

青藏高原东缘过路黄在资源交互斑块性 生境中的克隆内资源共享

陈劲松¹, 刘 鹏², 刘 庆^{1,*}

(1. 中国科学院成都生物研究所生态恢复与生物多样性保育四川省重点实验室, 成都 610041; 2. 绵阳师范学院, 四川绵阳 621000)

摘要:在青藏高原和四川盆地过渡带, 分别于 618m 和 1800m 两个海拔高度上研究匍匐茎克隆植物过路黄 (*Lysimachia christinae*) 在资源交互斑块性生境中的克隆内资源共享及其对生长的影响。结果显示, 在海拔 1800m 处, 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) 下过路黄整个克隆片段的生物量和分株数均获得显著增加; 在海拔 618m 处, 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) 下过路黄整个克隆片段生物量显著增加。在海拔 618m 和 1800m 处, 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; 在海拔 1800m 处, 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。在海拔 618m 和 1800m 处, 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。处于资源交互斑块性生境中的过路黄发生了克隆内分工, 依靠相连分株间的功能分化, 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。通过间隔子 (匍匐茎或根状茎), 相连分株间能够相互传递和共享由不同分株获得的资源, 这种资源共享能够提高克隆植物在异质性生境中的存活与生长。同时, 方差分析显示环境异质性和海拔的交互作用显著影响克隆片段的生物量和分株数。相比于海拔 618m, 在海拔 1800m 处克隆内资源共享对克隆植物生长表现的影响更大。

关键词:克隆植物; 资源交互斑块性; 克隆内分工; 过路黄 (*Lysimachia christinae*)

文章编号: 1000-0933 (2009) 07-3532-08 中图分类号: Q948 文献标识码: A

Intraclonal resource sharing of stoloniferous herb *Lysimachia christinae* in response to reciprocal patchiness of light and nutrients in the eastern edge of the Qing-Zang Plateau in China

CHEN Jin-Song¹, LIU Peng², LIU Qing^{1,*}

1 Ecological Restoration and Biodiversity Conservation Key Laboratory of Sichuan Province, Chengdu Institute of Biology, CAS, Chengdu 610041, China

2 Mianyang Normal University, Mianyang 621000, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3532 ~ 3539.

Abstract: Heterogeneity is a common feature of natural habitats and connected ramets of clonal plants may share resources under heterogeneous environments. Intraclonal resources sharing of the stoloniferous herb *Lysimachia christinae*, growing at two sites with different altitudes (618m above sea level and 1800m above sea level) in the transitional belt between the Qing-Zang Plateau and Sichuan basin, China, was investigated in response to the reciprocal patchiness of resources. The results indicate that biomass and number of ramets in the proximal part, the distal part and whole clonal fragments significantly increased in the resource heterogeneity treatments (III) and (IV), compared with resource homogeneity treatments (I) and (II) at the site of 1800m above sea level; However, their biomass significantly increased in the

基金项目:中国科学院知识创新工程重大资助项目 (KZCX2-XB2-02); 国家自然科学基金资助项目 (30870389)

收稿日期: 2008-11-30; 修订日期: 2009-04-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: liuqing@cib.ac.cn

resource heterogeneity treatments (III) and (IV), compared with resource homogeneity treatments (I) and (II) at the site of 618m above sea level. At the two sites with different altitudes, 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. At the site of 1800m above sea level, 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. At the two sites with different altitudes, the 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. At both sites, therefore, *L. christina* ramets showed environmentally induced specialization for uptake of locally abundant resources, and intracolonial sharing of assimilates and nutrients between the interconnected ramets increased its performance. Finally, the significant interaction of habitat heterogeneity by altitude effect indicate that the effect of intracolonial resources sharing on the performance of *Lysimachia christinae* may be different between two sites with different altitudes. At the site of 1800m above sea level, the effect of intracolonial resource sharing on growth performance of clonal plants was greater than that in the site of 618m above sea level. Thus, the contribution of intracolonial resources sharing to the success of clonal plant species may be different in various natural habitats.

Key Words: clonal plant; reciprocal resources patchiness; intracolonial spatial division of labour; *Lysimachia christinae*

克隆生长使得克隆植物产生许多具有相同基因型且相互连接的分株,正是这种强大的侧向生长能力使克隆基株或由若干相互连接的克隆分株组成的克隆片段占据广阔的水平空间。克隆分株间的间隔子(匍匐茎或根状茎)常可维持一或多个生长季,因此同一克隆基株或克隆片段的相邻分株常常处于不同的资源斑块或小生境中^[1]。植物必需资源在时空的分布往往具有一定的相关性,即同一斑块内两种资源可能是负相关,某一斑块中 A 资源可能是丰富的,B 资源缺乏,而在另一相邻斑块中 A 资源缺乏,B 资源丰富。非克隆植物个体的资源投资通常趋向于获取缺乏的资源^[2]。然而,当克隆植物同一基株/克隆片段中相连的分株处于这种资源交互斑块性环境中时,分株间通过间隔子可进行资源(光合产物、水分和养分等)的相互传递^[3]。由于获取丰富资源比获取缺乏资源的花费更低,因此不同斑块中分株的资源投资将可能趋向有利于获取丰富的资源,例如在高光照低土壤养分/水分斑块内,将相对较多的生物量投向分株的地上部分,而在低光照高土壤养分/水分斑块内,将相对较多的生物量投向分株的地下部分。因此,在资源交互性斑块性环境中克隆植物的这种资源分配格局与非克隆植物明显不同。而且当相连克隆分株生长在不同斑块或小生境中时,通过间隔子(匍匐茎或根状茎)相连分株间能够相互传递和共享由不同分株获得的资源,这种资源共享能够提高克隆植物在异质性生境中的存活与生长。克隆植物相连分株这种对应于资源交互斑块性环境条件所特有的资源投资格局,显示出相连分株在不同斑块中功能分化的植物行为,客观上促进了克隆基株/克隆片段的生长和繁殖,提高了其适合度,具有重要的生态适应意义^[4,5]。

不同生境选择压力下,克隆植物相连分株间资源共享对克隆植物生长的影响存在差异,这种差异被认为可能具有一定的适应意义^[6,7]。运用同位素示踪技术对极地苔原生境中克隆植物比氏苔草(*Carex bigelowii*)和 *Dupontia fischeri* 的研究显示,在这样寒冷、养分贫瘠的生境中,相连克隆分株间具有广泛而强的资源共享^[8~10]。对于生长在资源贫瘠环境中的克隆植物而言,强而广泛的资源共享可能是一个重要适应特征^[11]。在极地以及高山生境中,克隆植物可能形成高度整合的植物单元^[12]。对许多生长在资源贫瘠生境中克隆植物如海岸沙丘中的 *Hydrocotyle bonariensis*^[13] 和智利草莓(*Fragaria chiloensis*)^[7]、内陆沙地中的沙鞭(*Psammochloa villosa*)^[14] 研究显示,克隆分株间的资源共享能够显著增强基株/克隆片段的表现。所有这些研究结果暗示了,与高的资源有效性生境相比,克隆内的资源共享对于生长在低资源有效性生境中克隆植物基株/克隆

片段表现的影响更大。因此,假定,与低海拔生境相比,克隆内的资源共享对高海拔经历资源异质性生境的克隆植物基株/克隆片段表现的影响更大。

采用一个野外盆栽实验来对这一假说进行检验,本实验是在中国西南青藏高原与四川盆地过渡带两个不同海拔梯度上(618m a. s. l 和 1800m a. s. l)进行的,实验中匍匐茎草本克隆植物过路黄(*Lysimachia christinae*)经历了模拟的光照与土壤养分交互资源异质性生境。实验中拟探讨以下问题:(1)在两个海拔梯度上(618m a. s. l 和 1800m a. s. l),当经历光照和养分的交互资源斑块时,过路黄的相连分株间是否发生了克隆内的资源共享?(2)克隆内相连分株是否为吸收局部丰富的资源而发生了功能特化?(3)在高海拔,克隆内资源共享对克隆片段生长表现的影响是否比低海拔更大?

克隆内资源共享对克隆植物在各种逆境中的生存(适应)能力的贡献一直是克隆植物生态学研究的重要问题之一^[15,16]。本研究有助于加深克隆内资源共享对高山生境中克隆植物分株定居和基株扩展贡献的认识,进一步丰富植物克隆生长及其生态适应对策研究。

1 实验材料和研究方法

1.1 研究地点和研究物种

实验研究地处四川省的都江堰市(103°47'E, 31°22'N),该地气候属于中亚热带,来自太平洋的东南季风和青藏高原高空西风急流南支两股气流在此交汇,年均温 10℃,1 月份均温为 6℃,极端最低 -5.0℃。夏季由于迎接来自太平洋的东南暖湿气流与“盆地效应”形成沿盆周山地下沉的冷湿辐合气流在山坡相遇形成降水,因此地形雨十分丰富,成为著名“华西雨屏”带的一部分。在这种温暖湿润的气候条件下,地带性植被发育形成生物多样性丰富的常绿阔叶林,优势种主要是樟科的桢楠(*Phoebezhennan*)和四川润楠(*Machilus sichuanensis*)等^[17]。

过路黄(*Lysimachia christinae*)属报春花科珍珠菜属多年生草本植物,单轴分枝,叶对生。本种分布范围较广,主产云南、四川、贵州、陕西(南部)、河南、湖北、湖南等地。多生于沟边、路旁较阴湿处和山坡林下,其相连分株常常跨越林下、林缘以及旷地,从而其相连分株可能经历光照与养分的交互资源供应,垂直分布上限可达海拔 2300m^[18]。

1.2 实验设计

2002 年 6 月,在都江堰一常绿阔叶疏林下(618m)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 8 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,我们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 3000ml 的营养液(5‰ CO(NH₂)₂, 3‰ KH₂PO₄),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 8 周。

1.3 测量和数据分析

实验期间,除了海拔 1800m 在处理 I 和 II 以及海拔 618m 处理 I 下的近端分株以外,其余均产生了新的

分株。实验结束时,计数了远端和近端克隆分株部分的分株数,然后将其分成根、叶、叶柄和匍匐茎 5 个部分,在 70℃ 的烘箱中连续烘烤 54h,最后用分析天平(精度为 0.0001g)称量各个部分的重量。以海拔梯度(A)、近端和远端克隆分株部分经历的局部环境条件(L)、近端和远端克隆分株部分经历的非局部环境条件(N)为固定因素,运用 3 因素方差分析对远端克隆分株部分和近端克隆分株部分的生物量、分株数和根冠比进行分析^[19]。局部环境条件与非局部环境条件的交互作用(L×N)检验同质与异质环境下植物表现的差异,海拔梯度与局部环境条件以及非局部环境条件的显著交互作用(A×L×N)暗示了不同海拔梯度上同质与异质环境条件下植物表现存在差异。此外,运用同质与异质环境条件(H)和海拔梯度(A)作为固定因素,4 个不同处理(T)分别巢居于同质与异质环境条件中,运用 3 因素巢状方差分析对整个克隆片段的表现如生物量和分株数进行分析^[19]。显著的同质与异质环境条件(H)影响表明在同质与异质环境条件下,整个克隆片段的表现存在差异。海拔梯度和同质与异质环境条件显著的交互作用(A×H)显示,在不同海拔梯度上,整个克隆片段在同质与异质环境条件下的表现存在差异。在两个海拔梯度上,通过比较处理 I, II 和 III, IV,运用 contrast 检验对远端克隆部分、近端克隆部分和整个克隆片段在同质与异质环境条件下的表现进行检验^[19]。

通过对相连分株在同质与异质环境条件下根冠比的分析,可以探讨相连分株是否为吸收局部丰富的资源而发生了功能特化。如果发生了功能特化,经历处理 IV 的远端克隆分株部分的根冠比应大于经历处理 I 的远端克隆分株部分,同时经历处理 III 的远端克隆分株部分的根冠比应小于经历处理 II 的远端克隆分株部分;经历处理 III 的近端克隆分株部分的根冠比应大于经历处理 I 的近端克隆分株部分,同时经历处理 IV 的近端克隆分株部分的根冠比应小于经历处理 II 的近端克隆分株部分。采用单因素方差分析,并采用了 Duncan 法对均值进行多重比较^[19]。

2 结果

2.1 近端克隆分株部分的表现

海拔梯度、局部环境条件、非局部环境条件、海拔梯度与非局部环境条件的交互作用、局部环境条件与非局部环境条件的交互作用近端克隆分株部分的生物量有显著影响(表 1)。海拔梯度、局部环境条件、海拔梯度与局部环境条件的交互作用、局部环境条件与非局部环境条件的交互作用对近端克隆分株部分的分株数有显著影响(表 1)。在两个海拔梯度上,近端克隆分株部分在异质环境条件下的生物量和分株数都大于同质环境条件下的(表 3,图 2)。海拔梯度、非局部环境条件以及局部环境条件与非局部环境条件的交互作用显著影响近端克隆分株部分的根冠比(表 1)。在不同海拔梯度上,局部环境条件与非局部环境条件对近端克隆分株部分根冠比的影响存在差异(表 1)。对于近端克隆分株部分,当与生长在低光照高养分条件下的分株相连时,与整个克隆片段都生长在高光照低养分条件相比,生长在高光照低养分条件下克隆分株分配更多生物量到地上部分(图 3 处理 IV 和 II);当与生长在高光照低养分条件下的分株相连时,与整个克隆片段都生长在低光照高养分条件相比,生长在低光照高养分条件下克隆分株应分配更多生物量到根(图 3 处理 III 和 I),但是在两个海拔梯度上,这一分配格局没有被观察到(图 3)。

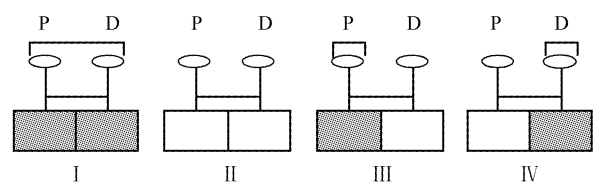


图 1 实验设计图解

Fig. 1 Schematic representation of the experimental design

(I) 相连分株对均处于低光高养处理;(II) 相连分株对均处于高光低养处理;(III) 近端分株(P)处于低光高养处理,相连远端分株(D)处于高光低养处理;(IV) 近端分株(P)处于高光低养处理,相连远端分株(D)处于地光高养处理,下同

(I) two interconnected ramets are under low light and high nutrient conditions;(II) two interconnected ramets are under high light and low nutrient conditions;(III) 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;(IV) the proximal ramet (P) of the clonal fragment is subject to high light and low nutrient conditions and the distal ramet (D) to low light and high nutrient conditions, the same below

表1 海拔梯度(A)、远端和近端分株经历的局部环境条件(L)、远端和近端分株经历的非局部环境条件(N)对远端和近端分株根冠比、生物量、分株数影响的三因素方差分析

Table 1 *F*-values of three-way ANOVA of effects of altitude (A), local conditions of proximal part and distal part of whole clonal fragment (L) and their non-local conditions (N) on root/shoot, biomass and number of ramets of proximal part and distal part of whole clonal fragment respectively

因素 Effect	自由度 df	克隆片段近端 Proximal part of whole clonal fragment			克隆片段远端 Distal part of whole clonal fragment		
		根冠比	生物量	分株数	根冠比	生物量	分株数
		Root/shoot	Biomass	Number of ramets	Root/shoot	Biomass	Number of ramets
A	1, 40	50.980 **	82.640 **	59.834 **	13.613 **	0.014 ns	9.479 **
L	1, 40	0.030 ^{ns}	173.520 **	123.831 **	75.893 **	19.720 **	4.734 *
N	1, 40	8.345 **	22.880 **	2.228 ^{ns}	37.815 **	16.724 **	0.015 ^{ns}
A × L	1, 40	0.502 ^{ns}	0.004 ^{ns}	11.510 **	35.336 **	22.756 **	7.120 *
A × N	1, 40	0.241 ^{ns}	69.248 **	38.969 **	2.363 ^{ns}	0.312 ^{ns}	0.083 ^{ns}
L × N	1, 40	71.376 **	345.438 **	278.619 **	0.672 ^{ns}	14.360 **	6.271 *
A × L × N	1, 40	8.980 **	0.013 ^{ns}	3.610 ^{ns}	0.515 ^{ns}	8.029 **	2.833 ^{ns}

显著度水平 Significant levels: * $p < 0.01$, * $p < 0.5$ and ns = non-significant ($p > 0.05$); 下同 the same below

表2 海拔梯度(A)、克隆分株对经历的同质环境条件(H)和不同处理(T)对克隆片段生物量和分株数影响的三因素巢状方差分析

Table 2 *F*-values of three-way nested ANOVA of effects of homogeneous or heterogeneous conditions (H), four different treatments (T) nested within homogeneous or heterogeneous conditions respectively, and altitude (A) on biomass and number of ramets of whole clonal fragments

因素 Effect	自由度 df	克隆片段 Whole clonal fragment	
		生物量 Biomass	分株数 Number of ramets
H	1, 40	3354.130 **	168.840 **
T(H)	2, 40	20.140 **	24.080 **
A	1, 40	54.060 **	2.720 ^{ns}
H × A	1, 40	7.540 **	8.530 **
A × T(H)	2, 40	1.850 ^{ns}	3.560 *

表3 克隆分株对经历的同质环境条件对近端分株部分、远端分株部分以及整个克隆片段生物量和分株数影响的 contrast 检验

Table 3 *F*-values of one-way ANOVA with Planned Comparisons (CONTRAST option, GLM procedure, SAS, 1988)

海拔 Altitude	自由度 df	克隆片段近端 Proximal part of clonal fragment		克隆片段远端 Distal part of clonal fragment		克隆片段 Whole clonal fragment	
		生物量	分株数	生物量	分株数	生物量	分株数
		Biomass	Number of ramets	Biomass	Number of ramets	Biomass	Number of ramets
1800m	1, 40	170.590 **	172.830 **	21.930 **	8.770 **	232.500 **	126.640 **
618m	1, 40	174.860 **	109.400 **	0.460 ^{ns}	0.340 ^{ns}	129.170 **	50.740 **

2.2 远端克隆分株部分的表现

局部环境条件、非局部环境条件、海拔梯度与局部环境条件的交互作用、局部环境条件与非局部环境条件的交互作用显著影响远端克隆分株部分的生物量(表1)。在不同海拔梯度上,局部环境条件与非局部环境交互作用对远端克隆分株部分生物量的影响存在差异(表1)。海拔梯度、局部环境条件、海拔梯度与局部环境条件的交互作用、局部环境条件与非局部环境条件的交互作用显著影响远端克隆分株部分的分株数(表1)。海拔1800m,在异质环境条件下,远端克隆分株部分的生物量和分株数显著大于同质环境条件下的(表3,图2)。海拔梯度、局部环境条件、非局部环境条件、海拔梯度与局部环境条件的交互作用显著影响远端克隆分株部分的根冠比(表1)。当与生长在低光照高养分条件下的分株相连时,与整个克隆片段都生长在高光照低养分条件下相比,生长在高光照低养分条件下的分株分配更多生物量到地上部分(图3 处理Ⅲ和Ⅱ)。当与生长在高光照低养分条件下的分株相连时,与整个克隆片段都生长在低光照高养分条件下相比,生长在低光照高养分条件下的分株分配更多生物量到根(图3 处理Ⅳ和Ⅰ)。

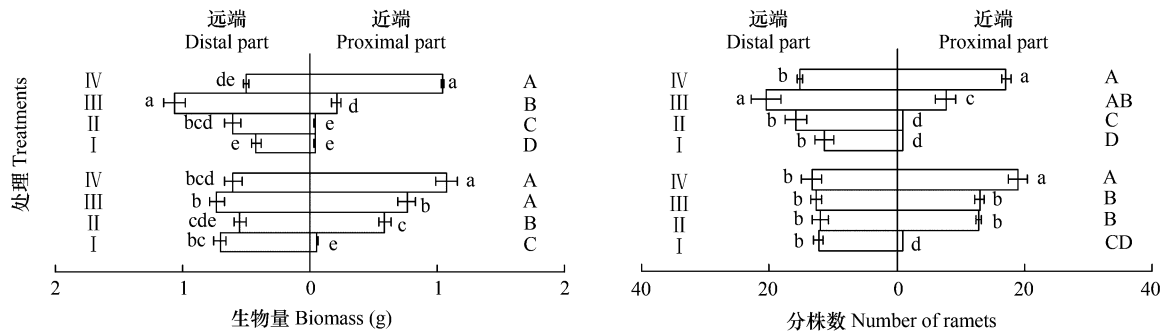


图2 在两个海拔梯度上过路黄远端克隆分株部分、近端克隆分株部分以及整个克隆片段的生物量和分株数

Fig. 2 Biomass (mean $\pm$ SE) and number of ramets (mean $\pm$ SE) of proximal part, distal part and whole clonal fragment of *Lysimachia christinae*

处理的符号见图1,打点和空心的水平柱分别表示海拔618m和1800m;整个克隆片段的生物量和分株数等于远端分株部分和近端分株部分之和,远端分株部分和近端分株部分具有相同小写字母的水平柱在 $p = 0.05$ 差异不显著,整个克隆片段具有相同大写字母的水平柱在 $p = 0.05$ 差异不显著 The dotted horizontal bar and the open horizontal bar stands for 618m above sea level and 1800m above sea level respectively. Treatments code as in Fig. 1 The values of entire clonal fragment is the sum of those for the proximal part and the distal part. For the proximal part and the distal part, horizontal bars sharing the same lowercase letters are not different at $p = 0.05$. Characters of the clonal fragments marked by the same capital letter within parentheses are not different at $p = 0.05$

2.3 整个克隆片段的表现

海拔梯度、同异质环境条件、不同处理以及海拔梯度与同异质环境条件的交互作用显著影响整个克隆片段的生物量(表2)。同异质环境条件、不同处理、海拔梯度与同异质环境条件的交互作用、海拔梯度与不同处理的交互作用显著影响整个克隆片段的分株数(表2)。两个海拔梯度上,整个克隆片段在异质环境条件下的生物量和分株数都大于同质环境条件下的(表3,图2)。

3 讨论

远、近端分株经历的局部环境条件与非局部环境条件的交互作用显著影响近端克隆分株部分和远端克隆分株部分的生物量和分株数(表1),同异质环境条件显著影响整个克隆片段的生物量和分株数(表2)。在海拔1800m处,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)下过路黄整个克隆片段的生物量和分株数均获得显著增加;在海拔618m处,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)下过路黄整个克隆片段生物量显著增加。上述研究结果显示,过路黄相连分株间的资源交互传输能够缓解局部资源缺乏对植物生长的影响,这种资源共享能够提高克隆植物在异质性生境中的存活与生长,这与经历光照与水分交互资源斑块的智利草莓(*Ragaria chilensis*),鹅绒委陵菜(*P. anserine*)和匍匐委陵菜(*P. reptans*)^[4,20,21]和经历光照与养分交互资源斑块的智利草莓(*F. chilensis*)^[22,23]的研究结果相似。

对于近端克隆分株部分,当与生长在低光照高养分条件下的分株相连时,与整个克隆片段都生长在高光照低养分条件相比,生长在高光照低养分条件下克隆分株分配更多生物量到地上部分(图3 处理IV和II);对于远端克隆分株部分,当与生长在低光照高养分条件下的分株相连时,与整个克隆片段都生长在高光照低

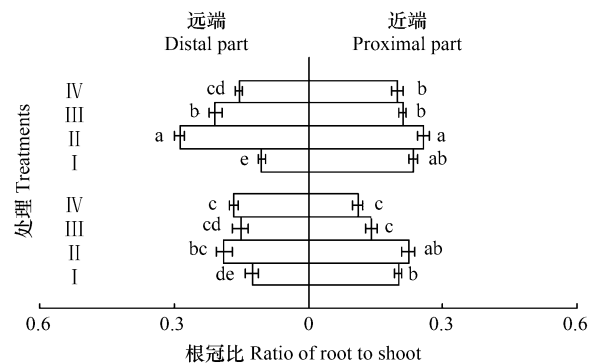


图3 在两个海拔梯度上过路黄远端克隆分株部分和近端克隆分株部分的根冠比

Fig. 3 Root/shoot ratio (mean $\pm$ SE) of the two parts of the *Lysimachia christinae* clonal fragments growing at the two altitudes

处理符号见图1,打点和空心的水平柱分别表示海拔618m和1800m,远端和近端分株部分具有相同小写字母的水平柱在 $p = 0.05$ 差异不显著 The dotted horizontal bar and the open horizontal bar stands for 618m above sea level and 1800m above sea level respectively. Treatments code as in Fig. 1 In distal part and proximal part, the horizontal bars sharing the same low-case are not significantly different at $p = 0.05$

养分条件下相比,生长在高光照低养分条件下的分株分配更多生物量到地上部分(图3 处理Ⅲ和Ⅱ)。当与生长在高光照低养分条件下的分株相连时,与整个克隆片段都生长在低光照高养分条件下相比,生长在低光照高养分条件下的分株分配更多生物量到根(图3 处理Ⅳ和Ⅰ)。通过如生物量分配格局的可塑性实现分株的趋富特化,在一些克隆植物经历单一资源异质性环境中也被观察到,例如生长在高养分斑块和低养分斑块组成的异质性环境中时,活血丹(*Glechoma hederacea*)生长在高养分斑块内的分株的根冠比显著更大^[24];对于生长在盐分(水分)胁迫下的多年生豚草(*Ambrosia psilostachya*)^[25]和 *Hydrocotyle bonariensis*^[26],其相连生长在非盐分(非水分)胁迫下的分株根冠比更大。本实验中,两个海拔梯度上克隆植物过路黄的根冠比对光照和养分资源交互斑块性环境的反应格局与生长于海岸沙丘生境中匍匐茎草本智利草莓(*Fragaria chiloensis*)^[21],三叶草(*Trifolium repens*)^[3]和匍匐委陵菜(*P. reptans*)^[5]对交互斑块性生境的反应相似。因此,基于分株间的资源传输,在两个海拔梯度上过路黄的生物量分配格局对所处斑块内的丰富资源发生了特化,即发生了克隆内的分工行为。依靠相连分株间的功能分化,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。随海拔升高植物地下部分生物量分配呈现增高趋势(图3),这可能是通过积累大量碳水化合物以抵御低温和用于来年萌发^[27]。当与生长在高光照低养分条件下的远端分株相连时,与整个克隆片段都生长在低光照高养分条件相比,生长在低光照高养分条件下近端分株应分配更多生物量到根(图3 处理Ⅲ和Ⅰ),但是在两个海拔梯度上,这一分配格局没有被观察到(图3)。可能是由于当整个克隆片段经历低光高养处理,近端部分没有产生新的分株,实验结束时尽管近端分株没有死亡,但地上部分长势较差,导致其根冠比较高,在 Liao 等的研究中也发现了相似的结果^[28]。

此外,植物的资源获取结构(如叶片和根)对资源水平可塑性还可表现在资源吸收和同化速率以及资源获取器官的相关表型特征(如根长、根表面积和细根数量、叶面积、比叶面积以及叶柄长等)。例如 Hartnett & Bazzaz 对菊科根茎草本 加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)的研究发现,当生长于高光照条件下加拿大一枝黄花(*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%^[29];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^[30]。今后,应加强从资源获取器官形态可塑性以及生理可塑性等方面开展克隆分工行为的研究。

海拔变化可引起温度、光照和水分等系列环境因子发生相应改变。从海拔 800m 到 1600m,匍匐茎克隆植物蛇莓(*Duchesnea indica*)分枝强度逐渐降低,海拔升高显著影响其克隆生长^[31]。对于生长在胁迫和低生产率环境中的克隆植物,在资源水平低、环境胁迫或时空变化不可预测生境中,分株间的资源共享可能是非常重要,克隆生长更易对资源供应发生反应^[32]。克隆植物在自然界广泛分布,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。在青藏高原东缘不同海拔的资源交互斑块性生境中,匍匐茎克隆植物过路黄相连分株间发生对局部丰富资源吸收的功能分化。与海拔 618m 相比,在海拔 1800m 处同异质环境条件对近端克隆分株和整个克隆片段表现的影响更大(表 1,表 2,表 3,图 2),这暗示了不同海拔梯度上资源共享对植物表现的影响存在差异,在高海拔生境克隆内资源共享对其生长贡献更大^[33,34]。因此,克隆内资源共享是过路黄在其生境成功定居的重要适应对策。

References:

- [1] Hutchings M J, Wijesinghe D K. Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. *Tree*, 1997, 12: 390—394.
- [2] Rapport D J, Turner J E. Economic models in ecology. *Science*, 1977, 195: 367—373.
- [3] 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.
- [4] Alpert P, Mooney H A. Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. *Oecologia*, 1986, 70: 227—233.
- [5] Stuefer J. Division of labour in clonal plants? On the response of stoloniferous herb to environmental heterogeneity. The Netherlands: Utrecht University Press, 1997.
- [6] Dong M, Alaten B, Xing X R, Wang Q B. Genet features and ramet population features in the rhizomatous grass species *Psammochloa villosa*. *Journal of Plant Ecology*, 1999, 23(4): 302—310.

- [7] Alpert P. Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: ramets from grassland are selfish. *Oecologia*, 1999, 120: 69—76.
- [8] Allesio M L, Tieszen L L. Patterns of carbon allocation in an arctic tundra grass *Dupontia fischeri* (Gramineae) at Barrow, Alaska. *American Journal of Botany*, 1975, 62: 797—807.
- [9] Allesio M L, Tieszen L L. Translocation and allocation of ^{14}C -photoassimilate by *Dupontia fischeri*. In: Vegetation and production ecology of an Alaskan Arctic tundra. Tieszen, L. L. eds. New York: Springer, 1978. 393—413.
- [10] Jónsdóttir I S, Callaghan T V. Intracolonial translocation of ammonium and nitrate nitrogen in *Carex bigelowii* Tott. Ex Schwein. using ^{15}N and nitrate reductase assays. *New Phytologist*, 1990, 114: 419—428.
- [11] Jónsdóttir I S, Watson M A. Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource-poor environments? In: de Kroon, H & van Groenendaal, J. eds. The ecology and evolution of clonal plants. Backhuys Leiden, The Netherlands, 1997.
- [12] Jónsdóttir I S, Callaghan T V, Headley A D. Resource dynamics within arctic clonal plants. *Ecological Bulletin*, 1996, 45: 53—64.
- [13] Evans J P. The effects of resource integration on fitness related traits in a clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, 1991, 86: 268—275.
- [14] Dong M, Alaten B. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolia dune, China. *Plant Ecology*, 1999, 141: 53—58.
- [15] Cook R E. Growth and development in clonal plant population. In: Jackson, J. B. C, Buss, L. W & Cook, R. E, eds. Population biology and evolution of clonal organisms. New Haven: Yale University Press, 1985. 259—296.
- [16] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advance in Ecological Research*, 1994, 25: 159—238.
- [17] Chen C D. The Dujiangyan Region-Pivot Sector of assemblage, differentiation and maintenance of biodiversity in northern part of Hengduan-Mountain. *Acta Ecologica Sinica*, 2000, 20: 28—34.
- [18] Institute of Botany, The Chinese Academy of Science. *Inconographia Cormophytorum Sinicorum* (Tomus III). Beijing: Science Press, 1974. 274.
- [19] SAS Institute Inc. SAS Procedures Guide, Version 6 Edition, SAS Institute Inc, Cary, NC, USA, 1985.
- [20] Stuefer J F, Hutchings M J. Environmental heterogeneity and clonal growth: a study of the capacity for reciprocal translocation in *Glechoma hederacea* L. *Oecologia*, 1994, 100: 302—308.
- [21] Van Kleunen M, Stuefer J F. Quantifying the effects of reciprocal assimilate and water translocation in a clonal plant by the use of steam-girdling. *Oikos*, 1999, 85: 135—145.
- [22] Friedman D, Alpert P. Reciprocal transport between ramets increases growth of *Fragaria chiloensis* when light and nitrogen occurred in separate patches but only if patches are rich. *Oecologia*, 1991, 86: 76—80.
- [23] Yu F H, Dong M, Zhang C Y. Intracolonial resource sharing and functional specialization of ramets in response to resource heterogeneity in three stoloniferous herbs. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2002, 44: 468—473.
- [24] Wijesinghe D K, Hutchings M J. The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale. *Journal of Ecology*, 1999, 87: 860—872.
- [25] Salzman A G, Parker M A. Neighbours ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogeneous environment. *Oecologia*, 1985, 65: 273—277.
- [26] Evans J P, Whitney S. Clonal integration across a salt gradient by a non-halophyte, *Hydrocotyle bonariensis* (Apiaceae). *American Journal of Botany*, 1992, 79: 1344—1347.
- [27] Billings W D, Mooney H A. The ecology of arctic and alpine plants. *Biological Review*, 1968, 43: 481—529.
- [28] Liao M J, Yu, F H, Song, M H, *et al.* Plasticity in R/S ratio, morphology and fitness-related traits in response to reciprocal patchiness of light and nutrients in the stoloniferous herb, *Glechoma longituba* L. *Acta Oecologica*, 2003, 24: 231—239.
- [29] Hartnett D C, Bazzaz F A. Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago Canadensis*. *Ecology*, 1983, 64: 779—788.
- [30] de Kroon H, Franssen B, van Rheeën J W A. High-levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling. *Oecologia*, 1996, 106: 73—84.
- [31] Luo X G, Dong M. Architectural plasticity of the stoloniferous herb, *Duchesnea indica* in response to different elevation. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2002, 13(4): 399—402.
- [32] Pennings S C, Callaway R M. The advantages of clonal integration under different ecological conditions: a community-wide test. *Ecology*, 2000, 81: 709—716.
- [33] Chen J S, Yu D, Liu Q, Dong M. Clonal integration of the stoloniferous herb *Fragaria vesca* from different altitudes in Southwest China. *Flora*, 2004, 199(4): 342—350.
- [34] Chen J S, Lei N F, Yu D, Dong M. Differential effects of clonal integration on performance in the stoloniferous herb *Duchesnea indica*, as growing at two sites with different altitude. *Plant Ecology*, 2006, 183: 147—156.

参考文献:

- [6] 董鸣,阿拉腾宝,邢雪荣,王其兵. 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.
- [17] 陈昌笃. 都江堰地区——横断山北段生物多样性交汇,分化和存留的枢纽地段. *生态学报*, 2000, 20(1): 28~34.
- [18] 中国科学院植物研究所. 中国高等植物图鉴(第3册). 北京:科学出版社, 1974. 274.
- [31] 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.