

群落中克隆植物的重要性

宋明华,董 鸣*

(中国科学院植物研究所植被数量开放实验室,北京 100093)

摘要:综述了群落水平上克隆植物的重要性,克隆植物的生态习性,克隆植物的竞争关系等方面的研究进展,并试图在克隆植物竞争关系的背景下,结合其生境状况,探讨植物克隆性与植物物种多样性的关系。克隆植物的等级系统(基株-分株系统-分株)使其具有克隆性所赋予的多样的生活史、资源利用以及空间占据方式。列举了克隆植物的特性及其在群落中的作用。这些例子表明,克隆性强烈地影响和制约着植物群落的空间格局与竞争关系。然而克隆性也能通过权衡活动性与局部持久性来缓解对物种共存的抑制。克隆植物具有在时空尺度上分株间相互调节的机制,直接体现在群落中小尺度(个体与个体间)与大尺度(种群与种群间)间的相互作用上。丰富了传统的竞争和生态位划分理论,为群落中物种共存提供了合理解释。因此克隆植物在群落中的出现拓宽了群落系统潜在机制的范围。

关键词:克隆植物;重要性;竞争关系;生境状况;物种多样性

Importance of Clonal Plants in Community

SONG Ming-Hua, DONG Ming* (*Laboratory of Quantitative Vegetation Ecology, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100093, China*). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(11): 1960~1967.

Abstract: This paper reviews studies on importance of clonal plants at community-level, habitat preference and competitive relations of clonal plants. The relation of plant species diversity to importance of clonal plants was concerned based on competitive relations and habitat conditions. The hierarchical (genet-ramet system-ramet) organization of clonal plants offers a variety of strategies in life history, resource use and space occupation that are specific to clonality. We present examples for clonal traits and their community level effects. These examples suggest that clonality imposes strong constraints on spatial pattern and competitive relations in plant community. However, clonality can also release constraints of species coexistence related to a trade-off between mobility and local persistence. Clonal plants have internal (genet-level) control mechanisms on a spatio-temporal scale that present directly between the fine-scale (i. e. individual to individual) and the large-scale (i. e. population to population) interactions in a community. This scenario enriched classical competitive theory and niche partition theory, and provided evidences for species coexistence. Therefore, the presence of clonal species in a community widens the scope of potential mechanisms of community organization.

Key words: clonal plants; importance; competitive relations; habitat conditions; species diversity

文章编号:1000-0933(2002)06-1960-08 中图分类号:Q945 文献标识码:A

克隆生长现象普遍存在于植物界。11 类维管植物中有 10 类具有克隆生长能力^[1];163 个科的维管植物中有 69 个科具有克隆生长能力^[2]。28% 的双子叶植物种有克隆生长习性(Clegg 1978, cited in Leakey 1981)。在北极地区植被中,0.9×10⁶km² 的陆地面积被丛生克隆植物 *Eriophorum vaginatum* 覆盖^[3]。中欧植物区系 2760 个物种中,接近 2000 种植物能形成潜在的独立的子代分株^[4]。在英国,许多高产的自然、半

基金项目:国家杰出青年科学基金(No. 39825106)

* 通讯作者 Author for correspondence E-mail: dongming@public.east.cn.net

收稿日期:2001-08-08 修订日期:2002-01-25

作者简介:宋明华(1972~),女,内蒙古人,博士。主要从事克隆植物生态学研究。

万方数据

自然植被为克隆植物所统治^[5]。大不列颠陆地面积的 19% 被 10 种扩展能力强的克隆植物占据^[6], 据 Salisbury 估测温带大不列颠所有被子植物中克隆植物占 46%^[7]。中国东北样带上的 315 种植物中, 克隆植物 155 种, 占有植物种的 49.2%^[8]。因此, 克隆植物是自然生态系统的重要组成部分。

克隆生长使克隆植物具有许多特有的性质, 如活动性, 持久性, 跨越时间和空间的扩展及繁殖能力, 同一基因型内资源共享与风险的分摊^[9~13], 通过顶端优势减小克隆内竞争^[14], 相对精确的分株放置和空间入侵^[15~17], 迅速吸收有限资源并储备供将来使用^[18]。克隆植物能有效地寻找空间, 利用异质性生境, 增加种群适合度^[14], 因此, 它们在群落及生态系统中起着重要作用^[19,20]。克隆植物存在于几乎所有的生态系统类型中, 克隆植物在群落中的出现影响着群落的物种组成, 物种多样性以及群落的格局与动态^[21,22]。然而对群落水平上克隆性具体特征的研究较少。过去几十年, 个体克隆植物种的研究已经较深入。揭示出主宰克隆生长的形态、生理、生态特征^[23~26]。这些信息主要来源于温室和花房实验, 自然生境中这些特征的研究以及群落水平上克隆植物的了解很少^[27,28]。因此, 建立在个体水平和种群水平基础之上的克隆植物群落水平的研究将成为克隆植物生态学研究的重要课题。

1 植物的克隆生长和克隆构型

克隆生长是指在自然条件下产生新的、具有潜在独立生长能力的、基因型一致的分株的过程。如横生根茎或匍匐茎的某些部位产生不定枝或枝叶和不定根。一定时间后, 横生根茎或匍匐茎断裂或失去功能, 形成多个遗传结构一致的独立新个体^[29,30]。具克隆生长习性的植物称为克隆植物^[25]。

克隆分株在空间内的放置格局即克隆构型是由克隆生长过程中 3 个形态学性状决定的: (1) 间隔子长度, (2) 分枝强度和 (3) 分枝角度。一般而言, 间隔子长, 分枝少, 并不断沿原方向生长, 在水平方向迅速扩展, 形成近直线型的子代分株链。具有这种生长格局的植物被称为“游击型(guerilla)”克隆植物, 如许多根茎型, 匍匐茎型克隆植物。相反, 间隔子短, 分枝度强, 但方向性差, 扩展慢, 形成不规则圆形株丛。具有这种生长格局的植物被称为“密集型(phalanx)”克隆植物, 如许多块根块茎型, 球茎鳞茎型克隆植物。“游击型”克隆植物的分株通常被别的物种所包围, 而“密集型”克隆植物的分株常常被自己产生的分株包围^[31~33]。不同的克隆构型被认为是由遗传决定的, 对应着在进化中形成的生态对策, 具有不同的利用资源的能力。游击型克隆植物表现出“觅食”对策(利用间隔子可塑性选择生境, 把分株建立在高质量的生境中)或“保守”对策(在资源贫乏的生境中限制克隆增殖), 能有效利用异质生境中的资源, 生长较快, 但有性繁殖能力较差。密集型克隆植物表现出“巩固”对策(提高克隆局部的耐受能力, 迅速吸收短期内可获取的资源以备将来利用), 其生长慢, 对环境变化的反应多为生理上的^[31,33~37]。所以, Bell 等认为游击型克隆植物是资源开拓型(exploit resource), 而密集型克隆植物是资源掠夺型(deplete resource)^[38]。因此, 分析克隆植物在群落中的作用时, 分析密集型与游击型克隆植物在群落中的作用是非常重要的。

2 克隆植物在群落中的重要性

克隆植物存在于不同类型的群落中, 并在许多群落中处于主导地位, 发挥着重要作用。在北针叶林区 80% 的植物是克隆植物^[39]。芬兰的桦树冻原区 45% 的植物种具无性繁殖方式^[40]。红树科的几种灌木具有极强的无性繁殖能力^[41]。我国竹林中所有的竹类都是克隆植物。世界草地主要是由枝条间相互连接的丛生禾草和具长的地下根茎的植物种组成^[41]。在中欧的不同类型植物群落, 如森林边缘, 森林, 高山, 湿地, 草原, 草甸, 砾石质及山地生境中, 克隆植物所占比例达到 60% 以上, 甚至在人为干扰生境中其比例也能达到 50%^[4]。中国东北样带上, 在森林、农作物区、草甸草原、典型草原和荒漠草原中, 克隆植物所占比例分别为 48.4%、47.3%、42.3%、64.1% 和 66.5%, 重要值分别为 10.2%、48.3%、41.0%、73.9%、71.5%^[8]。中国湿地中克隆植物占 66.79%, 重要值为 69.55%。不同生长构型的克隆植物在不同类型群落中的重要性不同。游击型克隆植物在遮荫的森林边缘、森林、湿地和北极地区出现的频率较高, 而密集型克隆植物在除湿地植被外的高山植被、草原植被, 草甸, 砾石质植被及山地植被中出现的频率较高^[8]。

克隆植物在群落演替中期处于最优地位, 因为演替中期占优势的多年生草本大多数是克隆植物, 而演替初期占优势的多年生植物与演替后期出现的木本植物中克隆植物较少^[20]。不同克隆生长构型的克隆植物具有不同的资源利用方式和生活史对策, 决定了它们在演替过程中的出现存在时间差异: 演替初

期密集型克隆植物较多,在群落中起的作用较大;随着演替的进行,生境条件的改善,密集型克隆植物减少,而游击型克隆植物增加,并在群落中起重要作用^[20]。克隆植物的出现在群落组成上形成了惯性,局域上一个基株独占某一空间后能持续较长时间^[42]。在群落水平上,长寿命的克隆植物可能“冻结”空间格局,它们能减缓演替进程或产生另外的演替途径^[43~45]。

表 1 不同类型植被中克隆植物的重要性

Table 1 The importance of clonal plants in different vegetation typies

植被类型 Vegetation typies	克隆植物物种 丰富度(%) Clonal plant species richness	克隆植物 重要值(%) Importance of clonal plants	文献出处(作者及年代) Reference (authors and times)	
针叶林 Coniferous-leaf forest	80		Perttula U.	1941
阔叶林 Broad-leaf forest	48	10	Song, Dong & Jiang	2001
灌丛和灌草丛 Shrub and brushwood	60		Kimeš, <i>et al.</i>	1997
草原 Steppe	65	72	Song, Dong & Jiang	2001
荒漠 Desert	60		Kimeš, <i>et al.</i>	1997
冻原 Tundra	45		S? yrinki N.	1938
高山稀树植被 Krummholz	60		Kimeš, <i>et al.</i>	1997
草甸 Meadow	42	41	Song, Dong & Jiang	2001
沼原和水生植被 Swamp and water body	67	70	Song, Dong & Jiang	2001

3 克隆植物的生态习性

生境中限制植物生存和生长的外部因素可分为两类,一类为环境压力,另一类为干扰。植物生境条件主要是由环境压力和干扰以不同程度组合决定的^[34]。不同群落类型的生境中,克隆植物与非克隆植物出现频率存在显著差异。克隆植物适应环境压力的能力较强^[2,34,46]。在高纬度、高海拔地区,在遮荫生境,低氮、养分贫瘠的生境中,克隆植物出现频率都很高。克隆植物普遍存在于较湿润和较干旱的生境中。较湿润生境中游击型克隆植物占的比例较高,较干旱生境中密集型克隆植物占的比例较高^[8]。克隆植物的有性繁殖能力较差,很少利用自花授粉和利用昆虫、动物及风等辅助方式传粉^[4]。过度干扰生境中的克隆植物较少,因为,频繁或激烈的干扰使植物体内激素平衡发生转移,这种转移有利于有性繁殖,不利于无性繁殖^[47]。这也解释了为什么干扰生境中 1,2 年生植物占有较高的比例。鳞茎球茎型克隆植物在人为干扰以及草甸、森林边缘和砾石质生境中出现频率较少,在湿地和草原中出现频率较高。而匍匐茎型、根茎型、根茎鳞茎及根茎球茎型克隆植物在土壤湿度较好的生境中出现频率较高。游击型与密集型克隆植物对生境的选择存在较大差异。密集型克隆植物对生境的选择范围较宽,其忍受环境压力的能力较强^[4,8,48]。尤其是在养分贫瘠的土壤上,密集型克隆植物更为普遍,而当环境条件改善后,其常常会被其他类型的植物所取代^[8,20]。克隆植物的无性繁殖能力在环境压力阈值范围内变动。恒水蕨类在硬化状态下冷损伤的阈值温度为-10~-40℃,在生长期热损伤的阈值温度为 46~48℃。互花米草(*Spartina alterniflora*)等盐沼植物在 1.5%~4.5%的含盐基质中都能生存,但在阈值范围内低盐基量生境中生长良好,而在偏高盐基含量生境中生长受到抑制^[49]。

4 群落中克隆植物的竞争

群落中研究克隆植物竞争要考虑两个过程,即水平方向上的竞争(相连分株的时空作用),和垂直方向的竞争(单个分株与邻体植物的竞争)。目前,针对克隆生长构型对第 2 个过程已进行了详细研究,但第 1 个过程的研究较少^[22]。

克隆分株内的竞争方式有别于非克隆植物个体间的竞争。大多数非克隆植物种内地上部分的竞争是非对称性的,单方向的。竞争结果常常导致种群个体大小均一化^[50~53]。而大多数克隆植物分株间很少出现自疏现象,分株间竞争是对称性的^[50,54,55]。克隆植物可以通过生理整合作用缓解分株间竞争^[56,57],并通过“密度制约机制”控制生长点的活动有效调节分株密度^[58],同时枝条生长的同步性、最大枝条尺寸等也会

对密度制约进行调节^[59]。Pitelka 推测许多克隆植物种群通过控制生长点的活动来避免自疏^[37,60]。这种控制确保种群有较高的密度,以便有效地利用空间,同时又能减少分株间的相互作用^[61]。

群落中物种共存关系决定了群落的物种组成和物种多样性。克隆植物物种的共存依赖于其成员的“空间组合”能力^[38,62]。克隆植物不同的分枝型和间隔子类型对应着不同的基株-分株调节机制,影响群落中物种的共存。游击型克隆植物分散分布分株,增加了与别的物种相遇的机会,容易形成小尺度多物种组合的格局。密集型克隆植物在种群密集及同质性生境中具有更大优势。密集型克隆植物分株间密集,增加了种内接触的机会,高度密集的种群阻止其它物种的定居,因此更容易形成局部垄断的格局^[31,38,63,64]。Winkler 等利用模型途径比较了游击型与密集型克隆生长的对策。发现游击型克隆植物有较高的初始种群生长率,空间异质性的游击型克隆植物有利。细胞自动机模型 (cellular automaton) 表明,一种占优势的密集型物种加入到一个由两种创建者控制的游击型物种的系统中,增加了他们的共存性^[28]。Winkler 和 Schimid 把细胞自动机模型与构型模型 (architectural model) 结合起来,评价密集型与游击型物种的共存,表明:在高密度的生境中,密集型克隆植物占优势,在低密度生境中,游击型物种占优势^[65]。

克隆植物种群有自己的调节机制。密度制约机制调节储藏物质的不同分配格局,通过基株内密度的调节,分株间的生理整合 (physiological integration) 及分株出生时间的调节,有性与无性繁殖的调节来缓和枝条间竞争的强度^[60,66]。克隆种群内非传递的竞争关系,有利于物种的共存,长期效果会增加群落物种多样性^[23,67]。Schwinning 和 Weiner 的研究表明,尤其是在克隆植物中,形态和生理上的可塑性在降低竞争中个体尺寸非对称性的程度方面起着重要作用^[67]。草本植物 *Amphibromus scabrivalvis* 具有密集型和游击型两种生长对策。Cheplick 研究 *A. scabrivalvis* 在其竞争者-密集型草本作用下的行为。结果发现在来自于密集型竞争者强烈竞争压力的情况下,*A. scabrivalvis* 选择了更接近于密集型的生长对策。在多年生植物占优势的群落中,普遍性的生长对策,如克隆生长构型,可能会决定高竞争强度下种群的发展与维持^[69]。Winkler 和 Fischer 也强调了用于衡量克隆植物适合度的空间因子的重要性^[62]。对加利福尼亚丛生草本 *Nassella pulchra* 在不同资源水平下的竞争能力的研究发现,多年生草本 *N. pulchra* 的主根的生长被非本地的 1 年生竞争者降低。地下资源获取力的降低导致对土壤水分的竞争转移到对光的竞争^[70]。

5 群落中克隆植物重要性与物种多样性的关系

克隆植物具有较强的无性繁殖能力,一方面它可以利用其空间扩展的优势迅速在群落中取得优势地位,排斥其它物种,形成几乎独占的立地,导致群落水平上物种多样性的降低^[19],另一方面,克隆植物的内部调节机制可以缓解其对群落中物种共存的抑制,从而增加物种多样性^[28]。克隆植物成功生长的自然群落中,既有物种丰富度较高的群落,又有物种丰富度较低的群落^[22,71,72]。而克隆植物存在的物种丰富的群落中^[71,72],群落生产力通常很低。研究还发现,在潜在高生产力,无干扰条件下,克隆植物利用其空间扩展的优势达到几乎独占的立地 (*Gynesium sagittatum*, *Polygonum cuspidatum*, *Urtica dioica*) 或至少显著地降低物种丰富度 (*Brachypodium pinnatum*, *Celamagrostis* spp. *Polygonum bistorta*)^[22],从而导致竞争者控制的群落。在潜在低生产力条件下,非等级性即非传递的竞争有利于多物种的共存,提高了群落物种丰富度,导致高的时空镶嵌动态^[73]。另外,游击型克隆植物分散分株,物种共存的参数范围比密集型克隆植物宽。因此,群落中游击型克隆植物更易形成多物种共存的空间格局。

克隆植物具有较强的空间扩展能力,它既可以通过无性繁殖的方式迅速占据新生境,又可以通过种子传播的方式入侵新领地。当它们进入物种丰富群落中时,可能会通过空间扩展排斥其它物种,使群落物种多样性降低。当它们进入压力大、物种很难定居的生境中时,会增加群落物种多样性。许多常见的经济植物 (如农作物、药用植物、牧草) 和有害的杂草都具有克隆生长的习性。它们的经济重要性和危害严重性与其克隆生长习性直接相关^[29,32]。菊科植物薇甘菊 (*Mikania micrantha*) 是一种多年生攀援草本,它一旦定居下来,就迅速生长蔓延,并攀缘在其它植物上,借助其它植物向上生长,因此,薇甘菊又被称为“一分钟一英里”的杂草 (Mile-a-minute weed)。被薇甘菊缠绕的幼树、农作物等植物,其正常光合作用受到影响,生长速度变慢,甚至导致死亡。薇甘菊自原产地美洲传入东南亚地区后造成了极大危害^[74,75]。大米草 (*Spartina anglica* C. E. Hubb) 是一种多年生禾本科植物,具有发达的地下根茎,植株丛生,以实生苗或无性繁殖始生

苗为中心向外蔓延。大米草的无性繁殖能力特别强,一旦进入适宜生境,就会很快形成连片的大米草群落。密集生长的大米草群落能消浪、缓流、拦截潮水带来的泥沙,提高滩面淤积的速率^[76]。但大米草一旦形成植株密集的群落之后,其它物种就很难进入,从而导致植物群落多样性的减低。飞机草(*Eupatorium odoratum* L.)也是菊科的一种草本,它原产于南美,现在在我国云南及广东(海南)普遍生长,它入侵到群落中后,迅速生长,致使其它物种逐渐从群落中消失,最终形成单优势种的群落,降低了物种丰富度,因此被视为恶性杂草。在水分短缺、蒸散剧烈、基质养分贫瘠的半干旱内陆沙化生境里,生长着许多克隆植物,它们的克隆器官(clonal organ)多年生地下根茎形成多层网状地下结构,并将地上分散分布的植冠连接起来^[77]。克隆分株能够借助长的地下根茎跨越相当长距离,并借助强大的根茎系统固定流沙。它们在沙地中的出现,使生境条件得以改善,为其它物种定居提供了可能。

植物的克隆生长构型,分株水平上竞争作用的调节,生境压力状况及外界干扰影响着植物群落的时空动态和物种的共存^[78]。因此,群落中克隆植物重要性与群落物种多样性关系的研究应该从克隆植物构型、不同构型的克隆植物对竞争作用的不同调节机制,以及植物群落的生境状况和干扰强度等几个方面入手。

参考文献

- [1] Mogie M and Hutchings M J. Phylogeny, ontogeny and clonal growth in vascular plants. In: Van Groenendael J. and de Kroon H. ed. *Clonal growth in plants: regulation and function*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. 3~22.
- [2] Tiffney B H and Nicklas K J. Clonal growth in land plants: a palaeobotanical perspective. In: Jackson J. B. C., Bass L. W. and Cook R. E. ed. *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven, CT: Yale Univ. Press, 1985. 35~66.
- [3] Miller P C. The availability and utilization of resources in tundra ecosystems, preface. *Holarct. Ecol.*, 1982, **5**: 83~84.
- [4] Klímě L, Klimešová J, Hendriks R and Van Groenendael J. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function. In: de Kroon H. and Van Groenendael J. ed. *The ecology and evolution of clonal plants*. Leiden, The Netherlands: Backbuys Published, 1997. 1~29.
- [5] Callaghan T V, Scott R and Whittaker H A. The yield development and chemical composition of some fast growing indigenous and naturalized British plant species in relation to management as energy crop. *ITE report 640 to U.K. Dept. of Energy.*, 1981.
- [6] Bunce R G H and Barr C J. The extent of land under different management regimes in the uplands and the potential for change. In: Usher M. B. and D. B. A. Thompson eds. *Ecological change in the uplands*. Oxford: Blackwell, 1988. 415~426.
- [7] Salisbury E J. *The reproductive capacity of plants*. London: Bell, 1942.
- [8] Song M H (宋明华), Dong M (董鸣), Jiang G M (蒋高明). Clonal plants along NECT and relation of their importance to environmental conditions. *Acta Ecological Sinica* (in Chinese)(生态学报), 2001, **21** (7): 1095~1103.
- [9] Cook R E. Clonal plant populations. *Am. Sci.*, 1983, **71**: 244~253.
- [10] Dong M. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk-spreading. *Acta Phytocologica Sinica* (in Chinese)(植物生态学报), 1996, **20**(6): 543~548.
- [11] Eriksson O and Jerling L. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In: van Groenendael J. and de Kroon H. eds. *Clonal growth in plant regulation and function*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. 79~94.
- [12] Dong M and de Kroon H. Plasticities in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos*, 1994, **70**: 90~106.
- [13] Dong M and de Kroon H. Morphology and growth of stolons and rhizomes in three clonal grasses, as affected by different light supply. *Vegetatio*, 1995, **116**: 25~32.

- [14] Svensson B M and Challaghan T V. Apical dominance and the simulation of meta-population dynamics in *Lycopodium annotium*. *Oikos*, 1988, **51**:331~342.
- [15] Hutchings M J and Slade A J. Morphological plasticity, foraging and integration in clonal perennial herbs. In: Davy A. J., Hutchings M. J. and Watkinson A. R. ed. *Plant population ecology*. Oxford: Blackwell, 1988. 83~109.
- [16] Sutherland W J and Stillman R A. The forging tactics of plants. *Oikos*, 1988, **52**:239~244.
- [17] Callaghan T V, Svensson B M, Bowman H, *et al.* Models of clonal plant growth based on population dynamics and architecture. *Oikos*, 1990, **57**:257~269.
- [18] Jonasson S. Implications of leaf longevity, leaf nutrient re-absorption and translocation for the resource economy of five evergreen plant species. *Oikos*, 1989, **56**:121~131.
- [19] Callaghan T V, Jonasson S and Brooker R W. Arctic clonal plants and global change. In: de Kroon H. and Van Groenendael J. ed. *The ecology and evolution of clonal plants*. Leiden, The Netherlands: Backbuys Published, 1997. 331~357.
- [20] Prach K and Pyšek P. Clonal plants-what is their role in succession? *Folia Geobot. Phytotax.*, *Praha*, 1994, **29**: 307~320.
- [21] Law R, McLellan A and Mahdi A S. Spatio-temporal processes in a calcareous grassland. *Plant Species Biology*, 1993, **8**: 175~193.
- [22] Herben T and Hara T. Competition and spatial dynamics of clonal plants. In: de Kroon H. and van Groenendael J. ed. *The ecology and evolution of clonal plants*. Leiden, The Netherlands: Backbuys Published, 1997. 331~357.
- [23] Oborny B and Bartha S. Clonality in plant communities-an overview. *Abstracta Botanica*, 1995, **19**:115~127.
- [24] Jackson J B C, Buss L W and Cook R E. *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven; Yale Univ. Press, 1985.
- [25] van Groenendael J and de Kroon H. *Clonal growth in plants: regulation and function*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990.
- [26] Soukupová L, Marshall C, Hara T and Herben T. *Plant clonality: biology and diversity*. Uppsala: Opulus, 1994.
- [27] de Kroon H and Bobbink R. Clonal plant dominance under elevated nitrogen deposition. In: de Kroon H. and van Groenendael J. eds. *The ecology and evolution of clonal plants*. Leiden, The Netherlands: Backbuys Published, 1997. 359~379.
- [28] Herben T. Founder and dominance control: neglected concepts in the community dynamics of clonal plants. *Abstracta Botanica (Budapest)*, 1995, **19**:3~11.
- [29] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica* (in Chinese) (*植物学报*), 1996. **38**(10):828~835.
- [30] de Kroon H. and Van Groenendael J. *The ecology and evolution of clonal plants*. Leiden, The Netherlands: Backbuys Published, 1997. 381~403.
- [31] Lovett Doust L. Population dynamics and local specialization in a clonal plant *Ranunculus repens*. I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 1981, **69**:743~755.
- [32] Leakey R R B. Adaptive biology of vegetatively regenerating weeds. *Advances in Applied Biology*, 1981, **6**:57~90.
- [33] Harper J L. Modules, branches and the capture of resources. In: Jackson J. B. C., Buss L. W. and Cook R. E. ed. *Population biology and evolution of clonal organisms*. New Haven; Yale University Press, 1985. 1~33.
- [34] Grime J P. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester. New York: Great Britain at The Pitman Press, 1979.
- [35] Callaghan T V. Physiological and demographic implications of modular construction in cold environments. In: Davy A. J., Hutchings M. J. and Watkinson A. R. ed. *Plant population ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1988. 113~135.

- [36] de Kroon H, Knops J. Habitat exploration through morphological plasticity in two chalk grassland perennials. *Oikos*, 1990, **59**:39~49.
- [37] de Kroon H, Schieving F. Resource partitioning in relation to clonal growth strategy. In: van Groenendael J. and de Kroon H. eds. *Clonal growth in plants: regulation and function*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. 113~130.
- [38] Bell A D. Dynamics morphology: a contribution to plant population ecology. In: Dirzo R and Sarukhán J ed. *Perspectives in plant population ecology*. Sunderland: Sinauer, 1984. 31~47.
- [39] Perttula U. Studies on generative and vegetative reproduction of flowering plants forest, meadow and rocky vegetation. *Aunul Botanic Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae "Vanamo", ser. A* 1941, **58**:1~388
- [40] Söyrinki N. Studies on generative and vegetative reproduction of seed plants in the alpine vegetation of Petsamo-Laplands. *Aunul Botanic Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae "Vanamo"*, 1938, **11**:1~311.
- [41] Walter H, Breckle S W. *Ecology of the earth*. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1986~1991. 1~4.
- [42] Herben T. Coexistence and pattern diversity in communities of clonal organisms: a model based on cellular automata. *Abstracta Botanica*, 1992, **16**: 49~54.
- [43] Prach K. Succession of vegetation on dumps from strip coal mining, N. W. Bohemia, Czechoslovakia. *Folia Geobot Phytotax*, 1987, **22**:339~354.
- [44] Myster R W and Pickett S T A. A comparison of rate of succession over 18 years in 10 contrasting old fields. *Am. Midland Nat.*, 1990, **124**:231~238.
- [45] Bartha S. Preliminary scaling for multi-species coalitions in primary succession. *Abstracta Botanica*, 1992, **16**:31~41.
- [46] Grace J B. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms, an aquatic perspective. *Aquatic Botany*, 1993, **44**:159~180.
- [47] Kingsbury R W, Radlow A, Mudie P J, *et al.* Salt stress responses in *Lasthenia glabrata*, a winter annual composite endemic to saline soil. *Can. J. Bot.*, 1976, **54**:1377~1385.
- [48] Humphrey L D and Pyke D A. Demographic and growth responses of a guerilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures. *J. Ecol.*, 1998, **86**: 854~865.
- [49] Larcher W. *Ökophysiologie der pflanzen*. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart, 1994.
- [50] Weiner J and Thomas S C. Size variability and competition in plant monocultures. *Oikos*, 1986, **47**:211~222.
- [51] Weiner J and Whigham D F. Size variability and self-thinning in wild-rice (*Zizania aquatica*). *Am. J. Bot.*, 1988, **75**:445~448.
- [52] Knox R G, Peet R K and Christensen N L. Population dynamics in loblolly pine stands: changes in skewness and size inequality. *Ecology*, 1989, **70**:1153~1166.
- [53] Thomas S C and Weiner J. Growth, death and size distribution change in an *impatiens pallida* population. *J. Ecol.*, 1989, **77**:524~536.
- [54] Hara T. Dynamics of size structure in plant population. *Trends Ecol. & Evol.*, 1988, **3**:129~133.
- [55] Weiner J. Asymmetric competition in plant population. *Trends Ecol. & Evol.*, 1990, **78**:459~469.
- [56] Hutchings M J and Bradbury I K. Ecological perspectives on clonal perennial herbs. *BioScience*, 1986, **36**:178~182.
- [57] Hara T, van der Toorn J and Mook J. Growth dynamics and size structure of shoots of *Phragmites australis*, a clonal plant. *J. Ecol.*, 1993, **81**:47~60.
- [58] Hutchings M J. Weight-density relationships in ramet populations of clonal perennial herbs, with special reference to the $-3/2$ thinning law. *J. Ecol.*, 1979, **67**:21~33.
- [59] de Kroon H. Competition between shoots in stands of clonal plants. *Plant Species Biol.*, 1993, **8**:85~94.
- [60] Pitelka L F. Application of the $-3/2$ power law to clonal plants. *Am. Nat.*, 1984, **123**:442~449.
- [61] Kenke 万方数据. Levian spatial-inhibition models for established clonal populations. *Abstracta Botanica*, 1995, **19**:1400~1401.

- [62] Aarssen L. W. Ecological combing ability and competitive combining ability in plants: toward a general evolutionary theory of coexistence in systems of competition. *Am. Nat.*, 1983, **122**:707~731.
- [63] Winkler E and Fischer M. Tow fitness measures for clonal plants and the importance of spatial aspects. *Plant Ecol.*, 1999, **141**: 191~199.
- [64] Schmid B and Harper J L. Clonal growth in grassland perennials. I. Density and pattern-dependent competition between plants with different growth forms. *J. Ecol.*, 1985, **73**: 793~808.
- [65] Winkler E and Schmid B. Clonal strategies of herbaceous plant species: a simulation study on population growth and competition. *Abstracta Botanica (Budapest)*, 1996: **19**: 17~28.
- [66] Charpentier A and Stuefer J F. Functional specialization of ramets in *Scirpus maritimus*-splitting the tasks of sexual reproduction, vegetative growth, and resource storage. *Plant Ecology*, 1999, **141**: 129~136.
- [67] Hara T. Growth and competition in clonal plants-persistence of shoot populations and species diversity. In: Soukupová L., Marshall C., Hara T. and Herben T. ed. *Population clonality:biology and diversity*. Uppsala: Opulus Press, 1994. 75~97.
- [68] Schwinning S and Weiner J. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, 1998, **113**: 447~455.
- [69] Cheplick G P. Responses to severe competitive stress in a clonal plant: differences between genotypes. *Oikos*, 1997, **79**: 581~591.
- [70] Dyer A R and Rice K J. Effects of competition on resource availability and growth of a California bunchgrass. *Ecology*, 1999, **80**: 2697~2710.
- [71] Kull K and Zobel M. High species richness in Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science*, 1991, **2**: 715~718.
- [72] Willems JH, Peet P K and Bik L. Changes in chalk grassland structure and species richness resulting from selective nutrient additions. *Journal of Vegetation Science*, 1993, **4**: 203~212.
- [73] Sakai S. Optimal resource allocation to vegetative and sexual reproduction of a plant growing in a spatially varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 1995, **175**: 271~282.
- [74] Li M G (李鸣光), Zhang W Y (张炜银), Liao W B (廖文波), *et al.* The history and status of the study on *Mikania micrantha*. *Ecologic Science*(in Chinese) (生态科学), 2000, **19**(3):41~45.
- [75] Jiu Q J (胥启杰), Wang Y J (王勇军), Wang B S(王伯荪), *et al.* The distribution and damaging of exotic invader weed *Mikania micrantha*. *Chinese Journal of Ecology*(in Chinese) (生态学杂志), 2000, **19**(6):58~61.
- [76] Cao H (曹豪), Zhuo R Z (卓荣宗). Study on ecology and productivity of *Spartina anglica* C. E. Hubb in beach of Qi-Dong provience. Progress in *Spartina anglica* C. E. Hubb—Research progress in twenty-two years. *Journal of Nanjing University*(in Chinese) (南京大学学报), 1985.
- [77] Dong M and Alaten B. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolia dune, China. *Plant Ecology*, 1999, **141**: 53~58.
- [78] Dietz H and Steinlein T. Ecological aspects of clonal growth in plants. In: Bochum K. E., Darmstadt U. L., Mainz J. W. K., Bielefeld W. B. ed. *Progress in Botany*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2001. **62**: 511~529.