

克隆种群的有关概念在水生植物中应用和研究进展

肖克炎 于 丹

(武汉大学生命科学院水生植物实验室, 梁子湖湖泊生态系统国家野外科学观测研究站, 武汉 430072)

CONCEPTS AND STUDIES ON CLONAL POPULATION OF AQUATIC PLANT

XIAO Ke-Yan and YU Dan

(Laboratory of Aquatic Plants, College of Life Sciences, Wuhan University; National Field Station for Lake Ecosystem in Liangzi Lake, Wuhan 430072)

关键词: 水生植物; 克隆生长; 无性繁殖

Key words: Aquatic plant; Clonal growth; Asexual reproduction

中图分类号: Q948.8 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2008)06-0920-06

自 20 世纪 80 年代以来, 克隆植物 (Clonal plants) 种群生态学的研究逐渐成为国外生态学研究的热点之一, 其研究成果不断发表在各种重要的国际学术刊物上^[1-3], 从而引起国内学者的关注。现已在陆生植物的多个类群中展开, 但是水生植物的克隆种群研究仍然相对较少。随着我国淡水生态系统环境的恶化, 水生植物在一些水域逐渐退化甚至完全消失, 淡水生态系统的功能受到了严重的破坏^[4], 与此同时很多入侵性水生植物却疯狂生长, 严重影响了水生生态系统的安全与利用。克隆生长和无性繁殖在水生植物中是十分普遍的现象^[5-8], 因此深入开展水生植物的克隆生态学研究对水生植被的恢复及外来种的管理具有重要的意义。

1 克隆种群的一些概念

对植物克隆现象的重视首先源自于对植物构件性的研究。20 世纪 70 年代 Harper, *et al.* 提出了植物种群统计的构件理论 (Module theory)^[9]。构件理论把种群划分为由遗传单位形成的个体种群和由无性繁殖形成的构件种群两种结构水平, 较好地解释种群内部个体的大小和数量在同龄或异龄植株之间的差异, 因此被迅速接受并广泛地运用于植物种群生态学的多个方面。此后, 对构件植物种群, 特别是对克隆植物种群的研究, 成为植物种群生态学中的一个热点和前沿课题, 并产生了很多新概念和新理论, 推动了植物种群生态学的发展^[10]。下面简要阐述在水生克隆植物种群生态学研究涉及到的一些基本概念。

1.1 克隆繁殖、克隆生长和水生克隆植物

很多水生植物具有无性系性或克隆性 (Clonality), 能够进行克隆繁殖 (Clonal reproduction)^[11, 12]。从进化的角度看, 由于次生加粗生长或早期胚胎二极性的缺乏等原因导致克隆性在生活史中形成并被选择地保留下来^[13]。其特征是后代个体的产生不通过减数分裂和遗传物质的重组。因此, 如果不考虑自然条件下可能发生的频率极低的遗传突变, 这些后代个体之间, 以及与其亲代个体之间, 在遗传结构上是完全相同的^[11]。实现克隆性的主要方式之一是克隆生长 (Clonal growth), 它是指在自然条件下产生具有实际或潜在独立生存能力的植株个体的营养生长过程^[13]。克隆生长是水生维管植物实现克隆性的最主要的方式。实现克隆性的另一种方式是无配子生殖 (Agamospermy), 是指通过产生无性生殖细胞 (如孢子) 进行繁殖的过程^[11]。这种方式在低等植物中广泛存在, 如藻类、菌类、地衣、苔藓和蕨类植物等。狭义的水生克隆植物 (Aquatic clonal plant) 是指具有克隆生长习性的水生维管植物^[14, 15]。

1.2 克隆基株、克隆分株和克隆片段

克隆植物是一个具有基株、分株和克隆片段等多层次的等级结构系统^[12]。克隆生长能使一个有性生殖产生的合子 (种子) 产生众多在遗传上相同的具有潜在独立生存能力的新个体。这些由同一合子衍生而来的所有具有潜在独立性的个体的总和, 被称为一个克隆基株 (Genet)。组成克隆基株的潜在独立性个体, 称为克隆分株 (Ramet)。因此, 克隆生长实际上是指基株的生长, 是基株散布其分株的过程。当

收稿日期: 2006-11-17; 修订日期: 2008-01-29

基金项目: 国家自然科学基金项目 (30600050) 资助

作者简介: 肖克炎 (1976—), 男, 汉族, 湖北京山人; 博士, 副教授; 主要从事水生植物生态学研究。E-mail: xiaoky@gmail.com

通讯作者: 于丹, E-mail: yudan01@public.wh.hb.cn

一个克隆由相连的分株组成时,称为一个克隆片段(Fragment)。克隆基株最初是由一个个体即实生苗组成,随着克隆生长,在以后的生活史阶段,克隆基株将是由多个发育上重复、遗传结构上一致的克隆分株组成^[16]。从构件理论上讲,非克隆植物是以叶、芽等为单位的有机体构件(Organismic modularity)的总称,而克隆植物是以分株为单位的克隆构件(Clonal modularity)的总称。同时克隆基株的每一个独立分株,又具有与非克隆植物相似的有机体构件性。因此,克隆植物具有双重构件性,这是其与非克隆植物的主要区别之一^[17]。

1.3 克隆、分株种群和克隆种群

由一个实生苗或克隆基株的任何一个独立分株经克隆生长形成的一组相对独立或具有潜在独立性的分株,称为一个克隆或无性系(Clone)^[18]。也就是在自然界中,一个植物克隆就是来自同一遗传基础的克隆分株的集合。因此,克隆基株可看作是一个克隆,同时,基株的任何一部分分株也是一个克隆。但仅当一个克隆由所有的分株所组成时,该克隆才是一个基株,故可认为基株是最大的克隆。在克隆植物中,一个种群可能由一个或多个基株组成,每一个克隆基株又由或多或少的克隆分株组成。因此克隆种群(Clonal population)同时存在基株种群和分株种群两种概念,这也是其不同于非克隆植物的一个明显特征^[16]。基株种群是指在一定空间内,由多个基株所形成的克隆分株的集合。故而基株种群具有不同遗传组成,种群内部可能存在遗传物质的交流。分株种群(Ramet population)是指在一定空间内,由许多具有根状茎或匍匐茎等间隔子(Spacer)相连的克隆分株所组成的集合,即一定环境中的克隆分株集合。故而分株种群几乎具有相同的遗传组成,种群内部的基因流非常有限,并且遗传漂变进一步导致其种群的遗传变异减小^[19]。

2 水生植物克隆生长的多样性

水生克隆植物根据生活型的不同可以分为挺水克隆植物,如芦苇(*Phragmites australis*);漂浮克隆植物,如凤眼莲(*Eichhornia crassipes*);浮叶克隆植物,如荇菜(*Nymphaeoides peltata*);沉水克隆植物,如微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus*)。克隆植物依据克隆器官的不同可以划分成不同类型^[20]。绝大部分水生克隆植物的克隆器官是由茎及其衍生物形成,根据茎的形态可分为:(1)根状茎型克隆植物,如香蒲(*Typha orientalis*);(2)匍匐茎型克隆植物,如荇菜;(3)断枝型克隆植物,如穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*);(4)分蘖型克隆植物,如稻(*Oryza sativa*);(5)球茎型克隆植物,如荸荠(*Eleocharis dulcis*);(6)鳞茎型克隆植物,如中国水仙(*Narcissus tazetta* var *chinensis*);(7)块茎型克隆植物,如苦草(*Vallisneria spiralis*);(8)压条型克隆植物,如卵叶丁香蓼(*Ludwigia ovalis*);(9)匍枝型克隆植物,如毛茛泽泻(*Ranalisma rostrata*);(10)假胚型克隆植物,如穗花狐尾藻(这类植物的花序在有性繁殖失败之后就演变成了克隆繁殖器官)。不少水生克隆植物具有两种乃至两种以上克隆

繁殖器官,如金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)即能以鳞茎又能以断枝进行克隆繁殖。根据同一克隆的分株离散程度的不同,可分为:(1)游击型克隆植物,即同一基株的克隆分株间的距离较大,如莲(*Nelumbo nucifera*);(2)密集型克隆植物,即分株间的距离较小,如稻。另外,根据连接克隆分株的间隔子的寿命不同,可将克隆植物分为:(1)短命间隔子型克隆植物,即分株间间隔子的寿命较短,如凤眼莲;(2)长寿命间隔子型克隆植物,即分株间间隔子的连接可以维持多个生长季节,如微齿眼子菜。

3 水生克隆植物的分布和地位

在湿地和水生生态系统中,克隆生长非常普遍,克隆植物扮演着重要的功能^[7]。经初步统计,我国水生高等植物中具有克隆生长特性的属占我国水生植物总属数的72%,而在湖北省梁子湖这种比例高达85%,其中19个优势种中就有16个种具有明显的克隆生长特性。由此可见,克隆繁殖与水生植物优势种的建立具有密切的关系。许多匍匐茎型和根状茎型水生克隆植物,能够占据扰动和人造的生境,成为生态系统的重要组分^[12]。它们的存在深刻地影响生态系统的结构和功能,影响群落的生物多样性和稳定性,在群落的演替过程中起不可缺少的重要作用。不仅如此,许多经济水生植物(如水稻、莲藕、茭白等)和许多给农业和生态环境带来巨大问题的有害杂草,如凤眼莲和喜旱莲子草(*A. nanthera philoxeroides*)均为水生克隆植物。它们的经济和生态的重要性以及危害的严重性都与其克隆生长习性密切相关^[13,20]。

为什么水生植物的克隆生长现象非常普遍?目前主要有以下三种观点:第一种观点认为水环境对有性繁殖的抑制导致对克隆繁殖的偏向^[5]。绝大多数的水生被子植物,其有性繁殖要求花部结构露出水面,因此许多种类由于不能适应水位的变化导致其有性繁殖变得困难^[8]。第二种观点认为,由于在水环境中克隆繁殖相对于有性繁殖更加经济有效,从而水生植物可能加强了这种方式的选择力度^[9]。第三种观点认为水生克隆植物有性繁殖的频率越低,其种群差异就越小,这样可以缓解“红皇后”过程,即协同进化的压力减小^[6]。水生植物区系的研究也有力地支持了“水环境选择了无性繁殖方式”的假说。研究表明,克隆植物在单子叶植物中多于双子叶植物,在草本植物中多于木本植物,在水生植物中多于陆生植物^[12]。并且最早的单子叶植物可能均为根茎型克隆植物,因此单子叶植物基本上是克隆类群^[13]。Sculthorpe认为单子叶植物较双子叶植物更加适应于水环境,从而导致单子叶植物在水生植物区系中占主要地位^[5]。由此看来,似乎水环境、单子叶植物以及克隆繁殖之间的相关性最终导致克隆繁殖在水生植物中占据优势。

4 水生植物克隆种群的研究进展

国外很早就开展了对水生植物克隆种群的研究。国内对水生植物克隆种群的研究尚处于起始阶段。作者以沉水

植物苦草的克隆种群为对象开展了系列研究^[21,22]。目前有关水生植物克隆种群的研究方向及其内容主要集中在以下几个方面。

4.1 克隆种群结构及其动态

种群生态学首先要解决的基本问题是种群的数量特征,也即种群的结构与动态。由于克隆植物具有克隆构件性,因此种群的构件等级及各个构件水平上的生死动态成为研究重点。只有综合考察各个构件水平上的种群动态,才能较全面地了解水生克隆植物的种群命运。密度制约是种群生态学中一直存在争议的问题。在克隆种群内部空间动态上,荆三棱的研究显示,边际种群往往进行密集生长策略而中央种群进行游击型生长策略,这说明克隆种群的密度可能驱动着克隆内部的年度生长和空间动态^[23]。Groth的研究显示,菱在低密度条件下能高效率地克隆生长,并且进而导致有性繁殖大大增加,同时它似乎又能摆脱密度的影响,在相当高的密度下仍能发展和维持其种群^[14]。作者发现水位对水生克隆植物荇菜的种群结构影响较大,其分株种群年龄结构以及分株个体的形态和生物量分配都与水位密切相关^[24]。水皮莲(*Nymphaeodes cristata*)能在水位下降后的环境中占优势,是因为在洪水之后它的宿根能够更新,并有很高的幼苗成活率;而金银莲花(*N. indica*)能存活于永久性水淹环境中,是因为其幼苗在深水中几乎没有死亡,并且强烈的克隆生长容许它维持并拓殖尚未占据的空间^[25]。Yan, *et al.* 还发现二氧化碳浓度升高显著促进苦草产生更多分株和地下块茎^[26]。

4.2 克隆生长格局与克隆构型

水生克隆植物的空间特征在个体水平上主要体现在生长格局即克隆构型(Clonal architecture)上。生长格局是指克隆植物通过克隆生长,在水平空间所占据的位置及其拓展的速率。生长格局主要由三个形态参数决定:间隔子长度、分枝角度和分枝强度。大量研究表明,克隆植物的分枝角度变化很小,分枝强度一般随资源水平的增加而增大,而节间长度在方向和程度上则随物种不同变化很大。故而间隔子长度在克隆构型研究中显得尤为重要。集团型和游击型最先被用来描述克隆植物节间长度的分布格局。Humphrey的研究显示游击型亚种能以很快的生长来迅速开发资源,而其聚集型亚种却显示出对胁迫环境的更强适应能力^[27]。这说明不同的克隆构型具有不同的资源利用能力。克隆植物的不同的克隆构型是由遗传决定的,同时克隆构型又是可变的,能随着生境的不同和发育阶段的不同而发生变化^[12]。例如密度增加和营养水平减小都导致菱的分枝强度减小^[14];北方芦苇的根状茎比南方芦苇的根状茎细而长^[28];芦苇和荆三棱在稳定生境中的根状茎较长,而扰动的生境使根状茎变短^[29]。作者发现水位主要影响苦草在水平空间上的克隆生长,而基壤主要影响苦草在垂直空间上的生物量分配^[30]。这些克隆构型对生境发生的相应变化被认为具有生态适应意义。间隔子变长被认为是用来迅速扩散和占领生境或逃避不利环境,而间隔子变短被认为是现有空间的占有并增

强其竞争能力^[31]。不同克隆类群,其克隆构型的可塑性不同,一般游击型克隆植物的构型可塑性比聚集型大,匍匐茎型克隆植物的构型比根状茎型克隆植物的构型可塑性大^[32]。

4.3 克隆可塑性与觅食行为

克隆植物除了分株个体自身的有机体构件的可塑性外,还具有克隆构件的可塑性(Clonal plasticity),即克隆生长及其克隆构型的可塑性^[16]。由于植物生长所必须的资源在时间和空间上的分布是斑块状的,克隆植物的形态,尤其是决定其克隆分株空间放置的形态学性状,能够对资源和环境条件水平发生反应,使得克隆植物改变其克隆分株的空间放置格局,从而更有效地促进基株对异质性分布资源的获取。这种通过表型可塑性,在资源异质性的生境中表现出最适的生长格局来充分利用资源的行为被称为觅食行为(Foraging behavior)^[16,33]。觅食行为理论突破了传统上所认为的植物是固着不动的观念,从而对研究植物在异质性环境中的适应对策具有重要意义。对于水生克隆植物来说,陆水梯度可能导致了一种重要的资源和环境异质性。随着水深的增加,光合作用条件减弱和气体传输的阻力增加,使得水生克隆植物消耗地下部分的营养来增加地上部分的分配比例,从而增加其株高。这种形态和生物量分配的可塑性被认为是为了使植物更快地露出水面以增强其生存能力^[22,34]。作者以苦草(*V. spiralis*)为实验材料检验水生克隆植物的觅食行为,结果显示苦草在资源斑块性环境中具有生境选择能力,通过克隆生长将更多分株集中到有利生境^[15]。

4.4 克隆整合与风险分摊

许多克隆植物的分株在一定时期内由间隔子相互连接在一起,当相连的克隆分株分别处于资源或环境条件相异的生境中时,相连分株之间可能存在沿源-汇梯度进行的物质传输即生理整合,这种相连克隆分株之间存在的生理整合现象,称为克隆整合(Clonal integration)^[12]。克隆整合具有重要的生态适应意义,它使克隆分株不仅对其所处的小生境条件产生表型可塑性反应,而且也可对与其相连的克隆分株所处的小生境条件发生反应。这两种反应共同影响着克隆植物的生长和繁殖,进而影响基株和分株的适合度^[31]。通过生理整合,克隆分株能将物质分配到最适部位,增加各分株的存活率及基株的寿命以减小风险。这种生态对策称为风险分摊(Risk spreading)^[17]。由于具有觅食行为和风险分摊等策略,克隆植物表现出比非克隆植物更复杂的生态对策,在种群的竞争中也占有更大的优势。Yan, *et al.* 的研究发现位于重金属环境中的苦草分株通过产生更多后代而降低死亡风险^[35]。一个苔草实验还提供了风险分摊可能有利于克隆植物从感染病原菌的土壤中逃离的证据^[36]。生理整合在水生克隆植物中普遍存在,并在水生克隆植物的生长与扩散中扮演重要角色。研究表明克隆整合提高了苔草和芦苇分株的性能,促进其对异质性资源的利用,从而增强了其竞争能力、扩散能力和适应扰动和胁迫环境的能力^[37]。作者发现苦草在异质性光照环境中能够得益于克隆整合,但是这

种情况在基质斑块性环境中并没有发生,这可能暗示沉水克隆植物对碳水化合物和土壤营养物质的整合能力不同^[38,39]。

4.5 遗传变异和克隆多样性

克隆繁殖在水生植物中占据优势已被普遍认可。但是关于在水生植物克隆种群中性丢失的进化问题是长期以来争论不休的一个理论问题,也是近年来进化生物学研究领域的热点之一^[40]。随着分子标记技术的应用,使得可靠地度量种群的遗传变异、基因流以及准确地鉴定克隆基株和分株成为可能,从而为克隆植物繁殖策略、种群动态、扩散或入侵机制的研究提供了技术上的保证^[40]。大量研究表明,由于花粉的缺乏、减数分裂失败或者自我不亲和性等原因,水生克隆植物的有性繁殖明显受到了限制^[41]。故而一个假设为有性繁殖更新很少的种群可能巩固性残缺的变异而逐渐丢失有性繁殖的能力^[42]。由于有性繁殖的比例减小,在克隆种群之间的基因流是非常有限的,并且遗传漂变导致了小种群的遗传变异更小^[19]。比如由于隔离使得北极和高山的克隆种群遗传多样性很低^[43]。但是却又有实验表明,即使相隔几米的克隆内的分株基因型也有不同^[19]。这说明水生克隆植物的克隆多样性可能很大程度上仍被影响有性繁殖及其建立的生态因素所调节^[42]。例如一个地区新基因型的产生极有可能是迁徙的水禽携带种子所致^[44]。不少研究还通过分析克隆种群的遗传变异来揭示水生植物的扩散和入侵过程。Keller调查了一个河流中的芦苇种群的遗传关系,结果表明支流和主流之间被强烈的分离,显示了这两个种群繁殖体的异源性^[45]。而Pellegrin则调查了美国东海岸芦苇的入侵过程,数据很强烈地支持了一个繁殖与扩散的初始植被模型^[46]。

4.6 繁殖特性和生活史对策

很多水生克隆植物在其生活史中既能进行克隆繁殖又能进行有性繁殖,这两种繁殖方式交错作用使其生态适应对策变得复杂起来。这是因为有性繁殖和克隆繁殖具有不同的适应对策。一方面,有性繁殖能在环境压力下产生变异,使有性繁殖能够适应变化的环境,特别是有性繁殖产生的种子是远距离散播的主要途径;另一方面,通过克隆生长,加强了植株性能和竞争能力,从而容许它维持并拓殖占据的空间,并且凭借水环境的依托,有些克隆方式(如断枝)能如同种子一样使其开拓新的生境。故而在种群水平上克隆繁殖占优势,而在异质种群水平上更宠爱有性繁殖,这种在不同空间尺度上的选择压力的差异可能有利于水生克隆植物的复合有性-无性繁殖系统的维持^[47]。不少水生植被的调查结果验证了这个假说,即具有复合有性-无性繁殖系统的多年生水生植物在群落中往往占据优势^[47,48]。而有性繁殖和克隆繁殖之间似乎存在着一种平衡更进一步地验证了这个假说^[42,49]。水生植物在有性繁殖变得困难的条件下进行克隆繁殖具有适应意义。克隆繁殖在恢复湿地植被的逆向演替中能够起到主要作用^[50]。不过种子库和有性繁殖对水生植物种群的维持、更新和拓殖仍然非常重要,那些有性繁殖

能力丧失的种极有可能在灾难性的环境冲击下灭绝。由于克隆繁殖对新生境的拓殖不显著,因此对于水生植被的恢复或濒危种的保护,需要创造一个潜在生境的狭带网连接或者引种到新的地方很有必要^[49]。

5 水生植物克隆种群的研究前景

在理论上,由于水介质的依托和流动性、水体理化环境的相对匀质性以及大量生理胁迫因素,水生植物与陆生植物相比,其克隆种群的生长、繁殖和分布有何区别和相似之处?这些问题都有待深入研究。在实践上,由于开始认识到克隆生长直接关系到植物生产量,可为农业生产、生物能源和湿地工程提供高新生物学技术。另外对水生克隆植物的研究能够对湿地植被恢复和管理、濒危物种的保护以及入侵性水生植物的控制提供理论和应用指导。在今后的研究中,作者认为以下几个方面有待加强:经济水生植物克隆繁殖技术;克隆生长与水生外来入侵种的竞争能力及入侵性的关系;水生植物的牧食与克隆补偿生长能力;水生真菌和病菌在水生克隆植物之间的传播途径;水生克隆植物分株之间的信号传导机理等。

参考文献:

- [1] Salzman A G. Habitat selection in clonal plant [J]. *Science*, 1985, **228**: 602—604
- [2] Sutherland W J. Growth and foraging behavior [J]. *Nature*, 1987, **350**: 18—19
- [3] Hutchings M, Wijesinghe D K. Patchy habitats, division of labour and growth dividends in clonal plants [J]. *Trends Ecol Evol*, 1997, **12**: 390—394
- [4] Xie P, Chen Y Y. "Evil quartet" of inland waters in China—impact of human activities on the loss of biodiversity [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1996, **20** (suppl): 7—23 [谢平, 陈宜瑜. 我国内陆水体中的“魔鬼四重奏”——生物多样性的丧失与人类活动. 水生生物学报, 1996, **20** (增刊): 7—23]
- [5] Scutthope C D. The Biology of Aquatic Vascular Plants [M]. London: Edward Arnold, 1967, 610
- [6] Hutchinson G E. Treatise on Limnology. Limnological Botany [M]. New York: John Wiley, 1975, 660
- [7] Grace J B. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective [J]. *Aquat Bot*, 1993, **44**: 159—180
- [8] Guo Y H, Huang S Q, Chen J K. Breeding system and evolution of aquatic angiosperms [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1998, **22** (1): 79—85 [郭友好, 黄双全, 陈加宽. 水生被子植物的繁育系统与进化. 水生生物学报, 1998, **22** (1): 79—85]
- [9] Harper J L. Population Biology of Plants [M]. London: Academic Press, 1979, 237—249
- [10] Liu Q, Zhong Z C. Advances in ecological research of clonal plant population and some related concepts [J]. *Chinese J Ecol*, 1995, **14** (3): 40—45 [刘庆, 钟章成. 无性系植物种群生态学研究的进展及有关概念. 生态学报, 1995, **14** (3): 40—45]

- [11] Jackson J B C, Buss L W, Cook R E. Populations Biology and Evolution of Clonal Organisms [M]. New Haven: Yale University Press 1985
- [12] de Kroon H, Van Groenendael J. The Ecology and Evolution of Clonal Plants [M]. Leiden: Backhuys Publishers 1997
- [13] Van Groenendael J, de Kroon H. Clonal Growth in Plants: Regulation and Function [M]. The Hague: SPB Academic Publishing 1990
- [14] Groth A T, Lovett-Doust L, Lovett-Doust J. Population density and module demography in *Trapa natans* (Trapaceae), an annual clonal aquatic macrophyte [J]. *Am J Bot*, 1996, **83**: 1406—1415
- [15] Xiao K Y, Yu D, Wang J W. Habitat selection in spatially heterogeneous environments: a test of foraging behavior in the clonal submerged macrophyte *Vallisneria spiralis* [J]. *Freshwater Biol*, 2006, **51**: 1552—1559
- [16] Dong M. Clonal growth in plants in relation to resource heterogeneity: Foraging behavior [J]. *Acta Bot Sinica*, 1996, **38a**: 828—835 [董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, 1996, **38a**: 828—835]
- [17] Dong M. Plant clonal growth in heterogeneous habitats: Risk-spreading [J]. *Acta Phytocol Sinica*, 1996, **20b**: 543—548 [董鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 风险分摊. 植物生态学报, 1996, **20b**: 543—548]
- [18] Silvertown J W. Introduction to Plant Population Ecology [M]. London and New York: Longman 1982
- [19] Fischer M, Husi R, Prati D, *et al*. RAPD variation among and within small and large populations of the rare clonal plant *Ranunculus reptans* (Ranunculaceae) [J]. *Am J Bot*, 2000, **87**: 1128—1137
- [20] Leakey R R B. Adaptive biology of vegetatively regenerating weeds [J]. *Adv Appl Biol*, 1981, **6**: 57—60
- [21] Yan X. Study on Ecological Response of Aquatic Plants to Stress [D]. Doctoral Dissertation. Wuhan University, Wuhan 2003 [严雪. 水生植物的逆境生态学研究. 博士学位论文, 武汉大学, 武汉. 2003]
- [22] Xiao K Y. Studies on clonal plasticity of the aquatic plant *Vallisneria spiralis* L. in heterogeneous environments [D]. Doctoral Dissertation. Wuhan University, Wuhan 2006 [肖克炎. 水生植物苦草在异质环境中的克隆可塑性研究. 博士学位论文, 武汉大学, 武汉. 2006]
- [23] Jelinski D E, Karagatzides J D, Hutchinson I. On the annular growth pattern in *Scirpus maritimus* in an intertidal wetland: Extension of the concept of cyclic development to within-clone spatial dynamics [J]. *Can J Bot*, 2001, **79**: 464—473
- [24] Xiao K Y, Yu D, Huang Y M, *et al*. Plastic and non-plastic variation in clonal morphology of *Nymphoides peltata* along a water depth gradient in Liangzi Lake, China [J]. *J Freshwater Ecol*, 2006, **21**: 371—378
- [25] Mason D, van der Valk A G. Growth responses of *Nymphoides indica* seedlings and vegetative propagules along a water depth gradient [J]. *Aquat Bot*, 1992, **42**: 339—350
- [26] Yan X, Yu D, Li Y K. The effects of elevated CO₂ on clonal growth and nutrient content of submerge plant *Vallisneria spirulosa* [J]. *Chemosphere*, 2006, **62**: 595—601
- [27] Humphrey L D, Pyke D A. Demographic and growth responses of a guerrilla and a phalanx perennial grass in competitive mixtures [J]. *J Ecol*, 1998, **86**: 854—865
- [28] Clevering O A. Between-and within-population differences in *Phragmites australis*: The effects of nutrients on seedling growth [J]. *Oecologia*, 1999, **121**: 447—457
- [29] Lenssen J P M, Menting F B J, van Der Putten W H, *et al*. Vegetative reproduction by species with different adaptations to shallow-flooded habitats [J]. *New Phytol*, 2000, **145**: 61—70
- [30] Xiao K Y, Yu D, Wu Z H. Differential effects of water depth and sediment type on clonal growth of the submersed macrophyte *Vallisneria natans* [J]. *Hydrobiologia*, 2007, **589**: 265—272
- [31] Schmid B. Clonal growth in grassland perennials. III. Genetic variation and plasticity between and within populations of *Bellis perennis* and *Prunella vulgaris* [J]. *J Ecol*, 1987, **73**: 819—830
- [32] Dong M. Morphological responses to local light conditions in clonal herbs from contrasting habitats and their modification due to physiological integration [J]. *Oecologia*, 1995, **101**: 282—288
- [33] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition [J]. *Adv Ecol Res*, 1994, **25**: 159—238
- [34] Clevering O A, Balm C W P M, Van Vierssen W. Growth and morphology of *Scirpus lacustris* and *S. maritimus* seedlings as affected by water level and light availability [J]. *Func Ecol*, 1996, **10**: 289—296
- [35] Yan X, Yu D, Wang H Y, *et al*. Response of submerged plant (*Vallisneria spirulosa*) clones to lead stress in the heterogeneous soil [J]. *Chemosphere*, 2006, **63**: 1459—1465
- [36] D'Hertefeldt T, van der Putten W H. Physiological integration of the clonal plant *Carex arenaria* and its response to soil-borne pathogens [J]. *Oikos*, 1998, **81**: 229—237
- [37] Amsberry L, Baker M A, Ewanchuk P J, *et al*. Clonal integration and the expansion of *Phragmites australis* [J]. *Ecol Appl*, 2000, **10**: 1110—1118
- [38] Xiao K Y, Yu D, Xu X W, *et al*. Benefits of clonal integration between interconnected ramets of *Vallisneria spiralis* in heterogeneous light environments [J]. *Aquat Bot*, 2007, **86**: 76—82
- [39] Xiao K Y, Yu D, Wang J W, *et al*. Clonal plasticity of *Vallisneria spiralis* in response to substrate heterogeneity [J]. *J Freshwater Ecol*, 2006, **21**: 31—38
- [40] Widen B, Cronberg N, Widen M. Genotypic diversity, molecular markers and spatial distribution of genets in clonal plants, a literature survey [J]. *Folia Geobot Phytotax Praha*, 1994, **29**: 245—263
- [41] Chapentier A, Grillas P, Thompson J D. The effects of population size limitation on fecundity in mosaic populations of the clonal macrophyte *Scirpus maritimus* (Cyperaceae) [J]. *Am J Bot*,

- 2000, **87**: 502—507
- [42] Eckert C G, Massonnet B, Thomas J J. Variation in sexual and clonal reproduction among introduced populations of flowering rush, *Butomus umbellatus* (Butomaceae) [J]. *Can J Bot*, 2000, **78**: 437—446
- [43] Piquot Y, Petit D, Valero M, *et al* Variation in sexual and asexual reproduction among young and old populations of the perennial macrophyte *Sparganium erectum* [J]. *Oikos*, 1998, **82**: 139—148
- [44] Mader E, van Vierssen W, Schwenk K. Clonal diversity in the submerged macrophyte *Potamogeton pectinatus* L. inferred from nuclear and cytoplasmic variation [J]. *Aquat Bot*, 1998, **62**: 147—160
- [45] Keller B E M. Genetic variation among and within populations of *Phragmites australis* in the Charles River watershed [J]. *Aquat Bot*, 2000, **66**: 195—208
- [46] Pellegrin D, Hauber D P. Isozyme variation among populations of the clonal species, *Phragmites australis* [J]. *Aquat Bot*, 1999, **63**: 241—259
- [47] Prati D, Schmid B. Genetic differentiation of life-history traits within populations of the clonal plant *Ranunculus reptans* [J]. *Oikos*, 2000, **90**: 442—456
- [48] Stenström A. Sexual reproductive ecology of *Carex bigelowii*, an arctic-alpine sedge [J]. *Ecography*, 1999, **22**: 305—313
- [49] Bottner I, Frey W, Hensen I. *Carex humilis* population in the lower Unstrut-valley (middle German dry area) - Life strategies of a xerothermal vegetation population [J]. *Feddes Repertorium*, 1997, **108**: 583—602
- [50] Jensen K. Species composition of soil seed bank and seed rain of abandoned wet meadows and their relation to aboveground vegetation [J]. *Flora*, 1998, **193**: 345—359