

克隆整合是否有助于空心莲子草抵抗菟丝子的短期寄生?

戴文红¹ 宋焱彬^{1*} 王 宁^{2,3} 胡雪华^{2,3} 肖宜安^{2,3} 董 鸣¹

(¹杭州师范大学生命与环境科学学院生态系统保护与恢复杭州市重点实验室, 杭州 310036; ²井冈山大学生命科学学院, 江西吉安 343009; ³江西省生物多样性与生态工程重点实验室, 江西吉安 343009)

摘 要 关于克隆植物通过克隆整合抵御逆境能力影响的研究已有很多,但克隆整合是否能抵御植物寄生的研究还比较缺乏。本文利用匍匐茎克隆植物空心莲子草和 1 年生寄生植物菟丝子作为研究系统,检验假说“克隆整合有助于克隆植物抵抗寄生植物的寄生胁迫”。在实验中,相连分株分别经历了以下处理: M^+-D^- (分株对中母株被寄生,子株不被寄生), M^--D^+ (母株不被寄生,子株被寄生), M^+-D^+ (母株、子株均被寄生), M^--D^- (母株、子株均不被寄生)。研究发现,菟丝子寄生显著影响了空心莲子草的叶绿素相对含量、最大光量子产量等生理指标,以及叶片数、匍匐茎长度、分株数等生长指标,但不同处理间的生物量没有显著差异。本实验的结果没有支持实验假说。这样的结果可能是由于本实验时间较短所引起的,表明克隆整合适应性的表达不是无条件的。进一步实验应该既能够检验短期效应也能够检验长期效应。

关键词 叶绿素荧光; 克隆整合; 种间关系; 寄生植物

Does clonal integration help alligator weed resist short-term parasitism by dodder? DAI Wen-hong¹, SONG Yao-bin^{1*}, WANG Ning^{2,3}, HU Xue-hua^{2,3}, XIAO Yi-an^{2,3}, DONG Ming¹ (¹Key Laboratory of Hangzhou City for Ecosystem Protection and Restoration, College of Life and Environmental Sciences, Hangzhou Normal University, Hangzhou 310036, China; ²College of Life Sciences, Jinggangshan University, Ji'an 343009, Jiangxi, China; ³Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering of Jiangxi Province, Ji'an 343009, Jiangxi, China).

Abstract: Many studies have focused on how clonal plants cope with stressful environments through clonal integration. We tested the hypothesis that clonal integration can help clonal plants resist parasitism by plants in an experiment in which stoloniferous alligator weed (*Alternanthera philoxeroides*) experienced partial infection by parasitic dodder (*Cuscuta chinensis*). Interconnecting ramets of alligator weed were assigned to the following treatments: M^+-D^- (only mother ramets infected), M^--D^+ (only daughter ramets infected), M^+-D^+ (both mother and daughter ramets infected), M^--D^- (no infection). Relative chlorophyll content, F_v/F_m , number of leaves, stolon length and number of ramets significantly responded to the infection while biomass did not. Our results did not support the hypothesis, which might be due to our relatively short experimental term, suggesting that adaptive expression of clonal integration is not unconditional. Further studies should be able to take both short- and long-term effect into account.

Key words: chlorophyll fluorescence; clonal integration; interspecific interaction; parasitic plant.

寄生植物是生态系统中普遍存在的一类寄生生物,全世界已知的寄生植物超过 3000 种(Bardgett *et al.*, 2006)。由于其数量多,易于操作,寄生植物为寄生物与寄主关系的研究提供了一个较为理想的模式系统(Grewell, 2008)。类似于动物捕食者,寄生植物在生态系统的不同尺度上发挥着重要的作用(Raffel *et al.*, 2008)。在个体水平上,寄生植物,特别是全寄生植物,如菟丝子属(*Cuscuta*)通过吸器从寄主植物中吸收养分和水分供其生长和繁殖(Albert *et al.*, 2008),降低了寄主的水分利用效率(García-Franco *et al.*, 2007),相对生长速率、叶面积比(Barker *et al.*, 1996),叶面积、生物量、C 和 N 含量(Marambe *et al.*, 2002),寄主组织矿物质浓度等(Alcántara *et al.*, 2006);增加寄主对 N 的吸收(Jeschke *et al.*, 1997a, 1997b; Hibberd *et al.*, 1999),叶片 N 的含量(Hibberd *et al.*, 1996; Jeschke *et al.*, 1997b)。在种群水平上,寄生植物改变了寄主植物与其他物种的种间关系,如竞争(Niemela *et al.*, 2008)、捕食(Runyon *et al.*, 2008)、传粉(Ollerton *et al.*, 2007)以及与种子传播者、土壤微生物(李钧敏等, 2008)、其他寄生植物的关系等(Press *et al.*, 2005)。总的来说,寄生植物影响了寄主植物的生长和繁殖,是一种普遍存在的生物胁迫因子。

克隆植物是在自然条件下通过根状茎、匍匐茎等方式产生具有潜在独立性个体的一类植物(董鸣等, 2011),存在于几乎所有类型的生态系统中,并在许多生态系统如草原、冻原、湿地和水域中占据优势地位,并发挥着重要作用(Callaghan *et al.*, 1992; 宋明华等, 2002)。相连的克隆分株间存在着生理整合现象(Jónsdóttir *et al.*, 1997),存在着光合产物(Chapman *et al.*, 1992; D' Hertefeldt *et al.*, 1999)、水分(de Kroon *et al.*, 1996)、养分(Alpert, 1991; Brooker *et al.*, 1999)等的资源传输,使得克隆整合可能具有生态适应意义(Caraco *et al.*, 1991; Evans, 1992; Yu *et al.*, 2004; Song *et al.*, 2013)。关于克隆生理整合的研究,以前主要集中在异质性的斑块生境,如水分(de Kroon *et al.*, 1996)、养分(Brooker *et al.*, 1999)等资源,沙埋(Yu *et al.*, 2004)、水淹(Wang *et al.*, 2009)、光照(Dong *et al.*, 1993)等条件,如捕食(Gómez *et al.*, 2006)、竞争(Wang *et al.*, 2008)等生物因子,而目前对寄生植物寄生下寄主植物的克隆整合研究较少。研究表明,克隆整合具有明显的方向性,通常向顶运输大于向基运输(Alpert, 1991;

Zhang *et al.*, 2003)。而且最近的研究表明,寄主的年龄与其抗性也有关系(Li *et al.*, 2015)。因此,母株和子株在受到菟丝子寄生时可能具有不同的反应。

本研究以空心莲子草寄主植物和全寄生植物菟丝子为研究材料,目的是为了检验克隆整合在克隆植物被寄生植物寄生时是否有生态适应性,并验证以下假说:(1)菟丝子寄生能否显著影响空心莲子草的生长?(2)是否未被寄生的克隆分株能通过克隆整合帮助被寄生的克隆分株抵抗寄生?(3)不同年龄阶段的分株之间对寄生的响应格局是否一致?本文预测未被寄生的分株可以通过克隆整合帮助被寄生分株克服菟丝子寄生的不利影响。

1 实验材料和方法

1.1 植物种

野外调查表明,南方菟丝子(*Cuscuta australis*)寄生可抑制入侵植物空心莲子草的生长,改变入侵群落的物种组成和群落结构(王如魁等, 2012)。控制实验也发现,南方菟丝子寄生可使空心莲子草改变自身的生长-防御策略(郭素民等, 2014)。因此,本文选择空心莲子草-菟丝子(*Alternanthera philoxeroides*-*Cuscuta chinensis*)作为研究系统。

空心莲子草为起源于南美洲的苋科(Amaranthaceae)莲子草属多年生草本,茎基部匍匐,上部上升、着地或水面生根,主要靠匍匐茎、根状茎、贮藏根等进行克隆繁殖,是典型的克隆入侵草本(潘晓云等, 2007)。由于其具有较强的克隆繁殖能力,以及对不同环境条件的表型可塑性(Geng *et al.*, 2006),使其能够入侵多种生境。

菟丝子为旋花科(Convolvulaceae)菟丝子属一年生寄生草本,茎缠绕,黄色,纤细,直径约 1 mm,无叶,生于海拔 200~3000 m 的田边、山坡阳处、路边灌丛或海边沙丘,通常寄生于豆科(Leguminosae)、菊科(Compositae)、蒺藜科(Zygophyllaceae)等多种植物上,分布于伊朗、阿富汗向东至日本、朝鲜,南至斯里兰卡、马达加斯加、澳大利亚(方瑞征等, 1979)。克隆繁殖是菟丝子繁殖的一种重要途径,其分株包括缠绕点加上其萌发的“匍匐茎”,以及从“匍匐茎”上萌发的分枝(Kelly *et al.*, 2001)。

1.2 实验材料准备和实验设计

所有实验材料均采自江西吉安市郊同一种群内的 12 个克隆。从每个克隆中挑选 4 个克隆片段或

分株系统用于实验。每个克隆片段或分株系统大小相似(母株:mean±SE,5.67±0.15,n=48;子株:5.88±0.16,n=48),都包含 12 个相连克隆分株。实验中,将每个分株片段相连克隆分株的各 6 个分别种植在相邻的 2 个长、宽和高均分别为 15、11 和 6.3 cm 的塑料盒中。盒中盛满沙子作为培养基质。实验共设置 4 种处理,包括: M^+-D^- (分株对母株被寄生,子株不被寄生), M^-D^+ (母株不被寄生,子株被寄生), M^+-D^+ (母株、子株均被寄生), M^-D^- (母株、子株均不被寄生)(图 1)。尽管已有的研究表明,在中国,空心莲子草在不同区域间和不同生境间都没有显著的遗传变异(Xu *et al.*, 2003; Wang *et al.*, 2005),但为了尽可能避免可能的基因效应对处理效应混淆,实验中,将来自相同克隆的 4 个克隆片段分别种在 4 个不同处理中,每个处理 12 个重复,共 48 个克隆片段。

由于克隆植物连接的分株之间存在着源-汇梯度进行的养分等物质的运输(Marshall *et al.*, 1990),为了避免混淆菟丝子寄生导致寄主增加吸收的养分运输(Jeschke *et al.*, 1997b),采用没有营养物质的沙子作为培养基质。经过 1 周的恢复生长,所有分株经历了 2 种条件,即寄生与不寄生。实验采用随机区组设计,将大小相似的 8 个分株对分为一个区组,共 6 个区组,4 种处理被随机分配到每个区组中,每个区组包含一个处理的 2 个重复。寄生植物材料采用菟丝子,采集于江西吉安市郊。从每个克隆中挑选 4 个克隆片段或分株系统用于实验。每个

克隆片段或分株系统大小相似(长度(45.96±0.83) cm,n=48),采集时只选取生长相似的菟丝子。实验开始后将标准化后的菟丝子左旋式缠绕到预设被寄生的分株上,缠绕后及其后 24 h 内及时用喷雾器给其补给水分,防止菟丝子在未成功形成吸器前因蒸腾而枯萎死亡。实验期间,及时的补充水分保证菟丝子的存活。实验过程中每天定时检查以确保母株与子株间不会二次寄生。为了尽可能避免可能的基因效应对处理效应混淆,实验中,将来自相同克隆的 4 个克隆片段中的 2 个分别接种在处理 M^-D^+ 和处理 M^+-D^- 中,另外 2 个接种在处理 M^+-D^+ 中(图 1)。

实验于 2008 年 9 月 1 日—10 月 6 日在井冈山大学校园大棚内进行。实验开始前、中期和结束时分别测量了母株、子株的叶片数、节数、高度。实验期间,每周利用 SPAD-502 叶绿素仪(Minolta Camera Co. Ltd.)测量叶绿素相对含量,每周利用 FMS2 型便携脉冲调制式荧光仪(Hansatech, UK)经过充足的暗适应(1.5 h)后,保证光合系统 II(PS II)全部打开(Wang *et al.*, 2008),测量每个分株先端第二个节上一个完全成熟的叶片的 PS II 的最大量子产额(F_v/F_m)1 次。实验期间还测量了克隆片段中 2 个分株的匍匐茎长度、分株数、叶片数,实验结束时,对每个分株对的两个分株部分分别进行收获,收获时统计每个分株的高度、节数、叶片数,使用 CI-202 便携式叶面积仪(CID, Camas, Washington, USA)测量叶面积,同时选取每个分株先端第二个节以下的

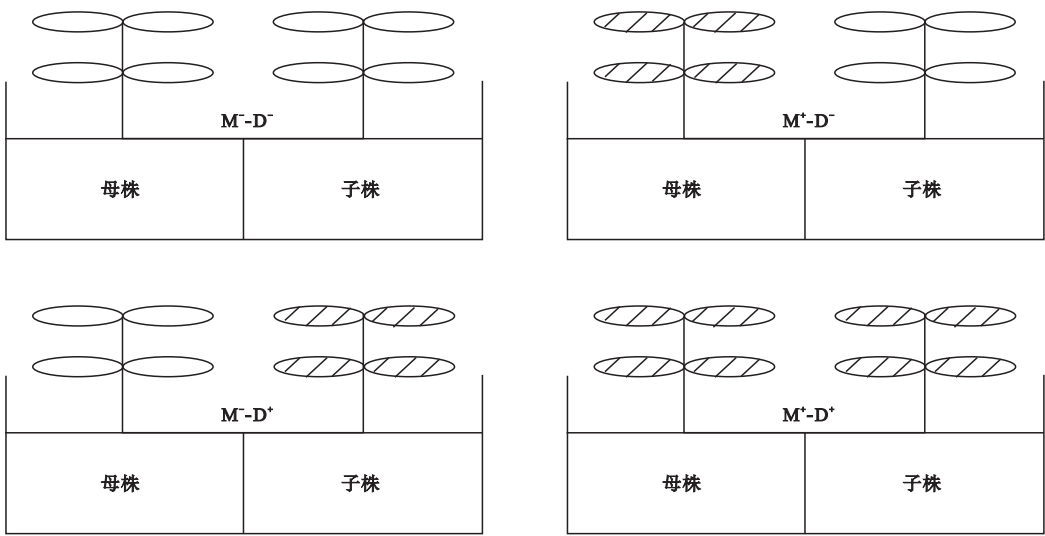


图 1 实验设计图解
Fig.1 Experimental scheme
阴影代表被菟丝子寄生,+表示被寄生,-表示未被菟丝子寄生。

3个节测量比节间长。对每个分株部分,植株分成根、茎、叶,于65℃的烘箱内烘48h后称重其生物量。

1.3 数据处理

形态和生物量指标采用以初始匍匐茎长、初始分株数作为协变量,具有一个区组因素的协方差分析,生理指标采用以初始匍匐茎长、初始分株数作为协变量,具有一个区组因素,一个重复测量因素的协方差分析。为满足方差分析的要求,对数据进行了必要的转换。所有分析在SPSS 16.0上进行。

2 结果与分析

2.1 母株端的生长特征

菟丝子寄生显著影响了母株端叶片生物量的分配($P=0.03$), M^+-D^+ 和 M^--D^+ 叶片生物量分配显著低于对照,但 M^+-D^+ 与对照没有显著差异,而对母株端的其他生长和形态指标均没有显著的影响(图2~图4)。此外,菟丝子寄生还显著影响了 F_v/F_m 值($P=0.028$),寄生显著降低了 F_v/F_m 值, M^--D^+ 的 F_v/F_m 值显著高于对照及 M^+-D^- 、 M^+-D^+ (图5);但寄生没有对母株端叶片叶绿素相对含量产生显著效应

($P=0.642$,图5)。

2.2 子株端的生长特征

相比于母株端的生长特征,子株端在寄生处理下较前者更为显著。寄生显著影响了子株端的叶片重($P=0.035$)、叶片生物量分配($P=0.021$)、比节间长($P=0.008$)、叶面积($P=0.047$)、匍匐茎长($P=0.002$)、叶片数($P=0.007$)、分株数($P<0.001$)。寄生降低了子株端的叶片重、叶片生物量分配比(图2)、节间长、叶面积(图3)、匍匐茎长、叶片数和分株数(图4)。

2.3 克隆片段的生长特征

寄生没有显著影响整个克隆片段的生物量及根、匍匐茎生物量分配,但显著降低了叶片生物量分配($P=0.03$,图2),同样 M^+-D^+ 的叶片生物量分配与对照没有显著差异(图2)。寄生对叶面积、比叶面积、平均叶面积、叶片数也没有显著影响,但对匍匐茎长($P=0.002$)、分株数有显著影响($P=0.002$),寄生显著降低了匍匐茎长、分株数,但 M^+-D^- 的匍匐茎长、分株数与对照没有显著差异(图4)。寄生显著降低了子株端叶片的 F_v/F_m 值,增加了叶片叶绿素相对含量($P=0.003$,图5)。

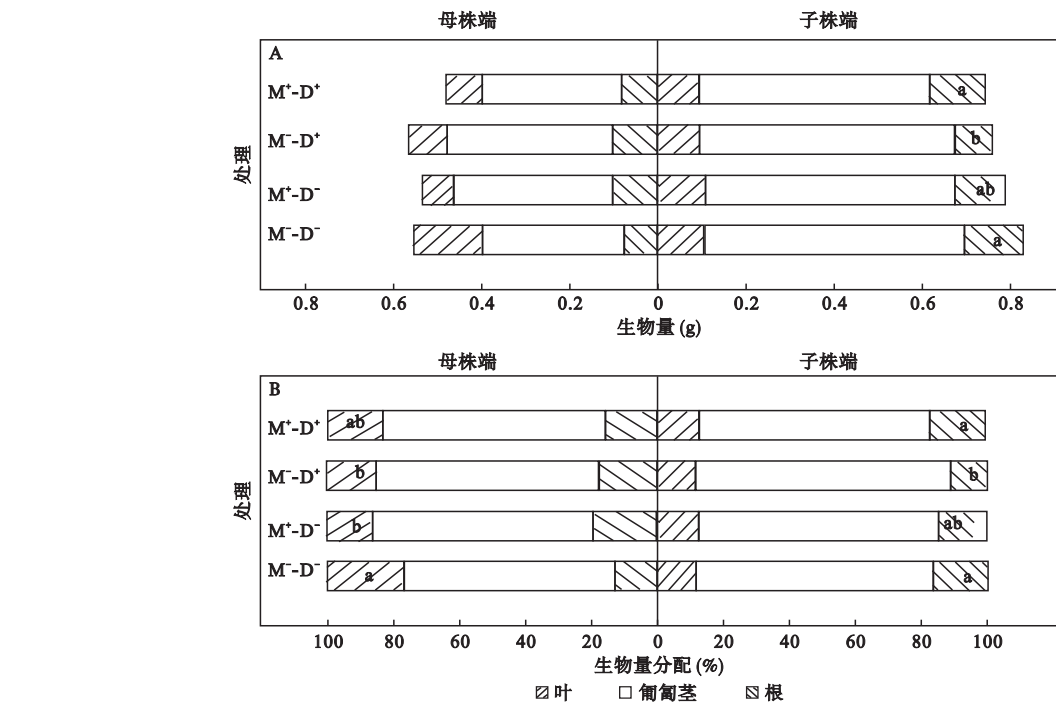


图2 母株端、子株端的(A)生物量和(B)叶片、匍匐茎、根生物量分配

Fig.2 Biomass (A) and biomass allocation (B) of leaf, stolon and root for mother ramets and daughter ramets under different types of infection by *Cuscuta chinensis*

数值为平均值±标准误。克隆片段的生物量为母株端和子株端生物量之和。分别对于母株端、子株端,具有相同小写字母的水平柱体间在 $\alpha=0.05$ 上差异不显著。柱体右侧具有相同大写字母表示克隆片段的生物量在 $\alpha=0.05$ 上差异不显著。处理代码同图1。

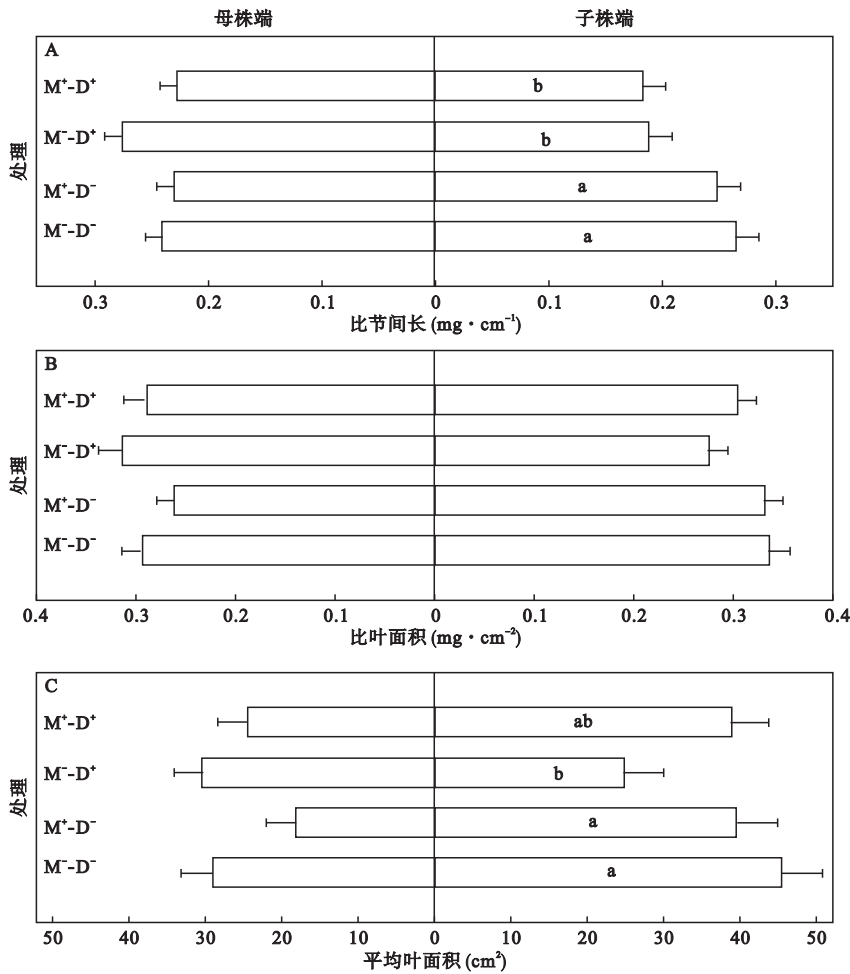


图 3 母株端和子株端的 (A) 比节间长、(B) 比叶面积、(C) 平均叶面积
Fig.3 Specific stolon length (A) , specific leaf area (B) and leaf area (C) of mother ramets and daughter ramets under different types of infection by *Cuscuta chinensis*
数值为平均值±标准误。分别对于母株端和子株端,具有相同小写字母的水平柱体间在 $\alpha=0.05$ 上差异不显著。处理代码同图 1。

3 讨 论

3.1 短期寄生对空心莲子草的生理影响

菟丝子寄生显著降低了被寄生分株的最大光量子产量。*Rhinanthus minor* 在对 *Phleum bertolonii* 寄生后也降低了其叶片的叶绿素荧光值 (Cameron *et al.*, 2005, 2008)。这表明菟丝子的寄生显著降低了被寄生分株的光合性能, 带来了空心莲子草较强的胁迫压力 (Maxwell *et al.*, 2000)。然而, 与之相连的未被寄生的分株的生理性能没有受到影响。有研究表明, 空心莲子草的克隆分株之间存在着较强的克隆整合作用, 并能够显著提高克隆分株的最大光量子产量 (Liu *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2008)。这与假说并不一致, 表明克隆整合可能没有显著缓解短期寄生处理所带来的胁迫压力。与最大光量子产量相反, 菟丝子的寄生显著增加了被寄生子株叶片的叶

绿素含量。当寄主被寄生时, 可能通过增加同化物的合成弥补被寄生植物吸收的代谢物 (Jeschke *et al.*, 1997b)。由于叶片葡萄糖水平与叶绿素含量相互影响 (Krapp *et al.*, 1991), 寄生植物从寄主吸收代谢物 (如葡萄糖等) 也可能增加了叶绿素含量 (Jeschke *et al.*, 1997a)。而在母株端, 叶绿素含量在不同的处理间没有显著差异, 表明母株比子株具有更强的抗性。此外, 叶绿素含量的结果似乎也不支持克隆整合可缓解菟丝子寄生胁迫的假说。

3.2 短期寄生对空心莲子草生长的影响

菟丝子寄生显著影响了被寄生子株端的叶片和匍匐茎生长。寄生植物对寄主生长最明显的影响就是通过吸器吸收寄主的同化物, 降低寄主的生长速率和生物量生产, 直接影响了寄主的适合度 (Press *et al.*, 2005)。另一方面, 菟丝子还可以通过其茎的物理缠绕, 叶片的扩展和匍匐茎的延长, 直接降低寄

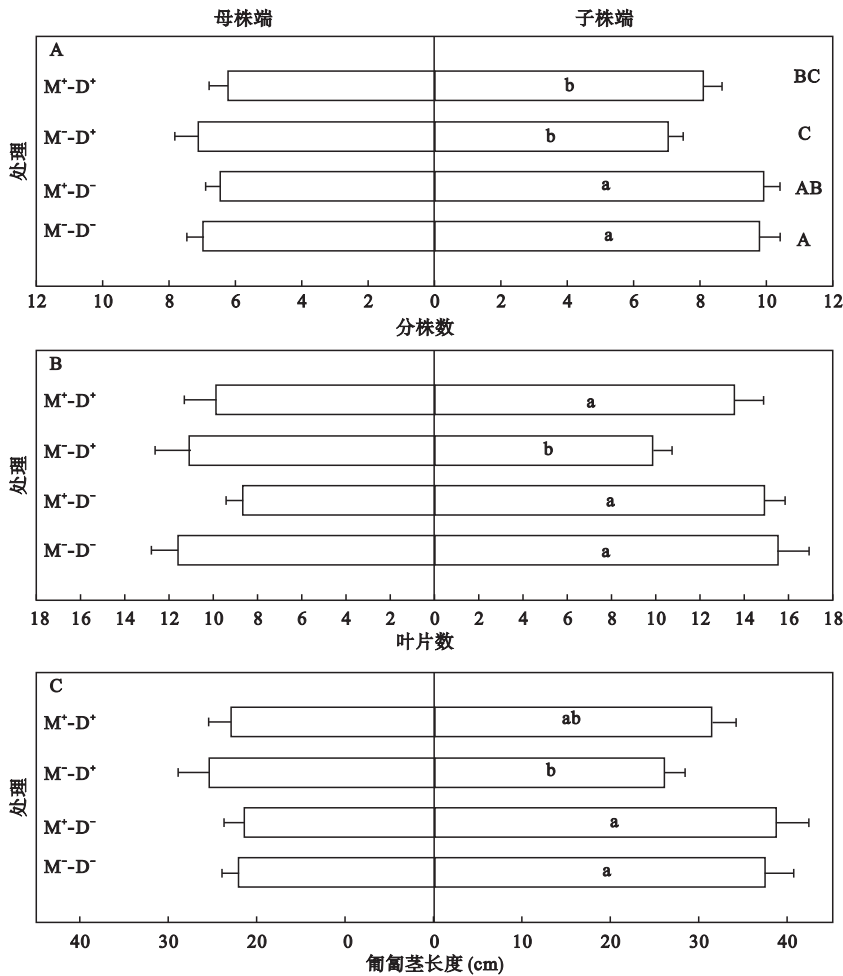


图 4 母株端和子株端的 (A) 分株数、(B) 叶片数和 (C) 匍匐茎长度

Fig.4 Number of ramets (A), number of leaves (B) and stolon length (C) of mother ramets and daughter ramets under different types of infection by *Cuscuta chinensis*

数值为平均值 \pm 标准误。对于克隆片段,这4种指标是母株端和子株端相应指标之和。分别对于母株端和子株端,具有相同小写字母的水平柱体间在 $\alpha=0.05$ 上差异不显著。柱体右侧具有相同的大写字母表示克隆片段的均值在 $\alpha=0.05$ 上差异不显著。处理代码同图1。

主植物的叶面积和叶片数,间接影响寄主的光合作用。与生理性能指标相似,本研究没有检测到克隆整合显著缓解菟丝子寄生对被寄生分株的不利影响,之前的研究表明空心莲子草具有较强的克隆整合作用(Liu *et al.*, 2008; Wang *et al.*, 2008)。结合生理指标的结果,推测这可能有两方面的原因:一是菟丝子的寄生没有使得分株对间产生明显的对比度,分株对间的源-汇关系还没有达到克隆整合的阈值,整合的强度较弱。克隆整合高度依赖于克隆内的源-汇关系(Pitelka *et al.*, 1985),生理整合可能在高斑块对比情况下有所加强(Eriksson *et al.*, 1990; Caraco *et al.*, 1991);二是通过克隆整合运输的水分、养分以及大分子(Marshall *et al.*, 1990; Jónsdóttir *et al.*, 1997)等未能缓解寄生所带来的不利影响。此外,以前对于空心莲子草在竞争(Wang *et al.*, 2008)、养

分(Liu *et al.*, 2008)、光照(Xu *et al.*, 2010)、水淹(Wang *et al.*, 2009)、践踏(王宁等, 2011)、重金属(Guo *et al.*, 2012)、动物取食叶片和酸雨(郭伟等, 2012; You *et al.*, 2014)等胁迫下克隆整合作用均采用匍匐茎切断的方式。这种方法虽然可完全避免了分株间的资源传递,但同时也可能由于切断导致了病原菌在断口的感染(Jónsdóttir *et al.*, 1997),从而高估了空心莲子草的克隆整合的实际强度。而本实验采用的同质-异质生境实验则避免了上述情况的出现。但同时也可能由于未能避免在同质生境中克隆整合的存在(Wang *et al.*, 2009; Dong *et al.*, 2015),导致这种方法可能低估了克隆整合的效应(Song *et al.*, 2013)。尽管如此,本文采用的同质-异质生境方法在估计克隆整合强度时较为保守,但可能更符合野外的实际情况。在今后应将两种方法结

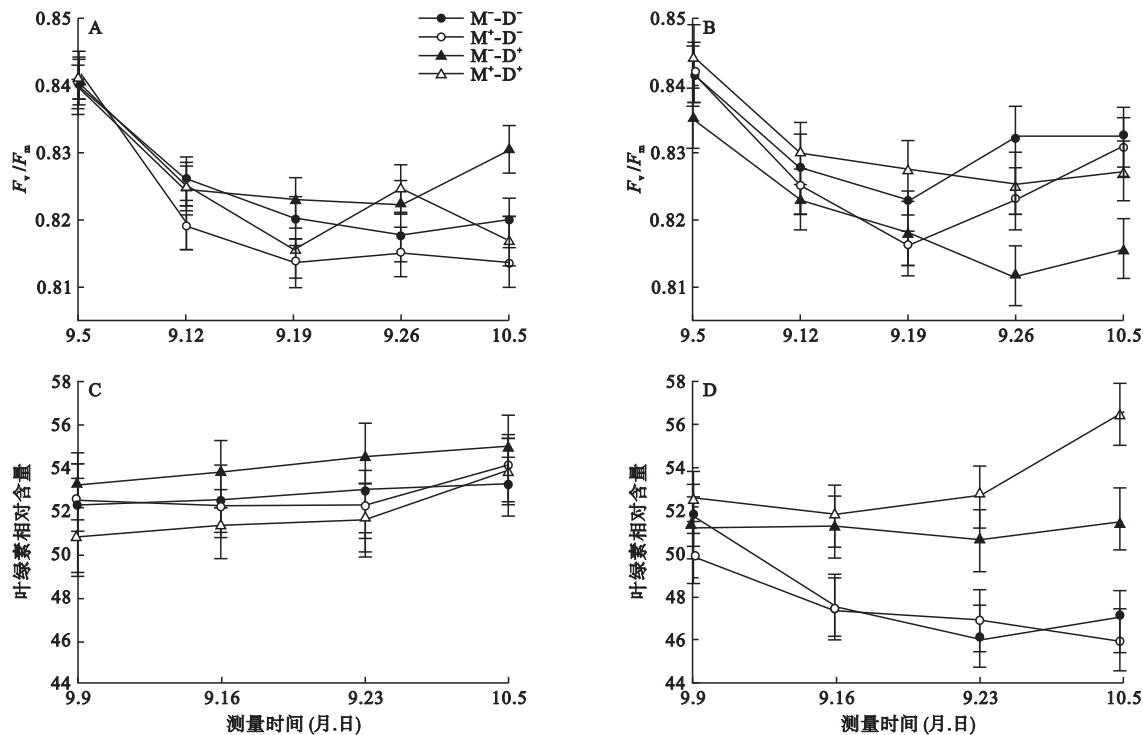


图 5 母株端 (A,C) 和子株端 (B,D) 的 F_v/F_m 、叶绿素相对含量
Fig.5 Chlorophyll fluorescence (upper panels) and leaf chlorophyll contents (lower panels) for mother (A,C) and daughter ramets (B,D)
数值为平均值±标准误。处理代码同图 1。

合起来,并辅以稳定同位素等方法精确估计克隆整合强度。

最近的研究表明,寄生对年老寄主的影响要比对年幼寄主的影响小(Li *et al.*, 2015)。而本实验的结果也表明,无论生理指标还是生长指标,子株端比母株端对菟丝子的寄生具有更高的敏感性。这可能是由于子株端比母株端产生更多的生长素等植物激素,是生长素的“源”。寄生植物对寄主寄生的一个重要机理就是作为生长素的“汇”(Bar-Nun *et al.*, 2008),因此子株端具有更高的敏感性。这种分株对寄生响应的不对等性,也可能是克隆整合未能检测出来的重要原因之一。总体来说,本研究未发现克隆整合能显著缓解菟丝子寄生对空心莲子草的影响,实验的结果没有支持之前提出的实验假说。这样的结果可能是由于本实验时间较短所引起的,表明克隆整合适应性的表达不是无条件的。进一步的实验应该既能够检验短期效应也能够检验长期效应。

参考文献

董 鸣,于飞海,陈玉福,等. 2011. 克隆植物生态学. 北京: 科学出版社.
方瑞征,黄素华. 1979. 旋花科,花荵科,田基麻科// 吴征镒.

中国植物志. 北京: 科学出版社.
郭素民,李钧敏,李永慧,等. 2014. 空心莲子草响应南方菟丝子寄生的生长-防御权衡. 生态学报, **34**(17): 4866-4873.
郭 伟,李钧敏,胡正华. 2012. 酸雨和采食模拟胁迫下克隆整合对空心莲子草生长的影响. 生态学报, **32**(1): 151-158.
李钧敏,钟章成,董 鸣. 2008. 田野菟丝子寄生对入侵植物薇甘菊的土壤微生物生物量及酶活性的影响. 生态学报, **28**(2): 868-876.
潘晓云,耿宇鹏, Sosa A, 等. 2007. 入侵植物喜旱莲子草——生物学、生态学及管理. 植物分类学报, **45**(6): 884-900.
宋明华,董 鸣. 2002. 群落中克隆植物的重要性. 生态学报, **22**(11): 1960-1967.
王 宁,高 艳. 2011. 两种践踏胁迫下克隆整合对入侵植物空心莲子草生长的影响. 生态科学, **30**(2): 97-101.
王如魁,管 铭,李永慧,等. 2012. 南方菟丝子寄生对喜旱莲子草生长及群落多样性的影响. 生态学报, **32**(6): 1917-1923.
Albert M, Belastegui-Macadam X, Bleischwitz M, *et al.* 2008. *Cuscuta* spp.: Parasitic plants in the spotlight of plant physiology, economy and ecology// Lüttge U, Beyschlag W, Murata J, eds. Progress in Botany. Berlin: Springer; 267-277.
Alcántara E, Morales-García M, Díaz-Sánchez J. 2006. Effects of broomrape parasitism on sunflower plants: Growth, de-

- velopment, and mineral nutrition. *Journal of Plant Nutrition*, **29**: 1199–1206.
- Alpert P. 1991. Nitrogen sharing among ramets increases clonal growth in *Fragaria chiloensis*. *Ecology*, **72**: 69–80.
- Bardgett RD, Smith RS, Shiel RS, *et al.* 2006. Parasitic plants indirectly regulate below-ground properties in grassland ecosystems. *Nature*, **439**: 969–972.
- Barker ER, Press MC, Scholes JD, *et al.* 1996. Interactions between the parasitic angiosperm *Orobanche aegyptiaca* and its tomato host: Growth and biomass allocation. *New Phytologist*, **133**: 637–642.
- Bar-Nun N, Sachs T, Mayer AM. 2008. A role for IAA in the infection of *Arabidopsis thaliana* by *Orobanche aegyptiaca*. *Annals of Botany*, **101**: 261–265.
- Brooker RW, Callaghan TV, Jonasson S. 1999. Nitrogen uptake by rhizomes of the clonal sedge *Carex bigelowii*: A previously overlooked nutritional benefit of rhizomatous growth. *New Phytologist*, **142**: 35–48.
- Callaghan TV, Carlsson BA, Jónsdóttir IS, *et al.* 1992. Clonal plants and environmental change: Introduction to the proceedings and summary. *Oikos*, **63**: 339–453.
- Cameron DD, Hwangbo JK, Keith A, *et al.* 2005. Interactions between the hemiparasitic angiosperm *Rhinanthus minor* and its hosts: From the cell to the ecosystem. *Folia Geobotanica*, **40**: 217–229.
- Cameron DD, Geniez JM, Seel WE, *et al.* 2008. Suppression of host photosynthesis by the parasitic plant *Rhinanthus minor*. *Annals of Botany*, **101**: 573–578.
- Caraco T, Kelly CK. 1991. On the adaptive value of physiological integration in clonal plants. *Ecology*, **72**: 81–93.
- Chapman D, Robson MJ, Snaydon RW. 1992. Physiological integration in the clonal perennial herb *Trifolium repens* L. *Oecologia*, **89**: 338–347.
- de Kroon H, Fransen B, Rheeën JWA, *et al.* 1996. High levels of inter-ramet water translocation in two rhizomatous *Carex* species, as quantified by deuterium labelling. *Oecologia*, **106**: 73–84.
- D' Hertefeldt T, Jónsdóttir IS. 1999. Extensive physiological integration in intact clonal systems of *Carex arenaria*. *Journal of Ecology*, **87**: 258–264.
- Dong M. 1993. Morphological plasticity of the clonal herb *Lamium galeobdolon* (L.) Ehrend. & Polatschek in response to partial shading. *New Phytologist*, **124**: 291–300.
- Dong BC, Alpert P, Zhang Q, *et al.* 2015. Clonal integration in homogeneous environments increases performance of *Alternanthera philoxeroides*. *Oecologia*, **179**: 393–403.
- Eriksson O, Jerling L, van Groenendael J, *et al.* 1990. Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants// van Groenendael J, de Kroon H, eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishing: 79–94.
- Evans JP. 1992. The effect of local resource availability and clonal integration on ramet functional morphology in *Hydrocotyle bonariensis*. *Oecologia*, **89**: 265–276.
- García-Franco JG, López-Portillo J, Ángeles G. 2007. The holoparasitic endophyte *Bdallophyton americanum* affects root water conductivity of the tree *Bursera simaruba*. *Trees*, **21**: 215–220.
- Geng YP, Pan XY, Xu CY, *et al.* 2006. Phenotypic plasticity of invasive *Alternanthera philoxeroides* in relation to different water availability, compared to its native congener. *Acta Oecologica*, **30**: 380–385.
- Grewell BJ. 2008. Parasite facilitates plant species coexistence in a coastal wetland. *Ecology*, **89**: 1481–1488.
- Gómez S, Stuefer J. 2006. Members only: induced systemic resistance to herbivory in a clonal plant network. *Oecologia*, **147**: 461–468.
- Guo W, Hu ZH. 2012. Effects of stolon severing on the expansion of *Alternanthera philoxeroides* from terrestrial to contaminated aquatic habitats. *Plant Species Biology*, **27**: 46–52.
- Hibberd JM, Quick WP, Press MC, *et al.* 1996. The influence of the parasitic angiosperm *Striga gesnerioides* on the growth and photosynthesis of its host, *Vigna unguiculata*. *Journal of Experimental Botany*, **47**: 507–512.
- Hibberd JM, Quick WP, Press MC, *et al.* 1999. Solute fluxes from tobacco to the parasitic angiosperm *Orobanche cernua* and the influence of infection on host carbon and nitrogen relations. *Plant, Cell and Environment*, **22**: 937–947.
- Jeschke WD, Hilpert A. 1997a. Sink-stimulated photosynthesis and sink-dependent increase in nitrate uptake: Nitrogen and carbon relations of the parasitic association *Cuscuta reflexa-Ricinus communis*. *Plant, Cell and Environment*, **20**: 47–56.
- Jeschke WD, Baig A, Hilpert A. 1997b. Sink-stimulated photosynthesis, increased transpiration and increased demand-dependent stimulation of nitrate uptake: Nitrogen and carbon relations in the parasitic association *Cuscuta reflexa-Coleus blumei*. *Journal of Experimental Botany*, **48**: 915–925.
- Jónsdóttir I, Watson M, de Kroon H, *et al.* 1997. Extensive physiological integration: An adaptive trait in resource-poor environments?// de Kroon H, van Groenendael J, eds. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Leiden: Backhuys Publishers: 109–136.
- Kelly CK, Harris D, Perez-Ishiwara R. 2001. Is breaking up hard to do? Breakage, growth, and survival in the parasitic clonal plant *Cuscuta corymbosa* (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, **88**: 1458–1468.
- Krapp A, Quick WP, Stitt M. 1991. Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase-oxygenase, other Calvin-cycle enzymes, and chlorophyll decrease when glucose is supplied to mature spinach leaves via the transpiration stream. *Planta*, **186**: 58–69.
- Li JM, Yang B, Yan Q, *et al.* 2015. Effects of a native parasitic plant on an exotic invader decrease with increasing host age. *AoB Plants*, **7**: plv031.
- Liu J, He WM, Zhang SM, *et al.* 2008. Effects of clonal integration on photosynthesis of the invasive clonal plant *Alter-*

- nanthera philoxeroides*. *Photosynthetica*, **46**: 299–302.
- Marambe B, Wijesundara S, Tennakoon K, *et al.* 2002. Growth and development of *Cuscuta chinensis* Lam. and its impact on selected crops. *Weed Biology and Management*, **2**: 79–83.
- Marshall C, van Groenendaal J, de Kroon H. 1990. Source-sink relations of interconnected ramets// van Groenendaal J, de Kroon H, eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. The Hague, The Netherlands: SPB Academic Publishing: 23–41.
- Maxwell K, Johnson GN. 2000. Chlorophyll fluorescence: A practical guide. *Journal of Experimental Botany*, **51**: 659–668.
- Niemela M, Markkola A, Mutikainen P. 2008. Modification of competition between two grass species by a hemiparasitic plant and simulated grazing. *Basic and Applied Ecology*, **9**: 117–125.
- Ollerton J, Stott A, Allnutt E, *et al.* 2007. Pollination niche overlap between a parasitic plant and its host. *Oecologia*, **151**: 473–485.
- Pitelka LF, Ashmun JW, Jackson JBC, *et al.* 1985. Physiology and integration of ramets in clonal plants// Jackson JBC, Buss LW, Cook RE, eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. New Haven: Yale University Press: 399–435.
- Press MC, Phoenix GK. 2005. Impacts of parasitic plants on natural communities. *New Phytologist*, **166**: 737–751.
- Raffel TR, Martina LB, Rohr JR. 2008. Parasites as predators: Unifying natural enemy ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**: 610–618.
- Runyon JB, Mescher MC, de Moraes CM. 2008. Parasitism by *Cuscuta pentagona* attenuates host plant defenses against insect herbivores. *Plant Physiology*, **146**: 987–995.
- Song YB, Yu FH, Keser LH, *et al.* 2013. United we stand, divided we fall: A meta-analysis of experiments on clonal integration and its relationship to invasiveness. *Oecologia*, **171**: 317–327.
- Wang B, Li W, Wang J. 2005. Genetic diversity of *Alternanthera philoxeroides* in China. *Aquatic Botany*, **81**: 277–283.
- Wang N, Yu FH, Li PX, *et al.* 2008. Clonal integration affects growth, photosynthetic efficiency and biomass allocation, but not the competitive ability, of the alien invasive *Alternanthera philoxeroides* under severe stress. *Annals of Botany*, **101**: 671–678.
- Wang N, Yu FH, Li PX, *et al.* 2009. Clonal integration supports the expansion from terrestrial to aquatic environments in the amphibious stoloniferous herb *Alternanthera philoxeroides*. *Plant Biology*, **11**: 483–489.
- Xu CY, Zhang WJ, Fu CZ, *et al.* 2003. Genetic diversity of alligator weed in China by RAPD analysis. *Biodiversity and Conservation*, **12**: 637–645.
- Xu CY, Schooler SS, Klinken RDV. 2010. Effects of clonal integration and light availability on the growth and physiology of two invasive herbs. *Journal of Ecology*, **98**: 833–844.
- You W, Yu D, Xie D, *et al.* 2014. The invasive plant *Alternanthera philoxeroides* benefits from clonal integration in response to defoliation. *Flora*, **209**: 666–673.
- Yu FH, Dong M, Krusi B. 2004. Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune. *New Phytologist*, **162**: 697–704.
- Zhang C, Yang C, Yang X, *et al.* 2003. Inter-ramet water translocation in natural clones of the rhizomatous shrub, *Hedysarum laeve*, in a semi-arid area of China. *Trees*, **17**: 109–116.

作者简介 戴文红,女,1986年生,研究实习员,研究方向为克隆植物生态学。E-mail: love_dwh@126.com
责任编辑 魏中青
