

DOI:10.11686/cyxb2021424

<http://cyxb.magtech.com.cn>

巴超群, 马群, 汪海洋, 等. 根茎克隆植物研究面临的挑战. 草业学报, 2022, 31(12): 200—207.

BA Chao-qun, MA Qun, WANG Hai-yang, *et al.* Challenges in research on rhizomatous clonal plants. Acta Prataculturae Sinica, 2022, 31(12): 200—207.

根茎克隆植物研究面临的挑战

巴超群¹, 马群¹, 汪海洋², 刘志民^{1*}

(1. 中国科学院沈阳应用生态研究所, 辽宁 沈阳 110016; 2. 内蒙古自治区赤峰市翁牛特旗林业和草原局, 内蒙古 赤峰 024500)

摘要:根茎克隆植物是克隆植物的一个类型, 地下系统的特殊性赋予其独特的繁殖和生长方式, 也赋予其对环境的特有适应能力。但是, 受研究手段限制, 人们对根茎克隆植物在表型可塑性、克隆整合、觅食行为和克隆分工等方面与其他类型克隆植物有何异同, 这些行为对预防植物入侵、应对气候变化、进行退化生态系统恢复有何特殊意义尚不很清晰。鉴于此, 通过梳理和总结前人工作, 提出了根茎克隆植物研究面临的挑战。根茎克隆植物下一步研究重点应体现在下述方面: 1) 可塑性性状的选择与测定方法; 2) 环境因子对克隆整合的影响机制; 3) 综合植物特征和环境特征的觅食模型。

关键词:根茎; 可塑性; 性状; 克隆整合; 觅食模型

Challenges in research on rhizomatous clonal plants

BA Chao-qun¹, MA Qun¹, WANG Hai-yang², LIU Zhi-min^{1*}

1. Shenyang Institute of Applied Ecology, Chinese Academy of Sciences, Shenyang 110016, China; 2. Ongniud Bannar Forestry and Grassland Administration, Chifeng 024500, China

Abstract: Rhizomatous clonal plants are a category of clonal plants in which daughter ramets are formed by spreading underground stems. Their particular distinction of having a subsurface connection system provides them a range of unique reproduction and growth modes and also unique adaptations to their local environment. However, because relevant research techniques are not well developed, the differences between rhizomatous and other clonal plants in phenotypic plasticity, clonal integration, foraging behavior and clonal division of labor, are not yet well understood and the potential to harness their behavior to prevent weed invasion, to mitigate climate change, to reduce ecosystem degradation or to promote ecosystem ecological restoration is also unclear. In view of this, through a review and summary of relevant recent research, we have identified knowledge gaps for further research. We recommend immediate research effort in the following areas: 1) Innovation in research methodology for identification and selection of beneficial plasticity traits; 2) The mechanisms by which various environmental factors affect clonal integration outcomes; 3) Development of a complete foraging model that comprehensively combines plant and environmental characteristics.

Key words: rhizome; plasticity; trait; clonal integration; foraging model

在自然条件下能通过克隆生长产生遗传结构相同且具有潜在独立生长能力的无性系分株的植物称为克隆植物^[1]。克隆植物在自然生态系统中广泛存在, 并在诸多生态系统中处于优势地位。克隆植物与生境之间的相互

收稿日期: 2021-11-23; 改回日期: 2022-03-17

基金项目: 国家自然科学基金项目(31770504)资助。

作者简介: 巴超群(1996—), 男, 河北承德人, 在读博士。E-mail: bachaoqun18@mails.ucas.edu.cn

* 通信作者 Corresponding author. E-mail: zmliu@iae.ac.cn

关系体现了生物与环境之间的协同演化过程,可用于预测环境的变化和植物的演化规律^[2],因此,克隆植物与环境间的关系成为生态学研究的重点方向之一。与非克隆植物相比,克隆植物具有两种等级层次的构件特征,一是分株本身具有的以叶、芽为构件单位的分株构件性,二是以分株为单位的克隆连续体构件性^[3]。因此,克隆植物具有更高程度的表型可塑性和更加复杂的适应对策,能够更好地适应环境。以根状茎作为克隆发生器官的根茎克隆植物是克隆植物中的重要类型,广泛分布于森林、草原、荒漠、湿地等生态系统,生态适应幅度宽泛。强壮的地下系统占据了更大的地下空间,赋予根茎克隆植物更强的:1)资源贮备能力,2)资源传输能力,3)克隆分株的生长能力,4)对地上系统的支撑能力。这些特征可使其在资源贫瘠生境或资源异质生境中最大限度地获取资源,并对其进行重新分配。概而言之,根茎克隆植物具有极强的抗扰动及拓展能力^[4-5]。

根茎克隆植物研究与诸多生态学领域相关。在沙地生态系统植被恢复研究中发现,发达的根茎赋予芦苇(*Phragmites communis*)、沙鞭(*Psammochloa villosa*)等克隆植物极强的生命力,使其成为沙地植被恢复的先锋物种^[6-7]。在河岸或沿湖生境中的植物入侵问题上,研究发现分株间的整合作用大大提高了以互花米草(*Partina alterniflora*)、紫茎泽兰(*Ageratina adenophora*)、加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)等为代表的入侵物种的侵入能力^[8-10]。在气候变化问题中,大量研究表明,根系是植被碳库向土壤碳库进行物质运输和能量转移的重要通道,复杂的根茎系统直接参与并影响生态系统的碳循环过程,调控大气中CO₂的浓度影响气候变化^[11-12]。

一些学者已从生理学和形态学角度,以及表型可塑性、觅食行为、克隆整合、克隆分工等适应对策角度对根茎克隆植物的研究进行了综述^[13-15]。这些综述性研究比较全面地概述了根茎克隆植物领域的发展现状,对研究者加深该领域的理解具有一定的指导价值。然而,由于根茎克隆植物地下系统占据了较大的地下空间,一些根茎埋藏深度甚至达到1 m以上,无论是野外调查还是野外试验都具有一定难度;根茎克隆植物根茎长期埋藏于地下,与地下生态系统的联系更加重要,地下动物和土壤微生物活动势必对其生存产生影响;根茎克隆植物的根茎灵活性较低,根茎拓殖方向不易受环境扰动影响。这些困难的存在,使人们对根茎克隆植物在表型可塑性、克隆整合、觅食行为和克隆分工等方面与其他类型克隆植物有何异同,这些行为对预防植物入侵、应对气候变化、进行退化生态系统恢复有何特殊意义等问题不很清晰。鉴于此,本研究提出了下一步的重点研究方向:1)可塑性性状的选择与测定手段的革新;2)不同环境因子对克隆整合的影响机制;3)综合植物特征和环境特征建立完备的觅食模型等。

1 可塑性性状的选择与测定

物种对环境变化的反应表现为通过多种形态和生理特征的调整来减轻压力和增加对有限资源的获取,利用物种的性状是一种被普遍认可的解决植物—环境相互作用复杂网络的方法^[16]。植物性状的选择应具备两个特征,一是易于观测或者度量,二是能够客观表达植物对外部环境的适应性^[17]。一般而言,根茎克隆植物可塑性性状(phenotypic plasticity)的选择包括形态可塑性和生理可塑性两个方面。形态可塑性指克隆植物的形态结构对不同资源水平和环境条件发生的反应,主要表现为构件水平或分株水平上结构特征和生物量分配的调整^[15]。生理可塑性指克隆植物应对环境胁迫时,内部活化氧代谢、渗透调节、光合作用等生理过程的适应性响应^[18]。

克隆植物具有多层次的可塑性特征,如何根据具体的研究环境、时空尺度和目的选择合适的物种性状,是解读物种性状与生态环境关系的重要手段。在遭受重度水分胁迫时,羊草(*Leymus chinensis*)会通过增大根茎分枝角度和减小节间距离来促进根部对水分的吸收^[19];随着氮浓度的增加,互花米草的分株数、叶片数、叶长、叶宽、叶面积显著增加^[20];在高盐度的生境中,芦苇株高、茎长、根系长度显著下降^[21-22];在大林窗环境下,华西箭竹(*Fargesia nitida*)的株高、基茎、节间长度、分株数达到最大^[23]。夏贵菊等^[24]将芦苇种植于5种类型的土壤中发现,草炭土中芦苇叶片净光合速率、气孔导度等光合特征均高于其他土壤类型。这些性状指标在一定程度上反映出根茎克隆植物在不同生境中的生长差异,而对于根茎克隆植物而言,繁殖和拓展对种群的生存和发展更为重要,近年来,人们开始尝试选择并纳入更多的性状来评价其繁殖和拓展特征。根茎拓展速度不仅反映了根茎克隆植物与生境时空动态关系,也决定了根茎克隆植物生境占据和种群扩张能力,Liu等^[6]通过定位追踪,监测到流动沙丘上芦苇根茎每年扩展长度能够达到5 m以上。芽库的数量和大小是研究营养繁殖策略的重要指标,也是根

茎克隆植物营养繁殖的基础,根茎芽和分蘖芽的比例决定了根茎克隆植物的发育潜力, Ma等^[25]对沙区地下芽库时空动态进行了调查,发现不同干扰区具有不同的芽库组成。Goldberg等^[26]建议将生物量分配作为一种重要的克隆性状,并将对子代分株的生物量分配定义为从老的茎/节点上产生新间隔子的生物量加上由新间隔子的末端节点产生的新分株的生物量,并验证了母株和子株的异速生长规律。除了对性状进行选择与补充外,由于性状间相互联系,必须采用多个性状建立全面的植物性状与生态系统功能之间的关系网络,并制定衡量性状特征的统一标准,才能扩充在大尺度下温度、降水等气候梯度上根茎克隆植物的研究。此外,随着分子生物学的发展,对根茎克隆植物的研究逐渐深入,除形态特征和生理特征外,根茎克隆植物与非克隆植物以及其他类型克隆植物相比是否具有特定的基因特征,环境因子的改变能否导致基因水平的变异,也是研究的重要挑战。

野外原位监测与实验室内生理生化试验是植被性状数据的传统测定方法,但这种方法效率低、成本高。近年来,人们开始尝试将一些先进手段和设备应用于植物性状数据的获取。高光谱遥感(hyperspectral remote sensing)利用分辨率高的电磁波波段从目标物体获取空间、辐射、光谱特征信息,有效地将地物的图像和光谱信息结合起来,充分反映地物的本质属性,具有非接触、操作简单的特点。目前已广泛应用于农学中植物株高、覆盖度、冠层温度、含水率、氮素含量、叶面积指数、生物量等信息的监测^[27]。任广波等^[28]以黄河三角洲滨州湿地为研究区,利用高光谱遥感图像对入侵种互花米草的分布情况进行了绘制,并分析了不同区域内互花米草的生长状态。地下数据通常以周期性去除表面的土壤获得,不可避免地对植物体造成损伤,探地雷达(ground-penetrating radar, GPR)是近几十年发展起来的一种无损探测技术,可以有效减少对植物根系的损伤, Xiao等^[29]使用探地雷达对毛竹(*Moso bamboo*)的地下生物量变化和根茎生长动态进行了监测,得到的结果与实际挖取的结果具有极高的相似度,证实了探地雷达在实践应用中的准确性。

2 不同环境因子对克隆整合的影响机制

克隆整合是指植物的光合同化产物、养分和水分等资源通过连接物或间隔子在克隆分株之间进行传输与分享的过程^[30],包括两个方面:一是对光合产物、养分、水分、次生产物和激素的资源共享(图1);二是对有毒有害物质的水平扩散。克隆整合对植物在异质资源生境中具有生态适应意义,某一斑块内的克隆分株不仅对所处的环境条件产生表型可塑性反应(局部反应),而且对与其相连的克隆分株所处的环境条件发生反应(非局部反应)^[31]。这两种反应共同影响着克隆植物的生长和繁殖,进而影响基株的适合度。当吸收局部丰富资源及相连分株资源交换时的紧密合作而形成克隆植物分株构件的功能特化时,在此基础上形成了克隆分工的概念^[32]。如果形成最终产物需要多种必需资源,且有效资源在丰富区域不均匀分布时,经济学理论预测空间克隆分工能够带来很高的收益,即通过构件的功能特化,利用局部丰富资源并在高供给和高需求区域间进行转运^[33]。分株功能的特化可以由3条基本途径进行实现:1)生物量分配格局对资源水平的可塑性;2)资源获取结构对资源水平的可塑性;3)资源吸收和同化效率等生理特征对资源条件的可塑性^[34]。

研究根茎克隆植物整合作用的方法比较成熟。切断、去叶等试验方法是克隆整合研究的常用手段,研究发现,与切断母株和子株间的连接处理相比,保持株间的完整性可显著提高克隆植物根际土壤的氮素有效性、存活率和光合作用效率^[35-36]。当克隆植物相连分株生长于高资源斑块和低资源斑块组成的异质生境中时,其将相对多的生物量投向吸收较丰富资源的器官或部分,发生分株的“趋富特化”^[33]。Evans等^[37]通过对生长于盐分胁迫与非盐分胁迫下的*Hydrocotyle bonariensis*种植试验发现,分株连接完整时,生长于非盐分胁迫下的分株根系生物量分配比例显著大于同条件但根茎切断时的分株根系生物量分配比例。Hartnett等^[38]对加拿大一枝黄花的研究发现,当与生长于10%全光照遮阴条件下的分株相连接时,生长于全光照下的分株光合速率提高20%。同位素示踪法因其准确、定量的特性而广泛应用于资源或终产物的生理整合过程研究中。Dekroon等^[39]利用²H标记技术,发现在异质性水分供应下,水分胁迫环境中两种根茎苔草*Carex flacca*和*C. hirta*所消耗水分总量的75%~95%来自与其相连的高水分环境下的分株。Estrada等^[40]利用¹³C示踪对根茎克隆植物白茅(*Imperata cylindrica*)生理整合性的研究表明母株可以通过根茎向子株进行光合同化物的传输,而且母株生物量并未因资源共享而减少。

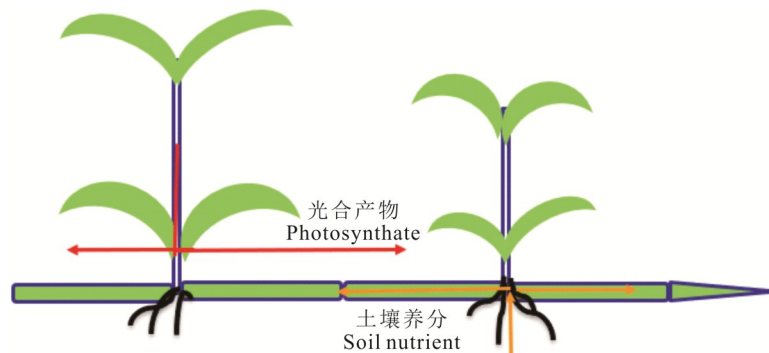


图 1 光合产物和土壤养分在克隆分株间的克隆整合

Fig. 1 Cloning integration of photosynthate and soil nutrients between clone ramets

光照资源丰富生境中的分株(左)向光照资源缺乏生境中的分株(右)输送光合产物,土壤资源丰富生境中的分株(右)向土壤资源贫瘠生境中的分株(左)输送土壤养分。Ramets in light resource-rich habitats (left) deliver photosynthate to ramets in light resource-deficient habitats (right), and ramets in soil resource-rich habitats (right) deliver soil nutrients to ramets in soil resource-poor habitats (left).

克隆整合过程中的物质转移以资源的源—汇梯度为基础^[30]。当资源的源—汇关系或构件对资源吸收效率发生变化时,克隆整合的强度和方向也会产生明显的改变^[41]。除光照、养分、水分等环境胁迫会对局部资源的获取产生影响外,荒漠、草原地区特有的沙埋、风蚀等干扰活动也会改变局部生境分株构件结构的功能,导致原有源—汇关系的变化。轻度沙埋可增加植物高度,促进生物量积累和新分株产生。随沙埋强度增加,沙埋对植物的正效应转变为负面影响^[42],风蚀不但可以对植物造成直接的机械损伤,还可以使地下根茎直接曝露在空气中,因此大大影响了植物对水分、养分的吸收以及植物的光合作用^[43]。对沙鞭耐受风蚀能力的研究表明,根茎连接增加了沙鞭分株对风蚀的耐受度,极有可能是处于风蚀环境中的分株从无风蚀环境中的分株获取了水分和光合产物^[44]。同样,Luo等^[45]发现根茎连接能够缓解沙埋和严重风蚀对沙拐枣(*Calligonum mongolicum*)生长与更新的负面影响。这些研究虽然证明了克隆整合能够提高劣势生境中分株的生存能力,但对于根茎克隆植物而言,地上系统和地下系统具有相当的资源获取能力,传统的切断试验无法对水分、营养的来源和传输过程进行定量描述,在野外开展同位素示踪试验加强克隆整合过程机理的研究十分迫切。

此外,Du等^[46]提出生物因子丛枝菌根(arbuscular mycorrhiza fungi, AMF)对克隆整合的修饰作用,丛枝菌根的存在可以提高克隆分株在不利生境中的抗逆能力,这种抗逆能力的增强得益于增加植物对营养元素的吸收或增加植物的抗旱、抗盐碱、抗病、抗重金属耐性等^[47]。Soti等^[48]在其研究中发现与小叶海金沙(*Lygodium microphyllum*)共生的丛枝菌根通过提高其根系对土壤P的获取,显著增加了不利生境中小叶海金沙的生物量和相对生长速率;Qin等^[49]的研究表明丛枝菌根存在增加了土壤C含量,促进了毛竹的拓殖。加强丛枝菌根促进分株抗逆机理的研究,揭示丛枝菌根对促进植物个体间的物质交换、能量流动、信息传递中的重要作用,可筛选合适的菌种进行快速扩繁,并在不同生境中接种适宜的菌种进行人工干预,加快生态恢复进程。

3 觅食模型的建立

觅食行为指克隆植物在其生境内进行的对必需资源获取的搜寻或分枝过程^[30]。当存在资源异质性时,克隆植物选择在资源丰富斑块上快速扩充子代数量或延长停留时间以最大程度地获取所需资源。觅食行为的有效性主要由分枝角度、分枝强度和间隔子长度决定^[50]。根据分枝角度、分枝强度、间隔子长度的变化将克隆植物的觅食行为分为强度觅食和广度觅食。强度觅食,即在有利地区小范围内产生大量的分株或由较短间隔子连接的分株迅速占领生境。这不仅有利于种群定植和资源的高效利用,还可提高克隆植物抵抗其他植物种类入侵的能力;相反,在不利的环境中,克隆植物采取广度觅食,通过较长间隔子连接的分株迅速逃离不利生境^[51]。例如,随着水分的增加,沙棘(*Hippophae rhamnoides*)的子株数量先增加后减少,呈二次抛物线变化规律,即在最佳灌水强度时采取强度觅食策略,在较低或较高灌水强度时采取广度觅食策略^[52]。

克隆植物分枝角度、分枝强度、间隔子长度等对植物觅食产生不同的影响,且随环境特征不同也会产生较大区别^[3]。随着数学和计算机技术的发展,如何通过觅食模型对觅食行为进行描述,引起了研究者的极大兴趣。觅食模型的表征可以通过图2进行简化,其中图2A为零模型,代表非克隆植物通过种子进行有性繁殖,每一个分株为单独的个体,图2B代表均质环境中克隆植物的随机拓殖,子株个体通过根茎连接并在空间均匀分布,图2C代表克隆植物在异质生境中的选择性拓殖,子株通过根茎连接,但将更多的子株分布在优质生境中。

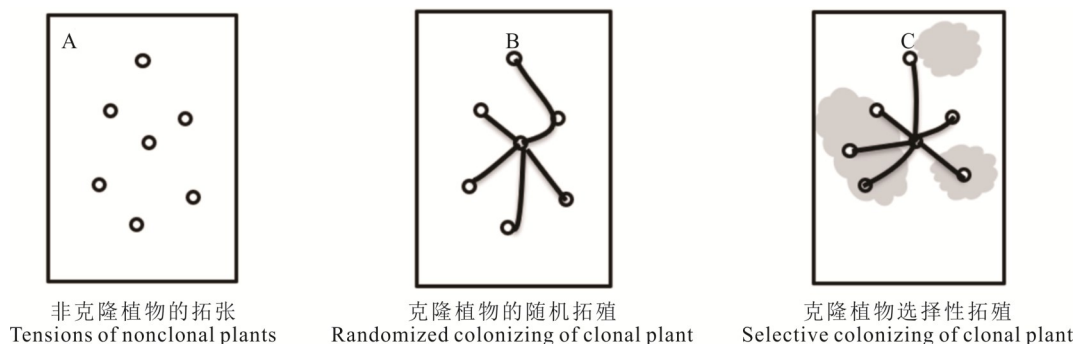


图2 空间动态觅食模型

Fig. 2 Spatially dynamic foraging model

Sutherland 等^[50]模拟了克隆植物的拓殖过程,其认为分枝强度的增加显著促进了分株在有利生境的聚集;而 Cain^[53]通过子代散布模型(diffusion model)强调分枝角度对克隆体系在有利和不利生境中扩张具显著影响;Cain 等^[54]通过模型模拟发现间隔子长度缩短 50%,有利生境中分株的比例显著增加,此外,除了优化分株的放置,间隔子长度的变化产生了一个额外收益:减小内部竞争。当考虑到环境特征的变异时,觅食模型变得更为复杂,Li 等^[55]将动物觅食行为与克隆植物觅食行为进行了类比,提出了克隆植物理想自由散布模型(ideal free model),认为克隆植物的最终空间格局取决于初始分株的位置、斑块质量以及生活史,Oborny 等^[56]使用元胞自动机模型(cellular automata model)得出斑块的大小和连通度共同决定克隆植物的觅食策略。匍匐茎克隆植物连接体灵活性较高,可以向周围的异质或斑块性生境进行选择性的拓殖,目前,多数研究以匍匐茎克隆植物作为试验材料。与匍匐茎克隆植物相比,根茎克隆植物的可操作性较低,关于根茎克隆植物方向觅食行为的研究还比较少。

4 展望

尽管根茎克隆植物与许多生态系统及诸多生态过程(物种入侵、生物多样性、草地保护和荒漠化防治)相关联,然而相对于其他类型的克隆植物,关于根茎克隆植物营养繁殖策略的研究还比较薄弱。根茎克隆植物复杂的地下系统、深广的地下埋藏范围限制了野外调查及控制试验,影响了人们的认识水平。总体来看,根茎克隆植物的下一步研究挑战表现在:1)选择适宜的可塑性性状,引进高精度、便携式监测手段,开展根茎克隆植物拓殖过程和机制的研究;2)探究环境因子、资源水平对克隆整合的影响差异及其对繁殖策略和竞争关系的影响,评估使其环境效益达到最大化的条件,为生物多样性保护和生态恢复提供科学依据;3)将植物特征和环境特征纳入觅食模型中,优化相关参数,建立完备的觅食体系,探究耦合关系及觅食特征。

参考文献 References:

- [1] Dong M, Yu F H. Terms and concepts of clonal plant ecology. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(4): 689—694.
董鸣, 于飞海. 克隆植物生态学术语和概念. *植物生态学报*, 2007, 31(4): 689—694.
- [2] Zou Y C, Lv X G, Jiang M, *et al.* Adaptive phenotypic plasticity of clonal plant rhizomes in wetlands. *Wetland Science*, 2007, 5(4): 305—310.
邹元春, 吕宪国, 姜明, 等. 湿地克隆植物根茎对变境适应的表型可塑性. *湿地科学*, 2007, 5(4): 305—310.
- [3] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: Foraging behavior. *Acta Botanica Sinica*, 1996, 38(10):

828—835.

- [4] Li B, Yong S P. Grassland of China. Beijing: Science Press, 1990.
李博, 雍世鹏. 中国的草原. 北京: 科学出版社出版, 1990.
- [5] Su W H, Zhang N, Hou S G, *et al.* Morphology and clonal growth and reproduction of the plant rhizomes in wetland. Journal of Anyang Institute of Technology, 2008, 7(6): 23—26.
苏文辉, 张楠, 侯绍刚, 等. 湿地植物根茎的形态特征及其克隆生长繁殖. 安阳工学院学报, 2008, 7(6): 23—26.
- [6] Liu B, Liu Z M, Wang L, *et al.* The colonization of active sand dunes by rhizomatous plants through vegetative propagation and its role in vegetation restoration. Ecological Engineering, 2012, 44: 344—347.
- [7] Chen Y F, Yu F H, Zhang C Y, *et al.* Role of clonal growth of the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in patch dynamics of Mu Us sandy land. Acta Ecologica Sinica, 2001, 21(11): 1745—1750.
陈玉福, 于飞海, 张称意, 等. 根茎禾草沙鞭的克隆生长与毛乌素沙地斑块动态中的作用. 生态学报, 2001, 21(11): 1745—1750.
- [8] Deng Z, An S, Zhao C, *et al.* Sediment burial stimulates the growth and propagule production of *Spartina alterniflora* Loisel. Estuarine Coastal & Shelf Science, 2008, 76(4): 818—826.
- [9] Lu P, Sang W G, Ma K P, *et al.* Differential responses of the activities of antioxidant enzymes to thermal stresses between two invasive *Eupatorium* species in China. Bulletin of Botany, 2008, 50(4): 393—401.
- [10] Gao F L, He Q S, Zhang Y D, *et al.* Effects of soil nutrient heterogeneity on the growth and invasion success of alien plants: A multi-species study. Frontiers in Ecology and Evolution, 2021, DOI: 10.3389/fevo.2020.619861.
- [11] Nelson L, Blumenthal D M, Williams D G, *et al.* Digging into the roots of belowground carbon cycling following seven years of prairie heating and CO₂ enrichment (PHACE), Wyoming USA. Soil Biology & Biochemistry, 2017, 115: 169—177.
- [12] Ji L. Effect of grazing and mowing on soil respiration and soil microbial communities in *Leymus chinensis* steppe of Inner Mongolia. Hohhot: Inner Mongolia University, 2021.
纪磊. 放牧和割草对内蒙古羊草草原土壤呼吸及土壤微生物群落结构的影响. 呼和浩特: 内蒙古大学, 2021.
- [13] Yi J, Li Q F, Gu A L, *et al.* Advances on biology characteristics the rhizomatous grasses. Journal of Arid Land Resources and Environment, 2001(S1): 1—16.
易津, 李青丰, 谷安琳, 等. 根茎类禾草生物学特性研究进展. 干旱区资源与环境, 2001(增刊): 1—16.
- [14] Tang J B, Xiao Y, An S Q, *et al.* Advance of studies on rhizomatous clonal plants ecology. Acta Ecologica Sinica, 2010, 30(11): 232—240.
汤俊兵, 肖燕, 安树青, 等. 根茎克隆植物生态学研究进展. 生态学报, 2010, 30(11): 232—240.
- [15] Shi J M, Ye X H, Chen F S, *et al.* Adaptation of bamboo to heterogeneous habitat: Phenotypic plasticity. Acta Ecologica Sinica, 2014, 34(20): 5687—5695.
施建敏, 叶学华, 陈伏生, 等. 竹类植物对异质生境的适应—表型可塑性. 生态学报, 2014, 34(20): 5687—5695.
- [16] Perez-Ramos I M, Matías L, Aparicio L G, *et al.* Functional traits and phenotypic plasticity modulate species coexistence across contrasting climatic conditions. Nature Communications, 2019, <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10453-0>.
- [17] Meng T T, Ni J, Wang G H. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning. Journal of Plant Ecology, 2007, 31(1): 150—165.
孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境及生态系统功能. 植物生态学报, 2007, 31(1): 150—165.
- [18] Liu Y F, Chen S L, Li Y C, *et al.* Environmental stress on physiological plasticity of bamboo: A review. Acta Ecologica Sinica, 2014, 31(3): 473—480.
刘玉芳, 陈双林, 李迎春, 等. 竹子生理可塑性的环境胁迫效应研究进展. 浙江农林大学学报, 2014, 31(3): 473—480.
- [19] Xuan Y C, Bao G Z, Wang X, *et al.* Effect of water stress on branch pattern of *Leymus chinensis* rhizome in Songnen plain of China. Science Technology and Engineering, 2014, 14(17): 174—177.
轩弋淳, 包国章, 王鑫, 等. 松嫩平原羊草根茎分枝格局对水分梯度的响应. 科学技术与工程, 2014, 14(17): 174—177.
- [20] Zhang Y H, Zhang F C, Li Y X, *et al.* Influence of exogenous N import on growth and leaf character of *Spartina alterniflora*. Ecology and Environmental Sciences, 2010, 19(10): 2297—2301.
张耀鸿, 张富存, 李映雪, 等. 外源氮输入对互花米草生长及叶特征的影响. 生态环境学报, 2010, 19(10): 2297—2301.
- [21] Deng C N, Zhang G X, Pan X L, *et al.* Eco-physiological responses of *Phragmites australis* to different salinity conditions in Momoge wetland. Journal of Henan Agricultural Sciences, 2012, 41(5): 67—70, 79.
邓春暖, 章光新, 潘响亮, 等. 莫莫格湿地不同盐分梯度对芦苇生理生态的影响. 河南农业科学, 2012, 41(5): 67—70, 79.

- [22] Wang R. Effects of saline-alkali stress on the individual and leaf and clonal growth traits of *Phragmites australis*. Changchun: Northeast Normal University, 2017.
王瑞. 盐碱胁迫对芦苇生长、叶性状和克隆繁殖性状的影响. 长春: 东北师范大学, 2017.
- [23] Tao J P, Song L X. Response of clonal plasticity of *Fargesia nitida* to different canopy conditions of subalpine coniferous forest. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(12): 4019—4026.
陶建平, 宋利霞. 亚高山暗针叶林不同林冠环境下华西箭竹的克隆可塑性. *生态学报*, 2006, 26(12): 4019—4026.
- [24] Xia G J, He T H, Zhao Y Q, *et al.* Influence of and different soil types on reed growth photosynthesis characteristics. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica*, 2014, 34(6): 1252—1258.
夏贵菊, 何彤慧, 赵永全, 等. 不同土壤类型对芦苇生长及光合特征的影响. *西北植物学报*, 2014, 34(6): 1252—1258.
- [25] Ma Q, Qian J Q, Tian L, *et al.* Responses of belowground bud bank to disturbance and stress in the sand dune ecosystem—ScienceDirect. *Ecological Indicators*, 2019, <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105521>.
- [26] Goldberg D E, Batzer E, Elgersma K, *et al.* Allocation to clonal growth: Critical questions and protocols to answer them. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2020, <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2020.125511>.
- [27] Bai L. Study on remote sensing inversion of LAI and chlorophyll content in maize based on hyperspectral data. Shihezi: Shihezi University, 2020.
白丽. 基于高光谱数据的玉米LAI和叶绿素含量遥感反演方法的研究. 石河子: 石河子大学, 2020.
- [28] Ren G B, Zhou L, Liang J, *et al.* Monitoring the invasion of *Spartina alterniflora* using hyperspectral remote sensing image of gf-5. *Advances in Marine Science*, 2021, 39(2): 312—326.
任广波, 周莉, 梁建, 等. “高分五号”高光谱互花米草遥感识别与制图研究. *海洋科学进展*, 2021, 39(2): 312—326.
- [29] Xiao L D, Li C, Cai Y, *et al.* Interactions between soil properties and the rhizome-root distribution in a 12-year *Moso bamboo* reforested region: Combining ground-penetrating radar and soil coring in the field. *Science of the Total Environment*, 2021, DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.149467.
- [30] Hutchings M J. Morphological plasticity in clonal plants: The foraging concept reconsidered. *Journal of Ecology*, 1995, 83(1): 143—152.
- [31] Yu F H. Adaptive strategies of clonal plants growing in heterogeneous environments. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2002.
于飞海. 克隆植物对异质性环境的生态适应对策. 北京: 中国科学院大学, 2002.
- [32] Stuefer J F, Dekroon H, During H. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labor in a clonal plant. *Functional Ecology*, 1996, 10(3): 328—334.
- [33] Roiloa S R, Alpert P, Tharayil N, *et al.* Greater capacity for division of labour in clones of *Fragaria chiloensis* from patchier habitats. *Journal of Ecology*, 2007, 95: 397—405.
- [34] Dong M. Clonal plant ecology. Beijing: Science Press, 2011.
董鸣. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社, 2011.
- [35] Amsberry L, Baker M A, Bertness M D, *et al.* Clonal integration and the expansion of *Phragmites australis*. *Ecological Applications*, 2000, 10(4): 1110—1118.
- [36] Zhang Y, Chen J S. Effects of clonal integration on the nitrogen availability of rhizosphere soil in *Phyllostachys nigra* suffering from heterogeneous light. *Guizhou*, 2017, 37(6): 757—762.
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.
- [37] Evans J P, Whitney S. Clonal integration across a salt gradient by a nonhalophyte, *Hydrocotyle bonariensis* (apiaceae). *American Journal of Botany*, 1992, 79(12): 1344—1347.
- [38] Hartnett D, Bazzaz F. Physiological integration among intraclonal ramets in *Solidago canadensis*. *Ecology*, 1983, 64(4): 779—788.
- [39] Dekroon H, Fransen B, Vanrheenen J W A, *et al.* High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling. *Oecologia*, 1996, 106(1): 73—84.
- [40] Estrada J A, Wilson C H, Flory S L. Clonal integration enhances performance of an invasive grass. *Oikos*, 2020, 129(11): 1623—1631.
- [41] Zhang L L, Dong M, Li R Q, *et al.* Soil-nutrient patch contrast modifies intensity and direction of clonal integration in *Glechoma longituba*. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(4): 619—624.
张丽丽, 董鸣, 李仁强, 等. 土壤养分斑块对比度改变活血丹克隆整合强度和方向. *植物生态学报*, 2007, 31(4):

619—624.

- [42] Liu F H, Ye X H, Yu F H, *et al.* Clonal integration modifies responses of *Hedysarum laeve* to local sand burial in Mu Us sandland. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 21(12): 278—285.
刘凤红, 叶学华, 于飞海, 等. 毛乌素沙地游击型克隆半灌木羊柴对局部沙埋的反应. *植物生态学报*, 2006, 21(12): 278—285.
- [43] Liu B. Adaptation of plant vegetative reproduction to aeolian activities. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2009.
刘博. 植物适应风沙活动的营养繁殖对策. 北京: 中国科学院大学, 2009.
- [44] Yu F H, Wang N, He W M, *et al.* Adaptation of rhizome connections in drylands: Increasing tolerance of clones to wind erosion. *Annals of Botany*, 2008, 102(4): 571—577.
- [45] 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.
- [46] Du J, Yu F H, Peter A, *et al.* Arbuscular mycorrhizal fungi reduce effects of physiological integration in *Trifolium repens*. *Annals of Botany*, 2009, 104: 335—343.
- [47] Dong S, Liu Z M, Alamusu, *et al.* The role and potential application of arbuscular mycorrhizal fungi in preventing desertification. *Journal of Desert Research*, 2021, 41(4): 70—78.
董硕, 刘志民, 阿拉木萨, 等. 丛枝菌根真菌在荒漠化防治中的作用及应用潜力. *中国沙漠*, 2021, 41(4): 70—78.
- [48] Soti P G, Jayachandran K, Purcell M, *et al.* Mycorrhizal symbiosis and *Lygodium microphyllum* invasion in south florida—A biogeographic comparison. *Symbiosis*, 2014, 62(2): 81—90.
- [49] Qin H, Niu L, Wu Q, *et al.* Bamboo forest expansion increases soil organic carbon through its effect on soil arbuscular mycorrhizal fungal community and abundance. *Plant and Soil*, 2017, 420: 407—421.
- [50] Sutherland W J, Stillman R A. The foraging tactics of plants. *Oikos*, 1988, 52: 239—244.
- [51] Slade A J, Hutchings M J. The effects of nutrient availability on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology*, 1987, 75(1): 95—112.
- [52] Li T J, Li G Q, Xu D B, *et al.* The clonal growth of *Hippophae rhamnoides* in response to irrigation intensity. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(24): 6950—6960.
李甜江, 李根前, 徐德兵, 等. 中国沙棘克隆生长对灌水强度的响应. *生态学报*, 2010, 30(24): 6950—6960.
- [53] Cain M L. Consequences of foraging in clonal plant species. *Ecology*, 1994, 75(4): 933—944.
- [54] Cain M L, Dudle D A, Evans J P. Spatial models of foraging in clonal plant species. *American Journal of Botany*, 1996, 83(1): 76—85.
- [55] Li L, Wang G. The ideal free distribution of clonal plant's ramets among patches in a heterogeneous environment. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2006, 68(8): 1837—1850.
- [56] Oborny B, Hubai A G. Patch size and distance: Modelling habitat structure from the perspective of clonal growth. *Annals of Botany*, 2014, 114(2): 389—398.