黄河下游湿地芦苇形态变异研究

张淑萍¹ 王仁卿^{1*} 张治国¹ 郭卫华¹ 刘建¹ 宋百敏^{1,2}

(1 山东大学生命科学院, 济南 250100) (2 胜利石油管理局教育处, 山东东营 257000)

摘要 以水盐为主导生态因子, 分析了黄河下游湿地芦苇 (*Phragmites australis*) 种群形态变异的水平与格局。对基径、株高、叶长、叶宽、节间长、节间数和穗长 7 个形态特征在 15 个种群中的变异分析表明: 种群内个体间形态差异极显著, 7 个形态特征在种群内的变异系数从大到小依次为节间长 (0.284 6)、叶宽 (0.253 6)、穗长 (0.244 9)、叶长 (0.208 5)、基径 (0.187 5)、节间数 (0.176 3)、株高 (0.165 7); 7 个形态特征在种群间的变异度从大到小依次为株高、叶长、节间长、叶宽、基径、节间数、穗长, 但种群间形态的显著差异主要存在于滨州种群 (BZH)、淡水种群 (ZHG、DPH、NYH, 土壤总盐度 < 0.1%)、盐生种群 (HS01、HS02、HS03、HS04、HS05、DWL、KD、GD、LZH、LJ、DLH, 土壤总盐度 > 0.3%) 之间, 在来自相似生境的种群间形态差异普遍不显著; 7 个形态特征均与水盐联合影响因子显著相关; 以形态特征为基础的聚类分析将研究的 15 个种群分为显著不同的 3 类。因此, 根据黄河下游湿地芦苇形态变异规律和分化特点, 建议将该地区芦苇分为盐生芦苇、淡水芦苇、巨型芦苇 3 个形态类型。

关键词 芦苇 形态变异 形态类型 水盐联合影响因子

STUDY ON MORPHOLOGICAL VARIATION OF *PHRAGMITES AUSTRALIS* IN THE YELLOW RIVER DOWNSTREAM WETLAND

ZHANG Shu-Ping¹ WANG Ren-Qing^{1*} ZHANG Zhi-Guo¹ GUO Wei-Hua¹

LIU Jian¹ and SONG Bai-Min²

(1 School of Life Sciences, Shandong University, Ji'nan 250100, China)

(2 Department of Education, Bureau of Shengli Oil Field, Dongying, Shandong 257000, China)

Abstract In this paper, the level and pattern of morphological variation of *Phragmites australis* in the Yellow River downstream wetland has been studied when water and salinity were considered as dominant ecological factors. A total of 14 populations from estuary to inland along the Yellow River and one freshwater population from Nanyang Lake were selected for study. The basal diameter, height, leaf length and width in the middle of stem, internode length in the middle of stem, internode amounts and panicle length of 30 plants from every population were recorded and analyzed. Results showed that the decreasing arrangement of CV (Coefficient of variation) within population of 7 morphological characters was from internode length in the middle of stem (0.284 6), leaf width in the middle of stem (0.253 6), panicle length (0.244 9), leaf length in the middle of stem (0.208 5), basal diameter (0.187 5), internode amounts (0.176 3) to height (0.165 7). The variability of 7 morphological characters among populations was arranged decreasingly from height, leaf length in the middle of stem, internode length in the middle of stem, leaf width in the middle of stem, basal diameter, internode amounts to panicle length. Distinct morphological differentiation was observed mainly among BZH population, freshwater populations and saltwater populations, and all 7 morphological characters were significantly correlated with the combined factors of water and salinity. According to the pattern of morphological differentiation, the *P. australis* populations in investigated area could be divided into three ecotypes, including saltwater reed, freshwater reed and giant reed.

Key words *Phragmites australis*, Morphological variation, Ecotypes, Combined factor of water and salinity

芦苇 (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) 也称普通芦苇, 是世界广布的重要湿地物种, 具有广泛的适应性, 在淡水、碱性、轻盐性的湿地都能生长 (Howard *et al.*, 1978), 甚至在高酸 (pH =

2.9) 的湿地 (Penko, 1985) 和干旱沙丘也能生长。芦苇的形态变异广泛存在, 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, 同一气候区内不同生境中芦苇的形态变异常被认为是生境生态型,

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”(Clevering & Lissner, 1999)。但目前对芦苇形态变异的规律与机制仍然了解不多,在不同地区、不同尺度上的研究结果也存在差异,这给芦苇的生态型划分带来极大的困难。分析不同尺度上形态变异的水平、识别生境差异和遗传变异对芦苇形态变异的贡献是正确划分芦苇生态型的关键(王仁卿等,2000)。形态差异分析是确定生态型分化和研究遗传变异的基本手段之一,合理的取样设计和统计分析可以为研究种群生态遗传分化提供有用的基础数据(葛颂等,1994)。

以黄河三角洲为主的黄河下游湿地,分布着沼泽、湖泊、河流、池塘等多种湿地生境类型,生长着大量的芦苇单优群落(张治国等,1993)。从河口到内陆,盐度梯度明显,而气候、土壤条件差别不大,为在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。本文以盐度梯度为主导因子,在黄河下游湿地从河口向内陆选取了 14 个天然芦苇种群,并从南阳湖选取了一个典型淡水芦苇种群,对芦苇形态变异的格局和形态变异与水、盐梯度的关系进行了分析,以期与种群遗传分化研究相结合,探讨芦苇形态变异的机制、适应意义,为建立该地区芦苇生态型划分的客观体系提供野外形态变异方面的基础数据。

1 材料和方法

1.1 样地选取

样地的选择以体现水、盐梯度和避免人为干扰为原则,基本包含了该地区各种形态类型的芦苇种群。从河口向内陆,共选择了 14 个种群,另外从属于淮河流域的南四湖北端的南阳湖取了 1 个典型淡水湖泊种群,各种群的地理位置与生境概况如表 1。

表 1 各种群的地理位置与生境概况
Table 1 Location and the habitat characters of populations

编号 Code	种群名称 Populations	北纬(度) (N)	东经(度) (E)	芦苇生长情况 Growth situation	备注 Remark
01	HS01(东 1)	37.760	119.156	良好 Good	黄河三角洲 Yellow River Delta
02	HS02(西 1)	37.758	119.161	轻度受抑 Less suppressed	
03	HS03(东 2)	37.754	119.171	严重受抑 Seriously suppressed	
04	HS04(柳林路北)	37.748	119.127	少匍匐 Few crawling plants	
05	HS05(柳林路南)	27.749	119.127	细弱 Slender	
06	DW1(大汶流)	37.761	118.985	轻度受抑 Less suppressed	
07	KD(垦东水库)	37.761	118.851	粗壮、分布零散 Thick and patch	
08	GD(黄河故道)	37.771	118.664	高大密集 High and dense	
09	LZH(罗镇)	37.791	118.544	细弱、密集 Thin and dense	
10	LJ(利津庄科)	37.521	118.269	细弱、密集 Thin and dense	内陆沿黄湿地 Inland wetland along Yellow River
11	BZH(滨洲林家)	37.444	117.943	粗壮、稀疏 Thick and sparse	
12	DLH(大芦湖)	37.230	117.929	良好、密集 Good and dense	
13	ZHQ(齐河赵官)	36.486	116.567	高大、密集 High and dense	
14	DPH(东平湖)	36.035	116.217	高大、粗壮 High and dense	
15	NYH(南阳湖)	35.311	116.627	高大、密集 High and dense	淡水湖泊 Freshwater lake

1.2 形态特征的测量与记录

2000 年 10 月,在芦苇生长停止但尚未枯萎时,从每个种群随机取 30 个成熟植株,野外测量并记录每个植株的基径(mm)、株高(m)、株高一半处一节上的叶长(cm)、叶宽(cm)、节间长(cm)、节间数和穗长(cm)。这些特征对芦苇的形态具有代表性并容易获得,也是研究芦苇形态变异(形态多样性)经常采用的形态性状(Clevering, 1998)。

为了尽量避免所取的植株来自同一克隆,植株间的距离均超过 20 m,根据野外调查和资料记录芦苇的根茎一般最长不超过 15 m(李必华,1994)。

1.3 生境分析

2000 年 5 月和 10 月,对各种群所在样地的水和土壤进行了两次测量和取样。参考样地内或附近 300 m 内的自然积水地水位情况,挖掘测定地下水位或以标杆测定地面水深。在每个样地随机取 3 份土样(15 cm 剖面),对淹水样地取底泥作为土样,带回实验室测定总盐度,测定时取风干的等量 3 份土样均匀混合为 1 份土样。水样和土样的总盐度测定均采用蒸干称重法(中国科学院南京土壤研究所,1978)。

由于各样地水分、盐分的季节和年度变化较大,

而且芦苇的形态受到水盐动态的长期累积影响。为了尽量客观反映水分、盐分对芦苇生长的联合影响,结合 5 月份实测值,参考 10 月实测值和多次定性观察记录,将水分和盐分对芦苇的适宜度分为 5 级,并用水分与盐分适宜度的乘积作为各样地中水分和盐分对芦苇的联合影响因子(Combined factor of water and salinity,WSF)。水分、盐分适宜度的分级标准见表 2,水盐适宜度随适宜度等级数值的增加而降低。

1.4 数据处理

对获得的数据用 STATISTICA 4.5、Excel 2000 和 SPSS 10.0 进行统计分析。以变异系数作为种群内各形态特征变异度的测度,用单样本的 *t*-检验检测种群内形态变异的显著性水平。用 ANOVA/MANOVA 分析种群间形态变异度。用聚类分析测度种群间的形态分化度。用相关分析检测形态变异与水盐

联合影响因子的关系。

2 实验结果

2.1 种群内形态变异

由表 3 可知:1)同一形态特征的变异系数在不同种群内变化较大。如株高变异系数的最大值在 HS03 为 0.361 5,最小值在 BZH 为 0.064 2;2)7 个形态指标在种群内的变异度从大到小依次为节间长(0.284 6)、叶宽(0.253 6)、穗长(0.244 9)、叶长(0.208 5)、基径(0.187 5)、节间数(0.176 3)、株高(0.165 7);3)各种群形态特征的平均变异系数从大到小依次为 KD、HS02、HS03、LZH、HS04、DLH、LJ、HS05、DWL、HS01、DPH、ZHG、NYH、BZH;4)单样本的 *t*-检验分析表明,在所有种群内,个体间形态特征均差异极显著($p < 0.01$),形态特征在种群内的变异度较大。

表 2 水分、盐分适宜度的分级标准
Table 2 Criterion for classifying the fitness to water and salinity

适宜度等级 Grade of fitness	水分 Water level	盐分 Salinity
1	淡水浅水(−0.1*~−0.5 m)非常适宜 Shallow freshwater (−0.1*~−0.5 m), optimal	土壤盐度<0.1%,非常适宜 Salinity of soil <0.1%, optimal
2	浅地下水(<0.5 m)短暂积水 Shallow underground water (<0.5 m) and surface water of short duration	土壤盐度,较适宜(0.1%~0.5%) Salinity of soil (0.1%-0.5%), less suitable
3	地下水(0.5~1.0 m) Underground water (0.5-1.0 m)	土壤盐度 0.5%~1.0% Salinity of soil (0.5%-1.0%)
4	地下水(1.0~1.5 m)或咸水 Underground water (1.0-1.5 m) or saltwater	土壤盐度(1.0%~1.5%) Salinity of soil (1.0%-1.5%)
5	地下水(1.0~1.5 m)和咸水 Underground water (1.0-1.5 m) and saltwater	土壤盐度(>1.5%) Salinity of soil (>1.5%)

* 负值表示地表水深 Negative number shows the depth of surface water

表 3 各种群 7 个形态指标的变异系数
Table 3 The CV (Coefficients of variation) of seven morphological characters within populations

种群 Population	基径 Basal diameter	株高 Height	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	节间长 Internodes length	节间数 Internodes numbers	穗长 Panicle length	种群内平均 Mean CV
HS01	0.184 2	0.100 9	0.227 6	0.307 0	0.285 1	0.176 6	0.146 5	0.204 0
HS02	0.219 5	0.171 2	0.221 7	0.295 8	0.333 9	0.215 6	0.303 8	0.251 6
HS03	0.187 7	0.361 5	0.292 6	0.227 6	0.310 0	0.147 5	0.224 3	0.250 2
HS04	0.149 6	0.184 5	0.245 8	0.253 7	0.322 7	0.209 7	0.327 0	0.241 9
HS05	0.209 5	0.157 5	0.246 4	0.318 9	0.243 7	0.189 5	0.210 5	0.225 1
DWL	0.158 0	0.198 3	0.220 1	0.195 5	0.270 4	0.231 6	0.211 9	0.212 3
KD	0.191 9	0.266 5	0.311 8	0.339 0	0.287 7	0.211 1	0.331 3	0.277 0
GD	0.255 0	0.117 5	0.234 2	0.216 6	0.228 3	0.248 4	0.215 7	0.216 5
LZH	0.206 8	0.123 9	0.213 1	0.253 6	0.377 8	0.266 4	0.291 5	0.247 6
LJ	0.271 7	0.098 8	0.252 4	0.302 8	0.294 0	0.137 9	0.314 5	0.238 9
BZH	0.158 3	0.046 2	0.110 2	0.284 3	0.132 3	0.075 6	0.205 9	0.144 7
DLH	0.224 5	0.185 2	0.182 7	0.320 5	0.315 6	0.168 6	0.295 7	0.241 8
ZHG	0.095 1	0.174 5	0.129 6	0.174 4	0.228 5	0.182 6	0.153 2	0.162 6
DPH	0.171 1	0.122 3	0.124 3	0.123 0	0.423 7	0.094 3	0.243 7	0.186 1
NYH	0.129 3	0.177 2	0.114 9	0.191 6	0.215 7	0.088 4	0.197 6	0.159 2
Mean	0.187 5	0.165 7	0.208 5	0.253 6	0.284 6	0.176 3	0.244 9	0.217 3

对所有变异系数 $p < 0.01$ (来自单样本的 *t*-检验) All CVs required by $p < 0.01$, formed from single samples *t*-test

表 4 单因素方差分析 *F* 检验
Table 4 *F*-test of single factor variance analysis

	基径 Basal diameter	株高 Height	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	节间长 Internodes length	节间数 Internodes number	穗长 Panicle length	总体 As a whole
<i>F</i>	24.529 9	194.495 8	77.305 4	60.058 3	74.498 3	23.362 2	19.906 1	
<i>p</i>	0.000 0**	0.000 0**	0.000 0**	0.000 0**	0.000 0**	0.000 0**	0.000 0**	0.000 0**

** $p < 0.01$, 差异极显著 Very significant differentiation

表 5 种群间叶长的多重比较
Table 5 Multiple comparison of leaf length at middle stem among populations

	HS01	HS02	HS03	HS04	HS05	DWL	KD	GD	LZH	LJ	BZH	DLH	ZHG	DPH	NYH
HS01	27.8	21.1	18.4	25.1	22.3	21.2	25.0	31.9	26.1	24.7	42.7	26.8	43.0	44.1	45.3
HS02	0.78														
HS03	0.06	0.93													
HS04	0.80	1.00	0.92												
HS05	0.63	1.00	0.97	1.00											
DWL	0.31	1.00	1.00	1.00	1.00										
KD	0.99	0.05 *	0.00**	0.06	0.03 *	0.00**									
GD	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.10								
LZH	1.00	0.85	0.08	0.86	0.72	0.38	0.98	0.00 *							
LJ	1.00	1.00	0.46	1.00	1.00	0.95	0.51	0.00 *	1.00						
BZH	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**					
DLH	1.00	1.00	0.31	1.00	0.98	0.86	0.70	0.00**	1.00	1.00	0.00**				
ZHG	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	1.00	0.00**			
DPH	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	1.00	0.00**	1.00		
NYH	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.00**	0.96	0.00**	0.92	0.99	

** $P(30,30) < 0.01$, 差异极显著 Very significant differentiation * $P(30,30) < 0.05$, 差异显著 Significant differentiation

2.2 种群间形态变异

F-检验(表 4)表明,测定的 7 个形态指标在种群间均差异极显著,但通过 *F* 值的比较,可以发现,7 个形态指标在种群间的差异程度依次为:株高 > 叶长 > 节间长 > 叶宽 > 基径 > 节间数 > 穗长;营养器官形态特征的差异程度较大,而生殖器官形态特征的差异较小,在营养器官形态特征中,株高、叶形的差异程度较大,基径和节间数的差异较小。

各形态特征在种群间的多重比较分析表明:基径、叶长、叶宽、穗长、节间数的显著差异主要存在于 1)BZH 与其它所有种群之间;2)ZHG、DPH、NYH 与黄河三角洲内的部分种群之间;3)GD 与黄河三角洲内的部分种群之间。种群间叶长的多重比较如表 5。

株高的显著差异主要存在于 1)HS03 与绝大多数种群之间,这是由于该种群处于高潮线以下,受到持续的高盐度胁迫,生长受到明显抑制,发育受阻所致;2)BZH 与其它所有种群之间;3)ZHG、DPH、NYH 与其它种群之间;4)DLH 与多数其它种群之间。节间长的显著差异主要存在于 BZH 和其它种群之间。

综上所述,BZH 的所有形态特征均与其它所有种群差异显著,表现出形态的综合独特性;ZHG、

DPH、NYH 的多数形态特征与其它种群差异显著,但这 3 个种群之间没有显著差异,在形态上表现出高度相似性;GD、HS03 的部分形态特征与黄河三角洲境内的其它种群有显著差异。

2.3 聚类分析

为了研究种群间的形态相似性,根据形态特征用 UPGMA 法对 15 个种群进行了聚类分析,结果如图 1。

黄河三角洲内的种群和从 LJ 至 DLH 的沿黄湿地种群(BZH 除外)聚为一大支。在这一支内部,HS03 形态最为独特,但由于这是高盐胁迫导致的发育不良,所以不能作为正常种群看待,这一支内正常发育的种群中,GD 与其它种群在形态上显著分开,这可能与生境水土条件相对优越有关,这一分支包含种群最多,种群之间的相互关系显得凌乱,形态差异并不与地理空间距离有明显关系,这些种群均或多或少受到盐胁迫和人为活动的影响,多为正在建立的年轻种群或经常有重建事件发生,稳定性较差,扩张性较强的种群。

ZHG、DPH、NYH 种群在形态上非常相似,且距离很近,聚为一支,在生境上均为典型的淡水湿地(土壤总盐度 < 0.1%)种群也较为稳定。

BZH 种群在形态上非常独特 ,主要表现为植株高大、粗壮 ,而穗较小 ,种群非常稳定。BZH 在较远的距离上与淡水型的一群会集 ,说明其在形态上更接近于淡水种群。

2.4 形态变异与水盐联合影响

为了探讨种群形态变异与水盐联合影响因子的关系 ,对各形态特征在种群内的平均值与水盐联合影响因子进行了相关分析。鉴于 NYH 不属于黄河水系 ,BZH 在形态上的特殊性超越了以水盐为主导因子的影响范围 ,相关分析在以水盐为主导因子的沿黄的 13 个种群进行。经检测 ,各取样地的水、盐

适宜度与水盐联合影响因子见表 6 ,各形态特征与水盐联合影响因子的相关性检验结果见表 7。

由表 7 可知 :7 个形态特征均与水盐联合影响因子负相关 ,其中 ,基径、株高、叶长、叶宽、节间长、穗长的平均值与水盐联合影响因子极显著负相关 ,节间数与水盐联合影响因子显著负相关 ;7 个形态特征平均值与水盐联合影响因子相关系数的绝对值从大到小依次为叶长 (0.902)、株高 (0.894)、基径 (0.759)、穗长 (0.756)、叶宽 (0.734)、节间长 (0.685)、节间数 (0.539) ,说明叶长、株高受水盐影响较大 ,节间长和节间数受水盐影响较小。

图 1 以形态特征为基础的 15 个种群的聚类分析
Fig.1 The cluster analysis of 15 populations based on morphological characters

表 6 各样地的水、盐适宜度和水盐联合影响因子
Table 1 The fitness to water , salinity and combined factor of them within sites

样地 Site	地下水位 Depth in underground water (m)	水分适宜度 Fitness of water	土壤盐度 (%) Salinity in soil	盐度适宜度 Fitness of salinity	水盐联合影响因子 (WSF) Combined factor of water and salinity
HS01	0.3 ~ 0.4	2	1.22	4	8
HS02	1.0 ~ 1.2	4	1.06	4	16
HS03	0 ~ - 0.4 * 咸水 (Saltwater)	4	2.05	5	20
HS04	0.6 ~ 0.8	3	1.31	4	12
HS05	1.0 ~ 1.3	5	0.82	3	15
DWL	1.2 ~ 1.5	4	1.04	4	16
KD	0 ~ 0.2	2	1.86	5	10
GD	0.2 ~ 0.5	2	0.68	3	6
LZH	0.7 ~ 0.9	3	0.83	3	9
LJ	0.2 ~ 0.4	2	1.14	4	8
DLH	0.5 ~ 0.7	3	0.34	2	6
ZHG	- 0.3 ~ - 0.1	1	0.09	1	1
DPH	- 0.6 ~ - 0.2	1	0.08	1	1

* 负值表示地表水深度 Negative number shows the depth of surface water

表 7 各形态特征与水盐联合影响因子的相关性检验

Table 7 The correlation test between average of morphological character and combined factor of water and solinit (WSF) among populations

	基径 Basal diameter	株高 Height	叶长 Leaf length	叶宽 Leaf width	节间长 Internodes length	节间数 Internodes numbers	穗长 Panicle length
Correlations	- 0. 759	- 0. 894	- 0. 902	- 0. 734	- 0. 685	- 0. 539	- 0. 756
<i>p</i>	0. 001 **	0. 000 **	0. 000 **	0. 002 **	0. 005 **	0. 029 *	0. 001 **
<i>N</i>	13	13	13	13	13	13	13

** *p* < 0. 01 , 差异极显著 Very significant differentiation

3 讨 论

3.1 形态变异的水平与格局

从本文的研究结果看 ,黄河下游湿地芦苇的形态变异水平较高 ,无论是种群内还是种群间形态差异均显著或极显著 ,但多重比较分析说明显著的形态差异主要存在于 BZH、淡水种群、盐生种群 3 组之间 ,在组内各种群间的差别一般不显著。

各种群相比 ,盐生种群(HS01 ~ DLH)的种群内形态变异度普遍高于淡水种群(ZHG、DPH、NYH) ,BZH 种群的形态变异度最低 ,这可能主要与生境的稳定度、均匀度有关。盐生种群生境的水盐因子经常处于激烈的变动之中 ,淡水种群生境的盐分变化很小而水位有时间动态 ,BZH 种群来自一个淡水池塘 ,生境的水盐因子都比较稳定。

3.2 形态变异的机制

关于芦苇形态高度变异的机制有不少文献报道 ,大量文献报道过水文、盐度、营养等生态条件对芦苇形态的影响 ,近几年的文献出现关于染色体倍性水平、克隆特异性等遗传因素对芦苇形态特征影响的研究(王仁卿等 2000)。

在稳定而均匀的生境中 ,同一群丛内部的植株间的形态变异的机制是什么呢? 可能有两个方面 :一是形态的随机变化 ,即统计随机性 ;二是克隆特异性对形态的影响。Koppitz(1999)曾设想存在与微生物相联系的适应性狭窄的克隆 ;Kühl 等(1999)对柏林附近一芦苇群丛的研究则表明在群丛内形态特征的表达具有克隆特异性 ,与基因型有关。澄清统计随机性、克隆特异性和可塑性在形态变异中的贡献是揭示种群内形态变异机制的关键 ,目前这方面的研究还很少 ,细致、长期的定位控制实验可望提供有用的数据。

对种群内形态变异度而言 ,各种群差别较大 ,生境稳定性和均匀性高的种群形态变异度低 ,如 BZH 种群 ,反之则形态变异度高 ,如频繁受到海潮侵袭的 HS03 种群 ,但即使是形态变异度最低的种群内的个体之间的形态差异仍然极显著 ,说明可能存在克隆

特异性的影响及形态变化的随机性 ,同时做的 RAPD 标记也检测到种群内高水平的克隆多样性。

对种群间形态差异而言 ,形态的显著差异主要存在于显著不同的 3 组种群之间 ,在 3 个淡水种群之间和多数盐生种群之间的形态差异普遍不显著 ,说明微小幅度和尺度的生境差异对种群间形态分化的影响力是有限的 ,但大幅度的生境差异则可能导致种群间显著的形态差异。

形态变异与水盐因子的相关分析结果说明 ,形态特征与水盐联合影响因子显著相关。例如 KD 种群与 GD 种群 ,二者均来自盐生生境 ,空间距离较近 ,但水、盐与土壤条件差别较大 ,两种群的基径、节间长、节间数 3 个特征差异极显著 ,说明水盐及土壤条件对这 3 个表型特征有较强的塑造作用 ,而 RAPD 分析结果表明这两个种群间的遗传差异很小 ,说明生境塑造对这两个种群的形态分化贡献较大。

3.3 形态类型

正确划分芦苇生态型对芦苇研究和管理都很重要 ,但划分的主要困难也在于不能确知形态分化的原因 ,经常将表型不同而遗传相似的种群划分为不同的生态型(Clevering & Lissner , 1999)。同地栽培和相互移植实验是最直接的方法 ,但由于野外生境控制的困难和芦苇形态的高度可塑性经常不能获得理想的结果。20 世纪 90 年代以来 ,表型分化与遗传分化研究相结合的方法开始用于芦苇生态型的研究。在荷兰 ,巨型芦苇与纤细芦苇表现出明显的生境特异性(van der Toorn , 1971 ; van der Toorn & Mook , 1982) ,Pauca-Comanescu 等(1999)发现罗马尼亚的巨型芦苇(Giant reed)的细胞型为八倍体 ,纤细芦苇(Fine reed)的细胞型为四倍体 ,而 Hanganu 等(1999)的研究表明这两个生态型对海水入侵的反应存在差异 ,为罗马尼亚芦苇生态型的划分提供了遗传学和生态学证据。任东涛等(1992)、郑文菊等(1999)对我国河西走廊芦苇的研究表明 ,不同生境中芦苇的形态、生理、解剖构造都表现出显著差异 ,但没有进行遗传差异的分析。赵可夫等(1998)根据生境差异将黄河三角洲芦苇划分为淡水沼泽芦苇、

咸水沼泽芦苇、低盐草甸芦苇和高盐草甸芦苇 4 种生态型,研究表明不同生态型间盐度适应生理存在差异,但黄河三角洲芦苇生境变动非常频繁,而且种群之间的形态差异普遍不显著,遗传差异也较小,因此,盐度适应生理的差异是否有稳定的遗传基础还

需要进一步的研究。

根据对芦苇形态分化格局和聚类分析的研究结果,建议将黄河下游湿地的芦苇分为两类 3 个形态类型。各形态类型的主要特征、包含的种群及划分依据见表 8。

表 8 研究区域芦苇的形态类型
Table 8 Morphological types of *Phragmites australis* in investigated area

形态类型组 Type group	形态类型 Morphological type	包含的种群 Populations	生境特征 Habitat characters	形态特征 Morphological characters	划分的理由 Reasons
普通芦苇 Common reed	盐生芦苇 Saltwater reed	HS01 ~ LJ, DLH	土壤盐渍化 Salinized soil	植株矮而细弱,叶短而窄,穗大 Short and thin plant with short and narrow leaves, large panicle	形态类型内种群间形态差异不显著,形态特征与水盐联合影响因子显著相关,可以认为是以水盐尤其是盐度为主导因子形成的两个形态类型。The morphological differentiation among populations belonging to one type was not significant and the morphological characters were significantly correlated with WSF. Therefore, the two morphological types were formed by different water and salinity condition, especially the salinity
	淡水芦苇 Freshwater reed	ZHG, DPH, NYH	浅淡水湿地 Shallow and freshwater wetland	植株高而粗,叶长而宽 High and thick plant, long and broad leaves	
巨型芦苇 Giant reed	巨型芦苇 Giant reed	BZH	土壤轻度盐渍化 Little salinized soil	植株高大、粗壮,节间长而多,叶长而宽,穗短小 High and thick plant with more internodes, long and broad leaves and small panicle	因其生境条件与 DLH 相似,为轻盐渍化土壤,但其形态特征与盐生型和淡水型的种群都相差很大,因此不能作为水盐形态类型。该类型仅有一个种群被发现,可能是一个外来的地理生态型或栽培变型。Only one such population was found. Its habitat was similar to DLH population, but its morphological characters were much distinct with those of saltwater and freshwater populations. Therefore, this ecotype should not be formed mainly by water and salinity in investigated area, maybe it was a foreign geological ecotype or cultivated variation

我们在研究形态变异的同时,对各种群间的遗传分化度进行了 RAPD 分析,以期正确认识黄河下游湿地芦苇生态遗传分化的格局,以 RAPD 分化为依据的聚类分析结果与以形态分化为依据的聚类分析结果基本吻合,即支持将研究的 15 个芦苇种群分为两类 3 个类型,但这 3 个形态类型的形态和遗传分化是否属于生态型分化的范畴,还需要经过同地栽培和相互移植试验才可以确定。

参 考 文 献

Clevering, O. A. 1998. An investigation into the effects of nitrogen on growth and morphology of stable and die-back populations of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, **60**: 11 ~ 25.
Clevering, O. A. & J. Lissner. 1999. Taxonomy, chromosome numbers, clonal diversity and population dynamics of *Phragmites australis*. *Aquatic Botany*, **64**: 185 ~ 208.
Ge, S. (葛颂) & D. Y. Hong (洪德元). 1994. Genetic diversity and its detection. In: Biodiversity Committee of Chinese Academy of Sciences (中国科学院生物多样性委员会) ed. Principles and methods of biodiversity studies. Beijing: Chinese

Science and Technology Press. 123 ~ 140. (in Chinese)
Hanganu, J., M. Gridin & H. Coops. 1999. Responses of ecotypes of *Phragmites australis* to increased seawater influence: a field study in the Danube Delta, Romania. *Aquatic Botany*, **64**: 351 ~ 358.
Howard, R., D. G. Rhodes & J. W. Simmers. 1978. A review of the biology and potential control techniques for *Phragmites australis*. M.S. Thesis, U. S. Army Engineer Waterway Experiment Station, Vicksburg. 80.
Institute of Soil Science, the Chinese Academy of Sciences (中国科学院南京土壤研究所). 1978. Soil analysis for physical and chemical characters. Shanghai: Shanghai Science and Technology Press. (in Chinese)
Koppitz, H. 1999. Analysis of genetic diversity among selected populations of *Phragmites australis* world-wide. *Aquatic Botany*, **64**: 209 ~ 221.
Kühl, H., H. Koppitz, H. Rolletschek & J. G. Kohl. 1999. Clone specific differences in a *Phragmites australis* stand. I. Morphology, genetics and site description. *Aquatic Botany*, **64**: 235 ~ 246.
Li, B. H. (李必华). 1994. The pioneer plants at beach. Jinan: Shandong Science and Technology Press. (in Chinese)
Pauca-Comanescu, M., O. A. Clevering, J. Hanganu & M. Gridin. 1999. Phenotypic differences among ploidy levels of

Phragmites australis growing in Romania. Aquatic Botany, **64**: 223 ~ 234.

Penko, J. M. 1985. Ecological studies of typha in Minnesota: typha-insect interactions, and the productivity of floating stands. M.S. Thesis, University of Minnesota.

Ren, D. T. (任东涛) & C. L. Zhang (张承烈). 1992. Analyses of soluble protein, total and free amino acids in leaves of different ecotypes of *Phragmites communis* growing in the Hexi Corridor. Acta Botanica Sinica (植物学报), **34**: 698 ~ 704. (in Chinese with English abstract)

van der Toorn, J., 1971. Investigation on the ecological differentiation of *Phragmites communis* Trin. in the Netherlands. Hydrobiology, **12**: 97 ~ 106.

van der Toorn, J. & J. H. Mook. 1982. The influence of environmental factors and management on stands of *Phragmites australis*. I. Effects of burning, frost and insect damage on shoot density and shoot size. Journal of Applied Ecology, **19**: 477 ~ 499.

Wang, R. Q. (王仁卿), W. H. Guo (郭卫华) & S. P. Zhang (张淑萍). 2000. Advances in *Phragmites australis*. In: Li, C. S. (李承森) ed. Advances in Plant Sciences Vol. (3). Beijing: China Higher Education Press. 217 ~ 225. (in Chinese)

Zhang, Z. G. (张治国), R. Q. Wang (王仁卿) & Q. Wang (王清). 1993. Types and characteristics of the vegetation in Yellow River delta. Journal of Shandong University (山东大学学报), **28** (Supp.): 29 ~ 42. (in Chinese with English abstract)

Zhao, K. F. (赵可夫), L. T. Feng (冯立田) & S. Q. Zhang (张圣强). 1998. Adaptive physiology of different ecotypes of *Phragmites communis* to salinity in the Yellow River delta. Acta Ecologica Sinica (生态学报), **18**: 465 ~ 469. (in Chinese with English abstract)

Zheng, W. J. (郑文菊), S. Wang (王双) & C. L. Zhang (张承烈). 1999. A study on the leaf structure of four reed ecotypes. Acta Botanica Sinica (植物学报), **41**: 580 ~ 584. (in Chinese with English abstract)

责任编委：董 鸣 责任编辑：姜联合