

沉水植物黑藻的拓殖能力和光合荧光特性*

马梦洁 张毅敏^{2,1**} 杨飞² 高汾¹ 丁轶睿¹ 孔明² 李定龙¹

¹常州大学环境与安全工程学院 常州 213164

²环境保护部南京环境科学研究所 南京 210042

摘要 应用直观测量法和水下调制荧光仪,比较分析黑藻 (*Hydrilla verticillata*) 不同长度 (5 cm、10 cm、15 cm) 和不同类型 (有无顶芽) 断枝的再生、生长、定居等拓殖能力以及光合荧光特性. 结果显示,顶芽对黑藻断枝所萌发的新枝数、再生枝干重以及平均不定根长度无显著影响 ($P > 0.05$),而对相对生长速率、相对伸长速率、不定根数量以及根冠比具有显著影响 ($P < 0.05$);由黑藻断枝萌发的新枝数、再生枝干重、相对生长速率、相对伸长速率、不定根数量、平均不定根长度和根冠比均随断枝长度的增加显著增加 ($P < 0.05$). 实验期间,顶芽对各组黑藻断枝的最大量子产率 (F_m/F_v)、快速光响应曲线具有显著影响 ($P < 0.05$);断枝长度对各实验组的 F_m/F_v 影响不显著 ($P > 0.05$),而各组黑藻的快速光响应曲线随断枝长度的增加而增大. 本研究表明含顶芽15 cm的断枝具有较强的生长能力、定居能力、光合能力,有利于快速建群,可作为水生植被恢复与重建的首选. (图5 表3 参30)

关键词 黑藻; 断枝再生; 拓殖能力; 光合特性; 植被恢复与重建

CLC Q17 : X171.4

The propagation ability and photosynthetic fluorescence characteristics of submerged plant *Hydrilla verticillata**

MA Mengjie¹, ZHANG Yimin^{2,1**}, YANG Fei², GAO Fen¹, DING Yirui¹, KONG Ming² & LI Dinglong¹

¹School of Environmental and Safety Engineering, Changzhou University, Changzhou 213164, China

²Nanjing Institute of Environmental Sciences, Ministry of Environmental Protection, Nanjing 210042, China

Abstract This research compared the regeneration, growth, colonization abilities and photosynthetic fluorescence characteristics of different lengths (5 cm, 10 cm, 15 cm) and types (with and without apical tips) of fragments of *Hydrilla verticillata* to study its propagation ability and photosynthetic fluorescence in the application of direct measurement method and diving-pam. The results demonstrated that both fragments with and without tips presented similar numbers and dry weight of regenerated shoots and the same lengths of adventitious roots ($P > 0.05$). However, the RGR, REG, number of adventitious roots, and the root-shoot ratio were significantly different between fragments with and without tips ($P < 0.05$). The number and dry weight of shoots, RGR, RER, the number and length of adventitious roots, and the root-shoot ratio increased significantly with increasing fragment length among all treatments ($P < 0.05$). Additionally, during the experiment, tips showed obvious impact on F_m/F_v and Rapid Light Curves (RLCS) ($P < 0.05$), with The longer fragments showing greater RLCS than the shorter ones ($P < 0.05$). There was no difference of F_m/F_v in the fragments of different lengths ($P > 0.05$). Among all, fragments of 15 cm with tips had greater abilities of growth, colonization and photosynthetics than others, therefore being the best choice for the aquatic plant recovery.

Keywords *Hydrilla verticillata*; regeneration of fragments; propagation ability; photosynthetic fluorescence characteristics; vegetation restoration and rehabilitation

沉水植物是湖泊生态系统的重要初级生产者之一,在维持水生态系统的结构与功能以及生物多样性发挥着不可替代的作用^[1],并且具有净化水质^[2]、抑制藻类生长^[3]等生态功能.但是,近年来,人类活动加剧了水体污染和富营养化的

发生,浮游藻类过量生长,透明度降低,致使沉水植物的数量与多样性锐减,甚至消失.湖泊富营养化及水生植物衰退引起的湖泊生态系统失衡与水质恶化已成为国内外面临的环境难题之一^[4-5].因此,沉水植被的恢复与重建逐步成为水污染综合治理的重要手段^[6-8].国内外许多专家学者^[9-11]围绕沉水植物恢复生长的环境限制因子进行了相关研究,并取得了一些阶段性成果.然而,关于沉水植物本身的繁殖方式对其恢复生长的影响的研究较少.

沉水植物具有多样的繁殖方式,分为有性繁殖和无性繁殖(又称营养繁殖)两大类.然而沉水植物种子产率低及种子萌发受到诸多环境因子的限制,往往以营养繁殖为主.

收稿日期 Received: 2016-02-19 接受日期 Accepted: 2016-04-05

*国家“十二五”水体污染控制与治理科技重大专项(2012ZX07101-007)和江苏省环保科研重点研究课题(2013038)资助 Supported by the Major Science and Technology Program for Water Pollution Control and Treatment of the “12th 5-year-plan” of China (2012ZX07101-007) and the Key Sci-tech Project of Environmental Protection of Jiangsu Province (2013038)

**通讯作者 Corresponding author (E-mail: zym7127@163.com)

营养繁殖体主要有匍匐茎、鳞茎、块茎、根状茎和断枝等。水生植物的茎受到外界因素(风浪、水流、水鸟摄食等)和人类活动的干扰,易产生断枝^[12-14]。据报道,在中小型的浅水湖泊中断枝密度多达1 500枝/1 000 m³^[15],也有研究发现一条荷兰的运河中,每36 m³水容量内能产生24-10 034个植物断枝体^[16]。因此,与种子等繁殖体相比之下,断枝在植物体的传播和繁殖方面发挥了更重要的作用。

轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)属水鳖科,单子叶多年生沉水草本植物,6-8月是快速繁殖期。由于具有较强的适应性,常被选为富营养化湖泊沉水植被恢复工程的先锋物种^[7,17],目前的研究主要集中在抵抗胁迫^[18-19]、净化能力^[20-21]等方面,但在拓殖能力方面的报道较少。我们以黑藻断枝为研究对象,探讨有无顶芽、不同长度断枝的再生能力、定居能力和荧光光合特性,旨在为人工恢复实践中断枝的处理方法提供理论依据,同时为退化湖泊沉水植被快速恢复提供技术支持。

1 材料与方法

1.1 实验材料与设计

实验于2015年7月15日开始,历时45 d,并且整个实验过程在常州大学温室中进行,温度控制在(30±2)℃。

实验所用的黑藻取自高邮水生植物种植基地。选取无病虫害、无损伤的黑藻,用自然水洗去附着的藻类和泥沙。然后,将黑藻切成6个不同类型断枝,分别为含顶芽15 cm、10 cm、5 cm,不含顶芽15 cm、10 cm、5 cm。具体的断枝情况见表1。各种断枝均取15枝种植于上口口径16 cm、下口径10 cm、高12.5 cm,并铺有9 cm厚的漏湖底泥的小花盆内,每种断枝均做3组重复,共18个花盆;将小花盆置于容积为100 L白色塑料桶内。每个桶内放置3个花盆(1物种×1断枝处理),共6个塑料桶,并往水桶蓄水,水深为70 cm。实验底泥(总氮1.752 g/kg,总磷0.936 g/kg)取自漏湖;实验用水为自然水与漏湖水(30:1)的混合水,总氮、总磷的含量分别为0.455、0.037 mg/L。

表1 黑藻各类断枝的初始情况

Table 1 Initial situation of *Hydrilla verticillata* fragments

种类 Type	断枝类型 Type of fragment	断枝长度 Length of fragment (l/cm)	初始鲜重 Initial fresh weight (m/g)	初始节数 Initial number of nodes
黑藻 <i>Hydrilla</i> <i>verticillata</i>	含顶芽 With tips	15	1.201	22
		10	0.803	15
		5	0.672	8
	不含顶芽 Without tips	15	1.009	15
		10	0.633	12
		5	0.522	4

1.2 测试指标与方法

1.2.1 生长指标测定 实验进行45 d后,收获植株,分别统计株高、总生物量、地上部分生物量、地下部分生物量、再生枝数、不定根数及平均长度。然后,把植株置于60℃的烘箱中恒温烘干48 h,待恒定后称重,得到干重。利用公式(1)、(2)和(3)分别计算相对生长速率(RGR)、相对伸长速率(RER)和根冠比。

$$\text{RGR} = (\ln W_2 - \ln W_1) / t \quad (1)$$

$$\text{RER} = (\ln h_2 - \ln h_1) / t \quad (2)$$

$$\text{根冠比} = \text{地下部分生物量} / \text{地上部分生物量} \quad (3)$$

式中, W_1 为初始生物量(g), W_2 为结束时生物量(g); h_1 为初始株高(cm), h_2 为结束时株高(cm); t 为时间(d)。

1.2.2 光合荧光参数测定 断枝自培养起,分别于第7天(实验初期)和第35天(实验后期)时利用水下饱和脉冲荧光仪DIVING-PAM(德国WAIZ公司)原位测定叶绿素参数。

(1)最大量子产率:测定于5:30-6:30进行,叶片经暗适应10 min后,打开调制测量光(0.15 μmol m⁻² s⁻¹),测得初始荧光产量 F_0 ,随后启动饱和脉冲(1 000 μmol m⁻² s⁻¹),得到叶最大荧光产量 F_m ,每组重复3次。根据 F_m 和 F_0 可计算出PSII的最大量子产率 $F_v/F_m = (F_m - F_0)/F_m$ 。(2)快速光响应曲线:测定于上午10:30-11:30进行,光化光强度梯度为0、39、102、192、325、485、664、979、1 324 μmol m⁻² s⁻¹,每个强度的光化光照射10 s,两次光化光间隔20 s。根据PSII实际量子产量 $(F_m - F_0)/F_m'$ 和光合有效辐射,计算出光合电子传递速率 $\text{ETR} = (F_m - F_0) / F_m' \times \text{PAR} \times 0.84 \times 0.5$,最后绘出ETR平均值的快速光曲线。

1.2.3 快速光曲线拟合 采用origin9.0软件进行光曲线拟合。曲线拟合采用最小二乘法,快速光曲线的拟合采用Platt^[22]、Palph^[23]等提出的方程,其方程式如下:

$$r\text{ETR}_m = r\text{ETR}_m (1 - e^{-\frac{\alpha \cdot \text{PAR}}{r\text{MTR}_m}}) \cdot e^{-\frac{\beta \cdot \text{PAR}}{r\text{MTR}_m}}$$

式中, $r\text{ETR}_m$ 为无光抑制时的最大潜在相对电子传递速率; α 为 $r\text{ETR}$ -PAR曲线的初始斜率,反映植物对光能的利用能力;

β 为光抑制参数。由此可以得出半饱和光强: $E_k = \frac{r\text{MTR}_m}{\alpha}$ 。

1.3 数据分析

实验数据均取平均值,采用双因素方差分析(Two-way AVOAN)检验有无顶芽和不同长度处理间的差异显著性,获得 F 值和 P 值。所有统计通过SPSS软件完成, $P > 0.05$ 为差异不显著, $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著。

2 结果与分析

2.1 黑藻断枝的形态描述

在温室条件下,各种黑藻断枝的生物量、株高、枝数、根数均有不同程度的增加,但是各种断枝不定根和新芽的发生方式有所不同。含顶芽的断枝按其顶芽方向继续生长且株高不断增长,顶节以下茎段具有腋芽的茎节处形成新芽和不定根,但长出新芽的侧枝的长度基本保持不变,在3-5 cm左右。不含顶芽的断枝新增个体主要依靠叶腋处的枝条顶端分生组织分化产生侧芽原基,然后进一步长成侧芽,逐渐伸长,形成新的植株并且在其形态学下端的愈伤组织突起处形成较多的不定根,向下生长,扎入土中。然而,其断枝主干不再生长,颜色逐渐变为棕红色,继而变为褐色而死亡。不同长度的断枝上形成的根和芽长势也有明显差别。实验过程中发现较长的断枝首先在其形态学下端的腋芽处长出不定根和新芽,而且长的断枝形成的根较短的断枝更长且粗壮。

2.2 不同类型黑藻断枝的再生能力比较

含顶芽断枝与无顶芽断枝萌发的再生枝数和再生枝干

重差异不显著 ($P > 0.05$) (表2), 实验结束时, 无顶芽15 cm断枝所萌发的再生枝数、再生枝干重达2.2枝/株、0.018 g/枝, 分别是含顶芽15 cm的1.1倍、1.2倍 (图1a、图1b)。说明断枝类型对黑藻的再生能力无较大影响。然而有无顶芽显著影响了相对生长速率RGR ($P = 0.022$) 和相对伸长速率RER ($P = 0.017$) (表2)。与不含顶芽断枝相比, 具顶芽断枝具有较高的相对伸长速率和相对生长速率, 如含顶芽5 cm断枝相对伸长率和生长速率分别是不含顶芽5 cm断枝的1.9倍和2倍。随着断枝长度的增加, 再生枝数、再生枝发生率、相对伸长速率和相对生长速率均显著增大 ($P < 0.01$) (图1c、图1d)。

2.3 不同类型黑藻断枝的定居能力比较

由图2可以看出, 具顶芽黑藻断枝所生的不定根数量显著大于无顶芽断枝 ($P = 0.032$), 但平均不定根长和根冠比度略高于不含顶芽断枝, 差异性不显著 ($P > 0.05$)。含顶芽15

cm、10 cm和5 cm断枝的不定根数量为9.3根/株、7.3根/株和5.3根/株, 分别是不含顶芽15 cm、10 cm、5 cm断枝的1.55倍、1.46倍和1.4倍。随着断枝长度的增加, 不定根数量、平均不定根长度和根冠比均显著增大 ($P < 0.01$)。就含顶芽黑藻断枝而言, 15 cm断枝萌发的不定根数量、平均不定根长度和根冠比分别是5 cm断枝的1.85倍、2.37倍和1.82倍。

2.4 不同类型黑藻断枝的光合荧光特性比较

实验第7天, 不同断枝类型对最大量子产率 F_v/F_m 具有显著影响 ($P < 0.05$), 与具顶芽断枝相比, 不具顶芽断枝的 F_v/F_m 值下降了12.7%-20.8% (图3a)。 F_v/F_m 值随着断枝长度增长而增大, 但差异不明显。就具顶芽断枝而言, 5 cm断枝 F_v/F_m 值是15 cm的96.68%。实验第35天时, 6种类型断枝的 F_v/F_m 值在0.754-0.789间浮动, 无明显变化 (图3b)。

6种断枝的RLCS变化显著 (图4)。利用Platt、Palph等提

表2 断枝类型、长度及其交互作用对黑藻的生长及定居能力方差分析结果
Table 2 Results of ANOVA of effect of fragment type, length, and their interaction on the growth and colonization abilities of *Hydrilla verticillata*

因变量 Dependent variable	断枝类型 (有无顶芽) Type of fragment (with or without apical tips)		断枝长度 Length of fragment		断枝类型×断枝长度 Type of fragment×length of fragment	
	F	P	F	P	F	P
再生枝数 Number of regenerated shoots	2.634	0.054*	14.294	0.003**	0.061	0.808
再生枝干重 Dry biomass of regenerated shoots	1.230	0.062*	20.557	0.000**	1.714	0.213
相对伸长速率 Relative elongation rate	7.021	0.017*	14.759	0.000**	29.895	0.001**
不定根数量 Number of adventitious roots	4.369	0.032*	8.482	0.003**	26.333	0.000**
平均不定根长度 Average length of adventitious root	2.153	0.162	47.876	0.000**	1.447	0.273
根冠比 root / shoot ratio	10.566	0.048*	40.283	0.000**	2.773	0.109

* $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

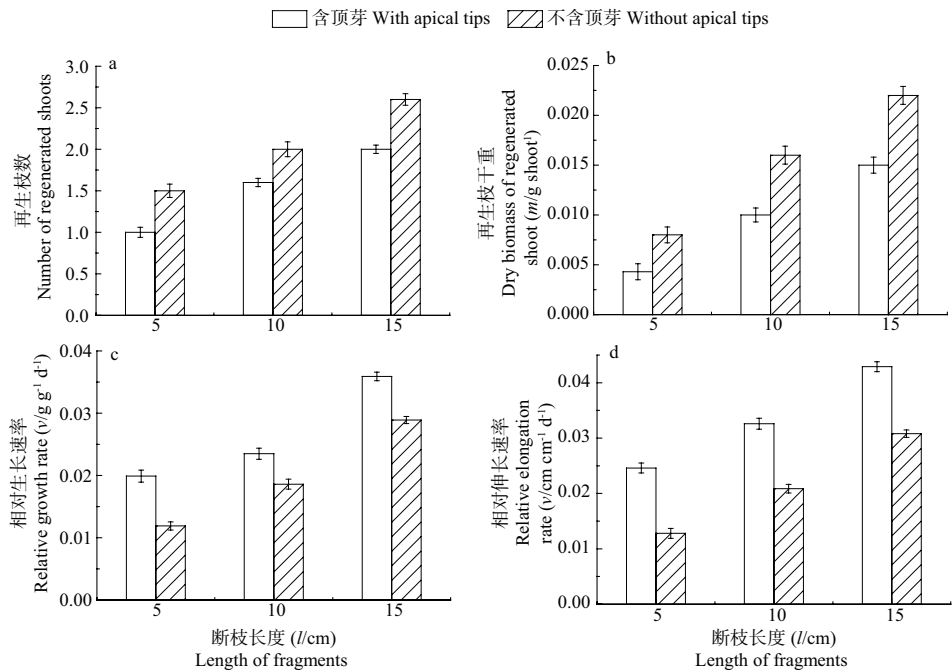


图1 不同类型黑藻断枝的生长和再生情况。
Fig. 1 Growth and regeneration of different types of *Hydrilla verticillata* fragments.

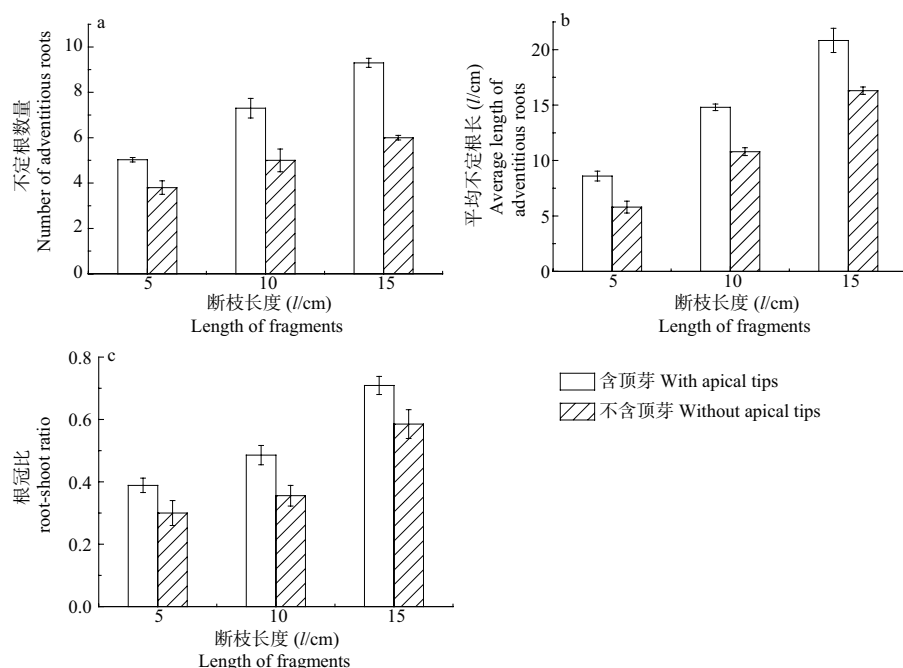


图2 不同类型黑藻断枝的定居情况。

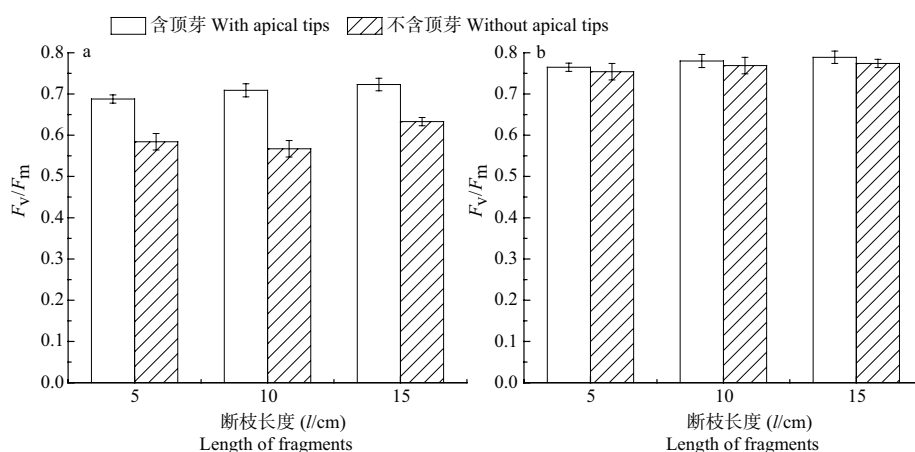
Fig. 2 Colonization of different types of *Hydrilla verticillata* fragments.

图3 不同类型黑藻断枝的最大量子产率。图a、b分别是第7天和35天的最大量子产率。

Fig. 3 The F_v/F_m of different types of *Hydrilla verticillata* fragments. Fig. a and b show the F_v/F_m of 7th and 35th days respectively.

出的方程进行光响应曲线拟合获得了一系列反映光合能力的参数。从表3可知, $rETR_m$ 、 α 、 E_k 随着断枝长度的增长而显著增大 ($P < 0.05$), 15 cm断枝的 $rETR_m$ 、 α 、 E_k 值分别是5 cm断枝的2.04、1.40、1.45倍。还发现除5 cm断枝外, 具顶芽断枝的 $rETR_m$ 、 α 、 E_k 显著大于无顶芽断枝 ($P < 0.05$)。这说明带顶芽且较长断枝具有较高的捕光能力、光合效率以及耐受光能力。

2.5 最大相对传递速率与植株生长特性的相关性分析

$rETR_m$ 为无光抑制时的最大潜在相对电子传递速率, 反映了植物的光合效率。6种断枝 $rETR_m$ 与植株生长特性的相关性分析显示: $rETR_m$ 随植物干重和根冠比的增加而增大 ($R^2 = 0.9018$, $R^2 = 0.899$) (图5)。 $rETR_m$ 越高, 则越有利于光合产物的积累, 从图5b可知, 含顶芽15 cm的根冠比均大于其余5种断枝, 说明光合产物倾向于在根的积累。

3 讨论

内在机制自动脱落、自然环境干扰 (风浪、水流、水鸟摄食等) 和人为干扰 (收割) 产生长度不同以及有或无顶芽的断枝, 具有无性繁殖体的作用。有研究发现, 新形成的溪流河床上80%的植物个体来源于断枝繁殖^[15], 并且由断枝形成的植株比实生植株具有更强的抗逆境能力^[24], 因此断枝在水生植物种群的繁衍和扩散中起到了重要的作用。断枝的繁殖能力的差异, 一方面受环境因素的影响, 另一方面不同断枝类型和长度对其繁殖能力也有较大的影响。

3.1 不同类型黑藻断枝的再生定居状况分析

植物是否能快速定居、拓殖是植物成功占据生境和恢复生长的关键。实验发现, 具顶芽黑藻断枝的相对生长速率、相对伸长速率、根冠比均高于相同长度不具顶芽断枝,

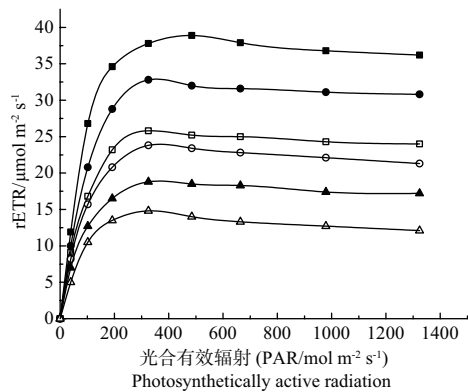


图4 不同类型黑藻断枝的快速光响应曲线。■: 含顶芽15 cm; □: 不含顶芽15 cm; ●: 含顶芽10 cm; ○: 不含顶芽10 cm; ▲: 含顶芽5 cm; △: 不含顶芽5 cm。

Fig. 4 The RLCS of different types of *Hydrilla verticillata* fragments. ■: 15cm of fragment with apical tips; □: 15cm of fragment without apical tips; ●: 10cm of fragment with apical tips; ○: 10cm of fragment without apical tips; ▲: 5cm of fragment with apical tips; △: 5cm of fragment without apical tips.

而具顶芽断枝比无顶芽断枝的再生分枝能力较弱,这与前人对其他物种的研究结果相一致,如带有顶芽的伊乐藻断枝的相对生长速率是相同节数无顶芽断枝的1.6倍^[25],顶芽对于菹草再生枝和不定根的萌发有显著的抑制作用^[26]。在实验过程中也发现了不含顶芽的断枝依靠地上茎具有腋芽的分节处发芽生根,形成新植株,而不含腋芽和顶芽断枝则无法生存下来。有或无顶芽导致断枝生长特征产生差异的这种现象归根于顶端优势。植物的顶端是内源生长激素的主要产生部位,而且生长激素的极性运输,即形态学上端运向形态学下

端,进入侧芽,高浓度的生长激素会抑制根部的细胞分裂素合成和促进细胞分裂素的代谢,从而抑制了侧芽的生长,有研究指出这种顶端优势现象可以提高沉水植物在干扰条件下的生存能力^[27]。然而,去除顶芽导致了顶端优势解除,消除了高浓度生长激素对侧芽的消极作用,促进了细胞分裂素的合成,并向地上部分运输,则表现出了较强的再生分枝能力。但是,也有研究得到了相反的结论,认为顶部断枝比自茎中段断枝具有更强的再生能力^[28]。之所以顶部断枝具有较高的繁殖能力,是因为其具有比中段断枝更多的分生组织。

断枝不仅是水分、营养物质的传输通道,而且是储存能量、营养物质的重要器官。断枝长短会显然影响断枝体内营养和激素的含量,从而影响了断枝的再生能力和定居能力,断枝越长,其再生能力和定植能力越强^[29]。本研究发现,断枝长度对黑藻断枝的再生分枝数、再生分枝干重、相对生长速率、相对生长速率、再生根数、根长及根冠比具有显著的影响,且随着断枝长度增长而增大。5 cm断枝大部分节埋入底泥中,缺乏氧气和光照,难以进行新陈代谢,从而难以形成新芽和根系,表现较低的再生能力和定居能力。以往也有研究表明,水生植物不同长度的断枝会影响其生根和再生能力,如两种狐尾藻植物的总生物量、分枝数、不定根数量随断枝长度的增加而增大^[25];挺水植物也得到了相似的结论,含有4个节薹菜的生物量、株高、分株数分别是含2个节薹菜的2倍、2.2倍和1.8倍。

3.2 不同类型黑藻断枝的光合荧光特性分析

叶绿素荧光参数是反映植物光合作用与环境因子之间关系的内在探针,并能反映激发能传递、光能转化以及光化

表3 黑藻叶片的快速光响应曲线参数拟合结果
Table 3 Parameter values of RLCS of *Hydrilla verticillata*

断枝种类 Type of fragment		最大相对传递速率 Maximum relative transfer rate (rETR _m /μmol m ⁻² s ⁻¹)	α	半饱和光强 Half saturated light intensity (E _k /μmol m ⁻² s ⁻¹)
含顶芽 With apical tips	15 cm	32.904 ± 1.663 ^a	0.353 ± 0.003 ^a	93.212 ± 5.668 ^a
	10 cm	26.729 ± 1.587 ^b	0.281 ± 0.001 ^b	90.455 ± 1.667 ^b
	5 cm	18.212 ± 1.209 ^c	0.264 ± 0.002 ^c	68.181 ± 2.706 ^c
不含顶芽 Without apical tips	15 cm	25.025 ± 2.446 ^b	0.273 ± 0.006 ^b	88.967 ± 3.220 ^a
	10 cm	20.346 ± 1.305 ^c	0.270 ± 0.004 ^b	78.455 ± 3.074 ^b
	5 cm	16.089 ± 1.104 ^c	0.250 ± 0.005 ^c	64.233 ± 3.424 ^c

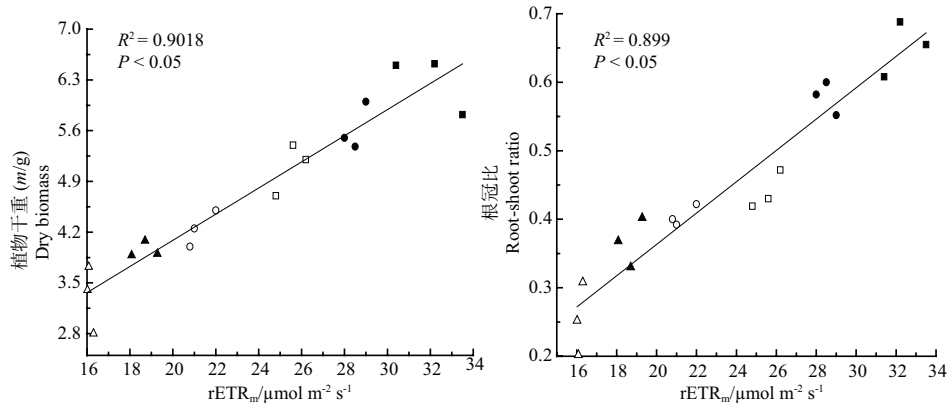


图5 黑藻断枝最大相对电子传递速率与植株干重及根冠比的相关关系。■: 含顶芽15 cm; □: 不含顶芽15 cm; ●: 含顶芽10 cm; ○: 不含顶芽10 cm; ▲: 含顶芽5 cm; △: 不含顶芽5 cm。

Fig. 5 Relationships of rETR_m with dry biomass and root-shoot ratio. ■: 15 cm of fragment with apical tips; □: 15 cm of fragment without apical tip; ●: 10 cm of fragment with apical tips; ○: 10 cm of fragment without apical tips; ▲: 5 cm of fragment with apical tips; △: 5 cm of fragment without apical tips.

学反应等光合作用的初始反应过程。最大量子产量 (F_v/F_m) 是植物光合系统II (PSII) 反应中心处于开放态时的量子产量, 代表植物在最适状态下光合作用光化学反应效率的情况。当植物受到环境胁迫时, 其值将显著降低^[27]。本研究中, 生长初期时, 由于含顶芽15 cm断枝具有较强的生长能力、定居能力, 使株高增加较快, 不定根数量较多, 能快速生长成为植株, 保证了多数叶片生长至水面, 获得充足的阳光, 导致 F_v/F_m 值较大, 而5 cm断枝大部分节埋入底泥中, 缺乏光照, 难以进行光合作用, F_v/F_m 值较低。说明在生长初期, 不同断枝类型对黑藻的 F_v/F_m 影响较大, 到了生长后期, 各实验组的 F_v/F_m 差异很小, 这与已有的结论一致, 说明了黑藻并未受到环境因子的胁迫影响。

快速光响应曲线 (RLCS) 是植物PSII中电子传递速率随光强的变化曲线, 反映了植物叶片的实际光化学效率。RLCS的初始斜率反映了叶片捕光能力的高低; $rETR_{max}$ 是植物在无光抑制时的最大潜在相对电子传递速率, 反映了植物的最大光合速率; 饱和光强反映了植物的耐受光能力。本研究中, 由于无顶芽5 cm断枝的伸长率相对比具顶芽15 cm断枝小, 因此5 cm断枝的大部分叶片在整个实验期间的均处于水下40 cm以下, 所受到光照相对较少, 使初始斜率、 $rETR_m$ 、饱和光强下降, 因此含顶芽长断枝具有较高的捕光能力、光合效率以及耐受光能力。

3.3 最大相对电子传递速率 $rETR_m$ 与植株干重及根冠比的相关性分析

$rETR_m$ 反映了植物的光合能力, 植物生物量的增加依赖于植株叶片的光合效率的改善。光合能力强的植物在生长上占有优势, 即 $rETR_m$ 越大, 越有利于光合作用产物的积累, 本研究也得到了相同的结论, 15 cm具顶芽断枝的 $rETR_m$ 较高, 其再生能力优于另外5种断枝 (图5)。光合产物在植物不同器官的分配不仅受光照、水分、温度、 CO_2 浓度等环境因子的影响, 还受到植物个体发育水平的影响, 即由于植物器官的相对生长速率随生长阶段的不同发生变化, 导致光合产物分配格局改变^[30]。比如光合产物在生殖器官的分配比例高, 有利于提高结实率; 在营养器官的比例大, 则能获得更多的养分。本研究中, 6种断枝所处环境相同, 主要受个体发育水平的影响。含顶芽15 cm的黑藻根冠比较大, 增加了光合产物向地下部分的分配来汲取养分, 则有利于黑藻的定居和扩繁, 能更好地抵御水流的冲击。

4 结论

综上所述, 沉水植物黑藻含顶芽断枝且长断枝比不含顶芽短断枝具有更强的生长能力、定居能力及光合能力。沉水植被是否能快速定居、拓殖是恢复退化湖泊生态系统的关键。因此, 恢复沉水植被的实践工程在允许的条件下尽可能移植含顶芽长断枝, 有利于快速形成群落。

参考文献 [References]

- 1 Steffen K, Becker T, Herr W, Leuschner C. Diversity loss in the macrophyte vegetation of northwest German streams and rivers between

- the 1950s and 2010 [J]. *Hydrobiologia*, 2013, **713** (1): 1-17
- 2 Robyn L, Jane M, Belinda J. Outcomes of submerged macrophyte restoration in a shallow impounded, eutrophic river [J]. *Hydrobiologia*, 2015, **28**: 1-14
- 3 纪海婷, 谢冬, 周恒杰, 安树青. 沉水植物浸提液组分对三种常见附植藻类生长的影响[J]. 生态学杂志, 2015, **34** (2): 445-453 [Ji HT, Xie D, Zhou HJ, An SQ. Influences of chemical components of water extracts from submerged macrophyte leaves on the growth of three common epiphytic algae [J]. *Chin J Ecol*, 2015, **34** (2): 445-453]
- 4 Adam J, Joe M, John N, Frings P, Daniel R, Jonh A. Diatom floristic change and lake paleoproduction as evidence of recent eutrophication in shallow lakes of the midwestern USA [J]. *J Paleolimnol*, 2015, **53** (1): 17-34
- 5 Walter K, Dodds W, Bouska W, Jeffrey L, Tyler J, Kristen L, Alyssa J, Joshua T, Darren J. Eutrophication of U.S. freshwater: analysis of potential economic Damages [J]. *Environ Sci Technol*, 2009, **43** (1): 12-19
- 6 黄峰, 李勇, 潘继征, 李文朝, 陶花. 冬春季富营养化湖泊中沉水植被重建及净化效果[J]. 环境科技, 2010, **25** (4): 13-16 [Huang F, Li Y, Pan JZ, Li WZ, Tao. Restoration and purification of submerged macrophytes in eutrophic gehu lake during winter and spring [J]. *Environ Sci Technol*, 2010, **25** (4): 13-16]
- 7 Penning W, Dudley B, Mjeld M, Hellsten S, Hanganu J, Kolada A. Using aquatic macrophyte community in-dices to define the ecological status of European lakes [J]. *Aquat Ecol*, 2008, **4**: 253-264
- 8 Haterd R, Heerdt G. Potential for the development of submerged macrophytes in eutrophicated shallow peaty lakes after restoration measures [J]. *Hydrobiologia*, 2007, **584**: 277-290
- 9 杨飞, 林超, 张毅敏, 王晋. 水体浊度对马来眼子菜和菹草生长的影响[J]. 环境工程学报, 2015, **9** (2): 507-512 [Yang F, Lin C, Zhang YM, Wang J. Influence of water turbidity on growth of *Potamogeton malaianus* and *Potamogeton crispus* [J]. *Chin J Environ Eng*, 2015, **9** (2): 507-512]
- 10 Qing Y, Hong ZW, Yan L, Jian CS, Xiao ML, Erik J, Hai JW. Effects of high nitrogen concentrations on the growth of submersed macrophytes at moderate phosphorus concentrations [J]. *Water Res*, 2015, **83**: 385-395
- 11 Xiang B, Kai NC, Hai GZ. Impact of water depth and sediment type on root morphology of the submerged plant *Vallisneria spiralis* [J]. *J Freshwater Ecol*, 2015, **30** (1): 75-84
- 12 Santamaria L. Why are most aquatic plants widely distributed? Dispersal, clonal growth and small scale heterogeneity in a stressful environment [J]. *Acta Oecol*, 2002, **23**: 137-154
- 13 Smith M. Vegetative spread of urasian watermilfoil colonies [J]. *J Aquat Plant Manage*, 1997, **35**: 63-68
- 14 Riis T, Sand-Jensen K. Dispersal of plant fragments in small streams [J]. *Freshwater Biol*, 2006, **51**: 274-28
- 15 Riss T. Dispersal and colonization of plants in lowland stream: success rates and bottlenecks [J]. *Hydrobiologia*, 2008, **596**: 341-351
- 16 Bodeltje G, Bakker J, Brinke A, Groenendaal J, Soesbergen M. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported [J]. *J Ecol*, 2004, **92**: 786-796
- 17 Juan W, Yan RD, Sheng YR, Nan XC, Fei Z, Shui PC. Acclimation

- of *Hydrilla verticillata* to sediment anoxia in vegetation restoration in eutrophic waters [J]. *Ecotoxicology*, 2015, **24**: 2181-2189
- 18 Umetsu CA, Evangelista HBA, Thomaz SM. Colonization, regeneration potential and growth rates of fragments of the exotic aquatic macrophyte *Hydrilla verticillata* [J]. *Aquat Biol*, 2012, **16**: 197-202
 - 19 郭俊秀, 许秋瑾, 金相灿, 扈学文, 李涵. 不同质量浓度对穗花狐尾藻和轮叶黑藻生长的影响[J]. 环境科学学报, 2009, **29** (1): 118-123 [Guo JX, Xu QJ, Jin XC, Hu XW, Li H. Effect of phosphorus concentration on growth of *Myriophyllum spicatum* and *Hydrilla verticillata* [J]. *Acta Sci Circumst*, 2009, **29** (1): 118-123]
 - 20 邵霓珍, 郭思岩, 王颖. 黑藻对城市河道水质的净化作用[J]. 环境工程技术学报, 2015, **5** (2): 149-154 [Shao NZ, Guo SY, Wang Y. Simulation test of purification effect of *Hydrilla verticillata* in urban rivers [J]. *J Environ Eng Technol*, 2015, **5** (2): 149-154]
 - 21 李国新, 张丹丹, 颜昌宙, 薛培英. 轮叶黑藻对铅的吸附特征及生物吸附机理研究. 中国环境科学, 2011, **31** (8): 1327-1333 [Li GX, Zhang DY, Yan CZ, Xue PY. Characterization and mechanism studies on biosorption of lead onto *Hydrilla verticillata* [J]. *China Environ Sci*, 2011, **31** (8): 1327-1333]
 - 22 Platt T, Gallegos CL, Harrison WG. Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of marine phytoplankton [J]. *J Mar Res*, 1980, **38**: 687-701
 - 23 Ralph PJ, Gademann R. Rapid light curves: a powerful tool to assess photosynthetic activity [J]. *Aquat Bot*, 2005, **82**: 222-237
 - 24 周洁, 王东. 狐尾藻属狭域种和广布断枝的生长与再生能力比较研究[J]. 水生生物学报, 2012, **36** (22): 316-321 [Zhou J, Wang D. Survival strategies of stem fragments in narrow endemic and widespread plants of the aquatic genus *Myriophyllum* [J]. *Acta Hydrobiol Sin*, 2012, **36** (22): 316-321]
 - 25 马剑敏, 胡灵卫, 胡倩如, 张永静, 靳萍, 靳同霞, 马慧颖. 伊乐藻和黑藻断枝根和芽的发生及生长研究[J]. 水生生物学报, 2010, **34** (3): 526-532 [Ma JM, Hu LW, Hu QR, Zhang YJ, Jin P, Jin TX, Ma HY. Regeneration of fragments of *Elodea Nuttallii* and *Hydrilla verticillata* [J]. *Acta Hydrobiol Sina*, 2010, **34** (3): 526-532]
 - 26 王海滨, 鲁静, 刘贵华. 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[J]. 湖泊科学, 2011, **23** (1): 61-66 [Wang HB, Lu J, Liu GH. Effects of apical tip, node number and burial depth on fragment regeneration of six submerged plants [J]. *J Lake Sci*, 2011, **23** (1): 61-66]
 - 27 Jiang JH, An SQ, Zhou CF, Guan BH, Sun ZY, Cai Y, Liu FD. Fragment propagation and colonization ability enhanced and varied at node level after escaping from apical dominance in submerged macrophytes [J]. *J Integr Plant Biol*, 2009, **51**: 308-315
 - 28 Xie D, Yu D. Size-related auto-fragment production and carbohydrate storage in auto fragment of *Myriophyllum spicatum* L. in response to sediment nutrient and plant density [J]. *Hydrobiologia*, 2011, **658**: 221-231
 - 29 吴晓东, 王国祥, 魏宏农, 杭子清. 不同收割强度对菹草生长和光合荧光特性的影响[J]. 湖泊科学, 2012, **24** (5): 732-738 [Wu XD, Wang GX, Wei HN, Hang ZQ. Effect of harvesting intensity on the growth and photosynthetic fluorescence characteristics of *Potamogeton crispus* [J]. *J Lake Sci*, 2012, **24** (5): 732-738]
 - 30 Müller I, Schmid B, Weiner J. The effect of nutrient availability on biomass allocation patterns in 27 species of herbaceous plants [J]. *Perspect Plant Ecol Evol Syst*, 2000, **3**: 115-127