不同水体条件和基质类型对苦草(*Vallisneria spiralis* L.)种子萌发的影响*

韩翠敏[1] 胡 庚[1] 武 涛[1] 游文华[2**]

([1]江苏江达生态科技有限公司, 江苏无锡 214061; [2]江苏大学环境与安全工程学院, 江苏镇江 212013)

摘 要 研究了不同水体条件和基质类型对苦草(*Vallisneria spiralis* L.)种子萌发的影响,探讨富营养化水体中苦草种子的萌发策略。结果表明:在自然温度和光照条件下,苦草种子的萌发率为40%~69%,在不同水体条件下没有显著差异;相比自来水和贡湖水,苦草种子在太湖水中有更高的累积萌发率和最终萌发率、更快的萌发速率和更短的平均萌发时间。基质类型对苦草种子萌发有显著的影响,黄土中种子萌发情况最好,河沙中萌发情况最差;在黄土基质中,苦草种子最终萌发率比河沙基质中高约20%,萌发速率是河沙基质的2倍,且平均萌发时间比河沙基质短14 d。不同萌发介质条件下,苦草种子在水中的萌发率(64%)显著高于基质(50%),而萌发效率却显著低于后者(萌发速率低5%,平均萌发时间多11 d)。研究结果为富营养化湖泊中利用苦草种子育苗进行植被生态修复提供了理论依据。

关键词 沉水植物; 水质; 基质; 萌发速率; 萌发率

中图分类号 Q948.8 **文献标识码** A **文章编号** 1000-4890(2014)6-1515-05

Effects of water quality and substrate type on seed germination of *Vallisneria spiralis* L.

HAN Cui-min[1], HU Geng[1], WU Tao[1], YOU Wen-hua[2**] ([1]*The Ecological Science and Technology Limited Company of Jiangda*, *Wuxi* 214061, *Jiangsu*, *China*; [2]*School of the Environment and Satety Engineering*, *Jiangsu University*, *Zhenjiang* 212013, *Jiangsu*, *China*). *Chinese Journal of Ecology*, 2014, **33**(6): 1515-1519.

Abstract: The effects of water quality and substrate type on the seed germination of *Vallisneria spiralis* L. were investigated, with the goal to explore its strategies of seed germination under eutrophic water condition. The results showed that the seed germination percentage of *V. spiralis* was 40%-69% under natural temperature and light conditions. Water bodies had little effect on the seed germination of *V. spiralis*. However, compared to the other two waters, the cumulative germination percentage and total germination percentage were relatively higher, the germination rate was faster and the mean germination time was shorter in the water of Taihu. Substrate types significantly affected the seed germination of *V. spiralis*, which was the best in the loess and the worst in the sand. In the substrate of loess, the total germination percentage was 20% higher, the germination rate doubled, and the mean germination time was 11 days shorter than those in the sand. The seed germination percentage in the water (64%) was greatly higher than in the sediment (50%), while the seed germination efficiency was significantly lower in the water than in the sediment (germination rate 5% lower and mean germination time 11 days longer). This study provides a theoretical basis for vegetation restoration in eutrophic lakes using the *V. spiralis* seeds.

Key words: submerged macrophyte; water quality; substrate; germination rate; germination percentage.

* 太湖新城流域水质改善与生态修复综合示范项目(2012ZX07101-013-5)和太湖贡湖生态修复模式工程技术研究与综合示范项目(2013ZX07101-014-5)资助。

** 通讯作者 E-mail: wenhuayou186@gmail.com

收稿日期: 2013-10-23 接受日期: 2014-03-04

繁殖是沉水植物分布和种群变化格局变化的关键，繁殖成功是植物适应环境变化的综合体现(Titus & Hoover,1991;Radosevich *et al.*,1997)。虽然野外条件下大多数沉水植物主要以无性繁殖为主，但有性繁殖是新基因形成和新基因型产生的主要手段,有性繁殖形成的种子还是沉水植物遭到极端干扰毁坏后种群恢复的基础。再者,种子可作为沉水植物远距离扩散和长时间休眠的手段,对沉水植物种群扩散和进化过程有着重要的作用(Bartley & Spence,1987)。因此，研究沉水植物的有性繁殖过程具有十分重要的意义。在沉水植物的有性繁殖过程中，种子萌发是繁殖成功的关键过程之一。水文水质条件、基质类型、温度和光照等是影响沉水植物种子萌发的主要因素(由文辉和宋永昌,1995;杨永清等,2004;袁龙义等,2007)。各种环境因子相互作用构成了种子萌发的微环境条件，种子萌发对环境条件的响应是植物在长期进化过程中形成的重要的生活史对策。

苦草(*Vallisneria spiralis* L.)是长江中下游地区湖泊常见的一种优势种,由于其生态适应性广,繁殖速度快,吸附污染物及营养盐能力强等特点,常作为水体生态修复的先锋种和建群种(陈开宁等,2006)。近年来国内外陆续有对苦草繁殖和种子萌发的研究,但多集中于温度、盐度和基质的影响(Donnermeyer & Smart,1985;由文辉和宋永昌,1995;李亚东和崔艳秋,2000;袁龙义和江林枝,2008),很少关注自然季节温度和光照条件下苦草种子的萌发情况(Li *et al.*,2005)。再者,由于近年来湖泊富营养化日趋严重,恶化的水质势必会影响沉水植物的种子萌发,但遗憾的是,很少有研究不同水质条件对沉水植物种子萌发影响的报道,特别是未见对于苦草种子在不同水质条件下的萌发的报道。因此,本研究选取苦草为对象,在自然温度和光照条件下,研究其种子在不同水体条件和基质类型下的萌发状况,以揭示苦草在不同环境条件下的萌发策略,并为富营养化浅水湖泊沉水植被的恢复提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

苦草果实于2012年11月在贡湖湾东部水域采集获得,带回试验室自然风干后保存。2013年4月中旬,在萌发试验前,将已风干的苦草果实用温水浸泡30 min;清水冲洗2~3次,然后用手将果实揉碎,从果实的筒状苞鞘挤出种子,洗去粘液,使种子游离出来;再用镊子仔细挑选颗粒饱满、大小较为一致的种子用4%的福尔马林溶液浸泡消毒60 min,最后用清水浸洗后待用。

1.2 研究方法

研究主要基于苦草种子累积萌发率、最终萌发率、萌发速率和平均萌发时间等指标进行。其中萌发速率为种子萌发快慢的指标,依据Greenwood和MacFarlane的计算公式:萌发速率 = $((N_1 \times 1) + (N_2 - N_1) \times 1/2 + (N_3 - N_2) \times 1/3 + \cdots\cdots + (N_n - N(n-1)) \times 1/n) \times 100$,式中,$N$为第1,2,3…,$n$天发芽种子的百分率;平均萌发时间计算公式:$MGT(\mathrm{d}) = \sum T_i N_i / S$,式中,$T_i$为时间,$N_i$为第$i$天萌发的种子数,$S$为萌发种子总数。

萌发试验的介质分为水和基质2种。其中水的处理有3种,分别是来源于连接太湖贡湖湾东部的太湖水、生态修复示范区的贡湖水和抽自地下水的自来水,各种水体的理化参数详见表1。萌发的基质有3种,分别为贡湖湾的底泥(湖泥)、洗净的河沙和黄土。所有基质类型试验前均放置于105 ℃的烘箱中48 h后取出,碾碎并过筛除去种子等繁殖体后备用。

试验在自然光照和温度条件下进行。试验期间环境湿度为60%~85%,光强为300~600 μmol·m^{-2}·s^{-1},平均温度16~30 ℃。试验容器采用直径9 cm、高2 cm的玻璃培养皿,使用之前洗净并用高温消毒。试验时将不同来源的水体注于培养皿约高1.5 cm,不同类型的基质均匀铺1 cm厚,并筛选消过毒的苦草种子100粒均匀撒在每个培养皿表面。不同基质处理的培养皿用蒸馏水保持湿润;不同水体处理的水每周换水一次以保证水溶液的相对均一并排除可能存在的藻类影响,每个处理均重复4次。萌发试验于2013年4月20开始,于2013年8月2日结束,为期14周。期间每周记录一次萌发的种子数,并将已萌发的种子剔除,种子萌发以新芽长度超过2 mm为准。

1.3 数据处理

分析前,为满足数据的正态分布和方差的齐次性,累积萌发率、最终萌发率和萌发速率经反正弦转换,平均萌发时间用对数log转换。水体水质之间的差异采用单因素方差分析(one-way ANOVA)来检验。不同萌发介质对苦草种子累积萌发率的影响采

表 1 试验期间不同来源水体的水质情况
Table 1 Parameters of water quality in different waters during the experimental period

水体类型	总氮 (mg·L^{-1})	氨氮 (mg·L^{-1})	总磷 (mg·L^{-1})	浊度 (NTU)	COD_{Mn} (mg·L^{-1})	叶绿素 a (mg·m^{-3})
太湖水	1.58±0.17 a	0.11±0.04 a	0.10±0.02 a	21.57±3.00 a	4.71±1.41 a	19.78±4.47 a
贡湖水	0.51±0.10 b	0.05±0.01 c	0.02±0.00 b	4.91±1.12 b	3.95±0.85 b	2.35±0.48 b
自来水	0.15±0.10 c	–	–	3.01±0.51 c	1.22±0.13 c	0.44±0.10 c

每列数据(平均值±标准误)中不同字母表示在 0.05 水平上差异显著;– 代表数据缺失(含量太小超出测量范围)。

用重复测量方差分析(repeated measures ANOVA),以萌发介质为主因素,时间为重复因素;用单因素方差分析来检验不同萌发介质对最终萌发率、萌发速率和平均萌发时间的影响;倘若处理的影响显著,再利用 Studentized Tukey's HSD 的方法对因素内不同水平间的影响进行多重比较。水和基质对苦草种子萌发的影响区别采用 *t* 检验。数据分析采用 SPSS 18.0 统计分析软件,显著度水平为 0.05,数据用 Sigmaplot 11.0 作图。

2 结果与分析

2.1 不同水体条件下苦草种子的萌发

太湖水、贡湖水和自来水 3 种水体水质差异明显,其中太湖水水质最差,贡湖水次之,自来水水质最好(表 1)。太湖水中叶绿素 a 含量高达 19.78±4.47 mg·L^{-1},远高于其他 2 种水体,表明太湖水中藻类密度较大(表 1)。苦草种子在这 3 种不同的水体中萌发情况无明显差异,即累积萌发率、最终萌发率,萌发速率和平均萌发时间无显著差异(表 2,图 1)。各水体处理种子萌发率均随时间显著增加($P<0.01$),其中 5、6 月份(1~9 周)萌发率较高,7 月(10 周)以后便不再萌发(图 1),且均有较高的最终萌发率(64.8%~69%)。相比而言,苦草种子在太湖水中比另外 2 种水体有较高的最终萌发率、较快的萌发速率和较短的萌发时间(表 2)。

2.2 不同基质类型下苦草种子的萌发

基质类型和试验时间均显著影响苦草种子的累积萌发率(基质类型:$F=35.66$,$P<0.001$;时间:$F=17.35$,$P<0.01$)。苦草种子的累积萌发率均随时间增加而增加,在黄土基质上最高,在河沙中最低。其累积萌发率在湖泥和黄土中 5 月份(1~5 周)达到高峰,6 月(6 周)以后就基本不萌发,而在河沙中萌发时间一直持续到(10 周)7 月初(图 1)。基质类型显著影响苦草种子的最终萌发率、萌发速率和平均萌发时间(表 2)。其中最终萌发率在黄土中最高,比最低的河沙中萌发高约 20%,达 59.8%;黄土基质上苦草种子萌发速率最快,平均萌发时间最短,萌发速率是河沙基质的 2 倍,且平均萌发时间比河沙基质少 14 d。苦草种子在湖泥基质下的最终萌发率,萌发速率和平均萌发时间均处于其他 2 种基质之间。

2.3 不同萌发介质(水和基质)下苦草种子的萌发

苦草种子萌发在水和基质这两种介质中有明显的差异。其最终萌发率在水中显著高于基质(表 2)。特别是在太湖水中,苦草种子最终萌发率比在河沙中高约30%(表2);相反,相比在水中,在基质

表 2 不同水体条件和基质类型对苦草种子萌发的影响
Table 2 Effects of different waters and substrate types on seed germination of *Vallisneria spiralis*

介质	最终萌发率 (%)	萌发速率 (%)	平均萌发时间 (d)
太湖水	69.0±2.0 a	16.1±0.6 c	36.4±1.4 ab
贡湖水	65.5±4.3 ab	15.4±0.5 c	38.1±1.6 a
自来水	64.8±3.7 ab	15.8±0.4 c	38.2±2.0 a
湖泥	50.3±1.2 c	22.5±1.0 b	25.1±1.7 c
河沙	40.0±2.3 d	12.9±0.6 d	34.6±2.1 b
黄土	59.8±1.0 b	26.6±0.3 a	19.5±0.9 d
水	64.4±2.3	15.8±0.4	37.6±1.5
基质	50.0±5.7	20.7±4.1	26.4±4.5
t 检验	$P=0.043$	$P=0.008$	$P=0.048$

每列数据(平均值±标准误)中不同字母表示在 0.05 水平上差异显著;水和基质对苦草种子萌发的影响区别采用独立样本 *t* 检验分析。

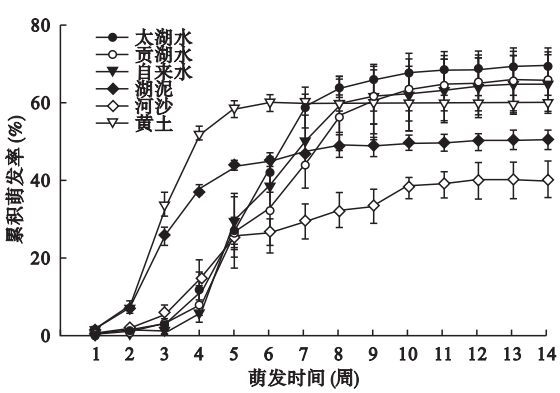


图 1 不同水体条件和基质类型下苦草种子的累积萌发率
Fig. 1 Cumulative seed germination percentage of *Vallisneria spiralis* in different waters and substrate types
平均值±标准误。

中苦草种子具有更快的萌发速率和更少的平均萌发时间。例如,在黄土中,苦草种子的萌发速率为在太湖水中的1.7倍,而平均萌发时间仅为太湖水的约1/2(表2)。

3 讨 论

3.1 自然条件下苦草种子萌发状况

相比于其他沉水植物,苦草在繁殖部分的投资较多,且有性繁殖部分常高于无性繁殖部分(Donnermeyer & Smart,1985;陈开宁等,2006)。在冬天不够严寒的情况下,苦草甚至不产生无性繁殖体冬芽(Blanch *et al.*,1998);再者,苦草种子一般具有较高的萌发率和成活率(杨永清等,2004),如本试验中苦草种子在不同萌发介质中最终萌发率高达40% ~69%。由于种子是苦草远距离扩散的主要方式,种子高萌发率的特性可能是苦草广泛分布的重要原因(Li *et al.*,2005),从而证明种子萌发是苦草种群恢复和扩散的主要方式,也为利用苦草种子萌发进行水体植被生态修复提供了理论依据。

本试验中,苦草种子的萌发条件为自然光照和温度,其在不同介质下从破除休眠到萌发高峰的时间集中在4—6月(春季),6月中旬以后就不再萌发而休眠。苦草种子的这种季节性休眠是很常见的,且这种休眠与物种的生活史和所处环境条件有关(Schütz,1997)。不同介质条件下苦草种子的萌发高峰均发生在较为温暖的5月份左右,这种在严格的限定时期的季节性萌发机制能避免幼苗在不利条件下的定植,即苦草种子的萌发时间可能受内在的生物钟所调节(Li *et al.*,2005)。试验中苦草种子萌发时间与笔者观察到的苦草种子自然萌发时期一致,表明利用苦草种子进行植被恢复时间最佳为5月份左右。此外,有研究表明,种子萌发率随保存时间的增加而降低,干燥保存4年的种子便难以萌发(陈开宁等,2006)。本试验所采用的苦草种子均为前一生长季的种子,萌发率较高。因此,在恢复湖泊沉水植物时,应尽量利用保存时间较短的种子(最好为前一生长季的种子)来进行培植和恢复苦草种群。

3.2 水体水质对苦草种子萌发的影响

苦草种子在3种不同水质条件的水体中萌发情况并无显著差异,这说明水体营养条件和水质并不是直接影响苦草种子萌发的主要因素(Jessie & Kenneth,2008)。在太湖水中,相比较其他2种水体,苦草种子具有相对更高的最终萌发率,更快的萌发的速度和更短的平均萌发时间。这很可能是由于太湖水中叶绿素a的含量远高于其他2种水体,水中丰富的浮游植物对苦草种子萌发产生的促进作用(facilitation process),而这种促进作用可能来源于藻类细胞产生的胞外化学物质(Jackson,1964;Li *et al.*,2005)。与此类似,Li等(2005)也发现,苦草属3种植物种子的萌发率和水中淡水藻类的含量显著正相关,进一步说明与沉水植物共存的藻类对种子萌发有重要影响。尽管在富营养化湖泊中,藻类密度直接影响水体的透明度,进而阻碍苦草种子的萌发(李文朝和连光华,1996;Jarvis & Moore,2008)。本试验采用的培养皿却排除了藻类遮光的干扰,表明,在不显著影响水体透明度的条件下,适度的富营养化水体更有利于苦草种子的萌发。同时也说明,水质对苦草种子萌发的间接作用在于藻类的促进作用和遮光效应,水质并不直接影响其种子萌发。以上结果表明,尽管存在藻类对苦草种子萌发的促进作用,但可能因藻类爆发时的遮光、自然条件下风浪对苦草幼苗的侵蚀,以及其他水生植物的竞争作用等因素导致苦草在长江中下游富营养化浅水湖泊退化或消亡。

3.3 基质类型对苦草种子萌发的影响

苦草种子在不同类型基质中萌发情况有显著差异,其在黄土基质中具有最高的最终萌发速率、最快的萌发速率和最少的平均萌发时间。苦草种子萌发情况在湖泥中次之,河沙中最不好。这一结果与以往研究成果相悖(杨永清等,2004),该研究表明,沙质底有利于苦草种子萌发,并指出其原因可能在于泥土中含有病原微生物或者存在抑制萌发的化学物质。由于本试验采用的基质均用高温烘干且过筛去除了繁殖体和土壤微生物,因而去除了这种可能的抑制作用。之所以在河沙基质中萌发情况不好,笔者认为原因在于河沙的持水性较差。尽管每天都添加蒸馏水,相比其他两种基质而言,由于试验期间较强的蒸腾作用,河沙基质给与种子萌发所需的水分相对较少,因而造成种子萌发率和萌发速率降低。可以推测,倘若在有充足水覆盖的条件下,苦草种子在河沙中的萌发率会有所增加。湖泥基质由于物理结构较为致密,尽管持水力最高,但是由于致密的结构可能影响苦草种子萌发空间和所需的氧气(Hornbaker *et al.*,1997),其萌发情况劣于黄土。在3种基质中,黄土的持水性优于河沙,而其结构比湖泥疏

松,因而萌发情况最好。由于本试验主要关注基质类型对苦草种子萌发的影响,排除了土壤中微生物的作用,因而造成萌发的差异主要在于土壤的物理结构和机械作用。自然条件中,苦草种子在不同基质类型下的萌发还与基质中的某些细菌和固氮微生物有关(Li *et al.*,2005),而这方面的内容还有待更进一步的研究。

3.4 萌发介质类型对苦草种子萌发的影响

在2种萌发介质中,苦草种子在水中的萌发率要显著高于在基质中。有研究发现,苦草种子在3种基质中的萌发率的顺序为水+湖泥 > 水+沙 > 水,并认为这一结果是过强的光照对种子萌发的限制作用所造成(李亚东和崔艳秋,2000)。本研究结果却与之相反,究其原因,在于其研究所用的水为蒸馏水,而本试验所采用的水均含有不同密度的浮游藻类。藻类对苦草种子萌发具有促进作用(Li *et al.*,2005),加上基质均去除了微生物的干扰且添加的水为蒸馏水,导致水中萌发率高于基质。藻类的促进作用在太湖水中最为显著,表现在最高的萌发率上。而与萌发率不同,在基质中苦草种子萌发效率显著高于在水中,表现为更快的萌发速率和更少的平均萌发时间。这很可能是由于相比在水中极慢的氧气扩散速度(Jackson,1985),基质中苦草种子能更容易获取萌发所需的氧气而有助于萌发。再者,由于水体对温度的相对缓冲作用,基质中更易于感触环境的温度变化,随气温的上升,相对更容易更快获得种子萌发所需的积温,即基质中相对的变温有利于种子萌发效率(Brenchley & Probert,1998)。因而,温度和氧气的更易于获得导致苦草种子在基质中的萌发效率高于水体。综合考虑苦草种子的萌发率和萌发效率,笔者认为湖水加黄土为苦草最适萌发介质。因此,在利用苦草进行水生植被生态修复时,可在自然环境条件下,用富营养化水体(相对较高的叶绿素a含量)和较为疏松的黄土基质为萌发介质,可在较短的时间内获得相对较多的种苗资源。

4 结 论

水质条件并不直接影响苦草种子的萌发,水质条件对苦草萌发的影响主要表现在水中藻类的促进作用和遮光效应;基质类型对苦草种子萌发具有重要影响,湖水加黄土为苦草最适萌发介质。因而利用苦草进行植被生态修复时,可用含藻湖水加疏松基质作为萌发介质获得苦草幼苗种源,或可利用种子抛洒的方式于近岸和浅水处(多为非淤泥的黄土基质)进行原位种群重建,时间为5月份左右,选用的种子应为保存时间较短的上一生长季的种子。

参考文献

陈开宁, 兰策介, 史龙新, 等. 2006. 苦草繁殖生态学研究. 植物生态学报, **30**(3): 487–495.

李文朝, 连光华. 1996. 几种沉水植物营养繁殖体萌发的光需求研究. 湖泊科学, **6**(增刊): 25–29.

李亚东, 崔艳秋. 2000. 武汉东湖苦草种子和块茎发芽试验. 水生生态学报, **24**(3): 298–300.

杨永清, 于 丹, 耿显华, 等. 2004. 梁子湖苦草繁殖体的分布及其萌发初步研究. 水生生物学报, **28**(4): 396–401.

由文辉, 宋永昌. 1995. 淀山湖3种沉水植物的种子萌发生态. 应用生态学报, **6**(2): 196–200.

袁龙义, 江林枝. 2008. 不同盐度对苦草、刺苦草和水车前种子萌发的影响研究. 安徽农学通报, **14**(17): 77–79.

袁龙义, 李守淳, 李 伟, 等. 2007. 水深对刺苦草生长和繁殖策略的影响研究. 江西师范大学学报:自然科学版, **31**(2): 156–160.

Bartley MR, Spence DHN. 1987. Dormancy and propagation in helophytes and hydrophytes. *Archiv fur Hydrobiologie*, **27**: 139–155.

Blanch SJ, Ganf GG, Walker KF. 1998. Growth and recruitment in *Vallisneria americana* as related to average irradiance in the water column. *Aquatic Botany*, **61**: 181–205.

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.

Greenwood ME, MacFarlane GR. 2006. Effects of salinity and temperature on the germination of *Phragmites australis*, *Juncus kraussii*, and *Juncus acutus*: Implications for estuarine restoration initiatives. *Wetlands*, **26**: 854–861.

Hornbaker DJ, Albert R, Albert I, *et al*. 1997. What keeps sandcastles standing? *Nature*, **387**: 765.

Jackson DF. 1964. Algae and Man. New York: Plenum Press: 337–367.

Jackson MB. 1985. Ethylene and responses of plants to soil waterlogging and submergence. *Annual Review of Plant Physiology*, **36**: 145–174.

Jarvis JC, Moore KA. 2008. Influence of environmental factors on *Vallisneria americana* seed germination. *Aquatic Botany*, **88**: 283–294.

Li ZQ, Yu D, Tu MH. 2005. Seed germination of three species of *Vallisneria* (Hydrocharitaceae), and the effects of freshwater microalgae. *Hydrobiologia*, **544**: 11–18.

Radosevich S, Holt J, Ghersa C. 1997. Weed Ecology: Implications for Management. New York: Wiley.

Schütz W. 1997. Primary dormancy and annual dormancy cycles in seeds of six temperate wetland sedges. *Aquatic Botany*, **59**: 75–85.

Titus JE, Hoover DT. 1991. Toward predicting reproductive success in submersed freshwater angiosperms. *Aquatic Botany*, **41**: 111–136.

作者简介 韩翠敏,女,1987年生,硕士,主要从事水生植物生态学和水生植被生态修复研究。E-mail: hcmjiangda@163.com

责任编辑 王 伟