

克隆整合提高了入侵植物空心莲子草对北美车前的竞争力

王 宁^{1, 2}

1. 井冈山大学生命科学学院, 江西 吉安 343009; 2. 井冈山生态环境研究中心, 江西 吉安 343009

摘要:选取北美车前 *Plantago virginica* L. 为竞争背景草, 以空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. 为研究对象, 通过切断或保持其先端分株与后端分株间的匍匐茎连接, 研究了克隆整合对先端分株生长以及竞争力的影响。结果显示: 不管是否存在竞争, 克隆整合显著提高了空心莲子草先端分株的生物量、总匍匐茎长度、叶片数目和分株数目, 并降低了其对茎的生物量投资。此外, 克隆整合显著提高了空心莲子草先端分株对北美车前的竞争力。种间竞争显著降低了空心莲子草的生长, 但并没有显著影响其生物量分配。上述结果表明, 克隆整合在一定程度上能够促进入侵克隆植物的生长和竞争力, 从而可能潜在影响其入侵性。

关键词: 入侵植物; 克隆整合; 空心莲子草; 北美车前; 竞争力

中图分类号: Q 145

文献标识码: A

文章编号: 1674-5906 (2010) 10-2302-05

在自然界各种类型的生态系统中, 克隆植物广泛分布其中并常占据优势地位^[1]。克隆整合是克隆植物区别于非克隆植物的显著特征之一^[2]。克隆植物通过克隆整合可以实现分株间的水分、养分和碳水化合物等物质的传输与分享, 从而有利于建立新生分株, 维持胁迫生境中分株的生存、生长和繁殖, 促进基株占据更多的空旷地域^[3-6]。对于克隆植物克隆整合特性的研究, 已成为克隆植物生态学研究的热点之一。

在过去的几十年间, 植物入侵在世界范围内所造成的危害日趋加剧, 并对当地的生物多样性构成了严重威胁^[7-9]。以往研究发现, 很多臭名昭著的外来入侵植物是具有较强克隆整合能力的克隆植物^[10-13]。例如, 野外条件下入侵植物加拿大一枝黄花 *Solidago canadensis* L. 和空心莲子草 *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. 就可以分别通过根状茎和匍匐茎大量繁殖扩张, 从而挤占其他植物种的生长空间。因此, 克隆整合可能会影响入侵克隆植物在入侵过程中的生长和竞争力, 从而加剧其入侵危害性。然而, 目前多数针对入侵克隆植物的研究常忽视克隆整合特性的潜在影响, 这可能会导致对这些入侵植物的入侵性缺乏全面认识。因此, 基于克隆整合开展对入侵植物入侵性的研究是十分必要的, 而当前的相关性研究还相对较少^[11]。本试验以入侵植物空心莲子草为研究对象, 用控制试验的方法研究竞争条件下克隆整合对其生长和竞争力的影响, 以期从克隆性状方面深入了解入侵植物的入侵机制。

1 材料和方法

1.1 试验材料

试验所用植物材料均取自井冈山大学校园内。空心莲子草又名喜旱莲子草、水花生、空心苋、革命草等, 起源于南美巴拿马运河流域, 是苋科莲子草属多年生草本植物^[14]。空心莲子草约在 20 世纪 30 年代传入我国华东一带, 因其拥有很强的无性繁殖能力, 且能很好地适应各种外界环境, 故现已入侵至我国大部分省区并对当地的生物多样性造成了严重威胁, 成为我国难以防除的恶性杂草之一^[14-17]。

选用入侵植物北美车前 *Plantago virginica* L. 为竞争背景草。北美车前原产于北美洲, 但目前在上海、江苏、江西、浙江等省市均有发现, 且其多分布于荒山、草坡、路边、宅旁及部分蔬菜地, 现已成为中国东南地区一种常见的外来杂草, 并产生了很大的危害^[18]。在江西省吉安地区, 上述两种植物均为常见种, 且多见于同一生境, 易形成竞争关系。

1.2 试验方法

1.2.1 试验设计

本试验在井冈山大学北校区塑料大棚内进行, 采用两因子实验设计, 两因子包括: 竞争(有或无)和匍匐茎连接(连接或切断)。试验材料为 24 个大小近似的空心莲子草克隆片段(长度为: 12.74 ± 0.29 cm; 均值 \pm 标准误), 每个克隆片段中 4 个相对较老的分株作为“基端部分”; 另外 2 个相对年轻的分株和 1 个匍匐茎顶点作为“先端部分”。试验容器为 24 个水泥池(50 cm \times 40 cm \times 12 cm; 长 \times 宽 \times 高), 将每个水泥池也分为基端和先端两部分(两者体积比例为 1 : 2), 通过塑料布包裹使两部分

基金项目: 国家自然科学基金项目(30860054); 江西省自然科学基金项目(2009GQN0073); 江西省教育厅科学基金项目(GJJ09593; GJJ08504)

作者简介: 王宁(1979年生), 男, 讲师, 博士, 主要从事生物入侵、克隆植物生态学方面的研究。E-mail: wangning13@126.com

收稿日期: 2010-09-26

的养分、水分和根系互不影响。水泥池内基质为沙子和奥绿缓释肥 (Osmocote 301, Scotts, USA) 的混合物,奥绿缓释肥的使用标准为 0.8 g/L,其元素比例为 15N 11P 13K 2Mg。

1.2.2 试验处理

2009 年 4 月 30 日,基于北美车前野外生长密度观测,分别在 12 个水泥池先端部分基质中均匀栽种 4 株北美车前,另外 12 个水泥池中则不栽种北美车前。在 2009 年 5 月 6 日,将 24 个空心莲子草的克隆片段分配到 24 个水泥池中。放置方式:基端的 4 个分株被栽种在水泥池的 1/3 体积端,其余的先端分株被栽种在同一水泥池的 2/3 体积端。此时,车前草的高度为:(8.12 ± 0.27) cm。2009 年 5 月 12 日,当所有克隆片段先端部分有 3 个节生根以后,将 12 个水泥池中空心莲子草先端分株与基端分株间的匍匐茎进行了切断,而另外 12 个的匍匐茎保持连接。2009 年 5 月 24 日,为了增强竞争效果,将空心莲子草先端超出水泥池范围的分株进行了剪除。实验期间,每周浇水 2~3 次以保证植物生长所需。试验于 2009 年 7 月 1 日结束。收获时,统计每个水泥池中空心莲子草先端部分的分株数目、叶片数目、匍匐茎长度,并将植株分为根、茎、叶等部分,在 70 °C 下烘 48 h 后进行生物量称量。以匍匐茎连接(克隆整合)和竞争作为两影响因素对空心莲子草先端部分的相关指标进行了方差分析。用相对邻体效应指数(RNE)来衡量北美车前对空心莲子草的竞争强度。其公式为: $RNE = (CA) / \max(C, A)^{[19]}$ 。其中 A 代表无竞争时空心莲子草的平均生物量, C 代表有竞争时空心莲子草的生物量, $\max(C, A)$ 代表二者中的最大值。为了增强数据的正态性,对总匍匐茎长度进行了 ln 化,对叶片数目和分株数目进行了 Log 化。使用软件 SPSS 17.0 对数据进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 空心莲子草的生长和竞争力

匍匐茎连接、竞争和二者交互效应在不同程度上对空心莲子草先端分株的生长有显著影响(表 1)。竞争显著降低了其生物量、总匍匐茎长度、叶

片数目和分株数目(表 1,图 2,图 3)。类似的,切断匍匐茎连接也显著降低了空心莲子草先端分株的生物量和相关形态指标生长,但是相比无竞争生长条件,整合效应在竞争条件下的作用更明显一些(表 1,图 2,图 3);空心莲子草先端分株在匍匐茎连接情况下和匍匐茎切断情况下的相对邻体效应指数(RNE)分别为: -0.46 ± 0.08 (均值±标准误差)和 -0.69 ± 0.04 ,克隆整合显著提高了其邻体效应指数($t = 2.41, P = 0.04$)(图 1),这说明在与北美车前的竞争中,克隆整合显著提高了空心莲子草先端分株的竞争力。

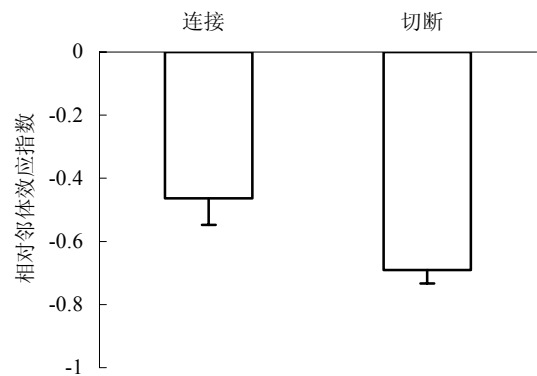


图 1 空心莲子草匍匐茎连接或切断下相对邻体效应指数

Fig.1 The index of the relative neighbour effect (RNE) of *Alternanthera philoxeroides* when the stolons were kept intact or severed

2.2 空心莲子草的生物量分配

匍匐茎连接及其与竞争的交互效应对空心莲子草先端分株的生物量分配有显著影响(表 1,图 3)。不管空心莲子草生长在无竞争条件下,还是竞争条件下,切断匍匐茎均增加了其对茎的生物量投资。(表 1,图 3 C)。在非竞争的条件,切断匍匐茎会增加其对根系的生物量投资,而在竞争的条件,结果则相反(表 1,图 3 B)。对叶片的生物量投资则基本不受匍匐茎连接和竞争效应的影响。

3 讨论

以往研究发现,克隆整合对克隆植物新生分株的生长和生存具有积极作用^[20-23]。在本研究中切断

表 1 匍匐茎连接、竞争和二者交互效应对空心莲子草先端分株生长的影响

Table 1 Effects of stolon intact, competition and the interaction on growth of *Alternanthera philoxeroides* in the apical parts

指标		生物量/g	根生物量分配/%	茎生物量分配/%	叶生物量分配/%	总匍匐茎长度 ¹⁾ /m	叶片数目 ²⁾	分株数目 ²⁾
匍匐茎连接	F	8.015	0.066	4.883	2.791	6.904	10.080	12.899
	P	0.010	0.800	0.039	0.110	0.016	0.005	0.002
竞争	F	38.446	0.572	0.022	0.036	52.542	46.515	54.852
	P	<0.001	0.458	0.883	0.852	<0.001	<0.001	<0.001
匍匐茎连接×竞争	F	0.370	7.637	0.197	0.596	7.581	5.329	7.133
	P	0.550	0.012	0.662	0.449	0.012	0.032	0.015

1) 代表数据 Ln 转化; 2) 代表数据 Log 转化

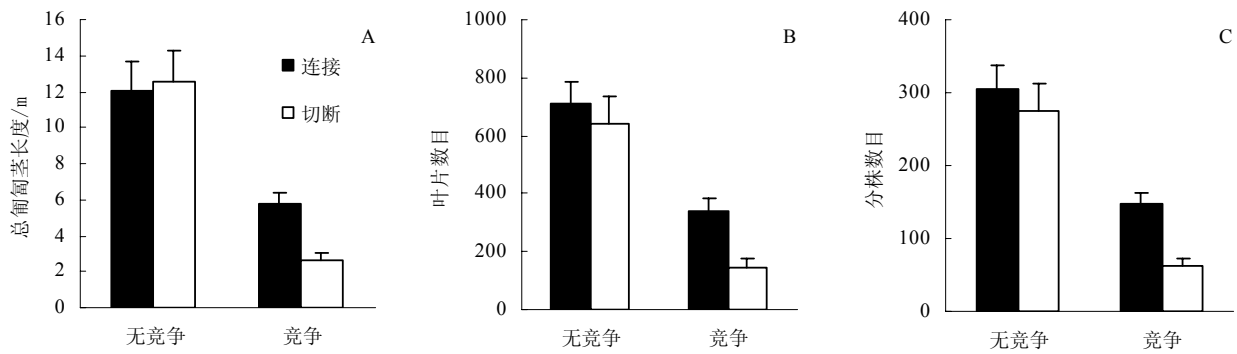


图2 四种实验处理下空心莲子草先端分株的总匍匐茎长度(A), 叶片数目(B)和分株数目(C)

Fig. 2 (A) total stolon length, (B) total number of leaf, (C) number of ramets in the apical parts of *Alternanthera philoxeroides* under four treatments

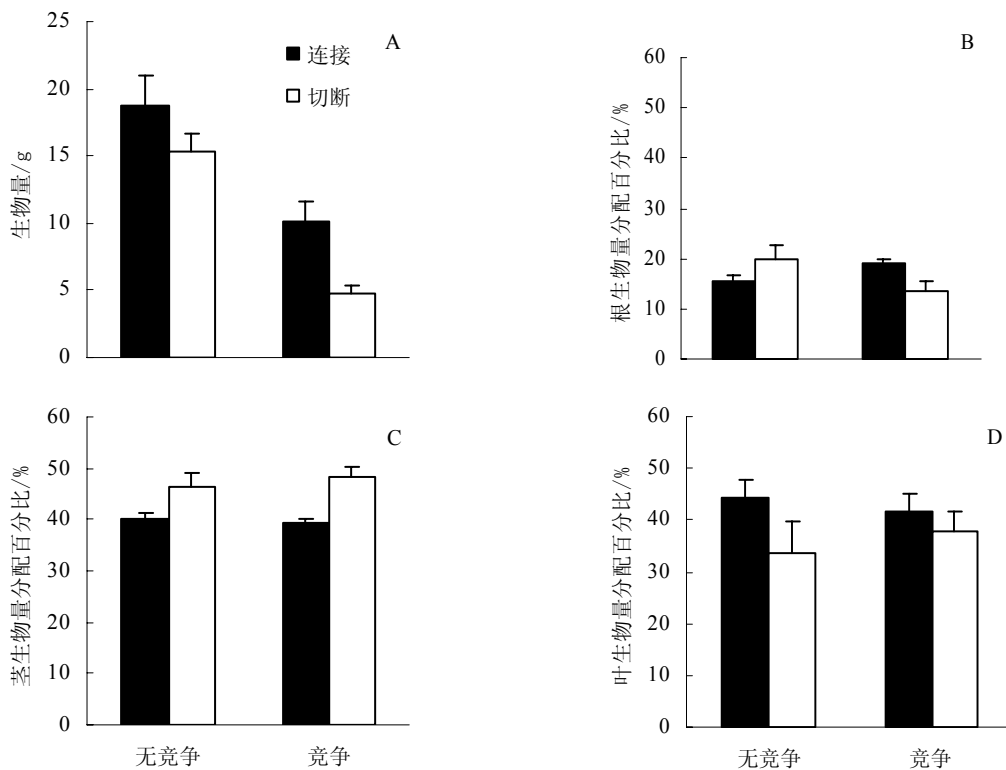


图3 四种实验处理下空心莲子草先端分株的生物量(A)和生物量分配(B, C和D)

Fig. 3 (A) Biomass and (B, C, D) percentage biomass allocation in the apical parts of *Alternanthera philoxeroides* under four treatments

空心莲子草基端分株与先端分株间的匍匐茎, 显著降低了先端分株的生物量、总匍匐茎长度、叶片数目和分株数目, 这可能缘于先端分株失去了来自基端分株的资源支持, 从而限制了先端分株的生长。上述结果预示着克隆整合对空心莲子草先端分株的扩展可能非常重要, 进而可能会影响其在自然环境中的入侵危害性。

为了争夺空间和资源, 种间竞争常会导致竞争物种的一方或双方生长受到抑制。相比无竞争条件, 当空心莲子草先端分株与北美车前生长在一起

时, 其生物量下降了46.3%~69.1%, 而总匍匐茎长度、叶片数目和分株数目等指标也分别下降了52.0%~79.2%、52.2%~77.3%和51.4%~77.6%。这表明北美车前的存在较强地抑制了空心莲子草先端分株的生长。在以往研究中, 研究者多数认为克隆整合对于克隆植物开拓空旷地、忍受胁迫环境和有效利用异质性资源非常重要, 但不会显著提高克隆植物的竞争力。例如, Peltzer^[24]在野外试验中发现, 克隆整合并没有显著提高欧洲山杨 *Populus tremuloides* Michx. 在入侵本地草原植物群落过程中

的竞争力。笔者等人^[11]在一个温室控制试验中也发现,当空心莲子草与草坪植物高羊茅 *Festuca arundinacea* Schreb. 进行竞争时,克隆整合并没有显著提高空心莲子草先端分株的竞争力。相反的, Harnett 和 Bazzaz^[25]发现切断加拿大一枝黄花分株间的根状茎连接会降低加拿大一枝黄花的种间竞争能力。在本研究中则发现克隆整合显著提高了北美车前竞争条件下空心莲子草先端分株的竞争力。对于这些差异,笔者认为主要存在以下3种原因,一是植物的竞争能力常随竞争对象、环境条件和时间迁移而发生动态变化^[26];二是不同试验中评价植物竞争力的标准存在差异;三是不同试验中对受试对象的处理存在差异。如,是否对竞争物种进行前期剪除处理,可能会潜在影响其后期的竞争能力表达。因此,今后在开展克隆整合与克隆植物竞争力相关性研究时,应该加强试验设计的统一性,从而确保试验结论的可比性。

克隆整合会显著影响克隆植物的生物量分配,这一点在以往很多研究中已经得到验证^[27-29]。本研究发现不管空心莲子草先端分株生长条件如何,切断匍匐茎均增加了其对茎的生物量投资。一种可能的解释是因为空心莲子草超出水泥池的先端分株被剪除后,植株的顶端优势被打破,空心莲子草分株上的腋芽受刺激而导致产生大量的分枝匍匐茎。本研究还发现在非竞争条件下,切断匍匐茎会增加其对根系的生物量投资,而在竞争条件下,切断匍匐茎则会减少其对根系的生物量投资。这可能是因为无竞争条件下,切断空心莲子草分株间相连的匍匐茎后,获取足够多的土壤水分和养分对此时的先端分株来说至关重要,故其会加大对根系的生物量投资。而在竞争条件下,切断分株间相连的匍匐茎后,增强先端分株地上部分的生长有利于挤占北美车前的生长空间,故其减少了对地下根系的生物量投资。总之,本研究结果预示空心莲子草的入侵性可能与其克隆整合特性密切相关。然而,要想更好地了解入侵克隆植物的入侵性,必须在今后开展更多相关试验。

参考文献:

- [1] JÓNSDÓTTIR I, WATSON M. Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource-poor environments [C]? // DE KROON H, VAN GROENENDAEL J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants. Leiden: Backbuys Publishers, 1997: 109-136.
- [2] DE KROON H, VAN GROENENDAEL J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants [M]. Leiden: Backhuys Publishers, 1997.
- [3] HARTNETT D, BAZZAZ F A. Physiological integration among intracolonial ramets in *Solidago canadensis* [J]. Ecology, 1983, 64(4): 779-788.
- [4] ALPERT P. Water sharing among ramets in a desert population of *Distichlis spicata* (Poaceae) [J]. American Journal of Botany, 1990, 77(12): 1648-1651.
- [5] YU F H, CHEN Y, DONG M. Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserina*, suffering from partial sand burial on Ordos plateau, China [J]. Evolutionary Ecology, 2002, 15(4-6): 303-318.
- [6] YU F H, DONG M, KRUSI B. Clonal integration helps *Psammochloa villosa* survive sand burial in an inland dune [J]. New Phytologist, 2004, 162 (3): 697-704.
- [7] MACK R N, SIMBERLOFF D, LONSDALE W M, et al. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control [J]. Ecological Applications, 2000, 10(3): 689-710.
- [8] MITCHELL C E, POWER A G. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens [J]. Nature, 2003, 421(6923): 625-627.
- [9] GUREVITCH J, PADILLA D K. Are invasive species a major cause of extinctions? [J]. Trends in ecology and evolution, 2004, 19(9): 470-474.
- [10] 刘建. 中国入侵植物分布格局和特性分析[D]. 济南: 山东大学, 2005:2-3.
LIU Jian. The distribution pattern and characteristics of the invasive plant species in China[D]. Jinan: Shangdong University, 2005:2-3.
- [11] WANG N, YU F H, LI P X, et al. Clonal integration affects growth, photosynthetic efficiency and biomass allocation of the alien invasive *Alternanthera philoxeroides* (Amaranthaceae) [J]. Annals of Botany, 2008, 101(5): 671-678.
- [12] WANG N, YU F H, LI P X, et al. Clonal integration supports the expansion from terrestrial to aquatic environments of the amphibious stoloniferous herb *Alternanthera philoxeroides* [J]. Plant Biology, 2009, 11 (3): 483-489.
- [13] ROILLOA S, RODRIGUEZ E S, DE LA PEÑA E, et al. Physiological integration increases the survival and growth of the clonal invader *Carpobrotus edulis* [J]. Biological Invasions, 2009,12(6): 1815-1823.
- [13] 李扬汉. 中国杂草志 [M]. 北京: 中国农业出版社, 1998: 81-82.
LI Yanghan. Weed Flora of China [M]. Beijing: China Agriculture Press,1998: 81-82.
- [15] 张彪, 金银根, 淮虎银, 等. 两种生境条件下空心莲子草叶片解剖结构比较[J]. 杂草科学, 2001, 23(4): 6-7.
ZHANG Biao, JIN Yingen, HUAI Huyin, et al. Comparison of anatomical structures of *Alternanthera philoxeroides* under two habitats[J]. Weed Science, 2001, 23(4): 6-7.
- [16] 张振详, 郑克明, 黄永生. 水花生草的危害及其防除技术[J]. 植保技术与推广, 2001, 21(4): 26-27.
ZHANG Zhenxiang, ZHENG Keming, HUANG Yongsheng. The damage and control technology of *Alternanthera philoxeroides*[J]. Plant Protection Technology and Extension, 2001, 21(4): 26-27.
- [17] 马瑞燕, 王韧. 喜旱莲子草在中国的入侵机理及其生物防治[J]. 应用与环境生物学报, 2005, 11(2): 246-250.
MA Ruiyan, WANG Ren. Invasive mechanism and biological control of alligator weed, *Alternanthera philoxeroides* (Amaranthaceae), in China[J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 2005, 11(2): 246-250.
- [18] 郭水良, 方芳. 北美车前不同种群密度下的生理指标及其适应意义 [J]. 浙江师范大学报, 2002, 25(1): 49-51.
Guo Shuilang, FANG Fang. Physiological indices of *Plantago virginica* at different population densities and their significance of adaptation to environments[J]. Journal of Zhejiang Normal University :Nat Sci, 2002, 25(1): 49-51.

- [19] KIKVIDZE Z, KHETSURIANI L, KIKODZE D. Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus [J]. *Journal of Vegetation Science*, 2006, 17(1): 77-82.
- [20] BULLOCK J M, MORTIMER A M, BEGON M. Physiological integration among tillers of *Holcus lanatus*: age-dependence and responses to clipping and competition [J]. *New Phytologist*, 1994, 128(4): 737-747.
- [21] DONG M, ALATEN B. Clonal plasticity in response to rhizome severing and heterogeneous resource supply in the rhizomatous grass *Psammochloa villosa* in an Inner Mongolian dune, China[J]. *Plant Ecology*, 1999, 141(1): 53-58.
- [22] ZHANG C, YANG C, DONG M. The significance of rhizome connection of semi-shrub *Hedysarum laeve* in an Inner Mongolian dune, China[J]. *Acta Oecologica*, 2002, 23(2): 109-114.
- [23] BŘEZINA S, KOUBEK T, MUNZBERGOVA Z, et al. Ecological benefits of integration of *Calamagrostis epigejos* ramets under field conditions [J]. *Flora*, 2006, 201(6): 461-467.
- [24] 樊江文, 钟华平, 杜占池, 等. 草地植物竞争的研究[J]. *草业学报*, 2004, 13(3): 1-8.
- FAN Jiangwen, ZHONG Huaping, DU Zhanchi, et al. Competition of pasture plants [J]. *Acta Prataculturae Sinica*, 2004, 13(3): 1-8.
- [25] PELTZER D A. Does clonal integration improve competitive ability? A test using aspen (*Populus tremuloides* [Salicaceae]) invasion into prairie [J]. *American Journal of Botany*, 2002, 89(3): 494-499.
- [26] HARTNETT D C, BAZZAZ F A. The integration of neighbourhood effects by clonal genets in *Solidago canadensis* [J]. *Journal of Ecology*, 1985, 73(2): 415-427.
- [27] STUEFER J F, DE KROON H, DURING H J. Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labor in a clonal plant [J]. *Functional Ecology*, 1996, 10(3): 328-334.
- [28] STUEFER J F, DURING H J, DE KROON H. High benefits of clonal integration in two stoloniferous species, in response to heterogeneous light environments [J]. *Journal of Ecology*, 1994, 82(3): 511-518.
- [29] ROILLOA S R, RETUERTO R. Responses of the clonal *Fragaria vesca* to microtopographic heterogeneity under different water and light conditions [J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2007, 61(1): 1-9.

Clonal integration increased the competitive ability of invasive plant *Alternanthera philoxeroides* to *Plantago virginica*

WANG Ning^{1,2}

1. School of Life Science, Jinggangshan University, Ji'an 343009, China ;

2. Research Center for Ecoenvironment of JinggangShan, Ji'an 343009, China

Abstract: The apical fragment of the invasive clonal plant *Alternanthera philoxeroides* (Mart.) Griseb. was grown either with or without *Plantago virginica* L., and the stolon attached to its basal fragment grown alone was either severed or left intact. The purpose of this study was to test effects of clonal integration on the growth and competitive ability of *A. philoxeroides*. Clonal integration significantly increased biomass, total length of stolons, number of leaves, number of ramets but decreased biomass allocation to stolons of the apical fragment of *A. philoxeroides*, regardless of with or without competitors. Clonal integration greatly increased the competitive ability of *A. philoxeroides*. The interspecific competition reduced the growth of *A. philoxeroides*, but did not affect its biomass allocation. These results suggest that clonal integration can increase the growth and competitive ability of invasive clonal plants and thus affect their invasiveness.

Key words: invasive plant; clonal integration; *Alternanthera philoxeroides*; *Plantago virginica*; competitive ability