

水生植物生长格局和繁殖特点研究进展

袁龙义^{1,2}, 薛兴华¹, 经博翰¹

(1. 长江大学 园艺园林学院, 湖北 荆州 434025; 2. 长江大学, 湖北省涝滞湿地农业重点实验室, 湖北 荆州 434025)

摘 要:湿地是地球上独特的生态系统, 生长着特殊的水生植物种群, 这些植物在特殊的生境形成了独特的生长格局和繁殖特性, 成为这一生境中的优势种群。该文在总结水生植物的生长格局和繁殖特点的基础上, 从生长方式、结构特点上论述了水生植物的生长格局, 并解释了原因和影响因子对水生植物生长格局的影响, 提出了研究水生植物生长格局一定的研究方向; 同时阐述了水生植物繁殖特性是以无性繁殖为主, 有多种多样的无性繁殖方式且执行不同的功能, 对其进化原因进行分析, 指出了水生植物有性繁殖也具有重要的生物学意义; 最后, 提出了水生植物生长格局和繁殖特性研究方向, 以便进一步理解植物的适应策略和进化趋势。

关键词:湿地; 水生植物; 生长格局; 繁殖策略; 无性繁殖

中图分类号:S 682.32 **文献标识码:**A **文章编号:**1001-0009(2013)24-0191-05

湿地(wetland)是地球上独特的生态系统, 它是水陆交替的过渡带, 这里生长着特殊的植物类群-水生植物, 它们为了适应这种特殊的生境, 形成了自身的生态幅和适应对策, 以达到对局部环境条件的最佳反应, 这种反应常表现在生活史特征或生殖方式的变异上, 最终在与生境相互作用过程中表现出的适合度来表征相应的生活史型^[1]。它们既能进行有性繁殖, 又能进行无性繁殖^[1-4], 并主要在湿生生境中以无性繁殖的方式(vegetative propagation)扩展种群。多数水生植物是克隆植物^[5-6], 水生克隆植物具有特殊的生活史, 能产生大量的无性分株, 无性繁殖能以多种形式表现, 具有分株选择性分布和资源整合等优点, 但必须有其相应的生长格局(growth pattern)和繁殖特点(reproductive characteristics)。近年来有关植物生长格局、繁殖特点等方面的研究已成为种群生态学的研究热点之一^[7-15], 因此总结水生植物的生长格局和繁殖特点具有重要意义, 有利于提出水生植物生长格局和繁殖特性, 拓展此类研究的思路和研究前景。

1 水生植物的生长格局

水生克隆植物根据连结组织的长短可分为密集型(phalanx plant)和游击型(guerrilla plant)克隆植物^[16]。2

种类型的植物具有不同的特点, 连结体很短的植物通常也具有高频率的无性繁殖力且分株间具有高强度的生理整合作用^[17-19]。水生克隆植物还可以从结构上分为根茎型(rhizomatic plant)和匍匐型(stoloniferous plant); 根据生活型的不同可以分为: 挺水克隆植物(emergent clonal plant)如菰(*Zizania latifolia*)和荆三棱(*Scirpus yagara*)、漂浮克隆植物(free-leaf clonal plant)如水鳖(*Hydrocharis dubia*)、浮叶植物(floating-leaved macrophyte)如茶菱(*Trapella sinensis*)、沉水植物(submerged macrophyte)如黑藻(*Hydrilla verticillata*)。克隆植物生长型主要由遗传结构决定, 不同的种群具有不同的生长型, 同时生长型又是可变的, 依据具体生境和个体发育阶段不同而变化^[20]。克隆植物为了克隆繁殖而进行的营养扩散和生长过程, 包括在水平空间所占据的位置和拓展的速率, 它主要取决于子代根茎(daughter rhizome)等的分枝数目、节间长度(internode length)、分枝角度(branching angle)和分枝强度(intensity of branching)以及与生态因子的关系等^[21]。株苗系统的结构适应“搜寻”光能, 根系统结构具有吸收水分和养分、避免干旱的功能^[22], 在自然环境中, 即使是在小规模的空间内, 对植物生长具有决定性作用的资源(光、CO₂、水和营养物质等)也存在一定的差异, 即某个植物种群的不同个体所在的微生境质量是有差别的。克隆植物能够通过对其自身形态可塑性(morphological plasticity)进行调节, 采用无性生长策略去适应相应的环境条件。克隆植物的这种形态可塑性是指其对环境的适应性, 主要表现为“隔离者”(spacer)长度、根茎分枝强度以及无性系分株数目、高度和叶面积等方面的差异^[23]。资源的有效性

第一作者简介:袁龙义(1971-), 男, 湖北公安人, 副教授, 现主要从事植物学和湿地生态学等研究工作。E-mail: yly35@hotmail.com.

基金项目:国家自然科学基金资助项目(31170400); 湖北省教育厅科学技术研究资助项目(B20111305); 湖北省科技厅自然科学基金资助项目(2010CDB04402)。

收稿日期:2013-09-09

(resource availability)是指某一生境提供植物生长发育所需资源的可用度,即资源供应的不同水平。克隆生长的空间分布格局,是无性系植物适应环境和分株之间相互作用的结果,随着时间的推移,无性系将不断产生新的分枝,其分布格局必然是一个动态的过程^[24]。

克隆植物生长型主要通过体内激素平衡的变化调节顶端分生组织和侧生分生组织的活动强度来实现,顶端分生组织活动主要产生较长的节间,提高匍匐茎生长速率;侧生分生组织活动主要形成新分枝,控制分枝的数量、位置和角度,决定分枝格局的形状和复杂性^[25];克隆生长型不仅受激素的调节,还受环境因子及其邻体植物的影响。影响植物激素的产生、代谢和分生组织活动的因素,如施肥、刈割、遮荫等都可能引起生长型的变化。de Kroon 等^[26]研究发现,湿地中苔草(根茎型)在高光强下产生较长的根茎,具有较大的分枝强度,叶面积较小;而在养分试验中发现,土壤养分增加会增加苔草的根茎长度^[21];Schmid^[27]研究表明,游击型植物在高密度群落中分枝数多,节间短,更多地表现侵占行为,称之为“利用策略”;在低密度群落中分枝数最少,节间长,更多地表现逃避行为,称为“占据策略”。

湿地植物主要对水位变化有强烈的可塑性变化,这类研究主要集中在挺水植物,研究表明,植物生物分配可塑性的调节实质上有利于挺水植物生活在更大范围的水深生境中^[28],随着水位的变化,植物的形态可塑性主要表现在茎的高度、主茎的数目、主茎的直径、匍匐茎的直径和匍匐茎的分布状况等方面^[28-30]。这些可塑性变化主要增加植物的生存能力,实现植物的最佳的生活史策略^[31]。高水位的生境限制了幼苗的萌发,从而改变了湿地群落的组成。在高水位环境下往往形成以洪水耐受性物种为优势种的湿地群落^[32];在沼泽湿地(marsh wetland)中,高水位环境的出现,挺水植被种群会阶段性地引发植株死亡而形成空白的生境,而挺水物种种子很少能在这种生境中萌发,在下一阶段的低水位期到来时,这些空白生境可能被种子库中萌发出的 1 a 生物种所占领^[33-34],致使群落的结构组成发生改变。同时水位的变化、水文形势也影响物种的丰富度。在洪涝平原湖泊中,水位变化的幅度强烈影响湿地植物的发展,水位下降改变植物群落的组成,因为水位下降可以成功地诱导许多水生植物的萌发和生存^[28];另外水位下降消除一些物种间的竞争优势,因而增加了物种的丰富度。在荷兰莱茵河旁的湖泊过去总有水位变化发生,因而水生植被丰富^[35],从 1998 年后随着水位变化的减少,湿地植被的物种丰富度和盖度减少。对于沉水植物来说,水位的变化无异是影响沉水植物生长和繁殖最重要的生态因子之一^[36]。为了适应水位的变化,水生植物通常在垂直空间面临一个在增加茎叶生长以保证光合作用和增加

地下根对营养获取之间的耗益平衡^[37],不同的水生植物对水位变化的响应可能不一样且具有不同的策略,主要表现在克隆构型、克隆膨胀速度和分株特征上^[36-37],虽然水生植物对水位及其波动的响应研究已有许多案例^[38-39],但生境对植物的影响作用因物种而异,有必要加强水位变化对沉水植物的影响研究,才能全面地了解沉水植物的种群命运。

底质营养也改变了植物的生长可塑性,植物可以根据营养有效性的比率最优化地上和地下的生物量的分配^[40]。例如,如果植物的生长受底质营养有效性的限制,而不是光能的限制时,植物将增大分配到根系的生物量,减少分配到茎段的生物量^[41]。根据最优生物量分配理论,无论底质营养还是光能,对植物的生长都具有等同的限制作用,这种最优化的分配需要植物可塑性变化特异性调节^[42],植物可塑性变化增加了植物适应底质有效性的范围(即植物的生态幅度);根据 Chapin 等^[43]的理论,快速生长的植物比缓慢生长的植物在根茎生物量的分配上更易形态可塑,这说明植物的形态可塑性增加植物对环境条件变化的忍受能力,并增加植物群落的地理分布。当然其它的环境因子也影响各种水生植物的生长和形态结构,主要包括沉积物的质地和有机物含量、pH 值、水体中 CO₂ 含量、光照强度、食草鱼类活动、水体可溶性无机碳含量、沉积物和水体的营养、温度变化、有机污染物、重金属污染物及以上众多环境因子的交叉作用^[44]。

2 水生植物的繁殖特征

具有发达的克隆繁殖是水生维管束植物的特征之一,与水生生境的相对均一性有关,在植物的演化和适应过程中,形成各具特色的克隆繁殖方式,都是对环境的适应,并无优劣之分,因物种而异。Hutchinson^[45]研究表明,决大多数的水生植物的无性繁殖模式优于有性繁殖模式,并有许多典型的水生植物无性繁殖的范例存在,比如雌雄异株的伊乐藻(*Eelodea nuttallii* (Planch.) St.)在北欧虽然只有雌株却能广泛的分布;还有依靠无性繁殖的典型的轮藻(*Chara canescens* Desvet Lois.)、水卫士(*Stratiotes aloides* L.)和水葫芦(*Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms)^[29];在长江中下游湖泊中分布极广的黑藻(*Hydrilla verticillata* L.)也只有一个雄株存在。不管是趋同适应还是趋异适应,皆是生物基因构成与环境相互作用的结果,是长期进化的产物,亦是继续演化的基础。水生克隆植物的生长形式在生境中有利时,也会以无性分株扩散回避被占领的生境,绝大部分水生克隆植物的无性繁殖器官是由茎及其衍生物形成的^[46],根据茎的形态可分为:根状茎型克隆繁殖(clonal reproduction by rhizome),如东方香蒲(*Typha orientalis* Presl);折段式克隆繁殖(clonal reproduction by broken

stem),如金鱼藻(*Ceratophyllum demersum* L.);珠芽式克隆繁殖(clonal reproduction by bulblet),如野慈菇(*Sagittaria trifolia* Linn.);接力走茎式克隆繁殖(clonal reproduction by rhizome relay),如刺苦草(*Vallisneria spirulosa* Yan.);出芽式克隆繁殖(clonal reproduction by shooting),如满江红(*Azolla imbricate*)。不少水生克隆植物具有2种乃至2种以上克隆繁殖器官,如金鱼藻(*Ceratophyllum demersum* L.)既能以鳞茎又能以断枝进行克隆繁殖;眼子菜属(*Potamogeton*)的一些种就有兼有珠芽式克隆繁殖和走茎式克隆繁殖2种方式。

不同的无性繁殖方式执行表现不同的功能特征。Grace^[6]对水生植物克隆繁殖的功能特征进行了总结,讨论了增加种群的数量(numerical increase)、种群的传播作用(dispersal effect)、获取营养资源(resource acquisition)、贮藏功能(storage)、对物种的保护作用(protection)、植物的定植作用(anchorage)等无性繁殖的6种功能。而且,不同的无性繁殖方式的功能特征与生境的选择似乎具有一定的相关性。贫营养水体通常生活着小型直立的植物,如牛毛毡(*Eleocharis acicularis*)、水韭属(*Isoetes*)的植物;而浑浊水体常生长着水柱型植物如伊乐藻属(*Elodea*)、狐尾藻属(*Myriophyllum*)的植物^[29]。这样,枝条片断化的无性繁殖方式不具有保护繁殖体的作用,于是具有这种繁殖特点的植物往往生长有保护作用的水生环境;具有保护作用强的无性繁殖方式的水生植物往往生长在扰动较大的生境中。当然也有的无性繁殖方式与它们的生境特征不相符合,枝条片断化的方式能增加种群的数量理应有利于种群的扩展,却不能适应非生物环境的变化,而且这种无性繁殖方式在沉水植物和浮叶植物中主要依靠低成本的投入和水环境的保护作用 and 传播功能来实现;更为重要的是植物满足环境的要求更多的是无性繁殖体的功能特点而不是无性繁殖方式。

水生生境中为什么水生植物更多的依靠无性繁殖来延续种群有许多这方面的解释。专家们认为水生生境条件限制了水生植物的有性繁殖而更适合于无性繁殖^[50],水位环境对有性繁殖没有选择优势而有利于水生植物的无性繁殖,因此所有的无性繁殖方式都被水生植物利用,有些无性繁殖方式非常高效(比如植株茎断片断化)而且最经济,导致水生植物适应环境变化可能加强了这种方式的选择力度^[6,48],这种情况会因为低水平的有性繁殖导致水生植物低水平的基因型^[29],以上关于水生植物在水生生境中选择无性繁殖的解释很勉强,支持水生植物以无性繁殖方式存在的简单假设有大量的证据,这些证据来源于水生植物区系的进化^[6]。水生植物区系表现几种模式:一是决大多数的水生植物是单子

叶植物而不是双子叶植物^[47];二是水生植物区系中水生双子叶植物分散在陆生植物区系中,这些植物可能有着更多相近起源的多种进化途径;三是在单子叶植物中,水生植物区系集中在非常特殊的序列中,表现的模式暗示着在单子叶植物进化过程中水生生境出现更早些^[6]。Tiffney等^[49]研究发现,在陆生植物区系中,发生无性繁殖的单子叶植物都是克隆植物而双子叶植物基本上是非克隆植物,这主要是因为单子叶植物没有维管形成层,尽管地质第三纪和第四纪后期双子叶植物出现了无性繁殖的方式,在双子叶植物早期进化史中没有出现无性繁殖方式的,因此,水环境与单子叶植物的进化过程的相关性导致无性繁殖在水生植物中占据优势。

水生植物以无性繁殖为主,有性繁殖也具有重要的生物学意义。种子的扩散机制是一种逃逸机制^[50-51];水生植物在适宜的生境下减缓无性繁殖方式而有利于水生植物选择有性繁殖方式^[52]。当环境适宜时,水生克隆植物可能倾向于有性繁殖,此时大量生产种子更具有适应意义,通过种子远距离扩散,从而找到更适宜的生境,或者通过种子度过灾难性洪水或干旱,数学模型显示有性繁殖和无性繁殖方式的适合度依赖于干扰程度^[53],这2种繁殖方式间资源分配比例的变化可能受遗传控制,也可能是受植物个体大小、年龄和环境条件与种群密度的影响^[54-55]。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^[56]。到底是无性繁殖单向地影响了植物的有性繁殖,还是与有性过程相伴的选择压力同时塑造了植物的无性繁殖习性,这些问题目前尚不清楚。很少有研究从无性繁殖与有性繁殖两方面同时考察水生植物繁育系统的进化以及自然状态下2种繁殖方式间的资源分配策略对水生植物的适应进化与遗传方面的影响。

综上所述,植物生长和繁殖的必须资源(如水、光和营养等)以及其所处的自然生境是异质性的,这种资源异质性分布可以在与植物生长和繁殖相关的不同空间和时间尺度上表现出来,使得植物不得不去适应异质生境,这种环境的异质性作为一种选择压力,使得植物的生长和繁殖对策具有了适应性进化的可能^[8]。植物是如何察觉的并如何做出反应,目前尚不清楚。这种空间异质生境为植物提供了机会选择适宜的生境生长,然而我们对植物如何衡量生境的好坏、感知不同生境(斑块大小和对比度差异)了解很少,当然也很少知道植物如何把这种感知转化成植物的反应,或者植物是如何调节的。植物生理学家和生态学家仍在花大量的精力去研究斑块生境下个体、竞争植物间、种群和群落水平的行为;当然不要忽视空间异质生境在自然界是一个连续的过程,在各个水平上影响植物的生长和发展,更为重要的是它妨碍了我们去理解斑块生境下植物的行为。

当然底质环境不仅只影响植物的生长、群落的组成、根的分布和根冠比,可能还影响植物的繁殖体的形成,从而植物群落的延续。大量的研究工作需要在这些领域开展。虽然现在研究植物的觅食策略以及对植物生长的影响是热点,也发现了植物在异质生境中更能有效地获得资源,并显著影响生长和生物量^[57-59],充分认识到了表型可塑性(phenotypic plasticity)有利于水生植物适应环境变化,但这种适应策略最终将影响植物的繁殖策略,进而影响种群动态,该研究没能进一步了解植物的适应策略和进化趋势。水生植物有别于陆生植物的生境,它不仅面临像陆生植物一样的异质性营养生境和光照条件,而且面临着空间问题(水深)对它的影响,且存在交互作用,因此,水生植物生活史对策可能与陆生植物存在不一致之处。鉴于水域富营养化的发展,营养的影响成为继光照和水深后影响水生植物生活史特征的重要因子。现有的可塑性研究集中在较短期的生长分析,因此开展水深、基质(营养)和光照对水生植物生活史对策的影响的研究对加深水生植物的生活史策略和种群动态科学研究具有积极意义和广阔的前景。

参考文献

- [1] Harper J L. Population Biology of Plant[M]. London: Academic Press, 1977:12-15.
- [2] Abrahamson W G. Demography and Vegetative Reproduction. Demography and evolution in plant populations (In ed. Solbrig O. T.) [M]. Los Angeles: University of California Press, 1980:89-106.
- [3] Cook R E. Clonal plant populations[J]. Amer Sci, 1983, 71:244-253.
- [4] Crawley M J. Rabbit grazing, plant competition and seedling recruitment in acid grassland[J]. J Appl Ecol, 1990(27): 803-820.
- [5] Barrett S C H, Echert C G, Husband B C. Evolutionary processes in aquatic plant populations[J]. Aquatic Botany, 1993, 44:105-145.
- [6] Grace J B. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective[J]. Aquatic Botany, 1993, 44:159-180.
- [7] Dong M. Morphological plasticity of the clonal herb *Lamium galeobdolon* (L.) Ehrend. and Polatschek in response to partial shading[J]. New Phytologist, 1993, 124:291-300.
- [8] Hutchings M J, de Kroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition[J]. Advances in Ecological Research, 1994 (25): 59-238.
- [9] 孙儒泳. 生活史对策[J]. 生物学通报, 1997, 32(5): 2-4.
- [10] 董鸣, 张淑敏, 陈玉福. 匍匐茎草本蛇莓对基质养分条件的克隆可塑性[J]. 植物学报, 2000, 42:518-522.
- [11] 张大勇. 理论生态学研究[M]. 北京: 高等教育出版社, 施普林格出版社, 2000:170-172.
- [12] 祖元刚, 王文杰, 杨逢建, 等. 植物生活史型的多样性及动态分析[J]. 生态学报, 2002, 22(11): 1811-1818.
- [13] 祖元刚, 赵则海, 杨逢建, 等. 植物生活史型的划分及其相互转化[J]. 生态学报, 2005, 25(9): 2347-2353.
- [14] 袁龙义, 李守淳, 李伟, 等. 水深对刺苦(*Vallisneria spirulosa* Yan)生长和繁殖策略的影响研究[J]. 江西师范大学学报, 2007, 31(2): 156-160.
- [15] 袁龙义, 陶玲, 李伟, 等. 底质营养盐对菹草生长及养分分配的影响[J]. 长江流域资源与环境, 2009, 18(3): 234-240.
- [16] Lovett-Doust L. Population dynamics and local specialisation in a clonal perennial(*Ranunculus repens*). I. The dynamics of varieties in contrasting habitats[J]. J Ecol, 1981, 69:743-755.
- [17] Lovett-Doust J, Cavers P B. Biomass allocation in hermaphrodite flowers[J]. Canada Journal of Botany, 1982, 60:2530-2534.
- [18] Schmid B, Bazzaz F A. Growth of transplanted and native shoots in perennials with contrasting genet architecture[J]. Flora, 1991, 185:335-344.
- [19] Stocklin J. Differences in the location of subcotyledonary buds among *Epilobium angustifolium* L., *E. dodonaei* Vill., and *E. fleischeri* Hochst. (Onagraceae) and effects on the architecture and population structure[J]. Bot J Linn Soc, 1992, 108:35-47.
- [20] Fitter A H, Stinchland T R. Fractal characterization of root system architecture[J]. Function Ecology, 1992(6): 632-635.
- [21] de Kroon H, Schieving F. Resource allocation patterns as a function of clonal morphology: a general model applied to foraging clonal plant[J]. Journal of Ecology, 1991, 79:519-530.
- [22] Stevenson G C. Effects of moisture stress on white clover[J]. Plant and Soil, 1985, 85:249-257.
- [23] Oborny B, Bartha S. Clonality in plant communities-an overview[J]. Abstracta Botanica, 1995, 19:115-127.
- [24] 何池全, 赵魁义, 余国营. 湿地克隆植物的繁殖对策与生态适应性[J]. 生态学报, 1999, 18(6): 38-46.
- [25] Watson M A, Cook C S. The development of spatial pattern in clones of an aquatic plant, *Eichhornia crassipes* Solms[J]. American Journal of Botany, 1982, 69:248-253.
- [26] de Kroon H, Knops J. Habitat exploration through morphological plasticity in two chalk grassland perennials[J]. Oikos, 1990, 59:39-49.
- [27] Schmid B. Clonal growth in grassland perennials: 2 growth form and fine-scale colonizing ability[J]. J Ecol, 1985, 73:809-818.
- [28] Coops H, Van den Brink F W B, Van der Velde G. Growth and morphological responses of four helophytes species in an experimental water-depth gradient[J]. Aquatic Botany, 1996, 54:11-24.
- [29] Winkler E, Schmid B. Clonal strategies of herbaceous plant species: a simulation study on population growth and competition [J]. Abstracta Botanica (Budapest), 1996(19): 17-28.
- [30] Blanch S J, Ganf G G, Walker K F. Growth and resource allocation in response to flooding in the emergent sedge *Bolboschoenus medianus* [J]. Aquatic Botany, 1999, 63:145-160.
- [31] Roff D A. Life history evolution[M]. Sunderland Massachusetts: Sinauer Associates, 2002.
- [32] Spence D H N. The zonation of plants in freshwater lakes[J]. Adv Ecol Res, 1982(12): 37-125.
- [33] Van der Valk A G, Davis C B. A reconstruction of the recent vegetational history of a prairie marsh, Eagle Lake, Iowa, from its seed bank[J]. Aquatic Botany, 1979(6): 29-51.
- [34] Grillas P, Garcia-Murillo P, Geertz-Hansen O, et al. Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation[J]. Oecologia, 1993, 94(1): 1-6.
- [35] Giles N. Differences in the ecology of wet-dug and dry-dug gravel pit lakes[J]. Annual Review of Game Conservancy, 1987(18): 130-133.
- [36] Strand J A, Weisner S E B. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*) [J]. Journal of Ecology, 2001, 89(2): 166-175.
- [37] Clevering O A, Hundscheid M P J. Plastic and non-plastic variation in growth of newly established clones of *Scirpus (Bolboschoenus) maritimus* L.

- groen at different water depths[J]. Aquatic Botany, 1998, 62: 1-17.
- [38] Sorrell B K, Tanner C C, Sukias J P S. Effects of water depth and substrate on growth and morphology of *Eleocharis spicelata*: implications for culm support and internal gas transport[J]. Aquatic Botany, 2002, 73: 93-106.
- [39] Yang Y, Yu D, Li Y, et al. Phenotypic plasticity of two submersed plants in response to flooding[J]. Journal of Freshwater Ecology, 2004(19): 69-76.
- [40] Tilman D. Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities[M]. Princeton: Princeton University Press, 1988.
- [41] Blom C W P M. Adaptations to flooding stress: from plant community to molecule[J]. Plant Biology, 1999(1): 261-273.
- [42] Scheiner S M. Genetics and evolution of phenotypic plasticity[J]. Ann Rev Ecol Syst, 1993(24): 35-68.
- [43] Chapin F S, Bloom A J, Field C B, et al. Plant responses to multiple environmental factors[J]. BioScience, 1987, 37: 49-57.
- [44] Barko J W, Smart R M, McFarland D G. Interactive effects on environmental conditions on the growth of submersed aquatic macrophytes[J]. Journal of Freshwater Ecology, 1991(6): 199-207.
- [45] Hutchinson G E. Treatise on limnology. III. Limnological Botany[M]. John Wiley, 1975.
- [46] 李天煜, 李洪敬, 谢素霞. 水生维管植物克隆繁殖方式的多样性[J]. 广西植物, 2000, 20(3): 233-238.
- [47] Sculthorpe C D. The Biology of Aquatic Vascular Plants[M]. London: Edward Arnold, 1967: 610.
- [48] Harper J L. Population Biology of Plants[M]. London: Academic Press, 1979: 237-249.
- [49] Tiffney B H, Niklas K J. Clonal growth in land plants: A paleobotanical perspective In: Jackson J B, Buss L W (eds). Population biology and evolution of clonal organisms[M]. New Haven: Yale University Press, 1985: 35-66.
- [50] Williams G C. Sex and Evolution[M]. Princeton: Princeton University Press, 1975.
- [51] Gardner S N, Mangel M. Modeling investments in seeds, clonal offspring, and translocation in a clonal plant[J]. Ecology, 1999, 80: 1202-1220.
- [52] Cockburn A. An Introduction to Evolutionary Ecology (Ch7) [M]. Blackwell Scientific, 1991.
- [53] Winkler E, Fischer M. Two fitness measures for clonal plants and the importance of spatial aspects[J]. Plant Ecology, 1999, 141: 191-199.
- [54] Ronsheim M L, Bever J. D. Genetic variation and evolutionary trade-offs for sexual and asexual reproductive modes in *Allium vineale* (Liliaceae)[J]. American Journal of Botany, 2000, 87: 1769-1777.
- [55] Van Kleunen M, Fischer M, Schmid B. Effects of intraspecific competition on size variation and reproductive allocation in a clonal plant[J]. Oikos, 2001, 94: 515-524.
- [56] Melzer A. Aquatic macrophytes as tools for lake management[J]. Hydrobiologia, 1999, 395/396: 181-190.
- [57] Xie Y H, Yu D. The significance of lateral roots in phosphorus (P) acquisition of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) [J]. Aquatic Botany, 2003, 75: 311-321.
- [58] Xie Y, Wen M, Yu D, et al. Growth and resource allocation of water hyacinth as affected by gradually increasing nutrient concentrations [J]. Aquatic Botany, 2004, 79: 257-266.
- [59] Xiao K Y, Yu D, Wang J W, et al. Clonal plasticity of *Vallisneria spiralis* in response to substrate heterogeneity[J]. Journal of Freshwater Ecology, 2006(21): 31-38.

Research Advances of Growth Pattern and Propagation Characteristics of Aquatic Plants

YUAN Long-yi^{1,2}, XUE Xing-hua¹, JING Bo-han¹

(1. College of Horticulture and Gardening, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025; 2. Hubei Water-logging Disaster and Wetland Agriculture Key Laboratory, Yangtze University, Jingzhou, Hubei 434025)

Abstract: Wetlands are the unique ecosystems on the earth, where there live many special aquatic plant populations. Those plants form the unique pattern of growth and propagation characteristics and become the dominant species in the habitats. On the basis of summary of the growth pattern and propagation characteristics of aquatic plants, the growth pattern was discussed from the growth mode and the structural characteristics. The causes and the effect of influence factors on the growth pattern of it were described, and the research direction was pointed out. It revealed that propagation characteristics of aquatic plant were dominated by vegetative propagation, which showed a wide variation of vegetative propagation and performed different functions. Then it explained their evolutionary reasons and pointed out that sexual reproduction of aquatic plants was also of major significance. Finally, future research fields about the growth pattern and propagation characteristics of aquatic plants was provided to understand adaptive strategies and evolutionary trends of aquatic plants.

Key words: wetland; aquatic plants; growth pattern; propagation strategy; vegetative propagation