

# 克隆植物的无性与有性繁殖对策

张玉芬 张大勇\*

(生物多样性与生态工程教育部重点实验室, 北京师范大学生态学研究所, 北京 100875)

**摘要** 许多植物同时具有克隆生长与有性繁殖, 两种繁殖方式间的平衡在不同物种间以及同一物种内不同种群间变化很大。旺盛的克隆生长可能会从多方面影响生活史进化。首先, 许多克隆植物的有性繁殖与更新程度都很低, 甚至有一些植物由于克隆生长而几乎完全放弃了有性过程, 从而影响到克隆植物对局域环境的适应和地理范围进化。其次, 克隆生长增大花展示进而增加了对传粉者的吸引, 同时也增加了同株异花授粉的风险, 而同株异花授粉往往会导致植物雄性和雌性适合度的下降。因此, 克隆植物的空间结构与交配方式间可能存在着协同进化关系。最后, 克隆生长与有性繁殖间可能存在着权衡关系: 对克隆生长的资源投入将会减少对有性繁殖的资源投入。这种权衡关系可能是由环境条件、竞争力度、植物寿命和遗传等因素决定的。如果不同的繁殖方式是植物在不同环境下采取的适应性对策, 那么我们可以预期: 在波动和竞争力度大的生境中, 植物应将大部分的繁殖资源分配给有性繁殖; 而在相对稳定的环境中, 克隆繁殖应该占据优势地位。但是自然选择对两种繁殖方式的选择结果是什么, 以及控制这两种方式间平衡的生态和遗传因子究竟有哪些, 到底是克隆生长单向地影响了植物的有性繁殖, 还是与有性过程相伴随的选择压力同时塑造了植物的克隆习性? 目前尚不清楚。同时从无性与有性繁殖两个方面综合考察克隆植物的繁殖对策是今后亟待加强的工作。

**关键词** 克隆生长 有性变异与丢失 克隆构型 交配系统 繁殖方式权衡

## ASEXUAL AND SEXUAL REPRODUCTIVE STRATEGIES IN CLONAL PLANTS

ZHANG Yu-Fen and ZHANG Da-Yong\*

(Ministry of Education Key Laboratory for Biodiversity Science and Ecological Engineering & Institute of Ecology, Beijing Normal University, Beijing 100875, China)

**Abstract** Most plants can reproduce both sexually and vegetatively, and the balance between the two reproductive modes may vary widely between and within species. Extensive clonal growth may affect the evolution of life history traits in many ways. First, in some clonal species, sexual reproduction and recruitment are very low and drop to nil in extreme cases. Variation in sexual reproduction may strongly influence the adaptation to local environments and the evolution of the geographic range. Second, clonal growth can increase floral display, and thus pollinator attraction, while it may impose serious constraints and evolutionary challenges on plants through geitonogamy that may strongly influence pollen dispersal. Geitonogamous pollination can bring a fitness cost for the female and male function in both self-compatible and self-incompatible species. Some co-evolutionary interactions, therefore, may exist between the spatial structure and the mating behavior of clonal plants. Finally, a trade-off may exist between sexual reproduction and clonal growth. Resource allocation towards the two reproductive modes may depend on environmental conditions, competitive dominance, life span and genetic factors. If different reproductive modes are the adaptive strategies for plants in different environments, we can predict that most of the resources should be allocated towards sexual reproduction in habitats with fluctuating environmental conditions and strong competition, while clonal growth should be dominant in stable habitats. Yet we know little about the consequences of natural selection on the two reproductive modes and the underlying ecological and/or genetic factors that control the balance of the two reproductive modes. It is still unclear whether clonal growth unidirectionally determines sexual reproductive processes or whether the selection pressures arising from sexual reproductive processes leads to clonality. Few studies have investigated the reproductive strategies of clonal plants simultaneously both from sexual and asexual perspectives.

**Key words** Clonal growth, Variation and loss of sex, Clonal architecture, Mating system, Trade-off

具有克隆生长习性的植物为克隆植物。在高等植物中几乎所有的苔藓植物、绝大部分蕨类植物和许多被子植物都是克隆植物,它们在许多生态系统中处于优势地位(Callaghan *et al.*, 1992; Prach & Pyšek, 1994)。大多数克隆植物能够同时进行克隆生长与有性繁殖,种子和克隆繁殖体都被认为是后代,在评价克隆植物的适合度时需要把克隆生长考虑进去(Pan & Price, 2002)。由于种子与无性后代在传播距离、生物物候和成功定居方面存在着明显的差异,导致了有性繁殖与克隆生长对植物适合度的贡献不同(Winkler & Fischer, 1999)。克隆植物的适合度可通过对有性繁殖与克隆生长的多种分配方式或通过当前克隆生长与未来有性繁殖间的多种分配方式来实现(Westley, 1993)。已有的研究更多地关注于植物的克隆生长,如觅食行为(董鸣, 1996a; Dong *et al.*, 2002; Yu *et al.*, 2002)、克隆整合(董鸣, 1996b; Jonsdottir & Watson, 1997)和克隆内分工(Stufer *et al.*, 1996; Alpert & Stuefer, 1997)等,但要全面认识克隆植物的种群生物学与生活史特征进化,必须同时从克隆生长与有性繁殖两个方面综合考虑。

虽然克隆植物主要以营养繁殖为主,但是大多数克隆植物并没有完全放弃有性过程。克隆生长与有性繁殖是相互作用、相互影响的过程。首先,克隆植物有性繁殖变异幅度很大,许多克隆植物有性繁殖与更新程度都很低(Ellstrand & Roose, 1987; Widen *et al.*, 1994; Eckert, 2002),有一些植物甚至由于克隆生长而几乎完全放弃了有性过程(Sculthorpe, 1967; Philbrick & Les, 1996)。究竟是哪些因素导致了克隆植物有性繁殖下降,目前尚不很清楚。其次,克隆生长可能会影响传粉和植物的交配方式。已有的研究表明克隆生长通过影响基株大小和基株空间分布,阻碍了花粉向外传播,因而影响到植物基株的交配机会(Kudoh *et al.*, 1999; Charpentier, 2002),克隆植物的空间结构与交配行为间可能存在着协同进化关系。然而,很少有研究量化克隆构型与交配系统间的相互关系,以及克隆构型在调节克隆植物交配系统进化中的作用(Eckert, 1999)。最后,克隆植物的克隆生长与有性繁殖间的平衡在不同物种间以及同一物种内部变化也很大。克隆生长与有性繁殖间相互竞争资源,两种繁殖方式间可能存在着权衡关系(Abrahamson, 1980; Cook, 1985; Eriksson, 1997)。然而,克隆生长在依靠克隆性向外扩张并垄断资源的同时,也能够增加基株的有性繁

殖水平,因此有性繁殖与克隆生长间的期望权衡是非常复杂且难以检测的(Prati & Schmid, 2000)。这种权衡多大程度是由于遗传决定的、多大程度是由于资源决定的,目前尚不清楚。本文综述了近期克隆生长与有性繁殖间相互影响的最新研究进展,并对其中一些有趣的问题作出了可能的预测,试图为未来的研究提供新的思路与方向。

## 1 克隆生长与有性繁殖的利与弊

克隆生长与有性繁殖各有利弊。克隆植物的克隆习性使得个体在空间和资源利用、逃避环境风险等方面有着明显的优势(Cook, 1985)。克隆后代由于母体的供养更容易安全度过幼龄期,实现成功定居,而且不必付出与有性繁殖相伴的代价(如生产花冠、花蜜的资源消耗)(Lovett Doust, 1981)。但是,克隆生长也存在着代价:克隆后代之间的遗传同一性和生理连接使得疾病更易传播(Pitelka & Ashmun, 1985)。资源在无性繁殖上的投入可能会减少有性繁殖的资源投入,而导致种群遗传多样性下降(Prati & Schmid, 2000);另外,克隆后代扩散范围有限,往往集中在母株周围,造成激烈的同胞竞争(de Kroon & van Groenendael, 1997)和同株异花授粉的代价(Handel, 1985; Charpentier, 2002),分株之间相互干扰降低了克隆生长的收益(Loehle, 1987)。有性繁殖则相反:种子萌发产生的后代在幼龄期往往有着极高的死亡率,成功定居率不如克隆后代。但有性繁殖通过个体间的异交维持了较高的遗传多样性。有性后代扩散的距离远远大于克隆后代,在拓殖新生境方面要优于克隆后代。此外有性过程产生的种子可通过休眠机制而使植物安全地度过不利环境时期。从而克服了克隆生长的诸多不利之处。

## 2 克隆植物的有性繁殖

生物采取怎样的繁殖方式很大程度上决定了基因的时空扩散,因此人们广泛认为繁殖方式是决定种群遗传结构的主要因素。大多数多年生植物既可通过种子进行有性繁殖,又可通过克隆器官进行克隆生长。当生态或遗传条件使其中一种繁殖方式受到限制时,两种繁殖方式所产生的后代数量以及两种类型后代的更新在同一物种内通常会有很大变化(Eckert, 2002; Eckert *et al.*, 2003)。最极端的情形是一些植物在某些生境由于克隆生长而放弃了有性繁殖过程(Sculthorpe, 1967; Philbrick & Les, 1996)。

### 2.1 克隆植物有性繁殖的变异

克隆植物克隆生长与有性繁殖间的变化很大, 在一些高度克隆生长的植物中, 不结实个体的克隆繁殖体数目显著增加 (Brochmann & Hapnes, 2001; Lopez-Almansa *et al.*, 2003)。许多克隆植物的性比偏离 1:1 (McLetchie *et al.*, 2002)。在雌雄异株的苔藓类植物中, 单性别种群和雄性稀少种群非常普遍。Bowker 等 (2000) 调查了美国内华达州莫哈韦沙漠 10 hm<sup>2</sup> 范围内苔藓植物 *Syntrichia caninervis* 的性比, 在所调查的 89 个种群中, 有 52% 的种群没有有性个体, 42 个种群的有性个体全部为雌性个体, 2 个种群的有性个体全部为雄性个体, 仅有一个种群为雌雄混合种群。*S. caninervis* 在分株水平上的性比为 14 ♀:1 ♂ (N = 890), 85% 的分株在其一生中都没有性表达。*S. caninervis* 的性别表达率与环境湿度和分株大小有关。McLetchie 等 (2002) 以模型手段研究了雌雄异株克隆生物地钱 (*Marchantia inflexa*) 局域种群的性比动态, 发现在轻微和中度干扰情况下, 雌性个体逐渐排斥雄性个体; 而在严重干扰情况下, 雄性个体逐渐排斥雌性个体。这种性比率动态格局与有性繁殖体在斑块内是否萌发没有关系, 但克隆繁殖确实起了很重要的作用。在一些水生植物中, 也存在着性别严重失调的现象, 如 *Stratiotes aloides*, 在欧洲分布区内, 雌性个体和雄性个体分别分布在不同的地方, 以至于大多数种群不能进行有性繁殖 (Hutchinson, 1975; Preston & Croft, 1997)。Darwin (1877) 观察发现, 栽培草莓 (*Fragaria ananassa*) 雄性个体和雌雄同株个体比雌性个体产生的分株数多, 他把雌性个体分株生产低归因于较高的果实生产代价。

此外, 克隆植物的花、果实或种子产量和实生苗更新等有性繁殖组分在不同种群间也存在着巨大差异, 尤其是在物种地理分布区的边缘 (Dorken & Eckert, 2001)。例如, 千屈菜科植物 *Decodon verticillatus*, 不同种群花柱形态变异较大, 单型花柱种群出现的频率相当高, 而且这些单型花柱种群大多分布在该物种地理分布区的北界 (Eckert & Barrett, 1992)。单型花柱种群平均每个分株仅产生 15 粒种子, 而三型花柱种群平均每个分株生产 1 139 粒种子, 而且, 有一半的单型花柱种群根本不产生种子。与三型花柱种群相比, 单型花柱种群的有性繁殖组分都显著下降了 (Dorken & Eckert, 2001)。

## 2.2 导致克隆植物有性繁殖变异的因子

大量的证据表明遗传和生态因子都能影响克隆植物的有性繁殖。基株水平上永久性的遗传不育可

能是由多倍化或其它染色体的不规则变化损害了减数分裂而引起的 (Stebbins, 1971), 也可能是由于核或细胞质基因组突变损伤了有性繁殖的某个环节 (Klekowski, 1988a, 1988b; Eckert *et al.*, 1999)。当前关于遗传不育进化的流行假说是: 有性的丢失是由于在有性更新受到环境限制的种群中不育突变逐渐累积的结果, 一般认为不再对适合度有贡献的性状应该通过突变而退化 (Klekowski, 1988a, 1988b)。这一假说认为在有性更新频繁但不是主要更新方式的种群中, 不育突变的出现和低水平的维持可以通过克隆增殖而实现 (可能适用于大多数克隆植物), 当有性更新下降到很低水平时, 这些不育突变的频率就会上升。有关不育基因型频率如何增加的问题, 主要解释有 4 个假说: 中性突变、资源再分配、基因对抗多效性和突变融解 (Mutational meltdown)。但是, 目前还没有任何工作试图量化克隆植物可育种群中出现的不育基因型频率, 也几乎没有任何实验数据可用来检验这些假说 (Eckert, 2002)。

克隆植物种群在地理分布边缘地带种子生产显著下降说明生态因子对克隆植物有性繁殖变异具有重要影响。Dorken 和 Eckert (2001) 的研究发现大多数 *D. verticillatus* 北方种群在温室环境中种子生产显著提高, 而南方种群的种子生产在温室和野外没有什么区别。这说明北方种群的育性, 除了遗传学因素之外, 还受到了环境因子的限制。对于某些种群来说, 环境的影响还很强烈。目前我们还不知道是什么环境因子制约了 *D. verticillatus* 的种子生产。但种群生育力与纬度之间存在的强烈相关性提示我们, 温度也许是一个重要的因素。生态因子和遗传因子在进化历程中可能是相互作用的。在克隆种群内, 遗传不育可能会由于生态因子抑制了有性更新而被固定下来。换言之, 生态不育可能为遗传不育的进化奠定了基础 (Klekowski, 1988a, 1988b)。

## 3 克隆生长对植物交配的影响

大多数克隆植物是多次结实的, 它们的交配系统受克隆生长影响 (Handel, 1985; Back *et al.*, 1996)。随着克隆植物基株的变大, 基株上的每朵花逐渐被同一基株的其它花所包围, 克隆内花粉传递增加, 阻碍了基株的花粉向外散发, 降低了不同基株间的交配机会, 不可避免地增加了同株异花授粉的可能 (Handel, 1985)。而同株异花授粉能够导致植物的雄性和雌性适合度代价 (de Jong *et al.*, 1993; Harder & Barrett, 1995)。尽管一些植物通过雌雄异

熟和顺序开花阻止了单一花序内的同株异花授粉(白伟宁和张大勇, 2004), 但同株异花授粉在较大的克隆植物内是难以避免的(Back *et al.*, 1996; Vange, 2002)。

### 3.1 基株大小对交配格局的影响

克隆生长在种群内产生许多遗传斑块, 这些斑块对交配格局可能产生多种后果(Eckert, 2000)。一般认为, 同株异花授粉率随个体大小(或同时开放的花数)而增加, 因此基株大小对植物交配系统有重要的影响。克隆生长增加了开花枝数从而增大了花展示, 大的花展示能够吸引更多的昆虫传粉者, 增加了交配机率(Thompson, 2001), 但也可能因此增加了同株异花授粉率(Handel, 1985)。对于自交不亲和的克隆植物, 随着克隆大小的增加, 由于缺少外来亲和花粉, 会导致种子生产下降(Wilcock & Jennings, 1999)。对于自交亲和的克隆植物, 其交配方式会随克隆大小的增加, 由异交占优势向自交转变(Handel, 1985)。虽然研究表明较大的克隆具有较高的同株异花授粉率, 因而可能有适合度下降的风险, 但已有的研究并没有直接测量基株大小(开花分株数量的增加)对自交率的影响, 也没有把自交进一步细分为不同的组分, 例如, 区分分株间自交和近交。分子标记技术的发展可以帮助我们解决这个难题(廖万金, 2004)。

### 3.2 基株密度对交配格局的影响

在非克隆植物中, 种群密度可以显著地影响传粉者的活动范围: 植株之间的距离越短越有利于异交。对于克隆植物开展的几项研究说明, 克隆植物的基株密度对交配格局也有类似的影响。例如, 雌全异株草本植物欧活血丹(*Glechoma hederacea*), 其基株通常呈斑块状分布, 雌性克隆的结实率随到花粉源(即两性克隆)距离的增加而下降(Widen & Widen, 1990)。Eriksson 和 Bremer(1993)发现自交不亲和植物, 石生悬钩子(*Rubus saxatilis*), 其孤立斑块的基株结实率与其到最近开花斑块的距离呈负相关关系。这些研究都说明, 基株密度的增大增加了异交率。然而, 这些结论都是在对几个离散单克隆斑块组成的种群研究的基础上得出的。事实上, 在许多克隆植物中, 基株之间并不是相互分离的, 而是相互缠绕在一起。这时, 许多克隆斑块组成一个大斑块, 而若干大斑块又组成了一个种群。斑块内基株的空间分布, 虽然不会影响传粉者的活动, 但仍然会改变交配格局(Charpentier, 2002)。

### 3.3 种群大小对交配格局的影响

影响交配格局的另一重要因子是种群大小。小种群对植物交配可能具有两个方面的影响。一方面, 小种群对传粉者的吸引力不大, 因而可能会面临着授粉不足的问题。当然, 克隆植物的克隆生长可以使得种群内开花分株数增加, 产生较大的花展示, 部分地补偿了小种群对传粉者缺乏吸引力的负面影响。另一方面, 如果是自交不亲和的物种, 小种群极有可能由于异交花粉量的不足而面临着结实率下降的问题(Byers, 1995; Charpentier *et al.*, 2000)。Wolf 和 Harrison(2001)研究了生境面积和斑块隔离度对加拿大北部海岸地区旋花科打碗花属(*Calystegia*)自交不亲和植物 *C. collina* 繁殖成功率的影响。对 16 个小裸岩和 7 个大裸岩生境的比较研究发现, 大裸岩生境中的植株开花数和结实数都显著高于小裸岩生境; 传粉成功率明显受开花密度和斑块周围 100 m 范围内开花斑块数量的影响, 表明生境大小通过增加有性繁殖成功的机会而强烈地影响着繁殖成功率。Ushimaru 和 Kikuzawa(1999)对旋花科打碗花属肾叶打碗花(*C. soldanella*)、打碗花(*C. hederacea*)、日本打碗花(*C. japonica*)和藜打碗花(*C. sepium*)的研究, 也发现种群遗传结构对克隆植物的交配系统具有重大影响, 自交不亲和的肾叶打碗花、打碗花和日本打碗花果实和种子的产量经常由于克隆间花粉传递的失败而受到限制, 强烈的克隆生长可降低局部有性繁殖的成功率。但也有研究发现种群的大小与种子生产之间无相关性(Aspinwall & Christian, 1992)。

### 3.4 克隆构型对交配格局的影响

在克隆植物中克隆构型决定了分株的空间分布方式, 即不同基株的分株是混杂在一起, 还是相互分离开来, 因而对植物的交配策略具有重大的影响。密集型克隆植物同株异花授粉的概率要比游击型高(Ushimaru & Kikuzawa, 1999)。许多密集型克隆植物都是自交亲和的或主要以自交为主(Silander, 1985), 而 Stebbins(1950)的研究发现游击型克隆植物多为自交不亲和。克隆构型可能导致对阻止同株异花授粉性状的选择。考虑到同株异花授粉的交配代价, 聚集分布的密集型克隆植物(单克隆斑块)应该表现出阻止同株异花授粉的性状或性状组合, 而松散的游击型则可能是克隆植物在增加基株花展示大小的同时避免或减小同株异花传粉风险的策略之一(Charpentier, 2002)。

分析克隆生长与同株异花授粉代价间的关系需要考察不同性状对减少同株异花授粉雌雄交配代价

的有效性。通过对不同类型克隆构型的比较,我们可以找出克隆植物繁育系统和花部性状分布的规律,如密集型克隆植物是否比游击型克隆植物表现出更多的阻止同株异花授粉的性状。克隆生长是一个多功能的性状,它包含了关于个体存活的几个功能,如资源摄取、储存和锚定。因此,克隆生长方式(如匍匐茎、根茎、块茎、片断化等)的不同可导致不同的克隆构型,而不同的克隆构型又导致了阻止同株异花授粉性状的进化(Charpentier, 2002)。对于任何一种克隆生长方式,交配的代价可能对影响基株空间分散程度的性状(如匍匐茎长度)施加选择压力(Silander, 1985)。然而目前有关克隆构型与交配系统间相互关系的研究还很少见,需要更多的实验来量化比较不同克隆构型对同株异花授粉率的影响。例如,我们可以人为地实验操纵基株的空间分布方式(相互分离的与均匀混合的),然后测定分株的自交率。

#### 4 克隆生长与有性繁殖间的权衡

生活史理论预测当前繁殖是以减少未来繁殖为代价的(Williams, 1966)。由于向某一性状或行为投入过多,必然会减少对其它性状的投入,因此由于资源有限而导致的权衡关系被认为是生活史性状进化的普遍规则(Roff, 1992; Steams, 1992)。理论上繁殖分配是直接的而且是可以测量的,但实际上由于可能的资源分配方式很多且个体内的资源分配经常是等级式的,因而无法对其进行简单的预测和测量。对于克隆植物,其适合度可通过对有性繁殖和克隆生长的多种分配方式或通过当前克隆生长与未来有性繁殖间的多种分配方式来实现(Westley, 1993)。这两种繁殖方式间资源分配比例的变化可能受遗传控制(Bostock, 1980; Hartnett, 1990; Reekie, 1991; Ronsheim & Bever, 2000),也可能是受植物个体大小(Hartnett, 1990; Mendez & Obeso, 1993; Schmid & Bazzaz, 1995; Sato, 2002)、年龄(Lopez *et al.*, 2001)和环境条件与种群密度的影响(Abrahamson, 1975; Holler & Abrahamson, 1977; Nishitami *et al.*, 1999; Ronsheim & Bever, 2000; van Kleunen *et al.*, 2001)。目前有关有性繁殖与无性繁殖间资源分配研究所得出的结论似乎很不一致(Snow & Whigham, 1989; Westley, 1993; Saikkonen *et al.*, 1998; Mendez, 1999)。

##### 4.1 种群密度对克隆植物有性繁殖与克隆生长间资源分配的影响

在克隆植物种群内,分株密度在植物生活史进化过程中扮演了重要角色(Begon, 1982)。由于克隆生长的结果,分株密度会变得很高。分株密度增加可能会增加种内竞争力度,种内竞争改变了克隆生长与有性繁殖的资源分配比例,从而影响到克隆植物的适合度、基株的大小与分布、种群的繁殖值(Reproductive values)、种群大小和遗传结构(Heywoods, 1986)。克隆植物在不同密度下对选择的响应可能取决于克隆构型(密集型还是游击型)。在高密度的情况下将较多的资源分配给有性繁殖是有利的,因为种子传播可使植物避开不利场所(Gardner & Mangel, 1999)。例如松叶毛茛(*Ranunculus reptans*)在温室条件下,低密度种群平均每个克隆所产生的莲座叶丛数目和生根的莲座叶丛数目明显高于高密度种群。但在种群水平上,高密度种群平均开花和生根的莲座叶丛数目比低密度种群多,而且高密度种群种子产量和萌发率也高于低密度种群。这表明随着密度的增加,松叶毛茛对有性繁殖资源分配多于对无性繁殖的分配,松叶毛茛的这种响应与一些游击型的物种对密度增加的响应方式一致。种内竞争是松叶毛茛生活史进化的一个重要因子(van Kleunen *et al.*, 2001)。然而在高密度的情况下,增加对无性繁殖的资源分配可能会增加植物的竞争力(Loehle, 1987)。

克隆植物的种内竞争包括基株间的竞争和分株间的竞争两个方面(Sackville Hamilton *et al.*, 1987; Schmid, 1990),然而对进化有意义的是基株水平上的竞争。Prati和Schmid(2000)把不同基因型的松叶毛茛无性后代种植在不同的基质和有无竞争的条件下,发现松叶毛茛生活史特征存在着相当大的环境和基因型变异,湖泊基因型将更多的资源投入到有性繁殖,而陆地基因型则将更多的资源投入到克隆生长,松叶毛茛有性繁殖与克隆生长间存在着明显的权衡关系,种间竞争导致了不同基因型选择了不同的生活史策略。Rautiainen等(2004)研究了人工环境下鹅绒委陵菜(*Potentilla anserine*)的一个亚种(*P. anserine* ssp. *egedii*)基株内与基株间竞争对有性繁殖与克隆生长生物量分配的影响,发现竞争对有性繁殖与克隆生长都有抑制作用,在基株水平上两种繁殖方式间的资源分配并未表现出差异,但将亲株与子株单独进行分析时却表现出了明显的效果:当有竞争存在时,亲株将相对较多的资源分配给花,而不存在竞争时亲株将更多的资源分配给克隆生长,资源分配格局与竞争者间亲缘关系的远近无

关。这一结果表明鹅绒委陵菜能够根据竞争强度改变对不同生活史性状的资源分配。这种可塑性可能反映了克隆植物最适资源分配策略的转换,即在新的未被占领的斑块内克隆生长能够迅速拓展空间因而获得了更多支持,而当竞争限制了克隆向外传播时,长距离的种子传播和基株的持久存在将变得非常有利。

克隆植物有性后代与无性后代在传播距离、物候学和成功定居方面都存在着明显的差异,这种差异导致了两种后代局部密度的空间异质性。无性后代倾向于在局部聚集生长因而密度要高于种群的平均密度;相反,种子后代一般定居在种群密度相对较小的场所,因此,有性繁殖体与无性繁殖体对植物一生中繁殖成功的贡献可能不同(Winkler & Fischer, 2001)。由于种子成功地进行了遗传重组并能长距离传播,而且可通过休眠机制使植物安全地度过不良时期,因此种子后代可能有助于植物拓殖新的栖息地(Nishitami *et al.*, 1999; Huber & During, 2000)。而克隆后代由于传播距离相对较小,因而同胞间相互竞争似乎是很难避免的,当近亲个体相互竞争时,选择可能有利于在时空上向外扩散的个体,如增加对种子的资源分配或通过萌发多态性以避免竞争。因此,密度对两种类型后代表现的影响可能是决定植物最适资源分配的一个重要因子(Nishitami *et al.*, 1999)。

#### 4.2 基株大小对克隆植物有性繁殖与克隆生长间资源分配的影响

个体大小常常用来解释环境条件较为稳定的种群内个体资源分配的变异(Samson & Werk, 1986)。由于不同物种间克隆后代与有性后代的性状变异很大,因此大小依赖的资源分配格局在不同的克隆植物中可能不同。基株大小与有性繁殖(Watson, 1984)和基株死亡率(Cook, 1979; Eriksson & Jerling, 1990)是相关联的。一般说来较大的克隆具有较高的有性繁殖,种群内个体杂合度与克隆大小呈显著正相关(Hammerli & Reusch, 2003)。资源在分株和种子间分配的大小依赖格局随密度以及种子与分株的相对定居概率等情况而变化(Sakai, 1995)。例如,在植物的水平茎不再伸长的情况下,产生的子株紧密地生长在一起,随着子株数量的增加,相互间的竞争加剧,因此植物会将大量的资源用于种子而不是子株生产(Iwasa, 1990)。Schmid 和 Bazzaz (1995)比较了细叶紫菀(*Aster lanceolatus*)和加拿大一枝黄花(*Solidago canadensis*)的有性繁殖与克隆生长的大

小依赖资源分配格局,他们发现两种克隆植物都表现为只有当个体大小达到某一最小临界值时才能进行有性繁殖,在最小临界值以上,对有性繁殖的资源分配随个体大小的增加而呈线性增加;两种克隆植物对克隆生长的资源分配与个体大小也存在着高度相关,但克隆生长的发生并不存在最小个体大小临界值。Sato(2002)对多年生林下草本珠芽艾麻(*Laportea bulbifera*)研究也得出了相似的结论,较大的个体同时产生雄花序、雌花序和无性繁殖体,而较小的个体只产生无性繁殖体。无性繁殖体、雄花序和座果花序的生物量均与个体大小呈正相关关系。同时较大的个体对无性繁殖的资源投入要多于对有性的投入,这与 Dong 和 de Kroon(1994)、Schmid 和 Bazzaz (1995)等的研究有所不同,后者认为克隆植物对无性繁殖的资源分配似乎在较大的个体大小变化范围内常常是恒定的。

#### 4.3 人工操纵克隆植物繁殖方式下的资源分配格局

不同物种各种生活史功能间的资源分配可能有很大差别(Bazzaz, 1996),取决于环境条件、植物寿命、竞争优势、无性传播方式及其它因素(Harper, 1967)。通过实验操纵植物对有性繁殖或无性繁殖的投入,如人工去除花、控制诱导开花、添加花粉、抑制或去除无性繁殖体等,可直接测量两种繁殖方式间资源分配或种群统计学影响。例如,水生植物花蔺(*Butomus umbelatus*),人工操纵其对有性繁殖的投入,发现人工花粉添加增加了种子产量,导致了有性繁殖与克隆繁殖间显著的但非线性的权衡,对全部花的一半进行花粉添加导致克隆鳞芽生产的剧减,但对全部的花都进行花粉添加时,却未引起进一步的权衡,而且在明显限制植物生长的低营养条件下没有高营养条件下的权衡强烈(Thompson & Eckert, 2004)。Westley (1993)人工去除菊芋(*Helianthus tuberosus*)花芽,发现在人工建立的种群中,去除花芽的个体要比未去除花芽的个体产生更多更大的块茎,但去除花芽的个体用于无性繁殖的生物量与未去除花芽的个体用于有性繁殖和无性繁殖的生物量总和相等,这表明当有性繁殖受到阻碍时,资源从有性繁殖完全转移到了无性繁殖。Hartemink 等(2004)在一个花园实验中,持续去除 3 种寿命和开花类型不同的多年生草本植物欧洲猫儿菊(*Hypochaeris radicata*)、*Succisa pratensis* 和棕鳞矢车菊(*Centaurea jacea*)的花芽或莲座叶丛芽,他们分辨出了两种可能的响应:一种是通过产生更多的同一类型的芽来补

偿失去的芽;另一种是向其它生活史功能方面转化。但芽去除对3种植物具有明显不同的影响,3种植物补偿的程度和生活史功能权衡的表现差异很大,当限制资源向开花分配时,欧洲猫儿菊和 *S. pratensis* 的新产生的莲座叶丛重量增加,在欧洲猫儿菊中还同时观察到了对去除花芽的补偿和去除莲座叶丛芽增加花芽生产两种响应。但 *S. pratensis* 对去除花芽所表现出的权衡关系要在较大的时间尺度上才能表现出来。棕鳞矢车菊对去除实验的响应主要表现为对去除莲座叶丛芽的补偿,这表明多年生一次性结实的莲座叶丛植物依赖于莲座叶丛的形成。3种植物间的响应差异似乎都与植物的寿命和发育限制有关。

然而并不是所有的植物在其生活史策略中都表现出权衡关系。权衡关系的出现取决于可获取的资源量,只有当营养非常有限时,才会出现强烈的资源分配权衡关系(Reznick, 1985; Biere, 1995)。此外,有性繁殖与无性繁殖可能依赖于不同的限制性资源,因此增加对其中一种繁殖方式的资源分配并不一定导致另一种繁殖方式成比例的下降(Reekie, 1999)。

当前,分生组织分配也被认为是用来解释植物繁殖策略的一个重要特征(Olejniczak, 2001)。有研究表明,特别是在营养丰富环境中,分生组织的限制作用要大于资源的作用(Bonser & Aarssen, 1996),增加对繁殖的分生组织分配会减少营养生长所能获得的分生组织数,相反,增加对营养生长的分生组织分配能够增加生命后期可获得的分生组织数(Olejniczak, 2001)。分生组织分配理论推测,繁殖代价是以分生组织为通货而不是以花费掉的资源的数量来补偿的。尽管很显然这两个过程都很重要,但几乎没有研究把生物量与分生组织分配同时加以考虑(Hartemink *et al.*, 2004)。

## 5 展望

克隆性在自然界是如此普遍,克隆植物的研究已经成为一个相对独立的领域,这一领域正在引起越来越多的生态学家和进化生物学家的关注。然而,克隆性作为生态和进化研究的主题,长期以来只局限于克隆性所导致的那些显而易见的方面,如匍匐茎和根茎类草本植物的生理整合、觅食行为和构型的灵活性等(Stuefer *et al.*, 2001),却相对忽略了对克隆植物有性繁殖与克隆生长间相互关系的研究。尽管植物生态学家很久以来就已经认识到许

多植物同时具有有性繁殖和克隆生长,两种繁殖方式间的平衡在不同物种间和同一物种的不同种群之间变化很大,但是自然选择对两种繁殖方式的选择后果是什么,以及控制这两种方式间平衡的生态和遗传因子究竟有哪些,到底是克隆生长单向地影响了植物的有性繁殖,还是与有性过程相伴随的选择压力同时塑造了植物的克隆习性? 这些问题目前尚不清楚。很少有研究从克隆生长与有性繁殖两个方面同时考察克隆植物繁育系统的进化以及自然状态下两种繁殖方式间的资源分配策略对克隆植物的适应进化与遗传方面的影响。未来有关克隆植物繁殖生态学的研究应着重于以下几个方面:1)克隆植物有性繁殖变异的进化后果,有性变异怎样影响克隆植物的局域适应和地理范围的进化;克隆植物有性不育的进化机制,以及有性育性的丢失是否与生长、生存和克隆生长的增强具有某种联系? 这种联系多大程度是由于资源权衡,多大程度是由于遗传权衡(Eckert, 2002)? 2)不同克隆生长型对交配系统的影响,或具有不同繁育系统的克隆植物是否具有不同的生长型? 游击型克隆生长可能是避免自交的一个适应性状;而密集型克隆植物却可能表现出较高的自交率(如果自交亲和),或者较低的种子生产能力(如果自交不亲和或雌雄异熟等)。通过比较不同克隆生长构型植物的有性繁殖的特征以及资源分配对策,探讨交配系统和克隆生长构型间可能的协同进化机制;3)如果不同的繁殖方式是植物适应不同环境而采取的适应性对策,那么我们可以预期在波动和存在竞争的生境中,植物应将大部分的繁殖资源分配给有性繁殖,无性繁殖应该很有限;而在相对稳定的环境中,克隆繁殖应该占据优势地位。已有的克隆生长与有性繁殖间的权衡的研究大多为模型、人工操纵实验和单因素实验研究,很少有研究量化了自然状态下或多因素影响下的权衡表现形式,以及克隆植物繁殖对策(无性与有性繁殖之间的权衡关系,有性过程中雄性功能和雌性功能的权衡关系)变异的原因。

## 参 考 文 献

- Abrahamson WG (1975). Reproductive strategies in dewberries. *Ecology*, 56, 721 - 726.
- Abrahamson WG (1980). Demography and vegetative reproduction. In: Solbrig OT ed. *Demography and Evolution in Plant Populations*. Blackwell, Oxford, 89 - 106.
- Alpert P, Stuefer JF (1997). Division of labour in clonal plants. In: de Kroon H, van Groenendael JM eds. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden, 137 -



- 154.
- Aspinwall N, Christian T (1992). Clonal structure, genotypic diversity and seed production in populations of *Filipendula rubra* (Rosaceae) from the northcentral United States. *American Journal of Botany*, 79, 294 – 299.
- Back AJ, Kron P, Stewart SC (1996). Phenological regulation of opportunities for within-inflorescence geitonogamy in the clonal species, *Iris versicolor* (Iridaceae). *American Journal of Botany*, 83, 1033 – 1040.
- Bai WN (白伟宁), Zhang DY (张大勇) (2004). Dichogamy. In: Zhang DY (张大勇) ed. *Life History Evolution and Reproductive Ecology in Plants* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing, 284 – 301. (in Chinese)
- Bazzaz FA (1996). *Plants in Changing Environments: Linking Physiological, Population, and Community Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Begon M (1982). Density and individual fitness: asymmetric competition. In: Shorrocks B ed. *Evolutionary Ecology*. Blackwell, Oxford, 175 – 194.
- Biere A (1995). Genotypic and plastic variation in plant size: effects on fecundity and allocation patterns in *Lychnis flos-cuculi* along a gradient of natural soil fertility. *Journal of Ecology*, 83, 629 – 642.
- Bonsler SP, Aarssen LW (1996). Meristem allocation: a new classification theory for adaptive strategies in herbaceous plants. *Oikos*, 77, 347 – 352.
- Bostock SJ (1980). Variation in reproductive allocation in *Tussilago farfara*. *Oikos*, 34, 359 – 363.
- Bowker MA, Stark LR, McLetchie DN, Mishler BD (2000). Sex expression, skewed sex ratios, and microhabitat distribution in the dioecious desert moss *Syntrichia canineris* (Pottiaceae). *American Journal of Botany*, 87, 517 – 526.
- Brochmann C, Hapnes A (2001). Reproductive strategies in some arctic *Saxifraga* (Saxifragaceae), with emphasis on the narrow endemic *S. svalbardensis* and its parental species. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 137, 31 – 49.
- Byers DL (1995). Pollen quantity and quality as explanations for low seed set in small populations exemplified by *Eupatorium* (Asteraceae). *American Journal of Botany*, 82, 1000 – 1006.
- Callaghan TV, Carlsson BA, Jonsdottir IS, Svensson BM, Jonasson S (1992). Clonal plants and environmental-change: introduction to the proceedings and summary. *Oikos*, 63, 341 – 347.
- Charpentier A (2002). Consequences of clonal growth for plant mating. *Evolutionary Ecology*, 15, 521 – 530.
- Charpentier A, Grillas P, Thompson JD (2000). The effects of population size limitation on fecundity in mosaic populations of the clonal macrophyte *Scirpus maritimus* (Cyperaceae). *American Journal of Botany*, 87, 502 – 507.
- Cook RE (1979). Asexual reproduction: a further consideration. *American Naturalist*, 113, 769 – 772.
- Cook RE (1985). Growth and development in clonal plant population. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven, 259 – 296.
- Darwin C (1877). *The Different Forms of Flowers on Plants of the Same Species*. Murray, London.
- de Jong TJ, Waser NM, Klinkhamer PGL (1993). Geitonogamy: the neglected side of selfing. *Trends in Ecology and Evolution*, 8, 321 – 325.
- de Kroon H, van Groenendael JM (1997). *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden.
- Dong M (董鸣) (1996a). Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: foraging behavior. *Acta Botanica Sinica* (植物学报), 38, 828 – 835. (in Chinese with English abstract)
- Dong M (董鸣) (1996b). Plant clonal growth in heterogeneous habitats: risk-spreading. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 20, 543 – 548. (in Chinese with English abstract)
- Dong M, de Kroon H (1994). Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cymodon dactylon*, a grass forming stolons and rhizomes. *Oikos*, 70, 99 – 106.
- Dong M, During HJ, Werger MJA (2002). Root and shoot plasticity of the stoloniferous herb *Ajuga reptans* L. planted in a heterogeneous environment. *Flora*, 197, 37 – 46.
- Dorken ME, Eckert CG (2001). Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Journal of Ecology*, 89, 339 – 350.
- Eckert CG (1999). Clonal plant research: proliferation, integration, but not much evolution. *American Journal of Botany*, 86, 1649 – 1654.
- Eckert CG (2000). Contributions of autogamy and geitonogamy to self-fertilization in a mass-flowering, clonal plant. *Ecology*, 81, 532 – 542.
- Eckert CG (2002). The loss of sex in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, 15, 501 – 520.
- Eckert CG, Barrett SCH (1992). Stochastic loss of style morphs from populations of tristylous *Lythrum salicaria* and *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Evolution*, 46, 1014 – 1029.
- Eckert CG, Dorken ME, Mitchell SA (1999). Loss of sex in clonal populations of a flowering plant, *Decodon verticillatus* (Lythraceae). *Evolution*, 53, 1079 – 1092.
- Eckert CG, Lui K, Bronson K, Corradini P, Bruneau A (2003). Population genetic consequences of extreme variation in sexual and clonal reproduction in an aquatic plant. *Molecular Ecology*, 12, 331 – 344.
- Ellstrand NC, Roose ML (1987). Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany*, 74, 123 – 131.
- Eriksson O (1997). Clonal life histories and the evolution of seed recruitment. In: de Kroon H, van Groenendael JM eds. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden, 211 – 226.
- Eriksson O, Bremer B (1993). Genet dynamics of the clonal plant *Rubus saxatilis*. *Journal of Ecology*, 81, 533 – 542.
- Eriksson O, Jerling L (1990). Hierarchical selection and risk spreading in clonal plants. In: van Groenendael JM, de Kroon H eds. *Clonal Growth in Plants: Regulation and Function*. SPB Academic Publishing, The Hague, 79 – 94.
- Gardner SN, Mangel M (1999). Modeling investments in seeds, clonal offspring, and translocation in a clonal plant. *Ecology*, 80, 1202 – 1220.
- Hammerli A, Reusch TBH (2003). Inbreeding depression influences genet size distribution in a marine angiosperm. *Molecular Ecology*, 12, 619 – 629.



- Handel SN (1985). The intrusion of clonal growth patterns on plant breeding systems. *American Naturalist*, 125, 367–384.
- Harder LD, Barrett CH (1995). Mating cost of large floral displays in hermaphrodite plants. *Nature*, 373, 512–515.
- Harper JL (1967). A Darwinian approach to plant ecology. *Journal of Ecology*, 55, 247–270.
- Hartemink N, Jongejans E, de Kroon H (2004). Flexible life history responses to flower and rosette bud removal in three perennial herbs. *Oikos*, 105, 159–167.
- Hartnett DC (1990). Size-dependent allocation to sexual and vegetative reproduction in four clonal composites. *Oecologia*, 84, 254–259.
- Heywoods JS (1986). The effect of plant size variation on genetic drift in populations of annuals. *American Naturalist*, 127, 851–861.
- Holler LC, Abrahamson WG (1977). Seed and vegetative reproduction in relation to density in *Fragaria virginiana* (Rosaceae). *American Journal of Botany*, 64, 1003–1007.
- Huber H, During HJ (2000). No long-term costs of meristem allocation to flowering in stoloniferous *Trifolium* species. *Evolutionary Ecology*, 14, 731–748.
- Hutchinson GE (1975). *A Treatise on Limnology* Vol. 3. *Limnological Botany*. John Wiley & Sons, New York.
- Iwasa Y (1990). Evolution of the selfing rate and resource allocation models. *Plant Species Biology*, 5, 19–31.
- Jonsdottir IS, Watson MA (1997). Extensive physiological integration: an adaptive trait in resource-poor environments? In: de Kroon H, van Groenendae JM eds. *The Ecology and Evolution of Clonal Plants*. Backhuys Publishers, Leiden, 109–136.
- Klekowski EJJ (1988a). *Mutation, Developmental Selection and Plant Evolution*. Columbia University Press, New York.
- Klekowski EJJ (1988b). Progressive cross- and self-sterility associated with aging in fern clones and perhaps other plants. *Heredity*, 61, 247–253.
- Kudoh H, Dhibaike H, Whigham DF, Kawano S (1999). Genet structure and determinants of clonal structure in a temperate deciduous woodland herb, *Uvularia perfoliata*. *Journal of Ecology*, 87, 244–257.
- Liao WJ (廖万金) (2004). Molecular markers. In: Zhang DY (张大勇) ed. *Life History Evolution and Reproductive Ecology in Plants* (植物生活史进化与繁殖生态学). Science Press, Beijing, 369–403. (in Chinese)
- Loehle C (1987). Partitioning of reproductive effort in clonal plants: a benefit-cost model. *Oikos*, 49, 199–208.
- Lopez F, Fungairino S, de la Heras P, Serrano J, Acosta F (2001). Age changes in the vegetative vs. reproductive allocation by module demographic strategies in a perennial plant. *Plant Ecology*, 157, 13–21.
- Lopez-Almansa JC, Pannell JR, Gil L (2003). Female sterility in *Ulmus minor* (Ulmaceae): a hypothesis invoking the cost of sex in a clonal plant. *American Journal of Botany*, 90, 603–609.
- Lovett Doust LL (1981). Population dynamics and local specialization in a clonal plant *Tanunculus repens*. I. The dynamics of ramets in contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 69, 743–755.
- McLetchie DN, Garcia-Ramos G, Crowley PH (2002). The lost ratio dynamics: a model for the dioecious liverwort *Marchantia inflexa*. *Evolutionary Ecology*, 15, 231–254.
- Mendez M (1999). Effects of sexual reproduction on growth and vegetative propagation in the perennial geophyte *Arum italicum* (Araceae). *Plant Biology*, 1, 115–120.
- Mendez M, Obeso JR (1993). Size-dependent reproductive and vegetative allocation in *Arum italicum* (Araceae). *Canadian Journal of Botany*, 71, 309–314.
- Nishitani S, Takada T, Kachi N (1999). Optimal resource allocation to seeds and vegetative propagules under density-dependent regulation in *Syneilesis palmate* (Compositae). *Plant Ecology*, 141, 179–189.
- Olejniczak P (2001). Evolutionarily stable allocation to vegetative and sexual reproduction in plants. *Oikos*, 95, 156–160.
- Pan JJ, Price JS (2002). Fitness and evolution in clonal plants: the impact of clonal growth. *Evolutionary Ecology*, 15, 583–600.
- Philbrick CT, Les DH (1996). Evolution of aquatic angiosperm reproductive systems. *BioScience*, 46, 813–826.
- Pitelka LF, Ashmun JW (1985). Physiology and integration of ramets in clonal plants. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, New Haven, 399–435.
- Prach K, Pyšek P (1994). Clonal plants—what is their role in succession. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29, 307–320.
- Prati D, Schmid B (2000). Genetic differentiation of life-history traits within populations of the clonal plant *Ranunculus reptans*. *Oikos*, 90, 442–456.
- Preston CD, Croft JM (1997). *Aquatic Plants in Britain and Ireland*. Harley Books, Colchester, UK.
- Rautiainen P, Koivula K, Hyvarinen M (2004). The effect of within-genet and between-genet competition on sexual reproduction and vegetative spread in *Potentilla anserina* ssp. *egedii*. *Journal of Ecology*, 92, 505–511.
- Reekie EG (1991). Cost of seed versus rhizome production in *Agropyron repens*. *Canadian Journal of Botany*, 69, 2678–2683.
- Reekie EG (1999). Resource allocation, trade-offs, and reproductive effort in plants. In: Vuorisalo TO, Mutikainen PK eds. *Life History Evolution in Plants*. Kluwer Academic, Dordrecht, 173–193.
- Reznick D (1985). Costs of reproduction: an evaluation of the empirical evidence. *Oikos*, 44, 257–267.
- Roff DA (1992). *The Evolution of Life Histories: Theory and Analysis*. Chapman and Hall, New York.
- Ronsheim ML, Bever JD (2000). Genetic variation and evolutionary trade-offs for sexual and asexual reproductive modes in *Allium vineale* (Liliaceae). *American Journal of Botany*, 87, 1769–1777.
- Sackville Hamilton NR, Schmid B, Harper JL (1987). Life-history concepts and the population biology of clonal organisms. *Proceeding of Royal Society London B*, 232, 35–57.
- Saikkonen K, Koivunen S, Vuorisalo T, Mutikainen P (1998). Interactive effects of pollination and heavy metals on resource allocation in *Potentilla anserina* L. *Ecology*, 79, 1620–1629.
- Sakai S (1995). Optimal resource allocation to vegetative and sexual reproduction of a plant growing in a spatially varying environment. *Journal of Theoretical Biology*, 175, 271–282.
- Samson DA, Werk KS (1986). Size-dependent effects in the analysis of reproductive effort in plants. *American Naturalist*, 127,

- 667 – 680.
- Sato T (2002). Size-dependent resource allocation among vegetative propagules and male and female functions in the forest herb *Laportea bulbifera*. *Oikos*, 96, 453 – 462.
- Schmid B (1990). Some ecological and evolutionary consequences of modular organization and clonal growth in plants. *Evolutionary Trend in Plant*, 4, 25 – 34.
- Schmid B, Bazzaz FA (1995). Size dependency of sexual reproduction and of clonal growth in two perennial plants. *Canadian Journal of Botany*, 73, 1831 – 1837.
- Sculthorpe CD (1967). *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Edward Arnold, London.
- Silander JA (1985). Microevolution in clonal plants. In: Jackson JBC, Buss LW, Cook RE eds. *Population Biology and Evolution of Clonal Organisms*. Yale University Press, London, 107 – 152.
- Snow AA, Whigham DF (1989). Costs of flower and fruit production in *Tipularia discolor* (Orchidaceae). *Ecology*, 70, 1286 – 1293.
- Stearns SC (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stebbins GL (1950). *Variation and Evolution in Plants*. Columbia University Press, New York.
- Stebbins GL (1971). *Chromosomal Evolution in Higher Plants*. Edward Arnold, London.
- Stuefer JF, DeKroon H, During HJ (1996). Exploitation of environmental heterogeneity by spatial division of labour in a clonal plant. *Functional Ecology*, 10, 328 – 334.
- Stuefer JF, Erschbamer B, Huber H, Suzuki JI (2001). The ecology and evolutionary biology of clonal plants: an introduction to the proceedings of Clone-2000. *Evolutionary Ecology*, 15, 223 – 230.
- Thompson FL, Eckert CG (2004). Trade-offs between sexual and clonal reproduction in an aquatic plant: experimental manipulations vs. phenotypic correlations. *Journal of Evolutionary Biology*, 17, 581 – 592.
- Thompson JD (2001). How do visitation patterns vary among pollinators in relation to floral display and floral design in a generalist pollination system? *Oecologia*, 126, 386 – 394.
- Ushimaru A, Kikuzawa K (1999). Variation of breeding system, floral rewards, and reproductive success in clonal *Calystegia* species (Convolvulaceae). *American Journal of Botany*, 86, 436 – 446.
- van Kleunen M, Fischer M, Schmid B (2001). Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant. *Oikos*, 94, 515 – 524.
- Vange V (2002). Breeding system and inbreeding depression in the clonal plant species *Knautia arvensis* (Dipsacaceae): implications for survival in abandoned grassland. *Biological Conservation*, 108, 59 – 67.
- Watson MA (1984). Developmental constraints effect on population growth and patterns of resource allocation in a clonal plant. *American Naturalist*, 123, 411 – 426.
- Westley LC (1993). The effect of inflorescence bud removal on tuber production in *Helianthus tuberosus* L. (Asteraceae). *Ecology*, 74, 2136 – 2144.
- Widen B, Cronberg N, Widen M (1994). Genotypic diversity, molecular markers and spatial distribution of genets in clonal plants, a literature survey. *Folia Geobotanica et Phytotaxonomica*, 29, 245 – 263.
- Widen B, Widen M (1990). Pollen limitation and distance dependent fecundity in females of the clonal gynodioecious herb *Glechoma hederacea* (Lamiaceae). *Oecologia*, 83, 191 – 196.
- Wilcock CC, Jennings SB (1999). Partner limitation and restoration of sexual reproduction in the clonal dwarf shrub *Linna borealis* L. (Caprifoliaceae). *Protoplasma*, 208, 76 – 86.
- Williams GC (1966). Natural selection, the cost of reproduction and refinement of lacks of principle. *American Naturalist*, 100, 687 – 690.
- Winkler E, Fischer M (1999). Two fitness measures for clonal plants and the importance of spatial aspects. *Plant Ecology*, 141, 191 – 199.
- Winkler E, Fischer M (2001). The role of vegetative spread and seed dispersal for optimal life histories of clonal plants: a simulation study. *Evolutionary Ecology*, 15, 281 – 301.
- Wolf AT, Harrison SP (2001). Effects of habitat size and patch isolation on reproductive success of the serpentine morning glory. *Conservation Biology*, 15, 111 – 121.
- Yu FH, Dong M, Zhang CY, Zhang SM (2002). Phenotypic plasticity in response to salinity gradient in a stoloniferous herb *Halerpestes ruhenica*. *Acta Phytocologica Sinica* (植物生态学报), 26, 140 – 148.