

洱海近 50 a 来沉水植被演替及其主要驱动要素*

符 辉^{1,2}, 袁桂香¹, 曹 特^{1**}, 钟家有², 张霄林¹, 过龙根¹, 张 萌³, 倪乐意¹, 王圣瑞⁴
(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: 江西省水利科学研究院, 南昌 330029)
(3: 江西省环境保护科学研究院, 南昌 330029)
(4: 中国环境科学研究院, 北京 100012)

摘 要: 依据文献报道的洱海水质、水文(水位)和沉水植被(物种组成、生物量及分布面积)数据, 分析了近 50 年来洱海的水质变化、水位波动情况以及沉水植被的演替过程, 探讨了驱动洱海沉水植被演替的主要环境因子. 分析表明, 洱海沉水植被群落经历了原生、过渡、顶级和衰退等主要阶段; 自 1980s 以来, 流域入湖营养盐增加、水质持续下降、藻类生物量逐年升高、沉水植被群落结构简单化和抑藻功能退化等因素是驱动洱海沉水植被演替与分布的原动力, 水位大幅波动加速了洱海水生态系统由清水态向浊水态转变, 并导致沉水植物大量衰退和某些特有物种消失. 因此, 在洱海水生态系统的治理以及沉水植被的恢复过程中, 应优先考虑降低外源营养盐输入和优化水位调控.

关键词: 洱海; 水位波动; 富营养化; 沉水植被; 演替

Succession of submerged macrophyte communities in relation to environmental change in Lake Erhai over the past 50 years

FU Hui^{1,2}, YUAN Guixiang¹, CAO Te¹, ZHONG Jiayou², ZHANG Xiaolin¹, GUO Longgen¹, ZHANG Meng³, NI Leyi¹ & WANG Shengrui⁴

(1: *Donghu Experimental Station of Lake Ecosystems, State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P. R. China*)
(2: *Jiangxi Institute of Water Sciences, Nanchang 330029, P. R. China*)
(3: *Jiangxi Academy of Environmental Sciences, Nanchang 330029, P. R. China*)
(4: *Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, P. R. China*)

Abstract: Based on the past 50 years data, we made a time-series analysis of the relationships among water quality, hydrology (e. g., water level fluctuation) and submerged macrophyte succession (e. g., species composition, biomass and coverage) in Lake Erhai, with the aim to explore the primary driving factors for the succession of submerged macrophyte communities. The results indicated that submerged macrophyte communities had experienced phases as expanding, summit and decline. Since the 1980s, the increasing load of external nutrients, deterioration of water quality, heavy algal bloom, simplification of submerged vegetation and decreased grazing pressure of herbivorous animals had fundamentally impacted on the evolution and distribution of the macrophyte communities in the lake. Meanwhile, the large fluctuation of water levels accelerated the shift from a clear-water state to a turbid one, along with a drastic decline of submerged macrophyte and extinction of some endemic species. Therefore, reducing the external loading of nutrients and a reasonably water level regulation are suggested as priorities for the management and restoration of Lake Erhai ecosystem.

Keywords: Lake Erhai; water level fluctuation; eutrophication; submerged macrophyte; succession

* 国家自然科学基金项目(31300398)和国家水体污染与治理科技重大专项项目(2012ZX07105-004, 2008ZX02002-013)联合资助. 2012-07-18 收稿; 2013-05-24 收修改稿. 符辉, 男, 1985 年生, 博士研究生; E-mail: huifu367@163.com.

** 通信作者; E-mail: caote@ihb.ac.cn.

洱海是云南省内第二大淡水湖泊,位于滇西高原的大理市境内,隶属于滇中湖群($25^{\circ}26' \sim 25^{\circ}58'N$, $100^{\circ}05' \sim 100^{\circ}18'E$),是云南省重要的渔业基地和旅游景区^[1-2].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,最大水深为 20.7 m,容积为 25.4×10^8 m³,湖水停留时间为 2.75 a^[3-5].洱海属于澜沧江水系,流域面积 2565 km²,主要由北部茈碧湖、西湖、弥苴河、罗时江、海潮河,西部苍山十八溪,南部波罗江和东部挖色、向阳等水系补给,最后汇入澜沧江^[5].湖区气候温和,四季如春,属北亚热带气候,年平均气温约 15.1℃,总日照 2291.4 h;雨量充沛,干湿两季分明,平均降雨量为 1033 mm,降雨主要集中在 5—10 月的雨季,降水量占年总量的 87%,而 11 月至次年 4 月仅占 13%,为干季^[3,6].

洱海因其独特的生态地理特征及适宜的气候条件,水生植被的物种丰富(38 科,76 属,100 种,其中沉水植物 16 种^[7]),群落类型多样,分布区地理成分较同一气候带的长江中下游湖泊复杂^[8-9].热带类群分布占显著优势,其中建群种多为世界分布种^[7].然而,近几十年来,随着洱海流域社会经济的发展,生活污水和农业污水排量增加,洱海水质从贫营养级过渡到中营养级,富营养化步伐加快^[10];西洱河梯级电站的相继开发与运行使洱海水位由天然调控转变为人为调控,水位变化(年均水位及变幅、水位季节变化等)很大^[11-12].洱海水体富营养化进程加剧使沉水植被面积大幅减少,植被结构趋于简单化,部分特有种和濒危物种消失,水生态系统的社会服务功能持续下降^[7,13-15].

湖泊水质变化和水位波动是影响沉水植被分布的重要因素,它们直接或间接地影响了植物对资源(N、P、有效光合辐射总量等)的吸收利用,从而影响到沉水植物的生长、繁殖、分布和演替^[16-19].1950 年以来,在洱海开展了数次沉水植被调查^[1,4,20-22],这些研究注重对不同时期沉水植被分布和群落结构的描述,较少关注长期植被演替及其与湖泊环境变化的关系.本研究拟对洱海近 50 a 来文献报道的水质数据、水文数据(水位)和沉水植被数据(生物量、分布面积)进行收集和整理,系统分析洱海的水质变化、水位波动情况及沉水植被的演替过程,探讨驱动洱海沉水植被演替的主要环境因子,为洱海水生态系统管理提供参考.

通过查阅数据库中有洱海水质、水位、水位变幅、沉水植物生物量及其覆盖度等的相关历史资料,洱海管理局收集的洱海 1992—2010 年的水质数据、1952—2010 年的水位及其变幅数据,以及有关洱海研究的论文集,同时结合 2009 年 4 月至 2010 年 12 月在洱海调查的水生植物生物量及其分布和沉水植物种子库等数据,对众多历史资料中存在偏差的数据进行平均处理.对其中 12 个月份的数据平均后转换为年平均数据,而水质、水位及水位变幅数据以洱海管理局提供的数据为准.

1 洱海水质变化

近几十年来,随着洱海水体富营养化进程加剧,水质呈不断下降的趋势^[13-15].大理州水环境监测中心对洱海水质的监测结果显示:1970s 以前洱海水质优良,1970s 中后期洱海富营养化进程加快^[1,10,23],到 1985 年洱海水质已由贫营养级转到贫中营养级,1988 年洱海水质进入到中营养级^[10].

1990s 以后,洱海水体总氮(TN)含量呈较快增加趋势,1992 年约为 0.2 mg/L,而 2006 年增加到 0.7 mg/L(图 1A);水体总磷(TP)含量也呈增加趋势,1992 年约为 0.012 mg/L,2003 年为 0.035 mg/L(图 1B);水体 COD_{mn}呈显著增加趋势,1994 年约为 1.4 mg/L,2005 年约为 3.46 mg/L(图 1C);水体透明度(SD)呈两种稳态趋势:从 1992—2001 年的高透明度状态(透明度约为 3.2 m)转变为 2002 年至今的低透明度状态(透明度约为 1.5 m)(图 1D);水体叶绿素浓度(Chl. a)也呈两种稳态趋势:从 1992—2001 年的低浓度状态(2.76 mg/L)转变为 2002 年至今的高浓度状态(12.8 mg/L)(图 1E);水体五日生化需氧量(BOD₅)呈先增后降的趋势,峰值为 2005 年的 2.71 mg/L(图 1F).水质总体从Ⅱ类向Ⅲ类转变^[14-15].

2 洱海沉水植被演替

1950s 以来,洱海沉水植被群落演替经历了原生、过渡、顶级和退化 4 个阶段(表 1);沉水植被生物量、植被覆盖度和分布水深均发生了巨大变化(图 2).1970s—1990s,沉水植被生物量约为 60×10^4 t,2010 年为 20×10^4 t 左右;1970s—1990s 沉水植被覆盖度约为 40%,2003 年由于水质恶化,沉水植被覆盖度仅为 10%^[1,4,22,26];1970s 沉水植物分布水深下限为 6~10 m,1980s 分布至 9~10 m 水深处,1990s 随着水质的恶化,沉水植物衰亡严重,其分布水深在 6 m 以内^[1,4,26].

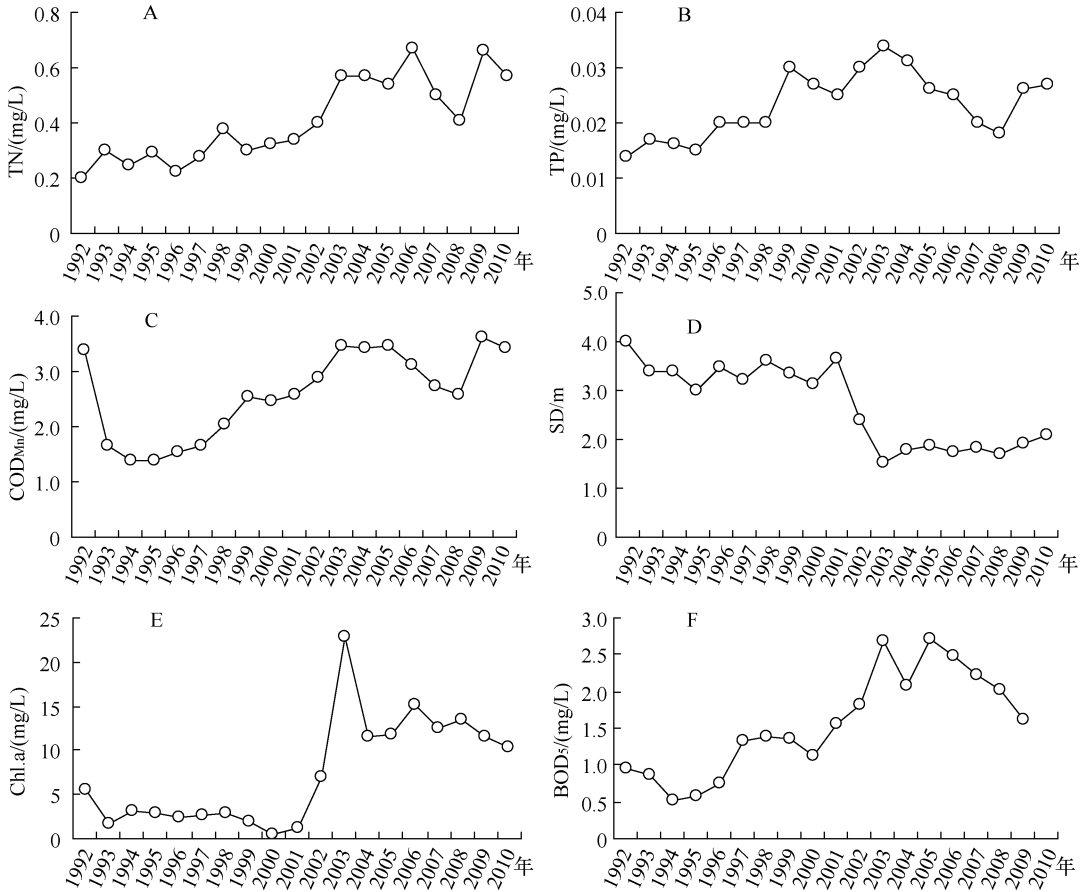


图 1 1992—2010 年洱海水体 TN(A)、TP(B)、COD_{Mn}(C)、SD(D)、Chl. a(E)、BOD₅(F) 的变化情况^[15,24-25]
(洱海管理局提供了 2002—2010 年 6 个指标的年平均数据及 1992—2001 年的 Chl. a 数据)

Fig. 1 Variations of water quality: TN (A), TP (B), COD_{Mn} (C), SD (D), Chl. a (E), BOD₅ (F) in Lake Erhai from 1992 to 2010

洱海沉水植物建群种演替明显,其变动可以划分为 4 个主要时期(表 1),即 1960s 初至 1970s 中期的原生期、1980s 的过渡阶段、1990s 的顶级阶段和 1998 年至今的退化阶段。洱海沉水植被演替的趋势表现为:由篦齿眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)、大茨藻(*Najas marina*)与海菜花(*Ottelia acuminata*)等群落为主的沉水植被演替到黑藻(*Hydrilla verticillata*)与苦草(*Vallisneria natans*)占优势的水生植被,20 世纪末至今形成了微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus*)占绝对优势的植被格局(表 1)。

表 1 洱海沉水植被 50 余年来演替趋势^[1,4,21-22,26]

Tab. 1 Succession and composition of submerged macrophyte communities in Lake Erhai over the past 50 years

阶段	时间	植被特征	建群种
原生阶段	1957—1977 年	多种优势植物稳定共存	海菜花、篦齿眼子菜、大茨藻
过渡阶段	1977—1986 年	多种优势植物竞争相持	黑藻、苦草
顶级阶段	1986—1998 年	单优势群落	微齿眼子菜
退化阶段	1998 年至今	单优势群落	微齿眼子菜、苦草、金鱼藻

1950s 占优势的篦齿眼子菜、大茨藻、海菜花等在 1970s 已被苦草、黑藻、金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)

L.) 等所代替,且生物量和分布面积均有提高,分布深度也由不足 3 m 扩张到 10 m^[2,26]. 1970s 洱海生态调查发现水生维管束植物共 51 种,以沉水植物为主(18 种),而 1990s 初沉水植物种类已经降至 14 种,其中苦草分布面积最广^[1,22,26]. 1995 年生态调查发现各种生活型水生植物 57 种,其中沉水植物 17 种,此时占优势的种类为苦草、黑藻和微齿眼子菜等耐污种类,篦齿眼子菜和大茨藻明显减少;芦苇(*Phragmites australis*)、六蕊稻(*Leersia hexandra*)和海菜花群落在 1980s 后期基本消失^[1,4,21-22,26]. 自 1980s 中后期以来,洱海沉水植物多样性下降,群落结构趋于简单化,植被资源呈现退化趋势. 较耐污的微齿眼子菜、苦草和金鱼藻成为洱海最大的 3 个种群,广泛分布于各个群落之中,其生物量占全湖总生物量的 77.56%. 篦齿眼子菜、穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)、光叶眼子菜(*Potamogeton lucens*)和菹草(*Potamogeton crispus*)主要分布于部分湖区,其生物量占总生物量的 5.14%.

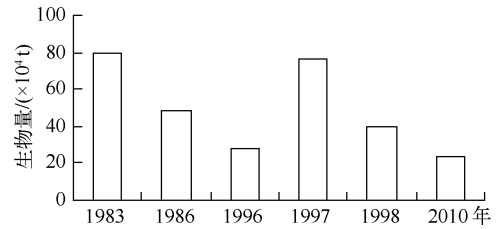


图 2 洱海沉水植被生物量的变化情况^[1,4,21-22,26]

Fig. 2 Temporal variations on biomass of submerged vegetation in Lake Erhai

3 洱海沉水植被结构与功能变化趋势及目前的问题

3.1 洱海沉水植被结构呈单优化趋势,植物资源退化趋势严重

近 50 年来,洱海沉水植被经历了由原生群落到多优势群落再到单优势群落和开始退化的过程;从多优势群落到单优势群落过程中,生物多样性降低,群落结构趋于简单化,种类由贫营养型过渡到中—富营养型占据优势. 中等耐污类的微齿眼子菜和苦草成为洱海最大的 2 个种群,广泛分布于各个群落之中,其生物量占全湖总生物量的 77.56%. 金鱼藻因其生长及扩张的速度很快,夏季往往在北部沙坪湾大部分水域形成单优势群落,而其它沉水植物一般分布面积很小,整体生物量所占比例低.

3.2 洱海沉水植被分布面积骤减,生态系统调节功能下降

洱海的沉水植被分布面积由 1980s 的约 40% 下降至目前的约 8%,在现阶段富营养化趋势短期内难以遏制的情况下,沉水植被分布仍有可能持续下降. 因此随着沉水植被分布面积的下降,它对于洱海湖泊系统的反馈、调控、稳定的一系列生态功能亦会逐渐消失,从而不利于生态系统的恢复^[19,27-28].

3.3 洱海沉水植物种子库严重退化,自然恢复潜力低

2010 年调查结果表明,洱海沉水植物种子库资源严重退化,种子库的物种数及密度均极度匮乏. 主要表现为原生种如海菜花、角果藻(*Zannichellia palustris* Linn.) 及篦齿眼子菜的种子库几乎消失;现有优势种如微齿眼子菜、苦草、金鱼藻的种子库亦极其稀少;湖心平台的种子库呈急剧下降趋势. 现存的种子库萌发潜力极低,若不加强管理与补充的话,洱海种子库的丰度及萌发力会随富营养化趋势的加重而逐年降低(张霄林等,未发表). 这些对于洱海沉水植被的恢复与洱海生态系统的良性循环极为不利.

4 关于洱海沉水植被退化驱动因子的探讨

湖泊底部良好的光照是沉水植物赖以生长的基本前提,其直接影响沉水植物在湖泊中的最大分布水深^[16-18]. 湖底光强一般要大于水面光强的 1% ~ 3% 才能维持沉水植物的正常生长(生理补偿点),实际上很多种类都需要底部光照达到水面光强的 10% ~ 20% 才能维持正常的种群动态(生态补偿点)^[29-30]. 湖泊底部光照强度主要由 3 大因素决定:湖泊所处区域的太阳辐射强度、湖底到水面的水深、水体对光的消减强度(即通常说的透明度). 湖泊富营养化导致水体透明度下降,光照强度随水深增加而快速衰减,一般只有少量光照可以到达湖泊底部. 洱海近 50 年来不同时期的水位和透明度差异显著(图 1、图 3),它们都能直接影响湖泊底部光照强度,从而影响洱海沉水植被的演替与分布.

4.1 洱海水位变化与沉水植被分布变化

1950s 以来,洱海水位经历了几次剧烈的变化(图 3):1970s 以前,洱海水位是处于天然调节状态,且无明显水位波动,平均水位维持在 1974 m(海防高程,下同)左右,大部分年份的最高水位超过 1975 m;然而随

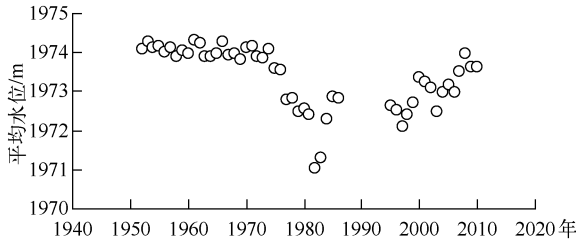


图3 洱海平均水位(海防高程)的历年变化情况^[11-12]
(洱海管理局提供了1995—2010年年平均水位数据)

Fig. 3 Temporal variations of mean water level (above sea level) of Lake Erhai

着西洱河梯级电站的相继运行,洱海出流量增大,遇到枯水年(1977年)时也没有严格控制出流量,以至1970s以后洱海水位持续降低^[11-12].到1980s初,1983年7月13日出现了历史最低水位(1970.52 m),并且连续14个月出现平均水位低于1971 m的低水位;1990s以后洱海水位开始缓慢回升,但仍然处于低水位状态(1972.5 m左右)^[11-12].持续低水位运行期间,1996、1998和2003年暴发大规模蓝藻水华^[15,23].为保护洱海生态环境,增强湖泊自净能力,加大汛期污水出流和水体交换,经过专家反复论证,2004年修正的《大理白族自治州洱海管理条例》把洱海最高运行

水位从原来的1974.00 m调整为1974.31 m,最低运行水位从原来的1971.00 m调整为1972.61 m.

根据洱海历年水位变化的特点,我们可以将其分成5个时间段(表2,缺失1987—1994年),洱海水位经历了天然调节的高水位运行、人工调节逐渐降低水位运行、枯水年份的超低水位运行、人工调节的低水位运行、人工调节的高水位运行.与此对应的沉水植被分布分别经历了以下阶段:浅水湖滨带连续分布、湖滨带连续分布并向深水区 and 湖心平台扩张、湖滨带连续分布并向浅水区退却和湖心平台分布缩减、湖滨带不连续分布和湖心平台分布急剧缩减、湖滨带不连续分布和湖心平台植被消失.与此同时,洱海沉水植被优势种群从多个物种占优势的结构逐渐转变为单一物种占优势的结构.在这些时间段的水位变化伴随着沉水植被结构与分布发生变化,如1970s较低的水位和较高的透明度有利于沉水植被向深水区 and 湖心平台扩张以及物种多样性增加,1980s初持续的极低水位有利于沉水植被群落的加速演替和优势种转变.此后,随着洱海周边工农业和城市化发展,进入洱海的氮、磷负荷持续增加,1990s暴发了两次蓝藻水华,在此期间微齿眼子菜取代黑藻和苦草成为优势种;2003年,洱海发生大规模蓝藻水华,随后2年多的时间里湖心平台植被消失.

表2 不同时间段的洱海水位调节模式、植被分布趋势、优势种转变、水位变化及突发事件^[1,4,11-12,21-22,26]

Tab. 2 Water level regulations, plant distribution, changes in key species, water level fluctuation and extreme events during different temporal phases in Lake Erhai

时间段	水位调节模式	植被分布	优势种	水位变化及突发事件
1952—1962年	天然调节 高水位	<3 m的湖滨带, 且分布连续	海菜花、大茨藻、 篦齿眼子菜	无明显变化
1963—1977年	人工调节 逐渐降低水位	向湖滨带深水区(4~7 m) 扩张,且分布连续,湖心平 台几乎全部被覆盖	黑藻、金鱼藻、苦草、篦 齿眼子菜、马来眼子 菜、微齿眼子菜、狐尾 藻、海菜花	最低水位降低约0.9 m
1978—1986年	枯水年份 持续超低水位	向湖滨带浅水区退却但分 布仍连续,湖心平台分布面 积显著降低	黑藻、苦草、微齿眼子 菜、狐尾藻	出现历史最低水位 (1970.52 m),并持续 14个月低水位(< 1971.00 m)
1995—2002年	人工调节 低水位	继续向浅水区退却但分布 已不连续,湖心平台分布面 积持续缩减	微齿眼子菜、黑藻、 苦草	1996年和1998年两次 大规模蓝藻暴发
2003年至今	人工调节 高水位	湖滨带呈断续分布,2005 年湖心平台植被消失	微齿眼子菜	2003年蓝藻再次暴 发,并于次年开始将最 低水位提高1.61 m

水位的季节变化是否合理对于沉水植物的生长和分布有着十分重要的意义,洱海最高水位出现在集中降水后的 9—11 月份,多数出现在 10 月份;最低水位一般出现在 5—7 月份,多出现在雨季开始的 6 月份(图 4). 1980s 以前的全年水位均较其他时间段高;1970s 末至 1980s 的全年水位均较其他时间段低,也就是在这个时间段湖心平台的沉水植被由初步建群到结构完善;1990s 开始春季水位开始增加,但夏季水位仍然很低,微齿眼子菜开始逐步成为优势种;2004 年至今全年水位均较之前 20 年显著增加.

然而,水位变幅是水位年变化的综合表现,表征了水位对湖泊生态系统干扰的程度,是研究沉水植被的分布与演替不可或缺的重要因子. 洱海的历年水位变幅在 1980s 以前均在 1~2 m 范围内波动(图 5);从 1980s 初至 2000 年的 20 a 里水位变幅急剧下降,并在约 1 m 处波动;但 2000 年至今水位变幅在 0~3 m 范围内变化. 值得注意的是,洱海水位变幅与沉水植被分布面积有着密切联系,1983、2003 和 2006 年的水位变幅明显低于 1 m,随之沉水植被分布面积均显著降低. 如水位变幅从 1978 年大于 2 m 降至 1983 年的 0.75 m,沉水植被分布面积却从 60% 显著下降至 30%,这主要由于期间西洱河梯级电站建设,人为调控水位,年最高水位不断下降,水位和水量发生急剧减小,出现大片浅水带裸露和湖湾沼泽化^[10]. 同样,2003 年的水位变幅为 0.83 m,年最高水位仅为 1972.6 m,这年蓝藻继 1996、1998 年暴发后再次暴发,沉水植被分布面积降至 10%. 2004 年修正的《大理白族自治州洱海管理条例》把洱海最低运行水位从原来的 1971.00 m 调整为 1972.61 m,而洱海最低水位一般出现在 5—7 月份,此时正是沉水植物生长季节,调高运行水位使得植物对光获取量减少,再加上入湖营养盐的有增无减,使沉水植物生长受到多重胁迫,2006 年分布面积较 2004 年骤减. 以上分析表明,洱海沉水植被的分布不仅与水位的周年变化密切相关,而且水位的季节变化和水位变幅可能同样对沉水植被的分布有着重要影响. 周期稳定的水位周年变化和适当的年水位变幅对于沉水植物的生长和分布以及沉水植被的演替是十分有利的.

4.2 水质(透明度)下降对沉水植物造成严重弱光胁迫

洱海水质从 1992—1998 年一直保持为 II 类以上,其中 1993 年为 I 类,而从 1999 年开始,洱海水质变为 III 类,从 1999—2009 年的 10 a 间,洱海水质一直保持为 III 类以上,其中 2008 年水质由 III 类转为 II 类^[15,24,31]. 从 1992—2009 年,洱海富营养化呈现逐年增加趋势. 水体总氮浓度从 1992 年的约 0.2 mg/L 增加到 2006 年的 0.7 mg/L,2001—2005 年期间总氮浓度急剧增加. 洱海年平均透明度从 1992 年 4 m 左右下降到 2009 年 1.6 m 左右. 从 1992—2000 年,真光层水深(底部光照满足沉水植物生长的水深,这里按照 1% 水表面光照时的水深)基本稳定在 8 m 左右;2001—2003 年,真光层水深急剧下降到只有 4 m 并稳定维持到 2009 年. 因此,洱海现有沉水植物受到严重弱光胁迫.

洱海水位的变化与水体富营养化共同影响了沉水植被的演替与分布(图 6). 总体上,近 50 年来洱海经历了 4 个阶段. 第一阶段(1950s—1960s):高水位低透明度,洱海高水位运行,同时流域水土流失严重,来水中大量泥沙使洱海水体透明度降低. 这一时期洱海底部光照较差,沉水植被稀少,分布水深不超过 3 m. 第二

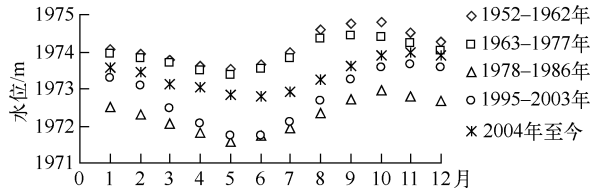


图 4 不同时间段洱海平均水位(海防高程)年变化过程
(数据由洱海管理局提供)

Fig. 4 Annual variations on mean water level during different temporal phases in Lake Erhai

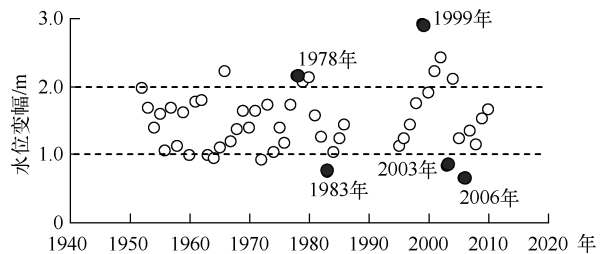


图 5 洱海水位变幅的历年变化情况^[11-12]
(洱海管理局提供了 1995—2010 年水位变幅数据)

Fig. 5 Temporal variations on amplitude of water level fluctuation in Lake Erhai

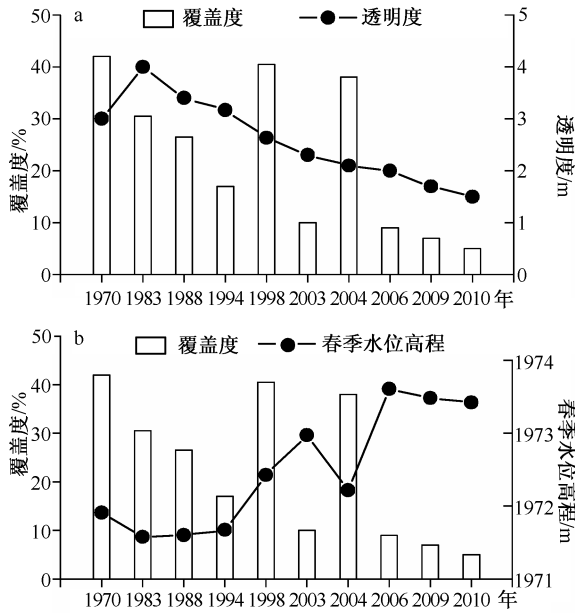


图6 洱海沉水植被覆盖度与透明度(a)及春季水位高程(b)的关系^[1,4,11-12,21-22,26]

Fig. 6 Relationships between plant coverage and water transparency (a), spring water level (b) in Lake Erhai

阶段(1970s—1980s初期):低水位高透明度,西洱河水电站修建和运行使洱海水位下降,同时流域植树造林以及入湖河流上小水坝建设使洱海来水中泥沙大大减少.这一时期洱海底部光照良好,沉水植被充分生长,面积逐步扩大.第三阶段(1980s中至1990s末):中高水位高透明度,洱海沉水植被的鼎盛阶段,水生生态系统处于沉水植被占优势的清水稳态.这一时期虽然流域经济发展使入湖营养盐输入增加,但是大面积沉水植被被吸纳了这些营养盐,从而抵消了营养盐对浮游植物增长的效应.同时这一时期洱海网箱养鱼发展迅速,以捞取水草作为饵料,对洱海水生植被造成了严重破坏,使植被覆盖度较1970s—1980s初期明显下降.1997年,洱海实施“双取消”工程,即取消网箱养鱼和机动船只,降低了人为因素对沉水植被的干扰,随后沉水植被生物量(图2)和覆盖面积(图6)得以迅速恢复^[21].第四阶段(21世纪以来):高水位低透明度,洱海高水位运行,同时入湖营养盐的增加未能被沉水植被群落所抵消,水体中增加的营养盐导致浮游植物快速生长,水体透明度下降.这一时期洱海底部光照环境恶化,沉水植被面积锐减,水体

自净能力下降,这三者相互影响导致水生态系统恶性循环.总体来说高水位运行时期,沉水植被分布面积稀少;低水位运行时期,沉水植被分布面积广阔;春季高水位运行,沉水植被大面积衰退.

另外随着人口的增加,人们对洱海流域土地的过度开发,原生植被退化,上游地区奶牛的养殖,农村生活污水排量增加,面源污染持续扩大,这些均在一定程度上加剧了洱海水体富营养化进程,使得湖滨带沉水植被的生境不断恶化.

综上所述,洱海水体富营养化和高水位运行(特别是春季高水位)是驱动沉水植被演替的主要因子.随着流域社会经济发展,洱海水质持续下降,水生态系统发生退化,沉水植被大量消失,藻类生物量逐年升高,部分特有物种消失,食物网结构和功能遭到破坏,洱海已经处于轻度到中度退化.现阶段应削减入湖营养盐,优化水位调控,大力推进洱海生态系统修复,加强流域生态系统环境管理工作,促进洱海流域经济增长与环境保护协调发展.

致谢:感谢中国环境科学研究院洱海工作站和洱海管理局对本研究的帮助,感谢中国科学院水生生物研究所的李威、宋鑫、汤鑫、何亮和朱天顺等同学参与本研究的部分野外工作.

5 参考文献

- [1] 戴全裕. 洱海水生植被的初步研究. 见:大理白族自治州科学技术委员会编. 云南洱海科学论文集. 昆明:云南民族出版社,1989:235-243.
- [2] 黎尚豪,俞敏娟,李光正等. 云南高原湖泊调查. 海洋与湖沼,1963,5:87-113.
- [3] 胡文英,胡红云,潘红玺. 洱海的水化学特征. 见:大理白族自治州科学技术委员会编. 云南洱海科学论文集. 昆明:云南民族出版社,1989:118-127.
- [4] 钱德仁. 洱海水生植被考察. 见:大理白族自治州科学技术委员会编. 云南洱海科学论文集. 昆明:云南民族出版社,1989:45-67.
- [5] 张远志. 洱海环境地质. 见:大理白族自治州科学技术委员会编. 云南洱海科学论文集. 昆明:云南民族出版社,

- 1989:201-211.
- [6] 曹承曾. 洱海流域水文特征. 见:大理白族自治州科学技术委员会编. 云南洱海科学论文集. 昆明:云南民族出版社,1989:136-152.
- [7] 张桂彬,杨 青,杨 东等. 洱海流域湿地水生被子植物区系研究. 水生生态杂志,2011,**32**:1-8.
- [8] 李 恒. 云南高原湖泊水生植被的研究. 云南植物研究,1980,**2**:113-141.
- [9] 李 恒. 横断山区的湖泊植被. 云南植物研究,1987,**9**:257-270.
- [10] 王云飞,潘红玺,吴庆龙等. 人类活动对洱海的影响及对策分析. 湖泊科学,1999,**11**:123-128.
- [11] 沈仁湘. 洱海水位对环境的影响. 见:大理白族自治州科学技术委员会编. 云南洱海科学论文集. 昆明:云南民族出版社,1989:93-99.
- [12] 袁静秀,王银珠. 洱海的水位. 见:大理白族自治州科学技术委员会编. 云南洱海科学论文集. 昆明:云南民族出版社,1989:291-295.
- [13] 杜宝汉. 洱海营养化现状及趋势. 见:大理白族自治州科学技术委员会编. 云南洱海科学论文集. 昆明:云南民族出版社,1989:153-160.
- [14] 杜宝汉. 洱海富营养化研究. 湖泊科学,1992,**4**(2):86-92.
- [15] 韩 涛,彭文启,李怀恩等. 洱海水体富营养化的演变及其研究进展. 中国水利水电科学研究院学报,2005,**3**:71-73.
- [16] Chambers PA, Kaiff J. Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to secchi depth. *Canadian Journal of Plant Science*, 1985,**42**:701-709.
- [17] Chambers PA, Kalf J. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. I. *In situ* experiments. *Journal of Ecology*, 1987,**75**:611-619.
- [18] May L, Carvalho L. Maximum growing depth of macrophytes in loch leven, scotland, united kingdom, in relation to historical changes in estimated phosphorus loading. *Hydrobiologia*, 2010,**646**:123-131.
- [19] OZkan K, Jeppesen E, Johansson LS *et al.* The response of periphyton and submersed macrophytes to nitrogen and phosphorus loading in shallow warm lakes: A mesocosm experiment. *Freshwater Biology*, 2010,**55**:463-475.
- [20] 戴自福,沙 隽,李 斌. 洱海水生维管束植物资源种群动态变化调查研究. 见:白建坤编. 大理洱海科学研究. 北京:民族出版社,2003:97-101.
- [21] 胡小贞,金相灿,杜宝汉等. 云南洱海沉水植被现状及其动态变化. 环境科学研究,2005,**18**:1-5.
- [22] 厉恩华,王学雷,蔡晓斌等. 洱海湖滨带植被特征及其影响因素分析. 湖泊科学,2011,**23**:738-746.
- [23] 吴庆龙,王云飞. 洱海生物群落的历史演变分析. 湖泊科学,1999,**11**:267-273.
- [24] 杜宝汉. 日中洱海生态调查. 海洋与湖沼,1994,**25**(5):532-538.
- [25] 郑国强,于兴修,江 南等. 洱海水质的演变过程及趋势. 东北林业大学学报,2004,**32**:1-4.
- [26] 李 恒. 洱海水生植被回顾. 见:大理白族自治州科学技术委员会编. 云南洱海科学论文集. 昆明:云南民族出版社,1989:31-44.
- [27] Carpenter SR, Lodge DM. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 1986,**26**:341-370.
- [28] Scheffer M, Hosper SH, Meijer ML *et al.* Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*, 1993,**8**:275-279.
- [29] Duarte CM, Kalf J. Patterns in the submersed macrophyte biomass of lakes and the importance of the scale of analysis in the interpretation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1990,**47**:357-363.
- [30] 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**:391-395.
- [31] 杜宝汉. 洱海生态环境恶化及综合治理对策研究. 海洋与湖沼,1994,**25**(3):312-317.