

青藏高原东缘匍匐茎草本野草莓的分株种群特征及其沿海拔梯度的变化

陈劲松^{1,2} 董 鸣^{1*} 于 丹²

(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. 武汉大学生命科学学院, 武汉 430072)

摘要:对青藏高原东缘 5 个不同海拔高度(2426m、2750m、3200m、3484m 和 3944m)上旷地和林下遮荫条件下匍匐茎草本野草莓的分株种群特征进行了研究。结果显示:无论在旷地或林下遮荫条件下,野草莓分株种群的密度随海拔升高显著减小,旷地条件下野草莓分株种群密度显著高于遮荫条件下的分株种群密度。不同海拔高度上,野草莓分株种群密度在不同光照条件下的变化存在显著差异。旷地条件下,随海拔升高其根冠比呈二次曲线变化。林下遮荫条件下,海拔 2426m 处的根冠比最低。光照条件的变化对野草莓分株种群的根冠比没有显著影响。运用空间自相关分析法(Moran'I)研究和 3944m 处野草莓分株种群的空间分布格局,结果显示野草莓分株种群在多个尺度上呈现非随机分布格局,其中研究了海拔 348m 处 $d=1$ (0.2m)尺度的集聚分布格局频率最高;与海拔 3484m 相比,3944m 处野草莓分株种群的集聚尺度更大。最后,结合克隆植物对环境的生态适应意义进行了讨论。

关键词:野草莓; 克隆植物; 海拔梯度; 分株种群

The characteristics of stoloniferous herb *Fragaria vesca* L. ramet population and their variation along an altitudinal gradient in the eastern edge of the Qing-Zang Plateau in China

Chen Jin-Song^{1,2}, Dong Ming^{1*}, Yu Dan² (1. Key Lab. of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China; 2. College of Life Science, Wuhan University, Wuhan 430072, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2003, 23(3): 428~435.

Abstract: Stoloniferous herb *Fragaria vesca* was sampled in the unshading (open fields) and the shading conditions (forest undergrowth) at the five different altitudes (2426m, 2750m, 3200m, 3484m and 3944m) in the eastern edge of Qing-Zang Plateau in China in order to investigate the characteristics of its ramet population and their variation along the altitudinal gradient. The results show that its ramet population density decreased with increase of altitude, both under the unshading and the shading conditions. Under unshading conditions, its ramet population density was significantly higher than that under shading conditions. The interaction of elevation by light was significant with respect to ramet population density. Under unshading conditions, its ratio of root to shoot varied quadratically with

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

收稿日期:2002-05-20; **修订日期:**2002-11-10

作者简介:陈劲松(1970~),男,四川人,博士研究生,主要从事植物生态学研究。

*** 通讯作者** Author for correspondene. E-mail: dongming@95777.com

Foundation item: NKBRSF(No. G 2000046804); National Science Foundation of China for Distinguished Young Scholars (No. 39825106)

Received date: 2002-05-20; **Accepted date:** 2002-11-10

Biography: CHEN Jin-Song, Doctor candidate, Main research field: Plant Ecology.

increase of elevation. Under shading conditions, its ratio of root to shoot was smallest at 2426m above sea level than those at the other four altitudes. There was not significant effect of the light condition on the ratio of root to shoot. The distribution pattern of *Fragaria vesca* ramet population at 3484m above sea level and 3944m above sea level was investigated by using spatial auto-correlation analysis (Moran'I). The results show that the ramet population of *Fragaria vesca* had non-random distribution pattern at multiple scales and the most frequently observed pattern was contagious at the scale of $d=1(0.2m)$. The maximum size of ramet cluster was bigger at 3944m above sea level than that at 3484m above sea level. Finally, the results were discussed in the context of adaptation of clonal plants to environments.

Key words:*Fragaria vesca*; clonal growth; altitudinal gradient; ramet population

文章编号:1000-0933(2003)03-0428-08 中图分类号:Q948 文献标识码:A

植物在自然条件下通过无性繁殖产生遗传上相同的分株的能力称为克隆性,具克隆生长习性(clonal growth)的植物为克隆植物(clonal plant)。克隆植物在自然界分布广泛,是几乎所有生态系统的组成成分,并在许多生态系统中处于优势地位^[1,2]。克隆植物具强的水平扩展能力和抗扰动能力,在寒冷、荫蔽、高海拔以及养份贫瘠的生境中出现频率较高,因此植物的克隆生长在重压环境下可能有重要的生态适应意义^[3,4]。生物生境是异质性的,生活在不同环境条件和资源状况中的植物往往具有与之相对应的形态和生理特点,这些形态和生理特点随环境变化而改变的特性称为植物的可塑性^[5]。不同环境中植物形态上的变化常体现在叶面积、根冠比和株高等特征上,克隆植物同一基株中的各分株在一定时期内通过间隔子相互连接,除分株个体会对不同环境条件产生变化外,还可能通过间隔子引起其它分株的变化,最终导致分株种群特征发生改变^[6]。董鸣等、于飞海和董鸣、陈玉福和董鸣、廖明隽分别对中国内陆沙化生境中根茎禾草、根茎草本披针叶黄华、根茎灌木羊柴以及内蒙古锡林河流域羊草的分株种群特征进行了研究,结果显示克隆植物的分株种群特征能反应和指示植物的生态适应对策^[7~10]。文献显示,在青藏高原东缘的高山环境中生长着许多克隆植物^[11]。随海拔升高,这些植物可能经受高寒缺氧,强烈的太阳辐射,大量的紫外线,低二氧化碳和干旱强风等生态因素以及急剧气候变化的严重胁迫^[12]。因此,对青藏高原东缘高山环境中克隆植物分株种群特征的研究是揭示其克隆生长和生态适应对策的基本内容。

种群空间分布格局是生物群落各种内外因素相互作用的最直接和最直观的结果,一直是种群生态学研究的重要内容。克隆分株的空间放置格局是由克隆生长过程中的构型特征决定的,因此构型特征即间隔子长度、分枝强度和分枝角度可能影响分株种群的空间分布格局^[13]。环境异质性可引起克隆植物的构型特征发生变化,从而影响分株种群的空间分布格局^[14,15]。此外,这些影响分株种群空间分布格局的因素可能在不同尺度上起作用。因此,揭示自然分株种群在多尺度上的空间分布格局是克隆植物生态学研究的一个重要内容。

野草莓(*Fragaria vesca* L.)是一种匍匐茎型的克隆植物,在青藏高原东缘的高山峡谷带广泛分布。海拔高度的变化可导致生境条件和群落结构发生改变,因此随海拔升高野草莓可能有不同的分株种群特征,从而表现出分株种群特征的可塑性。本文旨在揭示青藏高原东缘匍匐茎草本野草莓在不同海拔高度上的分株种群特征,并研究其分株种群的多尺度分布格局,同时结合环境情况探讨克隆生长对其生态适应性的贡献。

1 研究地点及方法

1.1 研究地点概况

研究地点位于青藏高原东缘,四川省阿坝藏族自治州理县的米亚罗(102°57' E,31°36' N),汇入长江支流岷江的杂谷脑河流经此地。研究地山势起伏,河谷深切,河谷两岸山岭相对高差均在 500m 以上,坡度多大于 35°,具有典型的高山深谷地貌^[16]。研究地属青藏高原气候区范围,受西风急流南支和东南季风控制,以海拔 2700m 为分界线,镇的气象资料为例,全年降水量 1165.7mm,年蒸发量 987.8mm,年均温 6.5℃,≥0°积温在 1710~2000℃之间。植被垂直分异明显,从海拔 1500m 左右的河谷到海拔 4200m 左右的山顶,

分别为干旱河谷灌丛、针阔混交林带、亚高山针叶林带、亚高山针叶疏林带和高山灌丛草甸带^[17]。

1.2 研究对象

野草莓属蔷薇科草莓属,是一种矮小的多年生草本,叶具一细长的叶柄,长在缩短的茎上,每片叶由 3 小叶(稀 2 小叶)组成,呈典型的莲座型。野草莓有细长的匍匐茎,当与潮湿的土壤接触时,可在匍匐茎节点上生根形成分株,野草莓分株间隔距离较大,具游击型的克隆构型^[18]。一个生长季中,单个分株可生出 1~4 个匍匐茎,5 月上旬野草莓即可开花,7 月上旬果实成熟,夏末时,所有的匍匐茎开始枯萎。野草莓广泛分布于四川、吉林、陕西、甘肃、新疆、云南、以及贵州^[19]。它的生境主要是林内或森林边缘。

1.3 野外调查

2001 年 6 月沿杂谷脑河逆流而上确定 5 (2426m, 2750m, 3200m, 3484m 和 3944m)个不同的海拔高度,在每一海拔高度选择旷地和林下遮荫两个样地。海拔 2426~3200m,旷地的植物群落是以野草莓(*Fragaria vesca*)占优势并混有蛇莓(*Duchesnea indica*)、艾蒿(*Artemisia argyi*)和车前草(*Plantago asiatica*)等;林下遮荫条件的植物群落以疏花槭(*Acer laxiflorum*)和青榨槭(*A. davidii*)为主的阔叶林,灌木有长尖叶蔷薇(*Rosa longicuspis*)和喜阴悬钩子(*R. mesogaeus*)等,草本层种类少,常见的有野草莓(*Fragaria vesca*)、蛇莓(*Duchesnea indica*)、野胡萝卜(*Daucus carota*)和打破碗花花(*Anemone hupehensis*)等。海拔从 3484~3944m,旷地的植物群落类型为杂类草草甸,杂类草草甸中草本植物种类繁多,分层不明显,有银莲花(*Anemone geum*)、委陵菜(*Potentilla bifurca*)、木香(*Vladimiria souliei*)狼毒(*Stellera chamaejasme*)、苔草(*Carex alpina*)、鹿耳韭(*Allium ovalifolium*)、马先蒿(*Pedicularis* sp.)和野草莓等;林下遮荫条件的植物群落是草甸上零星分布以冷杉(*Abies* sp.)为主的针叶林,冠层下有花楸(*Sorbus koehneana*)、杜鹃(*Rhododendron aganniphum*)和野樱桃(*Prunus pilasiuscula*)等灌木。在每个样地各设置 3 个 1m×1m 的样方,调查分株种群密度和测定经度、纬度、海拔、土壤含水量等环境因子(表 1)。为研究野草莓分株种群的空间分布格局,分别在海拔 3484m 和 3944m 的旷地中各设 5 个 2.4m×2.4 m 的样方,再用细绳把它们分为 144 个 0.2m×0.2 m 的小格子,最后计数每个小格子中的分株数。每一样地中随机取 10 个完整的植株(连续的匍匐茎以及其上的分株),然后带回实验室测定植物的匍匐茎长、根系生物量和地上生物量。生物量的测定以烘干重为准(60~70 C 的烘箱中烘干至恒重)。

表 1 不同样地的环境因子

Table 1 Enviromental conditions at different sites							
样地 Site	纬度 Latitude	经度 Longitude	海拔 Altitude (m)	透光度 Transparence (%)	土壤含水量 Water content of soil (%)	土壤 pH Soil pH	土壤有机质含量 Organic matter of soil (%)
1	31°31.936'	102°54.325'	2426	100	6.08	7.77	1.5
2	31°40.302'	102°46.506'	2750	100	6.31	7.9	2.5
3	31°35.585'	102°50.540'	3200	100	7.22	7.25	2.2
4	31°48.264'	102°41.786'	3484	100	35.52	5.88	11.7
5	31°48.855'	102°42.389'	3944	100	39.11	5.51	8.8
6	31°31.942'	102°54.324'	2426	9.5	12.98	7.11	8.01
7	31°40.287'	102°46.514'	2750	4.26	13.25	7.52	8.41
8	31°35.572'	102°50.531'	3200	7.34	10.63	7.09	4.83
9	31°48.280'	102°41.771'	3484	4.02	37.48	5.78	10.9
10	31°48.845'	102°42.391'	3944	6.81	41.04	5.36	10.2

1.4 数据分析

以海拔和光照作为独立因素,分别对分株种群密度和根冠比进行双因素方差分析(SPSS 程序)。同时运用空间自相关分析法(Moran's I)研究野草莓分株种群的空间分布格局,在 0.2m、0.4m、0.6m、0.8m、1.0m 和 1.2m 距离尺度上计算 Moran's I^[20~22]。运用 Z-test 来检验 Moran's I 的显著性,在图 3 中给出 Z 值^[23]。

2 结果

2.1 分株种群密度

双因素方差分析揭示了海拔、光照以及海拔×光照交互作用对野草莓分株种群密度有显著影响(表2)。无论是旷地或林下遮荫条件下,随海拔升高分株种群密度降低;与旷地相比,林下遮荫条件下的分株种群密度较低(图1)。不同海拔高度上,野草莓分株种群密度在两种不同光照条件下的变化存在显著差异(图1,表2)。

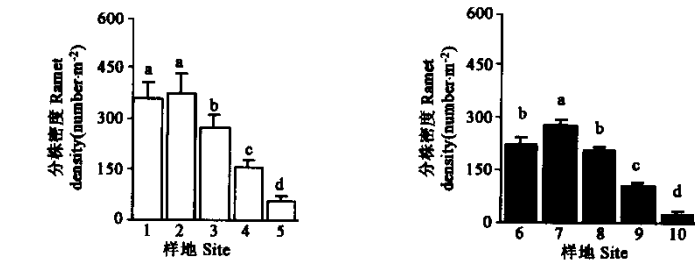


图1 野草莓在不同样地的分株种群密度

Fig. 1 Ramet population density of *Fragaria vesca* at different sites

样地的序号同表1 空心柱体和实心柱体分别代表开阔地和林下遮荫两种生境 每个图中具相同小写字母的差异不显著 Site codes as table 1. Open bar and solid bar stand for unshaded and shaded conditions respectively. In each of the panels, the vertical bars with the same lower-case letters showed no significant difference at $p=0.05$

2.2 分株种群的根冠比

双因素方差分析揭示了海拔、海拔×光照交互作用对野草莓分株种群的根冠比有显著影响(表2)。旷地条件下,随海拔升高野草莓分株种群的根冠比呈二次曲线变化(图2)。林下遮荫条件下,海拔2426m处野草莓分株种群的根冠比是最低的(图2)。光照条件的变化对其根冠比无显著影响(表2)。不同海拔高度上,野草莓分株种群的根冠比在两种不同光照条件下的变化存在显著差异(图2,表2)。

2.3 野草莓分株种群的空间分布格局

野草莓分株种群在多个尺度上呈现非随机分布格局,当距离尺度 $d=1(0.2\text{m})$ 时,在3484m和3944m两个海拔上野草莓分株种群的分布格局值 z 达到最大(图3)。随着距离尺度 d 的增大,分布格局值 z 逐渐减小直到处于随机分布的范围内($z<1.96$)。分布格局值 z 处于显著(即 $z>1.96$)的最大距离尺度 d 可用于对植株最大集聚尺度的判定。与海拔3484m相比,3944m处野草莓分株种群的集聚尺度更大。

3 讨论

无论是旷地或林下遮荫条件下,随海拔升高野草莓分株种群密度降低。研究地海拔每升高100m,年平均气温下降 0.58℃ [16]。Chabot的研究显示低温会抑制野草莓的生长,在 $20\sim30\text{℃}$ 的范围内,其生物量和分株数达到最大。随海拔升高所引起的气温下降可能影响野草莓的生长,从而导致其分株种群密度随海拔升高而降低。低光合有效辐射条件下,增强UV-B辐射可减少大豆的生物量[25],这可能是林下遮荫条件下

表2 以海拔和光照为独立因素,对野草莓分株种群密度和根冠比的Two-way ANOVAs的F值

Table 2 Two-way ANOVAs analysis (F -value) on the effects of elevation (E), light (L) and their interaction ($E \times L$) on ramet population density and ratio of root to shoot in *Fragaria vesca*

特征 Characters	海拔 Elevation	光照 Light	海拔×光照 Elevation×Light
分株种群密度 Ramet population density	100.348**	52.89**	2.941*
根冠比 Ratio of root to shoot	5.353**	1.258	2.586*

显著性水平: * $p<0.05$, ** $p<0.01$ 对分株种群密度,自由度 df_E , df_L 和 $df_{E \times L}$ 分别是(4, 20), (1, 20)和(4, 20) 对根冠比,自由度 df_E , df_L 和 $df_{E \times L}$ 分别是(4, 91), (1, 91)和(4, 91) Significant level: * $p<0.05$, ** $p<0.01$ For ramet population density, df_E , df_L and $df_{E \times L}$ are (4, 20), (1, 20) and (4, 20), respectively. For ratio of root to shoot, df_E , df_L and $df_{E \times L}$ are (4, 91), (1, 91) and (4, 91), respectively.

野草莓分株种群密度随海拔升高而降低的原因之一。种间竞争对野草莓的生长有显著影响,甚至与低密度的大麦种在一起时,其生物量显著降低^[24]。Schimid 和 Harper 指出,高密度环境下游击型克隆植物的生长被抑制,而密集型克隆植物的竞争能力强^[26]。野草莓是一种典型的游击型克隆植物,从海拔 3484m 起野草莓的群落类型为杂类草草甸,杂类草草甸的植物种类多、密度大,激烈的种间竞争可能抑制其克隆生长,这可能是分株种群密度随海拔升高而降低的又一原因。对相对稳定群落中竞争能力较弱的游击型克隆植物而言,在高竞争环境中往往通过增加间隔子长度以使源株迅速开拓新的生境,避免不利的生存环境或降低不利环境带来的影响^[29]。从海拔 3484m 起土壤有机质以及含水量均有所增加,但施肥对野草莓生物量的增加作用不显著^[24],其分株种群密度仍表现为随海拔升高而降低。此外,海拔升高缩短了植物的生长季,从而影响野草莓的克隆生长。低光照强度下,野草莓的生长会显著降低^[24]。与林下遮荫相比,旷地条件下野草莓的分株种群密度较高,这与其它匍匐茎植物 *Glechoma hederacea*, 和 *Lamiastrum geleobdolon* 在遮荫条件下产生较少分株的反应格局相似^[28,29]。对于不同海拔高度上,野草莓分株种群密度在两种不同光照条件下的变化存在显著差异的原因还不清楚。海拔高度的变化可使许多环境因子发生相应的改变,从而间接地影响了野草莓的克隆生长,进一步开展控制条件下的实验生态学研究是非常必要的。

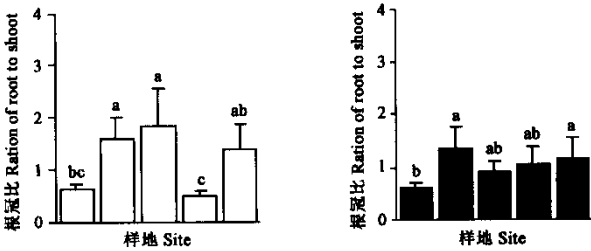


图 2 野草莓在不同样地的根冠比

Fig. 2 Ratio of root to shoot in *Fragaria vesca* at different sites

样地的序号同表 1 空心柱体和实心柱体分别代表开阔地和林下蔗荫两种生境每个图中具相同小写字母的差异不显著 Site codes as table 1. Open bar and solid bar stand for unshoded and shaded conditions respectively. In each of the panels, the vertical bars with the same lower-case letters showed no significant difference at $p=0.05$

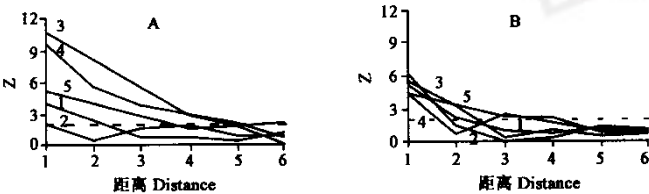


图 3 野草莓分株种群空间自相关分析图

Fig. 3 Correlograms of z based on Moran's I of *Fragaria vesca* ramet population

虚线表示 5% 的显著性水平 The dotted lines represent the 5% ($z = 1.96$) significance level; A: site at 3944m; B: site at 3484m

旷地条件下,野草莓分株种群根冠比随海拔升高呈二次曲线。从海拔 2426~3200m,其根冠比有随海拔升高而增加的趋势。林下遮荫条件下,海拔 2426m 处野草莓分株种群根冠比是最低的。极地植物的根冠比高于温带地区^[30]。青藏高原的高山植物,由于长期受高原空气稀薄、寒冷等生态因素影响,植株大多变得低矮,呈垫状或苔藓状,身被绵毛或绒毛,根系发达^[31]。韩发等的研究显示,在不同海拔高度和不同的生长季,青藏高原耐寒植物矮嵩草 (*Kobresia humilis*) 根中蛋白质、脂肪和淀粉的含量比叶和茎中的高^[12]。在高

山地区,发达的根、根状茎以及块茎等地下结构能较好地抵御寒冷和低温,而且在这些地下结构中存在大量的水分和营养物,这既是对周期性干旱的适应又为次年芽的萌发提供营养物质^[32]。旷地条件下,海拔在3484~3944m,野草莓分株种群的根冠比有所降低。克隆禾草 *Ammophila arenaria* 和 *Elymus mollis* 在低养分供应条件下其根冠比较高,以便有效地获得养分^[33],杂类草草甸上较高的土壤含水量和有机质含量可能使其地下部分的投资减少。总之,这些结果暗示了野草莓分株种群的生物量配置在不同生境下的可塑性变化。不同光照条件下,野草莓分株种群的根冠比没有显著的变化。克隆植物与非克隆植物的一个重要区别是,克隆植物的地上和地下资源吸收结构都由克隆器官(匍匐茎或根状茎)相连,这样可以降低对资源吸收结构水平方向的投资。高山环境中,在不降低对根投资的基础上,克隆器官的这种连接功能似乎有利于野草莓在林下仍能获得必要的光资源。海拔3484m处,林下遮荫条件下的根冠比旷地条件下的高。原因可能是野草莓为一种多年生草本,不同光照条件下分株数量的差异导致林下遮荫条件下的根冠比高于旷地条件下的。同时,它还可能导致不同海拔高度上,野草莓分株种群的根冠比在两种不同光照条件下的变化存在显著差异。

种群分布格局的成因可分为两类:一为植物本身的生物学特性;二为植物所处的环境因子。一般认为,小规模格局由植物本身的生物学特性所决定,例如根系的无性繁殖和种子散布方式造成小规模集聚,大规模格局主要由环境因子所决定^[34]。野草莓分株种群在多个尺度上呈现非随机分布格局,这与 *Brachipodium pinnatum*, *Carex flacca* 的分布格局相似^[35];所有样方在 $d=1(0.2\text{m})$ 这一尺度上呈集聚分布,这与于飞海对 *Thermopsis lanceolata* 的研究结果相同^[8]。这些结果可能暗示不同尺度上的多个因素或一个因素对野草莓分株种群的空间分布格局有影响,影响分株种群分布格局的因素主要在小尺度上起作用。黄志伟对青海湖几种湿地克隆植物的研究显示3种湿地植物主要以克隆繁殖的方式扩展种群,克隆生长可导致分株种群的不均匀分布格局,克隆生长特征如间隔子长度对分布格局有重要影响^[36]。野草莓分株种群的最大集聚尺度是1m。调查结果显示野草莓的平均节间长和匍匐茎总长分别是0.096~0.171m和0.7762~1.7091m,因此克隆生长是影响野草莓分株种群空间分布格局的重要因素之一。植物的必需资源不仅在空间分布上表现为斑块性,而且斑块的尺度规模、斑块间水平差和斑块的空间结构及其时间上的稳定性都因资源种类和生境类型不同而异,资源的异质性分布也可能影响分株种群的空间分格局。与海拔3484m相比,3944m处野草莓分株种群的集聚尺度更大,这是否暗示了随海拔升高在更大尺度存在环境异质性。总之,进一步开展生境异质性与植物分布格局相关性的研究有助于深入理解植物分布格局的成因。

References:

[1] Van Groenendael, J. & de Kroon H. *Clonal growth in plants: regulation and function*. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publish-ing, 1990, 3~20.

[2] de Kroon H. & van Groenendael J. *The biology and evolution of clonal plants*. Leiden: Backhuys Publishers, 1997.

[3] Klimes L, Klimesova J, Hendriks R, *et al*. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: de Kroon H & van Groenendael J, eds. *The ecology and evolution of clonal plants*. The Netherlands: SPB Academic Publish-ing 1997. 1~29.

[4] Song M H, Dong M, Jiang G M, *et al*. Clonal plants along NECT and relation of their importance to environmental conditions. *Acta Ecologica Sinica*, 2001, **21**(7): 1095~1103.

[5] Slade A J & Hutchings M J. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 1987, **75**: 1023~1036.

[6] Evans J P. the effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, 1992, **89**: 265~276.

[7] Dong M, Alaten B, Xing X R, *et al*. Genet features and ramet population features in the rhizomatous grass species *Stipa villosa*. *Acta Phytocologica Sinica*, 1999, **23**(4): 302~310.

[8] Yu F H, Dong M. Multi-scale distribution pattern of natural ramet population in the rhizomatous herb,

- Thermopsis lanceolata*. *Acta Botanica Sinica*, 1999, **41**(12): 1332~1338.
- [9] Chen Y F, & Dong M. Genet characters of *Hedysarum leave* and the characters of its ramet population in different habitats in Mu Us sandland. *Acta Botanica Sinica*, 2000, **24**(1): 40~45.
- [10] Liao M J, Wang Q B, Song M H, *et al.* Clonal architecture and ramet population characteristics of *Leymus chinensis* from different habitats in the Xilin river watershed. *Acta Botanica Sinica*, 2002, **26**(1): 33~38.
- [11] The Comprehensive Scientific Expedition to the Qinghai-Xizang Plateau, Chinese Academy of Science. *Vascular Plant of Hengduan Mountains*. Beijing: Science Press, 1994.
- [12] Han F, Ben G Y, & Shi S B. Contents of protein, fat and starch of *Kobresia humilis* plants grown at different altitudes in QingHai-XiZang Plateau. *Acta Phytocologica Sinica*, 1997, **21**(2): 105~114.
- [13] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: Foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*, 1996, **38**(10): 828~835.
- [14] 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.
- [15] de Kroon H, & Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 1995, **83**: 143~152.
- [16] Zhang W R, Hang Y L, & Liu X H. The forest soils under fir forest of Miao region in western Szechwan Province. In: Forest Society of China & Soil Society of China eds. *Soil and forest*, 1981, **15**: 178~193.
- [17] Wu Y, Liu Q, Qiao Y K, *et al.* Species diversity changes in subalpine coniferous forests of different restoration stages and their effects on soil properties. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**(6): 648~655.
- [18] Lovett Doust L. Population dynamics and local specialization in a clonal perennial (*Ranunculus repens*). *Journal of Ecology*, 1981, **69**: 743~755.
- [19] Yu D J. *Fl. Reip. Pop. Sin.* Beijing: Science Press, 1985, **37**: 351~352.
- [20] Sokal R R, Oden N L. Spatial autocorrelation in biology 1. Methodology. *Biological Journal of the Linnean Society*, 1978a, **10**: 199~228.
- [21] Sokal R R, & Oden N L. Spatial autocorrelation in biology 2. Some biological implications and four applications of evolutionary and ecological interest. *Journal of the Linnean Society*, 1978b, **10**: 229~249.
- [22] Rossi R E, Mulla D J, Journel A G, *et al.* Geostatistical tools for modeling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monographs*, 1992, **62**: 277~314.
- [23] Upton G J G, & Fingleton B. *Spatial Data Analysis by Example. Vol. 1 Point Pattern and Quantitative Data*. Chichester: Jone Wiley & Son. 1985.
- [24] Chabot B. Environmental influences on photosynthesis and growth in *Fragaria vesca*. *New Phytologist*, 1978, **80**: 87~98.
- [25] Teramura A H. Effects of ultraviolet-B radiation on the growth and yield of crop plants. *Physiologia Plantarum*, 1983, **58**: 415~427.
- [26] Schmid B, & Harper J L. Clonal growth in grassland perennials. I. Density and pattern dependent competition between plants with different growth forms. *Journal of Ecology*, 1985, **73**: 793~808.
- [27] Shan B Q, Du G Z, Liu Z H. Clonal growth of *Ligularia virgaurea*; morphological responses to nutritional variation. *Acta Phytocologica Sinica*, 2000, **24**(1): 46~51.
- [28] Slade A J, Hutchings M J. Clonal integration and plasticity in foraging behavior in *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 1987, **75**: 1023~1036.
- [29] Dong M. Morphological plasticity in the stoloniferous herb *Lamiasstrun galeobdolon* (L.) Ehrend. & Polastschek in response to partial shading. *New Phytologist*, 1993, **124**: 291~300.
- [30] Billings W D. Arctic and alpine vegetations: similarities, differences, and susceptibility to disturbance. *Bioscience*, 1973, **23**: 697~704.
- [31] Wang 万方数据 Investigation on specific structural characteristics of alpine plants on QingHai-XiZang Plateau. *Acta Biologica Plateau Sinica*, 1985, **4**: 19~32.

[32] Wu N. The community types and biomass of *Sibiraea angustata* scrub and their relationship with environmental factors in north western Sichuan. *Acta Botanica Sinica*, 1998, **40**(9): 860~870.

[33] Pavlik B M. Nutrient and productivity relations of the dunes grasses *Ammophila arenaria* and *Elymus mollis*. II. Growth and patterns of dry matter and nitrogen allocation as influenced by nitrogen supply. *Oecologia*, 1983, **57**: 233~238.

[34] Fu X, & Nan Y H. Population patterns of main communities on halomorphic meadow of Keerqin sandy land. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1992, **3**(4): 313~320.

[35] van de Hoeven E C, de Kroon H, & During H J. Fine-scale spatial distribution of leaves and shoots of two chalk grassland perennials. *Vegetatio*, 1990, **86**: 151~160.

[36] Huang Z W, Peng M, & Chen G C, *et al.* The spatial distribution patterns and dynamics of some wetland dominant plants of the Qinghai Lake. *Chinese Journal of Applied Environmental Biology*, 2001, **7**: 113~116.

参考文献:

[4] 宋明华, 董鸣, 蒋高明, 等. 东北样带上的克隆植物及其重要性与环境的关系. 生态学报, 2002, **21**(7): 1095~1103.

[7] 董鸣, 阿拉腾宝, 邢学荣, 等. 根茎禾草沙鞭的克隆基株及分株种群特征. 植物生态学报, 1999, **23**(4): 302~310.

[8] 于飞海, 董鸣. 根茎草本披针叶黄华自然分株种群多尺度分布格局. 植物学报, 1999, **41**(12): 1332~1338.

[9] 陈玉福, 董鸣. 毛乌素沙地根茎灌木羊柴的基株特征和不同生境中的分株种群特征. 植物生态学报, 2000, **24**(1): 40~45.

[10] 廖明隽, 王其兵, 宋明华, 等. 内蒙古锡林河流域不同生境中羊草的克隆构型和分株种群特征. 植物生态学报, 2002, **26**(1): 33~38.

[11] 中国科学院青藏高原综合考察队. 横断山维管束植物. 北京: 科学出版社, 1994.

[12] 韩发, 贲桂英, 师生波. 青藏高原不同海拔矮蒿草蛋白质、脂肪和淀粉含量的变异. 植物生态学报, 1997, **21**(2): 97~104.

[13] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长. 植物学报, 1996, **38**(10): 828~835.

[16] 张万儒, 黄雨霖, 刘醒华, 等. 四川西部米亚罗林区冷杉林下森林土壤动态的研究. 见: 中国土壤学会森林土壤分会 主编. 森林和土壤, 1981, **15**: 178~193.

[17] 吴彦, 刘庆, 乔永康, 等. 亚高山针叶林不同恢复阶段群落物种多样性变化及其对土壤理化性质的影响. 植物生态学报, 2001, **25**(6): 648~655.

[19] 渝德浚. 中国植物志. 北京: 科学出版社. 1985, **37**: 351~352.

[29] 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芩的克隆生长. 植物生态学报, 2000, **24**(1): 46~51.

[31] 王为义. 高山植物结构特异性的研究. 高原生物学集刊, 1985, **4**: 20~30.

[32] 吴宁. 川西北窄叶鲜卑花灌丛的类型和生物量及其与环境因子的关系. 植物学报, 1998, **40**(9): 860~870.

[34] 傅星, 南尹锦. 科尔沁沙地盐生草甸主要植物群落种群格局研究. 应用生态学报, 1992, **3**(4): 313~320.

[36] 黄志伟, 彭敏, 陈桂琛, 等. 青海湖几种主要湿地植物的种群分布格局及动态. 应用与环境生物学报, 2001, **7**: 113~116.