DOI号: 10. 3724/SP. J. 0000. 2009. 20246

菹草无性系季节生长速度和生物量分配特征

沈　佳　石福臣　许　文
(南开大学生命科学学院, 天津　300071)

摘要: 研究了菹草(Potamogeton crispus L.)无性系在典型发育阶段的生长特征, 结果表明: 随着无性系的生长, 叶生物量比例增高, 茎生物量比例降低, 根状茎和根生物量占总生物量的比例较稳定, 成熟无性系各组分所占比例依次为叶>茎>根状茎和根。各发育阶段无性系小株生物量增长特征不同, 越冬期和繁殖期小株叶、茎生物量均与小株株高呈幂函数异速生长, 而指数生长期叶生物量与小株株高呈指数生长, 各发育阶段小株总生物量向叶茎组分的分配比例不同。无性系小株上部、中部、下部叶面积与小株株高之间在幼苗生长期和越冬期呈幂函数异速生长, 而在指数生长期和繁殖期呈线性同速生长, 尤其上部叶面积与高度间极显著正相关的水平最高。

关键词: 菹草; 无性系小株; 叶面积; 生物量分配; 异速生长; 同速生长
中图分类号: Q948. 8　　文献标识码: A　　文章编号: 1000-3207(2009)02-0246-08

菹草(Potamogeton crispus L.)是眼子菜科(Potamogetonaceae)多年生沉水草本植物, 分布广泛, 常与金鱼藻(Ceratophyllum demersum L.)、穗花狐尾藻(Myriophyllum spicatum L.)等伴生, 在冬春季节成为沉水植被的优势种[1]。由于菹草耐污能力较强, 目前对于菹草生态价值的研究较多, 主要集中在利用菹草去除富营养化水体中的氮磷营养盐并控制藻类生长[2—5], 以及菹草对铜、锌、镉、汞等重金属的富集能力和对有毒物质如硒、苯酚等的吸收转化作用等方面[6—10]。关于菹草的生物生态学特性已有一些报道, 包括对菹草生物学特征的描述[11—13], 生活史、生产力及生物量累积的研究[14—16], 各种因素(水深、光照、基质、溶氧等)对菹草石芽萌发及幼苗生长的影响等[17—19]。

菹草在适宜的温度条件下, 通过根状茎产生大量无性系小株(Ramet)快速进行无性繁殖, 是典型的单轴型无性系植物[20]。一定空间内的菹草种群实际上是由数个无性系(Clone)集合成的无性系种群(Clonal population)。由于菹草种群的动态是由构成种群的个体变化决定的, 所以每个无性系的生长特征可以在一定程度上反映菹草种群的生长情况, 研究菹草无性系的生长特征的动态变化可以为预测菹草种群的变动趋势提供科学依据。

1　材料与方法

1.1　研究地概况　津河是海河的一条重要支流, 自2000年全面改造疏通后成为天津市区主要景观水体之一。津河两岸坡面砌有石块, 平均水深约1.5m, 水流缓慢, 水体营养水平较高。菹草常在津河中形成单优的水生植物群落, 偶有金鱼藻伴生。

1.2　样品采集与整理　天津地区的菹草在每年5—6月产生大量石芽, 7—8月的夏季绝大多数石芽开始进入休眠期, 只有少数石芽萌发, 入秋后石芽集中萌发, 10月中旬石芽萌发已基本完成, 11—12月幼苗经过短暂的快速生长后进入1—2月的冰下越冬期, 3—4月冰化后返青, 随后进行指数生长, 5月菹草开始繁殖。根据天津地区菹草无性系的发育历期, 本文从2006年11月至2007年6月分别在菹草典型发育阶段幼苗生长期(11—12月)、越冬期(1—2月)、指数生长期(3—4月)和繁殖期(5—6月)进行采样。采样选择在气温稳定、天气晴好的日期进行。在菹草分布面积较大, 水深较一致的河段设置3个断面, 9个样点。用自制50cm × 50cm采草器采集水草, 带回实验室, 去除枯枝落叶和其他种类的水草, 每次随机挑选30个完整的菹草无性系, 充分洗净后放入水盆中, 待测。

收稿日期: 2007-07-12; 修订日期: 2008-11-16
基金项目: 高等院校博士学科点专项科研基金资助
作者简介: 沈佳(1984—), 女, 汉族, 江苏淮安人; 硕士研究生; 主要从事水生植物学研究。E-mail: sjbotany@mail.nankai.edu.cn
通讯作者: 石福臣, E-mail: fcshi@nankai.edu.cn

1.3 样品处理和分析　从完整的菹草无性系中随机选择 30个无性系小株, 截断小株茎与根状茎的连接处, 分别编号。测量无性系小株株高后, 将其截成长度相同的上部 (顶部)、中部、下部 (基部)三等份, 在质地均匀的纸片上描下各等份叶子的轮廓, 按称重法测定各等份的叶面积, 再将小株的叶子和茎分开。最后将 30个完整的菹草无性系分成叶子、茎、根状茎和根三部分 (繁殖期分成叶子、茎、根状茎和根、石芽、花序五部分)。所有组分 65 ℃烘干 96h后, 分析天平称重。

1.4 数据分析　无性系小株上部、中部、下部叶面积及总叶面积与小株株高之间, 无性系小株叶、茎生物量与小株株高之间, 无性系小株叶、茎生物量与小株总生物量之间均用线性函数 $y=a+bx$、幂函数 $y=ax^b$、指数函数 $y=ae^{bx}$拟合, 选用决定系数最大的拟合方程作为定量刻画的模型, SPSS 13.0检验拟合方程相关性是否显著。

2 结果与分析

2.1 菹草无性系的生物量分配

从幼苗生长期到指数生长期, 叶片生物量的分配比例逐渐增高, 茎占总生物量的比例则逐渐降低, 分配于根状茎和根的生物量比例基本稳定。指数生长期根状茎和根占总生物量的 14.31%, 茎和叶占总生物量的比例分别为 32.44%和 53.25%。繁殖期根状茎和根占总生物量的 15.36%, 比例与指数生长期差异不大; 叶和石芽占总生物量比例分别为 46.68%和 9.90%, 两者比例之和为 56.58%接近于指数生长期叶子 53.25%的比例; 茎占总生物量的比例为 27.85%, 与指数生长期相比略有下降; 花序生物量仅占繁殖期总生物量的 0.21% (图 1)。

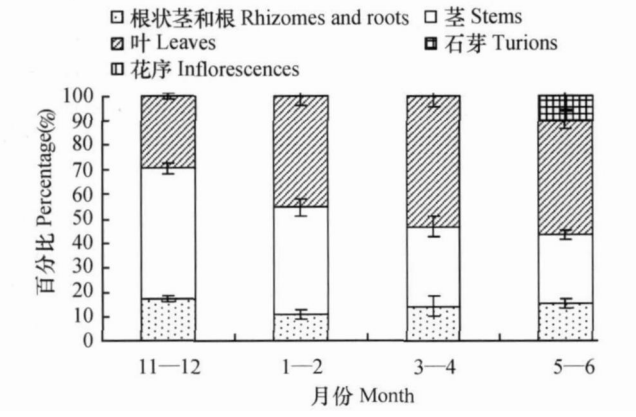


图 1　各时期菹草无性系的生物量分配

Fig. 1　Biomass allocation of Potamogeton crispus clones on different time phases during growth

2.2 无性系小株生物量的增长特征

图 2是不同发育阶段的菹草无性系小株叶、茎生物量与小株株高之间的定量化分析模型结果。由拟合方程可知, 越冬期无性系小株叶、茎生物量与小株株高之间的幂函数异速生长关系最为典型, 拟合方程的决定系数 R^2值分别达 0.9116、0.9064。指数生长期无性系小株叶生物量随着小株株高生长呈指数生长。繁殖期随着无性系小株株高生长, 小株叶、茎生物量呈异速生长, 但决定系数 R^2较越冬期

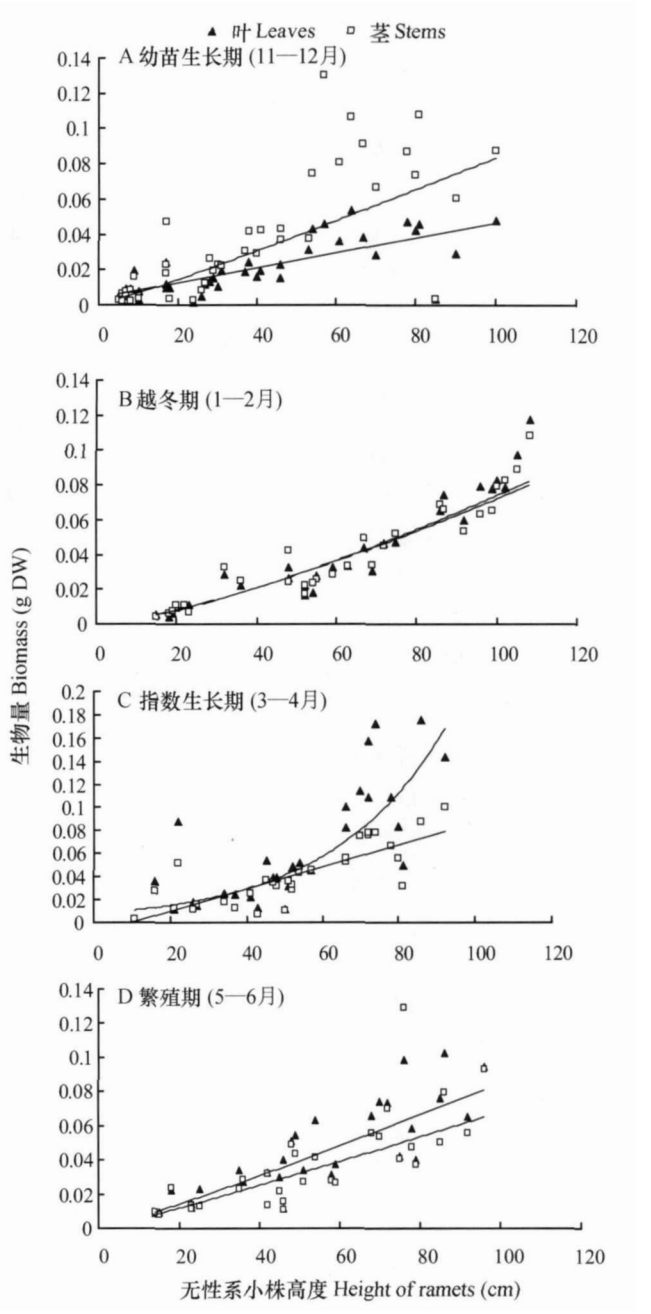


图 2　菹草无性系小株生物量与高度之间的拟合曲线

Fig. 2　Simulated curves based on correlation between biomass and height of Potamogeton crispus ramets at different time phase during

小，分别为 0.7549、0.6680。各发育期阶段无性系小株叶、茎生物量与小株株高之间拟合方程依次如下，**表示相关性极显著：

幼苗生长期：$y=0.0004x+0.0041$，$R^2=0.5938^{**}$；$y=0.0005x^{1.0922}$，$R^2=0.6027^{**}$

越冬期：$y=0.0001x^{1.3749}$，$R^2=0.9116^{**}$；$y=0.0002x^{1.3412}$，$R^2=0.9064^{**}$

指数生长期：$y=0.0077e^{0.0335x}$，$R^2=0.6092^{**}$；$y=0.001x-0.0086$，$R^2=0.6401^{**}$

繁殖期：$y=0.0005x^{1.1034}$，$R^2=0.7549^{**}$；$y=0.0005x^{1.0778}$，$R^2=0.6680^{**}$

无性系小株叶、茎两个组分的生物量与小株总生物量之间的定量化分析模型（图 3）。由图 3可见越冬期菹草无性系小株叶、茎生物量与小株总生物量之间均呈线性同速生长，指数生长期无性系小株叶、茎生物量随小株总生物量的增加呈幂函数异速生长，幼苗生长期和繁殖期无性系小株叶生物量、茎生物量随小株总生物量的增加分别呈幂函数异速生长和线性同速生长。若以线性函数的参数 b和幂函数的参数 a作为小株叶或茎生物量基于小株总生物量的分配比率[21]，可以发现各发育期拟合方程的这两个参数之和皆接近于 1，以越冬期为例，小株总生物量每增加 1 g小株叶生物量增加 0.5226 g小株茎生物量增加 0.4774 g。同理可见，幼苗生长期生物量分配于茎较多，越冬期和指数生长期生物量主要分配于叶片，繁殖期分配于茎的生物量略占优势而与叶的生物量差异不大。所有拟合方程的决定系数 R^2 值均在 0.9576—0.9933之间。各发育期阶段无性系小株叶、茎生物量与小株总生物量之间拟合方程依次如下，**表示相关性极显著：

幼苗生长期：$y=0.2293x^{0.831}$，$R^2=0.9576^{**}$；$y=0.7019x-0.0032$，$R^2=0.9915^{**}$

越冬期：$y=0.5226x-0.0013$，$R^2=0.9933^{**}$；$y=0.4774x+0.0013$，$R^2=0.9920^{**}$

指数生长期：$y=0.6852x^{1.067}$，$R^2=0.9905^{**}$；$y=0.3294x^{0.9096}$，$R^2=0.9770^{**}$

繁殖期：$y=0.5322x^{0.9907}$，$R^2=0.9733^{**}$；$y=0.5079x+0.0041$，$R^2=0.9611^{**}$

2.3 无性系小株叶面积的变化特征

如图 4所示，在幼苗生长期和越冬期，随着菹草无性系小株株高的增加，小株上、中、下部的叶面积及总叶面积总体上均呈幂函数异速生长；在指数生长期和繁殖期，随着菹草无性系小株株高的增加，小株上、中、下部叶面积及总叶面积均具有线性同速生

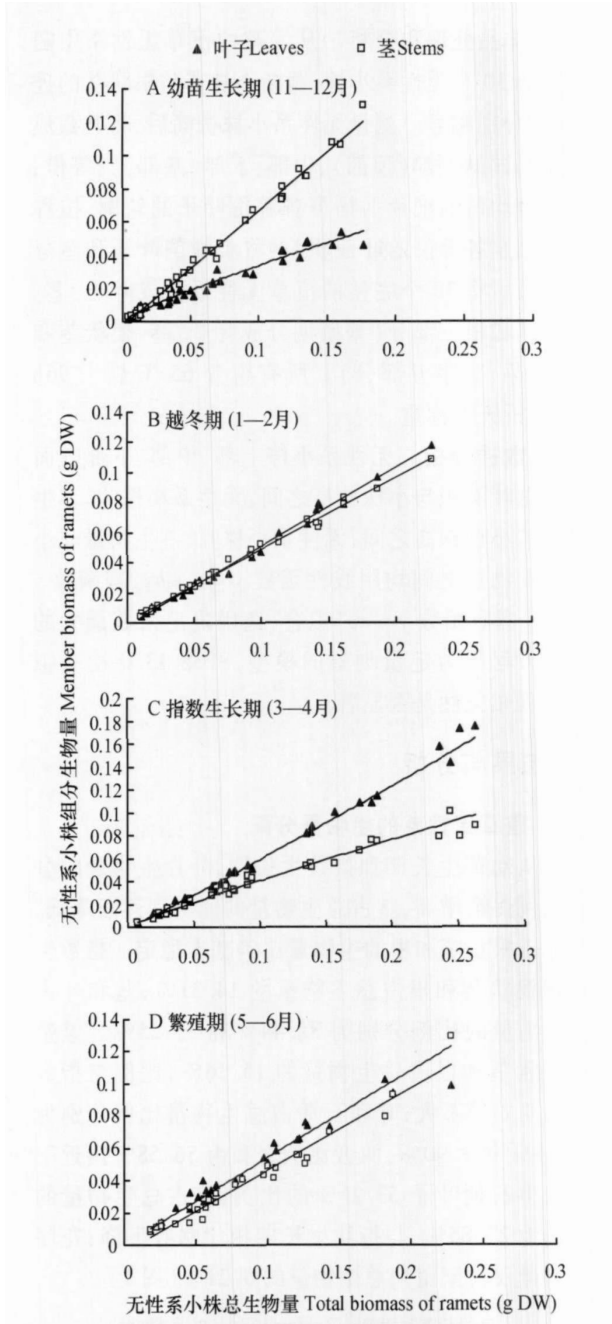


图 3 菹草无性系小株组分生物量与总生物量之间的拟合曲线

Fig. 3 Simulated curves based on correlation between member biomass and total biomass of Potamogeton crispus ramets at different time phase during their growth

长规律。若以拟合方程的斜率或幂值 b表征叶面积随株高生长而增长的速率，则比较可知，在幼苗生长期和越冬期，无性系小株各部分叶面积随株高生长而增长的速率虽差异不大，但小株上部叶面积增长速率稍大；在指数生长期和繁殖期，小株上部叶面积的增长速率显著高于中下部叶面积的增长速率，以繁殖期为例，无性系小株株高每增加 1cm，小株总叶面积将增加 1.3889cm^2，其中小株上、中、下部叶面

积将分别增加 1.2102、0.1247、0.054 cm^2。比较拟合方程的决定系数 R^2 可见，小株上部叶面积在各发育期的 R^2 值总体高于中下部叶面积的 R^2 值，分别为 0.9334、0.9153、0.5969、0.8537；无性系小株总叶面积与高度拟合方程的 R^2 值在各发育期亦有差异，分别为 0.9299、0.9145、0.6245、0.8561。各发育期阶段无性系小株总叶面积、上部叶面积、中部叶面积、下部叶面积与小株株高之间拟合方程依次如下，**表示相关性极显著：

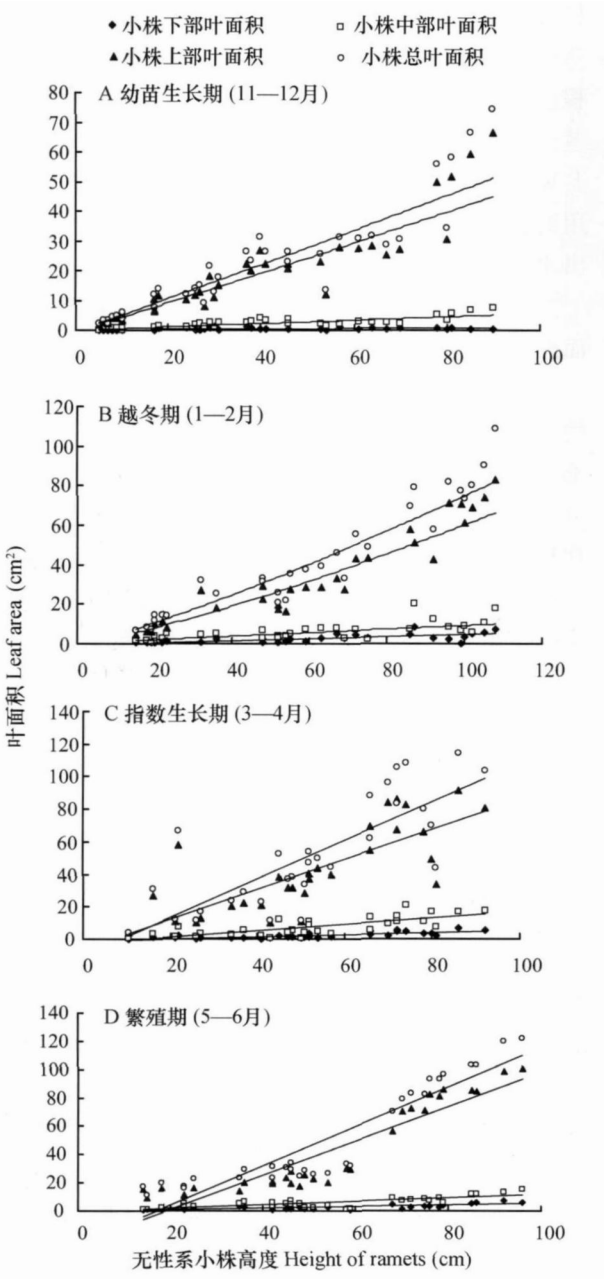


图 4　菹草无性系小株叶面积与高度之间的拟合曲线

Fig. 4　Simulated curves based on correlation between leaves area and height of Potamogeton crispus ramets at different time phase during their growth.

幼苗生长期：$y=0.4602x^{1.0469}$，$R^2=0.9299^{**}$；$y=0.3838x^{1.0585}$，$R^2=0.9334^{**}$；$y=0.0499x^{1.0286}$，$R^2=0.8167^{**}$；$y=0.0108x^{0.983}$，$R^2=0.4161^{**}$

越冬期：$y=0.2787x^{1.2142}$，$R^2=0.9145^{**}$；$y=0.1806x^{1.2614}$，$R^2=0.9153^{**}$；$y=0.0994x^{0.9818}$，$R^2=0.5580^{**}$；$y=0.0504x-0.4924$，$R^2=0.4910^{**}$

指数生长期：$y=1.187x-10.391$，$R^2=0.6245^{**}$；$y=0.9258x-6.3657$，$R^2=0.5969^{**}$；$y=0.1974x-2.8139$，$R^2=0.5668^{**}$；$y=0.0639x-1.2116$，$R^2=0.6076^{**}$

繁殖期：$y=1.3889x-23.477$，$R^2=0.8561^{**}$；$y=1.2102x-22.841$，$R^2=0.8537^{**}$；$y=0.1247x-0.5051$，$R^2=0.6257^{**}$；$y=0.054x-0.1306$，$R^2=0.4917^{**}$

3　讨　论

与植物种群这一概念不同，无性系种群强调由无性繁殖形成的植物种群，自然情况下，一般得不到源于种子的资源补充更新[20]。由于水生环境比陆生环境更有利于植物的克隆生长，所以多数水生植物种群依靠无性繁殖扩大种群规模，属于无性系种群[22]，菹草亦不例外，在自然水体中主要通过根茎蔓延和石芽萌发进行无性繁殖，虽然也产生种子，但在野外罕有种子萌发的幼苗[14,15]，所以在一定生境内的菹草种群其实是无性系小株构成的无性系种群。菹草在生活史各阶段的生长策略是菹草对水体综合环境长期适应的结果，无性系的生长状况决定种群的整体变动。

目前对于某种沉水植物在其发育过程中的不同时期生物量分配状况的变化未见报道，研究较多的是水深波动、底质类型、水体透明度、水体营养水平等生态因子对沉水植物成熟无性系生物量分配的影响[22-25]。刘伟龙等发现马来眼子菜（*Potamogeton malaianus* Miq.）根、茎、叶的生物量依次减少，形成“脚重头轻的不倒翁”结构，有利于马来眼子菜在风浪冲击后重新定居，增加生态位宽度，水深增加促使马来眼子菜分配更多的生物量在茎叶上，从而获得更多的光辐射[23]；气候温和的河口湾生长的多年生川蔓藻（*Ruppia martima* L.）的地下生物量（根、根状茎、根毛）在其生长高峰时可达总植株生物量的76%，发达的根系有利于川蔓藻越冬和在恶化水环境中优先占领底质空间，增加存活选择机会[24]；杨永清等发现在水深增加时，微齿眼子菜（*Potamogeton maackianus* A. Bennett）和穗花狐尾藻的根冠比

都有所下降，当水位波动干扰较大时，根系不发达的微齿眼子菜分配至根的生物量增加，根系发达的穗花狐尾藻分配至根的生物量则变化不明显[25]。菹草成熟无性系的生物量分配模式与微齿眼子菜比较接近，从根、茎、叶生物量依次增加，呈现与马来眼子菜、川蔓藻等相反的“头重脚轻”的结构。本实验还研究了菹草发育过程中各个时期生物量分配的状况，结果表明，菹草生物量分配的情况在各个时期有所差别。虽然根冠比在各时期差异不大，但地上器官的生物量分配变化较大。菹草幼苗茎的生物量比例最大，发育初期茎的快速生长有利于占据水体上层空间，保证叶片可以获得足够的光照；越冬期和指数生长期叶的生物量比例增加迅速；繁殖期叶生物量比例稍有降低，主要原因是部分叶片变态为石芽。由于本实验样地津河的水深、营养水平较稳定且水流缓慢，所以菹草生活的环境条件变化不大，可认为各时期菹草各构件生物量分配的变化受其自身发育控制的程度较大。

各发育阶段中，随着小株株高生长，无性系小株叶、茎生物量的增长趋势不同。生物统计学上决定系数的含义是变量一引起变量二变异的回归平方和占变量二变异总平方和的比率[26]。那么，两个生物性状之间相关关系拟合方程的决定系数就代表性状一引起性状二变异的回归平方和占性状二变异总平方和的比率，即性状之间的相关程度。对大量生物性状的相关生长现象的观察研究和机理解释表明，相关生长体现着进化论对个体生理过程效率最优化的要求[27]，在一定程度上受遗传因素的影响，所以有研究常以决定系数 R^2 代表遗传因素对这种性状间相关生长的控制水平，（$1-R^2$）代表环境因子的影响强度[28]。越冬期拟合方程的幂值和 R^2 值表明此期叶、茎生物量的增长速率相似且较为稳定，受环境影响小，从而保证指数生长期之前种群已具有一定的规模。指数生长期叶片的指数快速增长导致菹草的生物量在每年 4、5月份达到最高峰[14]。繁殖期叶茎的异速生长与越冬期相比受环境因素影响较大，如果繁殖期环境条件良好，无性系在保证繁殖物质能量充足的情况下仍然产生大量的叶茎，反之，形成叶茎的物质能量尽量转移用于形成石芽和花序，这样菹草种群能够较好地适应环境，保证种的顺利延续。值得注意的是，菹草的叶茎生物量与小株株高之间，小株叶茎生物量与小株总生物量之间虽然存在着相关生长关系。有报道表明多种植物个体的大小和重量之间普遍存在着 1/4相关生长关系[29]，然而菹草的相关生长关系并不遵循这种模式。这种偏离可能是菹草水下特殊的光照环境和沉水植物经历的进化过程的影响所造成的[30]。虽然满江红、槐叶萍、浮萍等漂浮植物的个体大小与个体生物量之间已被证明遵循这种 1/4相关生长关系[29]，其他沉水植物是遵循亦或是偏离这种相关生长规律尚待继续研究。

本实验结果表明无性系小株叶、茎两个组分生物量的增加与小株总生物量的增加之间呈很稳定的相关生长，各发育期无性系小株总生物量向小株叶茎的分配比率不同，且生物量的分配方式相当大的程度上受遗传因素的控制。幼苗生长期相对较大的茎生物量可以保证支撑叶片的茎达到一定高度，越冬期和指数生长期主要产生叶片以保证植株光合作用的进行，繁殖期茎生物量稍占优势有利于花序挺出水面，从而保证菹草有性生殖的顺利进行。

在菹草的整个生活史中，除开花时花序挺出水面外，植株全部没于水面以下，因此光照是影响菹草生长的重要生态因子。已有研究发现菹草植株的生物量从基部向顶部逐渐增大，且主要集中于植株顶部[15]。这种生物量垂直分布的特征是由叶片垂直分布造成的，即叶片聚集于小株茎顶部，茎中下部叶片稀少，所以分别研究无性系小株上、中、下部叶面积随小株株高的生长，各自的变化趋势能更真实地反映菹草在发育过程中如何适应光照条件。菹草的根系不发达，主要通过地上的叶茎占据生存空间以获取资源，所以叶面积的多少决定了菹草占据空间的实际能力的大小。在幼苗生长期和越冬期，无性系小株的叶面积与小株株高之间呈幂函数异速增长，指数生长期和繁殖期则呈线性增长。从空间发展策略的角度来看，幂函数增长是一种无性系外部、内部空间兼顾的扩展策略，而线性增长是无性系外部空间优先增长的策略[31]。本实验的结果表明菹草无性系小株上部叶面积在各发育期均随小株株高的生长保持着相对较高增长速率，且上部叶面积的增加对总叶面积增加的贡献最大，这一结果与生物量从基部向顶部递增分布的现象相吻合。由本实验所得 R^2 可知，小株上部叶面积与高度之间的相关关系较大，这种关系受环境因子的影响较小而主要受遗传因素影响，也是菹草的主要生物学特征之一。总之，菹草无性系在其生活史的不同阶段采取了不同的生长策略，但叶片始终聚集于枝顶，中下部叶面积则受环境影响更大，随光照强弱而增减，使叶片分布在具有一定的随机性的同时，始终向充分利用光

照的方向发展。

参考文献:

[1] Li W, Cheng Y. Quantitative analysis on the main submerged communities in Honghu Lake III. Ceratophyllum demersum + Potamogeton crispus + Myriophyllum spicatum community [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2000, **24**(1): 30—35 [李伟, 程玉. 洪湖主要沉水植物群落的定量分析 III. 金鱼藻+菹草+穗花狐尾藻群落. 水生生物学报, 2000, **24**(1): 30—35]

[2] Jin S D, Li Y H, Ni C H, et al. Uptake by Potamogeton crispus of nitrogen and phosphorus from water and some affecting factors [J]. Acta Ecologica Sinica, 1994, **14**(2): 168—173 [金送笛, 李永函, 倪彩虹, 等. 菹草(Potamogeton crispus)对水中氮、磷的吸收及若干影响因素. 生态学报, 1994, **14**(2): 168—173]

[3] Huang L, Zhai J P, Wang C Y. Removals of nitrogen and phosphorus in Taihu Lake water by four hydrophytes in winter season [J]. Journal of Agro-Environment Science, 2005, **24**(2): 366—370 [黄蕾, 翟建平, 王传瑜. 4种水生植物在冬季脱氮除磷效果的试验研究. 农业环境科学学报, 2005, **24**(2): 366—370]

[4] Dai M, Ni L Y, Xie P. Experimental studies on the effects of submerged macrophytes on the eutrophication of lake water using large-sized enclosures [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 1999, **23**(2): 97—101 [戴莽, 倪乐意, 谢平. 利用大型围隔研究沉水植被对水体富营养化的影响. 水生生物学报, 1999, **23**(2): 97—101]

[5] Wang H Z, Liu Y D, Xiao B D. Ecological meaning and bloom controlling of different density of silver carp followed with Potamogeton crispus in enclosures [J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2002, **28**(2): 141—146 [王海珍, 刘永定, 肖邦定. 围隔中鲢和菹草控藻效果及其生态学意义. 水生生物学报, 2002, **28**(2): 141—146]

[6] Xu Q S, Shi G X, Du K H. Ultrastructual Localization observation of Cd and Zn in leaf cells of Potamogeton crispus [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2002, **24**(2): 241—244 [徐勤松, 施国新, 杜开和. 重金属镉、锌在菹草叶细胞中的超微定位观察. 云南植物研究, 2002, **24**(2): 241—244]

[7] Xu Q S, Shi G X, Xu B J. Bioaccumulation and toxicity of Cu and Zn in Hydrilla verticillata (L.N.F.) Royle [J]. Acta Botanica Yunnanica, 2007, **31**(1): 1—8 [徐勤松, 施国新, 许丙军. Cu, Zn在黑藻叶片中的富集及其毒理学分析. 云南植物研究, 2007, **31**(1): 1—8]

[8] M B Ali, P Vajpayee, R D Tripathi, et al. Mercury bioaccumulation induces oxidative stress and toxicity to submerged macrophyte Potamogeton crispus [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 2000, **65**: 573—582

[9] Lin W, Xun G. Selenium accumulation in submerged aquatic macrophytes Potamogeton pectinatus L. and Ruppia maritima L. from water with elevated chloride and sulfate salinity [J]. Ecotoxicology and Environmental Safety, 2002, **51**: 22—27

[10] N H Afez, S A Abdalla, Y S Ramadan. Accumulation of phenol by Potamogeton crispus from aqueous industrial waste [J]. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology, 1998, **60**: 944—948

[11] Lou Y J, Yang L Y. Biological characteristics and nutrient value of Potamogeton crispus [J]. China Feed, 2000, **10**: 27 [娄玉杰, 杨连玉. 菹草的生物学特性及营养价值. 中国饲料, 2000, **10**: 27]

[12] Shao L, Shen A L. Biological characteristics and applications of Potamogeton crispus [J]. Inland Fisheries, 2004, **29**(4): 22—23 [邵留, 沈盎绿. 菹草的生物学特性及其应用. 内陆水产, 2004, **29**(4): 22—23]

[13] Wang B. Biological characteristics and its utilization and control of Potamogeton crispus [J]. Contemporary Eco-Agri Culture, 2005, **14**(1): 105—107 [王斌. 菹草的生物学特性及其渔业利用和防治. 当代生态农业, 2005, **14**(1): 105—107]

[14] Ren J G, Qiao J R, Dong W, et al. Study on ecological habits of Potamogeton crispus and its growth in Jingmi canal, Beijing [J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 1997, **33**(6): 749—755 [任久长, 乔建荣, 董巍, 等. 菹草(Potamogeton crispus)的生态习性和在京密引水渠的发生规律研究. 北京大学学报(自然科学版), 1997, **33**(6): 749—755]

[15] Chen H D. Life history, biomass and cut-branch propagation of Potamogeton crispus [J]. Acta Botanica Yunnanica, 1985, **9**(1): 32—39 [陈洪达. 菹草的生活史、生物量和断枝的无性繁殖. 水生生物学报, 1985, **9**(1): 32—39]

[16] Chen H D. Studies on productivity of Potamogeton crispus L. [J]. Acta Botanica Yunnanica, 1989, **13**(2): 152—159 [陈洪达. 菹草生产力的研究. 水生生物学报, 1989, **13**(2): 152—159]

[17] Jian Y X, Li B, Wang J B, et al. Control of turion germination in Potamogeton crispus [J]. Aquatic Botany, 2003, **75**(1): 59—69

[18] Gao J, Luo Q, Li G, et al. Effect of dissolved oxygen, temperature, nitrogen and phosphorus on germination of turion and seedling growth of Potamogeton crispus [J]. Journal of Wuhan University (Nat. Sci. Ed.), 2005, **51**(4): 511—516 [高健, 罗青, 李刚, 等. 温度、溶氧、氮和磷对菹草(Potamogeton crispus L.)冬芽萌发及生长的影响. 武汉大学学报(理学版), 2005, **51**(4): 511—516]

[19] Chen X F, Chen K N, Xiao Y E, et al. Effects of light and matrix on turion germination, seedling growth and leaf photosynthesis efficiency of Potamogeton crispus [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2006, **17**(8): 1413—1418 [陈小峰, 陈开宁, 肖月娥, 等. 光和基质对菹草石芽萌发、幼苗生长及叶片光合效率的影响. 应用生态学报, 2006, **17**(8): 1413—1418]

[20] Liu Q, Zhong Z C. Advances in ecological research of clonal plant population and some related concepts [J]. Chinese Journal of Ecology, 1995, **14**(3): 40—45 [刘庆, 钟章成. 无性系植物种群生态学研究进展及有关概念. 生态学杂志, 1995, **14**(3): 40—45]

[21] Zhang X Y, Yang Y F, Zhang D S, et al. Quantitative correlation models and formation patterns of modular in clonal population of Zoysia japonica in Liaodong peninsula of China [J]. Grassland and Turf, 2006, **3**: 23—26 [张学勇, 杨允菲, 张殿顺. 辽东半岛结缕草无性系种群构件生物量相关模型及形成规律. 草原与草坪, 2006, **3**: 23—26]

[22] John A Strand, Stefan E B Weisner. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*) [J]. Journal of Ecology, 2001, **89**: 166—175

[23] Liu W L, Hu W P, Chen Q. The phenotypic plasticity of *Potamogeton malaianus* Miq. on the effect of sediment shift and Secchi depth variation in Taihu Lake [J]. Ecology and Environment, 2007, **16**(2): 363—368 [刘伟龙, 胡维平, 陈桥. 不同底质和透明度下马来眼子菜的表型可塑性研究. 生态环境, 2007, **16**(2): 363—368]

[24] Wang W H, Jin M. Ecological character of submerged macrophyte *Ruppia maritime* L. and its response to environmental changes [J]. Marine Science Bulletin, 2006, **25**(3): 13—22 [王卫红, 季民. 沉水植物川蔓藻的生态学特征及其对环境变化的响应. 海洋通报, 2006, **25**(3): 13—22]

[25] Yang Y Q. Effects of water level fluctuation on the growth of aquatic plants (an experimental ecological study) [D]. Wuhan University, 2003, 21—29 [杨永清. 水位波动对水生植物生长影响的实验生态学研究. 武汉大学, 2003, 21—29]

[26] Li C X, Wang Z H, Wang W L. Biostatistics [M]. 2nd ed. Beijing: Science Press, 2000, 169 [李春喜, 王志和, 王文林. 生物统计学 (第二版). 北京: 科学出版社. 2000, 169]

[27] Han W X, Fang J Y. Allometry and its application in ecological scaling [J]. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis, 2003, **39**(4): 583—593 [韩文轩, 方精云. 相关生长关系与生态学研究中的尺度转换. 北京大学学报 (自然科学版), 2003, **39**(4): 583—593]

[28] Tian X, Yang Y F. Growth plasticity of ramets of *Phalaris arundinacea* population in the different habitats of Xiliao—River plains [J]. Acta Agrestia Sinica, 2004, **12**(1): 17—30 [田迅, 杨允菲. 西辽河平原不同生境草芦种群分株生长的可塑性. 草地学报, 2004, **12**(1): 17—30]

[29] Niklas K J, Enquist B J. Invariant scaling relationships for interspecific plant biomass production rates and body size [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 2001, **98**(5): 2922—2927

[30] Zens M S, Webb C O. Sizing up the shape of life [J]. Science, 2002, **295**: 1475—1476

[31] Yang Y F, Zhang B T. Module structure and growth pattern of *Stipa baicalensis* clone in Songne Plain of China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 2005, **16**(12): 2311—2315 [杨允菲, 张宝田. 松嫩平原贝加尔针茅无性系构件的结构及生长规律. 应用生态学报, 2005, **16**(12): 2311—2315]

GROWTH CHARACTERISTICS OF CLONES OF A SUBMERGED MACROPHYTE *POTAMOGETON CRISPUS*

SHEN Jia, SHI Fu-Chen and XU Wen
(College of Life Sciences, Nankai University, Tianjin 300071)

Abstract: Aquatic environment was more suitable for clonal propagation than terrestrial environment, so most aquatic plants were inclined to clone. *Potamogeton crispus* was one of clonal aquatic plants. It was a dispersed species which flourished in urban waterways in North China. The growth conditions of clones decided the dynamics of clonal plant population and the survival strategies of clones effected the utilization of environmental resources by clonal plant population. We studied the growth characteristics of *Potamogeton crispus* clones on typical development phases, so the results may supply basis to predict population fluctuation of *Potamogeton crispus* and to control population scale of *Potamogeton crispus*. Typical development phases of *Potamogeton crispus* were seedling growth phase, winter-through phase, exponential growth phase and propagation phase. The growth characteristic of clones during each time phase was studied at individual level. Intact clones were collected in Jinhe River from November 2006 to June 2007. We culled 30 intact clones randomly and then cut off erect stems from rhizomes of each clone. After these erect stems numbered, we measured their height and divided them into three equal parts with the same length. Trace the outline of all leaves on each equal part on paper with even texture, and calculate leaf area of each equal part by weighing method. The clones were separated into three parts containing leaves, stems and rhizomes (five parts containing leaves, stems, rhizomes, turions and inflorescence during propagation phase) finally. Every member was dried at 65℃ for 96h and then weighed by analytical balance. The correlation among its several quantity properties were analyzed in our laboratory. Linear function ($y = a + bx$), power function ($y = ax^b$) and exponential function ($y = ae^{bx}$) were used to fitting the correlation among these quantity properties. The function with the maximal determination coefficient was culled to be description model. The results showed that along with the development of *Potamogeton crispus* clones, biomass allocation proportion of leaves was gradually increased and the proportion of stems was reduced gradually. Biomass allocation proportion of rhizomes and roots was relatively stable on different development pha-

ses. As a whole, the sequence of member biomass allocation proportion of mature clones were leaves> stems> rhizomes and roots. With the increase of ramets height, leaves biomass of ramets were exponent-functionally increased during exponential growth phase. The power allometric growth of leaves and stems biomass on propagation phase were much more affected by environmental conditions when compared with winter-through phase. Leaves and stems biomass of ramets were steadily positively correlated with total biomass of ramets on all development phases. The total biomass of ramets was allocated to leaves and stems of ramets differently on every development phase and the proportion was highly controlled by heredity. With the increase of ramets height, the upper, middle, nether part leaves area of ramets were in an power allometric growth on seedling growth phase and winter-through phase whereas they were in a linear isogony growth on exponential growth phase and propagation phase. Especially the upper part leaves area was the furthest positively correlated with ramets height on every development phase.

Key words: Potamogeton crispus; Ramet; Leaf area; Biomass allocation; Allometric growth; Isogony growth