

芦苇生态型研究进展

庄 瑶, 孙一香, 王中生*, 杨琳璐, 邓自发, 姚志刚, 安树青

(南京大学生命科学学院, 南京 210093)

摘要: 芦苇生态幅极广, 适于多种生境类型。不同的环境选择压力如水深、盐度、养分、气候等交互影响致使芦苇个体及种群间发生不同程度的分化和变异, 形成了形态、生理或遗传上互有差异、异地性的不同生态型。尽管基于芦苇表型变异以及遗传变异进行生态型划分的研究已开展很多, 但针对芦苇生态型变异规律及其可能的形成机制的认知仍存在较多分歧。在总结近年来有关芦苇生态型研究文献的基础上, 通过对影响芦苇生态型变异的主要因素——环境因素和遗传因素的分析, 以期对芦苇生态型的划分及其可能的形成机制提供新的研究思路。(1) 空间尺度的选择应成为研究者分析、划分芦苇生态型的首要定位。在较大的地理空间尺度上, 高度异质性的生境导致某些性状的变异样式具有相对的不连续性, 可作为不同芦苇生态型鉴别与描述的主要依据;(2) 在合理的尺度定位、取样设计和统计分析的基础上开展的表型变异研究, 及进一步基于种群水平的分子标记研究(分子指纹特征或特有等位基因), 可为芦苇生态型的鉴定、划分提供更为可靠的参考数据, 并且可以甄别生境差异(环境响应)和遗传变异对芦苇不同生态型分化的贡献;(3) 应同时进行不同生态型的特定性状与功能(株高、茎粗、生物量、生理抗逆性、水体污染物净化能力等)的定位, 推动优良基因型的选育与扩繁。

关键词: 芦苇; 生态型; 表型变异; 遗传变异; 克隆多样性

Research advances in ecotypes of *Phragmites australis*

ZHUANG Yao, SUN Yixiang, WANG Zhongsheng*, YANG Linlu, DENG Zifa, YAO Zhigang, AN Shuqing

School of Life Science, Nanjing University, Nanjing, 210093, China

Abstract: *Phragmites australis* (common reed) has a wide ecological amplitude, which enables it to tolerate many types of habitat. The interacting influences of different environmental selective forces, such as water depth, salinity, nutrients and climate, lead to differentiation and variation among reed clones or populations, and form various ecological types which differ in morphology, physiology or genetics. Although there are many studies on the division of reed ecotypes based on phenotypic variation and genetic variation, large disagreement exists on the variation patterns of the common reed ecotypes and variation driving mechanism. This article summarized the researches on reed ecotypes in recent years. We analyzed the main environmental and genetic factors which have influence on reed ecotypic variation. Our study provide basis for new classification of reed ecotypes and will inspire more studies to explore the possible mechanism for the ecotype variations. Specifically, we argue that the following principles should be adopt in order to better classify reed ecotypes: (1) The choice of spatial scale should be the first consideration of analysis and reed ecotypes classification. In large geographical space scale, a high degree of heterogeneity of habitat lead to a variation pattern of some traits with discontinuities, which are the main basis in identification and description of reed ecotypes; (2) It is important to carry out phenotypic variation research on appropriate scale and location, and use adequate sampling design, statistical analysis and molecular markers. Molecular fingerprint characteristics or specific alleles on the population level can provide more reliable references for the identification and classification of reed ecotypes, and determinate the relative contributions of habitat variance (environmental response) vs. genetic variation for the classification of different reed ecotypes; and (3) The specific traits and features of different

基金项目: 江苏省自然科学基金资助项目(BK2008254); 国家重点基础研究发展计划资助项目(2008CB418201); 国家水体污染控制与治理科技重大专项资助项目(2008ZX07526-001)

收稿日期: 2009-09-15; **修订日期:** 2010-01-19

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wangzs@nju.edu.cn

ecotypes (height, stem diameter, biomass, physiological resistance, water purification ability of pollution, etc.) should be quantified simultaneously in order to promote breeding and multiplication of the superior genotypes.

Key Words: *Phragmites australis*; ecotype; phenotypic variation; genetic variation; clonal diversity

芦苇(*Phragmites australis*)的营养繁殖能力极强,自然种群主要以根茎繁殖补充更新,属典型的无性系植物,其生态幅极广,可在湖滨、池沼、河流沿岸、滨海滩涂、河口等浅水湿地形成密集的单优群落^[1],甚至在荒漠、盐碱地区,芦苇亦能广泛分布^[1-3]。在芦苇对不同生境的长期适应过程中,个体及种群间发生了分化和变异,形成了生态学上互有差异、异地性的类群,具有各自稳定的形态、生理生化和生态学特征,构成种内丰富的生态型^[4]。尽管对芦苇的资源分布、生理生态、克隆多样性、种群遗传结构、生态系统功能及经济价值等方面开展了大量的研究^[5-9],然而,针对芦苇生态型变异规律及其可能的形成机制仍然存在较多分歧^[9-13]。

在不同的气候区域或同一气候区域的不同生境类型之间芦苇的表型常表现出明显的差异,甚至同一芦苇种群内不同的小生境之间也存在显著的表型差异^[14],这给芦苇生态型的划分带来极大的困难。分子标记的快速发展和广泛应用,对于种群、种(或种下单位)的变异识别提供了积极的支持^[12-13]。分子标记应用于芦苇种群遗传变异的研究案例较多,但与生态型变异进行关联性分析的研究仍存在很多局限^[12]。本文拟在总结近年来有关芦苇表型及遗传变异相关研究的基础上,通过对影响芦苇生态型变异的主要因素——环境因素和遗传因素的分析,以期对芦苇生态型的划分方法及其可能的形成机制提供新的研究思路。

1 芦苇的生态型划分

芦苇具有广泛的生境适应能力,在不同的选择压力如水深、盐度、气候和土壤等因子交互影响下,芦苇植株的高度、叶面积、节间数、基径、圆锥花序、生理过程、解剖结构等特征会发生变化,因此传统上常基于形态、生理或解剖结构等特征进行芦苇的生态型分类。部分学者基于表型或生理特征对芦苇丰富的形态变异进行了初步归类:(1)不同地理气候区间芦苇的形态变异常被认为是地理生态型,欧洲南部地区的芦苇株形明显较北部地区的芦苇高大、粗壮;(2)同一气候区内不同生境中芦苇的形态变异被认为是生境生态型,如多瑙河三角洲的纤细芦苇和巨型芦苇^[7];(3)同一群丛内芦苇克隆或植株间的形态变异则经常被考虑为形态对环境的“可塑性”响应,即改变表型以适应环境条件的变化^[14-16],同质种植实验是检验“可塑性”响应是环境饰变抑或遗传变异的常用方法^[13]。如同一芦苇克隆生长在供氮量不同的生境中,株体形态及含氮量显著不同,而将不同克隆移栽到相同生境中,各克隆间氮含量基本相同,株体形态未受影响,说明植株中的氮含量主要取决于氮在特定生境中的利用情况,而非基因型决定^[17]。

中国湿地植被编辑委员会基于芦苇的外部形态、群落结构以及生境特征,对全国范围内的芦苇已划分出一些地方变种(或称生态型),主要有新疆博斯腾湖的博斯腾苇(*P. australis* var. *besitengensis*)、东北三江平原的黑龙江苇(*P. australis* var. *hilongjiangwei*)、内蒙乌梁素海的内蒙古苇(*P. australis* var. *nemengolwei*)、下辽河平原的盘锦苇(*P. australis* var. *panjinensis*)、江苏盐城海滨的射阳苇(*P. australis* var. *sheyanensis*)、河北白洋淀的白洋淀苇(*P. australis* var. *baiyangdiansis*)、洞庭湖区的岳阳苇(*P. australis* var. *yeyanghuwei*)、鄱阳湖的鄱阳苇(*P. australis* var. *beyanghuwei*)等^[18]。

在中小尺度上,国内研究者基于盐度梯度的显著差异,集中研究了河西走廊及黄河三角洲地区的芦苇生态型,是目前国内芦苇生态型划分较为系统的研究工作(表1)。通过对分布于河西走廊不同生境芦苇的形态解剖、生理生化特征、细胞学以及种群遗传结构等进行分析,主要划分出沙丘芦苇、重度盐化草甸芦苇、轻度盐化草甸芦苇和沼泽芦苇等4种生态型^[4,19-20],结果均表明,在河西走廊地区,起源于沼泽生境的水生芦苇,在长期适应盐渍化土壤和沙丘生境的不断演化中,其形态结构已发生了与特定环境相适应的显著变化^[4]。而在黄河三角洲区域,赵可夫等研究发现生境盐分差异是淡水沼泽芦苇、咸水沼泽芦苇、低盐草甸芦苇、高盐草甸芦苇等4种生态型分化的主导因子^[21]。张淑萍、王仁卿等^[22]也是以水、盐为联合影响因子(combined factor

of water and salt, WSF),通过分析黄河下游湿地芦苇种群形态变异规律和分化特点,将该地区芦苇划分为盐生芦苇、淡水芦苇、巨型芦苇 3 个形态类型。

表 1 河西走廊及黄河三角洲地区芦苇生态型划分^[4,21-22]
Table 1 The ecotypes division of reed in the Hexi Corridor and Yellow River Delta

生态型 Ecotype	研究区域 Investigated area	划分依据 Basis	生境特征 Habitat characters	形态特征 Morphological characters
沙丘芦苇 Dune reed	河西走廊	对河西走廊不同生	沙丘	株高 1—2m,叶片较长,花序白色
重度盐化草甸芦苇 Heavy salt meadow reed	河西走廊	境下芦苇的形态解剖、生理生化特征、	土壤盐渍化,低洼地	植株非常矮小,约 0.15m,叶片小而坚硬,不开化或很少开花
轻度盐化草甸芦苇 Light salt meadow reed	河西走廊	细胞学以及种群遗传结构进行分析	土壤轻度盐渍化	植株较矮小,约 0.8m,叶片细长,花序为紫色
沼泽芦苇 Swamp reed	河西走廊		淡水水沼	植株高大,叶长而宽,花序棕红色
淡水沼泽芦苇 Fresh water swamp reed	黄河三角洲	以黄河三角洲生境中的盐分为影响因子,分析不同生态型芦苇生理特性之间的差异	淡水沼泽	植株高大,叶片含水量高
咸水沼泽芦苇 Salty water swamp reed	黄河三角洲		咸水沼泽	平均株高约 1.6m
低盐草甸芦苇 Lower salt meadow reed	黄河三角洲		土壤含盐量高于咸水沼泽	平均株高约 1.2m
高盐草甸芦苇 Higher salt meadow reed	黄河三角洲		土壤盐渍化	植株矮而细弱,叶片较小
盐生芦苇 Saltwater reed	黄河下游	以水、盐为联合影响因子,分析黄河下游芦苇种群形态变异规律	土壤盐渍化	植株矮而细弱,叶短而窄,穗大
淡水芦苇 Freshwater reed	黄河下游		浅淡水湿地	植株高而粗,叶长而宽
巨型芦苇 Giant reed	黄河下游		土壤轻度盐渍化	植株高大、粗壮,节间长而多,叶长而宽,穗短小

2 芦苇生态型变异的影响因素

2.1 芦苇的表型变异

2.1.1 水深对芦苇表型变异的影响

Dinka^[23]发现 7 月份生长在巴拉顿湖中不同水深条件下的芦苇,茎秆高度有显著区别,但在生长季末期,高度差异则不明显。Coops 等^[24]的研究则表明随水深增加(- 20、30、80cm)不会影响植株高度和基径。Pauca-Comanescu 等^[16]也发现生长在 0—25cm、- 5—95cm 和 - 22—2cm 水深下的芦苇的茎秆高度和植株密度没有明显差别。然而,大多数研究均表明水深对芦苇表型产生了显著影响。生长在深水中的芦苇比生长在浅水中的芦苇高大^[25],生长在湿润生境中的芦苇同样高于干旱生境中的芦苇^[8]。

黄河三角洲芦苇的平均株高和平均茎粗与平均水深呈显著正相关,而平均密度和平均盖度值与平均水深拟合曲线的变化呈非线性变化趋势^[26]。与浅水区的芦苇相比,生长在深水区的芦苇茎秆生物量分配增加,茎秆增高,但种群密度降低,这样可以获得更多的 CO₂和光照以进行光合作用,并且有助于空气和地下部分的有效气体交换^[25]。其次,在深水环境中,芦苇株体的茎粗亦显著增加,以利于在水体中的生长,防止折断^[27]。

水深也会影响芦苇的生长速度。Clevering^[5]发现生长在 12cm 水深中的芦苇比旱地芦苇的相对生长率(RGR)要高。Vretare 等^[25]证实浅水中(5—20cm)芦苇的 RGR 显著高于深水中(70—75cm)的芦苇,并且从浅水增加到深水之后 RGR 降低。深水区中芦苇的表型变化过程弱于浅水区。而 Mauchamp 等^[28]则发现对水深的耐受性随着株体成熟而增强。

风产生的波浪可能会增大高水位对芦苇生长的负作用^[29],在静态水位条件下,芦苇的茎秆高度与水深呈正相关,但是如果水位成波动状态,则呈反相关;变化的水位会通过抑制植株地下部分的氧气供应和植株的碳平衡来影响芦苇的形态^[30]。相比生长在变动水位生境中的芦苇,恒定水位生境中的芦苇生长更快^[25]。然

而, Deegan 等^[31]的研究结果发现, 水位恒定波动的条件下芦苇的生长与波动幅度有关。在其实验处理中, 水位波动的幅度是稳定的, 为 ± 15 cm、 ± 30 cm 和 ± 45 cm, 芦苇在 ± 30 cm 幅度处理的生物量最高, 适度的水位波动对芦苇生长可能起到了促进作用。

2.1.2 盐分对芦苇表型变异的影响

土壤盐度是芦苇分布和生长状况的主要影响因子之一, 由于人工驯化或生境适应性的差异, 不同生态型的芦苇对盐度的耐受性明显不同, 范围一般在 5—25 之间, 甚至可高达 40‰ 以上^[32]。Hanganu 等^[7]发现在多瑙河三角洲巨型芦苇的密度、高度、茎粗和生物量受盐分的影响要比纤细芦苇大, 纤细芦苇可适生于高盐生境。因此在多瑙河三角洲的 Tataru 海峡, 盐度较高的区域中巨型芦苇明显表现出盐胁迫现象, 种群逐渐衰退, 而耐盐的纤细芦苇则替代其成为优势种。

尽管芦苇的耐盐性较强, 在高盐生境中具有较强的群落竞争优势, 但多数研究表明, 土壤盐度的增加对芦苇的密度、高度、茎粗、生物量以及根茎养分储备都会产生负效益^[7,33-34]。用不同盐度的盐水(0—24)灌溉芦苇, 随着浓度增加, 其株高、茎粗、鲜重、干重、纤维素含量均表现为降低趋势^[35]。Mauchamp 和 Mesleard^[28]的研究亦表明, 盐度与芦苇植株高度呈显著负相关, 但对分株数量没有影响; 随着盐度的增高, 地下生物量与地上生物量的比降低, 植株生长变慢, 超过 15 的盐度即会限制芦苇生长。在高盐生境中, 芦苇植株和叶片会变小, 地上生物量和地下生物量均降低, 但植株密度会更高^[36]。

芦苇可通过调节叶片的溶质渗透水平来适应高盐条件, 但幼嫩的植株调节渗透压的能力弱于成年植株。随着成熟度的增加, 对盐分的耐受力亦会增强(耐受盐度高达 65, 但幼嫩植株在盐度为 35 的时候就可能死亡)^[37]。盐度的增加并没有影响到叶片的寿命, 在生长季芦苇不会通过落叶的方法来排出多余的盐分; 然而, 盐分增高(>5)会使生长期产生的新叶片数目减少, 这可能是因为叶片的主要生理过程集中于渗透调节以排除盐分而非执行光合功能^[37]。

2.1.3 气候环境对表型变异的影响

纬度梯度的变化导致不同地理区域间太阳辐射总量、温度、季节差异、昼长等存在很大差异, 不同分布区域的芦苇因适应不同的气候环境条件, 同样表现出多种生态类型, 如来自大陆性气候区的芦苇比来自海洋性气候区的芦苇更能耐受霜冻, 并且较早开始生长^[38]; 较高纬度区的芦苇开始生长的时间比南方芦苇要早一些, 生长期结束亦会提前^[39]。移植到高纬度地区的南方芦苇由于气候原因多数不能完成完整的生长周期^[38]。其次, 低纬度区域芦苇植株高度的生长速率明显快于高纬度区域^[40]。

将起源于欧洲不同纬度的芦苇移栽到相同的生境中, 它们在生长季的长度、开花时间、植株形态和生物量分配等方面仍然存在明显差别。来自南部地区的芦苇与北部相比, 植株高大, 茎秆粗壮, 但其种群密度较低, 地下根茎也较短, 而南方种群以减少叶片数量为代价分配更多的生物量给茎秆^[38]。

成熟植株的高度(或生物量)很大程度上取决于可用于生长的碳水化合物的总量(即储存在根茎中的碳水化合物以及当季所吸收、利用的资源)。因此, 除了总辐射和温度的差异, 前一季株体的状况(如大小、生物量等)亦会显著影响下一个生长季的植株发育^[38]。高纬度地区相对低的太阳辐射和较高的远红外比率直接影响了当季芦苇的光合产物(或生物量)积累^[41]。

关于影响芦苇表型的环境因素的研究已开展很多。除了盐度、水分、气候环境等因素外, 土壤肥力、温度、干扰作用等同样影响着芦苇的表型变异。如芦苇生殖茎的高度与温度成正相关^[42], 春夏季较高的平均气温会使植株生物量增加, 生长速度亦较快^[43]。Zeidler 等^[44]在德国发现生长在干扰生境中的种群比生长在未干扰条件下的种群具有更高的克隆多样性。Ostendorp^[45]则认为芦苇的表型变异主要是由于遗传因素的作用, 而环境条件则只是次要因子。

2.2 芦苇的遗传变异

芦苇生态型变异不仅取决于环境的异同, 基因型亦是关键影响因子。Kuhl 和 Zemlin^[17]将生长在柏林 Dahme 河和 Havel 河的不同芦苇种群移栽到相同的环境中, 株体形态和种群结构仍存在显著差别。

Clevering^[38]和 Hansen 等^[39]同样基于移植实验证实了不同地理区域的芦苇生长速率、停止生长时间、叶片结构解剖、形态、个体发生都存在差异。在同质种植实验中,相同环境条件下不同区域(或克隆)间芦苇的任何表型参数的差异都可以认为是遗传结构的不同引起^[39]。

2.2.1 克隆多样性和遗传多样性

Clevering^[46]将芦苇克隆定义为发生于同一有性生殖苗的所有无性系分株,每一个无性系分株都具有独立生存的潜力。他用克隆多样性作为种群内克隆数目和分布的测度,用遗传多样性作为克隆间等位基因变异的测度,认为芦苇种群的动态(扩张、健康或稳定、衰退)特征主要与克隆多样性和遗传多样性有关。由于早期无法确定芦苇形态分化是由环境引起的还是由基因型不同引起的,表型特征的差异往往被认为是不同生态型划分的主要依据^[10]。分子标记的出现和广泛应用能够为生态型的识别、划分提供更为可靠、稳定的参考指标。White 等^[47]在较早时期即利用同功酶技术将密西西比河三角洲的芦苇分为基底芦苇、缀块芦苇,以及两者的杂交重组体,彼此间茎秆、叶片和圆锥花序的形态特征明显不同,并且发现缀块种群常作为圆形斑块镶嵌分布在以基底种群为主体的生境中。Saltonstall^[48]运用 SSR 标记从较大尺度上分析了北美、欧洲以及引进种等 3 个芦苇世系的遗传多样性,发现三者之间在细胞核水平的确存在遗传差异。

用分子标记对种群克隆多样性的研究表明,当仅仅着眼于形态特征时往往会低估或高估克隆多样性,因为形态相似的种群往往被认为是单一克隆(可能不止一个克隆),形态差异显著地种群则往往被认为是不同克隆(可能只是环境饰变)^[12]。如同一芦苇克隆生长在供氮量不同的生境中,株体形态及含氮量则显著不同,而将不同克隆移栽到相同生境中,各克隆间氮含量基本相同,株体形态未受影响,说明氮含量主要取决于氮在特定生境中的利用情况,而非基因型决定^[17]。而 Kuhl 和 Kohl^[49]根据芦苇两种不同的氮动力学生理特征,将其划分为同化类型和迁移类型。迁移类型的芦苇生长期短,株体生物量及其氮含量较低,但该类型的芦苇对氮素利用效率明显较高,在低氮环境中生长优于氮同化类型的芦苇;同化类型芦苇较长的生长期使其可以在根茎中为下一个生长期贮存更多的营养物质,株体生物量及氮含量明显较高。将氮同化类型和氮迁移类型的芦苇移栽至相同的供氮生境中,表型及株体含氮量仍存在显著差异,因此可认为不同养分条件的长期适应促进了不同生态型的遗传分化^[50]。

Neuhaus 等^[51]在德国发现了一个遗传均一但表型呈多样化的克隆,占地近 3000m²。Koppitz^[15]对世界范围内的芦苇遗传多样性的研究表明,克隆间的遗传距离一般随地理距离的增加而增加,遗传相似性系数降低。Keller^[52]通过对查尔斯河及其支流芦苇种群的遗传结构研究发现沿着每一条河流种群间不同克隆的遗传距离都小于种群内部,这可能意味着河流沿岸的芦苇种群分布主要源于无性克隆繁殖。在黄河三角洲亦发现种群内遗传多样性高于种群间,而种群间遗传距离与地理距离呈正相关^[33]。

湖滨浅滩沼泽湿地具有有适合芦苇种子萌发的生境条件,因此湖滨芦苇种群多数源于种子萌发,但可能仅有很少一部分克隆类型可以适应深水生境,从而继续向水深处扩张生长,湖滨带芦苇较深水中芦苇具有有更高的克隆多样性^[15]。Curn 等^[53]和 Kribackova-Sucha^[54]运用 RAPDs 标记比较了不同年龄(自开始分布的时间长度比较)芦苇种群的遗传多样性,发现通过种子萌发产生的种群早期具有较高的遗传多样性,但随着时间推移,由于竞争和选择作用致使少数克隆占主导地位,遗传和形态多样性随之降低;Curn 等由此推断年轻种群中存在的形态差异主要是由基因型决定的,而在较老种群中则多是受环境因素影响而致。如果种群内的基因型多样性较低,将不能为成功的适应新环境提供足够的表型变异,这可能也是德国一些湖泊中具有较低遗传变异的芦苇种群正在退化的原因之一^[55]。林文芳等^[4]基于用 ISSR 和 RAPD 分子标记分析亦发现河西走廊 4 种不同生态型芦苇(沙丘芦苇、重度盐化草甸芦苇、轻度盐化草甸芦苇和沼泽芦苇)之间存在演替关系,在长期适应盐渍化土壤和沙丘生境的不断演化中,表现出水生芦苇经盐渍芦苇向沙丘芦苇逐渐演替的趋势。

2.2.2 染色体倍性变异

植物染色体倍性水平的变异可能是导致形态学差异的重要原因之一^[56]。已经发现的芦苇整倍体有 3x,

$4x, 6x, 7x, 8x, 10x, 11x$ 和 $12x (x = 12)$, 其中四倍体 ($2n = 48$) 最为常见, 其次是八倍体 ($2n = 96$) 和六倍体^[12], 在自然种群中二倍体和七倍体鲜有出现, 原始的二倍体似乎已经灭绝了。除了整倍体, 也存在非整倍体, 甚至在同一克隆内部也存在染色体数目的差异, 其中非整倍体芦苇包含有比 $4x = 48$ 或多或少的染色体数目^[10]。

多瑙河三角洲的巨型芦苇多为八倍体, 适生于较深的淡水水域; 而纤细芦苇多为四倍体, 主要生长在泥炭和高盐地区^[16]。Pauca-Comanescu 等^[16] 和 Hanganu 等^[7] 发现在相同的生境条件下, 八倍体比四倍体的种群密度低, 但植株高大、粗状, 茎节数目多, 圆锥花序和总叶面积大。然而, 多倍体也并非总是导致芦苇个体变大, 如十二倍体芦苇的这些特征反而弱于八倍体, 并且与四倍体、六倍体相比, 其植株直径、茎节数、叶片数等并没有显著差异^[39]。在瑞典, 也没有发现四倍体和六倍体的种群有生态学方面的显著差异^[12]。染色体数目加倍最直接、最通常的影响就是导致细胞增大, 然而也会导致在生长发育的过程中细胞分裂数的减少, 这就出现了倍性增加并不总是导致植物个体变大的现象^[57]。

3 讨论与展望

尽管基于表型或遗传变异进行芦苇生态型划分的研究已开展很多(表2), 但仍存在较多分歧。自然生境中不同的选择压力如水深、土壤肥力、气候和土壤因子等交互影响使得芦苇生态型的识别变得非常模糊^[46]。如何评价与选择芦苇生态型识别的指标? 是内在的遗传因素抑或外在的环境因素对芦苇生态型变异的影响更大? 表型变异是环境因子诱发的可塑性响应(环境饰变)还是基因型变异引起的生态型分化? 这些传统的论题目前仍是芦苇的研究热点。

表2 芦苇生态型划分的主要指标体系

Table 2 The main index system in the reed ecotypes classification

指标体系 Index system	具体指标 Concrete indexes
表型形态 Phenotypic morphology	基径、株高、叶长、叶宽、节间长、节间数、穗长、生物量等
生境特征 Habitat characters	盐度、水分、气候环境、养分的有效性、土壤肥力、温度、干扰作用等
遗传标记 Molecular markers	等位酶、同工酶、染色体倍性、DNA 分子标记(包括 RFLP、RAPD、AFLP、SSR、ISSR)等
其他 Other parameters	解剖结构、生理生化, 如 RuBPase 含量、RuBPase 活性、光合指标等

3.1 生态型识别的尺度定位

影响植物生态型的因子很多, 甚至是多种生态因子联合作用的结果, 能够清晰的识别不同生态型的指标或指标体系的筛选与建立是生态型划分的关键。Turesson 在早期即提出应从 3 个方面理解生态型概念: (1) 广布种的变异具有地理空间上的差异性; (2) 变异都与特定的生境条件相联系; (3) 变异具有遗传基础^[58]。Gregor 等进一步认为空间上广泛分离的生态型多数能够对应于它们发生的特定地理区域(或生境条件)^[59]。气候生态型、土壤生态型、生境生态型等概念均是基于空间尺度上的生境异质性提出的^[60]。因此, 空间尺度的选择应该成为研究者分析、划分芦苇生态型的首要定位。在较大的地理空间尺度上, 高度异质性的生境导致某些性状的变异式样具有相对的不连续性, 可作为不同芦苇生态型鉴别与描述的主要依据。如在以黄河三角洲为主的黄河下游区域, 从河口到内陆, 盐度梯度极为明显, 为中小尺度上研究芦苇形态沿盐度梯度的变异式样与规律提供了天然实验室^[22]。在小尺度较为同质的生境中, 同一群丛内部植株间的形态变异则需要考虑环境饰变、统计随机性与克隆特异性对形态的影响, 克隆特异性被认为基因型突变有关^[14, 22]。

3.2 生态型变异的遗传基础

异质性生境是生态型分化的前提条件, 而遗传变异是不同生态型形成的基础^[58, 60]。不同种群外部形态与生理特征的差异分析是划分生态型的基本方法, 但若仅仅着眼于这些表型差异往往会低估或高估生态型的变异程度。尤其是较小的空间范围, 不同种群的外部形态或生理特征的变化往往具有连续性, 很难界定生态型划分的标准。在合理的尺度定位、取样设计和统计分析的基础上开展表型变异的研究, 并进一步基于种群水平的分子标记研究(分子指纹特征或特有等位基因), 可为芦苇生态型的鉴定、划分提供更为可靠的参考数据, 并且可以甄别生境差异(环境响应)和遗传变异对芦苇不同生态型分化的贡献。如张淑萍等^[22]

等发现在黄河三角洲地区基于盐度适应的生理差异性而划分的不同生态型间遗传差异却较小;而在河西走廊地区,无论是基于生境类型、生理特性、抑或是 DNA 分子标记进行的遗传差异分析,均支持 4 个生态型的划分^[4]。

3.3 不同生态型的功能定位及其应用

生态型分类可为植物育种、引种及种质资源保护与利用提供理论依据,尤其在受损生态系统的修复中,不同生态型的适应性或适宜性成为重要参考^[60]。在湿地恢复、重建工程中,芦苇作为最基本的工具种,需求量巨大,异地引种是基本的重建措施之一,面对不同种源地芦苇丰富的形态变异,却面临着无法进行鉴定,更无从评价不同种源地芦苇的适应性的难题。毋庸置疑,盲目引种必将对后期的长效管理带来隐患,同时,亦必须思考这种盲目引种是否会影响重建的湿地生态系统的结构稳定性及功能完整性。如在盐沼芦苇湿地修复中,需考虑不同生态型的盐度适应范围^[21]。在高浓度畜禽废水污染胁迫下,经分子标记筛选的高抗性基因型植株则可优先用于重度富营养化的湿地修复工程中^[61]。因此,在芦苇生态型划分的同时,应同时进行不同生态型的特定性状与功能(株高、茎粗、生物量、生理抗逆性、水体污染物净化能力等)的定位,推动优良基因型的选育与扩繁,这对于有效保护、管理、利用丰富的芦苇种质资源具有重要的理论和应用意义,对湿地恢复中芦苇引种将产生直接的指导作用。

致谢:美国佛罗里达国际大学刘虹博士对写作给予帮助,特此致谢。

References:

- [1] Chambers R M, Meyerson L A, Saltonatall K. Expansion of *Phragmites australis* into tidal wetlands of north America. *Aquatic Botany*, 1999, 64 (3/4): 261-273.
- [2] Zhu X Y, Wang S M, Zhang C L. Responses of different ecotypes of reed growing in the Hexi Corridor to natural drought and salinity. *Plant Physiology Communications*, 2003, 39(4): 371-376.
- [3] Li J G, Li G B, Liu F, Wang D W, Chen G S. Reed resource and its ecological function and utilization in Baiyangdian Lake. *South-to-North Water Transfers and Water Science and Technology*, 2004, 2(5): 37-40.
- [4] Lin W F, Chen L J, Zhu X Y. An analysis of genetic diversity of different ecotypes of reed (*Phragmites communis* Trin.) by molecular marker techniques. *Journal of Plant Physiology and Molecular Biology*, 2007, 33(1): 77-84.
- [5] Clevering O A. Effects of litter accumulation and water table on morphology and productivity of *Phragmites australis*. *Wetlands Ecology and Management*, 1998, 5(3): 275-287.
- [6] Connor H E, Dawson M I, Keating R D, Gill L S. Chromosome numbers of *Phragmites australis* (Arundineae: Gramineae) in New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*, 1998, 36(3): 465-469.
- [7] Hanganu J, Mihail G, Coops H. Responses of ecotypes of *Phragmites australis* to increased seawater influence; a field study in the Danube Delta, Romania. *Aquatic Botany*, 1999, 64(3/4): 351-358.
- [8] Engloner A I. Annual growth dynamics and morphological differences of reed (*Phragmites australis* [Cav.] Trin. ex Steudel) in relation of water supply. *Flora*, 2004, 199(3): 256-262.
- [9] Wang Z Q, Wang L N, Wu D Q, Zhang Z G. The actuality and trend in the study of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel in China. *Journal of Shandong Forestry Science and Technology*, 2006, (6): 85-87.
- [10] Clevering O A, Lissner J. Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, 1999, 64(3/4): 185-208.
- [11] Liu J W, Sha W. Origin, expansion and decline of *Phragmites australis*. *Guizhou Science*, 2004, 22(2): 65-68.
- [12] Wang R Q, Guo W H, Zhang S P. Advances in *Phragmites australis*//Li C S. The Development of Plant Science(Ⅲ). Beijing: Advanced Education Press, 2000: 217-225.
- [13] Engloner A I. Structure, growth dynamics and biomass of reed (*Phragmites australis*) — A review. *Flora (Jena)*, 2009, 204(5): 331-346.
- [14] Kuhl H, Koppitz H, Rolletschek H, Kohl J G. Clone specific differences in a *Phragmites australis* stand I: Morphology, genetics and site description. *Aquatic Botany*, 1999, 64(3/4): 235-246.
- [15] Koppitz H. Analysis of genetic diversity among selected populations of *Phragmites australis* world-wide. *Aquatic Botany*, 1999, 64(3/4): 209-221.
- [16] Pauca-Comanescu M, Clevering O A, Hanganu J, Gridin M. Phenotypic differences among ploidy levels of *Phragmites australis* growing in Romania. *Aquatic Botany*, 1999, 64(3/4): 223-234.
- [17] Kuhl H, Zemlin R. Increasing the efficiency of reed plantations on stressed lake and river shores by using special clones of *Phragmites australis*.

- Wetlands Ecology and Management, 2000, 8(6): 415-424.
- [18] Chinese Wetland Vegetation's Commission. Wetland Vegetation in China. Beijing: Science Press, 1999: 174-180.
- [19] Chen Q C, Zhang G L. The ecology of dominant species in the middle and lower reaches of the Shule River Basin-the basic study of morphological anatomy. Journal of Lanzhou University (Natural Science), 1961, (3): 61-69.
- [20] Ren D T, Zhang C L, Chen G C, Yang H L. Principal component analysis and fuzzy cluster analysis for different ecotypes of reed (*Phragmites communis* Trin) based on their indexes. Acta Ecologica Sinica, 1994, 14(3): 266-273.
- [21] Zhao K F, Feng L T, Zhang S Q. Adaptive physiology of different ecotypes of *Phragmites communis* to salinity in the Yellow River Delta. Acta Ecologica Sinica, 1998, 18(5): 456-496.
- [22] Zhang S P, Wang R Q, Zhang Z G, Guo W H, Liu J, Song B M. Study on morphological variation of *Phragmites australis* in the Yellow River downstream wetland. Acta Phytocologica Sinica, 2003, 27(1): 78-85.
- [23] Dinka M. The effect of mineral nutrient enrichment of Lake Balaton on the common reed (*Phragmites australis*). Folia Geobotanica and Phytotaxonomica, 1986, 21(1): 65-84.
- [24] Coops H, van den Brink F W B, van den Velde G. Growth and morphological responses of four helophytes species in an experimental water-depth gradient. Aquatic Botany, 1996, 54(1): 11-24.
- [25] Vretare V, Weisner S E B, Strand J A, Graneli W. Phenotypic plasticity in *Phragmites australis* as a functional response to water depth. Aquatic Botany, 2001, 69(2/4): 127-145.
- [26] Cui B S, Zhao X S, Yang Z F, Tang N, Tan X J. The response of reed community to the environment gradient of water depth the Yellow River Delta. Acta Ecologica Sinica, 2006, 26(5): 1533-1541.
- [27] Duan X N, Wang X K, Ouyang Z Y, Miao H, Guo R. The biomass of *Phragmites australis* and its influencing factors in Wuliangsuhai. Acta Phytocologica Sinica, 2004, 28(2): 246-251.
- [28] Mauchamp A, Mesleard F. Salt tolerance in *Phragmites australis* populations from coastal Mediterranean marshes. Aquatic Botany, 2001, 70(1): 39-52.
- [29] Coops H, Geilen N, van der Velde G. Distribution and growth of the helophyte species *Phragmites australis* and *Scirpus lacustris* in water depth gradients in relation to wave exposure. Aquatic Botany, 1994, 48(3/4): 273-284.
- [30] White S D, Ganf G G. A comparison of the morphology, gas space anatomy and potential for internal aeration in *Phragmites australis* under variable and static water regimes. Aquatic Botany, 2002, 73(2): 115-127.
- [31] Deegan B M, White S D, Ganf G G. The influence of water level fluctuations on the growth of four emergent macrophyte species. Aquatic Botany, 2007, 86(4): 309-315.
- [32] Hellings S E, Gallagher J L. The effects of salinity and flooding on *Phragmites australis*. Journal of Applied Ecology, 1992, 29(1): 41-49.
- [33] Guo W H, Wang R Q, Zhou S L, Zhang S P, Zhang Z G. Genetic diversity and clonal structure of *Phragmites australis* in the Yellow River Delta of China. Biochemical Systematics and Ecology, 2003, 31(10): 1093-1109.
- [34] Wang Q, Wang C H, Zhao B, Ma Z J, Luo Y Q, Chen J K, Li B. Effects of growing conditions on the growth of and interactions between salt marsh plants: Implications for invasibility of habitats. Biology Invasions, 2006, 8(7): 1547-1560.
- [35] Zhang S, Guo C J, Su F L, Wang T L, Wang Y, Wang L Y. Effect of salinity on the growth of reed. Journal of Shenyang Agricultural University, 2008, 39(1): 65-68.
- [36] Soetaert K, Hoffmann M, Meire P, Starink M, Oevelen D V, Regenmortel S V, Cox T. Modeling growth and carbon allocation in two reed beds (*Phragmites australis*) in the Scheldt estuary. Aquatic Botany, 2004, 79(3): 211-234.
- [37] Lissner J, Schierup H H. Effects of salinity on the growth of *Phragmites australis*. Aquatic Botany, 1997, 55(4): 247-260.
- [38] Clevering O A, Brix H, Lukavska J. Geographic variation in growth responses in *Phragmites australis*. Aquatic Botany, 2001, 69(2/4): 89-108.
- [39] Hansen D L, Lambertini C, Jampeetong A, Brix H. Clone-specific differences in *Phragmites australis*: Effects of ploidy level and geographic origin. Aquatic Botany, 2007, 86: 269-279.
- [40] Lambers H, Chapin F S III, Pons T L, Lambers H, Chapin F S. Plant Physiological Ecology. New York: Springer, 1998: 56-63.
- [41] Hay R K M. The influence of photoperiod on the dry-matter production of grasses and cereals. New Phytologist, 1990, 116(2): 233-254.
- [42] McKee J, Richards A J. Variation in seed production and germinability in common reed (*Phragmites australis*) in Britain and France with respect to climate. New Phytologist, 1996, 133(2): 233-243.
- [43] Kuhl H, Kohl J G. Nitrogen accumulation, productivity and stability of reed stands (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel) at different lakes and sites of the lake Districts of Uckermark and Mark Brandenburg (Germany). International Revue Der Gesamten Hydrobiologie, 1992, 77(1): 85-107.
- [44] Zeidler A, Schneider S, Jung C, Melchinger A E, Dittrich P. The use of DNA fingerprinting in ecological studies of *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steudel. Botany Acta, 1994, 107(4): 237-242.
- [45] Ostendorp W. Damage by episodic flooding to *Phragmites reeds* in a prealpine lake: proposal of a model. Oecologia, 1991, 86(1): 119-124.
- [46] Clevering O A. The effects of litter on growth and plasticity of *Phragmites australis* clones originating from infertile, fertile or eutrophicated habitats.

- Aquatic Botany, 1999, 64(1): 35-50.
- [47] White D A, Hauber D P, Hood C S. Clonal differences in *Phragmites australis* from the Mississippi River Delta. Southeastern Naturalist, 2004, 3(3): 531-544.
- [48] Saltonstall K. Microsatellite variation within and among North American lineages of *Phragmites australis*. Molecular Ecology, 2003, 12(7): 1689-1702.
- [49] Kuhl H, Kohl J G. Seasonal nitrogen dynamics in reed beds (*Phragmites australis* (CAV.) TRIN ex STEUDEL) in relation to productivity. Hydrobiologia, 1993, 251(1/3): 1-12.
- [50] Lippert I, Rolletschek H, Kuhl H, Kohl J G. Internal and external nutrient cycles in stands of *Phragmites australis* — a model for two ecotypes. Hydrobiologia, 1999, 408: 343-348.
- [51] Neuhaus D, Kuhl H, Kohl J G, Borner T. Investigation of the genetic diversity of *Phragmites* stands using genomic fingerprinting. Aquatic Botany, 1993, 45(4): 357-364.
- [52] Keller B E M. Genetic variation among and within populations of *Phragmites australis* in the Charles River watershed. Aquatic Botany, 2000, 66(3): 195-208.
- [53] Curn V, Kubatova B, Vavrova P, Krivackova-Sucha O, Cizkova H. Phenotypic and genotypic variation of *Phragmites australis*: Comparison of populations in two human-made lakes of different age and history. Aquatic Botany, 2007, 86(4): 321-330.
- [54] Krivackova-Sucha O, Vavrova P, Cizkova H, Curn V, Kubatova B. Phenotypic and genotypic variation of *Phragmites australis*: A comparative study of clones origination from two populations of different age. Aquatic Botany, 2007, 86(4): 361-368.
- [55] Koppitz H, Kuhl H, Hesse K, Kohl J G. Some aspects of the importance of genetic diversity in *Phragmites australis* (Cav.) Trin ex Steudel for the development of reed stands. Aquatic Botany, 1997, 110(3): 217-223.
- [56] Les D H, Philbrick C T. Studies of hybridization and chromosome number variation in aquatic angiosperms evolutionary implications. Aquatic Botany, 1993, 44(2/3): 181-228.
- [57] Stebbins G L. Chromosomal Evolution in Higher Plants. London: Edward Arnold, 1971: 68-72.
- [58] Qian J, Ma Y H, Ren W W, Zheng S Z. Comparative study on ecotype differentiation of *Leymus chinensis* in different geographic populations at molecular level. Acta Ecologica Sinica, 2000, 20(3): 440-443.
- [59] Yan Z C. Ecotype and Life-form. Bulletin of Biology, 2002, 36(5): 4-5.
- [60] Liu Z Y, Chen B G, Xie Z S, Su Z Y. Advances in plant ecotype classification. Ecologic Science, 2004, 23(4): 365-369.
- [61] Deng S H, Xiao D L, Wen X, Duan S L, Xie Q, Zhang X P. Molecular variation of *Phragmites australis* under contamination stress with high-concentration livestock wastewater. Journal of Agro-Environment Science, 2007, 26(1): 92-96.

参考文献:

- [2] 朱学艺, 王锁民, 张成烈. 河西走廊不同生态型芦苇对干旱和盐渍胁迫的响应调节. 植物生理学通讯, 2003, 39(4): 371-376.
- [3] 李建国, 李贵宝, 刘芳, 王殿武, 陈桂坤. 白洋淀芦苇资源及其生态功能与利用. 南水北调与水利科技, 2004, 2(5): 37-40.
- [4] 林文芳, 陈林娇, 朱学艺. 用分子标记技术分析不同生态型芦苇的遗传多样性. 植物生理与分子生物学学报, 2007, 33(1): 77-84.
- [9] 王振庆, 王丽娜, 吴大千, 张治国. 中国芦苇研究现状与趋势. 山东林业科技, 2006, (6): 85-87.
- [11] 刘金文, 沙伟. 芦苇的起源、扩张与衰退. 贵州科学, 2004, 22(2): 65-68.
- [12] 王仁卿, 郭卫华, 张淑萍. 芦苇研究进展//李承森. 植物科学进展(三). 北京: 高等教育出版社, 2000: 217-225.
- [18] 中国湿地植被编辑委员会. 中国湿地植被. 北京: 科学出版社, 1999: 174-180.
- [19] 陈庆诚, 张国梁. 疏勒河中、下游植物优势种生态——形态解剖特性的初步研究. 兰州大学学报(自然版), 1961, (3): 61-69.
- [20] 任东涛, 张承烈, 陈国仓, 杨海莲. 芦苇生态型划分指标的主分量及模糊聚类分析. 生态学报, 1994, 14(3): 266-273.
- [21] 赵可夫, 冯立田, 张圣强. 黄河三角洲不同生态型芦苇对盐度适应生理的研究. 生态学报, 1998, 18(5): 456-496.
- [22] 张淑萍, 王仁卿, 张治国, 郭卫华, 刘建, 宋百敏. 黄河下游湿地芦苇形态变异研究. 植物生态学报, 2003, 27(1): 78-85.
- [26] 崔保山, 赵欣胜, 杨志峰, 唐娜, 谭学界. 黄河三角洲芦苇种群特征对水深环境梯度的响应. 生态学报, 2006, 26(5): 1533-1541.
- [27] 段晓男, 王效科, 欧阳志云, 苗鸿, 郭然. 乌梁素海野生芦苇群落生物量及影响因子分析. 植物生态学报, 2004, 28(2): 246-251.
- [35] 张爽, 郭成久, 苏芳莉, 王铁良, 汪洋, 王立业. 不同盐度水灌溉对芦苇生长的影响. 沈阳农业大学学报, 2008, 39(1): 65-68.
- [58] 钱吉, 马玉虹, 任文伟, 郑师章. 不同地理种群羊草分子水平上生态型分化的研究. 生态学报, 2000, 20(3): 440-443.
- [59] 颜忠诚. 生态型与生活型. 生物学通报, 2001, 36(5): 4-5.
- [60] 刘志彦, 陈北光, 谢正生, 苏志尧. 植物生态型分类研究进展. 生态科学, 2004, 23(4): 365-369.
- [61] 邓仕槐, 肖德林, 文霞, 段莎丽, 谢晴, 张小平. 高浓度畜禽废水污染胁迫下的芦苇在分子水平上的变异研究. 农业环境科学学报, 2007, 26(1): 92-96.