

匍匐茎草本蛇莓克隆构型对土壤养分的可塑性反应

罗学刚^{1,2}, 董 鸣^{1*}

(1. 中国科学院植物研究所植被数量生态学开放研究实验室, 北京 100093; 2. 西南科技大学, 绵阳 621000)

摘要: 克隆植物构型的可塑性可使它在养分斑块性分布的环境中, 相应地调整对土壤养分的获取对策, 因而可能具有重要的生态学意义。在一项田间实验中, 匍匐茎草本蛇莓(*Duchesnea indica* Focke)经历了不同土壤养分水平(高、中、低和对照)处理, 以研究土壤养分对蛇莓克隆构型的影响。结果表明: 随着土壤养分水平的增加, 间隔子的长度和分枝角度均逐渐降低, 而分枝强度和分株密度增加。在不同养分水平生境中, 蛇莓克隆构型相关特征的可塑性变化可用动态 Logistic 模型进行模拟和预测, 拟合效果较好。结合植物对环境异质性的利用对策, 对所揭示的蛇莓克隆构型可塑性进行了讨论。
关键词: 蛇莓; 克隆植物; 土壤养分; 克隆构型; 可塑性

Plasticity of clonal architecture in response to soil nutrients in the stoloniferous herb *Duchesnea indica* Focke

LUO Xue-Gang^{1,2}, DONG Ming^{1*} (1. Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093; 2. Southwest China Science and Technology University, Mianyang, 621000). *Acta Ecologica Sinica*, 2001, 21(12): 1957~1963.

Abstract: Architectural plasticity of clonal plants may modify their ways of utilization of soil nutrients in their habitats of resource heterogeneity, and therefore be ecologically important. The plasticity of clonal architecture, in terms of space length, branch intensity and branch angle, in response to soil nutrients in the stoloniferous herb, Mock strawberry (*Duchesnea indica* Focke), was investigated using the method of experimental ecology.

The experimental plant materials were collected from Chinese subtropics (31° 34' N; 104° 42' E). The experiment was conducted from Sept. 30, 1999 to June 30, 2000. The soil had 1.02%~1.08% organic matter, 0.093% N, 0.047% P, 1.72% K and pH 7.2. The nutrient experiment was carried out with high, medium, low levels of N, P, K. The high fertilizer level was equivalent to N 150kg hm⁻²a⁻¹, P 75kg hm⁻²a⁻¹ and K 150kg hm⁻²a⁻¹. The medium and low fertilizer levels were 2/3 and 1/3 of the high level, respectively. No fertilizer was supplied under control nutrient level. The experimental plot was 20 m², with density of 1 genet · m⁻². There were five replicates in each treatment.

The spacer length and branch angle decreased with increase of soil nutrients. The average spacer length was 2.8cm, 3.6cm, 6.3cm and 8.5cm under the high, medium, low and control nutrient level, respectively. The average branch angle was 29.1°, 40.7°, 55.1° and 71.3° under the high, medium, low and control nutrient level, respectively. The ramet density and branch intensity increased with increase of soil nutrients. The branch intensity was 11.7, 9.91, 7.90 and 6.12 stolons · genet⁻¹ under the high, medium low and control nutrient level, respectively. The ramet density was 102.7, 85.5, 59.4 and 35.1

基金项目: 国家重点基础研究发展规划项目(G2000046804); 国家杰出青年科学基金(39825106)。

收稿日期: 2000-09-30; **修订日期:** 2001-07-26

作者简介: 罗学刚(1960~), 男, 汉族, 四川中江人, 博士, 教授, 主要从事植物资源利用与环境生态研究工作。

* 通讯作者 Author for correspondence (dongming@public.east.net.cn)

under the high, medium, low and control nutrient level, respectively.

The model of clonal architecture in relation to different levels of soil nutrients was created using Marquardt in Statistical Analysis System and estimating the parameter of the Logistic model:

$$N_{\text{spacer}} = \frac{53.552}{1 + \exp[1.1152 + 0.3882f - 0.3351(f - 3.6686)\text{hazard}(f - 3.6686)]} \quad (1)$$

$$N_{\text{density}} = \frac{168.8054}{1 + \exp[1.3806 - 0.2056f - 0.2198(f - 10.1215)\text{hazard}(f - 10.1215)]} \quad (2)$$

$$N_{\text{angle}} = \frac{291.0444}{1 + \exp[0.0406 + 0.6329f - 0.54(f - 2.2843)\text{hazard}(f - 2.2843)]} \quad (3)$$

$$N_{\text{intensity}} = \frac{40.56}{1 + \exp[2.44 - 0.57f + 0.5(f - 1.65)\text{hazard}(f - 1.65)]} \quad (4)$$

Simulation of clonal architecture to the spacer length, ramet density, branch angle and branch intensity under the different soil nutrients was conducted according to the equations (1), (2), (3) and (4). The fitting analysis shows a highly significant level. The Logistic Model had good simulation effect on the clonal architecture.

We focused on the plasticity changes of clonal architecture of Mock-strawberry in terms of space length, branching intensity, branching angle and ramet density under the different levels of soil nutrients. The changes were expressed, elucidated and simulated using Logistic Model. Previous studies of clonal plant ecology suggest that branch angle of clonal plants is hardly plastic and hardly contributes to selective placement of ramets in the habitats of resource heterogeneity. Therefore little attention was paid to the importance of plasticity of branch angle in response to resource heterogeneity. In this study, however, branch angle of the Mock-strawberry from the Chinese subtropics did change significantly in response to variation in soil nutrients. It decreased with the increase of soil nutrients. This result suggests that the branch angle of clonal plants might have a contribution to the clonal architecture in Mock-strawberry clone growing the heterogeneous environment and plasticity of branch angle should receive attention in future researches.

Soil nutrients in a habitat are often distributed heterogeneously. When a plant extends from one patch to another by clonal growth, the change in clonal architecture may have significance of ecological adaptability. The resources and conditions in a patch affect not only the ramets in the patch but also the connected ramets in different patches because information and substances can be transported between the interconnected ramets. So in a rich patch with a high soil nutrient level, the clonal architecture tended to be phalanx with a high ramet density, while as the plants grow in a poor patch with a low soil nutrient level, the clonal architecture tended to be guerilla with a low ramet density. The observed architectural plasticity in *D. indica* is similar to that of *Glechoma hederacea* and may enhance the absorption of nutrients by the clonal plants in the heterogeneous habitat.

Key words: *Duchesnea indica*; clonal plant; nutrient availability; clonal architecture; plasticity

文章编号:1000-0933(2001)12-1957-07 中图分类号:Q945.51 文献标识码:A

许多植物能够在生境内通过克隆生长(clonal growth)产生多个遗传一致的植株,即克隆分株或无性系分株(ramet),从而占据相当大的水平空间^[1~3]。克隆生长是通过克隆器官(clonal organ,如地上匍匐茎或地下根状茎)的形成实现的。这些遗传一致,在一定时间内形体相连的植物克隆分株处在不同的空间位置,构成一个植物克隆或无性系(clone)或基株(genet)。克隆分株在空间内的分布格局称为克隆构型(clonal architecture)^[4]。克隆分株间距离大的克隆构型是‘游击型(guerilla)’而克隆分株间距离小的克隆构型是‘密集型(phalanx)’。游击型和密集型是两类极端的克隆构型,它们具有相对性,在实际中存在中间类型。生

物生境的基本属性之一是异质性^[10]。植物维持、生长和繁殖所必需的土壤养分在水平空间内的分布是斑块性的,即使在很小的尺度上也能观测到^[11,12]。当在养分斑块性分布的环境内生长时,具游击型克隆构型的植物适宜于利用分散分布的养分,而具密集型克隆构型的植物适宜于利用集中分布的养分^[13]。植物的克隆构型不仅在不同的物种(基因型)间可能不同^[14],而且同一物种(基因型)的克隆构型在不同的环境中也可能不同,从而表现出可塑性(plasticity)^[9,10]。这意味着,克隆构型的可塑性可使植物在养分斑块性分布的环境中通过克隆生长调整相应于对不同斑块的养分获取对策,因而可能具有重要的生态学意义^[13,11]。

植物的克隆构型主要决定于3个克隆形态特征,即间隔子长度(相邻分株间克隆器官如匍匐茎或根状茎的长度)、分枝强度(基株所产生的分枝数量)和分枝角度(轴向两分株间的夹角和姊妹分枝间的夹角)^[15]。一般讲,间隔子越长、分枝强度越小、分枝角度越大,克隆构型越趋于游击型,反之越趋于密集型。因此,对克隆构型可塑性的研究可通过研究上述三个克隆形态特征可塑性来实现。以前的研究发现,克隆植物分枝角度的可塑性很弱或不对环境变化发生显著反应^[11,12],分枝强度大都随养分水平的增高而增大。然而间隔子长度可塑性在方向和程度上随种类不同变化很大;有的克隆植物几乎对资源水平不发生反应;有的随资源的增高而增大,有的随资源的增高而减小^[16]。因此,研究克隆植物的间隔子长度、分枝强度和分枝角度及其所确定的克隆构型的可塑性是植物克隆生态学的重要内容。

本文以生长在我国亚热带地区的匍匐茎草本蛇莓(*Duchesnea indica* Focke)为对象,用实验生态学方法研究间隔子长度、分枝角度、分枝强度和分株密度对土壤养分水平的反应,进而探讨克隆构型对养分水平的可塑性。并用数学模型来刻画和模拟不同施肥水平下克隆生长过程中这些参数的变化。

1 材料和方法

1.1 试验材料

蛇莓(*Duchesnea indica* Focke),蔷薇科蛇莓属多年生草本植物。分布在我国辽宁以南各省区,生于山坡、河岸、草地、潮湿、海拔1800m以下的地方。该植物通过产生较长的地上匍匐茎表现出克隆生长习性,具合轴分枝类型^[17]。试验材料来自四川省绵阳市涪城区西山观龙门山(31°34'N;104°42'E)马尾松林下的一个自然蛇莓种群。该处海拔396m,年均温14.7~16.3℃,年降水量963.2~1417mm,太阳总辐射320.91~388.28 kJ·cm⁻²·a⁻¹;土壤为姜石黄泥土,有机质含量1.27%,全N 0.087%,全P 0.052%,全K 1.98%,pH值为7.6。

1.2 试验设计

试验于1999年9月30日至2000年6月30日在采集地旁500m处的一块裸地里进行。试验用地的有机质含量1.02%~1.08%,全N 0.093%,全P 0.047%,全K 1.72%,速效N 52.48±3.23 mg·kg⁻¹,速效P 15.13±0.95 mg·kg⁻¹,速效K 50.38±2.78 mg·kg⁻¹,pH 7.2。试验施肥处理为高肥水平即纯N 150 kg·hm⁻²·a⁻¹、纯P 75 kg·hm⁻²·a⁻¹、纯K 150 kg·hm⁻²·a⁻¹;中肥水平和低肥水平分别为高肥水平的2/3和1/3,以不施肥作对照,随机试验设计,每试验小区20m²,重复为5。试验开始前一次性分别在各施肥小区土壤表层0~20cm按上述施肥处理施以尿素(CO(NH₂)₂)、过磷酸钙(Ca(H₂PO₄)₂)、氯化钾(KCl)等折算后称量混合均匀撒施作底肥,旋耕3次后移栽蛇莓。种植密度为1株·m⁻²,其它生境条件为自然状态。

1.3 数据测量和处理方法

每隔15d计数每一基株的分株数、匍匐茎数(分株数)、茎节间长、分枝角度(用有机玻璃制作一全角量角器,直径为30cm,刻度精确到度。分枝角度测量时测定相邻两分枝匍匐茎间的夹角)等相关数据^[11]。

田间实验结束后,以各试验处理的分株数到达最大观测值时的间隔子长度、分株数、分枝角度和分枝强度等的平均值,应用Statistical Analysis System (SAS)的Marquardt、Duncan等方法^[15-16]对克隆构型及其相关性状的Logistic模型参数进行估计和数据分析,分析匍匐茎草本蛇莓克隆构型及其相关性状对土壤养分梯度的可塑性反应。不同时期测得的数据另文做动态分析研究。

1.4 克隆构型数据模拟分析与拟合的依据

用分段Logistic曲线描述季节性生物种群消长过程的方法^[17]。假设蛇莓构型的变化特征 $N(t)$ 在土壤养分状态 f 之前具有内禀变化率 r_1 ,土壤养分状态 f 之后它转变为 r_2 ,根据Logistic模型方法,则 $N(f)$

在不同土壤养分下的动态模型可表示如下:

$$\frac{dN}{df} = \begin{cases} r_0 N(1 - N/K) & f < f_c \\ r_1 N(1 - N/K) & f \geq f_c \end{cases} \quad (1)$$

其中 K 是环境容纳量, f_c 为变点。对于初值 $N(f_0) = N_0$ 。为便于拟合模型参数, (1) 式可改写为:

$$\frac{dN}{df} = \left[r_0 + (r_1 - r_0)(f - f_c) \text{hazard}(f - f_c) N \left(1 - \frac{N}{K} \right) \right] \quad (2)$$

式中 hazard 为计算机应用软件系统预定义的风险系数, 即该函数计算结果小于 0 时返回 0, 计算结果大于 0 时函数值返回 1。对 (2) 式积分:

$$N = \frac{K}{1 + \frac{K}{N(f_0)} \exp\{-[r_0(f - f_0) + (r_1 - r_0)(f - f_0) \text{hazard}(f - f_c)]\}} \quad (3)$$

若令 $\alpha = \ln \frac{K - N(f_0)}{N(f_0)} + r_0 f_0$, $\beta = -r_0$, $\gamma = r_1 - r_0$, 则:

$$N = \frac{K}{1 + \exp[-\alpha + \beta f + \gamma(f - f_c) \text{hazard}(f - f_c)]} \quad (4)$$

利用 (4) 式就可以进行克隆构型相关性状的模拟分析与拟合检验。

2 试验结果

2.1 实验结果

随着养分水平的提高, 间隔子长度、分枝角度降低(图 1 A, C)。在高、中、低养分水平下, 间隔子长度分别平均为 2.8、3.6、6.3 cm, 与在对照条件下的 8.5 cm 相比, 分别减少了 67.06%、57.65%、25.88%。在高、中、低养分水平下, 分枝角度分别平均为 29.1°、40.7°、55.1°, 与对照条件下的 71.3°相比, 分别减少了 58.06%、42.92%和 22.72%。随着养分水平的提高, 分枝强度和分株密度增加(图 1D, B)。在高、中、低养分水平条件下, 分枝强度分别平均为 11.7、9.91、7.90 个分枝·基株⁻¹, 与对照条件下的 6.12 分枝·基株⁻¹相比, 分别增加了 91.1%、61.9%和 29.1%。在高、中、低养分水平条件下, 分株密度分别平均为 102.7、85.5 和 59.4 分株·m⁻², 与对照条件下的 35.1 分株·m⁻²相比, 分别增加了 192.6%、143.5%和 69.2%。(表 1)

表 1 在不同土壤养分处理下蛇莓克隆构型的观测值与模拟值的比较

Table 1 Observed and simulated values of clonal-architecture-determined morphological traits of *Duchesnea indica* under the conditions of different soil nutrient levels

养分水平 Nutrient level	间隔子长度 Spacer length (cm)		分株密度(分株·m ⁻²) Ramet density (ramets·m ⁻²)		分枝角度 Branch angle (°)		分枝强度(分枝·基株 ⁻¹) Branching intensity (stolons·genet ⁻¹)	
	观测值		观测值		观测值		观测值	
	模拟值		模拟值		模拟值		模拟值	
	Observed	Simulated	Observed	Simulated	Observed	Simulated	Observed	Simulated
对照 Control	8.5	8.89	35.1	37.41	71.3	72.89	5.4	6.12
低肥 Low	6.3	5.92	59.4	62.02	55.1	54.82	7.6	7.90
中肥 Medium	3.6	3.67	85.5	87.96	40.7	41.51	9.3	9.91
高肥 High	2.8	2.86	102.7	108.27	29.1	28.90	11.7	12.80

2.2 模拟结果与拟合

根据 (4) 式, 用计算机和 SAS 的 Marquardt 方法对相关数据进行处理, 对克隆构型 Logistic 模型参数进行估计, 得到克隆构型相关特征对不同养分水平的反应模型。

由 (5)、(6)、(7)、(8) 式对蛇莓克隆构型对不同施肥处理反应下的间隔子长度、分株密度、分枝角度和分枝强度进行了模拟, 结果见表 1。根据表 1 进行拟合度分析, 达到极显著水平 ($F = 793.58$)。Logistic 模型对克隆构型相关性状的可塑性具有较好的模拟效果。

$$N_{\text{spacer}} = \frac{53.552}{1 + \exp[-1.1152 + 0.3882f - 0.3351(f - 3.6686)\text{hazard}(f - 3.6686)]} \quad (5)$$

$$N_{\text{density}} = \frac{168.8054}{1 + \exp[1.3806 - 0.2056f - 0.2198(f - 10.1215)\text{hazard}(f - 10.1215)]} \quad (6)$$

$$N_{\text{angle}} = \frac{291.0441}{1 + \exp[0.0406 + 0.6329f - 0.54(f - 2.2843)\text{hazard}(f - 2.2843)]} \quad (7)$$

$$N_{\text{intensity}} = \frac{40.56}{1 + \exp[2.44 - 0.57f + 0.5(f - 1.65)\text{hazard}(f - 1.65)]} \quad (8)$$

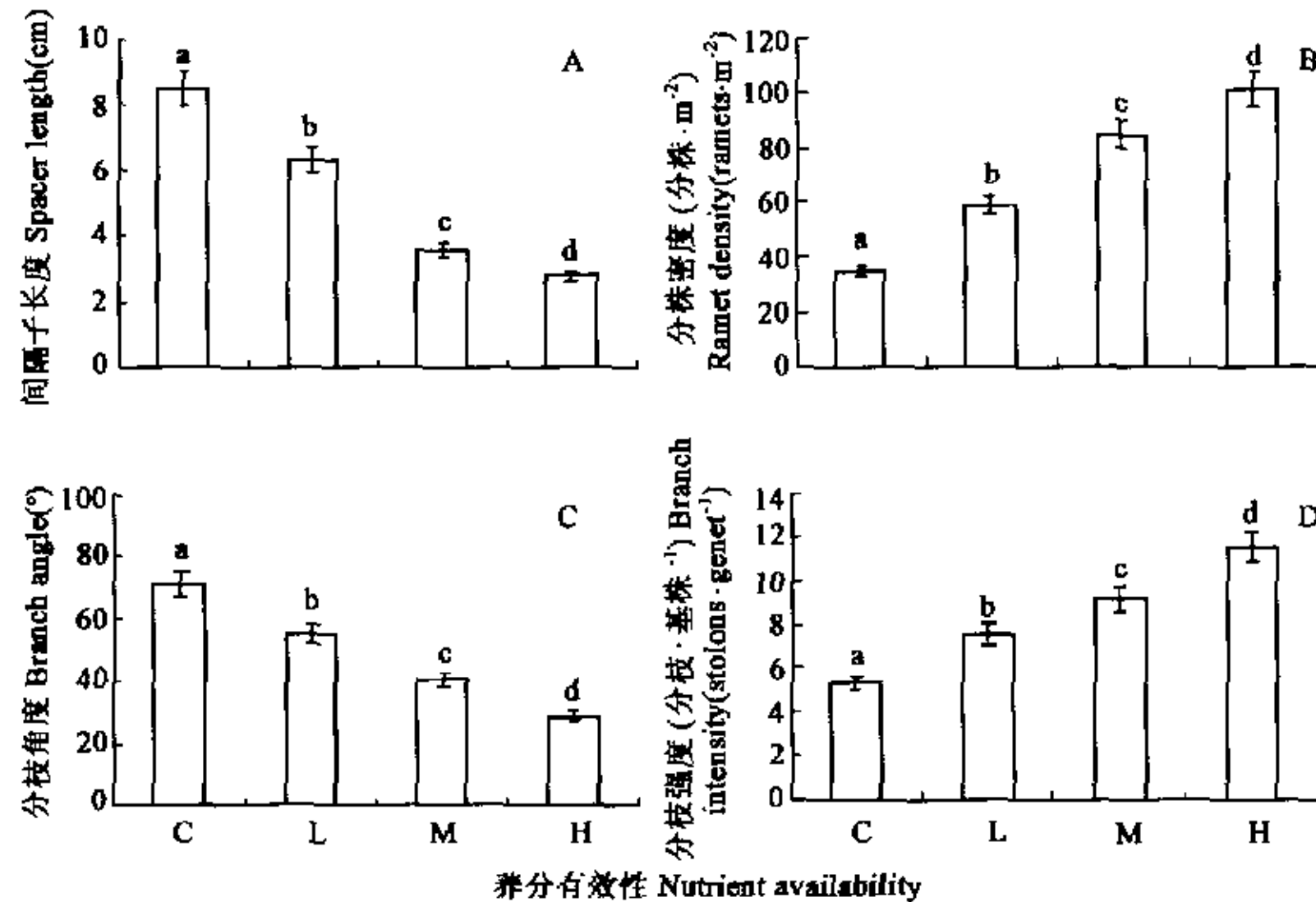


图 1 蛇莓的间隔子长度(平均±SD)、分株密度(平均±SD)、分枝角度(平均±SD)和分枝强度(平均±SD)等在高(H)、中(M)、低(L)肥处理和对照(C)下的可塑性反应。各处理间差异显著($P=0.05$)。

Fig. 1 Spacer length (mean±SD) (A), ramet density (mean±SD) (B), branching angle (mean±SD) (C) and branching intensity (D) of *Duchesnea indica* grown at the high (H), medium (M), low (L) and control (C) levels of nutrient availability. For nutrient levels see the Materials and methods. For each of the panels, the bars sharing the same letter are not different at $p=0.05$.

3 讨论

本文研究了不同养分水平下匍匐茎草本蛇莓克隆构型相关性状,即间隔子长度、分枝强度、分枝角度(姊妹分枝间的夹角)和分株密度的可塑性变化,并用 Logistic 数学模型来表达、阐述和模拟。在早期克隆植物生态学研究,克隆植物的分枝角度(轴向两分株间的夹角和姊妹分枝间的夹角)被认为对分株空间定位贡献较小,并且分枝角度对养分水平的可塑性很弱^[12]。因此,克隆植物分枝角度对养分水平的可塑性没有受到注意。本研究中,我国亚热带地区的蛇莓分枝角度(姊妹分枝间的夹角)对养分水平表现出显著的反应,其分枝角度随养分水平的升高而变小,对蛇莓克隆构型的可塑性有重要的贡献。因此,在克隆植物生态学研究,分枝角度的可塑性应该受到重视。

已研究过的克隆植物的分枝强度大都随养分水平的增高而增高^[12]。本研究中,我国亚热带地区蛇莓的分枝强度也表现出同样的可塑性。然而,它的间隔子长度在养分水平较高时较短,这种可塑性反应格局与蔷薇科的 *Fragaria chiloensis*^[18]、毛茛科的 *Ranunculus repens*^[4]、豆科的 *Trifolium repens*^[19, 20]、禾本科的 *Cynodon dactylon*^[21]、我国温带的蛇莓^[12]等的匍匐茎间隔子的可塑性格局不同。*Fragaria chiloensis*、*Ranunculus repens* 和我国温带蛇莓的间隔子长度对养分水平变化没有显著反应;*Trifolium repens* 和

Cynodon dactylon 的间隔子在较高的养分条件下较长。进一步的研究需通过比较生态学实验,揭示这些种间差异和同种不同种群间,甚至基株间的差异。

土壤养分在水平空间内的分布常常是斑块性的。当植物凭借克隆生长从一个斑块扩展到另一斑块时,所发生的克隆构型变化可能具有生态适应意义。由于克隆植物同一基株的相连分株间能够互相传输物质和信息,某一斑块的资源状况和生态条件不仅可能对该斑块中的分株,也可能对不同斑块中的分株产生重要的影响。因此,在土壤养分高的斑块中,克隆构型趋于密集型,分株密度高,在土壤养分低的斑块中,克隆构型趋于游击型,分株密度低。这种克隆构型可塑性有利于克隆植物在土壤养分高的斑块中吸收较多的养分,而在土壤养分低的斑块中吸收较少的养分。与在均匀或随机放置分株相比,这种以克隆构型可塑性为基础的,与斑块养分水平相应的分株的放置,有利于克隆植物基株斑块性分布的土壤养分的利用。本研究中,我国亚热带的蛇莓在较高养分水平下具有较短的间隔子,较小的分枝强度和较小的分枝角度,从而具有较大的分株密度,其克隆构型较趋于密集型。这些可塑性反应格局与在唇形科 *Glechoma hederacea*^[2,11] 所发现的相同。*G. hederacea* 在高养分条件下间隔子较短,分枝强度较大,从而使其在养分斑块性分布生境中具有较高的分株密度。*G. hederacea* 的这种克隆构型可塑性被认为具有功能性的意义,可与动物对斑块性分布食物的获取行为相似,称为觅食行为^[11]。因此,本研究中我国亚热带的匍匐茎草本蛇莓具有与 *G. hederacea* 相似的克隆构型可塑性,能够在土壤养分斑块性分布的生境中表现出以克隆构型可塑性为基础的觅食行为。

在不同养分水平生境中,蛇莓克隆构型相关特征的可塑性变化可用动态 Logistic 模型进行模拟和预测,拟合效果较好。通过以后大量的试验、拟合对模型参数不断的修正,利用模型的预测能力克服野外和实验研究本身难以逾越的某些研究盲点,进一步深入揭示蛇莓对环境异质性的利用对策。

参考文献

- [1] Cook RE. 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, 1985. 259~296.
- [2] 董 鸣. 资源异质性环境中植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, 1996, **38**(10): 828~835.
- [3] 董 鸣. 异质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.
- [4] Lovett Doust L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*): III. Response to light and nutrient supply. *J. Ecol.*, 1987, **75**: 555~568.
- [5] Frankland J C, Ovington J D, Marcrac C. Spatial and seasonal variation in soil, litter and vegetation in some Lake District woods. *J Ecol.*, 1963, **51**: 97~112.
- [6] Kelly V R, Canham C D. Resource heterogeneity in old fields. *J Veget Sci.*, 1992, **3**: 545~552.
- [7] Hutchings H J, Price A C P. Dose physiological integration enable clonal herbs to integrate the effects of environmental heterogeneity. *Plant Species Biol.*, 1993, **8**: 159~238.
- [8] Baldocchi D, Collineau S. The physical nature of solar radiation in heterogeneous canopy: spatial and temporal attributes. In: Caldwell M M, Pearcy R W eds. *Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants*. New York: Academic Press, 1994.
- [9] Schmid B. Phenotypic variation in plants. *Evol. Tren. Plant.*, 1992, **6**: 45~60.
- [10] Huber H. Architectural plasticity of stoloniferous and erect herbs in response to light climate. Ph D Thesis, Utrecht University, The Netherlands, 1997.
- [11] Dong M, During HJ & Werger MJA. Morphological responses to nutrient availability in four clonal herbs. *Vegetatio*, 1996, **123**: 183~192.
- [12] De Kroon H, Hutchings MJ. Morphological plasticity in clonal plants: The foraging concept reconsidered. *J. Ecol.*, 1995, **83**: 143~152.
- [13] 中国科学院植物研究所. 中国高等植物图鉴. 北京: 科学出版社, 1994. 287.
- [14] 董 鸣主编. 陆地生物群落调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 1996. 24~43.
- [15] 唐启义, 冯明光. 实用统计分析及其计算机处理平台. 北京: 中国农业出版社, 1997. 254~283.

- [16] SAS. SAS/STAT Guide for Professional Computers (version 6). Cray: SAS Institute Inc, 1985.
- [17] 沈信毅. 季节性生物种群消长的数学模型探讨. 生态学杂志, 1987, 6(1): 46~52.
- [18] Alpert P. Nitrogen sharing among ramets increases clonal growth in *Fragaria chiloensis*. *Ecology*, 1991, 72: 69~80.
- [19] Sackville Hamilton N R. Variation and Adaptation in Wild Populations of White Clover (*Trifolium repens* L.) in East Anglia. Ph D Thesis. Cambridge: Cambridge University Press, 1982.
- [20] Caradus J R, Hay M J M, Mackay A D, *et al*. Variation within clover (*Trifolium repens* L.) for phenotypic plasticity of morphological and yield related characters, induced by phosphorus supply. *The New Phytologist*, 1993, 123: 175~184.
- [21] Dong M, de Kroon H. Plasticities in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos*, 1994, 70: 99~106.
- [22] 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.
- [23] Slade A J, Hutchings M J. Clonal integration and plasticity in foraging behavior in *Glechoma hederacea*. *J Ecol.*, 1987, 75: 1023~1036.
- [24] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 1994, 25: 159~238.