

高寒退化与未退化草甸土壤下匍匐茎鹅绒萎陵菜的克隆生长特征的比较*

沈振西^{1**} 陈佐忠² 王彦辉³ 张镜铨⁴ 周华坤¹

(¹ 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; ² 中国科学院植物研究所, 北京 100093;

³ 中国林业科学院森林环境与保护研究所, 北京 100091; ⁴ 中国科学院地理科学与资源研究所, 北京 100101)

【摘要】 通过鹅绒萎陵菜的野外移栽试验, 分析了在矮蒿草甸土壤和退化草甸土壤下该种植物的克隆繁殖特征. 结果表明, 在母株产生的匍匐茎数量、母株高度和叶片大小在两类不同土壤下没有明显差异. 母株叶片数、匍匐茎的粗度、匍匐茎长度以及间隔子的长度有较明显的差异. 在退化草甸土壤中母株叶片较多, 匍匐茎长度和间隔子长度明显较长, 匍匐茎直径也明显较大. 在退化草甸环境中, 由于土壤养分相对较缺乏, 鹅绒萎陵菜可能通过增加母株叶片的数量, 尽可能多地积累光合产物, 来保证匍匐茎的生长, 匍匐茎也以增加粗度和增加长度来尽量增强其觅食能力. 鹅绒萎陵菜在生物量投资分配上也表现出一定的差异. 与退化草甸土壤环境相比, 在未退化草甸土壤中, 鹅绒萎陵菜克隆母株和分株的生物量均明显偏向地下部分(根系)的投资, 以期从土壤中吸收更多的养分, 从而最终提高子株的成活率.

关键词 退化土壤 鹅绒萎陵菜 克隆生长 生物量分配

文章编号 1001-9332(2003)08-1332-05 **中图分类号** Q945.52 S812.2 **文献标识码** A

Clonal growth of stoloniferous herb *Potentilla anserina* on degraded and non-degraded alpine meadow soil. SHEN Zhenxi¹, CHEN Zuozhong², WANG Yanhui³, ZHANG Jinglian⁴, ZHOU Huakun¹ (¹ Northwest Plateau Institute of Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; ² Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; ³ Institute of Forest Ecology and Environment, Chinese Academy of Forestry, Beijing 100091, China; ⁴ Institute of Geographical Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101, China). - Chin. J. Appl. Ecol., 2003, 14(8): 1332 ~ 1336.

The clonal growth of *Potentilla anserina* on degraded and non-degraded *Kobresia humilis* meadow soil was studied by a transplanting experiment in the field. No significant differences in numbers of stolons, height, and leaf size per mother ramet were observed between the two soils, but the numbers of leaves per mother ramet, length and width of stolon, and spacer length were significantly different. There were more leaves per mother ramet, longer stolon and spacer, and wider stolon on degraded soil, where available nutrient was poor than in non-degraded soil. Under degraded alpine meadow soil condition, the clonal plant species might produce much more photosynthetic product to support stolon growth by the increase of leaf numbers per mother ramet, and the longer and wider stolon could intensify the foraging ability of the mother ramet that would benefit to daughter ramet. Both mother and daughter ramet of *Potentilla anserina* invested much more biomass to their underground part (root system) in non-degraded soil to increase the survival rate of daughter ramet.

Key words Degraded soil, *Potentilla anserina*, Clonal growth, Biomass allocation.

1 引 言

克隆植物具有较强的表型可塑性, 依种类不同, 其同一基株的克隆分株具有可占据相当水平空间的能力^[2,3]. 因此, 在野外条件下通过移栽实验, 直接观察植物在不同小生境下克隆构型 (architecture of clonal plant) 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, 具有一定的理论意义. 高寒草地由于放牧、鼠类活动等形成大量的斑块生境, 有的甚至形成大面积的“黑土型”退化植被^[12], 为克隆植物表型可塑性的发挥提供了充足的空间. 但由于退化草地土壤养分一般较为贫乏, 这可

能限制了克隆植物某些特性的表达, 所以对克隆植物在退化草甸生境和非退化草甸生境中的无性生长特性的研究, 可为高寒退化草甸特别是“黑土型”退化植被的恢复与重建提供理论依据.

青藏高原高寒草甸大部分植物具有无性繁殖能力. 其中鹅绒萎陵菜是比较典型的物种, 在高寒冷湿环境下, 具有较强的适应性和无性繁殖能力, 是典型的匍匐茎类克隆植物, 具有游击型 (guerilla) 克隆

* 国家重点基础研究发展规划项目 (G1998040814)、中国科学院知识创新工程项目 (KSCX2-1-07) 和国家“十五”科学技术攻关计划资助项目 (2001BA510B02-06).

** 通讯联系人.

2001-07-11 收稿, 2002-02-10 接受.

生长习性,对异质性资源有较强的可塑性^[7,16],在退化草地恢复的初期是主要的先锋物种之一。本实验通过对鹅绒萎陵菜(*Potentilla anserina*)在退化草地土壤和未退化的矮嵩草草甸土壤的移栽实验,比较和分析了它在土壤环境变化下的觅食行为(foraging behavior)以及在生物量投资上的差异。

2 研究地区与研究方法

2.1 研究地区概况

本研究在中国科学院海北高寒草甸生态系统定位研究站(海北站)综合实验场矮嵩草草甸样地内进行。海北站地处青藏高原东北隅,祁连山北支冷龙岭东段南麓的平缓滩地,地理位置为 37°29'~37°45'N,101°12'~101°33'E,平均海拔 3 200 m。该地区属典型的高原大陆性气候,无四季之分,仅有冷暖二季之别,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。植被类型主要有高寒灌丛、高寒草甸和沼泽化草甸。其中矮嵩草草甸在高寒草甸中分布较广,成为最主要的植被类型之一,是青藏高原隆起形成高山冷湿气候的产物^[18]。研究地点的有关其它自然概况和植被概况可参阅已有文献^[15,17]。

2.2 供试种

鹅绒萎陵菜为蔷薇科多年生匍匐茎型莲座状草本植物^[12],根纤细且中部或末端膨大呈纺锤形或球形,根皮棕褐色,里粉白色;茎细弱,紫红色可长达 1 m;具不整齐羽状复叶。鹅绒萎陵菜在我国的青海、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,国外亦有分布,多生长在海拔 1 700~4 300 m 的环境中^[9]。

鹅绒萎陵菜是矮嵩草草甸的主要伴生种,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。其幼苗生长到一定时期后,从直立茎基部节上产生侧向的生长 1 个或多个匍匐茎(本文观察到的匍匐茎最多为 11 条),茎节上产生新的无性系分株。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^[16]。

2.3 试验设计

试验于 2000 年 5~8 月进行,分别选择未退化的矮嵩草草甸(样地 1)和严重退化草地(样地 2),每个样地面积为 2 m×3 m,两样地的土壤的速效氮、P、K 含量(土壤有效养分含量由青海省轻工研究所分析室测定)见表 1。样地 1 的表层速效养分含量明显高于样地 2。

表 1 两个样地的土壤速效养分含量

土层 Soil depth (cm)	样地 1 Plot 1			样地 2 Plot 2		
	N	P	K	N	P	K
0~10	3.351	0.3181	68.62	2.18	0.2675	52.82
10~20	2.219	0.2173	48.42	1.96	0.3305	40.42
20~30	2.505	0.142	35.62	1.56	0.117	26.82
30~40	2.03	0.1296	30.42	1.29	0.0918	18.82
平均值±标准差	2.526	0.202	45.770	1.748	0.202	34.720
Mean±SD	±0.584	±0.087	±17.008	±0.399	±0.116	±15.004

分别在两样地内翻耕土壤,除去杂草和草根,选自然生长的、大小一致的鹅绒萎陵菜的克隆分株,以株距 15 cm 进行移栽,并浇水,保证成活 50 株。8 月底随机测定克隆分株(以下称母株, mother ramet)的有关性状,包括母株产生的匍匐茎数目、母株高度、子株(daughter ramet)的数目与高度、间隔子(spacer)长度与数目等。所收集的样本(匍匐茎、母株和子株的地上与地下部分)在烘箱内用 85 °C 的恒温连续烘干 24 h 后称重。有关数据采用 SPSS 统计软件进行分析。

3 结果与分析

3.1 克隆分株的母株、母株产生的子株的统计特征

3.1.1 母株的高度、复叶数、复叶长以及产生的匍匐茎数 基株是指由种子(合子)发育而来的遗传学个体,对于克隆植物是由种子发育而来的母株和其无性繁殖产生的克隆分株的总和^[4]。为此本文定义,母株是移栽在样地内的无性分株;子株是移栽后的母株所产生的无性分株(不包括连接子株的匍匐茎或间隔子)。

从表 2 的统计结果可知,平均每个母株上产生的匍匐茎条数、母株高度、复叶长及小叶数在样地 1 和 2 间没有明显的差异,但样地 2 母株上的复叶数明显增多。两样地母株产生的匍匐茎条数均在 6 条左右,高度平均 2.97~3.19 cm,复叶长 5.18~5.68 cm,小叶数在 16.64~17.16 个之间。样地 2 母株的复叶数比样地 1 多 1~2 个($P<0.01$)。

表 2 鹅绒萎陵菜母株特征比较

样地 Plots	匍匐茎数 Stolon number	高度 Height (cm)	复叶数 Number of compound leaf	复叶长 Length of compound leaf (cm)	小叶数 Leaflet
1	6.06±1.95	3.19±1.32	7.78±2.24	5.18±1.35	17.16±2.26
2	6.12±1.56	2.97±1.24	9.48±3.66**	5.68±1.03	16.64±2.16

样地 1:未退化的矮嵩草草甸土 Plot 1 is non-degraded *Kobresia humilis* meadow soil, 样地 2:退化草甸土壤
样地 2 is degraded *Kobresia humilis* meadow soil. Mann-Whitney U 检验 $P<0.01$ Mann-Whitney U-test, $P<0.01$.

3.1.2 具不同匍匐茎数量的母株比例及其产生的子株数 具不同匍匐茎条数的母株数占随机调查母株总数的比例见图 1。匍匐茎为 5 条的母株在样地 1 中的比例最高,占总样本的 28.13%;匍匐茎为 6 条的母株在样地 2 中的比例最高,占总样本的 33.33%。总的来看,两样地母株所具有的匍匐茎数量没有明显的差别,其分布情况也基本相同。两样地均以匍匐茎为 5~8 条的母株居多,大于或小于此范围的匍匐茎条数的母株比例较少。

从表 3 可知,母株的匍匐茎条数越多,母株产生的子株数量越多,在样地 1 中的相关性较大,而样地 2 的相关性较小。在样地 1 中以匍匐茎 10 条的母株最多,占样本总数的 20.2%,子株最多的是具匍匐茎 8 条的母株,占样本总数的 17.84%。母株形成的

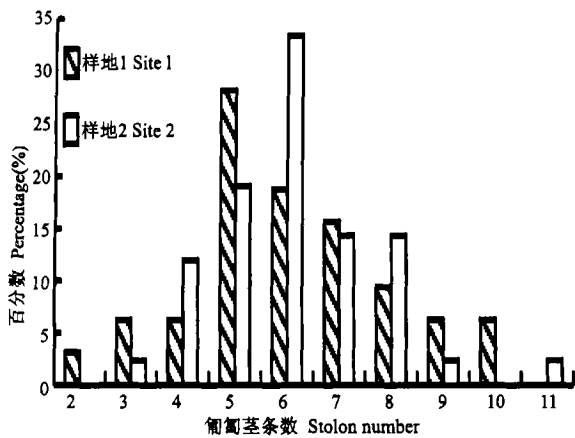


图1 具不同匍匐茎数的母株占样本的比例
Fig. 1 Percentage of genet in different stolon numbers to total samples of mother ramets.

表3 具不同匍匐茎数的母株产生的子株数及其占总子株数的比例
Table 3 Number of daughter ramets produced by mother ramet with different stolon numbers and its percentage to total daughter ramets

母株匍匐茎数 Stolon numbers of mother ramet	样地 1 Plot 1		样地 2 Plot 2	
	平均数 Mean	比例 Percentage (%)	平均数 Mean	比例 Percentage (%)
2	7.00	1.55	-	-
3	25.50	5.66	20.00	6.80
4	32.00	7.10	25.40	8.63
5	47.67	10.58	34.75	11.81
6	54.67	12.14	45.29	15.39
7	80.40	17.85	49.33	16.76
8	44.67	9.92	52.50	17.84
9	67.50	14.99	29.00	9.85
10	91.00	20.20	-	-
11	-	-	38.00	12.91
平均 Mean	45.04	-	29.43	-
合计 Total	450.41	100.00	294.27	100.00

子株数的多少是衡量分枝强度的指标^[10]。样地 1 的平均分株数(45.04)明显多于样地 2(29.43),说明样地 1 克隆母株的分枝强度大于样地 2。

3.1.3 克隆的形态特征 间隔子是连接子株即摄食位点(feeding sites)之间的匍匐茎。间隔子的长度不仅影响子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。从表 4 可知,鹅绒萎陵菜的间隔子长度的可塑性 with 克隆母株具有的匍匐茎数量有关。样地 2 的间隔子长度大于样地 1。在克隆植株的匍匐茎少于 6 条时,样地 1 与样地 2 之间的差异不显著,6 条以上开始表现出明显的差异 ($P < 0.01$)。匍匐茎级数是指匍匐茎上无性分株的次序,两样地间隔子的平均值在 1~5 级间是逐渐增加,到 5 级为最大值(3.60 cm),5 级以后逐渐减小直到最后的 14 级(0.11 cm)。样地 1 的间隔子长度以具 3 条匍匐茎的植株为最长(3.48 cm),多于 3 条后间隔子长度逐渐变短,而样地 2 的间隔子的变化比较稳定,在 3~4 cm 之间(表 4)。

各间隔子的长度之和为匍匐茎的长度。表 4 的匍匐茎长代表数条匍匐茎长的平均值,两样地具不同匍匐茎条数的克隆植物的匍匐茎长度之间的差异不同,随着匍匐茎条数的增多,到 6 条匍匐茎时,样地 2 的匍匐茎平均长度明显长于样地 1。样地 1 的匍匐茎长度以具 4 条匍匐茎的植株为最长(37.07 cm),多于 3 条后间隔子长度逐渐变短,而样地 2 的间隔子的变化比较稳定,这种规律与间隔子长度的变化是一致的(表 4)。

鹅绒萎陵菜的匍匐茎直径在两样地间也存在明显差异。除具 3 条匍匐茎的植株匍匐茎直径样地 1 大于样地 2 外,其它具 3 条以上匍匐茎的植株直径均样地 1 小于样地 2,其中具 4、6、7、8、9 条的匍匐茎直径两样地间差异显著或极显著 ($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$),具 5 条的差异不显著(表 4)。

表 4 鹅绒萎陵菜间隔子长、匍匐茎长、匍匐茎直径和子株高度
Table 4 Spacer length, stolne length and diameter, and height of the daughter ramet produced by mother ramet with different number of stolon in two plots

母株和匍匐茎数 Stolon number of mother ramet	样地 Plots	平均间隔子长 Spacer length (cm)	平均匍匐茎长 Stolon length (cm)	平均匍匐茎直径 Stolon diameter (cm)	平均分株高度 Height of daughter ramet (cm)
2	1	1.50 ± 0.34	6.00	1.000 ± 0.046	0.513 ± 0.116
3	1	3.48 ± 0.43	31.31	0.996 ± 0.107	0.760 ± 0.149
	2	3.16 ± 0.36	31.63	0.956 ± 0.021 *	1.726 ± 0.307 *
4	1	3.37 ± 0.57	37.07	0.987 ± 0.162	1.013 ± 0.280
	2	3.72 ± 0.43	44.69	0.993 ± 0.068	1.368 ± 0.182
5	1	2.73 ± 0.42	35.47	0.744 ± 0.109	0.547 ± 0.155
	2	3.43 ± 0.24	34.25	0.970 ± 0.058	0.780 ± 0.076 *
6	1	1.99 ± 0.32	21.87	0.604 ± 0.127	0.425 ± 0.122
	2	3.25 ± 0.23 **	39.03	0.961 ± 0.046 **	0.992 ± 0.105 **
7	1	1.71 ± 0.31	23.98	0.496 ± 0.113	0.436 ± 0.110
	2	3.56 ± 0.35 **	39.19	1.087 ± 0.065 **	0.804 ± 0.089 **
8	1	1.90 ± 0.27	17.08	0.560 ± 0.128	0.508 ± 0.160
	2	3.14 ± 0.21 **	37.66	0.931 ± 0.038 *	1.035 ± 0.151 *
9	1	1.80 ± 0.30	21.64	0.634 ± 0.123	0.712 ± 0.193
	2	3.71 ± 0.34 **	37.12	0.786 ± 0.038 *	0.924 ± 0.076
10	1	1.87 ± 0.28	22.47	0.693 ± 0.124	0.636 ± 0.162
11	2	3.26 ± 0.33	32.56	0.920 ± 0.036	0.879 ± 0.111
平均 Mean		2.38 ± 0.31	33.37	0.679 ± 0.101	0.153 ± 0.139

从整体而言,样地 2 的无性分株高度比样地 1 高。统计表明,其中具 5、6 和 7 条匍匐茎的植株的分株高度差异达到显著或极显著 ($P < 0.05$ 或 $P < 0.01$),具 4 条匍匐茎的植株分株高度在两样地内均最高(表 4)。

3.2 生物量分配

两个样地内鹅绒萎陵菜的平均每个克隆单株的生物量分配特征见表 5,其中母株总量是指样地内平均每个母株所产生的地上生物量(包括母株的基生复叶和生殖器官)和地下生物量(母株根系)的总和(不包括由母株产生的匍匐茎和子株);子株总量是指样地内每个母株产生的子株地上生物量(包括

子株的基生复叶和生殖器官)和地下生物量的(子株根系)总和(不包括由母株产生的匍匐茎);匍匐茎重是指样地内平均每个母株产生的匍匐茎重量.总生物量是母株总量、子株总量和匍匐茎的总和;克隆株地下生物量/总生物量是指母株和分株地下生物量的总和与总生物量的比值.

由表 5 可知,样地 1 平均每个母株的地上生物量/地下生物量比明显小于样地 2 ($P < 0.01$),同样样地 1 由母株产生的子株的地上生物量/地下生物量比也明显低于样地 2 ($P < 0.05$).这说明在未退化草甸土壤中,鹅绒萎陵菜克隆母株和分株的生物量均明显偏向对地下部分(根系)的投资,以期从土壤中吸收更多的养分,从而最终保证子株的成活率.

表 5 两样地克隆母株以及母株产生的子株和匍匐茎的平均生物量分配

Table 5 Allocation of average biomass per mother ramet, the daughter ramet and stolon produced by per mother ramet in two plots

项目 Items	样地 Sites	平均 Mean	标准误差 ±SE (g)	
母株 Mother ramet	地上生物量 Above-ground biomass	1	0.661 ±0.083	
		2	0.896 ±0.089	
	地下生物量 Blow-ground biomass	1	0.358 ±0.071	
		2	0.243 ±0.021	
	总量 Total mass	1	1.023 ±0.129	
		2	0.996 ±0.132	
	地上生物量/地下生物量 Above-ground biomass/ Blow-ground biomass	1	2.338 ±0.368	
		2	3.814 ±0.514 *	
	子株 Daughter ramet	地上生物量 Above-ground biomass	1	1.084 ±0.345
			2	0.975 ±0.183
地下生物量 Blow-ground biomass		1	0.229 ±0.070	
		2	0.186 ±0.048	
总量 Total mass		1	1.187 ±0.338	
		2	1.158 ±0.231	
地上生物量/地下生物量 Above-ground biomass/ Blow-ground biomass		1	4.998 ±0.353	
		2	6.548 ±0.409 *	
母株产生匍匐茎重 Stolon weight produced by mother ramet		1	0.607 ±0.161	
		2	0.419 ±0.053	
总生物量 Total biomass of clone ramet	1	2.817 ±0.597		
	2	2.574 ±0.387		
母株总量/总生物量 Total mass of mother ramet/ Total biomass of clone ramet	1	0.458 ±0.070		
	2	0.398 ±0.023		
子株总量/总生物量 Total mass of daughter ramet/ Total biomass of clone ramet	1	0.353 ±0.053		
	2	0.428 ±0.034		
匍匐茎重/总生物量 Stolon weight/ Total biomass of clone ramet	1	0.189 ±0.021		
	2	0.174 ±0.018		
克隆株地下生物量/总生物量 Biomass of clone ramet/ Total biomass of clone ramet	1	3.405 ±0.724		
	2	3.002 ±0.445		

统计检验表明,两样地间母株、子株以及匍匐茎的生物量占整个克隆株总生物量的比例没有明显的差异,但样地 1 母株总量与克隆植株总生物量的比略大于样地 2,样地 1 匍匐茎的生物量占总生物量的比也略大于样地 2;相反,样地 1 子株生物量与总生物量的比略小于样地 2(表 5).这说明在未退化草甸土壤下鹅绒萎陵菜克隆植株生物量投资偏重于子

株,在未退化草甸土壤下偏重于对母株和匍匐茎的投资.

4 讨 论

克隆植物具有两个层次的构件性,一方面它具有克隆构件性,是由相互连接的潜在克隆分株(子株)组成的克隆基株(母株)或克隆片段的构件系统;另一方面克隆分株或潜在分株本身也具有与非克隆植物相似的构件性.克隆植物的双构件性赋予它比非克隆植物更广泛的表型可塑性^[3].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^[1,6,8,14].本研究表明,在养分条件有差异的高寒草甸土壤中(表 1)鹅绒萎陵菜也存在许多性状明显的可塑性.

本实验表明,克隆母株在匍匐茎的数量、基株高度、叶片大小以及小叶数在退化和未退化的高寒草甸土壤中没有明显的可塑性(表 2).基株叶片数、匍匐茎的粗度、长度以及间隔子的长度上有明显的差异.在养分水平较低的退化草甸土壤中母株叶片较多,匍匐茎的长度和间隔子长度明显较长,匍匐茎的直径也明显较大.同时,这些差异也与母株产生的匍匐茎数量密切相关.一般而言,在具 5~7 条匍匐茎的母株上这些差异才显著(表 4).鹅绒萎陵菜在土壤养分相对缺乏的环境中,通过增加母株叶片的数量,尽可能多地积累光合产物,而保证匍匐茎的生长,匍匐茎又以增加粗度和增加长度来尽量增强其觅食能力,寻找新的资源,使子株处于不同的小生境中时,提高子株独立后的生存机会,通过子株的风险分摊来降低母株的死亡风险^[3],提高母株的适合度(fitness).同时匍匐茎又具有贮藏功能^[5],其粗度的增加对分株的形成提供营养上的保证,鹅绒萎陵菜正是通过这种匍匐茎调节策略来克服不利的环境.

克隆植物间隔子随资源水平的变化,而出现种间差异,如蔷薇科草本蛇莓^[6]和 *Fragaria chiloensis*^[1]以及毛茛科的 *Ranunculus repens*^[10]对基质养分条件不发生反应;有些克隆植物在养分较高的条件下形成较长的间隔子,如豆科的 *Trifolium repens*^[13]、禾本科的 *Cynodon dactylon*^[5]以及菊科的黄帚囊吾(*Ligularia virgaurea*)^[14]在较高的养分条件下产生较短的间隔子.本实验结果表明,鹅绒萎陵菜在未退化高寒草甸土壤条件下产生较短的间隔子,而在退化的高寒草甸土壤下产生较长的间隔子.间隔子的这种差异在具匍匐茎数量较多的母株上表现更为突出(表 4).与匍匐茎长度的增加一样,间隔

子长度增加有利于减低不利环境的影响,有利于基株拓展新的领域,是获取资源的一种生态对策^[19]。

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。横向间隔子的长度与克隆分株和叶片的密度成负相关^[6]。这在本实验中也得到了证实,即在退化高寒草甸土壤环境中,鹅绒萎陵菜具有较长的横向间隔子(表 4),而子株的数量却较少(表 3)。无性分株的高度可反映竖向间隔子的作用。鹅绒萎陵菜在退化的土壤环境中子株的高度较高,这说明尽管较长的横向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减弱^[6],但却增强了其觅食能力和对光资源的利用能力。鹅绒萎陵菜的这种对资源差异的反应,是其对资源利用达到的最合理状态,是一种选择适应的结果。

鹅绒萎陵菜在生物量的投资分配上也表现出明显的差异。在未退化和退化高寒草甸土壤条件下母株总量与克隆株总生物量的比(表 5)明显低于自然状态下矮嵩草草甸群落内的鹅绒萎陵菜在母株的生物量的投资比例(0.576)^[16]。与之相反,在未退化和退化高寒草甸土壤条件下子株投资比例分别为 0.353 和 0.428,匍匐茎的投资比例分别为 0.189 和 0.174(表 5),说明无论是在子株还是在匍匐茎上的投资,均明显高于自然状态下矮嵩草草甸群落内鹅绒萎陵菜的 0.310 和 0.113^[16]。可以认为,移栽实验区内由于排除了种间竞争的影响,其资源环境要优于自然的矮嵩草草甸群落的环境,因此资源环境条件优劣的次序是:未退化移栽区(样地 1) > 退化移栽区(样地 2) > 自然群落。这也说明在资源环境较好的条件下,鹅绒萎陵菜克隆植物能增强其克隆生长的能力,充分地占有和利用有效资源,获得较大的适合度。在资源较差条件下或有种间竞争存在的自然群落中,鹅绒萎陵菜母株的生物量投资比例较高,说明该克隆植物尽量利用母株的资源获取能力,通过克隆的生理整合^[3]来为子株的形成与生长提供一定的营养需要。在生物量分配上,鹅绒萎陵菜母株的生物量投资比例与子株、匍匐茎的生物量投资比例成负相关。通过克隆株地下总生物量占整个克隆植株总生物量的比值(表 5)可知,两样地间克隆株在地下生物量的投资上不存在明显的差异。也有

研究表明,在土壤养分含量低时,黄帚橐吾的地下生物量所占比例较大^[14],这一点还需进一步研究。

参考文献

- Alert P. 1991. Nitrogen sharing among ramets increase clonal growth in *Fragaria chiloensis*. *Ecology*, **72**:69~80
- Cook RE. 1985. Growth and development in clonal plant population. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. New Haven: Yale University Press. 259~296
- Dong M(董 鸣). 1996. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: Risk-spreading. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **20**(6):543~548(in Chinese)
- Dong M(董 鸣). 1996. Plant clonal growth in relation to resource heterogeneity: Foraging behavior. *Acta Bot Sin* (植物学报), **38**(10):828~835(in Chinese)
- Dong M, Kroon H. 1994. Plasticities in morphology and biomass allocation in *Cyndon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos*, **70**:99~106
- Dong M(董 鸣), Zhang S-M(张淑敏), Chen Y-F(陈玉福). 2000. Clonal plasticity in response to nutrient availability in stoloniferous herb, *Duchesnea indica*. *Acta Bot Sin* (植物学报), **42**(5):518~522(in Chinese)
- Eriksson O. 1986. Mobility and space capture in the stoloniferous plant *Potentilla anserina* L. *Oikos*, **46**:82~87
- Evans J.P. 1988. Nitrogen translocation in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, **77**:64~68
- Guo B-Z(郭本兆). 1987. Qinghai Economic Botany. Xining: Qinghai People's Press. 270~271(in Chinese)
- Lovett DL. 1987. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Rununculus repens*). Responses to light and nutrient supply. *J Ecol*, **75**:555~568
- Lovett DL. 1981. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Rununculus repens*). The dynamics of ramets in contrasting habitats. *J Ecol*, **69**:743~755
- Ma Y-S(马玉寿), Lang B-N(郎百宁), Wang Q-J(王启基). 1999. Review and prospect of the study on black soil type deteriorated grassland. *Acta Pratacult Sin* (草业学报), **16**(2):5~9(in Chinese)
- Sackville HNR. 1982. Variation and adaptation in Wild Population of White Clover (*Trifolium repens* L.) in East Anglica. Cambridge: Cambridge University Press.
- Shan B-Q(单保庆), Du G-Z(杜国祯), Liu Z-H(刘振恒). 2000. Clonal growth of *Ligularia virgaurea*: morphological responses to nutritional variation. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), **24**:46~51(in Chinese)
- Yang F-T(杨福囤). 1982. A general view of the natural geography in the region of the research station of alpine meadow ecosystem. In: Xia W-P(夏武平) ed. *Alpine Meadow Ecosystem*. Lanzhou: Gansu People's Press. 1~8(in Chinese)
- Zhou H-K(周华坤). 2002. Growing characteristics of clonal plant, *Potentilla anserina*. *Acta Bot Boreali-occidentalia Sin* (西北植物学报), **22**:9~17(in Chinese)
- Zhou X-M(周兴民), Li J-H(李健华). 1982. The principal vegetation types and their geographical distribution at the Haibei Research Station of Alpine Meadow Ecosystem. In: Xia W-P(夏武平) eds. *Alpine Meadow Ecosystem*. Lanzhou: Gansu People's Press. 9~18(in Chinese)
- Zhou X-M(周兴民), Wang Z-B(王质彬), Du Q(杜 庆). 1987. Qinghai Vegetation. Xining: Qinghai People's Press. (in Chinese)
- Zhong Z-C(钟章成). 1995. Plant population reproductive strategy. *Chin J Ecol* (生态学杂志), **14**:37~42(in Chinese)

作者简介 沈振西,男,1963年生,博士,副研究员,主要从事草地生态学研究,已发表科研论文30余篇。E-mail: zhenxishen@sina.com