

模拟水位上升对黑藻生长的影响*

吴晓东¹, 王国祥^{1**}, 魏宏农¹, 李振国^{1,2}, 杭子清¹

(1: 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)

(2: 湖南科技大学建筑与城乡规划学院, 湘潭 411201)

摘要: 为研究不同水位上升速度对黑藻生长的影响, 本研究采用吊盆悬挂方式模拟不同水位上升速度, 将栽种黑藻的吊盆以不同的速度(10、30、50 和 70 cm/5 d)往下降, 分别记为 T1、T2、T3、T4 实验组. 实验共进行 80 d. 结果表明: 不同水位上升速度对黑藻株高影响极显著, 各组株高排序为 T3 组 > T2 组 > T1 组 > T4 组. T2、T3 组株高与稳定组差异不显著; T3 组株高生长速率达 3.7 cm/d; 而 T4 组在实验第 49 d 完全死亡. 水位上升对黑藻分枝数影响显著, 分枝数随水位上升速度增大呈递减趋势, 且明显少于稳定组. 不同水位上升组茎节数、叶片数和节间距均差异显著. 随着水位上升速度增加, 黑藻茎节数先增后减, 叶片数变少, 而节间距不断延长; 与稳定组相比, 茎节数和叶片数减少, 而节间距显著延长. 水位上升速率增加, 黑藻生物量呈递减趋势且差异极显著, 水位上升降低了黑藻生物量. 黑藻有较强的应对水位上升的能力, 其通过改变植株形态, 以最大限度地获取光照; 但在适应水位上升过程中消耗了一部分光合作用形成的物质, 从而使生物量下降. 黑藻对水位上升有一定的耐受范围. 当水位上升达到 70 cm/5 d 时, 黑藻因无法适应低光照胁迫而死亡.

关键词: 黑藻; 水位; 生长; 植株形态

Growth responses of *Hydrilla verticillata* to increasing water levels

WU Xiaodong¹, WANG Guoxiang¹, WEI Hongnong¹, LI Zhenguo^{1,2} & HANG Ziqing¹

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

(2: School of Architecture and Urban Planning, Hunan University of Science and Technology, Xiangtan 411201, P. R. China)

Abstract: Growth responses of *Hydrilla verticillata* to increasing water levels were examined in this experiment. The plants were cultured in pots, which were submersed in water and dropped downward the lake bottom at different speeds. The results show that different rising rates of water level had significant influence on the stem lengths, which were 50 cm/5 d > 30 cm/5 d > 10 cm/5 d > 70 cm/5 d. However, no obvious differences in the stem length were found between the groups of 10, 30 cm/5 d and control groups. At the group of 50 cm/5 d, the growth rate in stem length rose at 3.7 cm/d; however, the group of 70 cm/5 d died at the 49th day. Besides, the rising of water level also significantly affects the number of branches of *H. verticillata*. Comparing to the control groups, went up, the node number of *H. verticillata* declined with the rising water level rates. Obvious differences were found in the number of nodes, leaves and length between different water level rising rates groups. With the water level rising rate increased, the number of nodes followed the trend of increasing first and then declined; numbers of leaves became fewer and the node spacing extended. Compared with the control group, the numbers of nodes and leaves are less, and the node spacing enlarged. With increasing of the rising rates of water level, its biomass declined and the differences were extremely significant. These indicated that, to get as much sunlight as possible, *H. verticillata* changes the plant morphology and reduces the biomass to adapt to the rising water. However, owing to the inability to accommodate itself to the stresses caused by the lack of sunlight, it would die under the water rising to 70 cm/5 d.

Keywords: *Hydrilla verticillata*; water level; growth; plant morphology

* 国家自然科学基金项目(40873057)资助. 2011-05-11 收稿; 2011-07-19 收修改稿. 吴晓东, 男, 1985 年生, 硕士研究生; E-mail: wuxd03@163.com.

** 通信作者; E-mail: wangguoxiang@nynu.edu.cn.

水位波动是调控浅水湖泊中水生植物生长和分布的重要因素^[1-2]。水深是一个动态因子,随着时间和空间变化而变化。不仅季节性的最大水深影响水生植物,而且高水位的持续时间和水位上升速度同样对水生植物产生重要影响^[3-7]。水位波动情况下,植物通常会产生形态可塑性以及改变地下生物量和地上生物量的分配方式确保生存^[8]。由于洪水或人为调控,湖泊、水库中常出现周期性或永久性的高水位。因此,研究沉水植物在水位上升条件下的生存策略,对于更好地理解植被分布、组成及演替规律,维持水生生态系统稳定等方面有着重要的意义^[9]。

沉水植物对固定水深梯度的适应已有许多研究,不同水深下沉水植物的植株形态、生物量和叶绿素荧光等指标均发生改变^[10-14]。水位上升对沉水植物生长的影响也引起了一些学者的关注。1998年特大洪水过后,鄱阳湖竹叶眼子菜和苦草等沉水植物地上部分全部死亡,地下部分生物量和无性繁殖体的数量也大为减少^[15]。随着水位的上升,狐尾藻分配到根和茎的生物量减少,分配到叶的生物量增加,茎长随水深增加而增长;而微齿眼子菜将更多的生物量分配到茎,分配到根和叶的生物量减少,茎长呈先增加后降低的趋势^[16]。1995—2003年期间,美国 Okeechobee 湖水位变动对沉水植物影响明显,持续高水位导致沉水植物生物量降低,分布范围萎缩^[17-18]。总体而言,沉水植物对水位上升适应的形态学特征变化研究还不够深入,其对水位变化的耐受范围尚不清楚。因此,有必要进一步探讨沉水植物对不同水位上升速度的响应及其耐受。本实验选取长江中下游湖泊中常见沉水植物黑藻作为实验材料,研究不同水位上升速度对黑藻生长的影响,从而为沉水植物恢复及管理提供理论依据。

1 研究地区与研究方法

1.1 实验地点概况

实验地点位于南京市东郊的采月湖(图1),该湖水面积 21000 m²,平均水深 1.8 m,最大水深 6.5 m。

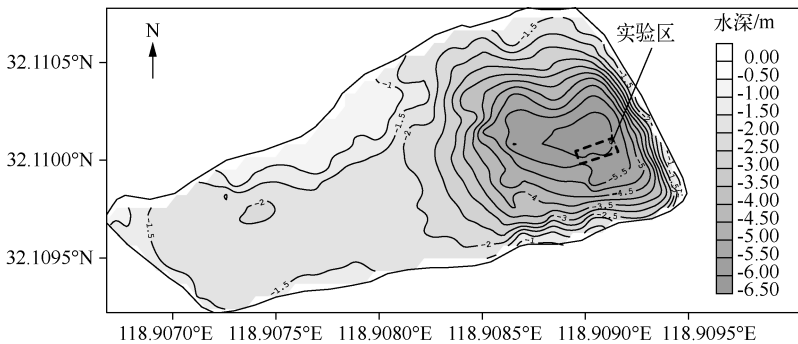


图1 实验区地理位置及水深示意图

Fig. 1 Schematic diagram of experimental area

1.2 实验设计

实验用黑藻(*Hydrilla verticillata*)采自南京市固城湖。选取健壮的黑藻顶枝(长 10 ± 1 cm),栽种于铺有约 15 cm 沉积物的花盆(直径 25 cm、深 25 cm)中,沉积物采用池塘底泥,总氮含量为 3.64 g/kg,总磷含量为 0.68 g/kg。每盆种植 10 株黑藻顶枝,放入水中预培养 4 d,水深控制在 40 cm。

实验区设置在采月湖深水区,用塑料水管做成漂浮框架,在框架上搭建不锈钢架,将吊盆用尼龙绳吊挂在不锈钢架上,通过调整悬挂高度模拟水位变化。为了防止鱼类的牧食,用网孔致密的渔网将实验区与周围水体隔开。将种有黑藻的吊盆从水下 0.5 m 开始分别以 10、30、50 和 70 cm/5 d 的速度下降,最终水位分别为水深 1.0、2.0、3.0、4.0 m(记为 T1、T2、T3、T4 组),另设 4 个稳定水位组 1.0、2.0、3.0、4.0 m(记为 D1、D2、D3、D4 组)作为对照。所有处理组均设 3 个重复。实验时间为 2010 年 7 月 18 日—10 月 5 日,实验持续 80 d(其中前 25 d 改变水位,后 55 d 观测水位上升后对黑藻生长的持续影响)。

1.3 黑藻形态指标和生物量测定

每周测量黑藻的株高、茎节数、叶片数、分枝数和节间距等生长指标,测定时将花盆轻轻提至水面. 每个水深梯度随机选取 9 株测量并取平均值,代表该水深梯度植株的株高、茎节数、叶片数、分枝数和节间距. 实验结束时,测定其生物量,轻轻拔出所有实验组的黑藻完整植株,用水冲洗掉底泥及表面附着物,统计剩余株数,放入烘箱内 105℃ 杀青后,80℃ 烘干 72 h,放入干燥器冷却后称重.

1.4 光照强度和透明度测定

水下光照强度采用上海嘉定学联仪表厂生产的 ZDS-10 型照度计测定. 分别选择晴、多云、阴雨三种不同天气条件下,测量正午时的表层、水下 0.5、1.0、1.5、2.0、2.5、3.0、3.5、4.0 m 光照强度,每种天气条件下测量三次,取平均值. 各水深正午的光照强度与水面光照强度(全日照)的比值即正午相对光照率. 利用塞式透明度盘测量实验区水体透明度.

1.5 数据处理

实验所得数据采用 SPSS 13.0 统计软件进行方差分析,各水深组之间采用单因素方差分析法, $P > 0.05$ 为差异不显著, $P < 0.05$ 为差异显著, $P < 0.01$ 为差异极显著.

2 结果与分析

2.1 水位上升对黑藻株高的影响

不同水位上升组黑藻株高差异极显著 ($P < 0.01$) (图 2). 黑藻对水位上升能作出较快的反应, T1、T2、T3 组最终存活. T4 组在经历 28 d 的快速生长期后,株高达到 73.1 cm,但随后出现生长停滞,叶片发黄. 实验第

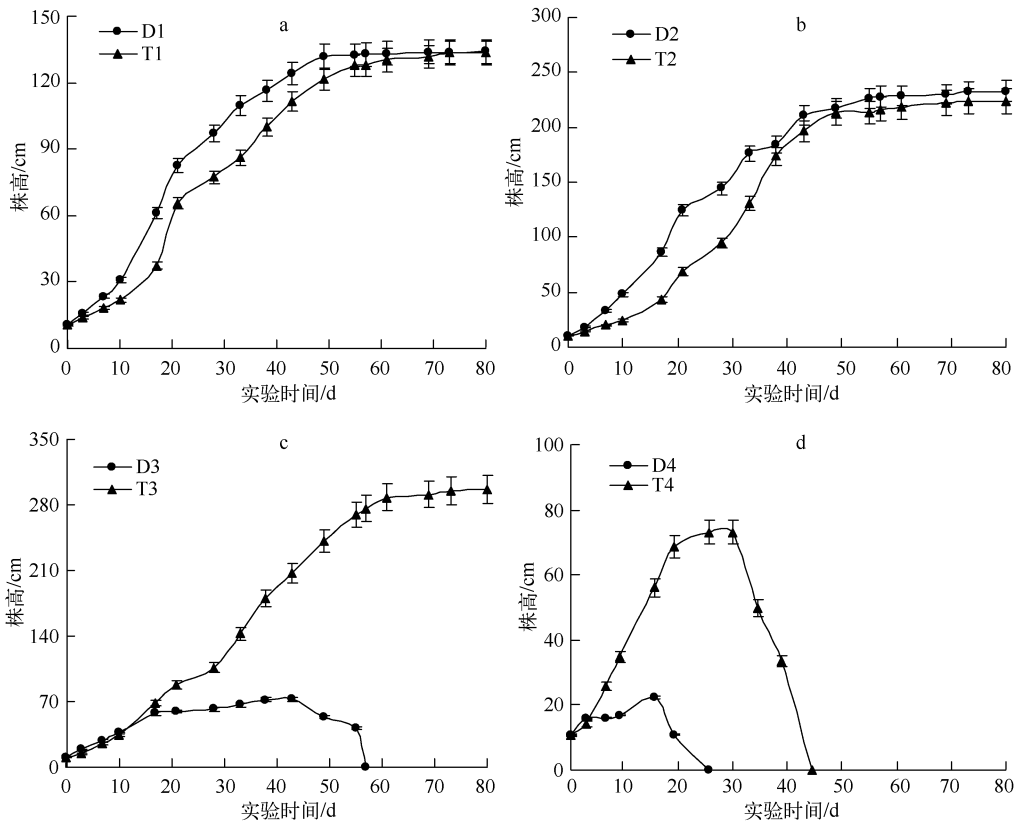


图 2 稳定组和上升组黑藻株高增长比较

Fig. 2 Comparison of stem length of *H. verticillata* between control groups and each increasing water level

33 d 开始出现断枝现象,株高迅速降低,于实验第 49 d 全部死亡.除 T4 组外,各处理组进入生长稳定期的时间出现差异.T1 组为实验第 55 d,T2 组为第 61 d,T3 组则在实验第 69 d 才进入生长稳定期.实验结束时,T1、T2、T3 组株高差异明显,分别为 133.6、224.0、296.5 cm.

通过比较稳定组和上升组可以发现(图 2),水位以 10 和 30 cm/5 d 速度上升时,稳定组 D1、D2 分别与上升组 T1、T2 黑藻株高差异不显著($P > 0.05$);水位以 50 cm/5 d 上升时,稳定组 D3 和上升组 T3 差异极显著($P < 0.01$);水位以 70 cm/5 d 上升时,稳定组 D4 和上升组 T4 差异显著($P < 0.05$).水位以 10 cm/5 d(图 2a)和 30 cm/5 d(图 2b)上升时,稳定组和上升组最终株高差异很小,分别仅差 0.6 和 0.9 cm.但是水位上升延缓了黑藻的生长期,T1 组比 D1 组推迟了 6 d,T2 组则比 D2 组推迟了 18 d.D3 组在生长第 43 d 后开始衰亡,于第 57 d 死亡,其最大株高仅 72.5 cm.T3 组则长势良好,进入成熟期时其株高达到 296.5 cm,生长速率达到 3.7 cm/d(图 2c).水深 D4 组和 T4 组均死亡(图 2d),但是两者株高和完全死亡时间差异很大.稳定组 D4 组最大株高仅 22.3 cm,而 T4 组则达到 73.1 cm.D4 组在实验第 28 d 死亡,而 T4 组在第 49 d 才死亡.综上,水位以 10、30 cm/5 d 上升时,黑藻株高未受到明显影响;水位以 50 cm/5 d 上升时,显著促进了黑藻株高的增长;但水位以 70 cm/5 d 上升时,黑藻最终因无法适应而死亡.

2.2 水位上升对黑藻分枝数的影响

水位上升对黑藻分枝数影响显著($P < 0.05$),但没改变其变化规律,即随水深增加分枝数呈递减趋势(图 3).水深稳定情况下,黑藻分枝数随水深增加而减少,D1 组为 7.9 条/株,D2 组减为 7.0 条/株,由于 D3、D4 组死亡故为 0.水位上升时,黑藻分枝数随水位上升速率增大也呈现减少的趋势.但是和稳定组比较,分枝数出现明显变化.上升组 T1、T2 分枝数分别为 5.8、3.3 条/株,与稳定组 D1、D2 比较,分别下降了 26.6% 和 52.9%.T3 组黑藻分枝数降为 2.3 条/株,而稳定组为 0. T4 组黑藻因死亡,其分枝数也变为 0.

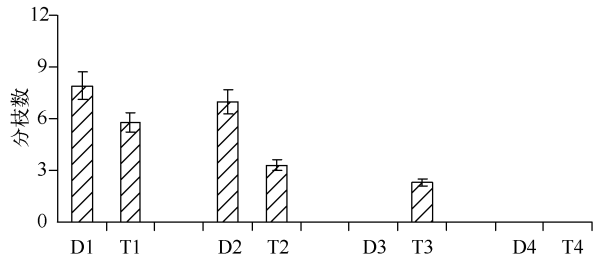


图 3 水位上升对黑藻分枝数的影响

Fig. 3 Response of branch numbers of *H. verticillata* to increasing water levels

2.3 水位上升对黑藻茎节数、叶片数和节间距的影响

不同水位上升组茎节数差异显著($P < 0.05$)(图 4a).上升组 T1、T2 与稳定组 D1、D2 比较,茎节数均减少了 10%,但是稳定组和上升组之间差异不显著($P > 0.05$).由于 D3 组死亡,茎节数为 0,而 T3 组茎节数达 76 个/株.T4 组与 D4 组茎节数均为 0.不同水位上升组叶片数差异显著($P < 0.05$)(图 4b).水位稳定情况下,黑藻叶片数随水深增加而减少,上升组叶片数的变化情况与稳定组一致.T1 组与 D1 组叶片数差异极显著($P < 0.01$),但 T2 组与 D2 组差异不显著($P > 0.05$).

水位上升对黑藻节间距影响明显(图 4c),T1 ~ T3 组黑藻节间距均在延长,各上升组节间距差异极显著($P < 0.01$).T1 组节间距为 1.80 cm,T2 组则达到 2.48 cm,T3 组迅速延长为 4.43 cm.水位上升组节间距均大于稳定组,T1 组比 D1 组增加 0.39 cm,T1 组比 D1 组增加 0.15 cm.

2.4 水位上升对黑藻生物量的影响

随着水位上升速度增加,黑藻生物量呈递减趋势(图 4d),不同水位上升组的生物量差异极显著($P < 0.01$).T2 组的生物量迅速下降为 T1 组的 63.9%,二者差异显著($P < 0.05$),但是 T2 组与 T3 组生物量相当,差异不显著($P > 0.05$).因 T4 组死亡,生物量为 0.除 T3、T4 组外,上升组生物量均低于稳定组.与 D1 组相比,T1 组生物量下降不明显,仅 4%,而 T2 组则大幅下降,仅为 D2 组的 66%.

3 讨论

3.1 水位上升对黑藻植株形态的影响

在湖泊等湿地生境中,水位变动是影响水生植被的一种重要扰动因子^[19].由于洪水或者人工调控,湖

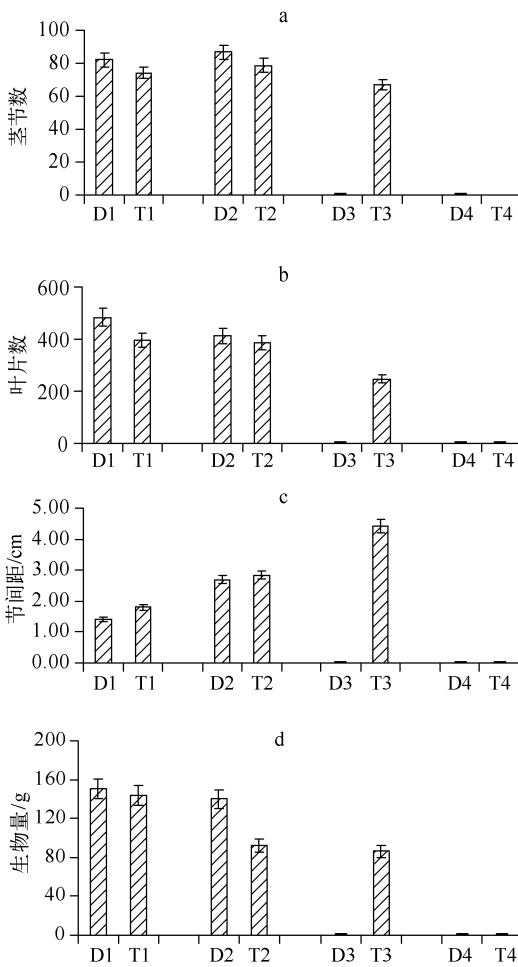


图4 水位上升对黑藻茎节数、叶片数、节间距和生物量的影响

Fig. 4 Response of nodes, leaves numbers, the nodes spacing and biomass of *H. verticillata* to increasing water levels

水植物就不能定居^[25]。因此,低光照严重制约了植株的恢复和生长,导致 T4 组最终死亡。可见,黑藻对水位上升的耐受能力有限,当水位上升速率超过 70 cm/5 d 时,黑藻的生长速率不足以抵消快速上升的水位,植物因无法适应低光照胁迫而死亡。

泊、水库等水位会迅速抬升。水位的上升削弱了水下光照强度。光合作用是沉水植物最重要的代谢活动,光照是其生长必须的环境因子及主要的限制因素^[20]。大型沉水植物对水下光照环境的变化具有很大的可塑性与适应性^[21]。水位上升时,一些沉水植物(如穗花狐尾藻和微齿眼子菜)可通过延长节间距,增加茎节数,快速增加植株高度,使叶片迅速伸展到水面之上,获得充足的光照条件^[9,16]。但是,沉水植物长时间处在低于其光合补偿点的弱光条件下将不能存活^[22]。实验区主要水环境指标见表 1,水体透明度在 0.9 ~ 1.3 m 之间波动。实验期间,典型天气情况下(晴、多云、阴和雨)水下光照强度见表 2。设定水面光照强度为全日照(即相对光照率为 100%),水深 0.5、1.0、1.5、2.0、2.5、3.0、3.5 和 4.0 m 正午相对光照率分别为 40.3%、17.0%、8.8%、4.6%、2.7%、1.7%、0.9% 和 0.4%。

本实验条件下,黑藻对水位上升能作出较快反应。黑藻快速增加株高,主要是为了获得足够的光资源^[23-24]。水位上升速度越快,水下光强下降越明显,黑藻为了摆脱低光逆境,株高增长就越快。所以,随着水位上升速度的增加,T1 ~ T3 组黑藻株高明显变长,T3 组最大株高达到 324.0 cm。T1、T2 组与 D1、D2 组最终株高差异不明显,是因为水深 2 m 内的光照适宜黑藻生长,未对黑藻生长造成抑制。但在水位突然上升的情况下,黑藻需要一个适应过程,故生长期出现延迟。水位上升达到 70 cm/5 d 时,T4 组出现生长停滞和断枝现象,这是由于沉水植物接受的光辐射远低于正常的光辐射或者低于光补偿点,不能进行有效的光合作用,导致代谢紊乱^[15]。实验第 28 d,该上升组水位升到 4 m,而黑藻株高仅 73.8 cm,其枝条顶端位于水下 326.2 cm 处,顶端接收到的正午相对光照率不足 1.7%,且植株大部分叶片可接受光均小于 1%。当水底光强不足入射光的 1% 时,沉

表 1 实验区水环境因子监测值

Tab. 1 Monitoring data of water environmental factors in experimental area

日期	水温/°C	pH	总氮/(mg/L)	氨氮/(mg/L)	总磷/(mg/L)
2010-07-21	26.7	8.0	0.651	0.172	0.063
2010-08-16	27.5	8.7	0.666	0.178	0.064
2010-09-23	23.2	7.8	0.648	0.169	0.045

表 2 实验区不同水深处正午光照强度($\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$)

Tab. 2 Light intensity at different water depths in experimental area at noon time

测量时间	水面	0.5 m	1.0 m	1.5 m	2.0 m	2.5 m	3.0 m	3.5 m	4.0 m
2010-07-24	2005	873	377	158	75	48	31	17	9
2010-08-15	1462	557	178	106	55	32	23	13	6
2010-09-04	149	58	27	15	10	6	4	2	1
2010-09-28	228	90	49	27	14	8	5	3	1

水位上升时,黑藻分枝数、茎节数、叶片数和节间距均出现变化,以摆脱不利环境.分枝数可以反应黑藻的生长能力和繁殖能力.与稳定组相比,在水位不断上升情况下,黑藻为了获取足够的光照,将光合作用合成的物质主要用于原有植株株高的增加^[26],导致分枝数减少. Cain^[27]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”在形态上做出“觅食反应(foraging response)”.黑藻通过增加节间的长度,从而较快适应水位上升.有研究认为,挺水植物通过增加节间的长度来适应洪水,其机理被认为是植物体内乙烯浓度的增加刺激了细胞的伸长和细胞分裂^[28-29],从而使植株变长.沉水植物可能也有类似的应对机制.上升组 T1、T2 与稳定组 D1、D2 茎节数差异不显著则是由于株高延长和节间距变化速率相当,因此茎节数并没有发生明显变化.叶片数减少是因为黑藻在适应水位上升时,不断长出新叶片,植株底部的叶片加速退化和脱落.

3.2 水位上升对黑藻生物量的影响

水深通过减小光照强度间接地影响沉水植物群落生物量^[30].水位波动情况下,加拿大圣劳伦斯河水生植被地上生物量随水深增加而减少^[31].随着水位上升速度增加,黑藻生物量呈下降趋势,这是由于在水深增加的过程中,黑藻将更多光合作用的产物用于植物株高的增加和节间距的延长,而分枝数明显减少,使得单株黑藻生物量降低. T3 组与 T2 组比较,尽管分枝数从 T2 组的 3.3 条/株减为 T3 组的 2.3 条/株,但 T3 组的株高达到 296.5 cm,比 T2 组高出 72.5 cm,两组的生物量差异大部分可以相互抵消,因此 T3 组生物量下降不明显. T1、T2 组生物量较 D1、D2 组均有所降低,可能是因为在水位上升过程中,植物需要不断地将资源进行调整和分配,以适应新的环境,在此过程中消耗了一部分物质.由于 T1 组水位从 0.5 m 上升为 1.0 m,水位上升不明显,资源调整时间短,消耗的物质少,生物量并没有明显下降;而 T2 组从 0.5 m 上升到 2.0 m,需消耗更多的物质,故生物量较 D2 组大幅下降.

4 结论

- 1) 黑藻对水位上升具有一定的耐受范围.水位以 10、30 cm/5 d 上升时,黑藻生长未受到明显影响;水位以 50 cm/5 d 上升时,显著促进了黑藻株高的增长;水位以 70 cm/5 d 上升时,黑藻最终无法适应而死亡.
- 2) 水位上升对黑藻植株形态影响明显.不同水位上升组分枝数、叶片数均在减少,茎节数呈先升后降的趋势,而节间距显著延长.与稳定组比较,除 T3、T4 组外,上升组分枝数、茎节数和叶片数均减少,而节间距变长.
- 3) 水位上升降低了黑藻生物量(死亡组除外).黑藻为了适应水位上升,消耗了一部分资源,导致生物量下降.

5 参考文献

- [1] Coops H, Beklioglu M, Crisman TL. The role of water-level fluctuations in shallow lake ecosystems- workshop conclusions. International conference on limnology of shallow lakes. Balatonfured; Kluwer Academic Publ, 2003, **506/509**: 23-27.
- [2] Poff NL, Allan JD, Bain MB *et al.* The natural flow regime: a paradigm for river conservation and restoration. *Bioscience*, 1997, **47**(11): 769-784.
- [3] Chambers PA, Kalf J. Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to secchi depth. *Canadian Journal of Fishes and Aquatic Sciences*, 1985, **42**(4): 701-709.
- [4] Duarte CM, Sand-Jensen K. Nutrient constraints on establishment from seed and on vegetative expansion of the Mediterranean seagrass *Cymodocea nodosa*. *Aquatic Botany*, 1996, **54**(4): 279-286.
- [5] Strand JA, Weisner SEB. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myrio-*

- phyllum spicatum*). *Journal of Ecology*, 2001, **89**(2): 166-175.
- [6] Rosenzweig C, Tubiello FN, Goldberg R *et al.* Increased crop damage in the US from excess precipitation under climate change. *Global Environment Change Part A*, 2002, **12**: 197-202.
- [7] Voesenek LACJ, Rijnders JHGM, Peeters AJM *et al.* Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: From genes to communities. *Ecology*, 2004, **85**(1): 16-27.
- [8] 魏 华, 成水平, 吴振斌. 水文特征对水生植物的影响. *现代农业科技*, 2010, **7**: 13-16.
- [9] 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.
- [10] 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.
- [11] 袁龙义, 李守淳, 李 伟等. 水深对刺苦草生长和繁殖策略的影响研究. *江西师范大学学报: 自然科学版*, 2007, **31**(2): 156-160.
- [12] 翟水晶, 胡维平, 邓建才等. 不同水深和底质对太湖马来眼子菜(*Potamogeton malaianus*)生长的影响. *生态学报*, 2008, **28**(7): 3035-3041.
- [13] 何 伟, 王国祥, 杨文斌等. 水深梯度对菹草生长的影响. *生态学杂志*, 2009, **28**(7): 1224-1228.
- [14] 曹 昀, 王国祥, 黄 齐. 水深对菹草生长的影响研究. *人民黄河*, 2009, **31**(11): 72-73.
- [15] 崔心红, 钟 扬, 李 伟等. 特大洪水对鄱阳湖水生植物三个优势种的影响. *水生生物学报*, 2000, **24**(4): 322-324.
- [16] 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.
- [17] Havens KE, Sharfstein B, Brady MA. Recovery of submerged plants from high water stress in a large subtropical lake in Florida, USA. *Aquatic Botany*, 2004, **78**(1): 67-82.
- [18] Havens KE, Fox D, Gornak S. Aquatic vegetation and largemouth bass population responses to water-level variations in Lake Okeechobee, Florida (USA). *Hydrobiologia*, 2005, **539**(1): 225-237.
- [19] Nöges T, Nöges P. The effect of extreme water level decrease on hydrochemistry and phytoplankton in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 1999, **408/409**: 277-283.
- [20] 王 华, 逢 勇, 刘申宝等. 沉水植物生长影响因子研究进展. *生态学报*, 2008, **28**(8): 3958-3968.
- [21] 苏睿丽, 李 伟. 沉水植物光合作用的特点与研究进展. *植物学通报*, 2005, **22**(增刊): 128-138.
- [22] Ni LY. Growth of *Potamogeton maackianus* under low-light stress in eutrophic water. *Freshwater Ecol*, 2001, **16**: 249-256.
- [23] John ET, Michael SA. Coexistence and comparative light relations of the submersed macrophytes *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria spiralis* Michx. *Oecologia*, 1979, **40**(3): 273-286.
- [24] 崔心红, 蒲云海, 熊秉红等. 水深梯度对竹叶眼子菜生长和繁殖的影响. *水生生物学报*, 1999, **23**(3): 269-272.
- [25] Jones JJ, Eaton JW, Hardwick K. The effect of changing environmental variables in the surrounding water on the physiology of *Elodea nuttallii*. *Aquatic Botany*, 2000, **66**(2): 115-129.
- [26] 李 强, 王国祥. 水体泥沙对黑藻幼苗生长发育的影响. *生态学报*, 2010, **30**(4): 995-1002.
- [27] Cain ML. Consequence of foraging in clonal plant species. *Ecology*, 1994, **75**(4): 933-944.
- [28] Blanch SJ, Ganf GG, Walker KF. Growth and resource allocation in response to flooding in the emergent sedge *Bolboschoenus medianus*. *Aquatic Botany*, 1999, **63**(2): 145-160.
- [29] Ridge LR, Amarsinghe I. Ethylene and growth control in the fringed waterlily (*Nymphoides peltata*): stimulation of cell division and interaction with buoyant in petioles. *Plant Growth Regulation*, 1984, **2**(3): 235-249.
- [30] Smits AJ, Velde Van Der G *et al.* Seed dispersal of three nymphaeid macrophytes. *Aquatic Botany*, 1989, **35**(2): 167-180.
- [31] Hudon C, Gagnon P, Amyot JP *et al.* Historical changes in herbaceous wetland distribution induced by hydrological conditions in Lake Saint-Pierre(St. Lawrence River, Quebec, Canada). *Hydrobiologia*, 2005, **539**(1): 205-234.