

DOI:10.11913/PSJ.2095-0837.2016.10047

闵奋力, 左进城, 刘碧云, 代志刚, 曾磊, 贺锋, 吴振斌. 穗状狐尾藻与不同生长期苦草种间竞争研究[J]. 植物科学学报, 2016, 34(1): 47-55

Min FL, Zuo JC, Liu BY, Dai ZG, Zeng L, He F, Wu ZB. Competition between *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria natans* (Lour.) Hara at different growth stages[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(1): 47-55

## 穗状狐尾藻与不同生长期苦草种间竞争研究

闵奋力<sup>1,2</sup>, 左进城<sup>3</sup>, 刘碧云<sup>1\*</sup>, 代志刚<sup>1</sup>, 曾磊<sup>1</sup>, 贺锋<sup>1\*</sup>, 吴振斌<sup>1</sup>

(1. 中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072; 2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 鲁东大学生命科学学院, 山东烟台 264025)

**摘要:** 水生植物之间的竞争作用在水体生态系统恢复过程中具有重要作用。本研究采用取代系列实验方法, 对穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)与不同生长期(幼苗期和成株期)苦草(*Vallisneria natans* (Lour.) Hara)的种间竞争进行了研究。结果显示, 对于不同生长期的苦草, 穗状狐尾藻均具有较强的竞争优势, 成株期苦草的竞争能力强于其幼苗期; 苦草成株组中的穗状狐尾藻平均株高比苦草幼苗组中的穗状狐尾藻平均株高增加了128.6%( $P < 0.05$ ), 但苦草成株组中的穗状狐尾藻植株平均干重比苦草幼苗组中的穗状狐尾藻植株平均干重降低了62.8%( $P < 0.05$ ); 苦草幼苗组中的穗状狐尾藻分枝较多、株丛大, 对苦草幼苗形成了较大的遮光作用; 苦草成株组中的穗状狐尾藻分枝少、植株较长, 顶端漂浮于水面生长, 表明受苦草的种间竞争压力增大, 但仍小于穗状狐尾藻的种内竞争; 另外, 苦草幼苗组中的苦草根长比苦草成株组中的苦草根长平均长28.6%( $P < 0.05$ ), 表明在与穗状狐尾藻竞争过程中, 苦草幼苗更趋于竞争地下资源。本研究结果说明穗状狐尾藻竞争能力强于苦草, 苦草幼苗受穗状狐尾藻的竞争影响较大。

**关键词:** 取代系列实验; 穗状狐尾藻; 苦草; 沉水植物; 种间竞争

中图分类号: Q948.8

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2016)01-0047-09

## Competition between *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria natans* (Lour.) Hara at Different Growth Stages

MIN Fen-Li<sup>1,2</sup>, ZUO Jin-Cheng<sup>3</sup>, LIU Bi-Yun<sup>1\*</sup>, DAI Zhi-Gang<sup>1</sup>,  
ZENG Lei<sup>1</sup>, HE Feng<sup>1\*</sup>, WU Zhen-Bin<sup>1</sup>

(1. State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China; 2. University of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China; 3. College of Life Sciences, Ludong University, Yantai, Shandong 264025, China)

**Abstract:** Competition between aquatic plants plays a crucial role in ecosystem recovery in water bodies. Replacement series experiments were performed to explore the interspecific competition between *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria natans* (Lour.) Hara at different growth stages. Results showed that competitive capacity of *M. spicatum* L. was superior to that of *V. natans* (Lour.) Hara whether it was in the seedling or adult stage. Comparatively speaking, adult stage *V. natans* (Lour.) Hara had an advantage over its seedling stage. The average height of *M. spicatum* L. grown with *V. natans* (Lour.) Hara in the adult stage was 128.6% ( $P < 0.05$ ) higher than that grown with *V. natans* (Lour.) Hara in the seedling stage, whereas the average dry weight of

收稿日期: 2015-08-08, 退修日期: 2015-09-21。

基金项目: 国家自然科学基金项目(31123001); 国家“十二五”水专项(2012ZX07101007-005)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31123001) and the National “Twelfth Five-Year” Water Special Project (2012ZX07101007-005).

作者简介: 闵奋力(1989—), 男, 硕士研究生, 主要从事沉水植物生态学研究(E-mail: 441265717@qq.com)。

\* 通讯作者(Author for correspondence, E-mail: hefeng@ihh.ac.cn; E-mail: liuby@ihh.ac.cn)。

*M. spicatum* L. was 62.8% ( $P < 0.05$ ) lower. The *M. spicatum* L. grown with *V. natans* (Lour.) Hara in the seedling stage had more branches and larger plant plexus, thus forming a larger canopy and restraining light use by *V. natans* (Lour.) Hara seedlings. In contrast, *M. spicatum* L. grown with adult *V. natans* (Lour.) Hara had fewer branches, longer plants, and its top floated on the water, which was obviously inhibited due to increased competition from *V. natans* (Lour.) Hara, though this was less than the intraspecific competition of *M. spicatum* L. In addition, the average root length of seedling stage *V. natans* (Lour.) Hara was 28.6% ( $P < 0.05$ ) longer than that of adult stage *V. natans* (Lour.) Hara in competition with *M. spicatum* L., which tended to compete for resources underground. This study showed that the competitive capacity of *M. spicatum* L. was superior to that of *V. natans* (Lour.) Hara, and seedling stage *V. natans* (Lour.) Hara was significantly impacted by competition with *M. spicatum* L.

Key words: Replacement series experiments; *Myriophyllum spicatum*; *Vallisneria natans*; Submerged macrophyte; Interspecific competition

随着社会经济的飞速发展,大量污染物的产生、排放以及水体资源的不适当开发利用,使我国众多湖、库等水体已经处于或正面临富营养化的威胁<sup>[1]</sup>。对于浅水湖泊而言,重建结构稳定、物种丰富的沉水植物群落、恢复湖泊生态功能是控制富营养化的重要措施之一<sup>[2-4]</sup>。在沉水植物恢复过程中始终存在种间竞争,并被看作是塑造植物形态、生理、生活史特征和植物群落结构、动态的主要动力之一,对沉水植物群落组成和结构影响很大,是决定沉水植物群落分布的一个重要影响因素<sup>[5,6]</sup>。

沉水植物种间竞争受到多种因素的影响。Martin等<sup>[7]</sup>对不同基质类型和不同底质肥力条件下卷蜈蚣草(*Lagarosiphon major* (Ridley) Moss)和穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)之间的竞争研究结果表明,在高营养和粘土底质条件下,卷蜈蚣草相对于穗状狐尾藻具有更强的竞争力,但是在低营养和沙质底质条件下,卷蜈蚣草的竞争力有所降低。Wolfer等<sup>[8]</sup>研究发现,穿叶眼子菜(*Potamogeton perfoliatus* L.)在不同起始种植密度下具有不同的生长特征和繁殖特性;相对于高种植密度的植株,其在低密度下会产生更多更长的根系和更多的分枝,从而在群落中争取到更多的营养和光照;同时穿叶眼子菜和篦齿眼子菜(*P. pectinatus* L.)在低密度下均会产生更多的繁殖体。总之,植株起始种植密度、物种引入时间(在系统中不同物种种植的先后顺序,下同)、收割强度、营养、植物生长期等多种因素均能影响沉水植物的种间竞争结果<sup>[7-9]</sup>,而且这些因素通常是共同起作用来影响植物的种间竞争<sup>[10]</sup>。因此,开展沉水植

物种间竞争的相关研究对沉水植物恢复具有重要意义。

穗状狐尾藻的适应能力很强,在大多数水体中均能良好发育,属喜光植物,相对于其他沉水植物,其具有较高的光合作用速率,能够在水体表面形成厚密的冠层阻止光的透射<sup>[11,12]</sup>。苦草(*Vallisneria natans* (Lour.) Hara)喜欢弱光照环境,适于水体底层生长,是湖泊水生植物群落中分布最深的物种之一<sup>[13,14]</sup>。由于穗状狐尾藻和苦草在水质净化方面具有良好的功效,因此在水环境修复工程中被大量利用<sup>[15]</sup>。段德龙等<sup>[16]</sup>对伊乐藻(*Elodea nuttallii* (Planch.) H. St. John)、狐尾藻(*Myriophyllum verticillatum* L.)、苦草和金鱼藻(*Ceratophyllum demersum* L.) 4种沉水植物种间竞争的研究表明,狐尾藻和苦草分别在水面和中下层具有一定生长优势。目前还未见针对穗状狐尾藻和苦草2种沉水植物的竞争进行研究的报道。

本研究采用取代系列试验方法,分别引入幼苗期和成株期的苦草,探讨不同生长期、不同种植密度组合下苦草与穗状狐尾藻的生长状况和种间竞争关系,以期对这2种植物的竞争研究提供参考,也为浅水湖泊恢复这2种沉水植物提供基础资料。

## 1 材料和方法

### 1.1 实验材料及条件

穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)和苦草(*Vallisneria natans* (Lour.) Hara)成株均取自杭州西湖湖西茅家埠水域,其中,穗状狐尾藻植株选取顶端无明显分枝、20 cm长的枝条;苦草选

取长势一致、15 cm 长的植株作为成株期植株。以苦草种子(购于杭州)萌发后的幼苗(平均株高 4 cm)作为苦草幼苗期植株。

实验用水为玉皇山水厂沉淀池出水, 将出水直接引入西湖, 其水质和西湖水质接近, 总氮、总磷和  $\text{COD}_{\text{Cr}}$  分别为  $(2.99 \pm 0.25) \text{ mg/L}$ 、 $(0.15 \pm 0.03) \text{ mg/L}$  和  $(16.0 \pm 5.0) \text{ mg/L}$ 。实验用塑料桶容积为 100 L, 高 60 cm(上口径 55 cm、下口径 50 cm)。首先在每个实验桶底铺 10 cm 厚的底泥[取自杭州西湖小南湖水域, 总氮和总磷分别为  $(3.92 \pm 0.35) \text{ mg/g DW}$  和  $(0.85 \pm 0.06) \text{ mg/g DW}$ , 有机质含量 10.58%, pH 7.27], 再将实验用水缓慢注入实验桶, 至水深 40 cm 为止, 并且定期为实验桶补充沉淀池出水, 以保证实验水深。实验桶实验在杭州市虎玉路玉皇山水厂国家水专项西湖工作站实验基地进行。

## 1.2 实验方法

设苦草幼苗组(幼苗株高 4 cm)和苦草成株组(成株株高 15 cm)2 个实验组, 按照取代系列实验的方法, 将每个实验组中穗状狐尾藻(枝条长 20 cm)和苦草的种植密度设为 16:0、12:4、8:8、4:12、0:16, 每个种植密度设 3 个重复。

种植过程中, 采用间隔种植方法并按  $4 \times 4$  布置成网格状, 让同种植物尽量分开, 并使植物间的间隔尽量保持一致。其中, 穗状狐尾藻以枝条扦插种植(插入底泥 3~5 cm); 苦草整株种植。

竞争实验自 2014 年 6 月初开始, 至 7 月下旬结束。实验期间平均水温为  $(28.3 \pm 3.5)^\circ\text{C}$  (mean  $\pm$  SD, 水温控制在  $24^\circ\text{C}$  以上)。实验结束时, 将植物从塑料桶底泥中缓慢拔出, 尽量避免破坏植物地下部分, 洗净后测量植株的生物量鲜重、干重、根长、株高、苦草分株数、穗状狐尾藻分枝数等形态学指标。

## 1.3 竞争能力测试指标

生物量能较好地反映植物的竞争能力, 绝大多数的竞争指标(competition indices)都是在生物量的基础上衍生出来的。根据前人有关取代系列实验竞争指标的方法<sup>[17,18]</sup>, 本实验选取相对产量(RY)、竞争攻击力(AG)、相对竞争强度(RCI)和相对拥挤系数(RCC)的竞争指标来测度穗状狐尾藻和苦草的竞争能力。计算公式如下:

$$RY_M = Y_{MV} / (p_M Y_M);$$

$$RY_V = Y_{VM} / (p_V Y_V);$$

$$AG = 0.5(RY_M - RY_V);$$

$$RCI_M = 1 - RY_M;$$

$$RCI_V = 1 - RY_V;$$

$$RCC_M = p_V Y_{MV} / p_M (Y_M - Y_{MV});$$

$$RCC_V = p_M Y_{VM} / p_V (Y_V - Y_{VM}).$$

公式中,  $Y$  表示每塑料桶物种生物量;  $M$ 、 $V$  分别代表穗状狐尾藻和苦草两物种;  $p_M$ 、 $p_V$  分别表示在混合种植中  $M$ 、 $V$  所占的比例,  $p_M + p_V = 1$ ;  $Y_{MV}$  表示在有物种  $V$  存在的情况下物种  $M$  的生物量,  $Y_{VM}$  表示在有物种  $M$  存在的情况下物种  $V$  的生物量;  $Y_M$  表示物种  $M$  单独种植时的生物量,  $Y_V$  表示物种  $V$  单独种植时的生物量。

## 1.4 数据分析

利用 Excel 和 SPSS 12.0 软件对数据进行统计分析, 并计算 2 种植物的相对产量(RY)、竞争攻击力(AG)、相对竞争强度(RCI)、相对拥挤系数(RCC)等竞争指标<sup>[10,19]</sup>。不同处理间的差异显著性采用 SPSS 12.0 进行 ANOVA 统计分析。

## 2 结果与分析

### 2.1 竞争能力测试结果

对 2 种植物竞争能力的测试结果显示(表 1), 在不同生长期苦草的竞争影响下, 穗状狐尾藻相对产量( $RY_M$ )均大于 1, 说明穗状狐尾藻种内的竞争强度要大于苦草对穗状狐尾藻的种间竞争强度; 方差分析表明, 2 种植物植株密度( $N_M, N_V$ )和不同实验组对  $RY_M$  无显著影响( $P > 0.05$ )。苦草相对产量( $RY_V$ )均小于 1, 说明穗状狐尾藻对苦草的种间竞争强度大于苦草的种内竞争强度,  $N_M: N_V$  和不同实验组对  $RY_V$  有显著影响( $P < 0.05$ )。表 1 中定义的竞争攻击力(AG)是穗状狐尾藻与苦草相对产量的差值的一半, 所以在不同苦草生长期 AG 都大于 0, 表明穗状狐尾藻竞争能力强于苦草; 方差分析表明, 植株密度和不同实验组对 AG 有显著影响( $P < 0.05$ )。对穗状狐尾藻来说, 其相对竞争强度( $RCI_M$ )在不同苦草生长期均小于 0, 表明受到苦草种间竞争的影响较小; 对苦草来说, 其  $RCI_V$  值在两种生长期都大于 0, 表明苦草生长受到穗状狐尾藻种间竞争的影响较大, 植株密度和不同实验组对  $RCI_V$  均有显著影响( $P < 0.05$ )。在不同生长期

表 1 不同生长期苦草与穗状狐尾藻种间竞争能力测试结果  
Table 1 Competition index between *Myriophyllum spicatum* and *Vallisneria natans* at different growth stages

竞争指标 Competition indices	苦草生长期 Growth stage of <i>V. natans</i>	植株密度 Planting density $N_M:N_V$				
		16:0	12:4	8:8	4:12	0:16
穗状狐尾藻相对产量 $RY_M$	幼苗期 Seedling stage	—	1.35 ± 0.17	1.97 ± 0.76	3.40 ± 0.11	—
	成株期 Adult stage	—	1.82 ± 0.53	4.27 ± 0.21	4.11 ± 1.64	—
苦草相对产量 $RY_V$	幼苗期 Seedling stage	—	0.04 ± 0.02	0.05 ± 0.03	0.45 ± 0.25	—
	成株期 Adult stage	—	0.95 ± 0.21	0.92 ± 0.13	0.93 ± 0.27	—
竞争攻击力 AG	幼苗期 Seedling stage	—	0.65 ± 0.08	0.96 ± 0.39	1.48 ± 0.17	—
	成株期 Adult stage	—	0.79 ± 0.16	1.63 ± 0.09	1.59 ± 0.71	—
穗状狐尾藻相对竞争强度 $RCl_M$	幼苗期 Seedling stage	—	-0.35 ± 0.17	-0.97 ± 0.76	-2.41 ± 0.11	—
	成株期 Adult stage	—	-0.82 ± 0.53	-3.27 ± 0.21	-3.11 ± 1.64	—
苦草相对竞争强度 $RCl_V$	幼苗期 Seedling stage	—	0.96 ± 0.02	0.95 ± 0.03	0.55 ± 0.25	—
	成株期 Adult stage	—	0.35 ± 0.21	0.02 ± 0.13	0.07 ± 0.27	—
穗状狐尾藻相对拥挤系数 $RCC_M$	幼苗期 Seedling stage	—	1.82 ± 37.92	1.75 ± 4.53	1.71 ± 4.14	—
	成株期 Adult stage	—	1.98 ± 1.17	1.88 ± 0.08	1.64 ± 11.85	—
苦草相对拥挤系数 $RCC_V$	幼苗期 Seedling stage	—	0.03 ± 0.01	0.02 ± 0.01	0.09 ± 0.15	—
	成株期 Adult stage	—	0.59 ± 0.23	0.97 ± 0.27	0.91 ± 1.30	—

注:  $N_M$ :  $N_V$ 表示穗状狐尾藻和苦草的植株密度。表中数值为平均值 ± 标准差。

Notes:  $N_M$  and  $N_V$  represent the planting densities of *M. spicatum* and *V. natans*, respectively.  $RY_M$  and  $RY_V$  represent the relative yields of *M. spicatum* and *V. natans*, respectively; AG represent the aggressivity between *M. spicatum* and *V. natans*;  $RCl_M$  and  $RCl_V$  represent the relative competitive intensities of *M. spicatum* and *V. natans*, respectively;  $RCC_M$  and  $RCC_V$  represent the relative crowding coefficients of *M. spicatum* and *V. natans*, respectively. The data indicate mean ± SD.

苦草与穗状狐尾藻共培养下, 穗状狐尾藻相对拥挤系数( $RCC_M$ )均大于 1, 植株密度和不同实验组对  $RCC_M$ 无显著影响( $P > 0.05$ ); 苦草的  $RCC_V$ 均小于 1, 植株密度和不同实验组对  $RCC_V$ 有显著影响( $P < 0.05$ ), 表明穗状狐尾藻竞争能力强于苦草。

以上分析表明穗状狐尾藻与幼苗期和成株期的苦草均存在种间竞争, 且穗状狐尾藻竞争能力强于苦草。

## 2.2 植物的干重

### 2.2.1 不同种植密度组合下 2 种植物的干重

根据实验桶中穗状狐尾藻和苦草的实测干重以及按照种植比例和单种生物量得到的预期干重, 绘制取代系列实验图。从图 1 可以看出, 在苦草幼苗组和成株组中, 穗状狐尾藻实测干重均明显大于预期值( $P < 0.05$ ), 说明种内竞争对穗状狐尾藻生长影响较大; 穗状狐尾藻的生物量均在植株密度为 8:8 时达到最大, 说明在 16:0 和 12:4 两种种植密度下, 穗状狐尾藻种内竞争较强, 抑制了穗状狐尾藻自身的生长。苦草幼苗组中的苦草实测生物量小于预期值( $P < 0.05$ ), 说明苦草幼苗生长受穗状狐尾藻竞争影响较大; 苦草成株组中的苦草实测

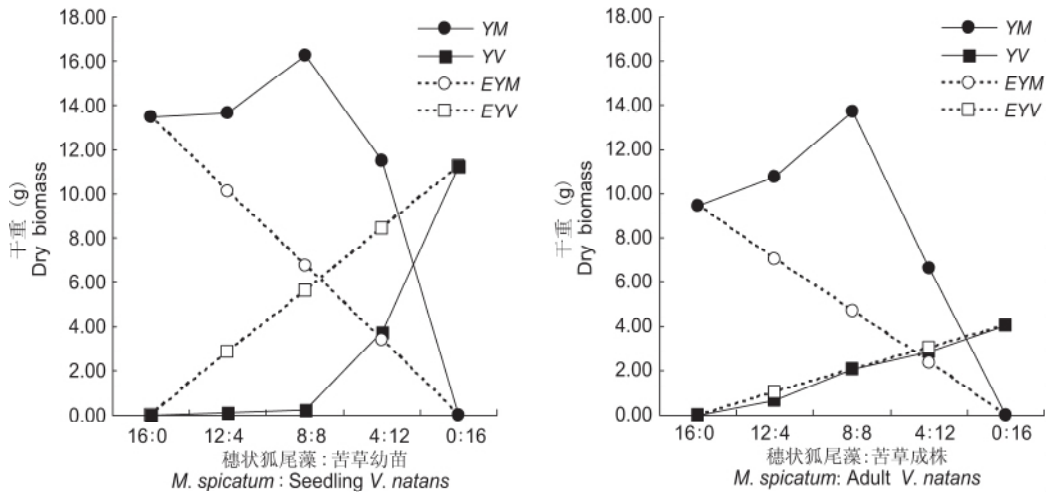
干重与预期值相近( $P > 0.05$ ), 说明苦草成株受穗状狐尾藻竞争影响较小。在各个植株密度组合下, 苦草成株组中的穗状狐尾藻最终生物量均小于苦草幼苗组中的穗状狐尾藻生物量( $P < 0.05$ ), 说明苦草成株比苦草幼苗的竞争能力更强。

### 2.2.2 穗状狐尾藻植株平均干重

从图 2 可以看到, 苦草成株组中的穗状狐尾藻植株平均干重显著低于苦草幼苗组中的穗状狐尾藻植株平均干重( $P < 0.05$ ); 苦草幼苗组的穗状狐尾藻植株平均干重高于苦草成株组 62.8%; 穗状狐尾藻植株平均干重随着种植密度的减小明显增大( $P < 0.05$ ), 说明穗状狐尾藻种内竞争较强, 抑制了穗状狐尾藻自身的生长; 苦草成株竞争能力强于苦草幼苗, 对穗状狐尾藻抑制作用更强。

### 2.3 穗状狐尾藻和苦草的平均株高

经过近 2 个月的共培养实验, 各实验组穗状狐尾藻和苦草植株平均高度均发生了明显变化(图 3、图 4)。在苦草幼苗组和成株组中穗状狐尾藻的初始株高均为 20 cm, 到实验结束时, 苦草幼苗组中的穗状狐尾藻株高均达到 50 cm 左右, 而苦草成株组中的穗状狐尾藻株高基本达到 100 cm 以



YM、YV、EYM、EYV 分别代表实验桶中穗状狐尾藻和苦草的实测干重 (YM、YV) 和按照种植密度得到的预期干重 (EYM、EYV)。预期干重是指种间竞争等于种内竞争的理想状态下，根据单种生物量和种植密度获得的值。YM 和 YV represent the observed mean dry biomass of *M. spicatum* and *V. natans*, respectively. EYM and EYV represent the expected dry biomass of *M. spicatum* and *V. natans*, respectively, by virtue of the density ratios according to monoculture. The expected dry biomass was obtained when inter and intra specific interference were equal.

图 1 不同种植密度下穗状狐尾藻和不同生长期苦草生物量干重

Fig. 1 Dry biomass of *M. spicatum* and different growth stages of *V. natans* at different density settings

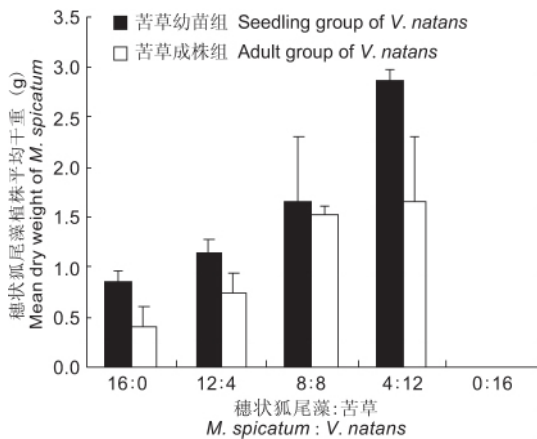


图 2 穗状狐尾藻与不同生长期苦草竞争后的植株平均干重

Fig. 2 Mean dry weight of *M. spicatum* after competition with *V. natans* at different growth stages

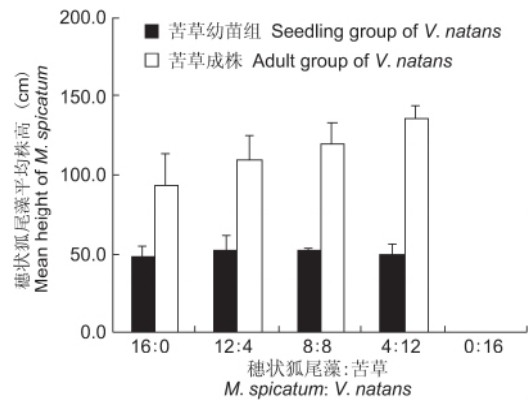


图 3 穗状狐尾藻与不同生长期苦草竞争后的平均株高  
Fig. 3 Mean height of *M. spicatum* after competition with *V. natans* at different growth stages

上，植株顶端到达水面后漂浮于水面生长；苦草成株组的穗状狐尾藻平均株高比苦草幼苗组平均高 128.6%，不同实验组穗状狐尾藻株高间差异显著 ( $P < 0.05$ ) (图 3)。苦草幼苗组和成株组中的苦草株高均明显受到穗状狐尾藻竞争的影响 ( $P < 0.05$ )，但随着穗状狐尾藻种植密度的降低，苦草株高逐渐增大 (图 4)。

#### 2.4 苦草分株数和穗状狐尾藻分枝数

苦草能生长出地下匍匐茎进行无性繁殖并长出新的分株。从图 5 可以看出，苦草幼苗具有更强的分株能力，随着穗状狐尾藻种植比例的减少，苦草

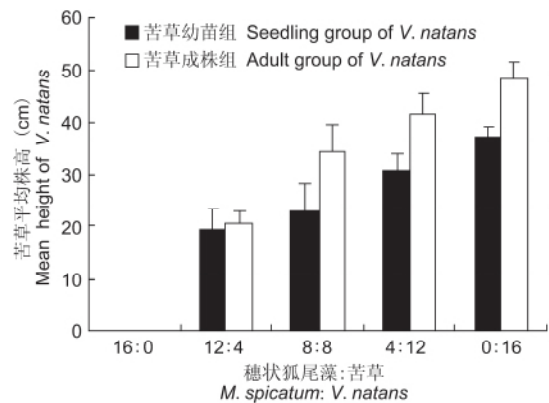


图 4 不同生长期苦草与穗状狐尾藻竞争后的平均株高  
Fig. 4 Mean height of *V. natans* at different growth stages after competition with *M. spicatum*

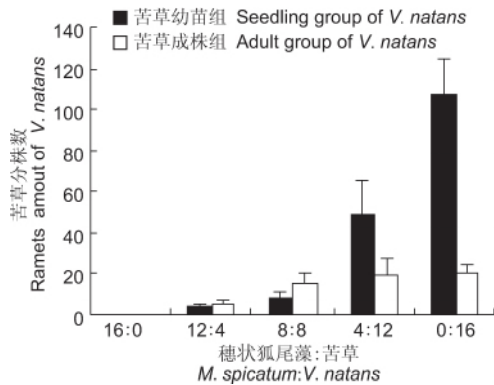


图 5 不同生长期苦草与穗状狐尾藻竞争后的分株数  
Fig. 5 Number of ramets of *V. natans* at different growth stages after competition with *M. spicatum*

竞争压力减小, 幼苗分株数明显增多; 苦草成株也有一定的分株能力, 但分株数较少; 在 4:12 和 0:16 两个植株密度比例下, 苦草幼苗分株数显著大于苦草成株分株数 ( $P < 0.05$ )。从穗状狐尾藻与不同生长期苦草的竞争结果可看出(图 6), 在不同植株密度组合下, 苦草幼苗组中的穗状狐尾藻平均分枝数均大于苦草成株组中的穗状狐尾藻平均分枝数 ( $P < 0.05$ ); 苦草幼苗组中的穗状狐尾藻分枝数较多、株丛大, 而苦草成株组中的穗状狐尾藻分枝少、植株细长。

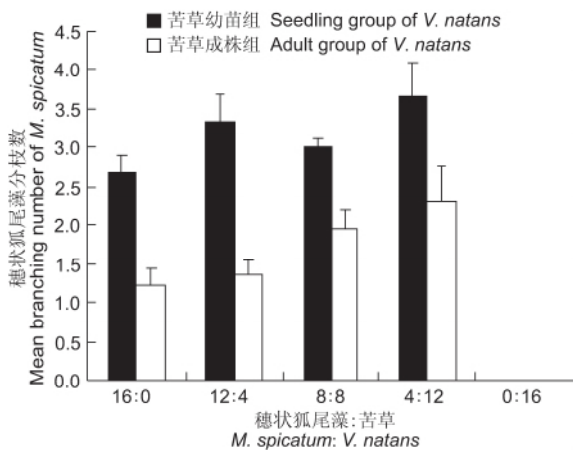


图 6 穗状狐尾藻与不同生长期苦草竞争后的平均分枝数  
Fig. 6 Mean branching number of *M. spicatum* after competition with *V. natans* at different growth stages

由于穗状狐尾藻的小枝嫩、易断裂(特别是繁殖期), 因此在实验过程中应注意缓慢地补充水分、尽量减少扰动, 收获时也要逐株收取、放置和测量。

## 2.5 苦草和穗状狐尾藻的平均根长

不同实验组中穗状狐尾藻和苦草的平均根长均发生了变化。苦草幼苗组和成株组中的穗状狐尾藻

根长随着穗状狐尾藻植株密度增大而减小; 不同实验组中穗状狐尾藻根长间差异不显著 ( $P > 0.05$ ) (图 7)。苦草幼苗组中的苦草根长均大于苦草成株组中的苦草根长 ( $P < 0.05$ ); 苦草幼苗组中的苦草根长比苦草成株组中的苦草根长平均长 28.6% (图 8), 说明在与穗状狐尾藻竞争过程中, 苦草幼苗更趋于竞争地下资源, 从底泥中吸取更多的营养物质供自身生长。

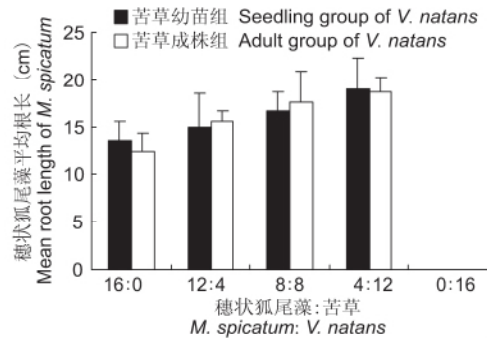


图 7 穗状狐尾藻与不同生长期苦草竞争后的平均根长  
Fig. 7 Mean root length of *M. spicatum* after competition with *V. natans* at different growth stages

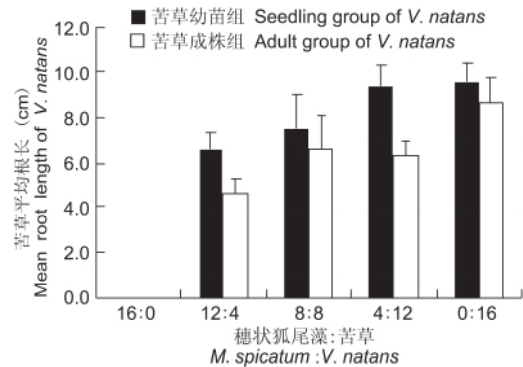


图 8 不同生长期苦草与穗状狐尾藻竞争后的平均根长  
Fig. 8 Mean root length of *V. natans* at different growth stages after competition with *M. spicatum*

## 3 讨论

通常生长在一起的植物, 由于在一定的时空环境中光照、营养等资源的限制, 植物之间可能为获得这些资源而竞争<sup>[20]</sup>, 而且对某一资源的竞争可能影响其对另一资源的竞争。例如, 植物地上部分对光照的竞争结果(通常用枝叶生长量表示)会影响到地下部分对土壤营养和水分的竞争(通常用根系生长量表示)<sup>[21,22]</sup>。在本实验中, 实验用水和底泥营养水平适中, 竞争中穗状狐尾藻对光照需求更大, 竞争压力较小时其分枝会较多, 竞争压力较大

时其株高会更高, 从而获得更多光照; 苦草幼苗在竞争中处于劣势地位, 更多地选择竞争地下资源, 表现为地下根系更长, 当竞争压力稍小时则会产生更多的分株, 从而获得更多光照来促进生长。

苦草对光的需求较低, 能适应较低的光照环境<sup>[23]</sup>, 但是在幼苗期光照不足时对苦草生长影响较大。显然, 在与穗状狐尾藻的竞争中, 由于穗状狐尾藻强大的分枝对苦草幼苗形成较大的遮光作用, 影响了苦草幼苗获取光照。虽然本研究未测定光照强度, 但研究表明, 苦草的竞争力(用生物量干重表示)在低种植比例情况下, 随穗状狐尾藻种植密度的降低而增强, 苦草幼苗期表现得尤其明显。种植密度直接影响着苦草幼苗对光照的需求, 穗状狐尾藻植株密度越低, 苦草幼苗获得的光照就越多。

段德龙等<sup>[16]</sup>对伊乐藻、狐尾藻、苦草和金鱼藻 4 种沉水植物组成的沉水植物群落周年生长的长势、分布面积等进行了观察研究, 结果表明狐尾藻处于冠层优势位置, 能漂浮在水面充分利用光照, 而苦草具有中下层的生长优势。本实验结果表明, 苦草幼苗组中的穗状狐尾藻具有中上层生长优势, 表现出较多的分枝和较大的冠层, 苦草则具有地下优势, 表现出较发达的根系; 苦草成株组中的穗状狐尾藻株高较高, 能漂浮于水面生长, 从而获取更多光照, 具有水体上层优势, 而苦草具有中下层优势。

另外, 从苦草幼苗组和苦草成株组的实验结果来看, 穗状狐尾藻的根长并没有显著差异( $P > 0.05$ ), 但是苦草幼苗组到实验结束时苦草幼苗根长明显大于苦草成株组( $P < 0.05$ ), 这个结果与穗状狐尾藻和苦草的繁殖特性有关。苦草除了有性繁殖外, 还可以通过地下匍匐茎向四周扩展形成子株<sup>[24]</sup>; Donnermeyer 等<sup>[25]</sup>研究发现, 美洲苦草(*V. americana* Michaux.)分配在非繁殖部分(包括叶片和根)的生物量(干重)占 70%, 繁殖部分占 30%, 其中有性繁殖体约占 5%, 无性繁殖体占 25%。可见, 通过地下根系进行的无性繁殖方式在苦草生活史中起着非常重要的作用。有研究表明, 自然条件下穗状狐尾藻以种子、根状茎和断枝 3 种方式进行繁殖<sup>[24,25]</sup>; 穗状狐尾藻具有自动形成断枝的特点, 当断枝形成启动时, 首先在茎端 15~20 cm 位置形成不定根, 然后从形成不定根的部位

断开成为一个新的植株, 断枝对穗状狐尾藻的传播起着重要作用<sup>[26-28]</sup>。因此, 本实验中苦草幼苗组中的穗状狐尾藻在响应较小的竞争压力时会产生更多的分枝, 这与穗状狐尾藻的繁殖特性有关。

从 RY、AG、RCI、RCC 等竞争指标的测试结果来看, 在苦草不同生长期, 穗状狐尾藻的种内竞争均大于种间竞争, 且与苦草成株共培养的穗状狐尾藻种内竞争更大。从生物量和植物形态学指标来看, 与苦草幼苗共培养的穗状狐尾藻分枝较多、植株较大, 对苦草幼苗形成较大的遮光作用, 但是随着穗状狐尾藻种植密度的降低, 遮光作用减小, 对苦草幼苗的抑制作用减弱, 主要表现在苦草生物量干重显著增加, 苦草分株数明显增多。与苦草成株共培养的穗状狐尾藻虽受苦草的竞争作用增加, 但仍小于穗状狐尾藻种内竞争(穗状狐尾藻分枝少、植株较长, 顶端漂浮于水面生长)。苦草成株受穗状狐尾藻影响较小, 表现在不同种植密度下的苦草生物量基本呈直线变化(图 1)。

植物间的竞争因素很多, Van 等<sup>[29]</sup>的实验发现不同土壤肥力对轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)和美洲苦草(*Vallisneria americana*)种间竞争有显著影响, 在高肥力下, 轮叶黑藻竞争能力明显强于美洲苦草, 但在低肥力条件下, 美洲苦草则成为优势种。Xu 等<sup>[30]</sup>在东太湖湾西岸的实验结果表明, 对菱(*Trapa bispinosa* Roxb.)进行不同强度的收割会对水生植物群落结构产生影响, 穗状狐尾藻的生物量随着菱的收割明显增大, 且收割幅度越大, 穗状狐尾藻生物量增长越大。因此, 在实验中除考虑相关物种的引入时间外, 还应考虑其他因素对竞争结果的影响。此外, 要准确衡量物种的竞争能力, 还必须充分了解植物的形态、生理、生活史以及可能影响竞争能力的环境因素, 才能更准确地判断植物的竞争力<sup>[16]</sup>。

#### 4 结论

本实验结果表明, 研究中的底泥和实验用水的营养水平均适于穗状狐尾藻和苦草生长; 穗状狐尾藻竞争能力强于苦草; 苦草幼苗受穗状狐尾藻的竞争影响较大。因此, 在同一水域同时恢复这 2 种沉水植物时, 若采用苦草种子自然萌发的方式来恢复苦草种群, 应尽量避免在苦草幼苗期引入穗状狐尾藻, 待苦草已建立稳定种群后再引入穗状狐尾藻是

## 更佳的选择方案。

致谢：研究期间，中科院水生生物研究所博士后张义、硕士研究生孙健，武汉理工大学硕士研究生谭谈、张磊磊等，杭州西湖水域管理处工作人员先后给予大力支持和帮助，特此感谢。

## 参考文献：

- [1] 丁昊, 王栋. 基于云模型的水体富营养化程度评价方法[J]. 环境科学学报, 2013, 33(1): 251-257.  
Ding H, Wang D. The evaluation method of water eutrophication based on cloud model[J]. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2013, 33(1): 251-257.
- [2] 吴振斌, 邱东茹, 贺锋, 付贵萍, 成水平, 马剑敏. 沉水植物重建对富营养水体氮磷营养水平的影响[J]. 应用生态学报, 2003, 14(8): 1351-1353.  
Wu ZB, Qiu DR, He F, Fu GP, Cheng SP, Ma JM. Effects of rehabilitation of submerged macrophytes on nutrient level of a eutrophic lake[J]. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2003, 14(8): 1351-1353.
- [3] Rodrigo MA, Rojo C, Alonso-guillen JL, Vera P. Restoration of two small Mediterranean lagoons: The dynamics of submerged macrophytes and factors that affect the success of revegetation [J]. *Ecol Eng*, 2013, 54: 1-15.
- [4] Human LRD, Snow GC, Adams JB, Bate GC, Yang SC. The role of submerged macrophytes and macroalgae in nutrient cycling: A budget approach[J]. *Estuar Coast Shelf S*, 2015, 154: 169-178.
- [5] Gopal B, Goel U. Competition and allelopathy in aquatic plant communities[J]. *Bot Rev*, 1993, 59: 155-210.
- [6] Thouvenot L, Puech C, Martinez L, Haury J, Thiebaut G. Strategies of the invasive macrophyte *Ludwigia grandiflora* in its introduced range: Competition, facilitation or coexistence with native and exotic species? [J]. *Aquat Bot*, 2013, 107: 8-16.
- [7] Martin GD, Coetsee JA. Competition between two aquatic macrophytes, *Lagarosiphon major* (Ridley) Moss (Hydrocharitaceae) and *Myriophyllum spicatum* Linnaeus (Halo-ragaceae) as influenced by substrate sediment and nutrients[J]. *Aquat Bot*, 2014, 114: 1-11.
- [8] Wolfer SR, Straile D. Density control in *Potamogeton perfoliatus* L. and *Potamogeton pectinatus* L. [J]. *Limnologia*, 2004, 34: 98-104.
- [9] Lombardo P, Mjælde M. Quantifying interspecific spatial overlap in aquatic macrophyte communities [J]. *Hydrobiologia*, 2014, 737: 25-43.
- [10] 许经纬, 李伟, 刘贵华, 张利静, 刘文治. 两种沉水植物黑藻和伊乐藻的种间竞争[J]. 植物生态学报, 2007, 31(1): 83-92.  
Xu JW, Li W, Liu GH, Zhang LJ, Liu WZ. Inter-specific competition between two submerged macrophytes, *Elodea nuttallii* and *Hydrilla verticillata* [J]. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(1): 83-92.
- [11] 左进城, 苗凤萍, 王爱云, 赵爱芬, 王仲礼, 吴振斌. 收割对穗花狐尾藻生长的影响[J]. 生态学杂志, 2009, 28(4): 643-647.  
Zuo JC, Miao FP, Wang AY, Zhao AF, Wang ZL, Wu ZB. Effects of apex cutting on re-growth of *Myriophyllum spicatum* cultured in buckets[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2009, 28(4): 643-647.
- [12] Madsen JD, Hartleb CF, Boylen CW. Photosynthetic characteristics of *Myriophyllum spicatum* and six submersed aquatic macrophyte species native to Lake George, New York [J]. *Freshwater Biol*, 1991, 26: 233-240.
- [13] 黎慧娟, 倪乐意, 曹特, 朱龙喜. 弱光照和富营养对苦草生长的影响[J]. 水生生物学报, 2008, 32(2): 225-230.  
Li HJ, Ni LY, Cao T, Zhu LX. Responses of *Vallisneria natans* to reduced light availability and nutrient enrichment [J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2008, 32(2): 225-230.
- [14] Bai X, Chen KN, Zhao HG, Chen XM. Impact of water depth and sediment type on root morphology of the submerged plant *Vallisneria natans* [J]. *J Freshwater Ecol*, 2015, 30: 75-84.
- [15] 吴振斌, 邱东茹, 贺锋, 刘保元, 邓家齐, 詹发萃. 水生植物对富营养水体水质净化作用研究[J]. 武汉植物学研究, 2001, 19(4): 299-303.  
Wu ZB, Qiu DR, He F, Liu BY, Deng JQ, Zhan FC. Studies on eutrophicated water quality improvement by means of aquatic macrophytes [J]. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2001, 19(4): 299-303.
- [16] 段德龙, 于金金, 杨静, 胡倩如, 马帅, 任韶霞, 马剑敏. 伊乐藻与狐尾藻、苦草和金鱼藻的竞争研究[J]. 河南农业科学, 2011, 40(8): 149-152, 155.  
Duan DL, Yu JJ, Yang J, Hu QR, Ma S, Ren SX, Ma JM. Research on competition of *Elodea nuttallii* with *Myriophyllum verticillatum*, *Vallisneria natans* and *Ceratophyllum demersum* [J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2011, 40(8): 149-152, 155.
- [17] Williams AC, McCarthy BC. A new index of interspecific competition for replacement and additive designs [J]. *Ecol Res*, 2001, 16: 29-40.
- [18] Weigelt A, Jolliffe P. Indices of plant competition [J]. *J Ecol*, 2003, 91: 707-720.
- [19] 蒋智林, 刘万学, 万方浩, 李正悦. 植物竞争能力测度方法及其应用评价[J]. 生态学杂志, 2008, 27(6): 985-992.  
Jiang ZL, Liu WX, Wan FH, Li ZY. Measurements of plant competition ability and their applications: A review [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, 27(6): 985-992.
- [20] Silvertown J, Charlesworth D. Introduction to Plant Population Biology [M]. 4th ed. Oxford: Blackwell Publishing, 2001: 172-206.



- [21] Wilson JB. Shoot competition and root competition[J]. *J Appl Ecol*, 1988, 25(1): 279–296.
- [22] Wang JW, Yu D, Xiong W, Han YQ. Above- and belowground competition between two submerged macrophytes[J]. *Hydrobiologia*, 2008, 607: 113–122.
- [23] 苏文华, 张光飞, 张云孙, 肖衡, 夏峰. 5 种沉水植物的光合特征[J]. *水生生物学报*, 2004, 28(4): 391–395.  
Su WH, Zhang GF, Zhang YS, Xiao H, Xia F. The photosynthetic characteristics of five submerged aquatic plants[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, 28(4): 391–395.
- [24] 陈开宁, 兰策介, 史龙新, 陈伟民, 许海, 包先明. 苦草繁殖生态学[J]. *植物生态学报*, 2006, 30(3): 487–495.  
Chen KN, Lan CJ, Shi LX, Chen WM, Xu H, Bao XM. Reproductive ecology of *Vallisneria natans* [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2006, 30(3): 487–495.
- [25] Donnermeyer GN, Smart MM. The biomass and nutritive potential of *Vallisneria americana* Michx. in navigation pool 9 of the upper Mississippi river[J]. *Aquat Bot*, 1985, 22: 33–44.
- [26] Smith CS, Barko JW. Ecology of Eurasian watermilfoil[J]. *J Aquat Plant Manage*, 1990, 28: 55–64.
- [27] 陈中义, 雷泽湘, 周进, 陈家宽. 梁子湖优势沉水植物冬季种子库的初步研究[J]. *水生生物学报*, 2001, 25(2): 152–158.  
Chen ZY, Lei ZX, Zhou J, Chen JK. Apreliminary study of winter seed bank of dominant submerged macrophytes in lake Liangzi[J]. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2001, 25(2): 152–158.
- [28] Kimbel JC. Factors influencing potential intralake colonization by *Myriophyllum spicatum* L. [J]. *Aquat Bot*, 1982, 14: 295–307.
- [29] Van TK, Wheeler GS, Center TD. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility[J]. *Aquat Bot*, 1999, 62(98): 225–233.
- [30] Xu WW, Hu WP, Deng JC, Zhu J, Li QQ. Effects of harvest management of *Trapa bispinosa* on an aquatic macrophyte community and water quality in a eutrophic lake[J]. *Ecol Eng*, 2014, 64: 120–129.

(责任编辑: 张平)