

沙丘坡面异质性小生境中准噶尔无叶豆对水分条件变化的响应

王建成, 施 翔, 张道远*, 尹林克

(中国科学院绿洲生态与环境重点实验室, 中国科学院新疆生态与地理研究所, 乌鲁木齐 830011;
中国科学院新疆生态与地理研究所吐鲁番沙漠植物园, 吐鲁番 838008)

摘要:以多年生克隆植物准噶尔无叶豆(*Eremosparton songoricum* (Litv.) Vass.)为材料,选择河边(A种群)和沙漠腹地(B种群)两个沙丘,研究从沙丘底部至顶部,沿着水分条件连续变化的梯度,准噶尔无叶豆在分株种群和克隆片段水平的形态变化特征,以期能揭示其在异质性小生境内利用水分资源的对策,并为准噶尔无叶豆的资源保护、培育和利用提供有意义的参考。研究发现:①在分株种群水平,A种群分株高度及地上部生物量显著高于B种群,而B种群地下部(根)的生物量则显著高于A种群;②在克隆片段水平,随着沙丘底部至顶部,A种群与B种群克隆片段高度和地上生物量都减小,而分株密度都增加,但升高或降低的强度不同;A种群根的生物量和长度增加,主要是水平的位于地下0~10 cm层面的直径10mm以下的根长度增加,而B种群根的生物量减小,但长度却在增加,主要是水平的位于地下0~10 cm层面的直径6mm以下的细根长度增加。水平细根的长度增加,更利于无性系进行广泛觅食,同时促进无性系尽快越过不利生境斑块和提高分株在有利生境中的生长概率。结果表明,准噶尔无叶豆对沙丘坡面水分条件连续变化的异质性小生境存在分株种群及克隆片段两个等级的可塑性响应,并通过可塑性变化适应了沙丘坡面水分条件的分异。

关键词:克隆可塑性;克隆片段;沙丘底部;沙丘顶部;准噶尔无叶豆

文章编号:1000-0933(2009)07-3641-08 中图分类号:Q143 文献标识码:A

The morphological plasticity of *Eremosparton songoricum* along heterogeneous micro-habitats of continuous moisture gradient changes in sand dunes

WANG Jian-Cheng, SHI Xiang, ZHANG Dao-Yuan*, YIN Lin-Ke

Key Laboratory of Oasis Ecology and Desert Environment, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China
Turpan Eremophytes Botanical Garden, Xinjiang Institute of Ecology and Geography, Chinese Academy of Sciences, Urumqi 830011, China
Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(7): 3641 ~ 3648.

Abstract: *Eremosparton songoricum* is a dwarf shrub surviving in mobile or semi-fixed sand dunes of central Asia desert. In order to detect the response of *E. songoricum* to micro-habitat heterogeneity with continuous moisture gradient changes along sand dunes from bottom to top, the morphological characteristics were measured under ramet population and clonal fragment levels in two populations, one located along a riverside (population A, 46°31.09'N, 88°33.06'E, sand dune slope 15°) and another located in the center of a sand dune area (population B, 46°28.07'N, 88°33.07'E, sand dune slope 30°) in Gurbantugut Desert of Xinjiang, China. Height and density of ramets were investigated within twelve 1m × 1m sites designed along three transects. Length, rhizome diameter (< 2 mm, 2—4 mm, 4—6 mm, 6—8 mm, 8—10 mm, 10—12 mm, > 12mm), and biomass of clonal fragments were measured at 0—10 cm and 10—30 cm belowground. The results were as follows: ①At the ramet population level, the height and aboveground biomass in population A were significantly higher than those in population B, while the underground biomass (including vertical roots and horizontal rhizomes) was

基金项目:国家重点基础研究发展计划资助项目(2009CB825104);国家科技基础条件平台建设子资助项目(2005DKA21006);新疆科技厅重大专项资助项目(200731138-3)

收稿日期:2008-11-30; 修订日期:2009-02-23

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: daoyuanzhang@163.net.

significantly lower in population A than population B; ② At the clonal fragment level, with the moisture content continuously reduced from the bottom to top of the sand dunes, the height and aboveground biomass reduced and the density of ramets increased in both populations, but with different intensity. Root biomass increased in population A and reduced in population B. Root length increased in both populations, but the attribution to different portions of the root system was different. At 0—10 cm belowground, population A increased root length mostly via horizontal rhizomes less than 10 mm in diameter, while population B increased mostly via horizontal rhizomes less than 6mm in diameter. The increase of small diameter horizontal rhizomes in upper slopes of sand dunes in both populations has important significance in the aspects of promoting forage behavior of the plants, escaping from adverse environmental patches, and increasing possibility of survivorship. These findings indicate that there is plasticity in response to micro-habitat heterogeneity along the continuous moisture content gradients of sand dunes at the ramet population and clonal fragment levels.

Key Words: clonal plasticity; clonal fragment; bottom of dune; top of dune; *Eremosparton songoricum*

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^[1],在克隆植物中存在着细胞、构件、分株、克隆片段和基株等选择水平^[2],与非克隆植物相比,克隆植物同时存在基株和分株两个种群水平,使克隆植物具有基株以分株为单位的克隆构件性和分株以其分枝为单位的有机体构件性的双构件性^[3],因此呈现出比非克隆植物更广泛的表型可塑性^[4]。由于生理整合作用的存在,能够修饰表型可塑性,因而使克隆植物在不同等级水平上的可塑性反应存在差异^[5],即克隆植物的表型可塑性存在结构等级和功能等级^[6]。构件等级中较低层次(如分株及克隆片段)的构件单元对选择反应较敏感,开始发生反应最快,数量变异最大。因此对较低层次的构件单元比较研究,更有助于理解表型可塑性的生态适应意义。

尽管前人已经开展了一些关于表型可塑性的研究^[7-9],但是对于异质性的小生境内,各构件单元可塑性的连续性变化,前人研究的很少。本文以多年生克隆植物准噶尔无叶豆为材料,选择河边和沙漠腹地两个沙丘,从沙丘底部至顶部,沿着水分条件连续变化的梯度,研究准噶尔无叶豆在分株种群和克隆片段水平的形态可塑性变化特征,主要目的是了解小生境内连续变化的水分条件对准噶尔无叶豆各构件单元的影响,探讨不同构件对水分变化的响应特点,以期能更真实地揭示其在自然条件下利用小尺度异质性资源的对策,并为准噶尔无叶豆的资源保护、培育和利用提供有意义的参考。

1 材料和方法

1.1 研究物种

准噶尔无叶豆属豆科无叶豆属小半灌木,叶退化为鳞片状,花紫色,荚果卵圆形,种子坚硬。该种在我国为单属单种,稀有种^[10],仅斑块状分布于新疆古尔班通古特沙漠局部地区^[11,12]。该种多分布在流动或半固定沙丘的迎风坡中下部和风蚀谷地的侧坡地段,是典型的兼性克隆植物,既能开花结实进行有性繁殖,又能通过水平根茎进行无性克隆繁殖^[13],其根茎沿沙地浅层伸长,可达 20m,是一种优良的防风固沙植物。准噶尔无叶豆的有效成分中含有丰富的黄酮类化合物和挥发油^[14,15],具有药用价值。

1.2 研究地点

研究地点位于古尔班通古特沙漠最北缘。古尔班通古特沙漠于北纬 44°15′~46°50′,东经 84°50′~91°20′。是中国第二大沙漠。干旱少雨,温差大,蒸发强烈,属于典型的温带内陆荒漠气候区。整个古尔班通古特沙漠是固定和半固定沙漠^[12,16]。所选择的两个准噶尔无叶豆种群,一个种群所在沙丘为半固定沙丘,坡度约 15°,坡长近 20m,坡面凹凸不平,边缘有乌伦古河经年流淌,沙土水分条件较好(简称“A 种群”,GPS: 46°31.09′N, 88°33.06′E),准噶尔无叶豆种群生长较好,分株密度小但高大,约 80% 分株拥有垂直根(主根)且直径大;而另一个种群所在沙丘为半流动沙丘,坡度约 30°,坡长不足 15m,坡面平整,距乌伦古河约 4km,干旱程度大,且底部盐碱化严重(简称“B 种群”,GPS: 46°28.07′N, 88°33.07′E),种群生长较差,分株密度大但

矮小,约 50% 分株拥有垂直根(主根)且直径小。

1.3 研究方法

2008 年 9 月上旬,选择 A 种群和 B 种群作为样地,从沙丘底部至顶部各做 3 个样带,每个样带设置为 1m × 1m 的连续样方 12 个。各样方内分别统计植株高度和种群密度。因为古尔班通古特沙漠距地表数厘米的层面存在着最大含水层——悬湿沙层,约位于距地表 6 ~ 30cm 的深度位置,所以设置挖深为 30cm,进行地上和地下植物部分收获,测量各样方内的枝叶生物量和种子生物量。对于根(本文中根指所有地下部分,包括水平根和垂直根)按照茎级(分为 < 2 mm、2 ~ 4 mm、4 ~ 6 mm、6 ~ 8 mm、8 ~ 10 mm、10 ~ 12 mm、> 12mm 共 7 个级别)、状态(水平或垂直)和在地下的位置(分为 0 ~ 10 cm 和 10 ~ 30 cm)分别统计长度、直径、其上的枝或芽数和每一类的总生物量。同时,在两种群所在沙丘的底部,下部,中部,上部和顶部随机选取 3 个点,分别在 0 ~ 5cm、5 ~ 10cm、10 ~ 20cm、20 ~ 30cm、30 ~ 40cm 和 40 ~ 50cm 层面取土样,进行含水量的测定。

1.4 数据分析

所有数据先用 Excel 2003 处理和作图,各量以平均值 ± 标准误差表达。用 SPSS14.0 软件进行统计分析,对样地内水分用单因素多重比较 Tukey HSD 方法,样地间养分、水分和分株种群特征用独立样本 *T* 检验方法检验差异的显著性,其中水分和养分重复数为 3,分株种群特征的比较则是在各样方平均数的基础上以 12 为重复数。数据的正态性根据 Kolmogorov-Smirnov 指数和 Shapiro-Wilk 指数综合考虑,方差齐性检验用 Levene 检验法。

2 结果与分析

2.1 土壤含水量的比较

在古尔班通古特沙漠,夏季为水分亏缺期,沙丘近地表水分含量低,普遍存在一层干沙层,厚度约为 10 ~ 20cm。在本研究中,大部分取样部位的各层面含水量在 A 种群与 B 种群间没有显著差异,仅在沙丘底部的 10 ~ 20cm、30 ~ 40cm 和 40 ~ 50cm 3 个层面呈现出差异性(*P* 值分别为 0.022,0.006 和 0.001),A 种群的土壤含水量高于 B 种群。在种群内的比较上(表 1),从沙丘底部到沙丘顶部,A、B 两种群在地表以下 0 ~ 5cm、5 ~ 10cm 和 10 ~ 20cm 3 个层面,含水量均没有显著差异;在 20cm 以下的 3 个层面中,含水量均有显著差异,从底部到顶部呈减小趋势。

表 1 种群内部土壤含水量(%) 的比较

Table 1 Comparison of soil moisture (%) within populations of *E. songoricum*

种群 Population	取样深度(cm) Depth in soil	顶部 Top	上部 Upper	中部 Middle	下部 Lower	底部 Bottom
A	0 ~ 5	0.194 ± 0.012 ^a	0.227 ± 0.025 ^a	0.259 ± 0.045 ^a	0.266 ± 0.046 ^a	0.279 ± 0.056 ^a
	5 ~ 10	0.232 ± 0.016 ^a	0.275 ± 0.023 ^a	0.311 ± 0.035 ^a	0.293 ± 0.041 ^a	0.306 ± 0.046 ^a
	10 ~ 20	0.291 ± 0.016 ^a	0.290 ± 0.017 ^a	0.346 ± 0.050 ^a	0.363 ± 0.047 ^a	0.428 ± 0.016 ^a
	20 ~ 30	0.295 ± 0.023 ^a	0.308 ± 0.010 ^a	0.375 ± 0.028 ^{ab}	0.371 ± 0.024 ^{ab}	0.491 ± 0.056 ^b
	30 ~ 40	0.315 ± 0.012 ^a	0.351 ± 0.008 ^a	0.393 ± 0.028 ^{ab}	0.504 ± 0.031 ^{bc}	0.612 ± 0.041 ^c
	40 ~ 50	0.321 ± 0.012 ^a	0.350 ± 0.021 ^a	0.442 ± 0.051 ^{ab}	0.601 ± 0.066 ^{bc}	0.720 ± 0.019 ^c
B	0 ~ 5	0.184 ± 0.011 ^a	0.236 ± 0.025 ^a	0.249 ± 0.042 ^a	0.268 ± 0.016 ^a	0.274 ± 0.017 ^a
	5 ~ 10	0.200 ± 0.006 ^a	0.239 ± 0.054 ^a	0.252 ± 0.037 ^a	0.306 ± 0.008 ^a	0.287 ± 0.025 ^a
	10 ~ 20	0.260 ± 0.012 ^a	0.269 ± 0.067 ^a	0.278 ± 0.034 ^a	0.315 ± 0.017 ^a	0.310 ± 0.028 ^a
	20 ~ 30	0.264 ± 0.011 ^a	0.275 ± 0.038 ^{ab}	0.346 ± 0.029 ^b	0.429 ± 0.027 ^c	0.390 ± 0.027 ^{bc}
	30 ~ 40	0.298 ± 0.005 ^a	0.303 ± 0.056 ^a	0.383 ± 0.039 ^{ab}	0.484 ± 0.038 ^b	0.382 ± 0.012 ^{ab}
	40 ~ 50	0.304 ± 0.005 ^a	0.331 ± 0.021 ^{ab}	0.414 ± 0.054 ^{abc}	0.468 ± 0.041 ^{bc}	0.502 ± 0.015 ^c

不同的字母表示差异显著($p < 0.05$) Different letters indicate different significance($p < 0.05$)

2.2 分株种群地上部分的形态学特征

两个种群在分株种群特征上存在显著差异。A 种群的准噶尔无叶豆分株显著的高于 B 种群($P <$

0.001), 单位样方内的枝生物量和种子生物量也显著的大于 B 种群 ($P < 0.001$ 和 $P = 0.039$)。而 B 种群分株密度显著大于 A 种群 ($P < 0.001$)。

从沙丘底部到沙丘顶部, 克隆片段的形态学特征的变化在两个种群内的趋势相同 (图 1), 分株高度、枝生物量和种子生物量都降低, 分株密度升高, 但升高或降低的强度 (趋势线的斜率) 有所不同。

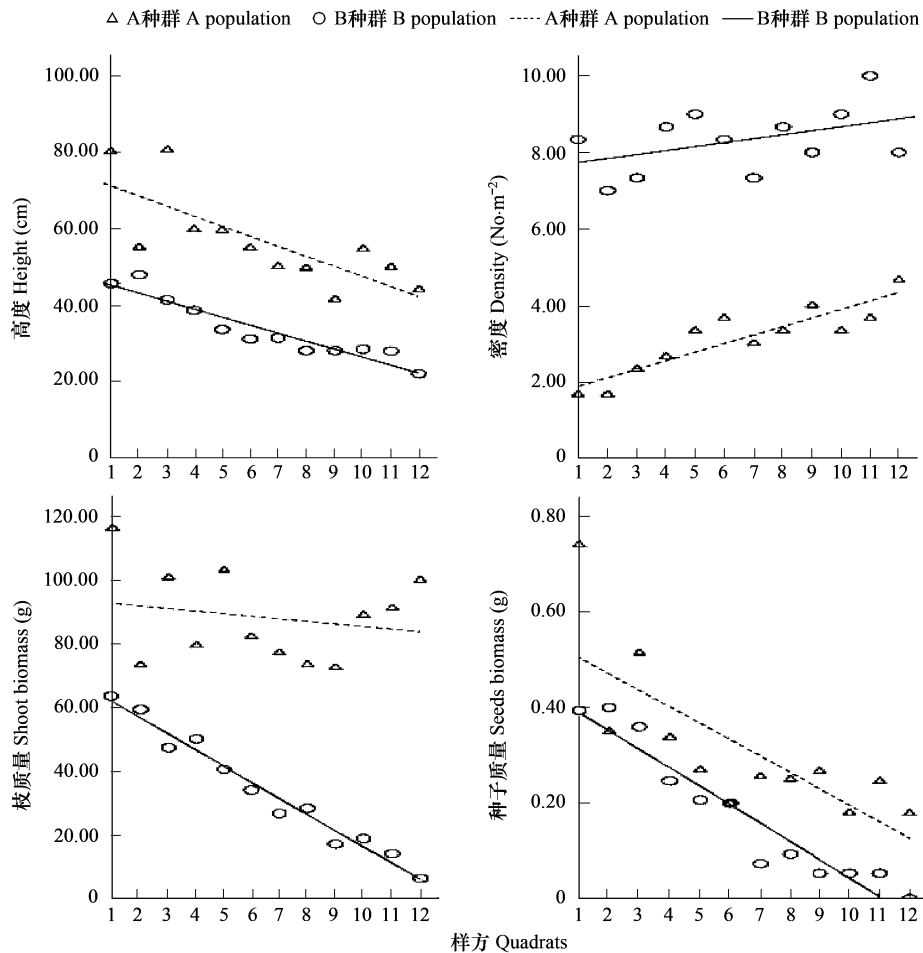


图1 种群内部形态特征的变化

Fig. 1 Changes in the morphological characteristics within populations of *E. songoricum*

2.3 根的生物量分配和长度

2.3.1 根的总生物量和总长度

在根的生物量分配方面, 两个种群不存在显著差异。在根的总长度方面, 则是 B 种群显著的高于 A 种群 ($P = 0.024$)。根的生物量分配变化在两个种群内的趋势不同 (图 2), 从沙丘底部到顶部, A 种群的克隆片段为升高, B 种群的克隆片段是降低; 而根的长度变化在两个种群内的趋势相同, 都是从沙丘底部到顶部, 长度增加。

2.3.2 根在土壤中位置的变化

在两个种群间的比较上, 从根的状态 (水平或垂直) 和位于地下的位置两个方面解析根的生物量分配和长度变化, 则发现: 在生物量方面, 位于地下 0 ~ 10 cm 层面的根在两种群间有显著差异 ($P = 0.014$), B 种群高于 A 种群; 在长度方面, 垂直根和位于地下 0 ~ 10 cm 层面的根在两种群间有显著差异 ($P < 0.001$ 和 $P = 0.010$), B 种群高于 A 种群。

在种群内的变化比较上 (图 3), 从根的状态 (水平或垂直) 和位于地下的位置两个方面观察根的生物量和长度变化, 则发现: 从沙丘底部到顶部, A 种群的克隆片段对垂直根、水平根、地下 0 ~ 10 cm 层面根及 10 ~

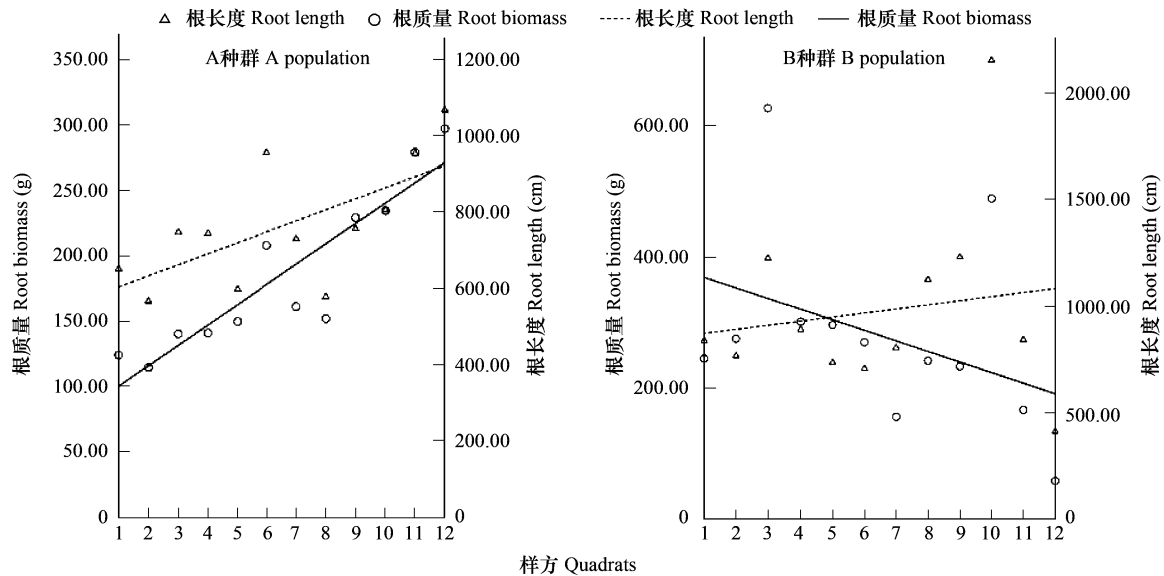


图2 种群内部根生物量和长度的变化

Fig. 2 Changes in the biomass and the length of root within populations of *E. songoricum*

30 cm 层面根的生物量投资均增加,长度也均增加,但对水平根、地下 0 ~ 10 cm 层面的根投资的强度大,主要增加他们的生物量和长度;而 B 种群的克隆片段各方面生物量投资减小,但水平根、位于地下 0 ~ 10 cm 层面的根的长度却在增加,其余根的长度减小。

2.3.3 不同级别根在种群间和种群内的变化

不同级别的根需要的投资不同,行使的功能也不同。两个种群间不同级别根的长度存在差异,在 2 级根和 3 级根上,B 种群显著的大于 A 种群($P=0.026$ 和 $P=0.035$);而在 7 级根上,则是 A 种群显著的大于 B 种群($P=0.040$)。

不同级别根的长度在种群内的变化方面,随着生长位置从沙丘底部移到沙丘顶部,A 种群克隆片段的 1 级根至 5 级根长度都增加,只有 6 级根和 7 级根长度减少;而 B 种群克隆片段则是 1 ~ 3 级根的长度在增加,其余的都在减少(图 4)。

3 讨论

干旱荒漠区年降水量稀少,水成为影响环境变异的重要因素。对于植物的生长,土壤水分是最大的限制因子^[17]。文中选择的两个种群,A 种群水分条件较 B 种群优越,而种群内部随着沙丘底部至顶部,水分条件逐渐变差。对应于环境水分条件的不同,准噶尔无叶豆发生了一系列表型可塑性变化,在分株种群和克隆片段水平上反映出来。在高度、枝生物量、种子生物量和分株密度的比较上,A 种群与 B 种群均有显著区别,B 种群沙丘底部的克隆片段与 A 种群沙丘中上部的相当。两个种群内部,随着从沙丘底部至顶部,克隆片段的变化趋势相同,高度和地上生物量都减小,表明了水分的限制;而分株密度的增加,相当于大的分株被几个分散的小分株替代,则可能是减小根茎内水分的运输量。整体上,克隆片段通过地上部分的减小,且由较多的小分株替代大分株来适应水分的减少。

表型性状是一个对策集,植物不可能单凭某个性状去适应环境变化^[18]。通过根的比较,更能反映出克隆可塑性在干旱环境下重要的生态适应意义。从沙丘底部到顶部,A 种群的克隆片段通过增加对根的生物量投资来应对水分的变化,从而影响其在异质性环境中获取资源的能力^[19]。而 B 种群的克隆片段,随着从沙丘底部到顶部,虽然对根的生物量投资减小了,但是根的长度却在增加,甚至 B 分株种群根的长度显著的高于 A 分株种群的。从下面两个方面更加细致的考虑根的变化:

根的生物量和长度在种群内的变化分解到状态(与地面垂直或平行)和位于地下的位置两个方面,从沙

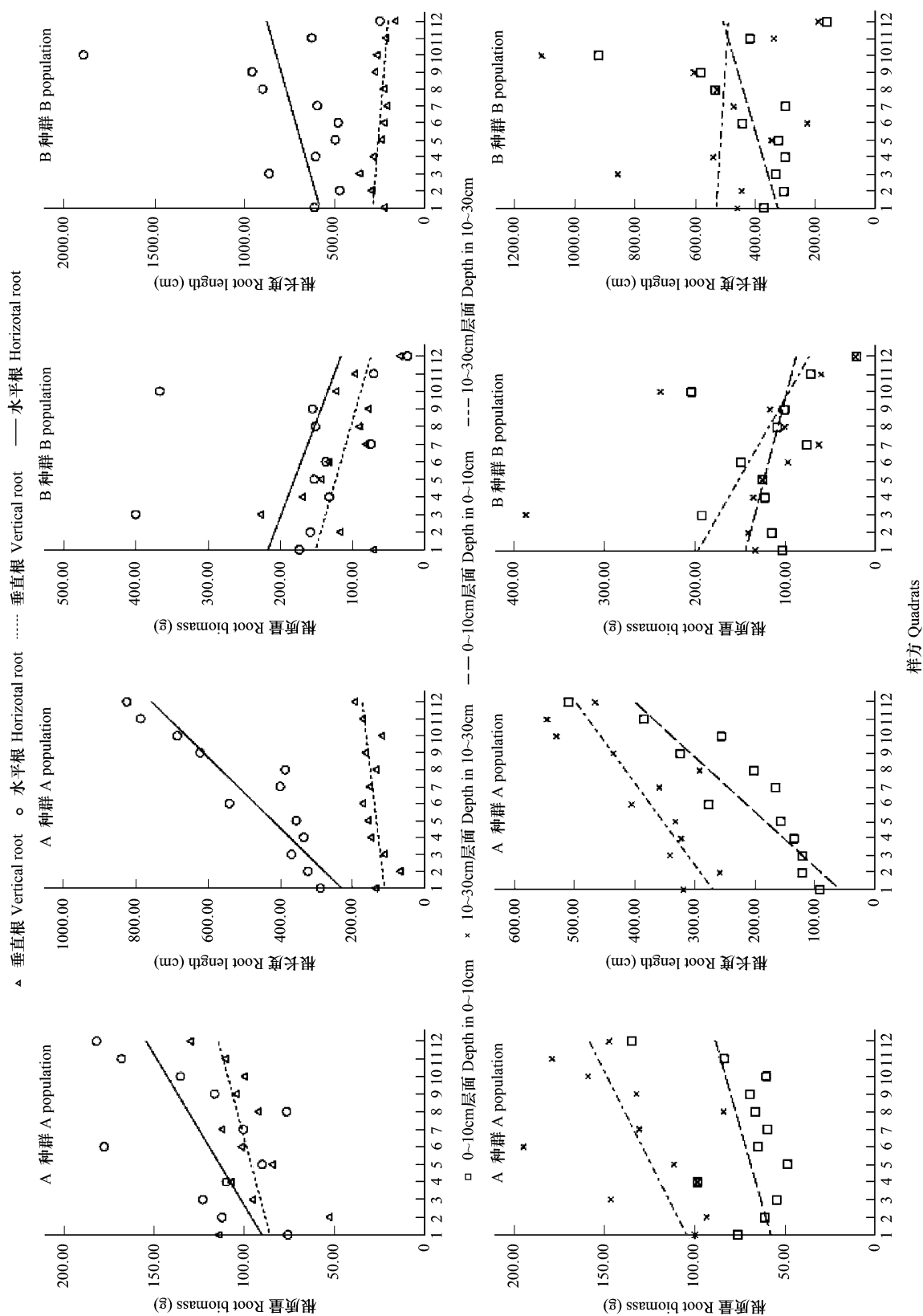


图 3 种群内部根生物量和长度的变化
Fig. 3 Changes in the biomass and the length of root within populations of *E. songoricum*

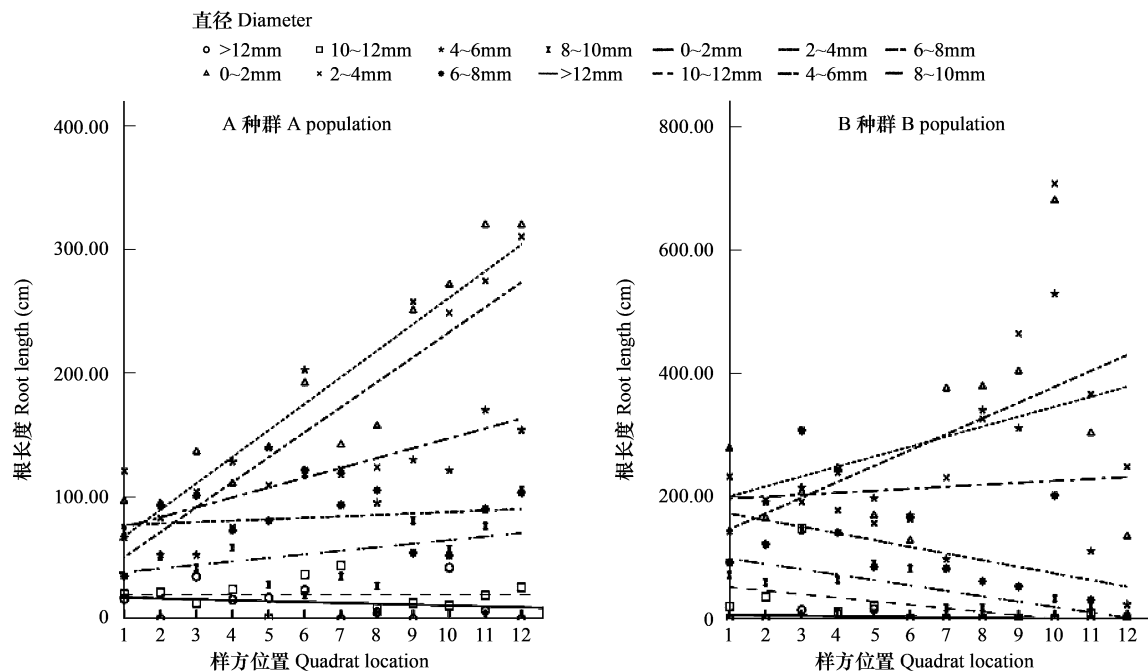


图4 种群内部不同径级根长度的变化

Fig.4 Changes in the length of different diameter classes root within populations of *E. songoricum*

丘底部到顶部,A 种群的克隆片段主要对水平根进行投资,增加他们的生物量和长度;而 B 种群的克隆片段各方面生物量投资减小,但水平根、位于地下 0~10 cm 层面的根的长度却在增加。A 种群的水分条件,尚可通过加大投资以增加水平根长度来改善;而 B 种群的水分条件已经严酷到维持不了更多的生物量,迫切需要通过其它途径增加水平根长度吸取水分。水平根的长度增加,更利于无性系进行广泛觅食,即无性系可以在较大的空间内占据并获取生存资源,避免克隆分株间的竞争,同时促进无性系尽快越过不利生境斑块和提高分株在有利生境中的生长概率^[20]。

根的长度在种群内的变化根据直径进行分解,随着生长位置从沙丘底部移到沙丘顶部,A 种群克隆片段的五级以下(<10mm)的根长度都增加,而 B 种群克隆片段则是 3 级以下(<6mm)根的长度在增加,而这也正是根总长度增加的原因。因为直径不同,需要的生物量不同,同时,需要外界提供的用于维持自身正常生命活动的水分不同。所以可以认为:A 种群的沙丘顶部,水分条件仍然可以维持直径为 5 级的根,而 B 种群的沙丘顶部则只能维持 3 级的根,通过投资生物量需求较低的细根进行长距离扩散以期尽快越过不利生境斑块,这对相对稳定群落中竞争能力相对弱的游击型植物来说,可能是维持种群持续存在的重要机制。

野外观察发现,A 种群沙丘顶部准噶尔无叶豆的长势良好,而 B 种群沙丘顶部准噶尔无叶豆长势很差,株高仅 20cm 左右,不开花结果,并且至沙丘脊部,虽然地下仍存在准噶尔无叶豆的水平根,但没有准噶尔无叶豆分株生长出。随着土壤含水量的减少,A 种群分枝数逐渐增加;而 B 种群是先增加后减少。植物生态学研究的任务不仅在于发现植物怎样对环境刺激做出反应,更在于理解所发现的这些反应是否具有适应性^[21]。从两个种群分别从沙丘底部至顶部的研究可以得出,准噶尔无叶豆对沙丘坡面水分条件连续变化的异质性小生境存在分株种群及克隆片段两个等级的可塑性响应,尤其在克隆片段水平,并通过可塑性变化适应了沙丘坡面水分条件的分异。

References:

- [1] Slade A J, Hutchings M J. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 1987. 75(4): 1023-1036.

- [2] Fischer M, van Kleunen M. On the evolution of clonal plant life histories. *Evolutionary Ecology*, 2001, 15(4-6): 565—582.
- [3] Dong M. Hierarchical structure and hierarchical selection in clonal plants. In: Zhang X S, Gao Q eds. *Information Ecology Studies*. Beijing: Science Press, 1997. 136—141.
- [4] Dong M. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk spreading. *Acta Phytocologica Sinica*, 1996, 20(6): 543—548.
- [5] de Kroon H, Huber H, Stuefer JF, *et al.* A modular concept of phenotypic plasticity in plants. *New Phytologist*, 2005, 166(1): 73—82.
- [6] Zhu Z H, Wang G. The structural hierarchy and the functional hierarchy in clonal plants. *Journal of Lanzhou University(Natural Sciences)*, 2001, 37(Ecology Supplement): 153—158.
- [7] Zhang X S. Evolution and Maintenance of the Environmental Component of the Phenotypic Variance: Benefit of Plastic Traits under Changing Environments. *The American Naturalist*, 2005, 166(5): 569—580.
- [8] Sultan S E. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Science*, 2000, 5(12): 537—542.
- [9] Relyea R A. Costs of Phenotypic Plasticity. *The American Naturalist*, 2002, 159(3): 272—282.
- [10] Yin L K, Tan L X, Wang B. Rare and Endangered Higher Plants Endemic to Xinjiang. Urumqi: Xinjiang Scientific and Technical Publishing House, 2006. 74—75.
- [11] Liu Y X. *Flora in desertis reipublicae populorum sinarum tomus ii*. Beijing: Science Press, 1987. 174.
- [12] Zhang L Y, Hai Y. Plant communities excluded in the book of “The Vegetation and Its Utilization in Xijiang”. I. The desert plant communities. *Arid Land Geography*, 2002, 25(1): 84—89.
- [13] Zhang D Y, Ma W B, Wang J C, *et al.* Distribution and bio-ecological characteristics of *Eremosparton songoricum*, a rare plant in Gurbantunggut desert. *Journal of Desert Research*, 2008, 28(3): 430—436.
- [14] Ding L, Deng Y R, Wang H Q. Analysis of chemical constituents from the volatile oil of *Eremosparton songoricum*. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2004, 29(12): 1154—1157.
- [15] Ding L, Liu G A, He L, *et al.* Studies on the flavonoid constituents in herb of *Eremosparton songoricum*. *China Journal of Chinese Materia Medica*, 2005, 30(2): 126—128.
- [16] Wu Z Y. *Vegetation of China*. Beijing: Science Press, 1980. 956—965, 979—983.
- [17] Berndtsson R, Chen H. Variability of soil water content along a transect in a desert area. *Journal of Arid Environments*, 1994, 27(2): 127—139.
- [18] Zhu Z H, Liu J X, Wang X A. Review of phenotypic plasticity and hierarchical selection in clonal plants. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(4): 588—598.
- [19] Poorter H, Remkes C, Lambers H. Carbon and nitrogen economy of twenty-four wild species differing in relative growth rate. *Plant Physiology*, 1990, 94(2): 621—627.
- [20] Slade A J, Hutchings M J. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 1987, 75(1): 95—112.
- [21] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(10): 828—835.

参考文献:

- [3] 董鸣. 克隆植物的等级结构和等级选择. 见:张新时, 高琼. 信息生态学研究. 北京: 科学出版社, 1997. 136~141.
- [4] 董鸣. 异质性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.
- [6] 朱志红, 王刚. 克隆植物的结构等级和功能等级. 兰州大学学报(自然科学版), 2001, 37: 153~158.
- [10] 尹林克, 谭丽霞, 王兵. 新疆珍稀濒危特有高等植物. 乌鲁木齐: 新疆科学技术出版社, 2006. 74~75.
- [11] 刘嫔心. 中国沙漠植物志(第二卷). 北京: 科学出版社, 1987. 174.
- [12] 张立运, 海鹰. 《新疆植被及其利用》专著中未曾记载的植物群落类型 I. 荒漠植物群落类型. 干旱区地理, 2002, 25(1): 84~89.
- [13] 张道远, 马文宝, 王建成. 准噶尔无叶豆的地理分布和生物生态学特性研究. 中国沙漠, 2008, 28(3): 430~436.
- [14] 丁兰, 邓雁如, 汪汉卿. 准噶尔无叶豆挥发性成分研究. 中国中药杂志, 2004, 29(12): 1154~1157.
- [15] 丁兰, 刘国安, 何荔, 等. 准噶尔无叶豆黄酮成分的研究. 中国中药杂志, 2005, 30(2): 126~128.
- [16] 吴征镒. 中国植被. 北京: 科学出版社, 1980. 956~965, 979~983.
- [18] 朱志红, 刘建秀, 王孝安. 克隆植物的表型可塑性与等级选择. 植物生态学报, 2007, 31(4): 588~598.
- [21] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, 1996, 38(10): 828~835.