

宋誉, 郭文锋, 李晓琼. 克隆整合对入侵杂草空心莲子草和本土莲子草生长及光合性能的影响 [J]. 华南农业大学学报, 2023, 44(4): 531-538.
SONG Yu, GUO Wenfeng, LI Xiaoqiong. Effects of clonal integration on growth and photosynthesis of invasive weed *Alternanthera philoxeroides* and native *A. sessilis* [J]. Journal of South China Agricultural University, 2023, 44(4): 531-538.

克隆整合对入侵杂草空心莲子草和本土莲子草生长及光合性能的影响

宋 誉¹, 郭文锋², 李晓琼¹

(1 广西大学 林学院/广西森林生态与保育重点实验室, 广西 南宁 530004; 2 广西农业科学院/广西作物遗传改良生物技术重点开放实验室, 广西 南宁 530007)

摘要:【目的】在我国, 外来入侵植物空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* 常与本地莲子草 *A. sessilis* 同域分布且占据生态优势。本文探讨克隆整合与空心莲子草强竞争能力间的关系。【方法】通过同质园试验, 对空心莲子草和莲子草先端与基端匍匐茎的连接处进行保持连接 (克隆整合) 与剪断处理 (无克隆整合), 分别测量不同克隆整合处理下 2 种植物先端分株、基端分株及整个克隆片段地上部分及根系的生长、光合性能及生物量分配情况, 比较 2 种植物克隆整合能力的大小。【结果】克隆整合处理下, 空心莲子草先端分株的茎长、基端分株的叶片数及整个克隆片段的叶片数及茎长显著增加, 细根数、总根数及一些光合指标 (如光补偿点、气孔导度等) 也显著提高; 莲子草先端分株、基端分株及整个克隆片段的地上 (下) 生物量、总生物量、粗 (细) 根数及总根数也显著增加。克隆整合处理下空心莲子草先端分株、基端分株或整个克隆片段的地上 (下) 生物量、总生物量及一些光合指标 (如净光合速率、蒸腾速率、气孔导度) 显著高于莲子草。【结论】空心莲子草和莲子草均能在一定程度上从克隆整合中受益, 但空心莲子草的克隆整合能力要显著强于本地莲子草, 能通过克隆整合作用挤占莲子草的空间生态位, 从而形成自然生境中的竞争优势。

关键词: 克隆整合; 入侵植物; 生长; 光合; 生物量

中图分类号: Q948

文献标志码: A

文章编号: 1001-411X(2023)04-0531-08

Effects of clonal integration on growth and photosynthesis of invasive weed *Alternanthera philoxeroides* and native *A. sessilis*

SONG Yu¹, GUO Wenfeng², LI Xiaoqiong¹

(1 College of Forestry, Guangxi University/Guangxi Key Laboratory of Forestry Ecology and Conservation, Nanning 530004, China; 2 Guangxi Academy of Agricultural Sciences/Guangxi Crop Genetic Improvement and Biotechnology Laboratory, Nanning 530007, China)

Abstract: 【Objective】The alien invasive plant *Alternanthera philoxeroides* is often sympatric with native congener *A. sessilis*, but occupies an ecological advantage over *A. sessilis* in China. This study aimed to explore

收稿日期: 2022-07-20 网络首发时间: 2023-05-10 15:44:47

首发网址: <https://kns.cnki.net/kcms/detail/44.1110.S.20230510.1129.006.html>

作者简介: 宋 誉, 硕士研究生, 主要从事植物与昆虫的互作及协同进化研究, E-mail: sherrysongy@163.com; 通信作者: 李晓琼, 副教授, 博士, 主要从事植物与昆虫的互作及外来入侵植物的入侵机理研究, E-mail: lixiaoqiong100@163.com

基金项目: 国家自然科学基金 (31800423); 广西自然科学基金 (2018GXNSFBA281172)

the relationship between clonal integration and the strong competitiveness of *A. philoxeroides*. 【Method】 In a common garden experiment, the stolon connection between the apical and the basal ramets of *A. philoxeroides* and *A. sessilis* were left intact (clonal integration) or disconnected (without clonal integration), and the growth, photosynthesis, and biomass distribution of the apical ramets, the basal ramets, and the whole fragments of the two plants under different clonal integration treatments were examined to compare the clonal integration abilities of the two plants. 【Result】 The stem length of the apical ramets, the number of leaves of the basal ramets as well as the leaf number and the stem length of the whole fragment of *A. philoxeroides* all significantly increased under clonal integration treatment. Moreover, the number of fine roots, total roots, and some photosynthetic indicators (such as light compensation point, stomatal conductivity, etc.) of *A. philoxeroides* all significantly increased under clonal integration treatment. Similarly, the aboveground/belowground biomass, the total biomass, the number of coarse/fine roots, and total number of roots of the apical ramets, the basal ramets, and the whole fragment of *A. sessilis* also significantly increased under clonal integration treatment. However, the aboveground/belowground biomass, the total biomass, and some photosynthetic indicators (such as net photosynthetic rate, transpiration rate, and stomatal conductance) of the apical ramets, the basal ramets, and the whole fragment of *A. philoxeroides* were significantly higher than those of *A. sessilis* under clonal integration treatment. 【Conclusion】 Both *A. philoxeroides* and *A. sessilis* can partly benefit from clonal integration, and *A. philoxeroides* has a stronger clonal integration ability than *A. sessilis*. *A. philoxeroides* might occupy the spatial niche through clonal integration, thus forming competitive advantage in natural habitats.

Key words: Clonal integration; Invasive plant; Growth; Photosynthesis; Biomass

生物入侵是生物多样性的巨大威胁^[1]。外来入侵植物中有相当多的物种是克隆植物^[2]，这些臭名昭著的外来种具有强大的克隆繁殖能力^[3]。例如，2 种入侵水生克隆植物——凤眼莲 *Eichhornia crassipes* 和空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides*，可以形成密集的种群，驱逐水生生态系统中几乎所有其他物种^[4]。克隆植物最显著的特征是其克隆整合的潜力，即相互连接的分株可以通过匍匐茎、根茎或根的物理连接来转移和共享水、碳水化合物和矿质营养等资源^[5-7]。有研究表明，在低对比度异质性光强下，克隆植物能通过克隆整合显著受益^[8]，克隆整合还可以促进克隆植物的生长表现和竞争能力^[9]。目前学者们对克隆整合的研究大多集中在异质环境(如水、光照、养分不均等)下克隆整合对克隆植物生长的影响^[10-12]，但是关于克隆整合在同质环境下对克隆植物生长、光合性能的影响尚不统一^[13-14]。

空心莲子草是一种原产于南美洲的克隆入侵植物^[14]，在世界范围内造成严重的经济和环境问题^[15]，被列为世界上最严重的入侵杂草之一^[16]。空心莲子草可以忍受各种各样的环境条件，可在水生、半水生和湿生环境中生长^[1]。在中国，空心莲子草表现出极低的遗传多样性，不能产生有活性的种子^[17]，而是通过茎和根的克隆生长产生后代分株^[18]。当空心莲子草处于资源供应较高的同质环境中时，

克隆整合能提高空心莲子草的生长性能^[19]；而有研究表明克隆整合并不能促进同质环境中空心莲子草整个克隆片段的生长，但可改变相连分株间的资源分配^[14]。在我国，空心莲子草常常与本地同属种莲子草 *A. sessilis* 同域分布，但空心莲子草的竞争能力要显著高于莲子草^[20]。然而，克隆整合在空心莲子草挤占莲子草生存空间中的作用机制尚不明确。空心莲子草能比莲子草更好地整合小尺度土壤异质性，从而在异质性大的地区(如氮沉降、施肥和干扰)入侵成功^[21]。在竞争环境下，空心莲子草具有明显的劳动分工现象，并且克隆整合能够显著增强空心莲子草基端分株的生长及竞争能力，从而有利于其入侵^[9]。本文通过比较克隆整合下空心莲子草和莲子草生长性能、根系分配、生物量分配及光合性能的差异，探究克隆整合与空心莲子草强竞争力间的关系。

1 材料与方法

1.1 试验材料

试验于广西大学林学院的苗圃内进行。参照陈燕丽等^[22]的方法扦插育苗。选取数株长势良好的空心莲子草和莲子草，剪成若干长约 4 cm、带有 1 个茎节的茎段。将茎段插入装有混合灭菌土壤 [*V*(壤土):*V*(草炭土)=1:1] 的苗盘中。30 d 后，选取

长约 25 cm、含有 4 个茎节和 1 个茎尖的空心莲子草和莲子草匍匐茎,将带有茎尖的 2 个茎节(先端分株)种植在 1 个花盆(直径 25 cm、高 16 cm)中,将带有 2 个较老茎节的基端(基端分株)种植在相邻花盆中。用 0.15 mm 孔径的防虫网单独罩住所有花盆,以隔绝其他昆虫。

1.2 克隆整合处理

试验包括 2 种植物(空心莲子草、莲子草),2 种克隆整合处理(连接、剪断)(图 1);共 4 个处理,每个处理重复 5 次。克隆整合处理是将先端分株和基端分株保持连接,无克隆整合处理组则将先端分株和基端分株剪断,然后让植物生长 60 d。试验期间,苗圃白天温度 28~33 ℃,夜间温度 24~28 ℃,相对湿度 50%~75%。

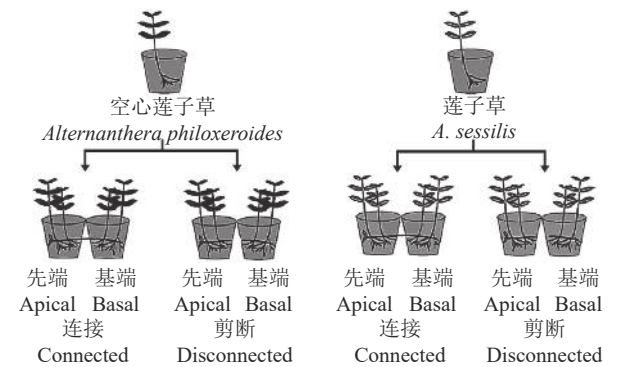


图 1 试验设计
Fig. 1 Experiment design

1.3 光合指标的测定

使用美国 Li-6400 便携式光合测定仪,选取被测植株顶端完全展开且正常生长的第 3~5 片叶进行光合指标测定,测定时间为晴朗天气的 08:30—11:30,设定叶面温度为 (26±3) ℃,测定指标包括净光合速率 (P_n)、蒸腾速率 (T_r)、气孔导度 (G_s)、胞间 CO_2 浓度 (C_i),并计算水分利用效率 (WUE):

$$WUE = \frac{P_n}{T_r} \tag{1}$$

测定时,使用 CO_2 气瓶控制 CO_2 体积分数为 0.04%,同时设定光合有效辐射 (PAR) 为 1 500 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。每个植株测 3 个叶片,取平均值。

同样条件测定植物的光响应曲线,测定时,使用 CO_2 气瓶控制 CO_2 体积分数为 0.04%,同时设定光合有效辐射 PAR 为 0、50、100、200、400、600、800、1 000、1 200、1 500 $\mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 。每个植株测 3 个叶片,取平均值。

光响应曲线的拟合采用非直角双曲线模型^[23],公式为:

$$P_n = \frac{\alpha PAR + P_{max} - \sqrt{(\alpha PAR + P_{max})^2 - 4\theta \alpha PAR P_{max}}}{2\theta} - R_d \tag{2}$$

式中, α 指初始量子效率; P_{max} 指最大净光合速率; θ 指光响应曲线的凸度,取值范围是 $0 \leq \theta \leq 1$; R_d 指暗呼吸速率。

在 $PAR < 200 \mu mol \cdot m^{-2} \cdot s^{-1}$ 时,对光响应曲线 $PAR-P_n$ 进行直线回归,计算各处理下空心莲子草和莲子草的光补偿点 (LCP) 和光饱和点 (LSP)。

1.4 植物的收获与测定

收获前,分别统计植物先端和基端的叶片数和分株数,用卷尺和游标卡尺分别测定先端和基端的茎长和地径;然后分别收获先端和基端的地上和地下部分,收集地下部分时记录粗根数(直径 ≥ 2 mm)和细根数(直径 < 2 mm),并计算整个克隆片段(先端+基端)的指标。将收获的植株置于 60 ℃ 的烘箱中烘干至恒质量;称量先端和基端分株的地上生物量和地下生物量,计算总生物量(地上生物量与地下生物量之和)和根冠比(地下生物量/地上生物量)。

1.5 数据统计与分析

采用双因素方差分析 (Two-Way ANOVA) 分别研究克隆整合处理、植物种类及两者交互作用对空心莲子草和莲子草先端分株、基端分株和整个克隆片段(先端+基端)的生长特性(叶片数、茎长、地径、分株数)、根系分配(粗根数、细根数、总根数)、生物量分配(地上生物量、地下生物量、总生物量、根冠比)、光合指标(净光合速率、气孔导度、胞间 CO_2 浓度、蒸腾速率、水分利用效率)和光响应指标(最大净光合效率、暗呼吸速率、光饱和点、表观量子效率、光补偿点)的影响。植物种类和克隆整合处理作为固定因素,用 Duncan's 法进行多重比较。所有数据采用 SPSS 22.0 进行统计分析,并用 Sigmaplot 14.0 软件绘图。

2 结果与分析

2.1 克隆整合处理下 2 种植物先端分株和基端分株地上部分生长及光合差异

植物种类和克隆整合处理对 2 种植物先端分株、基端分株的叶片数及先端分株的分株数产生显著的交互影响(表 1)。无克隆整合时,莲子草先端分株的叶片数以及基端分株的地径显著大于空心莲子草,然而克隆整合处理下,2 种植物先端分株的叶片数及基端分株的地径差异不显著;克隆整合显著增加了莲子草先端分株的分株数,从而使莲子草先端分株的分株数显著大于空心莲子草;克隆整合显著促进了空心莲子草先端分株的

表 1 植物种类和克隆整合处理对空心莲子草和莲子草先端分株、基端分株及整个克隆片段生长及光合特性影响的双因素方差分析结果¹⁾

Table 1 Two-way ANOVA results of effects of plant species and clonal integration on growth and photosynthesis of apical ramets, basal ramets, and whole clone fragments of *Alternanthera philoxeroides* and *A. sessilis*

因素 Variance	来源 Source	先端 Apical ramet			基端 Basal ramet			整株 Whole plant		
		P	C	P×C	P	C	P×C	P	C	P×C
生长指标 Growth index	LN	0.50	0.02	6.86*	0.10	1.54	4.99*	0.38	0.36	8.07*
	SL	0.10	5.41*	1.35	0.00	4.59*	0.10	0.02	8.06*	0.67
	GD	4.65*	0.97	0.23	4.81*	0.27	2.98	0.43	1.14	0.23
	RN	1.96	1.96	4.84*	2.88	0.08	0.72	0.33	1.07	3.80
	CRN	19.37**	5.87*	7.40*	32.14**	7.35*	5.84*	50.11**	13.02**	13.02**
	FRN	17.64**	18.81**	0.16	19.35**	10.47**	0.49	27.50**	21.19**	0.45
	TRN	18.57**	17.99**	0.01	22.05**	10.98**	0.18	31.07**	21.80**	0.11
	AB	7.92*	14.36**	5.35*	36.66**	3.34	2.17	24.81**	15.64**	6.60*
	BB	1.30	6.42*	0.63	17.84**	11.49**	2.50	5.41*	14.23**	0.45
	TB	3.20	13.53**	2.30	41.45**	10.64**	3.65	17.86**	17.13**	3.86
光合指标 Photosynthetic index	RSR	11.02**	1.46	2.78	0.81	3.69	0.47	7.98*	1.35	3.22
	P_n	22.24**	9.68*	0.00	5.69*	2.70	0.59	19.51**	0.00	0.46
	G_s	29.09**	14.45**	0.65	1.39	5.61*	0.12	10.89*	13.62**	0.00
	C_i	9.78*	9.35*	7.91*	8.19*	0.79	13.80**	14.00**	5.53*	17.17**
	T_r	9.86*	14.42**	0.07	1.74	3.83	0.03	4.59	8.08*	0.00
	AQY	0.15	0.34	6.32*	0.00	5.35*	2.90	0.03	2.77	5.43*
	LCP	0.07	9.44*	0.59	1.02	2.29	7.68*	0.28	9.89*	5.99*

1) LN: 叶片数, SL: 茎长, GD: 地径, RN: 分株数, CRN: 粗根数, FRN: 细根数, TRN: 总根数, AB: 地上生物量, BB: 地下生物量, TB: 总生物量, RSR: 根冠比, P_n : 净光合速率, G_s : 气孔导度, C_i : 胞间CO₂浓度, T_r : 蒸腾速率, AQY: 表观量子效率, LCP: 光补偿点; P: 植物种类, C: 克隆整合; “*”和“**”分别表示植物种类和克隆整合处理在 $P < 0.05$ 和 $P < 0.01$ 水平影响显著 (Duncan’s法)

1) LN: Leaf number, SL: Stolon length, GD: Ground diameter, RN: Ramet number, CRN: Coarse root number, FRN: Fine root number, TRN: Total root number, AB: Aboveground biomass, BB: Belowground biomass, TB: Total biomass, RSR: Root to shoot ratio, P_n : Net photosynthetic rate, G_s : Stomatal conductance, C_i : Intercellular CO₂ concentration, T_r : Transpiration rate, AQY: Apparent quantum yield, LCP: Light compensation point; P: Plant species, C: Clonal integration; “*” and “**” indicate plant species and clonal integration have significant influences at $P < 0.05$ and $P < 0.01$ levels, respectively (Duncan’s method)

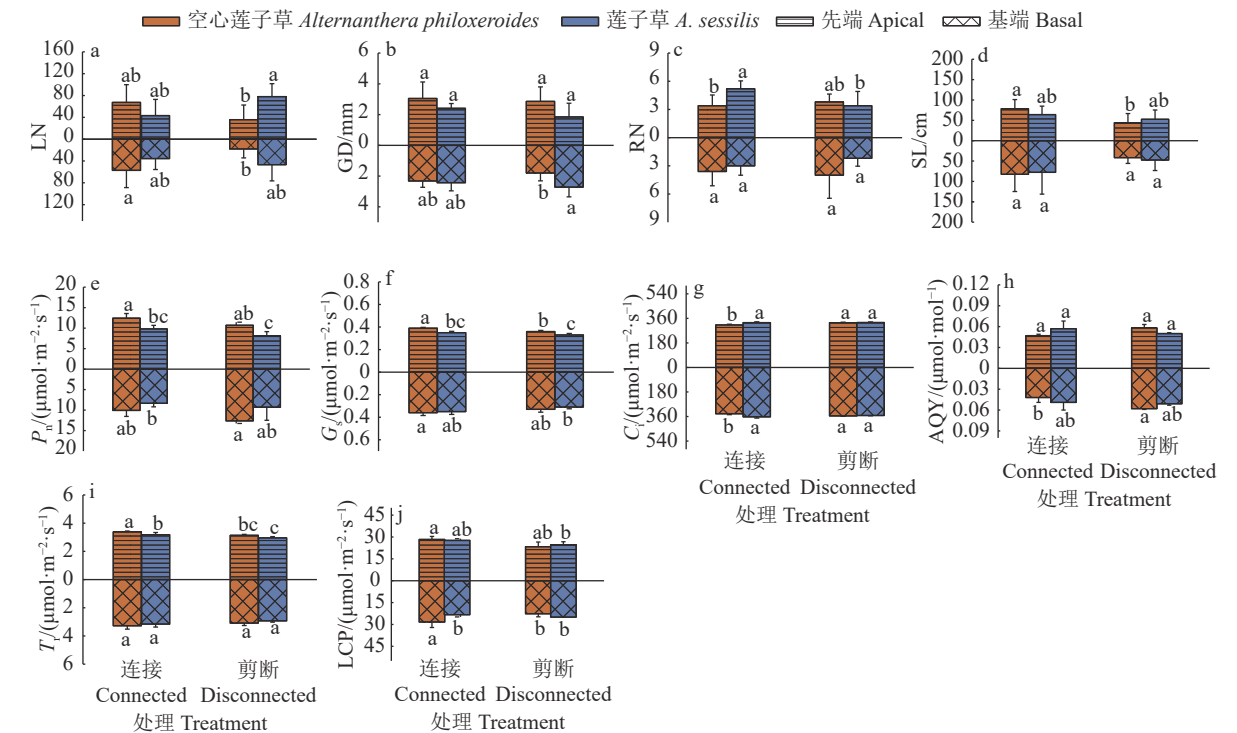
茎长 (图 2a~图 2d)。植物种类及克隆整合处理并未对地径和茎长产生显著的交互影响 (表 1)。

植物种类和克隆整合处理对 2 种植物先端分株、基端分株的胞间 CO₂ 浓度, 先端分株的表观量子效率及基端分株的光补偿点产生显著的交互影响 (表 1)。克隆整合显著增加了空心莲子草先端分株的气孔导度, 且无论有无克隆整合, 空心莲子草先端分株的净光合速率和气孔导度均显著大于莲子草 (图 2e、2f)。无克隆整合时, 2 种植物先端分株、基端分株的胞间 CO₂ 浓度及基端分株的表观量子效率无显著差异, 而克隆整合显著降低了空心莲子草先端分株、基端分株的胞间 CO₂ 浓度及基端分株的表观量子效率, 使其显著低于莲子草 (图 2g、2h)。

无克隆整合下, 2 种植物先端分株的蒸腾速率无显著差异, 克隆整合虽显著增加了 2 种植物先端分株的蒸腾速率, 但空心莲子草的蒸腾速率显著大于莲子草 (图 2i)。克隆整合显著提高了空心莲子草基端分株的光补偿点, 使其显著大于莲子草 (图 2j)。

2.2 克隆整合处理下 2 种植物先端分株和基端分株根系及生物量分配情况

植物种类和克隆整合处理对 2 种植物先端分株、基端分株的粗根数产生显著的交互影响, 但对细根数和总根数仅产生单独影响 (表 1)。克隆整合显著增加了 2 种植物先端分株、基端分株的细根数, 总根数及莲子草先端分株、基端分株的粗根数, 且无论有无克隆整合, 莲子草先端分株、基端分株的粗根



LN: 叶片数, GD: 地径, RN: 分株数, SL: 茎长, P_n : 净光合速率, G_s : 气孔导度, C_i : 胞间 CO_2 浓度, AQY: 表观量子效率, T_r : 蒸腾速率, LCP: 光补偿点; 各小图中, 相同部位柱子上/下方的不同小写字母表示不同克隆整合处理和不同植物间差异显著 ($P < 0.05$, Duncan's 法)

LN: Leaf number, GD: Ground diameter, RN: Ramet number, SL: Stolon length, P_n : Net photosynthetic rate, G_s : Stomatal conductance, C_i : Intercellular CO_2 concentration, AQY: Apparent quantum yield, T_r : Transpiration rate, LCP: Light compensation point; In each figure, different lowercase letters above/below the bars of the same part indicate significant differences among different clonal integration treatments and different plants ($P < 0.05$, Duncan's test)

图 2 克隆整合处理对 2 种植物先端分株和基端分株地上部分生长及光合性能的影响

Fig. 2 Effects of clonal integration on the aboveground growth and photosynthesis of apical and basal ramets of two plants

数、细根数和总根数均显著多于空心莲子草 (图 3a)。

植物种类和克隆整合处理对 2 种植物先端分株的地上生物量产生显著的交互影响, 但仅对地下生物量、总生物量或根冠比产生单独影响 (表 1)。无克隆整合时, 2 种植物先端分株的地上生物量、总生物量及基端分株的地下生物量无显著差异。

与无克隆整合处理相比, 克隆整合显著增加了空心莲子草先端分株的地上生物量、总生物量和基端分株的总生物量, 从而使其显著大于莲子草; 克隆整合显著增加了空心莲子草基端分株的地上生物量和总生物量, 且无论有无克隆整合, 空心莲子草基端分株的地上生物量和总生物量均显著大于莲子草; 克隆整合虽显著增加了莲子草先端分株的地下生物量, 但与空心莲子草相比仍无显著差异 (图 3b)。

2.3 克隆整合处理下 2 种植物整个克隆片段根系及生物量分配情况

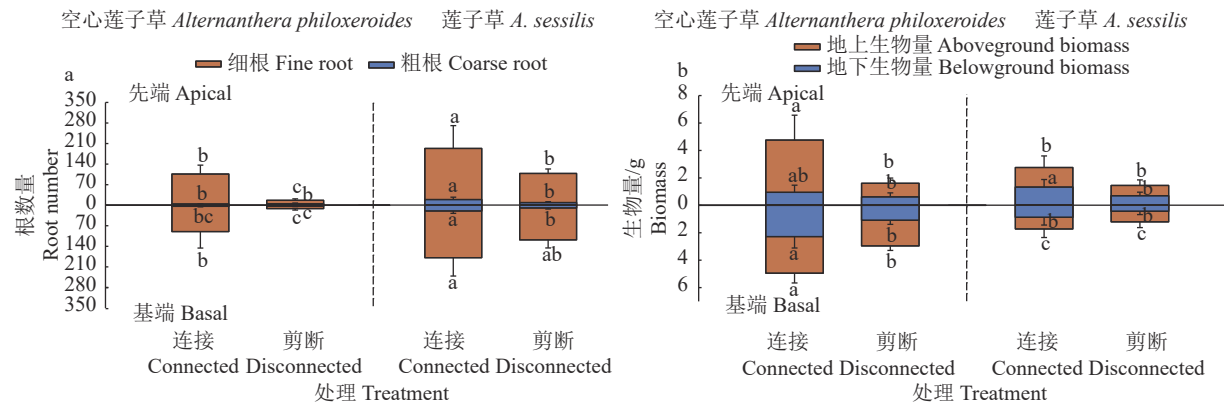
植物种类和克隆整合处理对 2 种植物整个克隆片段的粗根数产生显著的交互影响 (表 1)。克隆整合显著增加了 2 种植物整个克隆片段的细根数、总根数及莲子草的粗根数, 但无论有无克隆整合, 莲子草整个克隆片段的粗根数、细根数和总根数均

显著大于空心莲子草 (图 4a)。植物种类和克隆整合处理对 2 种植物整个克隆片段的地上生物量产生显著的交互影响 (表 1)。克隆整合显著增加了空心莲子草整个克隆片段的地上生物量和总生物量, 从而使空心莲子草整个克隆片段的地上生物量和总生物量显著大于莲子草; 克隆整合显著增加了空心莲子草的地下生物量 (图 4b)。

2.4 克隆整合处理下 2 种植物整个克隆片段地上部分生长及光合差异

植物种类和克隆整合处理对 2 种植物整个克隆片段的叶片数产生显著的交互影响 (表 1)。无克隆整合时, 莲子草整个克隆片段的叶片数显著多于空心莲子草, 然而克隆整合处理下, 2 种植物整个克隆片段的叶片数无显著差异 (图 5a)。克隆整合显著增加了空心莲子草的茎长 (图 5b)。

植物种类和克隆整合处理对 2 种植物整个克隆片段的胞间 CO_2 浓度、表观量子效率和光补偿点产生显著的交互影响 (表 1)。克隆整合显著增加了 2 种植物整个克隆片段的气孔导度和空心莲子草整个克隆片段的光补偿点 (图 5c、5d), 且无论有无克隆整合, 空心莲子草整个克隆片段的气孔导度均显

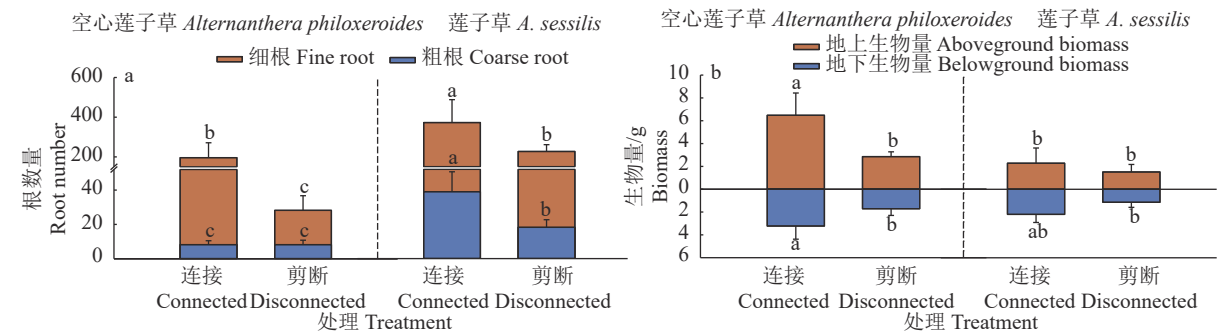


各小图中，相同部位相同性状柱子上/下方的不同小写字母表示不同克隆整合处理和不同植物间差异显著 ($P < 0.05$, Duncan's 法)

In each figure, different lowercase letters above/below bars of the same part and the same trait indicate significant differences among different clonal integration treatments and different plants ($P < 0.05$, Duncan's test)

图 3 克隆整合处理对 2 种植物先端分株和基端分株根系分配及生物量分配的影响

Fig. 3 Effects of clonal integration on root system allocation and biomass allocation of apical and basal ramets of two plants

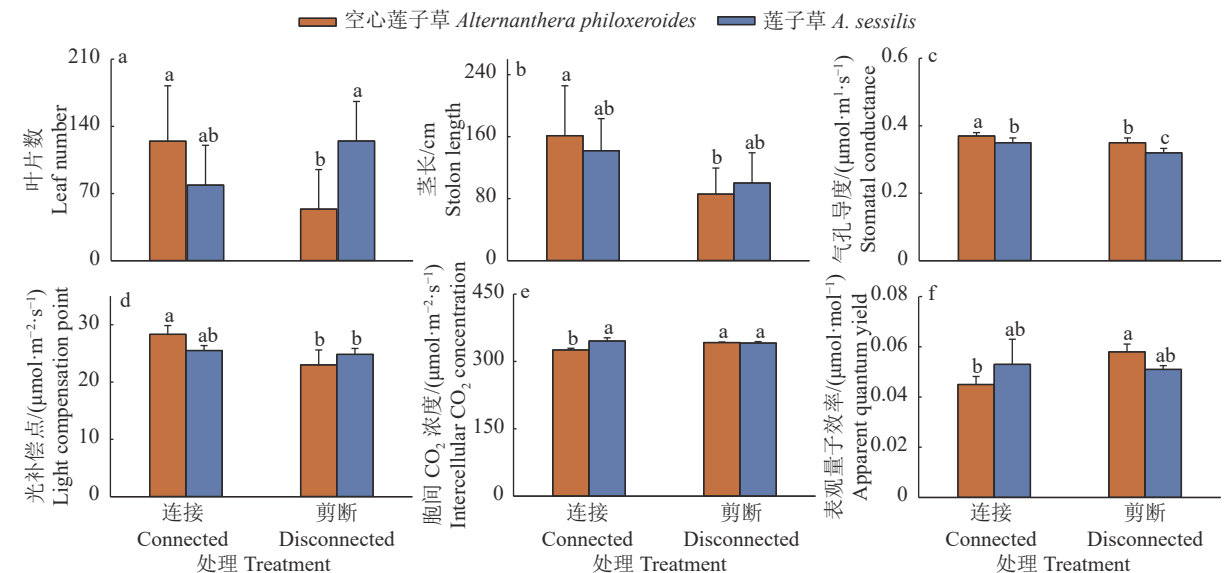


各小图中，相同性状柱子上/下方的不同小写字母表示不同克隆整合处理和不同植物间差异显著 ($P < 0.05$, Duncan's 法)

In each figure, different lowercase letters above/below bars of the same trait indicate significant differences among different clonal integration treatments and different plants ($P < 0.05$, Duncan's test)

图 4 克隆整合处理对 2 种植物整个克隆片段根系分配及生物量分配的影响

Fig. 4 Effects of clonal integration on root system and biomass allocation of the whole clonal fragments in two plants



各小图中，柱子上方的不同小写字母表示不同克隆整合处理和不同植物间差异显著 ($P < 0.05$, Duncan's 法)

In each figure, different lowercase letters above the bars indicate significant differences among different clonal integration treatments and different plants ($P < 0.05$, Duncan's test)

图 5 克隆整合处理对 2 种植物整个克隆片段地上部分生长及光合的影响

Fig. 5 Effects of clonal integration on growth and photosynthesis of aboveground part of clone fragments in two plants

著大于莲子草 (图 5c)。克隆整合显著降低了空心莲子草整个克隆片段的胞间 CO₂ 浓度和表观量子效率,从而使空心莲子草整个克隆片段的胞间 CO₂ 浓度和表观量子效率小于莲子草 (图 5e、5f)。克隆整合处理对 2 种植物整个克隆片段的净光合速率无显著影响 (表 1),但无论有无克隆整合,莲子草整个克隆片段的净光合速率要显著低于空心莲子草,分别低 19.3% 和 25.3%。

3 讨论与结论

许多研究都表明克隆整合对克隆植物的生长有促进作用^[9-10]。本研究中,克隆整合显著增加了空心莲子草先端分株的茎长、细根数、总根数、地上生物量、总生物量以及莲子草先端分株的粗根数、细根数、总根数、地下生物量,说明空心莲子草和莲子草都可以在一定程度上从克隆整合中受益。在高土壤养分条件下,克隆整合增加了薇甘菊 *Mikania micrantha* Kunth 先端分株和基端分株的生物量^[10],而其他研究发现克隆整合只能促进克隆植物先端分株的生长^[24-25]。这可能是因为克隆植物通过克隆整合将碳水化合物从基端分株运输至先端分株,相对于没有克隆整合的植株获得更大的生长优势,从而促进整个分株的生长^[9,24-25]。

本研究发现克隆整合显著增加空心莲子草先端分株的地上生物量及其基端分株的地下生物量。在具有充足资源的同质环境中,莫邪菊 *Carpobrotus edulis* 的先端分株和基端分株之间存在类似的分工:在克隆整合处理下,先端分株将更多的生物量分配给地上部分,而基端分株将更多的质量分配给根系^[26]。胡安安^[27] 的研究也表明在低光照、高养分处理下,空心莲子草的基端分株将更多的生物量分配到地下部分。这表明克隆整合在同质环境下也能使克隆植物受益^[26]。但本文中的莲子草并未发现类似的现象,说明不同的克隆植物所用的克隆整合策略是不同的。

气孔控制着叶片与大气间的 H₂O、CO₂ 交换,植物可根据环境因素调整孔径^[28]。气孔导度是气孔张开程度的量度,在植物光合作用、呼吸作用、蒸腾作用中扮演重要角色^[29-30]。多数情况下,蒸腾速率以及气孔导度都与净光合速率呈极显著正相关^[31]。本文中,克隆整合显著增加了空心莲子草先端分株的气孔导度、蒸腾速率以及莲子草的蒸腾速率,说明克隆整合在一定程度上增加了空心莲子草和莲子草的光合性能,从而获得更高的生长速度和定植能力。有研究发现克隆整合植株的光合性能优于无

克隆整合植株^[26]。此外,本文还发现克隆整合处理下,空心莲子草先端分株的蒸腾速率显著大于莲子草,说明空心莲子草比莲子草更能从克隆整合中获益。有研究也提出外来入侵克隆植物与本地克隆植物相比具有更强的克隆整合能力^[5]。

本文结果表明空心莲子草和莲子草均能在一定程度上从克隆整合中受益。但在克隆整合处理下,空心莲子草先端分株的地上生物量和总生物量以及基端分株的地上生物量、地下生物量和总生物量均显著增加,而莲子草的这些指标均无显著变化,说明空心莲子草的克隆整合能力要强于莲子草,在自然生境中能通过克隆整合作用挤占莲子草的空间生态位,从而形成竞争优势。

参考文献:

[1] QIN H R, GUO W F, LI X Q. Density-dependent interactions between the nematode *Meloidogyne incognita* and the biological control agent *Agasicles hygrophila* on invasive *Alternanthera philoxeroides* and its native congener *Alternanthera sessilis*[J]. *BioControl*, 2021, 66(6): 837-848.

[2] LIU J, DONG M, MIAO S L, et al. Invasive alien plants in China: Role of clonality and geographical origin[J]. *Biological Invasions*, 2006, 8(7): 1461-1470.

[3] YOU W H, YU D, LIU C H, et al. Clonal integration facilitates invasiveness of the alien aquatic plant *Myriophyllum aquaticum* L. under heterogeneous water availability[J]. *Hydrobiologia*, 2013, 718(1): 27-39.

[4] YOU W H, YU D, XIE D, et al. The invasive plant *Alternanthera philoxeroides* benefits from clonal integration in response to defoliation[J]. *Flora*, 2014, 209(11): 666-673.

[5] WANG Y J, MULLER-SCHARER H, VAN KLEUNEN M, et al. Invasive alien plants benefit more from clonal integration in heterogeneous environments than natives[J]. *New Phytologist*, 2017, 216(4): 1072-1078.

[6] SONG Y B, YU F H, KESER L H, et al. United we stand, divided we fall: A meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness[J]. *Oecologia*, 2013, 171(2): 317-327.

[7] WANG P, LI H, PANG X Y, et al. Clonal integration increases tolerance of a phalanx clonal plant to defoliation[J]. *Science of the Total Environment*, 2017, 593: 236-241.

[8] 姜星星, 董必成, 罗芳丽, 等. 光强对比度对大米草克隆整合作用的影响[J]. *应用生态学报*, 2014, 25(10): 2826-2832.

[9] 吕晓倩, 韩翠敏, 奚道国, 等. 克隆整合有利于喜旱莲子草入侵本地植物种群[J]. *江西农业大学学报*, 2019, 41(6): 1093-1102.

[10] HUANG Q Q, LI X X, HUANG F F, et al. Nutrient addition increases the capacity for division of labor and the

benefits of clonal integration in an invasive plant[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 643: 1232-1238.

[11] WEI Q, LI Q, JIN Y, et al. Effects of clonal integration on photochemical activity and growth performance of stoloniferous herb *Centella asiatica* suffering from heterogeneous water availability[J]. *Flora*, 2019, 256: 36-42.

[12] 李晓霞, 沈奕德, 范志伟, 等. 异质性光照生境下克隆整合对外来入侵植物薇甘菊生长的影响[J]. *生态学杂志*, 2018, 37(4): 974-980.

[13] 王秋丽. 水分同质与异质对两种蕹菜克隆整合的影响[D]. 沈阳: 沈阳农业大学, 2020.

[14] WANG P, ALPERT P, YU F H. Clonal integration affects allocation in the perennial herb *Alternanthera philoxeroides* in N-limited homogeneous environments [J]. *Folia Geobotanica*, 2017, 52(3/4): 303-315.

[15] YOU W H, FANG L X, XI D G, et al. Difference in capacity of clonal integration between terrestrial and aquatic *Alternanthera philoxeroides* in response to defoliation: Implications for biological control[J]. *Hydrobiologia*, 2018, 817(1): 319-328.

[16] YU H H, FAN S F. Differences in physiological traits and resistances of *Alternanthera philoxeroides* after herbivory by generalists and specialists[J]. *Aquatic Ecology*, 2018, 52(4): 323-332.

[17] PORTELA R, DONG B C, YU F H, et al. Effects of physiological integration on defense strategies against herbivory by the clonal plant *Alternanthera philoxeroides*[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2019, 12(4): 662-672.

[18] DONG B C, ZHANG L M, LI K Y, et al. Effects of clonal integration and nitrogen supply on responses of a clonal plant to short-term herbivory[J]. *Journal of Plant Ecology*, 2019, 12(4): 624-635.

[19] DONG B C, ALPERT P, ZHANG Q, et al. Clonal integration in homogeneous environments increases performance of *Alternanthera philoxeroides*[J]. *Oecologia*, 2015, 179(2): 393-403.

[20] HE M Y, CHEN J W, DING J Q, et al. Differing interactions between an introduced beetle and a resident root nematode mediated by an invasive plant and its native congener[J]. *Plant Ecology*, 2018, 219(7): 803-812.

[21] LIANG J F, YUAN W Y, GAO J Q, et al. Soil resource heterogeneity competitively favors an invasive clonal plant over a native one[J]. *Oecologia*, 2020, 193(1): 155-165.

[22] 陈燕丽, 陈中义. 陆生型空心莲子草根的生长动态研究[J]. *江西农业学报*, 2011, 23(2): 111-114.

[23] THORNLEY J H M. Mathematical models in plant physiology[M]. London: Academic Press, 1976: 86-110.

[24] YOU W H, FAN S F, YU D, et al. An invasive clonal plant benefits from clonal integration more than a co-occurring native plant in nutrient-patchy and competitive environments[J]. *PLoS One*, 2014, 9(5): e97246.

[25] WANG N, YU F H, LI P X, et al. Clonal integration affects growth, photosynthetic efficiency and biomass allocation, but not the competitive ability, of the alien invasive *Alternanthera philoxeroides* under severe stress[J]. *Annals of Botany*, 2008, 101(5): 671-678.

[26] ROILLOA S R, RODRÍGUEZ-ECHEVERRÍA S, FREITAS H, et al. Developmentally-programmed division of labour in the clonal invader *Carpobrotus edulis*[J]. *Biological Invasions*, 2013, 15(9): 1895-1905.

[27] 胡安安. 克隆劳动分工对入侵植物喜旱莲子草及其近缘种的影响[D]. 镇江: 江苏大学, 2020.

[28] BUCKLEY T N, MOTT K A. Modelling stomatal conductance in response to environmental factors[J]. *Plant, Cell and Environment*, 2013, 36(9): 1691-1699.

[29] 赵楠, 朱高峰, 张扬, 等. 干旱绿洲区葡萄冠层上下方叶片气孔导度特征[J]. *兰州大学学报(自然科学版)*, 2021, 57(4): 510-517.

[30] 高旭, 郭文锋, 项瑶, 等. 桉树枝瘿姬小蜂虫瘿对桉树光合生理的影响[J]. *中国森林病虫*, 2019, 38(5): 18-23.

[31] 黄思倩. 空心莲子草在光照与养分异质性生境下的功能特化[D]. 雅安: 四川农业大学, 2014.

【责任编辑 李庆玲】