

切除顶枝对加拿大伊乐藻生长的影响*

倪 乐 意

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要 切除5cm顶枝使加拿大伊乐藻生物量立即下降28%, 净光合作用速率(P_n)和植株光合作用产量(PhP)与对照相比立即下降50%以上, 去顶也对各种生长指标造成不同程度的即时损伤。经过随后28d的生长试验后, 处理组与对照相比, 生物量和总枝长(主枝+侧枝)增长率分别下降45%和53%, 主枝伸长几乎停止; 侧枝(分枝)数增长略有下降; 水分含量明显增加; 试验期间 P_n 平均下降了40%, PhP 平均下降了51%。表明去顶对生物量增长、主枝伸长和冠层的发育有明显的抑制, 对分枝数没有明显的影响。光合产量较生物量增长幅度的下降明显要大, 其恢复去顶前水平的时间也比后者要长一倍。根据结果, 讨论了去顶对沉水植物生长的影响机制、沉水植物的恢复能力并和其它收获试验进行了比较。

关键词 加拿大伊乐藻, 去顶, 影响, 生长指标, 恢复, 机制

草食性鱼类以沉水植物为主要饵料生物, 如草鱼每增加500g重量就要消耗一个中等产量湖泊中约12m²范围内的沉水植物生物量^[1,2], 其摄食压力往往导致沉水植被的衰竭^[3]。要达到既保护植被又兼顾水体养殖的目的, 正确估算对植物的极限利用量是关键所在。考察沉水植物对收获的耐受力的指标为: 生物量和光合作用产量是否能恢复以及所需的时间, 这些指标能否恢复取决于收获后植物的再生能力。由于以往试验缺乏受控试验条件, 对决定沉水植物再生能力的主要参数变化还缺乏可靠的测定^[4-10]。

本研究通过切去顶枝(去顶)模拟草食鱼类对植株冠层的摄食, 以加拿大伊乐藻(*Elodea canadensis* St. John)为材料, 去顶后伊乐藻生长和光合作用变化, 以考察沉水植物的利用率与其生长代谢的关系。鉴于加拿大伊乐藻生长快、扩张力强、分布广泛、生命周期长和草鱼的适口性好, 它将是草食鱼类优良饵料和沉水植被中较好的建群种, 因而选择加拿大伊乐藻为材料也有明显的应用价值。

1 材料与方法

1.1 材料 加拿大伊乐藻采自奥地利维也纳的 Fisha 河, 采回的材料先在维也纳大学植物生理学研究所的恒温实验室中预培养一周, 然后用于以下实验。

1.2 实验 周期为18d, 分为三个处理组: 实验组G1: 材料切去5cm顶枝, 生物量下降

* 本研究受到中国科学院“九五”重大项目与院特别支持项目(合同号为K295T-04)和国家自然科学基金(批准号为39430101)资助

1998-08-28收到; 1999-06-15修回

28%; 对照组 G2: 完整植株; 空白组 G3: 没有植物。G1 和 G2 每组植株数为 20, 株高 20cm, 测得实验开始时植株组织含磷量为 0.23%, 净光合作用速率为 $0.35\text{mgO}_2\text{h} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$, 呼吸率为 $0.11\text{mgO}_2\text{h} \cdot \text{g}^{-1}\text{FW}$, 两组植物的初始生物量相当, 达到中等生产力草型湖泊的水平^[11-12]。

1.3 培养条件 水深 20cm, 水温 17.5°C, 光 / 暗周期比为 14:10h; 每组底泥重量为 2680gDW, 底泥有机物含量为 2.82%, 总磷含量为 3%; 上层水由无离子水和 KH_2PO_4 、 NaNO_3 和 KCL 配制而成, 氮磷浓度分别为 $\text{NH}_4^-\text{-N}$: 1.0mg / L; $\text{NO}_3^-\text{-N}$: 4mg / L; $\text{PO}_4^{2-}\text{-P}$: 2mg / L。浓度的设置参照 Jones 和 Westlake^[12, 13]。

1.4 测定方法 光合作用用产氧量表示。用溶氧计 (OX191, WTW) 测定, 预先测得它对溶氧测定值的稳定性和准确度与 Winkler 法相比无显著差异 (表1)。

表1 比较用氧探头和Winkler反应法测出的溶氧值(平均值±SE, mgO₂/L)

Tab.1 Comparison of the average DO measured by oxygen electrode to which by Winkler reaction

T-检验	氧探头	Winkler反应
T-test	Oxygen electrode	Winkler reaction
P>0.01	9.40±0.02	9.44±0.05

植物的恢复速度依据下列公式计算:

$$\text{生长速度: } \text{RGR} = \text{RP}/t = \Delta W / W / t \quad (1)$$

其中 RGR = 相对生长速度, RP = 产率 = P / W / t, P = 产量 = ΔW

$$\text{光合作用产量: } \text{PhP} = \text{Pn} \cdot P \quad (2)$$

其中 PhP = 光合作用产量 (mgO₂·h·ind.⁻¹)

2 结果

2.1 去顶对生长和光合作用的影响

表 2 和表 3 的数据表明: 去顶后 28d 的生长期中, 加拿大伊乐藻生物量增长 (产量) 按鲜重和干重计算分别为完整植株的 69% 和 36%。如按产率计算: 则鲜重和干重的增长率相近, 约为完整植株的 55% 左右, 说明生物量的增长率减少不到一半; 而总枝长 (主枝 + 侧枝) 下降一半以上; 侧枝数 (分枝数)、增长数比完整植株略少; 去顶植株的水分含量明显增加, 为完整植株的 3 倍以上。表明去顶对生物量增长有很大抑制, 对主枝伸长有完全的抑制, 对分枝没有明显的影响。由于侧枝长度、分枝数和生物量三项指标综合决定冠层的发育, 而去顶后侧枝长和生物量的增长都明显减少, 因此去顶对冠层的形成有很大的抑制。

表2 去顶后加拿大伊乐藻生物量的变化(B: 生物量)

Tab.2 Biomass changes of *E. canadensis* after cut of apex

指标 Indices	B始	B终	产量	产率	B始	B终	产量	产率
	(gFWg ⁻¹)	(FW,g)	(RP,%)	(gDWg ⁻¹)	(DW,g)	(RP,%)		
处理组 G1	41.7	75.5	33.8	0.81	4.2	6.3	2.1	50
对照组 G2	43.8	92.7	49.1	1.42	6.3	11.1	5.8	92
增长率 G1:G2	0.95	0.81	0.69	0.57	0.67	0.57	0.36	0.54
降幅 G1-G2/G1			0.31	0.43			0.64	0.46

表3 加拿大伊乐藻去顶后长度和密度的变化

Tab.3 Length and densities changes of *E. canadensis* after cut of apex

增值Increment	总枝长	产率	主枝长	侧枝数	水分
	ΔL , cm	RP	H, cm	Δls	$\Delta W, \%$
处理组G1	42±3	76	1±0.2	106	7
对照组G2	54±7	162	30±7	111	2
增长率G1:G2	0.78	0.47		0.95	3.5
降幅1-G2/G1	0.22	0.53		0.05	

表4表明：去顶后植株的净光合作用速率(Pn)立即降低57%，经过28d生长后，侧枝的生长使 Pn 恢复到对照完整植株的77%，试验期间 Pn 平均下降了40%；植株平均光合产量(PhP)下降59%，与 Pn 的降幅相似，试验结束时恢复到对照的56%，较 Pn 的恢复率低20%左右， PhP 平均下降了51%。

表4 去顶后加拿大伊乐藻光合作用速率(Pn)和光合作用产量(PhP)的变化Tab.4 Changes of photosynthetic rate of *E. canadensis* after cut of apex.

指标Indices	始值S	终值E	均值M	始值S	终值E	均值M
	$Pn(\text{mgO}_2 \text{g}^{-1} \text{FWh}^{-1})$			$PhP(\text{mgO}_2 \text{ind}^{-1} \text{h}^{-1})$		
处理G1	0.15	0.27	0.21	0.21	0.60	0.41
对照G2	0.35	0.35	0.35	0.51	1.08	0.80
比率G1/G2	0.43	0.77	0.69	0.41	0.56	0.51
降幅1-G1/G2	0.57	0.23	0.40	0.59	0.44	0.49

2.2 加拿大伊乐藻恢复到去顶前生物量和光合作用产量所需时间

去顶除掉的植物生物量占28%。试验结束时生物量(FW)产率(RP)已达到64%(表2)，远远超过了去顶前的水平。根据生长速度计算公式(公式(1))，可估算出去顶植物的 $RGR=0.027$ ，进一步推算出 $RP=0.28$ 时所需的时间为10~11d。这表明恢复到去顶前的生物量需时不到两周，去顶后的生长使伊乐藻的生物量能够恢复和超过去顶前的水平。从本试验的结果看，虽然去顶后生长速度下降幅度很大(表2)，但是相对于植物生长季节的长度(几个月)而言，去顶对生长的影响时间(2周)很短。

根据光合产量和生长速度计算公式(公式(2)和(1))计算出去顶植株光合产量恢复到对照的初始值所需时间为20~21d，其中 $\Delta p = \text{降幅} \times \text{对照初始光合产量} \times \text{株数} = 0.59 \times 0.51 \times 30 = 9 \text{mgO}_2 \text{h}^{-1}$ (表4)； $Pn = 0.35 \text{mgO}_2 \text{g}^{-1} \text{FWh}^{-1}$ (表4)； $RGR = 0.027 \text{d}^{-1}$ ； $W = 41.7 \text{gFW}$ (表2)。因此光合产量与生物量相比时其恢复时间要长一倍。

2.3 去顶对生长指标的立刻影响(Immediate effects)

测得加拿大伊乐藻植株垂直向下每5cm切段的生物量(B)、 Pn 和Chl-a的分布规律是顶枝最高，顶枝占整株的B、 Pn 和Chl-a的百分率相比为 $Pn\% > \text{Chl-a}\% > B\% > 1\%$ (图1)，说明去顶对生长指标的立刻损伤程度是以 Pn 为最大，其次Chl-a，再次生物量，最少为长度。去顶对不同生长指标的损伤程度的这种不均一性表明 Pn 较生物量的恢复更为困难，也表明不同生长指标间的不可替代性。一般生长试验中用Chl-a代表 Pn 的变化和通过测量长度研究生物量变化的方法看来在去顶试验中不宜使用。

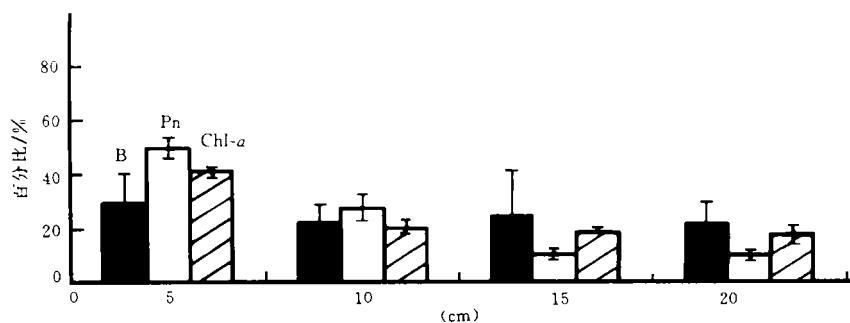


图1 加拿大伊乐藻植株生物量、净光合作用速率和叶绿素a的垂直分布。

Fig.1 Vertical distribution of biomass, Pn and Chl-a content along the shoot of *E. canadensis*.

3 讨 论

3.1 去顶对加拿大伊乐藻生长的影响机制

在陆生植物特别是作物中,去顶(或称摘顶和打顶)后果为促进分枝和抑制主枝增高,其原理是植物的生长素集中在顶枝上,有促进顶枝伸长和抑制侧芽生长的两重作用。由于去顶解除了顶枝的伸长因素和侧芽的抑制因子,可导致多个侧芽同时生长,因此通常会促进冠层的发育,使植株光合作用速率很快恢复和超过对照的水平,所以去顶不会对生长有明显抑制作用反而促进生长。然而去顶对沉水植物生长的影响尚未见报道,本研究的结果表明其后果与陆生植物中大不相同,主要为加拿大伊乐藻去顶后生长受到明显抑制,主枝的伸长完全停止,侧枝数未超过完整植株,而且侧枝生长量明显下降。推测这是由于加拿大伊乐藻为冠层型(Canopy form)沉水植物,在水面能形成冠层,其侧枝的形成可能本来就不受主枝的抑制,本研究表明去顶并不能进一步刺激侧枝形成和生长,以往研究也表明去顶时生物量和光合作用速率下降使碳水化合物储量和合成速度下降^[10],会抑制侧枝的生长。沉水植物冠层在水面形成的机制还未见报道,但 Samarakoon 等^[14]对浮叶植物的研究发现,沉水茎的伸长生长是由于顶芽中积累了生长素,当顶枝长及水面时便会释放出生长素,使主枝伸长停止。如这一现象也适用于沉水植物,那么主枝在水下保持伸长生长,长及水面时,顶枝释放生长素,使生长放慢,然后顶枝就没有足够浓度的生长素来抑制侧芽萌发,因此植物不去顶就能在水面形成冠层。

3.2 评价沉水植物的恢复能力

有些研究将恢复表达为(生物量和密度)重新回到收获前的水平^[7-8]。从本研究看,生物量、光合产量和光合作用速率恢复到收获前水平的速度是不同的:生物量恢复最快,光合产量恢复需要比生物量多一倍的时间,而光合作用速率直到结束仍然只恢复到77%的原有值。由于只通过生物量的变化研究收获植物的再生和恢复能力,以往的研究对沉水植物的恢复能力估价偏高,同时,收获后植物水分含量明显增加也导致用鲜重作为生物量单位估计的恢复力“含有水分”,这种对恢复力的高估导致对收获时效的低估。当收获的目的在于减少沉水植物生物量时,可能会导致过高的收获强度,增加控制杂草的花费;当收获目的在于渔业利用和需要保证植被的再生时,高估恢复力则会带来比较严重的后

果：如对植被的过度利用而导致的植被衰竭。

有研究结果表明收获后植物的最大季节生物量 B_{max} 要低于对照，且峰期较对照推迟^[15—17]，暗示着收获对植物造成了永久性损伤。本研究结果与他人的结果一致：证明收获导致生物量、光合作用产量和冠层较对照的增长速度下降。可以推测：在生产力较低的水体，如深水、贫营养或水下光照较弱水体和生长季温度较低的温带水体， B_{max} 远远达不到环境容量，收获后生长速度的下降肯定导致收获植物与对照植物相比时 B_{max} 下降和峰期推迟；在生产力较高水体， B_{max} 受环境容量限制，出现时间较早，收获植物有机会恢复到对照的 B_{max} （如 3.2 中所提到的 Crowell 的研究结果），但峰期同样要迟于对照；如果其峰期推迟到生长季后期到末期，自然节律会使植株生长停止而转向衰老和繁殖体形成过程，到这时收获植物实际上也没有多少机会恢复到对照水平，同时种子或休眠体库也可能受影响。

综上所述，收获植物比较容易恢复到收获前的生物量，但以往的研究可能对植物的恢复速度估计太高；反之由于收获抑制生物量、光合产量和冠层的增长，收获植物恢复到对照生物量的可能性相当有限。

3.3 与其它收获试验结果的比较

野外研究得到的恢复时间要长得多，一般在 3—6 周之间。原因主要与收获量有关，虽然收获率与恢复时间的相关性质（线性或非线性）还不清楚，但本研究结果肯定了生长指标恢复时间与其在收获后的降幅相对应，所以可推测收获率和恢复时间之间肯定有正相关关系，即收获量大时所需的恢复时间则相应较长。野外收获率一般高于本试验水平，因此可解释它们与本试验相比在恢复时间上的差异。另外由于野外收获试验缺乏受控试验条件，试验期间环境因子如有显著改变，必然对探测收获的效果有非常大的干扰。如水位升高，以及由于温度和营养物增加引起的藻类大量生长等都导致水体透明度的下降和水下 PhAR 减弱，这对收获植物影响要大于对照，原因是收获后沉水植物生物量、株高和冠层密度显著降低，其光合作用更加依赖于水体的透光性。因此这种情况下收获和对照组生长速度的差异加大，所需恢复时间加长；反之当收获试验在生长季后期实施时，群丛的密度和生物量已接近环境容量，生长已趋停止。在这种情况下，收获增加了可生长空间，收获后生长速度超过对照。但这时收获和对照组生长差异主要反映了环境容量对生长的限制效应。野外试验中所出现的环境因素干扰影响对收获效应的评价。

参 考 文 献

- [1] 陈洪达、何楚华. 武昌东湖水生维管束植物生物量及其在渔业上的合理利用问题. 水生生物学集刊, 1975, 5(3): 410—419
- [2] 贺锡勤、谢洪高. 武昌东湖草鱼的食性. 太平洋西部渔业研究委员会第九次全体会议论文集. 北京: 科学出版社, 1966, 6—14
- [3] Wiley M J, Tazik P P, Sobaski S T. Controlling aquatic vegetation with triploid grass carp. Circ. 57, III. Nat. Hist. Surv. Champaign, 1987, 16
- [4] Carpenter S R, Adams M S. The macrophyte tissue nutrient pool of a hardwater eutrophic lake: Implications for macrophyte hardwater harvesting. Aquat. Bot. 1977, 3: 239—255
- [5] Cooke G D, Welch E B, Peterson S A. Lake and Reservoir Restoration. Boston: Butterworths, 1986, 392.
- [6] Engel S. The restructuring of littoral zones. Lake Reserv. Manage., 1987, 3:235—242
- [7] Engel S. Ecosystem responses to growth and control of submerged macrophytes: A literature review. Tech.

- Bull., 170, Wisconsin Dept. of Natural Resources, Madison, 1990, 20
- [8] Mikol G F, Effects of harvesting on aquatic vegetation and juvenile fish populations at Saratoga Lake, New York, *J. Aquat. Plant Manage.*, 1985, **23**: 59—63
- [9] Nichols S A, The interaction between biology and the management of aquatic macrophytes. *Aquat. Bot.*, 1991, **41**: 225—252
- [10] Perkins M A, Sytsma M D, Harvesting and carbohydrate accumulation in Eurasian watermilfoil. *J. Aquat. Plant Manage.*, 1987, **25**: 57—62.
- [11] Ikusima I, Productivity and potential uses of macrophytes. *Arch. Hydrobiol. Beih.*, 1987, **28**: 221—225
- [12] Westlake D F, Some basic data for investigating the productivity of aquatic macrophytes. *Mem. Ist. Ital. Hydrobiol.*, 1965, **18**: 229—248.
- [13] Jones R I, A comparison of acetone and methanol as solvents for estimating the chlorophyll a and phaeophytin a concentration in phytoplankton. *Ann. Bot. Fennici.*, 1977, **14**: 65—69.
- [14] Samarakoon A B, Woodrow I, Horton R F, Ethylene and submergence-promoted growth in *Ranunculus sceleratus* L. petioles: the effect of cobalt ions. *Aquat. Bot.* 1985, **21**: 33—41.
- [15] Nichols S, and Cottam G, Harvesting as a control for aquatic plants. *Water Res. Bull.* 1972, **8**: 1205—1210.
- [16] Crowell W, Troelstrup N Jr, Queen L, et al. Effects of harvesting on plant communities dominated by Eurasian watermilfoil in Lake Minnetonka, MN. *J. Aquat. Plant Manage.* 1994, **32**: 56—60.
- [17] Ni L Y, Pokorny Y, Effects of cutting on the growth and photosynthesis of *Egeria densa* (Planchon) Caspary. Ann. Report FEBL, Beijing: International Academic Publishers. 1993, 41—48.

EFFECTS OF APEX CUTTING ON GROWTH OF *ELODEA CANADENSIS* ST. JOHN

Ni Leyi

(Institute of Hydrobiology, The Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072)

Abstract The 5cm cut of apex of *Elodea canadensis* St. John caused a decrease of biomass by 28% synchronically. Both net photosynthetic rate (Pn) and photosynthetic production (PhP) of the shoot decreased by more than 50% when compared with the control. The immediate decrease of biomass, length, Pn and chlorophyll a after cutting were observed to be different in percentage. During the 28 days of growth experiment after cutting, when compared with the control, the growth of biomass and total shoots length (main shoot + lateral shoots) decreased by 45% and 53% respectively. The elongation of the main shoot was nearly terminated, segmentation of shoots reduced slightly and water content increased significantly. Pn and PhP decreased in average by 31% and 51% respectively. Growth of PhP reduced more in percentage than that of biomass. It took 21 days for PhP and 10 days for biomass to reach their preharvest levels, 2 times longer for PhP than for biomass to recover. It is indicated that after the immediate decrease of the growth indices, growth of *E. Canadensis* decreased consequently. The increase of biomass, elongation of the main shoots and the development of the canopy were inhibited significantly by the cut of the apex; Nevertheless, no marked effects were found on segmentations of shoots. The mechanism of cutting on growth and recovery of submersed macrophytes was discussed based on the current results and in comparison with literature.

Key words *Elodea canadensis*, Cut of apex, Effect, Growth index, Recovery, Mechanism