

DOI: 10.5846/stxb201902230335

朱天顺, 王丽虹, 何亮, 蒋万祥, 申恒伦, 陈静, 苏朋, 韩庆香, 曹特, 潘保柱. 调蓄河湖群菹草 (*Potamogeton crispus* L.) 功能性状特征及其与环境因子的关系. 生态学报, 2020, 40(6): 1990-1998.

Zhu T S, Wang L H, He L, Jiang W X, Shen H L, Chen J, Su P, Han Q X, Cao T, Pan B Z. Characteristics of functional traits of *Potamogeton crispus* L. and their relationships with environmental factors in the channel river and impounded lakes. Acta Ecologica Sinica, 2020, 40(6): 1990-1998.

调蓄河湖群菹草 (*Potamogeton crispus* L.) 功能性状特征及其与环境因子的关系

朱天顺¹, 王丽虹¹, 何亮², 蒋万祥¹, 申恒伦^{1,*}, 陈静¹, 苏朋¹, 韩庆香¹, 曹特³, 潘保柱⁴

¹ 枣庄学院生命科学学院, 枣庄 277160

² 南昌大学鄱阳湖环境与资源利用教育部重点实验室, 南昌 330031

³ 中国科学院水生生物研究所, 淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072

⁴ 西安理工大学水利水电学院, 西安 710048

摘要: 调水工程引起的多环境因子关联变化对沉水植物群落的影响机制有待深入探讨。以南水北调东线工程调蓄河湖群中菹草种群为研究对象, 分析了京杭运河 (YH)、高邮湖 (GY)、洪泽湖 (HZ)、骆马湖 (LM)、南四湖上级湖 (NS1)、南四湖下级湖 (NS2) 和东平湖 (DP) 7 个调蓄河湖中菹草个体功能性状特征及其与环境因子间的关系。结果表明: (1) 除高锰酸盐指数 (COD_{Mn})、浊度 (Tur) 和底泥有机质含量 (S_0) 外, 总氮 (TN)、硝氮 ($\text{NO}_3\text{-N}$)、氨氮 ($\text{NH}_4\text{-N}$)、总磷 (TP)、正磷酸盐 ($\text{PO}_4\text{-P}$)、硅酸盐 ($\text{SiO}_4\text{-Si}$)、叶绿素 a ($\text{Chl}a$)、总溶解性固体 (TDS)、透明度 (SD)、消光系数 (K)、水温 (T)、电导率 (Cond)、酸碱度 (pH)、溶解氧 (DO) 和底泥含水率 (S_w) 在河湖间差异达到了极显著水平; (2) 菹草株高、茎分支数、茎节数、茎节长、茎直径、相对茎长、叶片数、叶厚、叶长、叶宽、叶面积、比叶面积、株重、茎重、叶重、茎叶比、茎干物质比、叶干物质比在河湖间差异极显著; (3) 河湖群内菹草种群 18 个功能性状中, 按变异系数从小到大依次为: 叶宽、茎直径、叶长、茎干物质比、叶干物质比、叶面积、株高、茎节长、相对茎长、茎叶比、叶厚、茎节数、茎重、叶片数、株重、比叶面积、叶重、茎分支数; 7 个调蓄河湖间, 按照所有性状变异系数平均值从大到小排序依次为: 南四湖下级湖、洪泽湖和京杭运河、高邮湖、东平湖、南四湖上级湖、骆马湖; (4) 环境因子共解释了功能性状方差变异的 49.43%; 叶性状主要受营养因子 (TN、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{SiO}_4\text{-Si}$) 影响; 茎性状与光照因子 ($\text{Chl}a$ 和 SD) 密切相关; 底泥因子 (S_0) 对茎叶生物量分配起主要作用。

关键词: 功能性状; 环境因子; 菹草; 调蓄河湖; 南水北调

Characteristics of functional traits of *Potamogeton crispus* L. and their relationships with environmental factors in the channel river and impounded lakes

ZHU Tianshun¹, WANG Lihong¹, HE Liang², JIANG Wanxiang¹, SHEN Henglun^{1,*}, CHEN Jing¹, SU Peng¹, HAN Qingxiang¹, CAO Te³, PAN Baozhu⁴

¹ College of Life Sciences, Zaozhuang University, Zaozhuang 277160, China

² Key Laboratory of Poyang Lake Environment and Resource Utilization, Ministry of Education, Nanchang University, Nanchang 330031, China

³ State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China

⁴ Institute of Water Resources and Hydro-electric Engineering, Xi'an University of Technology, Xi'an 710048, China

基金项目: 国家自然科学基金青年基金项目 (51809228); 山东省自然科学基金 (ZR2019PEE040, ZR2016CL05); 山东省高校青创科技计划 (2019KJE020)

收稿日期: 2019-02-22; 网络出版日期: 2019-12-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: shenhenglun@126.com

Abstract: The effects of water transfer project, which caused a series of changes of the environmental factors, on submerged macrophyte communities have not been fully investigated. We addressed this issue by choosing the channel river and impounded lakes of the east route of South-to-North Water Transfer Project (SNWTP) as one case study. Seven natural populations of *Potamogeton crispus* L. in Beijing-Hangzhou Grand Canal, Lake Gaoyou, Lake Hongze, Lake Luoma, Lake Nansi, and Lake Dongping were investigated to determine the functional traits and their relationships with environmental factors. The results indicated that: (1) total nitrogen (TN), nitrate nitrogen ($\text{NO}_3\text{-N}$), ammonia nitrogen ($\text{NH}_4\text{-N}$), total phosphorus (TP), orthophosphate ($\text{PO}_4\text{-P}$), silicate ($\text{SiO}_4\text{-Si}$), chlorophyll *a* (Chl*a*), total dissolved solids (TDS), transparency (SD), extinction coefficient (*K*), water temperature (*T*), conductivity (Cond), pH value (pH), dissolved oxygen (DO), and sediment water content (S_w) differed significantly among the surveyed channel river and impounded lakes except permanganate index (COD_{Mn}), turbidity (Tur), and sediment organic matter content (S_o). (2) All 18 functional traits, including plant height, branch number, internodes number, internodes length, stem diameter, relative stem length, leaf number, leaf thickness, leaf length, leaf width, leaf area, relative leaf area, plant weight, stem weight, leaf weight, stem leaf ratio, stem dry weight ratio, and leaf dry weight ratio were significantly different among the channel river and impounded lakes. (3) In terms of the coefficient of variation (CV) from low to high, the order of 18 functional traits was leaf width, stem diameter, leaf length, stem dry weight ratio, leaf dry weight ratio, leaf area, plant height, internodes length, relative stem length, stem leaf ratio, leaf thickness, internodes number, stem weight, leaf number, plant weight, relative leaf area, leaf weight, and branch number. Regarding to the mean CV of all functional traits from high to low, the order of 7 channel river and impounded lakes was lower region of Lake Nansi, Lake Hongze and Beijing-Hangzhou Grand Canal, Lake Gaoyou, Lake Dongping, upper region of Lake Nansi, and Lake Luoma. (4) Redundancy analysis (RDA) result showed that 18 environmental factors explained 49.43% of total variation of functional traits. In general, the leaf traits had a significant correlation with nutrient factors (TN, $\text{NO}_3\text{-N}$, $\text{SiO}_4\text{-Si}$), and the stem traits were closely related to light factors (Chl*a* and SD). While the biomass allocation of stem and leaf was mainly determined by the sediment factor (S_o).

Key Words: functional trait; environmental factor; *Potamogeton crispus* L.; impounded lake; South-to-North Water Transfer Project

南水北调东线工程跨越长江、淮河、黄河、海河四大流域,连通高邮湖、洪泽湖、骆马湖、南四湖、东平湖等调蓄湖泊,沿京杭大运河逐级输水北上,向黄淮海平原东部和山东半岛供水^[1]。调水工程改变着调蓄河湖水文过程,影响着水体和底质环境条件^[2-4]。由于调蓄河湖固有的水体属性,即使单一的水位变化也关联着水体光照、营养、沉积物等环境因子的变化^[5-6]。这种由调水工程引起的调蓄河湖中多重环境因子的关联变化,将会给沉水植物产生何种影响值得深入研究。

植物功能性状可反映植物应对环境变化的适应策略,是跨区域和跨尺度比较植物特征的重要指标,常用于揭示植物个体和群落随环境变化的潜在机制^[7-8]。沉水植物长期应对水体复杂多变的环境条件,在生理、形态、繁殖等方面形成了一系列高度可塑的功能性状组合^[9-11]。沉水植物可通过改变株高、叶面积、根长、茎分枝数、生物量分配等来适应水体环境的改变^[12-15],如微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus* A. Benn)可通过降低茎分枝数与密度,增加地上部分生物量分配来适应水深增加^[9,12];苦草(*Vallisneria spiralis* L.)可通过增加叶片碳、氮、磷含量应对水下弱光^[13-14];水位升高后,菹草可通过增加株高、提高生长速率来适应深水胁迫^[15]。

菹草广泛分布于我国南北各省区淡水水体,是南水北调东线河湖中常见的沉水植物,同时也是这些区域冬春季沉水植物群落的主要建群种,对水域生态系统的初级生产力、营养元素的生物地球化学循环以及清水稳态的维持发挥着重要作用。本研究以我国南水北调东线河湖优势沉水植物菹草为研究对象,比较调蓄河湖

间植物功能性状差异,分析植物性状与环境因子间的关系,探讨植物对异质生境的适应策略,研究结果可为阐释调水工程对调蓄河湖沉水植物群落的影响机制提供重要参考。

1 材料与方法

1.1 研究区域

南水北调东线工程自南向北依次连通高邮湖、洪泽湖、骆马湖、南四湖、东平湖 5 个调蓄湖泊,沿京杭大运河及其平行河道向北输水,工程横跨北亚热带和南暖温带两大气候带,沿线区域年均降雨量 500—1000 mm,由南向北逐步递减。调蓄湖群均属浅水性湖泊,平均水深 2.0—5.0 m,受季风气候降水量影响,沿线河湖丰枯季节水位悬殊,水位年际波动较大,连续丰水年与枯水年交替出现。调蓄湖群沉水植物群落物种组成不尽相同,高邮湖主要优势种为菹草、微齿眼子菜和金鱼藻 (*Ceratophyllum demersum* L.)^[16];洪泽湖现有沉水植物 4 科 4 属 7 种,菹草、鳃齿眼子菜 (*Potamogeton pectinatus* L.) 为主要优势种^[17];骆马湖主要优势种为菹草和微齿眼子菜^[18-19];南四湖现有沉水植物 6 科 6 属 12 种,菹草、鳃齿眼子菜及穗状狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum* L.) 为优势种^[20]。东平湖现有沉水植物仅菹草和穗状狐尾藻 2 种,菹草为优势种^[21]。春季时,菹草为调蓄河湖沉水植物群落的主要建群种。

1.2 样品采集及指标测定

于 2018 年 4 月对高邮湖、洪泽湖、骆马湖、南四湖、东平湖 5 个调蓄湖泊和京杭运河进行野外调查。结合菹草种群分布格局,兼顾随机与均匀原则,在调蓄湖群及沿线河道共设调查样点 74 个,样点水深范围为 1.0—2.0 m(图 1)。

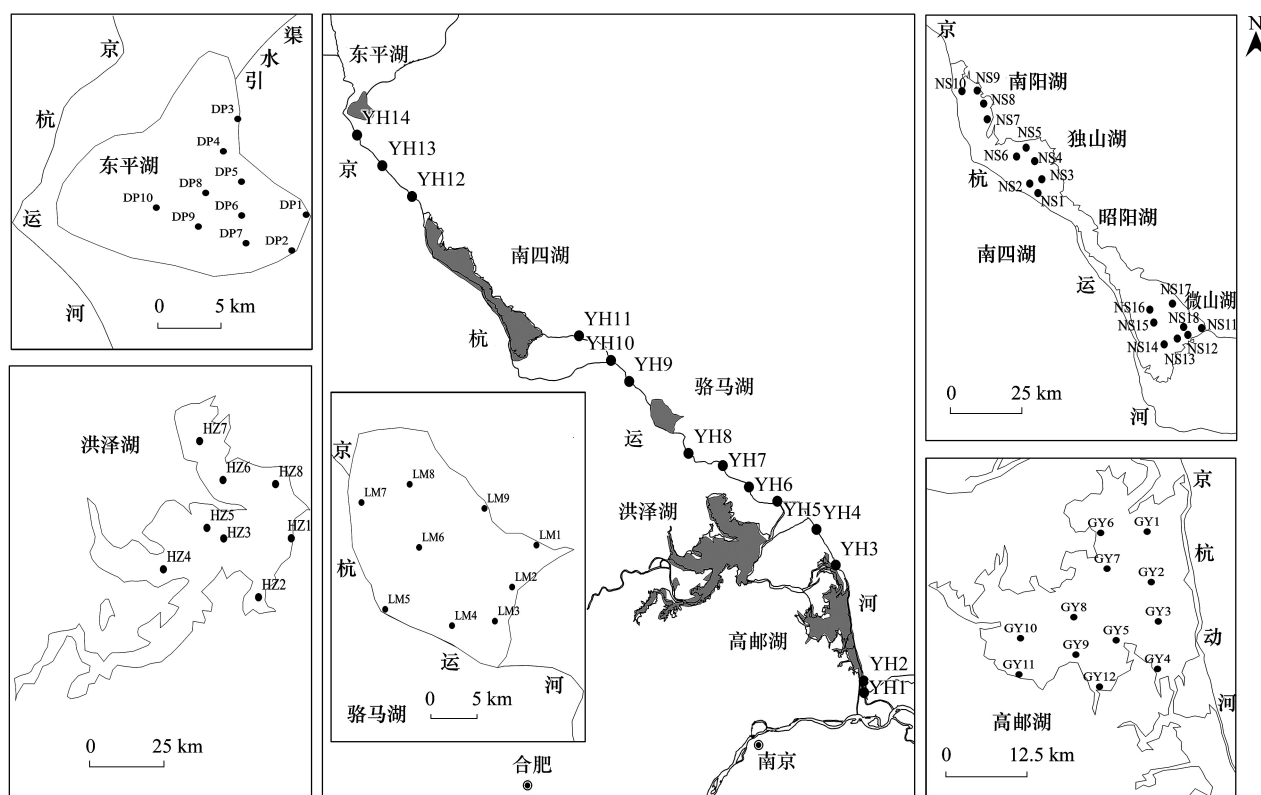


图 1 调蓄河湖采样点位图

Fig.1 Sampling sites of the channel river and impounded lakes

DP: 东平湖 Lake Dongping; HZ: 洪泽湖 Lake Hongze; LM: 骆马湖 Lake Luoma; YH: 京杭运河 Beijing-Hangzhou Grand Canal; NS: 南四湖 Lake Nansi; GY: 高邮湖 Lake Gaoyou

每个样点处采用面积为 0.2 m^2 的水下镰刀随机采集 3 个样方,每个样方选取 1 株健壮完整的菹草植株,洗去泥沙和附生物,装入封口袋后置于低温保温箱内带回实验室,选取 18 个表征植物适应策略的功能性状进行测定(表 1)。每个样点采集混合水样和表层泥样,连同植物样品一同带回实验室用于理化指标测定。水体叶绿素 a (Chl a)、总氮(TN)、氨氮($\text{NH}_4\text{-N}$)、硝氮($\text{NO}_3\text{-N}$)、总磷(TP)、正磷酸盐($\text{PO}_4\text{-P}$)、硅酸盐($\text{SiO}_4\text{-Si}$)含量以及底泥含水率(S_w)、有机质含量(S_o)测定参照湖泊生态调查观测与分析方法^[22]。现场用塞氏透明度盘测定样点水体透明度(SD);采用美国 YSI 公司 EXO $_2$ 多参数水质分析仪测定水体温度(T)、溶解氧(DO)、pH、电导率(Cond)、溶解性总固体(TDS)、浊度(Tur);采用美国 Li-Cor LI-1500 光照计分层测定水体光合有效辐射(PAR)并计算水体消光系数(K), K 由公式 $K = (1/Z) \ln(I_0/I_z)$ 得出,式中 I_0 为表层 PAR, I_z 为水深 z 处的 PAR。

1.3 统计分析

单因素方差分析(One-way ANOVA)用于比较调蓄河湖间环境因子和植物功能性状均值差异,分析之前,对数据的正态性和方差齐性进行检验,必要时进行对数、平方根等数据转换,方差总体显著时,采用 Gabriel 多重比较法进行均值间的多重比较。多元排序方法用于揭示环境因子与植物功能性状的关系,在排序前先对功能性状矩阵进行除趋势对应分析(Detrended Correspondence Analysis, DCA)。本研究的 DCA 结果表明,最大的梯度长度为 2.65,因此运用冗余分析(Redundancy analysis, RDA)方法进行排序分析;Monte Carlo 置换检验(置换次数=999)用于筛选对植物功能性状具有显著影响的环境因子($P < 0.01$)。单因素方差分析通过 PASW Statistics 18.0 实现;冗余分析采用 R 3.5.1 数据包 vegan 进行;图形制作由 Origin 8.5 完成。

表 1 植物功能性状及其测定方法

Table 1 Categories and determination methods of functional traits

功能性状 Functional traits	测定方法 Determination methods	功能性状 Functional traits	测定方法 Determination methods
株高 Plant height	直尺测量	叶宽 Leaf width	CI-202 叶面积分析仪测定
茎分支数 Branch number	连续计数	叶面积 Leaf area	CI-202 叶面积分析仪测定
茎节数 Internodes number	连续计数	比叶面积 Relative leaf area	单位叶片干重的叶面积
茎节长 Internodes length	直尺测量	株重 Plant weight	烘干称重
茎直径 Stem diameter	游标卡尺测量	茎重 Stem weight	烘干称重
相对茎长 Relative stem length	单位茎干重的长度	叶重 Leaf weight	烘干称重
叶片数 Leaf number	连续计数	茎叶比 Stem leaf ratio	茎重/叶重
叶厚 Leaf thickness	游标卡尺测量	茎干物质比 Stem dry weight ratio	茎干重/茎湿重
叶长 Leaf length	CI-202 叶面积分析仪测定	叶干物质比 Leaf dry weight ratio	叶干重/叶湿重

2 结果与分析

2.1 环境因子特征

对东线调水工程调蓄河湖间 18 个环境因子比较分析,结果表明,除 COD_{Mn} ($F = 1.29$; $P = 0.27$)、Tur ($F = 0.93$; $P = 0.93$) 和 S_o ($F = 1.34$; $P = 0.25$) 外, TN、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、TP、P- PO_4 、 $\text{SiO}_4\text{-Si}$ 、Chl a 、TDS、SD、 K 、T、Cond、pH、DO 和 S_w 在不同河湖间差异达到极显著水平($P < 0.01$)。

2.2 功能性状特征

2.2.1 功能性状变异分析

调蓄河湖群 18 个功能性状中,按照性状变异系数从小到大依次为:叶宽、茎直径、叶长、茎干物质比、叶干物质比、叶面积、株高、茎节长、相对茎长、茎叶比、叶厚、茎节数、茎重、叶片数、株重、比叶面积、叶重、茎分支数(表 2)。7 个调蓄河湖间,按照所有性状变异系数平均值从大到小排序依次为:南四湖下级湖、洪泽湖和京杭运河、高邮湖、东平湖、南四湖上级湖、骆马湖(表 2)。同一性状在不同河湖间变异程度各异,如株高在南四湖

下级湖变异系数为 0.54,而上级湖的变异系数仅为 0.17(表 2)。同一湖泊内不同性状变异系数也不尽相同,如高邮湖内叶宽的变异系数为 0.19,而比叶面积的变异系数高达 0.83(表 2)。

表 2 调蓄河湖功能性状变异系数

Table 2 Coefficients of variation of functional traits among channel river and impounded lakes

功能性状 Functional traits	京杭运河 YH	高邮湖 GY	洪泽湖 HZ	骆马湖 LM	南四湖 上级湖 NS1	南四湖 下级湖 NS2	东平湖 DP	性状平均 Mean CV of trait
PH	0.40	0.35	0.35	0.33	0.17	0.54	0.25	0.34±0.04
BN	0.77	0.64	0.58	0.39	0.86	2.35	1.60	1.03±0.26
IN	0.66	0.30	0.71	0.25	0.63	0.61	0.32	0.50±0.07
IL	0.49	0.41	0.35	0.37	0.24	0.50	0.26	0.37±0.04
SD	0.25	0.35	0.28	0.16	0.13	0.21	0.14	0.22±0.03
RSL	0.39	0.48	0.48	0.41	0.33	0.29	0.30	0.38±0.03
LN	0.64	0.59	0.55	0.32	0.78	0.80	0.63	0.62±0.06
LT	0.55	0.53	0.51	0.42	0.26	0.23	0.46	0.42±0.05
LL	0.26	0.28	0.26	0.24	0.16	0.18	0.16	0.22±0.02
LW	0.17	0.19	0.20	0.15	0.18	0.19	0.22	0.19±0.01
LA	0.35	0.43	0.38	0.32	0.28	0.34	0.27	0.34±0.02
RLA	0.64	0.83	1.09	0.52	0.61	0.55	0.61	0.69±0.08
PW	0.71	0.68	0.79	0.35	0.60	0.96	0.51	0.66±0.07
SW	0.64	0.64	0.59	0.32	0.51	0.85	0.34	0.56±0.07
LW	0.85	0.79	0.87	0.48	0.73	1.00	1.26	0.85±0.09
SLR	0.60	0.55	0.46	0.31	0.41	0.28	0.32	0.42±0.05
SDWR	0.37	0.20	0.23	0.24	0.12	0.22	0.22	0.23±0.03
LDWR	0.32	0.25	0.24	0.18	0.15	0.20	0.34	0.24±0.03
MCVL	0.50±0.05	0.47±0.05	0.50±0.06	0.32±0.03	0.40±0.06	0.57±0.12	0.46±0.09	

PH:株高 Plant height;BN:茎分支数 Branch number;IN:茎节数 Internodes number;IL:茎节长 Internodes length;SD:茎直径 Stem diameter;RSL:相对茎长 Relative stem length;LN:叶片数 Leaf number;LT:叶厚 Leaf thickness;LL:叶长 Leaf length;LW:叶宽 Leaf width;LA:叶面积 Leaf area;RLA:相对叶面积 Realtive leaf area;PW:株重 Plant weight;SW:茎重 Stem weight;LW:叶重 Leaf weight;SLR:茎叶比 Stem leaf ratio;SDWR:茎干物质比 Stem dry weight ratio;LDWR:叶干物质比 Leaf dry weight ratio;MCVL:河湖所有性状变异平均 Mean CV of lake;性状平均和河湖平均采用平均值±标准误差

2.2.2 功能性状差异比较

在茎性状方面,株高($F=31.40$; $P<0.01$)、茎分支数($F=20.89$; $P<0.01$)、茎节数($F=10.34$; $P<0.01$)、茎节长($F=12.60$; $P<0.01$)、茎直径($F=9.75$; $P<0.01$)和相对茎长($F=11.04$; $P<0.01$)在河湖间差异达到极显著水平。骆马湖株高和茎分支数显著高于其他河湖,运河和南四湖下级湖株高最矮,东平湖和南四湖下级湖茎分支数最少(图 2);洪泽湖和骆马湖茎节长显著高于其他河湖,运河茎节长最短(图 2);洪泽湖和南四湖上级湖茎直径最大,高邮湖茎直径最小(图 2);南四湖和东平湖相对茎长最大,骆马湖相对茎长最小(图 2)。

在叶性状方面,河湖间叶片数($F=16.00$; $P<0.01$)、叶厚($F=7.10$; $P<0.01$)、叶长($F=4.83$; $P<0.01$)、叶宽($F=11.19$; $P<0.01$)、叶面积($F=9.64$; $P<0.01$)和比叶面积($F=17.63$; $P<0.01$)差异极显著。高邮湖、洪泽湖、骆马湖叶片数最多,东平湖和南四湖下级湖叶片数最少(图 3);而东平湖和南四湖下级湖比叶面积显著高于其他调蓄河湖(图 3);骆马湖叶长、叶宽、叶面积均最大(图 3);东平湖叶片最厚(图 3)。

在生物量分配方面,河湖间株重($F=14.10$; $P<0.01$)、茎重($F=25.01$; $P<0.01$)、叶重($F=13.20$; $P<0.01$)、茎叶比($F=17.21$; $P<0.01$)、茎干物质比($F=13.20$; $P<0.01$)、叶干物质比($F=7.15$; $P<0.01$)差异极显著。骆马湖株重(洪泽湖除外)、茎重和叶重均显著高于其他调蓄河湖(图 4);东平湖茎叶比、茎干物质比最大,南四湖叶干物质比显著小于其他河湖(图 4)。

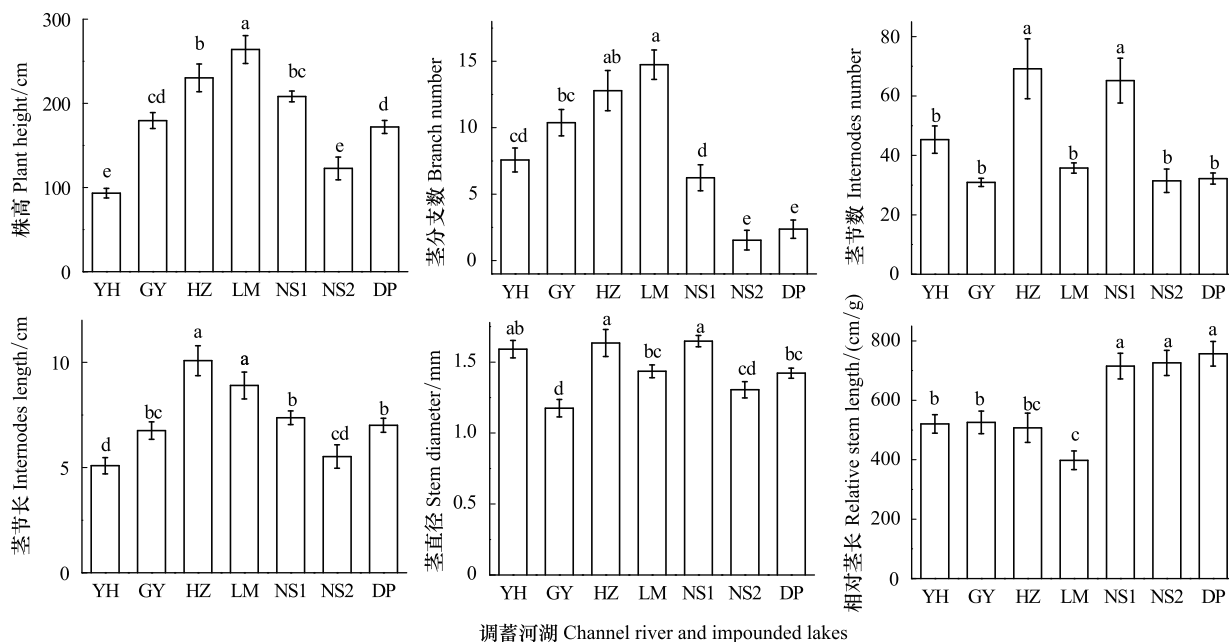


图2 调蓄河湖间茎性状比较(平均值±标准误差)

Fig.2 Comparison of the stem traits among channel river and impounded lakes (mean ± SE)

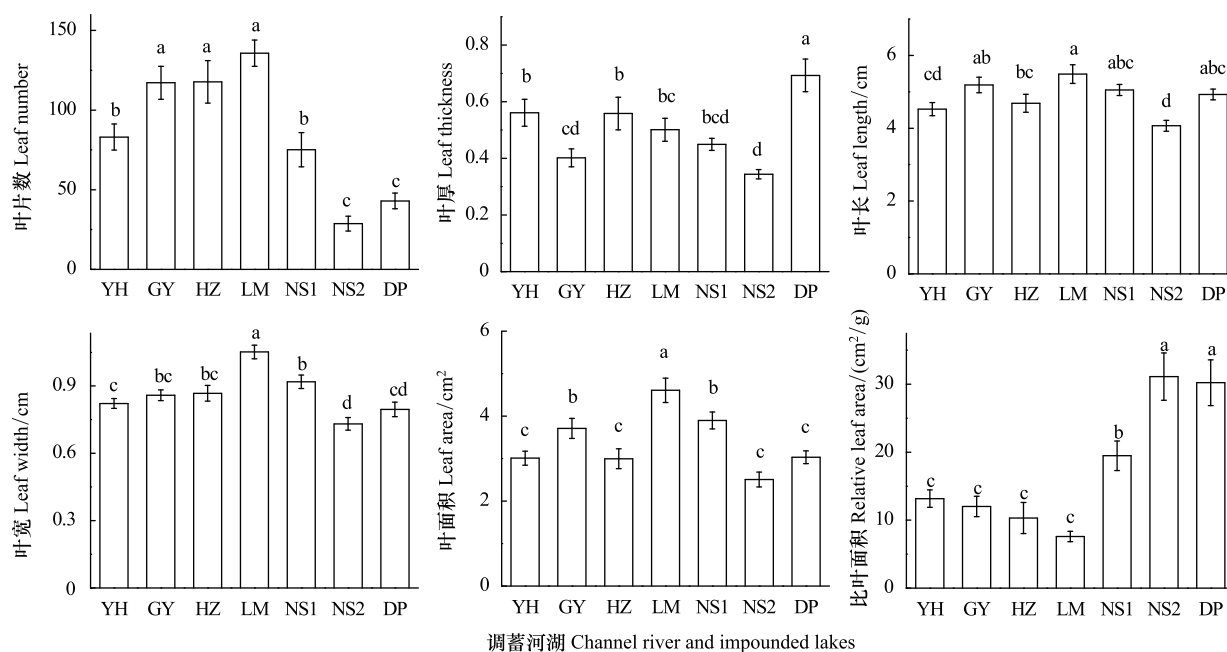


图3 调蓄河湖间叶性状比较(平均值±标准误差)

Fig.3 Comparison of the leaf traits among channel river and impounded lakes (mean ± SE)

2.3 功能性状与环境因子的关系

沉水植物功能性状与环境因子的冗余分析(RDA)结果表明,18个环境因子解释了功能性状方差变异的49.43%,不能解释的变异为50.57%。其中,第一、二排序轴的特征值分别为4.98和1.00,分别占总特征值的60.51%和12.17%,分别解释了性状变异的27.68%和5.57%。Monte Carlo置换检验结果表明,在 $P < 0.01$ 水平

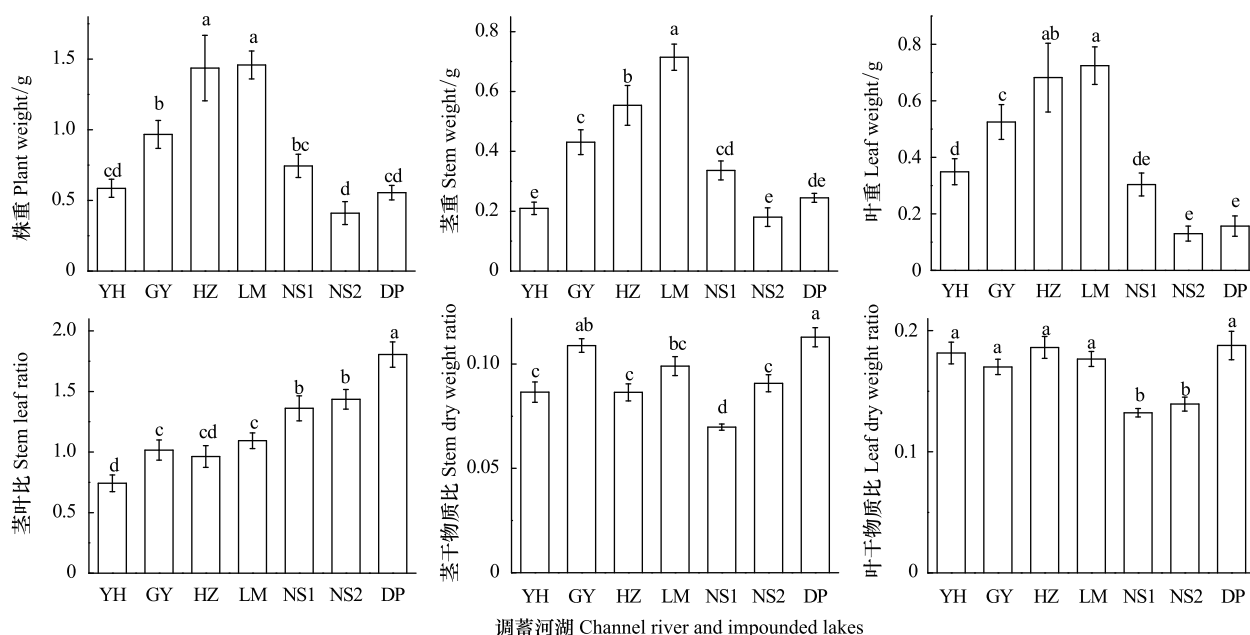


图4 调蓄河间茳草个体生物量分配比较(平均值±标准误差)

Fig.4 Comparison of the biomass allocation of *P. crispus* among channel river and impounded lakes (mean ± SE)

下对功能性状特征具有显著影响的环境因子为 $\text{NO}_3\text{-N}$ ($R^2 = 0.12$)、 $\text{NH}_4\text{-N}$ ($R^2 = 0.24$)、 $\text{SiO}_4\text{-Si}$ ($R^2 = 0.21$)、 Cond ($R^2 = 0.15$)、 pH ($R^2 = 0.24$)、 TDS ($R^2 = 0.17$) 和 S_w ($R^2 = 0.12$)。

从图5可看出, pH 、 T 、 Chla 、 $\text{SiO}_4\text{-Si}$ 、 TN 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 是第一轴的主要影响因子,第二轴与 K 、 TP 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 、 COD_{Mn} 、 SD 、 Tur 、 S_w 、 DO 相关度较高。排序结果表明,多数功能性状位于排序图的外围,说明功能性状主要受到特定环境因子的影响。依据功能性状与环境因子箭头连线垂直投影距离,得出功能性状与环境因子对应关系如下:叶片数、叶重、茎分支数、株重、茎重、茎直径、叶厚与 Chla 相关性高;茎节数、株高、茎节长主要受到水体 SD 影响;叶面积、叶长、叶宽对水体 TN 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{SiO}_4\text{-Si}$ 响应显著;茎、叶干物质含量与水体 $\text{PO}_4\text{-P}$ 、 DO 含量密切相关;茎叶比对 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 S_w 响应明显;比叶面积和相对茎长与 pH 高度相关。

3 讨论

3.1 调蓄河湖茳草功能性状响应策略

沉水植物多数功能性状都具有较高的可塑性,能够单独或联合对环境异质性做出系列响应^[11-12,15]。研究发现,运河和南四湖下级湖茳草种群表现出较高的茎分支数、株重变异,高邮湖和洪泽湖具有较高的比叶面积、株重变异,南四湖上级湖和东平湖茎分支数、叶片数变异最大,骆马湖为比叶面积、叶厚变异最大,各调蓄河湖茳草种群在功能性状权衡策略上表现出一定的性状选择性,且表现出多样化的性状可塑性,这可能是由每个调蓄河湖中影响茳草种群的主导环境因子不同所致^[23-26]。7个生境异质的河湖间,按所有性状的平均变异系数从高到低依次为南四湖下级湖、洪泽湖和京杭运河、高邮湖、东平湖、南四湖上级湖、骆马湖,表明不同调蓄河湖间功能性状组合的响应对策有所差异,南四湖下级湖的茳草种群在异质生境中,通过权衡关系形成的性状组合多样化程度较高,骆马湖性状组合可塑性最低。因此,不同调蓄河湖茳草种群通过权衡关系形成了特定且多样的性状组合。

3.2 调蓄河湖功能性状差异来源

茳草种群功能性状种内变异较大,18个性状中有13个性状的变异超过了0.30,尤其是茎分支数($\text{CV} = 1.03$)、叶重($\text{CV} = 0.85$)、比叶面积($\text{CV} = 0.69$)、株重($\text{CV} = 0.66$)、叶片数($\text{CV} = 0.62$)变异甚至达到0.60以上,

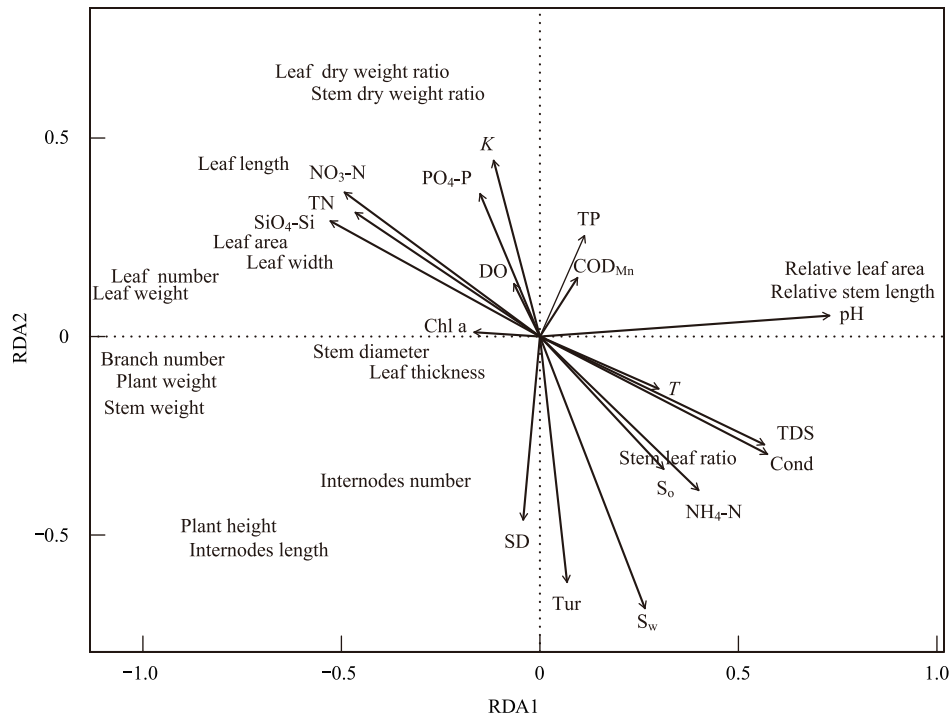


图5 环境因子和功能性状的 RDA 排序图

Fig.5 RDA biplot of environmental parameters and functional traits in channel river and impounded lakes

COD_{Mn}:高锰酸盐指数 Permanganate index; Tur:浊度 Turbidity; TN:总氮 Total nitrogen; NO₃-N:硝氮 Nitrate nitrogen; NH₄-N:氨氮 Ammonia nitrogen; TP:总磷 Total phosphorus; PO₄-P:正磷酸盐 Orthophosphate; SiO₄-Si:硅酸盐 Silicate; Chl_a:叶绿素 *a* Chlorophyll *a*; TDS:总溶解性固体 Total dissolved solids; SD:透明度 Transparency; K:消光系数 Extinction coefficient; T:水温 Water temperature; Cond:电导率 Conductivity; pH:酸碱度 pH value; DO:溶解氧 Dissolved oxygen; S₀:底泥有机质 Sediment organic matter content; S_w:底泥含水率 Sediment water content

表明菹草种群具有较高的性状可塑性和功能多样性,河湖间种群分化程度较高。本研究中,环境因子只解释了约 50%的功能性状变异,表明河湖间菹草功能性状变异并非由环境因子单独决定,可能由生物遗传、个体间相互作用、个体发育等因素共同决定^[27-29]。每个调蓄湖泊中的菹草种群可能由一个或多个种群发展而来,这些种群可能在原有湖泊中已经发展了多个世代,在长期的进化中形成了特定的功能性状特征^[27]。个体发育可能是造成功能性状差异的另一原因,已有研究表明沉水植物个体发育引起的功能性状变异约占总变异的 5%—76%^[28]。同时,个体间资源竞争、密度效应等相互作用引起的性状趋异也是一个不容忽视的因素^[29]。菹草种群的功能性状差异对于沉水植物多样性和生态系统功能稳定性具有重要作用,能够增强种群对异质生境的适应能力。

3.3 调水工程运行对调蓄河湖菹草种群功能性状的影响

调水工程的运行改变着调蓄河湖环境因子,影响着菹草种群的发展^[5-6,24]。本研究所选定的 18 个环境因子可归为营养因子(TN、NO₃-N、NH₄-N、TP、PO₄-P、SiO₄-Si、COD_{Mn}、DO)、光照因子(K、SD、Tur、TDS、Chl_a)、底泥因子(S_w、S₀)以及非资源型物理因子(T、Cond、pH)四类,依据环境因子与功能性状的 RDA 排序结果,我们发现,叶性状主要受营养因子(氮和硅)影响,体现了菹草种群氮、硅元素营养收支状况^[10,14];茎性状与光照因子(藻类和透明度)密切相关,是菹草适应水下弱光的优先响应性状^[15];底泥因子(底泥有机质)对茎、叶生物量分配起主导作用,体现了植物在水、泥营养之间的策略选择^[25-26]。通过对调蓄湖群环境因子结果比较发现,调水前端调蓄湖营养因子、悬浮物等高于后端调蓄湖,随调水工程的运行,沿线各调蓄湖水体营养升高,光照条件变弱,加之河湖水位升高,使得后端调蓄湖群中菹草种群向着适应弱光、高营养的方向发展。另一方面,调水工程的运行加强了调蓄河湖间水流运动,利于不同菹草种群间繁殖体的迁移,打破了原有种群间的生

殖隔离,加大了遗传物质的交流,使得种群间功能性状差异性变小,多样性减少,减弱了菹草种群对多变水环境的适应能力。

致谢:野外调查得到徐同良、相元泉、何浩然的帮助,特此致谢。

参考文献 (References):

- [1] Zhuang W. Eco-environmental impact of inter-basin water transfer projects: a review. *Environmental Science and Pollution Research*, 2016, 23 (13): 12867-12879.
- [2] 裴源生, 王建华, 罗琳. 南水北调对海河流域水生态环境影响分析. *生态学报*, 2004, 24(10): 2115-2123.
- [3] 徐新伟, 吴中华, 于丹, 刘春花, 李中强, 肖克炎. 汉江中下游水生植物多样性及南水北调工程对其影响. *生态学报*, 2002, 22(11): 1933-1938.
- [4] Zhao X, Liu J G, Liu Q Y, Tillotson M R, Guan D B, Hubacek K. Physical and virtual water transfers for regional water stress alleviation in China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2015, 112(4): 1031-1035.
- [5] Zeng Q H, Qin L H, Li X Y. The potential impact of an inter-basin water transfer project on nutrients (nitrogen and phosphorous) and chlorophyll a of the receiving water system. *Science of the Total Environment*, 2015, 536: 675-686.
- [6] Zhang L, Li S S, Loúiciga H A, Zhuang Y H, Du Y. Opportunities and challenges of interbasin water transfers: a literature review with bibliometric analysis. *Scientometrics*, 2015, 105(1): 279-294.
- [7] 何念鹏, 刘聪聪, 张佳慧, 徐丽, 于贵瑞. 植物性状研究的机遇与挑战: 从器官到群落. *生态学报*, 2018, 38(19): 6787-6796.
- [8] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展. *中国科学: 生命科学*, 2015, 45(4): 325-339.
- [9] Fu H, Zhong J Y, Yuan G X, Xie P, Guo L G, Zhang X L, Xu J, Li Z Q, Li W, Zhang M, Cao T, Ni L Y. Trait-based community assembly of aquatic macrophytes along a water depth gradient in a freshwater lake. *Freshwater Biology*, 2014, 59(12): 2462-2471.
- [10] 刘洋, 付文龙, 操瑜, 李伟. 沉水植物功能性状研究的思考. *植物科学学报*, 2017, 35(3): 444-451.
- [11] Moor H, Rydin H, Hylander K, Nilsson M B, Lindborg R, Norberg J. Towards a trait-based ecology of wetland vegetation. *Journal of Ecology*, 2017, 105(6): 1623-1635.
- [12] Fu H, Zhong J Y, Yuan G X, Ni L Y, Xie P, Cao T. Functional traits composition predict macrophytes community productivity along a water depth gradient in a freshwater lake. *Ecology and Evolution*, 2014, 4(9): 1516-1523.
- [13] Albert C H, Grassein F, Schurr F M, Vieilledent G, Violle C. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics, 2011, 13(3): 217-225.
- [14] 李威, 何亮, 朱天顺, 曹特, 张霄林, 倪乐意. 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.
- [15] 陈正勇, 王国祥, 吴晓东, 王立志, 徐伟伟, 俞振飞. 不同水深条件下菹草 (*Potamogeton crispus*) 的适应对策. *湖泊科学*, 2011, 23(6): 942-948.
- [16] 田翠翠, 郭传波, 吴幸强. 高邮湖沉水植物分布格局及其与水环境因子的关系. *水生生物学报*, 2019, 43(2): 423-430.
- [17] Guo C B, Li W, Zhang Y X, Xia W T, Xin W, Chen Y S, Li Z J. Mapping spatiotemporal trends in the abundance and distribution of macrophytes in Hongze lake. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2018, 42(6): 1153-1161.
- [18] 彭凯, 李太民, 刘利, 邹伟, 吴天浩, 龚志军. 苏北骆马湖浮游植物群落结构及其水质生物评价. *湖泊科学*, 2018, 30(1): 183-191.
- [19] 万蕾, 徐德兰, 高明侠, 韩宝平, 宋新恒, 董潇. 大型水生植物对骆马湖氮、磷元素的影响. *环境工程学报*, 2012, 6(10): 3579-3584.
- [20] 章伟. 洪泽湖、南四湖沉水植物分布及其优势种的 C-N 代谢研究[D]. 武汉: 湖北工业大学, 2016.
- [21] 田翠翠, 吴幸强, 冯闪闪, 蔡启佳, 杨甜甜, 肖邦定. 东平湖沉水植物分布格局及其与环境因子的关系. *环境科学与技术*, 2018, 41(11): 15-20.
- [22] 黄祥飞. 湖泊生态调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 2000: 45-55.
- [23] Boedeltje G, Smolders A J P, Roelofs J G M. Combined effects of water column nitrate enrichment, sediment type and irradiance on growth and foliar nutrient concentrations of *Potamogeton alpinus*. *Freshwater Biology*, 2005, 50(9): 1537-1547.
- [24] 吴明丽, 李叙勇. 光衰减及其相关环境因子对沉水植物生长影响研究进展. *生态学报*, 2012, 32(22): 7202-7212.
- [25] 李杨, 潘珉, 何锋, 宋任彬, 杜劲松. 不同底质对海菜花叶绿素荧光诱导动力学参数及净光合速率的影响. *生态学报*, 2017, 37(8): 2809-2817.
- [26] Chen J F, Hu X, Cao T, Zhang X L, Xi Y L, Wen X L, Su H J, de Silva W, Zhu T S, Ni L Y, Xie P. Root-foraging behavior ensures the integrated growth of *Vallisneria natans* in heterogeneous sediments. *Environmental Science and Pollution Research*, 2017, 24(9): 8108-8119.
- [27] Li W, Xia L Q, Li J Q, Wang G X. Genetic diversity of *Potamogeton maackianus* in the Yangtze river. *Aquatic Botany*, 2004, 80(4): 227-240.
- [28] 符辉, 钟家有, 袁桂香, 曹特, 倪乐意. 沉水植物功能性状变异的来源与结构——以微齿眼子菜 (*Potamogeton maackianus*) 为例. *湖泊科学*, 2015, 27(3): 429-435.
- [29] Violle C, Enquist B J, McGill B J, Jiang L, Albert C H, Hulshof C, Jung V, Messier J. The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 2012, 27(4): 244-252.