

DOI: 10.5846/stxb201811172492

牛雨欣, 宁磊, 董必成, 罗芳丽, 李红丽, 于飞海. 异质光照环境下克隆整合对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊种间关系的影响. 生态学报, 2019, 39(22):

Niu Y X, Ning L, Dong B C, Luo F L, Li H L, Yu F H. Effects of clonal integration on interspecific interactions between *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* in heterogeneous light environments. Acta Ecologica Sinica, 2019, 39(22):

异质光照环境下克隆整合对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊种间关系的影响

牛雨欣¹, 宁磊¹, 董必成¹, 罗芳丽¹, 李红丽^{1,*}, 于飞海^{1,2,3}

1 北京林业大学自然保护区学院, 北京 100083

2 台州学院湿地与克隆植物研究所, 台州 318000

3 台州学院植物进化生态学与保护浙江省重点实验室, 台州 318000

摘要: 很多入侵植物具有克隆性, 克隆整合对入侵克隆植物生长和繁殖具有重要的贡献。自然界中, 植物生长和繁殖所需的各种资源如光照、水分和矿质养分等在空间上分布通常是异质的, 但关于异质环境下克隆整合对入侵植物和本土同属植物种间关系影响的研究相对缺乏。本研究通过温室控制实验, 将入侵植物南美蟛蜞菊 (*Wedelia trilobata*) 和同属本土植物蟛蜞菊 (*W. chinensis*) 的分株对单独种植或者混合种植在异质性光照条件下, 同时通过保持或者切断分株之间的连接来控制克隆整合效应的有无, 研究异质光照环境下克隆整合对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊种间关系的影响。克隆整合对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊的生长和繁殖都有促进作用, 且南美蟛蜞菊比蟛蜞菊从克隆整合中获益更多。与单独种植相比, 两者混种对南美蟛蜞菊的叶生物量有显著影响, 而对本地种蟛蜞菊的根生物量有显著影响。克隆整合和种间关系对南美蟛蜞菊的总生物量和叶生物量产生了显著的交互作用, 而对蟛蜞菊各指标无显著影响。克隆整合状态显著影响了南美蟛蜞菊和蟛蜞菊的种间关系。这些结果表明, 异质环境下克隆整合可以改变入侵植物南美蟛蜞菊和本土植物蟛蜞菊的生长性状及种间关系。

关键词: 入侵植物; 本土植物; 克隆整合; 种间关系; 环境异质性

Effects of clonal integration on interspecific interactions between *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* in heterogeneous light environments

NIU Yuxin¹, NING Lei¹, DONG Bicheng¹, LUO Fangli¹, LI Hongli^{1,*}, YU Feihai^{1,2,3}

1 School of Nature Conservation, Beijing Forestry University, Beijing 100083, China

2 Institute of Clone Ecology & Wetland Ecology, Taizhou University, Taizhou 318000, China

3 Zhejiang Provincial Key Laboratory of Plant Evolutionary Ecology and Conservation, Taizhou University, Taizhou 318000, China

Abstract: Many invasive plants can reproduce clonally, and clonal integration plays an important role in the growth and reproduction of invasive clonal plants. In nature, the spatial distribution of resources for plant growth and reproduction, including light, water, and mineral nutrients, is usually heterogeneous. However, limited information is available regarding the effects of clonal integration on interspecific interactions between invasive plants and their native congeners in heterogeneous environments. A controlled greenhouse experiment was conducted with the invasive plant *Wedelia trilobata* and its congeneric native plant *W. chinensis* to explore effects of clonal integration on interspecific interactions between them in heterogeneous light environments. Ramet pairs of *W. trilobata* and *W. chinensis* were grown singly or in mixture under

基金项目: 国家重大研发计划 (生物安全关键技术研发 2016YFC1201100); 中央高校基本科研业务费专项资金 (2015ZCQ-BH-01); 水专项技术成果产业化推广机制与平台建设课题 (2017ZX07602-004)

收稿日期: 2018-11-17; 网络出版日期: 2019-00-00

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lihongli327@163.com

heterogeneous light conditions, and the connections between the two ramets of the pair were maintained or severed to allow for or prevent clonal integration. Clonal integration promoted growth and reproduction in *W. trilobata* and *W. chinensis*, and *W. trilobata* benefited more from clonal integration than *W. chinensis*. Compared to planting of each species singly, planting of the two species in mixture had significant effects on leaf biomass of *W. trilobata* and root biomass of *W. chinensis*. There was a significant interaction effect of clonal integration and interspecific interactions on total biomass and leaf biomass of *W. trilobata*, but not on the growth traits of *W. chinensis*. Clonal integration had significant effects on the interspecific interactions between *W. trilobata* and *W. chinensis*. These results indicate that clonal integration can alter some growth traits and interspecific interactions between the invasive plant *W. trilobata* and the native plant *W. chinensis* in heterogeneous environments.

Key Words: Invasive plant; native plant; clonal integration; interspecific interaction; environmental heterogeneity

外来入侵植物是指从其原生地,借助人力有意或无意进入新栖息地,并在新栖息地失去控制而爆发性扩散的外来植物^[1-2]。外来入侵植物的扩散给本地的自然生态系统造成巨大影响,严重威胁本地生物多样性以及生态系统的结构和功能^[3-6]。世界上很多入侵性强的植物都是克隆植物,包括空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)、水葫芦(*Eichhornia crassipes*)和互花米草(*Spartina alterniflora*)等^[7-11]。克隆植物存在于几乎所有的生态系统类型中,深刻地影响着群落的物种组成、物种多样性以及群落的结构与动态^[9,12-14]。外来克隆植物的成功入侵与其独特的克隆生活史性状密切相关,而克隆整合,即物质或资源(如光合产物、水分和养分等)通过间隔子(匍匐茎、根状茎等)在克隆分株之间由源到汇的运输与分享的过程^[14-15],是这些克隆性状中最为重要的一个^[16-17]。克隆整合被证实能帮助植物分株在胁迫环境下拓殖和生长,占据新的空白生境^[18];能增强分株的竞争能力,进而有利于其入侵周边群落^[10]。

植物间的相互作用是植物生态学研究的核心内容之一^[19-22]。植物间相互作用直接影响植物个体的生长、发育、形态和繁殖等,进而影响植物在群落中的分布甚至整个生态系统的结构和功能^[23-26]。入侵植物在其成功入侵的过程中往往与本地植物进行竞争,并且具有较强的种间竞争能力^[27]。克隆植物通过自身的可塑性来调节物种间对资源的竞争^[14]。克隆植物的形态具有高度的可塑性,这种能力反应了克隆植物对异质性环境的适应能力,同时也是它与生物和非生物环境相互作用的结果^[14]。例如,植物可以通过改变自身的生物量分配策略及降低自身根茎扩展能力等手段,来缓解其与相邻物种的种间竞争^[28]。影响克隆植物之间种间竞争的因素有很多,主要包括构件形态、环境异质性、克隆构型、繁殖策略、克隆整合以及不同克隆植物本身的竞争能力的差异等^[29]。

目前,关于克隆整合对植物种间关系影响的认识尚不统一。一些研究者发现,虽然克隆整合对于克隆植物开拓空旷地、忍受胁迫环境和有效地利用异质性资源非常重要,但不会显著提高克隆植物的竞争力^[8,29]。例如,Peltzer^[30]在野外实验中发现,克隆整合并没有显著提高欧洲山杨(*Populus tremuloides*)在入侵本地草原植物群落过程中的竞争力;Wang等^[8]在温室中模拟空心莲子草入侵高羊茅(*Schedonorus phoenix*)草坪的过程,发现克隆整合作用的存在使空心莲子草的生长指标有所提高,但并没有提高空心莲子草的竞争能力。同时,也有一些研究者发现,克隆整合可以提高克隆植物的竞争能力。例如,王宁^[31]发现匍匐茎连接显著提高了空心莲子草入侵北美车前(*Plantago virginica*)种群的竞争能力;Wang等^[10]发现,在与水葫芦竞争时,克隆整合可以显著提高大藻(*Pistia stratiotes*)的种间竞争能力。然而,关于异质环境下克隆整合对入侵植物和同属本土植物种间关系影响的研究相对缺乏。

自然界中,植物生长和繁殖所需的各种资源如光照、水分和矿质养分等在空间上分布通常是异质的^[32-33]。因此,通过温室控制实验,我们将入侵植物南美蟛蜞菊(*Wedelia trilobata*)和同属本地植物蟛蜞菊(*W. chinensis*)的分株对进行单独种植或混合种植在异质性光照环境条件下,模拟一种光照资源分布不均匀的情况,同时我们保持或者切断分株对中两个分株之间的连接,研究在异质环境下克隆整合对入侵植物和本土

植物种间关系的影响。我们拟回答以下科学问题:(1)在异质光照下克隆整合是否影响入侵植物南美蟛蜞菊和本土植物蟛蜞菊的生长和繁殖?(2)在异质光照下与单独种植相比混种是否会削弱入侵植物南美蟛蜞菊和本土植物蟛蜞菊的生长和繁殖?(3)克隆整合是否影响入侵植物南美蟛蜞菊和本土植物蟛蜞菊之间的种间关系?

1 材料与方法

1.1 实验材料

南美蟛蜞菊(*W. trilobata* (L.) Hitchc.),别名三裂叶蟛蜞菊、地锦花、穿地龙,为菊科蟛蜞菊属多年生草本植物,原产热带美洲中南部,20世纪70年代作为地被植物引入我国。南美蟛蜞菊具有环境适应性强,表型可塑性高的特点,种群以克隆繁殖为主,繁殖能力极强,并且可以通过化感作用排挤本地物种,在野外常以单优群落成片生长,对当地物种的多样性造成严重危害^[34-35],被列为“世界最有害的100种外来入侵种”之一^[36],现已在我国华南地区广泛分布,破坏了当地原有的生态系统结构与功能。蟛蜞菊(*W. chinensis* (Osbeck.) Merr.)是南美蟛蜞菊的本地同属近缘种,同为菊科多年生草本植物,与南美蟛蜞菊具有相同的生活史特征,但生长缓慢、植株矮小,自然分布于我国华南地区^[37]。南美蟛蜞菊和本地蟛蜞菊均为克隆植物,二者在野外多有共存的现象。

1.2 实验设计

实验所需南美蟛蜞菊和蟛蜞菊的植物材料均采自广东省自然分布的种群,保持湿润,随后在浙江省临海市台州学院温室内培养。2011年5月20日,选取生长健壮,长势均一的南美蟛蜞菊与蟛蜞菊,分别在其匍匐茎剪取约8 cm长并具有两个萌发节点的茎段作为实验材料,尽可能保证所有茎段大小相似,去除其上产生的匍匐茎和新生分株,且每个茎段保留两个萌发节点,保持植物材料的一致性。将所有植物材料定植在长40 cm、宽30 cm和高14 cm的实验容器中,实验基质采用泥炭土与河砂1:1混合。基质深度为15 cm,有机质含量为 0.797 ± 0.050 g/kg,总氮含量为 0.105 ± 0.030 g/kg,总磷含量为 0.146 ± 0.060 g/kg。实验正式开展前10天,每天对实验材料进行检查,当观察到母株产生匍匐茎和新生分株,且确定新生分株产生了根,便从匍匐茎中间进行切断处理,以防止过早切断导致新生分株死亡,对于无萌发茎段及时进行补植,实验后期将不再进行补植。

实验采用双因素设计,包括有无克隆整合2种模式和邻株状态3种模式。设置入侵植物和本土植物分别有无克隆整合(即包括切断匍匐茎和匍匐茎连接)2种模式,邻株状态3种模式(无种间竞争模式、存在种间竞争邻株切断模式、存在种间竞争邻株连接模式)。实验共8种处理,分别是:(1)南美蟛蜞菊单种连接模式;(2)南美蟛蜞菊单种切断模式;(3)蟛蜞菊单种连接模式;(4)蟛蜞菊单种切断模式;(5)南美蟛蜞菊和蟛蜞菊混种均连接模式;(6)南美蟛蜞菊和蟛蜞菊混种只切断南美蟛蜞菊模式;(7)南美蟛蜞菊和蟛蜞菊混种只切断蟛蜞菊模式;(8)南美蟛蜞菊和蟛蜞菊混种均切断模式(图1)。每种处理8个重复,共有64个实验容器,不同实验处理的实验容器随机摆放,其中子株端利用支架将遮阳度60%的遮阳网搭在上方进行遮阴,从而构建母株端为全光照,而子株端为遮阳度60%的遮阳网处理的异质光照条件。实验期间每两周互换实验容器的位置,以减少温室空间位置的干扰。

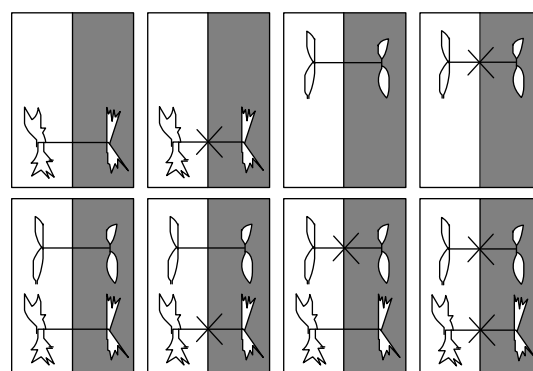


图1 实验设计图

Fig.1 The diagram of experimental design

实验容器下方为南美蟛蜞菊(*W. trilobata*),上方为蟛蜞菊(*W. chinensis*);阴影部分表示遮阴,十字表示切断匍匐茎

9月25日,将实验植株小心地从容器中收获。实验期间,温室平均温度为24.51℃,平均相对湿度为98.91%。

1.3 数据收集和分析

实验结束后,分别收获南美蟛蜞菊和蟛蜞菊的叶片、茎和根状茎,测量生长指标包括总茎长和总节数。随机选出6片长势良好的功能叶,使用WinFOLIA(Pro2004a, Regent Instruments, Québec, Canada)阔叶分析系统扫描计算6片叶片的总叶面积,从而获得单叶面积,然后根据叶片数获得全部叶片的总叶面积。将收获的植物分为根、茎、叶放入烘箱中,70℃烘至恒重(超过48 h),分别称量各部分生物量并计算总生物量。

用相对邻体效应指数(relative neighbor effect, RNE)来衡量南美蟛蜞菊和蟛蜞菊之间的种间关系^[8],其表达公式为: $RNE = (C - A) / \max(C, A)$,式中,A代表无邻株时植物的总生物量,C代表有邻株时植物的总生物量, $\max(C, A)$ 代表两者中的较大值。相对邻体效应指数的数值范围为-1—1,其中值小于0时,表示种间关系中邻株对植物的生长产生抑制作用,值越大表示邻体竞争效应越小;当RNE数值大于0时,则表示种间关系中邻株对植物的生长产生促进作用,值越大表示邻体促进效应越大。

采用双因素方差分析(Two-Way ANOVA)分别检验克隆整合与种间关系及两者交互作用对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊整体克隆(母株+子株)的总生物量、叶生物量、茎生物量、根生物量、总节数、总茎长、叶面积的影响,以及克隆整合与邻株状态及两者交互作用对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊相对邻体效应的影响。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。其中,南美蟛蜞菊的总节数采用平方转换,南美蟛蜞菊的叶面积以及蟛蜞菊的总生物量和茎生物量采用开平方转换,蟛蜞菊的叶生物量和叶面积采用对数转换。用独立样本t检验法比较邻株状态相同的情况下,南美蟛蜞菊和蟛蜞菊匍匐茎连接与切断时的各指标是否存在显著差异。用单样本t检验法分析不同处理下相对邻体效应指数与0是否存在显著性差异。数据统计分析用SPSS 20.0 (IBM, Armonk, New York)统计软件进行。

2 实验结果

2.1 克隆整合与种间关系对南美蟛蜞菊生长繁殖的影响

克隆整合显著改变了南美蟛蜞菊整体克隆(母株+子株)的总生物量、叶生物量、茎生物量、根生物量、总茎长、叶面积($P < 0.05$),而对其总节数没有显著影响(表1)。在单种时,克隆整合显著提高了南美蟛蜞菊的总生物量和茎生物量(图2A和E)。在邻株切断时,南美蟛蜞菊匍匐茎连接时的总茎长和叶面积显著高于其匍匐茎切断时的对应指标(图3C和E),但叶生物量低于其匍匐茎切断时的对应指标(图2C)。在邻株连接时,克隆整合会显著提高南美蟛蜞菊的总生物量、叶生物量、茎生物量、总节数和叶面积(图2A、C和E;图3A和E)。

表1 克隆整合和种间竞争对南美蟛蜞菊生长和繁殖指标影响的方差分析

Table 1 ANOVAs for effects of clonal integration and interspecific competition on growth and reproductive traits of *Wedelia trilobata*

	克隆整合 (C) Clonal integration		种间竞争 (I) Interspecific competition		$C \times I$	
	$F_{1,42}$	P	$F_{2,42}$	P	$F_{2,42}$	P
总生物量 Total biomass	12.6 *	0.001 *	2.1	0.140	4.6 *	0.015 *
叶生物量 Leaf biomass	4.2 *	0.048 *	3.4 *	0.044 *	6.1 *	0.005 *
茎生物量 Stem biomass	18.5 *	<0.001 *	2.0	0.150	1.4	0.265
根生物量 Root biomass	5.8 *	0.021 *	1.0	0.372	0.3	0.743
总节数 Total no. of nodes ^a	2.4	0.126	1.2	0.312	1.1	0.328
总茎长 Total stem length	9.6 *	0.003 *	0.7	0.493	0.1	0.879
叶面积 Leaf area ^b	16.4 *	<0.001 *	1.5	0.225	0.9	0.418

^a数据经平方转换;^b数据经开平方转换; * $P < 0.05$

种间竞争对南美蟛蜞菊的叶生物量影响显著($P < 0.05$),对其他指标无显著影响。当南美蟛蜞菊匍匐茎

连接时,相较于无邻株,邻株切断抑制了其叶生物量,而邻株连接却略微促进了其叶生物量;当南美蟛蜞菊匍匐茎切断时,相较于无邻株,邻株切断和邻株连接均抑制了其叶生物量,且邻株连接时的抑制作用较强(图 2C)。克隆整合与种间竞争的交互作用对南美蟛蜞菊的总生物量和叶生物量有显著效应($P<0.05$) (表 1)。

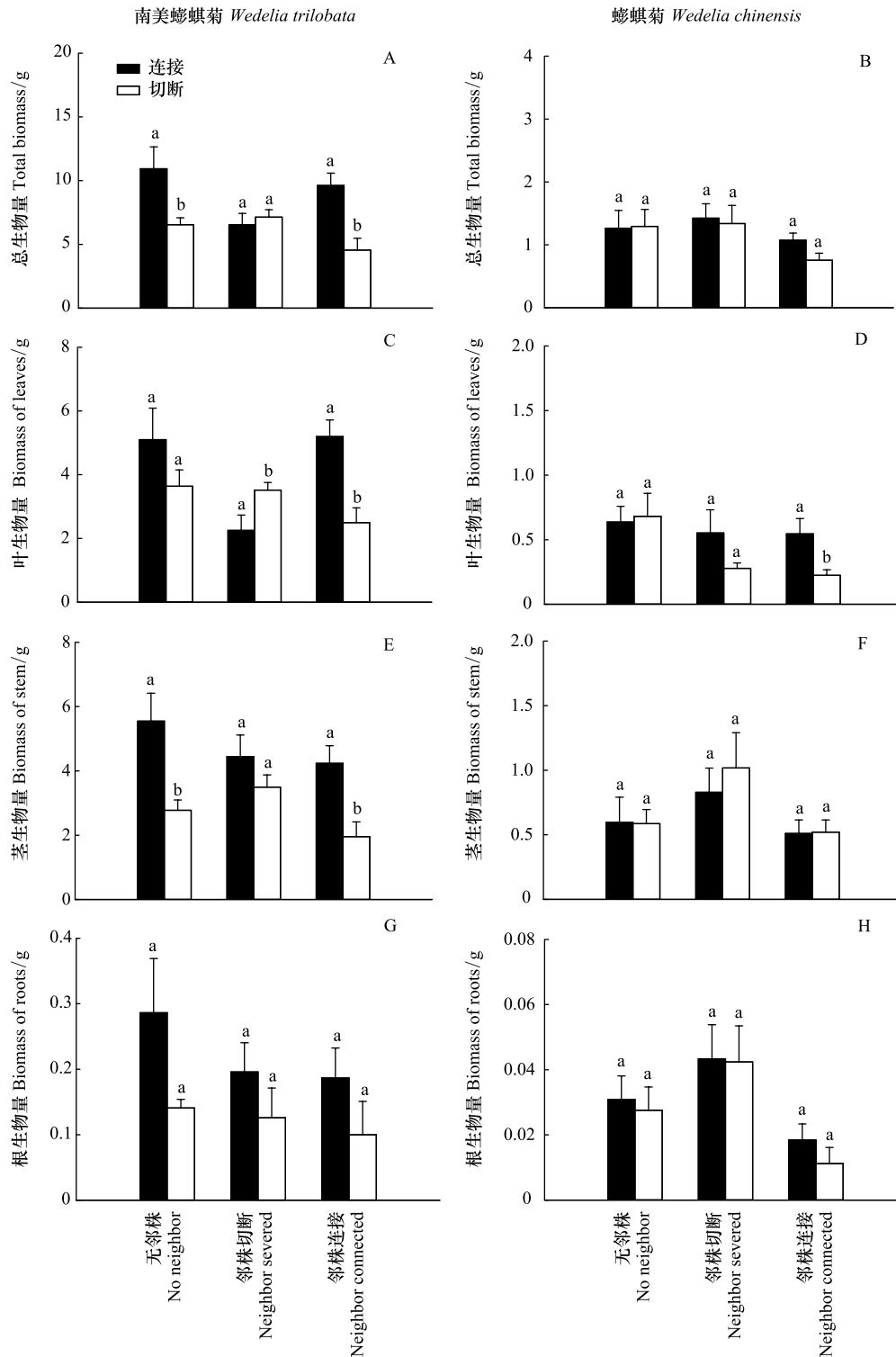


图 2 克隆整合和种间关系对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊生物量的影响 (平均值+标准误)

Fig.2 Effects of clonal integration and interspecific interactions on biomass of *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* (mean + SE)

不同小写字母表示相同邻株状态下有无克隆整合间差异显著 ($P<0.05$), 相同小写字母则表示差异不显著

2.2 克隆整合与种间关系对蟛蜞菊生长繁殖的影响

克隆整合对本地种蟛蜞菊的总节数和叶面积有显著影响 ($P<0.05$), 对其整体克隆的总生物量、叶生物量、茎生物量、根生物量、总茎长无显著影响(表 2)。在单种和邻株切断时, 克隆整合效应对各指标均无显著影响。在邻株连接时, 克隆整合会显著提高蟛蜞菊的叶生物量、总节数、总茎长和叶面积(图 2D; 图 3B、D 和 F)。

种间竞争显著影响了蟛蜞菊的根生物量 ($P<0.05$), 对其他指标则无显著影响(表 2)。从图 2H 可以看出, 相较于无邻株, 邻株匍匐茎切断促进了蟛蜞菊的根生物量, 而邻株匍匐茎连接则抑制了蟛蜞菊的根生物量。克隆整合与种间竞争的交互作用对蟛蜞菊的各生长指标均无显著效应(表 2)。

表 2 克隆整合和种间竞争对蟛蜞菊生长繁殖影响的方差分析

Table 2 ANOVAs for effects of clonal integration and interspecific competition on growth and reproductive traits of *Wedelia chinensis*

	克隆整合 (C) Clonal integration		种间竞争 (I) Interspecific competition		$C \times I$	
	$F_{1,42}$	P	$F_{2,42}$	P	$F_{2,42}$	P
总生物量 Total biomass ^a	0.6	0.447	1.8	0.171	0.4	0.677
叶生物量 Leaf biomass ^b	4.0	0.053	1.5	0.235	0.8	0.467
茎生物量 Stem biomass ^a	0.3	0.596	2.8	0.069	0.1	0.954
根生物量 Root biomass	0.3	0.562	6.2 *	0.005 *	0.1	0.926
总节数 Total no. of nodes	11.1 *	0.002 *	1.2	0.304	1.5	0.233
总茎长 Total stem length	3.7	0.063	0.9	0.432	0.2	0.840
叶面积 Leaf area ^b	6.2 *	0.016 *	0.5	0.591	0.2	0.823

^a数据经开平方转换; ^b数据经自然对数转换; * $P < 0.05$

2.3 克隆整合与邻株状态对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊种间关系的影响

克隆整合对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊种间关系的影响不显著, 邻株状态显著影响了两者的种间关系 ($P<0.05$), 克隆整合与邻株状态的交互作用对两者种间关系无显著效应(表 3)。南美蟛蜞菊和蟛蜞菊存在种间关系时, 又分为邻株匍匐茎连接和邻株匍匐茎切断两种模式, 即邻株是否存在克隆整合。

对于南美蟛蜞菊来说, 当其匍匐茎连接, 邻株蟛蜞菊匍匐茎切断和连接时的 RNE 均小于 0, 表明蟛蜞菊对南美蟛蜞菊为竞争作用(图 4A)。当南美蟛蜞菊与蟛蜞菊混种且两者匍匐茎均切断时的 RNE 大于 0 但不显著, 表明蟛蜞菊对南美蟛蜞菊有促进作用的趋势; 当南美蟛蜞菊匍匐茎切断, 邻株蟛蜞菊匍匐茎连接时的 RNE 显著小于 0, 表明蟛蜞菊对南美蟛蜞菊为竞争作用(图 4A)。因此, 南美蟛蜞菊匍匐茎切断时, 邻株的克隆整合状态会影响南美蟛蜞菊与蟛蜞菊的种间关系。

对于蟛蜞菊来说, 当其匍匐茎连接, 邻株南美蟛蜞菊匍匐茎切断时的 RNE 大于 0 但不显著, 表明南美蟛蜞菊对蟛蜞菊有促进作用的趋势; 当蟛蜞菊与南美蟛蜞菊混种且两者匍匐茎均连接时的 RNE 小于 0, 表明南美蟛蜞菊对蟛蜞菊为竞争作用(图 4B)。当蟛蜞菊匍匐茎切断, 邻株南美蟛蜞菊匍匐茎切断和连接时的 RNE 均小于 0, 表明南美蟛蜞菊对蟛蜞菊为竞争作用(图 4B)。因此, 蟛蜞菊匍匐茎连接时, 邻株的克隆整合状态同样会影响两者的种间关系。

表 3 克隆整合和邻株状态对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊相对邻体效应 (RNE) 影响的方差分析

Table 3 ANOVAs for effects of clonal integration and neighbor status on relative neighbor effect (RNE) of *Wedelia trilobata* and *W. chinensis*

	克隆整合 (C) Clonal integration		邻株状态 (N) Neighbor status		$C \times N$	
	$F_{1,28}$	P	$F_{1,28}$	P	$F_{1,28}$	P
南美蟛蜞菊 <i>Wedelia trilobata</i>	2.0	0.165	12.9 *	0.001 *	0.4	0.537
蟛蜞菊 <i>Wedelia chinensis</i>	2.2	0.147	4.6 *	0.041 *	0.5	0.472

* $P < 0.05$

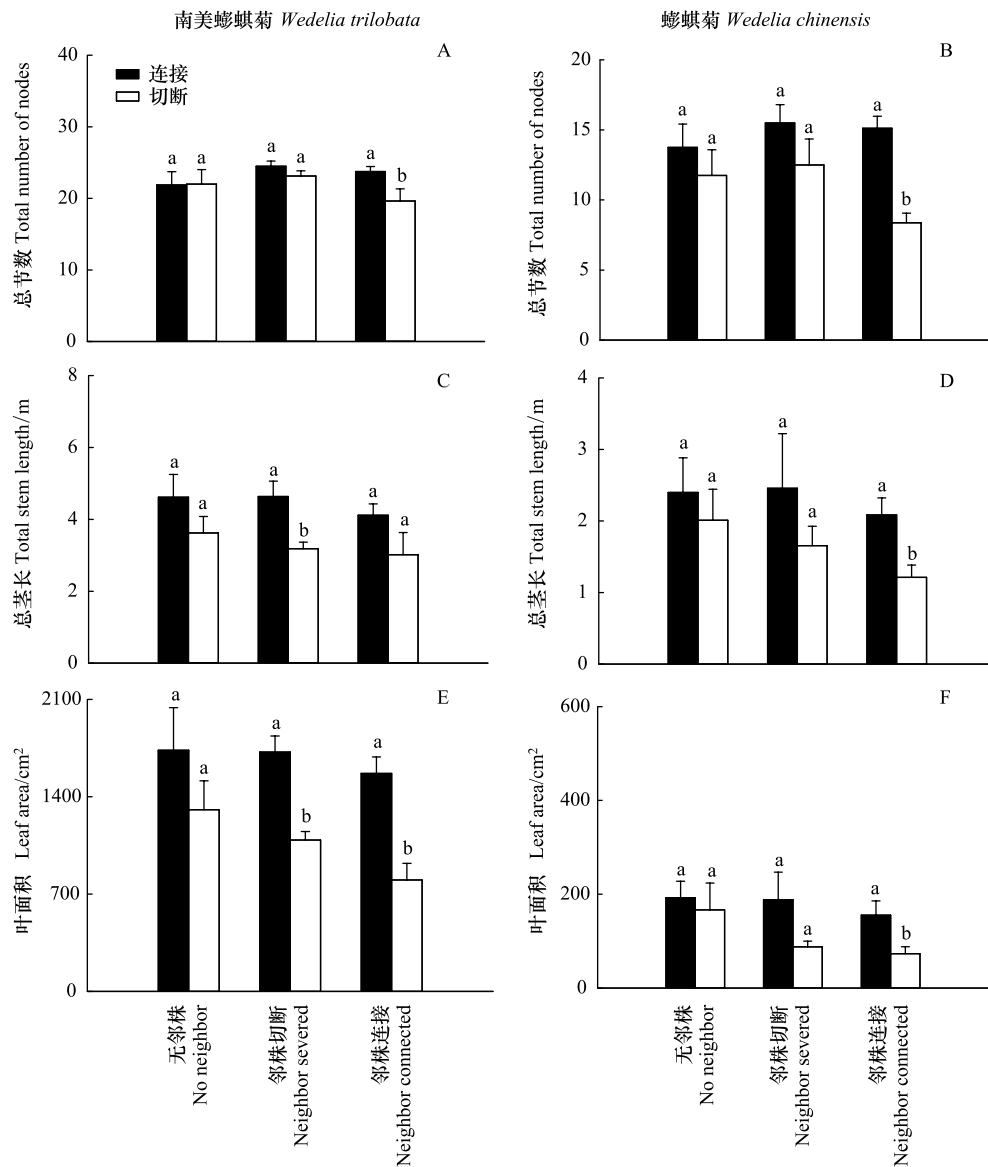


图3 克隆整合与种间关系对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊生长的影响 (平均值+标准误)

Fig.3 Effects of clonal integration and interspecific interactions on growth of *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* (mean + SE)

不同小写字母表示相同邻株状态下有无克隆整合间差异显著 ($P < 0.05$), 相同小写字母则表示差异不显著

3 讨论

已有的许多研究发现,克隆整合对克隆植物的新生分株生长和生存都具有积极作用^[18,38-41]。在本实验中,异质光照环境下,无邻株时克隆整合显著促进了南美蟛蜞菊整体克隆的总生物量(图2A)和茎生物量(图2E);邻株切断时克隆整合显著促进了南美蟛蜞菊的总茎长(图3C)和叶面积(图3E);邻株连接时克隆整合显著促进了南美蟛蜞菊的总生物量(图2A)、叶生物量(图2C)、茎生物量(图2E)、总节数(图3A)和叶面积(图3E)。而对于本地种蟛蜞菊而言,克隆整合仅在邻株连接时显著促进了其整体克隆的叶生物量(图2D)、总节数(图3B)、总茎长(图3D)和叶面积(图3F),这些结果与之前的许多研究结果相一致^[16-17]。然而,更有趣的是克隆整合对南美蟛蜞菊的促进作用更强,表明在异质光照环境下入侵种南美蟛蜞菊比本地种蟛蜞菊从克隆整合中获益更多。类似的,Wang等^[17]也发现在异质性环境中外来入侵植物比本地植物具有更强的克隆整合作用。

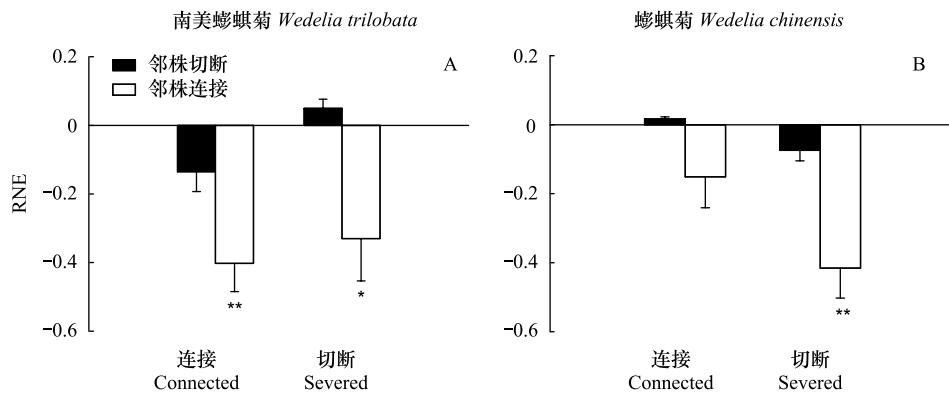


图4 克隆整合和邻株状态对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊相对邻体效应(RNE)的影响(平均值+标准误)

Fig.4 Effects of clonal integration and neighbor status on relative neighbor effect (RNE) of *Wedelia trilobata* and *W. chinensis* (mean + SE)

单样本 *t* 检验 *t* tests: * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$

异质光照环境下种间竞争对南美蟛蜞菊的叶生物量影响显著(表1),对本地蟛蜞菊的根生物量影响显著(表2)。克隆植物通过自身的可塑性来调节物种间对资源的竞争^[14]。对于蟛蜞菊来说,当邻株南美蟛蜞菊匍匐茎连接时,其根生物量均显著小于无邻株或邻株切断状态(图2H),这表明南美蟛蜞菊存在克隆整合时,种间竞争会抑制蟛蜞菊的根生物量,这可能是由于植物面对能力较强的竞争者时,会降低自身根茎的扩展能力以躲避竞争^[29]。然而当邻株南美蟛蜞菊匍匐茎切断时,蟛蜞菊根生物量相对于无邻株时却有所增加(图2H),这表明南美蟛蜞菊无克隆整合时,种间关系会略微促进蟛蜞菊根生物量的增加,这可能是由于种间竞争促使本地蟛蜞菊调整生物量分配策略,在面临轻微胁迫时,将更多的生物量分配到根上,从而获取更多的土壤养分和水分以维持自身生长^[37,42]。这与本地植物莲子草有着相同的策略,莲子草与同属入侵植物空心莲子草在种间竞争时表现出更强的扎根能力,同时将更多的生物量用于根的生长,有利于获取更多的土壤养分和水分^[43]。蟛蜞菊根生物量的变化充分表现出它在面对竞争时的可塑性与生长策略。

异质光照环境下邻株有无克隆整合显著影响了南美蟛蜞菊和蟛蜞菊的种间关系(表3)。对于入侵种南美蟛蜞菊来说,邻株蟛蜞菊匍匐茎连接时对其有显著的抑制作用(图4A),而对于本地种蟛蜞菊来说,只有当其匍匐茎切断且邻株南美蟛蜞菊匍匐茎连接时,南美蟛蜞菊才会对蟛蜞菊产生显著的抑制作用(图4B)。值得注意的是,南美蟛蜞菊与蟛蜞菊混种且两者均切断匍匐茎时,蟛蜞菊表现出对南美蟛蜞菊有促进作用的趋势(图4A);蟛蜞菊匍匐茎连接与南美蟛蜞菊匍匐茎切断混种时,南美蟛蜞菊表现出对蟛蜞菊有促进作用的趋势(图4B)。以往研究发现,植物的生态位越接近,它们之间的竞争作用也就越强烈^[22,44]。本研究中,本地种蟛蜞菊克隆整合作用的存在对入侵种南美蟛蜞菊有明显的抑制作用,这反映出在面对具有相似克隆生长习性的竞争对手时,克隆整合并没有显著提高南美蟛蜞菊的竞争能力。这与 Peltzer^[30]、Wang 等^[8]的研究结果一致,但与王宁^[31]、Wang 等^[10]的研究结果不同,原因可能在于克隆植物的竞争能力会随竞争对象、生态环境条件以及时间的推移而发生动态变化^[45],且不同研究中采用的植物竞争力评价标准不同,因此有时并不能完全反映出植物在不同条件下的竞争能力^[29]。

综上所述,异质光照环境下,克隆整合对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊种间关系有一定的影响,且本地种蟛蜞菊存在克隆整合时,会对入侵种南美蟛蜞菊产生抑制作用。因此,在对入侵种南美蟛蜞菊进行防治管理时,可尝试利用它的同属本地克隆植物蟛蜞菊来进行控制,同时,克隆整合在入侵种南美蟛蜞菊过程中扮演着重要的角色,在根除或者控制南美蟛蜞菊的过程中,需重视其克隆整合特征而有针对性地制定防控措施。由于本实验设置了60%的遮阴条件,通过盆栽实验仅进行了4个月的研究,与自然群落存在一定差异,因此,今后需要开展野外较长期的研究来探究克隆整合对入侵种与本地种种间关系的影响,为入侵植物的防治提供科学依据。

参考文献 (References):

- [1] 万方浩, 郭建英, 王德辉. 中国外来入侵生物的危害与管理对策. 生物多样性, 2002, 10(1): 119-125.
- [2] 徐海根, 强胜, 韩正敏, 郭建英, 黄宗国, 孙红英, 何舜平, 丁晖, 吴海荣, 万方浩. 中国外来入侵物种的分布与传入路径分析. 生物多样性, 2004, 12(6): 626-638.
- [3] Mack R N, Simberloff D, Mark Lonsdale W, Evans H, Clout M, Bazzaz F A. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecological Applications, 2000, 10(3): 689-710.
- [4] Pimentel D, Lach L, Zuniga R, Morrison D. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. BioScience, 2000, 50(1): 53-65.
- [5] Ning L, Yu F H, Van Kleunen M. Allelopathy of a native grassland community as a potential mechanism of resistance against invasion by introduced plants. Biological Invasions, 2016, 18(12): 3481-3493.
- [6] 卜祥祺, 刘琳, 穆亚楠, 官玉婷, 李红丽, 于飞海. 水位波动对南美蟛蜞菊和蟛蜞菊种内及种间关系的影响. 应用生态学报, 2017, 28(3): 797-804.
- [7] Metcalfe W S, Ellison A M, Bertness M D. Survivorship and spatial development of *Spartina alterniflora* Loisel. (Gramineae) seedlings in a New England salt marsh. Annals of Botany, 1986, 58(2): 249-258.
- [8] Wang N, Yu F H, Li P X, He W M, Liu F H, Liu J M, Dong M. Clonal integration affects growth, photosynthetic efficiency and biomass allocation, but not the competitive ability, of the alien invasive *Alternanthera philoxeroides* under severe stress. Annals of Botany, 2008, 101(5): 671-678.
- [9] Yu F H, Wang N, Alpert P, He W M, Dong M. Physiological integration in an introduced, invasive plant increases its spread into experimental communities and modifies their structure. American Journal of Botany, 2009, 96(11): 1983-1989.
- [10] Wang P, Alpert P, Yu F H. Clonal integration increases relative competitive ability in an invasive aquatic plant. American Journal of Botany, 2016, 103(12): 2079-2086.
- [11] Zhou J, Li H L, Alpert P, Zhang M X, Yu F H. Fragmentation of the invasive, clonal plant *Alternanthera philoxeroides* decreases its growth but not its competitive effect. Flora, 2017, 228: 17-23.
- [12] 宋明华, 董鸣. 群落中克隆植物的重要性. 生态学报, 2002, 22(11): 1960-1967.
- [13] Yu F H, Wang N, He W M, Dong M. Effects of clonal integration on species composition and biomass of sand dune communities. Journal of Arid Environments, 2010, 74(6): 632-637.
- [14] 董鸣. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社, 2011.
- [15] 袁庆叶, 安菁, 高俊琴, 韩广轩, 于飞海. 芦苇克隆整合对石油污染湿地土壤微生物群落结构和生物量的影响. 生态学报, 2018, 38(1): 215-225.
- [16] Song Y B, Yu F H, Keser L H, Dawson W, Fischer M, Dong M, Van Kleunen M. United we stand, divided we fall: a meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. Oecologia, 2013, 171(2): 317-327.
- [17] Wang Y J, Müller-Schärer H, Van Kleunen M, Cai A M, Zhang P, Yan R, Dong B C, Yu F H. Invasive alien plants benefit more from clonal integration in heterogeneous environments than natives. New Phytologist, 2017, 216(4): 1072-1078.
- [18] Dong M, Alaten B. 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, 1999, 141(1/2): 53-58.
- [19] Bruno J F, Stachowicz J J, Bertness M D. Inclusion of facilitation into ecological theory. Trends in Ecology & Evolution, 2003, 18(3): 119-125.
- [20] 姜汉桥. 植物生态学. 北京: 高等教育出版社, 2004.
- [21] Callaway R M. Positive Interactions and Interdependence in Plant Communities. Dordrecht: Springer, 2007.
- [22] 周雨露, 李凌云, 高俊琴, 丁艳. 种间竞争对入侵植物和本地植物生长的影响. 生态学杂志, 2016, 35(6): 1504-1510.
- [23] Brooker R W, Maestre F T, Callaway R M, Lortie C L, Cavieres L A, Kunstler G, Liancourt P, Tielbörger K, Travis J M J, Anthelme F, Armas C, Coll L, Corcket E, Delzon S, Forey E, Kikvidze Z, Olofsson J, Pugnaire F, Quiroz C L, Saccone P, Schiffrers K, Seifan M, Touzard B, Michalet R. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. Journal of Ecology, 2008, 96(1): 18-34.
- [24] Vellend M. Effects of diversity on diversity: consequences of competition and facilitation. Oikos, 2008, 117(7): 1075-1085.
- [25] 张伟平, 潘莎, 贾昕, 储诚进, 肖洒, 林玥, 白燕远, 王根轩. 植物间正相互作用对种群动态和群落结构的影响: 基于个体模型的研究进展. 植物生态学报, 2013, 37(6): 571-582.
- [26] Li D D, Nan H W, Liang J, Cheng X Y, Zhao C Z, Yin H J, Yin C Y, Liu Q. Responses of nutrient capture and fine root morphology of subalpine coniferous tree *Picea asperata* to nutrient heterogeneity and competition. PLoS One, 2017, 12(11): e0187496.

- [27] 丁晖, 徐海根, 强胜, 孟玲, 韩正敏, 缪锦来, 胡白石, 孙红英, 黄成, 雷军成, 乐志芳. 中国生物入侵的现状与趋势. 生态与农村环境学报, 2011, 27(3): 35-41.
- [28] Lezberg A L, Halpern C B, Antos J A. Clonal development of *Maianthemum dilatatum* in forests of differing age and structure. Canadian Journal of Botany, 2001, 79(9): 1028-1038.
- [29] 葛俊, 邢福. 克隆植物对种间竞争的适应策略. 植物生态学报, 2012, 36(6): 587-596.
- [30] Peltzer D A. Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen (*Populus tremuloides* [Salicaceae]) invasion into prairie. American Journal of Botany, 2002, 89(3): 494-499.
- [31] 王宁. 克隆整合提高了入侵植物空心莲子草对北美车前的竞争力. 生态环境学报, 2010, 19(10): 2302-2306.
- [32] Chen Y F, Yu F H, Dong M. Scale-dependent spatial heterogeneity of vegetation in Mu Us sandy land, a semi-arid area of China. Plant Ecology, 2002, 162(1): 135-142.
- [33] Yu F H, Dong M, Krüsi B. Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune. New Phytologist, 2004, 162(3): 697-704.
- [34] 吴彦琼, 胡玉佳, 廖富林. 从引进到潜在入侵的植物——南美蟛蜞菊. 广西植物, 2005, 25(5): 413-418.
- [35] 柯展鸿, 陈雁飞, 惠苗, 宋莉英. 南美蟛蜞菊和蟛蜞菊化感作用的比较研究. 华南师范大学学报: 自然科学版, 2014, 46(1): 83-88.
- [36] IUCN. 100 of the World's Worst Invasive Alien Species. Invasive Species Specialist Group, Auckland, 2001.
- [37] 袁伟影, 冯进, 张晓雅, 安菁, 高俊琴. 入侵植物南美蟛蜞菊和本土蟛蜞菊生长对土壤养分的响应. 生态学杂志, 2017, 36(4): 962-970.
- [38] Bullock J M, Mortimer A M, Begon M. Physiological integration among tillers of *Holcus lanatus*: age-dependence and responses to clipping and competition. New Phytologist, 1994, 128(4): 737-747.
- [39] Wang N, Yu F H, Li P X, He W M, Liu J, Yu G L, Song Y B, Dong M. Clonal integration supports the expansion from terrestrial to aquatic environments of the amphibious stoloniferous herb *Alternanthera philoxeroides*. Plant Biology, 2009, 11(3): 483-489.
- [40] You W H, Yu D, Liu C H, Xie D, Xiong W. Clonal integration facilitates invasiveness of the alien aquatic plant *Myriophyllum aquaticum* L. under heterogeneous water availability. Hydrobiologia, 2013, 718(1): 27-39.
- [41] You W H, Han C M, Fang L X, Du D L. Propagule pressure, habitat conditions and clonal integration influence the establishment and growth of an invasive clonal plant, *Alternanthera philoxeroides*. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 568.
- [42] You W H, Fan S F, Yu D, Xie D, Liu C H. An invasive clonal plant benefits from clonal integration more than a co-occurring native plant in nutrient-patchy and competitive environments. PLoS One, 2014, 9(5): e97246.
- [43] 周建, 李红丽, 罗芳丽, 黄文军, 张明祥, 于飞海. 施氮对空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)和莲子草(*Alternanthera sessilis*)种间关系的影响. 生态学报, 2015, 35(24): 8258-8267.
- [44] 赵林, 孟玲, 李保平. 施肥对苗期紫茎泽兰和黑麦草相对竞争力的影响. 生态学杂志, 2007, 26(11): 1743-1747.
- [45] Hartnett D C, Bazzaz F A. The integration of neighbourhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis*. Journal of Ecology, 1985, 73(2): 415-427.