

苦草繁殖生态学研究

陈开宁^{1,2} 兰策介¹ 史龙新³ 陈伟民¹ 许海¹ 包先明^{1,2}

(1 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008) (2 中国科学院研究生院, 北京 100039)

(3 无锡市太湖湖泊治理有限责任公司, 江苏无锡 214023)

摘要 通过太湖野外调查、室内培养、种子与块茎萌发及幼苗生长试验,对太湖苦草(*Vallisneria spiralis*)种群的繁殖生态特征进行了研究。结果显示:1)苦草分配于有性繁殖部分的生物量较无性的大,分别占总生物量的 $25.0\% \pm 13.8\%$ 和 $10.1\% \pm 7.0\%$ 。雌花数与座果率平均分别为 22.9 ± 13.8 朵·株⁻¹和 $73.3\% \pm 17.9\%$ 。雄株可以产生11~33个佛焰苞,每个佛焰苞内平均含有 364 ± 38 朵雄花,每个雄花产生的花粉为128~184粒。每个果实内种子丰富,多达150~360粒,估算太湖苦草种群立地种子量可达 $1.68 \times 10^4 \sim 1.01 \times 10^6$ 个·m⁻²。但每年种群主要来自地下块茎和匍匐茎,水深、风浪等可能是种子苗难以在湖泊中定植成功的主要因素。2)苦草的块茎数量较大,平均 $90 \sim 226$ 个·m⁻²,是种群发展的强大物质基础。3)温度、光照、基质及种子保存方式与时间长短对种子发芽率均有较大影响。10℃时种子发芽率较低,仅 $8.35\% \pm 1.89\%$,20℃时发芽率较高,为 $56.73\% \pm 6.42\%$,30℃时发芽率有所降低,为 $43.55\% \pm 4.34\%$ 。种子发芽对光照有一定要求,20℃、无光条件下,种子发芽率下降63.6%。在没有湖泥为基质的情况下,发芽率下降36.5%。此外,随干燥保存时间增加,种子发芽率下降。4)块茎发芽对光照需求不大,但温度对块茎的发芽率有较大影响,10℃时发芽率为 $20.3\% \pm 5.7\%$,20℃时较高,达 $90.2\% \pm 12.6\%$,30℃时发芽率降低至 $60.4\% \pm 7.6\%$ 。5)光照对幼苗生长有一定影响。有光照的幼苗伸长生长比无光条件下慢,但生物量积累较大,有光的苗生长速度平均为 $0.56 \sim 0.70$ cm·d⁻¹,无光的为 $0.86 \sim 0.96$ cm·d⁻¹。试验结果还显示,苦草的块茎苗初期的伸长生长主要依赖于基部的根茎生长。6)根据研究结果认为,在湖泊中恢复苦草种群应主要利用地下块茎,种子只适用于相对静止的浅水池塘种植。

关键词 种子 块茎 发芽率 苦草 恢复 沉水植物

REPRODUCTIVE ECOLOGY OF *VALLISNERIA NATANS*CHEN Kai-Ning^{1,2} LAN Ce-Jie¹ SHI Long-Xin³ CHEN Wei-Min¹ XU Hai¹ and BAO Xian-Ming^{1,2}

(1 Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China)

(2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China)

(3 Wuxi Taihu Lake Management CO., LTD., Wuxi, Jiangsu 214023, China)

Abstract *Vallisneria spiralis* is a dominant submerged macrophyte in Lake Taihu. The biomass and quantity of propagules of *V. spiralis* were investigated in Lake Taihu in October, 2003 and in March, 2004. Seed and tuber germination, and development of seedlings produced from tubers under different conditions were also studied in the laboratory. Our objectives were to understand characteristics of the reproductive ecology in *V. spiralis*. The results showed that the biomass of asexual and sexual propagules was $10.1\% \pm 7.0\%$ and $25.0\% \pm 13.8\%$ of total biomass, respectively, and the biomass of sexual propagules was greater than asexual propagules. The average number of female flowers was 22.9 ± 13.8 per individual plant, and seedset rate was $73.3\% \pm 17.9\%$. There were 11–33 spathes per individual male plant and 364 ± 38 male flowers inside each spathe. Based on our *in situ* investigation, we estimated a density of $6.29 \times 10^5 \sim 1.89 \times 10^6$ microspores·m⁻² around *V. spiralis* populations in Lake Taihu. Seedlings produced from seeds were not able to survive in Lake Taihu, which is likely caused by factors such as wind, wave and water depth. Most populations in *V. spiralis* reproduced asexually from root tubers. We estimated a mean tuber density of 90–226 per square meter. Light, temperature, sediment, thermal fluctuation and seed age had a marked influence on germination rates. Germination rates of seeds stored for 4 months under water in the lake was $8.35\% \pm 1.89\%$, $56.73\% \pm 6.42\%$ and $43.55\% \pm 4.34\%$ at 10, 20 and 30 °C, respectively. Seed germination rates stored for one year was $35.53\% \pm 3.53\%$ under natural light conditions and decreased to $12.63\% \pm 2.86\%$ under dark conditions. Germination rates of seeds stored for one or two years was $35.53\% \pm 3.53\%$ and $12.63\% \pm$

2.86% , respectively. Germination rates of seeds stored for four years was near zero. Germination rates of seeds decreased under conditions without sediment. Tubers did not require light for germination. There was an optimal temperature of 20 °C for tuber germination to occur that was as high as $90.2\% \pm 12.6\%$. Biomass accumulation in seedlings produced from tubers under light conditions was greater than that in the dark , while leaves of seedlings grown in the dark were longer. Seedling increases in length mainly depends on the stems of the lower end of leaves. We present suggestions for restoration efforts of populations of *V. natans* in Lake Taihu.

Key words Seed , Tuber , Germination , *Vallisneria natans* , Restoration , Submerged macrophyte

苦草(*Vallisneria natans*) ,俗名面条草、扁担草、水韭菜等 ,属水鳖科苦草属多年生沉水植物 ,为我国最常见的沉水植物之一。依据《中国植物志》第8卷(孙祥钟,1992)和《中国水生高等植物图说》(颜素珠,1983)记载 ,我国苦草属植物有苦草、刺苦草(*V. spinulosa*)、密刺苦草(*V. denseserrulata*)和亚洲苦草(*V. asiatica*) ,但没有苦草(*V. spiralis*)的记载。

据研究 ,苦草生态适应性广 ,吸附污物及营养盐能力强 ,是减少水体污染、缓解水体富营养化程度的重要沉水植物(宋福等,1997)。苦草繁殖速度快 ,再生能力强 ,刈割后恢复时间短 ,被刈割的苦草仅15 d就可恢复生长到收割前水平(顾林娣等,1994) ,可从水体中带出大量营养盐。因此 ,苦草常被作为沉水植物恢复主耀选用品种之一。

从已有的文献看 ,我国苦草属植物的研究主要以分类学为主 ,有关苦草生态学特征的认识多散见于以水生植物调查为主要目的的文献中 ,而针对苦草繁殖的生态特征的研究则较少 ,许多生物学一般性的描述主要见于各类植物志与教材中。近年来 ,有苦草种子与块茎(冬芽、球茎)发芽生态方面的报道。由文辉和宋永昌(1995)研究了淀山湖苦草(*V. spiralis*)种子的萌发生态 ,发现干燥保存数月的苦草种子萌发最适温度为20 °C ,最适基质为土+水。熊秉红和李伟(2000)对鄱阳湖的苦草种子进行了萌发实验 ,发现新鲜种子萌发的最适温度是25 °C ,最适基质为沙质。李亚东和崔艳秋(2000)的研究显示 ,武汉东湖干燥保存数月的苦草种子和块茎发芽最适温度为20 °C ,种子和块茎的发芽最适基质是水+湖泥 ,3种基质里发芽率的顺序为水+湖泥>水+沙>水。显然 ,文献报道存在一定差异 ,对这方面的认识仍然需要更多的试验数据来加以充实。

针对上述问题 ,笔者对太湖的苦草繁殖生态进行了野外调查与观察 ,并对种子保存时间、基质条件、温度、光照对种子和地下块茎发芽率影响 ,以及光照对幼苗生长影响进行了研究 ,目的是深入了解苦草在自然界中繁殖特性与每年种群恢复物质基

础 ,进一步研究种子及块茎萌发生态 ,同时 ,也为浅水湖泊沉水植被的恢复提供理论依据。

1 研究方法

1.1 野外调查与试验材料采集

考虑10月的苦草种群数量大 ,同时为繁殖生长旺期 ,果实和地下块茎数量大 ,3月是种群恢复与繁殖体萌发期 ,因此 ,分别于2003年10月和2004年3月 ,对太湖地区苦草种群分布进行了野外调查(由于此文主题在于苦草繁殖方面 ,种群分布将另作报道) ,同时对苦草的繁殖生态特性(开花数、座果数、繁殖部分生物量、有性繁殖部分生物量、地下块茎在底泥的埋藏深度、数量及生物量)进行现场采样观察 ,并用数码相机拍照。然后将采集的块茎和果实带回实验室 ,观测苦草种子和球茎在试验条件下的发芽率、幼苗生长情况。

太湖苦草种群主要分布于贡湖湾东部及南部湾口、镇湖湾、胥口湾南部、胥口湾与东太湖连通的河道、东太湖(庙港、渡村、钱港、横泾附近) ,太湖南部的七都附近至东太湖水域。试验观察的苦草样品采集于上述水域。

1.2 室内试验

1.2.1 种子发芽试验

受试种子共有4种 ,1种是从太湖采集果实 ,保存在太湖野外实验基地湖水中 ,试验前取回实验室 ;另外3种是太湖采集的果实 ,干燥保存 ,受试种子保存时间为1、2、4年。这4种种子与太湖采集的当年块茎进行同期的发芽试验。首先 ,将种子的果实放入烧杯中用蒸馏水浸泡48 h ,然后用手将果荚揉碎 ,让种子游离出来。由于种子较小 ,用胶头滴管数1000粒 ,再将种子均匀地移到试验瓶中进行发芽试验。受试种子共分10组 ,每组设3个重复。处理1、2、3组分别是在温度为10、20、30 °C条件下 ,于装有2 cm厚湖泥作为基质的500 ml烧杯中进行发芽试验 ;处理4组为无湖泥的20 °C条件下的发芽试验 ;处理5、6组分别为有2 cm厚湖泥作为基质 ,于30/

10、20/10 °C 变温条件下的发芽试验 ;处理 1~6 组用的都是当年的种子在自然光下进行的(中午照度约为 350~2 600 Lux)。处理 7 组用干燥保存 1 年的种子,在自然光下进行发芽试验 ;处理 8 组用干燥保存 1 年的种子做无光发芽试验 ;另外两组分别用干燥保存 2、4 年的种子在自然光下进行发芽试验。处理 7~10 组试验温度为 20 °C,有 2 cm 厚湖泥作为基质。上述所有试验用的烧杯内有 8 cm 高的蒸馏水。试验时间为 3 月 26 日至 6 月 19 日。试验结束时,将苦草幼苗连同湖泥一起倒在托盘上,数发芽数,计算发芽率。

1.2.2 球茎发芽试验

受试块茎是从东太湖钱港附近(120°49.458' E, 31°07.895' N)采集而来。试验时先将块茎洗干净,再用吸水纸吸干,逐个称其重量并编号 ;同时,取 8 个烧杯,杯底铺 2 cm 经过筛选的松土,然后按编号将块茎沿杯壁依次放在土上,再在上面铺 0.5 cm 用水清洗过的细沙,最后加入高为 8 cm 水,加水时让水缓慢的沿着杯壁流入,以免扰动杯底的沙和土。试验共 2 组,每组设 4 个重复。1 组做有光试验,直接放入试验室 ;另 1 组做无光试验,用黑桶套住,再用纸和黑方便袋封住,再放入培养室。培养条件 :温度 20 °C,光照 2 200 Lux, 12/24 h,时间 3 月 26 日至 4 月 10 日。试验结束时,将苦草植株按编号顺序取出放在盛有水的托盘上,然后逐个吸干称重,量其株高、茎长、叶长和叶宽,及无光条件下苦草植株所生长的高度。

1.3 数据处理

用 SigmaPlot 8.0 软件处理、分析数据差异,并作图。

2 实验结果

2.1 生物学与繁殖生态学特性

苦草叶长带形基生,叶最长可达 2 m 以上,一般在 1 m 左右为多,短的也有 20 cm 左右,宽 0.4~2.0 cm,叶顶端钝圆,边缘具不明显疏细齿。苦草花为雌雄异株,为典型的水媒传粉方式进行有性繁殖。在太湖地区,一般 6 月下旬至 11 月下旬是苦草种群的繁殖期,雄花生长于植株的基部,在佛焰苞中生长成熟,大量成熟的雄花脱离总状花序的佛焰苞,漂浮至水面,且花粉粒端常常朝向水面,花瓣向上像风帆,借助风力或随水流漂动,传播花粉(图 1a、b、c)。经调查统计,雄株可以产生 11~33 个佛焰苞,每个佛焰苞内有 311~412 朵雄花,平均为 364 ± 38 朵,雄花能够产生 128~184 粒花粉,平均为 157 ± 23 粒 ;因此,估算被调查的每个雄性植株能够产生花粉粒为 $6.29 \times 10^5 \sim 1.89 \times 10^6$ (表 1)。雌花单生于一长长的螺旋状的花茎上(图 1d),借助于花茎的伸长,挺出水面,接受漂浮的花粉,进行授粉。授粉后的雌花闭合,花茎卷曲收缩入水中。成熟的果实呈长棱形,长度 9~22 cm,每个果实生物量平均为 0.091 5 g DW (样本数为 100),果实内有很多细小的种子(图 1e),种子长椭圆形,长 0.16~0.30 cm,每个果实内含有的种子多达 150~360 粒。每 1 000 粒种子的生物量平均为 $0.123 8 \pm 0.003 8$ g DW。根据调查估算,太湖苦草种群立地种子量可以达到 $1.68 \times 10^4 \sim 1.01 \times 10^6$ 粒·m⁻²。

表 1 苦草雄性植株繁殖生态特征统计

Table 1 Statistical comparison in propagation characteristic of male plants of *Vallisneria spiralis*

样号 Sample no.	花苞数 Spathe number	雄花数/株 Male flower number/Ind. ($\times 10^4$)	花粉粒数 Microspore number($\times 10^6$)	有性繁殖生物量 Biomass in sexual propagation (g)	植株总生物量 Total biomass (g)	繁殖部分/总生物量 Biomass in propagation/Total biomass (%)
1	33	1.20	1.89	0.18	1.30	13.8
2	11	0.40	0.63	0.06	0.92	6.5
3	19	0.69	1.09	0.13	1.62	8.0
4	31	1.13	1.77	0.17	1.11	15.3
5	26	0.95	1.49	0.15	1.01	14.9
6	22	0.80	1.26	0.13	1.85	7.0
平均值 Mean	24	0.86	1.35	0.14	1.30	10.9

雄花数为每个被调查植株花苞数 \times 花苞内雄花数的平均值,花粉粒数为每个被调查植株雄花数的平均值 \times 每朵雄花的平均花粉粒数 Male flower number of individual plant = spathe number \times male flower mean number in spathe. Microspore number = male flower number of individual plant \times microspore number in a flower

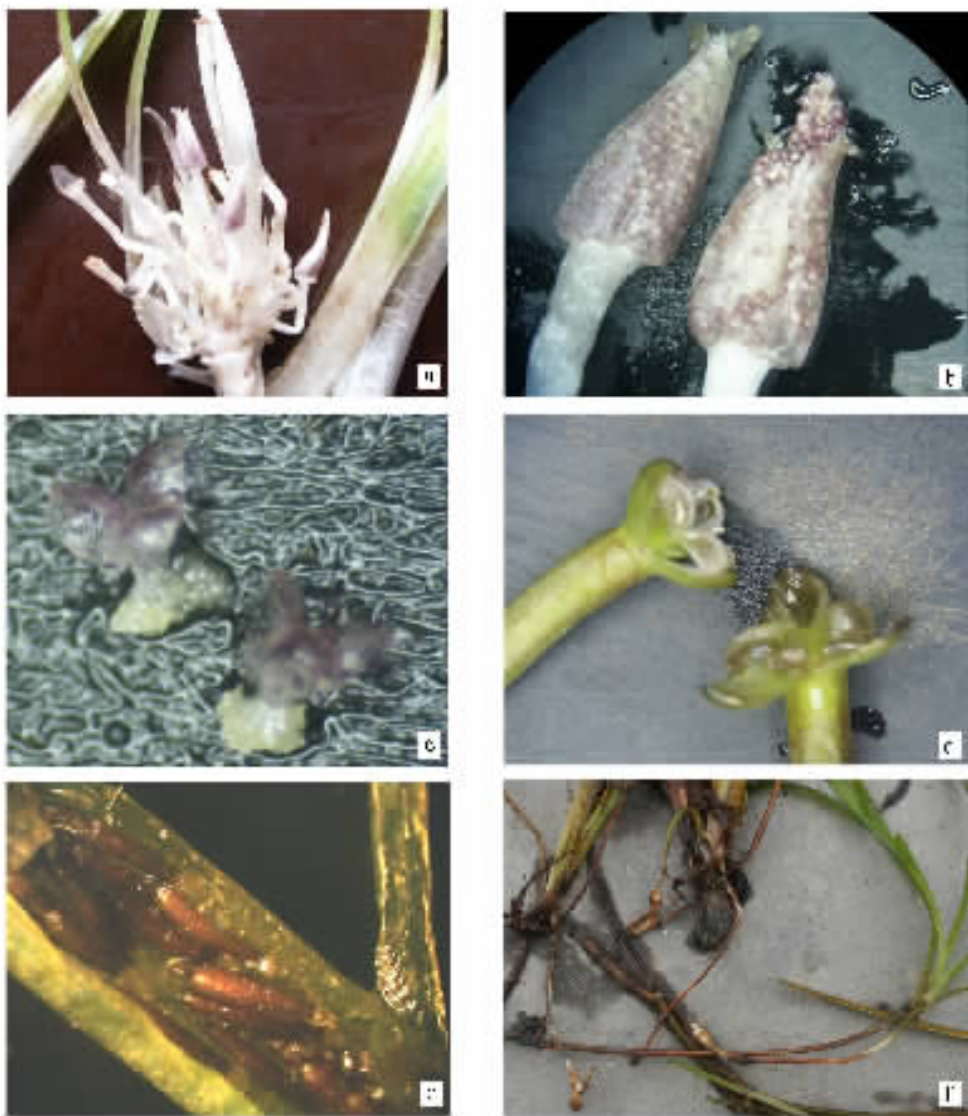


图 1 苦草的有性与无性繁殖部分

Fig.1 Sexual propagule and asexual propagule of *Vallisneria natans*

a. 生长于基部的雄花 Male flowers b. 雄花苞 Spathe c. 雄花和花粉粒 Male flowers and Microspore d. 雌花 Female flowers e. 种子 Seeds f. 匍匐茎与块茎 Stolon and tubers

调查的所有苦草种群存在有性生殖,但无性生殖是其每年种群恢复的主要方式。苦草具匍匐根状茎,白色,于底泥下 5~10 cm 处,根状茎的茎节处可以萌发出不定根,长成新植株。一株苦草母株可以连续抽发出十几个新植株,新植株再向四周生长出横走的根状茎再形成子株。在五里湖围隔试验区观察发现,一个母株最多可以形成 11 个子株,匍匐茎节之间距离为 2.5~18.7 cm,平均为 7.5 ± 5.2 cm。每年夏秋季,苦草植株基部发出的根状茎顶端还能形成大量长 9~16 mm、宽 3~6 mm 的块茎(冬芽,也称球茎;图 1f)。调查发现,块茎数量为 90~226 个·

m^{-2} ,块茎数量大小依据种群密度而不同,每个块茎生物量为 0.02~0.11 g DW,平均 0.14 ± 0.22 g DW。这些块茎蛰伏于底泥中越冬,翌年春季萌发成新植株。每年 3 月,当水温超过 10 °C 时,球茎开始萌发,每个球茎可以萌发 2~3 株新植株;至 6 月中旬开始开花结果,一直到 12 月;以后,苦草种群逐渐枯萎。尽管苦草是多年生沉水植物,但其种群几乎为一龄的植株组成。块茎一般存在于 5~30 cm 土层中,表层 5~15 cm 深度块茎数量较多,若按每个块茎总发芽数计,其发芽率可超过 100%。

苦草的繁殖有 3 种形式,一是种子繁殖,二是通

过匍匐茎向四周扩展形成子株,三是通过地下块茎进行繁殖。苦草分配在繁殖部分的生物量(按干重计)较大。调查统计发现(图 2),分配在非繁殖部分的(包括叶片和根)占 46.6%~84.0%左右,平均为 66.4%±12.3%,繁殖部分占 16.0%~53.4%,平均为 33.6%±12.3%,其中有性部分占 2.0%~47.9%,平均 25.0%±13.8%,无性部分占 1.1%~

31.4%,平均 10.1%±7.0%。

此外,每个自然株苦草产生的雌花数与座果数量也较大(表 2),最多的雌花达 54 个,平均为 18.9±11.5 个;座果率最高达 100%,平均为 71.16%±15.43%,实际情况可能要高于表 2 所统计的。野外调查时发现采集的苦草样品中有些花茎上的果实已经脱落,可能被风浪打落或已经成熟而沉入水底。

表 2 苦草雌性植株开花数及座果率
Table 2 Number of female flowers and seedset rate of *Vallisneria natans*

样品序号 Sample no.	开花数 Flowers number	座果数 Seedset number	座果率 % Seedset rate	样品序号 Sample no.	开花数 Flowers number	座果数 Seedset number	座果率 % Seedset rate
1	22	16	72.73	19	8	5	62.50
2	27	19	70.37	20	17	14	82.35
3	5	4	80.00	21	16	11	68.75
4	7	6	85.71	22	14	10	71.43
5	36	27	75.00	23	22	16	72.73
6	2	2	100.00	24	7	5	71.43
7	9	8	88.89	25	14	8	57.14
8	27	27	100.00	26	26	16	61.54
9	9	6	66.67	27	20	15	75.00
10	-	-	-	28	6	5	83.33
11	30	11	36.67	29	5	5	100.00
12	54	43	79.63	30	31	20	64.52
13	24	10	41.67	31	16	11	68.75
14	25	16	64.00	32	13	6	46.15
15	14	9	64.29	33	22	14	63.64
16	30	26	86.67	平均值 Mean	18.91	13.09	71.16
17	36	22	61.11	SD	11.52	8.83	15.43
18	11	6	54.55				

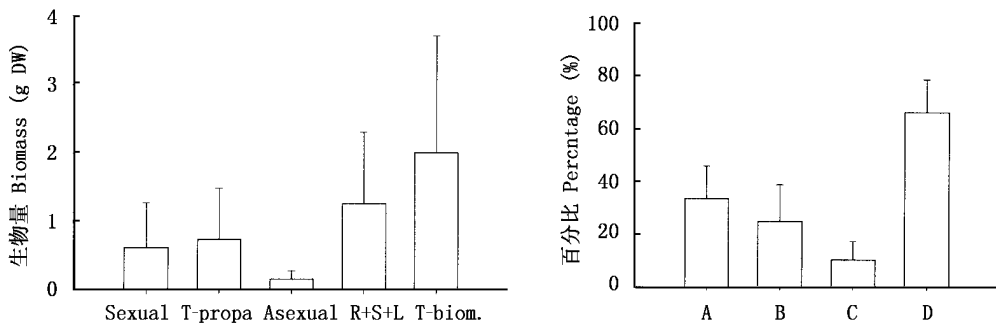


图 2 苦草生物量在各部分分配

Fig.2 Proportion of total propagation, sexual and asexual propagation in biomass of *Vallisneria natans*

Sexual, T-propa, Asexual, R+S+L, T-biom 分别代表有性繁殖部分、总繁殖部分、无性繁殖部分、根茎叶部分及总生物量 Sexual, T-propa, Asexual and R+S+L show the biomass in part of sexual propagation, asexual propagation, root + shoot + leaf and total biomass, respectively A (繁殖部分/总生物量)×100% (Part of propagation/Total biomass)×100% B (有性部分/总生物量)×100% (Biomass of sexual propagation/Total biomass)×100% C (无性部分/总生物量)×100% (Biomass of asexual propagation/Total biomass)×100% D (根茎叶部分/总生物量)×100% (Biomass of Root + shoot + leaf/Total biomass)×100%

2.2 种子发芽试验

室内种子发芽试验共进行了 75 d,到试验结束时,10、20、30 °C 恒温条件下,保存 4 个月的种子发芽率分别为 $8.35\% \pm 1.89\%$ 、 $56.73\% \pm 6.42\%$ 、 $43.55\% \pm 4.34\%$ 。可以看出,10 °C 时的发芽率最低,与其它两组比较差异极显著 ($p < 0.01$),最高为 20 °C,30 °C 时发芽率有所下降(图 3 左),20 与 30 °C 间差异显著 ($p < 0.01$)。

苦草种子发芽对基质有一定要求。从图 3(左)中可以看出,在没有湖泥的条件下,发芽率为 $36.02\% \pm 2.58\%$,比有湖泥的下降 36.5% ($p < 0.01$)。

变温对最终的发芽率影响不大,在有湖泥、30/10、20/10 °C 变温条件下的发芽率分别为 $59.13\% \pm 4.44\%$ 和 $56.72\% \pm 5.09\%$,两组间差异不显著 ($p > 0.05$)。但是 30/10 °C 变温可以增加种子发芽速率,在此处理下,发芽历期仅 20 d 左右。

野外现场观察发现,苦草种子不存在休眠,所采集的当年种子中就已发芽的。从试验结果看(图 3 右),未脱水、保存期短的当年种子发芽率最高,为 $56.73\% \pm 6.42\%$ (图 3 左),干燥保存 1、2 年的种子发芽率分别为 $35.53\% \pm 3.53\%$ 和 $12.63\% \pm 2.86\%$,两组间差异极显著 ($p < 0.01$);干燥保存 4 年的种子仅发现 2 粒种子发芽,继续观察了 20 d,其结果相同。表明随干燥保存时间增加,其发芽率降低,4 年以上的种子已经基本不发芽。

试验结果还显示(图 3 右),在有光条件下(有湖泥),苦草种子(1 年种子)发芽率较高,平均为 $35.53\% \pm 3.53\%$,在无光条件下其发芽率有较大降低,平均仅为 $12.93\% \pm 4.2\%$,较有光的下降了 63.6% ;有光与无光的受试组间差异极显著 ($p < 0.01$),说明苦草种子发芽对光照有较高需求。

在种子发芽后 20 d 左右的培养时间内,苦草幼苗最高长至 3.8 cm,平均高度为 2~2.5 cm,生长较缓慢,且弱小,这不利于其种群在水位相对深的湖泊中恢复。此外,根据室内另组种子发芽试验发现,在 0.5~1.5 cm 浅水位条件下,苦草种子基本不发芽,这种现象是否表明苦草在不利环境条件下,如处于易干旱地域的自我保护机制,还有待于进一步深入研究。

2.3 块茎发芽及幼苗生长试验

根据野外及发芽试验观察,苦草块茎较易发芽,且发芽率相当高,除偶见腐烂而不发芽的,每个块茎可长出 1~4 芽头,以出苗数/块茎数计算,其发芽率达到 280%。室内发芽试验结果显示,在有土壤、10、20、30 °C 恒温条件下的发芽率(以出芽计算)分别为 $20.3\% \pm 5.7\%$ 、 $90.2\% \pm 12.6\%$ 、 $60.4\% \pm 7.6\%$,不同温度间差异极显著 ($p < 0.01$),最高发芽率出现在 20 °C。此外,试验发现,苦草块茎发芽无需光刺激,20 °C 时、无光条件下的发芽率高达 $82.13\% \pm 7.4\%$,与 20 °C、有光的比较差异不显著 ($p > 0.05$)。

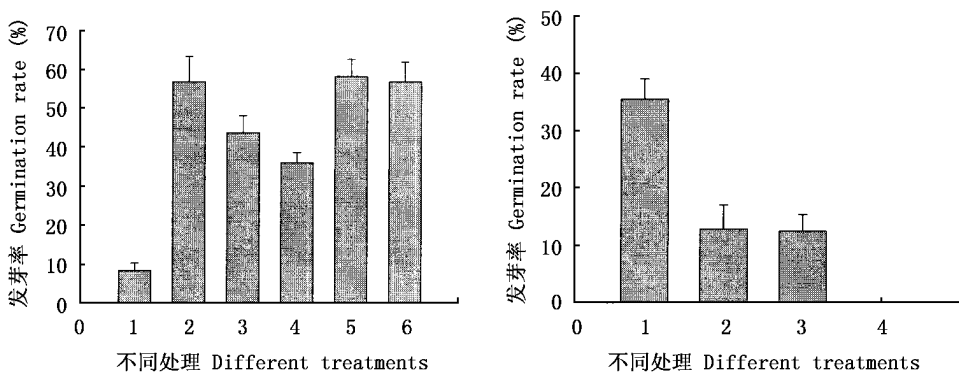


图 3 不同处理组的苦草种子发芽率

Fig.3 Germination rate in seeds of different treatments of *Vallisneria natans*

左图为当年种子的发芽率,图中 1、2、3 分别代表 10、20、30 °C 条件下的发芽率,4 代表无湖泥的 20 °C 条件下的发芽率,5 和 6 分别代表有湖泥的 30/10 和 20/10 °C 变温条件下的发芽率;右图为有湖泥、20 °C 条件下的发芽率,其中 1 代表干燥保存 1 年的种子在有光下的发芽率,2 代表干燥保存 1 年的种子在无光下的发芽率,3 和 4 分别代表干燥保存 2 和 4 年的种子在有光下的发芽率。Left figure indicates germination rate of 4 months conserved seeds. 1-3 show germination rates of seeds at 10, 20, 30 °C with lake sediment, respectively. 4 shows germination rate of seeds at 20 °C without lake sediment. 5 and 6 show germination rates of seeds under conditions of 30/10, 20/10 °C. Right figure indicates germination rate at 20 °C with lake sediment. 1 shows germination rate of 1-year conserved seeds at 20 °C with natural light. 2 shows germination rate of 1-year conserved seeds at 20 °C without natural light. 3 and 4 show germination rates of 2-year conserved seeds and 4-year conserved at 20 °C with natural light.

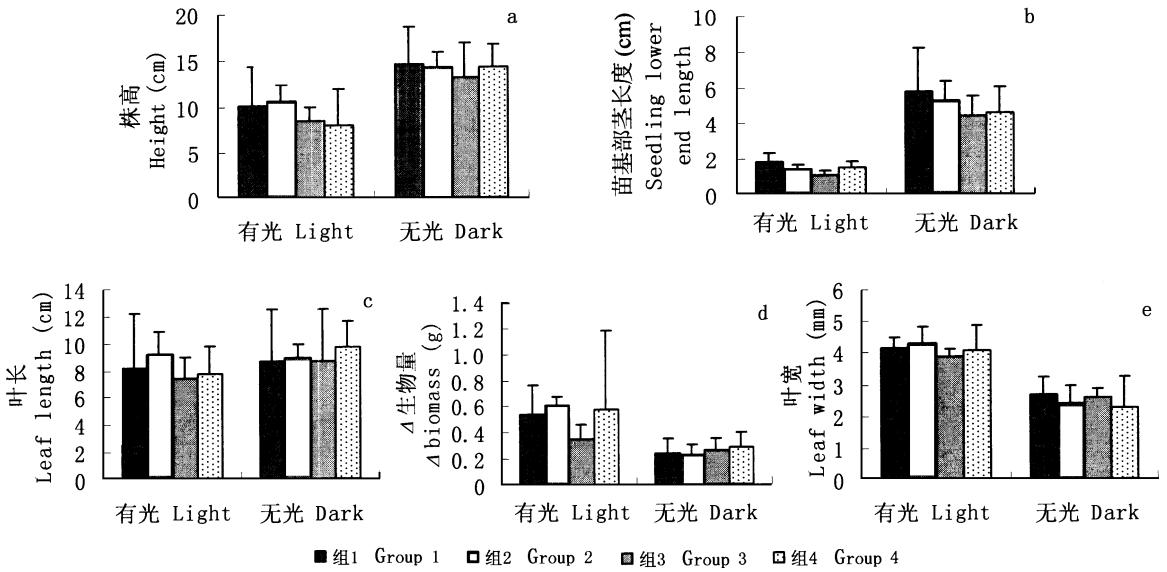


图4 在有光和无光条件下苦草块茎苗生长的差异

Fig.4 Impact of light on seedlings reproduced from root tuber of *Vallisneria natans*

从苦草的块茎苗在有、无光条件下的生长情况看(图4a、b、c),有光条件下经过15 d的生长,幼苗高度平均为 $8.41 \pm 1.56 \sim 10.56 \pm 1.74$ cm,平均生长速度为 $0.56 \sim 0.70$ $\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$,而无光条件下的苗高平均为 $12.97 \pm 3.78 \sim 14.41 \pm 4.08$ cm,平均生长速度为 $0.86 \sim 0.96$ $\text{cm} \cdot \text{d}^{-1}$,差异极显著($p < 0.01$);从幼苗的茎长看,有光的苦草莲座叶基部的根茎长度平均为 $1.10 \pm 0.25 \sim 1.83 \pm 0.49$ cm,无光的平均为 $4.40 \pm 1.1 \sim 5.74 \pm 2.38$ cm,有光的比无光的低68%~75%,差异显著($p < 0.01$);从幼苗的叶长看,有光的为 $7.36 \pm 1.61 \sim 9.14 \pm 1.72$ cm,无光的为 $8.57 \pm 3.82 \sim 9.64 \pm 1.88$ cm,差异不显著($p > 0.05$),这3方面结果表明,有光条件的伸长生长较无光条件下慢,块茎苗初期的伸长生长主要依赖于基部的根茎生长。

从图4e中可以看出,有光的幼苗叶宽平均为 $3.89 \pm 0.24 \sim 4.31 \pm 0.49$ mm,无光的平均为 $2.20 \pm 1.00 \sim 2.63 \pm 0.60$ mm,差异极显著($p < 0.01$),而叶的长度差异不显著(图4c),表明有光条件下其植株生长较粗壮。此外,图4d结果显示,苦草球茎苗在有光条件下生物量积累较无光的大,表明在有光条件下苦草生长速度快,这主要是因为幼苗生物量的积累来自自养和异养两个部分。从试验结果看,无光条件下植株拔高较快,这是水生植物自身适应弱光环境的自我调节机制,这种适应机制可以使沉水植物发芽后迅速达到水下有效光合层,从而使其异养生长迅速转为自养光合生长。

3 讨论

通过对太湖的野外调查发现,苦草在繁殖部分的投资较其它沉水植物大得多,繁殖部分占植株总生物量(干重)达到16.0%~53.4%,平均为 $33.6\% \pm 12.3\%$,其中有性部分大于无性部分,分别占2.0%~47.9%(平均 $25.0\% \pm 13.8\%$)和1.1%~31.43%(平均 $10.1\% \pm 7.0\%$)。虽然苦草有3种繁殖方式(种子、匍匐茎和块茎),但每年种群恢复与发展主要依赖地下块茎和匍匐茎,调查期间很难找到种子苗。那么,对于湖泊、水库等大水体而言,苦草在有性部分的大量资源投资是非常浪费的。根据太湖调查估算,苦草种群立地种子量可以达到 $1.68 \times 10^4 \sim 1.01 \times 10^6$ 粒 $\cdot \text{m}^{-2}$,而成熟的种子是沉水性的,不易随水流漂移,对种群扩张也贡献不大。

Donnermeyer和Smar(1985)研究发现,苦草(*V. americanana*)在繁殖部分的投资占总生物量(干重)的30%,其中有性繁殖体占5%左右,无性繁殖体占25%左右。繁殖部分占总生物量比值与我们调查的结果相似,但有性与无性繁殖体所占总生物量比例差异较大,这可能与种类或所处的环境条件不同有关。在较深水域生长的苦草需要较大营养生长来积累干物质,将会影响这一比值。

苦草地下块茎数量比较丰富,是苦草种群恢复的强大物质基础,但对其报道差异较大。朱海虹和张本(1997)等在鄱阳湖的子湖——蚌湖西南部(芦潭村东北)苦草分布区的调查报道,苦草冬芽密度为

5 个·m⁻²。熊秉红和李伟(2000)对鄱阳湖自然保护区 2 个子湖——蚌湖和中湖池的调查显示,生活冬芽在 2 个湖泊中的平均密度分别为 15.8 个·m⁻²和 24.3 个·m⁻²。然而笔者在野外调查时发现,苦草地块茎要远大于文献所报道的,达到 90~226 个·m⁻²。造成差异的因素与苦草种群密度、环境条件及采样方法有关。苦草的块茎在地下埋藏较深,调查时需要用柱状采泥器进行高密度采集表层 40 cm 以上的泥样,淘洗计数。

从种子发芽试验结果可以看出,种子在温度为 20℃时发芽率较高,需要有一定底泥,而且,变温较大的处理组萌发率高,萌发速率也快,发芽历期短。变温大的条件促进水生植物种子发芽在湿地植物类群中较为常见(Lombardi *et al.*, 1997; Brenchley & Probert, 1998; Smolders *et al.*, 1995)。光照对苦草种子发芽也有较大的影响,保存 1 年的种子在无光条件下其发芽率较有光的下降了 63.6%,一般水生植物中小种子类群发芽对光有需求(Grime *et al.*, 1981; Thompson & Grime, 1983)。此外,种子保存时间对发芽率影响较大,当年种子(湖泊流水环境保存 4 个月左右)发芽率最高,干燥保存时间越长,其发芽率越低,干燥保存 4 年的种子已经几乎不发芽。因此,在恢复湖泊沉水植被时,或利用种子培植苦草来进行渔业生产时,应注意在水温 20℃度左右、利用前一生长季的苦草种子来进行培植与恢复苦草种群,培植时应在浅水(水深小于 50 cm 较适宜)相对稳定的水域进行,否则,因种子苗非常纤细,易被风浪搅起漂浮,难以定植成功。此外,需要强调的是,笔者经过多年努力,在湖泊或深水池塘中利用种子来恢复苦草种群均未成功,仅在浅水池塘获得较好效果。

块茎发芽试验表明,块茎萌发率相当高,在水温为 20℃下,可达 90.2% ± 12.6%,无光条件对其发芽率影响也不大。李文朝和连文华(1995)指出,苦草冬芽的萌发无需光刺激,但要使新生苗形成足够的叶绿素,仍然需要一定的光照条件,与本试验结果一致。他同时指出,苦草冬芽萌发后的相对光照强度 I/I_{air} 小于 5% 时能引起幼苗白化和光合作用受阻,但没有报道在无光照条件下幼苗自养生长可以达到的高度,而在无光下幼苗依赖异养生长是否能够达到水体有效光合层而成功进入自养生长阶段是苦草种群每年恢复的关键,从本研究结果看(图 4a),苦草依靠自身积累的营养进行异养生长可以达到 15 cm 高度。

根据文献,苦草球茎的萌发受土层厚度的影响很大,被 5 cm 土层覆盖时萌发率为 100%;土层厚度为 15 cm 时萌发率为 73.3%;土层厚度为 25 cm 时萌发率仅为 3.3%(熊秉红和李伟,2000)。因此,在利用球茎培植苦草时,应注意埋藏深度。

另据试验结果,有光条件下的苦草块茎苗伸长生长比无光条件下缓慢,块茎苗初期的伸长生长主要依赖于基部的根茎生长。块茎苗在有光条件下生物量积累比无光组的大,这主要是因为幼苗生物量的积累来自自养和异养两个部分。但无光条件下植株拔高较快,这是水生植物自身适应弱光环境的自我调节机制,这种适应机制可以使沉水植物发芽后迅速达到水下有效光合层,从而使其异养生长迅速转为自养光合生长。

本试验未能就不同水位、更多不同温度分级对种子发芽影响作更细致的研究,以及苦草发芽的生物学积温,这些方面可为渔业养殖提供理论上的技术指导,并为湖泊生态修复提供更深入的理论依据,在以后的研究工作中是值得探讨的。

参 考 文 献

- Brenchley JL, Probert RJ (1998). Seed germination responses to some environmental factors in the seagrass *Zostera capricorni* from eastern Australia. *Aquatic Botany*, 62, 177–188.
- Donnermeyer GN, Smart MM (1985). The biomass and nutritive potential of *Vallisneria americana* Michx. in navigation pool 9 of the Upper Mississippi River. *Aquatic Botany*, 22, 33–44.
- Grime JP, Mason G, Curtis AV, Rodman J, Band SR, Mowforth MAG, Neal AM, Shaw S (1981). A comparative study of germination characteristics in a local flora. *Journal of Ecology*, 69, 1017–1059.
- Gu LD (顾林娣), Chen J (陈坚), Zhang ZS (章宗涉) (1994). Effect of cutting on growth on *Vallisneris spiralis*. *Plant Physiology Communications* (植物生理学通讯), 30, 105–107. (in Chinese)
- Li YD (李亚东), Cui YQ (崔艳秋) (2000). Germination experiment on seeds and stem tubers of *Vallisneria natans* in Lake Donghu of Wuhan. *Acta Hydrobiologica Sinica* (水生生物学报), 24, 298–300. (in Chinese with English abstract)
- Li WC (李文朝), Lian GH (连文华) (1995). Light demand for brood-bud germination of submerged plant. *Journal of Lake Sciences* (湖泊科学), 7(Suppl.), 25–27. (in Chinese with English abstract)
- Lombardi T, Fochetti T, Bertacchi A, Onnis A (1997). Germination requirements in a population of *Typha latifolia*. *Aquatic Botany*, 56, 1–10.
- Smolders AJP, den Hartog C, Roelofs JGM (1995). Germination and seedling development in *Stratiotes aloides* L. *Aquatic*

- Botany*, 51, 269 – 279.
- Song F (宋福), Chen YQ (陈艳卿), Qiao JR (乔建荣), Ren JC (任久长) (1997). Study on the removal rate to total nitrogen in Caohai Lake (including sediments) by common submerged macrophytes. *Research of Environmental Sciences (环境科学研究)*, 10(4), 47 – 50. (in Chinese with English abstract)
- Sun XZ (孙祥钟) (1992). *Flora* (Tomus 8) (中国植物志, 第 8 卷). Science Press, Beijing, 177 – 179. (in Chinese)
- Thompson K, Grime JP (1983). A comparative study of germination responses to diurnally-fluctuating temperatures. *Journal of Applied Ecology*, 20, 141 – 156.
- Xiong BH (熊秉红), Li W (李伟) (2000). Ecological studies on *Vallisneria* L. in China. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 18, 500 – 508. (in Chinese with English abstract)
- Yan SZ (颜素珠) (1983). *Illustrated Handbook in Chinese Aquatic Macrophytes* (中国水生高等植物图说). Science Press, Beijing, 237 – 239. (in Chinese)
- You WH (由文辉), Song YC (宋永昌) (1995). Seed germination ecology of three submerged macrophytes in Dianshan Lake. *Chinese Journal of Applied Ecology (应用生态学报)*, 6, 196 – 200. (in Chinese with English abstract)
- Zhu HH (朱海虹), Zhang B (张本) (1997). *Poyang Lake* (鄱阳湖). University of Science and Technology of China Press, Hefei, 205 – 206. (in Chinese)

责任编辑 : 陈小勇 责任编辑 : 刘丽娟