

DOI: 10.5846/stxb201811082424

李雪萍, 赵成章, 任悦, 张晶, 雷蕾. 沼泽湿地恢复演替过程中朝天委陵菜间隔子性状与分枝强度的关系. 生态学报, 2020, 40(1): 123–129.

Li X P, Zhao C Z, Ren Y, Zhang J, Lei L. The relationship between spacer characteristics and branching intensity of *Potentilla supina* during the restorative succession periods in a marsh wetland. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(1): 123–129.

沼泽湿地恢复演替过程中朝天委陵菜间隔子性状与分枝强度的关系

李雪萍^{1,2}, 赵成章^{1,*}, 任悦¹, 张晶¹, 雷蕾¹

¹ 西北师范大学地理与资源科学学院, 甘肃省湿地资源保护与产业发展工程研究中心, 兰州 730070

² 甘肃地质工程勘察院, 兰州 730030

摘要: 间隔子和分株影响克隆植物的空间分布和资源获取, 二者之间关系的研究有助于理解克隆植物的生态适应机制。按照恢复时间设置 I(5a)、II(15a)、III(25a) 3 个梯度, 研究了永昌北海子国家湿地公园沼泽湿地恢复演替过程中朝天委陵菜 (*Potentilla supina*) 间隔子长度、直径与分枝强度之间的关系。结果表明: 随着沼泽湿地恢复演替的进行, 湿地群落的高度、盖度和生物量逐渐增大, 土壤含水量、有机质逐渐增大, 土壤容重逐渐降低; 湿地群落的优势植物种群由朝天委陵菜转为黑麦草; 朝天委陵菜间隔子长度和直径增大, 分株数减小; 间隔子长度、直径与分枝强度均呈显著负相关关系 ($P < 0.05$)。沼泽湿地恢复演替过程中, 朝天委陵菜由选择垄断区域资源转向逃避或忍耐不利生境, 体现了湿地克隆植物在异质性生境中独特的适应性。

关键词: 恢复演替; 间隔子长度; 直径; 分枝强度; 朝天委陵菜; 永昌北海子国家湿地公园

The relationship between spacer characteristics and branching intensity of *Potentilla supina* during the restorative succession periods in a marsh wetland

LI Xueping^{1,2}, ZHAO Chengzhang^{1,*}, REN Yue¹, ZHANG Jing¹, LEI Lei¹

¹ College of Geography and Environmental Science, Northwest Normal University, Research Center of Wetland Resources Protection and Industrial Development Engineering of Gansu Province, Lanzhou 730070, China

² Geology Engineering Institute of Gansu Province, Lanzhou 730070, China

Abstract: Spacer characteristics and ramets influence the spatial distribution and resource acquisition of clonal plants. The relationship between the spacer characteristics and branching intensity might have a significant effect on ecological adaptations of clonal plants. The objective of this study was to examine the relationship between spacer characteristics and ramets of *Potentilla supina* under the different restorative succession periods. The study site was located in Yongchang Beihazi National Wetland Park, Gansu Province, China. Survey and sampling were carried out in nine plots which were set up along the restorative succession periods of the plots, plot I (5a), plot II (15a), and plot III (25a). Community traits were investigated and 30 clone sequences of *P. supina* were collected randomly at each plot. Spacer diameter, spacer length, branching intensity of *P. supina* was measured in the laboratory, and biomass of different organs was measured after being oven-dried at 85 °C. The soil physical and chemical properties of three gradients were investigated. The result showed that in the process of restoration and succession of a marsh wetland, the plant height, ortet aboveground biomass, spacer length and diameter displayed increasing trend, while the coverage and branching intensity took on decreasing trend. There were significant negative correlation ($P < 0.05$) between branching intensity and spacer length, and spacer diameter. In the

基金项目: 国家自然科学基金项目(41461013, 91125014, 41861009); 甘肃省生态学重点学科基金项目

收稿日期: 2018-11-08; 网络出版日期: 2019-10-25

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zhaocz601@163.com

<http://www.ecologica.cn>

process of restoration and succession on marsh wetlands , in initial stages , *P. supina* plants use the growth tactics of region resource monopoly , in later stages and endurance , or escape from poor habitat are used. This reflects the unique strategy of survival and reproduction of wetland clonal plants in heterogeneous habitats.

Key Words: restorative succession; spacer length; diameter; branching intensity; *Potentilla supina*; Yongchang Beihaizi National Wetland Park

克隆分株种群特征能反映和指示克隆植物的生态应对策略,尤其间隔子和分株性状能够体现克隆分株种群的变化方向及克隆植物对生境的适应能力^[1]。间隔子是指克隆系统中连接各分株的匍匐茎或根状茎,是发物质和资源互通最重要的物质基础,并从根本上维持着种群的适合度和稳定性^[2],间隔子长度影响着无性分株的空间放置模式和资源获取过程^[3],间隔子直径对于分株间气体、光合产物的交换和贮藏具有重要意义^[4];克隆分株与克隆植物资源利用及生存繁衍紧密相关,分枝强度决定植物基株利用光合产物的能力^[5]。在胁迫较弱的生境中,克隆植物需要大量增加摄食位点,更好的垄断和利用局部资源^[6],而间隔子功能也主要限于克隆生长,在较大的分株投资比例下,“较长”、“较粗”的间隔子对于整个片段是不必要的负担;但在胁迫较强的生境中植物又不得不通过生长长而粗的间隔子探索生境和存储、传输营养物质,在维持种群生存的同时试图进行生境再选择^[7],此时较少的分株有利于植物对物质流通和生长行为的掌控,异质性环境中克隆植物对间隔子和分株的碳同化产物投资很大程度上决定了自身的活动性、持久性和拓展能力^[8]。湿地是介于陆生与水体间具有独特水文、土壤、植被与生物特征的过渡性生态系统^[9],在沼泽湿地恢复演替过程中,湿地植被覆盖度增加、生物量积累与群落优势种群更替^[10],引起了较强的邻体干扰,同时土壤含水量增加,土壤透气性降低^[11],植物生长及其对水分利用的有效性受到影响,促使植物主动调整、转换和补偿根、茎与叶等构件的功能及状态,一年生克隆植物主要通过调整生物量分配和表型可塑性机制以实现自身生长的最优化,并通过促进间隔子长度、直径及分枝强度等形态和生理性状的资源优化配置,最终形成特定的空间分布格局和资源获取方式以提高种群的适应性。因此,研究沼泽湿地恢复演替过程中克隆植物间隔子性状与分枝强度的关系,有助于剖析克隆植物响应异质性生境内在机理。

朝天委陵菜(*Potentilla supina*)为蔷薇科委陵菜属一、二年生草本植物,具有强大的繁殖能力与抗逆性,常生长于沼泽、湖泊、沟塘浅水处,是典型的匍匐茎型克隆植物,近年来,许多学者对植物匍匐茎的生物量配置^[12]、形态可塑性^[13]、入侵和克隆生长^[14]及分株放置格局^[15]等方面进行了大量的研究,同时部分委陵菜属植物的生理特性^[16]、种群小尺度空间格局^[17]、无性系拓展能力^[18]以及克隆整合^[19]等方面也得到了关注,但湿地恢复演替过程中委陵菜间隔子与分株的适应性研究还不够深入,克隆构件的可塑性机制尚不明晰。鉴于此,本文研究了永昌北海子国家湿地公园沼泽湿地恢复演替过程中朝天委陵菜的间隔子长度、直径与分枝强度,试图回答以下问题:(1)沼泽湿地恢复演替过程中朝天委陵菜的间隔子长度、直径与分枝强度的差异?(2)朝天委陵菜间隔子长度、直径与分枝强度的关系以及湿地恢复演替过程中朝天委陵菜种群对群落稳定性的贡献?为进一步了解湿地克隆植物种群的生态适应性提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域和样地概况

研究区位于甘肃省永昌北海子国家湿地公园(38°27′—38°66′N,101°61′—102°20′E),地处河西走廊东部,石羊河流域上游。海拔1875—2106m,年平均气温4.8℃,年均降水量202mm,年均蒸发总量2067.9mm,属中温带大陆性气候。土壤类型主要有灰棕漠土、黑钙土、栗钙土。主要植物有朝天委陵菜(*Potentilla supina*)、车前(*Plantago asiatica*)、芨芨草(*Achnatherum splendens*)、黑麦草(*Lolium perenne*)、艾蒿(*Artemisia argyi*)、假苇拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)等。

<http://www.ecologica.cn>

1.2 群落调查和植物取样

甘肃永昌北海子国家湿地公园因受到石羊河上游来水量、气候、人为活动等因素影响,湿地生态系统较脆弱,生态环境破碎化较严重。自1992年起,湿地公园管理所开始从公园中心向外围逐步实施退耕还湿、生态补水工程,湿地面积不断增加,生态系统逐步得到恢复。观察得知,不同恢复时期湿地群落及土壤特性差异显著,为便于研究,2017年7月—9月,在全面踏查的基础上,在研究区选择已经恢复5a(I,2012年恢复)、15a(II,1998年)和25a(III,1992年)且土壤质地、离水远近、地下水埋深等立地条件基本相近的典型样地,每个类型分别设置3个10×10 m、间隔距离不超过20 m的样地,共9个样地,用1 m×1 m的样方框对每个样地进行群落学调查,记录主要优势种、建群种及朝天委陵菜生长状况,并齐地刈割地上植株带回实验室测定地上生物量(表1)。

表1 供试样地主要特征指标(平均值±标准误, n=18)

Table 1 The chief characteristics of plots (Mean ± S. E., n=18)

样地 Plot	黑麦草 <i>Lolium perenne</i>			恢复时间 Restorative time/a	优势种 Dominant species
	高度 Height/cm	盖度 Coverage/%	地上生物量 Aboveground biomass/(g/m ²)		
I	32.55±2.47c	11.56±2.96c	26.33±1.63c	5	朝天委陵菜 <i>P. supina</i>
II	51.42±3.73b	42.54±3.03b	71.47±0.71b	15	朝天委陵菜 <i>P. supina</i> 、 黑麦草 <i>Lolium perenne</i>
III	90.73±5.46a	71.39±4.48a	132.22±0.64a	25	黑麦草 <i>L. perenne</i>

同列不同小写字母表示梯度间差异显著 ($P < 0.05$)

第一,每块样地用1 m×1 m的样方框进行群落学调查,记录所有出现的物种种名并测定其高度和盖度,重复6次。第二,以1 m×1 m的样方框为边界挖取朝天委陵菜,重复6次,每个梯度内挑出30个完整的克隆片段,测量并记录朝天委陵菜间隔子长度、直径、分枝强度(分株数)和源株地上生物量,然后分割各部分编号带回实验室。在实验室内,各构件分别用信封装载放入80℃烘箱里,经24h后取出用电子天平(0.0001g)称重,计算生物量。第三,每个样地随机设置6个30 cm×30 cm的小样方,齐地刈割每个小样方中的所有植物装入自封袋编号,带回实验室测定地上生物量,然后挖取土柱(30 cm×30 cm×50 cm),每个样地用环刀(直径=4 cm)在0—50 cm土层范围内分5层间隔10 cm取土样,重复3次,同时每块样地需取0—50 cm混合土样,重复3次,所有鲜土样去除明显的石砾、植物根系和枯落物等杂质,装入编号的铝盒中,带回实验室测量土壤含水量与土壤容重,部分土样风干测量土壤有机质(重铬酸钾-外加热法),重复3次。

1.3 数据处理

本研究中所有原始数据全部采用Microsoft Excel 2013整理。为使朝天委陵菜的间隔子长度、直径、间隔子生物量和分株数数据符合正态分布,数据均经log₁₀转换,然后采用SPSS 21.0,利用线性回归的方法对间隔子长度、直径和分株数的关系进行研究,对同样地植物功能性状平均值的差异用单因素方差分析(One-way ANOVA),显著性水平均设为0.05。实验所有图表均用Microsoft Excel 2013和Sigma Plot 13.0进行绘制。

2 结果分析

2.1 湿地恢复演替过程中湿地群落特征及土壤特性

湿地恢复演替过程中湿地群落特征及土壤特性存在显著差异($P < 0.05$,表2)。从样地I到样地III,湿地群落的高度、盖度与地上生物量分别增大了3.68倍、15.97%和2.63倍;土壤含水量与土壤有机质分别增大了38.38%和43.70%,土壤容重呈相反趋势减小了18.71%。表明随着湿地恢复演替的进行,湿地植被恢复,土壤理化性质也得到改善。

2.2 湿地恢复演替过程中朝天委陵菜种群特征

湿地恢复演替过程中朝天委陵菜种群的生物学特征差异均显著($P < 0.05$,表3)。从样地I到样地III,

种群盖度减小了 69.25%; 基株密度、源株地上生物量与株高分别增大了 2.06 倍、3.08 倍和 6.89 倍。表明样地 I 朝天委陵菜的盖度占有绝对优势, 而在样地 III 通过高度优势和生物量积累也能够较好的适应环境。

表 2 湿地恢复演替过程中湿地群落特征和土壤理化性质(数值为平均值±标准误差, $n=18$)

Table 2 Community characteristics and soil properties during the restorative succession periods (mean ± SE, $n=18$)

梯度 Gradient	株高 Plant height/cm	盖度 Coverage/%	地上生物量 Aboveground biomass/(g/m ²)	土壤含水量 Soil moisture content/%	土壤有机质 Organic matter/(g/kg)	土壤容重 Bulk density/ (g/cm ³)
I	17.84±0.47c	80.61±0.80c	151.43±8.41c	18.94±0.61c	33.66±0.47c	1.39±0.23a
II	32.64±0.62b	87.26±0.88b	268.69±3.92b	22.90±0.70b	37.57±0.71b	1.27±0.18b
III	83.43±0.80a	93.48±0.91a	549.16±1.51a	26.21±0.54a	59.79±0.61a	1.13±0.09b

同列不同小写字母表示梯度间差异显著 ($P < 0.05$)

表 3 朝天委陵菜生物学特征在湿地恢复演替过程中的变化(数值为平均值±标准误差, $n=18$)

Table 3 Biological characteristics of *P. supina* during the restorative succession periods (Mean±SE, $n=18$)

梯度 Gradient	株高 Plant height /cm	盖度 Coverage /%	基株密度 Genet density	源株地上生物量 Ortet above-ground biomass/(g/m ²)
I	4.25±0.82c	73.50±0.37a	13±0.83c	1.75±0.42c
II	17.77±2.64b	35.84±0.21b	27±2.01b	3.62±0.63b
III	33.55±6.14a	22.60±0.18c	49±3.73a	6.14±1.40a

同列不同小写字母表示梯度间差异显著 ($P < 0.05$)

2.3 湿地恢复演替过程中朝天委陵菜间隔子性状和分枝强度的变化

如图 1 所示, 湿地恢复演替过程中朝天委陵菜间隔子长度、直径和分枝强度均存在显著差异 ($P < 0.05$)。从样地 I 到样地 III 朝天委陵菜间隔子长度和直径分别增大了 1.96 倍和 57.14%; 分枝强度呈现出相反的变化趋势减小了 80.54%。表明随着湿地恢复演替的进行, 朝天委陵菜由选择细而短的间隔子和密集的分枝转向粗壮的间隔子和稀疏的分枝或无间隔子与分枝。

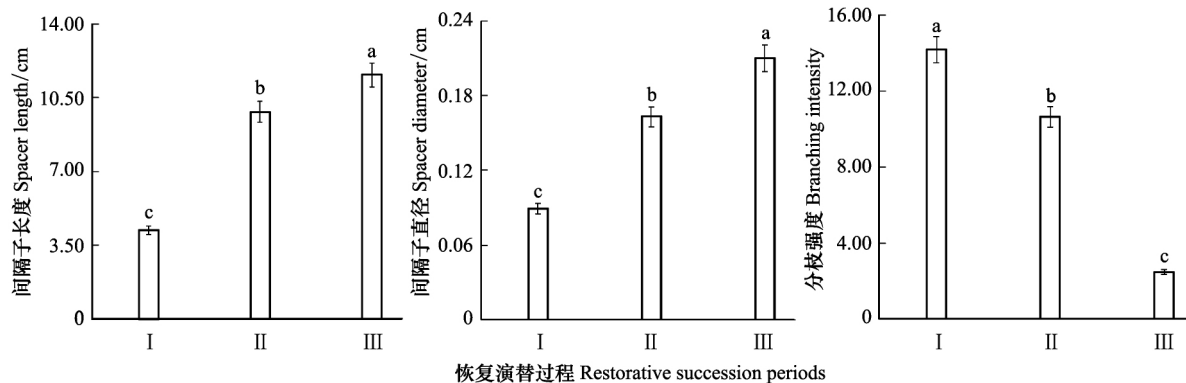


图 1 湿地恢复演替过程中朝天委陵菜间隔子长度、直径和分枝强度的变化

Fig.1 Changes in spacer length, diameter and branching intensity of *P. supina* during the restorative succession periods

不同小写字母表示梯度间差异显著 ($P < 0.05$)。I 5a; II 15a; III 25a

2.4 湿地恢复演替过程中朝天委陵菜间隔子长度、直径和分枝强度的关系

湿地恢复演替过程中朝天委陵菜间隔子长度、直径与分枝强度的关系均存在显著差异 ($P < 0.05$, 图 2), Pearson 相关性分析表明 朝天委陵菜间隔子长度与分枝强度在 3 个样地均呈显著负相关关系 ($y_I = -1.09x + 1.83$, $R^2 = 0.79$, $y_{II} = -0.82x + 1.77$, $R^2 = 0.65$, $y_{III} = -1.02x + 1.39$, $R^2 = 0.81$, $P < 0.05$, 图 2) 间隔子直径与分枝强度在 3 个样地也均呈显著负相关关系 ($y_I = -0.31x + 0.91$, $R^2 = 0.64$, $y_{II} = -0.99x + 0.19$, $R^2 = 0.66$, $y_{III} =$

$-1.32x+0.56$, $R^2=0.58$, $P < 0.05$, 图 2) 表明分枝强度随着间隔子长度与直径的增加呈现出减少的趋势。

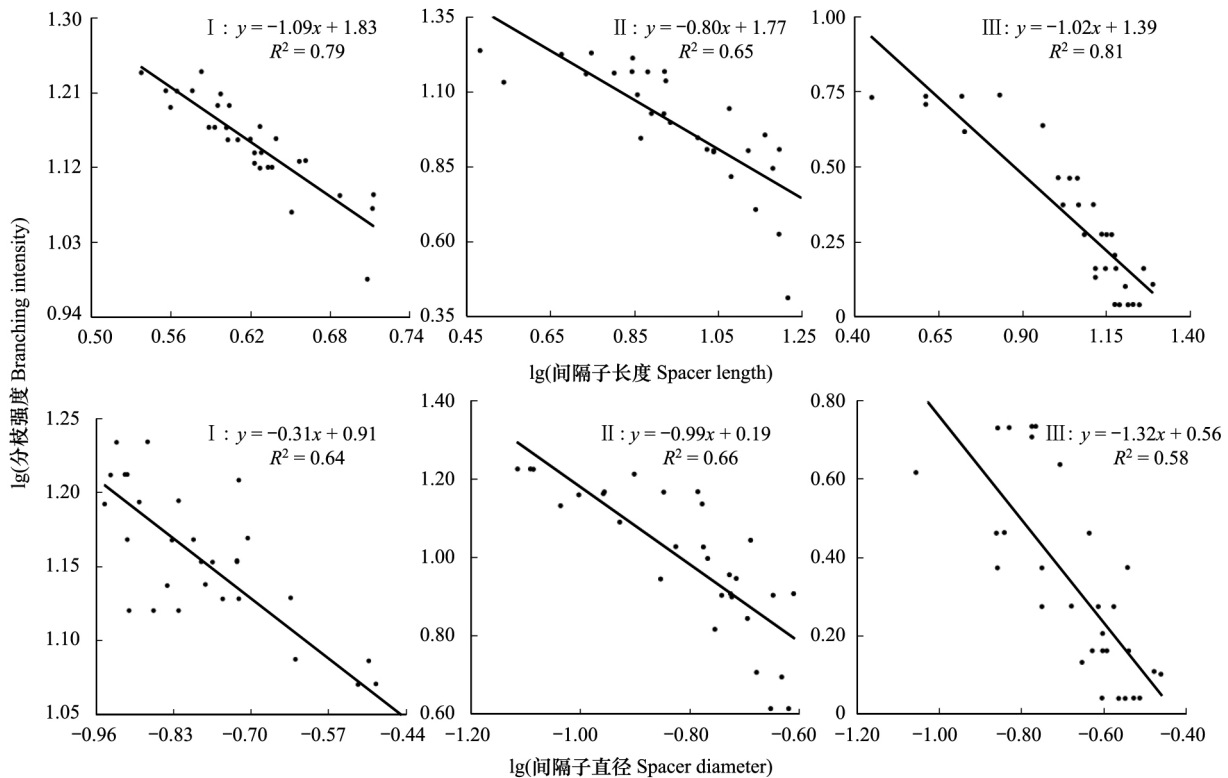


图 2 湿地恢复演替过程中朝天委陵菜间隔子长度、直径与分枝强度的关系

Fig.2 Relationship between spacer length and diameter, branching intensity of *P. supina* during the restorative succession periods

3 讨论

湿地恢复演替主要改变土壤环境和群落结构,以及由此产生的种间、种内的依赖和竞争关系^[20],当克隆植物生长在不同资源水平的生境时,会通过克隆整合与克隆分工^[21]调整其构件大小和生长结构以实现觅食搜寻和资源共享,进而建立一种自然筛选过程中的权衡和补偿机制^[22]。本研究发现,湿地恢复演替过程中的湿地群落,从样地 I 到样地 III,朝天委陵菜间隔子长度和直径呈增大趋势,分枝强度呈减小趋势;间隔子长度、直径与分枝强度均呈显著的负相关关系($P < 0.05$),反映了朝天委陵菜在异质性生境中的表型可塑性机制和生存策略。

克隆植物的觅食行为要求克隆分株放置格局与生境资源异质性之间精细协调^[23],这往往由克隆植物的基株、分株和间隔子等构件特征参数在不同生境中的差异得到体现^[24]。样地 I 恢复时间较短,群落内光资源充足(表 2),朝天委陵菜选择矮小、匍匐的基株和密集的分株(表 3),并降低间隔子长度与直径(图 2),使间隔子长度、直径均与分枝强度呈显著的负相关关系($P < 0.05$)。原因是:1) 朝天委陵菜虽占据了湿地群落的绝对资源优势(表 2,表 3),但生物量水平相对较低(表 2)。朝天委陵菜一方面选择较低的间隔子长度(图 1),缩短传输距离,减少向外扩张的成本和耗费;另一方面,通过生长密集的分株,增强植株自身觅食能力的同时提升朝天委陵菜单位面积内空间和资源的利用强度^[25],最终形成了聚集程度较高的单一优势种群斑块(表 2,表 3),这是维持种群持续存在的机制之一,也是获取资源的一种生态对策实现。此结果与 Grime^[26]理论相一致,即:在有利生境中,植物通过快速生长,迅速占据空间并提高资源可利用性以缩短资源枯竭期;2) 前期耕作导致样地土壤表层疏松且养分聚集^[27],土壤透气性较高,适宜朝天委陵菜分株定植(表 2)。此时,朝天委陵菜通过减小间隔子直径(图 1),降低储存、运输资源和能量的投资,将更多生物量用于增加分株,企图通

过繁殖扩展和垄断区域资源提高自身竞争优势^[28]。密集的匍匐茎网状结构,提高了种群盖度(表3),能够保持土壤营养物质^[29],但是朝天委陵菜几乎“独占”式的繁殖策略一定程度上不利于其他物种定植,导致群落水平上稳定性和物种多样性的降低^[30]。

平衡生长假说认为植物会对不同器官进行植物体生物量的目的性和差异化供给,并形成最优的分配机制^[31],使植物塑造出不同的生理和形态结构来最大化的获取水分、养分、光照等必需资源以适应特定的环境^[32]。样地Ⅲ恢复时间最长,群落内部对光和空间资源的竞争剧烈(表2);多年生密丛型植物黑麦草成为优势种群(表1),朝天委陵菜面临着很大的生存和繁衍压力(表3)。为增强地上植株的捕光能力,朝天委陵菜将更多生物量用于基株密度和高度构建(表3),呈直立生长,并生长了粗而长的间隔子,降低分枝强度,导致间隔子长度、直径与分枝强度均呈显著的负相关关系($P < 0.05$),主要原因如下:1)随着湿地恢复演替的进行,湿地群落植株趋于“细长”(表2),易倒伏,有机质分解更缓慢^[33],弱小的克隆分株难以定植^[34]。此时,朝天委陵菜选择减少分株(图1),并使间隔子长度的变率达到最大值(图1),分散状放置摄食位点,在更大的空间内,占据和获取必要的生境资源,增强朝天委陵菜对光资源的利用能力和觅食能力,克服因不易获得足够的光和空间而造成的同化力不足、生长缓慢的缺点,同时企图通过克隆生长将克隆分株放置于环境条件良好的区域;2)土壤含水量高,容重低(表2),土壤通透性变差,导致根系呼吸速率降低^[35]。朝天委陵菜选择减少对分株的生物量投资比例,减少摄食位点的投放,并增大间隔子直径,将更多光合产物储存在匍匐茎中,在满足植株地下部分基本需求的同时,也可增加斑块最外层分株独立后的生存机会,进一步完善朝天委陵菜的源-汇体系,这与Bell和Galloway^[36]得出的“克隆植物在遮荫条件下产生很少分株的反应格局”的结论一致。

随着恢复演替的进行和发展,植被与土壤之间不断进行着物质和能量的交换,通过改变微生态环境,为新物种的不断入侵和旧物种的消失创造条件^[37],在湿地恢复演替过程中,湿地群落植被类型趋于多样,植株趋于高大密集,群落内对于光、土壤养分及空间资源的竞争剧烈(表1);多年生植物黑麦草的快速生长使得朝天委陵菜面临着较大的种间胁迫,斑块聚集度降低(表1,表3),植被恢复对土壤养分的消耗使土壤有机质含量增长不显著(表2),有限的可获得资源无法满足前期生长的聚集分株,互通交织的匍匐茎网络系统也使得基株用于克隆整合的代价巨大,种群适合度随之降低,为维持生存,朝天委陵菜既要提高分株觅食能力,保证种群空间分布聚集强度和斑块稳固性,又需要提升自身空间拓展能力,扩大分布区域,寻觅新的生境,逐步扩大种群空间生态位,所以在样地Ⅱ选择了间隔子长度、直径、分株数都介于样地Ⅰ与样地Ⅲ之间的优化配置模式(图1),并由匍匐型逐渐转向直立、半直立,这体现了克隆植物在异质生境中由“占据”转向“忍耐”的必然趋势^[38]。

4 结论

克隆可塑性表现在克隆植物形态、生理和生长特征上,可被选择并使植物更好适应异质性生境。随着沼泽湿地恢复演替的进行,朝天委陵菜由选择短而细的间隔子与密集的分株,进行资源垄断、快速发展的占据策略转向生长长而粗的间隔子,植株生长稀疏,或者不生长间隔子与分株,通过种群迁移,寻觅新的生境的生存策略。上述结果说明,沼泽湿地特殊生境条件下,恢复演替时间的长短对研究区朝天委陵菜种群变化和生存策略选择具有很大的影响。朝天委陵菜间隔子长度与直径、分株强度对湿地恢复演替时间变化响应关系的明确,为其在湿地环境中的生长评估提供了科学依据,当然,为了更准确的揭示朝天委陵菜的生态适应性以及对湿地生态系统发展的科学价值,本研究还需要从气候变化、土壤理化性质、植物入侵等方面做深入研究。

参考文献(References):

- [1] 董鸣. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社, 2011.
- [2] Pluess A R, Frei E, Kettle C J, Hahn T., Ghazoul J. Plant growth and fitness of *Scabiosa columbaria* under climate warming conditions. *Plant Ecology & Diversity*, 2011, 4(4): 379-389.
- [3] Yu F H, Wang N, He W M, Chu Y, Dong M. Adaptation of rhizome connections in drylands: increasing tolerance of clones to wind erosion. *Annals of Botany*, 2008, 102(04): 571-577.

- [4] Sharma P, Asaeda T, Fujino T. Effect of water depth on the rhizome dynamics of *Typha angustifolia*. *Wetlands Ecology and Management*, 2008, 16(01): 43.
- [5] Winkler E, Fischer M. Two fitness measures for clonal plants and the importance of spatial aspects. *Plant Ecology*, 1999, 141(1/2): 191-199.
- [6] He W M, Alpert P, Yu F H, Zhang L L, Dong M. Reciprocal and coincident patchiness of multiple resources differentially affect benefits of clonal integration in two perennial plants. *Journal of Ecology*, 2011, 99(05): 1202-1210.
- [7] Douhovnikoff V, Dodd R S. Epigenetics: a potential mechanism for clonal plant success. *Plant Ecology*, 2015, 216(2): 227-233.
- [8] de Kroon H, Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: The foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 1995, 83(01): 143-152.
- [9] 张全军, 于秀波, 胡斌华. 鄱阳湖南矶湿地植物群落分布特征研究. *资源科学*, 2013, 35(01): 42-49.
- [10] 武玉珍, 张峰. 山西桑干河流域湿地植被优势种群分布格局研究. *植物研究*, 2006, 26(06): 735-741.
- [11] Edwards A L, Lee D W, Richards J H. Responses to a fluctuating environment: effects of water depth on growth and biomass allocation in *Eleocharis cellulosa* Torr (Cyperaceae). *Canadian Journal of Botany*, 2003, 81(09): 964-975.
- [12] 赵磊, 智颖飙, 李红丽, 安树青, 邓自发, 周长芳. 初始克隆分株数对大米草表型可塑性及生物量分配的影响. *植物生态学报*, 2007, 31(04): 607-612.
- [13] 胡俊靖, 陈双林, 郭子武, 杨清平, 李迎春. 间隔子长度对美丽箬竹克隆分株水分生理整合效应的影响. *西北植物学报*, 2015, 35(12): 2532-2541.
- [14] Riis T, Lambertini C, Olesen B, Clayton J S, Brix H, Sorrell B K. Invasion strategies in clonal aquatic plants: are phenotypic differences caused by phenotypic plasticity or local adaptation?. *Annals of Botany*, 2010, 106: 813-822.
- [15] 王赛宵. 唐古特白刺的克隆生长及种群结构研究. [D]. 北京: 中国林业科学研究院, 2012.
- [16] 吴建慧, 李雪, 王玲. 2种委陵菜叶片结构和生理指标对干旱胁迫的生理响应. *草地学报*, 2015, 23(01): 125-129.
- [17] 马青青, 刘建军, 余鸽, 刘伟, 马亦生. 佛坪国家级自然保护区秦岭箭竹克隆结构的 SSR 分析. *生态学报*, 2016, 36(20): 6496-6505.
- [18] Van Drunen W E, Van K M, Dorken M E. Consequences of clonality for sexual fitness: Clonal expansion enhances fitness under spatially restricted dispersal. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(29): 8929.
- [19] Liu F, Liao Y Y, Li W, Chen J M, Wang Q F, Motley T J. The effect of pollination on resource allocation among sexual reproduction, clonal reproduction, and vegetative growth in *sagittaria potamogetifolia*, (Alismataceae). *Ecological Research*, 2010, 25(03): 495-499.
- [20] Zhang J T. Succession analysis of plant communities in abandoned croplands in the eastern Loess Plateau of China. *Journal of Arid Environments*, 2005, 63(02): 458-474.
- [21] 张继义, 赵哈林, 崔建垣, 李玉霖, 苏永中. 沙地植被恢复过程中克隆植物分布及其对群落物种多样性的影响. *林业科学*, 2005, 41(01): 5-9.
- [22] Pinno B D, Wilson S D. Nitrogen translocation between clonal mother and daughter trees at a grassland-forest boundary. *Plant Ecology*, 2014, 215(3): 347-354.
- [23] Oborny B, Englert P. Plant growth and foraging for a patchy resource: A credit model. *Ecological Modelling*, 2012, 234: 20-30.
- [24] Xie X F, Song Y B, Zhang Y L, Pan X, Dong M. Phylogenetic meta-analysis of the functional traits of clonal plants foraging in changing environments. *Plos One*, 2014, 9(09): e107114.
- [25] 廖明隽, 王其兵, 宋明华, 董鸣. 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(01): 33-38.
- [26] Grime J P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester: Wiley, 1979.
- [27] 师阳阳, 陈云明, 张光辉, 王兵. 不同退耕年限撂荒地植物多样性及生物量分析. *水土保持研究*, 2012, 19(06): L 36-40, 44-44.
- [28] 杨允菲, 邢福. 松嫩平原杂类草草甸阿尔泰狗娃花无性系种群构件年龄结构. *应用生态学报*, 2008, 19(04): 757-762.
- [29] Shumway S W. Physiological integration among clonal ramets during invasion of disturbance patches in a New England salt marsh. *Annals of Botany*, 1995, 76(03): 225-233.
- [30] Karagatzides J D, Manson H R, Tsuji L J S. Spatial distribution and performance of *Scirpus americanus*, ramets across a temperate intertidal marsh resource gradient. *Plant Ecology*, 2002, 169(02): 215-226.
- [31] Voisenek L A C J, Rijnders J H G M, Peeters A J M, Van de Steeg H M, De Kroon H. Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities. *Ecology*, 2004, 85(01): 16-27.
- [32] Alpert P, Mooney H A. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes. *Vegetatio*, 1996, 122(01): 83-93.
- [33] Evans J P. The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, 1992, 89(02): 265-276.
- [34] Herben T. Physiological integration affects growth form and competitive ability in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, 2004, 18(5/6): 493-520.
- [35] 壕芳, 张万军, 刘秀萍. 太行山低山丘陵区植被及土壤养分变化规律研究. *水土保持通报*, 2010, 30(01): 39-42, 99-99.
- [36] Bell D L, Galloway L F. Population differentiation for plasticity to light in an annual herb: Adaptation and cost. *American Journal of Botany*, 2008, 95(01): 59-65.
- [37] Baer S G, Bach E M, Meyer C K, Du Preez, C C, Six J. Belowground ecosystem recovery during Grassland restoration: South African Highveld compared to US Tallgrass Prairie. *Ecosystems*, 2015, 18(3): 390-403.
- [38] 程立丽, 李德志, 朱志玲, 何莹莹, 王浩, 纪倩倩, 刘微, 陈慧娟, 赖苏雯. 克隆植物结缕草的水分生理整合格局特征及其生态效应分析. *西北植物学报*, 2013, 33(07): 1442-1451.