

高寒草甸退化对鹅绒委陵菜克隆生长特征的影响

周华坤,赵新全,周立,刘伟,韩发,古松

(中国科学院西北高原生物研究所,西宁 810001)

摘要:为了揭示高寒草甸典型匍匐茎克隆植物对不同生境的生态适应对策,验证生境适应假说,并为高寒草地的退化演替机理研究提供依据,以调查统计和比较样地法研究了江河源区高寒草甸退化对鹅绒委陵菜克隆生长特征的影响。研究表明,重度退化草甸的植物群落结构、功能以及土壤特征发生了明显的变化,继而对鹅绒委陵菜无性系的克隆生长行为和形态特性产生了影响。高寒草甸退化后鹅绒委陵菜的匍匐茎增多,分支强度加大。退化草甸内鹅绒委陵菜的基株高度小于未退化草甸,根长大于未退化草甸,基株的叶片数目间没有明显差别。退化草甸的分株高度显著小于未退化草甸,而分株叶数大于未退化草甸,根长小于未退化草甸且差异不显著。未退化草甸内鹅绒委陵菜无性系的间隔子长度、粗度和匍匐茎长度大于退化草甸,间隔子平均数目少于退化草甸,差异都不显著。随着鹅绒委陵菜无性系匍匐茎数目的增加,不论重度退化草甸与未退化草甸,用于鹅绒委陵菜克隆繁殖的能量投资也逐渐增加。鹅绒委陵菜在未退化草甸用于克隆繁殖的能量投资比例高于退化草甸,其中未退化草甸内鹅绒委陵菜基株的干重占无性系总生物量的比例略低于退化草甸,分株和匍匐茎的干重占无性系总生物量的比例高于退化草甸。高寒草甸退化对鹅绒委陵菜克隆生长特征的这些影响,与植物群落结构和功能的变化导致生境变异密切相关,是其对高寒草甸退化导致的资源和生境差异的反应,也是对资源利用达到的最合理状态,是一种选择适应的结果,有利于克隆繁殖潜力的发挥。同时为生境适应假说提供了又一例证。

关键词:鹅绒委陵菜;克隆生长特征;高寒草甸退化;形态可塑性;适应

文章编号:1000-0933(2006)02-0508-13 **中图分类号:**Q143,Q948.1,S812 **文献标识码:**A

Alpine meadow degradation alter the clonal growing characteristics of *Potentilla anserina*

ZHOU Hua-Kun, ZHAO Xin-Quan, ZHOU Li, LIU Wei, HAN Fa, GU Song (Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China). Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(2): 508 ~ 520.

Abstract: The method of field survey and comparative sampling plots was employed to investigate the ecological adapting strategies of the typical stolon plant in different habitats and the influences of alpine meadow degradation to the clonal growing characteristics of *Potentilla anserina*. The purpose of this study also include that examine the hypothesis of habitat adaptation and provide the process of the degrading mechanism in alpine meadow. The experiment sets was located in the headwaters of the Yangtze, Yellow rivers. The results suggested that the obvious change of plant community structure and function, soil properties influenced the clonal growing behavior and morphological characteristics of *P. anserina* in heavily degraded meadow. The stolon number and the branching intensity of *P. anserina* were increased at the degraded alpine meadow. The genet and ramet of *P. anserina* at the non-degraded alpine meadow were higher than those at the degraded alpine meadow. The genet root of *P. anserina* at the degraded alpine meadow was deep than that at the non-degraded alpine meadow. There was no significant difference of genet leaf

基金项目:国家“十五”科技攻关课题资助项目(2001BA606A-02);中国科学院知识创新工程重要方向资助项目(KZCX3-SW-339-04);中国科学院“西部之光”人才培养计划资助项目(cjc050175);青海省重点科技攻关资助项目(2005-N-117)

收稿日期:2005-03-02;**修订日期:**2005-10-20

作者简介:周华坤(1974~),男,青海乐都人,博士,主要从事植物生态学研究. E-mail: qhzhhk@yahoo.com.cn

Foundation item: The project was supported by National Ten-Five Key Project of China (No. 2001BA606A-02), the Knowledge Innovation Key Program of Chinese Academy of Sciences (No. KZCX3-SW-339-04), the XiBuZhi Guang Project of Chinese Academy of Sciences (No. cjc050175) and Key Project of Qinghai Province (No. 2005-N-117)

Received date: 2005-03-02; **Accepted date:** 2005-10-20

Biography: ZHOU Hua-Kun, Ph. D., mainly engaged in plant ecology. E-mail: qhzhhk@yahoo.com.cn

number at the two sampling plots. The ramet root of *P. anserina* at the degraded alpine meadow was shorter than that at the non-degraded alpine meadow. The ramet leaf number at the degraded alpine meadow was more than that at the non-degraded alpine meadow significantly. The spacer length, spacer thickness and stolon length of *P. anserina* at the non-degraded alpine meadow were larger than those of *P. anserina* at the degraded alpine meadow. The average spacer number of *P. anserina* at the non-degraded alpine meadow was less than that of *P. anserina* at the degraded alpine meadow. With the increase of stolon number of *P. anserina* clone, the energy allocation of *P. anserina* for the clonal reproduction were increased slowly at the two sampling plots. The energy allocation of *P. anserina* for the clonal reproduction at the non-degraded alpine meadow was more than that at the degraded alpine meadow. The dry mass proportion of the genet to the total biomass of the clone at the non-degraded alpine meadow was slightly less than that at the degraded alpine meadow. The proportions of the ramet and the stolon biomass to the total biomass of the *P. anserina* clone at the non-degraded alpine meadow were larger than that at the degraded alpine meadow. The influences of alpine meadow degradation on the clonal growing characteristics of *Potentilla anserina* was closely correlated to the habitat change which was caused by the change of plant community structure and functions. All the influences mentioned above were the responses of *P. anserina* to the resource and habitat variation, were the most reasonable situation to the resource utilization and the results of adaptation as well. The influence was also benefit to exert the potency of clonal reproduction of *P. anserina*. The research result proved the evidence of the hypothesis of habitat adaptation.

Key words: *Potentilla anserina*; clonal growing characteristics; alpine meadow degradation; morphological plasticity; adaptation

克隆植物适应不同生境导致的克隆可塑性和形态特化等是当前克隆植物生态学研究的核心议题^[1]。研究不同生境下的克隆植物生长繁殖和形态特性,有助于理解克隆植物赖以生存的形态可塑性的多样性^[2],是深入研究克隆植物资源利用对策的有效途径。大多数克隆植物由于环境条件的不同而具有较强的表型可塑性,依种类不同,同一基株的克隆分株具有占据相当水平空间的能力^[3,4],在觅食行为、空间拓展性等方面表现得尤为突出。许多研究表明,匍匐茎植物的克隆生长习性使其在形态、生理等方面表现出一定的可塑性,并可以通过自身的可塑性变化实现在异质性生境中对有效资源的获取^[5~9]。草地退化往往改变了植被与土壤特性,形成了与未退化草地明显不同的景观和生境^[10~12]。因此,研究克隆植物退化植被中克隆构型的可塑性以及生物量分配特征,探讨其对异质性资源的利用和适应对策,具有重要的理论意义。近年来,江河源地区的高寒草甸由于放牧、鼠类活动和暖干化气候等人为和自然因素干扰而大量退化,形成大量的斑块化生境和大面积的次生裸地“黑土滩”^[11],为克隆植物表型可塑性的表达提供了充足的空间。然而,由于退化草地土壤养分和物理特性的变异^[11,13],可能影响了克隆植物某些特性的表达,所以通过对克隆植物在退化和非退化草甸生境中克隆生长特征的比较研究,可以揭示克隆植物对不同生境的生态适应对策,验证生境适应假说,为高寒草甸的退化演替机理研究提供依据。

江河源区高寒草甸大部分植物都具有较强的无性繁殖能力^[14],其中鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)是比较典型的匍匐茎类克隆植物,具有游击型克隆生长习性,对异质性资源有较强的可塑性^[15],是退化草甸中典型的杂类草植物种^[11]。目前国内外对鹅绒委陵菜无性系的研究较多,涉及鹅绒委陵菜的克隆生长特征和繁殖分配^[7,16]、空间拓展性^[17]、克隆分株的风险分摊和存活调控^[18]、不同光照下的形态可塑性^[19]、不同土壤背景下的克隆生长特征^[5]以及在不同植被类型中的克隆生长特征^[15]等。但关于草地退化对鹅绒委陵菜克隆生长特征影响的研究尚未见报道。李希来等^[20]对不同退化程度高寒草甸内根茎类克隆植物高山嵩草的克隆生长特性进行过报道,也没有涉及高寒草甸内匍匐茎类克隆植物。本研究通过对鹅绒委陵菜在江河源区退化和非退化草甸生境中克隆生长特征的比较研究,分析讨论高寒草甸退化对其形态特征以及不同构件生物量投资分配的影响。

1 材料与方法

1.1 研究地点

本项研究选在国家十五攻关课题“江河源区退化草地治理技术与示范”所在的示范研究样区:青海省果洛

藏族自治州玛沁县大武乡格多牧委会进行。地理位置为 $34^{\circ}22' \sim 34^{\circ}20' N, 100^{\circ}30' \sim 100^{\circ}29' E$, 平均海拔 4120m, 范围 3800~4800m。该地区气候具有典型的高原大陆性气候特点, 无四季之分, 仅有冷暖季之别, 冷季漫长、干燥而寒冷, 暖季短暂、湿润而凉爽。温度年差较小而日差较悬殊, 太阳辐射强烈。属高寒半湿润性气候, 除冷暖两季外没有明显的四季之分。日照充足, 年日照平均值在 2500h 以上, 年总辐射量在 $629.9 \sim 623.8 \text{ kJ cm}^{-2}$ 。冷季持续时间长达 7~8 个月, 且风大雪多; 暖季湿润, 长 4~5 个月。平均气温在 0 以下, 全年无绝对无霜期。年降水量为 420~560mm 之间, 多集中在 5~10 月份。土壤为高山草甸土和高山灌丛草甸土, 土壤表层和亚表层中的有机质含量丰富。矮嵩草草甸为该地区主要的冬春草场。建群种为矮嵩草 (*Kobresia humilis*), 主要的伴生种有: 小嵩草 (*K. pygmaea*)、二柱头草 (*Scirpus distigmaticus*)、垂穗披碱草 (*Elymus nutans*)、早熟禾 (*Poa* spp)、异针茅 (*Stipa aliena*)、短穗兔耳草 (*Lagotis brachystachya*)、矮火绒草 (*Leontopodium nanum*)、细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、鹅绒委陵菜、兰石草 (*Lancea tibetica*)、美丽凤毛菊 (*Saussurea superba*)、三裂叶碱毛茛 (*Halerpestes tricuspis*) 等主要牧草。

1.2 植物材料

鹅绒委陵菜属蔷薇科多年生草本植物, 是一种典型的匍匐茎型莲座状植物^[21], 在青藏高原多分布于海拔 1700~4300m 的草甸、河漫滩和畜圈附近。茎细弱, 紫红色, 可长达 1m, 具不整齐羽状复叶。高寒地区的鹅绒委陵菜根纤细且中部或末端膨大呈纺锤形或球形, 根皮棕褐色, 里面粉白色。花果期 5~8 月份。在我国的青海、西藏、甘肃、宁夏、陕西、河北、内蒙古、新疆、黑龙江、吉林、辽宁等省均有分布^[7], 国外也有分布^[9, 17]。鹅绒委陵菜是高寒草甸的常见伴生种, 也是退化草地或次生演替地的先锋物种之一, 具有很强的无性繁殖能力, 幼苗生长到一定时期后, 从其直立茎基部节上产生侧向生长一个或数个匍匐茎, 茎节上产生新的幼苗和不定根, 成为无性系分株。在自然生境中, 生长季节内常常可观察到该植物单轴分支的地面匍匐茎网络系统^[7]。图 1 显示了鹅绒委陵菜在生长季节的无性系结构和营养扩散过程^[7]。

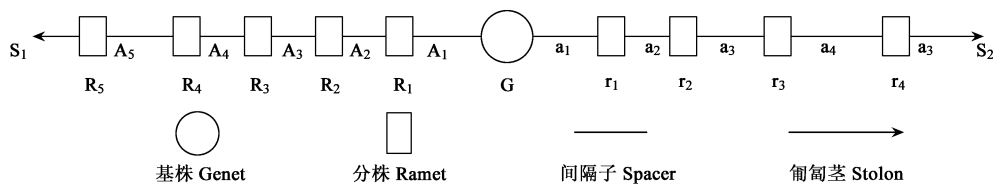


图 1 鹅绒委陵菜的无性系结构和匍匐茎扩散图解

Fig. 1 Diagrammatic clonal architecture and stolon spread in *Potentilla anserina*

G 代表基株或母株, $R_1, \dots, R_5, r_1, \dots, r_4$ 代表第 1、2 条匍匐茎的各个无性分株; $A_1, \dots, A_5, a_1, \dots, a_5$ 代表第 1、2 条匍匐茎的间隔子; S_1, S_2 代表第 1、2 条匍匐茎; G indicate genet; " $R_1, \dots, R_5, r_1, \dots, r_4$ " indicate ramets in the first or second stolon, respectively; " $A_1, \dots, A_5, a_1, \dots, a_5$ " indicate spacers in the first or second stolon, respectively; " S_1, S_2 " indicate the first and second stolon

1.3 野外调查与取样

2002 年 8 月下旬在研究地点分别选择相邻的未退化和重度退化矮嵩草草甸作为研究样地 (50 m × 50 m), 研究草地退化对鹅绒委陵菜的克隆繁殖和生长特征的影响。关于高寒草甸的退化分级标准和定量描述可以参考相关文献^[25, 40]。依照随机步长法分别在两个样地随机选择鹅绒委陵菜无性系 40~50 个样本进行参数采集。测定参数包括基株和分株的株高、根长、复叶数, 分株数目和匍匐茎数目, 间隔子长度和粗度, 以及间隔子数目等, 对所收集的样本按匍匐茎、基株和分株的地上与地下部分依次分开, 在 85 的恒温箱连续烘 24 h 后, 称其干重。同时在两个样地内分别随机选择 6 个样方 (25 cm × 25 cm) 进行植物群落调查, 调查参数包括样方内所有植物种的分盖度、高度和密度, 以及植物群落的高度和盖度, 然后齐地面分种剪草, 烘干称重。并在两个样地内采集 0~20 cm 表层土壤, 4 次重复, 取混合样, 经过预处理后分别进行速效氮、速效磷、速效钾、全氮、全磷、全钾, 有机质、全盐量的测定, 另外, 土壤容重用 HY-1000 土壤容重仪测定, 土壤含水量的测定用 AZS-2 土壤水分探测仪, 每个样地内重复测定 15 次。

1.4 数据分析

试验数据采用 SPSS 软件进行统计分析,两样地各个植物种群的重要值 (IV) 按以下计算,重要值 = (相对盖度 + 相对地上生物量) / 2 $\times 100$ ^[22]。

高寒草甸的生物多样性指数^[23] 计算包括:

$$(1) \quad S = n$$

式中, n 是样方中的物种数 (丰富度指数)。

$$(2) \text{ Shannon-Wiener 指数} \quad H = - \sum_{i=1}^s (P_i \cdot \ln P_i)$$

式中, P_i 是种 i 的相对重要值 (物种多样性指数)。

$$(3) \text{ Pielou 指数} \quad E_i = H/\ln(S) \text{ (均匀度指数)}。$$

牧草质量按张大勇等^[24] 提出的草场质量指数 (Index of Grassland Quality, IGQ) 来评价:

$$IGQ = \sum_{i=-1}^3 (i \cdot S_i)$$

式中, i 是不同种的适口性值, S_i 为样方中各个种的分盖度。牧草按其适口性划分为 5 类 (优、良、中、差、毒), 适口性值依次为 3, 2, 1, 0, -1。

2 结果与分析

2.1 未退化和退化高寒草甸的基本特征

2.1.1 植被特征 未退化高寒草甸是以矮嵩草、小嵩草、致细柄茅 (*Ptilagrostis concinna*)、异针茅和垂穗披碱草等优良牧草为优势种的原生高寒植被,而退化高寒草甸则以细叶亚菊 (*Ajania tenuifolia*)、白苞筋骨草 (*Ajuga lupulina*)、甘肃马先蒿 (*Pedicularis kansuensis*)、萼果香蒿 (*Elsholtzia calycocarpa*)、甘肃棘豆 (*Oxytropis kansuensis*)、短穗兔耳草和鹅绒委陵菜等毒杂草为优势,呈现重度退化的典型特征。未退化高寒草甸的物种总数、物种丰富度、物种多样性指数和均匀度指数都高于重度退化高寒草甸,其中物种丰富度和物种多样性指数显著大于重度退化高寒草甸 (表 1)。未退化高寒草甸的植被盖度、地上生物量和草场质量指数明显大于退化高寒草甸,其中高度之间的差异不显著 (表 1)。

表 1 未退化和重度退化高寒草甸的植物群落特征

Table 1 The characteristics of plant community of non-degraded and heavily degraded alpine meadow

项目 Item	未退化高寒草甸 Non-degraded alpine meadow	重度退化高寒草甸 Heavily degraded alpine meadow	t 检验 t test ($n=6$)
物种总数 Total species number	36	22	—
物种丰富度 Species richness (No./25 \times 25cm ²)	18.50	10.33	$t=2.78, p<0.05$
物种多样性指数 Species diversity index	2.11	1.58	$t=2.60, p<0.05$
均匀度指数 Evenness index	0.72	0.68	$t=1.85, p>0.05$
高度 Height (cm)	3.58	3.42	$t=1.92, p>0.05$
盖度 Coverage (%)	89.50	46.50	$t=4.04, p<0.05$
地上生物量 Above-ground biomass (g/25 \times 25cm ²)	15.48	6.47	$t=3.12, p<0.05$
草场质量指数 Index of Grassland Quality (IGQ)	2.44	0.17	$t=5.82, p<0.05$

未退化草甸内鹅绒委陵菜属于普通伴生种,在群落中重要值较低 (图 2),而在重度退化草甸内重要值较高 (图 2),成为植物群落中主要的伴生杂草。经过统计检验,两类草甸中鹅绒委陵菜的重要值差异达到显著水平 ($t=5.85, df=5, p<0.01$)。

2.1.2 土壤特征 未退化高寒草甸的土壤容重小于重度退化高寒草甸 ($t=2.63, df=14, p<0.05$),而土壤湿度大于重度退化高寒草甸 ($t=4.54, df=14, p<0.01$, 表 2),这与未退化高寒草甸植被层的植物密集,地下

根系量大,退化草甸内鼠害严重等原因有关。未退化高寒草甸的土壤养分指标参数(如有机质、速效 N、速效 P、速效 K 等)都大于退化高寒草甸(表 2),说明从未退化高寒草甸到退化高寒草甸,随着植被的退化,土壤也日趋贫瘠化。

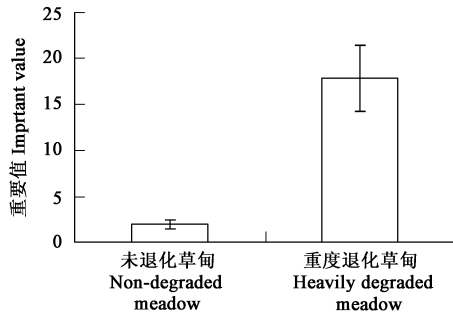


图 2 高寒草甸退化后鹅绒委陵菜的重要值变化^[11]

Fig. 2 The IV variation of *P. anserina* after the alpine meadow degradation^[11]

由表 1 和表 2 可以看出,未退化高寒草甸的植物地上生物量高,物种丰富度高,优良牧草比例大,土壤速效养分含量高,而重度退化高寒草甸的植物地上生物量低,物种丰富度低,优良牧草比例小,土壤速效养分含量低。高寒草甸的严重退化,包括了植被和土壤两个子系统的退化。由于许多研究表明,鹅绒委陵菜在不同生境下的形态可塑性变化较为明显^[15,17,18],而本研究中鹅绒委陵菜所处的植被和土壤背景由于高寒草甸退化发生了明显的变化,所以,高寒草甸的退化将直接对鹅绒委陵菜克隆生长特征产生影响。

2.2 高寒草甸退化对鹅绒委陵菜克隆生长特性的影响

2.2.1 具有不同匍匐茎的样本及其比例

鹅绒委陵菜匍匐茎次序划分一般以其粗度和长度为准,最长最粗者为第 1 条,依次类推可划分为第 2 条、第 3 条等^[7],与高寒草甸典型匍匐茎植物水葫芦苗(*Halerpestes cymbalaris*)^[26]的划法一致。未退化草甸内鹅绒委陵菜以具有一条和两条匍匐茎的样本为最多,不具有匍匐茎的样本次之,具有 3 条和 4 条匍匐茎的样本最少,没有出现有 4 条以上匍匐茎的样本(表 3);重度退化草甸内鹅绒委陵菜以具有两条匍匐茎的样本为最多,具有 1 条匍匐茎的样本次之,具有 3 条和 4 条匍匐茎的样本较多,比例超过 20%,不具有匍匐茎的样本较少,出现了具 4 条以上匍匐茎的样本(表 3),本文研究样地中鹅绒委陵菜无性系的匍匐茎最多可达 7 条。

与未退化草甸相比,重度退化草甸内不具有匍匐茎的样本明显减少,具有较多匍匐茎的样本明显增多,说明高寒草甸退化后,单个鹅绒委陵菜无性系样本的匍匐茎增多,分支强度加大。

表 2 未退化和重度退化高寒草甸的土壤环境特征

Table 2 The soil properties (0 ~ 20cm) of non-degraded and heavily degraded alpine meadows

项目 Item	未退化草甸 Non degraded meadow	重度退化草甸 Heavily degraded meadow
容重 Soil bulk density (g/cm ³)	1.20	1.57
湿度 Moisture (%)	28.75	10.56
有机质 Organic matter (%)	8.44	6.38
速效氮 Available nitrogen (μg/kg)	59.97	14.66
全氮 Total nitrogen (%)	0.41	0.34
速效磷 Available phosphor (μg/kg)	10.74	9.7
全磷 Total phosphor (%)	0.071	0.051
速效钾 Available kalium (μg/kg)	200.90	147.93
全钾 Total kalium (%)	1.86	1.84
全盐 Total salt (%)	0.107	0.068

表 3 具不同匍匐茎的鹅绒委陵菜无性系样本数及其比例

Table 3 The sampling number and its proportion of *Potentilla anserina* clone with different stolons

项目 Item	未退化草甸 Non-degraded meadow		重度退化草甸 Heavily degraded meadow	
	样本数 Sample number	比例 (%) Proportion	样本数 Sample number	比例 (%) Proportion
有零条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 0 stolon	11	22.00	3	6.82
有 1 条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 1 stolon	18	36.00	11	25.00
有 2 条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 2 stolons	17	34.00	18	40.91
有 3 条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 3 stolons	3	6.00	4	9.09
有 4 条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 4 stolons	1	2.00	6	13.64
有 4 条以上匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone beyond 4 stolons	0	0.00	2	4.54
总和 Total value	50	100	44	100

无性系指产生于同一亲本(基株)的营养繁殖的子代或无性系小株的集合^[27]。由于本研究旨在研究高寒草甸的退化对鹅绒委陵菜克隆生长特征的影响,故下面仅对具有匍匐茎的鹅绒委陵菜无性系参数进行有关分析说明。

2.2.2 基株 基株(Genet)或称基元,指来源于种子或进行营养繁殖的一个亲本^[28]。在同一种草甸中,具有不同匍匐茎的鹅绒委陵菜基株高度和根长没有显著差别,基株上的叶片数目随着鹅绒委陵菜匍匐茎数目的增加而增加,并有显著差异(表4)。重度退化草甸的基株高度显著小于未退化草甸($t = 7.06, df = 2, p < 0.05$),而根长显著大于未退化草甸($t = 14.52, df = 2, p < 0.05$,表4),基株的叶片数目间没有明显的差别($t = 0.13, df = 2, p > 0.05$)。

2.2.3 分株 分株(Ramet)是指产生于同一基株的无性系小株的集合^[28]。鹅绒委陵菜的匍匐茎在生长过程中,其节间向下产生不定根,而向上产生不定芽,进而形成新株。在新分株生长初期,依然依附于匍匐茎上以通过克隆整合作用获取养分,只有匍匐茎断裂后才形成新的个体,不断拓展新的空间。本研究将依附在匍匐茎之上的幼苗称其分株。在同一种草甸内,具有不同匍匐茎的鹅绒委陵菜分株高度和根长没有显著差别,分株上的叶片数目随着鹅绒委陵菜匍匐茎数目的增加而增加(表5)。重度退化草甸的分株高度显著小于未退化草甸($t = 4.68, df = 5, p < 0.05$),而分株叶数大于未退化草甸,根长小于未退化草甸(表5)且差异都不显著($t_{分株叶数} = 0.64, t_{分株根长} = 1.50, df = 5, p > 0.05$)。

表4 不同草甸内鹅绒委陵菜无性系的基株

Table 4 The genet of *Potentilla anserina* clone in different meadows

项目 Item	未退化草甸 Non-degraded meadow			重度退化草甸 Heavily degraded meadow				
	样本数目 Sample number	基株高(cm) Genet height	基株根长 Root length of genet (cm)	基株叶数目 Leaf number of genet	样本数目 Sample number	基株高(cm) Genet height	基株根长 Root length of genet (cm)	基株叶数目 Leaf number of genet
有1条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 1 stolon	$n = 18$	2.53	5.12	5.28	$n = 11$	1.42	8.90	5.55
有2条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 2 stolons	$n = 17$	2.49	5.22	6.53	$n = 18$	1.82	9.98	6.94
有3条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 3 stolons	$n = 3$	2.67	5.17	8.33	$n = 4$	1.75	9.75	7.50
平均 Average value		2.56 ±0.09	5.17 ±0.05	6.71 ±1.53		1.66 ±0.21	9.54 ±0.57	6.66 ±1.00
F 检验 F test		$F_{2,35} = 2.18, p > 0.05$	$F_{2,35} = 3.15, p > 0.05$	$F_{2,35} = 3.30, p < 0.05$		$F_{2,30} = 2.16, p > 0.05$	$F_{2,30} = 3.25, p > 0.05$	$F_{2,30} = 3.35, p < 0.05$

以上数据均为平均值 The data in the table are average values

表5 不同草甸内鹅绒委陵菜无性系的分株

Table 5 The ramet of *Potentilla anserina* clone in different meadows

项目 Item	未退化草甸 Non-degraded meadow			重度退化草甸 Heavily degraded meadow			
	分株高(cm) Ramet height	分株根长 Root length of ramet (cm)	分株叶数 Leaf number of ramet	分株高(cm) Ramet height	分株根长 Root length of ramet (cm)	分株叶数 Leaf number of ramet	
有1条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 1 stolon	0.50	0.85	1.00	0.36	0.94	1.05	
有2条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 2 stolons	第1条 1 st stolon	0.62	1.11	1.11	0.48	0.99	1.42
	第2条 2 nd stolon	0.64	0.84	1.06	0.38	0.89	1.14
有3条匍匐茎的鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 3 stolons	第1条 1 st stolon	0.69	1.12	2.00	0.57	1.03	1.61
	第2条 2 nd stolon	0.44	0.89	0.71	0.41	0.59	1.27
	第3条 3 rd stolon	0.52	0.66	1.00	0.32	0.51	0.90
平均 Average value	0.57 ±0.10	0.91 ±0.18	1.15 ±0.44	0.42 ±0.09	0.83 ±0.22	1.23 ±0.26	
F 检验 F test	$F_{5,55} = 1.30, p > 0.05$	$F_{5,55} = 2.33, p > 0.05$	$F_{5,55} = 2.24, p > 0.05$	$F_{5,53} = 1.85, p > 0.05$	$F_{5,53} = 1.35, p > 0.05$	$F_{5,53} = 2.29, p > 0.05$	

以上数据均为平均值 The data in the table are average values

2.2.4 间隔子和匍匐茎 间隔子(Spacer)即连接相邻两克隆分株的横生结构,如匍匐茎或根茎等^[29]。匍匐茎与间隔子的形态特征不仅影响克隆分株在空间上的放置格局,而且也是资源获取过程的重要形态学性状之一。在同一种草甸内,具有不同匍匐茎数目的鹅绒委陵菜无性系,其匍匐茎长度,间隔子数目、长度和粗度都没有明显的变化规律,差异不显著(表6)。未退化草甸内鹅绒委陵菜无性系的间隔子长度和粗度大于重度退化草甸,间隔子平均数目少于重度退化草甸(表6),差异都不显著($t_{\text{间隔子长度}} = 0.34$, $t_{\text{间隔子粗度}} = 1.55$, $t_{\text{间隔子平均数目}} = 1.33$, $df = 5$, $p > 0.05$)。未退化草甸内鹅绒委陵菜无性系的匍匐茎长度较长(表6),但和重度退化草甸相比,差异不显著($t_{\text{匍匐茎长度}} = 0.09$, $df = 5$, $p > 0.05$)。由于重度退化草甸内鹅绒委陵菜无性系的间隔子数目多于未退化草甸(表6),加上单个鹅绒委陵菜无性系样本的匍匐茎数目也多于未退化草甸(表3),所以重度退化草甸内鹅绒委陵菜无性系的分株密度高、分支强度大,克隆繁殖潜力得到有效发挥。

2.2.5 生物量 任何生物的能量均有其合理分配,并通过这种能量使用的协调来促进自身的有效生存与繁殖。大多数学者用干重来度量生物的能量分配格局,也有用热量来度量的。

随着样本匍匐茎条数的增加,重度退化草甸内的鹅绒委陵菜无性系干重有增大的规律,特别是当匍匐茎超过4条时,无性系干重增加很明显。未退化草甸内的鹅绒委陵菜无性系干重在匍匐茎小于3条时,有增加的规律,多于3条时,无性系的干重反而有所下降(图3)。

表6 不同草甸内鹅绒委陵菜无性系的间隔子和匍匐茎

Table 6 The spacer and stolon of *Potentilla anserina* clone in different meadows

项目 Item	未退化草甸 Non-degraded meadow				重度退化草甸 Heavily degraded meadow			
	间隔子长度 (cm) Spacer length	间隔子粗 度(mm) Spacer thickness	间隔子数目 Spacer number	匍匐茎长 度(cm) Stolon length	间隔子长 度(cm) Spacer length	间隔子粗 度(mm) Spacer thickness	间隔子数 目 Spacer number	匍匐茎长 度(cm) Stolon length
有1条匍匐茎的 鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 1 stolon	3.17	0.90	3.50	12.09	2.52	0.63	3.00	8.17
有2条匍匐茎的 第1条 鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 2 stolons	3.61	0.84	4.47	17.19	3.42	0.75	4.56	16.52
	3.23	0.70	3.12	11.33	3.30	0.74	3.28	10.82
有3条匍匐茎的 第1条 鹅绒委陵菜 <i>P. anserina</i> clone with 3 stolons	3.32	0.78	4.33	15.37	3.52	0.83	4.50	15.85
	2.50	0.81	2.33	7.67	3.13	0.73	3.75	11.73
	3.18	0.72	1.67	7.82	2.74	0.63	2.50	7.79
平均 Average value	3.17 ± 0.36	0.79 ± 0.07	3.24 ± 1.10	11.91 ± 3.87	3.11 ± 0.40	0.72 ± 0.08	3.60 ± 0.83	11.81 ± 3.71
<i>F</i> 检验 <i>F</i> test	$F_{5,55} = 2.30$, $p > 0.05$	$F_{5,55} = 1.23$, $p > 0.05$	$F_{5,55} = 2.33$, $p > 0.05$	$F_{5,55} = 2.32$, $p > 0.05$	$F_{5,53} = 2.31$, $p > 0.05$	$F_{5,53} = 1.24$, $p > 0.05$	$F_{5,53} = 1.34$, $p > 0.05$	$F_{5,53} = 2.31$, $p > 0.05$

以上数据均为平均值 The data in the table are average values

不论未退化草甸或重度退化草甸,随着鹅绒委陵菜无性系匍匐茎数目的增加,不同构件和整个无性系的干重都有增加的规律,而且不同构件的干重呈现出基株 > 分株 > 匍匐茎的规律,差异大多显著(表7,表8)。分株和匍匐茎的干重占无性系总干重的比例也随着无性系匍匐茎数目的增加而增加,而基株干重占无性系总干重的比例则随着无性系匍匐茎数目的增加而降低,差异大多不显著(表7,表8),说明随着鹅绒委陵菜无性系匍匐茎数目的增加,用于克隆繁殖的能量投资也逐渐增加。未退化草甸内鹅绒委陵菜基株的干重占无性系总干重的比例略低于重度退化草甸($t = 0.11$, $df = 5$, $p > 0.05$, 表7,8),分株(包括地上和地下部分)和匍匐茎的干重占无性系总干重的比例则高于重度退化草甸($t_{\text{分株}} = 1.24$, $t_{\text{匍匐茎}} = 0.18$, $df = 14$, $p > 0.05$),说明鹅

绒委陵菜在未退化草甸用于克隆繁殖的能量投资比例高于重度退化草甸。

3 讨论

生境因素(如植物群落性质、种间竞争、土壤特征和微气候因素)的变化往往影响着植物的生长和繁殖。高寒草甸退化不但改变了植物群落的结构和功能(表 1),而且使土壤物理和化学特性发生了明显改变(表 2)。本研究表明,重度退化草甸由于植物群落的物种组成、数量、盖度及其土壤特征显著变异,对鹅绒委陵菜无性系的克隆生长行为和无性系的形态特性产生了影响。

高寒草甸由多年生草本植物组成,单位面积内种数多,密度大,不论地上还是地下,物种间竞争十分激烈^[14]。竞争是塑造植物形态、生活史的主要动力之一,也是群落结构组建的主导因子^[30]。高竞争环境中无性系植物往往通过间隔子或匍匐茎长度增加、粗度变大使基株迅速拓展到新的领域,避免不利的生存环境,或降低不利环境带来的影响。

另外,匍匐茎长距离延伸可使无性系迅速扩散,增加分株独立后的生存机会,通过分株的风险分摊来降低基株的死亡风险,增加克隆植物种群在群落中的适合度^[31],这对稳定群落中竞争能力相对弱的游击型克隆植物来说,可能是维持种群持续存在的机制之一。同时匍匐茎又具有储藏功能,其形态变化有助于无性系的营养保证和供给^[7]。鹅绒委陵菜无性系象其它匍匐茎植物^[32-34]一样,通过匍匐茎的调节策略来克服不利的外界环境,达到有效繁衍的目的。

未退化草甸的物种丰富度、多样性指数、均匀度、总盖度、平均高度、地上生物量和草场质量指数等群落特征参数均高于重度退化草甸(表 1),种间竞争相当激烈,所以鹅绒委陵菜无性系在未退化草甸内的匍匐茎长度、间隔子长度和粗度大于退化草甸内鹅绒委陵菜的对应参数(表 6)。由于未退化草甸致密的草皮层,克隆分株很难适应扎根,导致间隔子平均数目少于退化草甸(表 6)。

研究发现,克隆植物的许多性状对基质养分条件的差异表现出一定的可塑性^[35,36]。克隆植物觅食行为的表征之一是在资源水平较高的生境下分株间的间隔物或匍匐茎较短,密度较大^[2]。本研究中未退化草甸土壤中的速效养分含量高于退化草甸(表 2),鹅绒委陵菜无性系匍匐茎和间隔子反而较长(表 6),分株密度相对小,这与未退化草甸群落内其它植物种对土壤养分的强大竞争摄取作用,克隆分株在较厚的草皮层上难以定株扎根等因素有关。与增加匍匐茎的长度一样,在种间竞争非常剧烈的未退化草甸,间隔子长度增加也有利于减轻不利环境的影响,有利于基株拓展新的领域,是获取资源的一种生态对策。

在资源异质性分布的生境中,克隆植物往往通过克隆构型的可塑性变化来调整资源获取对策,具有重要的生态学意义^[37-39]。克隆分株种群特征,尤其是种群密度和分株间距及其在不同生境中的变化,能反映植物的生态适应对策。克隆植物的资源获取结构不仅通过克隆生长放置在水平空间内,而且通过垂直方向上的营养生长放置在垂直空间内。匍匐茎草本植物光资源获取结构(叶片)的空间放置是由横向间隔子和竖向间隔子(如叶柄)实现的。以往的许多研究表明,土壤养分、水分异质性及其光资源异质性等,在未退化草甸和重度退化草甸内明显存在^[11,13,14,40]。

高寒草甸退化后,鹅绒委陵菜无性系通过形态可塑性实现了对资源的成功觅食和摄取。而实现克隆植物对异质性分布资源的有效获取要求克隆分株放置格局与生境资源异质性之间的精细协调,这往往由克隆植物的基株、分株和匍匐茎等构件特征参数在不同生境中的差异得到体现。如鹅绒委陵菜基株和分株的高度在未退化草甸都大于退化草甸(表 4,表 5),与未退化草甸内种间强大的竞争作用有关,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。鹅绒委陵菜横向间隔子的长度与克隆分株和叶片的密度成负相关,这在本研究中也得到了证明,即在未退化高寒草甸中,鹅绒委陵菜具有较长的横向间隔子(表 6),而

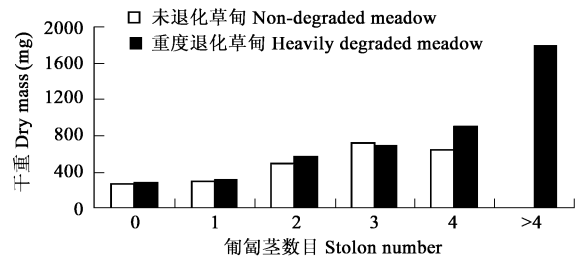


图 3 不同草甸中鹅绒委陵菜无性系的干重变化

Fig. 3 The dry-mass variation of *Potentilla anserina* clone in different meadows

表 7 未退化草甸内鹅绒委陵菜不同构件的干重(mg)分配
Table 7 The dry mass (mg) allocation to different modules of *Potentilla anserina* at non-degraded meadow

项目 Item	基株地上 Genet above-ground	基株地下 Genet below-ground	基株 Genet	分株地上 Ramet above-ground	分株地下 Ramet below-ground	分株 Ramet	匍匐茎 Stolon	无性系 Clone
有 1 条匍匐茎的鹅绒委陵菜 (n = 18) <i>P. anserina</i> clone with 1 stolon	199.7 (64.88)	57.9 (18.81)	257.6 (83.69)	20.3 (6.60)	7.1 (2.31)	27.4 (8.91)	22.8 (7.40)	307.8
有 2 条匍匐茎的 第 1 条 鹅绒委陵菜 (n = 17) <i>P. anserina</i> clone with 2 stolons	270.3 (54.65)	80.6 (16.30)	350.9 (70.95)	40.2 (8.13)	16.8 (3.40)	57.0 (11.53)	38.5 (7.78)	494.6
第 1 条 1 st stolon								
第 2 条 2 nd stolon				21.7 (4.39)	6.5 (1.31)	28.2 (8.70)	20.0 (4.04)	
有 3 条匍匐茎的 鹅绒委陵菜 (n = 3) <i>P. anserina</i> clone with 3 stolons	409.7 (56.82)	81.7 (11.33)	491.4 (68.15)	71.7 (9.94)	42.0 (5.83)	113.7 (15.77)	34.0 (4.72)	721.0
第 1 条 1 st stolon								
第 2 条 2 nd stolon				8.0 (1.11)	7.0 (0.97)	15.0 (2.08)	18.3 (2.54)	
第 3 条 3 rd stolon				30.0 (4.16)	3.3 (0.46)	33.3 (4.62)	15.3 (2.12)	
F 检验 F test	$F_{2,35}$ 干重 = 3.75, $p < 0.05$;	$F_{2,35}$ 干重 = 3.22, $p > 0.05$;	$F_{2,35}$ 干重 = 3.42, $p < 0.05$;	$F_{5,55}$ 干重 = 3.20, $p < 0.05$;	$F_{5,55}$ 干重 = 3.05, $p < 0.05$;	$F_{5,55}$ 干重 = 3.68, $p < 0.05$;	$F_{5,55}$ 干重 = 2.41, $p < 0.05$;	$F_{2,35}$ 干重 = 3.42, $p < 0.05$;
	$F_{2,35}$ 干重比例 = 3.21, $p > 0.05$;	$F_{2,35}$ 干重比例 = 2.15, $p > 0.05$;	$F_{2,35}$ 干重比例 = 2.18, $p > 0.05$;	$F_{5,55}$ 干重比例 = 2.42, $p < 0.05$;	$F_{5,55}$ 干重比例 = 3.11, $p < 0.05$;	$F_{5,55}$ 干重比例 = 2.45, $p < 0.05$;	$F_{5,55}$ 干重比例 = 2.30, $p > 0.05$;	

表中数据均表示为平均值,()内的数据为占无性系总生物量的比例,单位为% The data in the table indicate average value ± standard deviation; The data in the “()” are the proportions of different modules to total dry mass of clone

表 8 重度退化草甸内鹅绒委陵菜不同构件的干重 (mg) 分配
 Table 8 The dry mass (mg) allocation to different modules of *Potentilla anserina* at heavily degraded meadow

	基株地上 Genet above-ground	基株地下 Genet below-ground	基株 Genet	分株地上 Ramet above-ground	分株地下 Ramet below-ground	分株 Ramet	匍匐茎 Stolon	无性系 Clone
有 1 条匍匐茎的鹅绒委陵菜 ($n = 11$) <i>P. anserina</i> clone with 1 stolon	188.9 (60.68)	86.3 (27.72)	275.2 (88.40)	16.4 (5.27)	3.3 (1.06)	19.7 (6.33)	16.4 (5.27)	311.3
有 2 条匍匐茎的鹅绒委陵菜 ($n = 18$) <i>P. anserina</i> clone with 2 stolons	328.7 (57.50)	103.5 (18.10)	432.2 (75.60)	41.8 (7.31)	9.5 (1.66)	51.3 (8.97)	42.3 (7.41)	571.7
有 3 条匍匐茎的鹅绒委陵菜 ($n = 4$) <i>P. anserina</i> clone with 3 stolons	384.3 (55.69)	105.3 (15.26)	489.6 (70.95)	22.5 (3.26)	7.3 (1.08)	29.8 (4.34)	27.5 (3.97)	690.1
有 4 条匍匐茎的鹅绒委陵菜 ($n = 6$) <i>P. anserina</i> clone with 4 stolons	421.8 (47.01)	117.0 (13.04)	538.8 (60.05)	6.8 (0.99)	1.3 (0.19)	8.1 (1.18)	14.0 (2.03)	897.3
<i>F</i> 检验 <i>F</i> test	$F_{3,35}$, 干重 = 3.16, $p < 0.05$;	$F_{3,35}$, 干重 = 2.82, $p > 0.05$;	$F_{3,35}$, 干重 = 3.10, $p < 0.05$;	$F_{9,73}$, 干重 = 2.30, $p < 0.05$;	$F_{9,73}$, 干重 = 2.22, $p < 0.05$;	$F_{9,73}$, 干重 = 2.54, $p < 0.05$;	$F_{9,73}$, 干重 = 2.17, $p < 0.05$;	$F_{3,35}$, 干重 = 4.58, $p < 0.05$;
	$F_{3,35}$, 干重比例 = 2.80, $p > 0.05$;	$F_{3,35}$, 干重比例 = 2.85, $p > 0.05$;	$F_{3,35}$, 干重比例 = 2.76, $p > 0.05$;	$F_{9,73}$, 干重比例 = 2.08, $p < 0.05$;	$F_{9,73}$, 干重比例 = 2.13, $p < 0.05$;	$F_{9,73}$, 干重比例 = 2.18, $p < 0.05$;	$F_{9,73}$, 干重比例 = 1.95, $p > 0.05$;	

表中数据均表示为平均值, () 内的数据为占无性系总生物量的比例, 单位为 % The data in the table indicate average value \pm standard deviation; The data in the "()" are the proportions of different modules to total dry mass of clone

分株数量及其叶片数目却较少(表6)。克隆分株的高度可反映竖向间隔子的作用。鹅绒委陵菜在未退化草甸中分株较高,这说明尽管较长的间隔子使克隆植物对单位面积内的空间和资源的利用强度有所减弱^[33],但却增强了对光资源的利用能力。鹅绒委陵菜的这种对高寒草甸退化前后的反应差异,是其对资源利用达到的合理状态,是一种选择适应的结果。

同样,鹅绒委陵菜无性系不同构件的能量分配受环境资源条件和群落性质的影响较大,这在表7、表8和图3中已得到生动体现。未退化草甸与重度退化草甸内,鹅绒委陵菜基株的生物量投资比例与分株、匍匐茎的生物量投资比例成负相关。当未退化高寒草甸演替为重度退化时,用于克隆繁殖的分株、间隔子和匍匐茎等能量分配比例有减小的趋势。在未退化草甸中,由于种间竞争作用强,克隆植物必须付出较多的能量代价才可占据一定的生境,获取必需资源,获得较大的适合度,而在重度退化草甸内,地上、地下的竞争相对较弱,付出较小的能量就可获得在未退化草甸中等价的资源,达到有效繁衍的目的。

生境适应假说^[41]认为克隆植物觅食行为赖以实现的形态可塑性是与生境的资源状况相适应的。鹅绒委陵菜无性系通过形态可塑性克服和缓解了由必需资源分布异质性带来的摄取困难,使其形态可塑性与高寒草甸退化前后的资源状况相适应,进而维持和增加了在不同生境下的适合度。本研究为生境适应假说提供了又一例证。

当高寒草甸由未退化演变到重度退化阶段时,有利于一些杂类草的入侵和繁衍,如典型克隆植物鹅绒委陵菜和短穗兔耳草在植物群落中大量繁殖,重要值明显增加(图2)^[11],在群落中的适合度有所提高,通过强大的克隆繁殖功能,有时甚至形成密集的匍匐茎网状结构,极大地提高了植被盖度,保持了土壤水分,这在一定程度上阻止了整个植物群落向盖度很低,容易沙化的“黑土滩”方向演化,同时为高寒草甸的恢复演替和其它植物,尤其优良牧草的侵入创造了条件,在这个意义上,鹅绒委陵菜在高寒草甸退化的演替中起到了阻击者的角色。

高寒草甸退化对鹅绒委陵菜克隆生长特征的具体影响程度与高寒草甸的退化等级密切相关,需要更进一步的研究加以揭示。

References:

- [1] Dong M, Zhang C Y. A brief report on the 6th international workshop on clonal plant ecology. *Acta Bot. Sin.*, 2001, 43(4): 438 ~ 439.
- [2] Dong M. Plant clonal growth in heterogeneity habitat: risk spreading. *Acta Phytocol. Sin.*, 1996, 20(6): 543 ~ 548.
- [3] Cook R E. Growth and development in clonal plant population. In: J B Jack, L W B uss, R E Cook, eds. *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven: Yale University Press, 1985. 259 ~ 296.
- [4] Dong M, Kroon H. Plasticities in morphology and biomass allocation in *Cyndon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos*, 1994, 70: 99 ~ 106.
- [5] Shen Z X, Zhou X M, Chen Z Z, et al. Clonal growth of stoloniferous herb *Potentilla anserina* on degraded and non-degraded soil. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2003, 14(8): 1332 ~ 1336.
- [6] Wang Y H, Wang K, Xing F. Advance of studies on the morphological plasticity, integration and foraging behavior of stoloniferous herbaceous plants. *Chin. J. Ecol.*, 2005, 24(1): 70 ~ 74.
- [7] Zhou H K, Zhou X M, Zhou L, et al. Growing characteristics of *Potentilla anserina*. *Acta Bot. Boreal-Occident Sin.*, 2002, 22(1): 9 ~ 17.
- [8] Luo X G, Dong M. Architecture plasticity of stoloniferous herb, *Duchesnea indica* in response to different elevation. *Chin. J. Appl. Ecol.*, 2002, 13(4): 399 ~ 402.
- [9] Stuefer J F, Huber H. The role of stolen internodes for ramet survival after clone fragmentation in *Potentilla anserina*. *Ecol. Letters*, 1999, 2(3): 135 ~ 139.
- [10] Li B. Rangeland degradation and combating strategies of north China. *Chin. Agicul. Sci.*, 1997, 30(6): 1 ~ 9.
- [11] Zhou H K, Zhou L, Zhao X Q, et al. The degraded process and integrated treatment of “black soil beach” type degraded grassland in the source regions of Yangtze and Yellow Rivers. *Chin. J. Ecol.*, 2003, 22(5): 51 ~ 55.
- [12] Chen Z Z, Wang S P. Typical steppe ecosystem in China. Beijing: Science Press, 2000.
- [13] Cao G M, Wu Q, Li D, et al. Effects of nitrogen supply and demand status of soil and herbage system on vegetation succession and grassland degradation in

- alpine meadow. Chin. J. Ecol. ,2004 ,23 (6) : 25 ~ 28.
- [14] Zhou X M,Zhao X Q,Wang Q J. Kobresia Meadow of China. Beijing:Science Press ,2001.
- [15] Zhou H K,Zhou L,Liu W, *et al.* The comparison of morphological character of *Potentilla anserina* in two habitats. Acta Bot. Boreal-Occident Sin. ,2002 ,22(6) : 1406 ~ 1414.
- [16] Eriksson O. Reproduction and clonal growth in *Potentilla anserina* L. :the relation between growth form and dry weight allocation. Oecologia ,1985 ,66 : 378 ~ 380.
- [17] Eriksson O. Mobility and space capture in the stoloniferous plant *Potentilla anserina*. Oikos ,1986 ,46 : 82 ~ 87.
- [18] Stuefer J F,Huber H. The role of stolen internodes for ramet survival after clone fragmentation in *Potentilla anserina*. Ecology Letters ,1999 ,2(3) : 135 ~ 139.
- [19] Stuefer J F,Huber H. Differential effects of light quantity and spectral light quality on growth ,morphology and development of two stoloniferous *Potentilla* species. Oecologia ,1998 ,117 : 1 ~ 8.
- [20] Li X L,Yang Y W,Zhang J , *et al.* Growth characteristics of *Kobresia pygmaea* clones in the "black soil beach "with different degradation. Acta Pratacul. Sin. ,2003 ,12(3) : 51 ~ 56.
- [21] Eriksson O. Ramet behavior and population growth in the clonal herb *Potentilla anserina*. J. Ecol. ,1988 ,76 : 522 ~ 536.
- [22] Ren J Z. Studying Methods of Pratacultural Science. Beijing: Agriculture Press of China ,1998. 1 ~ 29.
- [23] Ma K P,Huang J H,Yu S L , *et al.* Plant community diversity in Dongling Mountain,Beijing,China : II Species richness ,evenness and species diversities. Acta Ecologica Sinica ,1995 ,15 : 268 ~ 277.
- [24] Zhang D Y,Wang G,Du G Z. Succession of the artificial grasslands in the mountain grassland area of Gannan district ,Gansu. Acta Phytoecol. Geobot. Sin. ,1990 ,14(2) : 103 ~ 109.
- [25] Liu W,Wang X,Zhou L , *et al.* Studies on destruction ,prevention and control of Plateau Pikas in *Kobresia pygmaea* meadow. Acta Theriol. Sin. ,2003 ,23 (3) : 214 ~ 219.
- [26] Zhou H K,Zhou L,Zhao X Q , *et al.* Growing characteristics of *Halerpestes cymbalaris*. Acta Bot. Boreal-Occident Sin. ,2004 ,24(10) : 1798 ~ 1804.
- [27] Silvertown J W. Introduction to Plant Population Ecology. Longman London and New York ,108 ~ 120 ,1982.
- [28] Liu Q,Zhong Z C. Advance of population ecology of clonal plant and some concepts. Chin. J. Ecol. ,1995 ,14(3) : 40 ~ 45.
- [29] Hu B Z,Liu D. Advances in ecological research of clonal plant population. Practacul. Sci. ,1999 ,16(3) : 62 ~ 67.
- [30] Wang G,Zhang D Y. Theory of biological competition. Xi 'an :Shanxi Science and Technology Press ,1996. 106 ~ 137.
- [31] Zhu Z H,Li X L,Qiao Y M. Study on the risk spreading strategies of clonal plant *Kobresia humilis* under grazing selective pressures. Practacul. Sci. ,2004 ,21(12) : 62 ~ 68.
- [32] Zhang S M,Chen Y F,Dong M. Clonal plasticity in response to partial neutral shading in the stoloniferous herb *Potentilla reptans* var. *sericophylla*. Acta Bot. Sin. ,2000 ,24(1) : 89 ~ 94.
- [33] Dong M,Zhang S M,Chen Y F. Clonal plasticity in response to nutrient availability in the stoloniferous herb *Duchesnea indica*. Acta Bot. Sin. ,2000 ,24(5) : 518 ~ 522.
- [34] Stuefer J F,During H,de Kroon H. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species ,in response to heterogeneous light environment. J. Ecol. ,1994 ,82 :511 ~ 518.
- [35] Alert P. Nitrogen sharing among ramets increase clonal growth in *Fragaria chiloensis*. Ecology ,1991 ,72 :69 ~ 80.
- [36] Shan B Q,Du G Z,Liu Z Y. Clonal growth of *Ligularia virgaurea* : morphological responses to nutritional variation and different habitats. Acta Phytoecol. Sin. ,2000 ,24(1) : 46 ~ 51.
- [37] Chen J S,Dong M,Yu D , *et al.* Colnal architecture and ramet population characteristics of *Lysimachia congestiflora* growing under different light conditions. Chin. J. Appl. Ecol. ,2004 ,15(8) : 1383 ~ 1388.
- [38] Yang C,Yang L. Plasticity of clonal modules of *Leymus chinensis* in response to different environments. Chin. J. Appl. Ecol. ,1998 ,9(3) : 265 ~ 268.
- [39] Yang Y F,Zheng H Y,Li J D. The effects of grazing on age structure in clonal populations of *Agropyron michnoi*. Acta Phytoecol Sin. ,2001 ,25(1) : 71 ~ 75.
- [40] Liu W,Wang Q J,Wang X , *et al.* Ecological process of forming "black soil type "deteriorate grassland. Acta Agrestia Sinica ,1999 ,7(4) : 300 ~ 307.
- [41] Heeven E C,Kroon H,During H J. Fine-scale spacial distribution of leaves and shoots of two chalk grass land perennials. Vegetatio ,1990 ,86 : 151 ~ 160.

参考文献 :

- [1] 董鸣,张称意. 第六届克隆植物生态学国际会议概况. 植物学报 ,2001 ,43(4) :438 ~ 439.
- [2] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长 :风险分摊. 植物生态学报 ,1996 ,20(6) :543 ~ 548.

- [5] 沈振西,周兴民,陈佐忠,等. 退化与未退化土壤鹅绒委陵菜的克隆生长特征. 应用生态学报,2003,14(8):1332~1336.
- [6] 王艳红,王珂,邢福. 匍匐茎草本植物形态可塑性、整合作用与觅食行为研究进展. 生态学杂志,2005,24(1):70~74.
- [7] 周华坤,周兴民,周立,等. 鹅绒委陵菜的生长特征. 西北植物学报,2002,22(1):9~17.
- [8] 罗学刚,董鸣. 匍匐茎草本蛇莓克隆构型对不同海拔的可塑性反应. 应用生态学报,2002,13(4):399~402.
- [10] 李博. 中国北方草地退化及其防治对策. 中国农业科学,1997,30(6):1~9.
- [11] 周华坤,周立,赵新全,等. 江河源区“黑土滩”型退化草场的形成过程与综合治理. 生态学杂志,2003,22(5):51~55.
- [12] 陈佐忠,汪诗平. 中国典型草原生态系统. 北京:科学出版社,2000.
- [13] 曹广民,吴琴,李东,等. 土壤-牧草氮素供需状况变化对高寒草甸植被演替与草地退化的影响. 生态学杂志,2004,23(6):25~28.
- [14] 周兴民,赵新全,王启基. 中国高草草甸. 北京:科学出版社,2001.
- [15] 周华坤,周立,刘伟,等. 两种生境下鹅绒委陵菜无性系形态的比较. 西北植物学报,2002,22(6):1406~1414.
- [20] 李希来,杨元武,张静,等. 不同退化程度“黑土滩”高山高草克隆生长特性. 草业学报,2003,12(3):51~56.
- [22] 任继周. 草业科学研究方法. 北京:农业出版社,1998.1~29.
- [23] 马克平,黄建辉,于顺利,等. 北京东灵山地区植物群落多样性的研究——丰富度、均匀度和物种多样性指数. 生态学报,1995,15:268~277.
- [24] 张大勇,王刚,杜国祯. 甘南山地草原人工草场的演替. 植物生态学与地植物学学报,1990,14(2):103~109.
- [25] 刘伟,王溪,周立,等. 高原鼠兔对小高草草甸的破坏及其防治. 兽类学报,2003,23(3):214~219.
- [26] 周华坤,周立,赵新全,等. 水葫芦苗的生长特征研究. 西北植物学报,2004,24(10):1798~1804.
- [28] 刘庆,钟章成. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念. 生态学杂志,1995,14(3):40~45.
- [29] 胡宝忠,刘娣. 无性系植物种群的研究进展. 草业科学,1999,16(3):62~67.
- [30] 王刚,张大勇. 生物竞争理论. 西安:陕西科学技术出版社,1996.106~137.
- [31] 朱志红,李希来,乔有明,等. 克隆植物矮蒿草在放牧选择压力下的风险分散对策研究. 草业科学,2004,21(12):62~68.
- [32] 张淑敏,陈玉福,董鸣. 匍匐茎草本绢毛匍匐委陵菜对局部遮荫的克隆可塑性. 植物学报,2000,42(1):89~94.
- [33] 董鸣,张淑敏,陈玉福. 匍匐茎草本蛇莓对基质养分条件的克隆可塑性. 植物学报,2000,42(5):518~522.
- [36] 单保庆,杜国祯,刘振恒. 不同养分条件下和不同生境类型中根茎草本黄帚囊吾的克隆生长. 植物生态学报,2000,24(1):46~51.
- [37] 陈劲松,董鸣,于丹,等. 不同光照条件下聚花过路黄的克隆构型和分株种群特征. 应用生态学报,2004,15(8):1383~1388.
- [38] 杨持,杨理. 羊草无性系构件在不同环境下的可塑性变化. 应用生态学报,1998,9(3):265~268.
- [39] 杨允菲,郑慧莹,李建东. 放牧干扰对根茎冰草无性系种群年龄结构的影响. 植物生态学报,2001,25(1):71~75.
- [40] 刘伟,王启基,王溪,等. 高寒草甸“黑土型”退化草地的成因和生态过程. 草地学报,1999,7(4):300~307.