

DOI: 10.3724/SP.J.1035.2010.00525

伊乐藻和黑藻断枝根和芽的发生及生长研究

马剑敏^{1,2} 胡灵卫¹ 胡倩如¹ 张永静¹ 靳萍¹ 靳同霞¹ 马慧颖¹

(1. 河南师范大学生命科学学院, 新乡 453007; 2. 河南省环境污染控制重点实验室, 新乡 453007)

摘要: 为了解外来种伊乐藻的无性繁殖力、评价其生态安全性, 采用插植方式比较研究了伊乐藻(*Elodea nuttallii*)和本土种黑藻(*Hydrilla verticillata*)两种沉水植物不同节数(1至4节)和不同节位断枝的不定根和新芽的发生及生长情况。通过室内4周的3次平行实验, 结果表明: 两者顶芽段均有形成不定根继而形成新植株的能力, 而顶芽以下茎段只有本身具有腋芽的断枝才有形成新芽和不定根的能力。两者具相同节数的断枝形成不定根的百分率及根、芽长度, 以具顶芽断枝的均明显高于不具顶芽断枝的, 具顶芽四节断枝的不定根生成率最高达到90%以上。不具顶芽断枝形成新芽和不定根的百分率及长度随着断枝节数的增加均呈显著递增趋势, 每类断枝的发芽率显著大于其生根率; 伊乐藻和黑藻枝条一般分别每7节和5节具有一个腋芽, 只有具腋芽断枝才能存活, 因此, 对不具顶芽断枝, 7节和5节分别是其形成新苗所需的最短断枝长度。根和芽的长度随节位的下降大致呈递增的趋势。但是节数对形成根、芽的影响显著大于节位的影响。具顶芽断枝的顶芽的增长量和具顶芽4节断枝的生物量增量伊乐藻的高于黑藻, 其余指标伊乐藻均显著低于黑藻。伊乐藻断枝的繁殖力总体上低于黑藻。

关键词: 伊乐藻; 黑藻; 断枝; 节数; 节位; 无性繁殖

中图分类号: Q945.79, Q948.8 文献标识码: A 文章编号: 1000-3207(2010)03-0525-08

伊乐藻(*Elodea nuttallii*)和黑藻(*Hydrilla verticillata*)同为水鳖科草本沉水植物, 两者有相似的营养体形态和生长方式^[1], 都具有较强的无性繁殖和定居能力^[2-4], 能在多种生境存活, 可凭其强势的断枝无性繁殖能力迅速扩展种群^[5], 竞争力较强。两者随竞争期长短的不同, 表现出相异的竞争模式; 短期内黑藻的较大个体、高位冠层、高的根冠比使它表现出优于伊乐藻的竞争能力, 从而抑制伊乐藻的生长。而从整个生活史看, 伊乐藻优越的耐寒性、营养体的越冬方式, 使它在冬春时空竞争中拥有明显优势, 从而取代黑藻生长^[6]。Kunni^[7]在对伊乐藻季节生长及形态构建的研究中, 也认为伊乐藻的耐寒性、营养体的越冬方式是使其在同其他沉水植物的竞争中占有优势。

黑藻尽管在有些国家成为有害杂草, 但在我国得到了很好的利用^[8]。而伊乐藻原产北美, 19、20世纪先后被引入欧洲及日本等国家和地区, 并很快

取代其他物种成为当地的优势种^[5,7,9]。20世纪80年代经日本将伊乐藻雄性植株引入我国后, 在水产养殖和水环境生态修复中广泛利用^[10-12], 造成人为扩散强度大的现状。2002年伊乐藻在我国东太湖就已经成为主要的建群种之一, 分布面积达东太湖植被总面积的30%以上^[13]。由此可见它是一种具有较高生态安全风险的物种。伊乐藻在我国的分布面积正逐步增大, 但关于其生态安全性的研究却十分薄弱。

生物入侵机制的主要研究内容之一是入侵种的繁殖特性对其在新栖息地建立种群中的重要作用^[14]。营养繁殖是伊乐藻在我国的唯一繁殖方式, 而且是靠其茎枝上产生不定根和腋芽萌发形成新苗。在生长季节, 伊乐藻的断枝可随水流漂移, 并能在水中形成不定根。若不定根着泥或缠绕在支持物上, 就能形成固定生长的新植株, 这是伊乐藻自动扩大分布范围的主要方式^[1,5,9,15]。

收稿日期: 2009-01-22; 修订日期: 2009-12-24

基金项目: 国家十五重大科技专项(2002AA601021); 河南省科技攻关计划(0624440039); 淡水生态与生物技术国家重点实验室开放课题资助

通讯作者: 马剑敏(1964—), 男, 河南偃师人; 博士; 主要从事污染与修复生态和环境生物学研究。E-mail: mjmm6495@sina.com

在一些地区伊乐藻常用于蟹的池塘养殖,人工打捞作业及草食动物牧食所形成的伊乐藻的断枝数量无疑是巨大的。在春、秋季,伊乐藻的完整植株、地上部分与包含 4 个节间的片段都有较强的成活能力^[5]。Barrat-Segretain^[16]研究伊乐藻无性繁殖的最小片段也为 4 节,更小片段的无性繁殖研究未见报道。Riis, *et al.*^[17]对加拿大伊乐藻(*E.canadensis*)的 1 节和 3 节断枝的再生、定居和生长速度有研究报道,但对决定较短片段繁殖的因素研究较少。本文就伊乐藻和黑藻的较短断枝(4 节及其以下片段)在插植情况下,对其发芽、生根及生长情况开展研究,以丰富其繁殖力方面的资料,并为评价其生态安全性及其合理利用提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 实验材料

伊乐藻和黑藻常年培养于室外水缸中,实验前选取健壮植株于实验室内扩大培养。实验所用底泥为鱼池的塘泥,经干燥、混匀、过筛,装入塑料盆(30 cm×25 cm×15 cm)内,厚 2 cm,加入 12 cm 深的曝气自来水。4 月中旬,选取粗细一致的长 15—20 cm 的带有顶芽的枝条做实验材料,截成不同节数的断枝(在水中操作),快速称各个组(20 个断枝)的初始鲜重,并测量具顶芽断枝的初始长度,之后插植于向阳玻璃窗前的塑料盆中,使其形态学下端入泥,以不埋住叶片为宜。每种植物共 16 种类型断枝,每种类型的断枝均插植 20 个,并做 3 组平行;每种具腋芽的断枝插植在一起,并记录其数量。水温的变化范围为(20±3)°C, pH 为 7.0 左右。

1.2 伊乐藻和黑藻断枝不同节数与节位的定义

断枝共分 4 种节数,即分别含 1、2、3 和 4 节的断枝。每种节长的断枝从顶芽往形态学的下端,又有 4 种节位,即从节间中部截开,取含相同节数的四段,以截取的先后次序表示相应的节位,即含顶芽段的为断枝 1,相邻的下一段为断枝 2,依次向下为断枝 3 和 4。第 1 节的定位^[18]:由顶芽向下至叶完全展开处找到长度达 1 mm 的为第 1 节间,此节间的下茎节生叶处即为第 1 节。具体是含有顶芽及第 1 节的就称为一节断枝 1(简写为 1.1,小数点前的数表示节数,小数点后的数表示节位,两者相乘即可得出截取的具体节段所在节位),相邻的下一节断枝即第 2 节称为一节断枝 2 (1.2),其下的第 3 节与

第 4 节分别为一节断枝 3 (1.3)和一节断枝 4 (1.4); 2 节断枝是含有 2 个节的断枝,含有顶芽及第 1、2 节的称为 2 节断枝 1 (2.1),含有第 3 节和第 4 节的称为 2 节断枝 2 (2.2),含有第 5 和第 6 节的称为 2 节断枝 3 (2.3),含第 7 和第 8 节的为 2 节断枝 4 (2.4); 3 节断枝和 4 节断枝依此类推(图 1)。

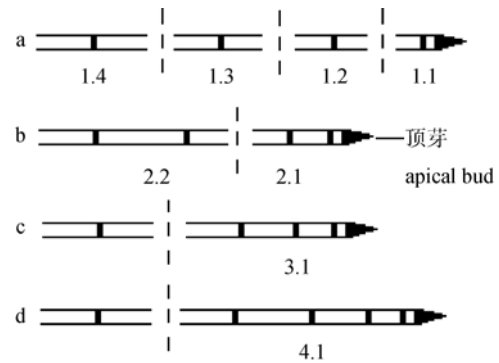


图 1 断枝节数和节位示意图(仿高莹^[19])

Fig. 1 Definitions of node-positions and node-amounts of the fragments (Imitating Gao Y^[19])

1.1 至 1.4 示 1 节断枝 1 至 1 节断枝 4; 2.1 和 2.2 示 2 节断枝 1 及 2 节断枝 2; 3.1 示 3 节断枝 1; 4.1 示 4 节断枝 1; 下同

1.1, 1.2, 1.3 and 1.4 show one-node fragment 1, one-node fragment 2, one-node fragment 3 and one-node fragment 4 respectively. 2.1 and 2.2 show two-node fragment 1 and two-node fragment 2 respectively. 3.1 and 4.1 show three-node 1 and four-node fragment 1 respectively; The same as follows

1.3 芽与不定根的统一

不定根和芽的计数自断枝培养之日起,每周检查记录 1 次新芽和不定根的形成情况,当新芽膨大到长度约 3 mm(断枝上具有的腋芽已有 2 mm 左右)和不定根长度达到 1 mm 时视为已形成。4 周时,统计形成了不定根和新芽的断枝数量,并测量每种断枝不定根和芽的长度,以及每 20 个断枝的最终鲜重;新芽的长度即为腋芽萌发后的生长长度(腋芽初始长忽略不计),顶芽增长量=终末顶芽长-初始顶芽长;生物量增量=终末鲜重-初始鲜重,即新形成根和芽的生物量;每种断枝的总芽长和总根长分别除以各自的芽数和根数得出其平均芽长及平均根长。实验结果以 3 组数据的平均值±标准差来表示,并采用 SPSS16.0 for Windows 统计软件进行单因素方差分析(ANOVA)及回归分析。

2 结果

2.1 伊乐藻和黑藻断枝不定根和芽发生的形态描述

观察发现随着时间的延长,每种断枝的发芽数

和发根数逐渐增多。4 周时, 两种植物的具顶芽断枝均有很高的形成不定根并最终形成新植株的能力, 顶芽以下茎段, 只有具有腋芽的断枝才有形成新芽和不定根的能力。具顶芽的断枝其顶芽继续生长, 在其形态学下端有腋芽的节上形成不定根。无顶芽的断枝若原来具有腋芽, 则由腋芽萌发成新芽, 然后在同一节位形成不定根。黑藻形成的不定根比伊乐藻略粗, 所生的根数也较多。两者 1、2 节断枝形成的根与芽的长度较短且细弱, 3、4 节的则较长且粗壮, 即在较长断枝上形成的根与芽较长且健壮。还有部分断枝在一个月时虽形成了新芽, 但未形成根, 依然保持绿色, 只是新芽的长势较弱。不带有腋芽的断枝始终未见发芽。伊乐藻不具腋芽的部分断枝其叶和茎, 慢慢由绿色变为棕黄色, 最后腐烂死亡, 而黑藻的则变为棕红色, 继而变为褐色而死亡; 有少部分无腋芽黑藻断枝超过一个月才死亡, 而少量伊乐藻无腋芽断枝到三个月时, 既不发芽生根, 也不死亡, 茎叶呈淡黄绿色。

2.2 节数和节位对断枝新芽形成率的影响

节数明显影响两种植物不具顶芽断枝的新芽形成率。每周观察, 两种植物具顶芽断枝的顶芽继续生长; 顶芽以下节段, 两种植物断枝新芽的形成率随着节数增多而呈现明显增多的趋势($P < 0.01$)。随着观察时间的延长(1 至 4 周), 每种断枝的发芽率均不断提高。就不具顶芽断枝而言, 随着节位的下降, 伊乐藻相同节数断枝的发芽率均有增高的趋势, 黑藻 1 节和 2 节断枝发芽率呈上升趋势, 3 节和 4 节断枝在节位 4 时略有降低。对每种植物第 4 周相同节数的不同节位断枝发芽率进行分析, 均无显著差异($P > 0.05$)(图 2)。

4 周时, 一节到四节不具顶芽断枝的平均发芽率, 伊乐藻依次为 14.8%、28.1%、42.7%、58.3%; 黑藻依次为 19.7%、38.1%、58.4%、78.7%。伊乐藻显著低于黑藻相同节段的发芽率($P < 0.01$)。在剪切断枝的过程中发现, 从形态学上端往下端, 伊乐藻一般每 7 节有一个腋芽, 而黑藻一般每 5 节有一个腋芽, 据此估算 1 至 4 节断枝的具腋芽概率, 伊乐藻依次为 14.3%、28.6%、42.9%、57.1%, 黑藻依次为 20%、40%、60%、80%; 该概率值与第 4 周相应植物断枝的平均发芽率基本吻合。这说明对于随机形成的不具顶芽的较短断枝(伊乐藻短于 7 节, 黑藻短于 5 节), 断枝本身具有腋芽的概率是决定其发芽率高低的关键因素。

节位不影响断枝具腋芽的概率, 故对其发芽率影响较小。

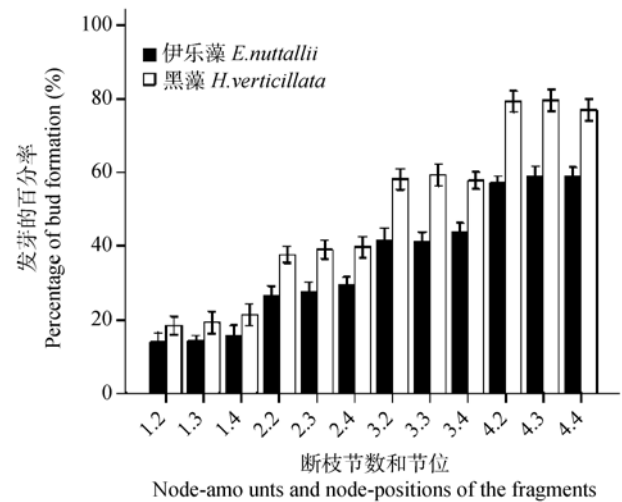


图 2 伊乐藻和黑藻不同节长和节位断枝的发芽率

Fig. 2 The percentage of bud formation of different node-amount and node-positions of *E. nuttallii* and *H. verticillata*

2.3 节数和节位对不定根形成率的影响

随着断枝节数的增多, 两种植物不定根的形成率呈明显增多趋势($P < 0.01$)。随着观察时间的延长(1 至 4 周), 每种断枝生根率依次递增, 且黑藻增幅较大。

随着节位下降, 第 4 周时, 对不具顶芽断枝, 伊乐藻 1、2 节断枝的生根率略有增高, 但不显著($P > 0.05$), 但黑藻 1、2 节的不定根形成率随节位下降显著增高($P < 0.05$), 两者的 3 节及 4 节断枝的节位 4 相对于节位 2 和 3 都呈现出显著下降的趋势($P < 0.05$)(图 3)。

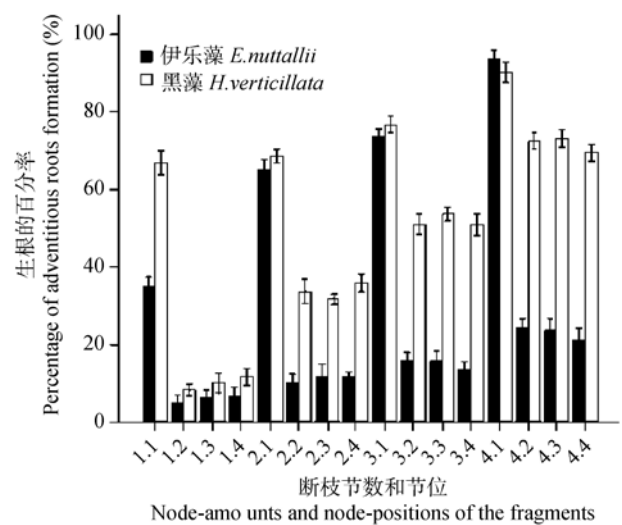


图 3 伊乐藻和黑藻不同节数与节位断枝的生根率

Fig. 3 The percentages of adventitious root of different node-amounts and node-positions of *E. nuttallii* and *H. verticillata*

第 4 周时, 具顶芽断枝随着节数增多其生根率随之明显增高($P < 0.01$), 除伊乐藻 1 节断枝平均为 35% 外, 两种植物其余节数的具顶芽断枝生根率均达到 65% 以上, 4 节时两者可达到 90% 以上, 伊乐藻为 93.3%。不具顶芽的断枝虽然生根率随节数增多而上升, 但伊乐藻的增量不大, 4 节断枝生根率平均只有 23.8%, 而黑藻的 4 节断枝生根率平均为 71.7%, 接近其 4 节断枝的平均发芽率 78.7%。两者具顶芽断枝的生根率显著地高于不具顶芽断枝的生根率($P < 0.001$)。在实验期间, 除了 4 节的顶枝外, 伊乐藻生根率均显著低于相同节段下黑藻的生根率($P < 0.001$)。且两者每种断枝的生根率都显著低于其发芽率($P < 0.01$), 即并非所有发芽的部位都生长了根。在实验过程中发现两者都只有具芽的断枝才有发芽继而生根的可能, 不具芽的则没有此能力。

2.4 节数和节位对芽和根平均长度的影响

从图 4、5 可知, 4 周时, 随着节数的增多, 两者具芽断枝的腋芽萌发后的平均芽长及平均根长皆有显著增长($P < 0.01$)。节位对芽长和根长亦有明显的影响: 随着节位的下降, 两者断枝的芽长和根长多数情况下显著升高($P < 0.05$), 但伊乐藻一节断枝的根长其不同节位间无显著差异($P > 0.05$), 黑藻 3 节断枝的芽长和 3、4 节断枝的根长在节位 4 时有所下降。可能是节数较少的断枝其所在茎段位于原茎的中上部, 随节位降低, 营养积累更充足, 各项生理机能更趋完善, 因而更有利于芽和根的生长; 但是节数较多且节位靠下的断枝, 特别是黑藻, 因节间较长, 剪切时茎段已经接近根部, 其所带叶片较少且小, 腋芽不太饱满, 萌发也较慢, 相对于中上部茎段有老化的迹象, 生活力较弱, 因而出现略不利于芽与根生长的现象。

伊乐藻每 20 个断枝的总根长为 98.66 cm, 总芽长为 80.40 cm, 根芽之比约为 1.23; 而黑藻芽长除 1 节断枝长于根长外($P < 0.01$), 其他均明显低于根长($P < 0.01$), 总根长为 365.48 cm, 总芽长为 197.12 cm, 根芽之比约为 1.85。

每种断枝不同节位的芽长及根长均明显高于节数较少断枝的($P < 0.01$), 即节数对芽长和根长的影响远大于节位对芽长和根长的影响。可能是节数越多, 一方面茎节内储存的营养更多, 再者能进行光合作用和吸收营养的面积更大, 因而更有利于根和芽的生长。

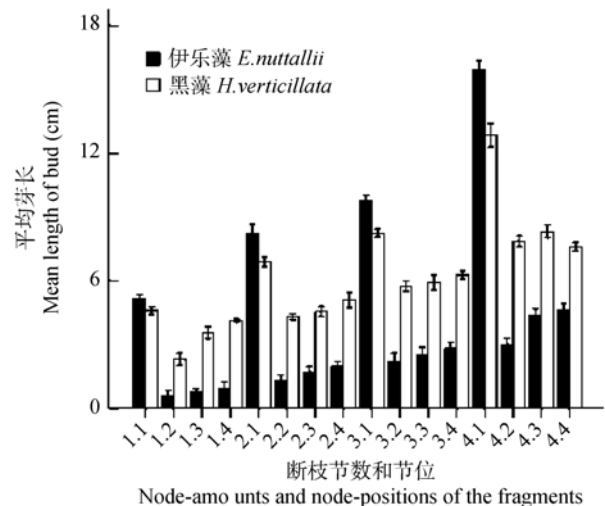


图 4 伊乐藻和黑藻发芽断枝的平均芽长

Fig. 4 The buds' mean length of the budded fragments of *E. nuttallii* and *H. verticillata*

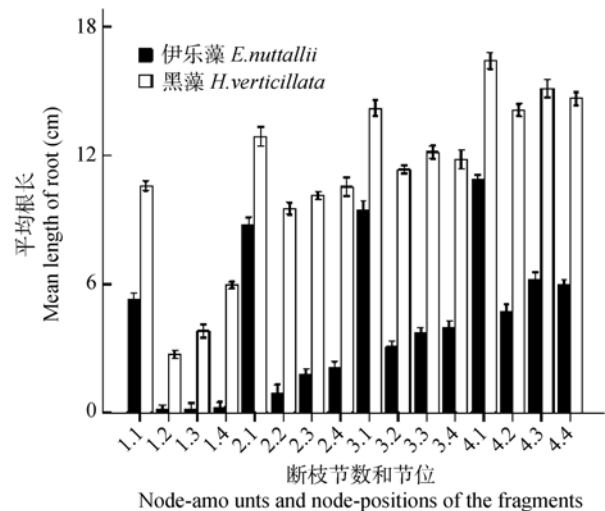


图 5 伊乐藻和黑藻生根断枝的平均根长

Fig. 5 The roots' mean length of the rooted fragment of *E. nuttallii* and *H. verticillata*

不论是芽长还是根长, 两种植物顶芽断枝都显著高于相同节数不具顶芽断枝的($P < 0.001$)。可能是顶芽具有生长点, 可直接生长, 而且顶端产生生长素, 向下输导从而促进根的生长, 而具腋芽的断枝萌发芽和不定根需要一段时间。

两种植物相比, 伊乐藻含顶芽断枝的芽长高于黑藻相同节数的顶芽长, 伊乐藻其他各种断枝的芽长及根长都较黑藻相同节段的短。这说明具顶芽断枝伊乐藻有较快的芽生长速度, 而黑藻有较快不定根生长速度。就不具顶芽茎段而言, 伊乐藻新芽及不定根的生长速度都远低于黑藻。

2.5 节数和节位对生物量的影响

由图 6 可知, 随着断枝节数的增多和节位的下降, 两种植物的初始生物量逐渐增高, 而且具顶芽断枝的生物量显著高于相同节数的不具顶芽断枝 ($P<0.001$)。两种植物相比, 两者具顶芽断枝的初始生物量相近 ($P>0.05$), 而其他断枝的初始生物量黑藻的明显大于伊乐藻 ($P<0.001$)。

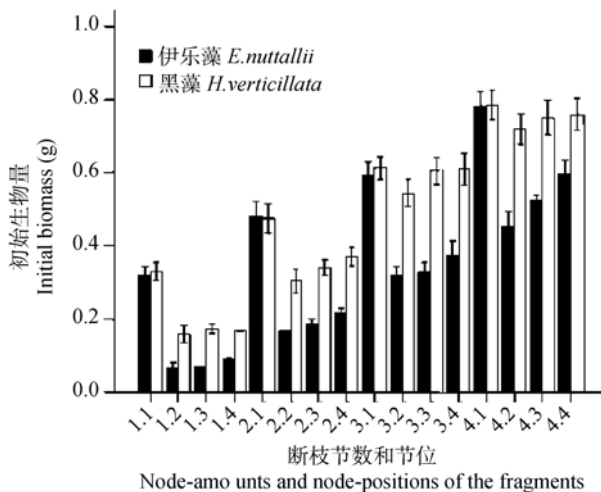


图 6 伊乐藻和黑藻不同节位和节数断枝的初始生物量

Fig. 6 The initial biomass of different node-amount and node-position of *E. nuttallii* and *H. verticillata*

由图 7 可知, 随着断枝节数的增多, 两种植物的生物量增量明显增高, 而且具顶芽断枝的生物量增量显著高于不具顶芽断枝 ($P<0.001$)。伊乐藻和黑藻具顶芽 1 节断枝的, 3 个平行的平均值 (每 20 个) 生物量增量分别达 0.42 g 和 0.46 g, 2 节断枝的为 0.74 g 和 0.79 g, 3 节断枝为 0.88 g 和 0.89 g, 4 节断枝是 2.08 g 和 1.53 g; 而两者不具顶芽的断枝, 1 节的生物量增量最低, 每 20 个断枝分别只有 0.012 g 和 0.018 g, 2 节分别为 0.022 g 和 0.26 g, 3 节为 0.07 g 和 0.46 g, 两者 4 节断枝的生物量增量最高, 平均值分别为 0.19 g 和 1 g。

随着节位降低, 两种植物不具顶芽断枝的每种节数断枝的生物量增量呈增高之势, 但有所波动: 伊乐藻的生物量增量在 4 节断枝不同节位间有明显的差异 ($P<0.01$), 其他节数断枝的增量在不同节位间无明显差异; 黑藻 1 和 2 节断枝的不同节位间无明显差异, 3 和 4 节各节间有显著变化 ($P<0.01$), 为先升高再降低的趋势。1 和 2 节的生物量较低, 3 和 4 节的不同节位间生物量增量较大。总之, 节数对断枝生物量增量的影响远大于节位的影响; 因为

节数的增加, 能更明显地增加其初始生物量, 有利于断枝的生长。

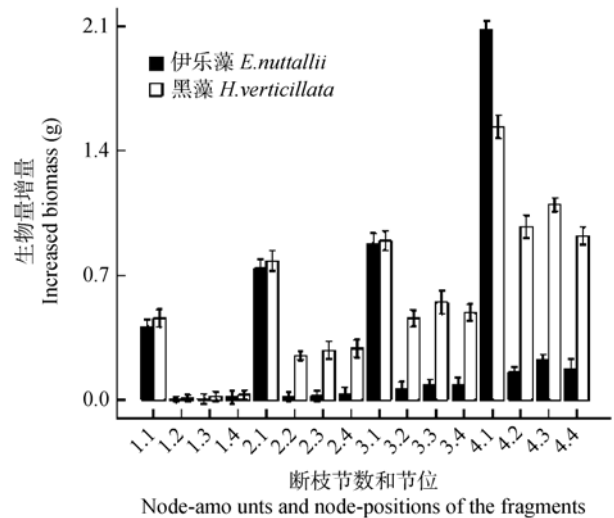


图 7 伊乐藻和黑藻断枝的节数和节位对其生物量增量的影响
Fig. 7 The effects of node-amount and node-position on biomass's increment of *E. nuttallii* and *H. verticillata*

两种植物相比, 伊乐藻具顶芽断枝的生物量增量四节的高于黑藻 ($P<0.001$), 1、2 节的明显低于黑藻 ($P<0.01$), 3 节的与黑藻相近 ($P>0.05$)。这说明在扦插培养条件下, 两者带顶芽断枝的生物量增长速率均较高, 而且随着节数增多, 伊乐藻由劣势变为优势, 4 节时就明显高出黑藻。顶芽以下断枝的生物量增量, 两者一节断枝的都较低, 无显著差异, 其他节数均是伊乐藻的远低于黑藻 ($P<0.01$)。这说明在不带顶芽的条件下, 黑藻断枝有比伊乐藻更高的生物量增长速度。而且通过分析得出每种断枝黑藻生物量增加的百分率也远高于伊乐藻。

统计分析总芽长和总根长与物量增量的关系, 得方程: ① $B_E = 0.728 + 0.006 L_{Eb} + 1.841 L_{Er}$, 相关系数分别为 0.973 和 0.992 ($P<0.01$); ② $B_H = -0.089 + 0.258 L_{Hb} + 0.551 L_{Hr}$, 相关系数分别为 0.936 和 0.972 ($P<0.01$); 其中, B_E 和 B_H 分别为伊乐藻和黑藻的生物量增量, L_{Eb} 和 L_{Hb} 分为伊乐藻和黑藻的总芽长, L_{Er} 和 L_{Hr} 分为伊乐藻和黑藻的总根长。可见, 两种植物的芽长和根长均与其生物量的增加显著正相关, 但根长对其生物量增量的贡献要大于其芽长。

3 讨论

3.1 断枝初始生物量对其生物量增量、芽长和根长的影响

两种植物断枝的初始生物量与其生物量增量

(生长速度)、芽长和根长的变化趋势大致相同,说明断枝的初始生物量与其有密切关系。随着节数的增多,断枝越长;随着节位的下降,其节间也越长,茎相对越粗;故其初始生物量也相应增加。随着节数增加和节位的下降,两种植物断枝的芽长、根长和生物量增量都呈增大的趋势,说明断枝生物量大有利于其根和芽的生长,生长也较快。可能是由于生物量大,储存的营养物质多,能更好地满足断枝生长的需要。两种植物相比,除具顶芽断枝外,相同节数和节位断枝的初始生物量,伊乐藻的远小于黑藻的,其芽长、根长和生物量增量也是如此,也说明造成两者上述差异的主要原因之一是初始生物量的不同,此外,种间遗传差异也可能是原因之一。

具芽断枝节数越多,生物量则越大,生长也越快,这显然有助于其快速占领生存空间,在竞争中占有优势,存活机率更大。研究表明^[20—22],沉水植物枝条越长越易漂浮,这样断枝会随水流飘向远处,有利于种群的扩张;而且,漂浮于水表层的断枝可以避免溶氧和光强的限制,因而能够发育成健壮的新植株,并逐渐定居和扩增^[19]。因此,断枝在物种的扩散和新栖息地的定居方面起至关重要的作用^[23]。

3.2 顶芽和腋芽对两种植物断枝繁殖的决定作用

对具顶芽断枝,伊乐藻和黑藻的不定根的形成率、根和芽的长度及生物量增量相对于相同节数不具顶芽的断枝均较高,说明对较短断枝,具顶芽是它们拥有高繁殖力的首要条件。对不具顶芽断枝,具腋芽是其发芽生根的必要条件,故其具腋芽的概率将决定其发芽率的高低。由此可见,伊乐藻和黑藻具有顶芽或腋芽是两者较短断枝繁殖的决定因素。

伊乐藻和黑藻在其生长时,其茎已具有明显的腋芽,与狐尾藻断枝先形成不定根再形成芽的繁殖方式相反^[19]。从发芽这一角度看,与狐尾藻断枝繁殖时需要重新萌发腋芽相比,伊乐藻和黑藻断枝仅需较少的营养和较短的时间即可发芽,进而生根定植,这是两者的生存与繁殖策略之一。

3.3 伊乐藻和黑藻断枝的繁殖力比较及其最小繁殖片段

从伊乐藻和黑藻具顶芽断枝均能生长以及不具顶芽断枝的发芽率与其具有腋芽的概率基本相同等结果说明,两者的断枝均具有相同的高发芽率,即只要具顶芽或腋芽就能发芽,但由于伊乐藻和黑藻

枝条一般分别间隔 6 个和 4 个节才具有一个腋芽,因此在比较两者相同节段的发芽率和生根率时,黑藻则占有优势。除具顶芽断枝的芽长外,伊乐藻其他断枝的芽长及根长都较黑藻短,生物量增量也较黑藻低。所以可以认为,在相同的营养条件下,伊乐藻断枝的无性繁殖力低于黑藻。但是,从经年生长态势上看,伊乐藻属于冬春季优势物种,而黑藻在冬季主要依赖于特殊营养繁殖体-冬芽越冬^[3]。伊乐藻在冬春季的时空竞争方面占有优势^[24],先于黑藻萌发,使得伊乐藻在与黑藻的竞争中占有绝对优势^[6]。

由于两种植物都属于折段式克隆繁殖或称断裂式,这类植物一般较脆,很容易在自然外力的作用下成段状断开,这些折段即可作为克隆繁殖体进行繁殖。但是并非每个片段都有生成和发展成一个新植株的能力^[25,26]。Barrat-Segretain^[16]认为,植物片段的再生可能要求有一个最小的长度,他实验中经常用的含 4 节的片段可能就是这个最小长度。而本实验证明,4 节还不是伊乐藻的最小繁殖片段,只要断枝上具有腋芽或顶芽,几乎含任何节数的断枝都可作为无性繁殖单位,只是断枝越长越有利于其生长。与李宽意的报道^[27]无论何种损害,伊乐藻残体均具有较强的再生能力相同。

Barrat-Segretain 发现,伊乐藻的地上部分的存活率、定居率及再生能力远高于仅有 4 个节间的断枝^[16],具顶芽 15 cm 断枝的存活率和根茎的生长速率远大于 5 cm 具顶芽断枝的^[23],与本实验发现的具芽断枝的繁殖力高于相同节数不具芽断枝的、具顶芽断枝的繁殖力随着节数的增加而增强结果一致。但他们未对伊乐藻 4 节以下断枝的繁殖情况进行研究。虽然 Riis, *et al.*^[17]曾对同属加拿大伊乐藻断枝的具顶芽和 1 节、3 节断枝的再生能力、定居能力和生长速率进行了研究,得出了具顶芽断枝比不具顶芽断枝的高、长的片段较短片段的高、1 节作为再生的最小片段也是可行的等结论,但是未指出:决定较短断枝再生和定居的主要原因是断枝具芽率,具芽片段的节数决定断枝的生长状况。

从应用的角度看,如果要大规模扩繁两种植物,对具顶芽断枝,最短可以为 1 节片段,对不具顶芽断枝,则有最大发芽潜力的最短长度为每个断枝至少保证含有一个腋芽,即伊乐藻和黑藻断枝长度至少要分别达到 7 节和 5 节;长于狐尾藻 4 节的理想

长度^[19]。

3.4 对伊乐藻的利用还需慎重

虽然伊乐藻的断枝繁殖力总体上较黑藻低,但其断枝仍有较高的繁殖力和存活率,伊乐藻种群在其他国家和地区有引起生物多样性降低的例子^[5,7,9],而且,在我国随着人们在水产养殖和生态修复中对伊乐藻的引种和使用,其扩散范围逐渐加大,故其生态安全性不容忽视。

在利用伊乐藻时,可在小型且封闭的湖泊中使用伊乐藻,但不能在中大型水体或相互连通的水体中使用^[28],以防断枝随水流漂浮到其他水域,造成更大的扩散。对于其控制问题,由于很多鱼类或蟹类等动物喜欢取食伊乐藻^[24],故可作为伊乐藻的生物控制因子。此外,在长江中下游地区,伊乐藻在夏季容易死亡,或处于休眠和生长停滞状态^[12,24],也在一定程度上降低了其扩张和竞争力。夏季的收割能有效控制伊乐藻的种群规模^[28]。在管理过程中应注意伊乐藻断枝形成新植株的能力及其扩散和传播问题。

参考文献:

- [1] Lian G H, Zhang S Z. Artificial vegetative reproduction and plantation technique for *Elodea nuttallii* and six other species of submerged plants [J]. *Journal of Lake Sciences*, 1996, 8(suppl): 11—16 [连光华, 张圣照. 伊乐藻等水生高等植物的快速营养繁殖技术和培养方法. 湖泊科学, 1996, 8(增刊): 11—16]
- [2] Barrat-Segretain M H, Henry C P, Bornette G. Regeneration and colonisation of aquatic plants fragments in relation to the disturbance frequency of their habitat [J]. *Archiv für Hydrobiologie*, 1999, 145: 111—127
- [3] Chen H D. Study on the productivity of *Hydrilla verticillata* [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 1989, 7(1): 77—84 [陈洪达. 黑藻生产力的研究. 武汉植物学研究, 1989, 7(1): 77—84]
- [4] Cui X H, Xiong B H, Pu Y H, et al. Comparative study of regeneration and colonization ability in five submersed macrophytes [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2000, 24(4): 502—505 [崔心红, 熊秉红, 蒲云海, 等. 5种沉水植物无性繁殖和定居能力的比较研究. 植物生态学报, 2000, 24(4): 502—505]
- [5] Barrat-Segretain M H, Elger A, Sagnes P, et al. Comparison of three life-history traits of invasive *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John [J]. *Aquatic Botany*, 2002, 74: 299—313
- [6] Xu J W, Li W, Liu G H, et al. Inter-specific competition between two submerged macrophytes, *Elodea nuttallii* and *Hydrilla verticillata* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(1): 83—92 [许经纬, 李伟, 刘贵华, 等. 两种沉水植物黑藻和伊乐藻的种间竞争. 植物生态学报, 2007, 31(1): 83—92]
- [7] Kunii H. Seasonal growth and profile structure development of *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John in pond Ojaga-Ike, Japan [J]. *Aquatic Botany*, 1984, 18: 239—247
- [8] Xu J W. Growth responses of *Elodea nuttallii* and *Hydrilla verticillata* to different substrates and studies of inter-specific competition [D]. Master's Dissertation, Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing. 2006, 10 [许经纬. 伊乐藻和黑藻在不同营养底质条件下的生长反应及其种间竞争研究. 中国科学院研究生院硕士学位论文, 北京. 2006, 10]
- [9] Barrat-Segretain M H. Invasive species in the Rhône River floodplain (France): replacement of *Elodea canadensis* Michx. by *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John in two former river channels [J]. *Archiv für Hydrobiologie*, 2001, 152: 237—251
- [10] Gao G. Experimental studies on the effect of purification of fish culture waste water by *Elodea nuttallii* and *Hydrilla verticillata* [J]. *Journal of Lake Sciences*, 1996, 8: 184—188 [高光. 研究伊乐藻和黑藻对渔业废水净化的影响实验. 湖泊科学, 1996, 8: 184—188]
- [11] Zhu S Q, Liu Z W. Study on establishing an artificial compound ecosystem of *Elodea*-grass carp farming [J]. *Journal of Lake Sciences*, 1996, 8(Suppl): 46—61 [朱松泉, 刘正文. 研究关于建立人工复合生态系统的伊乐藻-草鱼的耕作. 湖泊科学, 1996, 8(增刊): 46—61]
- [12] Ma J M, He F, Cheng S P, et al. Practice of establishing aquatic vegetation in Lake Lianhuahu in Wuhan, China [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2007, 25(5): 473—478 [马剑敏, 贺锋, 成水平, 等. 武汉莲花湖水生植被重建的实践与启示. 武汉植物学研究, 2007, 25(5): 473—478]
- [13] Gu X H, Zhang S Z, Bai X L, et al. Evolution of community structure of aquatic macrophyte in East Taihu Lake and its wetlands [J]. *Acta Ecological Sinica*, 2005, 25: 1541—1548 [谷孝鸿, 张圣照, 白秀玲, 等. 东太湖及其湿地水生植物的演变群落结构. 生态学报, 2005, 25: 1541—1548]
- [14] Xu C Y, Zhang W J, Lu B R, et al. Progress in studies on mechanisms of biological invasion [J]. *Biodiversity Science*, 2001, 9(4): 430—438 [徐承远, 张文驹, 卢宝荣, 等. 生物入侵机制研究进展. 生物多样性, 2001, 9(4): 430—438]
- [15] Eugelink A H. Phosphorus uptake and active growth of *Elodea canadensis* Michx. and *Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John [J]. *Water Science and Technology*, 1998, 37(3): 59—65
- [16] Barrat-Segretain M H. Comparative abilities of vegetative regeneration among aquatic plants growing in disturbed habitats [J]. *Aquatic Botany*, 1998, 60: 201—211
- [17] Riis T, Madsen T V, Sennels R S H. Regeneration, colonisation and growth rates of allofragments in four common

- stream plants [J]. *Aquatic Botany*, 2009, **90**(2): 209—212
- [18] Yuan M M, Gu C Y, Yang W N. Study on formation of adventitious roots and sprouts from segments of two submersed macrophytes [J]. *Plant Physiology Communications*, 2006, **42**(5): 885—887 [袁妙淼, 顾传燕, 杨万年. 狐尾藻与黑藻断枝的不定根和新芽的形成. 植物生理学通讯, 2006, **42**(5): 885—887]
- [19] Gao Y, Yu X M, Liu J, *et al.* Production of adventitious roots and buds on fragments of *Myriophyllum spicatum* L. [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2007, **31**(5): 726—730 [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**(5): 726—730]
- [20] Sabol B M. Environmental effects of aquatic disposal of chopped Hydrilla [J]. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1987, **25**: 19—23
- [21] Smith C S, Barko J W. Ecology of Eurasian watermilfoil [J]. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1990, **28**: 55—64
- [22] Madsen J D, Smith D H. Vegetative spread of eurasian watermilfoil colonies [J]. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1997, **35**: 63—68
- [23] Barrat-Segretain M H, Cellot B. Response of invasive macrophyte species to drawdown: The case of *Elodea* sp [J]. *Aquatic Botany*, 2007, **87**: 255—261
- [24] Hu Y H. Testing study of biomass, production and competitive growth of *Elodea nuttallii* and other submerged plants [J]. *Journal of Lake Sciences*, 1996, **8**(Suppl.): 73—78 [胡耀辉. 生物量的研究试验, 伊乐藻和其他水下植物生产力和竞争力的增长. 湖泊科学, 1996, **8**(增刊): 73—78]
- [25] Li T Y, Li H J, Xie S X. Diversity of clone reproduction in aquatic vascular plants [J]. *Guihaia*, 2000, **20**(3): 233—238 [李天煜, 李洪敬, 谢素霞. 水生维管植物克隆繁殖方式的多样性. 广西植物, 2000, **20**(3): 233—238]
- [26] Cook C D K, Urmi-König K. A revision of the genus *Elodea* (Hydrocharitaceae) [J]. *Aquatic Botany*, 1985, **21**: 111—156
- [27] Li K Y, Liu Z W, Yang H W. Effects of mechanical damage on the growth of *Elodea nuttallii* [J]. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(10): 4209—4213 [李宽意, 刘正文, 杨宏伟, 等. 牧食损害对伊乐藻生长的影响. 生态学报, 2007, **27**(10): 4209—4213]
- [28] Zuo J C. Several ecological problems in manipulating submersed macrophytes by harvest [D]. Doctoral Dissertation, Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 2006, 98 [左进城. 沉水植物收割调控的几个生态学问题. 中国科学院研究生院博士学位论文, 北京, 2006, 98]

REGENERATION OF FRAGMENTS OF ELODEA NUTTALLII AND HYDRILLA VERTICILLATA

MA Jian-Min^{1,2}, HU Ling-Wei¹, HU Qian-Ru¹, ZHANG Yong-Jing¹, JIN Ping¹, JIN Tong-Xia¹ and MA Hui-Ying¹

(1. College of Life Sciences, Henan Normal University, Xinxiang 453007, China;

2. He'nan Key Laboratory for Environmental Pollution Control, Xinxiang 453007, China)

Abstract: In order to identify the ability of asexual reproduction of the alien species *Elodea nuttallii*, and evaluate its ecological safety, the formation and growth of adventitious roots and buds of two submerged macrophytes, *E. nuttallii* and native species *Hydrilla verticillata*, were compared in an experiment. Intact shoots of the two species were cut into different fragment types, including 1-4 nodes. Observed in the laboratory for 4 weeks, we found that the fragments with apical buds showed the ability to form adventitious roots and young plants for both species. While the fragments without apical buds were not able to survive unless the axillary bud was originally present. The percentage of adventitious roots' formatted, and the lengths of roots and buds of the fragments were significantly higher for shoots with apical buds than those without apical buds of same nodes. The formation rate of adventitious roots for 4 node apical fragments in both species exceeded 90%.

For the fragments without apical buds in the two species, the percentage and the length of buds and adventitious roots increased significantly with the increase of node number of the fragments. The bud percentage of all fragments were significantly greater than their rooting rate. In general, the shoots of *E. nuttallii* and *H. verticillata* had an axillary bud in every 7 nodes and 5 nodes respectively. The formation rate of new bud of both plants was from their axillary bud. Therefore, seven and five nodes were the shortest fragment size for *E. nuttallii* and *H. verticillata* without apical bud respectively to survive and regenerate. The vertical position of the node showed an appreciable effect on the growth of the root and bud in both species. The lengths of the roots and buds increased with the node-position's closing the bottom of the fragment. However, the position effect was lower than the size effect in both species.

The lengths of all-sized apical shoots and the biomass of 4 nodes apical shoots of *E. nuttallii* were significantly higher than those of *H. verticillata*. Other indices of *E. nuttallii* were significantly much lower than that of *H. verticillata*. In concluding, the reproductive capacity of *E. nuttallii* was lower than that of *H. verticillata*.

Key words: *Elodea nuttallii*; *Hydrilla verticillata*; Fragment; Node-amount; Node-position; Asexual reproduction