

水深对沉水植物苦草 (*Vallisneria natans*) 和穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum*) 生长的影响*

李启升^{1,2,3}, 黄强⁴, 李永吉⁵, 韩燕青³, 靳辉³, 何虎³, 李宽意^{1,2,3,6**}

(1: 上海海洋大学水产科学国家级实验教学示范中心, 上海 201306)

(2: 上海海洋大学上海水产养殖工程技术研究中心, 上海 201306)

(3: 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008)

(4: 江西省中国科学院庐山植物园, 九江 332900)

(5: 岳阳市水产科学研究所, 岳阳 414001)

(6: 中国科学院大学中丹学院, 北京 100049)

摘要: 水深是影响浅水湖泊沉水植物生长的主要因素之一。莲座型苦草 (*Vallisneria natans*) 和冠层型穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum*) 是我国长江中下游浅水湖泊中常见的沉水植物种类, 二者在形态特征上具有较大的差异。在自然水体中, 水深变化对这两种植物的生长以及竞争格局的影响还有待研究。本文设计了3个水深梯度 (水深 0.5、1.5、2.5 m), 探讨混栽条件下苦草和穗花狐尾藻生长和竞争格局对水深变化的响应。结果显示在实验系统内, 中水深 (1.5 m) 处理组对两种植物的生长均最有利, 表现为两种植物的相对生长率和生物量均最高。低水深 (0.5 m) 处理组苦草的生物量和相对生长率均显著低于高水深 (2.5 m) 处理组; 穗花狐尾藻则相反, 高水深对其生长的抑制作用更大。2种沉水植物在高水深胁迫时均表现出地上部分 (叶长或茎长) 增加, 地下部分 (根长) 减少的形态响应特征。此外, 随着水深由高到低, 苦草与穗花狐尾藻生物量之比逐渐减小, 表明苦草在两种植物中的竞争优势逐渐降低。研究表明湖泊水深变化不仅能够影响沉水植物的丰度, 同时还可能会影响沉水植物的群落结构, 而在我国浅水湖泊的生态修复实践中, 在通过水位调控恢复沉水植物时, 调控范围应考虑目标植物 (如苦草) 的光合特征。

关键词: 水深; 苦草; 穗花狐尾藻; 形态响应; 沉水植物

Effects of water depth on growth of submerged macrophytes *Vallisneria natans* and *Myriophyllum spicatum*

LI Qisheng^{1,2,3}, HUANG Qiang⁴, LI Yongji⁵, HAN Yanqing³, JIN Hui³, HE Hu³ & LI Kuanyi^{1,2,3,6**}

(1: National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, P.R.China)

(2: Shanghai Engineering Research Center of Aquaculture, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, P.R.China)

(3: State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P.R.China)

(4: Lushan Botanical Garden, Jiangxi Province and Chinese Academy of Sciences, Jiujiang 332900, P.R.China)

(5: Yueyang Institute of Aquaculture, Yueyang 414001, P.R.China)

(6: Sino-Danish College, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China)

Abstract: Water depth is one of the primary factors that affected submerged macrophyte growth. The rosette plant (*Vallisneria na-*

* 国家水体污染控制与治理科技重大专项 (2017ZX07203-005)、国家自然科学基金项目 (31770509, 41571086)、中国科学院南京地理与湖泊研究所“一三五”自主部署项目 (NIGLAS2018GH04) 和中国科学院科技服务网络计划重点项目 (KFJ-STZ-ZDTP-038-3) 联合资助。2018-09-25 收稿; 2018-12-05 收修改稿。李启升 (1994-), 男, 硕士研究生; E-mail: liqisheng515@163.com.

** 通信作者; E-mail: kyli@niglas.ac.cn.

tans) and canopy plant (*Myriophyllum spicatum*) are two common submerged macrophyte species in lakes of the middle and lower reaches of Yangtze River, China. The two species differ greatly in morphological characteristics. How the fluctuation of water depth could affect their growth and their competitive patterns remains to be studied. In this study, three water depth levels (0.5 m, 1.5 m and 2.5 m) were established to explore the responses of growth and competitive patterns of the two plant species to water depth under the condition of mixed planting. Our results showed that both macrophyte species favored in moderate water depth (1.5 m) environment, with highest values of plant biomass and relative growth rate (*RGR*) in this water depth. The biomass and *RGR* of *V. natans* in low water depth treatment (0.5 m) were significantly lower than that in high water depth treatment (2.5 m). However, the opposite pattern was observed in *M. spicatum*, high water depth treatment has a greater repression effect on its growth. The two species showed the similar responses in morphology, with the indicators of the aboveground part (leaf length or shoot length) increased and that of the underground parts (root length) decreased under the stress of high water depth. Moreover, the biomass ratios of *V. natans* to *M. spicatum* are gradually reduced with the water depth, indicated that the competitive advantage of *V. natans* were increased with water depth. Our study indicates that water depth fluctuations in lakes may affect not only the abundance of submerged macrophytes, but also their community structure. In restoration of shallow lakes, our study suggests that the photosynthetic characteristics of the key species (such as *V. natans*) should be fully considered when adjusting water levels to rebuild submerged macrophytes.

Keywords: Water depth; *Vallisneria natans*; *Myriophyllum spicatum*; morphological response; submerged macrophyte

沉水植物是指植物体全部位于水层下面营固着生活的大型水生植物^[1]. 在浅水湖泊中, 沉水植物联系着水体中各种生源要素(N、P、S等), 是湖泊生态系统结构的塑造者和功能的维持者^[2-3]. 例如, 温带湖泊的研究表明沉水植被能够为鱼类提供产卵场和栖息地^[4], 为浮游动物和无脊椎动物提供丰富食物和避难所^[5], 从而影响食物网结构. 沉水植物还能够促进水体悬浮颗粒物沉降^[6], 并通过化感作用和营养盐竞争抑制浮游植物生长等^[7].

水深是影响浅水湖泊沉水植物生长、分布和繁殖策略的主要因素之一^[8-11]. 在一定范围内, 水深降低会提高水体光照强度, 从而增加沉水植物生物量和多样性^[12]. 例如, 美国 Okeechobee 湖在 2000 年的湖泊水深(2.8~3.7 m)明显低于 1999 年(4.0~5.2 m), 与此同时该湖沉水植物生物量从 1999 年的 5 g/m²(干重)迅速增加到 2000 年的 12 g/m², 同时分布范围从 1999 年的 15 km²扩大到 180 km²^[13]. Geest 等^[14]对莱茵河下游 100 个洪泛平原湖泊的调查发现沉水植物的物种丰富度与消落区比例(10 月份水深下降后裸露的湖底面积与 7 月份丰水期的湖底面积之比)呈显著的正相关关系, 表明水深下降有利于沉水植物多样性的增加. 在我国富营养湖泊的生态修复工程中, 经常通过降低水深来迅速提升水体光照条件, 进而为沉水植被的恢复创造条件^[15-17]. 此外, 由于不同植物光合特征、形态可塑性以及繁殖策略的差异, 水深变化还可能会改变沉水植物的种间关系以及群落结构^[18]. 例如, 高汾等^[19]发现冠层型植物穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)和马来眼子菜(*Potamogeton malaianus*)的生物量和相对增长率均随着水深的增加(从 2.6~3.8 m)而增加, 而直立型轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)的优势显著下降.

苦草(*Vallisneria natans*)和穗花狐尾藻是我国长江中下游浅水湖泊常见的沉水植物种类. 苦草为莲座型沉水植物(rossette producer), 叶基生, 呈带状, 光补偿点低, 能够忍受一定程度的弱光环境^[19]. 穗花狐尾藻为冠层型沉水植物(canopy producer), 叶轮生, 光补偿点高, 在透明度高的水体中容易占据优势^[19]. 自然水体中, 两种生长型沉水植物往往存在着较强的种间竞争关系, 例如, 穗花狐尾藻可在水面生长形成较厚的冠层, 从而削弱下位苦草对于光照的获取, 而苦草根系发达, 则在地下资源的竞争中占据优势^[20]. 以往的研究大多在种群水平上探讨 2 种沉水植物对水深或光照变化的响应规律^[10-11, 21-22], 在苦草和穗花狐尾藻共存的水体中, 水深变化对二者竞争能力的影响鲜有报道. 本研究通过室外模拟实验, 探讨混栽条件下, 水深变化对这 2 种沉水植物的生长及竞争格局的影响. 实验假设水深增加会降低 2 种沉水植物的生物量, 但是会增加苦草(光补偿点低)在两种植物中的比例.

1 材料与方法

1.1 实验设置

本实验在中国科学院太湖湖泊生态系统研究站(位于无锡)的一个实验水池内进行. 该水池深度为 2.5

m,长和宽各3 m.实验开始前将该水池清洗干净后灌满湖水,静置后水池透明度约为1.5 m.湖水取自于太湖梅梁湾,初始总氮(TN)浓度为 0.93 ± 0.11 mg/L,总磷(TP)浓度为 0.028 ± 0.002 mg/L,叶绿素a(Chl.a)浓度为 10.77 ± 1.95 $\mu\text{g/L}$.实验前一周采集长势良好且一致、颜色嫩绿的苦草和穗花狐尾藻幼苗,种植在盛有太湖沉积物和湖水的塑料箱中直至实验开始.

实验设置了3个水深梯度,分别命名为低水深组(0.5 m水深),中水深组(1.5 m水深)和高水深组(2.5 m水深).每个梯度设置4个重复,共12个实验单元.沉水植物种植在聚乙烯塑料盆(高16 cm,上下底直径分别为41和33 cm)中,每个聚乙烯盆中放10 cm厚的沉积物.沉积物(TN: 2.04 ± 0.06 mg/g;TP: 0.32 ± 0.01 mg/g)采自太湖梅梁湾,经10目筛网过滤掉螺、贝类后混匀添加.实验开始时(7月18日),从塑料箱内挑选植株健康、株高一致(15 cm)的苦草和穗花狐尾藻,采用同心圆的方式在每个聚乙烯盆内间隔种植,每个聚乙烯盆内种植2种沉水植物各15株,苦草的初始总湿重为 23 ± 1 g,密度为 177 g/m²,穗花狐尾藻的初始总湿重为 20 ± 1 g,密度为 154 g/m².每个聚乙烯盆中初始沉水植物的总密度为 331 g/m²,2种沉水植物的密度在东太湖夏季沉水植物密度范围内^[23].沉水植物在盆内种植完成后,分别悬挂于实验水池的3个水深处.实验期间不定期向水池内补充湖水以保证水深梯度.

1.2 指标测定

实验周期为49天,每7天采集1次水样,采样时间为上午8:00至9:00之间.采样时,利用5 L柱状采水器采集各水深处的水样,实验室内测定水体的TN、TP、总溶解氮(TDN)、总溶解磷(TDP)和Chl.a浓度,测定方法依据《湖泊富营养化调查规范》^[24].光照强度同样是每7天测试1次,测试时间固定在中午12:00—13:00之间.利用水下照度计(上海嘉定学联,ZDS-10W)分别测定4个水深处(0、0.5、1.5、2.5 m)的水体光照强度(Ix).所有光照数据经换算成国际单位 $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$ 后^[25]计算光衰减系数,计算公式为:

$$K = -\frac{1}{Z} \ln \frac{E(z)}{E(0)} \quad (1)$$

式中, K 为光学衰减系数; z 为深度; $E(z)$ 为 z 深度处的辐照度; $E(0)$ 为起始面辐照度^[26].

实验结束时(第49天),采集各盆内所有的苦草和穗花狐尾藻植株,在实验水池内清洗干净.用软毛刷小心刷掉植物表面的附着物,并用滤纸吸干植物表面的水分,随后测量两种植物的湿重,并计算生物量(湿重/面积)和相对生长率(Relative Growth Rate,RGR).相对生长率计算公式为:

$$RGR = \ln(W_f/W_i)/D \quad (2)$$

式中, W_i 和 W_f 分别为植物实验前、后的湿重, D 为天数^[27].此外,从每盆中随机选取苦草和穗花狐尾藻各5株,测量苦草的株高、叶长、叶宽和根长,以及穗花狐尾藻的株高、茎长、节间距和根长等一系列形态指标,最后以5株植物的平均值来代表该实验盆内植物的形态数据.

2种沉水植物的生长和形态指标均采用单因素方差分析(One-way ANOVA)进行,两两比较采用LSD方法,显著性水平为 $P<0.05$.方差分析前,如果数据方差不齐或者不满足正态分布,则进行lg x 转换.对于营养盐、光照和溶解氧,由于在水池的同一水层每次只采集了一个数据,因此将不同时间的8次采样数据作为重复,利用Kruskal-Wallis非参数检验进行比较,两两比较采用Games-Howell方法.所有统计分析在SPSS 19.0软件进行.

2 结果与分析

2.1 水深对水体光照、温度、营养盐和Chl.a浓度的影响

实验期间水池3个水深梯度的温度、TN、TP、TDN、TDP和Chl.a浓度具有一定程度的波动,其变化范围见表1.但是不同水深处理组之间无明显差异.同样,低水深和中水深组DO浓度差异不大,但是明显高于高水深DO浓度(表1).

水深对光照强度具有显著的影响(图1).实验期间,低水深组的光照强度范围为 $126\sim 1102$ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,中水深组的光照强度范围为 $34\sim 429$ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$,高水深组的光照强度范围为 $17\sim 130$ $\mu\text{mol}/(\text{m}^2\cdot\text{s})$.光学衰减系数也随着水深梯度的增加呈现增大趋势,表现为低水深组<中水深组<高水深组(图1).

表 1 实验期间 3 个水深处理组下的理化因子变化

Tab.1 Changes of physical and chemical factors under three water depth treatments during the experiment

理化因子	低水深组(0.5 m)			中水深组(1.5 m)			高水深组(2.5 m)		
	最大值	最小值	平均值	最大值	最小值	平均值	最大值	最小值	平均值
温度/°C	35.2	26.2	31.0	31.6	25.9	29.7	30.4	25.8	28.2
DO/(mg/L)	11.98	8.54	10.11	13.62	7.81	10.11	9.44	3.17	5.69
TN/(mg/L)	1.07	0.63	0.88	0.97	0.65	0.87	1.04	0.64	0.91
TP/(mg/L)	0.062	0.029	0.045	0.059	0.026	0.043	0.058	0.031	0.048
TDN/(mg/L)	0.65	0.41	0.58	0.61	0.42	0.55	0.64	0.43	0.57
TDP/(mg/L)	0.026	0.013	0.020	0.023	0.011	0.018	0.025	0.013	0.019
Chl.a/($\mu\text{g/L}$)	24.11	6.76	14.81	27.73	7.18	15.89	24.78	10.11	15.88

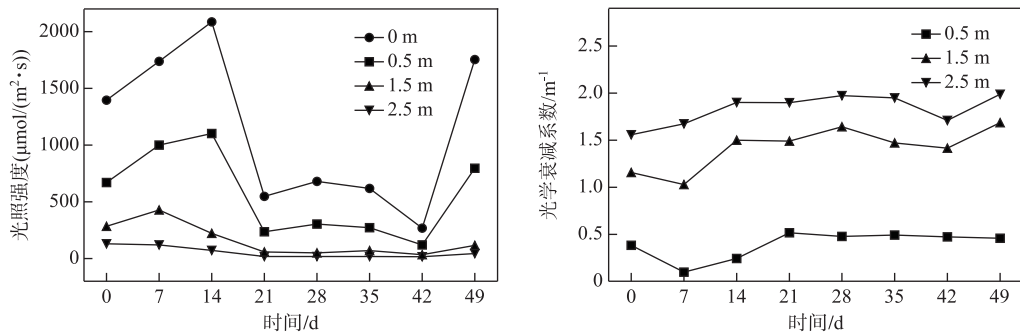


图 1 实验期间 3 个水深处的光照强度和光学衰减系数比较

Fig.1 Comparison of light intensities and beam attenuation coefficient among three water depth treatments during the experimental period

2.2 水深对沉水植物的影响

水深显著影响了苦草相对生长率、生物量、株高和叶长(表 2)。随着水深的增加,苦草的相对生长率、生物量、株高和叶长均呈先升后降的趋势。中水深组苦草 4 项指标均最高,实验结束时其平均生物量分别达到了高水深组和低水深组的 1.8 和 2.9 倍,其次是高水深组,低水深组苦草的 4 项指标均最低(图 2)。水深同样对苦草的叶宽造成了显著影响(表 2),中水深组苦草的平均叶宽稍大于低水深和高水深组,后两者差异不显著。中水深组平均根长和低水深组差异不显著,但二者显著高于高水深组(图 2)。

水深同样对穗花狐尾藻的生长产生了显著的影响(表 2)。中水深组穗花狐尾藻的相对生长率、生物量、株高、茎长均最高。低水深组穗花狐尾藻的相对生长率和生物量要显著高于高水深组,但是株高和茎长明显较低。中水深和高水深组节间距离差异不显著,二者显著高于低水深组。高水深组穗花狐尾藻平均根长要显著低于中水深和低水深组,后两者差异不显著(图 3)。

从总体水平上看,水深对沉水植物的总生物量具有显著的影响(表 2)。实验结束时,中水深组沉水植物的总生物量显著高于高水深组沉水植物的总生物量,低水深组和高水深组沉水植物的总生物量差异不显著(图 4)。

不同水深处理组之间苦草和穗花狐尾藻的生物量之比具有显著差异(表 2)。高水深组苦草生物量达到了穗花狐尾藻的 3.45 倍,显著高于其他两组(图 4)。中水深组苦草与穗花狐尾藻生物量之比(0.83)接近实验初始值(图中虚线所示)。低水深组苦草的优势度最低,苦草与穗花狐尾藻生物量之比为 0.42。

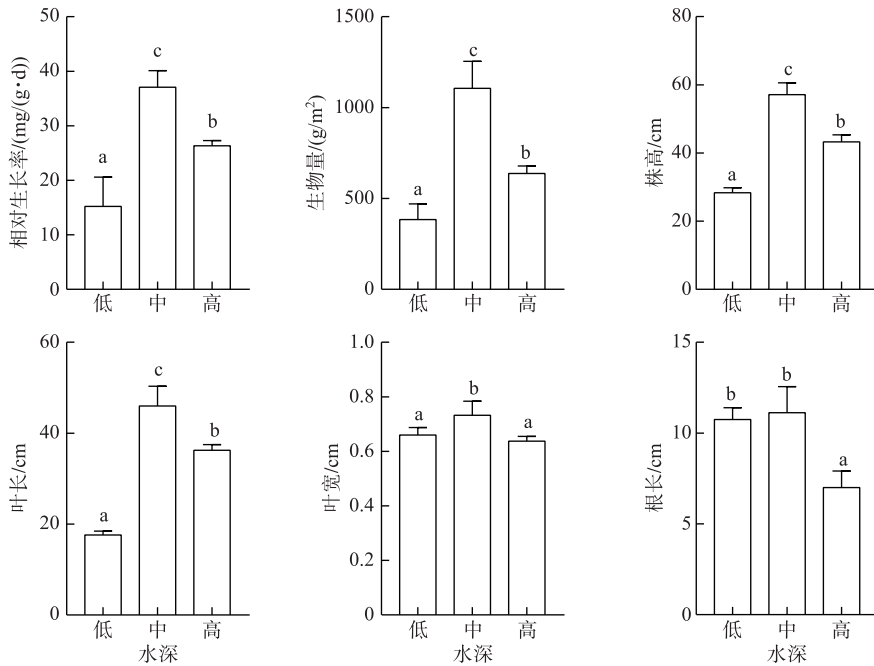


图 2 3 个水深处理组苦草的相对生长率、生物量、株高、叶长、叶宽和根长的比较 (数据为平均值±标准差; n=4, 不同字母代表差异显著 (P<0.05))

Fig.2 Comparisons of RGR, biomass, total height, leaf length, leaf width and root length of *V. natans* among three water depth treatments (Values represented Mean±SD; n=4, different letters indicated that differences were significant (P<0.05))

表 2 3 个水深处理组下 2 种沉水植物各项生长和形态指标的单因素方差分析结果

Tab.2 One-way ANOVA results of the growth and morphological indices of both submerged macrophytes among three water depth treatments

沉水植物指标	单因素方差分析		
	F 值	df 值	P 值
苦草相对生长率	36.876	2	<0.001
苦草生物量	44.254	2	<0.001
苦草株高	133.790	2	<0.001
苦草叶长	118.889	2	<0.001
苦草叶宽	8.103	2	0.010
苦草根长	18.849	2	0.001
穗花狐尾藻相对生长率	10.990	2	0.001
穗花狐尾藻生物量	31.140	2	0.002
穗花狐尾藻株高	32.148	2	<0.001
穗花狐尾藻茎长	35.580	2	<0.001
穗花狐尾藻节间距	9.525	2	0.006
穗花狐尾藻根长	8.166	2	0.009
总生物量	34.958	2	<0.001
苦草:穗花狐尾藻	4.644	2	0.041

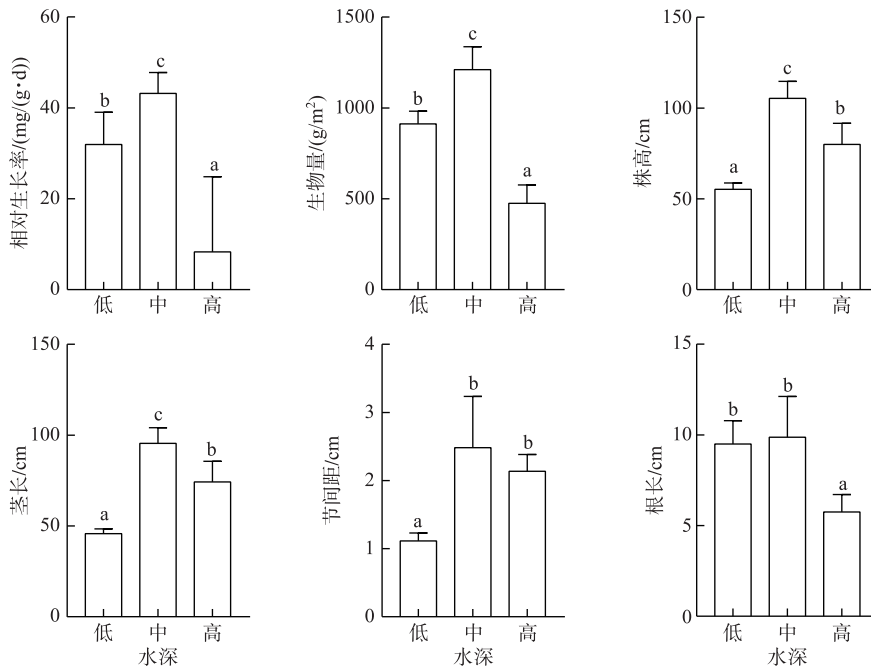


图3 3个水深处理组穗花狐尾藻的相对生长率、生物量、株高、茎长、节间长和根长的比较 (数据为平均值±标准差; n=4, 不同字母代表差异显著 (P<0.05))

Fig.3 Comparisons of RGR, biomass, total height, shoot length, internodal length and root length of *M. spicatum* among three water depth treatments (Values represented Mean ± SD; n=4, different letters indicated that differences were significant (P<0.05))

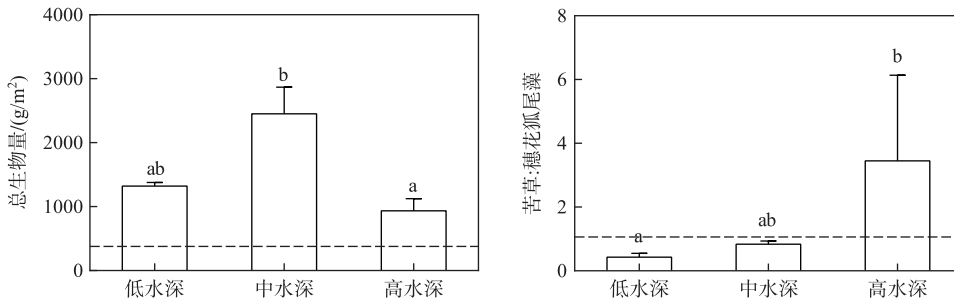


图4 3个水深处理组沉水植物的总生物量以及苦草和穗花狐尾藻的生物量比例的比较 (虚线表示初始值,数据为平均值±标准差; n=4, 不同字母代表差异显著 (P<0.05))

Fig.4 Comparisons of total macrophyte biomass and biomass ratio of *V. natans* to *M. spicatum* among three water depth treatments (The dash line indicated initial value, Values represented Mean±SD; n=4, different letters indicated that differences were significant (P<0.05))

3 讨论

本研究通过设置水深梯度,探讨混栽条件下水深变化对不同生长型的2种沉水植物——苦草和穗花狐尾藻——生长以及竞争格局的影响. 结果表明:在实验水池条件下,中水深组对2种植物的生长最为有利

(图2,图3);低水深组不利于苦草生长(图2),而高水深组则对穗花狐尾藻生长具有明显的抑制作用(图3)。

在水生态系统中,水深变化往往能够引起一系列水体理化条件的改变,如光照、溶解氧、悬浮物、CO₂和营养盐等^[28-29]。实验在太湖站实验水池内进行,水池无沉积物,水体无扰动,实验期间水体叶绿素a以及悬浮物浓度均较低。此外,在实验中没有发现3个水深处理组的营养盐有明显差异(表1)。因此,本实验中水深引起的光照变化可能是直接或间接影响2种沉水植物生长的最主要原因^[8-9,30-31]。

苦草作为底层的基生叶莲座型沉水植物,对于低光具有较强的耐受性^[16]。本实验中,中水深处理组苦草的相对生长率和生物量均最高(图2),说明在实验水池中,苦草生长的最适水深在1.5m左右。结果与其他学者的模拟实验和野外调查结论一致。如符辉等^[32]在洱海(透明度1.3m)进行的挂盆实验发现悬挂于1m水深处苦草的生物量显著高于2.4m水深处的苦草。Xiao等^[33]在梁子湖进行的水深(60~260cm)模拟实验发现,100~160cm水深是苦草的最适宜生长深度。顾燕飞等^[34]调查上海市曲阳公园湖泊(生态修复后)的苦草种群,也发现在透明度1~1.5m范围内,1m左右水深的苦草具有最强的种群更新能力。本实验中苦草在高水深组时的生长表现要好于低水深组(图2),这可能有两方面的原因。首先,低水深处理组较强的光照可能胁迫了苦草的生长。杨鑫等^[35]研究了水深梯度对苦草光合荧光特性的影响,结果发现0.6m水深处苦草的相对电子传输速率以及叶绿素a、叶绿素b、类胡萝卜素含量均显著低于深水处理组(2m),反映了0.6m水深处苦草的光合能力较弱。朱丹婷等^[36]的模拟实验表明苦草在228 μmol/(m²·s)辐照度下的生理活性明显低于其在97 μmol/(m²·s)辐照度时的生理活性。本实验中低水深组(0.5m)水体的平均光照强度约为536 μmol/(m²·s),10倍于高水深组(2.5m)(55 μmol/(m²·s))(图1),因此强光抑制可能是低水深组苦草生物量低于高水深组的原因之一。其次,低水深组穗花狐尾藻对苦草的竞争抑制也可能是另一个原因。闵奋力等^[20]研究了穗花狐尾藻和苦草的种间竞争关系,发现随着水体中穗花狐尾藻的增加,苦草幼苗和成株的分株数显著减少,表明穗花狐尾藻对苦草具有较强的竞争抑制作用。在本研究中,低水深组穗花狐尾藻生物量明显高于高水深组,其对空间和资源的竞争可能进一步导致了抑制苦草的生长。除了生物量之外,水深对苦草的形态也具有显著的影响。本实验中,高水深处理组苦草的株高和叶长明显高于低水深组,同时苦草的根长明显较短,但叶片宽度则对水深变化不敏感(图2)。类似的,顾燕飞等^[34]的野外调查和Li等^[10]的水深梯度实验也发现苦草叶长或株高随着水深增加而增加的现象。这些结果表明苦草在高水位胁迫下,会通过增加地上部分(叶片)的生物量分配,来获取更多的光资源,从而保证植株的资源利用效率。

穗花狐尾藻作为冠层型沉水植物,其光照需求要高于苦草^[37],大量研究表明低光照不利于穗花狐尾藻生物量的积累^[22,38]。本实验中,穗花狐尾藻在1.5m水深处(中水深组)的相对生长率和生物量均最高(图3),表明该深度同样是穗花狐尾藻的最适生长水深。而在此水深之外,相较于高水深,低水深环境更有利于穗花狐尾藻的生长(图3)。这与柏祥等^[38]在巢湖进行的水深原位试验结果一致,反映了透明度较高的水体更有利于穗花狐尾藻的生长,而高水深限制了穗花狐尾藻的生长。值得注意的是,除了光照之外,高水深处理组的溶解氧浓度(5.69 mg/L)也明显低于其他两个处理组(平均为10.11 mg/L)(表1)。以往的研究表明较低的溶解氧浓度可能会抑制沉水植物的生长^[39-40]。例如,微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus*)在超低溶解氧浓度(0.5 mg/L)下,体内的叶绿素、蛋白质含量和超氧化物歧化酶活性急剧下降,生长明显受到抑制^[40]。然而,在本实验中,考虑到高水深组的溶解氧浓度仍然高于5 mg/L,这个溶解氧水平是否足以对穗花狐尾藻生长产生抑制尚需进一步研究证实。在形态上,与苦草一样,高水深条件下穗花狐尾藻表现出了地上部分生物量增加,而地下部分减小的现象,即株高、茎长和节间距都较低水深组显著增加,而根长明显减小(图3)。这也与Strand等^[21]和Yang等^[41]的水深实验观察到的现象一致。因此,尽管光合补偿点较高,但是穗花狐尾藻较强的形态可塑性(如增加株高)可以在一定程度上维持其在弱光条件下的种群发展,这也解释了冠层型水草(如狐尾藻或者眼子菜属)能在光照条件极差的富营养水体(如太湖)中占优势的现象^[42]。

本实验中,水深变化影响了2种沉水植物的竞争格局,表现为苦草在沉水植物总生物量中的比例随着水深的增加而增加,穗花狐尾藻则相反(图4),研究结果与两种植物的光合特征和水深分布一致^[39,42-44]。而在实际的湖泊生态修复工程中,也经常发现当湖泊水位降低,水体光照条件改善后,冠层型的狐尾藻和眼子菜属植物会迅速成为优势种类,而力求恢复的关键种群,如刺苦草(*V. spinulosa*)往往难以发展^[16]。研究结果

表明水深不仅能够影响沉水植物的丰度,同时还可能影响沉水植物的群落结构.在我国富营养湖泊的生态修复中,通过调控水位恢复沉水植物时,水位的调控范围应充分考虑沉水植物的光合特征,在保证整个群落发展的同时最大化目标植物的竞争优势.

4 结论

1)在混栽条件下,2种沉水植物的生长对水深变化的响应不同.在实验水池中,中水深(1.5 m)对2种沉水植物的生长最有利.与之相比,低水深(0.5 m)不利于苦草生长,而高水深(2.5 m)则对穗花狐尾藻生长的抑制作用更大.

2)2种沉水植物在高水深条件下均表现出地上部分(叶长或茎长)增加,地下部分(根长)减少的形态响应特征.

3)随着水深的由高到低,苦草与穗花狐尾藻生物量之比逐渐增加.

5 参考文献

- [1] Wang H, Pang Y, Liu SB *et al.* Research progress on influencing of environmental factors on the growth of submerged macrophytes. *Acta Ecologica Sinica*, 2008, **28**(8): 3958-3968. DOI: 1000-0933(2008)08-3958-11. [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.]
- [2] Scheffer M, Hosper SH, Meijer ML *et al.* Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, **8**(8): 275-279. DOI:org/10.1016/0169-5347(93)90254-M.
- [3] Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M *et al.* The structuring role of submerged macrophytes in lakes. *Ecological Studies*, 1998, **131**: 427-441. DOI: 10.1007/978-1-4612-0695-8.
- [4] Stansfield JH, Perrow MR, Tench LD *et al.* Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish [-3pt] predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia*, 1997, **342-343**(1): 229-240. DOI: 10.1007/978-94-011-5648-6.
- [5] Maceina M, Bettoli P, Klussmann W *et al.* Effect of aquatic macrophyte removal on recruitment and growth of black crappies and white crappies in Lake Conroe, Texas. *North American Journal of Fisheries Management*, 1991, **11**(4): 556-563. DOI: 10.1577/1548-8675(1991)011.
- [6] Moss B. Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia*, 1990, **200-201**(1): 367-377.
- [7] Li P. Researchs on the relationships between periphytic algae, phytoplankton and *Vallisneria natans* [Dissertation]. Wuhan: Huazhong Agricultural University, 2012. [李佩. 附着藻类及浮游植物与苦草的相互关系研究[学位论文]. 武汉:华中农业大学, 2012.]
- [8] Middelboe AL, Markager S. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 1997, **37**(3): 553-568. DOI: 10.1046/j.1365-2427.1997.00183.x.
- [9] Chambers PA, Kaiff J. Depth distribution and biomass of submersed aquatic macrophyte communities in relation to Secchi depth. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 1985, **42**(42): 701-709.
- [10] Li L, Bonser SP, Lan Z *et al.* Water depth affects reproductive allocation and reproductive allometry in the submerged macrophyte *Vallisneria natans*. *Scientific Reports*, 2017, **7**(1): 16842. DOI: 10.1038/s41598-017-16719-1.
- [11] Li L, Lan Z, Chen J *et al.* Allocation to clonal and sexual reproduction and its plasticity in *Vallisneria spinulosa* along a waterdepth gradient. *Ecosphere*, 2018, **9**(1): e02070.10.1002/ecs2.2070.
- [12] Beklioglu M, Altinayar G, Tan CO. Water level control over submerged macrophyte development in five shallow lakes of Mediterranean Turkey. *Archiv für Hydrobiologie*, 2006, **166**(4): 535-556. DOI: 10.1127/0003-9136/2006/0166-0535.
- [13] Karl EH, Donald F, Steven G *et al.* Aquatic vegetation and largemouth bass population responses to water-level variations in Lake Okeechobee, Florida (USA). *Hydrobiologia*, 2005, **539**(1): 225-237. DOI: 10.1007/s10750-004-4876-1.
- [14] Geest GJV, Wolters H, Roozen FCJM *et al.* Water-level fluctuations affect macrophyte richness in floodplain lakes. *Hydrobiologia*, 2005, **539**(1): 239-248. DOI: 10.1007/s10750-004-4879-y.
- [15] Li DH, Yang S, Fang T *et al.* Recovery of aquatic macrophytes by use of water level regulation method in eutrophicated lakes—A case study of Wuli Lake, Wuxi city. *Environmental Science & Technology*, 2008, **31**(12): 59-62. [李敦海, 杨

- 劭, 方涛等. 水位调控法恢复富营养化水体沉水植物技术研究——以无锡五里湖为例. *环境科学与技术*, 2008, **31**(12): 59-62.]
- [16] Yu JL, Liu ZW, Li KY *et al.* Restoration of shallow lakes in subtropical and tropical China: response of nutrients and water clarity to biomanipulation by fish removal and submerged plant transplantation. *Water*, 2016, (8). DOI: 10.3390/w8100438.
- [17] Liu ZW, He H, Hu JR *et al.* Successful restoration of a tropical shallow eutrophic lake: strong bottom-up but weak top-down effects recorded. *Water Research*, 2018, **146**(2018): 88-97. DOI:org/10.1016/j.watres.2018.09.007.
- [18] Chambers PA, Prepas EE. Competition and coexistence in submerged aquatic plant communities: the effects of species interactions versus abiotic factors. *Freshwater Biology*, 2010, **23**(3): 541-550. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1990.tb00293.x.
- [19] Gao F, Zhang YM, Fei Y *et al.* Growth and photosynthetic fluorescence characteristics responses of four submersed macrophytes to rising water level. *Journal of Ecology & Rural Environment*, 2017, **33**(4): 341-348. [高汾, 张毅敏, 杨飞等. 水位抬升对4种沉水植物生长及光合特性的影响. *生态与农村环境学报*, 2017, **33**(4): 341-348.]
- [20] Min FL, Zuo JC, Liu BY *et al.* Competition between *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria natans* (Lour.) Hara at different growth stages. *Plant Science Journal*, 2016, **34**(1): 47-55. DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2016.10047. [闵奋力, 左进城, 刘碧云等. 穗状狐尾藻与不同生长期苦草种间竞争研究. *植物科学学报*, 2016, **34**(1): 47-55.]
- [21] Strand JA, Weisner SEB. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Ecology*, 2001, **89**(2): 166-175. DOI: 10.1046/j.1365-2745.2001.00530.x.
- [22] Ge FJ, Liu BY, Lu ZY *et al.* Effects of light intensity on growth and phenolic contents of *Myriophyllum spicatum*. *Environmental Science & Technology*, 2012, **35**(3): 30-34. [葛芳杰, 刘碧云, 鲁志营等. 穗状狐尾藻生长及酚类物质含量对光照强度的响应研究. *环境科学与技术*, 2012, **35**(3): 30-34.]
- [23] Liu WL, Hu WP, Chen YG *et al.* Temporal and spatial variation of aquatic macrophytes in west Taihu Lake. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, **27**(1): 159-170. DOI: 1000-0933(2007)01-0159-12. [刘伟龙, 胡维平, 陈永根等. 西太湖水生植物时空变化. *生态学报*, 2007, **27**(1): 159-170.]
- [24] Jin XC, Tu QY eds. Lake eutrophication investigation specification: The second edition. Beijing: China Environmental Science Press, 1990. [金相灿, 屠清瑛. 湖泊富营养化调查规范(第二版). 北京: 中国环境科学出版社, 1990.]
- [25] Langhans RW, Tibbitts TW. Plant growth chamber handbook. 1997. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1998.149-7.x.
- [26] Zhang YL, Qin BQ, Chen WM *et al.* Analysis on distribution and variation of beam attenuation coefficient of Taihu Lake's water. *Advances in Water Science*, 2003, **14**(4): 447-453. [张运林, 秦伯强, 陈伟民等. 太湖水体光学衰减系数的分布及其变化特征. *水科学进展*, 2003, **14**(4): 447-453.]
- [27] Li K, Liu Z, Gu B. Compensatory growth of a submerged macrophyte (*Vallisneria spiralis*) in response to partial leaf removal: effects of sediment nutrient levels. *Aquatic Ecology*, 2010, **44**(4): 701-707. DOI: 10.1007/s10452-009-9308-x.
- [28] Havens KE, Sharfstein B, Brady MA *et al.* Recovery of submerged plants from high water stress in a large subtropical lake in Florida, USA. *Aquatic Botany*, 2003, **78**(2004): 67-82. DOI: 10.1016/j.aquabot.2003.09.005.
- [29] Özen A, Karapinar B, Kucuk I *et al.* Drought-induced changes in nutrient concentrations and retention in two shallow Mediterranean lakes subjected to different degrees of management. *Hydrobiologia*, 2010, **646**(1): 61-72. DOI: 10.1007/s10750-010-0179-x.
- [30] Hudon C, Lalonde S, Gagnon P. Ranking the effects of site exposure, plant growth form, water depth, and transparency on aquatic plant biomass. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 2000, **57**(S1): 31-42.
- [31] Søndergaard M, Phillips G, Hellsten S *et al.* Maximum growing depth of submerged macrophytes in European lakes. *Hydrobiologia*, 2013, **704**(1): 165-177. DOI: 10.1007/s10750-012-1389-1.
- [32] 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.]
- [33] Xiao KY, Yu Dan, Wu ZH. Differential effects of water depth and sediment type on clonal growth of the submersed macrophyte *Vallisneria natans*. *Hydrobiologia*, 2007, **589**(1): 265-272. DOI: 10.1007/s10750-007-0740-4.
- [34] Gu YF, Wang J, Wang J *et al.* Morphological response and growth strategy of the submerged macrophyte *Vallisneria natans* under different water depths. *J Lake Sci*, 2017, **29**(3): 654-661. DOI: 10.18307/2017.0314. [顾燕飞, 王俊, 王洁等.]

- 不同水深条件下沉水植物苦草的形态响应和生长策略. 湖泊科学, 2017, **29**(3): 654-661.]
- [35] Yang X, Sun SY, Bai X *et al.* Influences of water depth gradient on photosynthetic fluorescence characteristics of *Vallisneria natans*. *J Lake Sci*, 2014, **26**(6): 879-886. DOI: 10.18307/2014.0610. [杨鑫, 孙淑云, 柏祥等. 水深梯度对苦草 (*Vallisneria natans*) 光合荧光特性的影响. 湖泊科学, 2014, **26**(6): 879-886.]
- [36] Zhu DT, Li MH. Effects of environmental factors and their interaction on *Vallisneria natans* by orthogonal test. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(23): 6451-6459. [朱丹婷, 李铭红, 乔宁宁. 正交试验法分析环境因子对苦草生长的影响. 生态学报, 2010, **30**(23): 6451-6459.]
- [37] Su WH, Zhang GF, Zhang YS *et al.* Photosynthetic characteristics of five submerged macrophytes. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, **28**(4): 391-395. DOI: 1000-3207(2004)04-0391-05. [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.]
- [38] Bai X, Chen KN, Ren KX *et al.* Effect of growth of *Myriophyllum* on nitrogen and phosphorus in sediments under different water depth conditions. *Ecology and Environmental Sciences*, 2011, **20**(6): 1086-1091. DOI: 1674-5906(2011)06-07-1086-06. [柏祥, 陈开宁, 任奎晓等. 不同水深条件下狐尾藻生长对沉积物氮磷的影响. 生态环境学报, 2011, **20**(6): 1086-1091.]
- [39] Li KY, Liu ZW, Wang CZ *et al.* Effect of low dissolved oxygen on the growth of *Vallisneria spiralis*. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 2006, **15**(5): 670-673. DOI: 1004-8227(2006)05-0670-04. [李宽意, 刘正文, 王春忠等. 低溶解氧对苦草生长的影响. 长江流域资源与环境, 2006, **15**(5): 670-673.]
- [40] You H. Study on the ecological adaptiveness of five submerged macrophytes to eutrophic water [Dissertation]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2006. [游灏. 五种沉水植物对富营养化水体的生态适应性研究 [学位论文]. 南京: 南京农业大学, 2006.]
- [41] Yang Y, Yu D, Li Y *et al.* Phenotypic plasticity of two submersed plants in response to flooding. *Journal of Freshwater Ecology*, 2004, **19**(1): 69-76. DOI: 10.1080/02705060.2004.9664514.
- [42] Wang Q, Zhou XD, Luo JH *et al.* Remote sensing monitoring and analysis of dominant species of submerged vegetation in Taihu Lake over last 30 years. *Water Resources Protection*, 2016, **32**(5): 123-129. [王琪, 周兴东, 罗菊花等. 近30年太湖沉水植物优势种遥感监测及变化分析. 水资源保护, 2016, **32**(5): 123-129.]
- [43] Xiong F, Li WC, Pan JZ *et al.* Distribution and community structure characteristics of submerged macrophytes in Lake Fuxian, Yunnan Province. *Acta Botanica Yunnanica*, 2006, **28**(3): 277-282. DOI: 0253-2700(2006)03-277-06. [熊飞, 李文朝, 潘继征等. 云南抚仙湖沉水植物分布及群落结构特征. 云南植物研究, 2006, **28**(3): 277-282.]
- [44] 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.]