毛乌素沙地游击型克隆半灌木羊柴对局部沙埋的反应

刘凤红^{1,2} 叶学华^{1,2} 于飞海¹ 董 鸣^{1*}

(1 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) (2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘 要 不同程度的沙埋是生长在干旱和半干旱区内陆沙丘的植物经常遭遇的事件, 沙埋可以改变植物所处的生物和非生物环境条件。已有研究表明不同程度的沙埋对于植物的影响不同。轻微程度的沙埋可以增加植物高度、促进生物量的积累和新生分株的产生。如果沙埋强度不断增加, 对植物的影响由正效应逐渐转变为负效应。即超过一定沙埋阈值后, 沙埋会削弱植物的生长, 甚至影响植物的存活。干旱和半干旱区内陆沙丘中常常生长着许多克隆植物, 克隆整合常常可以缓解克隆植物分株所遭受的局部环境胁迫。根茎型克隆植物羊柴(*Hedysarum laeve*)是毛乌素沙地的优势半灌木之一, 也是当地重要的固沙植物。为了探讨克隆整合的作用是否可以提高沙埋阈值, 并有助于羊柴忍受高强度的沙埋, 以其为研究对象开展了野外实验。结果表明: 轻微程度的沙埋(例如沙埋深度是原始羊柴分株高的 10%~20%)可以加速羊柴分株的高生长, 提高叶片生物量、茎生物量以及整个地上部分的生物量。高强度的沙埋(例如沙埋深度是原始羊柴分株高的 80%~100%)会削弱羊柴分株的存活和生长。在与不遭受沙埋分株相连的情况下, 羊柴分株遭受沙埋的阈值高于没有分株相连的, 而且在高强度的沙埋下, 前者(有分株相连的遭受沙埋的分株)比后者(没有分株相连的遭受沙埋的分株)在株高增量、茎生物量、叶片生物量以及地上分株生物量上都要显著高。这暗示着克隆整合提高了羊柴遭受沙埋的阈值并有助于羊柴分株忍受高强度的沙埋。

关键词 毛乌素沙地 羊柴 沙埋 克隆整合

CLONAL INTEGRATION MODIFIES RESPONSES OF *HEDYSARUM LAEVE* TO LOCAL SAND BURIAL IN MU US SANDLAND

LIU Feng-Hong^{1,2} YE Xue-Hua^{1,2} YU Fei-Hai¹ and DONG Ming^{1*}

(1 Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China)

(2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

Abstract In arid and semi-arid inland deserts, a major environmental stress for the plants is recurrent sand burial, which can influence the physical and biotic microenvironment of the plants and soil. Previous studies have shown that different sand burial depths have different effects on plants. Slight sand burial could increase the height increment, leaf biomass and the number of new ramets of the plants, while heavy sand burial impaired the growth of the plants and even decreased their survival. In other words, below a certain burial threshold level, the growth of the plants is stimulated probably because of multiple factors. However, as the level of burial increases, the positive response declines until it becomes a negative factor. Sand dunes are frequently colonized and stabilized by many rhizomatous clonal plants in arid and semi-arid inland deserts. Clonal physiological integration often helps clonal plants buffer local environmental stresses encountered by the ramets. The rhizomatous clonal semi-shrub, *Hedysarum laeve*, is a dominant plant species and important for vegetation restoration in the Mu Us sandland. We conducted a field experiment to investigate whether clonal integration can increase the threshold of sand burial and help rhizomatous *H. laeve* tolerate heavy sand burial. The results showed that slight sand burial could accelerate ramet growth and enhance their leaf biomass, stem biomass and shoot biomass. Heavy sand burial reduced the biomass of the plants and impaired survival and growth of the ramets. Clonal integration increased the threshold of sand burial. Ramets connected to other ramets had greater height increment, stem biomass, leaf biomass and shoot biomass as compared to ramets that were not connected to other ramets under heavy sand burial. These results suggested that clonal physiological integration could help *H. laeve* ramets to tolerate relatively heavy sand burial, and clonal integration should play a role in *H. laeve* occupying the Mu Us sandland.

Key words Mu Us sandland, *Hedysarum laeve*, Sand burial, Clonal integration

在海、河岸和内陆干旱及半干旱区沙丘生境中, 不同程度的沙埋是植物经常遭遇的事件之一(Maun & Lapierre, 1984; Maun, 1998)。沙埋可以改变植物所处的生物和非生物环境条件(Maun, 1998)。例如, 沙埋可以改变光合有效辐射(Sykes & Wilson, 1990; Brown, 1997)、湿度(Baldwin & Maun, 1983)、温度(Baldwin & Maun, 1983; Zhang & Maun, 1990)、根际氧气含量(Klimes *et al.*, 1993)、土壤有机物质含量(Baldwin & Maun, 1983)以及土壤微生物活动(D'Hertefeldt & van der Putten, 1998)等, 从而影响植物生长和存活(Maun, 1998)能力。由于沙丘植被覆盖程度的不同以及风速的差异, 植物遭受沙埋的程度也不同(Maun, 1998)。已有研究表明不同程度的沙埋对于植物的影响不同(张称意等, 2002; Yu *et al.*, 2002, 2004)。轻微程度的沙埋可以通过排除掉不能耐受沙埋的竞争物种(Perumal & Maun, 1999)、增加植物根系周围的湿度(Baldwin & Maun, 1983)和增加土壤微生物的活动等改善植物生长的环境, 从而增加遭受沙埋的植物的高度、促进其生物量的积累和新生分株的产生(Eldred & Maun, 1982; Disraeli, 1984; Maun & Lapierre, 1984; Brown, 1997; Maun, 1998)。如果沙埋强度不断增加, 植物遭受的环境条件可能会更加严酷, 例如高强度的沙埋造成的黑暗使得植物不能进行光合作用(Sykes & Wilson, 1990), 这样沙埋对植物的影响由正效应逐渐转变为负效应。即超过一定沙埋阈值后, 沙埋会削弱植物的生长, 甚至影响植物的存活(Maun & Lapierre, 1984; Harris & Davy, 1986; Zhang & Maun, 1990; Sykes & Wilson, 1990; Brown, 1997; Maun, 1998; Yu *et al.*, 2002, 2004)。

不同植物能够忍受的沙埋程度是不一样的。沙埋作为一种环境筛, 使得长期生长在沙丘生境中的植物在进化过程中形成了各种忍受沙埋的机制(Yu *et al.*, 2004)。在沙丘生境中生长的很多根茎型克隆植物(Dong & Alaten, 1999), 它们常常是沙地群落的先锋植物(Oosting & Billings, 1942; Maun, 1984; Maun & Lapierre, 1984; Sykes & Wilson, 1990; 董鸣, 1997; 董鸣等, 1998; Dong & Alaten, 1999)。克隆植物的一个很重要的特点之一就是具备能够缓解局部环境压力与胁迫的克隆整合能力。在许多生境中, 克隆整合被证明能够缓解局部环境胁迫对克隆植物生长和繁殖的不利影响(Jonsdottir & Watson, 1997; D'Hertefeldt & van der Putten, 1998; Alpert, 1999a, 1999b; Amsberry *et al.*, 2000)。在内陆半干旱沙丘

中, 环境破碎化很严重。风速的不均匀导致遭受沙埋的克隆分株与不遭受沙埋或者沙埋程度较浅的克隆分株相连的情况常常发生(Yu *et al.*, 2002)。由于克隆整合作用的存在, 克隆植物, 尤其是生长于沙地环境条件下的根茎型克隆植物, 可能对沙埋具有比非克隆植物更大的忍受能力(Yu *et al.*, 2002)。对一些对固沙十分重要的、有应用价值的根茎型克隆植物忍受沙埋能力的研究, 不仅可以加深对克隆植物抵抗沙埋机制的理解, 另一方面可以指导我们进行优良固沙植物的筛选, 在干旱和半干旱区沙化环境的植被恢复重建中具有重要指示意义。

羊柴(*Hedysarum laeve*)是典型的根茎游击型克隆植物, 克隆繁殖在其生活史格局中占据重要地位(陈玉福和董鸣, 2000)。羊柴是毛乌素沙区的主要飞播植物, 克隆繁殖能力对该区的植被恢复具有重要意义(沈胃寿, 1997; 刘凤红等, 2004)。在本文中, 我们报道野外条件下对羊柴开展沙埋实验的结果, 拟回答以下的问题: 1) 不同程度的沙埋是否影响以及怎样影响羊柴沙埋分株的存活、生长以及地上生物量积累? 2) 克隆整合是否有助于提高羊柴忍受沙埋的阈值并提高其在高强度沙埋下的存活和生长能力?

1 材料和方法

1.1 研究区概况

位于鄂尔多斯高原东南部洼地的毛乌素沙地是中国 12 大沙区之一, 海拔 1 200 ~ 1 600 m, 面积约 40 000 km²(张新时, 1994)。属温带半干旱大陆性气候区, 年均温 6 ~ 9 °C, 年降水量 250 ~ 440 mm, 潜在蒸散率(*PER*)0.8 ~ 2.5。该区广泛覆盖着不同厚度的第四纪及现代风成沙, 各种类型的沙地(固定沙地、半固定-半流动沙地、流动沙地等)成为本区的主要景观类型, 沙生植被在本区占有最大的面积(张新时, 1994)。研究地点位于中国科学院鄂尔多斯沙地草地生态研究站石灰庙基地, 地处毛乌素沙地东部, 行政上隶属内蒙古自治区伊克昭盟伊金霍洛旗。该地植被主要由以沙生半灌木群落组成, 当地的天然植物油蒿(*Artemisia ordosica*)和飞播的克隆植物羊柴占据优势地位, 伴生物种包括狗尾草(*Setaria viridis*), 沙柳(*Salix psammophila*), 冷蒿(*Artemisia frigida*), 糙隐子草(*Cleistogenes squarrosa*)和沙珍棘豆(*Oxytropis psammocharis*)等。

1.2 研究物种

羊柴属豆科岩黄芪属, 沙生中旱生植物, 半灌

木,多分枝。生长于草原区以至荒漠化草原区的半固定流动沙丘中,是一种优良饲料植物(富象乾,1994)。由于其一方面能开花结实进行有性繁殖,另一方面又具有细长、能存活多年的地下根状茎,实现遗传个体(基株)在水平空间的移动,因此是典型的兼性克隆植物。羊柴的根状茎作为一种克隆器官,对群体的维持、更新和发展都具有重要的意义(陈玉福和董鸣,2000)。

1.3 研究方法

2004年6月中旬,在春季遭受火烧后的羊柴占优势的沙丘上,选择80对高度、冠幅相当的羊柴分株对以及80个与这些分株对的分株大小相当的分株。把所选的80个分株对以及80个分株从其它与之相连的羊柴克隆中分离开来。分离方法如下:用利刃在距目标分株(对)四周各约20 cm处,沿垂直于分株(根状茎)走向和沙层表面的方向缓慢切下(Yu *et al.*, 2004)。一周后,对所有的分株对以及单个分株进行检测。从没有死亡的分株对以及单个分株中,选择出株高、冠幅最为相近的56对分株对以及56个分株。测量其原始分株高度,株高大约在 (43.25 ± 5.28) cm,冠幅大约在 (27.59 ± 4.32) cm。对56个分株对的每一个分株对中的一个分株不进行沙埋处理,而对相应的分株分别进行为原始分株高度的0、10%、20%、40%、60%、80%以及100%的沙埋。同样,对于56个独立的分株,对其进行为原始分株高度的0、10%、20%、40%、60%、80%以及100%的沙埋。对每一处理设置8个重复(表1)。在进行沙埋处理前,在以沙埋分株为中心的20 cm × 20 cm方格的4个边角上,分别垂直于沙面插入4个直径为2~3 cm的竹竿。在每根竹竿的基部与沙面平齐处用记号笔标记好,然后,沿着方格的四边分别挖一条约5 cm深的小槽。用事先准备好双层防老化棚膜围绕4根竹竿,棚膜下边的3~5 cm被埋入挖

好的小槽中,形成一个长方体型顶端开口的棚膜袋。把取自附近沙丘的沙子小心的填入该棚膜袋内,填沙时注意尽量保持分株原有的姿态。

于2004年9月12日收获实验材料的地上部分,并测量其高度。将收获的材料分为茎、叶,在75℃烘箱中烘至少48 h至恒重,确定各个部分的干重进行分析。

2 结 果

2.1 分株存活能力

对于有根茎相连的遭受沙埋的分株而言,当沙埋强度增加到原始植株高的100%时,有半数的分株死亡(图1)。对于没有根茎相连的遭受沙埋的分株,当沙埋强度为原始株高的80%时,在8个同一处理的分株中,有3个分株死亡。分株被100%沙埋时,则没有分株存活(图1)。没有遭受沙埋的分株在实验期间全部存活(图2)。

2.2 高度增量

分株的高生长在实验期间内受到沙埋和根茎状态以及二者交互作用的显著影响(表1)。对于根茎与其它分株相连的遭受沙埋的分株而言,在沙埋深度为原始分株高度的20%时,羊柴分株的高度增量最大。而对于没有根茎与其它分株相连的遭受沙埋的分株而言,在沙埋深度为原始分株高度的10%时,羊柴分株的高度增量最大(图1A)。在实验所设的沙埋深度处理下,有根茎相连的分株的高度增量都要高于相应的没有根茎相连的分株的高度增量(图1A)。

对于与沙埋分株相连的没有遭受沙埋的羊柴分株,在与遭受20%沙埋强度的分株相连的分株在实验期间的高增量显著高于对照的,与遭受其它沙埋强度的分株相连的羊柴分株的高增量则与对照没有显著差异(图2A)。

表1 沙埋和根茎连接以及它们的交互作用对遭受沙埋分株各项指标影响的双因素方差分析的F值
Table 1 F-values of two-way ANOVA for the effects of sand burial and rhizome connection as well as their interaction on the characteristics of the ramets subjected to sand burial

指标 Item	沙埋 Sand burial (S)		连接 Rhizome connection (R)		沙埋 × 连接 S × R	
	F	df	F	df	F	df
高增量 Height increment (cm)	11.84***	6, 84	15.38***	1, 84	4.93***	5, 84
茎生物量 Stem biomass (g)	5.87***	6, 84	5.16*	1, 84	2.53*	5, 84
叶生物量 Leaf biomass (g)	10.32***	6, 84	6.96***	1, 84	5.01***	5, 84
地上分株生物量 Shoot biomass (g)	8.62***	6, 84	5.25*	1, 84	4.81**	5, 84

显著性水平 Significant level: *, $p < 0.05$ ***, $p < 0.001$

图 1 遭受沙埋的根茎相连的分株与遭受沙埋的没有根茎相连的分株的株高增量(A), 茎生物量(B), 叶片生物量(C)和地上分株生物量(D)
Fig.1 Height increment(A), stem biomass(B), leaf biomass(C)and shoot biomass (D) of ramets which were subjected to sand burial connected to another ramet without sand burial or disconnected another ramet
柱状图上的字母相同表示二者在显著性水平 $p < 0.05$ 水平上没有显著性差异, 字母不同表示有显著性差异 The vertical bars sharing the same letters are not different at $p = 0.05$ level between the two ramets and the different letters mean significant difference NA: 没有存活 None of the ramets was survived

图2 与遭受沙埋的分株相连的没有遭受沙埋的分株的植株高增量(A),茎生物量(B),叶片生物量(C),植株地上生物量(D)

Fig.2 Height increment(A), stem biomass(B), leaf biomass (C) and shoot biomass (D) of ramets which were not subjected to sand burial connected to another ramet subjected to sand burial

黑色填充的柱状图表示在根茎切断状态的没有遭受沙埋的分株。不同字母表示在显著水平 $p < 0.05$ 水平上存在差异 The vertical bars sharing the different letter are different at $p < 0.05$ significant level

CK: 对照 Control

2.3 地上生物量

沙埋深度、根茎相连与否以及二者的相互作用对植株的茎生物量、叶片生物量以及地上总生物量都存在显著影响(表 1)。但茎生物量、叶生物量、地上植株生物量在不同的处理组间的表现不一致。在沙埋深度小于等于 40%(0、10%、20%和 40%)的处理下,有根茎相连与没有根茎相连的遭受沙埋的分株的茎生物量都没有显著差异(图 1B)。在其它沙埋深度处理下,有根茎相连的沙埋分株的生物量显著高于没有根茎相连的沙埋分株(图 2B)。而叶片生物量和植株地上生物量只在小于等于 20%(0、10%和 20%)的沙埋处理下,有根茎相连与没有根茎相连的分株之间没有显著差异(图 1C、D)。在其它沙埋深度处理下,有根茎相连的沙埋分株显著高于没有根茎相连的(图 1C、D)。对于与沙埋分株相连的没有遭受沙埋的羊柴分株,其茎生物量以及地上总生物量在 100%沙埋处理下显著低于其它处理(图 2C、D),而叶片生物量在所有沙埋处理中都没有显著区别(图 2B)。

3 讨 论

在内陆干旱和半干旱区沙丘生境中,沙埋是植物所面临的经常性事件之一(Yu *et al.*, 2004)。这些地区生长着的许多根茎型克隆植物对流动沙丘的固定具有重要作用(董鸣, 1997; 董鸣等, 1998; Dong & Alanten, 1999; 刘凤红等, 2004)。在野外情况下,沙埋常常是局部而不均匀的。羊柴克隆片段的一部分分株可能全部为沙掩埋,而相连的另一部分分株可能不为沙掩埋或掩埋的程度比较轻微,即根茎相连的羊柴分株可能同时处于不同的环境条件中。这样羊柴沙埋分株忍受沙埋的能力可能因克隆整合作用的存在而大大加强。

本文通过野外实验,研究了沙埋对毛乌素沙地优势克隆半灌木羊柴分株的存活和生长的影响,以及克隆整合作用对其忍受沙埋能力的修饰。为了保证实验中所选材料的均匀性,实验地点设置在春季遭受过火烧的沙丘上。也可能由于实验材料是新近恢复的缘故,实验结束后所有的实验材料都没有产生有性生殖。结果表明,不论有没有根茎相连,轻微程度(10%~20%)的沙埋能在一定程度上促进羊柴沙埋分株的增高和地上生物量的积累(图 1)。温室内对羊柴幼苗的沙埋实验结果也显示,当沙埋深度达到株高的 33%和 67%时,羊柴幼苗的生物量以及相对生长率都相应的高于非沙埋的对照(张称意等,

2002)。这可能是因为这种程度下的沙埋一方面还基本没有触及植物的光合器官叶片,另一方面可能有利于保持植物根系周围的湿度,降低土壤温度等对羊柴所生长的小生境条件产生正效应,所以对植物的生长有促进作用。当沙埋深度增高即沙埋强度增大时,植物的叶片也遭受沙埋,不能进行光合作用。同时,高强度的沙埋可能影响了土壤通气性,导致这种程度下的沙埋显著削弱分株的生长甚至降低分株的存活(图 1)。此外,与遭受同等程度沙埋的切断根茎的羊柴分株相比,未切断根茎的羊柴分株的存活情况、高增量以及地上生物量都显著优于切断根茎的羊柴分株(图 1)。除了与遭受 100% 高强度沙埋处理连接的分株外,与其它强度沙埋分株相连的分株的高增量、茎生物量、叶片生物量以及地上分株生物量均没有显著降低(图 2)。即根茎的这种连接,对遭受高强度沙埋的分株显著受益,而相连的没有沙埋的分株却没有显著受损。这些结果暗示着克隆整合作用可以帮助羊柴抵抗高强度的沙埋。对于羊柴而言,一方面没有遭受沙埋的分株产生的碳水化合物可以传递给遭受沙埋的分株(张称意等, 2001),另一方面,根茎型克隆植物的根茎具有很强的储藏能力(de Kroon & Knops, 1990; Dong & de Kroon, 1994),沙埋后植物的恢复和生长也很大程度上取决于植物储藏的资源 and 能量的释放(Maun, 1998)。需要指出的是,羊柴所遭受的沙埋常常是缓慢进行的(Maun, 1998),所以实际上羊柴忍受沙埋的能力可能远远超过此实验发现的结果(Yu *et al.*, 2004)。另外,羊柴的不同部分(例如茎和叶的生物量)对于沙埋的反应格局不同,这可能是因为茎叶对不同的环境条件的敏感程度不同,对沙埋后小生境的物理和生物环境的精细测量可能有助于理解产生这种结果的原因。

世界范围内许多重要的固沙植物如海岸沙丘的 *Uniola paniculata*, *Ammophila breviligulata*, 滨草(*A. arenaria*), 披碱草属(*Elymus farctus*), 大戟属(*Euphorbia glauca*), 牵牛(*Ipomoea stolonifera*), 沙滩牵牛(*I. pescaprae*), 苔草(*Carex arenaria*), 以及内陆干旱和半干旱区沙丘生境内的沙鞭(*Psammochloa villosa*)和羊柴等均为克隆植物(董鸣等, 1997; Dong & Alaten, 1999; 陈玉福等, 2000; Roels *et al.*, 2001; Zhang *et al.*, 2002a, 2002b)。已有实验表明在毛乌素地区,克隆整合能帮助该区生长的匍匐茎克隆植物鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)(Yu *et al.*, 2002)和根茎型克隆植物沙鞭(Yu *et al.*, 2004)抵抗沙埋。毛乌素

沙地作为典型的生态过渡带,具有高度的空间异质性,并且这种异质性在很小的尺度上就可以观察到(董鸣等, 1998; 陈玉福等, 2001)。占其主要面积的沙化景观是由众多不同类型和大小的流沙斑块以及半固定沙地斑块和固定沙地斑块镶嵌而成(董鸣等, 1998; 陈玉福等, 2001)。考虑到毛乌素沙地中强烈、频繁发生的沙埋事件,克隆整合可能是羊柴以及类似的克隆植物对这种时空异质性沙化环境的适应对策之一(Pitelka & Ashmun, 1985)。

对于根茎型克隆植物,由于根状茎储存物质的能力远远超过种子,因此由根状茎上的芽萌发形成的幼苗比实生苗忍受沙埋的能力强(Harris & Davy, 1986)。根状茎不仅可以作为芽库进行无性繁殖(Maun, 1984),还可以作为物质传输的通路(Marshall, 1990)。羊柴作为毛乌素沙区重要的固沙与飞播植物,野外调查结果显示其有性繁殖比例在其生活史中所占据的地位正在逐渐下降,而克隆繁殖比例上升,该区的羊柴幼苗大多数是由克隆繁殖产生的,很少见到实生苗(刘凤红等, 2004)。新产生的幼苗与其它分株保持连接,相连分株间存在着碳水化合物、养分以及水分等的资源传递(Zhang *et al.*, 2002a, 2002b, 2003)。羊柴在进化过程中形成的这种繁殖格局的改变很可能也是克隆整合能力更能适应这种沙化异质性环境的结果。

羊柴一方面具有克隆植物的适宜在异质性环境中生长的特点,可以通过克隆生长提高地面植被覆盖面积,另外羊柴作为豆科饲料植物,可以为牲畜圈养提供饲料(董鸣等, 1998)。因此在毛乌素沙区的植被恢复过程引进羊柴具有积极意义。

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 plasticity in *Fragaria chiloensis*. *Plant Ecology*, 141, 99 – 106.
- Amsberry L, Baker MA, Ewanchuk PJ, Bertness MD (2000). Clonal integration and the expansion of *Phragmites australis*. *Ecological Applications*, 10, 1110 – 1118.
- Baldwin KA, Maun MA (1983). Microenvironment of Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany*, 61, 241 – 255.
- Brown JF (1997). Effects of experimental burial on survival, growth, and resource allocation of three species of dune plants. *Journal of Ecology*, 85, 151 – 158.
- Chen YF (陈玉福), Dong M (董鸣) (2000). Genet characters of

- Hedysarum laeve* and its characters of ramet population in different habitats in Mu Us sandland. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 24, 40 – 45. (in Chinese with English abstract)
- Chen YF(陈玉福), Yu FH(于飞海), Dong M(董鸣) (2000). Spatial heterogeneity of the psammophytic half-shrub community in Mu Us Sandland. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 20, 568 – 572. (in Chinese with English abstract)
- Chen YF(陈玉福), Yu FH(于飞海), Zhang CY(张称意), Dong M(董鸣) (2001). Role of clonal growth of the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in patch dynamics of Mu Us Sandy land. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 21, 1745 – 1750. (in Chinese with English abstract)
- de Kroon H, Knops J (1990). Habitat exploration through morphological plasticity in two chalk grassland perennials. *Oikos*, 59, 39 – 49.
- D' Hertefeldt T, van der Putten WH(1998). Physiological integration of the clonal plant *Carex arenaria* and its response to soil-borne pathogens. *Oikos*, 81, 229 – 237.
- Disraeli DJ(1984). The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology*, 72, 145 – 154.
- Dong M (董鸣) (1997). Hierarchical structure and hierarchical selection in clonal plants. In: Zhang XS (张新时), Gao Q (高琼) eds. *Information Ecology* (信息生态学). Science Press, Beijing, 136 – 141. (in Chinese)
- Dong M, Alaten B (1999). Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. *Plant Ecology*, 141, 53 – 58.
- Dong M (董鸣), Chen YF (陈玉福), Yu FH(于飞海), Zhang CY (张称意) (1998). Resource use of clonal plants in environmental improvement of ecotones. In: Dong M (董鸣), Werger M eds. *A Spectrum of Ecological Studies* (生态学研究文集), Southwest China Normal University Press, Chongqing, 14 – 19. (in Chinese)
- 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.
- Eldred RA, Maun MA (1982). A multivariate approach to the problem of decline in vigour of *Ammophila*. *Canadian Journal of Botany*, 60, 1371 – 1380.
- Fu XQ(富象乾) (1994). *Flora of Intramogolica* (内蒙古植物志). Inner Mongolia People's Press, Hohhot, 339. (in Chinese)
- Harris D, Davy AJ (1986). The regenerative potential of *Elymus farctus* from rhizome fragments and seeds. *Journal of Ecology*, 74, 1057 – 1077.
- Jonsdottir IS, Watson MA(1997). 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*. Backbuys Publishers, Leiden, 109 – 136.
- Klimes L, Klimesova J, Osbornova J(1993). Regeneration capacity and carbohydrate reserves in a clonal plant *Rumex alpinus*: effect of burial. *Vegetatio*, 109, 153 – 160.
- 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)
- Marshall C (1990). Source-sink relations of interconnected ramets. In: van Groenendael J, de Kroon H eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. The Netherlands: SPB Academic Publishing, The Hague, 23 – 41.
- Maun MA, Lapiere J(1984). The effects of burial by sand on seed germination and seedling establishment of four dune species. *American Journal of Botany*, 73, 450 – 455.
- Maun MA (1984). Clonizing ability of *Ammophila breviligulata* through vegetative regeneration. *Journal of Ecology*, 72, 565 – 574.
- Maun MA (1998). Adaptations of plants to burial in coastal sand dune. *Canadian Journal of Botany*, 76, 713 – 738.
- Oosting HJ, Billings WD (1942). Factors effecting vegetational zonation on coastal dunes. *Ecology*, 23, 131 – 142.
- Perumal JV, Maun MA (1999). The role of mycorrhizal fungi in growth enhancement of dune plants following burial in sand. *Functional Ecology*, 13, 560 – 566.
- Pitelka LF, Ashmun, JW (1985). Physiology and integration of ramets in clonal plants. In: Jackson J, Buss L, Cook R eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven, 399 – 435.
- Roels B, Donders S, Werger MJA, 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.
- Shen WS(沈胃寿) (1997). Population dynamics of main plant with which maowusu sandland was arially. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 21, 328 – 334. (in Chinese with English abstract)
- Sykes MT, Wilson JB(1990). An experimental investigation into the response of New Zealand sand dune species to different depths of burial by sand. *Acta Botanica Neerlandica*, 39, 171 – 181.
- Yu FH, Chen YF, Dong M (2002). Clonal integration benefits clonal fragment of *Potentilla anserina* suffering sand burial. *Evolutionary Ecology*, 15, 303 – 318.
- Yu FH, Dong M, Krusi B (2004). Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune. *New Phytologist*, 162, 697 – 704.
- 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 semishrub *Hedysarum laeve* seedlings. *Acta Botanica*

Sinica (植物学报), 44, 337 – 343.

Zhang CY, Yang C, Dong M (2002a). The clonal integration and its ecological significance in *Hedysarum laeve*, a rhizomatous shrub in Mu Us sandland. *Journal of Plant Research*, 115, 113 – 118.

Zhang CY, Yang C, Dong M(2002b). The significance of rhizome connections of semi-shrub *Hedysarum laeve* in Inner Mongolia Dune, China. *Acta Oecologica*, 23, 109 – 114.

Zhang CY, Yang C, Dong M (2003). Interramet water translocation in natural clones of the rhizomatous shrub, *Hedysarum laeve*, in a semi-arid area of China. *Trees*, 17, 109 – 116.

Zhang J, Maun MA (1990). Effects of sand burial on seed germination, seedling emergence, survival, and growth of *Agropyron psammophilum*. *Canadian Journal of Botany*, 68, 304 – 310.

Zhang XS (张新时) (1994). Principles and optimal moeels for development of Maowusu sandy grassland. *Acta Phytoecologica Sinica* (植物生态学报), 18, 1 ~ 16. (in Chinese with English abstract)

责任编辑：曹坤芳 责任编辑：姜联合