

DOI: 10.11931/guihaia.gxzw201311053

郑朋秦, 黄思倩, 宋会兴. 基于根系形态可塑性的空心莲子草克隆分工特征[J]. 广西植物, 2015, 35(3): 331—337

Zheng PQ, Huang SQ, Song HX. Division of labor in *Alternanthera philoxeroides* based root morphological plasticity[J]. Guihaia, 2015, 35(3): 331—337

基于根系形态可塑性的空心莲子草克隆分工特征

郑朋秦, 黄思倩, 宋会兴*

(四川农业大学 风景园林学院, 成都 611130)

摘要: 资源在空间和时间上不均匀分布现象往往形成资源异质性斑块, 克隆植物凭借强大的侧向生长能力占据广阔空间, 分株间的生理连接促进了其对异质性生境的适应。克隆分株首先通过资源获取结构的功能特化来提高从各种资源富养斑块中的养分获取, 然后通过克隆整合作用实现分株间的养分传输, 这种功能特化和资源共享模式被称为‘分工’。该文以入侵克隆植物空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)为研究对象, 研究其根系对资源异质性分布的形态可塑性响应; 通过调节光照强度和土壤养分来实现资源的异质性分布, 共设置 4 个处理: ①近端分株高光低养—远端分株高光低养(HL-HL), ②近端分株低光高养—远端分株低光高养(LH-LH), ③近端分株高光低养—远端分株低光高养(HL-LH), ④近端分株低光高养—远端分株高光低养(LH-HL); 使用 WinRHIZO Pro 软件分析相关根系指标, SPSS 18.0 单因素方差(one-way ANOVA)分析方法分析异质性条件对近、远端分株以及整个克隆片段的影响。结果表明: 异质性斑块中经历高光低养的分株分配更多的生物量到地上部分, 经历低光高养的分株分配更多的生物量到地下部分, 空心莲子草通过调整对地上和地下部分的生物量分配比例实现了克隆分工; 异质性斑块中, 生长在富养斑块中的空心莲子草分株根系有更高的根生物量、根长、根表面积、根体积以及分枝系数等, 表明空心莲子草分株根系通过对异质性斑块的形态可塑性变化提高了土壤养分的吸收能力。由此可见, 空心莲子草通过对资源获取结构的功能特化提高了其资源吸收能力, 这可能是其具强入侵能力的重要原因。

关键词: 空心莲子草; 异质性斑块; 克隆分工; 根系; 形态可塑性

中图分类号: Q948.11 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3142(2015)03-0331-07

Division of labor in *Alternanthera philoxeroides* based root morphological plasticity

ZHENG Peng-Qin, HUANG Si-Qian, SONG Hui-Xing*

(School of Landscape Architecture, Sichuan Agricultural University, Chengdu 611130, China)

Abstract: The distribution of resources is uneven over space and time, which always leads to heterogeneous patches. Clonal plants usually occupy wider habitats because of powerful clonal growth and the physical connection between ramets promotes the adaptation to heterogeneous habitats. Clonal ramets can improve resource capture capacity in nutrient-rich patches by the functional specializing of resource acquisition organs, then share these resources with the ramets in low nutrient patches through clonal integration, this pattern is called ‘division of labor’. Our study selected *Alternanthera philoxeroides*, an invasive clonal weed, as the objective and studied on the morphological plasticity of roots in the heterogeneous patches of resources. Ramets were planted in the patches with heterogeneous distribution of light and soil nutrient and there were four treatments, e.g. ①two ramets experienced high light and low nutrient

收稿日期: 2014-02-29 修回日期: 2014-05-13

基金项目: 国家“十二五”科技支撑计划项目(2011BAC09B05); 中国博士后基金(2013M531976)。

作者简介: 郑朋秦(1990-), 女, 四川名山县人, 硕士研究生, 研究方向为植物种群生态学, (E-mail) zhengpengqin@yeah.net。

*通讯作者: 宋会兴, 博士, 教授, 主要研究方向为植物种群生态学, (E-mail) Huixingsong@aliyun.com。

treatment (HL-HL); ② two ramets experienced low light intensity and high nutrient treatment (LH-LH); ③ proximal ramets experienced high light and low nutrient treatment, distal ramets experienced low light and high nutrient treatment (HL-LH); ④ proximal ramets experienced low light and high nutrient treatment, distal ramets experienced high light low nutrient treatment (LH-HL). Parameters of roots were analyzed with WinRHIZO Pro software and the effect of treatment on these parameters of proximal ramets, distal ramets and whole ramet pairs was tested with one-way ANOVA (SPSS 18.0). Our results were as follows: Ramets in high light and low nutrient patch allocated more biomass to aboveground parts, while ramets experienced low light and high nutrient allocated more biomass to the underground parts. *A. philoxeroides* ramets showed the division of labor by changing the root—shoot ratio of biomass. In heterogeneous environments, the root of *A. philoxeroides* ramets in the eutrophic patches had higher root biomass, root length, root surface area, root volume and branch coefficient, etc. *A. philoxeroides* increased nutrient uptake capacity through the form of root morphological plasticity in heterogeneity habitats. Thus, *A. philoxeroides* improved resource absorption capacity by specializing resource acquisition organs, which may play an important role in its successful invasion.

Key words: *Alternanthera philoxeroides*; heterogeneous patch; the division of labor; root; morphological plasticity

自然界中,资源在空间和时间上不均匀分布的现象广泛存在(Caldwell *et al.*, 1994),植物已经进化出了相应的觅食机制以确保它们从异质性生境中获取足够的资源,植物的觅食行为可以通过对环境条件的形态可塑性变化来实现(Hutchings *et al.*, 1994)克隆植物通过无性繁殖进行水平扩散,分株能够独立存活,但普遍通过连接子(匍匐茎或根状茎)保持分株间的生理连接,这为克隆植物适应异质性生境提供了极大的可能,因而有关克隆植物与小尺度异质性斑块的研究得到广泛关注(Ikegami *et al.*, 2008)。克隆分株通过资源获取结构的功能特化来提高从各种资源富养斑块中获取养分的能力,然后富养斑块中的分株再通过克隆整合作用将养分传输给贫瘠斑块中的分株,缓解所在斑块的资源短缺。这种功能特化和资源共享是一种高效获取资源的策略,能大幅促进异质性生境中植株的生长(Michael *et al.*, 1997),Stuefer *et al.* (1996),Alpert *et al.* (1997)将这种行为模式称为“分工”。

根系是植物重要的养分吸收和代谢器官,同时还具有传输养分、固定植物、贮藏水分和养分等功能,根系的生长状况对植物生长有着重要意义,根系的分布格局对生态系统产生着重要影响。本文以入侵物种克隆植物空心莲子草为研究对象,研究其根系对资源异质性分布的形态可塑性响应,研究拟解决以下两个问题:(1)异质性斑块中空心莲子草能否通过资源获取结构的功能特化提高养分获取能力,即是否存在克隆分工现象;(2)空心莲子草的根系能否通过对异质性生境的形态可塑性响应提高对富养斑块的养分获取和吸收能力?

1 材料与方法

1.1 试验地点和材料

试验于2013年4—6月在成都郊区(103°49'E, 30°41'N)完成。该区域位于成都平原腹地,属亚热带湿润季风气候,四季分明,冬暖夏凉,年均温15.9℃,年降雨量896.8 mm,年日照时数1 104.5 h,空气相对湿度84%(费永成等,2009)。

空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)别名水花生、喜旱莲子草,多年生宿根性草本,基部匍匐蔓生,生命力强适应性广,生长繁殖迅速,水陆均可生长。原产巴西,被列为中国首批外来入侵物种。

1.2 试验设计

试验主要通过调节光照强度和土壤养分来实现资源的异质性分布。2013年4月选取健壮、大小一致的空心莲子草分株对,将分株对相连的两端(近端分株和远端分株)分别栽种于两个装满干净河沙的花盆中,花盆上口径14.5 cm,下口径10 cm,高度12 cm。经过1周的恢复生长后,进行相关处理。

处理共分为4组,分别为①近端分株高光低养—远端分株高光低养;②近端分株低光高养—远端分株低光高养;③近端分株高光低养—远端分株低光高养;④近端分株低光高养—远端分株高光低养。其中高光低养条件为全光照和蒸馏水浇灌,低光高养条件为30%全光照和1/2强度Hoagland营养液浇灌(图1)。每个处理15个重复。待植株生长4 W后,测量每个分株的相关生理指标。

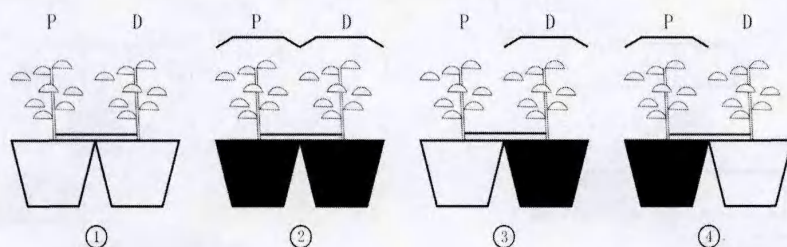


图 1 实验设计图解 ① 两个分株均经历高光低养处理; ② 两个分株均经历低光高养处理; ③ 近端分株经历高光低养处理, 远端分株经历低光高养处理; ④ 近端分株经历低光高养处理, 远端分株经历高光低养处理。P. 近端分株; D. 远端分株。空白部分表示高光低养处理; 阴影部分表示低光高养处理。下同。

Fig. 1 Experimental design diagram ① Two ramets experienced high light and low nutrient treatments; ② Two ramets experienced low light intensity and high nutrient treatments; ③ Proximal ramet experienced high light and low nutrient treatments, distal ramet experienced low light and high nutrient treatments; ④ The proximal ramet experienced low light and high nutrient treatments, distal ramet experienced high light and low nutrient treatments. P. Proximal ramet; D. Distal ramet. The blank represents the high light and low nutrient treatments; shaded part represents the low light and high nutrient treatments. The same below.

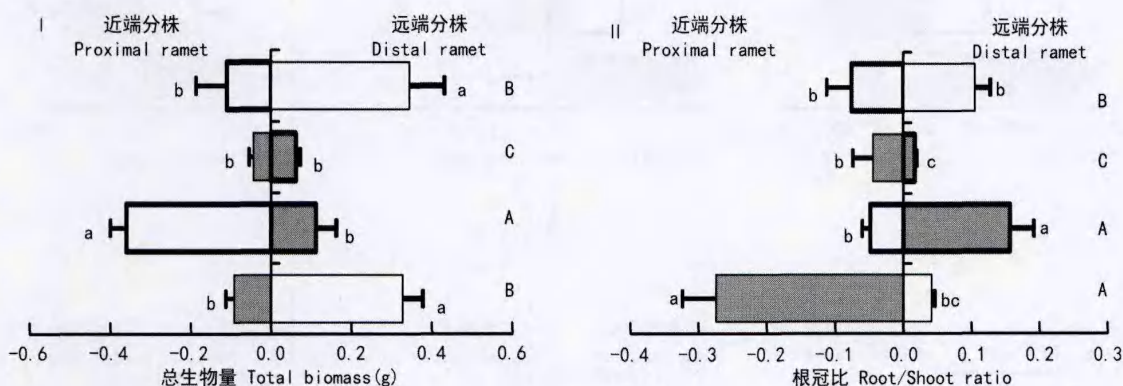


图 2 生物量分配 水平柱从上到下依次对应图 1 中的①②③④处理。空白部分表示高光低养处理, 阴影部分表示低光高养处理。不同的小写字母表示近端分株和远端分株在 $P=0.05$ 差异显著, 不同的大写字母表示整个克隆片段在 $P=0.05$ 差异显著。下同。

Fig. 2 Biomass allocation Horizontal columns from top to bottom correspond ①②③④ of Fig.1. The blank represents the high light and low nutrient treatments, shaded part represents the low light and high nutrient treatments. Different small letters indicate significant differences at the $P=0.05$ of the proximal and distal ramets, and different capital letters indicate significant differences at the $P=0.05$ of whole clonal fragments. The same below.

1.3 数据处理

将分株分为地上和地下两部分, 在 $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ 烘箱中连续烘干 48 h 后称量。另将分株根系洗净后, 使用 WinRHIZO Pro 软件分析根长、根平均直径、根表面积、根体积、分形维数、分枝数、根尖数等。使用 SPSS 18.0 单因素方差 (one-way ANOVA) 分析方法分析异质性条件对分株以及整个克隆片段的影响。使用 EXCEL 2007 处理数据和绘制图表。

2 结果与分析

2.1 生物量分配格局

图 2:I 反映了空心莲子草在异质生境中生物量的分配格局。不同光照和养分条件下近端分株、远

端分株以及整个克隆片段的生物量分配呈现差异变化。相对于两端都处于高光低养的克隆片段(①), 近端分株经历高光低养远端分株经历低光高养的克隆片段(③)有更高的生物量。生长在异质性斑块中的克隆片段(③④)的生物量均大于两端都经历低光高养的克隆片段(②)。

生长在高光低养条件下的近端分株(①③), 若与经历低光高养的远端分株相连, 相比连接高光低养的远端分株, 它们分配更多的生物量到地上部分(图 2:II)。生长在高光低养下的远端分株(①④), 若与经历低光高养的近端分株相连, 相比连接高光低养的近端分株, 它们分配更多的生物量到地上部分。生长在低光高养条件下的远端分株(②③), 若与经历高光低养的近端分株相连, 相对于经历低光

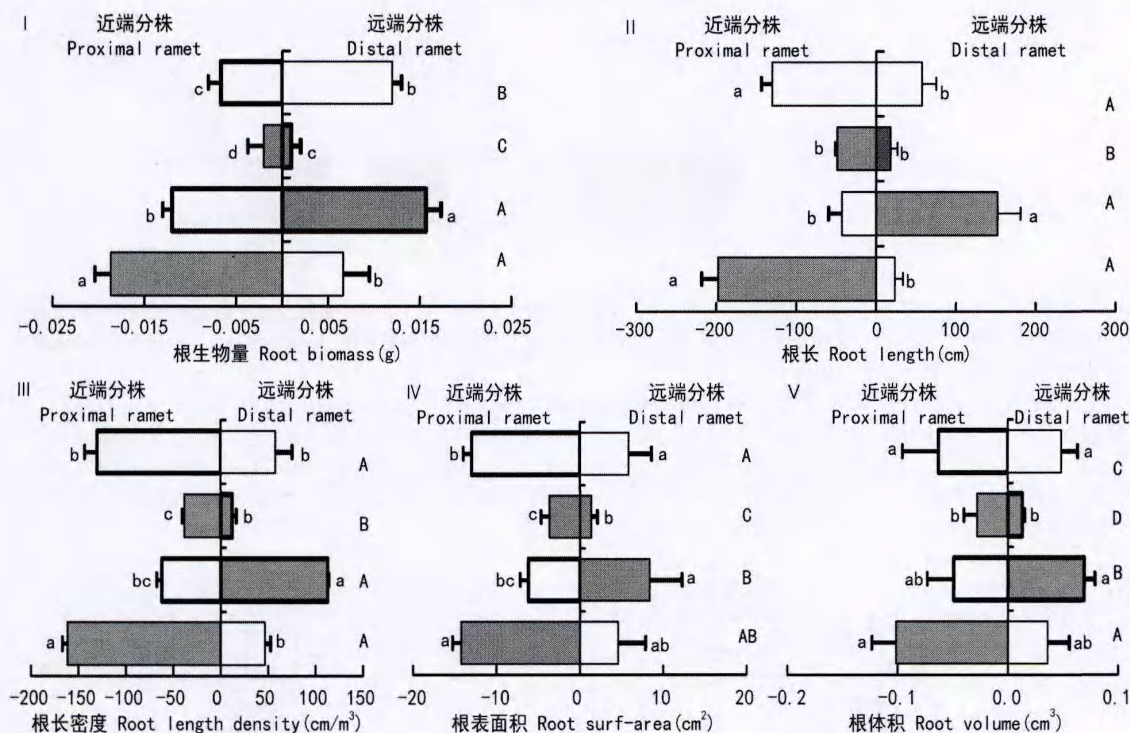


图3 根系生长情况

Fig. 3 Growth of root system

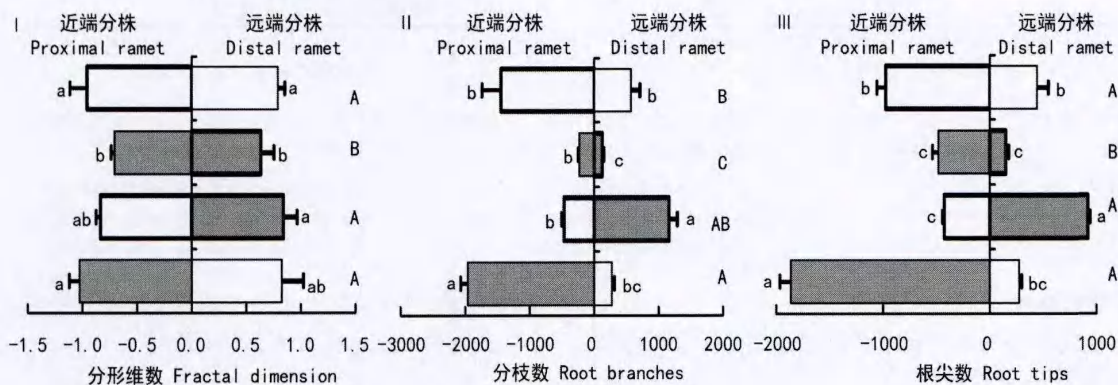


图4 分枝情况

Fig. 4 Growth of branch

高养的远端分株,它们分配更多的生物量到地下部分,根冠比显著升高。生长在低光高养条件下的近端分株(②④),若与经历高光低养的远端分株相连,相对于经历高光低养的近端分株,它们分配更多的生物量到地下部分,根冠比显著升高。

2.2 根系形态可塑性变化

2.2.1 根系的生长形态 衡量根系形态特征的指标主要有根生物量、根长、根长密度即单位土壤中的根系长度、根表面积、根体积等。图3反映了异质性生

境中空心莲子草的根系生长状况。异质性斑块中克隆片段(③④)的根生物量、根长、根长密度和根体积均大于同质性斑块中的克隆片段(①②)。相比于同质性处理,异质性斑块中克隆片段(③④)的根生物量和根体积显著升高。相对于两端都生长在低光高养斑块中的克隆片段(②),生长在异质性环境中的克隆片段(③④)的根长、根生物量、根长密度、根表面积和根体积都显著增加。与生长在同质性环境中的分株(①②)相比,异质性条件下经历低光高养的

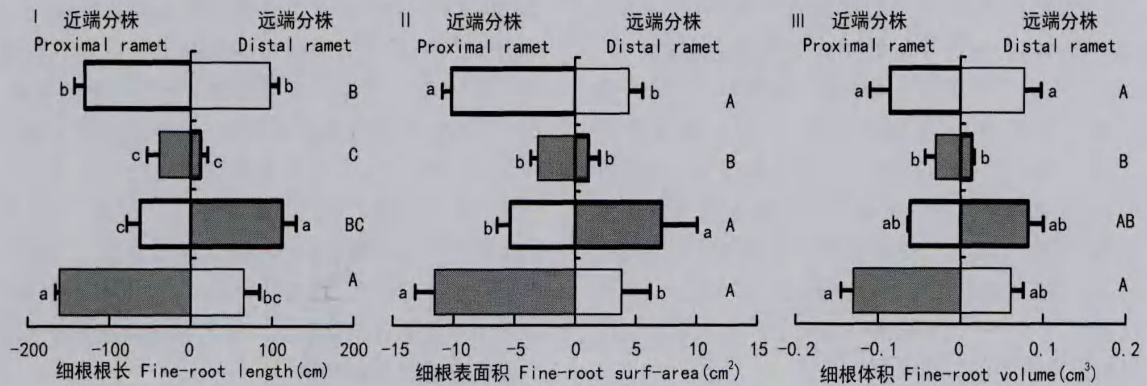


图5 细根生长情况

Fig. 5 Growth of fine root

分株(③远端分株和④近端分株)根长更长,根生物量、根长密度、根表面积和根体积更大。

2.2.2 根系系统的分枝情况 图4反映了空心莲子草根系系统的分枝情况。相对于两端都生长在低光高养斑块中的克隆片段(②),生长在异质性环境中的克隆片段(③④)的分形维数、分枝数和根尖数都显著增加。与生长在同质性环境中的分株(①②)相比,异质性条件下经历低光高养的分株(③远端分株和④近端分株)有更高的分形维数,且分枝数和根尖数都显著增加。

2.2.3 细根形态响应 根系研究中一般将直径小于2mm的根系划分为细根,图5反映了空心莲子草细根的形态变化。相对于两端都生长在低光高养斑块中的克隆片段(②),生长在异质性环境中的克隆片段的细根表面积、近端分株经历低光高养远端分株经历高光低养克隆片段(④)的细根根长和细根体积显著增加。与生长在同质性环境中的分株(①②)相比,异质性条件下经历低光高养的分株(③远端分株和④近端分株)细根根长显著增加,且细根表面积和细根体积更大。

3 讨论与结论

3.1 生物量分配格局的可塑性反应

资源异质性环境中,植物优先利用富养斑块中的资源是一种常见的适应策略。同质性环境下,植物通过分配更多的生物量到资源获取部分来缓解资源匮乏。当资源空间分布不均匀,不同克隆分株经历不同资源的富养斑块时,克隆植株便会产生对异质性环境的可塑性反应。自然界中光照和土壤丰度

在空间上往往呈负相关(Alpert *et al.*, 1996)。若生长在土壤富养斑块中植物分配更多的生物量到根系部分,生长在光照充足的斑块中植物分配更多的生物量到地上部分,这两种截然不同的适应对策增加了植物在同质或异质环境中的资源获取能力(Hutchings *et al.*, 2000)。生物量分配是均衡不同资源条件生长限制的适应对策,相对同质性生境,异质性生境能促发新的资源配置。相比资源均质条件,当克隆植物处于资源空间分布异质性条件下克隆分工能力更明显(Sergio *et al.*, 2007)。本研究发现,相比于低光高养的同质性环境,生长在异质性生境中的空心莲子草克隆片段的生物量显著增加。资源异质性斑块中,相对于经历贫瘠斑块的分株,生长在高光低养斑块中的空心莲子草分株分配更多的生物量到地上部分,生长在土壤养分富养斑块中的空心莲子草分株分配更多的生物量到地下部分,这表明空心莲子草分株能通过调整资源吸收器官的生物量相对投资比例特化了资源获取功能,从而实现克隆分株间的分工(陈劲松等, 2004)。

廖咏梅等(2010)的研究发现处于异质性条件下的克隆片段较同质性条件下的克隆片段生物量显著增加,这与 Wijesinghe *et al.* (1999)的研究结果相同,但本试验结果发现相对于同质性条件下两端都处于高光低养条件下的克隆片段(①),异质性斑块中近端分株经历高光低养远端分株经历低光高养的空心莲子草克隆片段(③)生物量显著增加,而近端分株经历低光高养远端分株经历高光低养的空心莲子草克隆片段(④)生物量并没有显著增加,这可能是由于实验处理时近端分株与远端分株功能差异造成的。

克隆分株两端都处于低光高养条件下时,近端分株和远端分株都分配更多的生物量到地上部分,与生长在异质性条件下土壤富养斑块中的克隆分株相比差异显著,这与陈劲松等(2004)、廖咏梅等(2010)的研究结果不一致。出现这种现象的原因可能是,土壤养分充足的生境中空心莲子草投资更多的养分到地上部分以抢占更多的光照和地上生长空间,这可能也是入侵物种的竞争适应对策之一,也从反面反映了异质性生境中空心莲子草生物量分配格局对资源水平的可塑性反应。

3.2 根系形态可塑性响应

根长越长,根系表面积越大,根系从土壤中吸收水分和养分的能力越强(郭彦军,2002)。根系体积也是根系生长状况的集中体现,反映了根系的发达程度(王艳,2003)。Johnso *et al.*(2001)的研究发现异质性处理下,相比于贫瘠斑块,21个品种在富养斑块中有更高的根表面积。异质性生境中,生长在富养斑块中的空心莲子草分株根长更长、根表面积和根体积更大,表明空心莲子草克隆片段的根系在异质性生境中通过形态可塑性变化提高了对土壤水分和养分的吸收。

分形几何学已被广泛应用于自然学科,分形维数能够反映根系的分枝情况,根系的发达程度与分形维数的高低紧密相关(王义琴,1999)。分形维数随着根系分根数的增加而升高,根尖是植物根系吸收养分的主要部分,根系分根数越多根尖数越多,养分吸收能力越强。异质性生境中,生长在富养斑块中的空心莲子草分株有更多的分形维数、分枝数和根尖数,这表明土壤养分异质性斑块中,空心莲子草根系通过调整分枝结构提高对富养斑块的养分捕获能力。

植物根系对资源异质性的可塑性响应特征包括广布性(根系的总生物量、根长密度)和精确性(富养斑块中根系生物量与根系总生物量的比值)2个量化指标(Wijesinghe *et al.*, 2001; Einsmann *et al.*, 1999)。Gersani *et al.* (1992)研究发现根生物量随着营养浓度的变化而变化。植物根系在富养斑块中存在增殖现象(Pregitzer *et al.*, 1993; Larigaud-erie *et al.*, 1994; Bilbrough *et al.*, 1995)。Bart *et al.* (1998)研究发现草本植物在土壤养分异质性条件下有更高的根部生物量和根长密度。Campbell *et al.* (1991)发现与根系较小的植物相比,根系较大的植物在富养斑块中根生物量占根系总生物量的比值更

低,即根系广布性越大觅食精度越低。相反, Farley *et al.* (1999)研究了7种草本植物根系对富养斑块的可塑性响应,结果有5种植物出现根系增殖现象,根系广布性与觅食精度呈正相关。本研究在土壤养分异质性条件下,生长在富养斑块中的空心莲子草分株的根生物量占根系总生物量的57%和74%,显示出更高的觅食精度。通过空心莲子草根系对资源异质性响应的广布性和精确性的量化比较,发现空心莲子草能通过调节根系广布性和精确性来提高对土壤养分的吸收和利用。

细根主要负责水分和养分的吸收,其分布能反映土壤中水分和养分的分配格局(郭大立,2005)。在生态系统中,细根对生地化循环贡献重大。范冰等(2005)认为森林生态系统中,细根在养分循环和能量流动中具有重要作用。根系直径与根表面积呈负相关,细根能增加养分吸收面积。土壤养分异质性斑块中,生长在富养斑块中的空心莲子草分株细根根长、细根根表面积和细根体积都大于贫瘠斑块的分株,这表明空心莲子草通过调整细根的形态可塑性提高了水分和养分吸收能力。

综上,异质性生境中,生长在富养斑块中的空心莲子草的根系通过形态可塑性反应提高了对土壤养分的捕获和吸收能力,提高了资源利用效率。异质性斑块中空心莲子草通过根系形态可塑性响应实现分工,进而提高整株植物的环境适应性和耐受性,具有更宽的生态幅(耿宇鹏等,2004),有助于空心莲子草占领更广阔且多样化的生境,提高了其竞争力和入侵能力。

致谢 四川农业大学风景园林学院2010级本科生物杨大海和黄勇两位同学协助本试验的开展,在此表示诚挚谢意!

参考文献:

- Alpert P, Mooney HA. 1996. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes[J]. *Vegetatio*, **122**: 83—93
- Alpert P, Stuefer JF. 1997. Division of Labour in Clonal Plants[M]// de Kroon H, van Groenendaal J (eds). *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Leiden: Backhuys Publishers: 137—154
- Bart Franssen, Hans de Kroon, Frank Berendse. 1998. Root morphological plasticity and nutrient acquisition of perennial grass species from habitats of different nutrient availability[J]. *Oecologia*, **115**: 351—358
- Bilbrough CJ, Caldwell MM. 1995. The effects of shading and N status on root proliferation in nutrient patches by the perennial grass *Agropyron desertorum* in the field[J]. *Oecologia*, **103**: 10—16

- Caldwell MM, Pearcy RW (eds). 1994. Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above- and below Ground[M]. San Diego: Academic Press; 325—347
- Campbell BD, Grime JP, Mackey JML. 1991. A trade-off between scale and precision in resource foraging[J]. *Oecologia*, **87**: 532—538
- Chen JS(陈劲松), Dong M(董鸣), Yu D(于丹), et al. 2004. The division of two clone plants with different branching types in reciprocal patchiness of resources(资源交互斑块性生境中两种不同分枝型匍匐茎植物的克隆内分工)[J]. *Acta Ecol Sin* (生态学报), **4**(5): 920—924
- Einsmann JC, Jones RH, Mou P, et al. 1999. Nutrient foraging traits in 10 cooccurring plant species of contrasting life forms[J]. *J Ecol*, **87**: 609—619
- Fan B(范冰), Li XW(李贤伟), Zhang J(张健), et al. 2005. The decomposition and nutrient dynamics of fine roots and roots of triploid *Populus tomentosa*-ryegrass forest ecosystems(三倍体毛白杨-黑麦草复合生态系统林木细根与草根的分解及养分动态)[J]. *Chin J Appl Ecol* (应用生态学报), **16**(11): 2 030—2 034
- Farley RA, Fitter AH. 1999. The response of seven co-occurring woodland herbaceous perennials to localized nutrient rich patches[J]. *J Ecol*, **87**: 688—697
- Fei YC(费永成), Chen L(陈林). 2009. Winter weather characteristics and low temperature protection measures of thermophilic flowers in open of Wenjiang(温江区冬季气候特征与喜温露地花木低温防护措施)[J]. *Sci Technol Sichuan Agric* (四川农业科技), (1): 40—41
- Geng YP(耿宇鹏), Zhang WJ(张文驹), Li B(李博), et al. 2004. Phenotypic plasticity and invasion of alien plants(表型可塑性与外来植物的入侵能力)[J]. *Biodivers Sci* (生物多样性), **12** (4): 447—455
- Gersani M, Sachs T. 1992. Developmental correlations between roots in heterogeneous environments[J]. *Plant, Cell & Environ*, (15): 463—469
- Guo DL(郭大立). 2005. Plant roots: structure, function and role in nutrient cycling of ecosystem(植物根系: 结构、功能及在生态系统物质循环中的地位)[C]. Beijing(北京): The Third Modern Ecological Lecture and the International Academic Seminar (第三届现代生态学讲座暨国际学术研讨会): 92—109
- Guo YJ(郭彦军), Xu HZ(徐恢仲), Zhang JH(张家骅). 2002. The study of Alfalfa root morphology(紫花苜蓿根系形态学研究)[J]. *J Southwest Agric Univ* (西南农业大学学报), (1): 33—36
- Hutchings MJ, Kroon H de 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition[J]. *Adv Ecol Res*, **25**: 159—238
- Hutchings MJ, Wijesinghe DK, John EA. 2000. The effects of heterogeneous nutrient supply on plant performance: A survey of responses, with special reference to clonal herbs [M]//Hutchings MJ, John EA, Steward AJA (eds). *The Ecological Consequence of Environmental Heterogeneity*. Oxford: Blackwell Science; 91—110
- Larigauderie A, Richards JH. 1994. Root proliferation characteristics of seven perennial arid-land grasses in nutrient-enriched microsites[J]. *Oecologia*, **99**: 102—111
- Liao YM(廖咏梅), Liu FJ(刘富俊), Li YX(黎云祥), et al. 2010. The clone resource sharing of the stoloniferous herb wild strawberry (*Fragaria vesca*) in heterogeneity habitats(异质性生境中匍匐茎草本野草莓的克隆内资源共享)[J]. *Chin J Ecol* (生态学杂志), **29**(12): 2 390—2 394
- Johnson HA, Biondini ME. 2001. Root morphological plasticity and nitrogen uptake of 59 plant species from the Great Plains grasslands[J]. *Basic & Appl Ecol*, (2): 127—143
- Ikegami M, Whigham DF, Weger MJA. 2008. Optimal biomass allocation in heterogeneous environments in a clonal plant-Spatial division of labor[J]. *Werg Ecol Model*, (213): 156—164
- Michael J, Hutchings, Dushyantha KW. 1997. Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants[J]. *Trends Ecol & Evol*, (10): 390—394
- Pregitzer KS, Hendrick RL, Fogel R. 1993. The demography of fine roots in response to patches of water and nitrogen[J]. *New Phytol*, (125): 575—580
- Roiloa SR, Alpert P, Tharayil N, et al. 2007. Greater capacity for division of labour in clones of *Fragaria chiloensis* from patchier habitats[J]. *J Ecol*, (95): 397—405
- Stuefer JF, de Kroon H, During H. 1996. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant[J]. *Funct Ecol*, (10): 328—334
- Wang Y(王艳), Mi GH(米国华), Zhang FS(张福锁). 2003. Effect of nitrogen on different genotypes of maize root morphology plasticity(氮对不同基因型玉米根系形态变化的影响研究)[J]. *Chin J Eco-Agric* (中国生态农业学报), (3): 69—71
- Wang YQ(王义琴), Zhang HJ(张慧娟), Bai KZ(白克智), et al. 1999. Application of fractal geometry in the study of plant roots (分形几何在植物根系研究中的应用)[J]. *Chin J Nat* (自然杂志), (3): 143—145
- Wijesinghe DK, Hutchings MJ. 1999. The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale[J]. *J Ecol*, (87): 860—872
- Wijesinghe DK, John AE, Beurskens S, et al. 2001. Root system size and precision in nutrient foraging: responses to spatial pattern of nutrient supply in six herbaceous species[J]. *J Ecol*, (89): 972—983