

不同水深条件下菹草(*Potamogeton crispus*)的适应对策*

陈正勇, 王国祥**, 吴晓东, 王立志, 徐伟伟, 俞振飞

(南京师范大学地理科学学院江苏省环境演变与生态建设重点实验室, 南京 210046)

摘要: 用盆栽试验方法, 将菹草石芽种植在水下 0.5、1.0、1.5、2.0、2.5、3.0、3.5、4.0 m 的花盆内, 研究了水深梯度对菹草生长、繁殖和生物量分配的影响, 得出在不同水深条件下, 菹草的能量分配适应对策. 结果表明: 不同水深未影响菹草石芽的萌发, 水深 0.5–4 m 各实验组, 菹草石芽的萌发率均达到 70% 以上, 各实验组之间石芽萌发率无显著性差异; 菹草株高与水深显著相关, 菹草生长的适宜水深范围为 0.5–2.5 m, 在水深 0.5 m 处, 菹草的生物量与单颗石芽克隆数最多, 在水深 1.5 m 处, 菹草的植株高度最大; 菹草对于不同的水深适应具有较强的表型可塑性, 菹草的株高、生物量在不同的水深中形态差异显著, 随着水深的增加、光照强度的减弱, 菹草不断将更多的能量用于增加株高以获取更多的光能, 这就导致了植株分配给生殖器官的能量逐渐减少, 最终达到耗-益的最大获取; 菹草除了形成不同表型可塑性来适应光照胁迫外, 还可以改变叶绿素含量进一步应对不同水深下的光照胁迫, 在水深 3.0 m 以下, 菹草的叶绿素显著增加, 以最大效率利用光能, 从而在快速光响应曲线上, 3.0–4.0 m 实验组菹草光响应能力并未低于其余各组.

关键词: 菹草; 水深; 能量分配; 株高

Ecological adaptability of *Potamogeton crispus* under different water depths

CHEN Zhengyong, WANG Guoxiang, WU Xiaodong, WANG Lizhi, XU Weiwei & YU Zhenfei

(Jiangsu Key Laboratory of Environmental Change and Ecological Construction, College of Geography Science, Nanjing Normal University, Nanjing 210046, P. R. China)

Abstract: Submersed macrophyte, *Potamogeton crispus*, was planted in water at depth of 0.5, 1.0, 1.5, 2.0, 2.5, 3.0, 3.5 and 4.0 m in pots, with the aim to study the influence of the water depths on plant adaptability in reproduction, biomass allocation and photosynthetic properties and to elicit the way of energy distribution when they are in different water depths. Results showed that the stem length of *P. crispus* had an evident correlation with water depth and the appropriate water depth for *P. crispus* growth was 0.5–2.5 m. At the depth of 0.5 and 1.5 m, *Potamogeton crispus* turion has the largest clones and highest biomass, and the tallest stem length, respectively. Water depth gradients do not affect the germination of *P. crispus* turions with germination rates > 70% from deep water 0.5 m to 4 m in the experimental group. The adaptability of *P. crispus* to different water depths has a strong phenotypic plasticity. Height and biomass vary with different water depths for *P. crispus*. With the increase of water depth and the decrease of light intensity, *P. crispus* distributes more energy to the growth of plant height so that it can get more luminous energy, which leads to the gradually reduction of energy to reproductive organs and eventually to a balance of energy distribution. The phenotypic plasticity can adapt to different light stress and what's more, it can also change the content of the chlorophyll to further respond to different light under stress. Below the depth of 3.0 m, the chlorophyll of *P. crispus* greatly increased to use of energy efficiently, which is illustrated by the comparable light response capacity of the experimental group from 3.0–4.0 m and is still not lower than other groups.

Keywords: *Potamogeton crispus*; water depth; energy distribution; stem length

生物的适应最终可能会成为生物的特性, 面临同样的变化了的生境, 同种生物的不同个体及不同种的生物都有可能采取不同的适应策略, 而不同生物也会采取相同的适应策略, 前者人们称之为趋异适应, 后者

* 国家自然科学基金项目(40873057)资助. 2010–11–26 收稿; 2011–04–13 收修改稿. 陈正勇, 男, 1984 年生, 硕士研究生; E-mail: chenzyong111@163.com.

** 通讯作者; E-mail: wangguoxiang@njnu.edu.cn.

则为趋同适应,此即是生物的适应对策.

水是湿地生态系统中最为敏感的环境因子,水资源的盈亏丰欠、质量品质、时空组合等将制约植被的空间布局、生态过程的顺畅运行与生态系统服务功能的正常发挥^[1]. 光照、温度、淹水、干涸、水深等是湿地生态系统的主要影响因素,湿地植物对环境适应的研究是湿地生态学研究的重要内容之一. 李天煜^[2]研究了水生维管植物对干涸的适应发现,水生维管植物具有三种不同的适应对策(直接适应型、间接适应型和休眠适应型)用以适应干涸胁迫;罗文泊^[3]研究发现,湿地植物可以通过改变生活史、形态特征来适应洪水胁迫;胡田田等^[4]发现,植物可以通过质外体障碍的形成和根系的向氧性生长,发酵途径、厌氧多肽、植物激素及低氧锻炼等方面适应淹水的影响;王海洋等^[5]研究表明,不同植物生物量分配式样对水位梯度的反应差别,反映出植物生态对策的不同,湿地植物空间分布的异质性,不仅与水因子等生境有关,也与植物的生态对策有一定关系. 然而,作为水生生态系统重要组成部分的沉水植物的适应对策研究较少,特别是不同水深梯度下,沉水植物的适应对策研究更少. 杨文斌等^[6-7]研究了水深梯度对菹草的影响,但是设置的深度都比较小,不能完全反应出水深对菹草的生长、繁殖的影响,并且菹草在水深胁迫下,如何进行能量分配,采取何种方式适应水深造成的光照胁迫,这些问题还有待进一步研究,因此,本文选取了秋冬季节生长的代表性沉水植物——菹草做为研究对象,设计了0-4.0 m水深梯度,来研究水深对菹草生长、繁殖的影响,分析菹草选择的适应水深胁迫的最有效策略,为菹草修复富营养化水体提供依据.

1 研究地区与研究方法

1.1 研究地概况

实验地点选在南京市的采月湖(图1). 该湖面积21000 m²,平均水深1.8 m,最大水深6.5 m,其主要环境因子指标如表1.

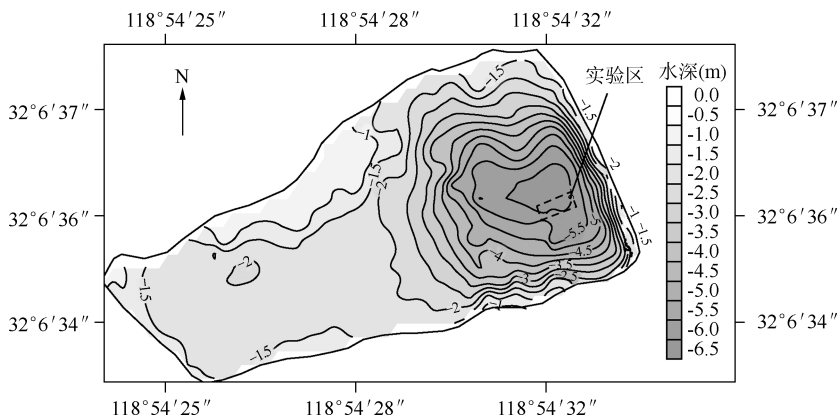


图1 试验区示意图

Fig.1 Schematic diagram of experimental area

表1 采月湖水环境因子监测值

Tab.1 Water environmental factors monitoring data in Lake Caiyue

时间(年-月-日)	透明度(m)	水温(℃)	pH	总氮(mg/L)	铵氮(mg/L)	总磷(mg/L)
2009-09-23	1.3	24.3	8.4	0.468	0.094	0.028
2009-10-24	1.1	20.2	7.9	0.616	0.029	0.043

1.2 实验设计

实验时间为2009年9月20日-11月12日. 2009年9月20日(水温23-25℃),在直径25 cm、高25 cm花盆内铺设沉积物厚度约15 cm,沉积物采自实验区,总氮含量为3.64 g/kg,总磷含量为0.68 g/kg. 每个花盆种植大小相近的菹草石芽(鳞芽,营养繁殖体)10颗,石芽于2009年4月采自南京市固城湖,每颗石芽平均鲜

重 0.67 g. 在试验区搭建不锈钢构架, 将花盆用尼龙绳吊挂在构架上, 花盆上端开口距离水面的距离分别是 0.5、1.0、1.5、2.0、2.5、3.0、3.5、4.0 m 8 个深度, 每个水深吊挂 3 个花盆作为 3 个重复, 共吊挂 24 个花盆. 为了防止鱼啃食菹草, 用网孔致密的围网将试验区与其他水域隔开.

1.3 菹草形态指标测定

实验开始后, 每隔 3–5 d 于不同水深的每个花盆中随机选取 3 株测定其株高, 取其平均值代表该梯度的株高. 于实验第 53 d, 从不同各水深梯度完整的菹草无性系中随机选择 10 个无性系小株, 截断小株茎与根状茎的连接处, 分别编号. 将完整的菹草无性系分成叶子、茎、根三部分. 所有组分 65 °C 烘 96 h 后, 分析天平称重^[8].

1.4 光照测定

光照强度用上海嘉定学联仪表厂生产的 ZDS-10 型照度计测定.

1.5 生物量的获取

随机选取本试验已经驯化培养的石芽 50 个, 分别种植于 50 个直径 25 cm、高 25 cm 花盆内. 培养于实验区水深 2 m 处, 每 3–5 天随机选取 3 株测定生物量(干重), 构建植株体生物量(干重)与株高的函数: $y = 0.2807e^{0.0204x}$, 式中, x 为菹草植株高度, y 为菹草生物量(干重). 通过函数, 换算出不同水深梯度植株生物量, 用于单株菹草在不同水深梯度下的生物量分配的分析.

1.6 叶片色素含量测定

2009 年 10 月 15 日, 每个水深梯度随机选择 3 株菹草, 取植株顶端以下第 3–4 叶片, 采用 Arnon 法测定叶片叶绿素^[9], 所得数据取平均值代表该梯度光合色素含量.

1.7 叶片光合荧光参数的测定

2009 年 10 月 15 日, 每个水深梯度随机选择 5 株菹草, 测定植株顶端以下第 3–4 叶片(对于位于水下的植株, 将吊盆提出水面与荧光仪连接好后再放回原处)测定荧光参数, 用 DivingPam 测定菹草叶片不同光强下(即 0、17、49、104、248、342、505 和 684 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$)的快速光响应曲线(光合电子传递速率), 时间间隔为 10 s, 所得数据取平均值.

1.8 数据处理

用 SPSS14.0 软件对各组指标分别进行单因子方差分析, 以检验各个水深处理影响的显著性.

2 结果与讨论

2.1 不同水深的菹草表型可塑性适应

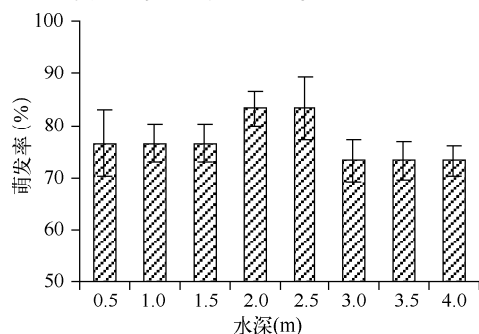


图2 水深对菹草石芽萌发率的影响

Fig. 2 Effect of water depth on turion germination rate of *Potamogeton crispus*

2.1.1 水深与菹草石芽萌发率的关系 菹草石芽在 8 个不同水深梯度均能萌发(图 2), 并且在石芽种植 8 d 后萌发完全, 萌发率不再随着时间的推移而上升. 各组石芽的最终萌发率均可达到 70% 以上, 但之间差异性不显著 ($P > 0.05$).

简永兴等^[10]研究发现, 水深值越大, 萌发起始时间越迟, 同期萌发率越低. 这与本实验研究结果略有不同, 本实验结果表明, 不同水深梯度下, 石芽的萌发起始时间和终止时间相差不明显, 并且不同水深梯度下石芽的萌发率变化也不明显. 这主要是因为: 尽管水深增加造成的光线减弱是影响萌发率的原因之一, 但其他因子的改变也起到了不可忽视的作用. Rogers^[11]指出, 在 15–25 °C 的温度区间内, 随温度的降低菹草石芽的萌发率明显升高. 低

温对菹草石芽萌发有利而高温有碍这一结论已被很多学者所证实^[12–13]. 本实验在 9 月份 8 种不同深度的平均水温在 23 °C 左右, 这在一定程度上, 弥补了不同水深对石芽萌发造成的影响.

2.1.2 菹草在不同水深条件的平均株高变化 2009 年 9 月 23 日开始, 对不同深度菹草的生长状况进行观测. 可以发现, 不同水深对菹草的生长产生明显的影响(图 3). 在实验 3–28 d 内, 8 种不同水深处菹草株高

均表现为快速生长,实验 28-53 d,8 种不同水深处菹草株高稳定.故可以将菹草生长分为两个阶段,菹草在第 1 阶段内(实验第 3-28 d)的相对生长速率明显高于第 2 阶段(实验第 28-53 d).在第 1 阶段内,菹草的相对生长率平均为 0.999 cm/d,第 2 阶段菹草的相对生长率平均为 0.0967 cm/d,二者差异性显著($P<0.05$).

选取实验 14、28、38、46 d 测定的菹草高度(y)与水深(x)拟合为如下方程:
实验 13 d: $y = -2.0155x^2 + 5.4061x + 19.226$ ($R^2 = 0.8918, P < 0.01, n = 120$)
实验 28 d: $y = -4.2543x^2 + 11.86x + 28.988$ ($R^2 = 0.9279, P < 0.01, n = 120$)
实验 38 d: $y = -5.1139x^2 + 14.558x + 32.658$ ($R^2 = 0.8738, P < 0.01, n = 120$)
实验 46 d: $y = -3.713x^2 + 7.1856x + 38.698$ ($R^2 = 0.8522, P < 0.01, n = 120$)

从拟合方程及 R^2 、 P 可以看出,菹草株高与水深呈抛物线相关,相关性较好.在 0.5-2 m 的水深范围内,随着水深的增加,菹草株高相应增加.这是因为菹草的光合结构特点趋向于荫生植物,在深水弱光环境下,菹草通过改变形态(延长节间长度)满足生长对光的需求^[8].水深的变化能够通过影响光合作用直接影响植物的生长.为了克服水深对植物生长造成的胁迫,获得生长所需的 CO_2 和光能,菹草生长高度随水深的增加不断增加,这是菹草对环境的一种适应机制^[14].

2.1.3 菹草在不同水深下单颗石芽产生的分株群生物量的变化 水深对水生植物的分布和群落结构变化具有重要的影响^[15],即使很小的水深变化也能对水生植物的生物量造成一定的影响^[16].试验结束时,各实验组菹草单颗石芽的生物量与水深呈负相关($P<0.01$).单颗石芽产生的分株群生物量随着水深增加相应减少的趋势明显(图 4),其中在水深 0.5 m 处的单颗石芽产生的分株群生物量是最大的.

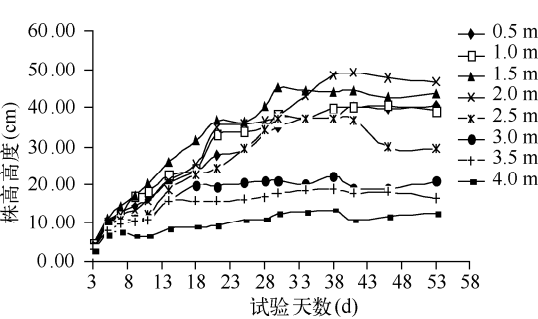


图 3 水深梯度对菹草株高增长的影响
Fig.3 Response of water depth gradient to stem length of *Potamogeton crispus*

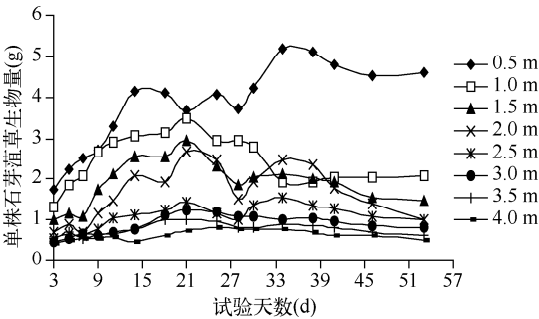


图 4 水深对单颗石芽产生的分株群生物量的影响
Fig.4 Response of water depth to the biomass of per *Potamogeton crispus*

在水深 0.5-2.5 m 梯度之间,菹草长势良好,而当水深大于 2.5 m,菹草单颗石芽产生的分株群生物量出现下降趋势.这主要是由于在不同水深下,有着不同的光照强度.已有研究指出^[17],菹草的光补偿 20℃下为 1660 lx,根据实验测量的不同水深梯度下的光照强度(表 2)对比发现:在水深 3.0-4.0 m 之间的光照强度均接近或低于菹草的光补偿点,由于植物正常生长所需的最低光照度必须高出其补偿点^[18],故菹草正常生长受到限制,其株高、克隆数都比较低,从而单颗石芽产生的分株群生物量也较低.

表 2 不同水深的照射强度(lx)
Tab.2 Light intensity of different water depths

时间(月-日)	水深(m)							
	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0	3.5	4.0
09-23	28500	19000	12540	8570	5560	3200	1750	494
10-20	89700	48400	35600	22000	14500	7240	4760	2000
11-12	9460	8870	7830	2220	1400	1080	900	650

2.1.4 单株菹草在不同水深梯度下的生物量分配 结果表明,单株菹草叶、茎、根的生物量呈现明显的规律

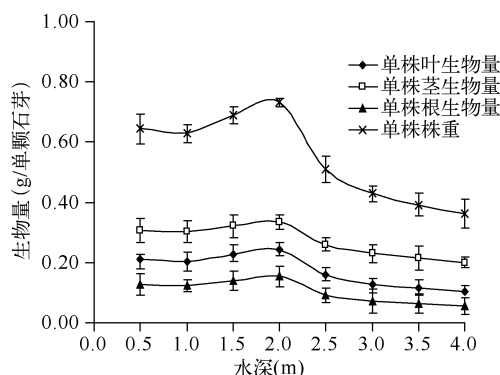


图5 水深梯度对菹草生物量分配的影响

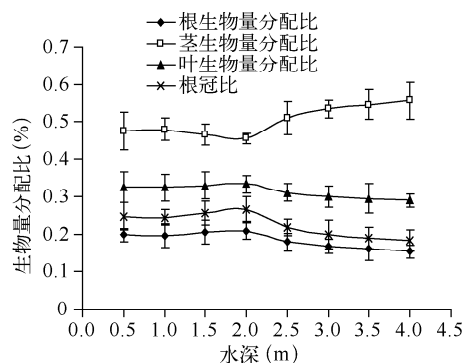
Fig. 5 Effects of water level treatments on *Potamogeton crispus* biomass allocation

图6 不同水深梯度菹草生物量分配比及根冠比

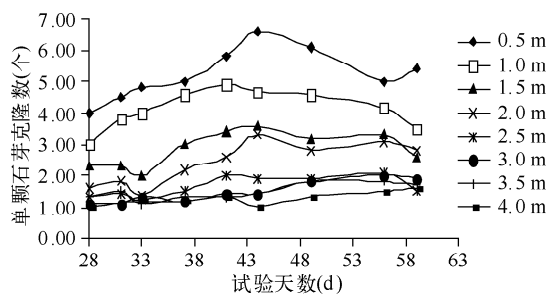
Fig. 6 The biomass allocation rate and root-shoot ratio of *Potamogeton crispus* in different water depths

图7 菹草在第2阶段的分蘖数

Fig. 7 Tiller numbers of *Potamogeton crispus* in the second growth period

在不同的水深条件下,菹草植株由于受到不同的水深胁迫,植株表现出对不同水深条件下的不同光照强度的适应性。Hutchings 和 de Kroon^[20]研究认为,有机体在其生境内进行必需资源的寻求可借助其表型可塑性实现。Cain^[21]研究发现某些克隆植物通过在不同生境中缩短匍匐茎(或根茎)节间长度或增加分枝的“觅食行为”(foraging behavior),在形态上做出“觅食反应”(foraging reaction)。作为沉水克隆植物之一的菹

性变化(图5和图6),即:茎>叶>根。在不同水深中,随着水深的增加,单株菹草根、茎、叶生物量均表现为先上升再下降的趋势。在水深2.0 m处,单株菹草的根、茎、叶生物量达到最大。当水深为0.5~2 m时,茎、叶、根生物量逐渐增加,根冠比保持稳定,水深2.5~4 m时,茎、叶、根生物量逐渐减少,根冠比下降。杨永清等发现在水深增加时,微齿眼子菜和穗花狐尾藻的根冠比都有所下降,当水位波动干扰较大时,根系不发达的微齿眼子菜分配至根的生物量增加^[19]。菹草的生物量分配模式与微齿眼子菜比较接近,根、茎、叶生物量依次增加。由于菹草表现出对光照需求的响应机制,在水深梯度0.5~2 m范围内光照充足,菹草通过根系的大量生长及深扎入底泥,来获取更多营养的同时,也增强了其抵抗风浪侵扰所引起的拔根风险的能力;水深梯度2.5~4 m范围内,水深增加促使菹草分配更多的生物量在茎叶上,从而获得更多的光辐射。

2.1.5 第2阶段菹草在不同水深梯度下克隆数的变化 菹草在第1阶段的单颗石芽基本没有克隆数,而在第2阶段菹草单颗石芽克隆数随着水深增加相应减少的趋势比较明显(图7),与水深呈显著负相关性($P < 0.01$)。其中,水深0.5 m处菹草单颗石芽克隆数最高,最多时是水深4.0 m处的6倍。在实验43 d后,菹草单颗石芽克隆数出现了小幅度的波动,这主要是当时的突发性恶劣天气导致,后又缓慢增加直至保持平稳。

通过对菹草在两个生长阶段的比较分析,发现在第1阶段菹草的株长增加量、相对生长速率明显比第2阶段高,菹草处于快速生长期,将更多的能量分配给基株生长。经过28 d的生长过程之后,分蘖数明显增多,菹草处于稳定生长期,将更多的用于生成无性系小株。这说明此时菹草的自身生长能力开始下降,而繁殖能力开始上升。这主要是由于植物群体光合产物的最优分配方案为^[4]:在生长初期全部分配给营养器官,然后一段时期按一定比例分配给基株和无性系,最后一段时间全部分配给无性系。在第1阶段,菹草主要是以基株生长为主,植株将能量全部分配给了基株,而在第2阶段,植株更多的将能量分配用于生成无性系小株,所以克隆数在第2阶段开始增多。

草为了“觅食”光能,从0.5–4.0 m,随着水深的增加、光照强度的减弱,不断的将更多的能量分配到生长上,增加株高以获取更多的光能,这就导致了植株分配给生殖器官的能量逐渐减少,最终达到耗-益的最大获取,从而进一步适应环境^[22].因此,从水深0.5–4.0 m的单颗石芽克隆数是随着水深梯度的增加逐渐减少的.

2.2 不同水深的菹草生理适应

2.2.1 不同水深对菹草叶绿素的影响 随着水深的增加,菹草叶绿素含量也增加(图8),水深0.5–2.5 m之间,菹草叶绿素含量基本保持不变,在水深3.0 m出现了显著增加的趋势,在水深4.0 m处达到了最大值.这主要是由于在不同水深条件下,菹草除了通过改变表型可塑性来适应环境的光照强度的胁迫,也可通过增加叶片的叶绿素含量,增强光合作用能力,适应环境光照强度的胁迫,最终达到耗-益的最大获取.在水深3.0 m处的光照强度开始低于菹草的光补偿点,影响了菹草的植株生长,菹草的株高较小,已不能保证它捕获足够的光能,所以,在水深3.0 m处,菹草的叶绿素显著增加,以最大效率利用光能.

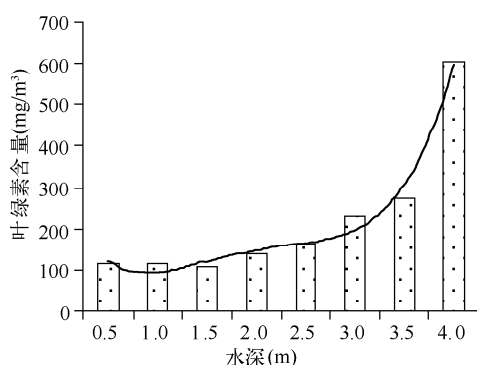


图8 水深梯度对菹草叶绿素分配的影响

Fig. 8 Effects of water level treatments on *Potamogeton crispus* chlorophyll

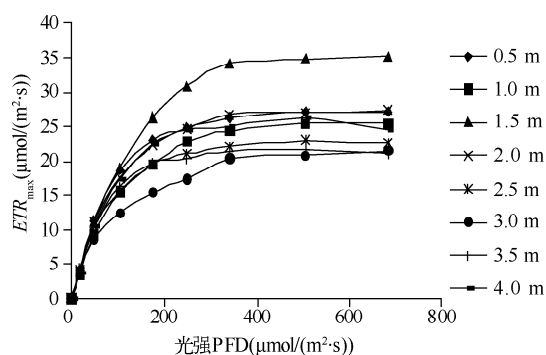


图9 不同水深菹草叶片的快速光响应曲线

Fig. 9 Average rapid-light curves of *Potamogeton crispus* leaf in different water depths

2.2.2 水深对叶片快速光响应曲线的影响 水深对菹草叶片光合作用的影响还体现在叶片对光的响应能力上.在光响应曲线中,较低光强阶段曲线变化具有重要意义^[23].快速光响应曲线(RLC)为电子传递速率随光强的变化曲线,测定快速光响应曲线可以确定菹草叶片的实际光化学效率^[24].实验结果表明,最大电子传递速率(ETR_{max})存在差异,实验组电子传递速率依次为:1.5 m > 2.0 m > 0.5 m > 1.0 m > 4.0 m > 2.5 m > 3.5 m > 3.0 m(图9).其中1.5 m实验组显著高于其余各组,由于0.5、1.0 m处的光照强度较强,对菹草的生长起了一定的抑制作用;而当水深大于3.0 m时,菹草没有足够的能量分配到生长,不能通过表型可塑性的改变来适应水深胁迫,故菹草通过增加叶绿素含量,来捕捉更多的光能,从而在快速光响应曲线上,实验3.0–4.0 m组并未出现低于其他各组的现象.

3 参考文献

- [1] 谭学界, 赵欣胜. 水深梯度下湿地植被空间分布与生态适应. 生态学杂志, 2006, **25**(12): 1460-1464.
- [2] 李天煜. 水生维管植物研究: II、水生维管植物对干涸的适应. 广西植物, 2001, **21**(4): 326-329.
- [3] 罗文泊, 谢永宏, 宋凤斌. 洪水条件下湿地植物的生存策略. 生态学杂志, 2007, **26**(9): 1478-1485.
- [4] 胡田田, 康绍忠. 植物淹水胁迫响应的研究进展. 福建农林大学学报(自然科学版), 2005, **34**(1): 18-24.
- [5] 王海洋, 陈家宽, 周 进. 水位梯度对湿地植物生长、繁殖和生物量分配的影响. 植物生态学报, 1999, **23**(3): 269-274.
- [6] 杨文斌, 王国祥. 南京玄武湖菹草种群的环境效应. 湖泊科学, 2007, **19**(5): 572-576.
- [7] 杨文斌, 王国祥, 郑海洋等. 菹草石芽萌发及幼苗生长对光、温因子的响应. 生态与农村环境学报, 2009, **25**(1): 96-100.
- [8] 沈 佳, 石福臣, 许 文. 菹草无性系季节生长速度和生物量分配特征. 水生生物学报, 2009, **33**(2): 246-253.

- [9] Arnon DI. Copper Enzymes in isolated chloroplasts poly-phenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 1949, **24**: 1-15.
- [10] 简永兴, 王建波, 何国庆等. 水深、基质、光和去苗对菹草石芽萌发的影响. *水生生物学报*, 2001, **25**(3): 224-228.
- [11] Rogers KH. Growth and reproduction of *Potamogeton crispus* in a South Africa Lake. *Journal of Ecology*, 1980, **68**: 561-576.
- [12] 李永函. 几种生态因子对菹草鳞枝形成和萌发的影响. *大连水产学院学报*, 1989, **4**: 3-4.
- [13] Kadono Y. Germination of the torsion of *Potamogeton crispus*. *Physiol Ecol Japan*, 1982, **19**(1): 1-5.
- [14] 蒲云海, 黄运平, 李 伟. 竹叶眼子菜(*Potamogeton malaianus* Miq) 叶面积测定及与栽培密度的关系初探. *武汉植物学研究*, 2000, **18**: 302-308.
- [15] Wallsten M, Forsgren PO. The effects of increased water level on aquatic macrophytes. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1989, **27**: 32-37.
- [16] Paillisson JM, Marion L. Can small water level fluctuations affect the biomass of *Nymphaea alba* in large lakes? *Aquatic Botany*, 2006, **84**: 259-266.
- [17] 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**(4): 391-395.
- [18] E. 拉宾诺维奇, 高温奇著, 中国科学院植物研究所光合组译. 光合作用. 北京: 科学出版社, 1973: 55-65.
- [19] 杨永清. 水位波动对水生植物生长影响的实验生态学研究[学位论文]. 武汉: 武汉大学, 2003: 21-29.
- [20] Hutchings MJ, Dekroon H. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research*, 1994, **25**: 159-238.
- [21] Cain ML. Consequence of foraging in colonel plant species. *Ecology*, 1994, **75**(4): 933-944.
- [22] 董 鸣. 异质性生境中的植物克隆生长: 觅食行为. *植物学报*, 1996, **38**(10): 828-835.
- [23] Schreiber U, Gademann R, Ralph PJ *et al.* Assessment of photosynthetic performance of prochloron in *Lissoclinum patella* in hospite by chlorophyll fluorescence measurements. *Plant and Cell Physiology*, 1997, **38**: 945-951.
- [24] 王立志, 王国祥, 葛绪广等. 底质营养盐负荷对轮叶黑藻生长和光合荧光特性的影响. *生态学报*, 2010, **30**(2): 473-480.