

草原克隆植物对光、温、水、肥和 牧压变化梯度的响应

付京晶^{1,2}, 周华坤¹, 赵新全¹, 陈哲^{1,2},
温军³, 姚步青¹, 杨元武⁴, 金艳霞^{1,2}

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 青海 西宁 810008; 2. 中国科学院研究生院, 北京 100049;
3. 青海省水利水电科学研究所, 青海 西宁 810006; 4. 青海大学农牧学院草业科学系, 青海 西宁 810016)

摘要:光、温、水、肥和牧压变化梯度对草本克隆植物影响的研究涉及全球变化、可持续发展、生物入侵等诸多生态学前沿领域, 草本克隆植物响应这些生态因子变化的研究对克隆群落生态学研究具有重要意义。具有典型代表性的草本克隆植物(例如匍匐茎型和根茎型草本克隆植物)对这五大因子在同质和异质性资源斑块环境下的响应表现出特有的适应行为和方式, 可用基株风险分摊、表型可塑性、觅食行为、克隆整合、克隆分工以及适合度来表征。本研究着眼于草本克隆植物对光、温、水、肥和牧压变化梯度的响应变化, 分析和总结了国内外近些年来的研究案例, 并对克隆植物的表型可塑性、克隆整合以及克隆分工等热点内容进行了讨论。同时, 联系草地植物克隆生态学学科前沿, 提出了本领域在未来需要重视的研究方向。

关键词:环境因子变化; 表型可塑性; 克隆整合; 觅食行为; 克隆分工

中图分类号: S812.8 **文献标识码:** A **文章编号:** 1001-0629(2013)04-0616-11

克隆植物是指自然生境条件下具有克隆性的植物, 即在自然条件下能够自发地产生与自身遗传结构相同的新个体的植物^[1]。克隆植物的这种能够在自然条件下自发地产生遗传结构相同的、新的个体的性质, 称为克隆性。它包括营养繁殖(即克隆繁殖)、单性生殖和无配子生殖。在光照充足、水分相对不足的草原生态系统中, 主要生长着一些枝条相互连接的丛生禾草和具有长匍匐茎、地下根茎的草本克隆植物^[2-4]。这些相互连接的枝条匍匐茎和地下根茎就被称为克隆器官^[3]。同一基株的分株群在空间上的配置称为克隆构型^[5-6]。最典型的类型是游击型构型和密集型构型, 此外还存在许多种间类型。目前, 用来刻画构型的参数主要是同一基株的分株间隔子或者分株密度。克隆构型决定着克隆植物资源获取结构的分布, 因而较大程度地影响了植物资源利用的有效性^[5,7]。即在资源丰富的区域, 克隆分株群呈现密集型构型, 在资源有限的区域, 为了更多地获取可利用的资源, 呈现出游击型构

型。

环境因子显著影响了植物的繁殖策略, 尤其是草本植物, 随着环境的变化, 形成了独特的适宜自身生存的繁殖方式^[8-9]。为了克服不利环境, 草本植物倾向于选择克隆繁殖, 生长形态也随之发生一系列变化, 特别表现在克隆植物表型可塑性变化上。自然环境中影响植物生长至关重要的生态因子, 如温度、光、二氧化碳、水和养分是异质分布的^[10-13]。而这些因子在空间上的异质性分布就导致了植物形态学性状和生长、繁殖方式的异质性^[14]。一直以来, 对于克隆植物种群的研究就受到了许多研究学者^[15-17]的关注。国外较早地开展了这方面的研究工作, 我国从 20 世纪 90 年代中期以苏智先和钟章成^[18]、钟章成^[19]、王昱生^[20]、Dong 和 Kroon^[21]等为代表对克隆植物的研究才开始起步。目前, 研究领域主要集中在不同程度的环境因子(如温、光、水、肥等)对克隆植物作用后, 克隆植物产生的各种响应机制, 如表型可塑性^[22-25]、基株风险分摊^[6,17,26-28]、克隆

收稿日期: 2012-07-16 接受日期: 2012-09-05

基金项目: 国家重点基础研究发展计划(973 计划)课题(2009CB421102); 国家自然科学基金项目(41030105, 31172247); 国家科技支撑课题专题(2009BAC61B02-01, 2011BAC09B06-02); 中科院战略性先导科技专项子课题(XDA05070202)

作者简介: 付京晶(1988-), 女, 湖北孝感人, 硕士, 主要从事高寒草地克隆植物生态学研究。E-mail: fujingjing1988@foxmail.com

整合^[29-31]、克隆分工、觅食行为和适合度。但该领域有许多方面仍需深入研究,如对克隆生长繁殖的调控;生态因子在空间上的异质性对克隆繁殖生长参数的影响;众多已经入侵的克隆植物如大米草(*Spartina anglica*)、水葫芦(*Eichhornia crassipes*)等,其表型可塑性、克隆整合、觅食行为是否推动其入侵过程,即其克隆繁殖特性对其入侵能力的贡献及其内在驱动机理研究^[32];定量的描述克隆植物个体、集合种群、种群、群落以至其所在整个草地生态系统对不同环境因子干扰的响应;多因素环境因子交互的资源异质性斑块对克隆植物的影响;环境斑块性对克隆植物的形态可塑性、克隆整合、觅食行为等的内在生理生化原理的探究、感应信号的传导,以及克隆分株对环境异质性的响应等都是今后该领域研究的发展趋势^[33]。

本研究着眼于草地生态系统中草本克隆植物对温、光、水、肥以及牧压变化的响应,对国内外近年来的研究案例进行分析和总结,以明晰该研究领域的发展趋势。

1 草地生态系统中草本克隆植物对光照的响应

光照是影响植物形态建成、存活、生长繁殖及分布的基本资源之一,是影响生态系统结构和功能的关键因素^[34]。相对于森林生态系统中光资源斑块不稳定的林下层,在光资源斑块稳定的草地植被中,克隆草本植物一方面可凭借其克隆整合和高的形态可塑性将较多的克隆分株送到非遮阴的小生境中,另一方面也可将一些处于遮阴小生境中的分株叶片举到光照较强的植冠上层^[5],使其获得更多的光资源以促进生长。

1.1 光照与草本克隆植物表型可塑性及其觅食行为

表型可塑性指相应于环境波动,一个遗传学个体改变形态、生理和行为的能力,某一基因型在不同大环境中平均表现型的变化^[35]。通过塑造形态,克隆植物可以在一定范围内突破资源分布的局限,扩展种群生存生长空间^[36]。Hutchings和de Kroon^[37]将觅食行为定义为有机体在其生境内进行的促进对必需资源获取的搜寻或分枝过程。那么资源的异质性也就促进了有机体通过觅食行为来获取更多的资源^[38-39]。目前,克隆植物的觅食行为也越

来越受到学者们的关注。

光照对克隆植物个体、种群、集合种群特征的影响显著。对金戴戴(*Halerpestes ruthenica*)光照强度和基质养分克隆可塑性的研究^[34]表明,光照强度显著影响了金戴戴植株的可塑性以及种群和集合种群特征。高度遮阴条件,使得匍匐茎型草本克隆植物个体的匍匐茎长、种群的总生物量、各部分生物量及叶面积显著下降,集合种群的各级分株数、匍匐茎总数、分枝强度都显著低于高光条件。在适当遮光情况下,匍匐茎克隆植物的横向和纵向间隔子均伸长,而匍匐茎的分枝强度减弱^[36,40-42]。克隆植物的纵向间隔子(叶柄)的伸长促进叶片置于群落更高的位置,以获得更多的光照,横向间隔子(匍匐茎节间)伸长以及匍匐茎分枝减弱,都可以促进植物位于更多有光透射的位置^[5],空间构型呈游击型,从而促进了觅食行为的发生^[43]。Thompson^[44]将三叶草(*Trifolium repens*)种植在一系列不同的光照条件下的研究发现,其匍匐茎节间长和叶柄长对光照的反应是非线性的,在极低和极高光照条件下匍匐茎节间和叶柄均显著缩短,而在中度遮光的条件下显著伸长。同样,Dong^[42]指出香菇草(*Hydrocotyle vulgaris*)和小野芝麻(*Lamium galeobdolon*)在不同等级的同质光照下,匍匐茎节间长与叶柄长,叶面积和比叶面积都随光强的增加而减小。初级匍匐茎和叶柄长在23%光照下光合有效辐射最大,而二级、三级匍匐茎长和叶柄长是在15%~23%光照下光合有效辐射最大。因此,适度遮光促进了克隆植物的表型可塑性,即发生觅食行为^[22,45]。随着光照增强,聚花过路黄(*Lysimachia congestiflora*)的分株种群密度和分株种群生物量显著增加^[46],种群空间分布格局趋向密集型。还有一些草本克隆植物,如我国亚热带地区的匍匐茎草本蛇莓(*Duchesnea indica*),蔷薇科的匍匐委陵菜(*Potentilla reptans*)、鹅绒委陵菜(*P. anserine*)和禾本科的狗牙根(*Cynodon dactylon*)的间隔子长度都随相对光强的增加而逐渐降低;一些克隆植物匍匐茎构型随光强变化不明显,如毛茛科的匍枝毛茛(*Ranunculus repens*);还有少数克隆植物匍匐茎间隔子随光强增加而增长,如豆科的三叶草^[36]。可以看出,光照影响了草本克隆植物表型可塑性,其觅食行为也随之发

生了明显改变,呈现出新的种群特征。

1.2 光照与草本克隆植物的克隆整合 根据董鸣和于飞海^[35]对克隆整合的定义:由于克隆生长,同一基株的分株在一定的时间内,通过匍匐茎、根状茎或和水平根等横生结构相互连接在一起,同一基株的相连分株间存在的物质传递称为克隆整合。

草本克隆植物分株间的克隆整合受到光资源的限制^[5]。当光资源受限制时,分株间物质的传输方向以及传输过程都会受到影响。Quereshi 和 Spanner^[47],采用 ¹³⁷Cs(非木质部传导同位素)和 ⁸⁹Sr(非韧皮部传导同位素)分别对虎耳草(*Saxifraga sarmentosa*)进行标记,研究了虎耳草匍匐茎长距离物质传输及其对胁迫的响应。对于未受光胁迫的植株,两种标记物在相连分株间均可进行短距离的双向传输,但进行长距离传输时是顶向传输(即母株向子株或年老分株向年幼分株传输)。而当母株长期处于遮阴环境下时,韧皮部内的传输转变为基向传输(即子株向母株或年幼分株向年老分株传输)^[5]。当潜在资源供体分株的生长也受到胁迫时,那么对受体分株的资源传输将被切断。Ong 和 Marshall^[30]关于光照条件对黑麦草(*Lolium perenne*)光合产物整合格局影响的研究结果也证实了这个观点。即高光条件下生长的黑麦草分株可以传输光合产物到深度遮阴条件下生长的分株,使其存活并生长,而低光生长的黑麦草分株,却不能支持深度遮阴条件下分株的存活和生长。Magda 等^[48]对林生山豆(*Lathyrus sylvestris*)的不同光处理的试验也表明局部遮光可以改变光合产物的整合格局。

反过来,克隆整合受光的胁迫后对克隆植物分株生长又会产生一定的影响。Stuefer 等^[49]将匍匐委陵菜和鹅绒委陵菜克隆片段分别种植在同质和异质光照环境下,发现与非遮阴分株相连显著提高了匍匐委陵菜遮阴分株的生物量,与遮阴分株相连也显著提高了匍匐委陵菜和鹅绒委陵菜非遮阴分株的生物量。这表明,在异质环境下,克隆整合对遮阴分株具有显著的收益,对非遮阴分株却没有显著的费用^[5]。也表明在异质环境下,未受光胁迫分株的资源获取结构发生了有利于吸收局部丰富资源的特化^[50],表现出趋富特化,即当克隆植物的相连分株

生长于由高资源斑块和低资源斑块组成的异质环境条件下时,分株间的克隆整合可改变生物量分配的格局,将相对多的生物量投向吸收较富足资源的器官或部分^[5]。

2 草地生态系统中草本克隆植物对水分的响应

水分的供应影响植物的生存和繁殖等一系列生命过程,因此水分不仅影响着草本克隆植物的生长、繁殖状况,同时也影响了草本克隆植物种群中的克隆整合、表型可塑性、觅食行为等克隆生态学过程^[47,51-52]。

2.1 水分与草本克隆植物表型可塑性 在同质环境资源的斑块中,受到水分胁迫的草本克隆植物,其分株数、平均分株生物量等指标均会显著降低^[51]。但是由于克隆植物在同质环境资源下,具有同非克隆植物一样的趋贫特化,一方面其根冠比增加,促使根向远处延伸获取足够的水分,另一方面在受胁迫的分株体内脱落酸(abscisic acid, ABA)含量增加,从而促进气孔关闭,以降低植物的蒸腾速率^[53-56],减少水分胁迫对其内环境的影响。而在异质斑块中,与受水分胁迫的分株相连的未受水分胁迫的分株会发生一定的趋富特化,其根冠比增加,发生了明显地表型变化^[51-52,57]。Evans 和 Whitney^[52]种植 *Hydrocotyle bonariensis* 相连分株于同质和异质水分供应(盐分胁迫)条件下发现,当保持生长于水分(盐分)胁迫条件下的分株与非水分(盐分)胁迫分株之间连接时,非水分胁迫分株根冠比显著大于切断匍匐茎连接时非水分胁迫分株的根冠比,这暗示了生长于非水分(盐分)胁迫下的 *H. bonariensis* 发生了有利于水分吸收的特化。对生长于水资源异质斑块下的保持分株匍匐茎相连的结缕草(*Zoysia japonica*)的研究表明,生长在水分相对丰富的斑块内的分株相比在水分胁迫条件下的分株,明显呈现叶宽增加、叶面积增大的趋势。这在一定程度上可以反映分株对土壤水分的形态可塑性响应相对水分生理整合独立^[58],但目前这个观点还存在一定的争议。

水分对草本克隆植物种群及集合种群特征的影响体现于:在一定范围内,随着水分的增加,草本克隆植物种群的叶片生物量百分比占整个地上生物量

比、分株种群密度、地下根茎质量比、支持结构比和根冠比等都显著增加;超出一定范围,这些种群特征变化趋势会改变^[59-61],集合种群空间分布构型显著改变。例如,随着灌水强度的增加,沙棘(*Hippophae rhamnoides*)子株密度、一级萌蘖根茎、萌蘖根总长度、萌蘖根条数以及萌蘖根分枝级数均表现为先增后减的变化趋势,种群生长格局呈现出“游击型”到“密集型”再到“游击型”^[59]的规律。

2.2 水分与草本克隆植物的克隆整合 在水分胁迫时,草本克隆植物内部水分的传输方向受到一定影响。在 Quereshi 和 Spanner^[47] 研究虎耳草通过匍匐茎进行的长距离物质传输及其对胁迫响应的试验中,当母株遭受干旱胁迫时,木质部内侧进行基向传输。de Kroon 等^[57] 研究了同质和异质水分供应条件下两种根茎苔草(*Carex flacca* 和 *C. hirta*),母株—子株分株对系统内的水分整合格局表明,整个分株对异质条件下的水分消耗与同质高水分条件下没有显著差异,而与低水分分株相连显著提高了高水分分株对水分的吸收,并且生长在高水分条件下的分株单位株长的水分吸收速率得到显著提高,发生趋水特化。

同时,在克隆植物中,水分的整合也可以影响生存和生长。Dong 和 Alaten^[51] 在毛乌素沙地对沙鞭(*Psammochloa villosa*)的试验表明,与生长在高水分条件下的分株相连可以显著提高生长在低水分条件下沙鞭的分株数、总根茎长和平均分株生物量,这表明水分整合可以显著提高沙鞭分株的生长。

3 草地生态系统中草本克隆植物对养分条件的响应

碳、氮、磷、硫等元素构成的有机、无机化合物是生物生存所必需的养分。不同区域、不同环境和不同生长状况的克隆植物所需的养分元素不同^[34,60-62]。因此,分析草原生态系统中草本克隆植物对不同养分条件的响应是进一步了解克隆植物至关重要的一个环节。

3.1 养分与草本克隆植物表型可塑性 基质养分显著影响植株的表型可塑性以及种群特征。一般条件下,施肥可以显著改变克隆植株的形态,如无性系分株产生能力增强,个体生长旺盛,匍匐茎总长增长,生物量增大,节间变短,匍匐茎更为粗壮,相对

叶面积变小,叶片增厚,叶柄较粗短。在未施肥条件下,克隆植株形态表现则正好相反,养分供应的差异对叶片的形态以及根质量和根数量的影响较其对隔离者和叶柄特征的影响更大^[60]。罗学刚和董鸣^[61] 研究土壤养分对蛇莓克隆构型的影响表明,随着土壤养分水平的升高,间隔子的长度和分枝角度均逐渐减小,而分枝强度和分株种群密度增加。Slade 和 Huethings^[62] 研究不同养分处理对草本克隆植物欧活血丹(*Glechoma hederacea*)的影响也表明,养分充足的地区克隆的匍匐茎间隔子很短,分枝多,分株密度大,从而快速地积累了大量的具有大叶面积的大分株,叶片和叶柄的干物质量很高,而匍匐茎和根的干物质量均很低;在养分不足的地区,克隆节间长很长,从而增加到达丰富养分地区的距离,分株数少,分株很小,叶面积小,叶片和叶柄上分配的干物质量低,而匍匐茎和根的干物质量积累很多,在这些克隆器官贮存能量,在环境胁迫情况下,维持整个株系的生长。同样,在金戴戴的光照强度和基质养分的克隆可塑性研究^[34] 中得到了相同结果,证明了克隆植物的表型可塑性有利于其巩固栖息地,并且迅速开拓最优养分充足生境,快速通过养分贫瘠的不利生境^[62]。但目前还有一些研究表明,间隔子长度对土壤养分资源水平的响应具有种间的差异,例如毛茛科的匍枝毛茛^[41] 随基质养分条件的变化不发生反应,说明其间隔子长度主要受其基株遗传基因控制,与环境差异无关;也有一些克隆植物如禾本科的狗牙根^[63]、豆科的白三叶^[21] 等在养分不充足地区,形成较短的间隔子,得以使大部分的克隆小株在基株附近集中分布,加强了其对周围有限土壤养分资源的争夺,来适应低土壤养分资源供给环境;还有一些克隆植物如菊科的黄帚囊吾(*Ligularia virgaurea*)^[64],施肥处理明显缩短了其节间长,但在不同施氮肥水平上,随着施肥量的逐渐增加,其节间长又逐渐增加。在高氮水平的节间长显著小于未施肥处理。而大部分研究中克隆植物的间隔子都是随着土壤养分的增加而缩短,如蛇莓^[61]、欧活血丹^[62] 等,这类克隆植物在不同土壤养分资源水平条件下,通过改变间隔子的长度来增加该克隆植物对环境变化的适应。即在较高的土壤养分资源水平条件下,地下根茎无需游走很长的距离就可以获得较多的氮

素,因而间隔子长度较短,集合种群空间分布格局呈现密集型;而在较低的土壤养分水平条件下,其又通过加大间隔子的长度以跨过土壤养分缺乏的不利生境,将其送到更远处的生境,提高了其找到充足养分生境的机率^[41,63-64],集合种群空间分布格局呈现游击型。

周华坤等^[65-66]从三江源区高寒草甸退化引起土壤养分衰退的角度,分析了典型匍匐茎克隆植物鹅绒委陵菜和短穗兔耳草(*Lagotis brachystachy*)表型可塑性等对其的响应。其研究结果与前面的一些结论有所不同,重度退化的土壤,由于土壤含水量、有机质、速效氮、速效磷、速效钾等严重减少,克隆植物集合种群的特征表型为匍匐茎增多,分枝强度增大,基株高度小,根长增大,分株高度也减小,但分株叶数显著大于养分充足的分株。未退化土壤的克隆植物无性系的间隔子长度、粗度和匍匐茎大于退化草甸,间隔子平均数目小于退化草甸,但差异都不显著。这与未退化草甸内强大的种间竞争作用有关,为了获取必要的资源,尤其是光资源,必须配置较高的基株和分株构件高度。可见,草本克隆植物表型可塑性对不同研究环境下养分的盈缺响应仍存在一些差异。在盆栽试验研究中往往不存在种间竞争的影响,所以养分的缺失,促使克隆植物为获取更多的营养物质,增加到达养分丰富地区的机率,无性系间隔子增加,在克隆器官如匍匐茎或根状茎上积累的生物量增加,非克隆器官分配的物种量减少,如分株数减少,叶面积等减小,克隆植物种群觅养生长格局一般趋于游击型,以维持在环境胁迫条件下植株的正常生长。而在野外草原自然生长的克隆植物,由于草地退化引起土壤养分衰退,多种养分因子含量同时缺乏,克隆植物的表型可塑性对其响应就会较前面盆栽试验有所不同。其他一些研究亦表明,草本克隆植物表型可塑性对不同类型养分盈缺的响应仍存在一些差异。杨帆等^[67]对不同氮磷组合对短穗兔耳草克隆繁殖特性的影响研究表明,短穗兔耳草的匍匐茎数、茎生叶数、匍匐茎长、分株叶片数、分株根长、分株高在不同氮磷肥料组合间存在显著差异。且其匍匐茎数、茎生叶片数、分株叶片数和根长随肥力水平的提高,先增加再降低,中等施肥处理表现最好。因此,不同土壤肥力条件的差异对克隆繁

殖特性存在一定的可塑性,特别是对不同类型克隆植物而言,这方面的研究还有待进一步深入。

3.2 养分与草本克隆植物的克隆整合 目前,大部分关于养分对克隆植物影响的研究试验都是通过切断或保持生长在不同养分级别生境下分株之间的联系,来对比其克隆植物生长指标等一系列参数的^[34,50,62]。通过切断根茎或匍匐茎,可以检验生理整合作用对于克隆片断内一个潜在独立的分株或分株群的生长和存活的意义^[68]。养分的整合使得克隆植物能够克服养分资源异质性的生存环境,使得整个克隆基株间能共享营养物质,提高其对环境的适应度。例如,在养分总量相同的异质和同质生境斑块中,欧亚活血丹在异质资源斑块内的生物产量是同质生境的两倍多。可见,营养物质在克隆分株间的整个作用可使克隆植物在异质环境中获利^[69-71]。克隆整合作用还促进了一些入侵草本克隆植物的入侵活动^[72],在养分异质的斑块里能促进入侵草本克隆植物迅速地发展壮大。于飞海^[34]对金戴戴、鹅绒委陵菜和绢毛匍匐委陵菜的研究显示,当保持高土壤养分环境下的分株与在低土壤养分环境下分株之间的连接时,生长在保持连接的异质环境中植株的生物量显著大于切断连接的处理组。说明养分的整合能够促进克隆植株的生长,从而提高其对生存环境的适应性。但也有一些研究者提出了一些不同的观点,例如 Slade 和 Huethings^[62]认为未经过克隆整合的初级匍匐茎,有利于使自身的分株在最适生境中快速生长,而不用将自己累积的营养物质传递给不利生境下的分株,但这样可能会限制克隆植株本身的扩张。

4 草地生态系统中草本克隆植物对温度的响应

当今,全球变化(Global Change)被列入世界环境热点之一^[73],温室效应对陆地生态系统的影响已成为当今国内外生态学家研究的主要问题之一。全球变暖对克隆植物的影响,目前大多数是通过研究植物群落对全球变暖的响应进而探讨对植物的影响,而对克隆植物无性系构件的定量研究相对较少。因此,进一步研究不同温度梯度对草本克隆植物的定株定量以及觅食行为、克隆整合的影响显得非常必要^[74]。

4.1 温度与草本克隆植物表型可塑性 在一定范围内,温度升高会增加克隆植物分株的地上生物量、增加分蘖数,促进克隆繁殖;相反,降低温度,克隆植物通过增加地下部分生物量,保证在低温环境下能获得足够的养分或温度,来降低整个植株的死亡风险,增大对不利环境的适合度。赵建中等^[74]和 Ren 等^[75]在模拟增温效应的研究中,都得出随着温度的升高,草本克隆植物种群叶片高度、地上生物量以及叶片干质量都增加。草本克隆植物的分蘖数与低温密切相关,如在地温大约为 9.8 °C 时,有利于矮嵩草(*Kobresia humilis*)克隆繁殖,如果温度继续降低或升高都不利于矮嵩草的克隆繁殖^[74]。王长庭等^[76]对高寒草甸不同海拔梯度下对黄帚囊吾克隆生长特征的研究表明,在高海拔、寒冷环境中,克隆植物通过增加地下部分生物量在总生物量中的比例,使其能在一个比较大的面积内收集地下资源供给具有枝叶的分株,或者通过增大地下部分的生物量,使地下部分获得足够的温度,抵御寒冷带来的不利影响,确保其安全越冬,从而降低整个植株的死亡风险。黑褐苔草(*C. atrofusca*)^[77]的分蘖数、叶片数随温度的升高先增多后减少,地温对黑褐苔草分蘖数的影响比较大,黑褐苔草叶片平均高度随温度的升高而增高,但并不显著,且各处理间生物量的变化同样不显著。即总体变化趋势与分蘖数和叶片数变化一致;重要值与植物分蘖数、叶片数等生长特征参数的变化也基本一致。如在地温为 10 °C 左右时,有利于黑褐苔草克隆繁殖,如果温度继续降低或增加都不利于黑褐苔草的克隆繁殖。随着温度的升高,短穗兔耳草集合种群表型为匍匐茎数目减少,而匍匐茎长度增加。这是因为开顶式增温棚对其生长空间存在一定的限制,温度越高,其生存空间越小。高温抑制了短穗兔耳草的生长,在面积小、温度高的空间内随着种群密度和盖度逐渐增大,短穗兔耳草难以觅到合适于扎根的空间,从而迫使匍匐茎增加其长度,这是对种间竞争的一种适应机制,从而增加其适应性^[78]。

4.2 温度与草本克隆植物的克隆整合 目前,温度对克隆植物整合影响的研究较少,增温或者热浪等极端气候对克隆植物克隆整合影响方面的研究仍将是未来克隆植物研究的热点之一。

5 草地生态系统中草本克隆植物对放牧强度的响应

草地生态系统中,干扰植物生长的最主要因素之一就是放牧^[79]。在草地生态系统生存的植物,在与食草动物的长期协同进化过程中,形成了放牧抗性,包括避食性和耐牧性^[80]。因而,具有耐牧性的克隆植物如冷蒿(*Artemisia frigida*)、矮嵩草、垂穗披碱草(*Elymus nutans*)等常常被视为草地中重要的饲用植物。目前国内外研究不同牧压程度对这些植物的例子已有很多,大部分都是以去叶模拟放牧或采食以及斑块边缘切断无性系茎与周围的联系,来分析其对克隆植物种群的表型可塑性等一系列生理生态指标的影响^[81-82]。

5.1 牧压与草本克隆植物表型可塑性 Liu 等^[82]在以去叶模拟放牧对克隆植物 *Bromus* spp. 和 *Psammochloa* spp. 影响的研究中,发现中等程度(剪至植株高度的 50%)剪枝并没有减少物种的分株强度、单位面积下的叶片数和各组织的生物量。重度剪枝(剪至植株高度的 10%)减少了切断根茎连接的物种的分株强度、单位面积下的叶片数和生物量,但是当物种的茎与边缘连接的时候,重度剪枝没能减少物种分株强度、单位面积下的叶片数和生物量。在重牧条件下,与外界未受放牧影响的分株相连的斑块内的物种趋向于生长的更密集,分株个体更小。如 *Bromus* spp. 和 *Psammochloa* spp.^[82]在重度放牧下,它们更倾向于将能量分配到产生新的分株上,而在已受啃食的植株再生长方面的分配较少。分株变矮以及降低叶片生物量是小分株个体避免遭受啃食的典型反应。不同牧压下,冷蒿^[83]匍匐茎枝条分化生长和根部的可塑性都发生变化,表现在其营养枝数、不定根、匍匐茎长都随牧压的增强而显著增加。这主要是由于牧压增大,啃食和践踏造成土壤紧实,不利于禾草及其他一些草本植物的生长,从而减小了冷蒿在群落中的竞争,并且由于其他物种的死亡,裸地比例的增大,土壤的干燥程度增加,促使土壤理化性质改变,如氮、磷和土壤有机质含量的下降,而冷蒿种群由于在放牧遭践踏而倒伏后,其匍匐茎枝条上会长出更多的不定根,刺激分株的产生和生长。同样,高寒草地中匍匐茎型克隆植物鹅绒委陵菜^[84]随着放牧强度的增大,其匍匐茎数

目增加,分枝强度增大;基株变矮,逐渐由直立、半直立型变为匍匐状,形态可塑性明显;根长有逐渐增加的趋势;放牧强度对鹅绒委陵菜无性系分株高度、根长和分株叶片数的影响不显著;集合种群间隔子有变短、变粗的趋势,间隔子数目和分株数目有增加的趋势,但影响不显著。这些结果表明克隆整合对于克隆植物是一种额外的补偿机制,对长期持续的重度放牧地区,克隆植物不仅可以像非克隆植物一样通过残留的叶片、茎和根来获取能量^[85],还能通过根茎从其他分株获得能量,或直接获取根状茎储藏的能量^[86],从而降低整个基株的死亡风险,提高对胁迫环境的适合度。张静等^[87]、朱志红等^[88]、李希来等^[89]及王文娟和朱志红^[90]对矮嵩草在不同牧压下的研究发现,在春季放牧结束后的半个月(6月)测定中,随着采食率的增加,叶片生物量的分配减少,根茎的生物量分配增加。这说明,在受牧压胁迫时,其增加了对贮藏器官的投入,增加了其胁迫忍耐力。而在春季放牧结束两个半月(8月)后,叶和根茎生物量的分配无显著差异。在中度放牧情况下花序的生物量分配均较高。说明即使矮嵩草具有很强的克隆生长能力,但在营养胁迫条件下增加有性繁殖投入也是可能的,这是一种有效地逃离不利生境斑块、增加耐牧性的途径。目前,放牧与草本克隆植物的生物量分配(分株的地上生物量、营养体、繁殖体的地上生物量)之间的关系尚无定论,这可能与放牧强度、放牧持续时间、克隆植物的繁殖方式、补偿生长能力等因子有关。

5.2 牧压与草本克隆植物的克隆整合 在重度放牧下,克隆植物通过分株间的克隆整合进行营养物质传输,从未受放牧影响的分株处获得光合作用产物,从而可以大大减轻牧压的影响。如 *Bromus* spp. 和 *Psammochloa* spp.^[82] 在重牧情况下,保持样方边缘分株与未受牧压的分株根状茎相连,显著增加了重牧斑块内分株的密度、叶片密度以及生物量。对于克隆植物 *Solidago anadensis*^[81] 和 *Ipomoea pes-caprae*^[91] 在模拟放牧的试验中,克隆整合减轻或解除了克隆植物对被采食的不利影响。因此,克隆整合可以大大促进重度放牧斑块内克隆植物的补偿性生长。

在中等牧压下,克隆整合对克隆植物再生长的

补偿机制具有种间差异^[82,92]。例如 *Psammochloa* spp.^[82] 在中等牧压下,受益于克隆整合作用使得分株密度、叶片密度、根状茎、茎生物量都显著提高。

Liu 等^[82] 在移去叶片的模拟放牧研究中表明,在同一放牧水平下,切断和保持根茎连接的单位分株上的叶片数之间无显著差异。在重度放牧情况下,无论分株间根茎是否连接,其单位分株上的叶片数都减少,说明克隆整合对单位分株上的叶片数和生物量无显著作用。

6 不同影响因子的互作效应

不同影响因子的互作效应,往往是通过研究两种环境因子的互作斑块异质性作用对克隆植物的影响。克隆植物通过高的表型可塑性、克隆整合以及克隆分工来实现基株内资源的相互传递,以获得克隆生长所需的营养物质,从而降低这些因子的限制和干扰。在资源交互斑块环境中,克隆分工的作用尤其显著^[93-94]。董鸣^[5] 将实现这种克隆分工概括为三个基本途径:生物量分配的可塑性、资源吸收结构的可塑性和生理可塑性。即克隆植物相连分株生长在资源交互斑块环境的不同资源斑块内时,克隆分工使得植物生物量分配、资源吸收结构和植物体内一系列生理生化反应对自身所处斑块内的资源水平发生趋富特化。例如 Stuefer 等^[94] 在探究环境斑块间异质性对草本克隆植物三叶草的克隆分工的影响中提出,生长在资源异质性环境中的高光照低养分/水分斑块下的分株的根冠比或根/叶片干质量比与同质环境中低光照高养分/水分斑块下的分株类似,显著低于同质环境中高光照低养分/水分下分株,并且其光合有效面积显著增加,光合速率显著提高。生长在资源异质性环境中的低光照高养分/水分斑块下的分株根冠比、根/叶片干质量比与同质环境中高光照低养分/水分斑块下的分株类似,显著高于同质环境中低光照高养分/水分下分株,并且其根吸收面积显著增加,根吸收养分/水分效率显著提高。目前,资源吸收结构的可塑性和生理可塑性这两个基本途径的实验证据和研究还比较缺乏^[5,50]。因此,资源交互斑块性环境诱导的克隆分工有利于整个基株/克隆片段对异质性环境的利用,具有重要的生态对策性意义^[5]。

参考文献

- [1] Silander J A Jr. Microevolution in clonal plants[A]. In: Jackson J B C, Buss L W, Cook R E. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms[M]. New Haven: Yale University Press, 1985: 105-152.
- [2] 王洪义, 王正文, 陈雅君, 等. 不同生境中克隆植物的繁殖倾向[J]. 生态学杂志, 2005, 24(6): 670-676.
- [3] 李博. 普通生态学[M]. 呼和浩特: 内蒙古大学出版社, 1989: 40-89.
- [4] Walter T. Coexistence and pattern diversity in communities of clonal organisms: A model based on cellular automata[J]. Abstracta Botanica, 1992, 16: 49-54.
- [5] 董鸣. 克隆植物生态学[M]. 北京: 科学出版社, 2011: 1-175.
- [6] Evans J P. The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis* [J]. Oecologia, 1992, 89: 265-276.
- [7] 李镇清. 克隆植物构型及其对资源异质性的响应[J]. 植物学报, 1999, 41(8): 893-895.
- [8] Grimes J P. The ecological significance of plasticity[A]. In: Jennings D H, Trewavas A J. Plasticity in Plants[M]. Cambridge, Biologists Limited, 1986: 5-29.
- [9] 杨持, 杨理. 羊草无性系构件在不同环境下的可塑性变化[J]. 应用生态学报, 1998, 9(3): 265-268.
- [10] Kelly V R, Canham C D. Resource heterogeneity in old fields[J]. Journal of Vegetation Science, 1992, 3: 545-552.
- [11] Jackson R B, Caldwell M M. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics [J]. Ecology, 1993, 74: 612-614.
- [12] Jackson R B, Caldwell M M. Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants [J]. Journal of Ecology, 1993, 81: 683-692.
- [13] Frankland J C, Ovington J D, Macrae C. Spatial and seasonal variations in soil, litter and ground vegetation in some Lake District Woods [J]. Journal of Ecology, 1963, 51: 97-112.
- [14] 宋明华. 克隆植物的分布及其与环境 and 物种多样性的关系[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2002: 10-93.
- [15] Eriksson O. Ramet behavior and population growth in the clonal herb *Potentilla anserina* [J]. Journal of Ecology, 1988, 76: 522-536.
- [16] Stuefer J F, Huber H. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth, morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species[J]. Oecologia, 1998, 117: 1-8.
- [17] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊[J]. 植物生态学报, 1996, 20(6): 543-548.
- [18] 苏智先, 钟章成. 慈竹无性系种群生长发育规律初探[J]. 应用生态学报, 1991, 3(3): 289-291.
- [19] 钟章成. 我国植物种群生态学研究的成就与展望[J]. 生态学杂志, 1992, 11(1): 4-8.
- [20] 王昱生. 羊草种群无性系种群动态的初步研究[J]. 生态学报, 1993, 13(4): 291-299.
- [21] Dong M, Kroon H. Plasticities in morphology and biomass allocation in *Cyndon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes [J]. Oikos, 1994, 70: 99-106.
- [22] 张瑾, 张明如, 赵银宽. 克隆植物表型可塑性研究若干进展[J]. 内蒙古农业大学学报(自然科学版), 2008, 29(4): 588-598.
- [23] Pigliucci M. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? [J]. Trends in Ecology & Evolution, 2005, 20: 481-486.
- [24] 陶建平, 钟章成. 光照对苦瓜形态可塑性及生物量配置的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14: 336-340.
- [25] 张迎春, 苏智先, 高贤明. 克隆植物的特性及研究进展[J]. 四川师范学院学报(自然科学版), 2001, 22(4): 338-343.
- [26] Evans J P. Nitrogen translocation in a clonal dune perennial *Hydrocotyle bonariensis* [J]. Oecologia, 1988, 77: 64-68.
- [27] 陈玉福. 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[J]. 生态学报, 2001, 21(11): 1745-1750.
- [28] Yu F, Dong M. Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune [J]. New phytologist, 2004, 162: 697-704.
- [29] 朱志玲, 王绪平, 盛丽娟, 等. 克隆植物的水分生理整合及其生态效应[J]. 西北植物学报, 2006, 26(12): 2602-2614.
- [30] Ong C K, Marshall C. The growth and survival of severely-shaded tillers in *Lolium perenne* L. [J]. Annals of Botany, 1979, 43: 147-155.
- [31] 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[J]. 生态学报, 2001, 21: 1986-1993.

- [32] 汤俊兵,肖燕,安树青. 根茎克隆植物生态学研究进展[J]. 生态学报, 2010, 30(11): 3028-3036.
- [33] 董鸣,张称意. 第六届克隆植物生态学国际会议概况[J]. 植物学报, 2001, 43(4): 438-439.
- [34] 于飞海. 克隆植物异质性环境的生态应对对策[D]. 北京: 中国科学院研究生院, 2002: 12-94.
- [35] 董鸣,于飞海. 克隆植物生态学术语和概念[J]. 植物生态学报, 2007, 31: 689-694.
- [36] de Kroon H, Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: The foraging concept reconsidered[J]. Journal of Ecology, 1995, 83: 143-152.
- [37] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition[J]. Advances in Ecological Research, 1994, 25: 159-238.
- [38] Slade A J, Hutchings M J. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea* [J]. Journal of Ecology, 1987, 75: 639-650.
- [39] Sutherland W J, Stillman R A. The foraging tactics of plants[J]. Oikos, 1988, 52: 239-244.
- [40] Doust L L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*) III. Response to light and nutrient supply[J]. Journal of Ecology, 1987, 75: 555-568.
- [41] Dong M. Morphological plasticity of the clonal herb *Lamiastrum galeobdolon* in response to partial shading[J]. New Phytologist, 1993, 124: 291-300.
- [42] Dong M. Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from constating habitats and their modification due to physiological integration[J]. Oecologia, 1995, 101: 282-288.
- [43] 董鸣. 资源异质性生境中的植物克隆生长: 觅食行为[J]. 植物学报, 1996, 38: 828-835.
- [44] Thompson L. The influence of natural canopy density on the growth of white clover, *Trifolium repens* [J]. Oikos, 1993, 67(2): 321-324.
- [45] 朱志红,刘建秀,王孝安. 克隆植物的表型可塑性与等级选择[J]. 植物生态学报, 2007, 31(4): 588-598.
- [46] 陈劲松,董鸣,于丹. 不同光照条件下聚花过路黄的克隆构型和分株种群特征[J]. 应用生态学报, 2004, 15: 1383-1388.
- [47] Quereshi R A, Spanner D C. Unidirectional movement of tracers along the stolons of *Saxifraga sarmentosa* [J]. Planta, 1971, 101: 133-146.
- [48] Magda D, Warembourg F R, Labeyrie V. Physiological integration among ramets of *Lathyrus sylvestris* L. [J]. Oecologia, 1988, 77(2): 255-260.
- [49] Stuefer J F, During H J, de Kroon H. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments[J]. Journal of Ecology, 1994, 82: 511-518.
- [50] 雷泞菲,潘丽娟,阳小成,等. 光照和水分交互斑块性生境中蛇含委陵菜的克隆内分工[J]. 安徽农业科学, 2008, 36(3): 891-892, 913.
- [51] Dong M, Alaten B. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Prammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China [J]. Plant Ecology, 1999, 141: 53-58.
- [52] Evans J P, Whitney S. Clonal integration across a salt gradient by a nonhalophyte, *Hydrocotyle bonariensis* (Apiaceae) [J]. American Journal of Botany, 1992, 79: 1344-1347.
- [53] Mishra G, Zhang W H, Deng F, et al. A bifurcating pathway directs abscisic acid effects on stomatal closure and opening in Arabidopsis[J]. Science, 2006, 312(5771): 264-266.
- [54] Robert M A, Jenny L M. Stomatal response to non-hydraulic root-to-shoot communication of partial soil drying in relation to foliar dehydration tolerance[J]. Environmental and Experimental Botany, 2002, 47(3): 217-229.
- [55] Xiong Y C, Li F M, Zhang T, et al. Evolution mechanism of non-hydraulic root-to-shoot signal during the anti drought genetic breeding of spring wheat[J]. Environmental and Experimental Botany, 2007, 59(2): 193-205.
- [56] Starck Z. Role of conducting systems in the transduction of long-distance stress signals [J]. Acta Physiologica Plantarum, 2006, 28(3): 289-301.
- [57] de Kroon H, van der Zalm E, van Rheenen J W A, et al. The interaction between water and nitrogen translocation in a rhizomatous sedge (*Carex flacca*) [J]. Oecologia, 1998, 116: 38-49.
- [58] 朱志玲,李德志,王绪平,等. 克隆植物的水分生理整合及其生态效应[J]. 西北植物学报, 2006, 26(12): 2602-2614.
- [59] 徐德兵,赵粉侠,贺斌,等. 中国沙棘克隆生长格局对

- 不同灌水强度的响应[J]. 东北林业大学学报, 2008, 36(9):31-32.
- [60] 陶建平, 钟章成. 匍匐茎草本活血丹(*Glechoma longituba*)在不同养分条件的克隆形态[J]. 生态学报, 2000, 20(2):207-211.
- [61] 罗学刚, 董鸣. 匍匐茎草本蛇莓克隆构型对土壤养分的可塑性反应[J]. 生态学报, 2001, 21:1957-1963.
- [62] Slade A J, Hutchings M J. The effects of nutrients intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*[J]. Journal of Ecology, 1987, 75:95-112.
- [63] Sackvilleh N R. Variation and adaptation in wild population of white clover (*Trifolium repens*) in East Anglia[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 1982:48-92.
- [64] 单保庆, 杜国桢, 刘振恒. 不同养分条件下和不同生境类型中根茎草本黄帚橐吾的克隆生长[J]. 植物生态学报, 2000, 24(1):46-51.
- [65] 周华坤, 韩发, 周立, 等. 高寒草甸退化对短穗兔耳草克隆生长特征的影响[J]. 生态学杂志, 2006, 25(8):873-879.
- [66] 周华坤, 赵新全, 周立, 等. 高寒草甸退化对鹅绒委陵菜克隆生长特征的影响[J]. 生态学报, 2006, 26(2):508-520.
- [67] 杨帆, 周华坤, 叶鑫, 等. 不同氮磷组合对短穗兔耳草克隆繁殖特性的影响[J]. 草原与草坪, 2010, 30(4):64-67.
- [68] Li D, Takahashi S. Particularities of clonal plant species induced by physiological integration[J]. Grassland science, 2003, 49(4):395-402.
- [69] Birch C P D, Hutchings M J. Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea* [J]. Journal of Ecology, 1994, 82:653-664.
- [70] Wijesinghe D K, Hutchings M J. The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale[J]. Journal of Ecology, 1999, 87:860-872.
- [71] Wijesinghe D K, Hutchings M J. Environmental heterogeneity and the growth of *Glechoma hederacea*: the effects of scale of heterogeneity on performance[J]. Journal of Ecology, 1997, 85:17-28.
- [72] Liu J, He W, Zhang S, et al. Effects of clonal integration on photosynthesis of the invasive clonal plant *Alternanthera philoxeroides* [J]. Photosynthetica, 2008, 46:299-302.
- [73] IPCC. Climate change 1994: radioactive forcing of climate change intergovernment panel on climate change [M]. London: Cambridge University Press, 1994: 1-339.
- [74] 赵建中, 刘伟, 周华坤, 等. 模拟增温效应对矮嵩草生长特征的影响[J]. 西北植物学报, 2006, 26(12):2533-2539.
- [75] Ren F, Zhou H K, Zhao X Q, et al. Influence of simulated warming using OTC on physiological-biochemical characteristics of *Elymus nutans* in alpine meadow on Qinghai-Tibetan plateau[J]. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30:166-171.
- [76] 王长庭, 龙瑞军, 丁路明. 高寒草甸不同海拔梯度下多年生黄帚橐吾的克隆生长特征[J]. 西北植物学报, 2004, 24(10):1805-1809.
- [77] 赵建中, 刘伟, 周华坤, 等. 模拟增温效应对黑褐苔草(*Carex alrofusca*)生长特征的影响[J]. 甘肃农业大学学报, 2007(2):84-90.
- [78] 许庆民, 赵建中, 刘伟. 模拟增温对短穗兔耳草生长特征的影响[J]. 安徽农业科学, 2007, 35(36):11826-11828.
- [79] 万秀莲. 高寒草甸几种常见的干扰类型[D]. 兰州: 兰州大学, 2008:14-27.
- [80] 赵钢, 崔泽仁. 家畜的选择性采食对草地植物的反应[J]. 中国草地, 1999(1):62-67.
- [81] Schmid B, Puttick G M, Burgess K H, et al. Clonal integration and effects of simulated herbivory in old-field perennials[J]. Oecologia, 1988, 75:465-471.
- [82] Liu H D, Yu F H, Dong M, et al. Clonal integration improves compensatory growth in heavily grazed ramet populations of two inland-dune grasses [J]. Flora, 2009, 204:298-305.
- [83] 杨持, 宝音陶格涛, 李良. 冷蒿种群在不同放牧强度胁迫下构件的变化规律[J]. 生态学报, 2001, 21(3):405-408.
- [84] 周华坤, 赵新全, 周立, 等. 不同放牧强度对鹅绒委陵菜克隆生长特征的影响[J]. 西北植物学报, 2006, 26(5):1021-1029.
- [85] Liu H D, Yu F H, He W M, et al. Are clonal plants more tolerant to grazing than co-occurring non-clonal plants in inland dunes[J]. Ecological Research, 2007, 22:502-506.

- [86] Stuefer J F, Huber H. The role of stolon internodes for ramet survival after clone fragmentation in *Potentilla anserina*[J]. Ecology Letters, 1999, 2: 135-139.
- [87] 张静, 李希来, 杨元武, 等. 不同放牧强度下矮嵩草无性系构件组成量化研究[J]. 畜牧与兽医, 2003, 35(7): 6-8.
- [88] 朱志红, 王刚, 赵松龄. 不同放牧强度下高寒草甸矮嵩草(*Kobresia humilis*)无性系分株种群的地上生物量动态[J]. 中国草地学报, 1994(3): 10-14.
- [89] 李希来, 张静, 乔有明, 等. 不同放牧强度下高寒草甸矮嵩草无性系分株构件的研究[J]. 青海畜牧兽医杂志, 2001, 31(3): 9-11.
- [90] 王文娟, 朱志红. 高寒草甸不同放牧格局和生境资源对两种克隆植物耐牧性的影响[D]. 西安: 陕西师范大学, 2009: 24-36.
- [91] Bach C E. Effects of clonal integration on response to sand burial and defoliation by the dune plant *Ipomoea pes-caprae* (Convolvulaceae)[J]. Australian Journal of Botany, 2000, 48: 159-166.
- [92] Wang Z, Li L, Han X, et al. Do rhizome severing and shoot defoliation affect clonal growth of *Leymus chinensis* at ramet population level[J]. Acta Oecologia, 2004, 26: 255-260.
- [93] Alpert P, Stuefer J F. Division of labour in clonal plants[A]. In: de Kroon H, van Groenendael J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants[M]. Leiden, The Netherlands: Backbuys Publishers, 1997: 137-154.
- [94] Stuefer J F, de Kroon H, During H J. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant[J]. Functional Ecology, 1996, 10: 328-334.

Responses of grassland herbaceous clonal species to light, temperature, water, fertilizers and grazing pressure gradients

FU Jing-jing^{1,2}, ZHOU Hua-kun¹, ZHAO Xin-quan¹, CHEN Zhe^{1,2},
WEN Jun³, YAO Bu-qing¹, YANG Yuan-wu⁴, JIN Yan-xia^{1,2}

(1. Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Science, Xining 810008, China;

2. Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China;

3. Qinghai Provincial Institute of Water Resources and Hydropower, Xining 810006, China;

4. Department of Practaculture Science, College of Agriculture and Animal Husbandry, Qinghai University, Xining 810016, China)

Abstract: Responses of clonal herbaceous species to temperature, light, water, fertilizers and grazing pressure gradients are great significant for researchs of the clone community ecology. The effects of these ecological factors on clonal herbaceous species are popular research subjects in this fields, such as global change, sustainable development, biological invasions, etc. The responses of typical representative herbaceous clonal plants (such as stoloniferous and rhizomatous clonal plants) to these five factors in the environment with homogeneous and heterogeneous resource patches showed unique adaptive behaviour and manner, including risk-spreading strategy of genets, phenotypic plasticity, the foraging behaviour, clonal integration, clonal division and fitness. This paper analyzed and summarized domestic and international cases of clonal herbaceous plants in response to light, temperature, water, fertilizer and grazing gradients in recent years. Several current subjects were also discussed such as phenotypic plasticity, clonal integration, and clone division.

Key words: changes in environmental factors; phenotypic plasticity; clonal integration; foraging behaviour; clonal division