



不同光照强度下物种组合对沉水植物苦草种间关系的影响

孙丽君, 杨振治, 郭佩琴, 星可, 陈郑龙, 彭慧, 袁桂香

引用本文:

孙丽君,杨振治,郭佩琴,星可,陈郑龙,彭慧,袁桂香. 不同光照强度下物种组合对沉水植物苦草种间关系的影响[J]. 热带亚热带植物学报, 2023, 31(3): 325–333.

在线阅读 View online: <https://doi.org/10.11926/jtsb.4586>

您可能感兴趣的其他文章

Articles you may be interested in

不同光环境对海南龙血树幼苗表型可塑性及生存策略的影响

Effects of Light Intensity on Phenotypic Plasticity and Survival Strategy of *Dracaena cambodiana* Seedlings

热带亚热带植物学报. 2018, 26(2): 150–156 <https://doi.org/10.11926/jtsb.3782>

泰国狐尾藻(小二仙草科),中国水生植物一新记录种

Myriophyllum siamense (Haloragidaceae), A Newly Recorded Species from China

热带亚热带植物学报. 2022, 30(6): 902–O17–1 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4579>

海南岛滨海沙生植物叶片功能性状分异及其与土壤因子的关系

Difference of Leaf Functional Traits of Coastal Psammophytes in Hainan Island and Its Relationship with Soil Chemical Properties

热带亚热带植物学报. 2022, 30(5): 708–717 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4519>

不同种植模式下重金属污染对牧草叶片光合特性和重金属含量的影响

Effects of Heavy Metal Pollution on Photosynthetic Characteristics and Heavy Metal Contents in Forage Leaves under Different Planting Patterns

热带亚热带植物学报. 2021, 29(1): 31–40 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4244>

中国禾本科植物新资料(II)

Notes on the Family Poaceae in China (II)

热带亚热带植物学报. 2022, 30(3): 402–406 <https://doi.org/10.11926/jtsb.4467>

向下翻页，浏览PDF全文

不同光照强度下物种组合对沉水植物苦草种间关系的影响

孙丽君, 杨振治, 郭佩琴, 星可, 陈郑龙, 彭慧, 袁桂香*

(湖南农业大学资源环境学院, 洞庭湖区农村生态系统健康湖南省重点实验室, 长沙 410128)

摘要: 为了解种间关系对沉水植物群落结构的影响, 在不同光照(20%自然光和 50%自然光)和不同物种组合下, 研究了长江中下游常见优势沉水植物苦草(*Vallisneria natans*)与黑藻(*Hydrilla verticillata*)和穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)的相互作用。结果表明, 在低光下, 苦草与穗状狐尾藻混种时, 苦草生物量、株高和叶数均没有明显变化, 当穗状狐尾藻的比例较高时, 苦草根生长受到抑制, 根叶比呈下降趋势; 在高光下, 穗状狐尾藻比例的增加会促进苦草单株生物量和叶生物量的增加, 而对苦草株高、根长和叶数无显著影响; 与黑藻混种相比, 苦草与穗状狐尾藻混种时, 苦草的株高、根长和叶数均无显著差异, 而苦草的单株生物量和叶生物量均呈降低趋势。因此, 物种组合和混种比例均会影响苦草与其他物种的相互作用关系, 进而影响沉水植被的群落动态。

关键词: 苦草; 光照强度; 种间关系; 形态特征

doi: 10.11926/jtsb.4586

Effects of Species Composition on Interspecies Relationships of Submerged Plant *Vallisneria natans* Under Different Light Intensities

SUN Lijun, YANG Zhenzhi, GUO Peiqin, XING Ke, CHEN Zhenglong, PENG Hui, YUAN Guixiang*

(Hunan Provincial Key Laboratory of Rural Ecosystem Health in Dongting Lake Area, Ecology Department, College of Resources and Environment, Hunan Agricultural University, Changsha 410128, China)

Abstract: To understand the influence of interspecific relationships on community structure of submerged plants, the interaction of *Vallisneria natans* with *Hydrilla verticillata* and *Myriophyllum spicatum* was studied in the middle and lower reaches of the Yangtze River with different combinations of species under different light levels (20% and 50% nature light). The results showed that the biomass, height and leaf number of *V. natans* co-cultured with *M. spicatum* had not significant changes under low light intensity. The biomass of root and root/ leaf of *V. natans* decreased with co-cultured ratio of *M. spicatum* increasing. Under high light intensity, the biomass and leaf biomass of *V. natans* increased with co-cultured ratio of *M. spicatum* increasing, while the height, root length and leaf number of *V. natans* had not change. There were no significant differences in height, root length and leaf number of *V. natans* between co-cultured with *H. verticillata* and *M. spicatum*, while biomass and leaf biomass of *V. natans* co-cultured with *M. spicatum* were lower than those co-cultured with *H. verticillata*. Therefore, both the species composition and co-cultured ratio could affect the interaction relationships between *V. natans* and other species, and then affect the community dynamics of submerged vegetation.

Key words: *Vallisneria natans*; Light intensity; Interspecies relationship; Morphological trait

收稿日期: 2021-12-06 接受日期: 2022-05-17

基金项目: 国家自然科学基金项目(31760148); 湖南省自然科学基金项目(2020JJ5247)资助

This work was supported by the National Natural Science Foundation of China (Grant No. 31760148), and the Project for Natural Science in Hunan (Grant No. 2020JJ5247).

作者简介: 孙丽君(1997年生), 女, 硕士研究生, 研究方向为淡水生态学。E-mail: 784195679@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: yuangx987@163.com

沉水植物是水生态系统的主要初级生产者,具有防止底泥悬浮、净化改善水质,为浮游动物提供产卵和避难场所,维持水生态系统稳定等重要功能^[1-4]。然而,近几十年来,受农业面源污染和生活污染的影响,流入湖泊、河流和水库等水体的营养盐在持续不断增加,导致水体富营养化日趋严重^[5-6],浮游植物大量生长,水体光照强度显著下降,沉水植物多样性锐减,沉水植物群落的物种组成发生变化,严重影响了淡水生态系统功能的正常发挥^[7-10]。

光照强度会改变沉水植物的生长形态特征,进而影响其种间相互关系。为了适应水体不同的光照强度,沉水植物通常具备较强的形态可塑性。很多研究表明低光照下,沉水植物会增加地上部分的投资比例,地上与地下生物量比值上升^[11];沉水植物茎的节间细胞拉长、叶子伸长生长、植株高度增加,使植物冠层接近水面获取更多光照^[12];同时植物的叶子数量和分株数量显著减少^[13-14]。不同沉水植物对光照梯度的响应存在差异。黎慧娟等^[15]研究表明光照强度降低,苦草(*Vallisneria spiralis*)生长受到明显抑制;而季高华^[16]研究表明苦草在低光条件下也能生长,其生长范围较广;Peng等^[17]对苦草越冬繁殖的研究表明过高和过低的光照强度都不利于苦草生长。陈小峰^[12]的研究表明,暗处理的菹草(*Potamogeton crispus*)幼苗节间距明显比光处理的长,认为弱光促进了菹草幼苗的伸长生长。林超等^[18]报道强光抑制金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)生长,弱光则促进其生长。因此,不同光照强度下不同沉水植物的生长特性存在很大差异,这可能改变沉水植物的种间相互作用关系^[19]。

为了争夺有限资源,沉水植物种间会发生竞争,进而影响物种的丰富度和相对优势^[20-21]。物种之间竞争的激烈程度与植物的生物学或形态学性状有关。Hofstra等^[22]报道黑藻(*Hydrilla verticillata*)与同为水鳖科(*Hydrocharitaceae*)的物种竞争强度相对较低,但与形态不同的金鱼藻竞争强度较高。Wang等^[23]对黑藻和穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)的研究表明,两者混种时穗状狐尾藻的根冠比增加,而单种时黑藻的根冠比增加;黑藻在低光和高光下均具有竞争优势。雷泽湘等^[24]报道苦草与黑藻混种时,黑藻由于冠层优势,在地上部分竞争中表现出明显的优势,而苦草由于发达的根系在地下部分竞争中表现出较强的竞争力。Wolfer等^[25]报道不

同种植密度的穿叶眼子菜(*Potamogeton perfoliatus*)有不同的生长特征。尽管物种组成和种植密度会影响沉水植物的种间相互作用关系,但不同光照强度下的物种组合和混种比例对沉水植物种间关系的影响仍未见报道。

苦草为多年生莲座型沉水草本植物,具匍匐茎,是我国淡水湖泊常见的优势沉水植物之一,在长江中下游浅水湖泊、河流中分布广泛^[26]。因为苦草具有克隆繁殖速度快、弱光环境适应能力强、干扰后再生能力强、水质净化效果好等特点,在长江中下游受污染水体的沉水植被修复中应用广泛^[27-28]。在长江中下游自然水体中,黑藻和穗状狐尾藻为苦草常见的共生物种,穗状狐尾藻和黑藻分别为多年生冠层型和直立型沉水草本植物。我们推测光照强度会改变苦草的种间相互作用关系,而当苦草与不同物种以不同比例混种时,其产生的种间相互作用结果可能会存在差异。本研究选取苦草为研究对象,探讨不同光照强度下的不同物种组合和混种比例对苦草生长形态特征和种间相互作用关系的影响。

1 材料和方法

1.1 试验设计

本试验于 2020 年 8 月 3 日至 9 月 28 日在湖南农业大学耘园基地(28°11'10" N, 113°4'6.96" E)进行。试验地属亚热带季风气候,气候温和,雨热同期,年平均气温为 16.4 °C~17.0 °C,年均降雨量 1 360 mm,降雨量主要集中在春夏两季。

试验一:光照条件和混种比例对苦草生长的影响。设置了 2 个光照水平和 4 个混种比例(与穗状狐尾藻混种)。2 个光照水平分别由 1 层遮阳网和 2 层遮阳网来控制,光照处理只控制光的强度不改变光的生物量,用照度计(希玛 AS-803)测量遮阳网上面和下面的照度值,高光照组和低光照组的透光率分别为 50%和 20%。4 个混种比例为: P1 (8 株苦草)、P2 (6 株苦草+2 株穗状狐尾藻)、P3 (4 株苦草+4 株穗状狐尾藻)、P4 (2 株苦草+6 株穗状狐尾藻)。基于我们长期野外调查,苦草、黑藻和穗状狐尾藻在自然水体的种群密度存在较大差异,为 0~250 ind./m²^[29-30],本试验依据野外自然种群密度设置种植密度为 113 ind./m²。

试验二:物种组合和混种比例对苦草生长的影响。试验设置 2 个物种组合:苦草+穗状狐尾藻组合、

苦草+黑藻组合。每个组合下均设置4个混种比例,同试验一。光照均为20%的自然光。

1.2 材料

3种沉水植物苦草(*Vallisneria natans*)、穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)和黑藻(*Hydrilla verticillata*)均采自洪湖,共选择640株(苦草320株、穗状狐尾藻和黑藻各160株)长势良好且大小较一致的植株(苦草保留4片健康叶片,株高15 cm,根长10 cm;穗状狐尾藻和黑藻均取25 cm长完整顶尖,并去掉下面10 cm叶子)。将植株均匀种植在培养桶中,驯化培养2周。驯化后的植株按照4个混种比例移栽到试验小桶中(高15 cm,直径30 cm,底泥12 cm),每小桶按比例种植8株,将4个试验小桶(对应4个混种比例)放置于1个试验大桶(高80 cm,直径100 cm,水深70 cm)中。每个处理重复6次。试验一和试验二共计96个试验小桶,24个试验大桶。

在整个试验期间,每周随机调整每个大桶里4个小桶的位置,用细毛软刷轻轻地刷去叶片表面的附着藻类,并用小网兜捞出桶中附着藻类。试验用底泥为黏土,总氮、总磷、总有机质含量分别为1.6、0.86、19.95 mg/g。试验期间,每两周采集每个大桶水样进行水质测定,总氮、NO₃⁻-N、NH₄⁺-N、总磷和PO₄³⁻-P的含量分别为(0.6±0.07)、(0.15±0.02)、(0.06±0.01)、(0.044±0.003)和(0.014±0.004) mg/L。

表1 光照强度和混种比例(与穗状狐尾藻混种)对苦草生长的影响

Table 1 Effects of light intensity and co-culture ratio on growth of *Vallisneria natans*

性状 Trait	混种比例 Co-culture ratio (C)		光照强度 Light intensity (L)		C×L	
	F	P	F	P	F	P
生物量 Biomass	1.101	0.351	63.526	<0.001	1.127	0.341
根生物量 Root biomass (R)	0.290	0.832	78.159	<0.001	0.636	0.593
叶生物量 Leaf biomass (Le)	1.128	0.340	58.982	<0.001	1.123	0.342
根叶比 R/Le	0.600	0.616	0.113	0.737	1.012	0.390
株高 Plant height	0.275	0.844	4.801	0.030	1.019	0.386
根长 Root length	2.393	0.071	41.565	<0.001	1.057	0.370
叶数 Leaf number	1.019	0.387	6.957	0.009	0.160	0.923

在低光下,与穗状狐尾藻混种比例对苦草的生物量、根生物量、叶生物量均无显著影响,而根叶比随苦草混种比例降低而呈下降趋势。在高光下,苦草的根生物量和根叶比在不同混种比例间无显著差异,而当混种比例为2:6(P4)时,苦草的生物量和叶生物量达最大,分别约为22和20 g,显著高于混种比例为6:2(P2)的。与高光照相比,低光照下苦草的生物量、根生物量、叶生物量均约降低

试验期间水温为26.8 °C~32.4 °C。

1.3 苦草形态测定

试验结束后,完整取出所有苦草,用清水洗净,再用蒸馏水清洗3次,测定每株的生物量(鲜生物量, g)、株高(cm)、最大根长(cm)和叶片数,然后将根、叶分离,测定根和叶的鲜生物量(g)。株高为叶基部到最长叶片顶端的长度。

1.4 数据分析

采用一般线性模型分析方法计算各生长指标在不同处理下的变异大小。应用Duncan's多重比较检验各生长指标在不同混种比例下的差异显著性($P<0.05$)。数据用平均值±标准误表示。采用SPSS 20软件进行统计分析,用Origin 2018作图。

2 结果和分析

2.1 光照强度和混种比例对苦草生长的影响

光照强度和混种比例(与穗状狐尾藻混种)对苦草生长性状的一般线性模型分析表明(表1),不同的种植比例对苦草生长性状无显著影响,光照水平对其生物量、根生物量、叶生物量和根长有极显著影响($P<0.001$),对株高和叶数存在显著影响($P<0.01$),对根叶比无显著影响,混种比例和光照水平的交互作用对苦草生长性状均无显著影响。

50% (图1)。

在低光下,苦草的株高和叶片数在不同混种比例间无显著差异;根长在P4时最短,约为6.0 cm,显著低于单种(P1)和混种比例为4:4(P3)的(图2)。在高光下,苦草的株高、根长和叶数在不同混种比例之间无显著差异。低光照下苦草的株高大于高光照。

2.2 物种组合和混种比例对苦草生长的影响

不同物种组合和种植比例对苦草生长性状的

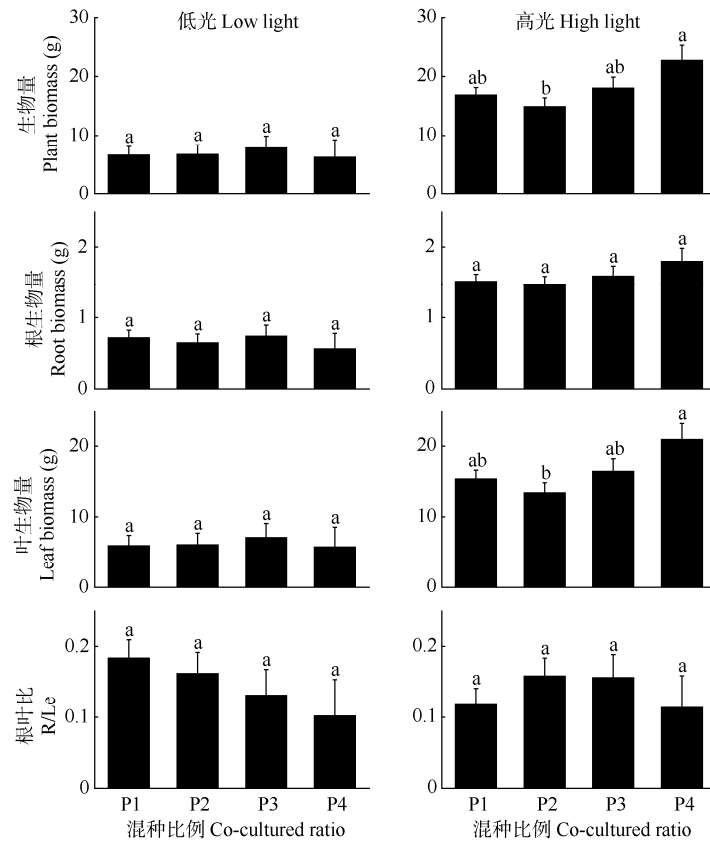


图 1 光照和混种比例(与穗状狐尾藻混种)对苦草生物量及其分配的影响。P1: 8:0; P2: 6:2; P3: 4:4; P4: 2:6。柱上不同字母表示差异显著($P < 0.05$)。下同
 Fig. 1 Effects of light intensity and co-cultured ratios with *Myriophyllum spicatum* on biomass allocation of *Vallisneria natans*. P1: 8:0; P2: 6:2; P3: 4:4; P4: 2:6. Different letters upon column indicate significant differences at 0.05 level. The same below

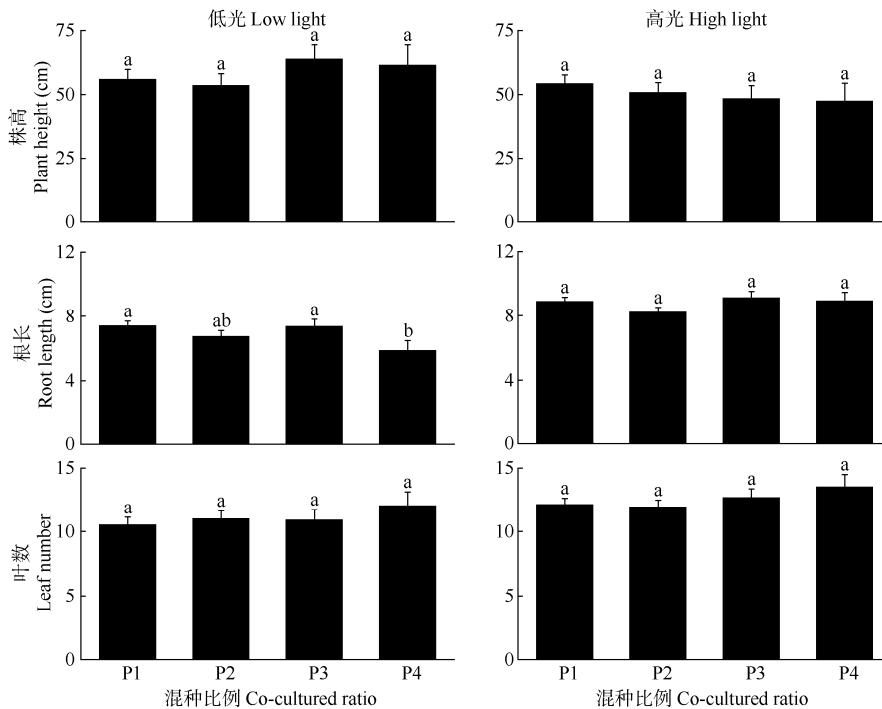


图 2 光照和混种比例(与穗状狐尾藻混种)对苦草形态的影响
 Fig. 2 Effects of light intensity and co-cultured ratios with *Myriophyllum spicatum* on morphology of *Vallisneria natans*

一般线性模型分析(表 2)表明,苦草与黑藻或穗状狐尾藻混种对苦草生长性状无显著影响,不同的混合种植比例对苦草生长性状也无显著影响。

在低光下,苦草与黑藻和穗状狐尾藻混种,其生物量、根生物量、叶生物量和根叶比均无显著性

差异。在各混种比例下,苦草与穗状狐尾藻混种时其生物量、根生物量和叶生物量均比与黑藻混种时低(图 3)。苦草与穗状狐尾藻混种比例为 P4 时,苦草根的生长受到显著抑制。与黑藻和穗状狐尾藻的混种比例对苦草的株高和叶数均无显著影响(图 3)。

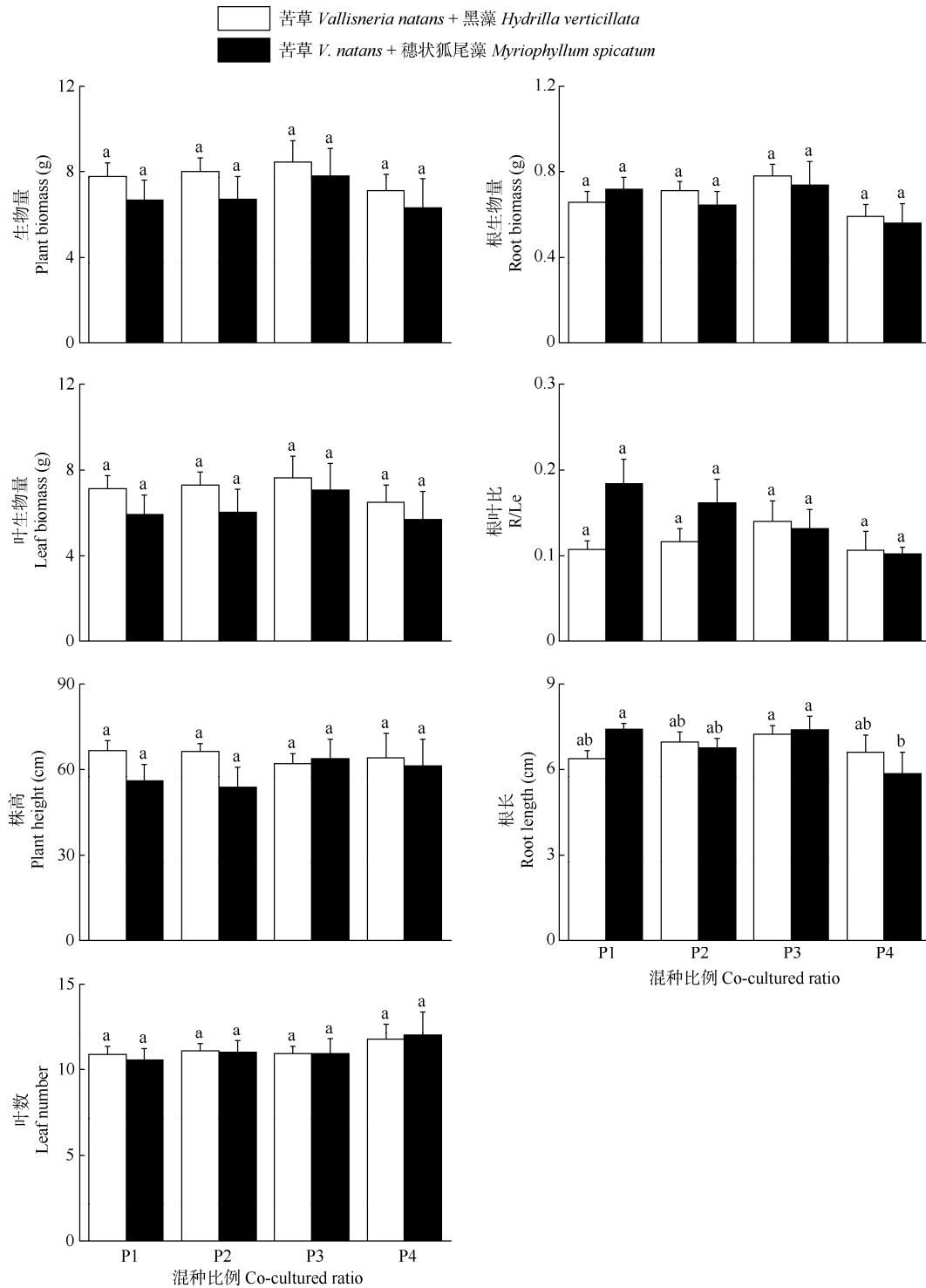


图 3 低光照下物种组合和混种比例对苦草生物量和形态的影响

Fig. 3 Effects of species combination and co-cultured ratio on biomass and morphology of *Vallisneria natans* under low light intensity

表 2 物种组合和混种比例对苦草生长性状的一般线性模型

Table 2 General linear model of species combination and co-cultured ratio on growth traits of *Vallisneria spiralis*

性状 Trait	混种比例 Co-culture ratio (C)		物种组合 Species combination (S)		C×S	
	F	P	F	P	F	P
生物量 Biomass	0.513	0.674	1.673	0.198	0.051	0.985
根生物量 Root biomass (R)	1.535	0.209	0.166	0.684	0.519	0.670
叶生物量 Leaf biomass (Le)	0.427	0.734	1.678	0.197	0.057	0.982
根叶比 R/Le	0.735	0.533	2.318	0.130	1.607	0.191
株高 Plant height	0.113	0.952	1.914	0.169	0.720	0.542
根长 Root length	1.644	0.182	0.046	0.831	2.026	0.113
叶数 Leaf number	0.686	0.562	0.011	0.917	0.062	0.980

3 结论和讨论

3.1 光照强度对种间关系的影响

沉水植物的生长形态与水体光照强度密切相关^[31]。有研究表明,与金鱼藻、菹草、黑藻等相比,苦草具有较低的光补偿点,其在较低的光照下仍能顺利生存繁殖,但过低的光照条件会导致苦草生长发育停滞,良好的光照则能促进苦草生物量的积累^[32-33]。在弱光胁迫下,微齿眼子菜(*Potamogeton maackianus*)、苦草、马来眼子菜(*P. wrightii*)、篦齿眼子菜(*P. pectinata*)、金鱼藻、菹草等大多数沉水植物的叶生物量、根生物量和根长都明显降低^[32,34]。本试验中低光下的苦草叶和根的生物量都显著低于高光下,这与前人的研究结果基本一致。低光下苦草株高总体上增加,叶数降低,表明在光照充足时,苦草更倾向于横向生长积累生物量,在较低的光照下会更倾向于纵向生长,如伸长株高以获取资源^[27]。苦草是一种叶基生的莲座型沉水植物, Xiao 等^[35]在苦草生长策略的研究中提出,低光下苦草对环境的适应策略往往会将更多的营养物质分配给叶片,并通过叶子伸长、株高增加等方式来获取更多的光资源。此外,在高光下,苦草与穗状狐尾藻的混种比例使生物量和叶生物量呈现显著性差异,但低光下只有根长存在差异,这可能是因为光照充足时,植物之间的竞争更多的是地上部分的竞争,而当光照成为生长的限制因子时,植物地上部分的竞争会转为地下资源的竞争^[36]。

苦草、黑藻和穗状狐尾藻都是长江中下游常见的沉水植物,苦草为莲座型沉水植物,穗状狐尾藻为冠层型沉水植物,而黑藻为直立型沉水植物^[37]。苏文华等^[38]对 5 种沉水植物(狐尾藻、金鱼藻、苦草、菹草和黑藻)光合特征进行了研究,光补偿点最低的是苦草,最高的是穗状狐尾藻,黑藻仅次于穗

状狐尾藻,这表明低光下苦草与黑藻和穗状狐尾藻混种时,苦草更具有竞争力。但在光照充足时,穗状狐尾藻生长速率较高,其形成的冠层会占据水体的上层空间^[25,39],从而导致底层的植物光资源短缺。本试验中,低光下苦草与穗状狐尾藻混种时的苦草生物量都低于与黑藻混种时,这可能与穗状狐尾藻和黑藻的生长特征有关。宋玉芝等^[40]对不同光照下穗状狐尾藻生长的研究表明,高于 10% 的自然光照会促进穗状狐尾藻的生长。这可能是因为穗状狐尾藻的冠层效应,导致水体下层空间的苦草获得的光照更弱,从而影响苦草生物量的积累,而黑藻可能是由于其叶片小而疏,冠层效应相对穗状狐尾藻较弱,部分向下渗透的光资源可以维持苦草的正常生长。

3.2 物种组合对种间关系的影响

闵奋力等^[39]研究表明苦草和穗状狐尾藻间存在竞争关系,且随着穗状狐尾藻比例增加,对苦草生物量积累的抑制作用增强。本试验中,低光下,苦草与穗状狐尾藻混种比例为 2:6 时,苦草根长显著低于其他混种比例,说明穗状狐尾藻比例较高时会对苦草根的生长产生抑制作用,这可能是因为穗状狐尾藻的冠层优势降低了下层莲座型苦草的光照强度,从而使苦草将更多的营养物质从地下部分转移到地上部分用于伸长生长。李启升等^[41]指出在一定范围内光照强度降低,苦草的竞争力逐渐增强,而穗状狐尾藻的生物量逐渐减小。在本试验中,低光下苦草与穗状狐尾藻混种时生物量并无明显变化,可能是低光下穗状狐尾藻竞争力较弱,对苦草的生长没有显著影响。

在高光下,苦草和穗状狐尾藻混种比例为 6:2 时,苦草生物量最低,而在比例为 2:6 时,苦草生物量最高,随着穗状狐尾藻的比例升高,苦草生物量呈上升趋势,这与闵奋力等^[39]的研究结果相反,

可能与试验光照设置有关。李鹏善等^[42]报道光照强度高会抑制苦草的光合作用, 导致其生物量降低。本试验中随着穗状狐尾藻比例的增加, 穗状狐尾藻在高光照条件下生长加快, 由于其具有冠层优势而占领大部分水面^[43], 从而降低了水下的光照强度, 解除了苦草受到的高光抑制, 从而促进了苦草的生长。这说明了光照强度过高和过低都会抑制苦草的生长, 在光照较强的水体中, 适量的种植穗状狐尾藻能为苦草提供更适宜生长的光照环境。另外, 苦草与穗状狐尾藻混种比例为 2:6 时, 苦草根长显著低于与黑藻混种, 且与黑藻混种时苦草根长并无明显变化, 说明在低光条件下, 与黑藻比, 穗状狐尾藻对苦草根长表现出更强的抑制作用, 这可能是由于穗状狐尾藻的根系较黑藻更为发达, 更能抑制苦草根的伸长。由此也可以看出与不同物种混种时, 苦草的生长形态存在明显差异。

综上, 不同物种组合和种植比例均会对沉水植物的种间相互作用产生影响, 进而可能影响沉水植物群落动态。在受污染水体的沉水植被修复过程中, 应根据水体光照条件充分考虑不同物种组合和种植比例, 以期达到最佳的修复效果。因此, 我们认为高光(大于 50%自然光照)下, 适当混合种植穗状狐尾藻, 能够在水面形成冠层为苦草遮挡过强光照, 将有利于下层苦草的生长。低光(小于 20%自然光照)条件下, 混合种植穗状狐尾藻会增加种间竞争, 从而抑制苦草生长。低光条件下运用苦草进行水体修复时, 应慎重选择混种物种, 避免过强的冠层效应降低下层苦草的光照强度。

参考文献

- [1] HILT S, GROSS E M. Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow lakes? [J]. *Basic Appl Ecol*, 2008, 9(4): 422–432. doi: 10.1016/j.baec.2007.04.003.
- [2] XIAO X, LOU L P, LI H, et al. Algal control ability of allelopathically active submerged macrophytes: A review [J]. *Chin J Appl Ecol*, 2009, 20(3): 705–712. [肖溪, 楼莉萍, 李华, 等. 沉水植物化感作用控藻能力评述 [J]. *应用生态学报*, 2009, 20(3): 705–712.]
- [3] DONG B L, QIN B Q, GAO G, et al. Submerged macrophyte communities and the controlling factors in large, shallow Lake Taihu (China): Sediment distribution and water depth [J]. *J Great Lakes Res*, 2014, 40(3): 646–655. doi: 10.1016/j.jglr.2014.04.007.
- [4] HU G Y. Study on influence of submerged plants on flow and sediment re-suspension characteristics [D]. Wuhan: Changjiang River Scientific Research Institute, 2014. [胡国毅. 沉水植物对水流及底泥再悬浮特性影响研究 [D]. 武汉: 长江科学院, 2014.]
- [5] HEISLER J, GLIBERT P M, BURKHOLDER J M, et al. Eutrophication and harmful algal blooms: A scientific consensus [J]. *Harmful Algae*, 2008, 8(1): 3–13. doi: 10.1016/j.hal.2008.08.006.
- [6] ZHANG Y L, JEPPESEN E, LIU X H, et al. Global loss of aquatic vegetation in lakes [J]. *Earth-Sci Rev*, 2017, 173: 259–265. doi: 10.1016/j.earscirev.2017.08.013.
- [7] JEPPESEN E, LAURIDSEN T L, MITCHELL S F, et al. Trophic structure in the pelagial of 25 shallow New Zealand lakes: Changes along nutrient and fish gradients [J]. *J Plankton Res*, 2000, 22(5): 951–968. doi: 10.1093/plankt/22.5.951.
- [8] SUDING K N, COLLINS S L, GOUGH L, et al. Functional- and abundance-based mechanisms explain diversity loss due to N fertilization [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2005, 102(12): 4387–4392. doi: 10.1073/pnas.0408648102.
- [9] SAND-JENSEN K, PEDERSEN N L, THORSGAARD I, et al. 100 years of vegetation decline and recovery in Lake Fure, Denmark [J]. *J Ecol*, 2008, 96(2): 260–271. doi: 10.1111/J.1365-2745.2007.01339.X.
- [10] HAO B B. The structuring roles of submerged macrophytes in shallow lakes and its response to elevated temperatures [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2018. [郝贝贝. 浅水湖泊沉水植物建构功能及其对升温的响应 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2018.]
- [11] CONDE-ÁLVAREZ R M, BAÑARES-ESPAÑA E, NIETO-CALDERA J M, et al. Photosynthetic performance of the aquatic macrophyte *Althenia orientalis* to solar radiation along its vertical stems [J]. *Oecologia*, 2011, 166(4): 853–862. doi: 10.1007/s00442-011-1941-0.
- [12] CHEN X F. Study on biology, anatomy structure and physiological characteristics of submerged macrophyte, *Potamogeton crispus* under different light condition [D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2006. [陈小峰. 不同光照环境条件下菹草(*Potamogeton crispus*)生物学特征、形态解剖及其生理特性研究 [D]. 南京: 南京农业大学, 2006.]
- [13] NAKAMURA K, KAYABA Y, NISHIHIRO J, et al. Effects of submerged plants on water quality and biota in large-scale experimental ponds [J]. *Landsc Ecol Eng*, 2008, 4(1): 1–9. doi: 10.1007/s11355-007-0033-0.
- [14] LUO S S. Effects of light intensity and water depth on the growth and physiology of *Hydrilla verticillata* [D]. Nanchang: Jiangxi Normal University, 2019. [罗姗姗. 光强、水深对黑藻生长及生理的影响 [D]. 南昌: 江西师范大学, 2019.]
- [15] LI H J, NI L Y, CAO T, et al. Responses of *Vallisneria natans* to reduced light availability and nutrient enrichment [J]. *Acta Hydrobiol*

- Sin, 2008, 32(2): 225–230. [黎慧娟, 倪乐意, 曹特, 等. 弱光照和富营养对苦草生长的影响 [J]. 水生生物学报, 2008, 32(2): 225–230. doi: 10.3321/j.issn:1000-3207.2008.02.014.]
- [16] JI G H, XU H T, WANG L Q, et al. Effects of light intensity at different depth of water on growth of 4 submerged plants [J]. Environ Poll Control, 2011, 33(10): 29–32. [季高华, 徐后涛, 王丽卿, 等. 不同水层光照强度对 4 种沉水植物生长的影响 [J]. 环境污染与防治, 2011, 33(10): 29–32. doi: 10.3969/j.issn.1001-3865.2011.10.007.]
- [17] PENG H, GE D B, YUAN G X, et al. Effect of clonal fragmentation on the growth of *Vallisneria natans* (Lour.) Hara at contrasting nutrient and light conditions [J]. Hydrobiologia, 2021, 848(4): 903–912. doi: 10.1007/s10750-020-04499-1.
- [18] LIN C, HAN C M, PAN H, et al. Effects of different light intensity on growth of the eight submerged plants [J]. Environ Eng, 2016, 34(7): 16–19. [林超, 韩翠敏, 潘辉, 等. 不同光照条件对 8 种沉水植物生长的影响 [J]. 环境工程, 2016, 34(7): 16–19. doi: 10.13205/j.hjgc.201607004.]
- [19] CHAMBERS P A, PREPAS E E. Competition and coexistence in submerged aquatic plant communities: The effects of species interactions versus abiotic factors [J]. Freshw Biol, 1990, 23(3): 541–550. doi: 10.1111/j.1365-2427.1990.tb00293.x.
- [20] THIÉBAUT G, RODRIGUEZ-PEREZ H, JAMBON O. Reciprocal interactions between the native *Mentha aquatica* and the invasive *Ludwigia hexapetala* in an outdoor experiment [J]. Aquat Bot, 2019, 157: 17–23. doi: org/10.1016/j.aquabot.2019.05.005.
- [21] MILNE J, LANG P, MURPHY K. Competitive interactions between *Salvinia auriculata* Aubl., *Limnobium laevigatum* (Humb. and Bonpl. ex Willd.) Heine, and other free-floating aquatic macrophytes under varying nutrient availability [J]. Fund Appl Limnol, 2007, 169(2): 169–176. doi: 10.1127/1863-9135/2007/0169-0169.
- [22] HOFSTRA D E, CLAYTON J, GREEN J D, et al. Competitive performance of *Hydrilla verticillata* in New Zealand [J]. Aquat Bot, 1999, 63(3/4): 305–324. doi: 10.1016/S0304-3770(98)00125-9.
- [23] WANG J W, YU D, XIONG W, et al. Above- and below-ground competition between two submersed macrophytes [J]. Hydrobiologia, 2008, 607(1): 113–122. doi: 10.1007/s10750-008-9371-7.
- [24] LEI Z X, CHEN G R, TAN Z, et al. Growth, competition and purification effect of three submersed aquatic macrophytes in eutrophic water [J]. J Hubei Univ (Nat Sci), 2009, 31(2): 192–196. [雷泽湘, 陈光荣, 谭镇, 等. 富营养水体中 3 种沉水植物的生长竞争及其净化效果 [J]. 湖北大学学报(自然科学版), 2009, 31(2): 192–196. doi: 10.3969/j.issn.1001-2375.2009.02.021.]
- [25] WOLFER S R, STRAILE D. Density control in *Potamogeton perfoliatus* L. and *Potamogeton pectinatus* L. [J]. Limnologia, 2004, 34(1/2): 98–104. doi: 10.1016/S0075-9511(04)80027-6.
- [26] CHEN L, YE Q G, PAN L Z, et al. *Vallisneria* species in lakes of the middle-lower reaches of the Yangtze River of China [J]. J Plant Ecol, 2008, 32(1): 106–113. [陈磊, 叶其刚, 潘丽珠, 等. 长江中下游湖泊两种混生苦草属植物生活史特征与共存分布格局 [J]. 植物生态学报, 2008, 32(1): 106–113. doi: 10.3773/j.issn.1005-264x.2008.01.012.]
- [27] FU H, YUAN G X, CAO T, et al. Clonal growth and foraging behavior of a submerged macrophyte *Vallisneria natans* in response to water depth gradient [J]. J Lake Sci, 2012, 24(5): 705–711. [符辉, 袁桂香, 曹特, 等. 水深梯度对苦草(*Vallisneria natans*)克隆生长与觅食行为的影响 [J]. 湖泊科学, 2012, 24(5): 705–711. doi: 10.18307/2012.0510.]
- [28] WANG Y L, XIAO Y, PAN H Y, et al. Analysis of nutrient composition and comprehensive utilization of submersed aquatic macrophytes (*Vallisneria natans*) [J]. J Ecol Rural Environ, 2006, 22(4): 45–47. [王艳丽, 肖瑜, 潘慧云, 等. 沉水植物苦草的营养成分分析与综合利用 [J]. 生态与农村环境学报, 2006, 22(4): 45–47. doi: 10.3969/j.issn.1673-4831.2006.04.009.]
- [29] YUAN G X. Response of carbon and nitrogen metabolism of submerged plants to environmental factors [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2013. [袁桂香. 沉水植物碳氮代谢对环境因子的响应 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2013.]
- [30] FU H. Study on the correlation between aquatic vegetation dynamics and functional traits in Erhai Lake [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences, 2012. [符辉. 洱海水生植被动态与功能性状的关联性研究 [D]. 北京: 中国科学院大学, 2012.]
- [31] CAO Y, HU H, SHI Q. Study on transparency conditions of submerged plant restoration [J]. J Anhui Agric Sci, 2012, 40(3): 1710–1711. [曹昀, 胡红, 时强. 沉水植物恢复的透明度条件研究 [J]. 安徽农业科学, 2012, 40(3): 1710–1711. doi: 10.3969/j.issn.0517-6611.2012.03.159.]
- [32] YUAN G X, FU H, ZHONG J Y, et al. Growth and C/N metabolism of three submersed macrophytes in response to water depths [J]. Environ Exp Bot, 2016, 122: 94–99. doi: 10.1016/j.envexpbot.2015.09.009.
- [33] WANG R, HE L, ZHANG M, et al. Factors on seed germination, tuber sprout and plant growth of *Vallisneria* species in China [J]. J Lake Sci, 2021, 33(5): 1315–1333. [王瑞, 何亮, 张萌, 等. 中国苦草属(*Vallisneria*)植物萌发与生长的影响因素 [J]. 湖泊科学, 2021, 33(5): 1315–1333. doi: 10.18307/2021.0503.]
- [34] YUAN G X, CAO T, FU H, et al. Linking carbon and nitrogen metabolism to depth distribution of submersed macrophytes using high ammonium dosing tests and a lake survey [J]. Freshw Biol, 2013, 58(12): 2532–2540. doi: 10.1111/fwb.12230.
- [35] XIAO K Y, YU D, WU Z H. Differential effects of water depth and

- sediment type on clonal growth of the submersed macrophyte *Vallisneria natans* [J]. *Hydrobiologia*, 2007, 589(1): 265–272. doi: 10.1007/s10750-007-0740-4.
- [36] YUAN L Y, LI S C, LI W, et al. The effects of light on the life-history strategy of submerged macrophyte *Vallisneria spirulosa* [J]. *J Jiangxi Norm Univ (Nat Sci)*, 2008, 32(4): 482–487. [袁龙义, 李守淳, 李伟, 等. 光照对沉水植物刺苦草生活史对策的影响 [J]. *江西师范大学学报(自然科学版)*, 2008, 32(4): 482–487. doi: 10.3969/j.issn.1000-5862.2008.04.027.]
- [37] GAO F, ZHANG Y M, YANG F, et al. Growth and photosynthetic fluorescence characteristics responses of four submersed macrophytes to rising water level [J]. *J Ecol Rural Environ*, 2017, 33(4): 341–348. [高汾, 张毅敏, 杨飞, 等. 水位抬升对 4 种沉水植物生长及光合特性的影响 [J]. *生态与农村环境学报*, 2017, 33(4): 341–348. doi: 10.11934/j.issn.1673-4831.2017.04.007.]
- [38] SU W H, ZHANG G F, ZHANG Y S, et al. The photosynthetic characteristics of five submerged aquatic plants [J]. *Acta Hydrobiol Sin*, 2004, 28(4): 391–395. [苏文华, 张光飞, 张云孙, 等. 5 种沉水植物的光合特征 [J]. *水生生物学报*, 2004, 28(4): 391–395. doi: 10.3321/j.issn:1000-3207.2004.04.010.]
- [39] MIN F L, ZUO J C, LIU B Y, et al. Competition between *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria natans* (Lour.) Hara at different growth stages [J]. *Plant Sci J*, 2016, 34(1): 47–55. [闵奋力, 左进城, 刘碧云, 等. 穗状狐尾藻与不同生长期苦草种间竞争研究 [J]. *植物科学学报*, 2016, 34(1): 47–55. doi: 10.11913/PSJ.2095-0837.2016.10047.]
- [40] SONG Y Z, KONG F F, WANG M, et al. Effects of light intensity and epiphytic algae on physiological parameters of *Myriophyllum spicatum* [J]. *J Agric Environ Sci*, 2015, 34(2): 233–239. [宋玉芝, 孔繁璠, 王敏, 等. 光照强度及附植藻类对狐尾藻生理指标的影响 [J]. *农业环境科学学报*, 2015, 34(2): 233–239. doi: 10.11654/jaes.2015.02.005.]
- [41] LI Q S, HUANG Q, LI Y J, et al. Effects of water depth on growth of submerged macrophytes *Vallisneria natans* and *Myriophyllum spicatum* [J]. *J Lake Sci*, 2019, 31(4): 1045–1054. [李启升, 黄强, 李永吉, 等. 水深对沉水植物苦草(*Vallisneria natans*)和穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)生长的影响 [J]. *湖泊科学*, 2019, 31(4): 1045–1054. doi: 10.18307/2019.0404.]
- [42] LI P S, ZHU Z J, YAN Y E, et al. Effects of different light intensity and sediment nutrition on three submerged macrophytes [J]. *Ecol Sci*, 2018, 37(1): 101–107. [李鹏善, 朱正杰, 严燕儿, 等. 不同光照强度和底质营养对三种沉水植物的影响 [J]. *生态科学*, 2018, 37(1): 101–107. doi: 10.14108/j.cnki.1008-8873.2018.01.014.]
- [43] DUAN D L, YU J J, YANG J, et al. Research on competition of *Elodea nuttallii* with *Myriophyllum verticillatum*, *Vallisneria natans* and *Ceratophyllum demersum* [J]. *J Henan Agric Sci*, 2011, 40(8): 149–152. [段德龙, 于金金, 杨静, 等. 伊乐藻与狐尾藻、苦草和金鱼藻的竞争研究 [J]. *河南农业科学*, 2011, 40(8): 149–152. doi: 10.3969/j.issn.1004-3268.2011.08.039.]