

克隆植物生理整合作用的研究方法及其应用*

王长爱 李德志** 朱志玲 王绪平 盛丽娟 石强

(华东师范大学环境科学系上海市城市化生态过程与生态恢复重点实验室 上海 200062)

摘要 生理整合作用是克隆植物的一个重要特征,克隆植物所表现出的许多独特的生态学行为,均与其所具有的生理整合效应密切相关.本文总结并分析了迄今为止在研究克隆植物生理整合作用方面所采用的各种方法,并将其归纳为直接和间接方法两大类.通过这些研究方法的综合运用,克隆植物生理整合效应的机制、格局及其影响因素可以得到更加深入的揭示.在不断深化和拓展现有研究方法的基础上,今后在克隆植物生理整合效应的研究方面,还应较多地关注更为精确的研究方法,以及野外或自然条件下的实地研究. 参 104

关键词 克隆植物;生理整合;资源传输;研究方法

CLC Q948.1

Research Methods for Physiological Integration of Clonal Plants and Their Application*

WANG Chang'ai, LI Dezhi**, ZHU Zhiling, WANG Xuping, SHENG Lijuan & SHI Qiang

(Shanghai Key Laboratory for Urbanization and Ecological Restoration, Department of Environmental Science, East China Normal University, Shanghai 200062, China)

Abstract Physiological integration is one of the most important characteristics of clonal plants. Many unique behaviors of clonal plants are closely related to the effects of physiological integration. The research methods for the effects of physiological integration of clonal plants, which have hitherto been used, were summarized and analyzed. These methods were classified into two basic categories, *i. e.*, the direct and indirect methods. Comprehensively applying these methods may further reveal the mechanism, pattern and influential factors of the effects of physiological integration of clonal plants. On the basis of continuously developing and expanding the present research methods, more attentions will be paid to the more precise methods and the research in the field or under natural conditions. Ref 104

Keywords clonal plant; physiological integration; resource translocation; research method

CLC Q948.1

克隆植物(clonal plant)主要是指在自然条件下,能够通过营养生长过程形成多个在遗传上一致、在形态和生理上独立或者潜在独立的个体的一类植物^[1~7].克隆植物是植物界中一个十分庞大而独特的类群,且在很多生态系统中均占有优势地位.克隆植物在生存、生长、繁殖和利用资源等方面,通常与非克隆植物相比具有很大优势,因此在许多生态系统中均扮演着十分重要的角色.克隆植物的存在常常可以影响生态系统的多样性和稳定性,而且在群落的演替和发展过程中也常常起着不可或缺的作用^[3,6].

生理整合作用作为克隆植物的重要特征之一,长期受到生态学家们的普遍关注.克隆植物生理整合作用的基本含义是指资源(如光合同化产物、矿质养分和水分等)通过连接物或间隔子(如根茎、匍匐茎等)在克隆分株之间进行传输与分享的过程.

这一作用的发现者,首推 Marshall 和 Sagar (1968)^[8,9].

生态学家已对多种类型的克隆植物分株间的生理整合作用进行了研究.这些研究所涉及到的克隆植物无论在生境类型、分株的生活周期,以及整合格局方面均表现出不同的特征.这些研究工作主要集中于分株之间(例如母株与子分株或年龄一致的姊妹分株之间)生理整合作用程度的研究^[10~14],以及生理整合的格局与整合发生条件的研究^[6,15~20],同时,也对克隆植物生理整合作用的过程、机制与影响因素有了较多关注^[6,21~28].

本文通过对国内外近年来在克隆植物生理整合方面大量研究案例的分析,对有关克隆植物生理整合作用的研究方法进行了系统总结,并对该领域的发展趋势进行预测,以期促进和推动国内相关研究的进一步发展.

1 克隆植物生理整合作用的研究方法及其应用

迄今为止,虽然对于克隆植物生理整合作用的研究方法很多,但归纳起来,基本上可以分成两大类,即:直接研究方法与间接研究方法.

收稿日期:2005-08-23 接受日期:2006-03-01

* 国家自然科学基金项目(No. 30370245, No. 30470288, No. 90511008)、上海市生态学重点学科项目和华东师范大学 211 工程项目资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (No. 30370245, No. 30470288 and No. 90511008), the Shanghai Priority Academic Discipline of Ecology and the "211-project" Program of East China Normal University

** 通讯作者 Corresponding author (E-mail: dzli@des.ecnu.edu.cn)

1.1 克隆植物生理整合作用的直接研究方法

1.1.1 示踪研究方法 在过去的数十年间,有关采用化学示踪的方法对克隆植物内部分株间资源传输的研究报道很多^[5, 6].分株间的资源传输格局主要是向顶的,但在一定程度上也存在向基和双向的运输^[15, 16, 19, 20, 29],并且由于胁迫因素而导致的资源传输格局改变的现象,也经常被观察到^[30].克隆植物内部连续性的双向运输的现象,也多有报道^[8, 31~34].

克隆植物内部木质部的运输方向,被认为主要是向顶运输^[35, 36],而相当多的研究结果表明,韧皮部的运输方向既有向顶的,也有向基的^[37, 38].供根茎顶端生长的主要同化物,来源于根茎基部方向的那些建成的分株,而不是与顶端相邻的那些年轻分株,并且运输格局取决于相连分株的数目或者克隆植株的大小^[39].

大多数研究采用¹⁴C 作为示踪元素,并认为¹⁴C 的运输反映了韧皮部运输的一般格局.也有人采用¹⁵N、³²P 等作为示踪元素研究克隆植物内部的营养物质整合动态,以及采用酸性品红溶液研究克隆植物内部木质部的水分运输格局的案例,而采用²H 作为示踪元素研究克隆植物内部的水分整合的格局与过程,则只见少数报道.

采用¹⁴C 示踪方法研究克隆植物的碳素整合格局:有关采用¹⁴C 对克隆植物分株间的碳素生理整合作用所进行的研究,已有许多报道.这些研究的一般过程是:首先将¹⁴CO₂引入到特定的叶或分株中,然后通过对放射性光合同化产物运输过程的示踪来研究韧皮部内光合产物的运输格局.采用液体闪烁技术可以对含有¹⁴C 的放射性光合同化产物的运输格局进行定量分析,而采用放射自显影技术只能得到定性的研究结果^[37, 38, 40, 41].不同的克隆植物,对碳同化产物的运输格局不同;同一植物种处在不同发育阶段(如开花期或结果期),对运输格局也会产生不同的影响^[15, 16, 34, 42].此外,不同世代的分株对同化物的运输也存在差异^[43, 44].有些植物种的光合同化产物的流动随季节变化很大,而且人为(遮荫、去叶等)或外界环境胁迫也会改变运输格局^[20, 25, 45].

通过对毕氏苔草(*Carex bigelowii*)^[37, 38]和足叶草(*Podophyllum peltatum*)^[40]进行¹⁴C 示踪研究发现,在这两个物种中都存在着碳素从被固定处同时向顶端正在生长的幼小分株和向基部分株、根茎和根的大量转移.在毕氏苔草内,标记的碳素向生长顶端的转移,可发生在 11 个分株世代间;在足叶草内,标记的碳素向克隆植株基部的转移可发生在 6 个世代间.在毕氏苔草内,光合碳同化产物的流动随季节变化不大;而在足叶草内,光合碳同化产物的流动随季节变化很大,大部分新固定的同化产物都向基部流动,贮藏在根茎中,第二年春季供给新的分株生长^[46].对虎杖(*Fallopia japonica*)进行¹⁴C 标记研究发现,在一年中的不同时期,¹⁴C 在虎杖植株内的分配格局不同,随着季节的推移而变化,与在足叶草中观察到的光合碳同化物的季节流动格局相似^[25].

通过对欧亚活血丹(*Glechoma hederacea*)的¹⁴C 标记研究,虽然发现了光合产物向植株的基部转移的现象,但其主要的转移方向还是向着植株生长方向的顶端;新产生的分株依靠老的分株提供光合产物,但随着时间的延长,它们逐渐变得完全独立^[26].然而,通过对沙生苔草(*C. arenaria*)克隆片断进行¹⁴C 标

记研究发现:¹⁴C 在克隆片断内能进行大范围的转移,碳同化产物向着生长顶端转移的同时,也有相对较少的、但非常明显地向植株基部转移的现象.与母株和子株间存在明显的光合碳同化产物转移相比,年龄与大小相等的姊妹分株间的光合同化物的转移却相对较少^[43].例如,在黄花七筋姑(*Clintonia borealis*)未受干扰的分株间,始终存在着少量的光合碳同化物转移,而紫菀属植物(*Aster acuminatus*)的成熟分株间,只是偶尔存在着光合碳同化产物的传递^[47].对小麦(*Triticum aestivum*)^[34]、意大利黑麦草(*Lolium multiflorum*)^[8, 9, 48]所进行的研究中,观察到了标记的同化产物被运输到了整个根系统,从而证明了整个植株都存在着整合的特性.草地早熟禾(*Poa pratense*)所有的根都倾向于吸收来自分蘖共同的光合同化产物库所提供的标记化合物^[32, 33, 49].多年生黑麦草(*Lolium perenne*)的分蘖一旦干重超过了 25 mg 就变得很独立,但是这种独立都不是绝对的^[39],一些标记的同化产物在分株间的运输经常被观察到.当 *Dupontia fischeri* 开花时,分株就停止运输同化产物^[15, 16].相反,黑麦草即使母株开花了,仍然将光合同化产物运输到已经扎根的分蘖^[42].与此相类似,当互花米草(*Spartina alterniflora*)的二级分蘖与花同时发育时,会与花竞争光合同化产物^[50].玉米(*Zea mays*)结实的茎能够从相邻的茎中吸收同化物^[18, 50],但全部结实的茎之间不存在资源的转移.

由于人为改变一年生早熟禾(*Poa annua*)的源(source) - 汇(sink)关系,而导致了资源运输格局的改变,发育的谷粒是主要的光合产物的汇^[52].当谷粒在¹⁴CO₂被固定之前被去除时,与之相连的子株的整个根系统和其它分株所获得的碳会显著增加.在一些物种中发现了持续的双向运输现象.在 *Dupontia fischeri* 植物中,除非开花,整个克隆内一直存在着由年老分株向年幼分株的广泛的资源运输的现象,以及一定程度的双向资源运输的现象^[15, 16].在 *Lolium*, *Triticum* 和 *Poa* 等类植物中,母株和子株之间的双向运输也存在^[8, 31~34].

通过很多学者的长期研究,沙生苔草的整合格局已经得到详细揭示^[20, 44, 53].沙生苔草表现出严格的向顶运输现象:老的分株把它们所固定的 30%~35% 的¹⁴C 输出,新的根状茎尖端则是主要的汇^[44].沙生苔草的运输格局在没受干扰的分株中所得的结果与 Tietema^[20]的结论一致.而且,在温室条件下,去叶处理刺激了放射性碳由老的分株向所有年幼的去叶分株的运输过程;在田间,去叶则没有导致明显的运输格局的改变.

羊柴(*Hedysarum leave*)在对光合同化产物进行整合时,有相当量的¹⁴C 光合同化产物自母株传输给子株、子株的根系和根茎;而相反,子株向母株的传输却很少^[54].通过¹⁴C 标记的碳水化合物研究白三叶(*Trifolium repens*)无性系的生理整合模式时,发现母匍匐茎与分株之间存在显著的双向运输,分枝间也有运输,既发生在基部,也发生在顶端^[22].但也有研究发现,白三叶韧皮部中标记的光合同化物的运输具有强烈的向基性,向顶运输的数量极少^[55].通过对羊草(*Legmus chinesis*)不同世代的分株进行¹⁴C 示踪研究发现,光合产物有向顶和向基运输方式^[56].通过对 *Phalaris aquatica* 进行¹⁴C 示踪研究发现,一级分株通过提供碳同化产物来支持二、三级分株,碳同化产物也从引入¹⁴C 的植株向不能进行光合作用的构件进行运输^[57].

采用¹⁵N 和³²P 示踪方法研究克隆植物的氮素和磷素整合格局:通过凯氏定氮分析和放射自显影法对沙生苔草中的¹⁵N

和 ^{32}P 的流动进行研究时发现,在野外和温室条件下都存在生长在低养分条件下的老分株向生长在低养分条件下的幼小分株输出养分的现象,并且营养流动以向顶运输占优势^[20, 58]。沙生苔草的分枝在发育过程中,首先依赖于年老分株的矿物质和光合同化物,然后逐渐独立。一旦成熟,它们就会支持根茎和年幼分株的生长^[20]。运用 ^{15}N ($^{15}\text{NH}_4^+$ 和 $^{15}\text{NO}_3^-$) 示踪方法研究毕氏苔草的养分运输时发现,该植物对两种氮素离子的吸收主要是向顶运输到年幼的分蘖,但同时也存在部分的向基运输,其中 $^{15}\text{NH}_4^+$ 更倾向于呈现出向基运输式;植株对 $^{15}\text{NO}_3^-$ 的运输速率高于 $^{15}\text{NH}_4^+$,因而,年幼的分株在 2 d 的试验中聚集了更多的 $^{15}\text{NO}_3^-$ ^[59]。通过 ^{15}N 示踪的方法研究柳枝稷 (*Panicum virgatum*)、裂稈草 (*Schizachyrium scoparium*)、格兰马草 (*Bouteloua gracilis*) 分株间的生理整合作用时发现,由于分枝结构的等级性,导致了局部而非整个植株范围内的整合,而且,离 ^{15}N 引入点较近的分株能够比较远的分株获得更多的 ^{15}N ^[23]。通过 ^{15}N 示踪的方法,对氮素在丛生禾草裂稈草三代分株间的分配格局的研究表明, ^{15}N 从标记的一级分株世代向二、三级分株世代的叶和根部运输;而去叶处理后,增加了二、三级分株世代中氮的浓度,氮的浓度优先增加给部分去叶的三级分株。作者认为,优先分配资源到去叶的分株,可能为这些分株提供了一种潜在的对草食动物取食压力的忍耐机制,从而有利于这些分株的存活和光合组织的建立^[27]。

在大、小叶两种白三叶基因型中, ^{32}P 都沿着未扎根的匍匐茎向顶运输^[60~62]。在大叶型白三叶的一个节点的根部施用 ^{32}P 标记的磷酸盐时,资源的分配主要局限于施肥节点所在匍匐茎的同一侧的分枝上^[19, 61],表明起源于同一主茎上节点的分枝与根之间存在密切的源-汇关系。在异质生境中,小叶型对 ^{32}P 的向基运输比大叶型强烈,并且大、小叶两种基因型的分株放置 (placement) 格局和分株大小都受整个植株营养状况的影响^[63]。通过 ^{32}P 标记的正磷酸盐研究野外杉蔓石松 (*Lycopodium annotinum*) 对磷酸盐的吸收和运输时发现,该植物种在近端和远端的水平分枝系统内均表现出了广泛的整合作用^[35]。

采用酸性品红溶液和 ^2H 示踪研究克隆植物的水分整合动态:运用酸性品红溶液研究沙生苔草木质部中水分的运输格局时发现,年老的分株相对于年幼的分株更容易出现负的水势,并且水分一般是从年幼的分株沿水势梯度流向年老的分株^[53]。这与前人^[43] 的研究结果有所不同。水分具有向顶和向基两种运输方式。对欧亚活血丹进行酸性品红溶液示踪研究的结果表明,溶液在木质部中的运输都是向顶的,而且运输的格局受叶序的限制。当给叶片引入品红溶液时,位于同一垂直纵列线上的所有叶子和未扎根的二级匍匐茎被完全染色,表明它们对木质部运输的资源是完全整合的;与之相对的另一垂直纵列线上的叶片和二级匍匐茎则完全没被染色,因此,它们是完全独立的;而与之相邻的垂直纵列线上的叶片一半被染色,因此,它们与引入溶液的叶子是部分整合的^[41, 64]。运用酸性品红溶液研究白三叶的整合格局时发现,在母匍匐茎、幼分枝和老分枝的叶柄上引入染料,其运输路线各不相同,但所有的运输都是向顶的^[55]。

运用 ^2H 示踪对克隆植株间水分的运输进行定量研究也见

报道^[17]。在对两种根茎苔草属植物进行研究时发现,当分株同时处于干燥或湿润的土壤中时,分株间很少有水分交换。当分株处于异质的水分供应的生境时,水分的运输呈单向性,处于湿润生境中的分株将获得水分的 30% ~ 60% 运输到干燥环境中的分株^[17]。采用 ^2H 和 ^{15}N 标记,对温室中 *C. flacca* 的两分株间水分和氮素的运输情况进行研究时发现,当一个分株缺乏水分、氮素或两者都缺乏时,资源向该分株的运输相对于对照 (两个分株都被供给充足的水分和氮素) 有显著提高。如果相连分株中的一株扎根于干燥但氮素丰富的土壤中,而另一株则处于氮素缺乏但水分充足的土壤中,大量的水分被运输到处于干燥土壤中的分株,但低氮的分株几乎没有得到氮素。

1.1.2 通过生长量研究克隆植物的生理整合 克隆植物的分株之间通过物理和生理的联系而形成一个相互协作的系统^[6, 65, 66],并因此在一定程度上增强或促进了克隆植物整体的适应能力和生长特性。这种现象形成的内在机制正是克隆植物生理整合效应的体现。克隆植物因分株间的资源共享而对生长产生的影响,已经得到很多研究实例的证明,而其中很多研究案例涉及到克隆植物对异质生境的生态响应。

在自然条件下,异质生境普遍存在^[65~67]。很多研究表明,生长于异质生境内的克隆植物通过分株间的相互连接和相互支持不仅能够有效应对这种异质生境,甚至在某些情况下,还可能从中获益。在温室内的异质生境条件下,海滩草莓 (*Fragaria chiloensis*) 3 种基因型的整合程度存在明显差异;但在均质环境下,无论分株间保持连接还是被切断,不同基因型的生物量均没有明显差异^[68]。在温室条件下比较生长在不同营养条件下的委陵菜 (*Potentilla simplex*) 的连接分株和切断分株的表现时发现,在均质环境下,连接和切断的植株生物量没有差异,但在异质生境中,呈连接状态的植株的生物量显著高于切断的植株,说明克隆整合和资源共享对生长量具有明显影响^[69]。母株对子株的资源供给是以大量降低其自身的生物量为代价的,但子株从克隆整合中所获得的利益与子株所占据的斑块的好坏无关^[70]。在养分总量相同的异质和同质生境中,欧亚活血丹在异质生境内的生物产量是同质生境的两倍多,说明欧亚活血丹能够通过克隆分株间的整合作用而从异质生境中获利。采用在不同格局的生境土壤中施用相同数量的养分资源的方法,揭示出欧亚活血丹的生物产量在异质生境大于同质生境^[71~73]。Li et al. (2005) 的研究表明,在生境土壤中的养分资源总量较低时,结缕草 (*Zoysia japonica*) 的生物产量在异质生境大于同质生境,但在生境土壤中的养分资源总量较高时,情况相反^[66]。在研究两种不同分枝型匍匐茎植物野草莓 (*Fragaria vesca*) 和过路黄 (*Lysimachia christinae*) 在高光照、低养分和低光照、高养分斑块组成的资源交互性生境中的生长情况时发现,与资源同质生境相比,野草莓和过路黄的近端、远端和整个克隆片断的生物量和分株数均在资源异质生境中显著增加^[74]。这是两种克隆植物生理整合作用的又一体现。

1.1.3 通过考察维管解剖构造研究克隆植物的生理整合

通过对克隆植物的维管组织结构的解剖学研究,有助于揭示克隆植物内分株间生理整合格局得以产生的内在解剖学机制。目前针对克隆植物所进行的维管解剖学研究的报道不多。所见的报道一般与酸性品红溶液示踪研究的方法结合起来,从而揭示克隆植物的生理整合格局与维管解剖构造之间的关系。在对欧

亚活血丹的维管系统进行解剖学研究^[26,41]时发现,其匍匐茎的维管组织聚集成4个主要的维管束^[24],叶痕连接分株的每片叶子到最近的一对维管束,一个分株的两个叶片之间没有直接的维管连接.实验证明,分株间的生理整合存在一个生理整合单位(IPU),同一生理整合单位的分株是完全整合的.与欧亚活血丹类似,白三叶的匍匐茎维管结构也是4个主要的维管束^[75~76],只是结构比亚活血丹更加复杂,同一维管束垂直纵列线之间有交叉相连,允许代谢产物在匍匐茎之间相对自由的移动,因此,同化产物的运输没有明显的源-汇关系,其分配也不受叶序的限制.所有这些研究都为阐释克隆植物内分株间生理整合格局提供了重要和有力的证据.

1.1.4 研究克隆植物生理整合作用的其它生理学途径 克隆植物内分株间生理整合作用的存在除了可以采用同位素示踪的方法寻找生理学证据以外,还有其它的生理学途径.通过对毕氏苔草3~7 a的老分蘖引入硝酸盐,可以诱导年幼分株的硝酸盐还原酶活性.分株间的整合作用至少持续7 a时间,年幼的分株为不能进行光合作用的年老分株提供必需的光合产物,以维持它们的生存和根系的功能;而年老的分株则从土壤中吸收营养和水分,并运输给正在生长和繁殖的分株^[59].通过检测扁枝石松(*Diplazium complanatum*)不同部位分株内硝酸盐还原酶活性,发现通过采取觅养策略,该植株能够把资源从吸收点有效地运输到利用点,因此对氮素的供应表现出了广泛的生理整合^[35].通过研究两种类型的羊草在盐胁迫、碱胁迫和混合盐碱胁迫下的水分生理响应,发现在盐碱条件下,2个类型羊草叶片水势差异极显著,灰绿型叶片水势降低较多,吸水能力较强,因此耐盐碱性强于黄绿型^[77].在研究白三叶母株与分株之间水分生理整合时发现,白三叶的幼分枝必须依赖于老分枝或母株通过母匍匐茎向其提供水分^[78].其它生理学途径也可用来研究克隆植物内的生理整合作用,限于篇幅,恕不详述.

1.1.5 通过病原菌研究克隆植物的生理整合 通过病原菌研究克隆植物的生理整合,是一个重要的但却经常被忽视的方面.由于同一克隆后代在遗传特性上的一致性,使得它们在对病害的感染能力或抵抗能力方面也经常表现出相似性.由于生理整合作用,植物病原体可以很容易地从基株的一些分株到达另一分株^[39],因此,植株一旦感染病害,病原体的传播较为容易和迅速.95%的发生荷兰榆树病的榆树(*Ulmus pumila*)都属于同一个克隆^[79].在研究土壤病原菌对克隆植物的基株、母株和一级分株的影响时发现,当母株被感染时产生较少的总生物量和根生物量;当基株被感染时,产生少的一级根茎和较短的总根茎长度,但根茎的比干重没有减少;当母株没被感染而一级根茎被感染时,产生短而少的根茎.这种响应方式为克隆植物有效逃离土壤病原菌的侵害提供了可能^[81].

1.2 克隆植物生理整合作用的间接研究方法

关于克隆植物的生理整合,最令人信服和最具有生态学意义的证据之一来源于胁迫实验^[6,39].局部胁迫可以通过改变克隆植物内的源-汇关系来改变正常的光合同化产物的转移方式,并用以缓解环境胁迫的影响以及分株间在获取异质资源的能力方面的差异^[6,39,80].在以往的研究中,胁迫实验主要通过去叶(defoliation)处理^[8,32,33,52,82~87]、切断根茎或匍匐

茎^[37,88~89]和遮光处理^[12,83,90]等来实现.

去叶实验与克隆植物的生理整合:在一般情况下,已经成长起来的分株或者主茎基本上是自养的,但是许多研究表明,一旦这些分株被去叶,都能重新变成有力的汇去获取其它未被去叶的分株的光合同化产物.可见,在本已独立的分株之间重新发生的生理整合,完全是由去叶作用引起的.去叶作用刺激了光合同化产物从健康的分株向受损分株的运输,也导致了植株对光合同化产物需求的增加,从而促使分株提高光合速率^[83,91,92].

对 *Lolium multiflorum*^[8,18,48], *Cynodon dactylon*^[85], *Poa pratensis*^[32~33], *Schizachyrium scoparium*^[27], *Agropyron repens*^[87] 和 *Lolium perenne*^[52] 等克隆植物的一个或多个分株进行去叶处理后,已独立的分株间或多或少又重新出现生理整合现象.去叶作用影响了羊柴母株与子株之间光合同化产物的整合,未被去叶的母株增大了对去叶子株在光合产物上的支持^[54].有规律的去叶能够导致白三叶的主茎与其分枝间的同化产物的明显交换,并且去叶的程度和格局的不同,能够改变连接的分株及分枝间的源-汇关系^[82,84].燕麦(*Avena sativa*)的分蘖和主茎间存在物质转移:未去叶的燕麦分蘖将资源转移到去叶的主茎,而且没有开花的分蘖转移的同化物比正在生长麦粒的分蘖要多^[86].这与黑麦草的表现相似:黑麦草不结实的分蘖支持去叶的分蘖,而结实的分蘖不提供这种支持. Williams (1912) 和 Dungan (1931) 观察到,当去掉玉米的基部分蘖时,整个玉米的产量下降了^[93,94],这表明基株的分蘖在玉米灌浆的过程中为主茎提供了光合同化产物.当对羊草的两棵相连分株中的一株进行去叶处理时,会促使未去叶分株中的碳向去叶分株转移^[83].但也有人发现,去叶对羊草芽的萌发、根茎和分枝的生长影响不明显,并推测这是由于实验持续时间较短、而碳水化合物的贮存库在去叶期间对芽的萌发和分枝的生长起到了缓冲作用^[81,95].对欧亚活血丹进行选择性去叶后,阻止了光合同化产物的运输,影响了新的发育中的分株的生长,从而导致了植株生物量的降低.但是去叶程度和格局的不同也使植株产生了不同的反应,由此也可推断相互连接的分株间生理整合的格局^[26].芦苇(*Phragmites communis*)去叶实验证明,分蘖常常不依赖于主茎^[96].但也有少量的研究发现,去叶对芦苇的生长和发育产生了显著的影响.在这种情况下,当主茎被部分去叶时,未被去叶的分蘖只产生了较少的干物质^[96].分株相互间的资源依赖,有助于缓冲局部去叶干扰的影响^[18],这对于放牧草地而言十分有利,因为这有助于保持更加均匀一致的分株种群^[32].由于去叶作用而导致的重新整合,对于储藏能力有限的克隆植物较为有利^[48].

这些研究通过分株对去叶胁迫的反应,证明了分株间确实存在着相互支持,整个克隆植株也存在高度整合的本能.或者,生理整合可能在有局部干扰的地方重新出现.

切断根茎或匍匐茎实验与克隆植物的生理整合:切断克隆分株间的连接关系,是评价克隆整合对植物适合度影响的一个主要方法.通过切断根茎或匍匐茎,可以检验生理整合作用对于克隆片断内一个潜在独立的分株或分株群的生长和存活的意义^[6,46].在以不同程度的沙埋处理鹅绒委陵菜(*Potentilla anserina*)的克隆片断并同时对其匍匐茎实施切断和连接两种处理时发现,保持连接能显著提高沙埋分株和整个克隆片断的生

物量及沙埋分株的存活率,证明克隆整合能缓解沙埋对鹅绒委陵菜存活和生长的胁迫^[97]。当加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)的分株与母株间的连接关系被切断时,与对照相比,它们在生长速率、存活率和结实率方面都减少了,但这种依赖性随时间明显降低^[12]。对白三叶所进行的根茎切断实验,也得到了类似的结论^[78]。当毕氏苔草根茎被切断时,其幼小分株的存活率下降,存活下来的分株的生长量也下降,并且不能产生新的分株;切断部位距离幼小分株越远,对被切断的幼小分株的存活和生长影响越小^[37]。

对不同克隆植物的切断实验表明,个体分株的适时独立因种而异,克隆整合的重要性在不同物种甚至同一物种的不同基因型和不同生境中有很大差异。此外,克隆分株间的整合作用也可能是对资源异质性的一种适应机制。在竞争压力相对较低、而在时间和空间上却呈异质性的有利生境中,分株的独立将会更加有利。对于 *Rubus vestitus* 而言,根茎切断的时间和位置对子株的大小具有重要影响。当子株依赖母株生长 9 mo 之后,就会变得独立,此时切断对分株的影响微弱^[30]。将结缕草匍匐茎在顶端以下的第 7 和第 8 个复合节之间切断时,顶端部分的生长几乎不受影响^[6]。当欧亚活血丹的匍匐茎,在顶端以下 5 个以上已生根的一级分株之后被切断时,切断后的顶端部分的生长不受影响。否则,分株和整个地上部分生物量都会不同程度地减少^[88]。在毛乌素沙地上,切断根茎对沙鞭(*Psammochloa villosa*)幼小分株的存活和生长具有明显的影响,而对赖草(*Leymus secalinus*)幼小分株的存活和生长却没有明显影响^[98]。两种基因型的毛茛(*Ranunculus ficaria*)在匍匐茎切断前后的生长情况明显不同,切断后的“草原型”毛茛比“森林型”毛茛生物量的减少更加显著^[99, 100]。克隆整合对于入侵到高度盐渍化生境中的克隆片断最为重要,对入侵到没有领域竞争的生境中的克隆片断中等重要,而对于入侵到有领域竞争生境中的克隆片断最不重要,说明克隆整合的重要性在不同物种和不同生境中有很大差异^[101]。但自然群落中的羊草根茎被切断后,分株的生长没有产生明显影响,因此克隆整合可能对羊草并不重要(至少在 6 月底至 8 月中旬这段试验期间)^[95]。在结缕草分株具有一定的自养能力后对匍匐茎实施切断处理时发现,切断处理对结缕草的主茎生长和分枝行为的多个指标均产生了明显影响,因此结缕草的生理整合作用不仅在分株具有一定的自养能力后依然存在,而且可能持续相当长的时间。在 *Potentilla simplex* 分株扎根后的 1 wk 和 3 wk 后切断一级匍匐茎与 6 wk 后切断相比,克隆片断在随后的生长减少,表明克隆片断的独立不是很快可以完成的^[69]。

克隆植物可能需要为保持分株间长期和完全的生理整合付出很大代价^[5, 6, 65],因此,分株的及时独立对克隆植物来说,可能是一项合理的选择。当分株间的连接受到频繁或不可预测的损坏时,分株快速独立具有适应意义。

遮光实验与克隆植物的生理整合:研究克隆植株的生理整合时,遮光是另一种胁迫处理方式。遮光通常可以导致相互连接的分株间光合碳同化产物的转移格局的改变。当 *Lolium perenne* 的分株被极度遮荫时,能接收到来自不同年龄和大小的未遮荫分株的光同化产物,并刺激新的叶片和总的干物质的增长^[13]。矮竹(*Sasa palmata*)的分株生物量和植株密度,在遮荫环境比开阔环境明显下降,但分株生长的减少,可以通过光

合碳生理整合作用,从与之相连的、生长在光线充足的开阔环境下的分株处得到补偿^[102]。将匍匐委陵菜(*Potentilla reptans*)和鹅绒委陵菜的母株与子株分别种植在光、暗交替的环境条件下,两种委陵菜均因生理整合作用而明显受益。两种委陵菜未遮荫部分当与遮荫部分相连时,其生物量不是降低而是增加,未遮荫分株通过克隆生理整合作用而获益^[90]。当羊草的两个相连分株中的一株被遮光时,会促使未遮光分株所固定的光合碳同化产物转移到与其相连的根茎中,并进而转移到与该根茎相连的未遮光分株中,以供其呼吸消耗,但这种物质转移并不是无节制的,未遮光分株的全碳百分比含量仍显著高于遮光分株^[83]。当加拿大一枝黄花相连分株的一部分被遮荫至 10% 时,照光分株的光合速率明显增加^[12]。照光分株向遮荫分株提供同化产物的现象在白三叶中也同样存在^[78, 103]。在欧亚活血丹中,大量的光同化产物是沿着匍匐茎从已经长大的分株向发育中的分株运输,而当新生分株处在低光的条件时,处于高光下的分株向顶运输同化产物以支持新生分株的生长^[104]。

2 总结

深入研究克隆植物生理整合作用的机制、格局与过程,是揭示克隆植物许多独特的生态学行为形成机理的必要前提。迄今为止,有关克隆植物生理整合作用的研究方法,可以归纳为直接和间接方法两大类。这些方法分别从不同的侧面和角度,研究了克隆植物生理整合作用的机制、格局与过程,只有把这些方法加以综合运用,才能深入、全面地揭示克隆植物生理整合作用的基本特征和规律及其影响因素。

需要指出的是,目前此类研究大多局限在实验室、温室或人工控制的野外实验地,因此,其研究结果难以准确反映克隆植物在自然环境下生理整合作用的基本特性。鉴于此,今后在克隆植物生理整合效应研究方面,除了不断深化和拓展现有研究方法外,还应较多地关注更为精确的研究方法,以及野外或自然条件下的实地研究。

References

- Dong M (董鸣). Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk – spreading. *Acta Phytoecol Sin* (植物生态学报), 1996a, **20**: 543 ~ 548
- Dong M (董鸣). Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Bot Sin* (植物学报), 1996b, **38**: 828 ~ 835
- Li DZ (李德志), Wang CA (王长爱). A particular research area of clonal plant ecology. *Chin J Ecol* (生态学报), 2004, **23** (1): 139
- Cook RE. Growth and development in clonal population. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. New Haven: Yale University Press, 1985. 259 ~ 296
- de Kroon H, van Groenendaal J. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Leiden: Backhuys Publishers, 1997
- Li D, Takahashi S. Particularities of clonal plant species induced by physiological integration. *Grassl Sci*, 2003, **49** (4): 395 ~ 402
- van Groenendaal J, de Kroon H. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990
- Marshall C, Sagar GR. The distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. following differential defoliation. *Ann Bot*, 1968a, **32**: 715 ~ 719

- 9 Marshall C, Sagar GR. The interdependence of tillers in *Lolium multiflorum* Lam. : a quantitative assessment. *J Exp Bot*, 1968b, **19**: 785 ~ 794
- 10 Abrahamson WG, Anderson SS, McCrea KD. Clonal integration: nutrient sharing between sister ramets of *Solidago altissima* (Compositae). *Am J Bot*, 1991, **78**: 1508 ~ 1514
- 11 Friedman D, Alpert P. Reciprocal transport between ramets increases growth of *Fragaria chiloensis* when light and nitrogen occur in separate patches but only if patches are rich. *Oecologia*, 1991, **86**: 76 ~ 80
- 12 Hartnett DC, Bazzaz FA. Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis* L. *Ecology*, 1983, **64**: 779 ~ 788
- 13 Ong CK, Marshall C. The growth and survival of severely - shaded tillers in *Lolium perenne* L. *Ann Bot*, 1979, **43**: 147 ~ 155
- 14 Salzman AG, Parker MA. Neighbors ameliorate local salinity stress for a rhizomatous plant in a heterogenous environment. *Oecologia*, 1985, **65**: 273 ~ 277
- 15 Allesio ML, Tieszen LL. Patterns of carbon allocation in an arctic tundra grass, *Dupontia fischeri* (Graminae) at Barrow, Alaska. *Am J Bot*, 1975, **62**: 797 ~ 807
- 16 Allesio ML, Tieszen LL. Translocation and Allocation of 14 - C - photoassimilate by *Dupontia fischeri*. In: Tieszen LL ed. Vegetation and Production Ecology of an Alaskan Arctic Tundra. New York: Springer - Verlag, 1978. 393 ~ 413
- 17 de Kroon H, Franssen B, van Rheenen JWA, van Dijk A, Kreulen R. High levels of inter - ramet translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labeling. *Oecologia*, 1996, **106** (1): 73 ~ 84
- 18 Gifford RM, Marshall C. Photosynthesis and assimilate distribution in *Lolium multiflorum* Lam. following differential tiller defoliation. *Aust J Biol Sci*, 1973, **26**: 517 ~ 526
- 19 Hoshino M. Translocation and accumulation of assimilate in Ladino clover. *Bull Natl Grassl Res Inst*, 1974, **5**: 35 ~ 84
- 20 Noble JC, Marshall C. The population biology of plants with clonal growth II : the nutrient strategy and modular physiology of *Carex arenaria*. *J Ecol*, 1983, **71**: 865 ~ 877
- 21 Wang YS (王昱生). Plant Population Clonal Genetic Ecology. Changchun (长春): Jilin Sci & Tech Press (吉林科技出版社), 2003
- 22 Chapman DF, Robson MJ, Snaydon RW. Physiological integration in the clonal perennial herb *Trifolium repens* L. *Oecologia*, 1992, **89**: 338 ~ 347
- 23 Derner JD, Briske DD. An isotopic (¹⁵N) assessment of intraclonal regulation in C₄ Perennial grasses ramet interdependence, independence or both. *J Ecol*, 1998, **86**: 305 ~ 314
- 24 Price EAC. Investigations into the ecology and intraclonal physiological of *Glechoma hederacea*. [D. Phil. Thesis]. U. K. : University of Sussex, 1991
- 25 Price EAC, Gamble R, Williams GG. Seasonal patterns of partitioning and remobilization of C-14 in the invasive rhizomatous perennial Japanese knotweed [*Fallopia Japonica* (Houtt.) Ronse Decraene]. *Evol Ecol*, 2001, **15**: 347 ~ 362
- 26 Price EAC, Hutchings MJ. The causes and developmental effects of integration and independence between different parts of *Glechoma hederacea* clones. *Oikos*, 1992, **63**: 376 ~ 386
- 27 Welker JM, Briske DD, Weaver RW. Nitrogen-15 partitioning within a three generation tiller sequence of the bunchgrass *Schizachyrium scoparium*: response to selective defoliation. *Oecologia*, 1987, **74**: 330 ~ 334
- 28 Caraco T, Kelly CK. On the adaptive value of physiological integration in clonal plants. *Ecology*, 1991, **72** (1): 81 ~ 93
- 29 Ginzo HD, Lovell PH. Aspects of the comparative physiology of *Ranunculus bulbosus* L. and *Ranunculus repens* L. II : carbon dioxide assimilation and distribution of photoassimilates. *Ann Bot*, 1973, **112**: 597 ~ 608
- 30 Kirby KJ. Experiments on vegetative reproduction in bramble (*Rubus vestitus*). *J Ecol*, 1980, **68**: 513 ~ 520
- 31 Clifford PE, Marshall C, Sagar GR. The reciprocal transfer of radiocarbon between a developing tiller and its parent shoot in vegetative plants of *Lolium perenne* at low and high density. *Ann Appl Biol*, 1973, **99**: 179 ~ 190
- 32 Nyahoza F, Marshall C, Sagar GR. The interrelationship between tillers and rhizomes in *Poa pratensis* L. : an autoradiographic study. *Weed Res*, 1973, **13**: 304 ~ 307
- 33 Nyahoza F, Marshall C, Sagar GR. Assimilate distribution in *Poa pratensis* L. —A quantitative study. *Weed Res*, 1974, **14**: 251 ~ 256
- 34 Quinlan JD, Sagar GR. An autoradiographic study of the movement of 14-C-labelled assimilates in the developing wheat plant. *Weed Res*, 1962, **2**: 264 ~ 273
- 35 Headley AD, Callaghan TV, Lee JA. Phosphate and nitrate movement in the clonal plants *Lycopodium annotinum* L. and *Diphasiastrum complanatum* (L.) Holub. *New Phytol*, 1988a, **110**: 497 ~ 502
- 36 Headley AD, Callaghan TV, Lee JA. Water uptake and movements in the evergreen clonal plants *Lycopodium annotinum* and *Diphasiastrum complanatum*. *New Phytol*, 1988b, **110**: 497 ~ 502
- 37 Jónsdóttir IS, Callaghan TV. Interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos*, 1988, **52**: 120 ~ 128
- 38 Jónsdóttir IS, Callaghan TV. Localized defoliation stress and the movement of C-14-photoassimilates between tillers of *Carex bigelowii*. *Oikos*, 1989, **54**: 211 ~ 219
- 39 Pitelka LF, Ashmun JW. Physiology and integration of ramets in clonal plants. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE eds. Population Biology and Evolution of Clonal Organisms. New Haven: Yale University Press, 1985. 399 ~ 436
- 40 Landa K, Benner B, Watson MA. Physiological integration for carbon in mayapple (*Podophyllum peltatum*), a clonal perennial herb. *Oikos*, 1992, **63**: 348 ~ 356
- 41 Price EAC, Marshall C, Hutchings MJ. Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea* I : patterns of physiological integration. *J Ecol*, 1992a, **80**: 25 ~ 38
- 42 Ryle GJA, Powell CE. The export and distribution of 14-C-labelled assimilates from each leaf on the shoot of *Lolium temulentum* during reproductive and vegetative growth. *Ann Bot*, 1972, **36**: 363 ~ 375
- 43 DHertefeldt T, Jonsdottir IS. Extensive physiological integration in intact clonal systems of *Carex arenaria*. *J Ecol*, 1999, **87**: 258 ~ 264
- 44 Tietema T. Ecophysiology of the sand sedge, *Carex arenaria* L. II. The distribution of 14-C assimilates. *Acta Bot Neerl*, 1980, **29**: 165 ~ 178
- 45 Ong CK, Marshall C. Assimilate distribution in *Poa annua* L. *Ann Bot*, 1975, **39**: 413 ~ 421
- 46 Jónsdóttir IS, Watson MA. Extensive physiological integration: an a-

- daptive trait in resource – poor environment. In: de Kroon H, van Groenendaal J eds. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Leiden: Backhuys Publishers, 1997. 109 ~ 136
- 47 Ashmun JW, Thomas RJ, Pitelka LF. Translocation of photo – assimilates between sister ramets in 2 rhizomatous forest herbs. *Ann Bot*, 1982, **49**: 403 ~ 415
 - 48 Marshall C, Sagar GR. The influence of defoliation on the distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam. *Ann Bot*, 1965, **29**: 363 ~ 370
 - 49 Colvill KE, Marshall C. The patterns of growth, assimilation of ^{14}C and distribution of ^{14}C -assimilate within vegetative plants of *Lolium perenne* at low and high density. *Ann Appl Biol*, 1981, **99**: 179 ~ 190
 - 50 Jr Lyte RW, Hull RJ. Photoassimilate distribution in *Spartina alterniflora* Loisel I: vegetative and floral development. *Agron J*, 1980a, **72**: 933 ~ 938
 - 51 Alofe CO, Schrader LE. Photosynthate translocation in tillered *Zea mays* following carbon-14 dioxide assimilation. *Can J Plant Sci*, 1975, **55**: 407 ~ 414
 - 52 Ong CK, Colvill KE, Marshall C. Assimilation of ^{14}C by the inflorescence of *Poa annua* L. and *Lolium Perenne* L. *Ann Bot*, 1978, **42**: 855 ~ 862
 - 53 Tietema T, van der Aa F. Ecophysiology of the sand sedge, *Carex arenaria* L. III: xylem translocation and the occurrence of patches of vigorous growth with the continuum of a rhizomatous plant system. *Acta Bot Neerl*, 1981, **30**: 183 ~ 189
 - 54 Zhang CY (张称意), Yang C (杨持), Dong M (董鸣). The clonal integration of photosynthates in the rhizomatous half-shrub *Hedysa rumlaeve*. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2001, **21**(12): 1986 ~ 1993
 - 55 Li SD (李思东), Liu D (刘娣). Pattern of physiological integration in the clonal white clover (*Trifolium repens* L.). *Bull Bot Res* (植物研究), 1999, **19** (3): 335 ~ 340
 - 56 Wang YS (王昱生), Hong RM (洪锐民), Hang DM (黄大明), Teng XH (滕小华), Li YS (李月树), Shiyomi M, Akamura M. The translocation of photosynthate between clonal ramets of *Leymus chinensis* population. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2004, **24** (5): 900 ~ 907
 - 57 Cullen BR, David F, Chapman DF, Quigley PE. Carbon resource sharing and rhizome expansion of *Phalaris aquatica* plants in grazed pastures. *Funct Plant Biol*, 2005, **32** (1): 79 ~ 85
 - 58 Evans JP. Nitrogen translocation in clonal dune perennial, *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, 1988, **77**: 64 ~ 68
 - 59 Jónsdóttir IS, Callaghan TV. Intracolonial translocation of ammonium and nitrate nitrogen in *Carex bigelowii* using N-15 and nitrate reductase assays. *New phytol*, 1990, **114**: 419 ~ 428
 - 60 Chapman DF, Hay MJM. Translocation of phosphorus from nodal roots in two contrasting genotypes of white clover (*Trifolium repens* L.). *Physiol Plant*, 1993, **89**: 323 ~ 330
 - 61 Hay MJM, Sackville Hamilton NR. Influence of xylem vascular architecture on the translocation of phosphorus from nodal roots in a genotype of *Trifolium repens* L. during undisturbed growth. *New phytol*, 1996, **132**: 575 ~ 582
 - 62 Kembball WD, Marshall C. The significance of nodal rooting in *Trifolium repens*: ^{32}P distribution and local growth responses. *New Phytol*, 1994, **127**: 83 ~ 97
 - 63 Lotscher M, Hay MJM. Genotypic differences in physiological integration, morphological plasticity and utilization of phosphorus induced by variation in phosphate supply in *Trifolium repens*. *J Ecol*, 1997, **85**: 341 ~ 350
 - 64 Price EAC, Hutchings MJ. Studies of growth in the clonal herb *Glechoma hederacea* II: the effects of selective defoliation. *J Ecol*, 1992b, **80**: 39 ~ 47
 - 65 Hutchings MJ. Clonal plants as cooperative systems: Benefits in heterogeneous environments. *Plant Species Biol*, 1999, **14**: 1 ~ 10
 - 66 Li D, Ito M, Okajima T. Effects of soil nutrient heterogeneity on the growth of *Zoysia japonica* Steud: plants under various distribution and level of nitrogen. *Grass Sci*, 2005, **51** (2): 41 ~ 44
 - 67 Sutherland WJ, Stillman RA. The foraging tactics of plants. *Oikos*, 1988, **52**: 239 ~ 244
 - 68 Alpert P, Holzapfel C, Sliominski C. Differences in performance between genotypes of *Fragaria chiloensis* with different degrees of resource sharing. *J Ecol*, 2003, **91**: 27 ~ 35
 - 69 Wijesinghe DK. Temporal and structural components of ramet independence in the clonal perennial herb, *Potentilla simplex*. *J Ecol*, 1994, **82**: 13 ~ 20
 - 70 Wijesinghe DK, Handel SN. Advantages of clonal growth in heterogeneous habitats—an experiment with *Potilla simplex*. *J Ecol*, 1994, **82**: 495 ~ 502
 - 71 Birch CPD, Hutchings MJ. Exploitation of patchily distributed soil resources by the clonal herb *Glechoma hederacea*. *J Ecol*, 1994, **82**: 653 ~ 664
 - 72 Wijesinghe DK, Hutchings MJ. The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale. *J Ecol*, 1999, **87**: 860 ~ 872
 - 73 Wijesinghe DK, Hutchings MJ. Environmental heterogeneity and the growth of *Glechoma hederacea*: the effects of scale of heterogeneity on performance. *J Ecol*, 1997, **85**: 17 ~ 28
 - 74 Chen JS (陈劲松), Dong M (董鸣), Yu D (于丹), Liu Q (刘庆). Intracolonial spatial division of labour in two stoloniferous plants with different branching type in response to reciprocal patchiness of resources. *Acta Ecol Sin* (生态学报), 2004, **24** (5): 920 ~ 924
 - 75 Devadas C, Beck CB. Comparative morphology of the primary vascular systems in some species of Rosaceae and Leguminosae. *Am J Bot*, 1972, **59** (5): 57 ~ 567
 - 76 Thomas RG. The structure of the mature plant. In: Baker MG, Williams WM. *White Clover*. Wallingford, Oxon: CAB International, 1987
 - 77 Zhou C (周婵), Yang YF (杨允菲). Water characteristics on salt – alkali resistance of two divergent types in experimental *Leymus chinensis* populations in the Songnen Plain of China. *Acta Pratacult Sin* (草业学报), 2003, **12** (1): 65 ~ 68
 - 78 Hu BZ (胡宝忠), Liu D (刘娣). Resource sharing by the different clonal white clover population. *J Northeast For Univ* (东北林业大学学报), 1998, **26** (2): 25 ~ 28
 - 79 Burdon JJ, Shattock RC. Disease in plant communities. *Appl Biol*, 1980, **5**: 145 ~ 220
 - 80 Pitelka LF, Hansen SB, Ashmun JW. Population biology of *Clintonia borealis* I: ramet and patch dynamics. *J Ecol*, 1985, **73**: 169 ~ 183
 - 81 D'Hertefeldt T, van der Putten WH. Physiological integration of the clonal plant *Carex arenaria* and its response to soil-borne pathogens. *Oikos*, 1998, **81**: 229 ~ 237

- 82 Hu BZ (胡宝忠), Liu DS (刘大森), Sun YK (孙彦坤). The effects of selective defoliation on the clonal white clover population. *J Northeast Agri Univ* (东北农业大学学报), 1998, **29** (2): 189 ~ 194
- 83 Lang LJ (朗林杰), Yang C (杨持), Geriletuya (格日乐图雅). The effects of shading and defoliation on translocation of carbon resources between clonal ramets of *Leymus chinensis*. *Acta Sci Nat Univ NeiMongol* (内蒙古大学学报自然科学版), 1997, **28** (3): 430 ~ 434
- 84 Chapman DF, Robson MJ, Snaydon RW. The influence of leaf position and defoliation on assimilation and translation of carbon in white clover (*Trifolium repens* L.) 1: carbon distribution patterns. *Ann Bot*, 1991a, **67**: 295 ~ 302
- 85 Forde BJ. Translocation in grasses I: Bermuda grass. *N Z J Bot*, 1966a, **4**: 479 ~ 495
- 86 Labanauskas CK, Dungan GH. Inter-relationship of tiller and main stems in oats. *Agron J*, 1956, **48**: 265 ~ 268
- 87 Rogan PG, Smith DL. Patterns of translocation of 14-C-labelled assimilates during vegetative growth of *Agropyron repens* (L.). *Beauw Z Pflanzenphysiol*, 1974, **73**: 405 ~ 414
- 88 Birch CPD, Hutchings MJ. Clonal segmentation: the development of physiological independence with stolons of *Glechoma hederacea* L. (Lamiaceae). *Plant Ecol*, 1999, **141**: 21 ~ 31
- 89 Svensson BM, Callaghan TV. Apical dominance and the simulation of metapopulation dynamics in *Lycopodium annotinum*. *Oikos*, 1988, **51**: 331 ~ 342
- 90 Stuefer JF, During HJ, de Kroon H. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments. *Ecology*, 1994, **82**: 511 ~ 518
- 91 King RW, Wardlaw IF, Evans LT. Effect of assimilate utilization on photosynthetic rate in wheat. *Planta*, 1967, **77**: 261 ~ 276
- 92 Thorne JH, Koller HR. Influence of assimilate demand on photosynthesis, diffusive resistances, translocation and carbohydrate levels of soybean leaves. *Plant Physiol*, 1974, **54**: 201 ~ 207
- 93 Dungan GH. An indication that corn tillers may nourish the stalk under some conditions. *J Am Soc Agron*, 1931, **23**: 662 ~ 670
- 94 Williams CB. Economic value of corn suckers. *J Am Soc Agron*, 1912, **4**: 152 ~ 157
- 95 Wang ZW, Li LH, Han XG., Dong M. Do rhizome severing and shoot defoliation affect clonal growth of *Leymus chinensis* at ramet population level. *Acta Oecol*, 2004, **26**: 255 ~ 260
- 96 Mittra MK, Wright MJ. Intra-plant relationships in reed canarygrass. *Crop Sci*, 1966, **6**: 393 ~ 395
- 97 Yu FH, Chen YF, Dong M. Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserina* suffering from partial sand burial on Ordos plateau, China. *Evol Ecol*, 2002b, **15**: 303 ~ 318
- 98 Dong M (董鸣). Effects of severing rhizome on clonal growth in rhizomatous grass species *Psammochloa villosa* and *Leymus secalinus*. *Acta Bot Sin* (植物学报), 1999, **41**: 194 ~ 198
- 99 Lovett DLL. Population dynamics and local specialization in a clonal plant *Tanunculus repens* 1: the dynamics of ramets in contrasting habitats. *J Ecol*, 1981a, **69**: 743 ~ 755
- 100 Lovett DLL. Intraclonal variation and competition in *Ranunculus repens*. *New Phytol*, 1981b, **89**: 495 ~ 502
- 101 Pennings SC, Callaway RM. The advantages of clonal integration under different ecological conditions: a community-wide test. *Ecology*, 2000, **81**: 537 ~ 544
- 102 Saitoh T, Seiwa K, Nishiwaki A. Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: a field experiment. *J Ecol*, 2002, **90**: 78 ~ 85
- 103 Hu BZ (胡宝忠), Liu D (刘娣). Physiological integration among intraclonal ramets on the clonal white clover population. *J Northeast Agri Univ* (东北农业大学学报), 1998, **29** (1): 74 ~ 81
- 104 Slade AJ, Hutchings MJ. Clonal integration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. *J Ecol*, 1987, **75**: 1023 ~ 1036