

林缘和荒草坡不同草本层盖度小生境中 积雪草的等级可塑性

王 琼 廖咏梅

(西华师范大学环境科学与生物多样性保护省级重点实验室 四川南充 637002)

摘 要 为研究克隆植物在不同生境中对小生境的利用能力和对不同尺度异质性生境的等级可塑性及其格局差异,比较了林缘和荒草坡不同草本层盖度小生境中积雪草(*Centella asiatica*)分株种群、克隆片段和叶水平的形态和生理特征。在分株种群水平,林缘和荒草坡积雪草被测的分株种群特征差异均不显著,不同草本层盖度小生境间积雪草根冠比差异显著,即在盖度小的小生境中其根冠比显著大于盖度大的小生境。在克隆片段水平,林缘和荒草坡生境显著影响积雪草的根干重、花果干重、一级匍匐茎节间长和总匍匐茎节间长,而不同草本层盖度小生境则显著影响花果干重、根冠比、一级匍匐茎数、二级匍匐茎节间长和总匍匐茎节间长。荒草坡积雪草拥有更大的根干重和花果干重,但一级匍匐茎节间长和总匍匐茎节间长较短。草本层盖度小的小生境中积雪草的根冠比和一级匍匐茎数显著高于盖度大的小生境,而花果干重、二级匍匐茎节间长和总匍匐茎节间长则相反。在叶水平,荒草坡和草本层盖度大的小生境中,积雪草的叶片长、叶片宽和叶面积都较大,而草本层盖度大的小生境中积雪草叶柄长和比叶柄长都显著大于盖度小的小生境。林缘和荒草坡生境与不同草本层盖度小生境对4个叶绿素指标影响均不显著。林缘和荒草坡生境与不同草本层盖度小生境的交互作用对所有测量特征均无显著影响。上述结果表明,积雪草对不同生境和有草本层盖度差异的小生境的反应存在等级可塑性,但是二者的等级差异格局不同,等级反应格局的差异反映出积雪草对不同生境条件有不同的生态适应对策,且对生境小尺度异质性的可塑性强于对大尺度异质性的可塑性。

关键词 克隆植物 克隆可塑性 等级性 积雪草

HIERARCHICAL PLASTICITY OF *CENTELLA ASIATICA* IN RESPONSES TO MICROSITES WITH DIFFERENT HERBACEOUS COVERAGE OF FOREST EDGE AND ABANDONED GRASSLAND SLOPE

WANG Qiong and LIAO Yong-Mei

Key Laboratory of Environmental Science and Biodiversity Conservation of Sichuan Province, China West Normal University, Nanchong, Sichuan 637002, China

Abstract **Aims** In natural environments, resources of critical importance to plant growth are patchily distributed, even at a small spatial scale. The aims of this study are to address: 1) *Centella asiatica* exploitation of heterogeneous microsites in different habitats, 2) hierarchical effects of habitats and microsites with different herbaceous coverage on growth traits of *C. asiatica*, and 3) differences in hierarchical response patterns for large and small scales of heterogeneous habitats.

Methods Microsites with low and high herbaceous coverage were selected in abandoned grassland slope and forest edge habitats. We measured morphological and physiological characteristics of *C. asiatica* in spring 2004 and 2005 at three levels: ramet population, clonal fragment and leaf. Environmental factors of different microsites were investigated again in September 2006.

Important findings At the ramet population level, we observed no effect of habitat (forest edge vs. abandoned grassland slope). Root-shoot ratio of ramet population with low herbaceous coverage was significantly higher than that with high herbaceous coverage. At the level of clonal fragment, root dry weight, flower and fruit dry weight were significantly higher and internode length of primary and total stolons were shorter on abandoned grassland slope. Root-shoot ratio and number of primary stolons were significantly larger with low herba-

收稿日期:2006-07-16 接受日期:2007-01-05

基金项目:四川省教育厅青年基金项目(2003B016)和四川省重点学科建设项目(SZD0420)

黎云祥教授在论文修改中提出了宝贵意见,张飞、易朝中、张清明、张雪梅、吴秋雨、郑丽、陈卫英、黎晓霞、刘荣浩、郭翠娥和权秋梅等同学参加了部分实验工作,在此表示诚挚的感谢

E-mail: wangqiong800@tom.com

ceous coverage, but flower and fruit dry weight, internode length of secondary stolon and internode length of total stolon were lower. At the leaf level, lamina length, lamina width and lamina area were larger on abandoned grassland slope and with high herbaceous coverage. Plants with high herbaceous coverage had larger petiole length and specific petiole length. No significant effects of habitat and microsite on chlorophyll content were observed. These findings indicated that there were hierarchical effects of habitat and microsite on the growth traits of *C. asiatica*, and different hierarchical responses of *C. asiatica* to different habitats and microsites with different herbaceous coverage were observed. Plastic response to heterogeneous habitat is stronger at smaller scale than that at larger scale.

Key words clonal plant, clonal plasticity, hierarchy, *Centella asiatica*

自然条件下,植物生长所需的资源在空间的分布是斑块状的(Hutchings & de Kroon, 1994)。在草本植被中,植物的非均匀分布也产生了斑块性的空间格局(Herben *et al.*, 1995),这种空间格局决定了光在植被内的分布,也决定了植物的生长(Leeflang, 2000)。克隆植物通过克隆生长占据大面积生境,在此过程中很有可能会遭遇有植被盖度差异的对比性小生境。游击型克隆植物地上各部分生物量对植被盖度变化的响应不如密集型克隆植物敏感(刘凤红等, 2005)。克隆植物可以改变其克隆构型以及通过有性生殖和营养繁殖之间的权衡很好地适应不同植被盖度的小生境。与郁闭小生境(植物盖度大于 90%)相比,在开阔地点(植物盖度小于 10%)*Heliotropium curassavicum* 的更新多依赖有性生殖且克隆构型为游击型(Hegazy, 1994)。克隆植物也可通过改变匍匐茎或根茎生长方向、减少分枝和生物量逃避有植物的斑块。在低生产力条件下,根茎克隆植物偃麦草(*Elymus repens*)进入裸地斑块的一级根茎数、节数、枝条数以及总生物量都显著高于有植物的斑块,而在高生产力条件下,仅一级根茎上的节数、枝条数和生物量表现出相同的差异格局(Kleijn & var Groenendaal, 1999)。在有草斑块中,*Trifolium repens* 的分株数和分株生物量比裸地斑块中少(Leeflang, 2000)。上述可塑性反应赋予克隆植物在其生境中搜寻适宜微生境的能力。在不同生境中,克隆植物搜寻适宜微生境的能力或方式可能会受到影响。而林缘旷地(或林窗)、林缘和林下常常被认为是典型的对比性生境,在这 3 种或其中 2 种生境中克隆植物会表现出不同的形态适应特征(马万里和钟章成, 1998; 陈劲松等, 2003, 2004; 宋利霞等, 2006)。

克隆植物具有明显的等级性,如构件、分株和基株(Eriksson & Jerling, 1990)。由于相连分株间的生理整合作用能修饰表型可塑性,因而克隆植物对异质性生境的可塑性反应在不同等级水平上存在差异(Dong, 1995; Alpert, 1999; 何维明和董鸣, 2002)。相

反,一些植物在整个植株水平和构件单元水平间的可塑性反应差异不显著(Robinson & Rorison, 1988; Navas & Garnier, 2002)。克隆植物对生境大尺度异质性和小尺度异质性的可塑性反应是否具有等级性?如果有,两者的等级性反应是否一致?这些问题到目前为止仍缺乏深入的了解。

为了探讨上述问题,本文以多年生匍匐茎草本克隆植物积雪草(*Centella asiatica*)为材料,选择林缘和荒草坡生境中不同草本盖度的小生境斑块,研究积雪草在分株种群、克隆片段和叶水平的生长特征,以期能更真实地揭示其在自然条件下利用异质性资源的对策,并为积雪草的资源保护、培育和利用提供有意义的参考。

1 材料和方法

1.1 研究地点

实验地点位于四川盆地东北部、嘉陵江中游东岸的南充市高坪区(30°45' ~ 31°29' N, 106°02' ~ 106°29' E)。该区属川中盆地褶皱构造区,地貌类型以丘陵为主,气候属中亚热带季风性湿润气候,累年平均气温为 17.5 °C,日平均气温全年都在 0 °C 以上,平均年积温为 6 452.6 °C,无霜期长达 290 ~ 320 d,平均降雨量为 1 025.5 mm,降水季节分配不均,夏季多冬季少,年均总辐射量为 367.77 kJ·cm⁻²,累年平均日照数为 1 292.3 h(四川省南充县志编纂委员会, 1993)。

1.2 研究物种

积雪草系伞形科积雪草属一种矮小的多年生药草。匍匐茎细长,在其节上,可以形成由多个叶组成的莲座状结构,并与基部不定根构成具有潜在独立性的克隆分株。积雪草既能进行克隆增殖也能进行有性生殖。伞形花序梗 2 ~ 4 个,聚生于叶腋,每一伞形花序有花 3 ~ 4 朵,聚集成头状;果小,扁圆形;花果期 4 ~ 10 月。该植物广布于我国华东、中南和西南诸省区,喜生于阴湿的草地或水沟边,分布海拔

200 ~ 1 900 m。全草入药,清热利湿、消肿解毒,能治痧疝腹痛、暑泻、痢疾,湿热黄疸、砂淋、血淋、吐血、咳血、目赤、喉肿、风疹、疥癣、疔痈肿毒和跌打损伤等(中国科学院中国植物志编辑委员会,1979)。积雪草还能抗肿瘤(Babu *et al.*,1995)。同时,该植物叶形优美,繁殖能力、抗逆性和耐践踏性都很强,是一种优良的草坪地被植物(周守标等,1998)。目前,国内外对其药用成分及其功效作用研究较多,但对于其生长特性研究较少(Singh & Singh 2002)。

1.3 研究方法

2004年3月,在南充市高坪区选择马尾松(*Pinus massoniana*)林缘(简称林缘)30.763 90°N,106.108 22°E,海拔297 m)和荒草坡(30.763 91°N,106.107 57°E,海拔291 m)两种生境,两地水平距离约30 m。荒草坡群落主要植物有地果(*Ficus tikoua*)、一年蓬(*Erigeron annuus*)、野菊(*Dendranthema indicum*)、丝茅(*Imperata koenigii*)、草(*Humulus scandens*)、狗牙根(*Cynodon dactylon*)、苍耳(*Xanthium sibiricum*)、问荆(*Equisetum arvense*)、鬼针草(*Bidens pilosa*)、过路黄(*Lysimachia christinae*)、蛇莓(*Duchesnea indica*)、杠板归(*Polygonum perfoliatum*)、黄荆(*Vitex negundo*)和颠茄(*Atropa belladonna*)等。马尾松林缘主要草本植物有丝茅、狗牙根、蛇莓、狗尾草(*Setaria viridis*)、一年蓬、乌蕨(*Sphenomeris chinensis*)、芒萁(*Dicranopteris pedata*)、海金沙(*Lygodium japonicum*)、鬼针草和杠板归等。

2004年4月,在两种生境中随机选取草本层盖度大(约80%~90%)和盖度小(约40%~50%)的小生境各6个,草本层盖度的差异主要来源于积雪草伴生植物种类和多度的不同。样方面积1 m×1 m,共24个样方。统计每个样方内积雪草的分株数,并测量所有匍匐茎节间长和叶柄长。在各样方中抽取较为完整的克隆片段各3个,记录其形态特征(各级分株数和匍匐茎数、测量各级匍匐茎节间长和叶柄长)。将样方中所有积雪草收获,带回实验室清洗后将各部分分开,在83~85℃烘至恒重,用电子天平(精度:0.000 1 g)称量。因烘箱恒温失控,最后所得生物量数据每种小生境只有3个重复即3个样方。

为研究叶水平的克隆生长特征,在12个样方中(4种小生境各3个样方)各随机摘取10片叶,测其叶柄长、叶长、叶宽和叶面积。叶面积用SHY-150型活体扫描式叶面积仪测定。再将叶柄和叶片80℃左右烘至恒重称量。同时,将在各样方中采集的另一部分新鲜叶片用于叶绿素含量的测定。叶绿素含

量的测定参照张志良和瞿伟菁(2003)的方法,用GBC-916型紫外可见分光光度计测定叶绿素提取液的吸光度。因2004年林缘和荒草坡生境与不同草本层盖度小生境对叶形态特征和叶绿素含量的影响都不显著,故2005年5月再次做了该部分实验,样方选择和实验方法同2004年,不同的是每个样方中随机采集的叶为20片,最后将两年的研究结果进行综合分析。

2006年9月17日,我们对所有小生境(4种小生境各3个样方,样方面积1 m×1 m)的环境因子进行了重新调查。草本层分4层:草本层上方、草本层中上部、积雪草叶片所在高度和近地面,从10:00~16:00每小时测定各小生境中草本层4层的透光度,用草本层上方透光度的平均值代表生境的相对光强,而后3层透光度的平均值代表草本层内部的相对光强。将12个样方中草本植物地上部分全部收获,80℃烘至恒重称量。挖取每个小生境表层(0~20 cm)土壤样品,风干后测定砾石含量、土壤含水量、土壤pH值和土壤有机质含量。砾石含量(%)=砾石重量/(土壤重量+砾石重量)×100%;土壤含水量采用烘干法,土壤pH值用Sartorius公司生产的PB-10型pH计测定,土壤有机质含量采用水合热重铬酸钾氧化-比色法测定。

1.4 数据计算与分析

比叶柄长 = 叶柄长/叶柄干重

比茎长 = 茎长/茎干重

比叶面积 = 叶片面积/叶片干重

根冠比 = 根干重/地上部分干重

分枝强度 = 二级匍匐茎数/(2×一级分株数)

分株平均间距 = (样方面积/样方总分株数)^{1/2}

分枝强度的计算参照文献(Dong,1993),分株平均间距参照文献(陈玉福和董鸣,2000)。

所有数据先用Excel 2000预处理后,再用SPSS 11.5软件进行统计分析。用SPSS软件中Explore检验数据的正态性和方差齐性,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。若原始数据或经过转换的数据满足方差分析的所有条件,用One-Way ANOVA和Two-Way ANOVA分析林缘和荒草坡生境与不同草本层盖度小生境对克隆生长特征影响的显著性。若一元方差分析影响显著,再用Duncan法对平均值进行多重比较。若数据满足正态分布和独立性,用Independent-samples *t*-test检验林缘和荒草坡生境或两种草本层盖度小生境间差异的显著

性。当原始数据经过多种转换仍不满足方差分析的条件时,使用非参数检验中 2 Independent samples 的 Mann-Whitney *U* 检验以及 K Independent samples 的 Kruskal-Wallis *H* 检验分别检验两个独立样本和多个独立样本差异的显著性(苏金明等 ,2002 ;杜荣骞 , 2003)。

2 研究结果

2.1 林缘和荒草坡不同小生境的环境特征
荒草坡砾石含量、土壤 pH 值、土壤有机质含量和草本层上方的相对光强都显著大于林缘(表 1 ,表 2)。本实验中由于草本层优势种及其多度的不同导

表 1 林缘和荒草坡不同小生境环境因子差异的显著性检验

环境因子 Environmental factors	生境(林缘 vs 荒草坡) Habitat (Forest edge vs abandoned grassland slope)	小生境(不同草本层盖度) Microsite (Different herbaceous coverage)	生境 × 小生境 Habitat × microsite
土壤砾石含量(%) Rocks and gravel content	14.923 (0.005)	0.817 (0.393)	1.415 (0.268)
土壤 pH 值 ² Soil pH value	0.000 (0.002)	14.000 (0.589)	
土壤含水量(%) Soil water content	0.049 (0.831)	0.287 (0.607)	0.333 (0.580)
土壤有机质含量(%) Soil organic matter content	37.698 (0.000)	0.373 (0.559)	0.460 (0.517)
草本层上方相对光强(%) Relative light intensity outside herb layer	56.918 (0.000)	2.249 (0.138)	1.661 (0.201)
草本层内部相对光强(%) Relative light intensity within herb layer	5 755.500 (0.309)	4 687.500 (0.002)	
草本层地上部分生物量(g) Above-ground biomass of herb layer	10.000 (0.240)	1.000 (0.004)	

1 : 双因素方差分析 Two-Way ANOVA 2 : 非参数检验 Non parametric test 表中的数据若是双因素方差分析则为 *F* 值 ,若是非参数检验则为 Mann-Whitney *U* 值 括号内数据为显著性概率 The data are *F* value if data analyses method is Two-Way ANOVA , or are Mann-Whitney *U* value if data analyses methods is nonparametric test . The data are significant probability in the brackets

表 2 林缘和荒草坡不同小生境的环境特征(平均值 ± 标准误)

环境因子 Environmental factors	荒草坡 Abandoned grassland slope		林缘 Forest edge	
	盖度小的小生境	盖度大的小生境	盖度小的小生境	盖度大的小生境
	Microsite with low coverage	Microsite with high coverage	Microsite with low coverage	Microsite with high coverage
土壤砾石含量(%) Rocks and gravel content	30.12 ± 4.86	22.83 ± 1.53	12.54 ± 4.66	13.53 ± 0.85
土壤 pH 值 Soil pH value	5.12 ± 0.66	4.01 ± 0.14	3.32 ± 0.13	3.28 ± 0.12
土壤含水量(%) Soil water content	2.61 ± 0.01	2.36 ± 0.28	2.43 ± 0.28	2.44 ± 0.19
土壤有机质含量(%) Soil organic matter content	3.95 ± 0.07	3.97 ± 0.26	2.67 ± 0.10	2.36 ± 0.37
草本层上方相对光强(%) Relative light intensity outside herb layer	83.29 ± 2.94	90.60 ± 2.39	66.89 ± 3.24	67.44 ± 1.63
草本层内部相对光强(%) Relative light intensity within herb layer	53.68 ± 1.93	47.21 ± 2.71	57.50 ± 1.72	49.51 ± 1.81
草本层地上部分生物量(g) Above-ground biomass of herb layer	46.31 ± 22.67	241.54 ± 34.62	13.68 ± 8.90	98.30 ± 7.66
草本层其它优势种 Other dominant herb species	苍耳、地果 <i>Xanthium sibiricum</i> , <i>Ficus tikoua</i>	野菊、一年蓬、草 <i>Dendranthema indicum</i> , <i>Erigeron annuus</i> , <i>Humulus scandens</i>	丝茅、地果 <i>Imperata koenigii</i> , <i>Ficus tikoua</i>	丝茅 <i>Imperata koenigii</i>

致小生境草本层盖度的差异,而盖度差异则影响着草本植物地上部分生物量和草本层内部的相对光强,在盖度大的小生境中草本植物的地上部分生物量显著高于盖度小的小生境,草本层内部的相对光强则相反(表1、表2)。

2.2 分株种群特征

荒草坡与林缘积雪草根干重等10个分株种群特征均无显著差异(表3、图1)。除根冠比外,小生境对其它9个分株种群特征影响不显著。草本层盖度小的小生境中,积雪草分株种群的根冠比显著高于草本层盖度大的小生境,前者是后者的1.59倍(表3)。不论是荒草坡还是林缘,积雪草分株种群被测量的10个分株种群特征在草本层盖度大和盖度小的小生境间都无显著差异(表3、图1)。但在林缘盖度小的小生境中积雪草分株种群5个部分的干重差异不显著,而盖度大的小生境则是叶片干重最大,花果干重最小(图1C)。

2.3 克隆片段水平的生长特征

2.3.1 克隆片段水平的生物量特征

在7个生物量特征中,林缘和荒草坡生境间积雪草克隆片段的根干重和花果干重差异显著(表

4)。荒草坡积雪草克隆片段的根干重($0.249\ 7\pm\ 0.052\ 7\ \text{g}$)和花果干重($0.033\ 4\pm\ 0.008\ 6\ \text{g}$)都显著高于林缘积雪草的相应值($0.138\ 7\pm\ 0.024\ 2\ \text{g}$, $0.007\ 3\pm\ 0.003\ 1\ \text{g}$)。不同草本层盖度小生境仅对花果干重和根冠比影响显著(表4)。盖度大小生境中积雪草克隆片段花果干重($0.023\ 5\pm\ 0.006\ 7\ \text{g}$)显著高于盖度小的小生境($0.006\ 6\pm\ 0.002\ 3\ \text{g}$)。与分株种群水平相同,积雪草在克隆片段水平的根冠比也受小生境的显著影响。不论是荒草坡还是林缘,草本层盖度小时的积雪草根冠比都显著高于盖度大的根冠比(图2B)。林缘和荒草坡生境与不同草本层盖度小生境的交互作用对生物量指标影响都不显著(表4)。

克隆片段水平,积雪草在4种小生境间的根、茎、叶片、叶柄和花果的干重差异均不显著(图2A)。而每一小生境中,除林缘盖度小的积雪草克隆片段5个部分的干重差异不显著外,其它3种情况都是叶片干重最大,花果干重最小(图2A),这种生物量差异格局与分株水平相同。

2.3.2 克隆片段水平的形态特征

生境仅对一级匍匐茎节间长和总匍匐茎节间长

表3 林缘和荒草坡生境与不同草本层盖度小生境对积雪草分株种群特征的影响
Table 3 Effects of forest edge and abandoned grassland slope habitats and microsites with different herbaceous coverage on the characteristics of ramet population of *Centella asiatica*

指标 Traits	数据转换 Data transformation	生境(林缘 vs 荒草坡) Habitat (Forest edge vs abandoned grassland slope)	小生境(不同草本层盖度) Microsite (Different herbaceous coverage)	生境 × 小生境 Habitat × microsite
根干重 $(\text{g}\cdot\text{m}^{-2})$ Root dry weight	未转换 No transformation	8.000 (0.132)	12.000 (0.394)	
茎干重 $(\text{g}\cdot\text{m}^{-2})$ Stolon dry weight	未转换 No transformation	17.000 (0.937)	12.000 (0.394)	
叶片干重 $(\text{g}\cdot\text{m}^{-2})$ Lamina dry weight	原始数据 × 1 000 的对数 Logarithm of raw data × 1 000	0.714 (0.423)	0.778 (0.403)	0.940 (0.361)
叶柄干重 $(\text{g}\cdot\text{m}^{-2})$ Petiole dry weight	转换 Transformation 同上 See the above	0.499 (0.500)	2.181 (0.178)	0.726 (0.419)
花果干重 $(\text{g}\cdot\text{m}^{-2})$ Flower and fruit dry weight	同上 See the above	2.635 (0.149)	1.082 (0.333)	1.726 (0.230)
总干重 $(\text{g}\cdot\text{m}^{-2})$ Total dry weight	同上 See the above	0.407 (0.541)	0.575 (0.470)	0.595 (0.463)
根冠比 ² Root-shoot ratio	未转换 No transformation	14.000 (0.589)	5.000 (0.041)	
分株密度 $(\text{株}\cdot\text{m}^{-2})$ Ramet density ($\text{No}\cdot\text{m}^{-2}$)	平方根转换 Square root trans- formation	3.547 (0.096)	2.739 (0.137)	0.092 (0.770)
分株平均间距 (m) Mean ramet distance	未转换 No transformation	3.404 (0.102)	0.906 (0.369)	0.020 (0.892)
匍匐茎总长度 $(\text{cm}\cdot\text{m}^{-2})$ Total stolon length	对数转换 Logarithm transfor- mation	3.387 (0.103)	0.328 (0.583)	0.028 (0.872)

1、2 见表1 See Table 1

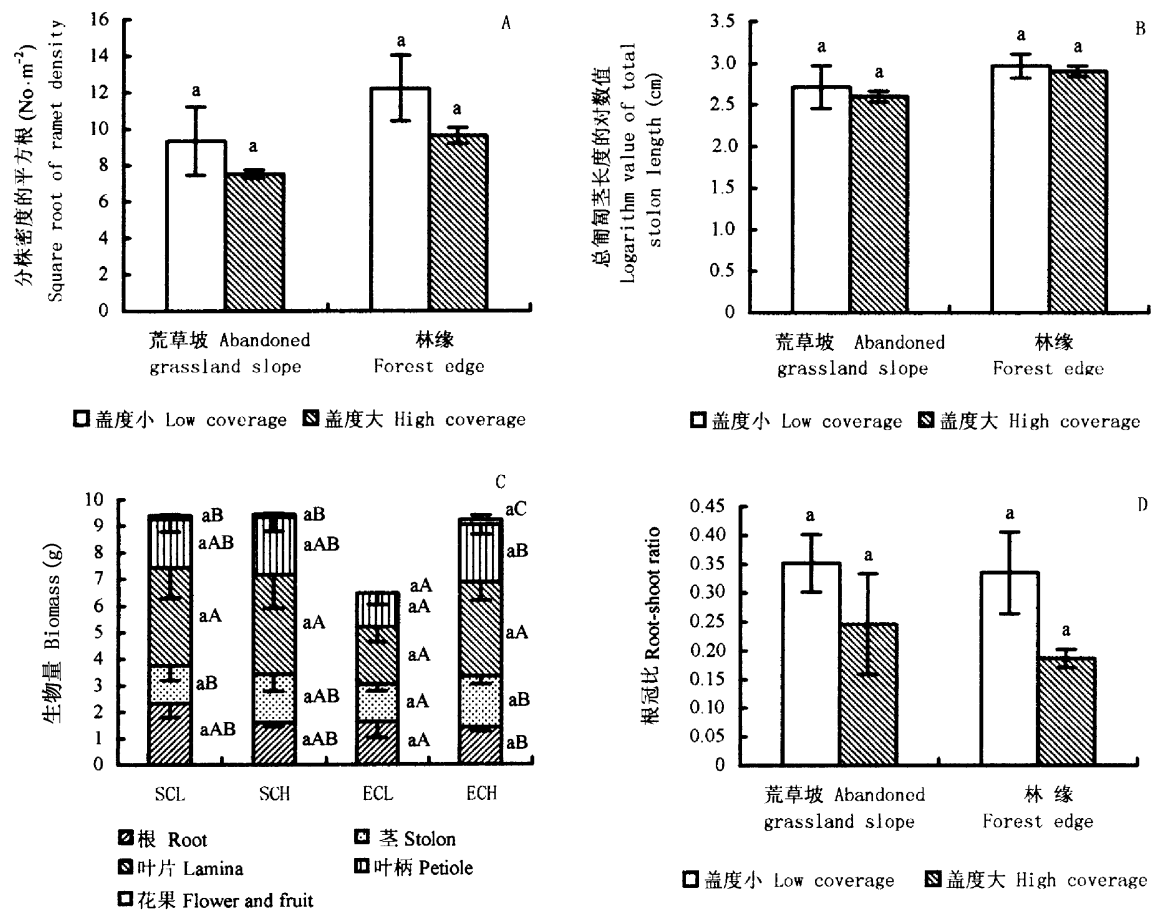


图 1 荒草坡和林缘积雪草在两种小生境中的分株种群特征

Fig.1 The characteristics of *Centella asiatica* ramet population at two microsites of abandoned grassland slope and forest edge
SCL: 荒草坡盖度小 Low coverage on abandoned grassland slope SCH: 荒草坡盖度大 High coverage on abandoned grassland slope ECL: 林缘盖度小 Low coverage on forest edge ECH: 林缘盖度大 High coverage on forest edge A、B、D 图中, 用相同字母标记的柱体间无显著差异; C 图中, 不同小写字母表示 4 种小生境中积雪草相应部分的生物量具有显著差异, 不同大写字母表示同一小生境中 5 个部分生物量具有显著性差异($p = 0.05$) The bars sharing the same letter are not significant difference in figure A , B and D. Significant differences between corresponding biomass at four microsites are indicated by different lower-case letters. Different capital letters stand for the significant difference among biomass of 5 parts at the same microsite in figure C ($p = 0.05$)

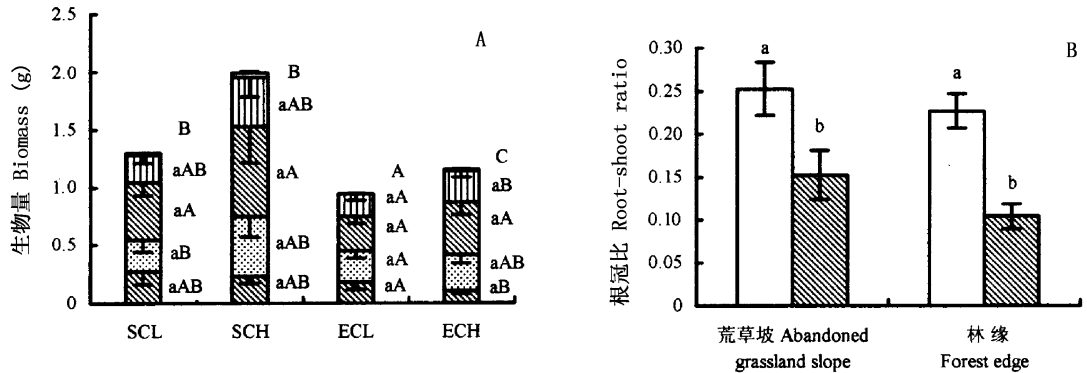


图 2 积雪草克隆片段水平的生物量(A)和根冠比(B)

Fig.2 Biomass (A) and root-shoot ratio (B) of *Centella asiatica* at the level of clonal fragment
A 图图例同图 1C Legends in Fig.2A see Fig.1C B 图图例同图 1A Legends in Fig.2B see Fig.1A

表 4 林缘和荒草坡生境与不同草本层盖度小生境对积雪草克隆片段生长特征的影响
Table 4 Effects of forest edge and abandoned grassland slope habitats and microsite with different herbaceous coverage on the growth characteristics of clonal fragment of *Centella asiatica*

指标 Traits	数据转换 Data transformation	数据分析方法 Methods of data analyses	生境(林缘 vs 荒草坡) Habitat (Forest edge vs abandoned grassland slope)	小生境(不同草本层盖度) Microsite (Different herbaceous coverage)	生境 × 小生境 Habitat × Microsite
根干重 ¹ (g)	原始数据 × 1 000 的对数转换 Logarithm of raw data × 1 000	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	5.128 (0.034)	1.763 (0.198)	0.348 (0.561)
茎干重 ² (g)	同上 See the above	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	0.820 (0.375)	1.961 (0.175)	0.582 (0.454)
叶片干重 ³ (g)	同上 See the above	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	3.170 (0.089)	1.216 (0.282)	0.192 (0.665)
叶柄干重 ⁴ (g)	同上 See the above	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	1.257 (0.274)	2.154 (0.156)	0.001 (0.976)
花果干重 ⁵ (g)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	10.000 (0.000)	43.500 (0.041)	
总干重 ⁶ (g)	原始数据 × 1 000 的对数转换 Logarithm of raw data × 1 000	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	2.630 (0.119)	0.889 (0.356)	0.032 (0.860)
根冠比 ⁷)	未转换 No transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	2.424 (0.134)	21.487 (0.000)	0.229 (0.637)
一级分株数 ⁸)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	422.500 (0.476)	364.000 (0.105)	
二级分株数 ⁹)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	218.000 (0.410)	236.500 (0.433)	
总分株数 ¹⁰)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	446.000 (0.706)	436.500 (0.553)	
一级匍匐茎数 ¹¹)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	459.500 (0.850)	323.500 (0.025)	
二级匍匐茎数 ¹²)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	230.000 (0.574)	264.500 (0.854)	
匍匐茎总数 ¹³)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	428.000 (0.525)	423.000 (0.431)	
一级匍匐茎节间长 ¹⁴ (cm)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	72.500 (0.009)	101.000 (0.089)	
二级匍匐茎节间长 ¹⁵ (cm)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	61.000 (0.243)	33.000 (0.004)	
总匍匐茎节间长 ¹⁶ (cm)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	80.000 (0.019)	84.000 (0.022)	
一级匍匐茎比茎长 ¹⁷ (cm · mg ⁻¹)	未转换 No transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	1.196 (0.286)	0.711 (0.408)	0.296 (0.592)
二级匍匐茎比茎长 ¹⁸ (cm · mg ⁻¹)	未转换 No transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	0.511 (0.487)	0.011 (0.920)	0.712 (0.413)
总的比茎长 ¹⁹ (cm · mg ⁻¹)	未转换 No transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	1.509 (0.232)	1.222 (0.281)	0.139 (0.713)
分枝强度 ²⁰ (%)	两次平方根转换 Double square root transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	0.712 (0.403)	1.974 (0.167)	0.001 (0.979)

1) Root dry weight 2) Stolon dry weight 3) Lamina dry weight 4) Petiole dry weight 5) Flower and fruit dry weight 6) Total dry weight 7) Root-shoot ratio 8) Number of primary ramets 9) Number of secondary ramets 10) Total number of ramets 11) Number of primary stolons 12) Number of secondary stolons 13) Total number of stolons 14) Internode length of primary stolon 15) Internode length of secondary stolon 16) Internode length of total stolon 17) Specific stolon length of primary stolon 18) Specific stolon length of secondary stolon 19) Total specific stolon length 20) Branching intensity

影响显著 ,而不同盖度小生境仅对一级匍匐茎数、二级匍匐茎节间长和总匍匐茎节间长影响显著(表 4)。林缘积雪草的一级匍匐茎节间长((8.144 4 ± 0.438 2) cm)和总匍匐茎节间长((7.817 6 ± 0.382 2) cm)显著大于荒草坡积雪草((6.606 9 ± 0.289 8) cm (6.537 6 ± 0.288 6) cm)。草本层盖度小的小生境中积雪草的一级匍匐茎数(3.28 ± 0.25)显著多于盖度大的小生境(2.48 ± 0.28)(表 5)。相

反 盖度大的小生境中积雪草的二级匍匐茎节间长((7. 467 8 ± 0. 339 3) cm)和总 匍 匐 茎 节 间 长((7. 935 4 ± 0. 389 8) cm)都显著大于盖度小的小生境((5. 940 8 ± 0. 313 2) cm (6. 639 7 ± 0. 318 4) cm)。4 种小生境间积雪草的一级匍匐茎数无显著差异,而一级匍匐茎、二级匍匐茎和总匍匐茎的节间长差异显著,且都是林缘盖度大的小生境的值最大,荒草坡盖度小的小生境的值最小(表 5)。生境和不同草本层盖度小生境对一级分株数、二级分株数、总分株数、二级匍匐茎数、总匍匐茎数、一级匍匐茎比茎长、二级匍匐茎比茎长、总的比茎长和分枝强度影响均不显著(表 4 表 5)。

2.4 叶水平的形态生理特征

生境与不同草本层盖度小生境及其交互效应对单叶片干重、比叶面积和 4 个叶绿素指标影响均不显著(表 6 表 7)。生境和不同草本层盖度小生境对叶片长、叶片宽和单叶面积影响显著,但是二者的交互效应对这 3 个特征影响都不显著,叶柄长和比叶柄长仅受不同草本层盖度小生境的显著影响(表 6)。叶片长、叶片宽和单叶面积在 4 种小生境间差异显著且差异格局相同,即在荒草坡盖度大的小生境中这 3 个特征都显著大于荒草坡盖度小和林缘盖度大的小生境,也显著大于林缘盖度小的小生境,而荒草坡盖度小的小生境与林缘盖度大的小生境间无显著差异(表 7)。叶柄长在 4 种小生境中的大小顺

序依次为:荒草坡盖度大>林缘盖度大>荒草坡盖度小>林缘盖度小,其中荒草坡盖度大的小生境中积雪草叶柄显著长于林缘盖度小的小生境(表 7)。不论是荒草坡还是林缘,盖度大的小生境中积雪草的比叶柄长显著大于盖度小的小生境,相同盖度之间无显著差异(表 7)。

3 讨 论

3.1 林缘和荒草坡积雪草克隆生长的差异

林缘和荒草坡环境因子最明显的差异在于砾石含量、土壤 pH 值、土壤有机质和草本层上方的相对光强(表 1 表 2)。积雪草对林缘和荒草坡生境的可塑性反应存在等级性,可塑性较强的是克隆片段水平和叶水平。

在分株种群水平,林缘和荒草坡生境间 10 个被测的分株种群特征差异均不显著。这一结果说明积雪草有较强的环境适应能力。产生该结果的原因可能是:分株不仅对其所处的小生境产生局部反应,而且通过生理整合作用对其它分株所处的小生境产生非局部反应,从而有效地利用异质性分布的资源。积雪草分株种群对光强的反应与野草莓(*Fragaria vesca*)和聚花过路黄(*Lysimachia congestiflora*)不尽相同。不同光强条件下,野草莓分株种群的根冠比没有显著差异,但旷地野草莓的分株种群密度高于林下(陈劲松等,2003)。聚花过路黄在林缘旷地的分

表 5 积雪草克隆片段水平的形态特征
Table 5 Morphological characteristics of *Centella asiatica* at the level of clonal fragment

指标 Traits	荒草坡 Abandoned grassland slope		林缘 Forest edge		F 值或 χ^2 值 F-value or χ^2 value
	盖度小的小生境 Microsite with low coverage	盖度大的小生境 Microsite with high coverage	盖度小的小生境 Microsite with low coverage	盖度大的小生境 Microsite with high coverage	
一级分株数 ⁸⁾	11.08 ± 1.64	10.20 ± 1.87	12.88 ± 1.62	10.28 ± 1.33	3.341 ^{ns}
二级分株数 ⁹⁾	7.14 ± 3.96	8.10 ± 1.82	5.86 ± 1.50	5.44 ± 1.48	2.297 ^{ns}
总分株数 ¹⁰⁾	15.33 ± 3.01	15.93 ± 3.16	18.00 ± 2.97	15.39 ± 2.68	0.924 ^{ns}
一级匍匐茎数 ¹¹⁾	3.17 ± 0.51	2.67 ± 0.42	3.35 ± 0.24	2.33 ± 0.39	5.975 ^{ns}
二级匍匐茎数 ¹²⁾	3.57 ± 1.00	4.10 ± 0.80	3.57 ± 0.64	3.38 ± 0.61	0.886 ^{ns}
总匍匐茎数 ¹³⁾	5.33 ± 0.99	5.60 ± 0.99	6.47 ± 0.81	5.50 ± 0.89	1.800 ^{ns}
一级匍匐茎节间长 ¹⁴⁾ (cm)	2.451 6 ± 0.085 2 ^b	2.658 4 ± 0.058 5 ^b	2.710 0 ± 0.087 6 ^b	2.986 6 ± 0.116 4 ^a	5.244 ^{**}
二级匍匐茎节间长 ¹⁵⁾ (cm)	5.537 0 ± 0.564 3	6.800 6 ± 0.375 7	6.075 4 ± 0.379 8	8.051 7 ± 0.470 5	11.641 ^{**}
总匍匐茎节间长 ¹⁶⁾ (cm)	5.998 1 ± 0.450 7	7.009 7 ± 0.303 0	7.048 0 ± 0.402 0	8.758 3 ± 0.568 2	11.653 ^{**}
一级匍匐茎比茎长 ¹⁷⁾ (cm·mg ⁻¹)	0.462 6 ± 0.019 3 ^a	0.573 4 ± 0.102 4 ^a	0.593 3 ± 0.055 5 ^a	0.617 2 ± 0.061 5 ^a	0.533 ^{ns}
二级匍匐茎比茎长 ¹⁸⁾ (cm·g ⁻¹)	-	0.666 1 ± 0.064 1 ^a	0.748 8 ± 0.046 9 ^a	0.876 7 ± 0.098 2 ^a	1.544 ^{ns}
总的比茎长 ¹⁹⁾ (cm·mg ⁻¹)	0.481 6 ± 0.036 6 ^a	0.594 2 ± 0.084 5 ^a	0.603 6 ± 0.054 5 ^a	0.659 4 ± 0.065 1 ^a	0.771 ^{ns}
分枝强度 ²⁰⁾ (%)	0.155 7 ± 0.038 5 ^a	0.191 8 ± 0.028 5 ^a	0.131 1 ± 0.024 5 ^a	0.179 1 ± 0.030 8 ^a	3.082 ^{ns}

一级匍匐茎节间长经过平方根转换,分枝强度经过两次平方根转换 Internode length of primary stolon was transformed to the square root, branching intensity was transformed to the square root of the square root 有字母标记的平均值为单因素方差分析的结果 The means with letter are the results of One-Way ANOVA 同一行中相同字母标记的平均值间无显著差异 The means with the same letter in the same row are not significantly different ** : $p < 0.01$ ns : No significant difference 8)~20):同表 4 See Table 4

表 6 林缘和荒草坡生境与不同草本层盖度小生境对叶水平生长特征的影响
Table 6 Effects of forest edge and abandoned grassland slope habitats and microsite with different herbaceous coverage on the growth characteristics at the level of leaf

指标 Traits	数据转换 Data transformation	数据分析方法 Methods of data analyses	生境(林缘 vs 荒草坡) Habitat (forest edge vs abandoned grassland slope)	小生境(不同草本层盖度) Microsite (different herbaceous coverage)	生境 × 小生境 Habitats × Microsite
叶片长 ¹⁾ (cm)	未转换 No transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	49.823 (0.000)	43.129 (0.000)	0.891 (0.357)
叶片宽 ²⁾ (cm)	未转换 No transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	45.266 (0.000)	38.021 (0.000)	1.792 (0.196)
单叶面积 ³⁾ (cm ²)	平方根转换 Square root transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	24.062 (0.000)	24.015 (0.000)	0.234 (0.634)
单叶片干重 ⁴⁾ (mg)	对数转换 Logarithm transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	1.300 (0.287)	2.124 (0.183)	4.179 (0.075)
比叶面积 ⁵⁾ (cm ² ·mg ⁻¹)	未转换 No transformation	非参数检验 Nonparametric test	13.000 (0.485)	12.000 (0.394)	
叶柄长 ⁶⁾ (cm)	平方根转换 Square root transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	2.592 (0.126)	6.466 (0.021)	0.061 (0.807)
比叶柄长 ⁷⁾ (cm·g ⁻¹)	未转换 No transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	2.706 (0.139)	35.391 (0.000)	1.414 (0.268)
叶绿素 a 含量 ⁸⁾ (mg·g ⁻¹ FW)	平方根转换 Square root transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	0.485 (0.495)	0.027 (0.872)	0.347 (0.563)
叶绿素 b 含量 ⁹⁾ (mg·g ⁻¹ FW)	平方根转换 Square root transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	0.333 (0.571)	0.037 (0.849)	0.165 (0.690)
总叶绿素含量 ¹⁰⁾ (mg·g ⁻¹ FW)	平方根转换 Square root transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	0.447 (0.512)	0.028 (0.868)	0.301 (0.590)
叶绿素 a/b 值 ¹¹⁾	平方根转换 Square root transformation	双因素方差分析 Two-Way ANOVA	0.734 (0.403)	0.007 (0.933)	0.679 (0.421)

1) Leaf blade length 2) Leaf blade width 3) Area per leaf blade 4) Dry weight per leaf blade 5) Specific leaf area 6) Petiole length 7) Specific petiole length 8) Chl a content 9) Chl b content 10) Total Chl content 11) Chl a/b ratio

表 7 积雪草叶水平的生长特征
Table 7 Growth characteristics of *Centella asiatica* at the level of leaf

指标 Traits	荒草坡 Abandoned grassland slope		林缘 Forest edge		<i>F</i> 值或 χ^2 值 <i>F</i> -value or χ^2 value
	盖度小的小生境 Microsite with low coverage	盖度大的小生境 Microsite with high coverage	盖度小的小生境 Microsite with low coverage	盖度大的小生境 Microsite with high coverage	
叶片长 ¹⁾ (cm)	1.907 5 ± 0.079 5 ^b	2.391 7 ± 0.079 0 ^a	1.513 3 ± 0.053 0 ^c	1.875 8 ± 0.035 5 ^b	31.281 ***
叶片宽 ²⁾ (cm)	3.405 8 ± 0.126 8 ^b	4.300 6 ± 0.173 9 ^a	2.763 3 ± 0.084 8 ^c	3.338 8 ± 0.058 0 ^b	28.360 ***
单叶面积 ³⁾ (cm ²)	2.315 6 ± 0.111 5 ^b	2.886 2 ± 0.158 2 ^a	1.847 0 ± 0.076 2 ^c	2.315 1 ± 0.040 8 ^b	16.104 ***
单叶片重 ⁴⁾ (mg)	1.417 3 ± 0.062 8 ^a	1.368 2 ± 0.086 6 ^a	1.150 4 ± 0.008 1 ^a	1.444 0 ± 0.128 9 ^a	2.534 ^{ns}
比叶面积 ⁵⁾ (cm ² ·mg ⁻¹)	0.213 2 ± 0.004 8	0.425 0 ± 0.164 3	0.263 3 ± 0.008 7	0.226 2 ± 0.060 5	4.128 ^{ns}
叶柄长 ⁶⁾ (cm)	2.959 5 ± 0.156 5 ^{ab}	3.425 6 ± 0.346 2 ^a	2.459 5 ± 0.094 2 ^b	3.156 9 ± 0.219 3 ^{ab}	3.616 *
比叶柄长 ⁷⁾ (cm·g ⁻¹)	51.753 8 ± 2.801 1 ^b	77.146 7 ± 8.126 1 ^a	36.633 2 ± 3.900 7 ^b	74.715 7 ± 4.975 1 ^a	13.170 **
叶绿素 a 含量 ⁸⁾ (mg·g ⁻¹ FW)	1.003 0 ± 0.139 4 ^a	0.957 2 ± 0.111 1 ^a	0.864 4 ± 0.074 3 ^a	0.945 6 ± 0.107 6 ^a	0.446 ^{ns}
叶绿素 b 含量 ⁹⁾ (mg·g ⁻¹ FW)	0.622 8 ± 0.064 1 ^a	0.611 9 ± 0.057 2 ^a	0.603 2 ± 0.049 6 ^a	0.600 8 ± 0.023 5 ^a	0.279 ^{ns}
总叶绿素含量 ¹⁰⁾ (mg·g ⁻¹ FW)	1.181 3 ± 0.151 8 ^a	1.136 4 ± 0.124 3 ^a	1.037 7 ± 0.078 2 ^a	1.122 3 ± 0.117 3 ^a	0.179 ^{ns}
叶绿素 a/b 值 ¹¹⁾	1.588 3 ± 0.073 1 ^a	1.548 2 ± 0.039 3 ^a	1.497 2 ± 0.054 0 ^a	1.541 1 ± 0.025 6 ^a	0.254 ^{ns}

单叶面积、叶柄长和叶绿素的 4 个指标经过平方根转换,单叶片干重经过以 10 为底的对数转换。无字母标记的平均值其差异显著性用非参数检验 Area per leaf blade , petiole length and chlorophyll content were transformed to the square root. Log-transformation of dry weight per leaf blade was applied. Nonparametric tests were applied to test significance of the means without letter 1)~ 11): 同表 6 See Table 6

株密度、分株种群生物量和根冠比都显著高于林缘(陈劲松等 2004)。积雪草分株种群的生物量特征、分株密度、分株平均间距和匍匐茎总长度在两种有光强差异的生境间无显著差异,这还可能与积雪草喜欢阴湿的生活习性有关(中国科学院中国植物志编辑委员会,1979)。

在克隆片段水平,林缘积雪草克隆片段的根干重和花果干重显著低于荒草坡积雪草。林缘的光照强度和土壤养分含量都不及荒草坡,抑制了积雪草光合产物的积累,从而减少了根和花果生物量。这一结果意味着:在土壤养分相对丰富的荒草坡,积雪草根干重的增加是克隆分工的一种表现;另外,根干重的增加更有利于在砾石含量高的土壤中生长。林缘积雪草克隆片段比荒草坡积雪草拥有更长的一级匍匐茎节间和总匍匐茎节间。较长的匍匐茎节间有利于其快速逃避弱光、低养分的不利生境,从而将较多分株或摄食位点选择性地放置到资源适宜的生境,分株的这种选择性放置体现了克隆植物的觅食行为(董鸣,1996)。土壤溶液的 pH 值通过影响土壤矿质养分的溶解或沉淀以及影响土壤微生物的活动进而影响植物的矿质营养(潘瑞炽,2001)。林缘积雪草匍匐茎节间较长可能暗示着积雪草更喜欢微酸性环境。这与刺槐(*Robinia pseudoacacia*)在酸性土壤中,初级、次级和总的连接根平均长度都显著大于在碱性土壤中的相应值的结果相似(Zhang *et al.*, 2006)。

在叶水平,荒草坡积雪草的叶片长、叶片宽和单叶面积都显著大于林缘。荒草坡光资源充足,积雪草通过增大叶面积充分利用光能合成有机物。林缘积雪草的比叶面积、叶柄长和比叶柄长与荒草坡的相应值差异并不显著,可能是因为林缘的光梯度较缓,叶柄的伸长和比叶面积的扩大,并不能带来划算的光资源收获(Hutchings & de Kroon, 1994; 张淑敏等, 2000),生物量的投入与由此获得的收益间存在权衡(Trade-off)。植物生理学研究的一般规律是:高叶绿素含量和低叶绿素 a/b 值是光合作用对遮荫的适应(潘瑞炽, 2001),但本研究中两种生境间积雪草叶绿素含量以及叶绿素 a/b 值均无显著差异,积雪草可能采取了其它适应林缘弱光环境的生理对策,也有可能是相连分株间的生理整合作用修饰了可塑性(Dong, 1995; Alpert, 1999; 何维明和董鸣, 2002)。

3.2 不同草本层盖度小生境对积雪草克隆生长的影响

积雪草不同草本层盖度小生境的差异来源于优势种及其多度的不同,这又影响着草本层内部的相对光强和地上部分生产力(表 1, 表 2)。积雪草的克隆生长在 3 个水平都对小生境产生了可塑性反应。

在分株种群水平,小生境仅对根冠比影响显著,在盖度小的小生境中,积雪草分株种群的根冠比显著高于草本层盖度大的小生境。草本层盖度小时,

地面裸露较多,温度增加快,地面水分蒸发旺盛,局部小环境中水分丧失较多,积雪草通过增加根冠比,分配更多生物量到根以吸收更多的水分。

在克隆片段水平,小生境对根冠比、花果干重、一级匍匐茎数、二级匍匐茎节间长和总匍匐茎节间长影响显著。不论是荒草坡还是林缘,草本层盖度小的小生境中积雪草的根冠比都显著高于盖度大的小生境,其原因同分株种群。盖度大小生境中积雪草克隆片段花果干重显著高于盖度小的小生境。盖度小时积雪草的一级匍匐茎数显著多于盖度大时,积雪草的二级匍匐茎节间长和总匍匐茎节间长则相反,这与林缘积雪草的反应相同,也与白三叶(*Trifolium repens*)在有草斑块和空白斑块间的差异相同(Leeflang, 2000),但与紫草科天芥菜属植物 *Heliotropium curassavicum* 在开阔处表现出游击型的结果相反(Hegazy, 1994)。从生态适应的角度,上述研究结果可以理解为:在盖度大的小生境中,草本层内的相对光强较弱,竞争激烈,积雪草通过增加匍匐茎节间长和有性生殖,逃离拥挤的小生境,投入到资源贫乏的小生境,而在盖度小的小生境中则通过增加一级匍匐茎数快速抢占光资源丰富、竞争较弱的有利小生境。除花果干重外,其它地上各部分生物量对植被盖度变化不敏感,这一响应格局与羊柴(*Hedysarum laeve*)地上各部分生物量对植被盖度变化的响应格局相似(刘凤红等, 2005)。可能是因为积雪草同羊柴都为游击型构型,该克隆构型决定其可以跨越小尺度斑块实现克隆生理整合,以利用不同小生境斑块的资源。

在叶水平,小生境对叶片长、叶片宽、单叶面积、叶柄长和比叶柄长影响显著。不论是在荒草坡还是林缘,盖度大的小生境中积雪草的叶片长、叶片宽、单叶面积、叶柄长和比叶柄长都显著大于盖度小的小生境。在盖度大的小生境中,积雪草一方面通过增大光获取结构的面积,另一方面通过增加叶柄长和比叶柄长,将叶片放置到草本层上层以获取较多的光能。积雪草叶柄长在两种小生境间的差异与 *Trifolium repens* 在有草斑块和空白斑块之间的差异相同(Leeflang, 2000)。总之,积雪草叶水平对小生境的形态可塑性较强。叶柄长和匍匐茎节间长在两种小生境之间的差异说明,积雪草的水平间隔子(匍匐茎)和垂直间隔子(叶柄)都对局部小生境产生了可塑性反应。小生境对叶绿素含量也无显著影响。

3.3 可塑性反应的等级性

积雪草对林缘和荒草坡生境和不同草本层盖度

小生境的可塑性反应均存在等级差异,但是二者的等级差异格局不同。积雪草在 3 个水平上都对有盖度差异的小生境产生了不同程度的响应,而对荒草坡和林缘生境的可塑性反应仅发生在克隆片段水平和叶水平。即使在发生可塑性反应的两个水平,积雪草对生境和不同草本层盖度小生境的反应也不同。在克隆片段水平,被研究的 19 个特征中,除了花果干重和总匍匐茎长度都对生境和小生境做出响应外,仅对生境做出响应的指标有根干重和一级匍匐茎节间长,仅对小生境做出响应的指标为根冠比、一级匍匐茎数和二级匍匐茎节间长。在叶水平,叶片长、叶片宽和叶面积都对生境和小生境有显著反应,但是叶柄长和比叶柄长仅对小生境产生可塑性反应。尽管林冠和草本植被都会影响光的分布,但是它们带来的光梯度有差异。草本植被引起的光梯度在草本植物冠面与地表间形成,垂直距离一般不超过 1 m,植冠以下的光梯度非常陡。而林冠引起的光梯度在林冠与地表间形成,垂直距离常超过 5 m,林冠以下的光梯度非常缓。林冠和草本层引起的光梯度差异与林下和林窗生境的差异相似 (Hutchings & de Kroon, 1994; 张淑敏等, 2000)。可能这种光梯度的差异导致了积雪草对生境和小生境可塑性反应的等级性存在差异。另外,林缘和荒草坡除了光强差异外,砾石含量、土壤 pH 值和土壤有机质含量也存在差异,这些环境因子的差异也可能导致等级可塑性反应存在差异。

上述研究结果对积雪草的培育具有一定的指导意义。积雪草喜欢适当遮荫、养分较多和微酸性的环境。在盖度较大的条件下,花果较多,利于收获种子,且叶面积较大,叶柄较长,因而在栽培中不必经常清除杂草,既可减小培育成本,又可促进积雪草生长。在砾石含量较多的土壤中,积雪草的生长较好,因而可充分利用山坡荒地种植积雪草。林缘和荒草坡的砾石含量、土壤 pH 值、土壤养分和光照强度都存在显著差异,这些环境因子对积雪草克隆生长的影响及其影响的程度还需要进一步开展人工控制实验才能确定。克隆植物对异质性生境的适应性研究中,多考虑光照强度、土壤养分和土壤水分等环境因子,而对土壤 pH 值和砾石含量响应的研究较少,以后可加强该部分的研究工作。

参 考 文 献

- Alpert P (1999). Effects of clonal integration on plant plasticity in *Fragaria chiloensis*. *Plant Ecology*, 141, 99 – 106.
- Babu TD, Kuttan G, Padikkala J (1995). Cytotoxic and anti-tumour properties of certain taxa of Umbelliferae with special reference to *Centella asiatica* (L.) Urban. *Journal of Ethnopharmacology*, 48, 53 – 57.
- Chen JS (陈劲松), Dong M (董鸣), Yu D (于丹) (2003). The characteristics of stoloniferous herb *Fragaria vesca* L. ramet population and their variation along an altitudinal gradient in the eastern edge of the Qing-Zang Plateau in China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 23, 428 – 435. (in Chinese with English abstract)
- Chen JS (陈劲松), Dong M (董鸣), Yu D (于丹), Liu Q (刘庆) (2004). Clonal architecture and ramet population characteristics of *Lysimachia congestiflora* growing under different light conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 15, 1383 – 1388. (in Chinese with English abstract)
- Chen YF (陈玉福), Dong M (董鸣) (2000). Genet characters of *Hedysarum laeve* and the characters of its ramet population in different habitats in Mu Us Sandland. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 24, 40 – 45. (in Chinese with English abstract)
- Compiling Committee of the History of Nanchong County, Sichuan Province (四川省南充县志编纂委员会) (1993). *The History of Nanchong County* (南充县志). Sichuan People's Publishing House, Chengdu, 69 – 80. (in Chinese)
- Delectis Florae Reipublicae Popularis Sinicae Agenda Academiae Sinicae Edita (中国科学院中国植物志编辑委员会) (1979). *Flora Reipublicae Popularis Sinicae* (中国植物志) Tomus 55(1). Science Press, Beijing, 31 – 33. (in Chinese)
- Dong M (1993). Morphological plasticity in the stoloniferous herb *Lamium galeobdolon* (L.) Ehrend. & Polatschek in response to partial shading. *New Phytologist*, 124, 291 – 300.
- Dong M (1995). Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats, and their modification due to physiological integration. *Oecologia*, 101, 282 – 288.
- Dong M (董鸣) (1996). Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 38, 828 – 835. (in Chinese with English abstract)
- Du RQ (杜荣骞) (2003). *Biostatistics* (生物统计学) 2nd edn. Higher Education Press, Beijing, 61 – 144. (in Chinese)
- Eriksson O, Jerling L (1990). Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In: van Groenendael J, de Kroon H eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. SPB Academic Publishing, the Hague, 79 – 94.
- He WM (何维明), Dong M (董鸣) (2002). Ramets and genets in the tillering clonal herb *Panicum miliaceum* in hierarchical response to heterogeneous nutrient environments. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 22, 169 – 175. (in Chinese with English abstract)
- Hegazy AK (1994). Trade-off between sexual and vegetative reproduction of the weedy *Heliotropium curassavicum*. *Journal of Arid*

Environments, 27, 209 – 220.

Herben T, During HJ, Krahulec F (1995). Spatiotemporal dynamics in mountain grasslands: species autocorrelation in space and time. *Folia Geobot Phytotax*, 30, 185 – 196.

Hutchings MJ, de Kroon H (1994). Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 25, 159 – 238.

Kleijn D, van Groenendael JM (1999). The exploitation of heterogeneity by a clonal plant in habitats with contrasting productivity levels. *Journal of Ecology*, 87, 873 – 884.

Leeftang L (2000). Response of *Trifolium repens* to a mosaic of bare and vegetated patches. *Plant Species Biology*, 15, 59 – 65.

Liu FH (刘凤红), Liu J (刘建), Dong M (董鸣) (2005). Response of biomass allocation to small-scale variation of vegetation coverage in dominant clonal semi-shrubs in the Mu Us Sandland. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 25, 3415 – 3419. (in Chinese with English abstract)

Ma WL (马万里), Zhong ZC (钟章成) (1998). Morphological adaptability of clonal herb *Iris japonica* to changed light condition. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 9, 23 – 26. (in Chinese with English abstract)

Navas ML, Garnier E (2002). Plasticity of whole plant and leaf traits in *Rubia peregrina* in response to light, nutrient and water availability. *Acta Oecologica*, 23, 375 – 383.

Pan RC (潘瑞炽) (2001). *Plant Physiology* (植物生理学) 4th edn. Higher Education Press, Beijing, 42, 92 – 93. (in Chinese)

Robinson D, Rorison IH (1988). Plasticity in grass species in relation to nitrogen supply. *Functional Ecology*, 2, 249 – 257.

Singh P, Singh JS (2002). Recruitment and competitive interaction between ramets and seedlings in a perennial medicinal herb, *Centella asiatica*. *Basic and Applied Ecology*, 3, 65 – 76.

Song LX (宋利霞), Tao JP (陶建平), Wang W (王微), Xi Y (席一), Wang YJ (王永健), Ran CY (冉春燕) (2006). The ramet population structures of the clonal bamboo *Fargesia nitida* in different canopy conditions of subalpine dark coniferous forest in Wolong Nature Reserve, China. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 26, 730 – 736. (in Chinese with English abstract)

Su JM (苏金明), Fu RH (傅荣华), Zhou JB (周建斌), Zhang LH (张莲花) (2002). *Statistical Software SPSS Series: Application and Actual Combat* (统计软件 SPSS 系列——应用实战篇). Publishing House of Electronics Industry, Beijing, 207 – 286. (in Chinese)

Zhang SM (张淑敏), Chen YF (陈玉福), Dong M (董鸣) (2000). Clonal plasticity in response to partial neutral shading in the stoloniferous herb *Potentilla reptans* var. *sericophylla*. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 42, 89 – 94. (in Chinese with English abstract)

Zhang XQ, Liu J, Welham CVJ, Liu CC, Li DN, Chen L, Wang RQ (2006). The effects of clonal integration on morphological plasticity and placement of daughter ramets in black locust (*Robinia pseudoacacia*). *Flora*, 201, 547 – 554.

Zhang ZL (张志良), Qu WJ (瞿伟箐) (2003). *Guide to Experiment of Plant Physiology* (植物生理实验指导) 3rd edn. Higher Education Press, Beijing, 67 – 70. (in Chinese)

Zhou SB (周守标), Zhu SD (朱胜东), Yu DQ (余大芹), Wang DH (王道惠), Liu WJ (刘文杰) (1998). Rising lawn star—*Centella asiatica* (L.) Urban. *Plants* (植物杂志), (2), 19. (in Chinese)

责任编辑：刘丽娟