

资源交互斑块性生境中两种不同分枝型 匍匐茎植物的克隆内分工

陈劲松^{1,2,3}, 董 鸣^{1*}, 于 丹², 刘 庆³

(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;
3. 中国科学院成都生物研究所, 成都 610041)

摘要:以青藏高原和四川盆地过渡带两种不同分枝型匍匐茎植物野草莓(*Fragaria vesca*)和过路黄(*Lysimachia christinae*)为对象,研究它们在高光照低养分斑块和低光照高养分斑块组成的资源交互斑块性生境中的克隆内分工。结果显示,与资源的空间同质性处理(I)和(II)相比,资源的空间异质性处理(III)和(IV)中野草莓和过路黄的近端、远端和整个克隆片段的生物量和分株数均获得显著增加。生长在低光高养条件下的远端分株,若与高光低养的近端分株相连,相比连接到低光高养的近端分株,它们分配更多的生物量到地下部分;生长在高光低养条件下的远端分株,若与低光高养的近端分株相连,相比连接到高光低养的近端分株,它们分配更多的生物量到地上部分;生长在高光低养条件下的近端分株,若与低光高养的远端分株相连,相比连接到高光低养的远端分株,它们分配更多的生物量到地上部分。实验结果表明,资源交互斑块性生境中野草莓和过路黄均发生了克隆内分工。通过克隆内分工,克隆植物能有效的利用异质性分布的资源,缓解资源交互斑块性分布对克隆植物生长的不利影响。
关键词:克隆植物; 野草莓; 过路黄; 资源交互斑块性; 克隆内分工

Intraclonal spatial division of labour in two stoloniferous plants with different branching type in response to reciprocal patchiness of resources

CHEN Jin-Song^{1,2,3}, DONG Ming^{1*}, YU Dan², LIU Qing³ (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; 3. Chengdu Institute Biology, Chinese Academy of Sciences, Chengdu 610041, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(5): 920~924.

Abstract: Plants' environments with reciprocal patchiness of resources, in which the availability of two resources such as light and soil nutrients are patchily distributed in horizontal space and negatively correlated in each patch, are common in many ecosystems. Intraclonal spatial division of labour of *Fragaria vesca* and *Lysimachia christinae* with different branching type, growing in the transitional belt between the Qing-zang Plateau and the Sichuan Basin, Southwest China, was investigated in response to the reciprocal patchiness of resources. The results indicate that biomass and number of ramets in the proximal clonal part, the distal clonal part and whole clonal fragment significantly increased in the resource heterogeneity treatments (III, IV), compared with in resources homogeneity treatments (I, II). The distal ramets growing in the treatment with low light and high nutrient allocated more biomass to the below-ground as connected to the proximal ramets growing in high light and low nutrient than as connected to the proximal ramets growing in low light and high nutrient. The distal ramets growing in the treatment with high light and low nutrient allocated more biomass to the above-ground as connected to the proximal ramets growing in low light and high nutrient than as connected to the proximal ramets growing in high light and low nutrient. The

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资助项目(39825106); 国家自然科学基金资助项目(30070138)

收稿日期:2003-06-11; **修订日期:**2003-10-02

作者简介:陈劲松(1970~),男,博士生,主要从事植物生态学研究。

* 通讯作者 Author for correspondence. E-mail: dongming@ns.ibcas.ac.cn

Foundation item: NKBRF (No. G2000046804); National Science Foundation of China for Distinguished Young Scholars (No. 39825106); National Natural Science Foundation of China (No. 30070138)

Received date: 2003-06-11; **Accepted date:** 2003-10-02

Biography: CHEN Jin-Song, Ph. D. candidate, mainly engaged in plant ecology.

proximal ramets growing in the treatment with high light and low nutrient allocated more biomass to the above-ground as connected to the distal ramets growing in low light and high nutrient than as connected to the distal ramets growing in high light and low nutrient. By intracolonial spatial division of labour, clonal plants, such as *F. vesca* and *L. christinae*, may be able to exploit heterogeneous resources supply efficiently and mitigate the stress caused by reciprocal patchiness of resources.

Key words: clonal plants; *Fragaria vesca*; intracolonial spatial division of labour; *Lysimachia christinae*; reciprocal patchiness of resources

文章编号:1000-0933(2004)05-0920-05 中图分类号:Q346,Q948 文献标识码:A

许多自然生态系统中,植物生长和繁殖所必需的资源如光、水和养分等常常呈异质性分布^[1]。这种异质性在水平空间常常表现为斑块性,即使在非克隆植物个体或克隆植物分株相应的尺度上也能观察到这种异质性的存在^[2~4]。植物的生长依赖于环境中地上与地下各种资源的平衡吸收,而各种资源的时空分布常常不一致,在一斑块中植物生长和繁殖所必需的资源可能呈负相关,例如一个斑块内光照充足而土壤养分/水分贫乏,与之相邻的斑块内光照不足而土壤养分/水分丰富^[5~7]。

非克隆植物个体对环境资源水平的生物量分配常常为“趋贫特化(specialization for scarcity)”,即将相对多的生物量投向吸收较贫乏资源的器官或部分,例如在土壤养分和水分相对充足而光照条件不足(如,林下遮荫)的生境中,植物根冠比相对较小,形成大而薄的叶片;相反,在光照充足而土壤养分和水分缺乏(如,开阔地)的生境中,植物的根冠比相对较大,叶片小而厚^[8,9]。基本的经济学理论指出,一个企业应该花费最少的资金去获取最大的经济效益。与经济学系统相似,生物系统可能也服从于这样一种规律^[6]。因为植物从资源丰富的环境中获取单位资源所耗费的能量显著小于从资源贫乏环境中获取等量资源所耗费的能量,所以它们可能倾向于从资源丰富的环境中获取资源,这将大大促进其生长和繁殖^[10,11]。克隆生长赋予克隆植物强大的侧向生长能力,使得相互连接克隆分株所组成的基株或分株系统能占据广阔的水平空间^[12]。因此,同一克隆基株或克隆片段的相互连接分株可能处于不同的资源斑块(小生境)中。同一基株的克隆分株在一定时期内由间隔子相互连接在一起,不同分株所获得的资源通过克隆整合可以进行相互传递和共享,从而可能增强克隆植物的生长^[7]。由于相连的克隆分株分别生长在不同的斑块中,分株的资源分配可能发生“趋富特化(specialization for abundance)”,即将相对多的生物量投向吸收丰富资源的器官和部分。克隆植物相连分株这种相应于资源交互斑块性环境条件所特有的资源投资格局,客观上能促进基株或克隆片段的生长和繁殖,显示出相连分株在不同斑块中的功能分化,可能具有重要的生态适应意义^[6,7,13]。

中国西南青藏高原与四川盆地的过渡带为典型的高山峡谷区,区内地形复杂,气候多样,动、植物种类繁多,资源十分丰富^[14]。文献显示,在这一地区生长着许多的克隆植物^[15]。在那里,植物各种必需资源(如光、养分和水分)的时、空异质性分布也可能广泛存在。为探讨这些克隆植物是否对资源交互斑块性环境条件也表现出上述特有的资源投资格局,以两种不同分枝型的匍匐茎克隆草本野草莓(*Fragaria vesca*)和过路黄(*Lysimachia christinae*)为研究对象,在野外条件下模拟光照和养分交互斑块性环境,拟回答以下问题:(1)与分株对置于低光照高养分和高光照低养分的同质条件相比,分株对置于低光照高养分和高光照低养分的异质条件下时的克隆生长(如生物量和分株数)是否更大?(2)与同质性条件相比,异质性条件下克隆内分株是否发生对局部某种丰富资源吸收的功能特化,即是否发生了分工?

1 研究对象和研究方法

1.1 植物种

野草莓(*Fragaria vesca*)系蔷薇科草莓属,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或5小叶组成。当其实生苗生长一定时间后,其极度缩短直立茎上的一个或多个侧芽开始形成匍匐茎,当匍匐茎横向生长一段时间后,其顶芽转向上形成节间极度缩短的直立茎,当与潮湿的土壤接触时,直立茎的基部形成许多的不定根,从而形成分株,此过程不断重复,形成合轴分枝型(symptodial branching)的地面匍匐茎网络系统。该种广泛分布于四川、吉林、陕西、甘肃、新疆、云南以及贵州,常生于林内或森林边缘^[16]。

过路黄(*Lysimachia christinae*)系报春花科珍珠菜属,是一种矮小的多年生草本。叶对生,卵圆形或近卵圆形,花单生叶腋。茎柔软、平卧延伸,长20~60cm,当与潮湿的土壤接触时,茎的节间处形成许多的不定根,为单轴分枝型(monopodial branching)。该种分布范围较广,产云南、四川、贵州、陕西、河南、湖北、湖南、广东、广西、江西、等地,多生于沟边、路旁较阴湿处和山坡林下,垂直分布上限可达2300m^[17]。

1.2 研究地点概况

研究地点在中国科学院华西亚高山植物园龙池基地,它位于四川盆地内盆周山地的过渡地带,北有秦岭、大巴山和米仓山,西有邛崃山等山脉,距四川省都江堰市约30km。该基地海拔1800m,气候上属于中亚热带,夏季由于截迎太平洋北上的东南暖湿气流和受“盆地效应”影响的冷湿辐合气流在山坡相遇,形成降水,因而降雨丰富,属著名“华西雨屏带”,其年平均降水量

1600~2000mm,年均温 8℃,空气相对湿度 85%,云雾多。山地土壤多为花岗岩、花岗闪长岩发育而形成的中性至微酸性土壤,以暗棕壤、灰化土和潮土为主^[18]。

1.3 实验设计

2002 年 6 月,在都江堰—常绿阔叶疏林下(680m)采集 6 个过路黄源株植物,该常绿阔叶林乔木层主要为四川润楠(*Machilus sichuanensis*)和梓叶槭(*Acer catalpifolium*)等,这 6 个源株植物在基因型上可能相同也可能不同,每个源株植物至少包括 16 个新近产生的分株。然后将它们切断成含有两个大小相近分株的克隆片段,其中靠近母本分株的称为近端分株,而另一个则称为远端分株。

将这些分株对置于沙池中培养约两周,然后将这些分株对移植于长、宽和高分别为 1m、1m 和 0.15m 的沙池中,每个池中一个分株对,用薄木板和防水塑料布将这些沙池分隔成两半,这样两个分株分别被种在沙池的两部分,再进行一周的培养,实验开始时所有的分株大约 3.0cm 高。实验共设 4 个处理:在两个资源的空间同质性处理中,相连分株对分别被施以低光高养处理(I)或高光低养处理(II);在两个资源的空间异质性处理中,相连的近端和远端分株分别被施以低光高养和高光低养处理(III)或分别被施以高光低养和低光高养处理(IV)(图 1)。高光照条件为 100% 的全光照,低光照条件为 20% 的全光照;高养分条件为每周 3000 ml 的营养液(5‰ $\text{CO}(\text{NH}_2)_2$, 3‰ KH_2PO_4),低养分条件为不施营养液,而改施相同体积的水。实验期间,给所有的沙池施足量的水,以保证水不成为限制植物生长的因素。此外,由于这些沙池设在野外,实验期间有许多的降雨,故在这些沙池上搭有一透明防水塑料布。每一处理有 6 个重复,为保证所发现的处理间差异不是由于源株植物的遗传差异所致,来自每一源株植物的分株对都经历了所有的 4 种处理。实验从 2002 年 7 月 10 日到 9 月 10 日结束,持续了 8 个星期。

2002 年 7 月在中国科学院华西亚高山植物园龙池基地(1800m)采集 6 个野草莓源株植物,其生境为路边开阔地,主要有野草莓、蛇莓(*Duchesnea indica*)和车前(*Plantago asiatica*)等,这 6 个源株植物在基因型上可能相同也可能不同,每个至少有 8 个新近产生的分株。然后按上述步骤处理,实验开始时所有的分株大约 4.0~4.5cm 高,实验从 2002 年 8 月 1 日到 10 月 1 日结束,持续了 8 个星期。

1.4 测量和数据分析

实验期间,过路黄的近端部分在 I、II 处理下没有产生新的匍匐茎和分株,而野草莓的近端部分在 I 处理下死亡。收获时,计数每个分株对近端和远端部分所产生的分株数,然后将分株对的近端和远端部分分为根、匍匐茎、叶和叶柄 4 个部分,在 70℃ 的烘箱中连续烘 54 h,最后用精度为(0.0001g)的电光分析天平准确称取各部分的重量。采用 One-way ANOVA 对近端、远端部分以及整个克隆片段的生物量、分株数和根冠比进行分析,并用 Duncan 法对均值进行多重比较(SPSS 1999)。

2 结果

2.1 克隆生长

与资源的空间同质性处理(I)和(II)相比,在资源的空间异质性处理(III)和(IV)中野草莓和过路黄的近端、远端和整个克隆片段的生物量均获得显著增加(图 2)。此外,两种植物的近端、远端和整个克隆片段的分株数也具有类似反应(图 2)。这一结果暗示了相互连接的分株间可能发生了资源的交互传输,而且这种交互传输促进了分株和克隆片段的生长。

2.2 根冠比

在根冠比上,野草莓和过路黄显示出了相似的反应格局。对于生长在低光高养条件下的远端分株,若与高光低养的近端分株相连,相比连接到低光高养的近端分株,它们分配更多的生物量到地下部分;对于生长在高光低养条件下的远端分株,若与低光高养的近端分株相连,相比连接到高光低养的近端分株,它们分配更多的生物量到地上部分(图 3)。对生长在高光低养条件下的近端分株,若与低光高养的远端分株相连,相比连接到高光低养的远端分株,它们分配更多的生物量到地上部分(图 3)。野草莓在低光高养下近端分株死亡,而过路黄在这一条件下近端为未产生新的分株。生长在低光高养条件下的近端分株,若与高光低养的远端分株相连,相比连接到低光高养的远端分株,它们分配更多生物量到地下部分的分配格局没有观察到(图 3)。

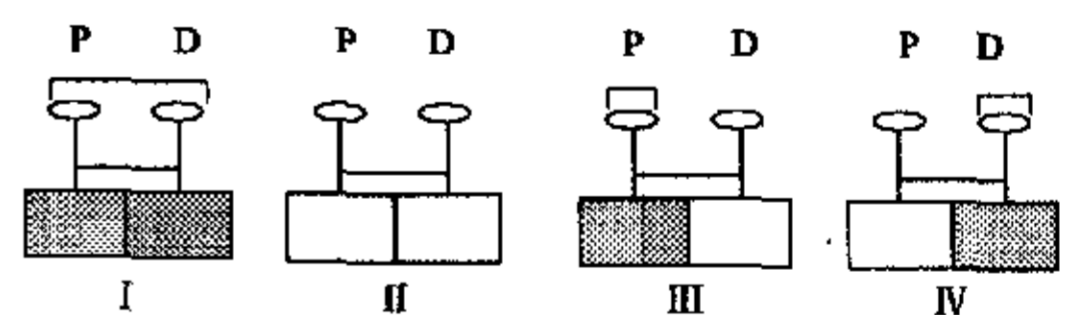


图 1 实验设计图解

Fig. 1 Schematic representation of the experimental design

实验设 4 种处理:分株对处于低光高养处理(I)、分株对处于高光低养处理(II)、相连的近端和远端分株分别被施以低光高养和高光低养处理(III)和相连的近端和远端分株分别被施以高光低养和低光高养处理(IV) There were four treatments including: two interconnected ramets are under low light and high nutrient conditions (I), two interconnected ramets are under high light and low nutrient conditions (II), the proximal ramet (P) of the clonal fragment is subject to low light and high nutrient conditions and the distal ramet (D) to high light and low nutrient conditions (III) and the proximal ramet of the clonal fragment is subject to high light and low nutrient conditions and the distal ramet to low light and high nutrient conditions (IV)

3 讨论

在一个异质性生境中,克隆植物有性过程所形成的遗传学个体(即克隆基株)通过克隆生长产生相互连接的具有潜在生理和形体独立性的克隆分株。这些克隆分株分布在资源和环境条件不同的小生境(斑块)内,许多研究显示这些相连的克隆分株间存在以源-汇关系为驱动力的养分、水分以及光合产物等的传递,即存在克隆整合^[19,20]。通过克隆整合,分布在不同斑块中的克隆分株彼此间可以相互传输资源,从而缓解了局部资源的贫乏,这将促进克隆植物的生长^[13]。

与资源的空间同质性条件相比,当野草莓和过路黄的分株对生长在资源异质性条件下,其近端、远端和整个克隆片段的生长如生物量和分株数显著增加(图 2),这暗示了相连分株间可能发生了资源的相互传输。Evans & Whitney 对 *Hydrocotyle bonariensis* 的研究发现:当保持生长于水分(盐分)胁迫条件下的分株与非水分(盐分)胁迫下的分株相连时,非水分(盐分)胁迫分株的根冠比显著大于切断匍匐茎连接时非水分(盐分)胁迫分株的根冠比^[20]。Stuefer 等和 Yu 等在光照与水分或养分交互斑块性环境中也发现了类似的生物量分配格局^[6,13]。因此,生物量分配格局对资源水平的可塑性反应是实现分株功能特化的基本途径之一,分株获取地上/地下资源功能的特化可以通过调整对地上/地下资源吸收器官的生物量相对投资比例来实现。伴随着养分和光合产物的相互传递,野草莓和过路黄相连分株通过生物量分配的可塑性实现了对局部丰富资源吸收的功能特化(图 3)。此外,资源获取结构(如叶片和根)对资源水平的可塑性是实现分株功能特化的另一条途径。地下资源获取器官以及相关的表型特征(如根长、根表面积和细根数量等)和地上资源获取器官以及相关的表型特征(如叶面积、比叶面积以及叶柄长等)的可塑性将可能影响克隆植物对地上和地下资源的获取。Hartnett & Bazzaz 对菊科根茎草本 *Solidago canadensis* 的研究发现,当生长于高光照条件下 *S. canadensis* 分株与生长于遮荫条件下分株相连时,其光合速率提高了约 20%^[21]; de Kroon 等对根茎苔草 *Carex hirta* 的研究发现,当与水分供应条件差的分株相连时,生长于水分供应良好条件下分株根的水分速率显著提高^[22]。可见,资源吸收和同化速率对资源条件的可塑性是实现分株功能特化的第 3 条途径。分株可以通过增加叶片的净光合速率来增加对 CO₂ 和光资源的获取,通过增加根对水分和养分的吸收和同化速率来加强对地下资源的获取。研究中未涉及是否存在通过资源获取结构的形态可塑性和生理可塑性来实现分株的功能特化。克隆分工虽能够缓解局部资源胁迫对克隆分株生长的影响,但它可能只能在一定程度上缓解资源异质性对野草莓和过路黄生长的影响^[13]。

野草莓和过路黄是青藏高原与四川盆地过渡带两种常见的具不同分枝型的匍匐茎克隆植物,它们的生境主要是林下、林缘或阴湿处,因此它们相连的克隆分株可能经历了光照和养分资源的交互斑块性环境。在海拔 1800m 处,野外模拟资源交互斑块性环境条件,两种克隆植物均表现出对局部丰富资源吸收的功

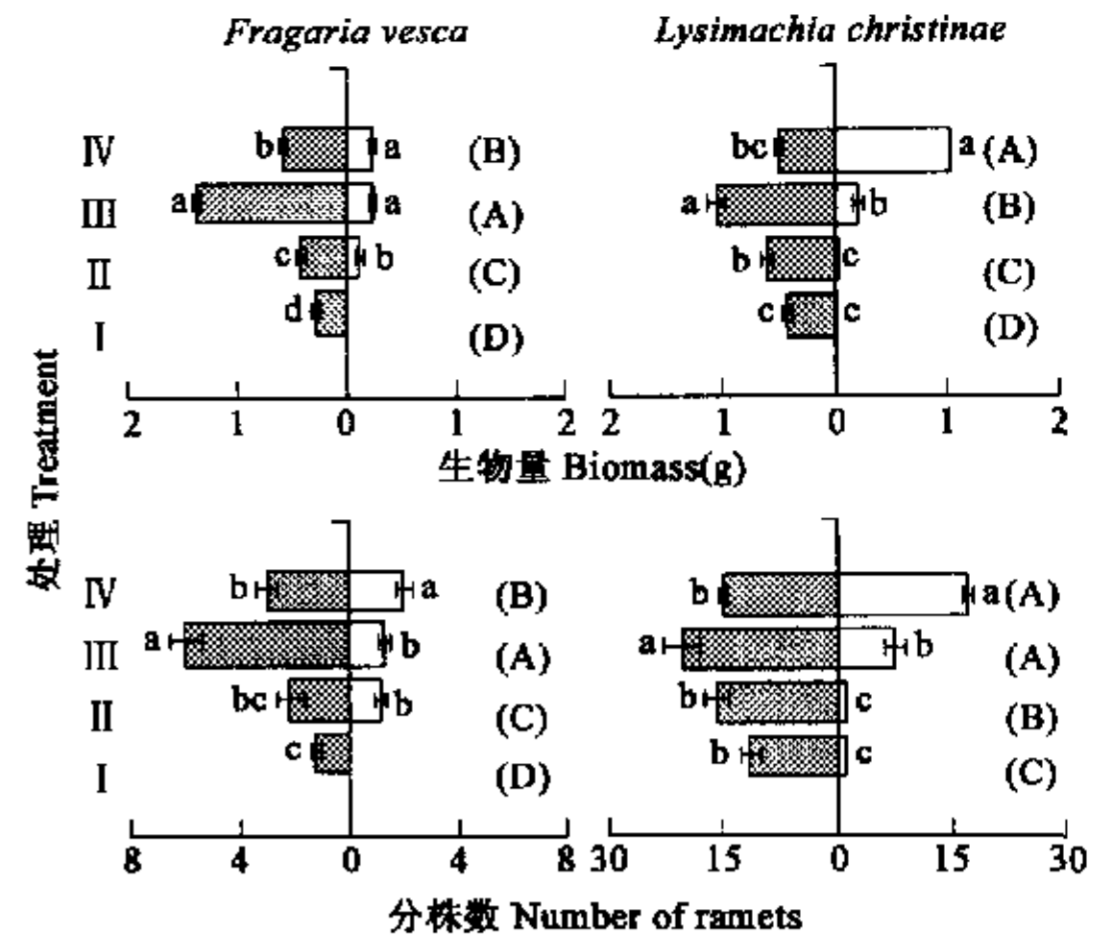


图 2 野草莓和过路黄在 4 种处理中的生物量和分株数(均值±标准误差)

Fig. 2 Biomass and number of ramets (Mean ± S. E) of *Fragaria vesca* and *Lysimachia christinae* under four different treatments

图中具点的水平柱和空心的水平柱分别表示远端部分和近端部分的生物量和分株数;克隆片段的生物量和分株数是近端部分和远端部分之和;对于近端和远端部分,具相同小写字母的水平柱体间在 $P=0.05$ 上差异不显著;对于克隆片段,具相同大写字母的水平柱体间在 $P=0.05$ 上差异不显著;处理代码同图 1 The dotted and open horizontal bars stand for the proximal part and the distal part; Biomass and number of ramets for whole clonal fragment is the sum of the proximal part and the distal part; For the proximal part and the distal part, separately, horizontal bars sharing the same lowercase letter are not significantly different at $P=0.05$; For the whole clonal fragment, horizontal bars sharing the same capital letter within parentheses are not different at $P=0.05$; Treatments are coded as in Fig. 1

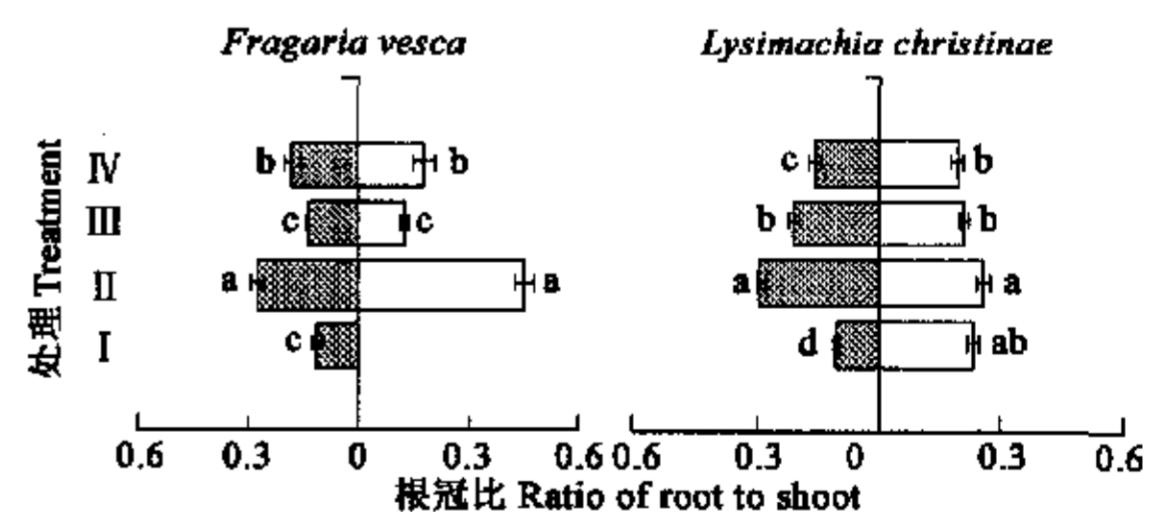


图 3 野草莓和过路黄在 4 种处理中的根冠比(均值±标准误差)

Fig. 3 Ratio of root to shoot (Mean ± S. E) of *Fragaria vesca* and *Lysimachia christinae* under four different treatments

图中具点的水平柱和空心的水平柱分别表示远端部分和近端部分的根冠比;对于近端和远端部分,具相同小写字母的水平柱体间在 $P=0.05$ 上差异不显著;处理代码同图 1 The dotted and open horizontal bars stand for the proximal part and the distal part; For the proximal part and the distal part, separately, horizontal bars sharing the same lowercase letter are not significantly different at $P=0.05$; Treatments are coded as in Fig. 1

能特化,而且这一功能特化显著促进了克隆植物的生长。这一结果为环境诱导的克隆内资源共享和分株功能分化(克隆内分工)提供了证据,这将有助于进一步丰富和完善环境诱导的克隆内分工理论。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。依靠克隆分工,不同分枝型的匍匐茎克隆植物都能有效地吸收异质性分布的资源,这暗示了克隆分工不仅可能是野草莓和过路黄在各自生境成功定居的适应对策之一而且对克隆植物在许多生境中的生长和定居有很大的贡献。

References:

- [1] Frankland J C, Ovington J D & Marcrac C. Spatial and seasonal variation in soil, litter and vegetation in some Lake District woods. *Journal of Ecology*, 1963, **51**: 97~112.
- [2] Cook R E. Clonal plant populations. *American Scientist*, 1983, **71**: 244~253.
- [3] Jackson R B & Caldwell M M. The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology*, 1993a, **74**: 612~614.
- [4] Jackson R B & Caldwell M M. Geostatistical pattern of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology*, 1993b, **81**: 683~692.
- [5] Stuefer J F, During H J & de Kroon H. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology*, 1994, **82**: 511~518.
- [6] Stuefer J F, de Kroon H & During H J. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology*, 1996, **10**: 328~334.
- [7] Alpert P & Stuefer J F. Division of labour in clonal plants. In: de Kroon, H & van Groenendael, J, eds. *The ecology and evolution of clonal plants*. Leiden: Backbuys Publishers, 1997, 137~154.
- [8] Aung L G. Root-shoot relationships. In: Carson, W, eds. *The Plant Root and its Environment*. University Press of Virginia, 1974. 29~61.
- [9] Hunt R & Nicholls A O. Stress and coarse control of growth and root-shoot partitioning in herbaceous plants. *Oikos*, 1986, **47**: 149~158.
- [10] Bloom A J, Chapin F S. III & Mooney H A. Resource limitation in plants—an economic analogy. *Annual Review Ecology and Systematics*, 1985, **16**: 363~392.
- [11] Lloyd P E & Dicken P. *Location in space. A theoretical approach to economic geography*. 2nd eds. Harper & Row, London, 1990.
- [12] de Kroon H & van Groenendael J. *The ecology and evolution of clonal plants*. 1997, Leiden: Backhuys Publishers.
- [13] Yu F H, Dong M & Zhang C Y. Intraclonal resource sharing and functional specialization of ramets in response to resource heterogeneity in three stoloniferous herbs. *Acta Botanica Sinica*, 2002, **44**(4): 468~473.
- [14] Zhong X H & Zheng Y C. A preliminary study on the natural vertical zonation in the middle part of the eastern periphery of Qinghai-Xizang Plateau. In: The Comprehensive Scientific Expedition to the Qinghai-Xizang Plateau, Chinese Academy of Science. eds. *Investigation on Heng Duan Mountains*. Kunming: Yunnan People Press, 1983. 106~113.
- [15] The Comprehensive Scientific Expedition to the Qinghai-Xizang Plateau, Chinese Academy of Science. *Vascular Plant of Hengduan Mountains*. Beijing: Science Press, 1994.
- [16] Yu D. *J. Fl. Reip. Pop. Sin.* Beijing: Science Press, 1985, **37**: 351~352.
- [17] Su P L & Su R. On covering vegetable *Lysimachia christinae*. *Journal of Hubei Agricultural College*, 2000, **20**(4): 326~327.
- [18] Chen C D. *Biodiversity research & conservation of Dujiangyan, China*. Chendu: Sichuan Science & Technology Press, 2000.
- [19] Pitelka L F & Ashmun J W. Physiology and integration of ramets in clonal plants. In: Jackson, J, Buss, L & Cook, R. eds. *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven: Yale University Press, 1985. 399~435.
- [20] Evans J P & Whitney S. Clonal integration across a salt gradient by a nonhalophyte *Hydrocotyle bonariensis* (Apiaceae). *American Journal of Botany*, 1992, **79**: 1344~1347.
- [21] Hartnett D & Bazzaz F A. Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology*, 1983, **64**: 779~788.
- [22] de Kroon H, Franssen B & van Rheenen J W A. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labeling. *Oecologia*, 1996, **106**: 73~84.

参考文献:

- [14] 钟祥浩,郑远昌. 青藏高原东缘中段地区自然垂直带的初步研究. 见:中国科学院青藏高原综合科学考察队主编. 横断山考察专集(I). 昆明:云南人民出版社,1983. 106~113.
- [15] 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.
- [16] 渝德浚. 中国植物志. 北京:科学出版社, 1985. **37**: 351~352.
- [17] 苏丕林,苏蓉. 地被植物过路黄研究初报. 湖北农学院学报, 2000, **20**(4): 326~327.
- [18] 陈昌笃. 都江堰生物多样性研究与保护. 成都:四川科学技术出版社, 2000.