

文章编号: 1000-3142(2000)03-0233-06

水生维管植物克隆繁殖方式的多样性

李天煜¹, 李洪敬², 谢素霞²

(1. 广西壮族自治区广西植物研究所, 广西桂林 541006; 2. 信阳师范学院生物系, 河南信阳 464000)

摘要: 克隆繁殖是植物界的一种重要的繁殖方式, 具有很大的多样性, 特别是水生维管植物更是如此。通过对水生维管植物克隆繁殖方式的进行深入分析, 不仅揭示了克隆繁殖在水生维管植物适应环境中的意义, 而且也阐明了克隆繁殖方式作为水生维管植物的生存对策之一, 在水生维管植物的生态和演化以及进化过程中的重要作用。

关键词: 克隆繁殖; 水生维管植物; 生存对策; 生态和进化过程

中图分类号: Q948.8 文献标识码: A

多样性

Diversity of clone reproduction in aquatic vascular plants

LI Tian-yu¹, LI Hong-jing², XIE Su-xia²

(1. Guangxi Institute of Botany, Guangxi Zhuangzu Autonomous Region and Academia Sinica, Guilin 541006, China; 2. Department of Biology, Xinyang Teachers' College, Xinyang 464000, China)

Abstract: Clone reproduction is significant in plant kingdom and has many types, especially in aquatic vascular plants. Clone reproduction types of aquatic vascular plants have been studied to illustrate the role of clone reproduction of aquatic vascular plants in adaptation to environment, and explain that what is its significance in the ecological and evolutionary process of aquatic vascular plants as one of life strategies.

Key words: Clone reproduction; aquatic vascular plants; life strategies; ecological and evolutionary process

生殖是生物繁衍后代延续种族最基本的行为和过程, 它不仅是种群形成、发展和进化的核心, 也是生物群落和生态系统演替的基础^[1]。人们通常把生殖分为有性生殖和无性生长两种方式。无性生殖为广义的克隆繁殖 (clone propagation), 也称无性繁殖或营养繁殖 (vegetation propagation), 是指无性系植物—克隆植物 (clone plant), 即进行无性繁殖的植物在基株上形成的块茎、鳞茎、珠芽、地面匍匐茎和地下根茎等, 除种子以外的繁殖构件 (propagation

收稿日期: 1999-12-09

作者简介: 李天煜 (1964-), 男, 硕士, 副研究员, 主要从事植物学及植物生态学研究。

module) 产生的新的无性系分株 (ramets) 拓展其无性系的过程。尽管自然界中的植物在其进化过程中有将有性繁殖作为一种先进的繁殖方式以取代无性繁殖方式的趋势, 但后者并未完全消失, 甚而在一些特殊情况下还成为优势的甚至是唯一的繁殖方式, 如禾本科 (Gramineae)、莎草科 (Cyperaceae) 及部分木本植物即以无性繁殖为主。这充分说明克隆繁殖在植物的繁殖中的优点是其他方式不能取代的, 在特定环境中还是这些植物能够竞争取胜适者生存的法宝。维管植物是在陆生环境中发展起来的, 虽然其是水生起源, 但其进化过程主要发生于陆地上, 因而水生环境对其成为一种特殊的生境, 在这种生境中的水生维管植物其有性繁殖虽也发生了广泛的适应, 却常常受到限制, 而克隆繁殖在这种生境中却能充分发挥作用, 可迅速地占据生境, 因而绝大多数水生维管植物不仅都进行克隆繁殖, 而且都很发达, 在有些情况下它还占优势, 只是不同的植物在进行克隆繁殖时, 方式上有一定的不同, 这既是生物适应不同的生境所致, 也是生物的生存对策不同所致, 在形成其生态位和生态过程中有重要意义。对这种现象进行深入研究, 不仅可揭示克隆繁殖在水生维管植物适应环境中的作用, 而且也可阐明克隆繁殖方式作为水生维管植物的生存对策之一, 在水生维管植物的生态和演化以及进化过程中的重要价值。

无性系 (clone) 是当前植物种群生态研究的热点之一, 尤其是克隆生长 (clone growth) 的生物学意义, 最近已引起许多种群生物学家极大兴趣^[2-4]。J. W. Silvertown 将具有潜在独立生存能力的形态学单元称为无性系分株 (ramets), 并对其进行了深入研究^[5]。通常人们把一株起源于种子的植物称为基株 (genet), 或称基元。而一个无性系, 虽然他们有时也附着于亲本基株上, 但他们具有生理独立性, 同时也完全可以脱离基株而独立存活^[6]。

根据克隆植物的结构特点, 常将其分为根茎型 (rhizomatic plants) 和匍匐型 (stoloniferous plants), 前者具有生长于土壤中的根茎, 而后者则是平卧于地表生长的匍匐茎。同样依据其生长型又可划分为集团型 (phalanx) 和游击型 (guerrilla)。属于集团型的植物是具有短根茎的丛生植物如拟二叶飘拂草 (*Finbristylis diphyllodes*), 归于游击型的植物则包括了根茎植物如芦苇 (*Phragmites australis*) 和匍匐茎植物如野荸荠 (*Eleocharis plantagineiformis*)。克隆植物的生长型主要由遗传结构决定, 不同的种类具有不同的生殖型, 而生长型又是可变的, 依植物所处的具体生境和个体发育阶段的不同而变化, 从而在一定程度上表现了克隆植物与环境之间的生态关系。然而, 由于几乎所有的水生维管植物都进行克隆繁殖, 其生长型式具有很高的多样性, 又具有一定的特殊性, 如多年生的以分蘖方式进行集团式克隆生殖的植物很少, 所以对其进行归类分析, 可为继续其他方面的研究如种群生态打下基础。

1 材料与方 法

由于属下分类单位的植物常具有相同的克隆繁殖方式, 因而在进行研究时, 以属为单位进行归类, 除非同属中有不同的克隆繁殖方式, 才另外按种归类, 这时都有说明。根据文献^[7-22]所载的中国有分布的水生维管植物属, 并结合野外实地考察, 进行比较分析研究, 按照相似性原理进行归类研究, 分析不同方式的特征及意义。

2 结果与分析

通过对文献资料进行全面分析, 并结合野外调查证实, 基本上可将水生维管植物的克隆

生殖的方式划分为 5 类, 结果见表 1。

表 1 水生维管植物克隆繁殖的不同类型
Table 1 Types of clone reproduction in aquatic vascular plants

类型 Types	种类 Species	类型 Types	种类 Species
折段式克隆繁殖 (Clone reproduction by broken)	金鱼藻属 (<i>Ceratophyllum</i>)	走茎式克隆繁殖 (Clone reproduction by rhizome)	香蒲属 (<i>Typha</i>)
	茨藻属 (<i>Najas</i>)		大叶藻属 (<i>Zostera</i>)
	黑藻属 (<i>Hydrilla</i>)		二药藻属 (<i>Halodule</i>)
	伊乐藻属 (<i>Elodea</i>)		丝粉藻属 (<i>Cymodocea</i>)
	水箭属 (<i>Elodea</i>)		针叶藻属 (<i>Syringodium</i>)
	软骨草属 (<i>Lagarosiphon</i>)		芦荻属 (<i>Phragmites</i>)
珠芽式克隆繁殖 (Clone reproduction by bulblet)	慈姑属 (<i>Sagittaria</i>)	李氏禾属 (<i>Leersia</i>)	
	泽泻属 (<i>Alisma</i>)	喜盐草属 (<i>Halophila</i>)	
	泽苔草属 (<i>Caldesia</i>)	海菖蒲属 (<i>Enhalus</i>)	
	水麦冬属 (<i>Triglochin</i>)	泰来藻属 (<i>Thalassia</i>)	
	水芋属 (<i>Calla</i>)	菖蒲属 (<i>Acaes</i>)	
	隐棒花属 (<i>Cryptocoryne</i>)	大漂属 (<i>Pistia</i>)	
	芋属 (<i>Colocasia</i>)	蒲草属 (<i>Leptocarpus</i>)	
	飘拂草属 (<i>Fimbristylis</i>)	婆婆纳属 (<i>Veronica</i>)	
	凤眼莲属 (<i>Echhornia</i>)	假马齿苋属 (<i>Bacopa</i>)	
		水蓼衣属 (<i>Hydrophyllum</i>)	
接力走茎式克隆繁殖 (Clone reproduction by rhizome relay)	苦草属 (<i>Vallisneria</i>)	过江藤属 (<i>Lippia</i>)	
	水鳖属 (<i>Hydrocharis</i>)	水蜡烛属 (<i>Dysosphylla</i>)	
	蔗草属 (<i>Scripus</i>)	丁香蓼属 (<i>Ludwigia</i>)	
	荸荠属 (<i>Eleocharis</i>)	水龙属 (<i>Jussiaea</i>)	
	苔草属 (<i>Carex</i>)	水马齿属 (<i>Callitriche</i>)	
	水莎草属 (<i>Juncellus</i>)	杉叶藻属 (<i>Hippuris</i>)	
	黑三棱属 (<i>Sparganium</i>)	豆瓣菜属 (<i>Nasturtium</i>)	
	水雍属 (<i>Aponogeton</i>)	碎米荠属 (<i>Cardamine</i>)	
	杏菜属 (<i>Nymphoides</i>)	毛茛属 (<i>Callitriche</i>)	
	菱属 (<i>Trochilodonta</i>)	水毛茛属 (<i>Batrachium</i>)	
	雨久花属 (<i>Monochoria</i>)	王莲属 (<i>Vitoria</i>)	
	花蔺属 (<i>Batis</i>)	茨属 (<i>Euryale</i>)	
		莲属 (<i>Nelumbo</i>)	
	莼属 (<i>Brasenia</i>)		
出芽式克隆繁殖 (Clone reproduction by shooting)	满江红科 (<i>Salmacaceae</i>)	萍蓬草属 (<i>Nuphar</i>)	
	槐叶苹科 (<i>Azollaceae</i>)	睡莲属 (<i>Nymphaea</i>)	
	浮萍科 (<i>Lemnaceae</i>)	莲子草属 (<i>Alternanthera</i>)	
		蓼属 (<i>Polygonum</i>)	
		三白草属 (<i>Saururus</i>)	
	苹属 (<i>Marsilea</i>)		
	水椰属 (<i>Nypa</i>)		

2.1 折段式克隆繁殖

或称断裂式, 这类植物一般较脆, 很容易在自然外力的作用下成段状断开, 这些折段即可作为克隆繁殖体进行繁殖。其折段可在水中漂流传播较远的距离, 遇到阻隔或在静水中沉于水底基质上即可生根长成新植株。

2.2 珠芽式克隆繁殖

这是指在植株分蘖丛的基部产生大量珠芽, 珠芽与母体脱离后可随水飘流传播至较远的距离, 遇到阻隔或在静水中沉于水底基质上即可生根长成新植株。进行此类克隆繁殖的植物主要是泽泻科 (*Alismataceae*) 的部分种类, 水麦冬科 (*Juncaginaceae*)、天南星科 (*Araceae*) 的一些种类和莎草科 (*Cyperaceae*) 部分种类。

2.3 接力走茎式克隆繁殖

此种克隆繁殖的特征是在一个植株上长出一条横走茎，不分节，端部即一新植株的生长点（或球茎、块茎），当其与基质接触时，即可向上长出茎叶，向下生出根来，形成一个新植株。新植株通过横走茎与母体相连，以同样方式进行再一次的克隆繁殖，似传递接力棒样。如果有偶然的因素截断了横走茎，新植株就成为一个独立的个体。进行此类克隆繁殖的水生维管束植物较多，如水鳖科（*Hydrocharitaceae*），莎草科（*Cyperaceae*），龙胆科（*Gentianaceae*），雨久花科（*Pontederiaceae*）的雨久花属（*Monochoria*），花蔺科（*Butomaceae*）的花蔺属（*Butomus*）。

2.4 走茎式克隆繁殖

这种克隆繁殖与上一类的极为相似，所不同的仅是由母株长出的一条横走茎，有分节，不管是在水面漂浮，或是在水中，在底部平卧，匍匐，甚而在泥中穿行，几乎在每一节上都可能生根，长出一个新植株。横走茎不仅可以无限生长，而且，新植株也可长出新的横走茎。大多数植物可进行此种克隆繁殖，如香蒲属（*Typha*）；水龙属（*Jussiaea*）；水马齿属（*Callitriche*）；杉叶藻属（*Hippuris*）；水毛茛属（*Batrachium*）；睡莲科（*Nymphaeaceae*）；三白草属（*Saururus*）；苹科（*Marsileaceae*）等。

2.5 出芽式克隆繁殖

这是微型漂浮植物进行的营养繁殖方式，涉及的种类较少，如满江红科（*Salviniaceae*）；槐叶苹科（*Azollaceae*）；浮萍科（*Lemnaceae*）。这些虽是微体植物，漂浮生长，但芽体很易脱离母体，出芽速度极快，加之强烈的构件生长，因此在初期可产生指数增长，以后变成 Logistic 增长，成为水面连续的一层。

前 2 种克隆繁殖方式是以从母体脱离的营养繁殖体进行的，相对传播较远，可在大范围内占据有利生境，由于子株不与母体相连，较少成片生长，如慈姑属的植物，常在某个水体分散生长，与有性繁殖产生的植株没什么区别。但在适宜条件下，也会占满整个水体，如茨藻属的植物常在鱼塘中密集生长，形成单优群落。

接力走茎式克隆繁殖和走茎式克隆繁殖 2 种克隆繁殖方式也可认为是构件生长，但由于它们可以极快地产生大量与母体几乎完全一样的植株，根茎叶完整，在截断以后可以独立生长，与分蘖生长的植物不太一样。在正常情况下它们不会断开而成为独立的植株，除非有人力作用。因新植株与母体相连，一般传播不远，常于母体周围连片密集生长，形成几乎由单一一种类组成的斑块，从而可快速有效地占领适宜生境。这类植物由于所有的子体均连成一体，可通过基因整合作用而使植株获得更大的适应能力^[23]，因此具有更大的竞争优势。当除草不尽时，很容易再发展起来。

个别植物具有 2 种克隆繁殖方式，如眼子菜属（*Potamogeton*）的一些种，就兼有珠芽式克隆繁殖和走茎式克隆繁殖 2 种方式。

3 讨 论

(1) Lovett-Doust (1988)^[24]在研究植物枝系拓展和走茎或地下茎延伸所构成的无性系时，把植物根茎的无性系扩散方式分为 2 类：游击式稀疏线形样式和密集多枝的聚集样式，虽然不能与这里的划分一一对应，但其着眼的主要是陆生植物，不是全部的克隆繁殖方式，尽管如此，也基本上分别与接力走茎式和走茎式相符。

(2) 本文欲指出的是水生生境中不同的种类在克隆繁殖方式上具有较大的差异,当利用植物构件学说开展这些植物的种群生态学研究时,如地下茎及其无性小株散布方式等,能够注意到各自的特点,使研究工作更具有特色,有利于相互比较。

(3) 具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,在植物的演化也即适应过程中,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,因情而异。不管是趋同适应还是趋异适应,皆是生物的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。研究不同的克隆繁殖方式与环境的相互作用,有助于了解生物的演化历史和演化趋势,因此,确定各个水生维管束植物克隆繁殖的方式,特征是对其进行深入研究的第一步,使相互比较成为可能,在进行实验室培养观测和研究取材时要给以注意。

(4) 一些植物克隆繁殖方式可随生境的变化而变化,说明植物的适应能力是很大的,同时亦表明水生维管植物的克隆繁殖及其随时间所形成的格局是变化的,在进行深入研究时,既要注意在一定条件下与环境形成的空间格局,也要注意因时间变化而产生的时间格局,这是由于水生植物的特殊性决定的,因为水是水生生境的决定因素,且其随着数量的变化而使生境的性质发生较大的改变,水生植物对这种变化又极为敏感所致。

(5) 了解认识事物是为了更有效地利用,对水生维管束植物的克隆繁殖的方式进行上述的归类和分析,是为了使人们掌握其生物及生态学特点,了解不同植物不同方式之间的差别和特色,在生产实践中能更好地加以利用,充分发挥克隆繁殖的优势,使之更好地为人类服务。

参考文献:

- [1] 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]. 生态学杂志, 1999, 18 (6): 38~46
- [2] Haper, J L *et al.* The growth and form of modular organisms [M]. *Philosophical Transaction of the Royal Society, London Series B. et al.*, 1986. 313.
- [3] Jackson, J B C *et al.* Population biology and evolution of clonal organisms [M]. Yale University, New Have Connection, USA. 1985.
- [4] Silvertown, J W (祝 宁译). 植物种群生态学导论 [M]. 哈尔滨: 东北林业大学出版社, 1987. 134~140
- [5] White, J. The plant as a metapopulation [J]. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1979, 10: 109~145
- [6] Fitter, A H *et al.* Fractal characterization of root system architecture [J]. *Funct. Ecol.*, 1992, 6: 632~635
- [7] 中国植物志编委会. 中国植物志 [M]. 北京: 科学出版社. 8, 1992: 67 (2), 1979; 69, 1990; 13 (2), 1979; 3 (1), 1990
- [8] 侯宽昭. 中国种子植物科属辞典 (修订版) [M]. 北京: 科学出版社, 1984
- [9] 颜素珠. 中国水生高等植物图说 [M]. 北京: 科学出版社, 1983
- [10] 陈宜瑜. 洪湖的水生生物及其资源开发 [M]. 北京: 科学出版社. 1995. 44~63
- [11] 朱松泉. 洪泽湖—水资源和水生生物资源 [M]. 合肥: 中国科学技术大学出版社, 1993
- [12] 周凌云, 李清义, 戴伦膺. 武昌东湖水生维管束植物区系的初步调查 [J]. 武汉大学学报 (自然科学版), 1963, (2): 122~131
- [13] 李 恒, 徐廷志. 泸沽湖植被考察 [J]. 云南植物研究, 1979, 1 (1): 148~153

