, GAO Shu-Qin², and DONG Ming^{2*}

¹College of Resources Science & Technology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; ²State Key Laboratory of Vegetation and Environmental Change, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; and ³College of Ecology and Environmental Science, Inner Mongolia Agricultural University, Hohhot 010019, China

Abstract

Aims Essential resources for plant growth are heterogeneously distributed in natural systems, and clonal plants can efficiently use heterogeneously distributed resources. Many studies have addressed effects of heterogeneous water supply on the growth, morphology and physiology of clonal plants, but few have tested effects of water heterogeneity on the ability of clonal plants to store water.

Methods We grew ramets of two rhizomatous clonal plants *Leymus secalinus* and *Calamagrostis pseudophragmites* under both homogeneous and heterogeneous water supply. The experiment was conducted from 15 August to 14 October 2010 under a rain shelter at Ordos Sandland Ecological Station (39°29' N, 110°11' E). Water content and biomass of roots, shoots, spacers (rhizomes) and buds were measured.

Important findings Spacer water content, shoot water content and root water content were significantly higher under the heterogeneous water condition than under the homogeneous water condition in both species, suggesting that clonal plants could increase the ability to store water when growing in heterogeneous water conditions. *Leymus secalinus* decreased single ramet biomass and increased bud number to adapt to water heterogeneity, while *C. pseudophragmites* increased belowground biomass, including rhizome biomass, root biomass and bud biomass, to deal with water heterogeneity. Increasing water storage may increase the ability of clonal plants to adapt to unpredictable water conditions.

Key words adaptive strategy, clonal storage, plant water content, ramet population, water heterogeneity

异质性在自然系统中具有普遍性(Kotliar & Wiens, 1990), 植物生长和繁殖所必需的资源(如水

分、养分和光照等)以及所处的环境条件(如温度、湿度和干扰等)均呈现异质性分布格局(Jackson &

Caldwell, 1993; 陈玉福等, 2001; 刘建等, 2003)。环境异质性的普遍存在, 作为一种选择压力, 促使植物在进化过程中形成某种有效获取异质性资源的生态适应对策(董鸣, 1996a)。

克隆生长过程中, 克隆植物的分株通过克隆器官(如匍匐茎和根状茎)在一定时期连接在一起, 形成一个克隆基株, 在自然条件下能占据较大生境, 而且相连的克隆分株往往能够处于不同资源水平斑块(董鸣, 1996a, 1996b)。在长期的适应进化过程中, 克隆植物形成了一套特有的适应环境异质性的对策和机制(Dong & de Kroon, 1994; Hutching & de Kroon, 1994; Stuefer, 1997)。例如, 克隆植物具有(1)通过间隔子在不同分株间传递物质和信息, 从而有效缓解环境空间异质性的克隆整合作用(Alpert, 1999a, 1999b; Oborny *et al.*, 2001; Yu *et al.*, 2004); (2)通过调整分株放置格局, 实现资源吸收结构和环境空间异质性的精细协调, 从而有效地吸取异质性分布资源的觅食行为和可塑性反应(Yu *et al.*, 2002; Roiloa & Retuerto, 2005, 2006a, 2006b; Liu *et al.*, 2007; Xiao *et al.*, 2007; Coelho *et al.*, 2008); (3)调整有性繁殖和克隆生长之间(Winkler & Fischer, 1999; Thompson & Eckert, 2004; Liu *et al.*, 2009)、不同生长构型之间(Ye *et al.*, 2006)的权衡关系等。然而, 有关资源供应的空间异质性对克隆植物存储能力影响的研究却十分缺乏。

克隆植物的克隆器官(如根状茎)具有相当大的储藏功能(Li, 1998; Watson, 2008; Dong *et al.*, 2010a, 2010b)。Mutoh 等(1968)曾报道过克隆植物荻(*Miscanthus sacchariflorus*)种群的根茎储存资源随季节发生变化的现象; Suzuki和Hutchings (1997)发现当生长季节开始后, 克隆植物*Sasa kurilensis*地上植冠的迅速恢复与地下根茎储存资源的减少有关。杨允菲和郑慧莹(2000)也发现假苇拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)的根茎养分贮存功能随着根茎年龄的增加而减弱。这些研究暗示着, 克隆植物能够通过克隆器官适时存储与释放资源, 从而缓解资源异质性所带来的压力(董鸣, 2011)。目前对克隆贮存的研究绝大部分集中在克隆器官的养分资源贮存功能, 而对克隆植物水分存储能力的研究十分缺乏(Suzuki & Stuefer, 1999)。

由于生态系统环境条件变化的普遍性, 克隆植物资源储存是非常普遍的现象(Suzuki & Stuefer,

1999)。克隆植物对异质性环境的适应性反应, 会影响到克隆植物的能量分配和储存(董鸣, 2011)。例如, 异质性水分条件下, 水分充足斑块中的克隆植物*Carex hirta*分株的总根长得到显著的增加(de Kroon *et al.*, 1996), 而在养分异质性环境下, 欧活血丹(*Glechoma hederacea*)分株的根冠比显著高于同质环境(Wijesinghe & Hutchings, 1997)。本研究中, 我们以赖草(*Leymus secalinus*)和假苇拂子茅这两种典型克隆植物为研究对象, 以水分资源的同质和异质性分布为实验处理, 验证假设: 与同质条件相比, 在水分资源异质性分布条件下, 克隆植物将会存贮更多的水分资源, 从而可以更好地适应水分资源的异质性。

1 材料和方法

1.1 研究地点

研究地点位于中国科学院植物研究所鄂尔多斯沙地草地生态研究站(Ordos Sandland Ecological Station, OSES, 39°29' N; 110°11' E, 海拔1 290 m; 以下简称鄂尔多斯站), 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, 广泛分布有大小不等的沙带、沙丘群。受地形、风力的作用, 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(黄赐璇, 1991)。

水分是毛乌素沙地植物的限制因子之一。毛乌素沙地年降水量为250–450 mm (张新时, 1994), 并且降水变率大(朱灵益, 1991)。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 研究对象

赖草是禾本科赖草属多年生草本植物, 旱中生性植物, 生境范围较广, 多见于固定和半固定沙丘(地)、平原绿洲及山地草原带。假苇拂子茅是禾本科拂子茅属多年生草本植物, 旱中生性植物, 多生山坡及阴湿处, 可为防沙固堤植物。赖草和假苇拂子茅均属于典型的根茎型克隆植物, 具有细长的下伸和横走的根茎, 秆单生或丛生。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(董鸣, 1999; 杨允菲和郑慧莹, 2000; 杨允菲

和张宝田, 2004)。

1.3 研究方法

2010年8月1日, 在鄂尔多斯站附近采集赖草和假苇拂子茅相连分株各15个, 切断相连的根茎并进行标准化(每个分株留2片成熟叶片, 去除根状茎, 留4-5条根), 移植到鄂尔多斯站温室中进行恢复培养。同时准备24个直径为80 cm的种植盆(高为25 cm), 盆内各设置有19个六边形的沙基质的斑块, 斑块边长为9.24 cm, 斑块总面积占种植盆面积的83.8% (图1)。斑块之间用白色保鲜膜隔开以保证水分处理的效果, 同时, 植物地下根状茎也能轻易地穿透保鲜膜从而进入相邻斑块。8月8日, 经过一周的培养, 选择大小相近的赖草和假苇拂子茅分株各12个, 种植到种植盆的中心斑块中, 仅在中心斑块中施加适量水分进行培养。8月15日, 分别对种植盆进行水分异质性和同质性分布处理。同质性处理中, 每个斑块每3天施加76.3 mL水; 异质性处理中, 高水斑块每3天施加100 mL水, 低水斑块每3天施加50 mL水。异质性处理和同质性处理的施水总量一致, 即每3天施水总量均为1 450 mL。每种处理6个重复。

实验处理60天后进行收获, 测量每个种植盆中分株数、潜在分株(芽)数和各个部分的生物量和鲜

质量, 包括每个分株枝和根的鲜质量和干质量、每段间隔子(根状茎)的鲜质量和干质量、每个芽的鲜质量和干质量, 生物量以75 °C烘干48 h后的干质量计。计算出植物体各部分的含水量, 鲜质量含水量(%)=(鲜质量-干质量)/鲜质量×100。

1.4 数据分析

采用SPSS 13.0软件进行数据分析, 通过双因子方差分析(two-way ANOVA)检验不同物种和不同水分处理对植物性状的影响, 通过单因子方差分析(one-way ANOVA)检验同一物种不同水分处理下植物性状差异的显著性。

2 实验结果

2.1 生物量

双因素方差分析结果显示: 不同物种之间, 总生物量、间隔子生物量、枝生物量和根的生物量差异显著, 芽的生物量差异不显著; 不同水分分布处理对芽生物量影响显著, 对其他器官的生物量和总生物量影响不显著; 物种和水分处理之间对总生物量和各器官生物量均没有显著的交互作用(表1)。

不同水分分布处理对赖草各器官生物量没有显著差异; 而对于假苇拂子茅来说, 不同水分分布处理显著影响了其地下部分的生物量, 包括间隔子

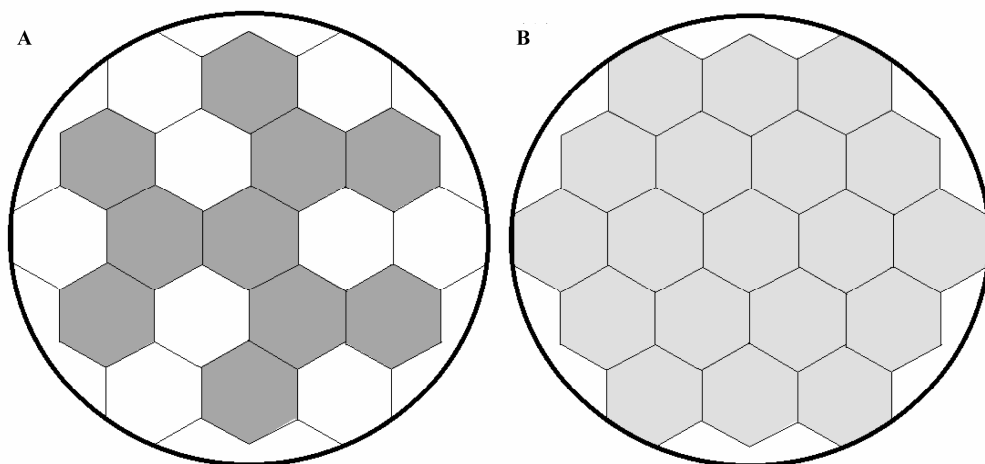


图1 实验中的水分异质性处理(A)和同质性处理(B)。斑块间用薄的白色保鲜膜隔开。其中异质性处理中深色斑块为高水分斑块, 每个斑块每3天施100 mL水; 白色斑块为低水分处理, 每个斑块每3天施50 mL水。同质处理的浅色斑块, 每个斑块每3天施76.3 mL水。异质性处理和同质性处理的施水总量一致, 即每3天施水总量均为1 450 mL。

Fig. 1 Heterogeneous water supply (A) and homogeneous water supply (B) of experiment. Patches are separated by white plastic wrap. In the heterogeneous water treatment, the dark grey cells stand for patches with high water supply, providing with 100 mL water to each patch once every three days; the white cells stand for patches with low water supply, providing with 50 mL water to each patch every three days. In the homogeneous treatment, each patch (grey cell) was provided with 76.3 mL every three days. The total water supplied in the heterogeneous treatment was same as that in the homogeneous treatment, i.e. 1 450 mL every three days.

表1 物种和水分异质性对植物生长和形态影响的双因素方差分析

Table 1 Effects of species and water heterogeneity on the growth and morphology of plants by two-way ANOVA

性状 Trait	物种 Species			水分处理 Water treatment			交互作用 Interaction		
	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>	<i>df</i>	<i>F</i>	<i>p</i>
生物量 Biomass									
总生物量 Total biomass	1, 19	15.93	0.001	1, 19	0.62	0.441	1, 19	1.30	0.269
间隔子生物量 Spacer biomass	1, 19	7.40	0.014	1, 19	2.88	0.106	1, 19	0.95	0.341
芽生物量 Bud biomass	1, 19	0.03	0.866	1, 19	7.16	0.015	1, 19	0.09	0.765
枝生物量 Shoot biomass	1, 19	42.03	<0.001	1, 19	0.10	0.752	1, 19	2.37	0.140
根生物量 Root biomass	1, 19	7.22	0.015	1, 19	0.36	0.557	1, 19	0.74	0.401
生物量分配 Biomass allocation									
根冠比 Root to shoot ratio	1, 19	0.13	0.725	1, 19	0.62	0.443	1, 19	0.02	0.879
分株数量和大小 Number and size of ramets									
分株数 Number of ramets	1, 19	6.89	0.017	1, 19	0.77	0.113	1, 19	0.54	0.471
单个分株生物量 Biomass per ramet	1, 19	8.86	0.008	1, 19	0.02	0.890	1, 19	8.02	0.011
芽数量和大小 Number and size of buds									
芽数 Number of buds	1, 19	2.45	0.134	1, 19	24.60	<0.001	1, 19	0.43	0.522
单个芽生物量 Biomass per bud	1, 19	0.54	0.472	1, 19	<0.001	0.997	1, 19	0.12	0.733
含水量 Water content									
总含水量 Total water content	1, 19	1.58	0.224	1, 19	94.36	<0.001	1, 19	2.81	0.110
芽含水量 Bud water content	1, 19	0.55	0.469	1, 19	3.12	0.093	1, 19	0.004	0.951
间隔子含水量 Spacer water content	1, 19	11.39	0.003	1, 19	35.38	<0.001	1, 19	3.01	0.099
根含水量 Root water content	1, 19	1.57	0.225	1, 19	53.71	<0.001	1, 19	12.98	0.002
枝含水量 Shoot water content	1, 19	0.30	0.591	1, 19	13.22	0.002	1, 19	0.44	0.514

黑体表示差异显著($p = 0.05$)。

Black body indicates significant difference ($p = 0.05$).

(根状茎)生物量、芽生物量和根生物量, 对枝生物量没有显著影响(表2)。水分异质性分布处理下, 假苇拂子茅的间隔子生物量(0.5234 ± 0.0728 g)、芽生物量(0.3893 ± 0.0529 g)和根生物量(1.7073 ± 0.6251 g)均明显高于同质性分布处理下的间隔子生物量(0.2398 ± 0.0451 g)、芽生物量(0.221 ± 0.0331 g)和根生物量(0.8556 ± 0.1574 g)(图2)。

2.2 植物体含水量

赖草和假苇拂子茅两个物种仅间隔子含水量差异显著, 总含水量、芽含水量、根含水量和枝含水量均没有显著差异; 不同水分分布处理对总含水量、间隔子含水量、根含水量和枝含水量有显著影响, 对芽含水量影响不显著; 物种和水分处理对根含水量有显著的交互作用(表1)。

不同水分分布处理对赖草和假苇拂子茅植株含水量的影响一致, 对总含水量、间隔子含水量、根含水量和枝含水量均有显著影响, 对芽含水量的影响不显著(表2); 在水分异质性分布处理下, 赖草

和假苇拂子茅总含水量、间隔子含水量、根含水量和枝含水量均比同质性分布处理下显著高(图3)。

2.3 分株和潜在分株(芽)的大小与数量

赖草和假苇拂子茅分株数量和大小都有明显差异, 但芽的数量和大小没有显著差异; 不同水分分布处理仅对潜在分株的数量有显著影响, 对分株数、分株和芽的大小没有显著影响; 物种和水分处理对单个分株的大小具有显著的交互作用(表1)。

不同水分分布处理对赖草分株大小和芽数具有显著影响, 对假苇拂子茅芽数具有显著影响(表2)。在水分资源异质性分布处理下, 赖草和假苇拂子茅的芽数均显著高于同质处理下, 赖草的单个分株生物量低于同质处理下(图4)。

3 讨论

资源分布的异质性可以在与植物个体相关的小尺度存在(Roiloa & Retuerto, 2006a, 2006b), 而克隆植物, 特别是游击型克隆植物, 往往能够占据较

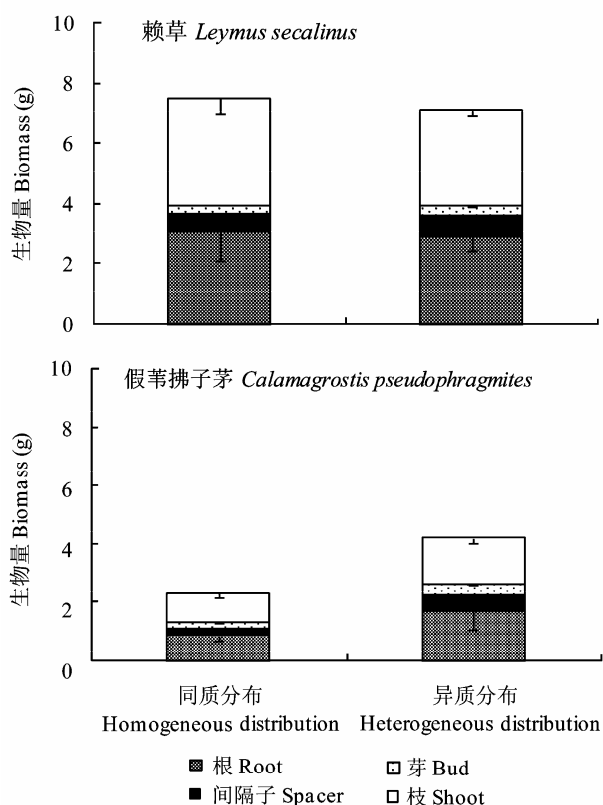


图2 水分同质和异质处理下赖草和假苇拂子茅的生物量及其分配(平均值±标准误差)。

Fig. 2 Biomasses of *Leymus secalinus* and *Calamagrostis pseudophragmites* and their allocation in homogeneous and heterogeneous water treatments (mean ± SE).

大的水平空间, 从而相连的克隆分株常常处于不同水平的资源斑块中。出于对环境的不可预知性, 克隆植物一方面通过克隆整合, 在不对生长在高资源斑块的相连分株产生显著耗费的前提下, 使生长在低资源水平斑块的分株能够明显受益, 从而使整个克隆片断能更好地适应异质性环境(Stuefer *et al.*, 1994)。如: 在水分异质性分布的情况下, 克隆植物通过克隆整合, 能够更好地适应水分的异质性, 表现在分株数、总根茎长度和平均分株生物量增加(Dong & Alaten, 1999)。我们的实验结果部分与此一致。在我们实验中, 异质性水分处理显著提高了克隆植物赖草和假苇拂子茅的潜在分株(芽)的数量和芽的总生物量, 但对分株数和其他植株器官的生物量没有显著影响(表2), 实验周期较短可能是其主要原因。另一方面, 克隆植物会提高对资源的储存能力, 通过对资源的储存与释放来适应环境的不可预知性。我们的实验结果证实了这一点。在水分异质

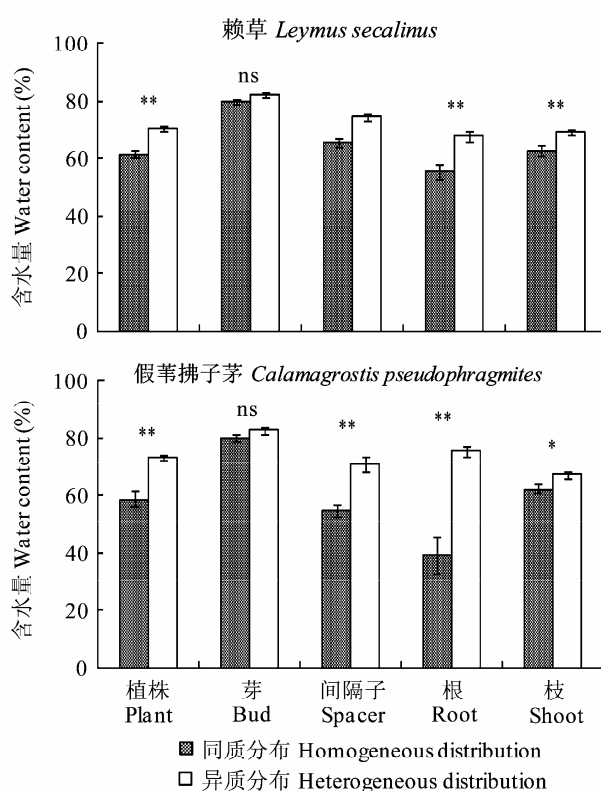


图3 水分同质和异质处理下赖草和假苇拂子茅植株器官的含水量(平均值±标准误差)。ns, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

Fig. 3 Water content in the organs of *Leymus secalinus* and *Calamagrostis pseudophragmites* in homogeneous and heterogeneous water treatments (mean ± SE). ns, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

性条件下, 赖草和假苇拂子茅植株及其各个器官(除芽外)含水量都显著增加(表2; 图3); 而芽的数量和总生物量的显著增加, 实际上也大大增加了植株芽的水分储存量。

克隆储存不仅有利于克隆植物更好地适应空间异质性环境, 对于克隆植物适应资源的时间异质性也具有重要意义。在资源供给丰富时将多余的资源储藏起来, 用以维持其在资源缺乏时期的生长, 可以极大地缓冲资源分布时间异质性的影响(董鸣, 2011); 同时通过克隆整合, 储藏的资源可以供给整个克隆基株的生长, 从而在很大程度上降低克隆基株的死亡率(董鸣, 1996a)。水分异质性分布条件下, 赖草和假苇拂子茅通过提高植株各器官的含水量, 在植株体内储存了大量的水分资源, 通过克隆整合的作用, 这些资源可以被整个克隆分株种群所利用。一方面可以提供给分株种群中处于水分资源相

表2 水分异质性对赖草和假苇拂子茅生长和形态影响的独立样本 t 检验**Table 2** Effects of water heterogeneity on the growth and morphology of *Leymus secalinus* and *Calamagrostis pseudophragmites* by independent samples t -test

物种 Species	性状 Trait	df	t	p
赖草 <i>Leymus secalinus</i>	总生物量 Total biomass	10	0.204	0.842
	间隔子生物量 Spacer biomass	10	-0.417	0.685
	芽生物量 Bud biomass	10	-1.564	0.149
	枝生物量 Shoot biomass	10	0.682	0.877
	根生物量 Root biomass	10	0.159	0.511
	根冠比 Root to shoot ratio	10	-0.581	0.574
	分株数 Number of ramets	10	-1.529	0.157
	单个分株生物量 Biomass per ramet	10	2.565	0.028
	芽数 Number of buds	10	-2.795	0.019
	单个芽生物量 Biomass per bud	10	0.206	0.841
	总含水量 Total water content	10	-5.385	<0.001
	芽含水量 Bud water content	10	-1.491	0.167
	间隔子含水量 Spacer water content	10	-4.445	0.001
	根含水量 Root water content	10	-3.647	0.004
	枝含水量 Shoot water content	10	-3.307	0.008
假苇拂子茅 <i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	总生物量 Total biomass	10	-2.171	0.055
	间隔子生物量 Spacer biomass	10	-3.313	0.008
	芽生物量 Bud biomass	10	-2.696	0.022
	枝生物量 Shoot biomass	10	-2.664	0.209
	根生物量 Root biomass	10	-1.342	0.024
	根冠比 Root to shoot ratio	10	-0.360	0.726
	分株数 Number of ramets	10	-0.412	0.689
	单个分株生物量 Biomass per ramet	5.317	-1.833	0.123
	芽数 Number of buds	10	-4.982	0.001
	单个芽生物量 Biomass per bud	6.323	-0.085	0.935
	总含水量 Total water content	10	-5.156	0.000
	芽含水量 Bud water content	10	-1.439	0.181
	间隔子含水量 Spacer water content	10	-4.733	0.001
	根含水量 Root water content	4.528	-5.647	0.003
	枝含水量 Shoot water content	10	-2.296	0.045

黑体表示差异显著($p = 0.05$)。

Black body indicates significant difference ($p = 0.05$).

对缺乏区域的克隆分株, 另一方面, 也为整个基株安全渡过水分缺乏时期(如较长时间降水缺乏)提供保障, 特别是为植株在春季开始生长提供资源。

赖草和假苇拂子茅均为多年生根茎禾草, 但二者形态结构上具有较大差异。赖草具有更大的分株, 表现在赖草的单个分株生物量明显高于假苇拂子茅。这种差异使得水分异质性对赖草和假苇拂子茅产生的影响也不尽相同。与同质性水分条件相比, 异质性水分条件下赖草的分株数没有显著变化, 但单个分株生物量显著降低, 同时芽的数量明显增加

(表2; 图4); 而假苇拂子茅在异质性水分条件下芽、间隔子(地下根状茎)和根的生物量显著增加(表2; 图2)。这意味着克隆植物赖草和假苇拂子茅适应水分异质性的策略有所不同。在水分异质条件下, 赖草表现出相对消极的适应对策, 在增强植株体水分储存能力的同时, 通过降低分株的水分使用量以保证更多芽的生产及其生长, 从而保证基株的生存; 而假苇拂子茅在水分异质条件下, 会积极地增强整个分株种群的地下部分生长, 包括间隔子、根和芽的生长, 通过增加整个分株种群的水分获取能力和

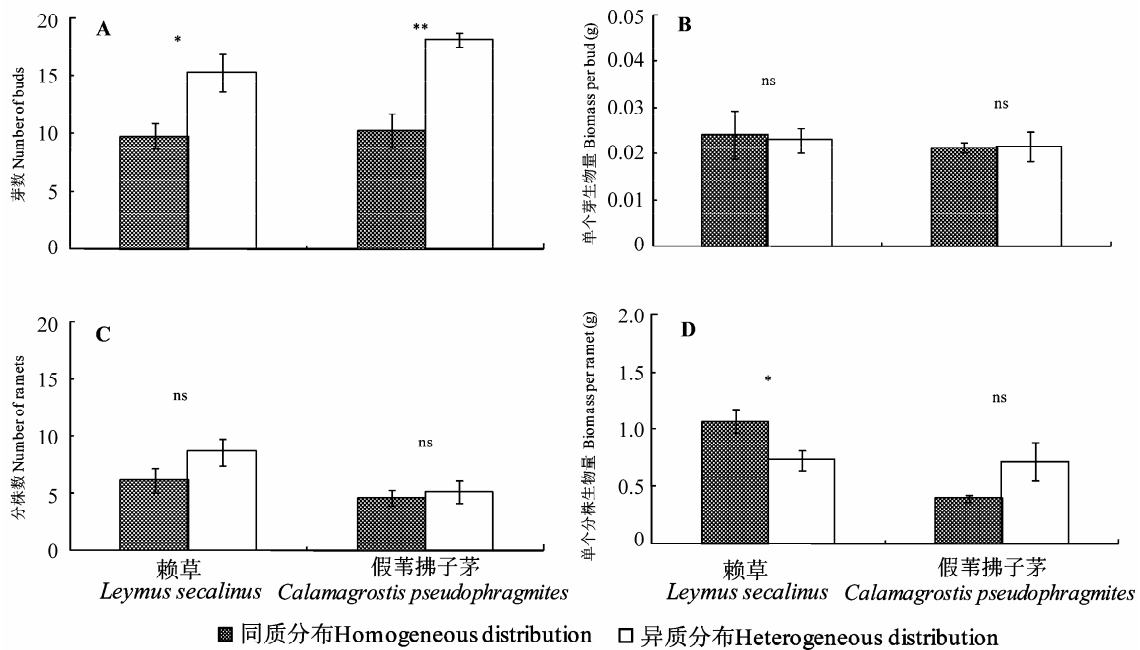


图4 水分同质和异质条件下赖草和假苇拂子茅的芽数(A)、单个芽生物量(B)、分株数(C)和单个分株生物量(D) (平均值±标准误差)。ns, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$ 。

Fig. 4 Number of buds (A), biomass per bud (B), number of ramets (C) and biomass per ramet (D) of *Leymus secalinus* and *Calamagrostis pseudophragmites* in homogeneous and heterogeneous water treatments (mean ± SE). ns, $p > 0.05$; *, $p < 0.05$; **, $p < 0.01$.

储存能力, 从而保证基株的生长。

4 结论

在水分异质条件下, 克隆植物赖草和假苇拂子茅能够提高植株体各器官的含水量, 从而储存大量的水分, 以应对水分资源供给的不确定性。两个物种应对的策略有所差异, 拥有较大分株的赖草, 在减少克隆分株水分使用量的同时增加潜在分株(芽)的数量以应对水分异质性; 而克隆分株相对较小的假苇拂子茅则是通过增加整个分株种群的地下部分生长, 增强整个分株种群的水分获取与储存能力, 从而提高整个分株种群应对水分异质性的能力。

基金项目 “十二五”国家科技支撑计划课题(2012BAD16B03)和国家自然科学基金(30900179和31100300)。

参考文献

Alpert P (1999a). Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: ramets from grassland are selfish. *Oecologia*, 120, 69–76.
Alpert P (1999b). Effects of clonal integration on plant plastic-

ity in *Fragaria chiloensis*. *Plant Ecology*, 141, 99–106.
Chen YF, Yu FH, Zhang CY, Dong M (2001). Role of clonal growth of the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in patch dynamics of Mu US sandy land. *Acta Ecologica Sinica*, 21, 1745–1750. (in Chinese with English abstract) [陈玉福, 于飞海, 张称意, 董鸣 (2001). 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*, 21, 1745–1750.]
Coelho FF, Capelo C, Ribeiro LC, Figueira JEC (2008). Reproductive modes in *Leiothrix* (Eriocaulaceae) in South-eastern Brazil: the role of microenvironmental heterogeneity. *Annals of Botany*, 101, 353–360.
de Kroon H, Franssen B, van Rheenen JWA, van Dijk A, Kreulen R (1996). High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling. *Oecologia*, 106, 73–84.
Dong BC, Yu GL, Guo W, Zhang MX, Dong M, Yu FH (2010a). How internode length, position and presence of leaves affect survival and growth of *Alternanthera philoxeroides* after fragmentation? *Evolutionary Ecology*, 24, 1447–1461.
Dong BC, Zhang MX, Alpert P, Lei GC, Yu FH (2010b). Effects of orientation on survival and growth of small fragments of the invasive, clonal plant *Alternanthera*

- philoxeroides*. *PloS One*, 5, e13631.
- Dong M (1996a). Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk-spreading. *Acta Phytocologica Sinica*, 20, 543–548. (in Chinese with English abstract) [董鸣 (1996a). 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊. 植物生态学报, 20, 543–548.]
- Dong M (1996b). Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*, 38, 828–835. (in Chinese with English abstract) [董鸣 (1996b). 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, 38, 828–835.]
- Dong M (1999). Effects of severing rhizome on clonal growth in rhizomatous grass species *Psammodloa villosa* and *Leymus secalinus*. *Acta Botanica Sinica*, 41, 194–198. (in Chinese with English abstract) [董鸣 (1999). 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, 41, 194–198.]
- Dong M (2011). *Clonal Plant Ecology*. Sciences Press, Beijing. (in Chinese) [董鸣 (2011). 克隆植物生态学. 科学出版社, 北京.]
- Dong M, Alaten B (1999). 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*, 141, 53–58.
- Dong M, de Kroon H (1994). Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos*, 70, 99–106.
- Huang CX (1991). The changes of the physical environment of the southern Maowushu Sandy Land during Holocene. *Geographical Research*, 10(2), 52–59. (in Chinese with English abstract) [黄赐璇 (1991). 毛乌素沙地南缘全新世自然环境. 地理研究, 10(2), 52–59.]
- Hutchings MJ, de Kroon H (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 25, 159–238.
- Jackson RB, Caldwell MM (1993). The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology*, 74, 612–614.
- Kotliar NB, Wiens JA (1990). Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 59, 253–260.
- Li R (1998). *Clonal Growth in the Giant Bamboo Phyllostachys pubescens*. PhD dissertation, Utrecht University, Utrecht.
- Liu F, Chen JM, Wang QF (2009). Trade-offs between sexual and asexual reproduction in a monoecious species *Sagittaria pygmaea* (Alismataceae): the effect of different nutrient levels. *Plant Systematics and Evolution*, 277, 61–65.
- Liu FH, Yu FH, Liu WS, Krüsi BO, Cai XH, Schneller JJ, Dong M (2007). Large clones on cliff faces: expanding by rhizomes through crevices. *Annals of Botany*, 100, 51–54.
- Liu J, Zhu XW, Yu FH, Dong M, Zhang SM, Wang RQ (2003). Spatial heterogeneity of *Ulmus pumila* open forest ecosystem in Otindag Sandy Land. *Environmental Science*, 24, 29–34. (in Chinese with English abstract) [刘建, 朱选伟, 于飞海, 董鸣, 张淑敏, 王仁卿 (2003). 浑善达克沙地榆树疏林生态系统的空间异质性. 环境科学, 24, 29–34.]
- Mutoh N, Yoshida KH, Yokoi Y, Kimura M, Hogetsu K (1968). Studies on the production processes and net production of *Miscanthus sacchariflorus* community. *Japanese Journal of Botany*, 20, 67–92.
- Oborny B, Czárán T, Kun Á (2001). Exploration and exploitation of resource patches by clonal growth: a spatial model on the effect of transport between modules. *Ecological Modelling*, 141, 151–169.
- Roiloa SR, Retuerto R (2005). Presence of developing ramets of *Fragaria vesca* L. increases photochemical efficiency in parent ramets. *International Journal of Plant Sciences*, 166, 795–803.
- Roiloa SR, Retuerto R (2006a). Development, photosynthetic activity and habitat selection of the clonal plant *Fragaria vesca* growing in copper-polluted soil. *Functional Plant Biology*, 33, 961–971.
- Roiloa SR, Retuerto R (2006b). Small-scale heterogeneity in soil quality influences photosynthetic efficiency and habitat selection in a clonal plant. *Annals of Botany*, 98, 1043–1052.
- Stuefer JF (1997). *Division of Labour in Clonal Plants? On the Response of Stoloniferous Herbs to Environmental Heterogeneity*. PhD dissertation, Utrecht University Press, Utrecht, The Netherlands.
- Stuefer JF, During HJ, de Kroon H (1994). High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology*, 82, 511–518.
- Suzuki JI, Hutchings MJ (1997). Interactions between shoots in clonal plants and the effects of stored resources on the structure of shoot populations. In: de Kroon H, van Groenendael J eds. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden. 311–329.
- Suzuki JI, Stuefer JF (1999). On the ecological and evolutionary significance of storage in clonal plants. *Plant Species Biology*, 14, 11–17.
- Thompson FL, Eckert CG (2004). Trade-offs between sexual and clonal reproduction in an aquatic plant: experimental manipulations vs. phenotypic correlations. *Journal of*

- Evolutionary Biology*, 17, 581–592.
- Watson MA (2008). Resource storage and the expression of clonal plant life histories. *Evolutionary Ecology*, 22, 471–475.
- Wijesinghe DK, Hutchings MJ (1997). The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: an experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 85, 17–28.
- Winkler E, Fischer M (1999). Two fitness measures for clonal plants and the importance of spatial aspects. *Plant Ecology*, 141, 191–199.
- Xiao KY, Yu D, Xu XW, Xiong W (2007). Benefits of clonal integration between interconnected ramets of *Vallisneria spiralis* in heterogeneous light environments. *Aquatic Botany*, 86, 76–82.
- Yang YF, Zhang BT (2004). Clone growth and its age structure of *Leymus secalinus* modules in the Songnen Plain of China. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 15, 2109–2112. (in Chinese with English abstract) [杨允菲, 张宝田 (2004). 松嫩平原赖草无性系生长及其构件的年龄结构. 应用生态学报, 15, 2109–2112.]
- Yang YF, Zheng HY (2000). Age structure of clone population of *Calamagrostis pseudophragmites* in Songnen Plain of China. *Acta Prataculturae Sinica*, 9(3), 8–13. (in Chinese with English abstract) [杨允菲, 郑慧莹 (2000). 松嫩平原假苇拂子茅无性系种群的年龄结构. 草业学报, 9(3), 8–13.]
- Ye XH, Yu FH, Dong M (2006). A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. *Annals of Botany*, 98, 187–191.
- Yu FH, Dong M, Krüsi B (2004). Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune. *New Phytologist*, 162, 697–704.
- Yu FH, Dong M, Zhang CY (2002). Intracolonial resource sharing and functional specialization of ramets in response to resource heterogeneity in three stoloniferous herbs. *Acta Botanica Sinica*, 44, 468–473.
- Yu FH, Dong M, Zhang CY, Zhang SM (2002). Phenotypic plasticity in response to salinity gradient in a stoloniferous herb *Halerpestes ruthenica*. *Acta Phytoecologica Sinica*, 26, 140–148. (in Chinese with English abstract) [于飞海, 董鸣, 张称意, 张淑敏 (2002). 匍匐茎草本金戴戴对基质盐分含量的表型可塑性. 植物生态学报, 26, 140–148.]
- Zhang XS (张新时) (1994). Principles and optimal models for development of Maowusu sandy grassland. *Acta Phytoecologica Sinica*, 18, 1–16. (in Chinese with English abstract) [张新时 (1994). 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, 18, 1–16.]
- Zhu LY (1993). *Site Quality Evaluation of Trees and Shrubs in Mu Us Sandy Land*. China Forestry Publishing House, Beijing. (in Chinese) [朱灵益 (1993). 毛乌素沙地乔灌木立地质量评价. 中国林业出版社, 北京.]

责任编辑: 于飞海 责任编辑: 李 敏