



克隆植物生境选择研究进展

权佳馨¹, 刘 晓¹, 岳 明^{1,2}

(1. 西北大学 西部资源生物及现代生物技术教育部重点实验室, 陕西 西安 710069;
2. 陕西省西安植物园 陕西省植物资源保护与利用工程技术研究中心, 陕西 西安 710061)

摘要 自然环境中的资源通常呈现出异质性分布模式。克隆植物在应对不均匀分布的资源时,能够有选择地放置其新生分株来实现对新生境的占领,以此提高整个基株的适应能力和竞争力,从而有效地利用斑块状分布的资源。此外,克隆植物在维持群落生产力和稳定性方面也发挥着关键作用。近年来,对异质性资源环境中克隆植物的生境选择研究备受关注。在介绍生境选择和觅食行为的基础上,从克隆植物养分吸收结构的选择性放置、生长构型和生物量分配模式3方面阐述了克隆植物生境选择行为的表现和方式,并从克隆植物如何感知周围环境信息、克隆整合是否影响植物生境选择以及表观遗传记忆对生境选择行为的调控等方面,对相关领域主要的研究进行综述和探讨,并提出了克隆植物生境选择研究中值得关注的方向,希望能够为深入理解植物的生境选择行为提供一个新的视角。

关键词 觅食行为;生境选择;资源异质性;表型可塑性

中图分类号: Q14 **DOI**: 10.16152/j.cnki.xdxzbz.2024-05-007

Advances in clonal plant habitat selection research

QUAN Jiaxin¹, LIU Xiao¹, YUE Ming^{1,2}

(1. Key Laboratory of Resource Biology and Biotechnology in Western China, Ministry of Education, Northwest University, Xi'an 710069, China;

2. Shaanxi Engineering Research Centre for Conservation and Utilization of Botanical Resources, Xi'an Botanical Garden of Shaanxi Province, Xi'an 710061, China)

Abstract In natural ecosystems, the essential resources usually exhibit heterogeneous distribution pattern. Clonal plants can effectively utilize the patchy distribution of resources by selectively placing their new offspring ramets to occupy new habitats, thereby enhancing the adaptability of the entire clone and consequently increasing its competitiveness. Additionally, clonal plants are crucial in maintaining community productivity and stability. Therefore, in recent years, researchers have paid a lot of attention to studies on habitat selection by clonal plants in heterogeneous resource environments. This review, building upon the fundamentals of habitat selection and foraging behavior, elaborates on the performance and patterns of clonal plant habitat selection from three perspectives: The selective placement of nutrient-absorbing structures, growth patterns, and bio-

收稿日期: 2024-08-01

基金项目: 国家自然科学基金青年项目(32201295); 陕西省科技厅重点产业链项目(2020ZDLSF0-01)。

第一作者: 权佳馨, 女, 博士, 讲师, 从事克隆植物生态学和植物表观遗传学研究, jiaxinquan007@163.com。

通信作者: 岳明, 男, 博士, 教授, 博士生导师, 从事植被生态学及植物生理生态学研究, yueming@nwu.edu.cn。

mass allocation. The review encompasses recent studies in the field, addressing how clonal plants perceive environmental information, the mechanisms through which clonal integration influences plant habitat selection, and the regulation of habitat selection behavior by epigenetic memory. Also, explores and suggests promising directions for further research in clonal plant habitat selection, aiming to provide a new perspective for a comprehensive understanding of plant habitat selection behavior.

Keywords foraging behaviour; habitat selection; resource heterogeneity; phenotypic plasticity

“觅食行为”和“生境选择”最初来源于动物学,用来描述动物应对异质性环境时所表现出的适应性方式^[1]。1954 年,Bray 在研究植物养分利用时,考虑到土壤养分受限情况下,植物可能会通过调整根系来“觅食”土壤中的养分,因此,将“觅食行为”用来描述植物的养分获取^[2]。随着觅食行为在植物生态学领域的应用,研究者重新定义了“觅食行为”,并给出了对动物和植物通用的描述,指生物体在其生长环境内促进对必须资源的获取时进行搜寻和分枝的过程^[3-5],强调行为的动态性。国内学者董鸣对植物的觅食行为进行了详细的阐述,提出其本质是基于资源分配,具体表现为植物的资源吸收结构在水平和垂直方向上的可塑性调节,旨在最终优化资源获取策略,以最大化益-耗比来增进物种的适合度^[6-7]。

自然环境中的资源通常呈现出异质性斑块状分布^[8-11]。植物能够感知环境中不同区域的异质性及其差异,并根据空间资源分布差异有选择地调整其资源获取结构,从而表现出“空间上的拓展”及“对新生境的选择”,进而适应这种异质性环境^[9,12-14]。与动物不同,高等维管植物通常采用叶和茎进行光合作用或通过根系等器官获取土壤养分^[15]。因此,植物应对自然界必需资源(光照、水分、养分等)的分布不均时,可能会诱导植物在形态结构和生理上做出改变^[5]。比较来说,觅食行为可视作植物生境选择的一种重要表现形式。然而,觅食行为倾向于描述植物获取养分或必需资源的过程,而生境选择还包括对非养分环

境(非必需资源,如毒性、非生物胁迫)的避让行为。因此,我们将与觅食行为相关的研究作为生境选择研究的一部分,在下文中皆使用生境选择一词。

克隆植物在全球范围内广泛分布,几乎存在于所有生态系统当中^[15],影响着植物群落生物组成以及生态系统的结构与功能^[16]。相对于非克隆植物而言,克隆植物具备可“移动”的能力^[13],兼具非克隆植物的特质和克隆繁殖的独特性。它们通过生境选择,有效地利用资源,减少风险,扩展生长空间,甚至可以生长于对非克隆植物来说致死的条件中。对克隆植物生境选择的研究将有助于全面理解植物的行为。

自 1985 年 Salzman 报道了西方豚草(*Ambrosia psilostachya*)在异质性盐分环境中会优先定植于非盐斑块的研究发现后,克隆植物的生境行为逐渐引起植物生态学家们的兴趣^[17]。此后的大量研究证实,克隆植物可以根据异质环境中生境斑块的质量差异,有选择地将新生的分株定植在即将生长到的斑块,表现出强大的基株扩展能力和占领能力^[16,18-19]。这一行为提高了整个克隆基株的资源利用效率和适合度^[17,20-23]。根据资源和环境的异质性,克隆植物的觅食行为在资源受限和非受限情况下有不同的表现(见图 1)。将克隆植物作为研究对象,深入探究它们在应对不同生境所表现出的生态适应对策已经成为一个备受关注的研究领域,且取得了显著的进展^[21-25]。

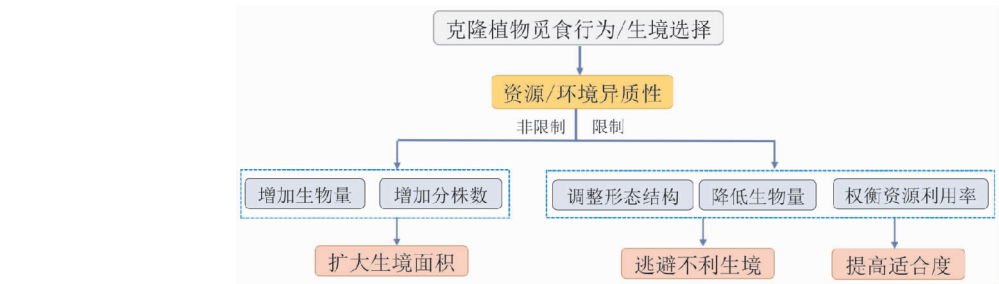


图 1 克隆植物生境选择/觅食行为的方式
Fig. 1 Patterns of habitat selection/foraging behaviour of clonal plants

1 克隆植物生境选择的表现/方式

1.1 养分吸收结构的选择性放置

相比于非克隆植物,克隆植物可以产生多个潜在生理独立的分株,其养分吸收分为独立单元(各分株)和整个克隆基株的觅食^[6]。众多研究指出,克隆植物通过选择性放置分株,调整分株的形态及位置来适应资源分布不均匀的环境,生根分株倾向于定植在资源较好的斑块中^[26]。例如,在应对林冠光资源的异质性时,雷竹(*Phyllostachys praecox* ‘*Prevernalis*’)表现出将更多的分株置于光资源充足的斑块,而箭竹(*Fargesia spathacea*)、紫耳箭竹(*F. decurvata*)的分株分布则随光照强度变化而改变^[27];天胡荽(*Hydrocotyle bonariensis*)将更多的分株分布在光照充足且无遮荫的斑块内^[28];类似地,异质性光照和养分环境中的赖草(*Leymus secalinus*)和苦草(*Vallisneria spiralis*)倾向于将更多分株定植到光照充足、养分条件适宜的斑块内^[23, 29];欧活血丹(*Glechoma hederacea*)相比于生长在低养分斑块中,其在高养分斑块中产生更多的根生物量,且分株的形态特化在高养分对比度环境中更加明显^[30]。

在自然界中,不论是植物生长所需要的必需资源还是非必需资源,都呈现出均匀分布现象。例如,野草莓(*Fragaria vesca*)在铜污染和非污染的斑块环境中,表现出新生分株倾向于选择在没有污染的斑块中生根,并且在土壤条件较好的斑块中产生更多分株^[21-22];西方豚草(*A. psilostachya*)倾向于将其分株放置在非盐的土壤斑块中^[17]。更有研究指出草原土壤环境中的盐碱异质性分布格局是促进羊草(*Leymus chinensis*)在其生长空间中进行扩张的首要且重要的驱动因素^[31]。笔者所在实验室对克隆植物蛇莓(*Duchesnea indica*)的研究显示,生长于铅污染斑块中的蛇莓亲本产生的新生子代分株可以通过扩张生长的方式逃避铅污染斑块生境,生根分株多定植在无铅污染的斑块中,实现了对异质性生境的选择^[32]。尽管如此,也有报道部分克隆植物并未展出生境选择的行为,例如在异质性养分环境中生长的筋骨草(*Ajuga ciliata*)^[33]以及异质性铜污染环境生长的苦草(*V. Spiralis*)^[34],其觅食器官均表现出随机生长模式。

1.2 生长构型

生长在异质性环境中的克隆植物可以通过改变分枝强度、间隔子长度和分枝角度等方式来实现对生境的选择,它们可以在养分充足的生境斑块形成更多的根^[35],通过调整分枝角度来避免遮荫,获取光照,也可以通过伸长或缩短匍匐茎或根茎等间隔子的长度,有目的地将分株定植于养分水平较高的生境中^[17, 23]。此外,它们还可以通过改变子代的生长方式,选择占据光照充足的环境或躲避光照不足的环境^[36]。

因此,在应对环境异质性时,不同物种有不同的表现。对聚花过路黄(*Lysimachia congestiflora*)的克隆构型的研究显示,其分枝强度随环境中光照强度的增强而增加,在异质程度高的光照生境中表现出高分枝强度,生成更多且短的间隔子,从而形成密集的分株构型^[37]。同样地,扁秆荆三棱(*Bolboschoenus planiculmis*)通过增加分枝强度,缩短间隔子长度,把较多的新生分株放置在高养分斑块中来应对异质性养分环境^[24]。相反,淫羊藿(*Epimedium brevicornu*)在林下弱光环境中形成了矮而密集的分株种群,采取了增加分枝强度和间隔子长度来应对弱光环境的生长策略^[38]。类似地,鹅绒委陵菜(*Potentilla anserine*)在应对异质性土壤氮分布时,通过提高匍匐茎生长速率并增加匍匐茎长度以“逃避”缺氮斑块^[39]。此外,改变分枝角度也是克隆植物适应环境异质性的一种方式,例如,匍匐茎克隆植物蛇莓(*D. indica*)和根茎克隆植物羊草(*L. chinensis*)的分枝角度会随着环境资源可利用性程度发生改变,资源的可利用性与分枝角度呈现出负相关^[40-41]。水生植物微齿眼子菜(*Potamogeton maakianus*)在异质性水生生境中,通过减小分枝角度提高光资源的可利用性,以适应异质性遮荫环境^[14]。松叶毛茛(*Ranunculus reptans*)在异质性光环境中则通过调整与第一个匍匐茎节间的垂直角度和长度来作出响应^[20]。

综合来看,植物在探测周围生境的过程中,通过调整其整个基株的构型而表现出不同的生长模式^[42],包括通过生长出更多的分枝并缩短间隔子长度,将更多新生分株定植在富养资源斑块中,增加基株的资源利用率,形成“密集生长”的模式^[43](见图2)。与此相反,在面对贫养资源生境时,新生分株则通过减少分枝并伸长间隔子来逃避不利生境斑块,形成“扩展生长”的模式^[44-45]。

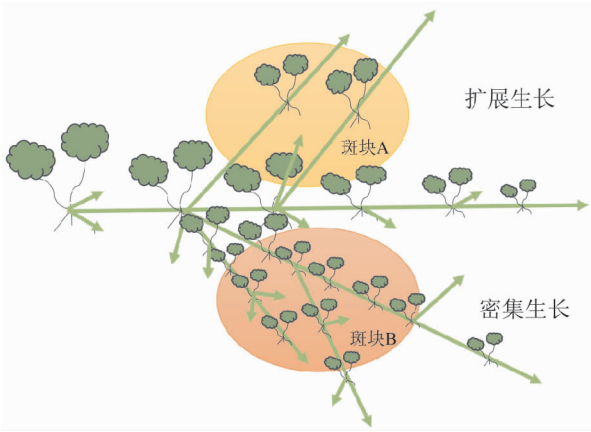


图 2 克隆植物生境选择的 2 种策略

Fig. 2 Two strategies for habitat selection of clonal plants

1.3 生物量分配模式

克隆植物也会根据其在异质性环境中占据的资源是否有利,调整生物量分配,从而以不同的生物量分配策略来利用异质性分布的资源,形成了 3 种生境选择策略,即在有利资源斑块中投入高生物量的“进入策略”、不利资源斑块中减少分株生物量分配的“逃避策略”,以及整个克隆基株 2 种策略兼具的混合策略^[11-12,14],以此来提高基株适合度^[46]。

已有研究证实许多克隆植物可以通过调整生物量分配来适应异质性环境,促使其更好地在异质性环境中生长^[47-48]。例如,匍匐茎克隆植物野草莓(*F. vesca*)和欧活血丹(*G. hederacea*)以及根茎克隆植物赖草(*L. secalinus*)和假苇拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)均表现出在异质性养分和光照环境中的生长优势^[49]。资源环境的异质性使得野草莓(*F. vesca*)的近端、远端以及整个植株的生物量和分株数均显著增加,并且,光照和养分不同匹配的情况下,其对地上和地下生物量的分配明显表现不同^[50],欧活血丹(*G. hederacea*)在不同异质性尺度的养分条件下也表现出生物量分配的变化^[51-52],赖草(*L. secalinus*)通过减少单株生物量和增加芽的数目来适应水分异质性,而假苇拂子茅(*Calamagrostis pseudophragmites*)通过增加地下生物量(根茎生物量、根生物量)和芽生物量来适应水分异质性^[49]。在异质性毒性环境中,铜污染处理野草莓(*F. vesca*),其子代采取产生更多分枝并增加在无污染斑块中的生物量来应对异质污染环境,然而,在经过若干世代后,这种生物量分配策略的表现明显减弱^[21]。这一结果为克隆植物应对异质性环境时的生物量分

配策略具有时效性提供了证据。

此外,资源或环境异质性的程度也影响着克隆植物在必需资源或不利的毒性环境中的生物量分配。高对比度斑块有助于提升植物的整体表现^[13],即异质程度高会促进植株的生物量增长^[32,53]。甚至有研究指出,在高对比度斑块环境中,入侵克隆植物比本地克隆植物具有更强的劳动分工能力,能够更有效地利用资源^[54]。当然,斑块大小也会影响克隆植物的生物量分配及其探测周围环境的成本。鹅绒委陵菜(*P. anserine*)种群在较大斑块尺度空间中的拓展速率明显低于其在较小斑块尺度中的生长,反映了小的斑块间距便于新生分株对不利生境和有利生境进行迅速的“逃避”和“搜寻”^[39, 55]。也有研究指出,大的斑块尺度会使植物在探寻新斑块时耗费更多的时间和能量,增加觅食成本^[56],而在小的斑块尺度中克隆植物则会积累更多的生物量^[57]。由于物种间的差异性,也有研究发现异质性养分环境中的白车轴草(*Trifolium repens*)仅表现出根系觅食现象,但斑块尺度不影响其地下部分的觅食行为,却影响地上部分的觅食行为^[58]。

2 克隆植物生境选择的机理

2.1 感知环境信息的方式

Schellner 是较早研究克隆植物生境选择行为的学者之一,他曾指出克隆植物的茎尖也许能感应到高浓度的养分、水分可利用性或者光通量,从而提高分株放置在有利生境中的几率^[59]。Wijesinghe 等观察到匍匐茎植物欧活血丹(*G. hederacea*)最初将一些分株延伸到有利和不利的斑块中,显然是为了衡量局域生境的质量^[30]。另外,Salzman 曾解释了生境选择的可能机制,即分株优先进入不利斑块可能引起向不利斑块中生长的分株降低资源分配^[17]。Wijesinghe 等随后在研究欧活血丹(*G. hederacea*)时进一步指出,植物对环境质量具有敏锐的感知能力,并能通过觅食行为和局部形态特化做出响应^[30]。随着克隆植物觅食行为研究的进展,Roiloa 等提出高的空气湿度会促进植株根形成,所以与土壤类型相对应的空气湿度可能是解释野草莓(*F. vesca*)分株选择性定植的机制^[22],而铜污染对野草莓根伸长的毒性效应则是其分株选择性定植的另一个原因^[21]。然而,这些研究都是基于植物能感受环境信息且

进行推测,并没有直接证据。Waters 等的研究对这一问题起重要推进作用,他们发现野草莓能够感受到土壤挥发物(VOC),从而辨别各生境斑块的质量,进而调节其根生物量以及匍匐茎的生长方向^[60]。他们将土壤化学引入研究中,进一步探究是什么类型的土壤挥发物会影响植物的生长构型。结果显示,羧酸化合物可能会调控野草莓匍匐茎的伸长以及茎尖生长方向,而醛、酮和单萜类挥发物可能会抑制匍匐茎伸长^[60]。土壤挥发物确实诱导了该物种茎尖端对周围土壤斑块的探索^[60]。

2.2 克隆整合

“克隆整合”是区分克隆植物与非克隆植物的重要属性,也是克隆植物具备竞争优势的重要原因之一^[16]。由于环境异质性的普遍存在,使得同一植株上的分株通常处在不同质量斑块中。克隆分株通过间隔子保持长时间相连并运输养分资源,也就是说,各级分株的养分资源和信号等都可以通过间隔子实现共享,从而实现了资源和信息的整合^[61-63]。有研究者推测克隆整合是影响克隆植物预测环境异质性和维持群落多样性的后果,克隆植物接收来自不同生境斑块的环境信息后,克隆整合在其应对环境因子的响应中发挥着关键作用^[64]。Louăpre 等研究了委陵菜(*Potentilla reptans* 和 *P. anserine*) 在异质性养分斑块中的生境选择行为,他们发现新生分株是选择生根定植在当前斑块还是继续伸长匍匐茎,是在其整合当前生境信息和亲本生境信息后决定的^[65]。如果新生分株的局部生境斑块的环境作为“外在驱动力”影响其行为,分株间的克隆整合可能是影响其子代行为的“内在驱动力”^[20]。

克隆整合增强了克隆植物对异质性生境的适应能力^[66-69]。相连分株可分为供体分株和受体分株,Meta-分析显示,在异质环境中,整合有利于受体分株生长得更好,表现在株高、节间长度以及生理性状的增加和提高^[70],有助于受体分株的子代分株逃离当前受体分株所在的胁迫斑块^[71]。因此,克隆整合可能会改变新生分株的放置策略^[70,72]。研究表明,异质性环境中,高水分/养分斑块中供体分株的根系生物量分配增加,而高光斑中供体分株的根系生物量分配降低,都反映出克隆整合对其应对异质性环境所做出的调整,且生物量分配变化可能有助于整个克隆植株的生长和空间扩张^[73]。例如,异质性氮或光分布

环境中,喜旱莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)通过共享分株间的氮和光资源,提高了整个克隆基株的总生物量,促进克隆植物对生境的选择能力^[74];野草莓(*F. vesca*)通过克隆整合,提高低资源斑块中的光合速率来更好地利用资源^[75]。在探讨异质环境中有利斑块的占比如何影响克隆植物的觅食效率时,研究者使用动态模型来模拟异质性斑块的大小和距离对克隆植物生长和觅食的影响,结果发现,分株之间的克隆整合程度即使在很短的距离内也很重要,因为它可以强烈影响觅食的效率^[12],重申了子、母分株之间的克隆整合对于生境选择的重要性。而在验证克隆整合是否影响异质性环境中3种克隆植物香菇草(*Hydrocotyle vulgaris*)、蛇莓(*D. indica*)和活血丹(*Glechoma longituba*)生长的研究中发现,克隆整合可以改变克隆植物的觅食反应是因种而异的。例如,整合未影响香菇草的觅食反应,而影响了活血丹子代根、茎的觅食反应以及蛇莓子代根的觅食反应^[76]。

克隆整合和土壤微生物之间也存在着相互影响。研究发现,克隆整合导致微生物固氮螺菌在草莓(*Fragaria ananassa*)分株之间传递,从而对其在新生境中的探测能力产生影响^[63]。在异质性光照条件下,克隆整合影响了处在低光斑块中分株的根际微生物群落组成,促进根部对土壤碳、氮的同化和吸收,并且改变了异质条件下苦草(*V. Spiralis*)邻近植物的生长和根际微生物群落^[25,77-79]。可见,克隆整合在促进养分循环、改变生境异质性以及影响种间相互作用甚至群落结构方面均发挥着重要作用。然而,也有研究显示,即使石油污染会显著改变克隆植物芦苇(*Phragmites australis*)的土壤微生物动态,但其分株间不存在由微生物的整合促进的养分吸收现象^[80]。因此,克隆植物的生长与克隆整合对真菌和菌根物种多样性的影响可能依赖于植物种类和环境类型^[81]。对微生物促进分株间克隆整合方面的研究仍需进一步探索。尽管有较多研究已经证实克隆整合对于异质环境中克隆植物的生境选择产生影响,但潜在的生理机制尚需进一步阐明。

2.3 表观遗传介导的亲本记忆

克隆植物的生长行为不仅受当前环境的影响,而且还可能受到亲本世代的影响,即亲本的环境的“印记”可能会影响子代的适应性^[82](见图3)。研究指出子代生长到与亲本一致的环境中

时,其根系觅食方式会发生改变^[14,83]。由于克隆植物较多地通过无性方式进行繁殖,避免了环境所诱导的记忆信息在有性繁殖过程中被重置,因此,与非克隆物种相比,克隆植物被认为可以更好地保持其与环境相互作用所形成的记忆^[84],环境诱导的记忆不仅可以在克隆植物的世代内长期存在,也有可能成为可遗传的跨世代记忆,从而改变后代的植物-环境相互作用^[85-89]。

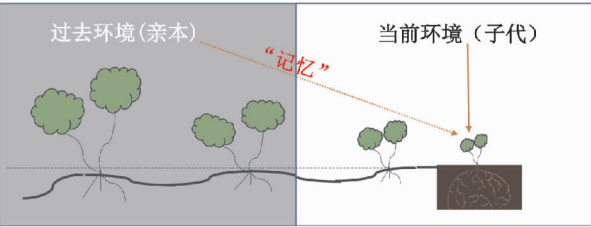


图 3 克隆植物亲本“记忆”对子代生长的影响

Fig.3 Parental "memory" of the clonal plants affects the growth of their offspring

跨代效应由表观遗传变异所介导,在一定程度上影响着克隆植物的生长和行为^[90-91]。众多研究指出,克隆植物与环境相互作用所触发的记忆及其所调控的跨世代的表型可塑性和适应性变化被认为是克隆植物广泛分布的原因^[91-92]。而 DNA 甲基化作为表观遗传修饰最重要的形式之一,Bian 等指出 DNA 胞嘧啶甲基化水平的提高,可能会启动克隆植物的无性繁殖机制,增加无性系种群的规模,有助于其适应异质性生境^[93]。研究显示,处于干旱、高盐和遮荫等胁迫环境中的克隆植物均会产生亲本记忆,对胁迫的记忆可以进一步影响其子代分株的生长、生物量分配甚至生境选择行为^[94-95]。因此,“胁迫记忆”对克隆植物的生境选择过程的影响具有重要的研究意义。

亲本环境记忆对其克隆后代环境适应性的影响备受关注。例如,Latzel 等对克隆植物野草莓(*F. vesca*)进行光照和养分记忆的训练后,其子代应对异质性环境的资源利用率显著提高^[96]。Dong 等对克隆植物空心莲子草(*Alternanthera philoxeroides*)的研究发现,对亲本的避荫效应可以通过克隆繁殖的方式传递给子代,并且改变了子代的形态及生长,且亲本甲基化的变化影响子代对于遮荫环境的响应^[97]。笔者所在课题组曾对紫外线 B (UV-B) 辐射是否触发表观遗传记忆并影响克隆植物活血丹(*G. longituba*) 在异质 UV-B 辐射环境中的生境选择行为进行研究。结果发现,经历过 UV-B 辐射的亲本分株的子代分株选择生

长到对照光斑块中的比例(88.46%)显著高于生长到 UV-B 辐射斑块中的比例(11.54%),表现出对 UV-B 辐射斑块的“逃避策略”^[9,98]。并且,根据亲本和子代的 DNA 甲基化水平分析显示,活血丹对先前环境的记忆使其子代能够更好地与异质环境相互作用,这种记忆至少部分基于可遗传的表观遗传变异^[98]。UV-B 辐射诱导的亲本记忆甚至可以调控植物在异质性光环境中的选择行为,抑制其避荫反应,表现出克隆子代对未来 UV-B 胁迫的预调节。尽管只有亲本受到 UV-B 辐射的影响,其后代却似乎能够感知到亲本的高 UV-B 环境,然后避开该环境,匍匐茎更早地向遮荫斑块发生弯曲,并在非 UV-B 辐射斑块分配更多的生物量^[99]。此外,子代的表现也因亲本辐射强度而异,例如,经历过高 UV-B 辐射的亲本,其后代在遮荫环境下的避荫反应响应受到抑制,其匍匐茎和节间更短,而低辐射亲本的无性系在遮荫环境下的节间更长,表现出不同的生长模式^[99-100]。

3 展望

目前对克隆植物生境选择的研究,从表型可塑性、生理整合、进化生物学和生境适应性等方面均取得了较显著的进展。未来对以下问题的关注将有助于推动克隆植物生境选择研究的发展。

1) 由于克隆植物的生境选择研究存在物种和环境资源特异性^[101-102],因此,需要在更多物种和生境类型中进一步探究。此外,异质性环境的斑块尺度很大程度上影响植物对环境的探测,因此,量化异质性斑块的尺度大小将有助于研究的开展。

2) 对克隆植物生境选择行为建立理论模型,可以打破实验周期短和植物寿命长的局限性,理论模型可以设置分株扩散的不同范围以及多种环境变化因素,有助于全面预测和评价异质性斑块尺度大小和资源水平高低对克隆分株扩展生长行为的影响。

3) 克隆分株之间共享资源和信息决定着整个基株的扩展和生长^[92]。克隆植物在探测环境过程中,克隆整合在多大程度上影响了其环境适应性? 土壤微生物以及信号分子(如一氧化氮)^[103]是否参与克隆分株间的整合从而影响生境选择需要进一步研究。

4) 有性繁殖和克隆繁殖之间存在权衡,兼有

有性繁殖和无性繁殖的克隆植物如何进行资源分配,繁殖权衡如何进一步影响其对异质性生境的适应?这种适应是否取决于基因组可塑性或表观遗传反应的功能?

5)探究入侵克隆植物和本地克隆植物在适应异质性环境中的差异有助于揭示植物入侵的机制,为防控外来生物入侵以及修复退化生态系统提供理论依据。

6)克隆植物生境选择行为很可能受到亲本环境诱导的表观遗传记忆的调控。然而,表观遗传记忆在跨世代传递的过程中会逐渐削弱^[90],为了使记忆有利于植物的生态适应性,植物必须在形成并保持记忆以及重置记忆之间取得平衡^[104]。因此,在资源异质性环境中表观遗传记忆在植物预知未来环境中发挥的作用值得深入研究。

参考文献

- [1] 葛小芳,孟凡露,王朋,等. 大兴安岭驯鹿(*Rangifer tarandus*)的春季生境选择[J]. 生态学报, 2015, 35(15): 5000-5008.
GE X F, MENG F L, WANG P, et al. The spring habitat selection of reindeer (*Rangifer tarandus*) in Great Xing'anling of China[J]. Acta Ecologica Sinica, 2015, 35(15): 5000-5008.
- [2] BRAY R H. A nutrient mobility concept of soil-plant relationships [J]. Soil Science, 1954, 78(1): 9-22.
- [3] SLADE A J, HUTCHINGS M J. The effects of light intensity on foraging in the clonal herb *Glechoma hederacea* [J]. The Journal of Ecology, 1987, 75 (3): 639-650.
- [4] DE KROON H, HUTCHINGS M J. Morphological plasticity in clonal plants: The foraging concept reconsidered [J]. The Journal of Ecology, 1995, 83(1): 143-152.
- [5] HUTCHINGS M J, DE KROON H. Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition [J]. Advances in Ecological Research, 1994, 25: 159-238.
- [6] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为[J]. 植物学报, 1996, 38(10): 828-835.
DONG M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: Foraging behavior[J]. Acta Botanica Sinica, 1996, 38(10): 828-835.
- [7] 王艳红,王珂,邢福. 匍匐茎草本植物形态可塑性、整合作用与觅食行为研究进展[J]. 生态学杂志, 2005, 24(1): 70-74.
WANG Y H, WANG K, XING F. Advances of studies on the morphological plasticity, integration and foraging behavior of stoloniferous herbaceous plants [J]. Chinese Journal of Ecology, 2005, 24(1): 70-74.
- [8] HUTCHINGS M J, WIJESINGHE D K. Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants [J]. Trends in Ecology and Evolution, 1997, 12: 390-394.
- [9] 权佳馨. 亲本环境对克隆植物生境选择策略的影响及表观遗传记忆的调控效应[D]. 西安: 西北大学, 2021.
- [10] GARCÍA-PALACIOS P, MAESTRE FT, BARDGETT RD, et al. Plant responses to soil heterogeneity and global environmental change [J]. Journal of Ecology, 2012, 100(6): 1303-1314.
- [11] XUE W, HUANG L, YU F H, et al. Intraspecific aggregation and soil heterogeneity: Competitive interactions of two clonal plants with contrasting spatial architecture [J]. Plant and Soil, 2018, 425 (1/2): 231-240.
- [12] OBORNY B, HUBAI G. Patch size and distance: Modeling habitat structure from the perspective of clonal growth [J]. Annals of Botany, 2014, 114(2): 389-398.
- [13] WANG Y J, SHI X P, MENG X F, et al. Effects of spatial patch arrangement and scale of covarying resources on growth and intraspecific competition of a clonal plant [J]. Frontiers in Plant Science, 2016, 7: 753.
- [14] WANG T, LI X, LIU C H, et al. The compromising foraging of a clonal submerged plant in variable environments of substrate type and light condition: A simulation study [J]. Journal of Plant Ecology, 2017, 10(3): 538-545.
- [15] GRIME J P. The role of plasticity in exploiting environmental heterogeneity [M] // Exploitation of Environmental Heterogeneity by Plants: Ecophysiological Processes Above and Belowground. San Diego CA: Academic Press, 1994: 1-19.
- [16] 董鸣. 克隆植物生态学 [M]. 北京: 科学出版社, 2011.
- [17] SALZMAN A G. Habitat selection in a clonal plant [J]. Science, 1985, 228(4699): 603-605.
- [18] 宋姗姗. 异质性 Pb 污染环境中克隆植物生境选择的表观遗传学机制 [D]. 西安: 西北大学, 2019.
- [19] 陈劲松,董鸣,于丹,等. 资源交互斑块性生境中两种不同分枝型匍匐茎植物的克隆内分工 [J]. 生态学报, 2004, 24(5): 920-924.
CHEN J S, DONG M, YU D, et al. Intraclonal spatial

- division of labour in two stoloniferous plants with different branching type in response to reciprocal patchiness of resources [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2004, 24(5): 920-924.
- [20] BAZZAZ F A. Habitat selection in plants [J]. *The American Naturalist*, 1991, 137: 116-130.
- [21] ROILLOA S R, RETUERTO R. Development, photosynthetic activity and habitat selection of the clonal plant *Fragaria vesca* growing in copper-polluted soil [J]. *Functional Plant Biology*, 2006, 33: 961-971.
- [22] ROILLOA S R, RETUERTO R. Small-scale heterogeneity in soil quality influences photosynthetic efficiency and habitat selection in a clonal plant [J]. *Annals of Botany*, 2006, 98(5): 1043-1052.
- [23] XIAO K Y, YU D, WANG J W, et al. Habitat selection in spatially heterogeneous environments: A test of foraging behaviour in the clonal submerged macrophyte *Vallisneria spiralis* [J]. *Freshwater Biology*, 2006, 51(8): 1552-1559.
- [24] 彭一可, 罗芳丽, 李红丽, 等. 根状茎型植物扁秆荆三棱对土壤养分异质性尺度和对比度的生长响应 [J]. *植物生态学报*, 2013, 37(4): 335-343.
- PENG Y K, LUO F L, LI H L, et al. Growth responses of a rhizomatous herb *Bolboschoenus planiculmis* to scale and contrast of soil nutrient heterogeneity [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2013, 37(4): 335-343.
- [25] LI Y, CHEN J S, XUE G, et al. Effect of clonal integration on nitrogen cycling in rhizosphere of rhizomatous clonal plant, *Phyllostachys bisetii*, under heterogeneous light [J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 628: 594-602.
- [26] SUTHERLAND W J, STILLMAN R A. The foraging tactics of plants [J]. *Oikos*, 1988, 52(3): 239-244.
- [27] 张盟, 李磊, 柳佳莹, 等. 不同林冠环境下竹类植物表型可塑性研究进展 [J]. *世界林业研究*, 2022, 35(1): 21-25.
- ZHANG M, LI L, LIU J Y, et al. Research progress on phenotypic plasticity of *bamboo* in different forest canopy conditions [J]. *World Forestry Research*, 2022, 35(1): 21-25.
- [28] EVANS J P, CAIN M L. A spatially explicit test of foraging behavior in a clonal plant [J]. *Ecology*, 1996, 76: 1147-1155.
- [29] YE X H, GAO S Q, LIU Z L, et al. Multiple adaptations to light and nutrient heterogeneity in the clonal plant *Leymus secalinus* with a combined growth form [J]. *Flora*, 2015, 213: 49-56.
- [30] WIJESINGHE D K, HUTCHINGS M J. The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: The interactions between patch contrast and patch scale [J]. *Journal of Ecology*, 1999, 87(5): 860-872.
- [31] QU L H, LIU J, YANG J Y, et al. Soil saline-alkali heterogeneity is an important factor driving the spatial expansion of clonal plant in grassland [J]. *Frontiers in Environmental Science*, 2023, 10: 1106825.
- [32] QUAN J X, ZHANG X Y, SONG S S, et al. Clonal plant *Duchesnea indica* focke forms an effective survival strategy in different degrees of Pb-contaminated environments [J]. *Plant Ecology*, 2018, 219(11): 1315-1327.
- [33] MARTÍNKOVÁ J, KLIMEŠ A, KLIMEŠOVÁ J. No evidence for nutrient foraging in root-sprouting clonal plants [J]. *Basic & Applied Ecology*, 2018, 28: 27-36.
- [34] YAN X, WANG H W, WANG Q F, et al. Risk spreading, habitat selection and division of biomass in a submerged clonal plant: Responses to heterogeneous copper pollution [J]. *Environmental Pollution*, 2013, 174: 114-120.
- [35] ROBINSON D. Variation, co-ordination and compensation in root systems in relation to soil variability [J]. *Plant and Soil*, 1996, 187(1): 57-66.
- [36] HENRY H A L, AARSSSEN L W. Inter-and intraspecific relationships between shade tolerance and shade avoidance in temperate trees [J]. *Oikos*, 2001, 93: 477-487.
- [37] 陈劲松, 董鸣, 于丹, 等. 不同光照条件下聚花过路黄的克隆构型和分株种群特征 [J]. *应用生态学报*, 2004, 15(8): 1383-1388.
- CHEN J S, DONG M, YU D, et al. Clonal architecture and ramet population characteristics of *Lysimachia congestiflora* growing under different light conditions [J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2004, 15(8): 1383-1388.
- [38] 冯图, 黎云祥, 杨子松, 等. 不同生境中淫羊藿克隆构型和分株种群特征 [J]. *生态科学*, 2005, 24(4): 298-303.
- FENG T, LI Y X, YANG Z S, et al. Clonal architecture and ramet population characteristics of *Epimedium brevicornum* in different habitats [J]. *Ecologic Science*, 2005, 24(4): 298-303.
- [39] 陈鑫春. 土壤营养斑块对鹅绒委陵菜种群的生境选择与分布格局的影响 [D]. 长春: 东北师范大学, 2017.
- [40] 罗学刚, 董鸣. 蛇莓克隆构型对光照强度的可塑性反应 [J]. *植物生态学报*, 2001, 25(4): 494-497.

- LUO X G, DONG M. Architectural plasticity in response to light intensity in the stoloniferous herb *Duchesnea indica* Focke[J]. Acta Phytoecology Sinica, 2001, 25 (4): 494-497.
- [41] 廖明隽,王其兵,宋明华,等. 内蒙古锡林河流域不同生境中羊草的克隆构型和分株种群特征[J]. 植物生态学报,2002, 26(1):33-38.
- LIAO M J, WANG Q B, SONG M H, et al. Clonal architecture and ramet population characteristics of *Leymus hinensis* from different habitats in the Xilin river watershed[J]. Acta Phytoecology Sinica, 2002, 26(1): 33-38.
- [42] GEREMEW A, STIERS I, SIERENS T, et al. Clonal growth strategy, diversity and structure: A spatiotemporal response to sedimentation in tropical *Cyperus papyrus* swamps[J]. PLoS One, 2018, 13 (1): e0190810.
- [43] STOLL P, EGLI P, SCHMID B. Plant foraging and rhizome growth patterns of *Solidago altissima* in response to mowing and fertilizer application[J]. Journal of Ecology, 1998, 86(2): 341-354.
- [44] DE KROON H, SCHIEVING F. Resource allocation patterns as a function of clonal morphology: A general model applied to a foraging clonal plant[J]. The Journal of Ecology, 1991, 79: 519-530.
- [45] ALPERT P, MOONEY H A. Resource heterogeneity generated by shrubs and topography on coastal sand dunes[J]. Vegetatio, 1996, 122(1): 83-93.
- [46] CAIN M L. Consequences of foraging in clonal plant species[J]. Ecology, 1994, 75(4): 933-944
- [47] YU F H, CHEN Y F, DONG M. Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserina*, suffering from partial sand burial on Ordos Plateau, China[J]. Evolutionary Ecology, 2001, 15(4): 303-318.
- [48] 于飞海,董鸣,张称意. 资源异质性环境中三种匍匐茎草本植物克隆内资源共享和分株功能特化(英文)[J]. 植物学报, 2002, 44(4):468-473.
- YU F H, DONG M, ZHANG C Y. Intracolon resource sharing and functional specialization of ramets in response to resource heterogeneity in three stoloniferous herbs[J]. Acta Botanica Sinica, 2002, 44(4): 468-473.
- [49] 叶学华,胡宇坤,刘志兰,等. 水分异质性影响两种根茎型克隆植物赖草和假苇拂子茅的水分存储能力[J]. 植物生态学报, 2013, 37(5):427-435.
- YE X H, HU Y K, LIU Z L, et al. Water heterogeneity affects water storage in two rhizomatous clonal plants *Leymus secalinus* and *Calamagrostis pseudo-*
phragmites [J]. Journal of Plant Ecology, 2013, 37 (5):427-435.
- [50] 廖咏梅,刘富俊,黎云祥,等. 异质性生境中匍匐茎草本野草莓 (*Fragaria vesca*) 的克隆内资源共享[J]. 生态学杂志, 2010, 29(12):2390-2394.
- LIAO Y M, LIU J F, LI Y X, et al. Intracolon resource sharing of stolon herb *Fragaria vesca* in response to heterogeneous habitat[J]. Chinese Journal of Ecology, 2010, 29(12): 2390-2394.
- [51] WIJESINGHE D K. Performance of a clonal species in patchy environments: Effects of environmental context on yield at local and whole-plant scales [J]. Ecology and Evolution, 2008, 22: 313-324.
- [52] HUTCHINGS M J. The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: An experimental study with *Glechoma hederacea* [J]. The Journal of Ecology, 1995, 23(5): 478-480.
- [53] 权佳馨. 异质性铅污染环境中克隆植物的生境选择策略[D]. 西安:西北大学, 2018.
- [54] ZHANG J, YOU W H, LI N N, et al. Invasive clonal plants possess greater capacity for division of labor than natives in high patch contrast environments [J]. Frontiers in Plant Science, 2023, 14: 1210070.
- [55] WANG M Z, BU X Q, LI L, et al. Constraints on the evolution of phenotypic plasticity in the clonal plant *Hydrocotyle vulgaris* [J]. Journal of Evolutionary Biology, 2018, 31 (7): 1006-1007.
- [56] FRANSEN B, DE KROON H, BERENDSE F. Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species [J]. Ecology, 2001, 82(9): 2534-2546.
- [57] PENG Y H, NIKLAS K J, SUN S C. Do plants explore habitats before exploiting them? An explicit test using two stoloniferous herbs [J]. Chinese Science Bulletin, 2012, 57(19): 2425-2432.
- [58] 陈施. 生境异质性对克隆植物白车轴草生长的影响 [D]. 南昌:南昌大学, 2021.
- [59] SCHELLNER R A, NEWELL S J, SOLBRIG O T. Studies on the population biology of the genus *viola* IV. Spatial pattern of ramets and seedlings in three stoloniferous species [J]. The Journal of Ecology, 1982, 70: 273-290.
- [60] WATERS E M, SOINI H A, NOVOTNY M V, et al. Volatile organic compounds (VOCs) drive nutrient foraging in the clonal woodland strawberry *Fragaria vesca* [J]. Plant and Soil, 2016, 407(1/2): 261-274.
- [61] ALPERT P. Clonal integration in *Fragaria chiloensis*, differs between populations: Ramets from grassland are

- selfish[J]. *Oecologia*, 1999, 120(1): 69-76.
- [62] SAITOH T, SEIWA K, NISHIWAKI A. Importance of physiological integration of dwarf bamboo to persistence in forest understorey: A field experiment[J]. *Journal of Ecology*, 2002, 90(1): 78-85.
- [63] GUERRERO-MOLINA M F, WINIK B C, PEDRAZA R O. More than rhizosphere colonization of strawberry plants by *Azospirillum brasilense*[J]. *Applied Soil Ecology*, 2012, 61(5): 205-212.
- [64] HARTNETT D C, BAZZAZ F A. Physiological integration among intra clonal ramets in *Solidago Canadensis*[J]. *Ecology*, 1983, 64(4): 779-788.
- [65] LOUËPRE P, BITTEBIÈRE A K, CLÉMENT B, et al. How past and present influence the foraging of clonal plants? [J]. *PLoS One*, 2012, 7(6): e38288.
- [66] XIAO Y, TANG J B, QING H, et al. Clonal integration enhances flood tolerance of *Spartina alterniflora* daughter ramets[J]. *Aquatic Botany*, 2010, 92: 9-13.
- [67] LUO F L, CHEN Y, HUANG L, et al. Shifting effects of physiological integration on performance of a clonal plant during submergence and desubmergence[J]. *Annals of Botany*, 2014, 113: 1265-1274.
- [68] LIN H F, ALPERT P, ZHANG Q, et al. Facilitation of amphibious habit by physiological integration in the clonal, perennial, climbing herb *Ipomoea aquatica*[J]. *Science of the Total Environment*, 2018, 618: 262-268.
- [69] ZHANG J, LI N N, SONG A, et al. Clonal integration can promote the growth and spread of *Alternanthera philoxeroides* in cadmium-contaminated environments[J]. *Plant Physiology and Biochemistry*, 2023, 202: 107966.
- [70] WANG J V, XU T T, WANG Y, et al. A meta-analysis of effects of physiological integration in clonal plants under homogeneous vs. heterogeneous environments[J]. *Functional Ecology*, 2021, 35(3): 578-589.
- [71] DONG M, DURING H J, WERGER M J A. Root and shoot plasticity of the stoloniferous herb *Ajuga reptans* L. planted in a heterogeneous environment[J]. *Flora*, 2002, 197(1): 37-46.
- [72] WANG J Y, ABDULLAH I, XU T T, et al. Effects of mowing disturbance and competition on spatial expansion of the clonal plant *Leymus chinensis* into saline-alkali soil patches[J]. *Environmental and Experimental Botany*, 2019, 168: 103890.
- [73] ALPERT P, MOONEY H A. Resource sharing among ramets in the clonal herb *Fragaria chiloensis* [J]. *Oecologia*, 1986, 70(2): 227-233.
- [74] 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.
- [75] ROILLOA S R, RETUERTO R. Small-scale heterogeneity in soil quality influences photosynthetic efficiency and habitat selection in a clonal plant[J]. *Annals of Botany*, 2006, 98(5): 1043-1052.
- [76] CAO X X, XUE W, LEI N F, et al. Effects of clonal integration on foraging behavior of three clonal plants in heterogeneous soil environments [J]. *Forests*, 2022, 13(5): 696.
- [77] LEI N F, LI J, NI S J, et al. Effects of clonal integration on microbial community composition and processes in the rhizosphere of the stoloniferous herb *Glechoma longituba* (Nakai) Kuprian[J]. *PLoS One*, 2014, 9(9): e108259.
- [78] CHEN J S, LI J, ZHANG Y, et al. Clonal integration ameliorates the carbon accumulation capacity of a stoloniferous herb, *Glechoma longituba*, growing in heterogenous light conditions by facilitating nitrogen assimilation in the rhizosphere[J]. *Annals of Botany*, 2015, 115(1): 127-136.
- [79] MA X W, YU W C, TAO M, et al. Clonal integration in *Vallisneria spiralis* alters growth and the rhizosphere microbial community of neighboring plants under heterogeneous conditions[J]. *Plant and Soil*, 2023, 482(1/2): 297-311.
- [80] 袁庆叶, 安菁, 高俊琴, 等. 芦苇克隆整合对石油污染湿地土壤微生物群落结构和生物量的影响[J]. *生态学报*, 2018, 38(1): 215-225.
- YUAN Q Y, AN J, GAO J Q, et al. Effects of clonal integration of *Phragmites australis* on the composition and biomass of soil microbial communities in a wetland contaminated by crude oil[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2018, 38(1): 215-225.
- [81] 赵金莉, 贺学礼. 毛乌素沙地克隆植物生长对 AM 真菌多样性和菌根形成的影响[J]. *生态学报*, 2010, 30(5): 1349-1355.
- ZHAO J L, HE X L. Effects of the growth of clonal plants on the diversity of AM fungi and mycorrhizal formation in Mu Us sandland[J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, 30(5): 1349-1355.
- [82] DONG B C, KLEUNEN M V, YU F H. Context-de-

- pendent parental effects on clonal offspring performance[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1824.
- [83] HODGE A. The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients[J]. *New Phytologist*, 2004, 162: 9-24.
- [84] LATZEL V, GONZÁLEZ A P, ROSENTHAL J. Epigenetic memory as a basis for intelligent behavior in clonal plants[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2016, 7: 1354.
- [85] GALLOWAY L F, ETTERSON J R. Transgenerational plasticity is adaptive in the wild[J]. *Science*, 2007, 318(5853): 1134-1136.
- [86] SULTAN S E, BARTON K, WILCZEK A M. Contrasting patterns of transgenerational plasticity in ecologically distinct congeners[J]. *Ecology*, 2009, 90(7): 1831-1839.
- [87] WHITTLE C A, OTTO S P, JOHNSTON M O, et al. Adaptive epigenetic memory of ancestral temperature regime in *Arabidopsis thaliana*[J]. *Botany*, 2009, 87(6): 650-657.
- [88] LATZEL V, JANECEK Š, DOLEŽAL J, et al. Adaptive transgenerational plasticity in the perennial *Plantago lanceolata*[J]. *Oikos*, 2014, 123(1): 41-46.
- [89] LATZEL V, KLIMEŠOVŽ J. Transgenerational plasticity in clonal plants[J]. *Ecology and Evolution*, 2010, 24: 1537-1543.
- [90] 江静,钱前,马伯军,等.表观遗传变异及其在作物改良中的应用[J].*遗传*, 2014, 36(5):469-475.
JIANG J, QIAN Q, MA B J, et al. Epigenetic variation and its application in crop improvement[J]. *Hereditas*, 2014, 36: 469-475.
- [91] GONZÁLEZ A P R, CHRTEK J, DOBREV P I, et al. Stress-induced memory alters growth of clonal offspring of white clover (*Trifolium repens*) [J]. *American Journal of Botany*, 2016, 103(9): 1567-1574.
- [92] DOUHOVNIKOFF V, DODD R S. Epigenetics: A potential mechanism for clonal plant success[J]. *Plant Ecology*, 2015, 216(2): 227-282.
- [93] BIAN R J, NIE D D, XING F, et al. Adaptational significance of variations in DNA methylation in clonal plant *Hierochloa glabra* (Poaceae) in heterogeneous habitats[J]. *Australian Journal of Botany*, 2013, 61(4): 274-282.
- [94] GONZÁLEZ A P R, DUMALASOVÁ V, ROSENTHAL J, et al. The role of transgenerational effects in adaptation of clonal offspring of white clover (*Trifolium repens*) to drought and herbivory[J]. *Evolutionary Ecology*, 2016, 31(3):345-361.
- [95] GONZÁLEZ A P, PREITE V, VERHOEVEN K J F, et al. Transgenerational effects and epigenetic memory in the clonal plant *Trifolium repens* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9:1677.
- [96] LATZEL V, MÜNZBERGOVÁ Z. Anticipatory behavior of the clonal plant *Fragaria vesca* [J]. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1847.
- [97] DONG B C, MENG J, YU F H. Effects of parental light environment on growth and morphological responses of clonal offspring[J]. *Plant Biology*, 2019, 21(6):1083-1089.
- [98] QUAN J X, LATZEL V, TIE D, et al. Ultraviolet B radiation triggers DNA methylation change and affects foraging behavior of the clonal plant *Glechoma longituba*[J]. *Frontiers in Plant Science*, 2021, 12: 633982.
- [99] 铁丹. 母株 UV-B 环境影响克隆植物的光选择策略[D]. 西安:西北大学, 2021.
- [100] 张潇尹. UV-B 辐射对克隆植物活血丹生长的影响及其表观遗传学机制[D]. 西安:西北大学, 2021.
- [101] CROFT S A, HODGE A, PITCHFORD J W. Optimal root proliferation strategies: The roles of nutrient heterogeneity, competition and mycorrhizal networks [J]. *Plant and Soil*, 2012, 351(1): 191-206.
- [102] MOMMER L, VISSER E J W, VAN RUIJVEN J, et al. Contrasting root behavior in two grass species: A test of functionality in dynamic heterogeneous conditions[J]. *Plant and Soil*, 2011, 344(1):347-360.
- [103] LIU X, LI Q, YUE M, et al. Nitric oxide is involved in integration of UV-B absorbing compounds among parts of clonal plants under a heterogeneous UV-B environment [J]. *Physiologia Plantarum*, 2015, 155(2): 180-191.
- [104] CRISP P A, GANGULY D, EICHTEN S R, et al. Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics[J]. *Science Advances*, 2016, 2(2):e1501340.

(编辑 李波)