

DOI: 10.20103/j.stxb.202301170118

冯欣悦, 于跃, 张丽, 郭海天, 胡紫薇, 王建永, 于飞海. 植物克隆整合生态效应及潜在应用. 生态学报, 2024, 44(5): 2149-2158.

Feng X Y, Yu Y, Zhang L, Guo H T, Hu Z W, Wang J Y, Yu F H. Ecological effects and potential applications of plant clonal integration. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(5): 2149-2158.

植物克隆整合生态效应及潜在应用

冯欣悦¹, 于跃¹, 张丽¹, 郭海天¹, 胡紫薇¹, 王建永^{1,*}, 于飞海²

1 东北师范大学草地科学研究所, 植被生态科学教育部重点实验室, 吉林松嫩草地生态系统国家野外科学观测研究站, 长春 130024

2 台州学院克隆与湿地生态研究所, 台州 318000

摘要: 克隆植物因特殊的克隆整合和空间拓展特性, 在异质生境下展示出较高的生态适应性及适合度, 这是其广泛存在于各类生态系统的一个重要原因。目前对克隆整合在个体或种群水平的生态学效应已有较深认识, 而对群落及生态系统的影响及作用机制则明显关注不足。前期研究表明, 克隆整合对土壤理化性质、根际微生物及个体竞争力均有显著影响, 从而有利于克隆植物的成功入侵、生境修复及植被重建等。对群落及生态系统水平的克隆整合生态学效应的研究进行归纳和总结, 分析了克隆整合对植物群落结构和生产力、根际微生物和土壤动物、生态系统碳固持、养分循环等的影响; 阐释了克隆整合及空间拓展特性对退化生态系统的修复及作用机制, 并指出今后克隆整合的研究应同时考虑微观(根际过程)和宏观(群落及生态系统)层次的效应以及短期与长期的效应。可将克隆整合与植物-土壤反馈等其他生态过程相联系, 综合探究克隆整合的生态学意义。

关键词: 克隆整合; 根际微生物; 植物-土壤反馈; 群落结构及功能; 生态修复

Ecological effects and potential applications of plant clonal integration

FENG Xinyue¹, YU Yue¹, ZHANG Li¹, GUO Haitian¹, HU Ziwei¹, WANG Jianyong^{1,*}, YU Feihai²

1 Institute of Grassland Science, Northeast Normal University, Key Laboratory of Vegetation Ecology, Ministry of Education, Jilin Songnen Grassland Ecosystem National Observation and Research Station, Changchun 130024, China

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

Abstract: Due to the special attributes of clonal integration and spatial expansion, clonal plant species show high ecological adaptation and fitness in heterogeneous environments. It may be one of the important reasons for their widespread distribution in ecosystems. Currently, the effects of clonal integration have been well studied at individual and population levels, but have received much less attention at community and ecosystem levels. Previous studies have shown that clonal integration could influence individual competitiveness, soil physical and chemical properties, and rhizosphere microorganisms. These effects of clonal integration are conducive to the successful invasion of alien clonal plants and are also potentially useful for habitat restoration and vegetation reconstruction. In this review, we summarized the impacts of clonal integration on communities and ecosystems where clonal plant species played dominant roles. Firstly, we reviewed the effect of clonal integration on community structure and productivity, rhizosphere microorganisms, soil fauna, carbon sequestration and nutrient cycling. Secondly, we elucidated the potential mechanisms underlying the roles of clonal integration and spatial expansion in restoring degraded ecosystems. We proposed that future studies of clonal integration should consider both micro (e.g., rhizosphere process) and macro (e.g., community and ecosystem) levels and both short- and long-term impacts. Additionally, to synthetically understand the ecological significance of clonal integration, future studies should link it with

基金项目: 国家自然科学基金面上项目(32271585); 吉林省自然科学基金项目(20220101288JC); 吉林省教育厅科学技术研究项目(JJKH20221175KJ)

收稿日期: 2023-01-17; **网络出版日期:** 2023-12-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangjy886@nenu.edu.cn

other ecological processes such as plant-soil feedback.

Key Words: clonal integration; rhizosphere microbes; plant-soil feedback; community structure and functions; ecological restoration

克隆植物是指在自然条件下能够通过克隆生长或克隆生殖产生与母株基因完全相同的后代的植物^[1-3]。克隆植物在许多群落和生态系统中占有优势地位,并以其特有的形态特征及生态功能成为植物生态学研究热点^[4-5]。克隆植物存在的克隆整合特性,是指分株之间能够通过连接的间隔子(如根状茎、匍匐茎或横走的根等)进行水分、养分和光合产物等资源的传递和运输^[2, 6-7],是与定植、存活、生长和死亡紧密相关的一系列核心植物属性,且这些属性能够显著影响生态系统功能。因此,本文将克隆整合纳入到植物功能性状研究范围中,重点指出克隆整合性状对种群、群落及生态系统水平的生态学效应。

近几十年来,从个体或种群水平对克隆整合生态学效应的研究已大量开展^[8]。克隆分株间通过克隆整合实现了资源的运输与共享^[9],提高了克隆植物在异质性生境的生态适应能力和个体适合度^[10-11],有利于其在异质性生境下的生长和繁殖^[12-15]。然而,克隆植物通过克隆整合在微环境尺度进行资源的水平运输与再分配,改变了原有的资源分配格局,对植物自身产生影响的同时,由于根系形态及根系分泌物的变化,也对根际微生物^[16-18]、土壤动物、土壤理化性质、养分状况^[19-20]等产生影响,有利于地下土壤碳固持和养分循环功能的提升。此外,克隆整合有利于克隆植物的成功入侵^[21-24],对植物群落的种内种间关系(如互利、竞争、采食等)以及物种多样性产生影响,有利于地上植被群落结构的稳定、退化生态系统的恢复^[25-26]和生态系统功能的维持^[27-30](如防风固沙、提升生产力等)(图1)。然而,克隆整合对群落及生态系统的影响及机制的研究还较为缺乏,进一步将克隆整合与植物根际生态过程、群落的结构和功能相联系,对全面认识克隆整合生态学效应具有重要意义^[31-33]。

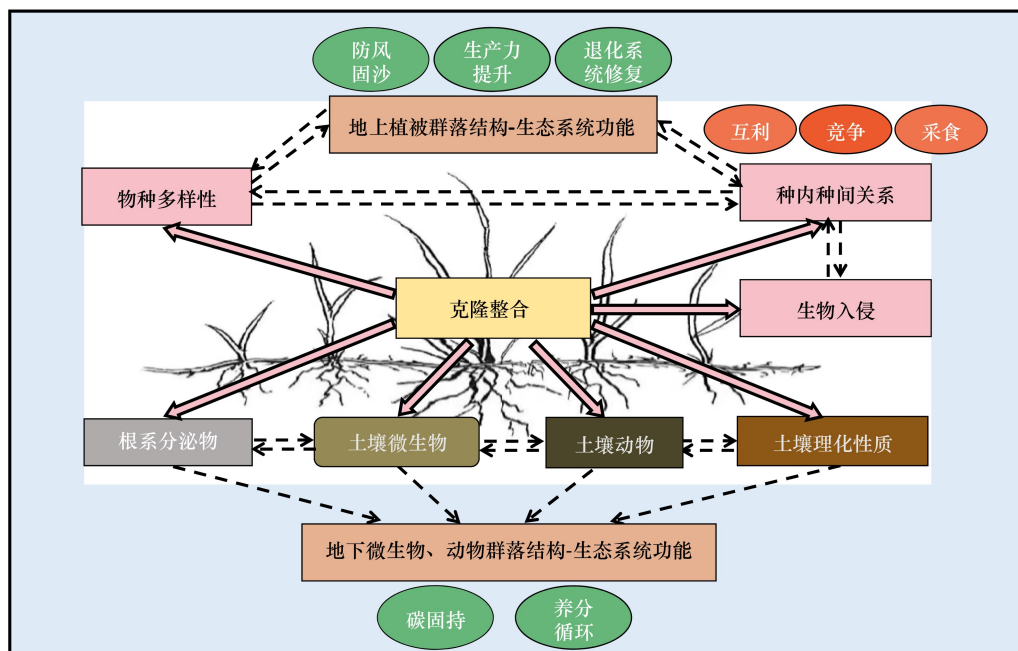


图1 克隆植物克隆整合在生态系统中的生态学效应

Fig.1 The ecological effects of clonal integration on clonal plants and the ecosystems

图中直线表示克隆整合的直接生态学效应;虚线表示克隆整合的间接生态学效应

1 个体/种群水平克隆整合的生态学效应

克隆植物通过克隆整合传递和转移光合产物、水分、养分等资源,改变了个体及其种群的生长形态特征,提高了自身对外界环境的适应性,从而有利于物种的生存、生长以及维持整个种群的适合度^[34—36]。大量研究表明,克隆分株在处于遮荫^[37]、干旱^[38—39]、风蚀^[40—41]、沙埋^[35, 42—43]、水淹^[44—45]、盐碱^[46—47]、采食^[48—49]、重金属^[50]等胁迫生境时,克隆整合显著增加了胁迫生境下的分株数、匍匐茎/根状茎长度及生物量,提高了分株的存活、生长和繁殖能力^[51—52]。另外,克隆整合改变了克隆植物的形态及资源分配格局,使其更加适应外界环境^[53]。一方面,克隆植物的叶片和根等资源获取结构对环境资源的响应具有可塑性。例如,克隆整合改变UV-B 辐射下白三叶(*Trifolium repens*)的资源获取结构,气孔长度缩小,栅栏组织变薄,形成利于光吸收的特化形态^[54]。另一方面,克隆植物在对资源水平的响应中,将生物量更多分配给有利于吸收丰富资源的结构(即“趋富特化”),实现资源获取功能的特化^[10]。例如,高养分斑块的分株将养分资源传输给相连的低养分斑块分株,减少了低养分斑块分株对养分资源获取器官(如根系)的投资^[55]。这种克隆分工有助于提高克隆分株对异质性资源的利用效率,进而增加整个克隆植物对资源的获取能力^[51, 56]。

克隆植物通过克隆整合除了“缓慢”影响植物形态特征以提高个体适合度,还可快速调节资源吸收的生理生化过程^[57—58],对植物的生存和生长产生积极影响。资源上的供给可使处于胁迫环境中的分株在生理生化过程(如在光合作用、养分吸收等方面)中作出快速应答,以此适应不利的生境^[3, 10]。研究证实,克隆整合可提高胁迫环境中抗氧化酶(包括过氧化氢酶、过氧化物酶和超氧化物歧化酶)以及脯氨酸的含量,清除对植物造成危害的活性氧^[59]。克隆整合还可显著提高克隆植物的光化学活性,增强光合能力,以缓解环境胁迫对植株生长造成的不良影响^[60—61]。

2 群落/生态系统层次克隆整合的生态学效应

相比于非克隆植物,克隆植物通常具有水平的根状茎、匍匐茎或横走的根,并着生大量的不定芽,这些特殊的结构有利于增强克隆植物对资源的获取、生态位抢占及种群扩张能力^[32, 62],并在维持群落及生态系统结构、功能及稳定性方面发挥着重要作用(图2)^[12, 63—64]。随着克隆植物生态学研究的深入,越来越多的植物生态学家提倡将克隆整合性状纳入到群落结构与生态系统功能的研究中^[62, 65—66]。系统性总结克隆整合对群落及生态系统结构和功能的响应,对于理解和预测克隆植物在生物多样性、调节气候变化、生态系统功能的影响等方面的作用具有重要意义。

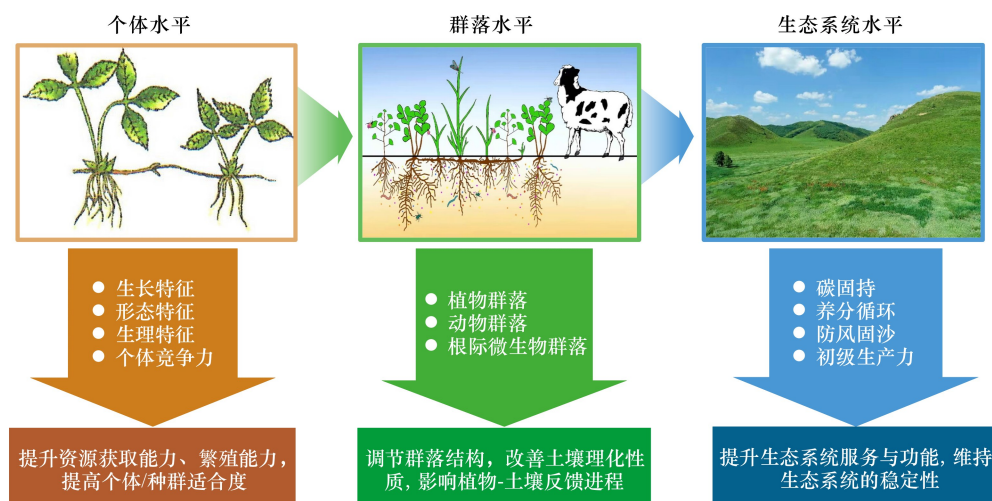


图2 克隆植物克隆整合在植物个体/种群、群落及生态系统层次的作用及影响

Fig.2 The roles and impacts of clonal integration of clonal plants at individual/population, community and ecosystem levels

2.1 克隆整合对植物群落结构和生产力的影响

克隆植物通过克隆整合改变微环境资源的水平分布和自身的竞争能力,对植物群落结构以及生产力产生影响^[21, 31, 67]。首先,克隆整合对异质生境下资源的再分配,对于克隆植物开拓空旷生境、应对环境胁迫十分重要,有利于植物群落的丰富和发展^[10-11]。克隆植物分株拓展至贫瘠或胁迫生境时,通常能作为群落的先锋物种对生存环境进行改善^[68],协助邻近的植物获得更多的资源。在塞伦盖蒂草原,多年生根状茎和匍匐茎植物因克隆整合的存在,显著提高了整个群落的净初级生产力^[69]。其次,克隆整合改变了克隆植物分株间的资源共享策略,弱化其对群落中其他共存物种的排斥,从而增加物种多样性^[67]。但也有研究认为克隆整合削弱了资源异质性对植物物种丰富度及生产力的积极影响。例如,Eilts et al. 等发现,根茎型克隆植物对群落物种丰富度有很强的负面影响^[70]。克隆植物拥有较强的无性繁殖能力和空间拓展特性,可迅速在群落中取得优势地位,基于强大的竞争力而排斥掉其他物种,形成几乎独占的立地,这在一定程度上导致群落其他物种多样性和植被生产力的降低。

入侵植物中有相当一部分为克隆植物,克隆整合是与入侵生物相关的重要性状。具有入侵性的克隆植物可以通过克隆整合提高入侵能力,成功入侵植物群落内^[23, 71],造成群落多样性的降低。例如,入侵克隆植物芦竹(*Arundo donax*)、蔓长春花(*Vinca major*)对北美洲河岸生态系统其他物种均具有强烈的负面影响^[72]。另外,入侵植物空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)通过克隆整合,反而提高了低密度群落的物种丰富度^[21]。由于物种的特异性和环境的复杂性,克隆整合对植物群落的影响往往具有差异性。虽然国内外已开展了大量有关克隆整合与竞争力^[73-75]、入侵能力^[23, 76-78]相关关系的研究,证明克隆整合有助于提高克隆植物对入侵环境的适应性,但入侵克隆植物的克隆整合对物种间关系、群落多样性的调控机制,以及对生产力、植被恢复过程的影响还并不清楚。今后仍要进一步在群落及生态系统水平上加强克隆整合与群落变化之间关系的研究,这对于生物入侵防控具有重要意义。

2.2 克隆整合对根际微生物及土壤动物的影响

克隆植物通过克隆整合影响植物根际生态过程,进而对根际土壤微生物及土壤动物群落产生影响。克隆整合对克隆分株生长的促进作用,进一步影响分株周围根际微生物群落的组成和生物量^[79]。有研究发现,克隆整合显著增加了活血丹(*Glechoma longituba*)、紫竹(*Phyllostachys nigra*)、白夹竹(*Phyllostachys bisetii*)、芦苇(*Phragmites australis*)等克隆植物根际土壤微生物磷脂脂肪酸(PLFAs)总浓度,改变了土壤微生物群落特征^[16-17, 19, 79-80]。根系形态及根系分泌物在克隆整合影响根际生态过程中发挥重要作用^[81]。克隆整合传输的水分和养分通过根系分泌物被分株释放到其根际土壤中,为根际微生物提供营养来源,增加根际微生物含量^[82]。因此,克隆整合通过提高根际土壤微生物的丰度,进而增加植物对难溶性矿质元素吸收的贡献、提高植物的抗逆性等,促进植物的生长,这势必影响了植物-土壤反馈过程。然而有研究证实,克隆整合对根际微生物无显著影响。例如,在遭受石油污染的地区,由于土壤中烃类物质的大量增加,满足了微生物生长和繁殖所需的碳源,导致克隆整合对石油污染区芦苇根际土壤微生物的影响不大^[18]。此外,丛枝菌根真菌(AMF)是根际微生物区系的主要成员,其形成的菌丝网络(CMNs)对转移养分、水分以及调节植物群落具有重要作用^[83]。Gao 等研究证明,AMF 形成的菌丝网络与克隆整合效应间存在拮抗作用,在 AMF 菌丝网络存在的情况下,克隆整合对克隆植物生长的积极作用较小^[84]。可见,克隆整合对土壤根际生态过程的调控,很大程度上取决于生境资源的状况。

除土壤微生物外,土壤动物也会受到植物根际生态过程的影响^[85-87]。一些植食性线虫或食细菌性线虫的密度及群落结构,与植被类型、植物群落结构、微生物类群、土壤条件等都密切相关^[88-89]。因此,克隆整合在影响土壤生境及微生物类群的同时,也会对土壤动物产生不可忽视的影响。但目前克隆整合对植物根际土壤微环境及根际微生物影响的研究仍处于起步阶段,有关克隆整合对土壤动物(线虫、蚯蚓等)影响的研究鲜有报道。深入研究克隆整合对土壤微生物(如病原菌)及土壤动物的影响,将克隆整合与植物-土壤反馈等其他生态过程相联系,进一步揭示其作用机制,有利于从微观尺度揭示克隆整合的生态学效应,推动克隆植物生

态学理论的发展,也可拓展克隆植物生态学的研究范畴。

2.3 克隆整合对土壤养分循环的影响

克隆整合与生态系统养分循环功能密切相关。首先,克隆整合提高了根际土壤碳、氮的转化和利用效率,这有利于养分的动态循环^[27]。在异质环境条件下,克隆整合增加了活血丹、紫竹、芦苇的根际土壤有机碳含量,进一步提高氮素有效性及土壤酶活性^[16-17, 79-80]。这是由于克隆整合通过根系分泌物刺激土壤有机质的分解,改变根际土壤微生物多样性及功能群特征,促进根系土壤的矿化及硝化作用,进而提高养分循环功能。其次,克隆整合能够减缓温室气体排放^[90]。具体来说,一方面,克隆整合促进受胁迫分株的生长以维持自身生产力,进而减缓湿地生态系统的温室气体排放。另一方面,克隆整合为土壤微生物生长提供必需的养分和能量,加速了湿地生态系统的温室气体排放^[90-91]。但是,减缓温室气体排放量远大于微生物代谢产生的温室气体排放量。总体来讲,克隆整合对养分循环过程的多方面均可产生影响。因此,未来的研究可从克隆整合对碳、氮、磷等不同资源转运和再分配的差异,对植物功能性状、土壤化学计量特征的影响等方面,探究对土壤碳、氮、磷等养分平衡,以及植物与微生物间的养分收益的影响,进一步揭示克隆整合对生态系统养分循环功能的驱动机制。这对进一步评估以克隆植物为优势的生态系统(如草地、湿地生态系统)对全球气候变化的响应具有重要意义。

2.4 克隆整合对碳固持的影响

克隆整合有利于生态系统固碳功能的提升。植物根系是陆地生态系统重要的碳汇和矿质养分库,也是土壤中碳及养分的主要来源,是陆地生态系统碳分配与碳过程的核心环节^[92]。首先,克隆整合有助于植物地上及地下生物量的提升^[52],提高土壤碳含量,进而增加土壤碳汇。其次,克隆植物除具有吸收矿质养分的根系外,还具有贮存功能的结构(如根状茎、球茎、鳞茎、匍匐茎等),占据克隆植物地下生物量的较大比例。研究表明,克隆植物通过地下克隆器官储存碳水化合物以抵御干扰,因而具有比非克隆植物更多的地下生物量^[93],这有利于提高植被的碳储量,进而加强生态系统的碳固持功能。另外,这些克隆器官可以产生较多分蘖芽,其萌发形成的幼苗比种子形成的实生苗具有更强的抗逆境能力,保证了植物受到干扰以及季节性死亡后的再生长^[94]。这对受到干扰的生态系统的稳定发挥至关重要的作用^[95]。因此,利用合理的管理措施,增加对克隆植物地下生物量的投资,可提升生态系统的碳固持功能。目前土壤固碳机制的相关研究主要集中于凋落物分解、微生物活性等方面,而有关克隆整合对生态系统碳固持能力贡献的研究还未见报道。未来应加强基础理论研究,深入理解克隆植物对土壤碳固存的影响,以获得克隆整合对土壤固碳功能应用的长足发展。

3 克隆植物在退化生态系统修复中的应用及作用机制

近年来,应用克隆植物的克隆整合及空间拓展特性对退化沙地、退化草地、退化湿地等生态系统开展的修复研究已取得一定进展。在我国北方内陆干旱的毛乌素沙地,沙鞭(*Psammochloa villosa*)、羊柴(*Hedysarum laeve*)、沙拐枣(*Calligonum arborescens*)、骆驼刺(*Alhagi sparsifolia*)等沙区典型的克隆植物,通过克隆整合提高克隆植株的生存几率和植株扩展拓殖能力,增加了流动沙丘斑块的植被盖度,增强了沙地生态系统的抗风蚀能力^[96-97]。在我国东北松嫩盐碱化草地,优势物种羊草(*Leymus chinensis*)是一种繁殖能力较强的根茎型克隆植物,其借助地下游走的横生根茎通过克隆生长可在盐碱斑块内定植和生长^[98];且在放牧条件下,牛羊的采食强化了羊草的克隆整合效应,提高羊草在盐碱斑上的空间拓展扩繁能力,有利于盐碱斑植物群落的恢复^[99]。在退化湿地生态系统,苔草(*Carex tussock*)通过克隆整合结合水位调控的方式,增强了其适应胁迫生境的能力,大大加快了恢复进程^[25]。因此,克隆植物在退化生态系统的恢复重建中扮演重要的角色。

由此可见,克隆植物由于具有特殊的克隆整合和空间拓展特性,在促进土壤发育、防风固沙、植被重建等方面具有重要的作用,对退化生态系统的修复具有很大的潜在利用价值(图3)。深入理解克隆植物在退化生态系统修复过程中的作用机制,对进一步利用克隆植物开展退化生态系统修复的研究意义重大。通过归纳总结前期研究,克隆植物在退化生态系统修复的作用及可能机制如下:

(1) 克隆整合可在微环境尺度对资源进行水平的运输与再分配,有利于恶劣生境新生克隆分株的建立和存活,从而对脆弱生境植被的恢复具有较好的改良效果^[100]。

(2) 克隆植物的快速繁殖和空间拓展能力,有助于形成盖度较高的植物群落。克隆植物以母株为中心向四周拓展,在多方向上形成密集的匍匐茎或根状茎网状结构,形成的种群所占面积大、密度高,其覆盖度相应也较高。这种独特的空间结构使克隆植物在保持水土、促进土壤发育、防风固沙等方面具有显著优势。

(3) 克隆植物的克隆生长器官如根状茎或匍匐茎等具有贮存功能,有助于提高克隆植物自我恢复能力,对克隆植物种群的稳定性具有重要作用。一方面,这些贮藏器官能够为受损伤的植株进行补偿性生长提供必要的物质和能量^[2],另一方面,克隆生长产生的繁殖体可从贮藏器官中获取资源,较种子萌发的实生苗存活率高,可快速提高植被恢复重建效率^[97]。

(4) 克隆植物的克隆整合可驱动植物-土壤反馈过程,进一步改变微生境条件,从而有利于退化生境的系统性恢复。系统性修复不仅强调植物群落的修复,还包括土壤微生物群落、土壤动物以及生态系统功能的恢复。克隆整合通过根系分泌有机酸可以改善土壤理化性质,同时根系分泌物促进了根系土壤的矿化和硝化作用,影响土壤动物及根际微生物的群落特征;根系形态同时对土壤容重及紧实度等理化性质也会产生显著影响。克隆整合对地下土壤资源改良的同时,也会进一步影响地上植物群落的演替,这对于退化生态系统的修复起着关键的作用。

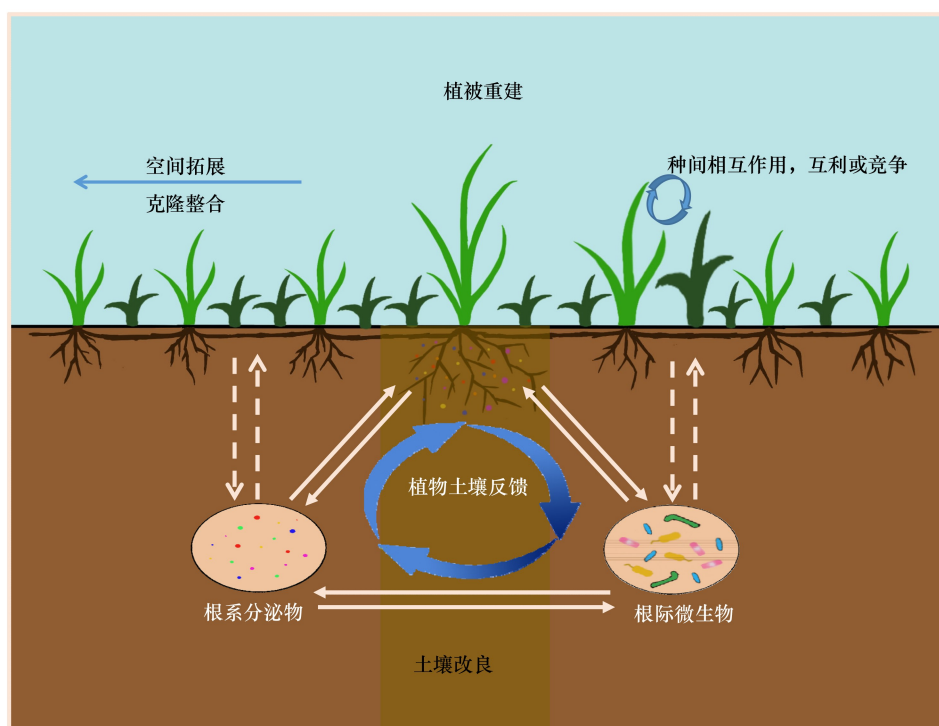


图3 克隆植物基于空间拓展及克隆整合特性修复退化生态系统的作用机制

Fig.3 Mechanisms of clonal plants spatial expansion and clonal integration attributes on degraded ecosystems restoration

4 总结及展望

本文基于对克隆整合的生态学效应及应用克隆植物修复退化生态系统的研究现状的归纳和总结,建议在今后的研究或应用过程中,应注意以下几个方面:

首先,加强克隆整合在群落水平上生态学效应的机制研究。根系形态与根系分泌物可能是克隆整合发挥生态效应的主要媒介。随着高通量测序、宏基因组测序、同位素标记等技术的广泛应用,有必要从根系形态和

根系分泌物的角度,进一步探讨克隆整合作用下植物-土壤微生物/动物-土壤间的互作关系,从微观水平上揭示克隆整合的生态学效应。

其次,加强克隆整合与生物入侵关系的研究。生物入侵是威胁生物多样性的主要原因之一,严重威胁着全球的生态环境安全 and 经济发展。在全球最具入侵性的 100 种植物名录中,有近 70% 的物种具有克隆性。未来的研究,应侧重探究克隆整合对入侵植物根系分泌物、根际微生物,以及个体竞争力等的影响,揭示其成功入侵的机制,这对生物入侵防控具有重要意义。

第三,加强克隆整合对生态系统功能和过程影响的研究。今后可在自然生态系统中开展更多长期的原位监测实验,深入揭示克隆整合对碳固持、养分循环、温室气体排放、植物-土壤病原菌反馈等生态系统过程及功能的调控机制。这将有助于更好地理解、预测和调控生态系统中植物群落动态和生物多样性,为利用克隆植物管理生态系统提供理论依据。

最后,加强克隆植物在退化生态系统修复过程中作用机制的研究。利用克隆植物进行退化草地、沙地、湿地的修复,是克隆植物空间拓展及克隆整合特性在生态系统层次的潜在应用,突显了克隆植物的重要生态角色。未来的研究,还应强化克隆植物对群落构建、物种共存的作用机制研究,以推进克隆植物生态学与恢复生态学交叉学科的发展。

参考文献 (References):

- [1] 董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊. 植物生态学报, 1996, 20(6): 543-548.
- [2] 董鸣. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社, 2011: 1-4.
- [3] Dong M, Yu F H, Alpert P. Ecological consequences of plant clonality. *Annals of Botany*, 2014, 114(2): 367.
- [4] 董鸣, 于飞海, 安树青, 何维明, 梁士楚. 植物克隆性的生态学意义. 植物生态学报, 2007, 31(4): 549-551.
- [5] Klimešová J, Ottaviani G, Charles-Dominique T, Campetella G, Canullo R, Chelli S, Janovský Z, Lubbe F, Martínková J, Herben T. Incorporating clonality into the plant ecology research agenda. *Trends in Plant Science*, 2021, 26(12): 1236-1247.
- [6] Xu L, Yu F H, van Drunen E, Schieving F, Dong M, Anten N P R. Trampling, defoliation and physiological integration affect growth, morphological and mechanical properties of a root-suckering clonal tree. *Annals of Botany*, 2012, 109: 1001-1008.
- [7] Lu H Z, Brooker R, Song L, Liu W Y, Sack L, Zhang J L, Yu F H. When facilitation meets clonal integration in forest canopies. *New Phytologist*, 2020, 225(1): 135-142.
- [8] Wang J Y, Xu T T, Wang Y, Li G Y, Abdullah I, Zhong Z W, Liu J S, Zhu W Y, Wang L, Wang D L, Yu F H. A meta-analysis of effects of physiological integration in clonal plants under homogeneous *vs.* heterogeneous environments. *Functional Ecology*, 2021, 35(3): 578-589.
- [9] Hutchings M J, Wijesinghe D K. Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1997, 12(10): 390-394.
- [10] 于飞海. 克隆植物对异质性环境的生态应对策略[D]. 北京: 中国科学院植物研究所, 2002.
- [11] Cao X X, Xue W, Lei N F, Yu F H. Effects of clonal integration on foraging behavior of three clonal plants in heterogeneous soil environments. *Forests*, 2022, 13(5): 696.
- [12] Grace J B. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany*, 1993, 44(2-3): 159-180.
- [13] Klimešová J, Doležal J, Dvorský M, de Bello F, Klimeš L. Clonal growth forms in Eastern Ladakh, Western Himalayas: classification and habitat preferences. *Folia Geobotanica*, 2011, 46(2): 191-217.
- [14] Klimešová J, Doležal J, Prach K, Košnar J. Clonal growth forms in Arctic plants and their habitat preferences: a study from Petuniabukta, Spitsbergen. *Polish Polar Research*, 2012, 33(4): 421-442.
- [15] Herben T, Nováková Z, Klimešová J. Clonal growth and plant species abundance. *Annals of Botany*, 2014, 114(2): 377-388.
- [16] 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.
- [17] Xue W, Wang W L, Yuan Q Y, Yu F H. Clonal integration in *Phragmites australis* alters soil microbial communities in an oil-contaminated wetland. *Environmental Pollution*, 2020, 265: 1-9.
- [18] Shi X P, Bai Y F, Song P, Liu Y Y, Zhang Z W, Zheng B, Jiang C Q, Wang Y J. Clonal integration and phosphorus management under light heterogeneity facilitate the growth and diversity of understory vegetation and soil fungal communities. *Science of The Total Environment*, 2021, 767: 144322.

- [19] 张云, 陈劲松. 克隆整合对异质性光照环境下紫竹根际土壤氮素有效性的影响. 广西植物, 2017, 37(6): 757-762.
- [20] 薛阁, 李洋, 陈劲松, 宋会兴. 克隆整合对遮荫白夹竹分株根际土壤细菌生物特征的影响. 生态学报, 2018, 38(9): 3132-3144.
- [21] 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.
- [22] Roiloa S, Rodríguez-Echeverría S, de la Peña E, Freitas H. Physiological integration increases the survival and growth of the clonal invader *Carpobrotus edulis*. Biological Invasions, 2010, 12(6): 1815-1823.
- [23] 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.
- [24] Si C, Alpert P, Zhang J F, Lin J, Wang Y Y, Hong M M, Roiloa S R, Yu F H. Capacity for clonal integration in introduced versus native clones of the invasive plant *Hydrocotyle vulgaris*. Science of the Total Environment, 2020, 745: 141056.
- [25] Qi Q, Zhang D J, Tong S Z, Zhang M Y, Wang X H, An Y, Lu X G. The driving mechanisms for community expansion in a restored *Carex* tussock wetland. Ecological Indicators, 2021, 121: 107040.
- [26] Wang J Y, Xu T T, Feng X Y, Zhu W Y, Zhang L, Pan D F, Akram N A, Ma Q H, Zhong Z W, Mahroof S, Wang L. Simulated grazing and nitrogen addition facilitate spatial expansion of *Leymus chinensis* clones into saline-alkali soil patches: implications for Songnen grassland restoration in northeast China. Land Degradation Development, 2022, 33(5): 710-722.
- [27] Cornelissen J H C, Song Y B, Yu F H, Dong M. Plant traits and ecosystem effects of clonality: a new research agenda. Annals of Botany, 2014, 114(2): 369-376.
- [28] Dickson T L, Mittelbach G G, Reynolds H L, Gross K L. Height and clonality traits determine plant community responses to fertilization. Ecology, 2014, 95(9): 2443-2452.
- [29] Gross K L, Mittelbach G G. Negative effects of fertilization on grassland species richness are stronger when tall clonal species are present. Folia Geobotanica, 2017, 52(3): 401-409.
- [30] Liu F H, Liu J, Dong M. Ecological consequences of clonal integration in plants. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 770.
- [31] 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.
- [32] Klimešová J, Martínková J, Ottaviani G. Belowground plant functional ecology: Towards an integrated perspective. Functional Ecology, 2018, 32(9): 2115-2126.
- [33] Klimešová J, Mudrák O, Martínková J, Lisner A, Lepš J, Filartiga A L, Ottaviani G. Are belowground clonal traits good predictors of ecosystem functioning in temperate grasslands? Functional Ecology, 2021, 35(3): 787-795.
- [34] Alpert P. Clonal integration in *Fragaria chiloensis* differs between populations: ramets from grassland are selfish. Oecologia, 1999, 120(1): 69-76.
- [35] 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.
- [36] Gruntman M, Anders C, Mohiley A, Laaser T, Clemens S, Höreth S, Tielbörger K. Clonal integration and heavy-metal stress: responses of plants with contrasting evolutionary backgrounds. Evolutionary Ecology, 2017, 31(3): 305-316.
- [37] 陶应时, 洪胜春, 廖咏梅, 黎云祥, 廖兴利, 权秋梅. 异质性光照下匍匐茎草本狗牙根克隆整合的耗益. 生态学报, 2013, 33(20): 6509-6516.
- [38] 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): 53-58.
- [39] Zhang Y C, Zhang Q Y, Yirdaw E, Luo P, Wu N. Clonal integration of *Fragaria orientalis* driven by contrasting water availability between adjacent patches. Botanical Studies, 2008, 49: 373-383.
- [40] Yu F H, Wang N, He W M, Chu Y, Dong M. Adaptation of rhizome connections in drylands: increasing tolerance of clones to wind erosion. Annals of Botany, 2008, 102(4): 571-577.
- [41] Luo W C, Zhao W Z. Effects of wind erosion and sand burial on growth and reproduction of a clonal shrub. Flora, 2015, 217: 164-169.
- [42] Yu F H, Chen Y F, Dong M. Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserina*, suffering from partial sand burial on Ordos plateau, China. Evolutionary Ecology, 2002, 15: 303-318.
- [43] 杨慧玲, 曹志平, 朱选伟, 董鸣, 叶永忠, 李春奇, 黄振英. 克隆整合对无芒雀麦 (*Bromus inermis*) 忍受沙埋能力的影响. 生态学报, 2007, 27(5): 1723-1730.
- [44] Luo F L, Chen Y, Huang L, Wang A, Zhang M X, Yu F H. Shifting effects of physiological integration on performance of a clonal plant during submergence and de-submergence. Annals of Botany, 2014, 113(7): 1265-1274.
- [45] Wei G W, Shu Q, Luo F L, Chen Y H, Dong B C, Mo L C, Huang W J, Yu F H. Separating effects of clonal integration on plant growth during

- submergence and de-submergence. *Flora*, 2018, 246-247: 118-125.
- [46] Xing Y P, Wei G W, Luo F L, Li C Y, Dong B C, Ji J S, Yu F H. Effects of salinity and clonal integration on the amphibious plant *Paspalum paspaloides*: growth, photosynthesis and tissue ion regulation. *Journal of Plant Ecology*, 2019, 12(1): 45-55.
- [47] Qian Y Q, Lu C, Dan Y, Li D Y. Physiological integration improves mock strawberry [*Duchesnea indica* (Andr.) Focke] uniformity under heterogeneous saline conditions. *Scientia Horticulturae*, 2022, 291: 110579.
- [48] Liu H D, Yu F H, He W M, Chu Y, Dong M. Clonal integration improves compensatory growth in heavily grazed ramet populations of two inland-dune grasses. *Flora*, 2009, 204(4): 298-305.
- [49] Wang P, Li H, Pang X Y, Wang A, Dong B C, Lei J P, Yu F H, Li M H. Clonal integration increases tolerance of a phalanx clonal plant to defoliation. *Science of the Total Environment*, 2017, 593-594: 236-241.
- [50] Luo F L, Xing Y P, Wei G W, Li C Y, Yu F H. Clonal integration facilitates spread of *Paspalum paspaloides* from terrestrial to cadmium-contaminated aquatic habitats. *Plant Biology*, 2017, 19(6): 859-867.
- [51] Roiloa S R, Alpert P, Tharayil N, Hancock G, Bhowmik P C. Greater capacity for division of labour in clones of *Fragaria chiloensis* from patchier habitats. *Journal of Ecology*, 2007, 95(3): 397-405.
- [52] Otfinowski R, Kenkel N C. Clonal integration facilitates the proliferation of smooth brome clones invading northern fescue prairies. *Plant Ecology*, 2008, 199(2): 235-242.
- [53] Wang P, Alpert P, Yu F H. Clonal integration affects allocation in the perennial herb *Alternanthera philoxeroides* in N-limited homogeneous environments. *Folia Geobotanica*, 2017, 52(3): 303-315.
- [54] 李倩, 刘晓, 张晓飞, 张瑞昌, 柴永福, 岳明. UV-B 辐射方向对白三叶克隆整合的影响. *生态学报*, 2014, 34(13): 3568-3575.
- [55] 徐苏男, 刘一晨, 刘艳虹, 陈忠林, 李悦, 张利红. 养分异质条件下结缕草克隆分株生长及光合作用的生理整合. *应用生态学报*, 2018, 29(3): 811-817.
- [56] Stuefer J F. Two types of division of labour in clonal plants: benefits, costs and constraints. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 1998, 1(1): 47-60.
- [57] De Kroon H, Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: The foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 1995, 83(1): 143.
- [58] Xu C Y, Schooler S S, Van Klinken R D. Effects of clonal integration and light availability on the growth and physiology of two invasive herbs. *Journal of Ecology*, 2010, 98(4): 833-844.
- [59] Guo Z W, Hu J J, Chen S L, Li Y C, Yang Q P, Cai H J. Nitrogen addition and clonal integration alleviate water stress of dependent ramets of *Indocalamus decorus* under heterogeneous soil water environment. *Scientific Reports*, 2017, 7: 44524.
- [60] Roiloa S R, Retuerto R. Effects of fragmentation and seawater submergence on photochemical efficiency and growth in the clonal invader *Carpobrotus edulis*. *Flora*, 2016, 225: 45-51.
- [61] 徐苏男, 李悦, 陈忠林, 张利红. 养分异质条件下连接和断开结缕草克隆分株抗氧化酶及丙二醛的生理整合. *草业科学*, 2018, 35(2): 341-347.
- [62] Laliberté, E. Below-ground frontiers in trait-based plant ecology. *New Phytologist*, 2017, 213(4): 1597-1603.
- [63] Klimeš L, Klimešová J, Hendriks R, Groenendaal J. Clonal plant architecture: a comparative analysis of form and function // de Kroon H, van Groenendaal J. eds. *The ecological and evolution of clonal plants*. Leiden: Backbuys Publishers, 1997: 1-29.
- [64] Liu J, Dong M, Miao S L, Li Z Y, Song M H, Wang R Q. Invasive alien plants in China: role of clonality and geographical origin. *Biological Invasions*, 2006, 8(7): 1461-1470.
- [65] Klimešová J, Tackenberg O, Herben T. Herbs are different: clonal and bud bank traits can matter more than leaf-height-seed traits. *New Phytologist*, 2016, 210(1): 13-17.
- [66] Bittebiere A K, Benot M L, Mony C. Clonality as a key but overlooked driver of biotic interactions in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2020, 43: 125510.
- [67] Ye X H, Zhang Y L, Liu Z L, Gao S Q, Song Y B, Liu F H, Dong M. Plant clonal integration mediates the horizontal redistribution of soil resources, benefiting neighboring plants. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 770.
- [68] 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.
- [69] Wilsey B. Clonal plants in a spatially heterogeneous environment: effects of integration on Serengeti grassland response to defoliation and urine-hits from grazing mammals. *Plant Ecology*, 2002, 159(1): 15-22.
- [70] Eilts J A, Mittelbach G G, Reynolds H L, Gross K L. Resource heterogeneity, soil fertility, and species diversity: effects of clonal species on plant communities. *American Naturalist*, 2011, 177(5): 574-588.
- [71] Roiloa S R. Clonal traits and plant invasiveness: the case of *Carpobrotus* N.E.Br. (Aizoaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2019, 40: 125479.

- [72] Cushman J H, Gaffney K A. Community-level consequences of invasion: impacts of exotic clonal plants on riparian vegetation. *Biological Invasions*, 2010, 12(8): 2765-2776.
- [73] 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.
- [74] Xiao K Y, Yu D, Wang L G, Han Y Q. Physiological integration helps a clonal macrophyte spread into competitive environments and coexist with other species. *Aquatic Botany*, 2011, 95(4): 249-253.
- [75] 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.
- [76] Roiloa S R, Rodriguez-Echeverria S, Lopez-Otero A, Retuerto R, Freitas H. Adaptive plasticity to heterogeneous environments increases capacity for division of labor in the clonal invader *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae). *American Journal of Botany*, 2014, 101(8): 1301-1308.
- [77] 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.
- [78] Wang P, Alpert P, Yu F H. Physiological integration can increase competitive ability in clonal plants if competition is patchy. *Oecologia*, 2021, 195(1): 199-212.
- [79] 王婉丽. 克隆整合和石油污染对黄河三角洲芦苇湿地土壤微生物群落的影响[D]. 北京林业大学, 2019.
- [80] 黎俊. 克隆整合对活血丹根际土壤微生物过程和群落结构的影响[D]. 成都理工大学, 2014.
- [81] 马源, 张德罡. 草地根际过程对养分循环调控机制研究进展. *草业学报*, 2020, 29(11): 172-182.
- [82] Williams A, de Vries F T. Plant root exudation under drought: implications for ecosystem functioning. *New Phytologist*, 2020, 225(5): 1899-1905.
- [83] 曹本福, 姜海霞, 刘丽, 陆引罡, 王茂胜. 丛枝菌根菌丝网络在植物互作中的作用机制研究进展. *应用生态学报*, 2021, 32(9): 3385-3396.
- [84] Gao F L, Alpert P, Yu F H. Parasitism induces negative effects of physiological integration in a clonal plant. *New Phytologist*, 2021, 229(1): 585-592.
- [85] 毛小芳. 食细菌线虫与细菌的相互作用及其对土壤氮素矿化和植物根系生长的影响[D]. 南京农业大学, 2006.
- [86] Otfinowski R, Coffey V. Can root traits predict communities of soil nematodes in restored northern prairies? *Plant and Soil*, 2020, 453(1-2): 459-471.
- [87] Zhang J R, Hu Z K, Zhang C Z, Tao Y H, Chen X Y, Griffiths B S, Liu M Q. Roots with larger specific root length and C: N ratio sustain more complex rhizosphere nematode community. *Plant and Soil*, 2022, 477(1): 693-706.
- [88] 吴纪华, 宋慈玉, 陈家宽. 食微线虫对植物生长及土壤养分循环的影响. *生物多样性*, 2007, 15(2): 124-133.
- [89] Wang X T, Xiao S, Yang X L, Liu Z Y, Zhou X H, Du G Z, Zhang L M, Guo A F, Chen S Y, Nielsen U N. Dominant plant species influence nematode richness by moderating understory diversity and microbial assemblages. *Soil Biology and Biochemistry*, 2019, 137: 107566.
- [90] 袁庆叶. 克隆整合对干扰条件下芦苇湿地土壤微生物群落和温室气体排放的影响[D]. 北京林业大学, 2017.
- [91] Yuan Q Y, Alpert P, An J, Gao J Q, Han G X, Yu F H. Clonal integration in *Phragmites australis* mitigates effects of oil pollution on greenhouse gas emissions in a coastal wetland. *Science of the Total Environment*, 2020, 739: 140007.
- [92] 吴伊波, 崔骁勇. 草地植物根系碳储量和碳流转对 CO₂ 浓度升高的响应. *生态学报*, 2009, 29(1): 378-388.
- [93] Martinková J, Klimeš A, Puy J, Klimešová J. Response of clonal versus non-clonal herbs to disturbance: Different strategies revealed. *Perspectives in Plant Ecology and Evolution and Systematics*, 2020, 44: 125529.
- [94] 汤俊兵, 肖燕, 安树青. 根茎克隆植物生态学研究进展. *生态学报*, 2010, 30(11): 3028-3036.
- [95] Ottaviani G, Martinková J, Herben T, Pausas J G, Klimešová J. On plant modularity traits: Functions and challenges. *Trends in Plant Science*, 2017, 22(8): 648-651.
- [96] 张称意, 杨持, 董鸣. 根茎半灌木羊柴对光合同化物的克隆整合. *生态学报*, 2001, 21(12): 1986-1993.
- [97] 叶学华, 董鸣. 毛乌素沙地克隆植物对风蚀坑的修复. *生态学报*, 2011, 31(19): 5505-5511.
- [98] 祝廷成. 羊草生物生态学. 长春: 吉林科学技术出版社, 2004.
- [99] Wang J Y, Abdullah I, Xu T T, Zhu W Y, Gao Y, Wang L. Effects of mowing disturbance and competition on spatial expansion of the clonal plant *Leymus chinensis* into saline-alkali soil patches. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 168: 103890.
- [100] 张文军, 周启星, 魏巍. 克隆植物修复退化生态系统的机制. *草地学报*, 2016, 24(3): 485-490.