

水深梯度对苦草 (*Vallisneria natans*) 克隆生长与觅食行为的影响*

符 辉, 袁桂香, 曹 特, 倪乐意**, 张霄林

(中国科学院水生生物研究所, 东湖湖泊生态系统实验站, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

摘 要: 为了解水深梯度对苦草克隆生长与觅食行为的影响, 通过大型原位浮台实验, 将苦草幼苗盆栽后悬挂在不同水深(1.0、2.5、4.0、5.5、7.0 m)下培养, 比较其生物量、无性系分株数、出芽数、株高、最大根长和匍匐茎总长的变化, 并且评估了植株生物量对这些性状的影响. 研究结果表明, 随水深的增加苦草的生物量、无性系分株数、出芽数、最大根长、匍匐茎总长均显著降低, 而株高随水深梯度呈先增加后降低的趋势. 植株生物量仅对出芽数没有显著影响. 水深梯度与植株生物量的交互作用仅对无性系分株数和匍匐茎总长有显著影响, 而对其他性状没有显著影响, 说明这两个性状对水深的响应受到个体发育的影响.

关键词: 水深; 沉水植物; 苦草; 克隆繁殖; 觅食行为

Clonal growth and foraging behavior of a submerged macrophyte *Vallisneria natans* in response to water depth gradient

FU Hui, YUAN Guixiang, CAO Te, NI Leyi & ZHANG Xiaolin

(Donghu Experimental Station of Lake Ecosystems, State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P. R. China)

Abstract: To investigate clonal growth and foraging behavior of a submerged macrophyte *Vallisneria natans*, biomass, ramet number, bud number, total stolon length, shoot height and maximum root length responses of *V. natans* ramets were investigated experimentally at five water depths (1.0, 2.5, 4.0, 5.5 and 7.0 m). The study showed biomass, ramet number, bud number, total stolon length and maximum root length all decreased significantly with increasing water depths. The shoot height exhibited a unimodal pattern along with increasing water depths, with the maximum value at the water depth of 2.5 m. The plant biomass significantly affected all the growth traits except for the bud number. Furthermore, ramet number and total stolon length were significantly affected by the interactive effect between water depth and plant biomass, suggesting that the effects of water depth on ramet number and total stolon length were depended on plant development.

Keywords: Water depth; submerged macrophyte; *Vallisneria natans*; clonal growth; foraging behavior

水深是影响沉水植物生长、繁殖与分布的重要环境因子^[1-3], 水深增加可导致光照、风浪和底泥等发生相应变化^[4]. 沉水植物对水深变化的适应性响应主要有几个方面: 第一, 形态可塑性, 例如株高、分枝长、叶长、叶面积、根长及生物量分配等形态特征的变化^[5-8]; 第二, 生理适应, 例如光合作用的饱和速率及半饱和常数、光合色素的组成与分布、光合作用过程的酶含量及酶活性(如 Rubisco)等生理特征的变化^[9-11]. 一般来说, 沉水植物适应水深变化的方式与其生长型密切相关. 在深水区, 冠层型植物(canopy producer)倾向于形态上的改变, 如钝叶眼子菜(*Potamogeton obtusifolius* Mert. et Koch)增加株高及比叶面积(specific leaf area, 是指单位叶重量的叶面积)^[11]; 而莲座型植物(rossette producer)倾向于生理上的改变, 如美洲苦草(*Vallisneria spiralis* Michx.)显著降低光合作用半饱和和常数^[10]. 另外, 水深对沉水植物的繁殖方式有重要影响, 如微齿眼子菜的有性繁殖分配在深水区显著下降, 并且在稳定的生境中以克隆生长为主^[12]. 克隆繁殖是沉水

* 国家水体污染控制与治理科技重大专项项目(2012ZX07105004, 2008ZX07106-2)资助. 2011-12-30 收稿; 2012-02-21 收修改稿. 符辉, 男, 1985年生, 博士研究生; E-mail: huihu367@163.com.

** 通信作者; E-mail: Nily@ihb.ac.cn.

植物最主要的生长方式,许多匍匐茎型和根状茎型水生克隆植物能够占据扰动和人造的生境,成为生态系统的重要组成部分^[13]. 由于植物生长所必须的资源在时间和空间上的分布是斑块状的,大多数沉水植物能通过改变克隆分株的形态与数量及其在空间的位置,提高植物对异质性资源的获取效率^[13-14]. 这种通过克隆的可塑性来适应异质性环境的行为被称为觅食行为(foraging behavior)^[14-15]. 然而沉水植物克隆生长及觅食行为对水深的响应机制仍鲜有报道. 此外,植物性状对环境因子的响应一般受到植株生物量或发育阶段的影响,这种现象被称为个体发育漂变(ontogenetic drift)^[16-17]. McConnaughay 等^[18]通过几种陆生植物对水分、光照、温度梯度的响应研究指出,光照和温度显著影响这几种植物的生物量及个体发育,从而影响它们的生物量分配.

苦草是一种多年生、莲座型的大型沉水植物,广泛分布于淡水生态系统中,其分布可从沿岸带至水深 11 m 处^[19]. 苦草营有性生殖,具备克隆繁殖能力,其种群扩张很大程度上依赖于克隆繁殖,因为克隆繁殖受季节影响相对较小且能迅速占据更多定居空间,从而提高其种群竞争力^[20-22]. 目前关于苦草生长、克隆繁殖及觅食行为对水深的响应机制还缺乏相关研究. 因此,作者于 2010 年 7—9 月在洱海大型实验浮台上进行原位吊盆悬挂实验,研究水深梯度对苦草生长、克隆繁殖及觅食行为的影响,分析植株生物量对植物性状的影响,探讨苦草种群对水深梯度的响应机制.

1 材料与方法

1.1 实验系统

该实验系统主要有实验浮台、渔网、悬挂装置、锚定装置四部分组成(图 1). 实验浮台(长×宽=25 m×20 m)主体由钢筋和油桶组成,油桶内填满泡沫. 通过锚定装置将该实验浮台固定在洱海喜洲湾(25°52'N, 100°06'E)水深约 8 m 的水域,并在其四周(从水面至水底)悬挂孔径为 2.5 cm 的渔网以排除大型草食性鱼类的干扰. 为方便植物栽培盆的悬挂,在实验浮台上焊接数根直径 1 cm 的钢筋,这些钢筋呈交叉排列.

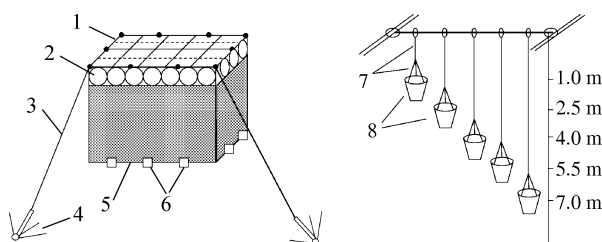


图 1 实验系统草图(左)和实验设计(右)(1:钢筋;2:油桶;3:钢丝绳;4:锚;
5:渔网;6:石龙;7:聚乙烯绳;8:塑料栽培盆)

Fig. 1 A sketchy drawing of the experimental floating platform (left) and the experiment design (right)

(1: steel structure; 2: floating tanker; 3: steel cable; 4: anchor; 5: fishing-net;
6: stabilizing rock; 7: hanging rope; 8: planting pot)

1.2 实验材料

实验用苦草幼苗于 2010 年 7 月底采自洱海,选取长势良好、带根且无损伤的苦草幼苗(株高 25 ± 5 cm, 叶子 6~8 片),种植前用自来水洗净待用. 将苦草幼苗种植于塑料盆(直径 43 cm×高 36 cm)中,每盆 5 株. 盆底盛有 25 cm 采自洱海的底泥. 将栽培苦草幼苗的栽培盆悬挂于实验浮台上进行预培养,通过挂绳控制预培养水深为 80 cm,预培养时间为一周.

1.3 实验设计

实验设置 1.0、2.5、4.0、5.5 和 7.0 m 共 5 个水深,将预培养后的栽培盆以随机方式分别悬挂在设定水深处,每个水深悬挂 12 盆. 实验开始后,在第 15、30 和 45 d 分 3 次取样,以获取同一水深不同生物量的植株,每次于每个水深取 4 盆. 该实验从 2010 年 7 月 27 日开始持续 52 d,期间每隔 5 d 于正午测定实验区域的

透明度、水温以及各水深处的光照和水化学指标,每个指标每次测定 8 个平行值.实验期间水体透明度为 1.3 ~ 1.5 m、水温为 15 ~ 18℃,而以上 5 个水深处的平均光照强度分别为水表面光照强度 (Surface Irradiance, SI) 的 27.30%、3.76%、0.78%、0.20% 和 0.07%. 水体 NO_3^- -N、 NH_4^+ -N 和 PO_4^{3-} -P 分别为 0.42 ± 0.05 、 0.02 ± 0.006 、 0.008 ± 0.002 mg/L. 为避免附着生物影响植物生长,每周用软毛刷轻轻擦拭植物叶片表面.

1.4 参数测定

每次取样时将所有完整植株 (包含所有由匍匐茎连接的无性系分株) 分离、洗净,再用蒸馏水清洗 3 次.然后测定每个母株的无性系分株数、出芽数、匍匐茎总长、株高、最大根长,将这些样品在 80℃ 烘至恒重并称量干重.在本研究中,无性系分株是指由母株克隆生长产生的、有明显绿色组织的子株,子株之间或子株与母株之间通过匍匐茎保持一定的身体连接与生理整合^[22];芽是指由母株或子株产生且没有明显叶子的组织;匍匐茎总长是指连接母株与子株的所有匍匐茎的总长度;株高是指由植株基部到叶片顶端的最大高度;最大根长指植株基部到根系顶端的最大长度;植株生物量是指完整植株的干重.

1.5 数据分析

方差分析和相关分析采用 SPSS 13.0 软件进行统计分析.在进行方差分析之前所有数据都进行了正态性和齐性检验,显著水平设置为 0.05,对于非齐性的数据通过 $\lg(1+x)$ 转换后统计分析,处理间的多重比较采用显著性为 0.05 的 Tukey 检验.相关分析采用 Spearman 方法分析.一般线性模型 (General Linear Model, GLM) 用于分析水深、植株生物量以及它们之间的相互作用对植物性状的影响,其中水深为固定变量,植株生物量为协变量.当水深与植株生物量的交互作用对植物性状有显著影响时,说明水深改变了该性状的异速生长模式 (allometry, 是指植株生物量与性状之间的对数回归关系),亦即发生了个体发育漂变^[16].

2 结果

2.1 水深梯度对苦草生物量的影响

苦草生物量随水深梯度的增加显著降低 (图 2),在 1.0 m 水深处生长速度最快,到第 45 d 时生物量增长了约 8.3 倍;在 2.5 m 水深处次之,到第 45 d 时增长了约 4.8 倍;在 4.0 m 水深以下,苦草的生长受到严重限制甚至呈现负增长.

2.2 水深梯度对苦草克隆生长的影响

无性系分株数随水深增加显著降低 (图 3A). 苦草在 1.0 m 水深处无性系分株数最多,到第 45 d 时其无性系分株数约 20 株;而在 2.5 m 水深处,到第 45 d 时无性系分株数约为 12 株;在 4.0 m 水深时无性系分株数增长缓慢;在 5.5 m 水深时几乎不增长;而在 7.0 m 水深处没有无性系分株产生.

苦草出芽数随水深增加显著降低 (图 3B),在 1.0 m 水深处出芽数最多,到第 30 d 时其出芽数约为 17 个;而在 2.5 m 水深处次之,到第 30 d 时出芽数约为 11 个;在 4.0 m 水深时出芽数增长缓慢;在 5.5 m 水深时几乎不增长;而在 7.0 m 水深处没有芽体发育.出芽数在所有水深到 30 d 时达到最大值,随后急剧下降.

2.3 水深梯度对觅食行为的影响

苦草匍匐茎总长随水深增加呈显著降低 (图 4A),在 1.0 m 水深处匍匐茎总长最长,到第 45 d 时其匍匐茎总长约 188 cm;而在 2.5 m 水深处次之,到第 45 d 时匍匐茎总长约为 123 cm;在 4.0 m 水深处匍匐茎总长增长缓慢;在 5.5 m 水深时几乎不增长;而在 7.0 m 水深处几乎没有横向生长.

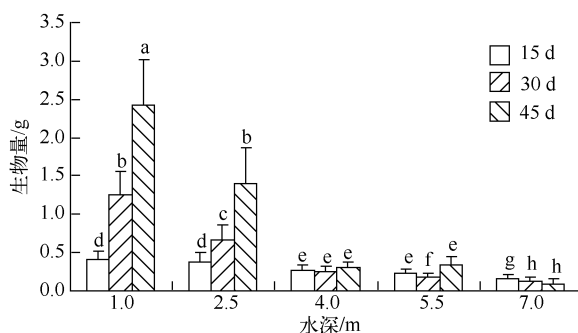


图 2 水深梯度对苦草生物量的影响 ($n=4$, 图中字母不同表示差异显著 ($P<0.05$),下同)
Fig. 2 Biomass ($n=4$) of *V. natans* measured on the 15th, 30th and 45th day along the water depth gradient (different letters indicate significant differences among treatments ($P<0.05$))

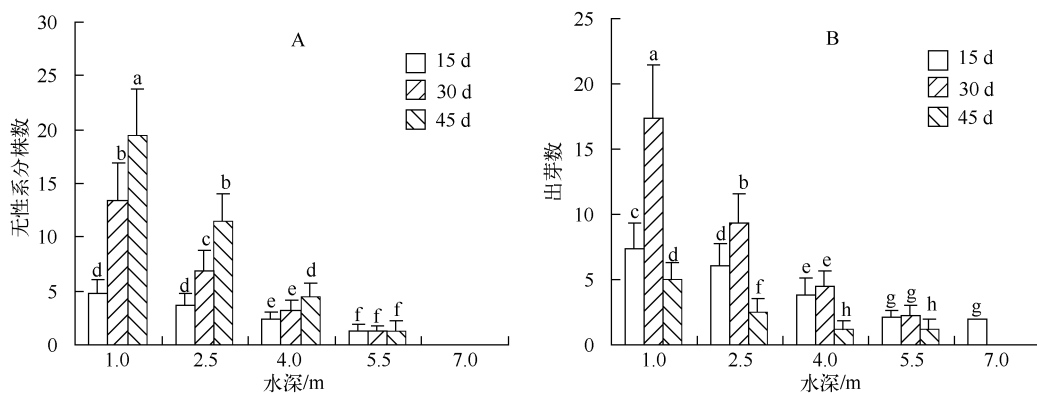


图3 水深梯度对苦草无性系分株数(A)和出芽数(B)的影响

Fig. 3 Ramet number (A) and bud number (B) ($n=4$) of *V. natans* measured on the 15th, 30th and 45th day along the water depth gradient

苦草株高随水深增加呈先升后降的趋势(图4B),在2.5 m水深处最大,到第45 d时平均值为69.2 cm. 第30 d和45 d,苦草株高在1 m水深处与4 m水深处没有显著差异. 苦草最大根长随水深增加呈显著降低趋势(图4C).

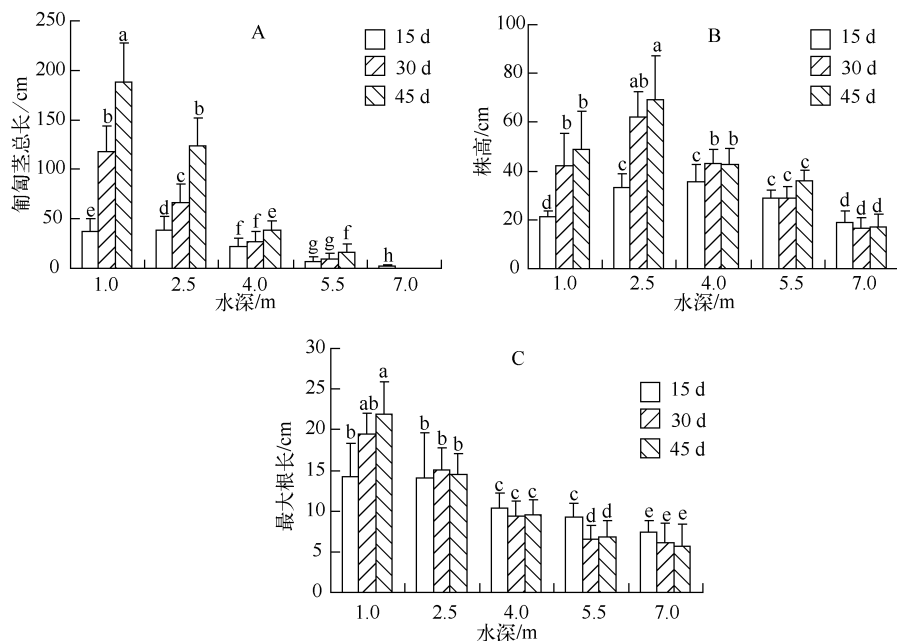


图4 水深梯度对苦草匍匐茎总长(A)、株高(B)和最大根长(C)的影响

Fig. 4 Total stolon length (A), shoot height (B) and maximum root length (C) of *V. natans* measured on the 15th, 30th and 45th day along the water depth gradient

2.4 植株生物量对植物性状的影响

GLM 分析表明,水深对所测定的植株所有性状均有显著影响,而植株生物量仅对出芽数无显著作用. 水深梯度与植株生物量的交互作用仅对无性系分株数和匍匐茎总长有显著影响,而对其他性状无显著影响(表1).

表 1 水深与植株生物量对苦草生长性状的一般线性模型分析¹⁾

Tab. 1 General linear analysis of effects of water depth and plant biomass on the growth traits of *V. natans*

生长性状	水深	生物量	水深 × 生物量
无性系分株数	10.46 ***	29.40 ***	2.74 *
出芽数	13.24 ***	0.27	1.61
株高	7.29 ***	21.67 ***	1.87
最大根长	10.44 ***	2.40 ***	1.34
匍匐茎总长	32.43 ***	23.63 ***	4.45 **
自由度	4	1	4

1) 表中数字表示 *F* 值; * 代表 $P < 0.05$; ** 代表 $P < 0.01$; *** 代表 $P < 0.001$.

2.5 苦草生物量、克隆生长与觅食行为的相互关系

秩相关分析表明苦草的生物量、克隆生长及觅食行为间呈显著正相关 ($P < 0.01$, 表 2). 植株生物量与所有其它植物性状均呈显著正相关 ($P < 0.01$); 匍匐茎总长与无性系分株数及最大根长呈极显著正相关 ($P < 0.001$).

表 2 苦草生物量与主要生长性状的秩相关分析¹⁾

Tab. 2 Spearman correlation analysis among growth traits of *V. natans*

相关因子	生物量	无性系分株数	出芽数	株高	最大根长	匍匐茎总长
生物量	1.00					
无性系分株数	0.94 **	1.00				
出芽数	0.71 **	0.73 **	1.00			
株高	0.74 **	0.77 **	0.46 **	1.00		
最大根长	0.87 **	0.89 **	0.83 **	0.59 **	1.00	
匍匐茎总长	0.95 ***	0.99 ***	0.74 **	0.78 **	0.90 ***	1.00

1) 表中数字表示相关系数; ** 代表 $P < 0.01$; *** 代表 $P < 0.001$.

3 讨论

苦草的生长、克隆繁殖与觅食行为均受到水深梯度的影响,很大程度上与水体中急剧削减的光照强度有关^[1,23]. 随水深增加,可利用的光资源减少以及各组织间气体传输的阻力增加,沉水植物往往消耗地下部分的营养、减少水平方向的生长(如降低分枝数量与密度),从而使得深水区的植株增加地上部分的比率以及垂直方向的生长^[24-25]. Xiao 等^[26]对苦草的觅食行为研究中指出,苦草在资源斑块性环境中具有生境选择能力,通过克隆生长将更多分株集中到有利生境. 在浅水区(1 m)光资源充足(27.3% SI),苦草生长不受光限制,因此苦草可以通过横向生长(增加匍匐茎长度)、快速的克隆生长(无性系分株数)及提高其繁殖潜力(出芽数)以占据更多的空间;而在中等水深处(2.5 m)光资源不足(3.76% SI),苦草生长受到光的限制,此时植株可以通过向垂直方向扩张即增加株高以获取足够的光资源,但这会导致植物投入横向扩张的资源减少. 在深水区(4~7 m)光资源极度匮乏($< 1\%$ SI),植物纵向生长受到严重限制,不利于光获取能力的提高,其反馈作用进一步限制苦草横向生长与克隆繁殖. 这一结果与其他关于水深、基质类型、光照等环境因子影响苦草的克隆分株形态(如株高、分株重、根叶比、分株高等)的研究结果一致^[27],说明苦草在垂直方向生长、横向生长与克隆繁殖之间可能存在资源分配的权衡. 最适分配理论(optimal partitioning theory)指出,植物应对环境变化会调整资源在根、茎、叶及繁殖间的分配,使更多的资源分配到与生产力有关的组织器官^[28]. 在本研究中,苦草在浅水区光资源充足时增加克隆繁殖及横向生长,而在深水区减少克隆繁殖及垂直方向生长,从而尽可能增加垂直方向生长以提高光资源获取能力,该研究结果支持上述理论.

植株生物量对植物的上述性状(出芽数除外)有显著影响,表明植物性状会随个体发育的不同而呈现差异. 植物性状与植株生物量以及性状之间均呈显著正相关,表明植物性状对环境的响应并不是相互独立而

是彼此紧密联系的. 通过 GLM 分析指出, 水深与植株生物量的交互作用对无性系分株数和匍匐茎总长有显著影响, 说明水深导致这两个性状个体发育的不同. 植物的无性系分株、幼芽、株高(节间生长)及匍匐茎等均来源于分裂组织, 不同环境下这些特征的差异往往是因为它们在分裂组织中分配比例的差异, 而环境因子通过影响植株生物量与个体发育的方式改变这一分配比例^[29]. 例如高营养增加了与生长有关的结构在拟南芥分裂组织中的分配比例, 降低了与有性繁殖有关的结构在分裂组织中的分配比例, 这种方式使得拟南芥在发育早期生物量快速增加, 同时也增加了分裂组织的总数量, 从而间接提高了在发育后期有性繁殖的概率^[29-30]. 有研究指出穗花狐尾藻在深水或遮阴处理后, 其株高和分枝长显著增加、分枝数量显著降低以及生物量分配也显著改变, 但这些特征的变化均受到植株生物量的影响^[31]. 本研究结果也可从前人关于苦草对不同营养水平、基质类型的响应的研究结论得到印证, 如 Xie 等^[32-33]研究指出基质异质性能显著影响苦草根的数量、长度、面积及分布, 而这些影响是通过改变植物异速生长模式来作用于植物性状的. 因此, 苦草的生长、克隆繁殖及觅食行为等性状对水深梯度的适应性响应只是其外在表现形式, 而其根本原因可能是支配这些性状的个体发育和异速生长过程与环境因子(如水深)之间的相互作用.

4 参考文献

- [1] Spence DHN. The zonation of plants in freshwater lakes. *Advance in Ecological Research*, 1982, **12**:37-125.
- [2] Chambers PA, Kalff J. Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to secchi depth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1985, **42**:701-709.
- [3] Xiao C, Wang X, Xia J *et al.* The effect of temperature, water level and burial depth on seed germination of *Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton malaianus*. *Aquatic Botany*, 2010, **92**:28-32.
- [4] Duarte CM, Kalff J. Patterns in the submersed macrophyte biomass of lakes and the importance of the scale of analysis in the interpretation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1990, **47**:357-363.
- [5] Barko JW, Smart RM. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs*, 1981, **51**:219-236.
- [6] Chambers PA. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. II. *in situ* observations. *Journal of Ecology*, 1987, **75**:621-628.
- [7] Yang Y, Yu D, Xie YH *et al.* Phenotypic plasticity of two submersed plants in response to flooding. *Journal of Freshwater Ecology*, 2004, **19**:69-76.
- [8] Spence DHN, Campbell RM, Chrystal J. Specific leaf areas and zonation of freshwater macrophytes. *Journal of Ecology*, 1973, **61**:317-328.
- [9] Spence DHN, Chrystal J. Photosynthesis and zonation of freshwater macrophytes II. adaptability of species of deep and shallow water. *New Phytologist*, 1970, **69**:217-227.
- [10] Titus JE, Adams MS. Coexistence and the comparative light relations of the submersed macrophytes *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria americana* Michx. *Oecologia*, 1979, **40**:273-286.
- [11] Maberly SC. Morphological and photosynthetic characteristics of *Potamogeton obtusifolius* from different depths. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1993, **31**:34-39.
- [12] 靳宝锋, 郭友好. 微齿眼子菜繁殖生物学特性的初步研究. 水生生物学报, 2001, **25**:439-448.
- [13] 肖克炎, 于丹. 克隆种群的有关概念在水生植物中应用和研究进展. 水生生物学报, 2008, **32**:920-925.
- [14] 董鸣. 资源异质性环境中的植物克隆生长: 觅食行为. 植物学报, 1996, **38**:828-835.
- [15] Hutchings MJ, de Kroon H. Foraging in plants: The role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advance in Ecological Research*, 1994, **25**:159-238.
- [16] Weiner J. Allocation, plasticity, allometry in plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2004, **6**:207-215.
- [17] Coleman JS, McConnaughay KDM, Ackerly DD. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 1994, **9**:187-191.
- [18] McConnaughay KDM, Coleman JS. Biomass allocation in plants: ontogeny or optimality? A test along three resource gradients. *Ecology*, 1999, **80**:2581-2593.
- [19] 戴全裕. 洱海水生植被的初步研究. 见: 沈仁湘编. 云南洱海科学论文集. 昆明: 云南民族出版社, 1989:235-243.

- [20] 陈开宁, 兰策介, 史龙新等. 苦草繁殖生态学研究. 植物生态学报, 2006, **30**:487-495.
- [21] 熊秉红, 李 伟. 我国苦草属植物的生态学研究. 武汉植物学研究, 2000, **18**:500-508.
- [22] 张大勇. 植物生活史进化与繁殖生态学. 北京: 科学出版社, 2004:439.
- [23] Chambers PA, Kalff J. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. I. *in situ* experiments. *Journal of Ecology*, 1987, **75**:611-619.
- [24] 崔心红, 蒲云海, 熊秉红等. 水深梯度对竹叶眼子菜生长和繁殖的影响. 水生生物学报, 1999, **23**:269-272.
- [25] Ni LY. Growth of *Potamogeton maackianus* under low-light stress in eutrophic water. *Journal of Freshwater Ecology*, 2001, **16**:249-256.
- [26] Xiao KY, Yu D, Wang JW. Habitat selection in spatially heterogeneous environments: a test of foraging behaviour in the clonal submerged macrophyte *Vallisneria spiralis*. *Freshwater Biology*, 2006, **51**:1552-1559.
- [27] Xiao KY, Yu D, Wang ZH. Differential effects of water depth and sediment type on clonal growth of the submersed macrophyte *Vallisneria natans*. *Hydrobiologia*, 2007, **589**:265-272.
- [28] Grime JP. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 1977, **111**:1169-1194.
- [29] Bonser SP, Aarssen LW. Allometry and plasticity of meristem allocation throughout development in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Ecology*, 2001, **89**:72-79.
- [30] Bonser SP, Aarssen LW. Interpreting reproductive allometry: Individual strategies of allocation explain size-dependent reproduction in plant populations. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2009, **11**:31-40.
- [31] Strand JA, Weisner SEB. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant *Myriophyllum spicatum*. *Journal of Ecology*, 2001, **89**:166-175.
- [32] Xie YH, An S, Wu B. Resource allocation in the submerged plant *Vallisneria natans* related to sediment type, rather than water-column nutrients. *Freshwater Biology*, 2005, **50**:391-402.
- [33] Xie YH, Deng W, Wang JD. Growth and root distribution of *Vallisneria natans* in heterogeneous sediment environments. *Aquatic Botany*, 2007, **86**:9-13.