J. Lake Sci.(湖泊科学),2011,**23**(1):61-66
http://www.jlakes.org. E-mail:jlakes@niglas.ac.cn
© 2011 by *Journal of Lake Sciences*

顶芽、节数和埋藏深度对六种沉水植物断枝再生能力的影响*

王海宾[1,2],鲁　静[1,2],刘贵华[1**]
(1:中国科学院武汉植物园,水生植物与流域生态重点实验室,武汉 430074)
(2:中国科学院研究生院,北京 100049)

摘　要: 研究了顶芽、节数和埋藏深度对穗花狐尾藻、黑藻、篦齿眼子菜、菹草、金鱼藻和轮藻等6种沉水植物断枝再生能力的影响.结果表明,顶芽显著抑制了菹草的断枝再生能力,但是对其它5种植物没有显著影响;随着节数增加,断枝萌生再生枝和根的能力显著增强,总体上,5节以上的断枝具有明显更强的再生能力;穗花狐尾藻和6节以下的黑藻在埋藏条件下没有再生能力,其它物种在1cm和2cm埋藏条件下仍具有较强的再生能力;6种沉水植物的断枝再生能力存在明显差异;同一物种的枝和不定根的再生能力也存在明显的不平衡,金鱼藻和轮藻具有最强的萌生再生枝的能力,然而两者在实验期间不能形成不定根.
关键词: 断枝繁殖;浅水湖泊;富营养化;生态恢复;沉水植物

Effects of apical tip, node number and burial depth on fragment regeneration of six submerged plants

WANG Haibin[1,2], LU Jing[1,2] & LIU Guihua[1]
(1: *Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology*, *Wuhan Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, *Wuhan* 430074, *P. R. China*)
(2: *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, *Beijing* 100049, *P. R. China*)

Abstract: The effects of apical tip, node number and burial depth on regeneration abilities of vegetative fragments of six submerged plant species *Myriophyllum spicatum*, *Hydrilla verticillata*, *Potamogeton pectinatus*, *P. crispus*, *Ceratophyllum demersum* and *Chara* spp., were conducted. The results showed no significant changes occurred in the numbers of regenerated shoots and roots on fragments decapitated compared with the fragments with apices, except apical fragments of *P. crispus* had significantly lower regeneration abilities. The increased numbers of nodes significantly enhanced the regeneration abilities of shoots and roots generally, and the fragments with above five nodes regenerated better than others. The fragment of *M. spicatum* and less than six-node of *H. verticillata* were able to regenerate new shoots and roots only at 0cm burial depth, while the other four species were able to regenerate new shoots and/or roots at depths of 1cm and 2cm. Fragment regeneration abilities varied markedly both within and between the species. Both *C. demersum* and *Chara* spp. had the highest regeneration ability of shoots, but failed to regenerate roots.
Keywords: Fragment regeneration; shallow lake; eutrophication; ecological restoration; submerged plants

重建沉水植被是富营养化湖泊生态恢复的重要途径[1-4].沉水植物具有多样的繁殖方式[5],为沉水植被重建提供了多种方法和途径上的选择.理论上,以种子为载体的有性繁殖是最经济的重建途径,然而,沉水植物种子产量通常有限[6-7],同时种子萌发和幼苗生长受多种环境因子的制约[8-9],在富营养水体中立苗成功率不高.因此,在湖泊生态恢复实践中,常常采用营养繁殖的方式重建沉水植被,其中断枝繁殖最受关注.

沉水植物的断枝再生能力受多方面的影响.首先,顶芽影响断枝再生能力,带顶芽的穿叶眼子菜(*Pota-*

* 国家自然科学基金项目(30970469)和国家水体污染控制与治理科技重大专项项目(2008ZX07102-005)联合资助.
2010-02-21收稿;2010-05-18收修改稿.王海宾,男,1982年生,硕士研究生;E-mail: haibinwang0411@163.com.
** 通讯作者;E-mail:liugh@wbgcas.cn.

mogeton perfoliatus)和 *Elodea canadensis* 的断枝比没有顶芽的断枝具有更强的再生能力[10],类似的结果也发生在穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)、黑藻(*Hydrilla verticillata*)和金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)的断枝繁殖[11],然而,菹草(*Potamogeton crispus*)的情形则正好相反[12]. 研究也表明,带顶芽的断枝能在水中漂浮更长时间[11]. 其次,从种植方式上,抛掷在塘泥表面的金鱼藻、黑藻和伊乐藻(*Eloda nuttallii*)的不定根和芽的发生时间比扦插的断枝略有推迟,但并没有影响其最终发生率[13];相反,抛掷的穗花狐尾藻则比扦插的断枝繁殖更快[14]. 第三,总体上,长断枝比短断枝具有更强的再生能力[10,12,14].

不难看出,关于沉水植物断枝繁殖的研究结果不尽一致. 究其原因,一方面可能与物种本身的形态发生上的差异有关. 上述文献中,关于断枝繁殖并没有明确定义,但是从统计分析指标看,均侧重于断枝上节的再生能力. 由于形态发生的差异,节的再生能力本身可能因沉水植物种类而异. 另一方面,实验设计和结果描述中所用的指标参数并不一致. 比如在研究断枝长度影响的实验设计中,采用了物理长度[10,12]和节的数量[14]两种衡量体系,显然,对于不同种而言,物理长度和节的数量之间没有类比性;同样,关于断枝再生能力评价的指标参数也多种多样.

断枝不仅可以作为退化湖泊人工恢复中的种源,更重要的是其可能通过入湖河流携带进入湖泊,促进湖泊的自然恢复. 研究证实,发育良好的河流和渠道的流水中含有大量的沉水植物断枝及其它无性繁殖体[15-16],新形成的溪流河床上 80% 的植物个体来源于断枝繁殖[16]. 由于入湖河流的冲击作用以及湖泊本身的水流运动,沉积湖底的断枝可能被沉积物覆盖. 沉积物覆盖一方面可能利于断枝固定和着根,同时也可能限制断枝的发芽能力. 目前为止,还没有关于沉积物埋藏对断枝再生影响的研究.

本文以淡水湖泊中 6 种常见的沉水植物为对象,以芽和根的再生率和再生数量为评价参数,在受控条件下研究了顶芽(有无)、节数和埋藏深度对断枝再生能力的影响. 目的在于为退化湖泊沉水植被恢复的物种选择提供理论依据,同时为人工恢复实践中的断枝处理方法提供指导.

1 材料与方法

1.1 物种选取和预处理

穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)、黑藻(*Hydrilla verticillata*)、金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)、篦齿眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)和菹草(*Potamogeton crispus*)是浅水湖泊中常见的沉水植物,它们也常被选择用于退化湖泊的植被恢复. 轮藻(*Chara* spp.)是温带富营养化湖泊恢复的先锋种[17-18],然而在亚热带湖泊生态恢复过程中,它们受到较少关注. 本研究选择上述 6 种沉水植物为对象.

2009 年 5 月在昆明滇池及附近的水塘收集 6 种沉水植物进行实验前培养. 选取大小一致的 10 - 20cm 长的小苗定植于盛有塘泥的 50cm × 50cm × 50cm 的 16 个玻璃水箱内,塘泥厚约 6cm,水深 50cm,当植株生长至高约 30cm 左右时,选取高度一致、生长状况良好的植株作为材料.

1.2 实验设计

1.2.1 节数和顶芽处理　取出培养的沉水植物材料,选取枝的顶端部分,用刀片从节间的中部将材料切成不同长度的 1 节、3 节、5 节和 6 节断枝,相同节数的断枝含有类似的展开叶. 每种节数的断枝一半保留顶芽,一半切除顶芽.

1.2.2 埋藏处理　将切好的 6 个物种的各种断枝分别横摆至高 9cm,直径 22cm 的塑料盆的基质表面(预置约 3cm 基质),然后再在上面铺撒基质,形成表层(0cm)、1cm、2cm 和 4cm 四个埋藏深度. 0cm 处理在节间处铺撒适量基质但保证每个节暴露,防止沉入水中后断枝漂浮. 每个埋藏深度重复 4 盆. 所用的埋藏基质为筛选过的建筑用细河沙. 将处理好的实验盆随机放入 32 个 50cm × 50cm × 20cm 高的玻璃实验缸中,缸的水位统一维持在基质表面以上 10cm,通过每天加水维持设置水位. 实验在滇池南岸的温室大棚内进行.

1.2.3 再生枝和根统计　实验于 6 月 22 日开始,30d 后结束,取出所有处理的完整植株,统计节上的再生枝数和根数.

1.3 数据分析

采用表层处理数据,将所有 4 个节数的资料合并,比较有顶芽和无顶芽断枝再生枝和根的数量差异. 采用一元方差或非参数检验 Mann-Whitney U 的双尾 P 值检验(当方差不齐时)分析差异显著性.

由于除菹草外，其它物种有无顶芽断枝的再生能力没有显著差异. 因此，在分析节数和埋藏深度两种处理时，将相同处理下的有顶芽和无顶芽断枝的数据进行合并，总共得到 8 个重复的数据. 采用再生率和再生数量两个指标进行比较分析. 再生率是指萌生再生枝（或根）的断枝数占全部处理断枝数的百分比；再生数量是指断枝上所有节萌生的再生枝（或根）的数量. 采用一元方差分析的修正最小显著差异法（Bonferroni）或者非参数检验 Mann-Whitney U 的双尾 P 值检验（当方差不齐时）分析不同节数处理和埋藏深度处理间的差异显著性. 所有统计分析通过 SPSS 16.0 软件完成.

2 结果

2.1 顶芽处理的影响

除金鱼藻外，其它 5 个物种的无顶芽断枝萌生的再生枝数量都多于有顶芽断枝，然而两者的差异只有菹草具有统计上的显著性（$P<0.05$，图 1）. 类似地，无顶芽的穗花狐尾藻、黑藻、篦齿眼子菜和菹草断枝萌生的不定根数量多于有顶芽断枝，其中菹草具有显著差异，金鱼藻和轮藻的断枝没有出现再生的不定根.

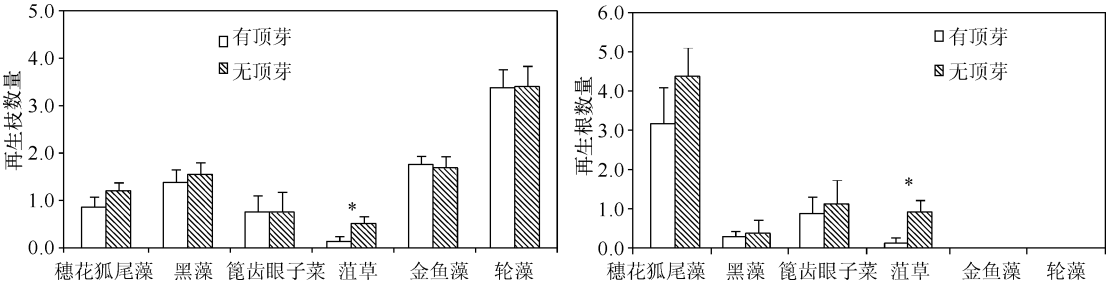

图 1 有顶芽和无顶芽断枝萌生枝和根的数量比较（* 表示显著差异（$P<0.05$））

Fig. 1 Comparison of number of regenerated shoots and roots between fragments with and without apices

2.2 节数和埋藏深度对断枝产生再生枝的影响

断枝节数和埋藏处理显著影响再生枝的发生率（图 2）. 不同节数的穗花狐尾藻和黑藻断枝的再生枝发生率为 62.5% - 100%，然而除 6 节黑藻在 1cm 时能产生再生枝外，两个种的其它节数处理都只能在表层萌生枝芽；篦齿眼子菜和菹草可以在表层、1cm 和 2cm 三个深度发芽，但是其再生枝发生率均低于 50%，且 1 节的断枝基本上不萌发；金鱼藻在表层和 1cm 埋藏处理以及轮藻在表层、1cm 和 2cm 埋藏处理下再生枝发生率超过 87.5%，轮藻在 4cm 埋藏时依然有 12.5% - 50% 的发生率. 穗花狐尾藻、黑藻、金鱼藻和轮藻萌发的再生枝数量随断枝节数增加而显著增加，篦齿眼子菜和菹草则没有明显的响应趋势（图 3）.

2.3 节数和埋藏深度对再生根发生的影响

6 个物种的断枝具有较低的再生不定根发生率（图 4）. 金鱼藻和轮藻在实验期间没有形成不定根，表层的穗花狐尾藻断枝有 50% - 87.5% 的根发生率，5 节和 6 节的黑藻能够形成不定根，篦齿眼子菜和菹草在几个埋藏深度能够产生不定根，但发生率普遍低于 50%. 除 3 节的菹草有较高的根发生率外，对于其它物种而言，5 节以上的断枝显然具有更强的根发生能力. 穗花狐尾藻的根数量随节数增加而显著增加，其它 3 个物种没有明显的增加趋势（图 5）.

3 讨论

研究表明，顶芽对于菹草再生枝和不定根的萌发有显著的抑制作用，这与已有的研究结论是一致的[12]. Jiang 等将这种现象归根于顶端优势，同时指出这种现象可以提高沉水植物在干扰条件下的生存能力[12]. 然而，在我们研究的其它 5 种沉水植物中，顶芽去除对断枝的再生能力没有显著影响. Wu 等的研究表明[11]，带顶芽的穗花狐尾藻和黑藻断枝具有更强的繁殖能力，然而在他们的实验设计中采用的是不同部位的断枝材料，原文作者在讨论中也指出，顶部断枝具有比取自茎中段断枝更多的分生组织是造成两者再生能力差异的原因. 在 Riis 等的研究中[10]，相同长度的带顶芽与不带顶芽的穗花狐尾藻断枝的再生率没有差异，但是带

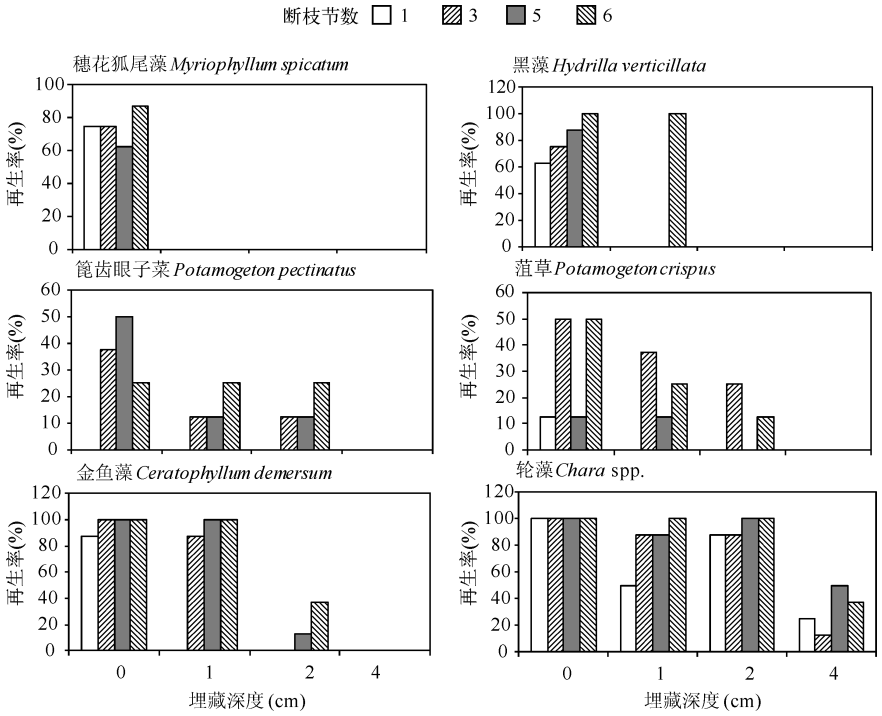

图 2 不同节数的断枝在不同埋藏深度处理下再生枝的发生率

Fig. 2 Percentage regenerated shoots of fragments with different number of nodes under different burial depth treatments

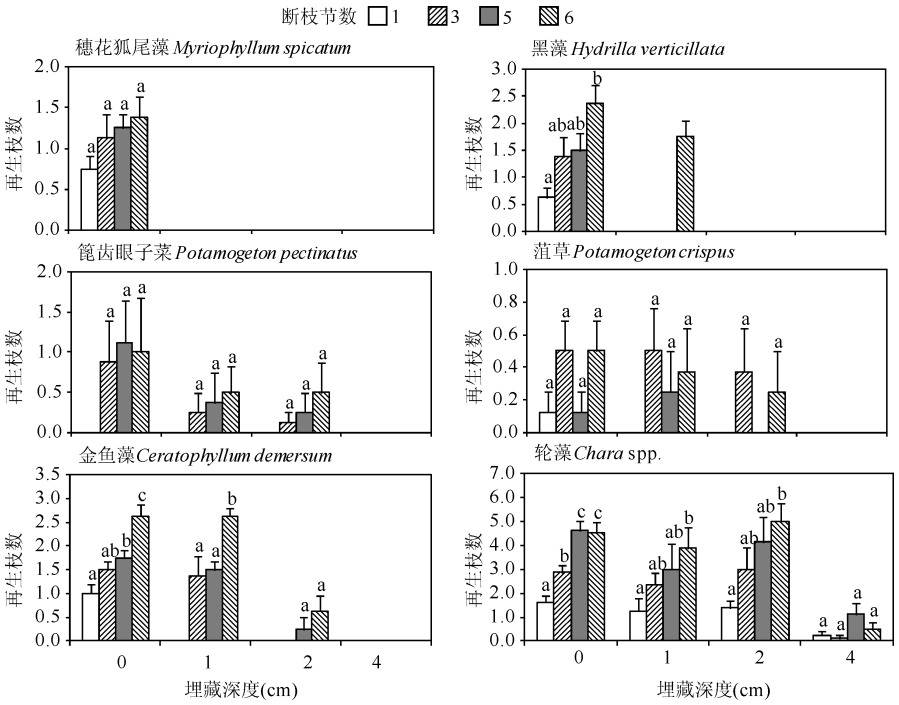

图 3 不同节数和埋藏深度的断枝萌发再生枝的数量(不同字母标注显示显著差异($P<0.05$))

Fig. 3 Mean value of regenerated shoots of fragments with different number of nodes under different burial depth treatments

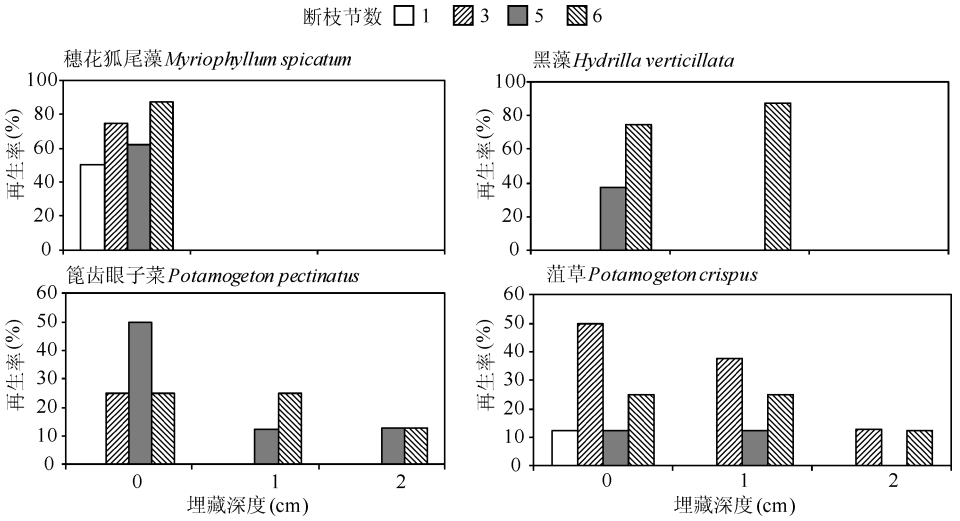

图 4 不同节数的断枝在不同埋藏深度处理下再生根的发生率

Fig. 4 Percentage regenerated roots of fragments with different number of nodes under different burial depth treatments

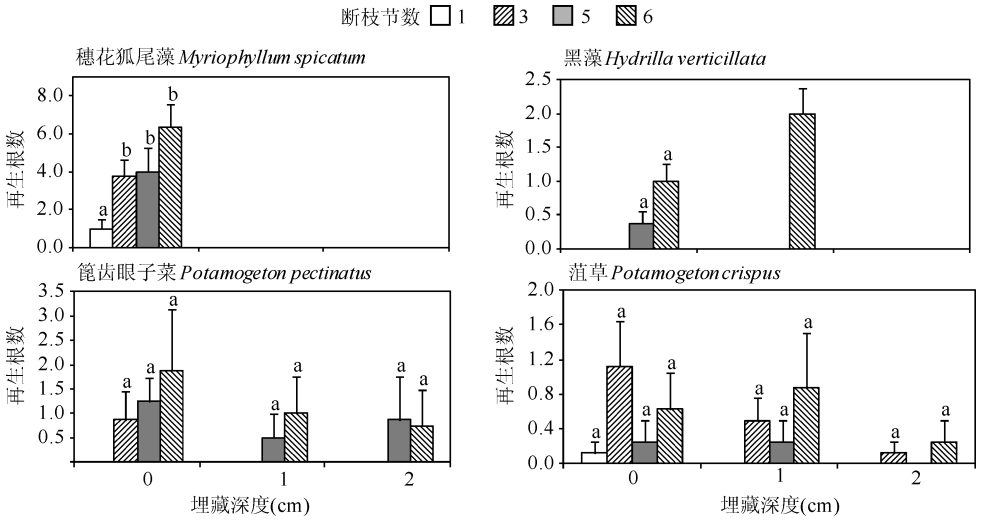

图 5 不同节数和埋藏深度的断枝萌发不定根的数量(不同字母标注显示显著差异($P<0.05$))

Fig. 5 Mean value of regenerated roots of fragments with different number of nodes under different burial depth treatments

顶芽的穿叶眼子菜断枝的再生能力略强于不带顶芽的断枝. 因此在沉水植物中,顶芽对断枝再生的抑制不是普遍存在的现象.

断枝所带有的节的多少,显然会影响断枝内营养和激素的含量,从而影响断枝的再生能力,断枝节数越多,再生能力越强,许多研究已经证实了这个结论[10,12,14]. 本文进行节数实验的目的是希望探索最合适的断枝长度进行断枝繁殖. 综合本研究的结果,尽管除篦齿眼子菜外的其它 5 个种的只具 1 个节的断枝仍具有一定的萌发再生枝的能力,但是在埋藏条件下大部分不能再生;更重要的是,具有 5 个以上节的断枝具有明显更强的不定根再生能力,根的再生有利于沉水植物固着和吸收养分,是断枝繁殖成功的重要标志. 因此,5 个以上节是进行断枝繁殖所必需的.

穗花狐尾藻的断枝在埋藏条件下失去再生能力,小于 5 节的黑藻断枝在埋藏条件下也不萌发,但是 6 节

的黑藻断枝在1cm埋藏条件下有高的再生枝和根的发生率和萌发数.由于本研究的实验设计中没有设置超过6节的处理,尚无法得出是否超过6节是黑藻断枝在埋藏条件下萌发所必需的结论.然而从其它几个物种的结果可以看出,具更多节的断枝在埋藏条件下的再生能力更强.因此,沉水植物断枝在埋藏条件下的再生能力与断枝节数有关.在植被恢复实践中,因为埋藏条件下的断枝不易漂浮,同时可以有效避免遭受草食性动物破坏,具有一定优势.这种情况下,应该考虑适当增加所用断枝的节数.

本文结果证明,不同物种间断枝的再生能力具有很大差异,这与已有的一些研究结论是一致的[10,19].同一物种间枝和不定根的再生能力也存在差异.本研究中,金鱼藻和轮藻具有强的枝再生能力,然而,两者在实验期间都没有形成不定根,这与Wu等[11]和葛绪广等[13]的金鱼藻的断枝实验结果一致.以前的研究也发现*Elodea canadensis*在春季有强的枝再生能力和弱的根再生能力,在秋季则出现相反的格局[19].从更深的层次,这种枝和根再生能力的不平衡也可能与物种本身的生活史策略有关[20],本文不做更深的讨论.

4 参考文献

[1] Scheffer M, Hosper SH, Meijer ML *et al*. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Evolution and Ecology*, 1993, **8**: 275-279.

[2] Barko JW, James WF. Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension. In: Jeppesen E, Søndergaard M, Christoffersen K eds. The structuring role of submersed macrophytes in lakes. New York: Springer, 1998: 197-217.

[3] Hansson LH, Annadotter H, Bergman E *et al*. Biomanipulation as an application of food-chain theory: constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. *Ecosystems*, 1998, **1**(6): 558-574.

[4] Scheffer M. Ecology of shallow lakes. London: Kluwer Academic Publishers, 2001.

[5] 郭友好,黄双全,陈家宽.水生被子植物的繁育系统与进化.水生生物学报,1998,**22**:79-85.

[6] Westcott K, Whillans TH, Fox MG. Viability and abundance of seeds of submerged macrophytes in the sediment of disturbed and reference shoreline marshes in Lake Ontario. *Canadian Journal of Botany*, 1996, **75**: 451-456.

[7] Boedeltje G, Bakker JP, Ter Heerdt GNJ. Potential role of propagule banks in the development of aquatic vegetation in backwaters along navigation canals. *Aquatic Botany*, 2003, **77**: 53-69.

[8] Hay F, Probert R, Dawson M. Laboratory germination of seeds from 10 British species of *Potamogeton*. *Aquatic Botany*, 2008, **88**: 353-357.

[9] Xiao C, Wang XF, Xia J *et al*. Ecological significance of temperature, water level and burial depth for seed germination of two submerged macrophytes. *Aquatic Botany*, 2010, **92**: 28-32.

[10] Riis T, Madsen TV, Sennels RSH. Regeneration, colonisation and growth rates of allofragments in four common stream plants. *Aquatic Botany*, 2009, **90**: 209-212.

[11] Wu ZB, Zuo JC, Ma JM *et al*. Establishing submersed macrophytes via sinking and colonization of shoot fragments clipped off manually. *Wuhan University Journal of Natural Sciences*, 2007, **12**: 553-557.

[12] Jiang J, An S, Zhou C *et al*. Fragment propagation and colonization ability enhanced and varied at node level after escaping from apical dominance in submerged macrophytes. *Journal of Integrative Plant Biology*, 2009, **51**: 308-315.

[13] 葛绪广,王国祥,陆贻超.4种沉水植物断枝再生能力研究.水生态学杂志,2009,**2**: 23-28.

[14] 高 莹,余小敏,刘 杰等.狐尾藻断枝上不定根与芽发生的初步研究.水生生物学报,2007,**31**: 727-731.

[15] Bodeltje G, Bakker JP, Ten Brinke A *et al*. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *Journal of Ecology*, 2004, **92**: 786-796.

[16] Riis T. Dispersal and colonisation of plants in lowland streams: success rates and bottlenecks. *Hydrobiologia*, 2008, **596**: 341-351.

[17] Blindow I. Long and short term dynamics of submerged macrophytes in two shallow lakes. *Freshwater Biology*, 1992, **28**: 15-27.

[18] Van Den Bergm S, Scheffer M, Van Nes E *et al*. Dynamics and stability of *Chara* sp. and *Potamogeton pectinatus* in a shallow lake changing eutrophication level. *Hydrobiologia*, 1999, **408/409**: 335-342.

[19] Barrat-Segretain MH, Bornette G. Regeneration and colonization abilities of aquatic plant fragments: effect of disturbance seasonality. *Hydrobiology*, 2000, **421**: 31-39.

[20] Barrat-Segretain MH, Bornette G, Hering-Vilas-Boas A. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats. *Aquatic Botany*, 1998, **60**: 201-211.