

根状茎型植物扁秆荆三棱对土壤养分异质性尺度和对比度的生长响应

彭一可 罗芳丽 李红丽 于飞海*

北京林业大学自然保护区学院, 北京 100083

摘要 土壤养分的空间异质性在自然界普遍存在, 而克隆植物被认为能很好地适应和利用土壤养分异质性。尽管尺度和对比度是异质性的两个重要属性, 但有关土壤养分异质性的尺度和对比度及其交互作用对克隆植物生长和分株分布格局影响的研究仍比较缺乏。在一个温室实验中, 根状茎型草本克隆植物扁秆荆三棱(*Bolboschoenus planiculmis*) (异名扁秆蔗草(*Scirpus planiculmis*))被种植在由高养分斑块和低养分斑块组成的异质性环境中。实验为两种尺度处理(大斑块和小斑块)和两种对比度处理(高对比度和低对比度)交叉组成的4种处理组合。在每个处理中, 高养分和低养分斑块的总面积相同; 在所有4种处理中, 土壤养分的总量也完全相同。无论在整个克隆(植株)水平, 还是在斑块水平, 尺度、对比度及其交互作用对扁秆荆三棱的生物量、分株数、根状茎长和块茎数的影响均不显著。然而, 在斑块水平, 扁秆荆三棱在高养分斑块中的生物量、分株数、根状茎长和块茎数均显著高于低养分斑块, 而在高养分斑块中相邻分株间的距离(间隔物长)小于低养分斑块, 并且这种效应均不依赖于斑块尺度的大小和对比度的高低。因此, 在土壤养分异质性环境中, 扁秆荆三棱可以通过缩短间隔物长, 并可能通过提高根状茎的分枝强度, 把较多的分株和潜在分株放置在养分条件好的斑块中。这种响应格局体现出克隆植物的觅食行为, 有利于整个克隆对异质性资源的吸收和利用。然而, 该实验中的尺度和对比度对扁秆荆三棱分株的放置格局均没有显著效应。作者推测, 在一个更大的斑块尺度和(或)对比度范围内, 扁秆荆三棱对土壤养分异质性的响应可能不同。因此, 下一步的研究应涉及更广泛的尺度和对比度。

关键词 克隆植物, 环境异质性, 觅食行为, 斑块对比度, 斑块尺度, 斑块大小, 可塑性

Growth responses of a rhizomatous herb *Bolboschoenus planiculmis* to scale and contrast of soil nutrient heterogeneity

PENG Yi-Ke, LUO Fang-Li, LI Hong-Li, and YU Fei-Hai*

College of Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

Abstract

Aims Spatial heterogeneity in soil nutrients is common in nature, and clonal plants are supposed to be able to better use spatially heterogeneously distributed soil nutrients. Although scale and contrast are two of the most important elements of spatial heterogeneity, few studies have tested effects of scale and contrast of soil nutrient heterogeneity on the growth of clonal plants.

Methods We conducted a greenhouse experiment in which we grew individual ramets of a rhizomatous clonal plant, *Bolboschoenus planiculmis* (synonym *Scirpus planiculmis*), in heterogeneous conditions consisting of nutrient-rich and nutrient-poor patches. The experiment had two levels of patch scale (large vs. small patch) crossed with two levels of patch contrast (high vs. low contrast), thereby consisting of four treatments. In each treatment, the total area of the nutrient-rich patches and that of the nutrient-poor patches were the same, and the total amount of soil nutrients was also the same in all the four treatments.

Important findings At both clone (whole plant) level and patch level, patch scale, contrast or their interaction did not significantly affect biomass, number of ramets, total rhizome length or number of tubers of *B. planiculmis*. At the patch level, however, biomass, number of ramets, total rhizome length and number of tubers of *B. planiculmis* were significantly greater in the nutrient-rich patches than in the nutrient-poor ones, whereas spacer length (i.e., distance between adjacent ramets) was smaller. Such effects depended on neither patch scale nor patch contrast. Therefore, when growing in environments with heterogeneous soil nutrients, *B. planiculmis* was able to

shorten its spacer length and likely also increased branching intensity of the rhizomes, such that more ramets and tubers (i.e., potential ramets) were placed in nutrient-rich patches. These responses are generally considered one aspect of the foraging behavior of clonal plants and are thought to be adaptive. However, the patch scale or contrast designed in the present experiment could not affect the placement of the ramets in the heterogeneous environments. We presume that the responses of *B. planiculmis* are likely different if a wider range of scale and contrast is used and thus future studies to test effects of scale and contrast of resource heterogeneity should consider a wider range of scale and/or contrast.

Key words clonal plant, environmental heterogeneity, foraging behavior, patch contrast, patch scale, patch size, plasticity

在自然生境中, 氮、磷和钾等植物生长和繁殖所必需的土壤养分元素在水平空间的分布通常是异质性(非均匀性)的(Jackson & Caldwell, 1993; 梁士楚等, 2007; Li *et al.*, 2008; 董鸣等, 2011)。土壤养分异质性的普遍存在使得它可以在不同层次上影响生态学的格局与过程(Hutchings *et al.*, 2003)。例如, 土壤异质性可以影响植物个体的形态、生理和生长(Wijesinghe & Hutchings, 1997, 1999; He *et al.*, 2004, 2011; Roilola *et al.*, 2007; Du *et al.*, 2009), 影响植物种群的维持和扩散(Day *et al.*, 2003a, 2003b), 修饰种内和种间关系(Fransen *et al.*, 2001; Day *et al.*, 2003c; Mommer *et al.*, 2011; Zhou *et al.*, 2012), 甚至导致群落结构和生态系统功能的改变(Maestre *et al.*, 2005; Wijesinghe *et al.*, 2005; Maestre & Reynolds, 2006; García-Palacios *et al.*, 2011)。

尺度(scale)是刻画环境异质性的最重要的特征之一(Kotliar & Wiens, 1990; Stuefer, 1996; 董鸣等, 2011), 而植物对土壤养分异质性的响应可能与其尺度大小密切相关。在某一空间尺度, 土壤养分异质性可以影响一个植物个体的生长和繁殖过程, 而在另一个尺度, 土壤养分异质性对这些过程却可能没有效应(Wijesinghe & Hutchings, 1997; Wang *et al.*, 2012)。小尺度(如cm水平)的土壤养分异质性可以影响植物某种器官(如根系和叶片)的生长、形态和分布, 但不一定会影响整个植株的生长。对于由分株组成的克隆植物个体, 某一尺度的养分异质性可能影响分株的生长、形态和分布, 但并不一定会影响整个克隆的生长。然而, 目前有关土壤养分异质性的尺度对克隆植物生长影响的研究仍比较缺乏(Wijesinghe & Hutchings, 1997; Wang *et al.*, 2012)。

养分对比度(contrast), 即相邻斑块中土壤养分水平的差异程度, 是土壤养分异质性的另一个重要

因素(Kotliar & Wiens, 1990; Stuefer, 1996; 董鸣等, 2011)。绝对的同质性环境可以看做是不存在对比度(或对比度为0)的环境, 但这种绝对的同质性环境在自然界可能并不存在。对植物而言, 环境异质性是相对的: 在对比度非常低的情况下, 植物可能感知不到异质性的存在, 从而视异质性环境为同质, 即对异质性并不发生响应; 只有对比度超过一定的阈值, 植物才能感知到异质性的存在, 从而产生一定的形态、生理或生长反应(Wijesinghe & Hutchings, 1999; Guo *et al.*, 2011; Liu *et al.*, 2012)。如果植物对异质性环境产生响应, 那么对比度越高, 植物对异质性的响应可能也就更为强烈(Friedman & Alpert, 1991; 张丽丽等, 2007; Guo *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2011)。然而, 克隆植物对土壤养分异质性响应的研究大多是比较克隆植物对同质性和异质性环境的响应(Slade & Hutchings, 1987; Birch & Hutchings, 1994; Stuefer *et al.*, 1996; Dong & Alaten, 1999; He *et al.*, 2011; Zhou *et al.*, 2012), 而不同对比度的养分异质性环境对克隆植物生长影响的研究仍然比较缺乏(Wijesinghe & Hutchings, 1999; Zhang & He, 2009)。

克隆植物广泛存在于植物界, 是许多自然和人工生态系统中的优势物种(董鸣等, 2011)。由于克隆生长过程, 克隆植物具有比非克隆植物更加复杂的等级和构件结构, 其遗传学个体(即基株)能够占据相对较大的水平空间, 并且形体上相连的分株之间可以进行物质与资源的交流和共享(董鸣等, 2011; 杨允菲和祝廷成, 2011)。因此, 在自然界中, 克隆植物经常经历不同尺度和对比度的土壤养分异质性环境, 并可能在器官、分株、克隆片段和基株等不同层次上对土壤养分异质性产生适应性反应。例如, 分株水平的选择性放置可以影响整个克隆对资源丰富斑块中资源的获取, 进而可能影响整个克隆的

生长和繁殖,表现出分株水平的觅食行为(董鸣等, 2011)。类似的,分株根系对局部高养分的响应,可能增加对局部丰富资源的获取,表现出器官(如根系)水平的觅食行为。然而,目前同时讨论土壤养分异质性的尺度和对比度对克隆植物生长影响的研究仍十分缺乏(Wijesinghe & Hutchings, 1999)。

本实验的研究对象扁秆荆三棱(*Bolboschoenus planiculmis*) (异名扁秆蔗草(*Scirpus planiculmis*))是一种在我国广泛分布的根状茎型草本植物。我们将扁秆荆三棱的独立分株种植在由高养分斑块和低养分斑块组成的4种不同尺度和对比度的异质性环境中,研究环境异质性的尺度和对比度对克隆植物生长的影响,拟回答以下科学问题: (1)在土壤异质性环境中,克隆植物的分株数和生物量在高养分斑块中的分布是否高于低养分斑块? (2)养分斑块尺度是否影响克隆植物的生长以及分株在高养分斑块中的分布? (3)养分斑块对比度是否影响克隆植物的生长以及分株在高养分斑块中的分布? (4)养分尺度和对比度之间是否存在交互效应?

1 材料和方法

1.1 植物种

扁秆荆三棱是莎草科多年生草本植物,能够通过产生根状茎和块茎(tuber)进行无性繁殖,也可通过产生种子进行有性繁殖。植株高度可超过1 m,叶片扁平,宽2–5 mm。多分布在水分条件良好的环境,如河岸、沼泽、稻田等,广泛分布于我国东北、内蒙古、山西、河北、河南、山东、江苏、浙江、云南、甘肃、青海、新疆和北京,在日本和朝鲜也有分布。花期为5–6月,果期为7–9月。花序为聚伞花序,短缩成头状;果实为小坚果,倒卵形或宽倒卵形(中国科学院中国植物志编辑委员会, 1961)。

1.2 材料采集和实验设计

实验材料于2010年5月采集自北京市昌平区沙河县北沙河河岸带的扁秆荆三棱种群。沿北沙河河岸,每隔10–15 m选取一个取样点,共8个;每个地点设立一个25 cm × 25 cm样方,小心地将样方内的所有扁秆荆三棱分株挖掘出,带到北京林业大学林业科技股份有限公司的温室内进行培养。

2010年6月,从250多株扁秆荆三棱分株中选取32株长势和高度相似的分株,分别种植在32个长、宽和高分别为37.5、27.5和14.0 cm的塑料盒的中心

位置(图1)。盒内装有12 cm深的土壤,由高养分土壤斑块和低养分土壤斑块组成(图1)。实验采用两因素的因子实验设计,包括斑块尺度(大斑块和小斑块两个水平)和斑块对比度(高对比度和低对比度两个水平)两个因素,共4个处理(图1)。对于大斑块处理,每个盒子被均匀划分为4个部分(斑块),相邻的两个部分分别填充高养分和低养分土壤(图1)。对于小斑块处理,每个盒子被均匀划分为8个斑块,相邻斑块中分别填充高养分和低养分土壤(图1)。在低对比度处理中,高养分斑块中的土壤为营养土(由草炭腐殖土、松针土、叶糠阔叶土和长效有机肥常年发酵而来,生产厂商为河北省保定市徐水县史各庄长春花土厂)和河沙按照体积比7:3均匀混合而成,而低养分斑块中的土壤为营养土和河沙按照体积比3:7均匀混合而成(图1)。在高对比度处理中,高养分斑块中的土壤为营养土和河沙按照体积比9:1均匀混合而成,而低养分斑块中的土壤为营养土和河沙按照体积比1:9均匀混合而成(图1)。每个处理设

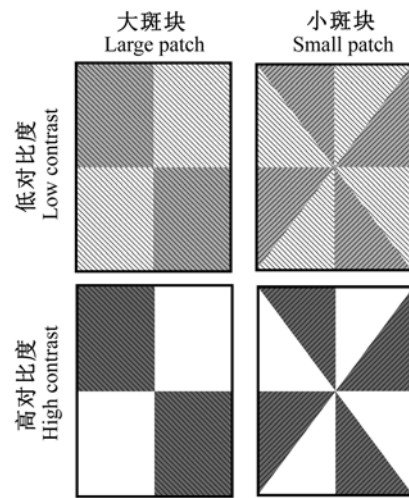


图1 实验设计图。实验包含斑块尺度和斑块对比度两个因子,共4个处理。其中,斑块尺度有大斑块(每个盒子划分为4个土壤斑块,左图)和小斑块(每个盒子划分为8个土壤斑块,右图)两个水平;斑块对比度有低对比度(高养分斑块(每个盒子中的深色部分)和低养分斑块(每个盒子中的浅色部分)中养分比为7:3,上图)和高对比度(高养分斑块和低养分斑块中养分比为9:1,下图)两个水平。

Fig. 1 Schematic representation of the experimental design. The experiment had two factors, i.e., patch scale (large vs. small patch) and patch contrast (high vs. low contrast), and thus four treatments. For the large patch treatment each box was divided into four large patches (left), and for the small patch treatment each box was divided into eight small patches (right). For the low contrast treatment the nutrient ratio in the high (dark color) and low nutrient patches (light color) was 7:3 (top), whereas the ratio was 9:1 for the high contrast treatment (bottom).

置8个重复。每kg (干物质)营养土中含总氮(7.16 ± 0.28) g (平均值 \pm 标准误差, $n = 3$, 下同)、总磷(3.13 ± 0.09) g和有机质(116.3 ± 11.5) g, 而每kg (干物质)河沙中含总氮(0.065 ± 0.003) g、总磷(0.64 ± 0.02) g和有机质(1.40 ± 0.07) g。所有盒子中营养土和沙子的总量完全一致, 因此, 总的土壤养分含量也完全相同。

实验从2010年6月10日开始, 10月10日结束(收获)。在实验过程中, 温室内的平均温度为 $23.6\text{ }^{\circ}\text{C}$, 平均湿度为73.8%。每隔2–3天, 在每个盒子内缓慢喷洒适量的自来水, 以保持土壤湿润, 使得水分不能成为扁秆荆三棱生长的限制因子。实验结束时, 在高对比度处理中, 每kg (干物质)高养分土含总氮(2.16 ± 0.15) g、总磷(1.54 ± 0.17) g和有机质(13.37 ± 0.62) g, 而每kg低养分土含总氮(0.46 ± 0.02) g、总磷(0.81 ± 0.03) g和有机质(2.10 ± 0.12) g; 在低对比度处理中, 每kg高养分土含总氮(1.94 ± 0.14) g、总磷(1.29 ± 0.10) g和有机质(10.80 ± 0.83) g, 而每kg低养分土含总氮(0.84 ± 0.06) g、总磷(0.89 ± 0.07) g和有机质(5.34 ± 0.77) g。

1.3 数据收集

在实验收获时, 统计每个盒子内高养分斑块和低养分斑块中扁秆荆三棱的分株数和球茎数, 测量高养分斑块和低养分斑块中扁秆荆三棱的根状茎长和间隔物长(spacer length, 即相邻分株的距离)。然后, 将母株(起始分株)分叶片、叶鞘和根收获, 并将高养分斑块和低养分斑块中的分株分别分为叶片、叶鞘、根和根状茎收获。各部分植物材料放置在 $70\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱烘至恒重, 测定生物量。

1.4 数据分析

在实验过程中, 大斑块低对比度处理中的1株植株意外折断, 因此, 在数据分析过程中该株植物的数据被排除。我们从整个植株(克隆)水平和斑块水平分别进行分析。扁秆荆三棱在克隆水平的生长和形态指标是基于整个盒子内所有分株个体的生长和形态。例如, 克隆水平的生物量是一个盒子内的母株生物量、高养分斑块分株生物量和低养分斑块分株生物量之和, 而根冠比是盒子内所有根系生物量除以盒子内除根系之外所有其他部分的生物量。在斑块水平, 我们仅分析每个盒子内高养分斑块中的分株和低养分斑块中的分株, 而母株的相应指标未统计在内, 这是因为母株既不属于高养分斑

块, 也不属于低养分斑块。

在克隆水平, 我们首先采用两因素多变量方差分析(two-way MANOVA)检验斑块尺度和对比度对扁秆荆三棱生长和形态的整体效应, 然后采用两因素(单变量)方差分析(two-way ANOVA)检验斑块尺度和对比度对扁秆荆三棱每一个生长(生物量、分株数、根状茎长和球茎数)和形态特征(间隔物长和根冠比)的影响。在斑块水平, 我们首先采用三因素多变量方差分析(three-way MANOVA)研究斑块内养分水平(高养分和低养分)、斑块尺度和对比度对扁秆荆三棱的整体效应, 然后采用三因素(单变量)方差分析(three-way ANOVA)检验养分水平、尺度和对比度对扁秆荆三棱每个生长和形态特征的影响。在进行方差分析前, 对数据进行正态性检验和方差齐性检验(Levene's test)。数据分析所采用的统计软件为SPSS 17.0。

2 结果

2.1 克隆水平

MANOVA的结果表明, 在克隆水平, 斑块尺度在整体上显著影响扁秆荆三棱的生长和形态(Wilks' Lambda = 0.56, $F_{6,22} = 2.92$, $p = 0.30$), 而斑块对比度、尺度 \times 对比度均无显著效应(Wilks' Lambda = 0.63–0.70, $F_{6,22} = 1.58$ – 2.18 , $p = 0.09$ – 0.20)。斑块尺度、斑块对比度及其交互作用对扁秆荆三棱克隆(整个植株)的生物量、分株数、总根状茎长和块茎数的影响均不显著(表1; 图2A–D)。同时, 斑块尺度、斑块对比度及其交互作用对扁秆荆三棱整个植株的平均间隔物长影响也不显著(表1; 图2E)。然而, 斑块大小及其与斑块对比度的交互作用显著影响扁秆荆三棱的根冠比(表1; 图2F)。在低对比度处理下, 小斑块中植株的根冠比显著高于大斑块, 而在高对比度处理下, 斑块大小对根冠比没有显著效应(图2F)。

2.2 斑块水平

MANOVA的结果表明, 在斑块水平, 斑块内养分水平在整体上显著影响扁秆荆三棱的生长和形态(Wilks' Lambda = 0.33, $F_{6,49} = 16.26$, $p < 0.001$), 而斑块尺度、对比度、尺度 \times 对比度及其与斑块内养分水平的交互作用均无显著效应(Wilks' Lambda = 0.80–0.99, $F_{6,49} = 0.11$ – 2.02 , $p = 0.08$ – 0.99)。斑块内土壤的养分水平显著影响扁秆荆三棱在斑块水

表1 土壤养分异质性的尺度和对比度对扁秆荆三棱整个克隆(植物)的生长和形态特征的影响**Table 1** Effects of scale and contrast of soil nutrient heterogeneity on growth and morphology of *Bolboschoenus planiculmis* at clone (whole plant) level

	尺度 Scale (S)	对比度 Contrast (C)	C × S
生物量 Biomass	0.32 ^{ns}	0.53 ^{ns}	0.15 ^{ns}
分株数 Number of ramets	0.55 ^{ns}	0.48 ^{ns}	2.09 ^{ns}
根状茎长 Rhizome length	0.11 ^{ns}	1.86 ^{ns}	0.03 ^{ns}
块茎数 Number of tubers	0.56 ^{ns}	0.55 ^{ns}	0.51 ^{ns}
间隔物长 Spacer length	0.02 ^{ns}	1.32 ^{ns}	0.99 ^{ns}
根冠比 Root to shoot ratio	14.44 [*]	3.46 ^{ns}	9.93 ^{**}

所有效应的自由度均为1, 27。**, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p \geq 0.05$ 。Degree of freedom is 1, 27 for all the effects. **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p \geq 0.05$ 。

平的生物量、分株数、根状茎长和块茎数(表2)。在高养分斑块内, 扁秆荆三棱的生物量、分株数、根状茎长和块茎数均显著高于低养分斑块(图3A–D), 并且这种效应均不依赖于斑块尺度的大小和对比度的高低(表2: 养分水平与尺度和对比度的交互作用均不显著)。斑块尺度、对比度及其交互作用均不显著影响斑块水平扁秆荆三棱的生物量、分株数、根状茎长和块茎数(表2; 图3A–D)。

斑块内土壤的养分水平显著影响斑块水平扁秆荆三棱的间隔物长(表2)。在高养分斑块内, 扁秆荆三棱分株间的间隔物长显著小于低养分斑块(图3E), 并且这种效应不依赖于斑块尺度和对比度(表2: 养分水平与尺度和对比度的交互作用均不显著)。斑块尺度、对比度及其交互作用均不显著影响斑块水平扁秆荆三棱的间隔物长(表2; 图3E)。整体而言, 高养分斑块内扁秆荆三棱的根冠比与低养分斑块相比不存在显著差异(表2, 养分效应 $p > 0.05$), 但养分水平、斑块尺度和斑块对比度三者的交互作用显著影响扁秆荆三棱的根冠比(表2; 图3F)。在高养分斑块中, 尺度对扁秆荆三棱的根冠比影响不显著, 但在高对比度下其根冠比显著高于低对比度(图3F); 在低养分斑块中, 增大对比度在大斑块尺度下不影响扁秆荆三棱的根冠比, 而在小尺度下降低了根冠比(图3F)。

3 讨论

3.1 斑块对比度和尺度对扁秆荆三棱生长的影响

尺度和对比度是环境异质性的两个重要属性

(Kotliar & Wiens, 1990; Stuefer, 1996; 董鸣等, 2011), 可以显著影响植物对环境异质性的响应(Wijesinghe & Hutchings, 1999; Zhang *et al.*, 2007; Zhang & He, 2009; Guo *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2011)。然而无论在整个克隆水平, 还是在斑块水平, 本实验中设立的养分斑块对比度均不显著影响扁秆荆三棱的生长(图2, 图3)。类似的, 随着土壤养分对比度的增加, 尽管生长于高养分斑块中活血丹(*Glechoma longituba*)分株的氮利用效率(NUE)和磷利用效率(PUE)显著增加, 但土壤养分对比度并不显著影响其生物量和光合速率(Zhang & He, 2009)。然而在高对比度下, 光照异质性可以显著影响匍匐茎克隆植物蕨麻(*Potentilla anserina*)和根茎蕨类里白(*Diplopterygium glaucum*)的生长, 而在低对比度下, 光照异质性的这种效应并不存在(Guo *et al.*, 2011; Wang *et al.*, 2011)。

同时, 无论在整个克隆水平, 还是在斑块水平, 养分斑块尺度对扁秆荆三棱生长影响均不显著(图2, 图3)。但是, 土壤养分异质性环境中不同斑块尺度显著影响欧活血丹(*Glechoma hederacea*)整个克隆的生物量以及分布在高养分斑块中的分株生物量, 其生物量在斑块大小为25 cm × 25 cm的情况下显著高于斑块大小为12.5 cm × 6.25 cm或6.25 cm × 6.25 cm的情况(Wijesinghe & Hutchings, 1997)。此外, Wang等(2012)也发现, 在不存在种内竞争的情况下, 大斑块组成的光照异质性环境中匍匐茎草本蛇莓(*Duchesnea indica*)整个克隆的生物量、分株数和匍匐茎长均显著高于小斑块组成的光照异质性环境。

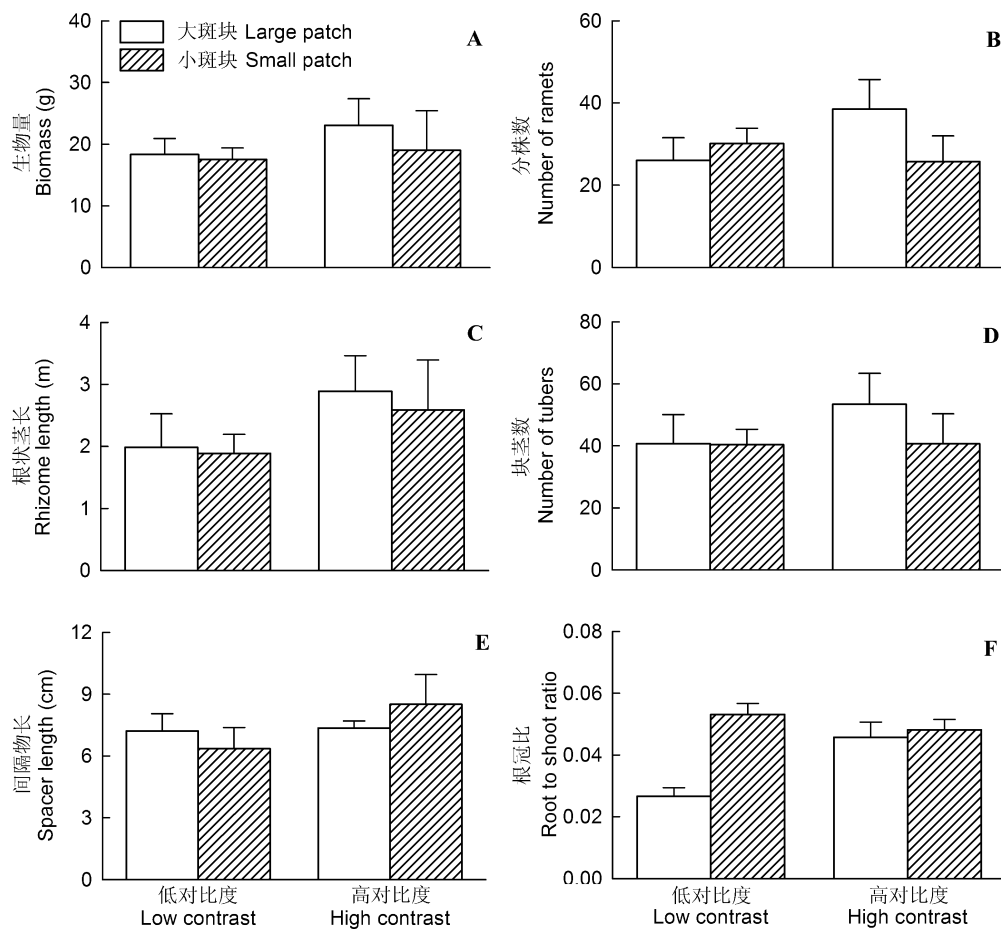
在同质环境下, 土壤养分的增加通常可以降低克隆和非克隆植物根冠比, 即发生“趋贫特化”(Alpert & Stuefer, 1997; Du *et al.*, 2009; 董鸣等, 2011)。然而, 当生长在高养分斑块和低养分斑块组成的异质性环境中时, 在高养分斑块中扁秆荆三棱的根冠比总体上与低养分斑块差异并不显著, 表明位于高养分斑块中的分株与生长于低养分斑块中的分株存在资源的传输和贡献, 即克隆整合。这种克隆整合可能提高了高养分斑块中分株的根冠比和(或)降低了低养分斑块分株的根冠比, 从而导致两种养分斑块中分株的根冠比差异不显著。在许多其他克隆植物中也发现, 相连分株的根冠比对异质性资源水平的反应与对同质性资源的响应存在巨

表2 土壤养分异质性环境中斑块内养分水平、斑块尺度和对比度对斑块水平扁秆荆三棱分株生长和形态特征的影响**Table 2** Effects of nutrient level within patches, scale and contrast of soil nutrient heterogeneity on growth and morphology of *Bolboschoenus planiculmis* at patch level

	养分水平 Nutrient level (N)	尺度 Scale (S)	对比度 Contrast (C)	N × S	N × C	S × C	N × S × C
生物量 Biomass	20.42 ^{***}	0.42 ^{ns}	0.99 ^{ns}	0.08 ^{ns}	0.10 ^{ns}	0.22 ^{ns}	0.04 ^{ns}
分株数 Number of ramets	36.95 ^{***}	0.88 ^{ns}	0.78 ^{ns}	0.09 ^{ns}	0.94 ^{ns}	3.35 ^{ns}	0.79 ^{ns}
根状茎长 Rhizome length	8.73 ^{**}	0.21 ^{ns}	3.45 ^{ns}	0.16 ^{ns}	0.34 ^{ns}	0.06 ^{ns}	0.31 ^{ns}
块茎数 Number of tubers	8.26 ^{**}	0.95 ^{ns}	0.92 ^{ns}	0.12 ^{ns}	0.99 ^{ns}	0.85 ^{ns}	0.19 ^{ns}
间隔物长 Spacer length	11.08 ^{**}	0.27 ^{ns}	3.73 ^{ns}	0.40 ^{ns}	2.19 ^{ns}	1.46 ^{ns}	0.27 ^{ns}
根冠比 Root to shoot ratio	1.10 ^{ns}	2.85 ^{ns}	1.05 ^{ns}	0.04 ^{ns}	3.92 ^{ns}	1.49 ^{ns}	4.54 [*]

所有效应的自由度均为1, 54。***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p \geq 0.05$ 。

Degree of freedom is 1, 54 for all the effects. ***, $p < 0.001$; **, $p < 0.01$; *, $p < 0.05$; ns, $p \geq 0.05$ 。

**图2** 四种不同养分斑块尺度和对比度下扁秆荆三棱整个克隆的生长指标(A–D)和形态指标(E, F) (平均值±标准误差)。**Fig. 2** Growth (A–D) and morphology (E, F) parameters of *Bolboschoenus planiculmis* at clone level under four heterogeneity treatments differing in patch scale and contrast (mean ± SE).

大的差异(Stuefer *et al.*, 1994, 1996; Du *et al.*, 2009; He *et al.*, 2011)。进一步分析发现, 扁秆荆三棱的根冠比在高养分斑块中对尺度和对比度的反应与在低养分斑块中相比存在显著的差异(图3F)。在高养分斑块中, 增加对比度可以增加扁秆荆三棱的根冠

比, 表明在对比度高的情况下, 扁秆荆三棱的生物量投资更趋于“趋富特化”(specialization for abundance), 即将相对较多的生物量投资到吸收相对丰富的资源(即土壤养分)的器官(根系)。对于低养分斑块, 增加对比度在大斑块尺度下不影响扁秆荆三棱

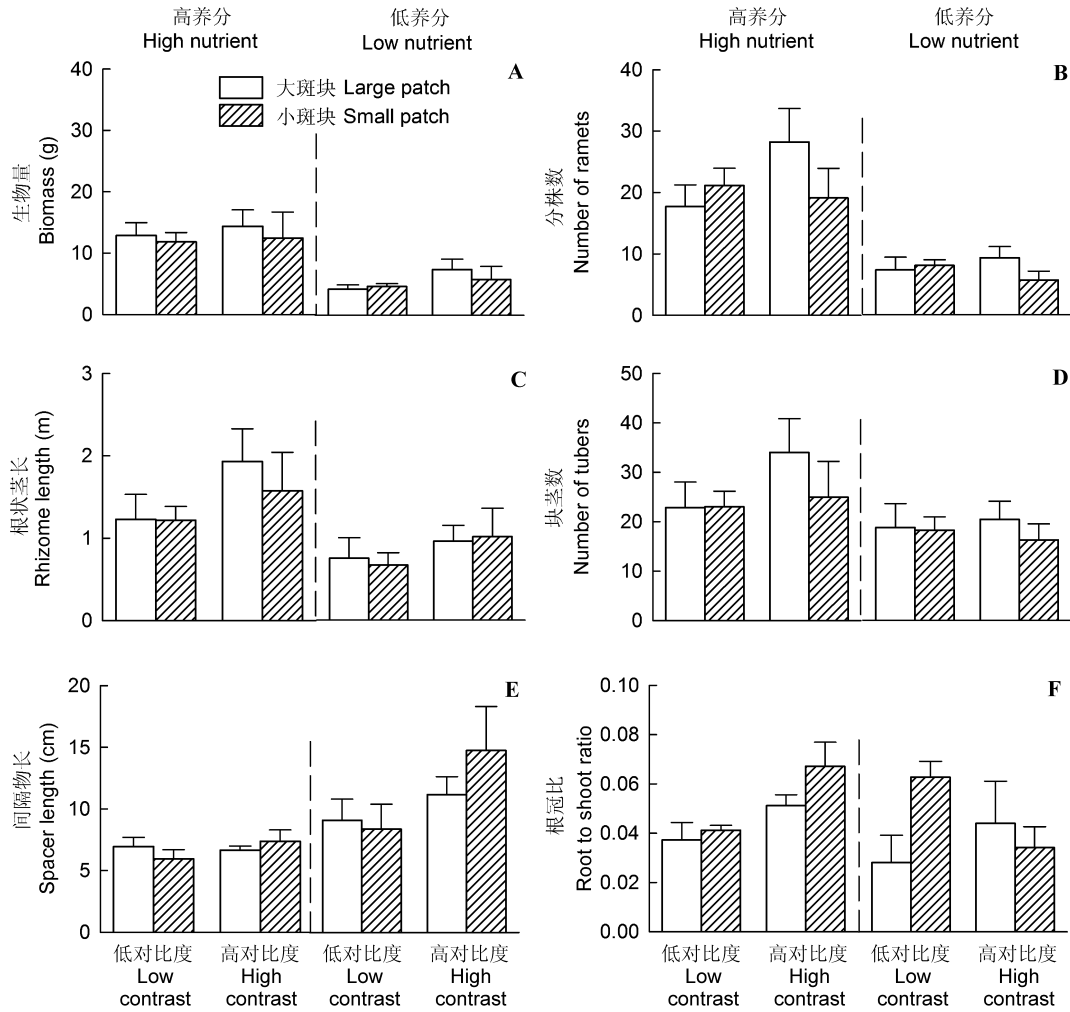


图3 四种不同养分斑块尺度和对比度下两种养分斑块中扁秆荆三棱分株的生长指标(A-D)和形态指标(E, F) (平均值±标准误差)。

Fig. 3 Growth (A-D) and morphology (E, F) parameters of *Bolboschoenus planiculmis* ramets at patch level under four heterogeneity treatments differing in patch scale and contrast (mean ± SE).

的根冠比, 在小尺度下却降低了根冠比(图3F)。这表明, 在小尺度土壤异质性环境中, 扁秆荆三棱的根冠比更趋向于“趋富特化”, 即在低养分环境下把相对更多的生物量投资到枝条和叶片的生长。研究表明, 在异质性环境中, 克隆植物的“趋富特化”有利于基株对局部丰富资源的获取(Alpert & Stuefer, 1997)。但是, 本实验中斑块尺度和对比度对根冠比的影响并没有进一步影响扁秆荆三棱在整个克隆水平和斑块水平中的生长。

3.2 养分异质性环境中扁秆荆三棱分株的放置

无论在何种斑块尺度和对比度的土壤养分异质性处理下, 在高养分斑块中扁秆荆三棱的分株数和球茎数(潜在分株数)均显著高于低养分斑块, 从而高养分斑块中扁秆荆三棱的生物量和根茎总长

也显著高于低养分斑块(图3A-D)。这表明, 在土壤养分异质性环境中, 扁秆荆三棱可以把较多的分株和潜在分株放置在养分条件好的斑块中, 而把相对少的分株和潜在分株放置在土壤养分条件相对较差的环境中。研究表明, 与养分资源贫瘠的环境相比, 植物个体从养分资源丰富的环境中吸收养分的效率显著提高, 而其成本显著降低(Bloom *et al.*, 1985; Stuefer *et al.*, 1996)。因此, 扁秆荆三棱对土壤养分异质性的这些反应在某种程度上体现了克隆植物的觅食行为(foraging behavior), 有利于整个克隆对异质性资源的吸收和利用, 具有重要的生态适应意义(Hutchings & de Kroon, 1994; de Kroon & Mommer, 2006; de Kroon *et al.*, 2009; 董鸣等, 2011)。

同时我们还发现,在高养分斑块中扁秆荆三棱的间隔物长显著小于低养分斑块(图3G)。尽管本研究中没有测量扁秆荆三棱的根状茎分枝强度,但以往的研究表明,克隆植物匍匐茎和根状茎的分枝强度总是随着资源的增多而显著增强(de Kroon & Hutchings, 1995; Yu & Dong, 2003)。因此,在土壤养分异质环境中,扁秆荆三棱在高养分斑块中产生更多的分株,可能是通过缩短间隔物长和增大根状茎的分枝强度来实现的。

然而,扁秆荆三棱对土壤养分异质性的这种觅食能力并不依赖于实验中所设立的斑块尺度和对比度水平。我们推测,在一个更大的斑块尺度和(或)对比度的范围内,扁秆荆三棱对土壤养分异质性的响应可能不同,即斑块尺度和对比度可能在其他情况下显著影响其分株在高养分和低养分斑块中的放置格局,并可能进一步影响整个克隆的生长。因此,在下一步有关克隆植物对异质性响应的实验中,应该涉及更大范围的尺度和对比度(Wijesinghe & Hutchings, 1997, 1999)。

基金项目 林业公益性行业科研专项(201004078)和新世纪优秀人才支持计划(NECT-10-0234)。

致谢 感谢董必成、朱锐、刘瑞华、赵春富和王普等同学在实验过程中给予的支持和帮助,及一位审稿人对MANOVA的推荐。

参考文献

- Alpert P, Stuefer JF (1997). Division of labour in clonal plants. In: de Kroon H, van Groenendael J eds. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backbuys Publishers, Leiden. 137–154.
- Birch CPD, Hutchings MJ (1994). Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 82, 653–664.
- Bloom AJ, Chapin III FS, Mooney HA (1985). Resource limitation in plants—an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 16, 363–392.
- China Flora Editorial Board of Chinese Academy of Sciences (1961). *Flora of China*. Vol. 11. Science Press, Beijing. (in Chinese) [中国科学院中国植物志编辑委员会 (1961). 中国植物志. 第11卷. 科学出版社, 北京.]
- Day KJ, Hutchings MJ, John EA (2003a). The effects of spatial pattern of nutrient supply on the early stages of growth in plant populations. *Journal of Ecology*, 91, 305–315.
- Day KJ, Hutchings MJ, John EA (2003b). The effects of spatial pattern of nutrient supply on yield, structure and mortality in plant populations. *Journal of Ecology*, 91, 541–553.
- Day KJ, John EA, Hutchings MJ (2003c). The effects of spatially heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*. *Functional Ecology*, 17, 454–463.
- de Kroon H, Hutchings MJ (1995). Morphological plasticity in clonal plants: the foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 83, 143–152.
- de Kroon H, Mommer L (2006). Root foraging theory put to the test. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 113–116.
- de Kroon H, Visser EJW, Huber H, Mommer L, Hutchings MJ (2009). A modular concept of plant foraging behaviour: the interplay between local responses and systemic control. *Plant, Cell & Environment*, 32, 704–712.
- Dong M, Alaten B (1999). Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China. *Plant Ecology*, 141, 53–58.
- Dong M, Yu FH, Chen YF, Song MH, Liu J, Chen JS, Li JM, Liu FH (2011). *Clonal Plant Ecology*. Science Press, Beijing. (in Chinese) [董鸣, 于飞海, 陈玉福, 宋明华, 刘建, 陈劲松, 李钧敏, 刘凤红 (2011). 克隆植物生态学. 科学出版社, 北京.]
- Du J, Yu FH, Alpert P, Dong M (2009). Arbuscular mycorrhizal fungi reduce effects of physiological integration in *Trifolium repens*. *Annals of Botany*, 104, 335–344.
- Fransen B, de Kroon H, Berendse F (2001). Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology*, 82, 2534–2546.
- Friedman D, Alpert P (1991). Reciprocal transport between ramets increases growth of *Fragaria chiloensis* when light and nitrogen occur in separate patches but only if patches are rich. *Oecologia*, 86, 76–80.
- García-Palacios P, Maestre FT, Gallardo A (2011). Soil nutrient heterogeneity modulates ecosystem responses to changes in the identity and richness of plant functional groups. *Journal of Ecology*, 99, 551–562.
- Guo W, Song YB, Yu FH (2011). Heterogeneous light supply affects growth and biomass allocation of the understory fern *Diplazium glaucum* at high patch contrast. *PLoS ONE*, 6, e27998.
- He WM, Alpert P, Yu FH, Zhang LL, Dong M (2011). Reciprocal and coincident patchiness of multiple resources differentially affect benefits of clonal integration in two perennial plants. *Journal of Ecology*, 99, 1202–1210.
- He WM, Zhang H, Dong M (2004). Plasticity in fitness and fitness-related traits at ramet and genet levels in a tillering grass *Panicum miliaceum* under patchy soil nutrients. *Plant Ecology*, 172, 1–10.
- Hutchings MJ, de Kroon H (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 25, 159–238.
- Hutchings MJ, John EA, Wijesinghe DK (2003). Toward

- understanding the consequences of soil heterogeneity for plant populations and communities. *Ecology*, 84, 2322–2334.
- Jackson RB, Caldwell MM (1993). The scale of nutrient heterogeneity around individual plants and its quantification with geostatistics. *Ecology*, 74, 612–614.
- Kotliar NB, Wiens JA (1990). Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 59, 253–260.
- Li PX, Wang N, He WM, Krüsi BO, Gao SQ, Zhang SM, Yu FH, Dong M (2008). Fertile islands under *Artemisia ordosica* in inland dunes of northern China: effects of habitats and plant developmental stages. *Journal of Arid Environments*, 72, 953–963.
- Liang SC, Zhang SM, Yu FH, Dong M (2007). Small-scale spatial cross-correlation between ramet population variables of *Potentilla reptans* var. *sericophylla* and soil available phosphorus. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 613–618. (in Chinese with English abstract) [梁士楚, 张淑敏, 于飞海, 董鸣 (2007). 绢毛匍匐委陵菜与土壤有效磷的小尺度空间相关分析. 植物生态学报, 31, 613–618.]
- Liu RH, Dong BC, Li HL, Zhang Q, Yu FH (2012). Patchy distributions of *Spirogyra arcta* do not affect growth of the submerged macrophyte *Ceratophyllum demersum*. *Plant Species Biology*, 27, 210–217.
- Maestre FT, Bradford MA, Reynolds JF (2005). Soil nutrient heterogeneity interacts with elevated CO₂ and nutrient availability to determine species and assemblage responses in a model grassland community. *New Phytologist*, 168, 637–650.
- Maestre FT, Reynolds JF (2006). Nutrient availability and atmospheric CO₂ partial pressure modulate the effects of nutrient heterogeneity on the size structure of populations in grassland species. *Annals of Botany*, 98, 227–235.
- Mommer L, Visser EJW, van Ruijven J, de Caluwe H, Pierik R, de Kroon H (2011). Contrasting root behaviour in two grass species: a test of functionality in dynamic heterogeneous conditions. *Plant and Soil*, 344, 347–360.
- Roiloa SR, Alpert P, Tharayil N, Hancock G, Bhowmik PC (2007). Greater capacity for division of labour in clones of *Fragaria chiloensis* from patchier habitats. *Journal of Ecology*, 95, 397–405.
- Slade AJ, Hutchings MJ (1987). The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 75, 95–112.
- Stuefer JF (1996). Potential and limitations of current concepts regarding the response of clonal plants to environmental heterogeneity. *Vegetation*, 127, 55–70.
- Stuefer JF, de Kroon H, During HJ (1996). Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology*, 10, 328–334.
- Stuefer JF, During HJ, de Kroon H (1994). High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Journal of Ecology*, 82, 511–518.
- Wang P, Lei JP, Li MH, Yu FH (2012). Spatial heterogeneity in light supply affects intraspecific competition of a stoloniferous clonal plant. *PLoS ONE*, 7, e39105.
- Wang Z, Li Y, During HJ, Li L (2011). Do clonal plants show greater division of labour morphologically and physiologically at higher patch contrasts? *PLoS ONE*, 6, e25401.
- Wijesinghe DK, Hutchings MJ (1997). The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: an experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 85, 17–28.
- Wijesinghe DK, Hutchings MJ (1999). The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale. *Journal of Ecology*, 87, 860–872.
- Wijesinghe DK, John EA, Hutchings MJ (2005). Does pattern of soil resource heterogeneity determine plant community structure? An experimental investigation. *Journal of Ecology*, 93, 99–112.
- Yang YF, Zhu TC (2011). *Plant Ecology*. 2nd edn. High Education Press, Beijing. (in Chinese) [杨允菲, 祝廷成 (2011). 植物生态学. 第二版. 高等教育出版社, 北京.]
- Yu FH, Dong M (2003). Effect of light intensity and nutrient availability on clonal growth and clonal morphology of the stoloniferous herb *Halerpestes ruthenica*. *Journal of Integrative Plant Biology*, 45, 408–416.
- Zhang LL, Dong M, Li RQ, Wang YH, Cui QG, He WM (2007). Soil-nutrient patch contrast modifies intensity and direction of clonal integration in *Glechoma longituba*. *Journal of Plant Ecology (Chinese Version)*, 31, 619–624. (in Chinese with English abstract) [张丽丽, 董鸣, 李仁强, 王艳红, 崔清国, 何维明 (2007). 土壤养分斑块对比度改变活血丹克隆整合强度和方向. 植物生态学报, 31, 619–624.]
- Zhang LL, He WM (2009). Consequences of ramets helping ramets: no damage and increased nutrient use efficiency in nurse ramets of *Glechoma longituba*. *Flora*, 204, 182–188.
- Zhou J, Dong BC, Alpert P, Li HL, Zhang MX, Lei GC, Yu FH (2012). Effects of soil nutrient heterogeneity on intraspecific competition in the invasive, clonal plant *Alternanthera philoxeroides*. *Annals of Botany*, 109, 813–818.

特邀编委: 何维明 责任编辑: 李 敏