

洱海 4 种沉水植物叶片的光合色素组成及 C、N、P 化学计量特征对水深的响应*

何亮^{1,2}, 陈晓希³, 李威⁴, 朱天顺⁵, 吴耀¹, 张欢¹, 张霄林¹, 曹特^{1**}, 葛刚², 倪乐意¹, 谢平¹

(1: 中国科学院水生生物研究所, 东湖湖泊生态系统试验站, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

(2: 南昌大学鄱阳湖环境与资源利用教育部重点实验室, 南昌 330031)

(3: 大理市洱海保护管理局, 大理 671000)

(4: 南昌工程学院江西省退化生态系统修复与流域生态水文重点实验室, 南昌 330099)

(5: 枣庄学院生命科学学院, 枣庄 277160)

摘要: 水深与水体的多个环境要素(如光照、温度等)密切关联. 因而水深会影响沉水植物的生长、繁殖和生理生化特征, 包括叶片的光合色素组成和 C、N、P 化学计量特征. 本研究通过对洱海 4 种沉水植物苦草(*Vallisneria spiralis*)、微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus*)、光叶眼子菜(*Potamogeton lucens*)和篳齿眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)在不同水深梯度的叶片色素组成和 C、N、P 化学计量特征进行分析, 以阐明水深对这些指标的影响规律和机制. 结果表明: 水深对 4 种沉水植物叶片光合色素组成和 C、N、P 化学计量特征的影响具有种间差异性; 苦草、微齿眼子菜和光叶眼子菜叶片 N 含量, 苦草和光叶眼子菜叶片 P 含量都与叶片叶绿素含量呈显著正相关; 苦草叶片 N 含量随水深增加而增加, 可能是由苦草为应对深水弱光胁迫而加强光合色素和蛋白的合成导致的, 而磷含量的增加可能还受其他因素的影响.

关键词: 沉水植物; 光合色素; 水深; 化学计量学; 洱海

Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics and photosynthetic pigments composition of four submerged macrophytes in response to various water depth in Lake Erhai, China

HE Liang^{1,2}, CHEN Xiaoxi³, LI Wei⁴, ZHU Tianshun⁵, WU Yao¹, ZHANG Huan¹, ZHANG Xiaolin¹, CAO Te^{1**}, GE Gang², NI Leyi¹ & XIE Ping¹

(1: Donghu Experimental Station of Lake Ecosystems, State Key Laboratory for Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P.R.China)

(2: Key Laboratory of Poyang Lake Environment and Resource Utilization, Ministry of Education, Nanchang University, Nanchang 330031, P.R.China)

(3: Erhai Lake Conservation and Management Bureau of Dali, Dali 671000, P.R.China)

(4: Jiangxi Provincial Key Laboratory for Restoration of Degraded Ecosystems & Watershed Ecohydrology, Nanchang Institute of Technology, Nanchang 330099, P.R.China)

(5: College of Life Science, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, P.R.China)

Abstract: Numerous environmental factors, such as light and temperature, vary a lot with water depth and these factors to a large extent determine the performance of plants. Therefore, water depth may affect the physiological and biochemical characteristics of submerged macrophytes, including leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics and photosynthetic pigments composition. In order to examine how submerged macrophytes respond to water depth, we measured these parameters of four sub-

* 淡水生态与生物技术国家重点实验室项目(2016FBZ08)资助. 2017-12-22 收稿; 2018-03-11 收修改稿. 何亮(1986~), 男, 博士; E-mail: lianghe@ncu.edu.cn.

** 通信作者; E-mail: caote@ihb.ac.cn.

merged macrophytes along water depth in Lake Erhai. Our results show that; responses of the measured parameters of macrophytes to water depth were species-specific; the leaf nitrogen contents of *Vallisneria natans*, *Potamogeton maackianus*, *Potamogeton lucens* and leaf phosphorus contents of *V. natans*, and *P. lucens* were positive correlated with leaf chlorophylls; both leaf nitrogen and phosphorus content of *V. natans* increased with water depth. The mechanism behind the increase of nitrogen content in leaves with water depth may be that *V. natans* produced more chlorophylls and protein to adapt to the low light levels at deeper sites, while increase in phosphorus content of *V. natans* was affected by other processes besides adapting to low light.

Keywords: Submerged macrophytes; photosynthetic pigment; water depth; stoichiometric; Lake Erhai

碳(C)、氮(N)、磷(P)作为组成植物的基础元素,在植物生命活动中起着重要作用;同时植物C、N、P的含量也影响着多个生态过程,如生物地球化学循环、草食者—植物的相互作用^[1-2].因而,探寻影响沉水植物C、N、P的环境因子及其影响机制具有重要意义.水深与水体的多个环境要素(如水温、CO₂浓度、pH、溶解氧、光照、风浪、光质和底泥等)密切关联,因而深刻影响着沉水植物的生长、繁殖和生理生化过程^[3-4].如刘伟龙等^[2]的研究表明,水深对马来眼子菜(*Potamogeton malaianus*)N和P含量有显著影响;李威等^[5]发现苦草叶片的N和P含量随水深增加而增加.然而,目前关于水深对沉水植物C、N、P化学计量特征的研究依然较少,特别是沉水植物C、N、P化学计量学特征随水深的变化趋势在物种间是否具有一致性仍不清楚.

植物叶绿体的部分叶绿素a在光反应中心负责将光能转变为化学能,其余叶绿素和类胡萝卜素则负责光能的捕获和传递.由于植物生长的光照条件差异巨大,其叶绿素a/b的比值不同,阳生植物的叶绿素a/b比值约为3/1,阴生植物约为2.3/1,表明阴生植物可通过提高叶绿素b的相对含量来捕获更多的光能^[6].同时,陆生植物为应对低光环境,其叶片的类胡萝卜素与叶绿素的比值和叶绿素a/b的比值随光照减弱而降低^[6].然而,关于沉水植物各类光合色素的组成及其对弱光的响应规律则鲜见报导.

N、P是植物光合作用必需的元素,因为植物对二氧化碳的同化作用需要富含N的各种酶参与完成,特别是1,5-二磷酸核酮糖羧化酶;P是核酸、磷脂糖类、ATP和磷脂的重要组成元素,这些物质都在光合作用中起重要作用^[7].Nielsen等^[8]发现沉水植物的叶绿素含量可表征其光合能力,并与生长密切相关.因此,沉水植物叶片N、P含量与叶片叶绿素含量可能存在密切的联系.但是,目前鲜有研究直接报导沉水植物叶片N、P含量与叶绿素含量的关系.同时,已有研究表明水下光照强度的改变会影响沉水植物N和P含量和分配^[9-10],从而影响植物的C、N、P化学计量学特征.然而,由于自然水体中多个环境因子与水深存在密切关联性,沉水植物的N和P含量随水深的变化是否主要由光照条件改变引起的还不清楚.

洱海是云南省第二大淡水湖泊,沉水植物分布面积广,植物生长的水深范围跨度较大,同时物种多样性较高,是研究沉水植物生理生化特征响应水深变化的理想场所.因此,本研究拟通过对洱海不同水深下4种沉水植物苦草(*Vallisneria natans*)、微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus*)、光叶眼子菜(*Potamogeton lucens*)和篦齿眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)叶片的C、N和P化学计量学特征,以及光合色素组成的分析,以期揭示以下问题:(1)水深对沉水植物叶片的叶绿素含量、色素组成及C、N、P化学计量特征的影响规律;(2)4种植物叶片的N和P含量与叶片叶绿素含量的关系;(3)水深引起的植物叶片N、P变化机理.

1 材料与方法

1.1 湖泊概况

洱海(25°52'N, 100°06'E)是云南省第二大淡水湖泊,位于云南省大理市境内.在洱海水面高程为1973.7 m时,其面积约为249.8 km²,平均水深10.5 m,最大水深20.7 m,湖水滞留时间为2.75 a^[11].2011年8月—2012年7月,洱海表层水体年均总氮和总磷含量分别为0.67和0.037 mg/L^[12].采样期间洱海平均消光系数为1.04±0.21,样点布置和消光系数计算方法见文献[5].洱海现分布有沉水被子植物15种,它们的最大分布深度一般不超过6 m,其中金鱼藻、苦草和微齿眼子菜是洱海的优势种类,篦齿眼子菜和光叶眼子菜也有大量分布.

1.2 采样方法与指标测定

本研究选取苦草、微齿眼子菜、篦齿眼子菜和光叶眼子菜4种植物为研究对象,因为它们在洱海不同的水深梯度广泛分布,能够采集到较多的样品.于2012年7月16日—8月6日对沿洱海湖岸的98个样带进行

沉水植物调查,每条样带由湖岸向湖心设置采样点,样带内每个采样点的水深差约为0.5 m,至无植物存在的深度为止,每个采样点用自制的水下镰刀(采集面积约为0.2 m²)采集沉水植物,分别在船头、船中间部位和船尾采集3个样方.同时分别在以苦草、微齿眼子菜、篦齿眼子菜和光叶眼子菜为优势的样方收集4种植物个体完整的地上部分.每个样方选取1个健壮的植株,避开幼小个体,放置于低温保温箱内带回实验室.在实验室内测定每个植株长度后,将其全部健康叶片摘取,用蒸馏水洗净后放入塑料袋并编号,于-20℃保存.植物叶片样品采集完成后,将样品放入真空冷冻干燥机干燥至衡重.然后将每个自封袋内植物叶片剪碎研磨成粉末状待分析用.植物叶片C、N含量采用元素分析仪(Flash EA1112 series, CE Instruments, Italy)测定;P含量采用浓硫酸-过氧化氢消解,钼锑抗分光光度计法测定.将称重后的植物叶片粉末放入96%乙醇在4℃黑暗条件下提取24 h,混匀后在4000转/min下离心10 min,取上清液,以96%乙醇为空白,用分光光度在662、645和470 nm下测定吸光度,然后按照以下公式计算叶绿素a(Ca)、叶绿素b(Cb)和类胡萝卜素的含量(Cx+c)^[13]:

$$Ca = 11.75A_{662} - 2.35A_{645} \quad (1)$$

$$Cb = 18.61A_{645} - 3.96A_{662} \quad (2)$$

$$Cx+c = (1000A_{470} - 2.27Ca - 84.1Cb) / 227 \quad (3)$$

1.3 统计方法

4种沉水植物植株长度以及叶片C含量、N含量、P含量、C:N、C:P、N:P、叶绿素(a+b)含量、叶绿素a/b比值和类胡萝卜素/叶绿素比值的均值比较采用单因素分析,当方差分析总体显著时,用TukeyHSD方法进行均值间的多重比较.4种沉水植物株高以及叶片C含量、N含量、P含量、C:N、C:P、N:P、叶绿素(a+b)含量、叶绿素a/b比值、类胡萝卜素/叶绿素比值与水深的关系用回归分析进行检验.叶片N、P含量与叶绿素含量的关系则采用Pearson相关分析.因为植物叶片N、P含量与叶绿素含量有密切关系,水深也会影响叶绿素含量,所以选择结构方程模型来分析水深、叶绿素含量和植物叶片N、P含量的相互关系,结构方程模型的构建和检验用R软件中的“lavaan”包进行.文中的所有数据分析都由R软件完成^[14].

2 结果

2.1 4种沉水植物分布水深、植株长度、光合色素组成和C、N、P化学计量学特征

根据全湖沉水植物群落调查结果,苦草、微齿眼子菜、篦齿眼子菜和光叶眼子菜的分布水深范围为0.6~5.5、0.6~5.4、0.8~4.1和0.7~3.7 m.4种植物植株长度的大小顺序为光叶眼子菜>篦齿眼子菜>微齿眼子菜>苦草.苦草、微齿眼子菜、篦齿眼子菜和光叶眼子菜叶片叶绿素(a+b)含量分别为10.30、10.16、4.38和4.67 mg/g,篦齿眼子菜和光叶眼子菜叶片叶绿素含量显著低于苦草和微齿眼子菜;苦草、微齿眼子菜、篦齿眼子菜和光叶眼子菜叶片类胡萝卜素含量分别为0.80、1.09、0.50和0.51 mg/g,其中微齿眼子菜叶片的类胡萝卜素含量显著高于其他3种植物;苦草、微齿眼子菜、篦齿眼子菜和光叶眼子菜叶片的叶绿素a/b比值分别为2.04、2.36、2.42和2.27,苦草叶片的叶绿素a/b比值最低;苦草、微齿眼子菜、篦齿眼子菜和光叶眼子菜叶片的类胡萝卜素/叶绿素比值分别为0.08、0.11、0.11和0.11,苦草叶片的两类色素比值最低.4种植物中,苦草叶片C含量显著低于其他3种植物,其平均值为353.15 mg/g,其他3种植物叶片C含量之间没有显著性差异.4种植物中微齿眼子菜叶片N含量最高,为29.68 mg/g,光叶眼子菜叶片N含量最低,为20.19 mg/g,苦草和篦齿眼子菜叶片N含量分别为24.36和24.14 mg/g.苦草、微齿眼子菜、篦齿眼子菜和光叶眼子菜叶片P含量分别为3.56、2.68、3.28和2.95 mg/g,其中苦草叶片P含量显著高于微齿眼子菜(表1).

2.2 4种沉水植物叶片叶绿素含量与叶片N、P含量的关系

苦草、微齿眼子菜和光叶眼子菜的叶片N含量与叶绿素含量都呈正相关关系.苦草和光叶眼子菜叶片P含量与叶绿素含量呈正相关关系.篦齿眼子菜叶片N、P含量与叶绿素含量没有显著相关性(图1).

表 1 洱海 4 种沉水植物长度、叶片光合色素组成和叶片 C、N、P 含量及其比率
 Tab.1 The plant length, leaf photosynthetic pigment composition and leaf C, N, P contents and their mass ration of the four submerged macrophytes in Lake Erhai

指标	苦草	微齿眼子菜	菹齿眼子菜	光眼眼子菜
样本数	94	53	21	24
植株长度/cm	114±28 ^d	186±52 ^c	214±73 ^b	261±29 ^a
叶绿素/(mg/g)	10.30±3.11 ^a	10.16±3.11 ^a	4.38±1.27 ^b	4.67±1.40 ^b
类胡萝卜素/(mg/g)	0.80±0.30 ^b	1.09±0.36 ^a	0.50±0.21 ^c	0.51±0.15 ^c
叶绿素 a/b 比值	2.04±0.18 ^c	2.360±11 ^{ab}	2.42±0.21 ^a	2.27±0.17 ^b
类胡萝卜素/叶绿素比值	0.08±0.02 ^b	0.11±0.02 ^a	0.11±0.02 ^a	0.11±0.01 ^a
C/(mg/g)	353.15±17.18 ^b	387.67±54.11 ^a	380.11±9.48 ^a	372.86±32.40 ^a
N/(mg/g)	24.36±5.47 ^b	29.68±7.26 ^a	24.14±4.93 ^b	20.19±4.65 ^c
P/(mg/g)	3.56±1.24 ^a	2.68±0.78 ^b	3.28±0.79 ^{ab}	2.95±0.95 ^{ab}
C:N	15.48±4.75 ^b	13.70±3.09 ^b	16.39±3.38 ^{ab}	19.31±4.11 ^a
C:P	114.13±45.14 ^b	153.56±39.20 ^a	122.25±29.68 ^b	138.02±41.30 ^{ab}
N:P	7.38±1.99 ^b	11.46±2.76 ^a	7.49±1.18 ^b	7.06±0.93 ^b

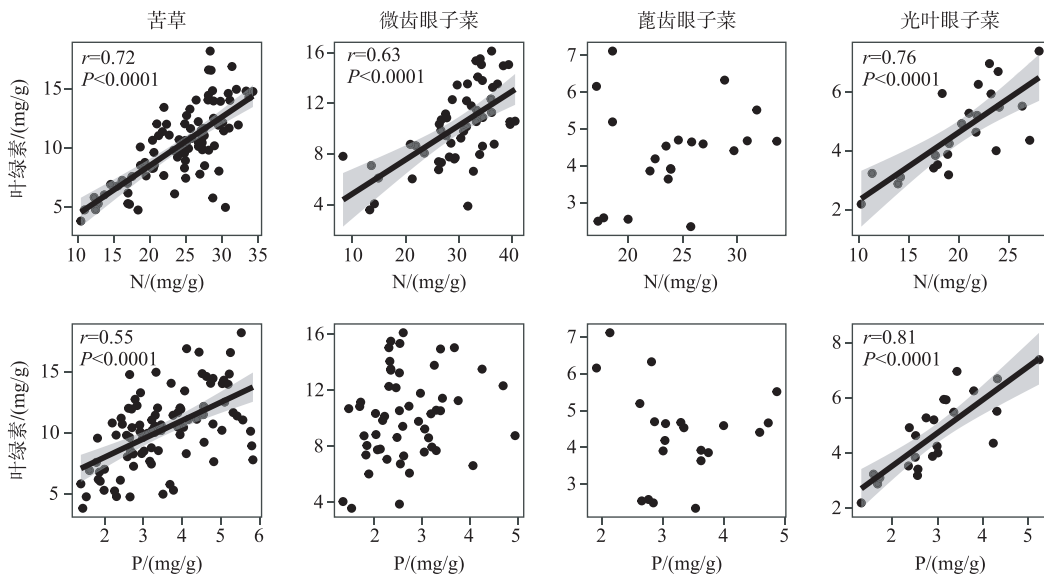


图 1 4 种沉水植物叶片 N、P 含量与叶绿素含量的关系

Fig.1 The relationship between leaf N, P and leaf chlorophyll of the four submerged macrophytes

2.3 4 种沉水植物叶片性状与水深的关系

从表 2 可以看出,苦草和微齿眼子菜叶片叶绿素含量随水深的增加而显著升高,而菹齿眼子菜和光眼眼子菜叶片叶绿素含量与水深没有显著相关性.苦草叶片叶绿素 a/b 比值随水深的增加而显著降低,而微齿眼子菜、菹齿眼子菜叶片叶绿素 a/b 比值随水深增加而显著升高.苦草叶片类胡萝卜素/叶绿素比值随着水深的增加而显著降低.苦草叶片 C 含量随水深增加而显著降低,而光眼眼子菜叶片 C 含量则随水深增加而显著升高.菹齿眼子菜 P 含量则随水深增加而显著降低.苦草叶片的 C:N、C:P、N:P 都随水深的增加而显著减小,而菹齿眼子菜叶片的 C:N、C:P 则随水深的增加而显著增加.4 种植物中只有苦草叶片 N 和 P 含量随水深的增加而显著增加,所以只对苦草叶片 N 和 P 含量、叶绿素含量与水深的相互关系用结构方程模型做进一步分析(图 2).结果表明,苦草叶片 N 含量随水深增加而增加主要是由叶绿素(可能还包括与叶绿

素关联的与光合作用有关的含氮物质)随水深的变化而引起的;而水深对苦草叶片 P 含量的影响除水深对叶绿素的影响外,可能还有其他因子的作用.

表 2 水深与 4 种沉水植物叶片光合色素组成和叶片 C、N、P 含量及其比率关系的回归系数及决定系数

Tab.2 The regression coefficients and R^2 for relationship between water depth and the leaf photosynthetic pigment composition, leaf C, N, P contents and their mass ration of the four submerged macrophytes

指标	苦草($n=94$)		微齿眼子菜($n=53$)		菹齿眼子菜($n=21$)		光眼眼子菜($n=24$)	
	b	R^2	b	R^2	b	R^2	b	R^2
叶绿素/(mg/g)	1.22 ***	0.12	1.02 **	0.14	0.15	0.02	0.31	0.01
叶绿素 a/b 比值	-0.07 ***	0.11	0.05 ***	0.18	0.12 **	0.33	-0.06	0.01
类胡萝卜素/叶绿素	-0.01 ***	0.23	0.00	0.03	0.00	0.00	0.01	0.06
C/(mg/g)	-8.403 ***	0.19	0.81	0.00	0.88	0.01	38.65 *	0.14
N/(mg/g)	1.47 *	0.06	0.65	0.01	-1.69	0.10	-0.61	0.00
P/(mg/g)	0.69 ***	0.30	-0.05	0.01	-0.37 *	0.23	-0.13	0.00
C:N	-1.83 ***	0.12	-0.16	0.00	1.51 *	0.20	2.66	0.05
C:P	-31.30 ***	0.40	0.09	0.00	15.21 **	0.28	26.15	0.05
N:P	-1.17 ***	0.28	0.27	0.01	0.31	0.04	0.27	0.01

* 代表 $P<0.05$, ** 代表 $P<0.01$; n 代表样本数, b 代表回归系数, R^2 代表决定系数.

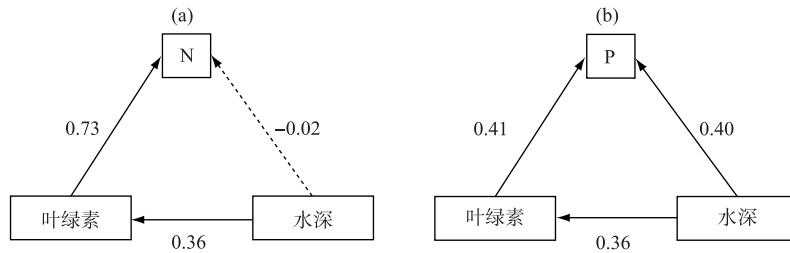


图 2 水深、苦草叶片叶绿素含量与苦草叶片 N、P 含量的关系
(图中数字为标准化路径系数,实线表示两个变量关系显著($P<0.05$))

Fig.2 Path diagrams showing the relationships between water depth, chlorophyll content and N & P contents of *Vallisneria natans* leaf (Solid paths are statistically different at $P<0.05$)

3 讨论

水深对沉水植物生长、繁殖和生理生化特征都有显著影响,包括植物叶片光合色素组成和 C、N、P 的化学计量特征. 本研究发现:(1)水深对 4 种沉水植物叶片光合色素组成和 C、N、P 化学计量特征影响的程度和方向具有物种差异性;(2)苦草、微齿眼子菜和光眼眼子菜叶片 N 含量,苦草和光眼眼子菜叶片 P 含量都与叶片叶绿素含量呈显著正相关;(3)苦草叶片 N 含量随水深增加而增加,可能是为应对深水弱光环境,增加光合作用相关物质引起的,而 P 含量随水深的增加还受其他因素的影响.

本研究中,水深对微齿眼子菜和光眼眼子菜叶片的 C、N、P 化学计量特征没有显著性影响,虽然对苦草和菹齿眼子菜叶片的 C、N、P 化学计量特征有影响,但回归方程的决定系数都较低,表明水深对这些指标的影响较弱. Li 等^[15]的原位实验表明,物种间的化学计量学特征对水深变化的响应不同,并且叶片 C、N、P 化学计量特征在水深梯度上比较稳定,本研究结果与其一致. 对陆生植物的研究表明,随着光照强度减弱,大多数植物叶片类胡萝卜素/叶绿素的比值和叶绿素 a/b 比值降低^[6]. 本研究发现,4 种植物中只有苦草的类胡萝卜素/叶绿素比值和叶绿素 a/b 比值随水深增加而降低,与陆生植物表现出相同的趋势;而微齿眼子菜和菹齿眼子菜叶绿素 a/b 比值随水深增加呈增大的趋势,类胡萝卜素/叶绿素比值随水深变化没有明显趋

势. 这可能是因为冠层型沉水植物对弱光的响应, 主要依赖于形态可塑性(如伸长茎使叶片分布到水体上层从而逃避弱光胁迫), 而较少依赖于生理调整. 3种冠层型沉水植物的叶绿素 a/b 比值近似于陆生阴生的植物平均值 2.3/1, 显示它们对弱光的生理适应类似于陆生阴生植物^[6]. 苦草的类胡萝卜素/叶绿素比值和叶绿素 a/b 的比值比 3种冠层型沉水植物的更低, 这可能是莲座型沉水植物对弱光的一种适应方式, 因为在相同水深条件下, 相对于冠层型沉水植物, 莲座型沉水植物叶片表面能够接收到的光更少, 需要更高的类胡萝卜素和叶绿素 b 比例来捕获光. Chen 等^[16]的研究表明, 苦草甚至比微齿眼子菜更能耐受低光环境. 但是莲座型沉水植物的类胡萝卜素/叶绿素比值和叶绿素 a/b 比值是否普遍低于冠层型沉水植物, 还需要更多的数据来验证.

本研究发现苦草、微齿眼子菜和光叶眼子菜叶片 N 含量, 苦草和光叶眼子菜叶片 P 含量都与叶绿素含量呈显著正相关, 只有篦齿眼子菜叶片 N、P 含量与叶绿素含量无显著相关性. 因此, 总体而言, 沉水植物叶片 N、P 的变化与植物的光合作用过程是密切相关的. 沉水植物叶片叶绿素含量作为沉水植物光合能力的一个重要表征, 它的增加也可能意味着与光合作用相关的其他含 N、P 物质的相应增加. 通过结构方程模型分析发现, 苦草叶片 N、P 含量随水深与叶绿素含量紧密关联, 这可能表明随着水深增加与光合作用相关的含 N、P 的物质(包括但不限于叶绿素)增加. 这与一些关于光照强度对沉水植物叶片 N、P 含量影响的研究结果类似, 如 Li 等^[17]的研究发现, 遮光处理下, 苦草叶片 N 含量显著高于未遮光处理; 黎慧娟等^[9]的研究也表明, 苦草叶片 N、P 含量随光照的减弱而增加. 但是值得注意的是, 根据结构方程模型的结果, 苦草叶片 P 含量随水深的增加除了应对低光胁迫外, 还可能受其他因素的影响, 如李威等^[5]认为, 苦草深水区 N、P 含量升高是由于相对于浅水区, 深水区 CO₂ 浓度更低.

由于水面对光的反射, 以及光在水中呈指数衰减, 使得光照强度随水深的增加大幅下降. 沉水植物为了应对水下弱光环境, 采取了多种适应策略, 如冠层型植物通过伸长茎使叶片分布于水体上层, 而一些莲座型沉水植物在弱光环境中会增加生物量对叶片的分配比例和叶绿素含量, 以增强其光合能力^[18-21]. 本研究中, 苦草和微齿眼子菜可能也将增加光合作用相关物质的含量作为应对弱光胁迫的方式之一, 而篦齿眼子菜和光叶眼子菜叶片叶绿素含量则没有随水深增加而增加, 这可能是因为这两种冠层型沉水植物在洱海主要分布在相对较浅的水域(光叶眼子菜主要分布在 2.5 m 水深以内, 篦齿眼子菜主要分布在 3 m 水深以内, 更深的水域只有零星分布), 它们能够通过茎伸长而将叶片分布到水体上层或表面^[18], 从而使叶片获得足够的光照. 而苦草是典型的莲座型沉水植物, 不能像冠层型植物有效地将叶片分布在水柱上层, 所以可能更加依赖于生理调整(如增加叶绿素含量)来应对弱光胁迫^[16]. 尽管我们的研究表明, 苦草叶片 N、P 与叶绿素含量在水深梯度上的变化具有一定的一致性, 但是仍无法完全排除光照以外其他与水深密切相关的环境因子的影响^[5]. 光照、CO₂ 浓度等环境因子对沉水植物光合色素组成及 C、N、P 化学计量特征在水深梯度上变异的贡献需要进一步的研究.

4 参考文献

- [1] Endara MJ, Coley PD. The resource availability hypothesis revisited: a meta-analysis. *Functional Ecology*. 2011, **25**(2): 389-398. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2010.01803.x.
- [2] Liu WL, Hu WP, Zhai SJ *et al.* Effect of water depth gradient on the growth and nutrient removal ability of *Potamogeton malaiianus* Miq. in Taihu Lake. *Journal of Nanjing Forestry University: Natural Sciences Edition*, 2008, **32**(4): 11-16. [刘伟龙, 胡维平, 翟水晶等. 水深对马来眼子菜生长及氮磷去除效果的影响. 南京林业大学学报: 自然科学版. 2008, **32**(4): 11-16.]
- [3] Zhu GR, Li W, Zhang M *et al.* Adaptation of submerged macrophytes to both water depth and flood intensity as revealed by their mechanical resistance. *Hydrobiologia*, 2012, **696**(1): 77-93. DOI: 10.1016/j.aquabot.2005.01.005.
- [4] Fu H, Yuan GX, Cao T *et al.* Clonal growth and foraging behavior of a submerged macrophyte *Vallisneria natans* in response to water depth gradient. *J Lake Sci*, 2012, **24**(5): 705-711. DOI: 10.18307/2012.0510. [符辉, 袁桂香, 曹特等. 水深梯度对苦草 (*Vallisneria natans*) 克隆生长与觅食行为的影响. 湖泊科学, 2012, **24**(5): 705-711.]
- [5] Li W, He L, Zhu TS *et al.* Distribution and leaf C, N, P stoichiometry of *Vallisneria natans* in response to various water depths in a large mesotrophic lake, Lake Erhai, China. *J Lake Sci*, 2014, **26**(4): 585-592. DOI: 10.18307/2014.0413.

- [李威, 何亮, 朱天顺等. 洱海苦草 (*Vallisneria natans*) 水深分布和叶片 C, N, P 化学计量学对不同水深的响应. 湖泊科学, 2014, **26**(4): 585-592.]
- [6] Sun XL, Xu YF, Ma LY *et al.* A review of acclimation of photosynthetic pigment composition in plant leaves to shade environment. *Chinese Journal of Plant Ecology*, 2010, **34**(8): 989-999. [孙小玲, 许岳飞, 马鲁沂等. 植株叶片的光合色素构成对遮阴的响应. 植物生态学报, 2010, **34**(8): 989-999.]
- [7] Reich PB, Oleksyn J, Wright IJ. Leaf phosphorus influences the photosynthesis-nitrogen relation: a cross-biome analysis of 314 species. *Oecologia*, 2009, **160**(2): 207-212. DOI: 10.1007/s00442-009-1291-3.
- [8] Nielsen SL, Sand-Jensen K. Regulation of photosynthetic rates of submerged rooted macrophytes. *Oecologia*, 1989, **81**(3): 364-368. DOI: 10.1007/BF00377085.
- [9] Li HJ, Ni LY, Cao T *et al.* Responses of *Vallisneria natans* to reduced light availability and nutrient enrichment. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2008, **32**(2): 225-230. [黎慧娟, 倪乐意, 曹特等. 弱光照和富营养对苦草生长的影响. 水生生物学报, 2008, **32**(2): 225-230.]
- [10] Cronin G, Lodge DM. Effects of light and nutrient availability on the growth, allocation, carbon/nitrogen balance, phenolic chemistry, and resistance to herbivory of two freshwater macrophytes. *Oecologia*, 2003, **137**(1): 32-41. DOI: 10.1007/s00442-003-1315-3.
- [11] Fu H, Yuan GX, Cao T *et al.* Succession of submerged macrophyte communities in relation to environmental change in Lake Erhai over the past 50 years. *J Lake Sci*, 2013, **25**(6): 854-861. DOI: 10.18307/2013.0609. [符辉, 袁桂香, 曹特等. 洱海近 50 年来沉水植被演替及其主要驱动要素. 湖泊科学, 2013, **25**(6): 854-861.]
- [12] Li Y, Xie P, Zhao D *et al.* Eutrophication strengthens the response of zooplankton to temperature changes in a high-altitude lake. *Ecology and Evolution*, 2016, **6**(18): 6690-6701. DOI: 10.1002/ece3.2308.
- [13] Zhang QD. Methods to determine chlorophylls. *Chinese Bulletin of Botany*, 1985, **3**(5): 60-64. [张其德. 测定叶绿素的几种方法. 植物学报, 1985, **3**(5): 60-64.]
- [14] R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2017. URL <https://www.R-project.org/>.
- [15] Li W, Cao T, Ni LY *et al.* Effects of water depth on carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometry of five submersed macrophytes in an *in situ* experiment. *Ecological Engineering*, 2013, **61**(12): 358-365. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2013.09.028.
- [16] Chen JF, Cao T, Zhang X *et al.* Differential photosynthetic and morphological adaptations to low light affect depth distribution of two submersed macrophytes in lakes. *Scientific Reports*, 2016, **6**(34028): 1-9. DOI: 10.1038/srep34028.
- [17] Li YK, Yu D, Xu XW *et al.* Light intensity increases the susceptibility of *Vallisneria natans* to snail herbivory. *Aquatic Botany*, 2005, **81**(3): 265-275. DOI: 10.1016/j.aquabot.2005.01.005.
- [18] Maberly S. Morphological and photosynthetic characteristics of *Potamogeton obtusifolius* from different depths. *Journal of Aquatic Plant Management*, 1993, **31**(1): 34-39.
- [19] Olesen B, Enriquez S, Duarte CM *et al.* Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 2002, **236**(4): 89-97. DOI: 10.3354/meps236089.
- [20] Fu H, Yuan GX, Cao T *et al.* An alternative mechanism for shade adaptation: implication of allometric responses of three submersed macrophytes to water depth. *Ecological Research*, 2012, **27**(6): 1087-1094. DOI: 10.1007/s11284-012-0991-z.
- [21] Chen ZY, Wang GX, Wu XD *et al.* Ecological adaptability of *Potamogeton crispus* under different water depths. *J Lake Sci*, 2011, **23**(6): 942-948. DOI:10.18307/2011.0617. [陈正勇, 王国祥, 吴晓东等. 不同水深条件下菹草 (*Potamogeton crispus*) 的适应对策. 湖泊科学, 2011, **23**(6): 942-948.]