

太湖马来眼子菜 (*Potamogeton malaianus*) 生物量变化及影响因素

刘伟龙^{1,2}, 胡维平^{1,*}, 谷孝鸿¹

(1. 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008 2. 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要 2006 年 5 月和 10 月在太湖马来眼子菜分布区进行了定点采样, 分析了马来眼子菜的生物量在不同水域变化特征及影响其生物量主要因素。结果表明: 不同水环境中, 马来眼子菜的生物量变化较大, 介于 $526 \sim 4843 \text{ g/m}^2$, 个体植株生物量依次为叶 > 根 > 茎, 其中叶的生物量占总生物量的 55% ~ 80%。水深增加能促进植株高度和生物量的增加, 但单位面积生物量变化不明显。群落的自疏效应使马来眼子菜生物量与资源供应维持在一个动态平衡的水平上。马来眼子菜的生物量与水体中 TN 呈显著正相关, P 是影响其生物量变化的间接限制因子。根、茎、叶的 N/P 介于 16.92 ~ 59.88 之间, 叶片的 N/P 达到 42.33。马来眼子菜对水环境的形态可塑性响应是其在长期变化中逐步成为幸存者和优势种的重要原因之一。底泥的深度和营养含量对其分布和生物量具有显著影响。围网捕捞、养殖以及航运的发展是造成局部地区马来眼子菜生物量急剧下降的主要人为因素。不同水域的生物量的差异是水深、水体营养盐、底质特征、水体透明度、人类活动等因素综合作用的结果。同时, 对水环境变化在形态上较强的可塑性响应, 也是马来眼子菜生物量变化的重要原因之一。

关键词 马来眼子菜, 生物量, 水深, 氮磷比, 透明度, 底泥, 太湖

文章编号: 1000-0933 (2007) 08-3324-10 中图分类号: Q948.8 文献标识码: A

The biomass variation of *Potamogeton malaianus* and its influential factors in Lake Taihu

LIU Wei-Long^{1,2}, HU Wei-Ping^{1,*}, GU Xiao-Hong¹

1 Nanjing Institute of Geography & Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China;

2 Graduate School, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China

Acta Ecologica Sinica 2007 27 (8) 3324 ~ 3333.

Abstract: The biomass is a quantitative descriptor of the growth form of submerged macrophytes. Biomass indicates an important ecological characteristic of macrophytes communities because it is closely related to the influence of plants on the extinction of light within stands. Biomass also influences the communities of benthic invertebrates in vegetated sediment and fish abundance in weed beds. Biomass reflects the growth form of the dominant species in the stand, because stands of species with similar growth forms also have similar biomass. Biomass has important implications for light capture and light competition with neighboring plants. Thus, biomass should be a useful index in the quantitative analysis of submerged macrophytes community structure.

基金项目: 国家自然科学基金资助项目 (30670351); 国家科技部国家野外台站基金资助项目; 国家水利部科技创新资助项目 (THYJB-BS-02-002)

收稿日期: 2007-01-29; 修订日期: 2007-06-11

作者简介: 刘伟龙 (1976 ~) 男, 陕西宝鸡人, 博士生, 主要从事水生植物生态学研究. E-mail: wlliu@niglas.ac.cn; folia1976@yahoo.com.cn

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: wphu@niglas.ac.cn

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 30670351); National Field Research Station of Taihu Lake Ecosystem Foundation. Water Diversion from the Yangtze to Lake Taihu (No. THYJB-BS-02-002)

Received date 2007-01-29; **Accepted date** 2007-06-11

Biography LIU Wei-Long, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecology of aquatic macrophytes in fresh water. E-mail: wlliu@niglas.ac.cn; folia1976@yahoo.com.cn

Potamogeton malaianus Miq. is one of the dominant species in Lake Taihu, whose ecosystem has been deteriorating due to the increasing amount of pollutants discharged into the water body since the 1980s. *P. malaianus* forms a monotypic stand in many water zones in Lake Taihu. In order to have a better understanding of the biomass of *P. malaianus* and why it is becoming the dominant species in Lake Taihu, two investigations of the biomass of *P. malaianus*, along with water quality and sediment, were performed in different sites in May and October, 2006. The results show that, (1) The biomass of *P. malaianus* varies greatly ($526 - 4843 \text{ g m}^{-2}$) in the different sites and $B_{\text{leaf}} > B_{\text{root}} > B_{\text{stem}}$ per individual *P. malaianus*. The B_{leaf} is 55% ~ 80% per individual *P. malaianus*. (2) Stem height and biomass are directly proportional to water depth. *P. malaianus* can regulate its biomass via the self thinning effect to meet the resource supply and light availability. (3) There is positive correlation between biomass and TN content in water. N-P ratio in different component is all beyond 16, ranging from 16.92 to 59.88. The mean value of N-P ratio of the leaf is 42.33. Phosphorous is the main indirect influential factor on the growth of *P. malaianus*. (4) Water transparency is the main limiting factor of the survival ability and biomass variation of *P. malaianus* in Lake Taihu. The high phenotypic plasticity enhances the survival ability of *P. malaianus* in the adverse transparency environment. (5) The sediment depth shows a prominent effect on the distribution and *BD* of *P. malaianus*. The decomposed *P. malaianus* contributes to the organic matter in sediment and releases toxins to limit plant growth. The morphological adaptive ability of the structure of *P. malaianus* helps the plant to survive the adverse effect. Fishing activities and water transportation cause great damage to the *BD* of *P. malaianus*.

Key Words : *Potamogeton malaianus* ;biomass ; water depth ; N-P ratio ; transparency ; sediment characteristics ; Lake Taihu

马来眼子菜 (*Potamogeton malaianus* Miq.) 是眼子菜科多年生草本植物。本科植物化石最早见于第三纪始新世。单子叶植物分类系统中, 眼子菜科被列在大叶藻目下, 认为它是单子叶植物中的原始类群^[1]。本科植物是许多水生动物的食物来源和栖息场所^[2]。马来眼子菜是一个广布种, 在日本、印度、婆罗洲、菲律宾群岛、玛利亚群岛和琉球群岛, 台湾、广东、江苏、云南、贵州、四川等地均有分布^[3]。

1980 年代以来, 社会经济的迅速发展引起太湖水质急剧下降^[4], 水生植物面积不断萎缩, 个别种类不断减少甚至消失, 水生植物种群向单一化发展。然而, 马来眼子菜在太湖水环境持续恶化的情况下, 分布面积却逐年扩张, 在不同水域和底质条件下均能存活, 在太湖西山岛附近及其他一些水域逐步成为先锋种, 是目前太湖沉水植物的优势种之一^[5]。

崔心红等对马来眼子菜的分布区域及其特征进行调查研究发现, 该种在长江中下游淡水湖泊中分布极其广泛, 是湖泊生态系统中一个重要物种^[6,7], 水深梯度对其生长和繁殖具有显著的影响^[8]。蒲云海等研究发现叶片形状在不同的栽培密度下呈现一定的规律性^[9], 不同的萌发基质、温度和光暗周期以及冷藏时间对马来眼子菜种子和冬芽萌发能够产生重要的影响^[10,11]。王斌等也在水深和 N、P 对马来眼子菜胁迫方面进行了相关研究^[12]。在太湖不同湖区马来眼子菜生物量的变化及其影响因素方面, 目前鲜有涉及。

生物量是水生植物的重要生态特征, 与植物对于光衰减的响应及适应能力密切相关, 同时生物量的大小对鱼类和底栖动物的分布和生长具有重要影响, 是水生植物在群落中地位和竞争能力的重要体现。作者在 2002 ~ 2006 年对太湖水生植物连续调查研究基础上, 在马来眼子菜分布的主要区域内进行了野外调查与试验, 对不同环境条件下生物量的分布特征及其影响因素进行了研究, 以期探寻马来眼子菜成为太湖沉水植物优势种的机制, 同时, 也为浅水湖泊水生植物恢复提供一定的参考。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

太湖 (30°55'40" ~ 31°32'58"N, 119°52'32" ~ 120°36'10"E) 是中国第三大淡水湖泊。面积约为 242780 hm^2 , 实际水面面积为 233810 hm^2 , 湖岸线总长 405 km, 平均水深 1.89 m, 最大水深近 4 m。属于北亚热带南

部向中亚热带北部过渡的东西季风气候区。水资源丰富,多年平均径流量达 20 km³。水量补给主要依靠天然降水,年降雨量为 1000 ~ 1400 mm,属雨源型湖泊。水生植物由于水环境污染以及人为干扰,种类和分布面积在不断减少,目前共有水生维管束植物 33 科 54 属 75 种,其中马来眼子菜为目前太湖沉水植物的优势种^[5,13]。据国家环保总局环境状况公报,2005 年太湖高锰酸盐指数和总磷年均值分别达到 III 类、IV 类水质标准,但由于总氮污染严重,湖体水质仍为劣 V 类。湖体营养状态指数为 62,处于中度富营养状态。V 类和劣 V 类水质的点位分别占 33% 和 67%。主要污染指标为总氮。

1.2 采样点布设及采样方法

2002 ~ 2006 年对太湖水生植物的连续监测发现,5 月下旬马来眼子菜已经可以在水面上观测到,有利于确定采样点并进行初始生物量估算。10 月下旬,马来眼子菜已基本停止生长,生物量处于稳定时期^[5]。因此在 2006 年 5 月下旬和 10 月下旬分别进行两次采样,不但可以有目的的布设点位,还可以消除由于生长阶段的不同造成生物量的差异。由于东太湖围网养殖占据约 90% 的湖面,人为影响过于强烈,湖心区和西岸区域以及湖北部马来眼子菜分布很少,因此,在马来眼子菜集中分布的东岸和南岸水域设置采样点 23 个(图 1),采样点的位置用 GPS (eTrex Legend) 确定。两次采样均使用采草夹在以每个点位为中心的 10m² 范围内,随机进行 3 次采样,用湖水清洗干净后,去除其它种类的水草,置于网兜中将水滤干,取 4 次鲜重平均值作为其生物量。同时选取 5 株完整的植株,分别测定其根、茎、叶长度及其生物量,另取部分植株带回实验室进行进一步分析。在各个样点使用口径为 10 cm 的柱状采泥器对马来眼子菜根系分布进行分层采样,研究其根系垂直分布状况。

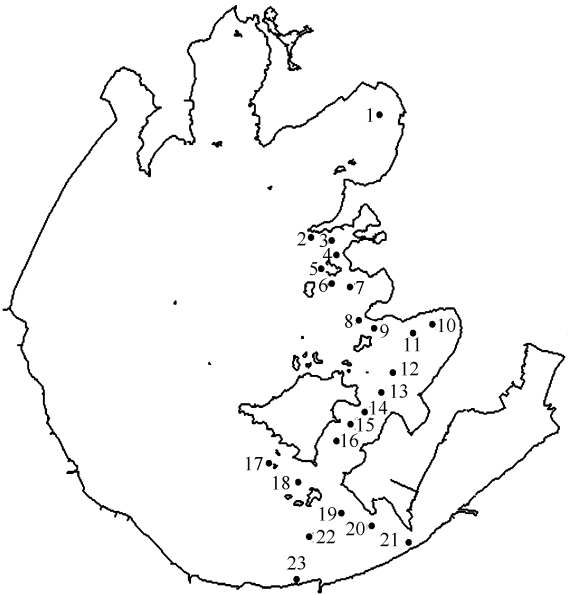


图 1 太湖采样点分布图
Fig. 1 Sampling sites in Lake Taihu

1.3 水质、底泥、植物样品的分析方法

现场用标定刻度的空心 PVC 管测量水深,利用 HORIBA-W23 (Japan) 测量 pH、电导率、浊度、溶解氧、温度、总溶解性固体 (TDS),各参数精度分别为:±0.1、±3%、±5%、±0.2 mg/L、0.1 °C、±5 g/L。水体透明度用 Secchi 盘测定。

采用微量凯氏定氮法 (仪器使用 BUCHI-K370, Switzerland) 测定底泥中凯氏氮 TKN 含量。高氯酸消化法测定 TP 含量。采用 550 °C & 4 h 烧失法测定底泥中的有机质^[14]。

将所采马来眼子菜在实验室清洗干净后,将各样点所采的植株的根、茎、叶分开,105 °C 烘箱内烘 10 min 杀青后,75 °C 烘干至恒重,求出含水率。将烘干的植物样品用微型植物粉碎机粉碎,微量凯氏定氮法 (仪器使用 BUCHI-K370, Switzerland) 分析植物凯氏氮 TKN 含量,高氯酸消化法测定植物 TP 含量。

10 月份采样时,生物量稳定,因此,结果中采用 10 月份采样的数据进行比较分析。

2 调查结果

2.1 采样点水体物化指标

为了说明水深对马来眼子菜的影响,在各原采样点距离岸带的不同水深梯度上增设了相应点位,未在表中列出。各采样点的水质指标测定结果显示 (表 1),不同采样点水深差异较大,最小水深 1.40 m,最大水深达到 2.90 m。除 1#、2#外,其他样点的 pH 均在 7 左右,与无草区水体相比, pH 平均高 1 ~ 3 个单位,这是因为沉水植物在进行光合作用时吸收水体中的 CO₂,使溶解态的 CO₂ 浓度降低,导致水生植物分布区水体 pH 明显

上升^[15]。电导率的变化趋势正好与 pH 的变化趋势相反,马来眼子菜生物量较大的 4#、8#、14#、18#、22# 点位,电导率平均值为 50 $\mu\text{S}/\text{cm}$,低于平均值 61 $\mu\text{S}/\text{cm}$ 。由于沉水植物光合作用产生的氧气大部分释放于水体,提高了水体溶解氧浓度^[16],因此,在 4#、8#、14#、18#、22# 生物量较高的点位,溶解氧平均值为 6.46 mg/L ,比全部采样点的平均值高出 0.49 mg/L 。由于 10 月份采样时风力达 3.5 m/s ,因此浊度和总溶解性固体数据未进行分析。各采样点水温基本一致,未有明显差异。

表 1 采样点水质状况

Table 1 Water quality in different sampling sites in Lake Taihu

采样点 Sampling site	水深 Water depth (m)	pH	浊度 Turb (NTU)	电导率 Cond ($\mu\text{S}/\text{cm}$)	溶解氧 DO (mg/L)	水温 Temp ($^{\circ}\text{C}$)	总溶解性固体 TDS (mg/L)
1#	2.20	8.12	644	716	5.48	22.6	0.46
2#	2.90	8.14	649	120	6.30	22.9	0.42
3#	2.30	7.93	688	110	4.23	22.5	0.44
4#	2.20	7.55	618	48	6.38	22.4	0.40
5#	2.40	7.12	583	110	6.38	22.8	0.37
6#	2.15	7.65	563	110	6.38	22.4	0.36
7#	2.00	7.77	533	110	5.30	23.6	0.34
8#	1.95	7.14	649	48	6.30	22.9	0.42
9#	1.85	7.92	531	110	6.30	23.3	0.34
10#	1.80	7.85	528	110	4.38	24.2	0.34
11#	1.70	7.55	533	140	6.00	24.2	0.34
12#	1.90	7.63	520	44	6.38	24.4	0.33
13#	1.80	7.92	528	110	4.38	24.2	0.34
14#	1.90	7.72	525	51	6.38	24.2	0.34
15#	1.70	7.60	534	140	6.15	23.9	0.34
16#	1.60	7.70	528	110	7.38	24.2	0.34
17#	1.50	7.60	541	61	6.00	24.7	0.35
18#	1.70	7.50	559	60	6.15	23.9	0.36
19#	1.70	7.55	570	75	5.15	23.5	0.36
20#	1.90	7.65	582	39	6.23	23.6	0.37
21#	1.40	7.62	580	77	6.00	24.3	0.37
22#	1.68	7.68	588	41	7.08	23.8	0.38
23#	1.90	7.82	592	24	6.65	24.1	0.38
平均值 Mean value	1.89	7.69	572	111	5.97	23.6	0.37

2.2 不同点位马来眼子菜生物量变化

由于太湖是一个富营养化湖泊,营养盐含量很高,采样点底泥中的总氮平均值为 96 mg/kg ,介于 72 ~ 340 mg/kg ,而各采样点底泥中的 TP 平均值达到 760 mg/kg ,介于 540 ~ 1120 mg/kg ,充足的底泥营养盐为马来眼子生长提供了足够的营养,是马来眼子菜在太湖能较好存活的主要原因之一。从马来眼子菜生物量在各采样点的变化可以看出(图 2),生物量分布不均匀,最低生物量出现在 2# 采样点,生物量仅为 526 g/m^2 ,18# 点位的生物量最高,达到 4843 g/m^2 ,各采样点的平均生物量达到 1966.2 g/m^2 ,生物量较高的分布区域主要集中在光福湾、胥口湾和七都水域。

2.2.1 叶生物量

叶片是光合作用的主要器官,叶的生物量约占马来眼子菜总生物量的 55% ~ 80%,介于 295 ~ 3105 g/m^2 之间。沉水植物对于不同的水环境具有较强的可塑性和适应性,这种特性在太湖马来眼子菜形态表现上较为明显。研究发现,太湖马来眼子菜呈现明显的浮叶根生植物的表型特征。85% 的叶片分布在水表透明度范围

以内,形成毯状 (canopy) 匍匐于水面上,92% 的植株高度大于水深,植株高度低于水深的马来眼子菜分布区的水体透明度均 > 70 cm。这是马来眼子菜对光衰减的形态适应。多数叶片位于水表可以增加受光面积,增强光合作用能力,提高植物的生存能力和竞争能力,其他研究中也显示相似结果^[7]。

2.2.2 茎生物量

茎的支持作用在沉水植物上表现不明显,由于植物体绝大部分处于水面以下,植株主要依靠浮力的支持,对于茎的资源投资则相对较小^[8]。在 23 个采样点 93 株 (共 115 个样品,22 个样品损坏)马来眼子菜的茎生物量占总生物量的比例平均值为 9.35%,生物量介于 97 ~ 513 g/m² 之间。在不同的水深,马来眼子菜茎长度变化较大,茎节的数量也有较大差异,但茎在个体总生物量中所占的比重增加不明显。因为水深的增加使植物光合作用能力降低,马来眼子菜通过追加在叶面积、叶片数目、茎节长度、茎数量及根系等方面投资,缓解水深对生长形成的压力^[9]。各部位投资的增加,使个体生物量明显上升,但是,各部位占总体生物量的比重增加并不显著。

2.2.3 根生物量

底泥是根生水生植物的主要营养源,同时也是影响植物根系分布特征及其生物量的重要因素^[20-21]。在无强烈风浪扰动的情况下,多年生沉水植物的根一般掩埋在底泥中。研究结果显示,马来眼子菜根系长度和直径在不同深度的底泥上差异较大,根系的长度与其高度成正相关,而且根系分布范围在以根为中心、以植物高度为半径的范围内,根系长度随植物高度的增加而增加。因此,马来眼子菜根系的生物量比较大,平均鲜重为 1113 g/m²。马来眼子菜强大的根系是锚定 (anchor) 能力的体现,而根系发达与否对固定水生植物、防止或减轻风浪、鱼类侵扰所引起的拔根 (uprooting) 危害,具有重要作用。

3 讨论

3.1 水深

水深对于水生植物的分布和群落结构具有重要的影响,即使很小的水位变化也能对水生植物的生物量造成一定的影响^[22]。水深的变化能够通过影响光合作用直接影响植物的生长,同时,也可通过改变底泥的理化性状对植物生长造成间接影响^[23]。水生植物对水深的变化能在形态上产生一系列的响应,通过改变地上部分生物量 (above ground biomass) 和地下器官生物量的分配形式,来获取较大的存活机会^[24]。

马来眼子菜的高度随水深增加而增加 (图 3)。因为太湖真光深度一般均低于 1 m,在此深度以下的沉水植物由于无法获取足够的太阳光进行光合作用而面临衰竭^[25]。一些海草和沉水植物试验已经证实了这一点^[26, 27]。为了克服水深对植物生长形成的胁迫,获得足够的生长所需的 CO₂ 和光能,深水区马来眼子菜茎的长度、茎节数较浅水中的植株明显增加。

马来眼子菜茎的直径平均为 2.31 mm,各个采样点之间的差异不显著。但深水区 (水深 > 1.0 m) 的植株

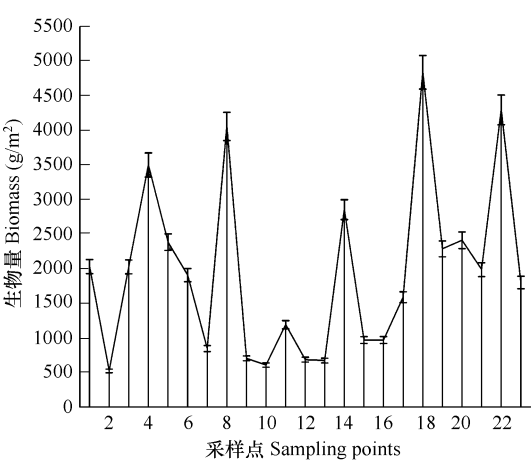


图 2 不同采样点生物量 (平均值 ± 标准差)

Fig. 2 Biomass density in each sampling site. (Mean ± SD)

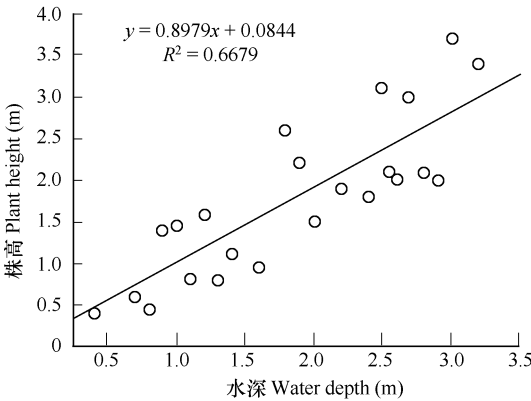


图 3 马来眼子菜高度与水深的关系

Fig. 3 The relationship between the height of *P. malaianus* and water depth $n = 23$, $p < 0.05$

直径 (平均值 2.46 mm) 大于浅水区 (水深 <1.0 m) 的植株直径。同一生境条件下,马来眼子菜的整个生长周期内,茎的直径变化很小。

研究表明,沉水植物生长的适宜水深为 60~200 cm^[28]。马来眼子菜对水深的适应性很广,在云南洱海,马来眼子菜甚至分布在 450~860 cm 的水域^[29],太湖不同水深均有分布。在极端水深耐受性实验中发现,即使当水深为 0 时,马来眼子菜呈现陆生植物生长特征,但是植株高度不超过 40 cm,这种现象在其它研究中也发现^[8]。

随着水深的增加,马来眼子菜群落的密度逐渐降低 (图 4)。在资源供应有限的情况下,马来眼子菜需要通过自疏 (self-thinning) 效应来适应环境的变化。水深的增加导致个体生物量增加,植物对资源的需求相应增加,过高的密度无法适应有限的资源,必须通过减少单位面积内个体的数量才能满足生存的需要。太湖是一个富营养化湖泊,营养盐含量较高,能满足较高密度植物的生长,但是,富营养化造成的藻类密度增加使光衰减系数 (k_d) 增大,因此太湖马来眼子菜的自疏效应是其对水深和富营养化所导致的光缺乏的补偿机制。这种补偿机制在形态上的表现就是高度和径向生长明显增加,密度降低,这与其他研究的结果相似^[30,31]。

3.2 水体营养盐含量

水体营养盐的升高能够显著提高植物的生物量,导致植物种类减少,促使种群向单一化方向发展,生物多样性降低^[32,33]。水生植物种类的减少甚至消失是水质下降的一个明显的标志^[34]。中国科学院太湖湖泊生态系统研究站监测资料显示,近 10 a 水质下降速度明显加快,1987~1995 年,太湖水体中的凯氏氮和总磷含量分别上升了 66% 和 79%。23 个采样点的 TN 平均值为 2.827 mg/L,TP 平均值为 0.167 mg/L,同期全湖的 TN 平均值为 3.492 mg/L,TP 平均值为 0.181 mg/L。通过对不同采样点马来眼子菜的生物量和水体中的 N、P 成分分析,结果表明,水体中 N 含量与生物量显著相关 (图 5),水体中 P 含量与马来眼子菜群落生物量之间相关性不显著。

氮磷等大量元素是影响水生生态系统初级生产力最重要的限制因子^[35]。在水生生态系统中,N、P 共同限制生产者生长的情况比较少见,因为 N/P 很少与生产者的最适需求相符^[36]。研究结果显示 (表 2),太湖马来眼子菜的 N/P 的重量比在 16.92~59.88 之间,而且根>茎>叶。许多研究常用氮磷比来解释影响植物群落的生物量的限制因子:当 N/P<14 (重量比,摩尔比为 31) 时,N 是植物群落生物量的限制因子,N/P>16 (重量比,摩尔比为 34),P 为限制因子^[37]。也有研究认为,用氮磷比预测植物群落对于营养盐的短期响应是不可靠的^[38,39],还有学者对 14、16 这两个临界值提出异议,对 N、P 共同限制植物生长的临界区间 (co-limiting range) 莫衷一是^[40~42]。但在评价人类活动所产生的 N、P 供应对于植物生长及生物量影响方面 N/P 被广泛接受^[43,44]。人类活动是太湖 N、P 外源负荷的主要来源,是影响水生植物时空变化及生物量的最重要因素之一,而且高负荷的 P 通过刺激藻类的生长能对水生植物的光

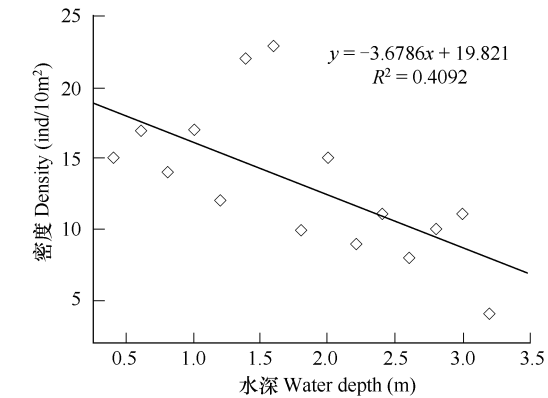


图 4 马来眼子菜群落密度与水深关系
Fig.4 Effect of water depth on the density of *P. malaianus*. $n = 15$, $p < 0.05$

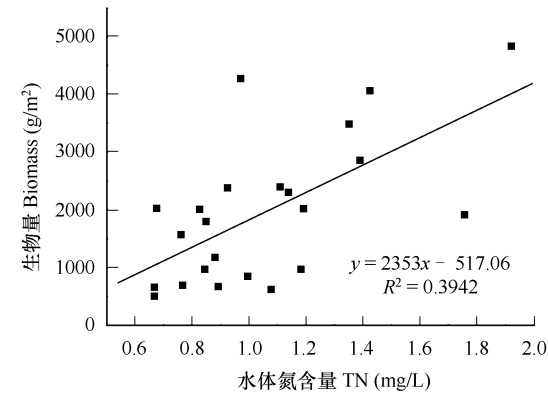


图 5 水体氮含量与马来眼子菜群落的生物量关系
Fig.5 The relationship between TN in Lake Taihu and biomass of *P. malaianus* $n = 23$, $p < 0.05$

合作用产生抑制作用^[45 46],因此 P 被认为是影响太湖马来眼子菜生长的重要的间接影响因素,但不是其生长的限制因子。

表 2 马来眼子菜各器官氮磷含量及氮磷比

Table 2 N, P concentration and N/P weight ratio in leaves, stems & roots of *P. malaianus*

器官 Component	凯氏氮 TKN (mg/g)	总磷 TP (mg/g)	氮磷比 N/P ratio
叶 Leaf	118.59 ± 14.21	4.53 ± 1.22	27.84 ± 11.81
茎 Stem	47.53 ± 10.01	3.11 ± 0.56	17.39 ± 2.72
根 Root	58.39 ± 25.77	1.30 ± 0.55	42.33 ± 13.82

3.3 底泥深度及有机质含量

底泥不仅是沉水植物着生的主要载体,也是其主要营养源。底泥太深或太浅都会对水生植物的分布和生物量产生负面影响^[47]。太湖有 69.83% 面积为 0.1 m 厚度以上的淤泥所覆盖,平均底泥厚度为 0.82 m^[48]。选取的采样点均分布在太湖东部,这里湖泊岸线曲折,由于湖湾效应^[47]与太湖风浪影响,引起悬浮物在这些水域聚集沉淀,同时水生植物在这些区域的繁衍进一步促进了泥沙的沉积,形成适应植物生长生境。通过对分布区底泥进行分层取样发现,马来眼子菜的根系主要分布在 10~60 cm 的表层底泥中,相对其他水生植物,具有较强的锚定能力,这种锚定能力能增强其抵御风浪侵扰的能力,防止拔根 (uprooting) 造成的伤害。表层底泥大于 70 cm 或者低于 10 cm 时,马来眼子菜虽能生长,但生物量明显降低,平均值仅为 134 g/m²。

进入冬季以后,马来眼子菜茎、叶和部分根系逐渐死亡分解,部分成为底泥中的有机质,部分成为水体中的悬浮物。研究中发现,水生植物密度较高、生物量较大的区域,底泥中黑色的有机碎屑明显增多。采样点的有机质平均含量为 5.08% (SE = 1.47%, *n* = 115)。马来眼子菜的生物量与底泥有机质含量显著相关 (图 6),说明马来眼子菜的腐烂分解产物及其形成的腐殖质对于底泥有机质具有较大的贡献。

富营养化水体的底泥处于一种厌氧状态,过多的有机质会导致底泥产生或者释放更多的有机酸、甲烷、乙烯、苯酚等物质,这些物质对植物的生长产生一定的毒害作用,通常水生植物会通过根系释放的氧气来改善厌氧条件,达到自我保护目的。虽然马来眼子菜集中分布的区域沉积物中毒素较高,但马来眼子菜发达根系能够缓解这种危害,其生物量依然较其它水生植物高。

3.4 水体透明度

大型沉水植物一般生长深度范围在水体透明度的 2~3 倍之内,超出这个限度后水生植物的生长便会受到抑制。水体透明度是制约沉水植物存活和分布的一个重要原因^[50]。湖水透明度低时,水生植物的光合作用难以维持生长要求,对植物的生长产生一定的抑制作用。太湖透明度区域分布特点是湖水透明度低、变化幅度不大、湖心区最低,其次是河口区,东太湖最高^[51]。调查中发现,湖水透明度高的水体中,马来眼子菜分布的密度和生物量均高于湖水透明度低的水体。虽然马来眼子菜在藻类水华发生严重、水体透明度低的水体中也可生存,但其生长势远逊于透明度高的水体中的马来眼子菜。研究发现,马来眼子菜匍匐于水面的茎叶形成的冠层 (canopy) 与水体透明度显著负相关 (*p* < 0.01),茎、叶对透明度的可塑性响应主要表现在叶片数和叶片宽度的增加方面,这样也可使马来眼子菜在不利的生长环境下通过增加个体的生物量来适应环境^[19]。马来眼子菜逐步成为太湖目前沉水植物优势种,与其形态可塑性对水环境的积极响应密切相关。因为在缺少遗传分化和变异的条件下,形态可塑性可使其占有更宽的生态位,在水环境激烈变化中逐步成为幸存者和优

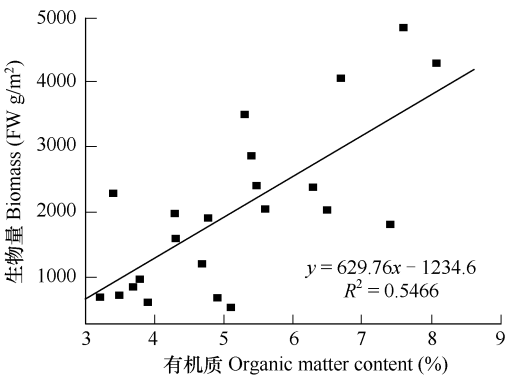


图 6 马来眼子菜生物量与底泥有机质的相关性

Fig. 6 The relationship between organic matter in sedimen and biomass of *P. malaianus* t in Lake Taihu *n* = 22, *p* < 0.05

势种。透明度是导致马来眼子菜生物量差异的一个重要制约因素。

3.5 人类活动

太湖水生植物分布比较集中的水域,受人为活动的影响也较大。9 月份开捕以后,渔民在湖上进行大面积的拉网围捕,一直持续到 10 月下旬,此时马来眼子菜正处于开花结实阶段,大网拖曳捕捞和“迷魂阵”等不合理的围捕方式对植物的种子库和营养繁殖造成了即时和潜在的破坏。为了满足围网养殖需要,养殖户还利用宽耙沉底的方法,在马来眼子菜和其他水生植物的分布区,用机动船进行拖曳式打捞水生植物,对水生植物的生存造成进一步的破坏。此外,出于一些工程需要进行的捞草行为也对局部湖区水生植物造成破坏。

频繁的水上航运也是造成马来眼子菜在港口和航道水域生物量逐年降低的重要原因。马来眼子菜主要靠地下茎或休眠芽进行繁殖,船只螺旋桨会将航道内的水生植物底泥以上部分绞杀,并且形成的波浪对底泥形成强烈冲刷作用,使地下繁殖器官受损或被拔出底泥,造成马来眼子菜在这些区域的生物量持续下降。太湖光福湾水域是以马来眼子菜为单一优势种的主要分布区之一,2004 ~ 2006 年的水生植物调查结果显示,12 个点位的水生植物平均生物量从 2004 年的 3649 g/m² 减少为 2006 年的 1123 g/m²,马来眼子菜的生物量下降了 69.2%。航道宽度由原来的 200 m 扩张为 400 m,扩张区的马来眼子菜几乎完全消失。因此,合理的划分水上运输航路,对于保护马来眼子菜和其他水生植物具有重要作用。

4 结论

马来眼子菜的生长高度与水深呈显著正相关,但与其分布密度呈负相关,这是马来眼子菜对环境变化产生的一种自疏响应。马来眼子菜的生物量与水体中 N 含量成正相关,马来眼子菜各部位的 N/P 都比较高,特别是光合作用器官叶片的 N/P 达到 42.33,而且水体中较高的 N/P 也促进了浮游植物的生长,降低了水体透明度,影响马来眼子菜光合作用效率,对其生长产生抑制作用。透明度对于马来眼子菜生物量的大小具有显著影响,透明度较高的水域生物量也随之增加,生长密度也高。底泥的深度对马来眼子菜的分布和生物量具有显著影响,较高的生物量分解腐烂后增加了底泥中有机质含量,对马来眼子菜的生长产生一定的抑制作用。围网捕捞鱼虾、破坏性捞草行为、航运的发展造成局部马来眼子菜生物量的急剧下降,需要引起重视。马来眼子菜作为太湖沉水植物优势种之一,在不同水域的生物量差异较大,这种差异是水深、水体营养盐、底质特征、水体透明度、人类活动等因素综合作用的结果,是自然变化和人类活动双重作用的后果。同时,生物量在不同水域的差异,也是马来眼子菜形态可塑性响应的体现。对马来眼子菜在太湖不同水域生物量变化的研究结果,可为利用水生植物预警水环境提供参考,同时也对太湖生态环境治理和水生植被恢复具有一定的科学意义。

References :

[1] Dahlgren R M T, Clifford H T, Yeo P F. The families of the monocotyledons : structure , evolution , and taxonomy. Berlin :Springer-Verlag ,1985 , 520.

[2] Haynes R R. A revision of North American Potamogeton subsection pusilli (Potamogetonaceae). Rhodora ,1974 ,76 :564 — 649.

[3] Diao Z S. Aquatic Weeds of China. Chongqing :Chongqing Press ,1990. 302 — 303.

[4] Hu W P , Jorgensen S E , Zhang F B. A vertical-compressed three-dimensional ecological model in Lake Taihu , China. Ecological Modelling , 2006 ,190 (4) :367 — 398.

[5] Liu W L , Hu W P , Chen Y G , et al. Temporal and spatial variation of aquatic macrophytes in West Taihu Lake. Acta Ecologica Sinica ,2007 27 (1) :1 — 12.

[6] Cui X H , Zhong Y , Li W , et al. The effect of catastrophic flood on biomass and density of three dominant aquatic plant species in the Poyang Lake. Acta Hydrobiologica Sinica ,2000 ,24 (4) :322 — 325.

[7] Cui X H , Xiong B H , Pu Y H , et al. Comparative study of regeneration and colonization ability in five submerged macrophytes. Acta Phytocologica Sinica ,2000 24 (4) :502 — 505.

[8] Cui X H , Pu Y H , Xiong B H , et al. The growth and reproduction response of *Potamogeton malaianus* Miq. to water depth gradient. Acta Hydrobiologica Sinica ,1999 ,23 (3) :267 — 272.

[9] Pu Y H , Huang Y P , Li W. Estimation of leaf area of *Potamogeton malaianus* Miq. and preliminary study on its relations with cultivation densities. Journal of Wuhan Botanical Research ,2000 ,18 (4) 302 — 308.

[10] Pu Y H , Liu G H , Li W. Seed Germination of *Potamogeton malaianus*. Journal of Wuhan Botanical Research , 2005 ,23 (2) 179 — 182.

[11] Huang Y P , Pu Y H. Study on Winter Buds Germination of *Potamogeton malaianus*. Journal of South Central University for Nationalities (Nature. Science) ,2001 ,20 (3) :85 — 88.

[12] Wang B , Li W. Physiological reactions of *Potamogeton malaianus* to different N and P concentrations in the growth medium. Acta Ecologica Sinica , 2002 22 (10) :1616 — 1621.

[13] Gu X H , Zhang S Z , Bai X L , *et al.* Evolution of community structure of aquatic macrophytes in East Taihu Lake and its wetlands. Acta Ecologica Sinica ,2005 ,25 (7) :1541 — 1548.

[14] APHA (American Public Health Association) Standard methods for examination of waste water. Washington D C :19th APHA publication ,1989.

[15] Carpenter S P , Lodge D M. Effects of submersed macrophytes on ecosystem process. Aquatic Botany ,1986 ,26 :341 — 370.

[16] Ondok J P , Pokorny J , Kvet J. Model of diurnal changes in oxygen , carbon dioxide and bicarbonate concentrations in a stand of *Elodea canadensis* Michx. Aquatic Botany ,1984 ,19 293 — 305.

[17] Bijl L van der , Sand J K , Hjerminde A L. Photosynthesis and Canopy Structure of a Submerged Plant *Potamogeton Pectinatus* , in a Danish Lowland Stream. The Journal of Ecology ,1989 77 (4) 947 — 962.

[18] Mark V , Hoyer D E , Canfield J. Aquatic plant management in lakes and reservoirs. U. S. environmental protection agency. University of Florida , Center for Aquatic Plants. Re-published on the Internet ,1997.

[19] Liu W L , Hu W P , Chen Q. The morphological plasticity of *Potamogeton malaianus* on the effect of sediment shift and Secchi depth variation in Taihu Lake. Ecology and Environment ,2007 ,16 (2) :363 — 368.

[20] Carignan R , Kalff J. Phosphorous sources of aquatic weeds : water or sediments ? Science ,1980 ,207 :987 — 988.

[21] Barko J W , Gunnison D , Carpenter S R. Sediment interactions with submerged macrophyte growth and community dynamics. Aquatic Botany , 1991 ,41 :41 — 65.

[22] Paillisson J M , Marion L. Can small water level fluctuations affect the biomass of *Nymphaea alba* in large lakes ? Aquatic Botany ,2006 84 259 — 266.

[23] Scheffer M. Ecology of Shallow Lakes. London : Chapman and Hall ,1998.

[24] Vretare V , Weisner S E B , Strand J A , Graneli W. Phenotypic plasticity in *Phragmites australis* as a functional response to water depth. Aquatic Botany ,2001 69 :127 — 145.

[25] Zhang Y L , Qing B Q , Hu W P , *et al.* Temporal-spatial variations of euphotic depth of typical lake regions in Lake Taihu and its ecological environmental significance. Science in China : Series D Earth Sciences ,2006 49 (4) 431 — 442.

[26] Dennison W C , Orth R J , Moore K A , *et al.* Assessing water quality with submerged aquatic vegetation. Bioscience ,1993 ,43 86 — 94.

[27] Czerny A B , Dunton K H. The effects of in situ light reduction on the growth of two subtropical seagrasses *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii*. Estuaries ,1995 ,18 :418 — 427.

[28] Andrea J H. Implementation of a GIS to assess the effects of water level fluctuations on the wetland complex at Long Point , Ontario. Waterloo : University of Waterloo ,2003.

[29] Dai Q Y. A preliminary study of the aquatic vegetation in Erhai Lake. Transactions of Oceanology and Limnology ,1984 ,4 :31 — 41.

[30] Duarte C M , Kalff J. Weight-density relationships in submerged macrophytes. Oecologia ,1987 ,72 :612 — 617.

[31] Takashi A , Nguyen K L , Jagath M. Effects of self-thinning of shoots on the nutrient budgets of *Zizania latifolia*. Hydrobiologia ,2005 537 47 — 52.

[32] Ducrotot J P. Indications of change in the marine flora of the North Sea in the 1990s. Marine Pollution Bulletin ,1999 ,38 :646 — 654.

[33] Pokorny J. Kvet J , Ondok J P. Functioning of the plant component in densely stocked fishponds. Bulletin of Ecology ,1990 ,21 (3) 44 — 48.

[34] Melzer A. Aquatic macrophytes as tools for lake management. Hydrobiologia ,1999 ,396 :181 — 190.

[35] Downing J A. Marine nitrogen : phosphorus stoichiometry and the global N:P cycle. Biogeochemistry ,1997 ,37 (3) :237 — 252.

[36] Andersen T. Pelagic nutrient cycles : herbivores as sources and sinks. Ecological studies , Berlin : Springer ,1997.

[37] Koerselman W , Meuleman A F M. The vegetation N:P ratio : a new tool to detect the nature of nutrient limitation. Journal of Applied Ecology , 1996 ,33 ,1441 — 1450.

[38] Boers P C M , Raaphorst W V , Molen D T V. Phosphorus retention in sediments. Water Science & Technology ,1998 ,37 (3) 31 — 39.

[39] Somlyódy L , Istvánovics V. Factors influencing lake recovery from eutrophication-the case of basin of Lake Balaton. Water Science & Technology , 2001 35 (3) 729 — 73.

[40] Pegtel D M , Bakker J P , Verweij L , *et al.* N , K and P deficiency in chronosequential cut summer-dry grasslands on gley podzol after the cessation

of fertilizer application. *Plant and Soil* ,1996 ,178 (11) :121 — 131.

[41] Van Duren I C , Pegtel D M. Nutrient limitations in wet , drained and rewetted fen meadows : evaluation of methods and results. *Plant and Soil* , 2000 220 35 — 47.

[42] Sabine G , Willem K , Verhoeven J T A. Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plant populations in wet-lands. *Ecological Applications* , 13 , 372 — 384.

[43] Verhoeven J T A , Koerselman W , Beltman B. The vegetation of fens in relation to their hydrology and nutrient dynamics : a case study. In : Symoens J J ed. *Handbook of Vegetation Science*. The Netherlands ,1988 :15 :249 — 282.

[44] Gusewell S , Zorzi A , Gigon A. Mowing in early summer as a remedy to eutrophication in Swiss fen meadows :are really more nutrients removed ? *Bulletin of the Geobotanical Institute ETH* ,2000 66 11 — 24.

[45] Yang D T , Chen W M , Jiang J , *et al.* Effects of algal bloom on N , P and K contents in Meiliang Bay of Taihu Lake. *Chinese Journal of Applied Ecology* ,2003 ,14 (6) :969 — 972.

[46] Zhang Y L , Chen W M , Zhou W P. Ecological study on the phytoplankton in lake Tianmu from 2001 to 2002. *Transactions of Oceanology and Limnology* ,2006 ,2 :31 — 37.

[47] Barko J W , Gunnison D , Carpenter S R. Sediment interactions with submerged macrophyte growth and community dynamics. *Aquatic Botany* , 1991 ,41 :41 — 65.

[48] Fan C X , Liu Y B. Approach on estimating storage sludge in Lake Taihu and its distributing characteristics. *Shanghai Environmental Sciences* , 2002 ,19 (2) :72 — 75.

[49] Luo L C , Qin B Q , Zhu G W. Sediment distribution and the maximum resuspension depth with disturbance in Lake Taihu. *Journal of Sediment Research* ,2004 ,2 (1) :9 — 14.

[50] Middelboe A L , Markager S. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology* ,1997 ,37 (3) :553 — 568.

[51] Zhang Y L , Qin B Q , Chen W M , *et al.* Analysis of the transparency in Taihu Lake. *Transactions of Oceanology and Limnology* ,2003 2 30 — 36.

参考文献：

[3] 刁正俗. 中国水生杂草. 重庆 重庆出版社 ,1990. 302 ~ 303.

[5] 刘伟龙 胡维平 陈永根 等. 西太湖水生植物时空变化研究. *生态学报* ,2007 27 (1) :1 ~ 12.

[6] 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* ,2000a ,24 (4) :322 ~ 325.

[7] 崔心红 熊秉红 蒲云海 等. 5 种沉水植物无性繁殖和定居能力的比较研究. *植物生态学报* ,2000b ,24 (4) :502 ~ 505.

[8] 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* ,1999a ,23 (3) :267 ~ 272.

[9] 蒲云海 黄运平 李伟. 竹叶眼子菜 (*P. malaianus* Miq.) 叶面积测定与栽培密度的关系初探. *武汉植物学研究* ,2000 ,18 (4) 302 ~ 308.

[10] 蒲云海 刘贵华 李伟. 竹叶眼子菜种子的萌发实验研究. *武汉植物学研究* ,2005 ,23 (2) :179 ~ 182.

[11] 黄运平 蒲云海. 竹叶眼子菜冬芽萌发的生态学研究. *中南民族学院学报 (自然科学版)* 2001 ,20 (3) :85 ~ 88.

[12] 王斌 李伟. 不同 N、P 浓度条件下竹叶眼子菜的生理反应. *生态学报* 2002 ,22 (10) :1616 ~ 1621.

[13] 谷孝鸿 张圣照 白秀玲 等. 东太湖水生植物群落结构的演变及其沼泽化. *生态学报* ,2005 ,7 (25) :1541 ~ 1548.

[19] 刘伟龙 胡维平. 不同底质和透明度下马来眼子菜的表型可塑性研究. *生态环境* ,2007 ,16 (2) :363 ~ 368.

[29] 张运林 秦伯强 胡维平 等. 太湖典型湖区真光层深度的时空变化及其生态意义. *中国科学 D 辑* ,2006 ,36 (3) :287 ~ 296.

[34] 戴全裕. 洱海水生植被的初步调查. *海洋湖沼通报* ,1984 ,4 :31 ~ 41.

[45] 杨顶田 陈伟民 江 晶 等. 藻类爆发对太湖梅梁湾水体中 NPK 含量的影响. *应用生态学报*. 2003 ,14 (6) :969 ~ 972.

[46] 张运林 陈伟民 周万平. 2001 ~ 2002 年天目湖 (沙河水库) 浮游植物的生态学研究. *海洋湖沼通报* ,2006 ,2 :31 ~ 37.

[48] 范成新 刘元波. 太湖底泥蓄积量估算及分布特征探讨. *上海环境科学* 2002 ,19 (2) 72 ~ 75.

[49] 罗澈葱 秦伯强 朱广伟. 太湖沉积物的分布和动力扰动下最大侵蚀深度的确定. *泥沙研究* 2004 ,2 (1) :9 ~ 14.

[51] 张运林 秦伯强 陈伟民 等. 太湖水体透明度的分析、变化及相关分析. *海洋湖沼通报* 2003 2 30 ~ 36.