

光周期对穗花狐尾藻生长、开花与种子形成的影响

王 祎¹ 宋光丽¹ 杨万年¹ 杨 邵¹ 李敦海²

(1. 华中师范大学大学生命科学学院, 武汉 430079; 2. 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要: 通过人工补光和遮光处理, 初步研究了光周期对狐尾藻生长和开花的影响。研究发现: 8h 短日照条件不利于狐尾藻的生长和花序形成, 导致狐尾藻不能正常开花和结实; 与自然日照长度(平均日照 14h) 条件下相比, 16h 长光照条件可以增加植株的高度和分枝数, 形成更大的生物量; 但 24h 全光照条件对生长有抑制作用。长光照条件下, 狐尾藻花序形成时间和开花时间均比自然条件下延迟, 形成花序的数目也显著较自然条件下的少, 但长光照条件下形成的种子比自然条件下形成的种子具有更高的萌发率。

关键词: 光周期; 狐尾藻; 生长; 开花

中图分类号: Q945 **文献标识码:** A **文章编号:** 1000-3207(2007)01-0107-05

穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.) 是小二仙草科(Haloragidaceae) 多年生沉水植物, 常与金鱼藻、茳草等形成各种类型的水生植物群落^[1-3]。在水生植被的自然修复中, 狐尾藻也是最先侵入和定居的先锋物种之一^[4, 5]。加上其耐污染能力较强, 因而水生植被恢复工程中是被优先考虑的先锋物种之一^[6]。据苏文华等研究报道狐尾藻对光的需求较其他沉水植物高, 光补偿点与陆生草本阳性植物相当, 光饱和点也高于所研究的其他沉水植物如苦草、黑藻等, 因而狐尾藻在水体上层有较强的竞争能力, 能够在水表形成冠层和相对的丰度^[7]。这些工作为水生植被恢复工程中的物种配置提供了重要依据。光作为影响植物生长发育和分布的重要环境因素, 除了通过光强因素影响光合作用外, 光周期也是影响植物生长和发育的重要因素, 特别是对很多植物的开花有重要的影响^[8, 9]。光周期对陆生植物生长发育的影响已有很多研究, 但在沉水植物中尚未见报道。本文研究了不同光周期对穗花狐尾藻生长、开花与种子形成的影响。

1 材料和方法

1.1 材料种植与管理 2004 年 4 月份将实验材料穗花狐尾幼苗从武汉市附近的池塘中采集回来, 选

取大小一致的 10—15cm 长的小苗定植于盛有塘泥的 77cm × 60cm × 55cm 的塑料水箱内, 塘泥厚约 5cm, 水深 45cm, 每箱种植 15 株。当植株长到高约 20cm 时将水补满, 使水深达到 15cm, 用于光周期处理实验。所有实验均在华中师范大学校园内进行, 学校所在地武汉市地处北纬 29°58′—31°22′。

1.2 光周期处理 从 2004 年 5 月 1 日开始对狐尾藻进行光周期处理。挑选长势相当的 8 箱材料分成 4 组(每组 2 箱) 进行 4 种不同的光周期处理: 对照(实验所在地的自然光周期, 实验期间平均日照长度 14h, 变动范围 13.5—15.5h)、8h 日照 + 16h 黑暗、16h 光照 + 8h 黑暗、24h 连续光照。8h 日照 + 16h 黑暗光周期条件的获得: 每天下午 4 点至第二天早上 8 点对材料进行遮光处理; 16h 光照 + 8h 黑暗光周期条件的获得: 每天下午从 4 点至 12 点进行人工补光处理, 然后遮光至第二天早上 8 点; 24h 连续光照: 每天下午 4 点至第二天早上 8 点进行人工补光处理。人工补光所用光源为 100W 白炽灯, 光源离水面 50cm。实验期间保持水深 45cm。

1.3 分枝数的统计与生物量的测定 7 月 12 日每桶随机取 6 株材料洗净根部泥土, 在电子天平上快速称取每株狐尾藻的湿重, 然后将材料在桌面上放平, 测量植株的茎长, 计数主茎上的初级分枝数。最

收稿日期: 2005-03-28; 修订日期: 2006-04-29

基金项目: 国家 863 计划项目(2002AA601013) 研究内容

作者简介: 王 祎, 女(1983—), 湖北宜城人; 学士; 主要从事植物发育生物学方面的研究

通讯作者: 杨万年, 男, 土家族, 湖北长阳人; 副教授, 博士; 主要从事植物发育分子生物学方面的研究。E-mail: yangwn@mail.ccnu.edu.cn

后用滤纸吸去材料上多余的水分,将每株材料分别转入已知质量的称量瓶内,置于 85℃烘箱中烘烤至恒重,所得数据为植株的干重。

1.4 开花时间、花序与花芽数目统计 从 7 月中旬开始观察和鉴定花序与花芽的形成情况,以能鉴别出花序上的花芽和数目作为花序形成的标准,对形成的花序进行挂牌标记和记数。最早开花时间是指每种处理条件下第一朵花开放的日期,花序数目记录至 9 月 30 日。当花序大量形成后,从每种处理下随机选取 10 个尚未开放的花序,用 FAA 固定液固定,用于统计花序上的花芽数目。

1.5 种子萌发实验 12 月 29 日从水箱中采集成熟的果序,摘下黑色的果实,用手轻搓使果实中的四粒种子分开,浸泡于蒸馏水中于 4℃冰箱内保存备用。作发芽实验时,在 9 个 500mL 的玻璃瓶内装入 2cm 厚的塘泥(高温灭菌过),加蒸馏水至瓶口。将自然日照、16h 日照和 24h 日照条件下形成的种子均匀地播种到瓶内,每瓶内种 30 粒种子,每种处理下收获的种子种植 3 瓶。最后将所有的玻璃瓶放入 25℃的光照培养箱中培养,定期统计萌发形成的幼苗数。最早萌发时间是指第一棵幼苗两片子叶展开

的时间,发芽率为一定时间内已萌发的种子数除以播种的种子数。

2 实验结果

2.1 光周期对狐尾藻生长的影响

研究结果如表 1 所示。8h 的短日照条件明显不利于狐尾藻的生长,在此条件下培养 70d 后其生物量及其他形态指标统计,其湿重为对照下的 56%,干重为对照下的 47%,植株高度为对照下的 85%,分枝数仅为自然条件下的一半。相反,当日照时间延长至 16h 时,其生物量、植株高度、分枝数均比自然条件下有明显的提高,湿重比对照高 28%,干重高 59%,平均株高均比自然条件下的增长了 8%,平均分枝数增长了 50%。在 24h 全日照条件下,植株高度和分枝数等均明显比自然条件下的低,但生物量比自然条件下的增长了 35%,进一步观察发现茎的质地比自然条件和 16h 光照条件下的硬,木质化程度更高。这些结果说明适当延长日照时间有利于狐尾藻的生长。在实验过程中我们观察到自然条件与 16h 光照条件下狐尾藻长得繁茂,将水面完全覆盖,而 8h 和 24h 光照条件下狐尾藻枝叶较稀少,不能覆盖水面。

表 1 不同光周期对狐尾藻生物量及植株形态的影响
Tab. 1 The biomass, height and numbers of branches under different photoperiod

日照长度(h)	干重(g)	植株长度(cm)	形成初级分枝数(个/株)
Light time (h)	Dried weight (g)	Height (cm)	Amount of branches per plant
8	0.8±0.3(47*)	113±9.8(85)	0.5±0.8(50)
自然日长	1.7±1.0(100)	133±21.2(100)	1±0.9(100)
16	2.7±1.3(159)	144±23.8(108)	1.5±1.2(150)
24	2.3±1.2(135)	130±15.8(98)	0.8±0.4(80)

* 括号内数字:以自然光周期下的数据为 100%,其他条件下数据与其比较所得的百分率
* Numbers in brackets: data from natural conditions are scored as 100% while data from other conditions are compared with them to get their percent scores

2.2 光周期对花序、花芽形成与开花时间的影响

进入 8 月份后狐尾藻开始形成穗状花序,花序上部为雄花,下部为雌花。光周期不仅影响开花时间,而且对花序和花芽的正常发育有影响(表 2)。8h 短日条件下狐尾藻能形成幼小的花序,但花序不能进一步正常发育,幼嫩花序出现不久,就开始变黑,最后死亡脱落,没有花、果实及种子形成。16h 光照条件对开花时间没有明显影响,但该条件下所形成的花序数量仅为自然条件下的 67%。24h 全日照条件下狐尾藻的开花被明显延迟,比自然条件下晚两个月时间。而且在该条件下,狐尾藻所形成花序的数量急剧减少,仅为自然条件下的 18%。就花

芽数目而言,16h 光照条件下形成的花芽数目最多,24h 全光照条件下形成的花芽数目最少,但判别不明显。这些结果说明狐尾藻的花序形成和开花已适应了当地的自然光周期条件,缩短和延长日照时间均不利于花序的形成和开花。

2.3 不同光周期下所形成种子的萌发时间和发芽势

如表 3 所示,长日照条件下形成的种子的萌发时间有提前的趋势。播种后第 11d,16h 和 24h 光照条件下收获的种子已展开两片子叶,而自然条件收获的种子刚刚开始发芽,到第 14d 时其子叶才完全展开。这种趋势进一步为发芽势方面的数据所证明。在我们所试验的萌发条件下,16h 和 24h

条件下所形成的种子比自然条件下形成的种子有更高的发芽势(表3)。例如萌发第14d的发芽势,16h和24h条件下所形成的种子分别比自然条件下形成的种子高127%和93%;它们在萌发第21d的发芽势也分别比对照条件下的高84%和76%(表3)。

表2 不同光周期对狐尾藻开花的影响
Tab.2 Effect of different photoperiod on flowering

日照长度(h)	开花日期	花芽数/花序	最终形成花序数(%)
Day time (h)	Date of flowering	Flower buds per inflorescence	Number of inflorescence
8	—	—	0
自然日长	8.24	52±2.8(100%)	129(100)
16	8.26	56±0.0(108)	86(67)
24	10.27	50±1.4(96)	23(18)

* 括号内的数据说明:以自然光周期下的数据为100%,其他条件下数据与其比较所得的百分率
* Numbers in brackets: data from natural conditions are scored as 100% while data from other conditions are compared with them to get their percent scores

表3 不同光周期下形成种子的萌发时间及萌发势
Tab.3 Germination time and rate of seeds from different photoperiod

日照长度(h)	最短萌芽时间(d)	第14d的萌发势(%)	第21d的萌发势(%)
Day time (h)	Germination time	Germination rate of 14d	Germination rate of 21d
8	—	—	—
自然日长	14	8.8	25.6
16	11	17	47
24	11	20	45

3 讨 论

光是影响植物生长发育的最重要因素,一方面光是光合作用的必须条件,是植物生存的能量来源,任何植物的生长都对日照长度和光强等有一定要求,光照时间过短植物的生长将受到影响。我们的研究结果显示,8h短日照不利于狐尾藻生长,而延长日照时间到16h则促进其生长,说明在自然条件下日照时间和光强可能都是限制狐尾藻生长的因素。狐尾藻的光补偿点和光饱和点较高^[7],而水体中的光照强度一般都较低,因而延长日照时间可以在一定程度上补偿光强不足对生长的影响。但过长的日照时间却不利于其生长,24h全日照条件下狐尾藻的分枝形成和茎延伸生长明显受到抑制。这种现象也存在于一些陆生植物中,可能与全日照打乱了植物自身的节律有关^[8,9]。

另一方面,光对植物的生长发育有重要的调节作用,光形态建成是植物发育的重要组成部分,光周期调节植物的花器官形成和开花是光形态建成的表现形式之一。在陆生植物中根据植物成花诱导对光周期的需要,把植物分为三类:长日照植物,日照时

间延长加速开花,短日照植物,日照时间缩短加速开花,日中性植物的开花不受日长的控制^[9]。我们的研究结果显示,8h短日照条件下狐尾藻能形成幼嫩花序,说明短日照下狐尾藻的成花转变并没有受到影响,仍然能够发生由营养生长向生殖生长的转变。但短日照条件下形成花序的时间比自然条件下的延迟,而且所形成的花序不能发育成熟。我们推测这可能是因为日照时间缩短后,光合时间缩短,同化作用的营养积累减少而影响了成花后的花器官发育。如果把光照时间延长到16h,狐尾藻的生长受到促进,成花和开花时间没有明显变化,但花序形成的数目却显著减少,说明该条件下狐尾藻的成花转变受到一定程度的抑制。进一步延长光照时间至24h全日照,则其成花时间和开花时间均被明显延迟,而且花序数目进一步降低,说明随着光照时间的延长,对生殖转变的抑制作用增强。这些反应有些类似于短日照陆生植物对长日照光周期的反应。但我们的结果同时也说明狐尾藻不是严格的短日照植物和长日照植物,也不是一般的日中性植物。其成花转变可能已适应了当地的自然光周期条件,延长或缩短日照时间均在一定程度上抑制其成花转变甚至干扰其

花器官的正常发育(见结果部分)。Santamaria 等研究了氮素营养对沉水植物开花的影响,发现水体中氮素营养成分增加明显地延迟沉水植物的开花时间,说明影响沉水植物成花的因素是很复杂的^[10]。营养生长是生殖生长的基础,由于沉水植物水生态环境中光强等波动很大,可能对成花转变和开花等发育过程也有重要影响。尽管狐尾藻成花和开花有最适合的光周期条件,但却能够在很广泛的光周期范围内形成花序和开花,这可能是其长期适应多变的水生态环境的结果。另一方面,我们实验中所用的对照是武汉本地的自然光周期条件,而自然光周期条件是随着时间变化的。我们的工作是在五月份到九月份之间完成的,其间平均日照长度大约为 14h,日照长度在 13.5—15.5h 之间变动。因此目前的研究结果还不能对狐尾藻的光周期反应特征做出定论。

我们实验中发现的另一个非常有趣的现象是长日照条件(16h 和 24h)下形成的狐尾藻种子的发芽率远远高于自然条件下形成种子的发芽率。说明长日照条件虽然减少花序的形成数目,延迟开花,但却有利于种子中胚的发育。我们在实验中还发现,长日照条件下形成的果实和种子普遍比自然条件下形成的果实和种子大,萌发后展开的幼苗子叶也更长更宽(结果未显示),说明种子的发育状况比自然条件下的更好。我们推测这可能与长日照条件下有更多的同化产物向种子分配和积累有关。陈忠义等报道种子是穗状狐尾藻冬季种子库的主要构成成份,远远高于断枝等无性繁殖体。因此狐尾藻的种子密度和种子萌发率等可能对其种群重建具有重要的制约作用^[11]。而在水生植被恢复实践中,通过在恢复地播种种子形成实生苗是一种操作简单而又非常重要的方法。但实践中常常遇到的问题种子的萌芽率低、种子萌芽所形成的幼苗弱小、生存力差、易受风浪干扰难于定居形成优势种群等。我们的工作为提高种子萌发率和幼苗质量提供了一条可能的途径。

参考文献:

- [1] Zhan C W, Yu D, Wu Z H, *et al.* The community ecology of aquatic plant in the water-land ecotone of Liangzi Lake [J]. *Acta Phytocologica Sinica*, 2001, **25**(5): 573—580 [詹存卫,于丹,吴中华,等.梁子湖水-陆交错区水生植物群落生态学研究.植物生态学报,2001, **25**(5): 573—580]
- [2] Chen Z Y, Lei Z X, Zhou J, *et al.* Monthly quantitative and biomass dynamics of six submerged macrophytes populations in Liangzi Lake [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2000, **24**(6): 582—588 [陈中义,雷泽湘,周进,等.梁子湖六种沉水植物种群数量和生物量周年动态.水生生物学报,2000, **24**(6): 582—588]
- [3] Li W, Cheng Y. Quantitative analysis on the main submerged communities in Honghu Lake. ④ *Ceratophyllum demersum* + *Potamogeton crispus* + *Myriophyllum spicatum* community [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2000, **24**(1): 30—35 [李伟,程玉.洪湖主要沉水植物群落的定量分析 ④ 金鱼藻+菹草+穗状狐尾藻群落.水生生物学报,2000, **24**(1): 30—35]
- [4] Yang L Y, Liang H T, Hu W P, *et al.* The study on natural restoration of aquatic vegetation in the northern lakeside, Lake Taihu [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2002, **14**(1): 60—66 [杨龙元,梁海棠,胡维平,等.太湖北部滨岸区水生植被自然修复观测研究.湖泊科学,2002, **14**(1): 60—66]
- [5] Ma J M, Yan G A, Luo Y P, *et al.* The aquatic vegetation restoration and its structure improvement and water quality dynamics in the controlled ecosystem in East Lake (Wuhan) [J]. *Journal of Lake Sciences*, 1997, **9**(4): 359—363 [马剑敏,严国安,罗岳平,等.武汉东湖受控生态系统中水生植被恢复结构优化及水质动态.湖泊科学,1997, **9**(4): 359—363]
- [6] Zhang X M, Chen J, Yang S H. Study on restoration of aquatic vegetation in Dianchi Lake [J]. *Journal of Yunnan Environment*, 1998, **17**(3): 38—40 [张秀敏,陈娟,杨树华.滇池水生植被恢复规划研究.云南环境科学,1998, **17**(3): 38—40]
- [7] Su W H, Zhang G F, Zhang Y S, *et al.* The photosynthetic characteristics of five submerged aquatic plants [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, **28**(42): 391—395 [苏文华,张光飞,张云孙,等.5种沉水植物的光合特征.水生生物学报,2004, **28**(42): 391—395]
- [8] Zhang R, Xue G X, Song J X, Jiang X W. Abnormality in male organ development and fertility of photoperiod sensitive genic sterile rice plants under short day condition [J]. *Acta Botanica Sinica*, 1999, **41**(12): 1317—1322 [张锐,薛光行,宋家祥,蒋希文.光敏核不育水稻短日照植株的雄性器官和育性异常.植物学报,1999, **41**(12): 1317—1322]
- [9] Bai S N, Tan K H. A review and retrospection on photoperiod-sensitive genic male sterile rice: is the information from leaves specific to stem developmental affairs [J]? *Chinese Science Bulletin*, 2001, **46**(9): 788—792 [白书农,谭克辉.对光敏水稻研究的回顾与反思:植物光周期现象中叶片信息对茎端的形态建成事件有专一性吗?科学通报,2001, **46**(9): 788—792]
- [10] Santamaria L, Hootsmans M J M, Vierrsen W V. Flowering time as influenced by nitrate fertilization in *Ruppia drepanensis* Tineo [J]. *Aquatic Botany*, 1995, **52**: 45—58
- [11] Chen Z Y, Lei Z X, Zhou J, *et al.* A preliminary study of winter seed bank of dominant submerged macrophytes in Liangzi Lake [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2001, **25**(2): 152—158 [陈中义,雷泽湘,周进,等.梁子湖优势沉水植物冬季种子库的初步研究.水生生物学报,2001, **25**(2): 152—158]

EFFECT OF DIFFERENT PHOTOPERIODS ON GROWTH, FLOWERING
AND SEED PRODUCTION OF *MYRIOPHYLLUM SPICATUM* L.

WANG Yi¹, SONG Guang-Li¹, YANG Wan-Nian¹, YANG Shao¹ and LI Dun-Hai²

(1. College of Life Sciences, Hua Zhong Normal University, Wuhan 430079;

2. Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

Abstract: The effect of photoperiod on growth and flowering of *Myriophyllum spicatum* L. was probed by artificially increasing or decreasing light time. The seedlings were planted on water tanks and divided into four groups and subjected to different photoperiod treatment: (1) Control: natural photoperiod from May to September in Wuhan; (2) 8h short day treatment; (3) 16h long day treatment; (4) 24h full day treatment. It was found that 8h short day photoperiod was not favorable to the growth and florescence development. The florescence and flower bud formation, flowering time and the germination of seeds under different photoperiod were assessed by statistical analysis. The results demonstrated that under long term short-day, *Myriophyllum* could not form florescence and fruits. On the contrary, 16h long-day photoperiod could increase the height, promote branching and increase biology mass. But 24h long-day treatment suppressed the growth compared to the natural photoperiod condition which is average 13.5h. Under long-day photoperiod, the florescence forming and flowering were postulated and the amounts of florescence were also reduced significantly. Interestingly, the seeds produced under long-day photoperiod had a higher germination rate. Our results provided ecological restoration with a new idea for obtaining the high quality seeds.

Key words: Photoperiod; *Myriophyllum*; Growth; Flowering

《水生生物学报》编辑委员会
ACTA HYDROBIOLOGICA SINICA EDITORIAL BOARD

主 编 Chief Editor 桂建芳 GUI Jian-Fang

副主编 Associate Editors 解绶启 XIE Shou-Qi

委 员 Members (以姓氏拼音为序)

蔡庆华 CAI Qing-Hua	曹文宣 CAO Wen-Xuan	常剑波 CHANG Jian-Bo
陈家宽 CHEN Jia-Kuan	陈宜瑜 CHEN Yi-Yu	陈毅峰 CHEN Yi-Feng
高坤山 GAO Kun-Shan	何舜平 HE Shun-Ping	洪云汉 HONG Yun-Han
胡征宇 HU Zheng-Yu	李文鑫 LI Wen-Xin	李钟杰 LI Zhong-Jie
林浩然 LIN Hao-Ran	刘建康 LIU Jian-Kang	刘永定 LIU Yong-Ding
麦康森 MAI Kang-Sen	聂 品 NIE Pin	曲久辉 QU Jiu-Hui
沈韞芬 SHEN Yun-Fen	宋立荣 SONG Li-Rong	唐启升 TANG Qi-Sheng
王 丁 WANG Ding	吴灶和 WU Zao-He	吴振斌 WU Zhen-Bin
相建海 XIANG Jian-Hai	肖 伟 XIAO Wei	谢 平 XIE Ping
谢小军 XIE Xiao-Jun	熊邦喜 XIONG Bang-Xi	熊思岳 XIONG Si-Yue
徐旭东 XU Xu-Dong	杨先乐 YANG Xian-Le	于 丹 YU Dan
余其兴 YU Qi-Xing	游 力 YOU Li	张奇亚 ZHANG Qi-Ya
朱作言 ZHU Zu-Yan	Harald Rosenthal(德国)	

编辑部 Editorial office 杜新征 DU Xin-Zheng 王 芹 WANG Qin 余茜 YU Xi