

桑沟湾大叶藻有性繁殖特性的观察研究

高亚平^{1,2} 方建光^{2*} 张继红² 毛玉泽² 杜美荣² 刘顶海²

(¹华东理工大学生物工程学院, 上海 200237)

(²农业部海洋渔业资源可持续利用重点开放实验室, 中国水产科学研究院黄海水产研究所, 青岛 266071)

摘 要 2009 年 1~8 月, 对桑沟湾大叶藻有性繁殖特性进行了观测, 以期为我国大叶藻的研究及保护工作提供基础资料。4 月初, 大叶藻花枝明显可见, 至 5 月上旬, 柱头直立、花药开裂, 花期开始, 此时水温为 14.8℃。第一个可见果实发现于 6 月上旬, 果实成熟及种子的散落始于 7 月初, 此时水温升至 21.4℃。至 8 月初, 水温为 21.8℃时, 花枝基本不可见, 此时种子散落结束。花枝的各分枝向心发育, 各分枝上的佛焰苞向顶成熟, 花期最初和最后阶段分出的佛焰苞着生较少的子房数, 结实率相对较低。花枝密度为 114 颗/m², 每枝结实 67.0 个, 潜在种子产量为 7 638 个/m²。

关键词 大叶藻 有性繁殖 物候 种子产量 桑沟湾

中图分类号 Q954.4 **文献标识码** A **文章编号** 1000-7075(2010)04-0053-06

Study on sexual reproductive characteristics of eelgrass *Zostera marina* L. in Sanggou Bay

GAO Ya-ping^{1,2} FANG Jian-guang^{2*} ZHANG Ji-hong²
MAO Yu-ze² DU Mei-rong² LIU Ding-hai²

(¹College of Biology Engineering, East China University of Science and Technology, Shanghai 200237)

(²Key Laboratory for Sustainable Utilization of Marine Fishery Resources, Ministry of Agriculture, Yellow Sea Fisheries Research Institute, Chinese Academy of Fishery Sciences, Qingdao 266071)

ABSTRACT The sexual reproductive traits of eelgrass *Zostera marina* L. in Sanggou Bay was studied during January to August, 2009. Distinguishable flowering shoots were first observed in early April. Spathes with projecting pistils and dehiscence of anthers were found in mid-May, when water temperature was 14.8℃. The first visible fruit was observed in early June. Maturation of fruits and release of seeds started at the beginning of July as water temperature reached 20.4℃. Few flowering shoots were found at the beginning of August and seed release was completed by this time. Branches of reproductive shoots initiated development centripetally while spathes matured acropetally. Spathes produced at the beginning and the end of the flowering phase showed fewer pistils and lower seed-setting rate. The average density of flowering shoots was 114 ind/m² with 67.0 fruits on each shoot. The potential seed production was 7 638 ind/m².

KEY WORDS *Zostera marina* Sexual reproduction Phenology Seed production Sanggou Bay

国家重点基础研究计划(973)项目(2006CB400608)、国家科技支撑(2006BAD09A09, 2006BAD09A10)和黄海大海洋生态系国际合作项目(F-I-08-IMTA-2105)共同资助

* 通讯作者。E-mail: fangjg@ysfri.ac.cn, Tel: (0532)85822957

收稿日期: 2009-08-28; 接受日期: 2009-12-08

作者简介: 高亚平(1984-), 女, 硕士研究生, 主要从事海洋生物生态研究。E-mail: gaoyaping8640@163.com

大叶藻 *Zostera marina* L., 大叶藻科 Zosteraceae, 大叶藻属 *Zostera* (全球大叶藻属 14 种, 我国分布有其中的 5 种), 多年或 1 年生草本, 生于潮间带至潮下带浅海中, 在北半球沿海广泛生长, 我国山东、辽宁沿海有该种高等显花植物的分布(中国科学院中国植物志编委会 1992)。其广泛生长形成的草床在生态系统中发挥着重要的生态功能。可为周围生物提供栖息和育幼场所, 极大地增加了周围的生物多样性(Heck *et al.* 1995); 对水流的减弱和缓冲使得潮滩得以稳固(Ward *et al.* 1984); 加速悬浮颗粒物的沉降, 增加水体透明度, 利于其他水生生物的生长; 吸收和同化营养物质, 净化水质, 加速生态系中的营养循环(Costanza *et al.* 1997); 分解腐烂后成为其周围环境碎屑食物链的主要组成部分。其巨大的生产力可与红树林相媲美, 具极大的固碳能力, 与红树林和珊瑚礁同为三大典型海洋生态系统(Short *et al.* 1996)。

20 世纪 90 年代前, 国外对大叶藻的研究多集中于其生物学特性方面, 近年来基于其重要的生态功能和全球范围内分布面积的减少, 对大叶藻的研究多集中于对其数量减少原因的探究、藻床恢复及其生态系中各种功能的发挥和相互作用方面(Orth *et al.* 1983; Short *et al.* 1996; Moore *et al.* 2000, 2006)。迄今为止, 关于大叶藻的生物及生态特性等的系统研究在我国较少(刘志鸿等 1998; 叶春江等 2002; 汪文俊等 2005; 于函等 2009), 还处在起步阶段。本文对大叶藻在物候节律等繁殖生物学方面进行了观测研究, 以期为我国大叶藻的研究及保护工作提供基础资料。

1 材料和方法

1.1 实验地点

大叶藻收集自楮岛海域。楮岛位于桑沟湾南岸最东端(37°02'N, 122°32'~122°33'E), 年平均表层水温 13.5℃, 表层盐度 31.77, 沿岸为侵蚀崖岸。大叶藻平行于海岸分布, 由低潮带向内延伸至水深 3m 处, 与其共同分布于此的被子植物还有矮大叶藻 *Z. japonica*、丛生大叶藻 *Z. caespitosa* 及红纤维虾形藻 *Phyllospadix iwatensis*。

1.2 研究方法

选取大叶藻单种分布区上缘, 平均水深 1.0~1.5 m 处集中分布的草床, 在花枝肉眼可见时, 随机收集 30 枝生殖枝条, 按照 Philips(1976)及 Silbhorn(1983)对大叶藻物候进程的研究及物候期的划分, 进行大叶藻有性繁殖过程中主要物候期: 花序始见期、始花日期、果实初见期、终花日期、种子散落始期、终期的记录; 对花枝高度、花枝分枝情况、佛焰苞数目及雌雄花数、果实数等各项生物学参数进行测定。同时用 Seastar 温度记录仪, 每 8 h 对大叶藻生长水域的水温进行 1 次同步记录。数据的统计分析均用 SPSS 17.0 和 Excel 2003 统计软件进行。

2 结果与分析

2.1 大叶藻物候节律

大叶藻花枝于 4 月初明显伸长, 高出营养枝而清晰可见。同时, 各分枝及佛焰苞陆续分离出花枝主轴, 雌雄蕊的成熟始于 4 月下旬。柱头由佛焰苞伸出, 于 5 月 9 日首次观察到, 同时也发现了正在开裂的花药, 大叶藻至此进入了花期, 此时水温为 14.8℃(表 1)。果实的最初成熟于 7 月 6 日发现, 而花枝上正在开放的雌雄蕊已基本不可见, 大叶藻花期结束, 果实开裂与种子的散落也由此时开始, 水温为 21.4℃。至 8 月 6 日, 花枝脱落完毕, 种子散落结束, 此时水温为 21.8℃。

2.2 大叶藻花枝的发育

大叶藻花枝通常由成熟端枝分化而来, 花枝直立, 3 月中下旬开始, 花枝持续伸长, 至 4 月初已明显高出营养枝, 4 月 10 日, 花枝已高出营养枝 6~10 cm。整个有性繁殖期间花枝持续伸长(表 2), 至种子散落时, 花枝平均高度为 96.1 cm。

表 1 桑沟湾大叶藻有性繁殖物候及同步水温

Table 1 Reproductive phenophases of *Z. marina* and corresponding water temperature in Sanggou Bay

物候期 Date of phenophases	日期(月-日) Month-date	水温(°C) Water temperature	物候期 Date of phenophases	日期(月-日) Month-date	水温(°C) Water temperature
花序始见期 Date of initial appearance of visible flowering	04-10	8.5	终花日期 Date of anthesis termination		
始花日期 Date of initial anthesis	05-09	14.8	种子散落始期 Date of initial seed release	07-06	21.4
果实初见期 Date of first visible fruit	06-06	18.9	种子散落结束日期 Date of last seed release	08-06	21.8

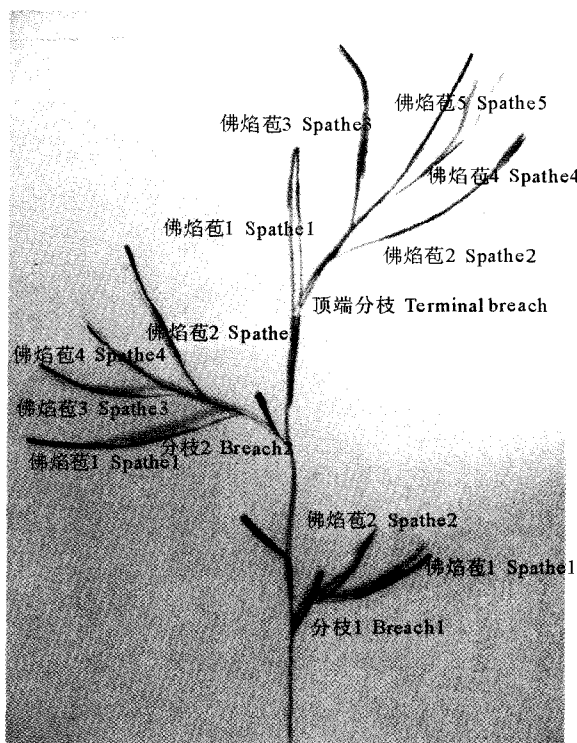
花枝常有数个侧生分枝和 1 个顶端分枝,每分枝着生数个佛焰苞,各分枝于轴上交互排列(图 1, Canon A590IS)。其中底端分枝(分枝 1)最先分生出来,和底端分枝几乎同步分出的是顶端分枝,尽管由于中间分枝的各叶片和佛焰苞的包裹,顶端分枝不易明显区分,但是其上分出的底层佛焰苞非常显著,在相当长的时间内,该佛焰苞与低端分枝的底层佛焰苞是花枝上最为明显,发育阶段最早的两个佛焰苞,故底端分枝和顶端分枝的发育早于中间的分枝。

佛焰苞于主轴或侧枝轴上生成,各侧生分枝上的佛焰苞向顶成熟,最先分出的佛焰苞处于最底层,最先成熟,随后在其上方陆续分出新的。

5 月上旬,花期开始时每枝条平均分枝数为 2.17 个,至 5 月下旬分枝数已达 3.00 个,此后分枝数变化较小,种子散落前,平均分枝数为 3.4(表 2)。多数花枝着生 3~4 个分枝。

2.3 大叶藻佛焰苞的发育

大叶藻佛焰苞外包透明的苞鞘,内为扁平花序轴,轴上雌雄蕊成两列间隔排列。



注:大叶藻花枝分枝从底端向上依次为 1、2、3 号分枝和顶端分枝,各分枝上的佛焰苞依其成熟顺序命名为佛焰苞 1、2、3、4、5 等

Note: Branches of the flowering shoot named as Branch 1, 2, 3 and Terminal Branch; from base to top, spathe on each branch were named as Spathe 1, 2, 3, 4 and 5 etc. according to the order of maturation

图 1 大叶藻花枝

Fig. 1 A flowering shoot of *Z. marina*

表 2 桑沟湾大叶藻花枝主要生物学性状

Table 2 Reproductive traits of *Z. marina* flowering shoots in Sanggou Bay(mean±S. E)

日期(月-日) Month-date	花枝高度 Branch Height (cm)	分枝数/花枝 Number of branches	佛焰苞数/花枝 Number of spathe	子房数/花枝 Number of ovaries	雄蕊数/花枝 Number of anthers
05-09	52.2±8.4	2.2±1.5	2.9±2.2	24.8±23.6	12.0±11.5
05-24	69.1±8.6	3.3±0.7	6.3±1.7	87.9±27.4	46.6±14.4
06-06	80.1±15.0	3.3±0.5	9.8±1.7	78.4±14.7	52.6±17.7
06-22	79.1±4.3	3.4±0.5	10.9±1.2	78.0±16.1	22.7±11.1
07-07	86.9±16.1	3.4±0.6	13.3±3.2	97.8±27.2	1.8±2.6
07-22	96.1±14.0	3.5±0.5	10.1±2.9	68.7±20.6	0.6±1.8

4月上旬,佛焰苞随花枝伸长开始伸出苞片而逐步可见。5月初,花期开始时包在苞片中的不可见佛焰苞约占总佛焰苞数的40%,此后新的佛焰苞依然不断出现,直至花期结束。可见佛焰花序数目由花期开始时的每花枝2.92个至花期结束种子散落时的最大值13.3个,各分枝平均佛焰苞数存在同样规律(图2)。至7月上旬达最大值,并以顶端花序着生最多的佛焰苞数目,1号分枝最少。

2.4 大叶藻雌雄花的发育

大叶藻雌雄同株,两种花共同着生于佛焰花序轴上。雌蕊由子房、花柱和柱头构成,雄蕊包括了两个由脊状药隔联结的单体花药室。花序轴上雄蕊的数目为雌蕊的两倍。雌蕊同步发育,且雌蕊先于雄蕊成熟。底层佛焰苞成熟雄蕊长度为4.7~7.8 mm,随花期的持续,至各分枝第3、4层佛焰苞雄蕊成熟时,其长度仅4.0~5.6 mm。但成熟雌蕊并未随阶层增加而减小,柱头伸出佛焰苞前子房长度约2.2~2.8 mm。

各分枝花数不同,其中以1号分枝着生花数最少,顶端分枝最多,至种子散落前,顶端分枝平均着生子房数达最大值,为39.5个(图3)。在各分枝不同阶层的佛焰苞中,花数存在差异,随花期的进行,各分枝后续出现的佛焰苞上着生的花数明显减少(图4),3号及顶端分枝上均发现有新生的无花序轴的空佛焰苞。随新的分枝及新佛焰苞的不断出现,花枝上的花数不断增多,至种子开始凋落时,子房数目平均值达97.8。

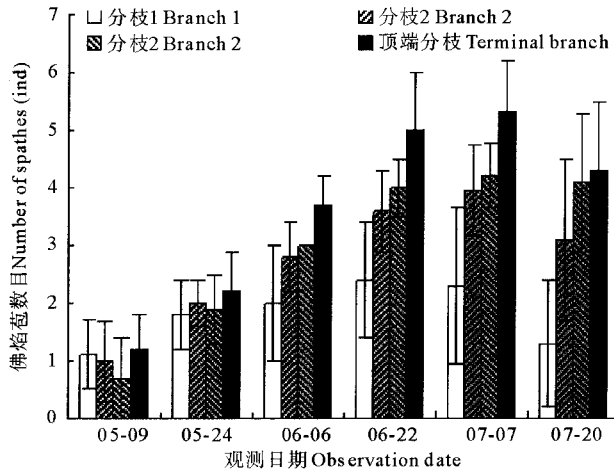


图2 花期及种子散落期大叶藻各分枝佛焰苞数目

Fig. 2 Mean number of spathes on each branch during the period of flowering phase and seed release

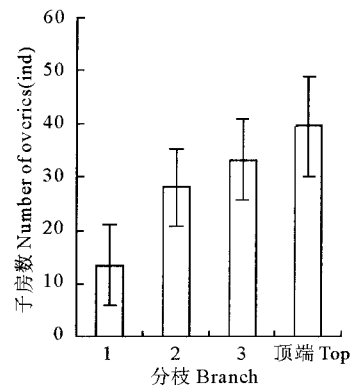


图3 种子散落前大叶藻各分枝子房数目

Fig. 3 Number of ovaries on each branch before seed release

佛焰花序上不断发育成熟的雌雄花持续开放,从5月9日发现最初伸出苞鞘的柱头至7月7日雌雄蕊基本不可见,花期持续约60 d。

种子的散落最初发现于7月6日。种子脱落时,其子房壁纵裂,种子随水流散落,随后子房壁及整个花序轴衰败,佛焰苞凋落,最后仅余佛焰苞梗附在花枝上。各分枝上种子散落的顺序与其成熟顺序相同,1号分枝和顶端分枝的底层佛焰苞上的种子最先成熟散落。此时每花枝的种子数达最大值,平均每花枝67个,结实率为68.51%。观测结果表明,最先分出的1号分枝结实率最低,为58.62%,显著低于其他分枝。而在各层佛焰苞中,以第1层佛焰苞结实率最低(图5)。此后的7月20日,26.13%的佛焰苞上的种子已脱落完毕,这部分佛焰苞或脱落,或仅余衰败的花序轴,或仅余空的佛焰苞鞘。此时花枝呈褐色。种子散落过程中仍可见少量雌雄花的开放。直至8月4日,花枝基本不可见,种子散落结束,此时水温为21.8℃。

7月上旬,种子开始脱落时花枝密度为114颗/m²,此时每花枝平均受精子房数67.0个,潜在种子产量为7638个/m²。在6月底和7月初,我们对相邻的2号草床进行的调查取样结果表明,其花枝密度为186颗/m²,潜在种子产量高达13890个/m²。

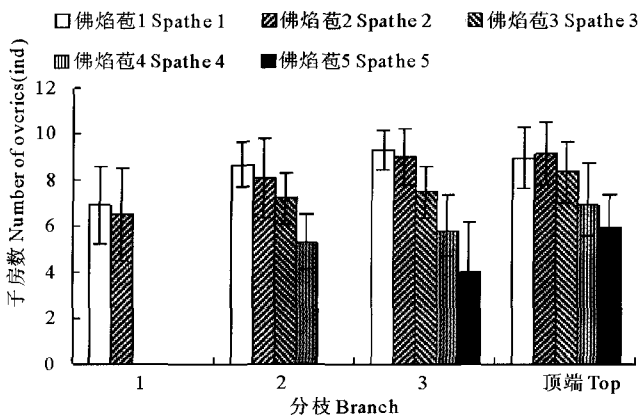


图4 种子散落前各佛焰苞子房数

Fig. 4 Number of ovaries on each spathe before seed release

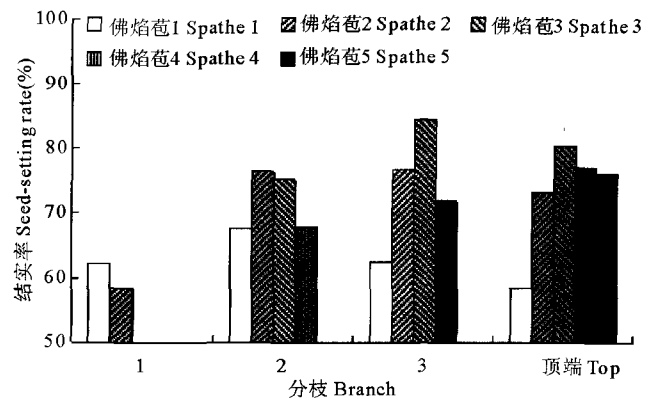


图5 各分枝不同层佛焰苞结实率(%)

Fig. 5 Seed-setting rate of different spathe on each branch

3 讨论

3.1 桑沟湾大叶藻物候特征及大叶藻物候影响因子

作为北半球温带海域分布最为广泛的一种海草,大叶藻的物候得到了很多科学家的关注与研究。世界范围内各海域大叶藻物候期存在很大差异。桑沟湾大叶藻花枝于4月初可见,5月上旬进入花期,持续至7月初,并于8月上旬完成种子的散落。而与桑沟湾同处 37°N 的Chesapeake Bay,大叶藻于4月中旬进入花期(Silberhorn *et al.* 1983),此时水温为 14.3°C 。花期持续至5月中旬,6月初种子便已散落完毕,相比之下,同样的物候阶段,桑沟湾大叶藻要滞后30d。

桑沟湾大叶藻于水温为 14.8°C 时进入花期, 21°C 左右时果实成熟。Setchell(1929)的研究认为,温度为 大叶藻各物候进程的主要影响因子,其开花需 15°C 左右的温度。本实验同其他相关研究(McRoy *et al.* 1970; Churchil *et al.* 1978; Keddy *et al.* 1978)一起,印证了Setchell(1992)的观点:大叶藻开花所需温度为 15°C 。也如Churchil(1978)和Keddy(1978)在美国东部沿岸; $35^{\circ}\sim 44^{\circ}\text{N}$ 各地所做研究相似,大叶藻在 15°C 左右进入花期,果实成熟时水温为 $20\sim 21^{\circ}\text{C}$ 。诸多吻合的数据印证着温度的重要性。故本实验更倾向于支持温度在影响大叶藻物候方面的重要性,温度可能为大叶藻物候进程的首要影响因子。

3.2 大叶藻花枝分枝的发育形式

Jacobs(1981)和De Cock(1981)对法国和荷兰大叶藻群所做的观测结果表明,欧洲大叶藻群各分枝向顶发育,即最先分出的分枝处于底端,发育阶段最早,随后在其上方陆续分出新的分枝,最幼的分枝处于顶端。而美国海域则是向地的(Churchill *et al.* 1978),发育阶段最早的分枝处于最顶端,最幼分枝处于底端。但本研究发现,大叶藻花枝总是底层分枝和顶端分枝的第1层佛焰苞首先可见,并最先进入花期,后续发育情况也表明,相同层上的佛焰花序,1号分枝和顶端分枝的发育阶段早于中间的2号和3号分枝,尽管由于尚未分出的中间各分枝附在顶生佛焰苞下端,而使得顶端分枝不易观察到,但是本研究认为分枝的发育不应是向地或向顶,而可能是向心的。

3.3 大叶藻物候节律及繁殖生物学研究的意义

全球范围内大叶藻的衰退已引起非常广泛的关注,世界各国也在致力于大叶藻种群的恢复,除成体移植外,近年来利用种子进行大叶藻床的恢复重建得到越来越多的研究(Traber *et al.* 2003; Pickerell *et al.* 2005; Orth *et al.* 2008),而种子收集时间、潜在种子产量等的确定是进行此项工作的前提和基础。

本研究的调查结果表明,桑沟湾大叶藻潜在种子生产量为 $7\ 638$ 个/ m^2 ,是Great South Bay: $1\ 802$ 个/ m^2

的种子生产量的数倍(Churchill *et al.* 1978),与 Olesen 在丹麦 Limfjorden 所调查的 $8\ 100 \pm 1\ 600$ 个/m² 及 Chesapeake Bay 的 8 127(Silberhorn *et al.* 1983)相似,稍高于其对 26~56°N 各地报道的种子生产量所做的统计的中值:6 000 个/m²。2 号点种子产量高达 13 890 个/m²,与 Felger 等(1975)在加利福尼亚做的 19 000 个/m²的报道相近。两草床大叶藻种子产量的差异可能是由底质等环境状况或两草床其本身差异所造成的。据作者的观测,桑沟湾大叶藻 7 月初种子开始散落,此后的 5~10 d 是进行种子收集的最佳时期。与 Churchill 等(1978)所建议在的 2 周进行收集的时间基本一致,但是,至第 2 周的后半期,佛焰苞上的成熟种子已脱落了大部分,故种子的收集不宜晚。

致谢:感谢叶乃好老师为本实验提供的指导;感谢荣成褚岛水产有限公司王军威总经理、毕 胜队长不遗余力地给予的帮助。

参 考 文 献

- 于 函,马有会,张 岩,原永党. 2009. 大叶藻花序的解剖结构及超显微结构. 渔业科学进展, 30(3): 131~134
- 中国科学院中国植物志编辑委员会. 1992. 中国植物志(第 8 卷). 北京: 科学出版社, 83~88
- 叶春江,赵可夫. 2002. 盐胁迫对大叶藻某些胞内酶耐盐性及其生理功能的影响. 植物学报(英文版), 44(7): 788~794
- 刘志鸿,董树刚,牟海津,杨永杰,高明君. 1998. 青岛汇泉湾大叶藻种群遗传多样性的研究. 海洋水产研究, 19(2): 27~32
- 汪文俊,王广策,黄 勃,曾呈奎. 2004. 大叶藻(*Zostera marina* L.) PS I 和 PS II 复合物的分离鉴定. 海洋湖沼, 35(5): 446~451
- Pickereil, C. H., Schott, S., and Wyllie-Echeverria, S. 2005. Buoy-deployed seeding: Demonstration of a new eelgrass (*Zostera marina* L.) planting method. *Ecol. Eng.* 25(2): 127~136
- Churchill, A. C., and Riner, M. I. 1978. Anthesis and seed production in *Zostera marina* L. from Great South Bay, New York, USA. *Aquatic Botany*, 4: 83~93
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., and Naeem, S. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387: 253~260
- De Cock, A. W. A. M. 1981. Development of the flowering shoot of *Zostera marina* L. under controlled conditions in comparison to the development in two different natural habitats in the Netherlands. *Aquatic Botany*, 10: 99~133
- Harrison, P. G., and Mann, K. H. 1975. Chemical changes during the seasonal cycle of growth and decay in eelgrass (*Zostera marina* L.) on the Atlantic coast of Canada. *J. Fish. Res. Board Can.* 32: 616~621
- Heck, K. L., Able, K. W., Roman, C. T., and Fahay, M. P. 1995. Composition, abundance, biomass, and production of macrofauna in a New England estuary: Comparisons among eelgrass meadows and other nursery habitats. *Estuaries and Coasts*, 18: 379~389
- Jacobs, R. P. W. M., and Pierson, E. S. 1981. Phenology of reproductive shoots of eelgrass shoots of eelgrass, *Zostera marina* L., at Roscoff (France). *Aquatic Botany*, 10: 45~60
- Keddy, C. J., and Partriquin, D. J. 1978. An annual form of eelgrass in Nova Scotia. *Aquatic Botany*, 5: 163~170
- Moore, K. A., and Wetzel, R. L. 2000. Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 244: 1~28
- McRoy, C. P. 1970. On the biology of eelgrass in Alaska. Ph. D. Dissertation, University of Alaska Fairbanks, 156
- Moore, K. A., and Short, F. T. 2006. *Zostera*: biology, ecology and management. In: Larkum, A. W. D., Orth, R. J., Duarte, C. M. (eds) *Seagrasses: biology, ecology and conservation*. Springer, Dordrecht, 361~386
- Phillips, R. C., McMillan, C., and Bridges, K. W. 1983. Phenology of eelgrass, *Zostera marina* L., along latitudinal gradients in North America. *Aquatic Botany*, 15(2): 145~156
- Orth, R., Marion, S., Granger, S., and Traber, M. 2008. Restoring eelgrass (*Zostera marina*) from seed: A comparison of planting methods for large-scale projects. SAV Technical Notes Collection. ERDC/TN SAV-08-1. Vicksburg, MS; U. S. Army Engineer Research and Development Center
- Orth, R. J., and Moore, K. 1983. Chesapeake Bay: An unprecedented decline in submerged aquatic vegetation. *Science*, 22: 51~53
- Santamaria, N. A., Sanchez-Lizaso, J. L., and Felix-Pico, E. F. 2000. Phenology and growth cycle of annual eelgrass in a subtidal locality. *Aquatic Botany*, 66: 329~339
- Setchell, W. 1929. Morphological and phenological notes on *Zostera marina* L. University of California publications in Botany, 14: 389~452
- Short, F. T., and Burdick, D. M. 1996. Quantifying eelgrass habitat loss in relation to housing development and nitrogen loading in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries*, 19: 730~739
- Short, F. T., and Wyllie-Echeverria, S. 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ. Conserv.* 23(1): 17~27
- Silberhorn, G. M., Orth, R. J., and More, K. A. 1983. Anthesis and seed production in *Zostera marina* L. (eelgrass) from the Chesapeake Bay. *Aquatic Botany*, 15: 133~134
- Traber, M., Granger, S., and Nixon, S. 2003. Mechanical seeder provides alternative method for restoring eelgrass habitat (Rhode Island). *Restor. Ecol.* 21: 213~214
- Ward, L. G., Kemp, W. M., and Boyton, W. R. 1984. The influence of waves and seagrass communities on suspended particulates in an estuarine embayment. *Mar. Geol.* 59: 85~103