

贫、富营养湖泊中苦草的形态解剖结构比较*

王永平^{1,2}, 秦伯强^{1**}

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008)

(2: 中国科学院研究生院, 北京 100049)

摘要: 比较了生长于贫营养的大溪水库(江苏)和富营养的太湖梅梁湾苦草的根系形态性状特征和叶片与匍匐茎的解剖结构差异, 结果表明, 生长于贫营养状态的大溪水库中的苦草根系形态性状的总根长、表面积、截面积、体积、平均直径和总分叉数等特征参数都显著高于生长于富营养状态的太湖梅梁湾的苦草。大溪水库的苦草叶片表面光洁, 受附着生物影响明显较来源于梅梁湾的苦草小。大溪水库的苦草叶片和匍匐茎解剖结构发育完整, 叶片中叶脉明显, 细胞圆润, 匍匐茎解剖结构由外向内分为表皮层、薄壁组织、大量气室和数个维管束, 并且细胞中有大量淀粉体存在。梅梁湾苦草的解剖结果显示其生长受到明显抑制。表明随着湖泊富营养化程度加深, 苦草的形态结构发生改变, 进而可能对其生存造成影响。

关键词: 苦草; 营养状态; 解剖结构; 大溪水库; 太湖梅梁湾

A comparison on morphology and anatomy of *Vallisneria natans* from oligotrophic and eutrophic lakes

WANG Yongping^{1,2} & QIN Boqiang¹

(1: *State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P. R. China*)

(2: *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P. R. China*)

Abstract: *Vallisneria natans* from oligotrophic water body (Daxi Reservoir, Jiangsu) and eutrophic bay of Lake Taihu (Meiliang Bay) was studied to observe morphological characteristics of roots and anatomical structures of leaves and stolons. The results showed that root morphological characteristics, including total root length, root surface area, projected root area, total root volume, average root diameter, and total forks of *V. natans* from oligotrophic Daxi Reservoir, were significantly higher than that of *V. natans* from eutrophic Meiliang Bay. Leaf surface was glabrous of this species from Daxi Reservoir, which implied less influence by epiphytes than leaf of *V. natans* from Meiliang Bay. The leaf and stolon anatomical structures of *V. natans* from Daxi Reservoir developed well. Leaf had obvious veins and rounded cells and stolon was composed by epidermis, parenchymatous cell, number air chambers and several vascular bundles from external to internal, and there were great numbers of starches in cells. Anatomical structures of *V. natans* implied growth was inhibited in Meiliang Bay. That morphological and anatomical structure changed along with the lake eutrophication, which would be a great threat to its existence.

Keywords: *Vallisneria natans*; trophic level; anatomical structure; Daxi Reservoir; Lake Taihu; Meiliang Bay

沉水植物是湖泊中的重要组成部分, 具有保持湖泊水体清水状态的能力, 对水体环境产生重要的影响^[1]。近十年来随着湖泊富营养化的日益严重^[2], 湖泊生态系统结构和功能逐渐退化, 水生高等植物特别是沉水植物大量消失^[3,4], 保护和恢复水体中的沉水植物已成为当前水环境治理与生态修复的重要内容之一^[4]。国内外关于沉水植物开展的研究已有很多, 认为影响沉水植物生长的因素有很多, 如物理(水位、光照

* 国家自然科学基金重点项目(40730529)和国家杰出青年基金项目(40825004)联合资助。2010-03-16 收稿; 2010-04-15 收修改稿。王永平, 男, 1982 年生, 博士研究生; E-mail: will_yp@163.com.

** 通讯作者; E-mail: qinbq@niglas.ac.cn.

等)、生物(附着生物等)、化学(营养盐等)等方面^[5-9]。由于大多数研究是在室内或者室外中等规模条件下进行,通过模拟一种或多种因素,很难反映自然条件下沉水植物真实的生长状况。另一方面,大量针对沉水植物开展的研究重点关注的是沉水植物株高、生物量、体内活性酶、可溶性糖含量和光合作用特性等生理生化指标的变化^[10-12],而关于沉水植物形态特征与解剖结构变化的报道较少。水生植物形态结构的可塑性是其对环境变化的重要响应机制,结构是功能的基础,植物结构的变化必然影响到生理生态功能的改变。因此,了解水生植物在不同水生环境条件下的形态结构,不仅能清晰地知道水生植物在当前环境下的生长状况,还将为植物生理生态研究提供基础数据。

苦草(*Vallisneria spiralis*)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。因其较强的适应性而被认为是先锋种^[13],并且由于其株高适中、生物学特征明显,在当前沉水植物研究和生态修复中备受关注。本研究在苦草生长季节,分析不同营养状态的湖泊中苦草根系形态结构和叶片、匍匐茎的解剖结构差异,以期阐明不同自然生态条件对苦草生长的影响,为认识沉水植物的生存策略和利用沉水植物进行生态修复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 材料

试验苦草于2009年6月份分别采自太湖梅梁湾(120°12'50.5"E,31°25'57.6"N)与大溪水库(119°22'26.2"E,31°22'42.2"N)。梅梁湾是太湖北部的一个湖湾,大部分水域无大型水生植物分布,受周围城市生活污水和工业污水污染严重,近年来水华频频暴发,是个典型的藻型湖区。大溪水库位于江苏省溧阳市南部,湖水清澈,水草茂盛,人为干扰很少。

1.2 实验方法

在采样现场测定透明度。用YSI 6600 V2型多参数水质监测仪(美国)测定水温,pH,溶解氧(DO)和浊度(NTU)等水质指标。同时采集水样,将原水和过0.45 μm GF/F膜滤后水冷藏待测。在浅水处用锹连泥挖出苦草丛,挑选未受损苦草植株,小心整理全株,尽量不损根系。苦草洗净吸湿后小心将根部切下,理清后用于根系分析。然后在距离根部10cm和1cm处分别切取叶片和匍匐茎2mm \times 2mm小块,置于2.5%戊二醛中固定,4 $^{\circ}\text{C}$ 冰箱保存,用于解剖结构观察。

采用碱性过硫酸钾消解-钼锑抗分光光度法^[14]测定TN和TP,乙醇提取法^[15]测定叶绿素含量,高锰酸钾法测定 COD_{Mn} ,滤后水样用Skalar(荷兰)流动分析仪测定氨氮、硝氮、亚硝氮和磷酸根。

根系形态性状采用根系扫描仪(WinRHIZO A1600+, Regent Instruments Inc.)进行分析。

解剖结构分为扫描电镜观察法和半薄切片法两种。前者将样品从固定液戊二醛中取出后,经乙醇系列、丙酮和乙酸异戊酯脱水后,经 CO_2 临界点干燥,IB-3离子溅射仪喷金,在S-4800HFSEM(日立公司)下扫描并拍照。后者是将样品经乙醇系列脱水,环氧丙烷置换,Spurr树脂浸透与包埋,用Leica半薄切片机切成1 μm 的切片,1%甲苯胺蓝染色,在Olympus BH-2显微镜下观察和拍照。

数据处理及单因素方差分析在软件SPSS 16.0中进行。

2 结果与分析

2.1 采样点营养状态

两个湖泊采样点水质调查结果可以看出,大溪水库采样点的透明度达到0.85m,浊度、叶绿素、 COD_{Mn} 以及各种形态营养盐的值都较低,处于贫营养状态。而太湖梅梁湾采样点透明度低,叶绿素、TN和TP分别高达53.5mg/L,4.84mg/L和0.210mg/L,氨氮、硝氮等离子态营养盐也都处于较高浓度水平,表明梅梁湾水体受营养盐和有机物污染严重,处于富营养状态(表1)。

2.2 根系的形态性状特征

单因素方差分析显示:采自大溪水库的苦草根系体积、平均直径、总根长、表面积、截面积和总分叉数等各项指标均显著高于采自太湖梅梁湾(表2),表明在富营养化程度较高的湖泊中,苦草的根系受到一定程度的抑制。

表1 采样点水质调查数据

Tab. 1 The experimental data of water quality in sampling sites

水质参数	大溪水库	太湖梅梁湾
透明度 (m)	0.85 ± 0.02	0.15 ± 0.03
水温 (°C)	29.6 ± 0.2	27.4 ± 0.1
pH	8.43 ± 0.02	8.36 ± 0.01
NTU	3.7 ± 0.7	54.7 ± 3.1
DO (mg/L)	9.31 ± 0.09	12.21 ± 0.11
Chl. a (μg/L)	6.2 ± 0.14	53.5 ± 0.23
COD _{Mn} (mg/L)	5.01 ± 0.12	6.95 ± 0.09
TN (mg/L)	0.58 ± 0.05	4.84 ± 0.09
TP (mg/L)	0.032 ± 0.004	0.210 ± 0.003
PO ₄ -P (mg/L)	0.007 ± 0.001	0.014 ± 0.001
NH ₄ -N (mg/L)	0.393 ± 0.004	0.520 ± 0.007
NO ₃ -N (mg/L)	0.172 ± 0.012	2.08 ± 0.031
NO ₂ -N (mg/L)	0.002 ± 0.001	0.013 ± 0.001

表2 不同湖泊苦草根系的形态性状特征参数

Tab. 2 Roots morphological characteristics of *Vallisneria natans* from oligotrophic and eutrophic lakes

根系参数	大溪水库	太湖梅梁湾
总根长 (cm)	294.65 ± 23.33	154.72 ± 56.71 **
表面积 (cm ²)	434.81 ± 70.10	297.80 ± 76.07 **
截面积 (cm ²)	152.67 ± 28.58	87.00 ± 19.81 **
体积 (cm ³)	197.96 ± 64.42	129.67 ± 6.34 *
平均直径 (mm)	8.59 ± 2.40	6.31 ± 0.92 *
根长体积比 (cm/cm ³)	121.62 ± 19.29	91.55 ± 41.29
总根尖数	906 ± 349	743 ± 120
总分叉数	2368 ± 544	1283 ± 705 **

** 表示数据间差异极显著 ($P < 0.01$), * 表示数据间差异显著 ($P < 0.05$).

重要指标. 已有研究表明, 水体中营养盐的增加或者沉积物性状不理想, 都可能导致沉水植物根系生物量的减少^[16-17]和根系形态结构的改变^[18]. 大溪水库中苦草根系的各项指标都高于太湖梅梁湾苦草, 一方面体现出大溪水库中苦草根系的生物量高于梅梁湾苦草, 另一方面也显示出大溪水库苦草具有较为完整而复杂的根系形态结构, 表明在大溪水库中苦草具有更好的生长势头. 究其原因, 梅梁湾中苦草可能受水体中较高的营养盐影响, 从而导致根系也呈发育不良的状态; 也有可能是底泥中营养盐过高, 或者有机或重金属污染过重等不利因素影响了根系的生长.

3.2 不同营养状态对苦草叶片解剖结构的影响

苦草叶片薄而纤细, 细胞层数少, 没有栅栏组织和海绵组织的分化. 由于其长、宽合适, 对环境条件响应迅速, 常常成为重点关注对象. 大量研究证明, 水体中过高的营养条件、过低的光照强度和繁生的附着藻类都有可能对苦草长势受抑而表现为叶片数和长度减少、生长速度变慢、多种酶活发生改变、可溶性糖含量减少等变化^[6, 10-12, 19]. 而本研究发现, 受不同营养状态条件的影响, 苦草叶片内部结构也发生了改变, 特别是叶脉的存在与否和叶肉细胞的形状. 叶脉一方面增强叶片的机械性能, 另一方面也为气体运输提供了通道. 而叶肉细胞的圆润才能保证物质交换和能量流通顺利进行. 另外, 本研究还发现, 叶片结构在受水体营养盐

2.3 叶片的形态与解剖结构

从叶表面扫描图, 可以观察到大溪水库中苦草叶片表面光洁 (图 1 I), 而采自太湖梅梁湾的苦草叶片表面有大量不同类型的附着生物 (图 1 II、1 III). 叶片横切面的半薄切片图可以看出, 苦草叶片没有栅栏组织和海绵组织的分化, 表皮也没有角质层存在. 大溪水库中苦草叶片发育充分, 存在叶脉结构, 气室明显, 叶肉细胞丰满圆润 (图 1 IV). 相比之下, 太湖梅梁湾苦草叶片组织并未完全分化, 叶肉细胞也呈多边形, 表现出受外界条件胁迫的状态 (图 1 V). 两种来源苦草表皮细胞内都可以观察到叶绿体.

2.4 匍匐茎的形态与解剖结构

大溪水库苦草匍匐茎横切面的扫描图显示出发育成熟的匍匐茎由外向内分为表皮层、薄壁组织、大量气室和数个维管束结构 (图 2 I). 维管束结构局部放大图 (图 2 II) 和半薄切片图 (图 2 III) 更可以清晰地看到细胞中有大量的淀粉体. 而太湖梅梁湾中苦草匍匐茎的横切面结构与大溪水库苦草匍匐茎结构有明显的差异, 其维管束结构没有发育完全, 也没有明显的气室存在, 大量的薄壁细胞充斥其中 (图 2 IV). 局部放大图可以看到薄壁细胞中也有淀粉体存在 (图 2 V). 但在横切面半薄切片图中并不能观察到淀粉体 (图 2 VI).

3 讨论

3.1 不同营养状态对苦草根系形态的影响

苦草的根系细小, 基本没有机械组织的发育, 其生物量和形态结构易受环境条件的影响, 因此常被用来作为表征苦草植株生长状况的重要

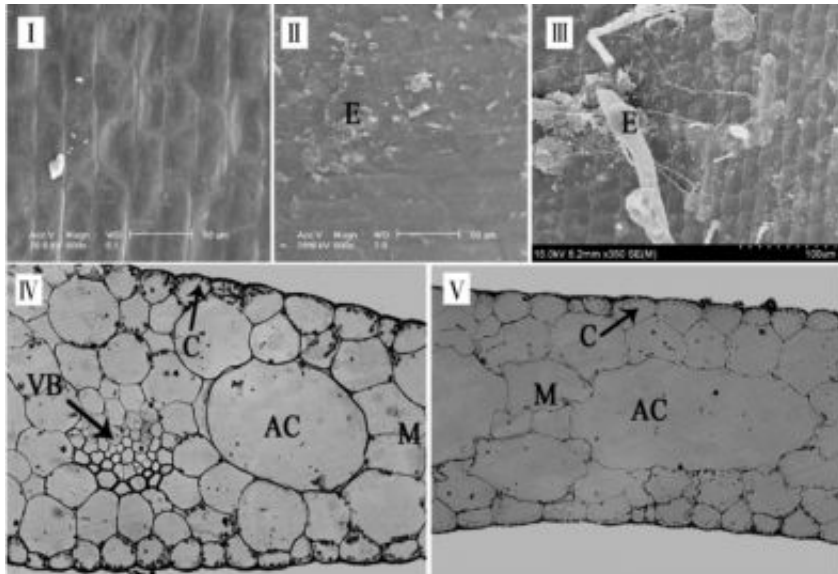


图1 不同湖泊苦草叶片解剖结构图

(M:叶肉组织;VB:叶脉;AC:气室;C:叶绿体;E:附着生物)

(I : 大溪水库苦草叶表面扫描图(×800); II : 梅梁湾苦草叶表面扫描图(×800); III : 梅梁湾苦草叶表面扫描图(×350); IV : 大溪水库苦草叶纵横面图(×100); V : 梅梁湾苦草叶横切面图(×100))

Fig.1 Anatomical structure of leaf of *V. natans* from oligotrophic and eutrophic lakes

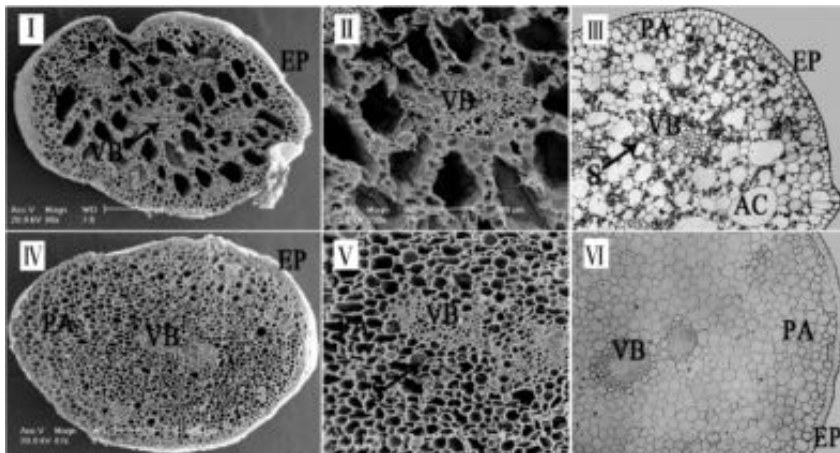


图2 不同湖泊苦草叶片解剖结构图

(EP:表皮层;AC:气室;PA:薄壁细胞;S:淀粉体;VB:维管束)

(I : 大溪水库苦草匍匐枝横切面扫描图(×80); II : 图 I 局部放大(×200); III : 大溪水库苦草匍匐枝横切面半薄切片图(×100); IV : 梅梁湾苦草匍匐枝横切面扫描图(×80); V : 图 IV 局部放大(×200); VI : 梅梁湾苦草匍匐枝横切面半薄切片图(×100))

Fig.2 Anatomical structure of stolons of *V. natans* from oligotrophic and eutrophic lakes

浓度和光照度的影响之外,附着生物也是一个不容忽视的重要原因.有学者研究认为,附着生物和沉水高等植物同属于湖泊生态系统内的初级生产者,生态位高度重叠,相互竞争水下光照、矿质营养元素及 CO₂ 资源^[20].同时,藻类附着于沉水植物叶片后增加了其细胞外扩散层厚度而降低溶解无机碳的供应,并通过竞争光以及溶解无机碳削弱叶片的光合作用^[21].采样时发现,不管是水质清澈的大溪水库还是浑浊不堪的太湖

梅梁湾, 苦草表面都有大量的附着生物存在. 然而, 在按照电镜扫描样品制备程序之后, 特别是样品经 2.5% 戊二醛固定液浸泡后, 偶然发现采自大溪水库的苦草叶片表面在电镜下一片光洁, 基本看不到附着生物. 而电镜下可以观察到采自太湖梅梁湾的苦草叶片表面有大量附着生物存在, 甚至有一些似乎侵蚀入叶片表皮. 可见附着生物对苦草的影响中, 除了前面提到的竞争营养和光照等资源外, 对其叶片结构的破坏和改变可能也是个重要原因.

3.3 不同营养状态对苦草匍匐茎解剖结构的影响

苦草的匍匐茎很少引人关注, 但其分枝蔓延却是苦草分株繁殖的重要途径之一. 结果表明, 两种湖泊中苦草的匍匐茎解剖结构变化跟叶片解剖结构有着相类似的趋势. 大溪水库中苦草的匍匐茎不仅发育分化更充分, 气室面积也明显增大, 从而可以贮存更多的气体以应对水下少氧的环境. 而梅梁湾中苦草的匍匐茎结构则显示出其生长状态受到明显的抑制. 更重要的是, 半薄切片结果清晰的反映出大溪水库苦草匍匐茎中淀粉体的数量也要明显多于梅梁湾苦草. 而淀粉体是碳水化合物中较为有效的贮存能量形式之一, 同时也能为气体在维管束中的运输提供能量. 也有研究表明其数量会由于植物体受到环境胁迫而减少^[22].

4 参考文献

- [1] Jeppesen E, Søndergaard M. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. New York; Springer-Verlag, 1998; 397-406.
- [2] Organization for Economic Co-operation and Development, OECD. Eutrophication of waters; monitoring, assessment and control. Paris; OECD, 1982; 1-154.
- [3] Arnulf Melzer. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia*, 1999, **395/396**: 181-190.
- [4] 秦伯强, 高 光, 胡维平等. 浅水湖泊生态系统恢复的理论与实践思考. 湖泊科学, 2005, **17**(1): 9-16.
- [5] Middleboe AL, Markager S. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 1997, **37**: 553-568.
- [6] Sand Jensen K, Søndergaard M. Phytoplankton and epiphyton development and their shading effect on submerged macrophytes in lakes of different nutrient status. *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie*, 1981, **66**: 539-552.
- [7] Barko JW, Smart RM. Effects of organic matter additions to sediment on the growth of aquatic plants. *Journal of Ecology*, 1983, **71**: 161-175.
- [8] Barko JW, Smart RM. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecology*, 1986, **67**(5): 1328-1340.
- [9] Barko JW, Smart RM. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submersed freshwater macrophytes. *Ecological Monographs*, 1981, **51**: 219-235.
- [10] Ni LY. Effects of water column nutrient enrichment on the growth of *Potamogeton maackianus* A. Been. *Journal of Aquatic Plant Management*, 2001, **39**: 83-87.
- [11] Burkholder JM, Glasgow HB Jr, Cooke JE. Comparative effects of water-column nitrate enrichment on eelgrass *Zostera marina*, shoalgrass *Halodule wrightii*, and widgeongrass *Ruppia maritima*. *Marine Ecology Progress Series*, 1994, **105**: 121-138.
- [12] Perrow MR, Moss B, Stansfield J. Trophic interactions in a shallow lake following a reduction in nutrient loading: A long-term study. Nutrient dynamics and biological structure. *Hydrobiologia*, 1994, **275/276**: 43-52.
- [13] Cook CDK. Aquatic plant. The Netherlands: SPB-Academic Publishing, 1990.
- [14] 金相灿, 屠清瑛. 湖泊富营养化调查规范. 北京: 中国环境科学出版社, 1992.
- [15] 陈宇炜, 高锡云. 浮游植物叶绿素 a 含量测定方法的比较测定. 湖泊科学, 2000, **12**(2): 185-188.
- [16] Madsen TV, Cedergreen N. Sources of nutrients to rooted submerged macrophytes growing in a nutrient-rich river. *Freshwater Biology*, 2002, **47**: 283-291.
- [17] Rattray MR, Howard-Williams C, Brown JMA. Sediment and water as sources of nitrogen and phosphorus for submerged rooted aquatic macrophytes. *Aquatic Botany*, 1991, **40**(3): 225-237.
- [18] López-Bucio J, Cruz-Ramírez A, Herrera-Estrella L. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Curr Opin Plant Biology*, 2003, **6**: 280-287.
- [19] 尹黎燕, 黄家权, 李敦海等. 微囊藻毒素对沉水植物苦草生长发育的影响. 水生生物学报, 2004, **28**(2): 147-150.
- [20] 杨清心. 富营养水体中沉水植物与浮游藻类相互竞争的研究. 湖泊科学, 1996, **8**: 17-24.
- [21] Sand JK. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquatic Botany*, 1977, **158**: 55-63.
- [22] Kubín P, Melzer A. Does ammonium affect accumulation of starch in rhizomes of *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.? *Folia Geobot Phytotax*, 1996, **31**: 99-109.