

沉水植物生长影响因子研究进展

王 华¹, 逢 勇^{1,2}, 刘申宝³, 马 琰¹

(1. 河海大学环境科学与工程学院,南京 210098; 2. 河海大学浅水湖泊综合治理与资源开发教育部重点实验室,南京 210098;
3. 新疆石河子大学水利建筑工程学院,石河子 832000)

摘要:沉水植物恢复是近年来国内外广泛关注的热点。回顾了沉水植物恢复研究的总体情况,通过对影响沉水植物生长环境因子的系统分析与总结得出:光照强度对沉水植物生长起着主要限制作用;营养盐、底质、悬浮物、水流、温度对沉水植物生长影响较为明显,各因子都存在某一适宜取值区间,满足沉水植物的最佳生长,就不同类型沉水植物及在其不同生长阶段,该取值区间也有所变化;着生藻类、重金属、pH等因子也会对沉水植物生长产生一定影响,但其作用程度相对上述因子较低。目前研究中存在的问题有:(1)相关环境因子对沉水植物生长影响机理的动态、量化研究不足;(2)考虑到多项因子的内在联系与相互作用,开展的综合性研究较少;(3)室内实验较多,野外实验较少,实验结果不能有效指导野外实践。

关键词:沉水植物;生长;影响;因子;进展

文章编号:1000-0933(2008)08-3958-11 中图分类号:X171 文献标识码:A

Research progress on influencing of environmental factors on the growth of submersed macrophytes

WANG Hua¹, PANG Yong^{1,2}, LIU Shen-Bao³, MA Xuan¹

1 College of Environmental Science and Engineering, Hohai University, Nanjing 210098, China

2 Key Laboratory for Integrated Regulation and Resources Exploitation on Shallow Lakes, Ministry of Education, Hohai University, Nanjing 210098, China

3 College of Water Conservancy and Architecture Engineering, Shihezi University, Shihezi 832000, China

Acta Ecologica Sinica, 2008, 28(8): 3958 ~ 3968.

Abstract: Great attentions have been paid on submersed macrophytes restoration in recent years. This paper summarized the current research advance in submersed macrophytes restoration and systematically analyzed the environmental factors affecting the growth of submersed macrophytes. Light intensity was recognized as the restricting factor in the growth of submersed macrophytes. Factors including nutrient contents, deposited sediments, water current, suspended sediments and temperature had a distinct effect on submersed macrophytes growth. A optimal value range of each factor was existed to meet the best growing state of submersed macrophytes, which changed with the types and growth periods of the macrophytes. The impacts of inserted algae, heavy metals and pH on the growth were little than that of the above factors. The problems existed in present researches were as follows: (a) Dynamic and quantificational studies of the impacts of some environmental factors on submersed macrophytes growth were insufficient; (b) There was lack of integrated investigations considering

基金项目:国家自然科学基金资助项目(50579015);江苏省科技厅太湖专项(基础)资助项目(BK2007742);国家863“十五”重大科技专项资助项目(2003AA6011002)

收稿日期:2008-03-16; **修订日期:**2008-06-13

作者简介:王华(1983~),男,江苏姜堰人,博士生,主要从事水体生态修复研究. E-mail: wanghua543543@163.com

* 通讯作者 Corresponding author E-mail: wanghua543543@163.com

Foundation item: The project was financially supported by National Natural Science Foundation of China (No. 50579015), the Taihu Special Program of Jiangsu province (No. BK2007742), and the Major Research Project of the Tenth-Five Plan (2001 ~ 2005) of China (No. 2003AA6011002)

Received date:2008-03-16; **Accepted date:**2008-06-13

Biography: WANG Hua, Ph. D. candidate, mainly engaged in ecological restoration. E-mail: wanghua543543@163.com

several factors which were of complex relationships; (c) Fewer field experiments were conducted and the laboratory experiment results couldn't give a efficient guide for submersed macrophytes restoration.

Key Words: submersed macrophyte; growth; influencing; factor; progress

沉水植物是整个植物体沉没在水下的植物类群,属于大型草本植物。作为水体生态系统中主要的初级生产者,沉水植物通过增加空间生态位、抑制生物性和非生物性悬浮物、改善水下光照和溶解氧条件,为形成复杂的食物链提供了食物、场所和其他必要条件,也间接支持了肉食和碎食食物链,是水体生物多样性赖以维持的基础^[1,2]。然而,随着水体富营养化进程的加快,沉水植物衰退和消失的现象在世界范围内普遍出现^[3,4],例如中国的武汉东湖^[5]、云南滇池^[6],丹麦的阿勒湖^[7],德国东北部湖泊^[8]等等。沉水植物的逐步消亡打破了原有生态平衡,加快了水体从水生大型植物占优势状态(草型)转变为浮游植物占优状态(藻型)的进程^[9],并引发了水质恶化、水华频发、生态系统破坏等一系列生态环境问题,严重影响了人民身体健康和水体功能的正常发挥。为了寻找低耗高效的治理技术解决这些日益加剧的环境问题,20世纪80年代,沉水植物逐步受到人们关注,通过人工或自然的繁殖手段,进行沉水植物群落的重建,恢复水生生态系统的功能,也逐步成为水污染治理和整治工程中的重要内容。国内外许多专家^[10~14]围绕沉水植物的生长条件进行了相关研究,并取得了一些阶段性研究成果。然而在野外实践中,沉水植物却经常难以大面积成活或形成稳定的种群或群落^[15]。李文朝^[16]在五里湖人工控制的围隔环境中,建成了沉水植物群落,但这些沉水植物却不能度过夏季;王韶华^[17]在北京后海围隔内进行了两次沉水植物恢复试验,却均未成功。通过对这些失败案例的分析表明,沉水植物的生长过程受到诸多因子的共同作用,但这些因子的影响程度又未必等价,只有系统掌握并区分影响沉水植物生长的主导因素与非主导因素,结合野外实际条件,选择合适的先锋物种,才能确保沉水植物的有效恢复。

本文系统归纳、总结了目前国内外在沉水植物生长影响因子方面的研究成果,提出了当前研究的一些不足以及需要进一步深入探讨的问题,以期推动沉水植物恢复及其应用研究的进一步发展,为营造健康、和谐的水生生态系统奠定基础。

1 沉水植物生长影响因子

沉水植物的生长、生存及繁殖受多重因素影响^[18,19](图1)。要判别野外条件下,沉水植物恢复的可行性,以及如何改变人工控制的围隔环境,确保沉水植物的成功恢复,都需要从这些影响因素中筛选出主要因子与次要因子。目前关于环境因子对沉水植物影响机理的研究较为广泛,但基本可以归纳为以下方面:①光照强度;②营养盐;③底质;④悬浮物;⑤水流;⑥温度;其他因子如着生藻类、重金属、pH等。

1.1 光照强度

光合作用是沉水植物最重要的代谢活动,光照强度是沉水植物生长必须的环境因子及主要的限制因素。20世纪70年代以来,国内外关于沉水植物光合特征的研究较为广泛^[20]。李文朝通过对几种沉水植物营养繁殖体萌发的光需求研究,发现:苦草、黑藻及金鱼藻繁殖体的萌发无需强光刺激,但当相对光照强度 I/I_{air} 小于5%时能引起幼苗白化和光合作用受阻,萌发期水体光照条件是决定其能否再生的关键因素^[11]。不同类型沉水植物,其生理生态学特性存在一定差异,光合特征也有所不同。苏文华研究了狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)、金鱼藻(*Ceratophyllum demersum* L.)、苦草

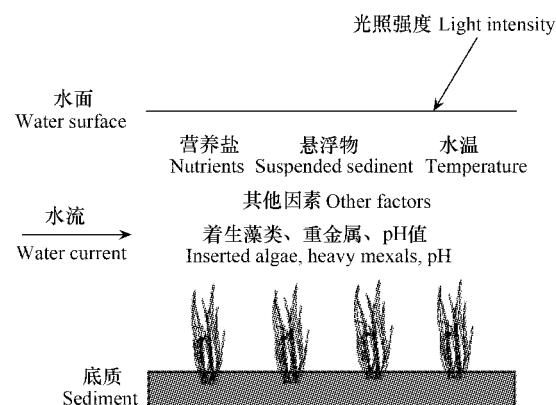


图1 沉水植物生长影响因子示意图

Fig. 1 Influencing factors involved in submersed macrophyte growth

(*Vallisneria gigantean* L.)、菹草(*Potamogeton crispus* L.)及黑藻(*Hydrilla verticillata* (L. F.) Royle)5种沉水植物光合特征,结果表明:苦草光补偿点最低,狐尾藻光补偿点最高,两者分别为 $9.4\text{、}27.5\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,金鱼藻、菹草、黑藻光补偿点分别为 $24.4\text{、}20.0\text{、}15.8\text{ }\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$,与Van研究成果基本一致^[21,22]。这些研究从生理学特性出发,探讨了不同类型沉水植物的光补偿点,对水生生态系统的管理起到了一定促进作用。除了沉水植物自身生理特性差异外,在一定外部光强下,其光摄取能力与水体光学特性密切相关。水下光照强度的变化规律可用比尔定律来表达:

$$I_h = I_0 e^{-kh} \quad (1)$$

式中, I_0 为水面下1cm处的光照强度(lx), h 为水面下深度(cm), I_h 为深度 h 处的光照强度(lx), k 为光照强度的衰减系数,其与水体透明度呈显著反比关系。

合田健^[23]曾提出光补偿深度的概念,即光合作用与呼吸作用平衡的水层深度,并从经验得知,光补偿深度约为水体透明度的1.5倍,或光照强度约为表面光强1%处的水深。光补偿深度可作为沉水植物能否生长的临界指标,只有实际水深小于或等于光补偿深度时,沉水植物才可能正常萌发与生长。任久长^[12]1994年8月与1995年4月系统研究了滇池草海与外湖共15个断面的沉水植物光补偿深度,结果表明:滇池沉水植物光补偿深度相当小,草海5个断面光补偿深度均小于100cm,外湖10个断面光补偿深度略高,但也低于150cm;草海与外湖光补偿深度均小于各断面实际水深,不利于沉水植物正常生长。王韶华^[17]通过对北京后海水体光照强度及沉水植物光补偿深度的研究,分别建立了后海沉水植物群落与种群光补偿深度与水体透明度的回归方程如下:

$$\begin{cases} H_{eq} = -10.92 + 1.89T \\ H_{cz} = -15 + 2.45T \end{cases} \quad (2)$$

式中, H_{eq} 为沉水植物群落光补偿深度(cm); H_{cz} 为沉水植物种群光补偿深度(cm); T 为水体透明度(cm)。

光补偿深度概念的提出有利于指导野外条件下沉水植被的恢复实践,但目前的研究尚存在一些不足,主要体现在以下两个方面:(1)由于不同类型沉水植物在不同生长阶段对光的需求有所差异,所以光补偿深度应是一个动态的概念,目前的大部分研究成果均为某一条件下的光补偿深度,具有一定的局限性。(2)光补偿深度的计算与光照强度的衰减系数 k 密切相关,而 k 受水深、水温、悬浮物浓度、水质、藻类等多项因子影响;目前多数研究直接通过实测资料推求 k ,而相应的机理性研究不足。

1.2 营养盐

随着水体富营养化程度与范围的不断增加,沉水植物群落普遍退化与消失,高浓度营养盐作为推进水体富营养化进程的重要因子,研究其对沉水植物生长的影响机理对了解沉水植物退化以及进行沉水植被恢复和重建工程都具有显著意义。迄今为止,关于营养盐对沉水植物生长的影响机理研究却一直存在分歧^[24],Chamber与Kalff等^[25,26]认为沉水植物对富营养化的敏感性主要受水体透明度下降引起的光衰减(包括与藻类的光竞争)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。高健^[27]研究了氮、磷对菹草冬芽萌发及生长的影响,发现氮、磷水平对菹草冬芽萌发和生长的影响并不显著。Beklioglu与Moss^[28]通过对英国浅水湖泊(Little Meer)水质变化研究也发现,沉水植物对水体营养盐浓度具有较宽的耐受范围,并能有效降低水体污染负荷。乔建荣^[29]、宋福^[30]直接运用滇池草海高营养盐污水进行缸内(50cm深)沉水植物栽培实验,受试的狐尾藻、菹草、苦草、伊乐藻、金鱼藻、篦齿眼子菜及轮藻共7种沉水植物生长良好,并对污水有显著净化作用。叶春^[31]通过研究总氮浓度对沉水植物马来眼子菜及苦草的影响机理表明:在 $2\text{、}4\text{、}8\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 和 $16\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 4种总氮浓度下,两种沉水植物都可以较好地生长,且较高的总氮浓度有利于植物生物量的增加,这说明在这2种优势沉水植物的恢复中,单纯的总氮浓度不会对它们的生长产生抑制;相反,在实验范围内,较高的总氮浓度有利于其生物量的增加。

然而,也有众多学者认为水体中较高的N、P浓度对沉水植物而言,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^[32~34],是富营养化过程中影响沉水植物退化的机制之一。Mulligan^[35]及

Ozimek^[36]研究发现,伊乐藻在硝态氮浓度达到 $4\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时仍可生长,但是更高的浓度会抑制其生长从而导致生物量的降低。Best^[37]研究了氮素对金鱼藻的生长和其体内氮含量的影响,发现在水培条件下 $1\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 氮促进金鱼藻生长, $5\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 氮开始抑制生长。颜昌宇^[38]研究了不同浓度氨氮对轮叶黑藻的生理影响,结果表明:低浓度的氨氮(0.5 、 $1.2\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$)对轮叶黑藻的生长稍有促进作用,但氨氮浓度超过 $4\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,黑藻的相对生长率明显下降,当浓度达到 $16\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,黑藻在20多天内全部死亡。金相灿^[3]通过研究不同水体氮浓度、形态对狐尾藻光合特征的影响得出:当水体总氮浓度低于 $3\text{ mg}\cdot\text{L}^{-1}$ 时,狐尾藻的净光合速率和暗呼吸速率随水中氮浓度的升高而增大,说明水体中适当的氮增加可以促进狐尾藻的生长;然而,当水体氮浓度继续升高时狐尾藻的净光合速率降低,而暗呼吸速率则迅速升高。这表明水体氮浓度过高会抑制狐尾藻的光合作用,增加代谢负荷。

综合上述研究,笔者认为营养盐浓度是沉水植物生长的影响因子之一,但不是限制其生长的关键因子。在一定范围的营养盐浓度下,沉水植物具有较高的耐受性,其生长过程不会受到显著影响;但要保证沉水植物的正常萌发、生长,水体营养盐浓度也应该存在一定的上限阈值,该阈值随着沉水植物的类型以及同一沉水植物的不同生长阶段而变化。

1.3 底质

底质是有机碎屑微生物降解和营养物质生物地球化学循环的主要场所,含有多种有机物和无机营养物质。底质除了具有固持作用外,还可以为沉水植物提供各类营养元素以及微量元素^[39]。不同底质的物理、生化性质有所差异,对沉水植物生根、繁殖与生长也会产生不同程度的影响^[40]。一般而言,底质对沉水植物的影响主要体现在其化学特性、物理特性两大方面。

(1) 化学特性 底质污染程度是其化学特征的主要体现,迄今为止,关于污染底质对沉水植物的影响研究相对较多。谢贻发^[41]与李宽意^[42]通过研究不同污染类型底质对苦草生长和形态特征的影响发现:在不同污染基质条件下,苦草生长状况差异显著,贫瘠的沙土不适合苦草生长,过于肥沃的河泥也会对苦草的生长产生抑制作用。楚建周^[43]在室内模拟条件下,利用相对的低营养、中营养、高营养底质,研究了底质营养对黑藻生长及光合作用的影响,结果表明:中营养底质能够充分满足黑藻生长的营养需求且在高温季节对黑藻不造成威胁,对黑藻的生长和光合有利;而高营养底质在高温季节会严重降低黑藻的根系活力和叶绿素含量,影响其后期生长;低营养底质条件又明显降低了黑藻生物量的累积量。刘伟龙^[44]以目前太湖沉水植物的优势种马来眼子菜为例,研究了粘土质粉砂、粉砂和下蜀黄土3种底质(营养物质含量逐渐降低)对其生长过程的影响,结果表明:在太湖粘土质粉砂和粉砂底质上马来眼子菜的生物量比下蜀黄土底质上的生物量高,且马来眼子菜与觅光相关的形态指标,如高度、节间距、节数、叶数、叶长及叶面积均随着底质营养盐的增加而显著增加。

雷泽湘^[45]等同时研究了太湖梅梁湾湖泥(高营养)、岸泥(低营养)两种底质对苦草、黑藻、马来眼子菜三种沉水植物生长的影响,发现苦草在两种沉积物中的差异最大,说明苦草更适合在湖泥、浅水区生长;而马来眼子菜则可能更适合在硬泥质、深水域的环境中生长;黑藻的生存能力最强,在两种沉积物中生长情况都较好。这一结论与Thai^[46]、陈开宁^[47]等学者的研究成果基本一致,同时也很好地解释了野外条件下,高营养水平基质上生长的苦草和黑藻种群间产生竞争,往往以黑藻取胜的原因。底质中有机物的厌氧代谢过程会产生多种有机酸(其中主要成分是乙酸)从而对沉水植物生长产生影响^[48]。左进城^[15]通过研究乙酸对伊乐藻和菹草生长的影响得出:菹草比伊乐藻能耐受较高强度的乙酸胁迫,保证其正常萌发、生长的上限乙酸浓度分别为 $8.4\text{ mmol}\cdot\text{L}^{-1}$ 。

(2) 物理特性 底质物理性状包括颗粒组成、紧密度、氧化还原电位及含水率等方面。张俊^[49]通过设置3个不同底质处理组:河道泥、掺沙泥(33%沙+67%河道泥)、沙,研究了底质颗粒组成对伊乐藻的生长影响,结果表明:掺沙泥底质上,伊乐藻生物量最高,在河道泥中掺入一定量的沙,改变颗粒组成比例可以增加伊乐藻对底质中营养盐的利用,从而促进其生长;同时,由于底质密度与底质孔隙度及紧密程度密切相关,影响了

底质中营养物的分布并以机械阻力形式影响沉水植物的生长,其通过对3个不同底质密度(1.37、1.55、1.79 g·cm⁻³)条件下的苦草生长试验研究发现:试验初期(10d),各试验组苦草生长差异不显著,均处于良性状态;但在试验后期(30d),较高与较低底质密度条件均不利于苦草生长,而底质密度为1.55 g·cm⁻³条件下苦草能较好地从底质中吸收营养进行生长和代谢,维持较高的生物量。底质氧化还原电位及含水率对沉水植物生长会产生一定影响,但作用程度相对较低。李文朝^[50]选择经过清洗的粗沙、坚硬贫瘠的黄泥、松软肥沃的湖底淤泥及鱼塘淤泥四种底质,研究了伊乐藻的生长适应性,这4种底质营养盐含量逐渐增加、氧化还原电位逐步降低、含水率依次增加,研究发现:鱼塘淤泥底质试验组,虽然存在低氧化还原电位(-408 mV)及高含水率(干容重仅0.279 t·m⁻³)等不利因素,但由于营养物浓度较高,伊乐藻仍可适应其环境条件,其成活率与生物量高于前3种底质试验组。

综上所述,沉水植物的生长状态与底质结构有较紧密的联系,底质化学组成与物理特性都会直接影响到沉水植物根系的发展以及对矿质营养的摄取能力。各类沉水植物在其不同生长阶段对不同特征底质的生态响应有所区别,在沉水植物野外恢复的实践中,一定要综合考虑沉水植物自身生理特性与底质特征,选择合适的先锋物种,否则会导致整个修复工程的失败。

1.4 悬浮物

水体悬浮物对沉水植物生长过程的影响主要包括两个方面:首先,悬浮物降低了水体透明度,减少了水体内部太阳辐射总量及有效光能,不利于沉水植物进行正常光合作用;其次,一部分悬浮物易粘附在植物叶片上,直接削减了其光合能力,并可能导致植株与水体间气体交换和营养物质交换的受阻,从而影响沉水植物生长。

近年来,部分学者围绕悬浮物对沉水植物生长影响机理进行了一些探索性研究。王文林^[51,52]研究了水体悬浮物对苦草、菹草幼苗生长发育的影响,结果表明:菹草较苦草对悬浮物浓度较高的浑浊水体有更高的耐受能力;当水体浊度高于30NTU时,已完全不利于苦草幼苗存活;而当水体浊度增加到90NTU、120NTU(胁迫时间少于10d)时,菹草幼苗的存活、生长发育及叶片光合系统Ⅱ荧光特性基本不受影响;但当水体浊度大于120NTU时,菹草幼苗生长发育开始受到明显抑制,达到180NTU时,水体中的菹草幼苗开始大量死亡。谢贻发^[53]通过为期10周的室内模拟实验,对比研究了沉积物再悬浮对苦草和马来眼子菜2种沉水植物生长的影响,结果表明:沉积物再悬浮对苦草的分蘖和块茎数也产生了明显的影响,有沉积物再悬浮的处理组中的苦草生物量显著低于对照组中(没有沉积物再悬浮);同样,马来眼子菜的生物量和分蘖数同样受到了沉积物再悬浮的影响,但影响程度小于苦草。这些研究在沉水植物对水体悬浮物的耐受性方面取得了阶段性进展,为野外不同悬浮物条件的水体,如何选择沉水植物恢复的先锋物种提供了重要依据。但是,上述研究都是针对悬浮物对沉水植物影响的单向性研究,而相应地围绕沉水植物对悬浮物的反作用机制研究不足,因为沉水植物在生长过程中,其物理阻水与生物吸附作用会削减水体悬浮物浓度。在今后的研究中,应补充相应的对照试验,系统掌握沉水植物与悬浮物的相互作用机理,从而更科学地了解悬浮物对沉水植物生长的影响过程。

1.5 水流条件

水流条件往往是沉水植物野外恢复过程中容易忽视的一项重要因素。目前国内学者围绕水流条件对沉水植物生长影响机制的研究相对较少,部分国外专家就这一方面进行了一些探索性研究。Madsen与Chambers^[54]将水流运动对沉水植物的影响概括为以下方面:

(1)水流对沉水植物形态的影响 水流运动会对沉水植物产生拉伸、搅动、拖曳作用直接影响其生长,Dawson与Robinson^[55]将野外条件下,沉水植物受到的作用力采用如下公式表达:

$$F = kv^{mBn} \quad (3)$$

式中,F为水流对沉水植物的作用力(N);v为水体流速(m·s⁻¹);B为每株沉水植物生物量净重(kg);k,m,n均为根据不同沉水植物类型及不同生长阶段等因素所确定的计算参数。

公式3在水流对沉水植物物理影响机制研究上取得了突破性成果,但在具体应用时,如何确定计算参数

k, m, n 却非常复杂。即使同样的植物类型处于同样生长时期,植株生长特征如生长方向、生长紧密度、浮茎长度等等也会对这些参数产生影响。例如,Dawson 与 Robinson^[55]以模型沉水植物为例开展水槽实验,研究了沉水植物生长方向对其受力情况与抗损坏能力的影响,结果表明:在典型夏季流速条件下(约 $0.3 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$),当沉水植物生长弯曲度达 $40 \sim 70^\circ$ 时,作用其根部上方 0.5m 处的物理力较垂直生长时可削减 50%。

(2) 水流对沉水植物气体交换及营养盐吸收的影响。水体流动一方面增加了 CO_2 、营养物的供给与交换有利于沉水植物生长,另一方面由于其胁迫作用,影响了沉水植物代谢、吸收过程,又产生了负面影响。Westlake^[56],Bilby^[57]以及 Koch^[58]等学者从生理学出发,研究得出:在很低的流速范围内($0 \sim 0.01 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$),沉水植物光合作用率与流速呈正比例关系;但当流速超过这一范围时或水体处于静置状态时,沉水植物的光合作用又受到明显抑制。Madsen^[59]选择了 8 种沉水植物,通过维持 CO_2 、 O_2 浓度等其他因子的一致性,研究了不同水流条件对沉水植物的生长影响,结果表明:当水体流速从 $0.01 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 增加到 $0.086 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$ 时,这些沉水植物的光合作用率均呈现显著下降趋势;然而,当人为固定沉水植物的根、茎、叶阻止其随水流摆动后,流速的增加又基本不对其光合作用率产生影响。

(3) 水流对沉水植物生长的影响。Butcher^[60]、Biggs^[61]研究表明:水体流速的改变对沉水植物生物量以及群落组成都有很明显的影响,较高的水体流速会从生理特性上限制某一区域沉水植物拓殖、生长的能力。Chambers 等^[62]通过对加拿大西部某条河流研究发现,当水体流速增加到 $1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$,河流沉水植物的生物量呈线性下降趋势,在一直维持较高的流速条件下,沉水植物逐步消失。同时,通过对野外 3 种流速条件下(0.17 、 0.45 、 $0.73 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$),篦齿眼子菜的生长规律研究也发现:随着流速的增加,篦齿眼子菜的嫩芽、根茎生物量以及生长密度均显著减少^[62]。Madsen 与 Biggs 将水流对生长期沉水植物的影响进行了概括,见表 1^[54,61]。

表 1 水流条件对生长期沉水植物的影响分析

Table 1 Analysis of the impacts of flow condition the growth of submersed macrophytes

流速范围(生长期) Range of velocity	沉水植物生长特征 Submersed macrophytes growth characters
低流速 Low velocity ($v < 0.1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)	生物量较高;物种多样性丰富 High biomass and rich species diversities
中流速 Moderate velocity ($0.1 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1} < v < 0.9 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)	生物量较低;物种多样性较少 Low biomass and poor species diversities
高流速 High velocity ($v > 0.9 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$)	沉水植物衰减;水生附着物、苔藓类植物增加 Decrease of submersed macrophytes and increase of mosses

水流条件对沉水植物生长具有着直接或间接的多方面影响,这一过程与机制极为复杂。目前虽然已经开展了一些相关探讨,但能够指导实践的一些定量成果还非常少见。在沉水植物野外恢复过程中,如何考虑水体流速特征的影响,确保生态系统恢复成功,应该成为后续研究的一个重要方向。

1.6 温度

沉水植物所处水环境温度变化比较缓慢、稳定,温度对沉水植物的影响比陆生植物要弱,但其对沉水植物季节生长的影响仍较明显。李永涵^[63]研究了温度对菹草鳞枝休眠期的影响,发现水温在 $22 \sim 25^\circ\text{C}$ 时,鳞枝休眠期约 50 d;高温($> 30^\circ\text{C}$)、低温($< 13^\circ\text{C}$)分别会延长和缩短其休眠期。由文辉^[64]以苦草、菹草、大茨藻 3 种沉水植物为例,研究了水温对其种子萌发的影响,结果表明:水温对种子萌发具有一定的调解作用,3 种水草的发芽率均以 20°C 时最大,而萌发速率则为 $28^\circ\text{C} > 20^\circ\text{C} > 10^\circ\text{C}$,萌发速率与发芽率最大时的水温有所不同,因为温度过高,代谢耗能加大,萌发速率加快,但用于生长的能量减少,导致发芽率下降,这一结论与 Van 研究成果一致^[65]。陈洪达^[66]通过测量计算光合作用和呼吸作用过程中,每 0.5 g 鲜重植物在 2 h 内所产生或消耗的毫克氧量(以 M 表示),定量分析了水温对菹草生产力的影响,结果表明:水温 0.7°C 时,菹草 M 值为 0.08;随着水温增加, M 值逐步增大,当温度达到 21°C 时,菹草生产力达到最高值 0.43;当水温增加到 35°C 与 40°C 时,由于呼吸量较高, M 值呈现负值,这一结果与高键^[27]的研究成果也基本相同。

就不同沉水植物而言,由于其生理生态学特性的差异,温度对其影响特征也有所区别。Barko 与 Smart^[67]研究发现:从抽条生物量、抽条长度及抽条数目看,黑藻在 32°C 时比狐尾藻表现出较大的生长反应。任南^[68]

选择菹草、苦草、狐尾藻、金鱼藻及大茨藻5种沉水植物,研究了温度对其光补偿点的影响,结果表明:在一定的温度范围内($4^{\circ}\text{C} \leq T \leq 30^{\circ}\text{C}$),5种沉水植物光补偿点均随温度升高而增加,其中在实验设置的几个不同温度条件下,金鱼藻的光补偿点为最高;菹草和狐尾藻的光补偿点略低;苦草和大茨藻最低。这与 Titus^[69], Madsen^[70]等人的研究结果是一致的,即狐尾藻及金鱼藻在不同温度条件下都具有较高的光补偿点;而苦草的光补偿点最低。综合上述研究可知:在一般条件下,沉水植物最佳生长状态总对应着某一合适的温度范围,而过低或过高都会对其生长过程产生一定不利影响;不同类型沉水植物对温度的响应机制也有所差异。

1.7 其他因素

除了上述6项因子,水体中着生藻类、重金属含量、pH值等因素也会对沉水植物的生长过程产生一定影响。

(1) 着生藻类

着生藻类常与周丛细菌及有机碎屑等一同组成沉水植物表面的覆盖层,从而影响其正常生长。这种作用主要体现在两方面:一是着生微生物层的遮光、阻碍作用,影响了宿主沉水植物的营养吸收,从而降低了其生长速率;二是着生藻类的代谢产物会对宿主产生一定毒害作用,影响其生理学特性^[71]。由于着生藻生存能力比沉水植物强,在野外有着生藻类大量存在时,不应直接进行沉水植物修复,应先进行合适、有效的除藻措施^[72]。

(2) 重金属

沉水植物通过鳌合作用可对水体中重金属进行富集,但过高的重金属含量也会对沉水植物产生毒害作用。Dushenko等^[73]在研究砷对篦齿眼子菜的生长影响时发现,高浓度的砷降低了植物的鲜重,并且影响了其对营养盐的吸收。徐勤松^[74]研究了黑藻对Cu、Cd、Zn3种重金属的耐受性,结果表明:3种重金属对黑藻的致死阈值浓度范围分别为 $0.5 \sim 1.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $1.0 \sim 2.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 、 $5.0 \sim 6.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。

(3) pH值

pH值主要通过改变水体中溶解无机碳(dissolved inorganic carbon, DIC)不同形式(自由 CO_2 、 H_2CO_3 、 HCO_3^- 及 CO_3^{2-})之间的平衡状态,对沉水植物光合作用产生影响。不同类型沉水植物因其生理学特征的不同,对pH值的响应也有所区别。例如,金鱼藻在pH值介于5.8~6.2时,光合作用率最大;而狐尾藻在一系列碱性水体中(pH7.5~8.8)均对 HCO_3^- 形式的碳源表现出很强的利用能力^[75,76]。在恢复沉水植物时,兼顾到水体pH值以及沉水植物种类所适合的pH值范围有利于提高沉水植物的成活率。

2 讨论与展望

基于国内外关于沉水植物生长影响因子的主要研究成果,本文系统阐述了环境系统中的众多要素对沉水植物生长的影响机理及相应研究进展。沉水植物生长与多种环境因子(光照、营养盐、底质、悬浮物、温度等)密切相关,这些影响因子的多样性与复杂性,增加了沉水植物恢复重建的难度。然而,在沉水植物的生长过程中,这些因子的影响程度也未必等价,笔者通过上文分析,拟将影响沉水植物生长的因子划分为三类:主要限制因子、显著影响因子以及一般影响因子,见表2。

表2 沉水植物生长影响因子划分

Table 2 Division of the influencing factors involved in the growth of submersed macrophytes

因子类型 Factor types	沉水植物生长影响因子 Influencing factors on the growth of submersed macrophytes
主要限制因子 Main restricting factor	光照强度 Light intensity
显著影响因子 Distinct influencing factor	因子营养盐、底质、悬浮物、水流、温度 Nutrients、deposited sediment、suspended sediment、water current、temperature
一般影响因子 Normal influencing factor	着生藻类、重金属、pH Inserted algae、heavy metals、pH

一定的光照强度是沉水植物进行正常光合作用的重要前提,尽管不同类型沉水植物的光合特性有所差异,对光照要求有所不同,但光照强度不足势必会导致沉水植物的衰亡,所以应将光照强度作为沉水植物生长

的主要限制因子;营养盐、底质、悬浮物、水流条件、温度对沉水植物生长影响相对较为明显,但在一般条件下,这些因子的变化不会造成沉水植物的直接死亡与衰退。在沉水植物生长过程中,这5项环境因子应存在一个适宜值,可保证其不会对沉水植物生长产生显著的负面影响。该适宜值并非某一常数,而应是一个数值区间。不同种类沉水植物以及在其不同生长阶段,这些因子的适宜值也有所变化。着生藻类、重金属、pH等因子对沉水植物的生长也会产生一定影响,但其作用程度相对上述因子较低,故划分为一般影响因子。在沉水植物野外恢复的实践中,应结合沉水植物自身特性,综合考虑实际条件下三类影响因子,才能确保恢复工程的顺利完成。

迄今为止,关于沉水植物生长影响因子的研究已取得了较大的研究成果,但仍存在诸多问题需要进一步深化,主要概括为以下3个方面:(1)相关环境要素对沉水植物生长影响机理尚需深入的定量化研究。例如,目前关于光补偿深度的研究结果基本是一个定量值,而不同类型的沉水植物光学特性有所区别,同一沉水植物在不同生长阶段对光的需求也所不同,光补偿深度应是一个动态概念;营养盐、底质、悬浮物、水流、温度等显著影响因子对沉水植物生长影响,也应考虑不同植物类型与生长阶段,同时沉水植物对各项因子的适宜值还需进一步定量研究。(2)考虑到多项因子的内在联系与相互作用,所开展的综合性研究较少。环境系统中影响沉水植物生长的每个因子并不是孤立、单独存在的,某项因子总与其他因子相互联系、相互制约。例如水下光照强度、悬浮物与水流就存在着比较紧密的相互联系,水流扰动易增加悬浮物浓度,降低水体透明度,从而削弱水下光强。在今后研究中,应尽量考虑到多重因子对沉水植物的综合作用,才能更科学地反映沉水植物生长过程与环境要素之间的相互关系。综合多重环境要素进行研究,应当成为今后研究的重要方向。(3)室内实验较多,野外实验较少,如何将实验结果有效地指导野外实践的相关研究不足。目前开展沉水植物生长因子影响机理实验大部分都是在室内条件下完成的,有限的野外实验也是在特定的简化、围隔条件下进行的,缺少完整意义上的野外条件沉水植物生长实验;室内环境条件相对简单、可控,与野外环境相差较大,通过开展野外实验可以得到更符合实际的研究成果。

沉水植物占据着水域生态系统的关键界面,对河流、湖泊生产力及生物地球化学循环具有重要影响。纵观沉水植物生长影响因子的研究进展,可以看出沉水植物的恢复、重建正受到人们广泛的关注。在今后沉水植物恢复研究过程中,应采用多学科交叉融合、多方位、多层次的科学手段,坚持理论与实践相结合,以提高沉水植物野外恢复的成功率,为营造健康稳定的水域生态系统,改善水环境质量提供保障。

References:

- [1] Gumbrecht T. Nutrient removal processes in freshwater submersed macrophyte systems. *Ecological Engineering*, 1993, 2:1—30.
- [2] Elln V D, Wouter J, Vande B. Impact of Submerged macrophyte including charophytes on phyto-and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. *Aquatic Botany*, 2002, 72: 267—274.
- [3] Jin X C, Chu J Z, Wang S R. Effects of Nitrogen Concentration and Form in Water on Photosynthetic Characteristics of *Hydrilla verticillata* and *Myriophyllum verticillatum*. *Chinese Journal of Applied and Environmental Biology*, 2007, 13(2):200—204.
- [4] Melzer A. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia*, 1999, 395/396:181—190.
- [5] Qiu D R, Wu Z B. Ecological studies on aquatic macrophytes in lake Donghu of Wuhan — III feasibility for rehabilitation of submerged macrophytes in the lake. *Resources and Environment in the Yangtze Basin*, 1998, 7(1):42—47.
- [6] Zhou H, Ren J C, Cai X M. The concept and measurement of diurnal light compensation point of submersed macrophyte. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 1997, 17(2):256—258.
- [7] Sand J K, Riis T, Vestergaard O, et al. Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years. *Journal of Ecology*, 2000, 88: 1030—1040.
- [8] Körner S. Loss of submersed macrophytes in shallow lakes in north-eastern Germany. *International Review of Hydrobiology*, 2002, 87:375—384.
- [9] Moss B. Engineering and biological approaches to the restoration for eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia*, 1990, 200/201:367—377.
- [10] Comin F A, Menendez M, Lucena J K. Proposal for macrophyte restoration in eutrophic costal lagoons. *Hydrobiologia*, 1990, 200/201:427—436.
- [11] Li W C, Lian G H. Light demand for brood-bud germination of submersed plant. *Journal of Lake Sciences*, 1996, 8(Suppl.): 25—29.
- [12] Ren J C, Zhou H, Sun Y T. Vertical distribution of light intensity and light compensation depth of submersed macrophyte in Lake Dianchi. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 1997, 33(2):211—214.

- [13] Takamura N, Kadono Y, Fukushima M, et al. Effects of aquatic macrophytes on water quality and phytoplankton communities in shallow lakes. *Ecol Res*, 2003, 18: 381—395.
- [14] Bao X M, Chen K N, Fan C X, et al. Effects of Growth of Submerged Macrophytes on Nutrient Level of Dredged Sediments of a Eutrophic lake. *Chinese Journal of Soil Science*, 2006, 37(5): 932—935.
- [15] Zuo J C, He F, Cheng S P, et al. Stresses of Eutrophic Lake Sediment on Submersed Macrophytes I . Effects of Acetic Acid on Germination and Bud Growth of *Elodea nuttallii* and *Potamogeton crispus*. *Journat of Wuhan Botanical Research*, 2006, 24(5): 424—428.
- [16] Li W C. Ecological restoration of shallow eutrophic lakes-experimental studies on the recovery of aquatic vegetation in Wuli Lake. *Journal of Lake Sciences*, 1996, 8(Suppl.) : 1—9.
- [17] Wang S H, Zhao D F, Liao R H. Research on water body illuminance and compensation depth of submerged macrophyte in lake. *Technology of Water Treatment*, 2006, 32(6) : 31—33.
- [18] Irfanullah H M, Moss B. Factors influencing the return of submerged plants to a clear-water, shallow temperate lake. *Aquatic Botany*, 2004 , 80: 177—191.
- [19] Havens K E, Sharfstein B, Brady M A, et al. Recovery of submerged plants from high water stress in a large subtropical lake in Florida, USA. *Aquatic Botany*, 2004 , 78: 67—82.
- [20] Keeley J E, Sandquist D R. Diurnal photosynthesis in CAM and non-CAM seasonal-pool aquatic macrophytes. *Ecology*, 1991 , 72: 716—727.
- [21] Su W H, Zhang G F, Zhang Y S, et al. The photosynthetic characteristics of five submerged aquatic plants. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, 28 (4) :391—395.
- [22] Van T K, Haller W T, Bowes G. Comparison of the photosynthetic characteristics of three submersed aquatic plants. *Plant Physiology*, 1976 , 58: 761—768.
- [23] He T J. Water environmental index. Beijing: China Science Press, 1989. 262—269.
- [24] Wang B, Li W. Physiological Reactions of *Potamogeton malaianus* to Different N and P concentration. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10) :1616—1621.
- [25] Chamber P A, Kalff J. Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure I . *in situ* experiments. *Journal of Ecology*, 1987, 75:611—619.
- [26] 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.
- [27] Gao J, Luo Q, Li G, et al. Effect of Dissolved Oxygen, Temperature, Nitrogen and Phosphorus on Germination of Turion and Seedling Growth of *Potamogeton crispus* L. *Journal of Ecology*, 2005, 51(4) :511—515.
- [28] Beklioglu M, Moss B. Existence of a macrophyte-dominated clear water state over a very wide range of nutrient concentrations in a small Shallow Lake, *Hydrobioloyia*, 1996 , 337: 93—106
- [29] Qiao J R, Ren J C, Chen Y Q, et al. Study on the Removal Rate to TP in Lake Caohai by Common Submerged Macrophytes. *Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Pekinensis*, 1996 , 32(6) :785—788.
- [30] Song F, Chen Y, Qiao J R, et al. Study on the Removal Rate to Total Nitrogen in Caohai Lake (Including Sediments) by Common Submerged Macrophytes. *Research of Environmental Sciences*, 1997, 10(4) :47—49.
- [31] Ye C, Zhou G Y, Fu Z S, et al. Responses of three submersed macrophytes to total nitrogen supply. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2007, 27(5) : 739—745.
- [32] Short F T. Effects of sediment nutrients on seagrasses: literature review and mesoeosm experiment. *Aquatic Botany*, 1987 , 27:41—57.
- [33] Bulthuis D A, Axelrad D M, Mickelson M J. Growth of the seagrass *Heterozostera tasmanica* limited by nitrogen in Port Philip Bay. *Marf Ecol Prog Ser*, 1992, 89:269—275.
- [34] Cao T, Ni L Y. Acute biochemical response of a submersed macrophyte *Potamogeton crispus* L. to high ammonium in an aquarium experiment. *J. Freshwat. Ecol.* , 2004, 28 (3) :299—303.
- [35] Mulligan H F, Baranowski A, Johnson R. Nitrogen and phosphorus fertilization of aquatic vascular plants and algae in replicated ponds I. Initial response to fertilization. *Hydrobiologia*, 1976 , 48:109—116.
- [36] Ozimek T, van Donk E, Gulati R D. Growth and nutrient uptake by two species of *Elodea* in experimental conditions and their role in nutrient accumulation in a macrophyte dominant lake. *Hydrobiologia*, 1993 , 251:13—18.
- [37] Best E P H. Effects of nitrogen on the growth and nitrogenous compounds of *Ceratophyllum demersum*. *Aquat. Bot.* 1980 , 8 : 197—206.
- [38] Yan C Y, Zeng A Y, Jin X C, et al. Physiological effects of ammonia-nitrogen concentrations on *Hydrilla verticillata*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(3) :1050—1055.
- [39] Barko J W, Gunnison D G, Carpenter S R. Sediment interactions with submerged macrophytes growth and community dynamics. *Aquat Bot*, 1991 , 41:41—65.
- [40] Xie Y H, An S Q, Yao X, et al. Short-time response in root morphology of *Vallisneria natans* to sediment type and water column nutrient. *Aquat Bot*, 2005 , 81:85—96.

- [41] Xie Y F, Li C H, Liu Z W, et al. Effects of Sediments on the Growth and Morphology of *Vallisneria natans*. *Journal of Agro-Environment Science*, 2007, 26(4): 1269—1272.
- [42] Li K Y, Liu Z W, Yang H W, et al. Effects of snail herbivory and sediment type on the growth of *Vallisneria spiralis*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(11): 4907—4912.
- [43] Chu J Z, Wang S R, Jin X G, et al. Effects of sediments nutrition condition on the growth and the photosynthesis of *Hydrilla verticillata*. *Ecology and Environment*, 2006, 15(4): 702—707.
- [44] Liu W L, Hu W P, Chen Q. The phenotypic plasticity of *Potamogeton malaianus* Miq. on the effect of sediment shift and Secchi depth variation in Taihu Lake. *Ecology and Environment*, 2007, 16(2): 363—368.
- [45] Lei Z X, Xie Y F, Liu Z W. Effects of different sediments from Meiliang Bay of Taihu Lake on the growth of three submersed aquatic macrophytes. *Journal of Central China Normal University (Nat. Sci.)*, 2006, 40(2): 260—263.
- [46] Thai K V, Wheeler G S, Center T D. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquat Bot*, 1999, 62: 225—233.
- [47] Chen K N, Chen X F, Chen W M, et al. Effects of sediments on submerged macrophytes growth. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 2006, 17(8): 1511—1516.
- [48] Spencer D F, Elmore C L, Ksander G G, et al. Influence of dilute acetic acid treatments on American pondweed winter buds in the Nevada irrigation district, California. *J Aquat Plant Manage*, 2003, 41: 65—68.
- [49] Zhang J. The effect of sediment characters to the growth submerged Macrophytes. Nanjing: Hohai University, 2006.
- [50] Li W C. On the adaptiveness of aquatic macrophyte to the sediment in Wuli Lake. *Journal of Lake Sciences*, 1996, 8(Suppl.): 30—36.
- [51] Wang W L, Wang G X, Li Q, et al. Influence of water turbidity on growth of the seedlings of *Potamogeton crispus*. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11): 3586—3593.
- [52] Wang W L, Wang G X, Li Q, et al. Influence of suspended substance on growth of the seedlings of *Vallisneria asiatica miki* L. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2007, 31(4): 460—465.
- [53] Xie Y F, Hu Y H, Liu Z W, et al. Effects of sediment resuspension on the growth of submerged plants. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2007, 27(1): 18—23.
- [54] Madsen J D, Chambers P A, James W F, et al. The interaction between water movement, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia*, 2001, 444: 71—84.
- [55] Dawson F H, Robinson W N. Submersed macrophytes and the hydraulic roughness of a lowland chalkstream. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 1984, 22: 1944—1948.
- [56] Westlake D F. Some effects of low-velocity currents on the metabolism of aquatic macrophytes. *J. Exp. Bot.*, 1967, 13: 187—205.
- [57] Bilby R. Effects of a spate on the macrophyte vegetation of a stream pool. *Hydrobiologia*, 1977, 56: 109—112.
- [58] Koch E W. Hydrodynamics, diffusion-boundary layers and photosynthesis of the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Cymodocea nodosa*. *Mar. Biol.*, 1994, 118: 767—776.
- [59] Madsen T V, Enevoldsen H O, Jørgensen T B. Effects of water velocity on photosynthesis and dark respiration in submerged stream macrophytes. *Pl. Cell Environ.*, 1993, 16: 317—322.
- [60] Butcher R W. Studies on the ecology of rivers I. On the distribution of macrophytic vegetation in the rivers of Britain. *J. Ecol.*, 1933, 21: 58—91.
- [61] Biggs B J F. Hydraulic habitat of plants in streams. *Regul. Riv. Res. and Manage*, 1996, 12: 131—144.
- [62] Chambers P A, Prepas E E, Hamilton H R. Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecol. Appl.*, 1991, 1: 249—257.
- [63] Li Y H, Jin S D, Shi J L, et al. Formation and germination of the curion of the Potamogton Crispus affected ecological factors. *Journal of Dalian Fisheries College*, 1989, 4(3-4): 1—9.
- [64] You W H, Song Y C. Seed germination ecology of three submerged macrophytes in Dianshan Lake. *Chinese Journal of Applied Ecology*, 1992, 6(2): 196—200.
- [65] VanVierssen W. Some notes on the germination of seeds of *Najas marina* L. *Aquat. Bot.*, 1982, 12: 201—203.
- [66] Chen H D. Studies on productivity of *Potamogeton Crispus* L. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 1989, 13(2): 152—158.
- [67] Barko J W, Smart R M. Comparative influences of light and temperature on the growth and metabolism of selected submerged freshwater macrophytes. *Ecology Monograph*, 1981, 51: 219—235.
- [68] Ren N, Yan G A, Ma J M, et al. The study of the influence of environmental factors of the submersed macrophytes in the East Lake. *J. Wuhan Univ. (Natural Science Edition)*, 1996, 46(2): 214—218.
- [69] Titus J E, Adams M S. Comparative light relations of the submersed macrophytes *Myriophyllum Spicatum* L. and *Vallisneria amerivana* Michx. *Oecologia*, 1979, 40: 273—286.
- [70] Madsen J D, Hartled C F, Boylen C W. Photosynthetic characteristics of *Myriophyllum spicatum* and six submersed aquatic macrophyte species

native to lake George, New York. *Freshwater Biology*, 1991, 26: 233–240.

- [71] Vervant J E. Periphyton removal by freshwater micrograzers. In: Van Vierssen, et al. *Lake Veluwe, a macrophyte-dominated system under eutrophication stress*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, the Netherlands Netherlands, 1994, 213–249.
- [72] Lu L L, Li M, Liu Q D, et al. Study on Ecological Factors Affecting Restoration of Submerged Plants in Water with Eutrophication. *Sichuan Environment*, 2007, 26(3): 30–33.
- [73] Dushenko W T, Bright D A, Reimer K J. Arsenic bioaccumulation and toxicity in aquatic macrophytes exposed to gold-mine effluent: relationships with environmental partitioning metal uptake and nutrients. *Aquatic Botany*, 1995, 50: 141–158.
- [74] Xu Q S, Shi G X, Wang X, et al. Generation of active oxygen and change of antioxidant and enzyme activity in *Hydrilla verticillata* under Cd, Cu and Zn stress. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2006, 30(1): 107–112.
- [75] Su R L, Li W. Advances in research on photosynthesis of submerged macrophytes. *Chinese Bulletin of Botany*, 2005, 22(Suppl.): 128–138.
- [76] Adams M S, Guilizzoni P, Adams S. Relationship of dissolved inorganic carbon to macrophyte photosynthesis on some Italian lakes. *Limnology and Oceanography*, 1978, 23: 912–919.

参考文献:

- [3] 金相灿, 楚建周, 王圣瑞. 水体氮浓度、形态对黑藻和狐尾藻光合特征的影响. *应用与环境生物学报*, 2007, 13(2): 200~204.
- [5] 邱东茹, 吴振斌. 武汉东湖水生植物生态学研究: III 沉水植被重建的可行性研究. *长江流域资源与环境*, 1998, 7(1): 42~47.
- [6] 周红, 任久长, 蔡晓明. 沉水植物昼夜光补偿点及其测定. *环境科学学报*, 1997, 17(2): 256~258.
- [11] 李文朝, 连光华. 几种沉水植物营养繁殖体萌发的光需求研究. *湖泊科学*, 1996, 8(增刊): 25~29.
- [12] 任久长, 周红, 孙亦彤. 滇池光照强度的垂直分布与沉水植物的光补偿深度. *北京大学学报(自然科学版)*, 1997, 33(2): 211~214.
- [14] 包光明, 陈开宁, 范成新, 等. 种植沉水植物和疏浚底泥对氮磷营养水平的影响. *土壤通报*, 2006, 37(5): 932~935.
- [15] 左进城, 贺锋, 成水平, 等. 富营养底质对沉水植物的胁迫研究 I. 乙酸对伊乐藻和菹草萌发与幼芽生长的影响. *武汉植物学研究*, 2006, 24(5): 424~428.
- [16] 李文朝. 浅型富营养湖泊的生态恢复——五里湖水生植被重建试验. *湖泊科学*, 1996, 8(增刊): 1~9.
- [17] 王韶华, 赵德峰, 廖日红. 关于北京后海水体光照强度及沉水植物光补偿深度的研究. *水处理技术*, 2006, 32(6): 31~33.
- [21] 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.
- [23] 合田健. 水环境指标. 北京: 中国科学出版社, 1989. 262~269.
- [24] 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.
- [27] 高健, 罗青, 李刚, 等. 溶氧、温度、氮和磷对菹草(*Potamogeton crispus* L.)冬芽萌发及生长的影响. *武汉大学学报(理工版)*, 2005, 51(4): 511~515.
- [29] 乔建荣, 任久长, 陈艳卿, 等. 常见沉水植物对草海水体总磷去除速率的研究. *北京大学学报(自然科学版)*, 1996, 32(6): 785~788.
- [30] 宋福, 陈艳, 乔建荣, 等. 常见沉水植物对草海水体(含底泥)总氮去除速率的研究. *环境科学研究*, 1997, 10(4): 47~49.
- [31] 叶春, 邹国燕, 付子轼, 等. 总氮浓度对3种沉水植物生长的影响. *环境科学学报*, 2007, 27(5): 739~745.
- [34] 曹特, 倪乐意. 金鱼藻抗氧化酶对水体无机氮升高的响应. *水生生物学报*, 2004, 28(3): 299~303.
- [38] 颜昌宙, 曾阿妍, 金相灿, 等. 不同浓度氨氮对轮叶黑藻的生理影响. *生态学报*, 2007, 27(3): 1050~1055.
- [41] 谢贻发, 李传红, 刘正文, 等. 基质条件对苦草(*Vallisneria natans*)生长和形态特征的影响. *农业环境科学学报*, 2007, 26(4): 1269~1272.
- [42] 李宽意, 刘正文, 杨宏伟, 等. 螺类牧食与沉积物类型对苦草生长的影响. *生态学报*, 2007, 27(11): 4907~4912.
- [43] 楚建周, 王圣瑞, 金相灿, 等. 底质营养状况对黑藻生长及光合作用的影响. *生态环境*, 2006, 15(4): 702~707.
- [44] 刘伟龙, 胡维平, 陈桥. 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.
- [45] 雷泽湘, 谢贻发, 刘正文. 太湖梅梁湾不同沉积物对3种沉水植物生长的影响. *华中师范大学学报(自然科学版)*, 2006, 40(2): 260~263.
- [47] 陈开宁, 陈小峰, 陈伟民, 等. 不同基质对四种沉水植物生长的影响. *应用生态学报*, 2006, 17(8): 1511~1516.
- [49] 张俊. 底质性质对沉水植物生长的影响. 南京: 河海大学, 2006.
- [50] 李文朝. 五里湖底质条件与水生高等植物的适应性研究. *湖泊科学*, 1996, 8(增刊): 30~36.
- [51] 王文林, 王国祥, 李强, 等. 水体浊度对菹草(*Potamogeton crispus*)幼苗生长发育的影响. *生态学报*, 2006, 26(11): 3586~3593.
- [52] 王文林, 王国祥, 李强, 等. 悬浮泥沙对亚洲苦草幼苗生长发育的影响. *水生生物学报*, 2007, 31(4): 460~465.
- [53] 谢贻发, 胡耀辉, 刘正文, 等. 沉积物再悬浮对沉水植物生长的影响研究. *环境科学学报*, 2007, 27(1): 18~23.
- [63] 李永涵, 金送笛, 史进禄, 等. 几种生态因子对菹草鳞枝形成和萌发的影响. *大连水产学院学报*, 1989, 4(3-4): 1~9.
- [64] 由文辉, 宋勇昌. 淀山湖3种沉水植物的种子萌发生态. *应用生态学报*, 1992, 6(2): 196~200.
- [66] 陈洪达. 菹草生产力的研究. *水生生物学报*, 1989, 13(2): 152~158.
- [68] 任南, 严国安, 马剑敏, 等. 环境因子对东湖几种沉水植物生理的影响研究. *武汉大学学报(自然科学版)*, 1996, 46(2): 214~218.
- [72] 陆露璐, 黎明, 刘德启, 等. 影响富营养化水体沉水植物修复的生态因子探讨. *四川环境*, 2007, 26(3): 30~33.
- [74] 徐勤松, 施国新, 王学, 等. 锌、铜和锌胁迫下黑藻活性氧的产生及抗氧化酶活性的变化研究. *水生生物学报*, 2006, 30(1): 107~112.
- [75] 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.