

不同 N、P 浓度条件下竹叶眼子菜的生理反应

王 斌, 李 伟

(中国科学院武汉植物研究所水生植物生物学实验室, 武汉 430074)

摘要:比较研究了不同氮、磷浓度条件(分别对应于寡营养、中营养、富营养和超富营养 4 种水质状况)培养下竹叶眼子菜的可溶性糖含量、生物量、SOD 和 POD 活性以及 ATPase 活性变化。在对照(寡营养)中生长的竹叶眼子菜的可溶性糖含量、生物量明显高于其他 3 组不同氮、磷浓度的处理;试验期间, SOD 和 ATPase 的活性一般表现为先上升再下降的格局, POD 则相反; SOD 活性在第 1 周内上升, 对照条件下活性最小; POD 活性在前 2 周内下降, 对照条件下下降幅度最小; 叶绿体 Mg^{2+} -ATPase 活性在前 3 周内呈现上升格局, 对照条件下表现出较低的活性, 线粒体 Mg^{2+} -ATPase 活性在前 2 周出现上升格局, 对照条件下该酶活性较低, 但其峰值在第 3 周出现; 叶绿体和线粒体 Ca^{2+} -ATPase 活性在前 2 周均呈现上升趋势, 超富营养条件下该酶活性最大, 且酶活性一般呈现随着氮、磷浓度升高而升高的格局。试验表明竹叶眼子菜比较适合寡营养和中营养水质条件, 氮、磷浓度的升高将影响其生理功能, 过高的营养条件对竹叶眼子菜是一种胁迫, 可抑制其生长。竹叶眼子菜对氮、磷浓度变化虽有一定耐性, 但耐性会随时间延长而变弱。

关键词: 竹叶眼子菜; 生理反应; 富营养; 胁迫; 耐性

Physiological Reactions of *Potamogeton malaianus* to Different N and P Concentrations in the Growth Medium

WANG Bin, LI Wei (Laboratory of Aquatic Plant Biology, Wuhan Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China). *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10): 1616~1621.

Abstract: The soluble sugar contents, biomass and the activities of superoxide dismutase (SOD), peroxidase (POD) and ATPase of *Potamogeton malaianus* cultured in media with different N and P concentrations corresponding to oligo-, meso-, ertro- and hypertrophic conditions respectively were analysed. *P. malaianus* in the control experiment (oligotrophic) had significantly higher soluble sugar content and biomass than those in other different N and P treatments. In general, the activities of SOD and ATPase increased first and decreased later during the experiment, while that of POD showed a contrary pattern. SOD activities increased in the first week while POD activities decreased in the first two weeks, and plants from the control experiment had the smallest changes of activities. The activities of chloroplast and mitochondria Mg^{2+} -ATPase showed rising patterns during the first three and two weeks respectively, and plants from the control experiment had lower activities, while mitochondria Mg^{2+} -ATPase showed the highest activities in the third week. Both Ca^{2+} -ATPase activities of chloroplast and mitochondria increased in the first two weeks. The plants from the hypertrophic condition had the highest activities, and the activities increased with increased N and P concentrations in general. The results indicated that *P. malaianus* was more preferable to oligo- and mesotrophic waters, the raised N and P concentrations were a stress to *P. malaianus*, and could affect its physiological functions and restrain its growth. Although *P. malaianus* could resist the changes of N and P concentrations to some extent, its tolerance gradually weakened as time went on.

基金项目:中国科学院生命科学与生物技术创新青年科学家小组资助项目;中国科学院“百人计划”资助项目;中国科学院武汉植物研究所所长基金资助项目(33015105)

收稿日期:2000-12-28 **修稿日期:**2002-04-22

作者简介:王 斌(1973~),女,重庆人,硕士。主要从事水生植物生理生态学研究。

Key words: *Potamogeton malaianus* Mig.; physiological reaction; eutrophication; stress; tolerance
文章编号:1000-0933(2002)10-1616-06 中图分类号:Q948.8 文献标识码:A

随着水体富营养化的发展,水生植被特别是沉水植物衰退和消失的现象在世界范围内普遍出现^[1]。在我国长江中下游的湖泊中,如武汉东湖,20 世纪 60 年代沉水植被覆盖了 60% 以上的水面。到了 90 年代,主要湖区沉水植物已基本消失^[2]。尽管水体富营养化对沉水植被的影响已经被广泛认识^[3],但富营养化过程中沉水植被退化的原因在已有的报道中看法不一。目前许多研究表明富营养化可能对沉水植物有直接和间接的影响^[4],但关于氮、磷浓度变化对沉水植物生理反应的影响的报道很少。鉴于氮、磷等营养物质的增加在水体富营养化过程中所起的重要作用^[5],研究不同氮、磷浓度条件下沉水植物发生的生理生化和形态变化,对于认识沉水植被衰退的机理、建立沉水植物耐富营养化的综合评价指标,从而指导沉水植被的恢复重建具有重要意义。

可溶性总糖是光合产物,主要包括葡萄糖、蔗糖、果糖等,是能量的储存者和参与新陈代谢的重要底物,也是植物合成其他有机物的起始物质^[6]。超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)是酶促防御系统的重要保护酶,能清除生物体内不断产生的自由基,维持代谢平衡,保护膜结构,从而使植物体能在一定程度上忍耐、减缓或抵抗逆境胁迫^[7]。ATPase 能在催化 ATP 水解或合成的同时驱动质子跨膜运转^[8],是磷酸化与电子传递之间偶联的物质联系^[6]。叶绿体和线粒体分别通过光合磷酸化和氧化磷酸化合成 ATP^[9]。Mg²⁺-ATPase 与能量代谢关系密切^[10]。Ca²⁺-ATPase 是重要的转运系统之一,参与控制胞内 Ca²⁺ 浓度, Ca²⁺ 是细胞内的第二信使,细胞内 Ca²⁺ 浓度变化可以调节许多生理、生化过程^[11]。它们都是植物体中非常重要的物质,在植物新陈代谢过程中起着十分重要的作用,它们的活性或含量直接受植物体生长条件和环境的影响,同时其变化又能显示植物体对环境变化的反应。

竹叶眼子菜(*Potamogeton malaianus* Miq.)是眼子菜科(Potamogetonaceae)多年生沉水草本,我国南北各省的湖泊、池塘等静、流水水体中均有分布^[12]。可生长在从贫营养到富营养的各类水体中,对水化状况有着较宽的耐受范围^[13],是研究富营养化对沉水植物影响的好材料。

1 材料与方法

1.1 研究材料 竹叶眼子菜 2000 年 5 月采自中国科学院武汉植物研究所水生植物种质资源圃中,在水箱中进行营养繁殖,最后实验材料均来自于同一基株。9 月 8 日移栽。

1.2 实验设计 选用株高为 15cm 左右,鲜重大约 1g 并具根的竹叶眼子菜,移栽到长 20cm、宽 10cm、高 28cm 的无色玻璃水缸中。缸底加入 5cm 厚的东湖底泥(从东湖边采回后阳光曝晒两周,混合均匀),上面铺 2cm 厚的细沙。每缸定植 10 株。培养液参照文献^[14],略作修改,如表 1。

用蒸馏水配制以上培养液,然后分别加入不同量的 NH₄NO₃ 和 NaH₂PO₄ 配成 3 种不同的 N、P 浓度,参照东湖富营养化评价标准^[5],使 3 种培养液的 NH₄NO₃-N 和 PO₄-P 的每升含量分别达到中、富、重富营养的标准。以培养液中不加 NH₄NO₃ 和 NaH₂PO₄ 为对照,3 种 N、P 浓度分别以 C1、C2、C3 表示(见表 2),每种浓度 3 个重复。培养液每天更换一半,使缸中培养液的浓度维持不变。将其放置于光照培养箱中培养,温度为 25℃,每天光照 14h^[15],照度为 3720lx。8:30 取样,取第 2 至第 10 片全展叶,取样间隔为 7d。

1.3 检测方法 叶绿体 ATPase 活性测定参照黄卓辉的方法^[16];叶绿素含量测定用 Arnon 法;线粒体 ATPase 活性测定参照 Serlin 等的方法;蛋白质含量测定用考马斯亮蓝 G250 法;测定超氧化物歧化酶活性用罗广华的方法^[18];测定过氧

表 1 培养液的配方和化学成分
Table 1 Chemical composition and formulation of culture solution

化学成分 Chemical composition		配方 Formulation	
参量 Composition	浓度 Concentration (mg/L)	试剂 Reagent	数量 Concentration (mg/L)
Ca	60.0	CaCl ₂	69.2
Mg	10.1	MgSO ₄ · 7H ₂ O	102.3
Na	16.8	Na ₂ SO ₄	52.0
K	6.1	K ₂ SO ₄	13.6
DIC	21	CaCO ₃	87.5
SO ₄	82.5		
Cl	44.2		

化物酶活性用愈创木酚法;可溶性总糖含量用蒽酮法测定^[19]。每次测定重复 3 次,取平均值。试验结束时,将竹叶眼子菜所有的根、茎、叶均收集起来,洗净后迅速用纱布擦干测量鲜重(FW),在恒温烘箱中 60℃烘 24h,然后测生物量(即干重,DW)。

2 结果与分析

2.1 不同 N、P 浓度下竹叶眼子菜的可溶性糖含量及生物量

结果如图 1。对照的可溶性糖含量逐渐升高,15d 以后一直保持高含量;C1、C2 处理下,可溶性糖含量在第 8 天左右略有升高,然后逐渐下降,到 22d 下降到最低点;C3 处理下,可溶性糖含量一直下降,22d 左右到最低点。在第 29 天对照的可溶性糖含量分别是 C1、C2、C3 处理的 5.8、3.7 和 6.0 倍,统计检验表明均达到极显著水平($P<0.01$)。从图中可以看出,试验结束时(第 29 天)对照的生物量(干重)明显高于 C1、C2、C3 处理的生物量($P<0.05$)。随着培养液中 N、P 浓度的升高,生物量呈下降的趋势,在 C1、C2、C3 处理的生物量分别是对照的 95.09%、84.74%、84.59%。对照和处理的干重与鲜重之比(DW:FW)分别是 11.07%、9.2%、10.32%、10.47%。

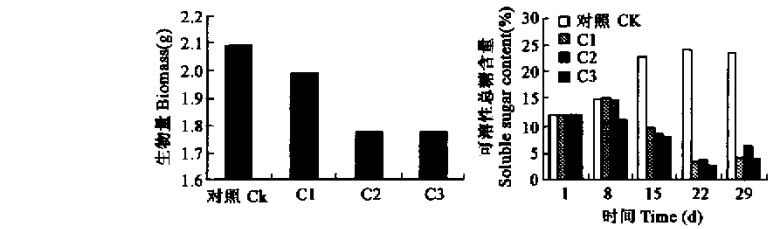


图 1 不同 N、P 浓度的培养液处理下竹叶眼子菜的生物量和可溶性糖含量

Fig. 1 Biomass and soluble sugar contents of *Potamogeton malaianus* in different N and P concentration culture solutions

2.2 不同 N、P 浓度处理下竹叶眼子菜的 SOD、POD 活性

结果见图 2。对照和处理组在移栽后 SOD 活性均有一个先升高,再下降的趋势。但在第 1 天即移栽不到 24h,对照的活性是其它 3 组处理的 2 倍左右;到第 8 天,对照和 3 组处理的活性都有一个明显的上升,其中 C2、C3 两组升高最快,分别是第 1 天的 4.26 和 4.7 倍,对照上升幅度最小,只有 1.54 倍;第 8 天之后,活性又开始逐渐下降;到第 15 天,对照中 SOD 活性已经回落到跟第 1 天差不多的水平,此后活性保持基本不变;其它 3 组到第 22 天时活性也开始较稳定,但总的来说活性仍然分别比第 1 天高出 1 倍多。从 POD 活性变化看,对照和各个处理均表现为略有下降,然后回升的过程。统计学检验显示对照和不同 N、P 处理的 3 组材料 POD 活性的变化没有明显差异($P>0.05$)。

2.3 不同 N、P 浓度处理下竹叶眼子菜叶绿体和线粒体的 Mg^{2+} -ATPase、 Ca^{2+} -ATPase 活性

叶绿体 Mg^{2+} -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase、线粒体 Mg^{2+} -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 的活性变化分别见图 3 和图 4。在对照和 3 种处理条件下,这些酶的活性在试验期间都基本上呈现出先由低逐渐升高然后再下降的趋势。对照的叶绿体和线粒体 Mg^{2+} -ATPase 活性高峰值均高于其它 3 组,且高峰值出现较晚。在图 4 中,到第 22 天,对照的线粒体 Mg^{2+} -ATPase 活性开始显著下降,而 C1、C2、C3 三组处理的线粒体 Mg^{2+} -ATPase 活性趋于稳定;第 29 天时对照和 3 组处理的线粒体 Mg^{2+} -ATPase 活性分别是第 1 天的 1.38 倍、1.57 倍、1.54 倍、6.72 倍,N、P 含量最高的 C3 处理的活性上升最高。从图中可看出对照和其它 3 组处理的叶绿体 Ca^{2+} -ATPase 活性在第 7 至第 22 天中均升高,C3 处理明显高于其它 3 组;第 22 天后活性迅速下降,到第 29 天时活性已分别低于第 1 天各组的活性。

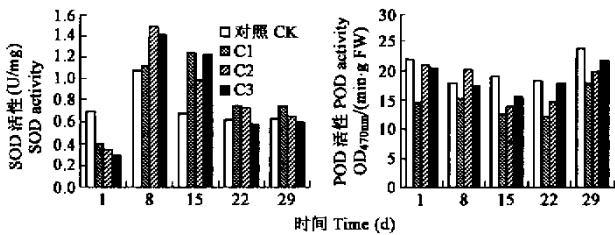


图 2 不同 N、P 浓度的培养液处理下竹叶眼子菜的 SOD 和 POD 活性

Fig. 2 SOD and POD activities of *Potamogeton malaianus* in different N and P concentration culture solutions

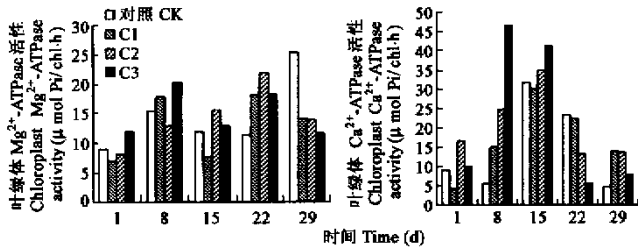


图 3 不同 N、P 浓度的培养液处理下竹叶眼子菜的叶绿体 Mg^{2+} -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 活性

Fig. 3 Chlorophyll Mg^{2+} -ATPase and Ca^{2+} -ATPase activities of *Potamogeton malaianus* in different N and P concentration culture solutions

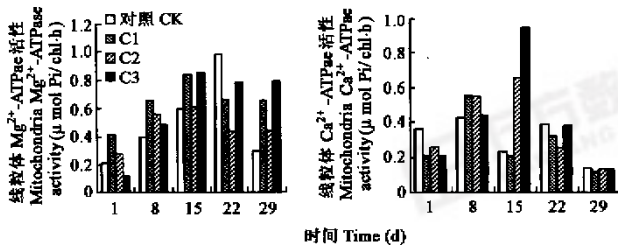


图 4 不同 N、P 浓度的培养液处理下竹叶眼子菜的线粒体 Mg^{2+} -ATPase 和 Ca^{2+} -ATPase 活性

Fig. 4 Mitochondria Mg^{2+} -ATPase and Ca^{2+} -ATPase activities of *Potamogeton malaianus* in different N and P concentration culture solutions

3 讨论

沉水植物对富营养化的反应机理一直存在分歧。部分研究者认为沉水植物对富营养化的敏感性受水透明度和植物生长型的影响,而不受水体中氮、磷浓度变化所直接引起的生理反应的影响^[20, 21]。另一些学者则认为光衰减和生长型并不能完全解释目前所观察到的沉水植物的衰退,在种水平上的相互作用,例如种间竞争、与附植生物的竞争、散布策略以及生理和生活周期的差别等均对富营养化过程中沉水植物的消长动态产生重要影响^[22]。

许多实验已证明沉水植物生长所需的 N、P 和微量元素主要通过根系吸收, Ca 、 Na 、 K 、 SO_4 和 Cl 主要是地上部分吸收的^[15]。本实验的培养液中加入了足够、等量的 Ca 、 Na 、 K 、 SO_4 和 Cl , 底质营养丰富。测定结果中,对照的蔗糖含量高于移栽前,且明显高于其它处理,可见本实验提供的底质和对照的培养液是适于竹叶眼子菜生长需要的。另一方面,淡水对输入的任何营养或酸性物质都高度敏感,水体中 N、P 浓

度的改变可引起 pH、离子强度和营养状况发生变化。水体 pH 通过影响磷酸根离子和金属阳离子的合成和螯合而直接影响沉水植物对磷酸盐和金属离子的利用以及氮的供给和形成。另外, pH 的变化会通过改变培养液中的 DIC(CO_3^{2-} 、 HCO_3^- 、 H_2CO_3 、游离 CO_2) 的平衡而间接影响沉水植物的新陈代谢和生长发育^[23]。本实验中随着 N、P 浓度的升高, 培养液的 pH 从 8.3 下降到 7.8, 影响了营养物质的吸收与利用, 使异化作用大于同化作用, 出现了随着处理时间的延长和 N、P 浓度的增加可溶性总糖含量剧烈下降, 生物量下降的结果。这与穗花狐尾藻也能在底质 N、P 丰富, 但水体贫营养的系统中保持高的生长率^[24], 以及 Mantai and Newton^[25] 关于如果底质营养丰富, 随着水体中 N、P 浓度的升高, 穗花狐尾藻的根和枝条的生长都明显减少的报道, 和稻受淹胁迫后叶鞘可溶性糖含量下降的报道^[26] 的结果是一致的。可见水体中较高的 N、P 浓度对竹叶眼子菜来说, 与盐胁迫、环境污染物胁迫一样是一种逆境胁迫, 影响其正常生理活动。

大量研究表明, 植物在逆境胁迫中, 细胞内固有的自由基代谢平衡被破坏而促进自由基的产生。过量自由基的毒害之一是引发或加剧膜脂过氧化作用, 造成细胞膜系统损伤, 干扰植物细胞的光合、呼吸及其他代谢过程, 严重时会导致植物细胞死亡^[7]。SOD、POD 是酶促防御系统重要保护酶。正常情况下, 植物体内 SOD 活性维持一定水平, 以去除不断产生的自由基, 使植物体内 SOD 活性和活性氧含量达成一定平衡关系。POD 则对维持 IAA 库源平衡和清除植物体内产生的有毒物质(如过氧化氢)有重要意义^[27]。本实验开始后, 抗逆机制被启动, 不同 N、P 浓度的培养液处理下竹叶眼子菜的 SOD 活性逐渐升高, 清除细胞体内活性氧能力提高, 保护膜的正常结构和功能, 以抵抗逆境胁迫。但随着时间延长, 胁迫使生长受到抑制, 其 SOD 活性又有下降。同时 POD 活性也略有下降, 然后回升。说明在培养液中 N、P 浓度升高的处理下, 竹叶眼子菜具有一定的抵抗逆境胁迫、适应环境的能力, 但长期胁迫使生长受抑制, 抗逆性能也会受到抑制。

ATPase 在活细胞中起着能量转换作用。叶绿体和线粒体分别是细胞中进行光合作用和呼吸作用的场所, 叶绿体类囊体膜和线粒体内膜上都存在 ATPase, 且结构和功能十分相似。其中 Mg^{2+} -ATPase 具有质子泵作用, 该酶可以水解 ATP 并耦联 H^+ 向类囊体膜内运输^[9]。 Ca^{2+} -ATPase 参与控制胞内 Ca^{2+} 浓度, 当外界的刺激引起细胞内 Ca^{2+} 浓度升高, 直接或间接活化一定的靶酶, 产生相应的生理生化过程, 同时又对 Ca^{2+} -ATPase 产生反馈作用, 活化 Ca^{2+} -ATPase, 增加的 Ca^{2+} 又被泵出, Ca^{2+} 又恢复静息水平状态。如果增加的 Ca^{2+} 不能被及时排出, 延长了高浓度 Ca^{2+} 的停留时间, 能引起 Ca^{2+} 中毒, 干扰细胞能量代谢系统和许多生理功能, 将导致细胞死亡^[28]。从测定的叶绿体 Mg^{2+} -ATPase、线粒体 Mg^{2+} -ATPase、叶绿体 Ca^{2+} -ATPase、线粒体 Ca^{2+} -ATPase 活性变化来看, 对照的叶绿体 Mg^{2+} -ATPase 高于重富营养处理, 叶绿体 Ca^{2+} -ATPase、线粒体 Ca^{2+} -ATPase 活性低于重富营养处理。这可能是重富营养处理条件下, 高浓度 N、P 的胁迫活化了 Ca^{2+} -ATPase, 使其叶绿体、线粒体 Ca^{2+} -ATPase 活性显著升高, 以维持其胞内 Ca^{2+} 稳定, 防止细胞受伤害, 因此影响了光合作用和呼吸作用, 使其呼吸作用比对照和其他处理强烈, 分解较多的光合产物、释放更多能量进行离子运输维持正常渗透压和信号转导等, 从而抵抗高浓度 N、P 胁迫。长时间胁迫抑制了生长, 抗逆性能下降, Ca^{2+} -ATPase 活性也下降。可见高浓度 N、P 会影响竹叶眼子菜的叶绿体和线粒体的生理功能, 阻碍新陈代谢; 同时竹叶眼子菜的叶绿体和线粒体又能通过调节一系列生理生化过程, 适应一定程度内 N、P 浓度的变化, 但这种适应会随着胁迫时间的延长而使其生理调节功能受抑制。

竹叶眼子菜在富营养条件下的生理指标变化一方面表明水体中氮、磷的浓度变化直接引起了其生理变化, 进而影响其生长发育, 沉水植物对富营养具有生理方面的敏感性; 另一方面也说明竹叶眼子菜对水体富营养有一定耐受性, 即沉水植物对富营养的抗逆性。在富营养胁迫下, 即使在 N、P 浓度达到超富营养的水平, 表现上看竹叶眼子菜仍生长良好。可见, 只要光照、温度、营养等条件满足, 竹叶眼子菜可以长期耐受超富营养水平 N、P 浓度的胁迫。但水体中较高的 N、P 浓度已经影响到了竹叶眼子菜的生理活动, 在高浓度营养的胁迫下, 竹叶眼子菜能否在进行基本的代谢以外仍能完成正常的生活史需要进一步的研究。

参考文献

- [1] Melzer A. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia*, 1999, **395/396**: 181~190.
- [2] 陈宜瑜, 徐培. “邪恶四重奏” of inland waters in China——impact of human activities on the loss of biodiversity. *Acta Hydrobiologica Sinica* (in Chinese)(水生生物学报), 1996, **20**(suppl.): 6~21.

- [3] Middleboe A L and Markager S. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 1997, **37**: 553~568.
- [4] Schmieder K. Littoral zone - GIS of Lake Constance; a useful tool in lake monitoring and autecological studies with submersed macrophytes. *Aquatic Botany*, 1997, **58**: 333~346.
- [5] Shen Y F (沈 钰芬), Zhang Z S (章宗涉). Water pollution biology. In: Liu J K (刘建康) ed. *Advanced Hydrobiology* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1999. 305~338.
- [6] Pan R C (潘瑞炽), Dong Y D (董愚得). *Plant Physiology* (in Chinese). High Education Press, 1979.
- [7] Chen S Y (陈少裕). Injury of membrane lipid peroxidation to plant cell. *Plant Physiology Communication* (in Chinese) (植物生理学通讯), 1991, **27**(2): 84~90.
- [8] Wang Y Z (王延枝). The advance of the study of membrane H^+ -ATPase in plant cell. *Progress in Biochemistry and Biophysics* (in Chinese) (生物化学与生物物理进展), 1989, **16**(6): 438~441.
- [9] Ren H M (任汇淼), Wei J M (魏家绵), Shen Y G (沈允钢). Progress in the study on structure, function and regulation of chloroplast ATP synthase. *Plant Physiology Communication* (in Chinese) (植物生理学通讯), 1994, **30**(3): 161~169.
- [10] Du Z Y (杜子云), Ma Z P (马正平), Li Y Z (李有则). Role of Mg^{2+} in the activation of chloroplast membrane bound H^+ -ATPase in the light. *Acta Biochemica et Biophysica Sinica* (in Chinese) (生物化学与生物物理学报), 1988, **20**(5): 510~519.
- [11] Zhang W H (章文华), Chen Y H (陈亚华), Liu Y L (刘友良). Calcium action in signal transduction in plant cells under salt stress. *Plant Physiology Communication* (in Chinese) (植物生理学通讯), 2000, **36**(2): 146~152.
- [12] Sun X Z (孙祥钟) ed. *Flora of China* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1992. 60~62.
- [13] Pu Y H (蒲云海), Li W (李伟). Ecological studies on *Potamogeton malaianus* Miq. in China. *Journal of Wuhan Botanical Research* (in Chinese) (武汉植物学研究), 1999, **17**(suppl.): 65~72.
- [14] Smart R M and Barko J W. Laboratory culture of submersed freshwater macrophytes on natural sediments. *Aquatic Botany*, 1985, **21**: 251~263.
- [15] Barko J W. The growth of *Myriophyllum spicatum* L. in relation to selected characteristics of sediment and solution. *Aquatic Botany*, 1983, **15**: 91~103.
- [16] Huang Z H (黄卓辉). Detection of the ATPase activity in chloroplast coupling factor. In: Xie Y L (薛应龙) ed. *Handbook of Plant Physiology Experiment* (in Chinese). Shanghai: Shanghai Science Press, 1985. 111~115.
- [17] Li L (李琳), Jiao X Z (焦新之). Detection of protein using coomassia brilliant blue G-250 method. In: Tang Z C (汤章城) ed. *Manual of Modern Plant Physiology Experiment* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1999. 392~394.
- [18] Luo G H (罗广华), Wang A G (王爱国). Detection of SOD activity. In: Tang Z C (汤章城) ed. *Manual of Modern Plant Physiology Experiment* (in Chinese). Beijing: Science Press, 1999. 314~315.
- [19] Zhang Z L (张志良). *Manual of Plant Physiology Experiment* (in Chinese). Beijing: High Education Press, 1990. 154~162.
- [20] Chamber P A and Kalff J. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. I. *in situ* experiments. *Journal of Ecology*, 1987, **75**: 611~619.
- [21] Chamber P A. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. II. *in situ* observations. *Journal of Ecology*, 1987, **75**: 621~628.
- [22] Lehmann A and Lachavanne J B. Changes in the water quality of Lake Geneva indicated by submerged macrophytes. *Freshwater biology*, 1999, **42**: 457~466.
- [23] Pieterse A H and Murphy K J. Aquatic Weed; The ecology and management of nuisance aquatic vegetation. *Oxford University Press*, 1993. 38~73.
- [24] Best M D and Mantai K E. Growth of *Myriophyllum*; sediment or lake water as the source of nitrogen and phosphorus. *Ecology*, 1978, **59**: 1075~1080.
- [25] Mantai K E and Newton M E. Root growth in *Myriophyllum*: A specific plant response to nutrient availability? *Aquatic Botany*, 1982, **13**: 45~55.
- [26] Li Y S (李阳生), Li S Q (李绍清). Effect of submergence on physiological indexes and yield component at reproductive stage in rice. *Journal of Wuhan Botanical Research* (in Chinese) (武汉植物学研究), 2000, **18**(2): 117~122.
- [27] Shu X S (舒孝顺), Chen L B (陈良碧). The activity of peroxidase in the thermes-sensitive genic male sterile rice during fertility-sensitive period. *Plant Physiology Communication* (in Chinese) (植物生理学通讯), 1999, **35**(6): 466~468.
- [28] Bush D S. Calcium regulation in plant cells and its role in signaling. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, 1995, **46**: 105~122.