

82-88

富营养化浅水湖泊沉水水生植被
的衰退与恢复

Q 178.513

邱东茹 吴振斌

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

摘要 对国外近年来有关富营养化浅水湖泊的退化与恢复方面的研究进展以及生物操纵作用作了述评, 对有关富营养化湖泊沉水植被衰退的有代表性的3种假说也作了介绍, 根据“八五”期间武汉东湖水生植被重建的研究工作和多年积累的湖泊水生植被调查资料, 提出了长江中下游浅湖富营养化过程中沉水植被演替的模式。

关键词 富营养化浅水湖泊, 沉水植物 生态恢复 生物操纵

水生植被

随着水体富营养化的加速, 水生植被特别是沉水植物的衰退和消失是世界范围内的普遍现象。湖泊生态系统结构和功能发生明显变化, 如藻类恶性增长, 水华频繁发生, 水生生物多样性下降, 水质降低, 达不到饮用水以至渔业水体标准, 对人类身体健康构成严重威胁, 也不利于湖泊正常功能的发挥。水生大型植物不但是水体生态系统的初级生产者之一, 对维持淡水生态系统的结构和功能也有至关重要的作用。本文初步总结了国外近年来有关富营养化浅水湖泊的退化与恢复方面的进展及几种假说, 并在“八五”期间研究工作和国内多年来积累的湖泊调查资料的基础上, 提出了长江中下游浅水湖泊富营养化过程中沉水大型植物群落演替的模式, 以期对湖泊富营养化的治理和湖泊管理提供参考。

1 富营养化浅水湖泊的特点

1.1 两种替代性稳定状态的理论

有些学者^[1,2]认为富营养化浅水湖泊中存在两种替代性稳定状态, 即水生植物占优势和浮游植物占优势的两种状态。两种状态各具有缓冲机制来保持稳定, 抵抗外部条件的变化。浅水湖泊具有这种特性对其管理具有重要意义。系统具有多个平衡态使得系统表现出滞后(hysteresis)和飞跃(sudden jump), 而不是对内部因子的变化平稳地作出响应。灾变理论(catastrophe theory)为描述这种行为提供了一个普遍的数学方法^[2]。

1.1.1 水生大型植物占优势状态的缓冲机制 水生大型植物占优势时水质清澈、生物多样性高, 沉水植物对淡水生态系统的生物和非生物过程都有重要作用, 水生植物在不同的营养级水平上存在维持自身优势状态的稳定机制和水体清洁; 水生植物有过量吸收营养的特性, 可降低

· 国家“八五”攻关项目(85-908-01-02-01)。

收稿日期: 1995-10-14; 收到修改稿日期: 1996-03-18。

作者简介: 邱东茹, 男, 1968年生, 助理研究员, 1992年毕业于华中师范大学生物系, 获硕士学位, 现主要从事湖泊生态与草-藻相生相克研究。

水体营养水平;创造遮阴和脱氧环境(不利于鱼类捕食),为植食性浮游动物提供逃避鱼类摄食的隐蔽所;减少因为风和摄食底栖生物鱼类所引起的沉积物再悬浮,降低浊度;水生大型植物对藻类的相生相克作用等;沉水植物可脱掉附生植物过多的叶片。此外,沉水大型植物与螺类之间存在一种互惠关系,前者可为螺类提供附着基质和产卵场所,并有利于逃避捕食,后者为前者清除植物体表面覆盖的附生生物。水生植物也可为许多粘性卵鱼类提供产卵场所。众所周知,生态系统的多样性有助于提高其系统稳定性。

1.1.2 浮游植物占优势状态的缓冲机制 浮游植物占优势时水质混浊、生物多样性降低。浮游植物在北温带湖泊2月份即开始生长,而一年生的沉水植物种子和营养繁殖器官的萌发在4—5月份,萌发后受到遮阴作用。单细胞或群体型的微藻较大型植物更易获得营养和碳源(特别是pH值较高时),这些因素直接对沉水植物的生长造成不利影响。在营养水平较高时,产生表面积/体积比低的浮游动物不能摄食的大型藻类(如大型蓝绿藻);水体混浊不利于靠视觉定位的凶猛性鱼类捕食,从而减轻了对摄食浮游动物(planktivorous)和底栖生物(benthivorous)鱼类的捕食压力,而对滤食性的鲤科鱼类影响不大,因此滤食效率较高的大型浮游动物(如枝角类)的种群减小,减少对藻类的滤食。沉水大型植物消失后,为大型浮游动物、螺类和鱼类等提供附着基质、隐蔽所和产卵场所的功能随之消失,生物多样性降低。

1.2 生物操纵的作用

生物操纵(Biomanipulation)、食物网操纵(Food-web manipulation)、营养级联反应(Trophic cascading interactions)和下行影响(Top-down forces)等概念大同小异^[3-6],即主要是利用滤食效率较高的大型浮游动物(如枝角类)的滤食来控制藻类,减轻富营养化的影响。大型枝角类食性较广,可以减少藻类数量,提高水体透明度。减少以浮游动物为食的鱼类和以底栖动物为食的鱼类是生物操纵的主要方向,可在不同营养级上进行操作,如促进或重新引进凶猛性鱼类(或称鱼食性鱼类Piscivores),用药杀或捕杀以浮游动物为食的鱼类等途径。

在水体营养水平削减到允许水生植物占优势的清澈状态存在时,生物操纵作为一种附加的措施,可能在从浮游植物占优势向水生植物占优势的状态转变,在湖泊的恢复中具有重要作用^[1]。对以武汉东湖为代表的长江中下游浅水湖泊而言,亚热带水体枝角类的生活史与欧洲、北美的温带湖泊不一样,在夏初秋末大型枝角类种群存在季节交替。加之大量的滤食性鱼类(鲢和鳙)的人工放养和凶猛性鱼类的人工控制等渔业措施,水体营养水平高,生物操纵的作用还有待进一步的研究。

2 关于富营养化浅水湖泊沉水水生植被衰退的几种假说

随着水体富营养化的加速,水生植被特别是沉水植物的衰退和消失是世界范围内的普遍现象。为解释这种现象,提出了许多假说。

2.1 上行控制观点

光通常是控制沉水植物分布式样、生物量和生产力最为重要的非生物因子,有两种原因用来解释加速湖泊富营养化进程中沉水植物的衰退和消失,即由浮游植物和附生藻类遮光所致。由浮游植物遮光导致沉水植物的衰退是较为普遍的看法。此外,还认为随着浮游植物的生产力提高,pH值上升,CO₂的可利用性下降;还导致表层高度还原性的沉积物不稳定。除了遮光作用,附生藻类可在大型植物表面形成一个高O₂、高pH、低CO₂的环境,不利于沉水植物的光

合作用^[7].

在营养负荷较低或中等的水体中,大型植物可通过根系吸收利用沉积物中的营养,在与浮游植物的竞争中必然占优势.作者在武汉东湖所作的围隔试验中,也发现丝状藻类对沉水植物的负作用很显著,特别是在水温不高的冬春季节.水生大型植物特别是沉水植物与藻类之间的相生相克作用研究较少,分离鉴定出相生相克物质的更少.至于草藻相生相克作用在水生态系统种间相互关系和群落演替中的作用还不明了.从作者所做的初步实验和文献看,沉水植物的这种作用即使存在,也不会太强烈.

2.2 下行控制观点

2.2.1 大型浮游动物作用 浅水湖泊沿岸带和集水区面积较大,流域内人口较多,污染严重;农业耕作强度高,湖泊磷营养内负荷起重要作用.富营养化表现为湖泊从水生大型植物占优势的状态向浮游植物占优势的状态转变.

Moss 等通过在 Norfolk Broads 的一系列工作认为,造成这种转变的原因可能是五、六十年代大量有机氯杀虫剂的使用.由于枝角类对有机氯化物的毒性非常敏感,摄食藻类枝角类的中毒死亡,藻类利用不断增多的营养得以迅速增长^[8-11].

这种富营养化浅水湖泊的恢复特别困难,外源营养负荷的削减是必需的,但即使营养负荷削减到原有水平(通常是不可能),仅采取这种措施不足以引起从浮游植物占优势的状态转回到大型水生植物占优势的状态.对深水湖泊,生物操纵可能有效但并非必不可少,而对浅湖恢复则是必不可少的^[12].

2.1.2 鱼类的作用 Bronmark 和 Weisner 认为虽然浅水湖泊富营养化过程中沉水大型植物的消失的首要原因是浮游植物和(或者)附生植物生物量增加引起的遮光作用,但引起从水生植物占优势向浮游植物占优势的状态转变的最终原因是鱼类群落结构的变化.灾难性的干扰事件(如冬季鱼类冻死)有选择性地作用于凶猛鱼类,通过食物链级联反应,最终通过附生植物的遮光而减少大型植物的生长,并且这种作用为浮游植物的作用所加强^[13].

这也是一种强调下行作用的假说,原因是水生生态系统中食物链顶端的凶猛鱼类的死亡或减少,导致大型无脊椎动物和浮游动物种群对藻类的摄食压力减少.它实际与前面提到的强调大型枝角类作用的机制有很多的共同点,即如果大型无脊椎动物和浮游动物种群没有受到影响,也足以控制浮游植物或附生植物的增长.

3 长江中下游浅水湖泊富营养化过程中沉水植被的演替模式和作用机制

在湖泊富营养化过程中,水生植物群落本身也发生演替,以适应不同的营养水平和水环境条件.植物(包括水生植物)的生活史对策的研究有两种比较有代表性的假说,即 MacArthur 和 Wilson 提出的 $r-k$ 对策(或称 $r-k$ 选择)和 Grime 提出的胁迫耐受性-竞争-杂草性生活史对策系统.这两种系统对于解释和探讨湖泊水生植被的演替有一定的帮助,但并不能解决所有问题.

在已有的对长江中下游多个湖泊水生植被调查资料的基础上,特别是参照中国科学院水生生物研究所对江汉湖群湖泊(如武汉东湖、洪湖和保安湖)的长期研究结果和在“八五”期间所做的东湖水生植被重建的研究结果,结合湖泊特点,作者提出长江中下游浅水湖泊的富营养

化过程中沉水植被演替模式(图 1).

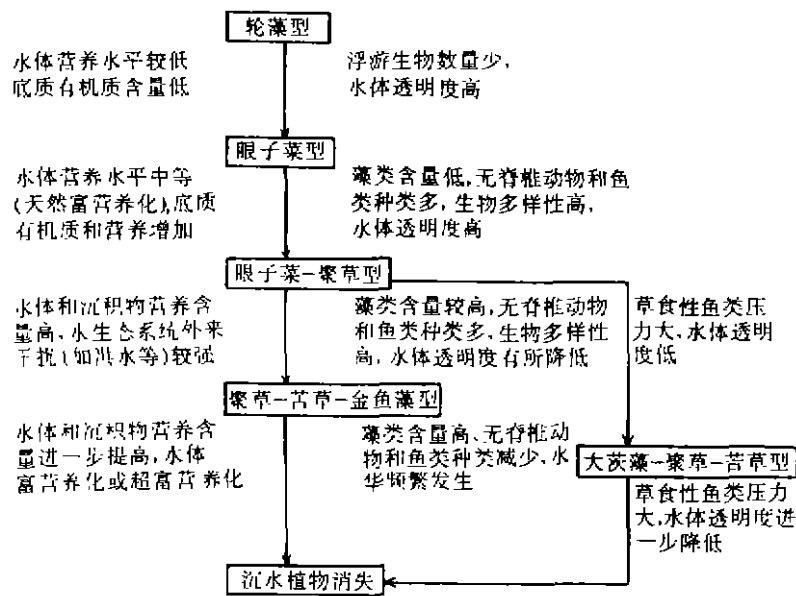


图 1 长江中下游浅湖富营养化过程中沉水植被演替模式

Fig. 1 A succession model of submerged macrophyte communities in the process of eutrophication of shallow lakes in the middle and lower reaches of the Changjiang River

3.1 轮藻型阶段(Charid phase)

在湖泊的早期阶段, 水体营养水平和底质有机质含量均较低, 最早定居的是一些胁迫耐受型的种类, 主要有轮藻型(Charids), 如轮藻科植物(Characeae), 此外还有水韭型(Isoetids)植物, 如水韭 *Isoetes*. 与多数湖泊一样, 长江中下游浅水湖泊处于较早期的浅湖水生植物占优势的也是轮藻, 如江苏溧湖, 80 年代中期以前, 水生植物生物量以轮藻占优势, 由于渔业开发, 饵料携带大量营养进入水体, 轮藻的优势很快为黄丝草所取代^[1].

从作者在东湖的调查看, 如后湖轮藻多分布在底质较硬、风浪较大的地方, 印证了它是一类胁迫耐受型的植物的观点. 长江中下游地区的浅水湖泊大都是富营养型的, 因此, 处于轮藻型阶段的湖泊很少.

3.2 眼子菜型阶段(Potamogetid phase)

长江中下游许多湖泊是与长江及其支流相通的, 水位涨落剧烈, 湖泊沉水水生植被多以马来眼子菜 *Potamogeton malayanus*、菹草 *P. crispus* 和黄丝草等眼子菜属植物为优势种类. 由于水质较好, 黑藻和苦草的生物量和分布面积也较大, 黑藻和苦草繁殖力强, 生产率高, 在水质条件好时也可大量发展. 马来眼子菜多分布在砂质和粘质底质处, 而黄丝草则分布于环境稳定和有机质较多的淤泥处. 许多通江湖泊如梁子湖^[15]、鄱阳湖^[16]和 50—60 年代的洪湖^[17]均是如此.

1. 周 刚. 洪湖水生维管束植物生物量变动规律合理利用研究

3.2.1 小眼子菜型阶段 (Parvoptamid phase) 黄丝草是一种 k -选择型^[18,19]或竞争型的沉水植物,符合 den Hartog 所定义的小眼子菜型 (Parvopotamids) 的特点。黄丝草在外来胁迫小、水体较为稳定时,由于它可占据底层空间,夺取底部营养,在利用沉积物内所储藏的营养方面占优势,且由于其有性生殖不发达,生殖投入小,而营养繁殖和竞争能力强,在长江中下游浅水湖泊特别是江汉湖群众多湖泊中处于优势地位。如 60 年代以前的武汉东湖、目前的洪湖、西凉湖、牛山湖和汤逊湖等。在许多通江湖泊中,黄丝草可能不占优势,一旦因为调蓄等需要,人为采取建闸等水利措施,黄丝草必然逐步占据优势地位。如 50 年代末洪湖水生植被处于眼子菜型阶段,生物量较大的是马来眼子菜、黑藻、黄丝草和苦草,这可能因为通江湖泊水位涨落大,环境不稳定,不利于黄丝草生长。江湖阻隔后,黄丝草一跃成为洪湖优势种。如牛山湖是梁子湖水系的一个湖湾,1979 年建闸后,水位稳定,黄丝草是目前绝对优势种^[20]。黄丝草群落的盖度可达 100%,生物量高,我们将这个类型作为眼子菜型在稳定环境条件下的一个亚型,对长江中下游浅水湖泊而言,也可称为黄丝草型 (*Potamogeton mauckianus* type),是一种较为稳定的顶级群落。龙须眼子菜 *P. pectinatus* 和 *P. robbinsii* 等也属于小眼子菜型植物。

3.3 眼子菜-聚草型阶段 (*Potamogeton - Myriophyllum* phase)

随着水体营养水平的提高,沉积物中的有机质和营养物质含量上升,浮游植物增长,水体透明度下降,湖泊沉水水生植被的优势种类除了马来眼子菜、菹草和黄丝草等眼子菜属植物外,聚草也成为优势种,特别是污染较为严重的湖区尤为明显,称之为眼子菜-聚草型 (*Potamogeton - Myriophyllum* type),有时黑藻和苦草也较多。如长江下游的多数湖泊——太湖和洪泽湖等^[21,22]、保安湖^[19]、长湖^[23]、青菱湖^[24]和花马湖^[25]都处于这一阶段。

3.4 聚草-苦草-金鱼藻型阶段 (*Myriophyllum - Vallisneria - Ceratophyllum* phase)

水体富营养化程度进一步提高,沉积物中积累大量营养物质,浮游植物大量增生,水体透明度明显降低,只有高秆、形成水面植冠、光合作用集中在枝条上端的聚草型植物能“逃避”不利的光照条件,在沉水植物中占优势。比较耐污的苦草和金鱼藻也是优势植物,前者一方面光补偿点低,另外具有较大的种子库和根状茎,这是一种“逃避作用”。就生活史对策而言,为杂草型或 r -选择型;金鱼藻有抑制体表附生藻类的机制,也较耐污。放养草鱼可加速从眼子菜-聚草型向聚草-苦草-金鱼藻型的转变,如保安湖因大量放养草鱼后,黄丝草减少,聚草、苦草和金鱼藻等植物扩展^[19,26]、洪湖草鱼圈养迹地,黄丝草消失后,聚草很快迁入^[27]。

3.5 大茨藻-聚草-苦草型阶段 (*Najas marina - Myriophyllum - Vallisneria* phase)

东湖是渔业操作强度很高的湖泊,多年来一直大量放养草食性鱼类,故沉水植被演替出现了与其它湖泊不同的特点,即黄丝草消失后,大茨藻占据了优势地位。作者认为这是一种人为干预下的偏途演替。大茨藻是一劣质低产的水草^[28,29],den Hartog 将茨藻属也定义为小眼子菜型,故也可将这一类型归之于眼子菜-聚草型,因它是武汉东湖出现的特殊现象,没有代表性。在东湖污染较轻的几个湖区还残存有马来眼子菜、黑藻等沉水植物。作者将大茨藻归为 r -选择型^[18],因为它以种子繁殖为主,断枝无性生殖能力也很强。如果按 Grime 的系统,大茨藻是胁迫耐受型的沉水植物,如 60 年代在东湖多分布在底质较硬的湖心处,生产力也不高。

当水体营养水平高,透明度低,加之水华大量发生、草食性鱼类摄食等因素的作用下,沉水植物消失,湖泊进入浮游植物占优势的状态,我国称之为藻型湖泊,湖水混浊,生物多样性降低,湖泊的利用价值、美学价值和野生生物保护价值也随之下降。应当指出的是,并不是每一个

湖泊都按这一模式顺序发展的,它只大致代表沉水植被对水体营养条件和环境变化作出的响应.英国 Norfolk Broads 浅湖湖群和波兰 Mikolajskie 湖在加速富营养化过程,水生植被也出现了与此相似的演替现象.

综合以上分析,重建以沉水植物为主的水生植被对以东湖为代表的长江中下游富营养化浅水湖泊的恢复至关重要,但决非一蹴而就.湖泊恢复必须将工程措施和生态调控措施结合起来,外源和内源污染负荷的削减是有效的生态调控措施的前提,对一个复杂的生态系统而言,任何单一的措施(如生物操纵)都不可能成为万灵药.在重建水生植被的早期,也必须根据湖泊水生植被自身的演替规律和水生植物的生理生态特征,选择耐污性强的 r -选择型植物作为先锋种类,然后逐步对水生植被的结构加以优化.

致谢 本文承夏宜璋研究员审阅,特此致谢!

参 考 文 献

- 1 Moss B. Engineering and biological approaches to the restoration for eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia*, 1990, **200/201**:367-377
- 2 Scheffer M. Multificity of stable states in freshwater systems. *Hydrobiologia*, 1990, **200/201**:475-486
- 3 Shapiro J & Wright D I. Lake restoration by biomanipulations. Round Lake, Minnesota—the first two years. *Freshwater Biol.* 1984, **14**(4):371-383
- 4 McQueen D J. Manipulating lake community structure, where do we go from here? *Freshwater Biol.* 1990, **23**(3):613-620
- 5 Bendorf J. Food web manipulation without nutrient control; a useful strategy in lake restoration? *Schweiz Z Hydrobiol.* 1987, **49**(2):237-248
- 6 Meier M L, de Haan M W, Breukelaar A W, et al. Is reduction of the benthivorous fish an important cause of high transparency following biomanipulation in shallow lakes? *Hydrobiologia*. 1990, **200/201**:303-317
- 7 Phillips G L, Emunson D & Moss B. A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquat Bot.* 1978, **4**(1):103-126
- 8 Moss B, Balls H, Irvine K, et al. Restoration of two lowland lakes by isolation from nutrient-rich water sources with and without removal of sediment. *Journal of Applied Ecology*, 1986, **23**(3):391-414
- 9 Balls H R, Moss B & Irvine K. The loss of submerged plants with eutrophication. I: experimental design, water chemistry, aquatic plant and phytoplankton biomass in experiments carried out in ponds in the Norfolk Broadland. *Freshwater Biology*. 1989, **22**(1):71-87
- 10 Irvine K, Moss B, and Balls H. The loss of submerged plants with eutrophication. II: relationships between fish and zooplankton in a set of experimental ponds, and conclusions. *Freshwater Biology*. 1989, **22**(1):89-107
- 11 Stansfield J, Moss B & Irvine K. The loss of submerged plants with eutrophication. III: potential role of organochlorine pesticides: a palaeoecological study. *Freshwater Biology*. 1989, **22**(1):109-132
- 12 Bronmark C & Weisner S E B. Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes; an alternative mechanism. *Hydrobiologia*, 1992, **243/244**:293-301
- 13 Reynolds C S. The ecological basis for the successful biomanipulation of aquatic communities. *Arch Hydrobiol.* 1991, **130**(1):1-33
- 14 Timms R M & Moss B. Prevention of growth of potentially dense phytoplankton populations by zooplankton grazing in the presence of zooplanktivorous fish in a shallow wetland ecosystem. *Limnol Oceanogr.* 1984, **29**(3):472-486
- 15 王卫民等. 梁子湖水生植被. 华中农业大学学报, 1994, **13**(3):281-290
- 16 官少飞等. 鄱阳湖水生植被. 水生生物学报, 1987, **11**(1):9-21

- 17 陈洪达. 洪湖水生植被. 水生生物学集刊, 1963, 3: 69—81
- 18 邱东茹, 吴振斌等. 东湖水生植物生态学研究 I: 水生植被现状和演替动态. 水生生物学报, 1995, 19(增刊): 103—114
- 19 苏泽古等. 保安湖水生维管束植物研究. 见: 胡传林, 黄祥飞主编. 保安湖渔业生态和渔业开发研究文集. 北京: 科学出版社, 1991. 31—48
- 20 刘文郁等. 武汉市牛山湖水生植物的分布、生物量及其合理利用研究. 见: 中国科学院武汉分院编. 长江流域资源、生态、环境与经济开发研究论文集. 北京: 科学出版社, 1988. 83—87
- 21 刘昉勋, 唐述虞. 洪泽湖综合开发中水生植被的利用及其生态学任务. 生态学杂志, 1986, 5(5): 47—50
- 22 曹莘禾. 水生维管束植物在太湖生态系统中的作用. 生态学杂志, 1987, 6(1): 37—39
- 23 冯 灿等. 长湖水生维管束植物群落研究. 武汉植物学研究, 1989, 7(2): 123—130
- 24 周 洁等. 青菱湖的水生生物和鱼类增殖措施的研究. 海洋与湖沼, 1987, 18(5): 442—449
- 25 冯 灿等. 鄂东花马湖水生高等植物研究. 武汉植物学研究, 1989, 10(1): 43—53
- 26 梁彦龄, 刘伙泉主编. 草型湖泊资源、环境与渔业生态学管理. 北京: 科学出版社, 1995
- 27 陈宜瑜, 曹文宣主编. 洪湖水体生物生产力综合开发及湖泊生态环境优化研究. 北京: 海洋出版社, 1991
- 28 陈洪达. 武汉东湖大茨藻群落的研究. 水生生物学集刊, 1981, 8(3): 331—340
- 29 陈洪达. 11 种沉水植物的生产力. 海洋与湖沼, 1988, 19(6): 525—531
- 30 刘建康主编. 东湖生态学研究(1). 北京: 科学出版社, 1991
- 31 陈洪达. 武汉东湖水生维管束植物群落的结构与动态. 海洋与湖沼, 1980, 11(3): 275—284
- 32 陈洪达, 何楚华. 武昌东湖水生维管束植物的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—420

ON THE DECLINE AND RESTORATION OF SUBMERGED VEGETATION IN EUTROPHIC SHALLOW LAKES

Qiu Dongru Wu Zhenbin

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

Abstract

Both the advance in the study of the degradation and restoration of eutrophic shallow lakes and the role of biomanipulation in the recovery of damaged lake ecosystems have been reviewed in the present paper. Three models have also been introduced on the decline of submerged macrophytes to interpret the succession of submerged macrophyte communities in the process of eutrophication of the shallow lakes in the middle and lower reaches of the Changjiang River. Based on the well-documented references and the researches on the decline and restoration of aquatic vegetation conducted in Donghu Lake of Wuhan during the 8th Five Year Plan period (1991—1995), the authors put forward a model.

Key Words Eutrophic shallow lakes, submerged macrophytes, ecological restoration, biomanipulation, the middle and lower reaches of the Changjiang River