

Effects of Water Level on Submerged Macrophytes in Eutrophic Water: Research Progress

Hua Wei*, Hanzhou Hao, Xuebin Zhong

School of Resources Environmental Science and Engineering Land and Water Resources Research Center of the Middle Yangtze River, Hubei University of Science and Technology, Xianning Hubei
Email: *weihua19@163.com

Received: Feb. 12th, 2016; accepted: Mar. 4th, 2016; published: Mar. 7th, 2016

Copyright © 2016 by authors and Hans Publishers Inc.

This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).

<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

Ripple effect brought by the eutrophication caused the massive recession and retrogressive succession of the submerged vegetation community. Since submerged plant play a major role in the freshwater lake ecological system, the death of submerged plant will directly aggravate the deterioration of water environment and cause serious ecological crisis. The restoration of submerged macrophytes is the key to remediate eutrophic water and maintain the health of aquatic ecosystem, while water level is the main limiting factor. This paper mainly summarizes the research in the effect of water level on the submerged plant in the eutrophic waters, and analysis the feasibility of water level control to restore the submerged plant based on the result of the restoration and reconstruction of the submerged plant practice in recent years at home and abroad, and provides the theory basis for practice project of polluted water remediation by submerged macrophytes.

Keywords

Eutrophic Water, Water Level, Submerged Macrophytes

富营养化水体中水位对沉水植物的影响研究进展

魏 华*, 郝汉舟, 钟学斌

*通讯作者。

湖北科技学院资源环境科学与工程学院, 长江中游水土资源研究中心, 湖北 咸宁
Email: *weihua19@163.com

收稿日期: 2016年2月12日; 录用日期: 2016年3月4日; 发布日期: 2016年3月7日

摘 要

水体富营养化所带来的连锁效应导致了沉水植物的大规模衰退和植被群落的逆行演替, 由于沉水植物对淡水湖泊的生态系统具有构建作用, 沉水植物的消亡将直接加剧水体环境的恶化, 产生严重的水生态危机。水位是影响沉水植物生长最重要的生态因子之一。本文主要总结了富营养化水体中水位对沉水植物的研究进展, 以及基于近年来国内外沉水植物的恢复与重建的实践成果, 分析水位调控恢复沉水植物的可行性, 为沉水植物修复实践工程提供理论依据。

关键词

富营养化水体, 水位, 沉水植物

1. 引言

目前, 由于人口的急剧增加和工农业的迅猛发展, 世界各地的湖泊均受到不同程度的人类活动干扰, 大量生活污水和工农业废水的排放导致水体中有机物含量增加, 水体呈现富营养化状态, 这是世界水污染中严重的普遍问题, 也是我国水环境管理中的一个难题。据 2014 年我国环境状况公报显示: 长江、黄河、珠江、松花江、淮河、海河、辽河等七大流域和浙闽片河流、西北诸河、西南诸河的国控断面中, I~III 类、IV~V 类和劣 V 类水质断面比例分别为 71.2%、19.8%和 9.0%。在监测的 61 个湖泊(水库)中, 富营养、中营养和贫营养的湖泊(水库)比例分别为 24.6%、59.0%和 16.4% [1]。最具代表性的是江苏省无锡市太湖蓝藻爆发, 导致 500 万公民的饮用水和生活用水短缺。由此可见, 水体富营养化已经对人们的生产、生活造成了严重影响, 并且导致了巨额的经济损失, 威胁水域生态, 经济发展与社会稳定性。

随着水体富营养化的发展, 沉水植物的衰退和消失的现象在世界范围内普遍出现。沉水植物的恢复对于维持水体生态环境的健康意义重大, 并逐步成为恢复水生生态系统的重要内容[2]。沉水植物的恢复过程与环境因子之间的相互影响机制非常复杂。其中, 水位是影响沉水植物生长最重要的生态因子之一[3]。水位变动主要取决于区域性气候条件和人类活动[4] [5]。在全世界范围内, 大坝和水库的建设改变了许多全球淡水系统的自然水位变动模式[6] [7], 导致了大型水生植物的多样性[8] [9]和分布[10]的巨变。对沉水植物而言, 水位变化产生的影响是生长周期缩短、潜在的生长区域面积减小。由于人类活动的干扰, 许多湖泊的水位自然波动节律被打乱, 有些湖泊水位甚至是反季相波动。由于水位的高低、变动的幅度和频率、时机、持续时间以及变化率等均会对水生植被产生影响[11]。同时, 由于水位变化是一个可产生控制性影响的因素, 因为它改变了光质和光量, 从而影响植物光合作用的能力[12] [13]。植物在光强低于其光合补偿点的条件下最终将不能存活[14]。因此, 反季相水位波动, 春季高水位导致水下光照不足, 不利于沉水植物萌发和幼苗生长。夏季低水位导致水生植物露出水面, 导致沉水植物的疯长或衰亡。

本文系统归纳了水位波动对沉水植物的研究进展, 总结了国内外沉水植物在富营养化水体中水位波动的研究成果, 为恢复沉水植被提供理论参考。

2. 水体富营养化对沉水植物的影响

目前,国内外对水体富营养化公认的概念是指氮、磷等营养物质的大量进入湖泊、河流等水体,引起藻类及其它浮游生物大量繁殖,导致水中溶解氧下降,造成鱼类和其它水中生物大量死亡的现象。富营养化对沉水植物的影响包括漂浮植物和附生植物造成的遮荫作用,浮游植物光合作用造成的溶解性无机碳的利用压力,有机物质分解造成的低氧化还原电位环境促进了植物毒素的形成[15],植物根无氧呼吸造成的碳水化合物缺乏以及沉水植物繁殖策略的失败等多种因素共同作用下引起沉水植物的死亡[16][17]。同时,由于沉水植物对淡水湖泊的生态系统具有构建作用,沉水植物的消亡将直接加剧水体环境的恶化。

3. 水位对沉水植物的影响机理

水生植被的衰退通常被解释为营养负荷的增加。然而,很少有人注意到水位变动可以促进湖泊水体的清水和浑浊之间状态的转换,而低水位通过增加可利用光促进大型植物建立。水位的变动直接影响可利用光能,水体中的光照强度随水深的增加呈对数下降。水位变化也会导致风浪、水温、pH、DO、营养、叶绿素和底泥等特征发生相应变化,是影响沉水植物生长、繁殖与分布的综合环境因子[18]。水位是决定水生植物生物量、分布及物种结构的主导因素之一[19]。水位通过改变光合能效和影响水生植物萌发所需的光照、温度及氧气条件等环境因子[20][21],从而影响水生植物的有性繁殖[22]。此外,水位还可以通过改变底泥的特性、风浪的作用及水体透明度而间接影响水生植物[23],改变水生植物的生产力和寿命,影响水生植物的覆盖度[24]。

水位变化是控制湖泊生态系统的重要因素,特别在浅水湖泊生态系统中,其影响更为突出。生长季节的极端高水位限制可利用光,导致水下大型植物的衰退,而夏季低水位导致波浪作用或干旱损伤植物[4][25]。在富营养化水体中,Zhang等2010~2012年进行现场调查,并收集水文数据进行分析表明,从长江主流截断后,巢湖的大型植物发生巨大的改变,和导致这种改变的最主要的因素就是水位波动[26]。

4. 沉水植物修复富营养化水体的机理

沉水植物的消失以及草型湖泊向藻型湖泊的转变是湖泊富营养化造成的最严重的问题之一。沉水植物作为湖泊生态系统重要的初级生产者,是湖泊生态系统物质循环和能量流动的重要环节,发挥着重要的生态功能。沉水植物因其完全沉没于水中,通过光合作用产生的氧气直接释放到水里,使水中溶氧增加,促进水体自净。沉水植物的茎、叶和表皮都与根一样具有吸收作用,具有发达的通气组织这种结构对水体中营养盐类的吸收、降解及对重金属元素和有机物的浓缩、富集都有很强的作用[27],合成自身生长发育所需要的物质,有效地降低水体中的营养盐浓度。沉水植物一方面与藻类竞争营养物质与光能,另一方面分泌它感化学物质,如萜类、类固醇等,抑制。同时通过改善植物根区微环境促进微生物对污染物的降解实现污染水体的生态修复[28]。其次沉水植物能有效增加空间生态位、改善水下的光照和溶氧条件,为形成复杂食物链提供了食物、场所等,这是水体中生物多样性赖以维持的基础[29]。因此沉水植物的恢复往往是湖泊富营养化修复的主要措施之一。

5. 国内外研究进展

在自然环境中,水位经常是波动的,植物在面对这种动态条件时通常会通过产生形态可塑性以及改变生物量的配比来确保生存,即使很小的水深变化也能对水生植物的生物量造成一定的影响[30]。水位增加改变了水下光照,因而可能导致沉水植物的生理生化指标发生相应变化,风浪和底泥特性等的改变会对沉水植物产生损伤胁迫作用。迄今为止国内外关于水位变化对沉水植物的影响可以归纳为以下几个方

面：水位对沉水植物生长、繁殖、胁迫作用以及分布等的影响研究。

5.1. 水位对沉水植物生长影响

水位作为影响沉水植物的重要因素，对其生长至关重要。水位变动对沉水植物的生长影响主要有几个方面：

5.1.1. 形态可塑性

为了适应水位的变化，沉水植物面临着生存与扩张的权衡(trade off)，各个构件的生物量分配、株高、分枝长、叶长、叶数、叶面积、根长和分株数变化等表现出很强的形态可塑性[31]。在水深不超过 1.5~2.0 m 时，植物的盖度、生物量及植株长度明显依赖于水深，且有关形态指标与水深、生长季节存在显著的线性正相关[32]。水位可以影响物种的生长型[33]，例如在深水里，Gafly 等研究发现：在深水里，菹齿眼子菜从原来的毛刷型(brush-shape)变为聚合型(converge) [32]。苦草在深水中具有较高的株高，叶更长更薄，因为在光强较弱的深水中合成单位干物质需要更多叶面积去获得光资源。这种现象是与弱光照下光合效率的差异相适应的[34]。

5.1.2. 生物量

与挺水植物相比，沉水植物没有发达的支持组织，资源可以快速周转[35]，水位波动对其总生物量不会产生大的影响，但与植物生物量分配关系密切。在水位波动条件下，由于资源往返运输而积累在茎里造成单位长度的茎干物质较多，比茎长较小。陈中义等研究发现，梁子湖子湖-满江湖(平均水深 = 2.04 m, 平均透明度 = 1.06 m)水草的种群数量受到水深及透明度的影响，当水深/透明度比值达 5.26 时，绝大部分水草生长受到制约[36]。杨永清研究了梁子湖几种优势水生植物对水位变化的适应机制。随水位梯度的增加，狐尾藻分配到根和茎的生物量减少，分配到叶的生物量增加，茎长随水深增加而增加。水位波动对微齿眼子菜、苦草、轮叶黑藻、狐尾藻的形态生长和资源分配均有影响[37]。苦草鳞茎在梁子湖的垂直分布深度与其大小呈显著正相关[38]。

5.1.3. 生理生化特征

Havens [39]认为水深与光照强度的降低密切相关，在一定水深条件下，当光照强度达不到植物生长的补偿点时，沉水植物就会通过改变其叶片特征和生理适应能力从而对变化的环境做出反应。水深变化对沉水植物生理生化也会产生一定的影响，如植株叶片光合色素的组成与分布，光合荧光特性的饱和速率及半饱和常数、光合荧光特性过程的酶含量及酶活性(如 Rubisco)等生理特征的变化等[40]-[42]。何伟等在南京市采月湖(TN: 0.616 mg·L⁻¹, TP: 0.043 mg·L⁻¹)的研究表明，水深差异显著影响了菹草叶片光合电子传递速率及光响应曲线[43]；李威等在中富营养的高原湖泊-洱海的研究表明，湖泊水深对苦草叶片 C、N、P 含量及其化学计量特征显著的影响[44]。1980 年代以来，太湖水体富营养化导致藻类水华频繁爆发，刘伟龙等 2005 年对太湖马来眼子菜的生长特征和氮磷去除效果进行了研究，结果表明，水深对马来眼子菜体内氮和磷含量也有很大影响[45]；陈正勇等在南京市采月湖(TN: 0.616 mg·L⁻¹, TP: 0.043 mg·L⁻¹)设计了 0~4.0 m 水深梯度，研究水深对菹草生长、繁殖的影响，结果表明：在水深 3 m 以下，随着水深的增加，菹草的叶绿素含量显著增加[46]水深 0.5~2.5 m 之间，菹草叶绿素含量基本保持不变，在水深 3.0 m 出现了显著增加的趋势，在水深 4.0 m 处达到了最大值。

5.2. 水位对沉水植物繁殖的影响

水深对沉水植物的繁殖方式有重要影响，如微齿眼子菜的有性繁殖分配在深水区显著下降，并且在稳定的生境中以克隆生长为主[47]。袁龙义等调查研究西凉湖(TC: 28.30 mg·g⁻¹, TN: 0.31 mg·g⁻¹; TP: (0.41

± 0.045) $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$)的刺苦草(*V. spinulosa*)在不同水深下的生长和繁殖策略表明:水深影响刺苦草的繁殖策略,其有性繁殖体的生物量、收获系数和繁殖体个数在不同水深条件下均有差异[48]。Miller 等[49] [50]研究发现,随着水位的增加(水深甚至可达 3 m),黑藻的块茎形成数量增加;然而也有报道认为随着水深的增加,黑藻块茎形成密度减少[51]。崔心红等研究鄱阳湖子湖蚌湖(有机质含量: 1.66%,总氮含量: 0.143%, C/N: 6.8, 全磷量: 0.925 pg/kg)水深梯度对竹叶叶子菜的生长和繁殖发现:沿着水深梯度,竹叶眼子菜的抽条数无性繁殖和花序数,呈递减趋势[52]。马来眼子菜的最佳生长深度是在 60~120 cm,水深范围内马来眼子菜的分蘖数随着时间变化在缓慢增加,而水深较大或较小时都会因为光照不足或者容易脱水等因素限制繁殖[53]。

5.3. 水位对沉水植物的胁迫作用

水位波动对沉水植物的胁迫作用包括对植物的损伤和倒根、降低冬眠石芽和幼苗的存活率以及冲走和埋藏植物种子。风浪所引起的水位波动通过不断地对有机碎屑及底泥的颗粒大小进行筛分、迁移和再沉积,从而间接影响沉水植物的扎根、营养吸收和分布[54]。Havens 等[55]认为 Okeechobee 湖($\text{Chla} = 19 \mu\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$; $\text{TSS} = 16 \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$)2001 年恢复起来的轮藻正是由于不具备发达的根系,难以抵抗较强的风浪才被后继种轮叶黑藻和眼子菜所替代。水位波动引起的沉积物再悬浮是湖泊生态系统的重要过程之一。有些沉水植物叶表面不光滑,容易粘附悬浮物质和附生藻类,降低光合作用所需光的传输,阻碍气体交换和叶片对营养的吸收[56],而附生藻类还可能与叶片竞争吸收营养。因此,水位波动导致的沉积物再悬浮,沉降到植物表面势必会对沉水植物的生长产生胁迫。例如,在美国威斯康星州的 Rice 湖,就曾因降低水位后风浪引起底泥再悬浮,沉水植被受弱光胁迫而消失长达 10 年之久[57]。荷兰的 Breukelevee 湖,因风浪使沉积物很易发生悬浮,湖水透明度很低,导致水生植物难以生长。在建起围栏后,波浪的影响大大降低,沉积物再悬浮作用下降,湖水透明度提高,水生植物生长良好[58]。

5.4. 水位对沉水植物分布的影响

在浅水水生态系统中,水深在水生植物的生长和分布上扮演重要的角色,大量的研究表明水生态系统一般都伴随着的水位变动[59]。光的生物有效性影响沉水植物生物量分布和入侵的最大深度[60]。沉水植物定植的水深范围在不同类型的湖泊中差异很大,如在贫营养的抚仙湖中沉水植物定植的最大水深超过 10 m,在富营养的洱海中,沉水植物定植的最大水深不超过 6 m,并且近年来沉水植物定植深度在不断变小[61],其中水体消光系数增大造成的弱光限制是导致深水区沉水植物衰退甚至消亡的重要因素。极端水文事件(洪水、干旱)在流动的水域可以改变和栖息地可用性和结构,导致物种组合和生态系统流程生物多样性产生重大变化。Hudon [62]发现在圣劳伦斯河(平均水深 = 4.48 m),低水位时眼子菜(*Potamogeton* spp.)数量比正常水位时高。1995-2003 年美国 Okeechobee 湖 28 年的观测数据表明,沉水植物生物量与水深存在负相关性。持续高水位导致沉水植被生物量降低,分布空间萎缩,且向陆域方向发展;浅水则使轮藻盛行[63]。Bickel 等研究发现,在澳大利亚昆士兰州的湖泊水库(最大水深 > 7 m, $\text{TN} = 2.74 \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$ $\text{TP} = 0.44 \text{mg}\cdot\text{L}^{-1}$),水盾草(*Cabomba caroliniana*)丰度不受季节条件的影响,但受其他环境因子,如水深和营养负荷的影响[64]。由此可见,水深对水生植物的分布和群落结构变化具有重要的影响。

6. 水位调控恢复沉水植物的应用前景

恢复沉水植物是修复富营养化水体和维持水体生态系统健康的关键。水位是影响沉水植物在浅水湖泊中能否成功定居并存活的一个重要因子[65]。在浅水湖泊、水库,水位调控已经被用于监控水生植物长达几个世纪,近年来,甚至被利用在大型水电站水库。Hestand 在研究控制水草过度生长以促进渔业发展

的过程中发现, 根据湖泊的水体情况以及水位调控措施可为水生植物的演替提供证明, 同时能预测水生植物的可能的变化[66]。在某种程度上, 水位调控是湖泊水生植物修复有效的监管措施。例如在美国, Havens 等[63]将一个湖泊的水位降低 2.0 m, 在初期由于水位降低后风力的搅动作用, 水体浑浊, 随后藻类水华暴发。在降低水位两个月后, 靠近湖岸的水下区域, 轮藻迅速扩殖。1 年后, 轮藻在整个湖泊形成沉水植被, 只有少量的维管束植物(包括眼子菜、苦草和黑藻等)分布。在荷兰, 为了促进新生湖泊湿地植物发育, 采取增加水位波动的调控方法, 并选择夏季降低水位, 促进植被萌发、生长, 最终导致生物多样性增加。

在我国, zhang 等[29]结合历史的水文数据, 研究发现恢复富营养化水体-巢湖的大型植物关键在于恢复自然水体系, 以适应大型植物在不同生活史阶段的水位要求。李文朝曾在太湖五里湖进行水生植被恢复实验, 发现降低水位可为五里湖沉水植被恢复创造有利条件[67]。李敦海等[68]在降低水位后引种沉水植物, 并根据水生植物的成活率与长势逐步提高水位, 在富营养水体-无锡市五里湖的退渔还湖区域明显提高了水生植物覆盖度和多样性。刘学勤等在 2010 年巢湖水向湖滨带生态修复工程实践中, 依据巢湖历史和现有水生植物分布高程, 设计在水位 6.5~7.5 m 恢复沉水植物, 工程设施后水生植物多样性增加 70%, 植被盖度由 30%提高到 60% [69]。这些研究的结果对其他类似的监管湖泊水生植被的恢复能提供理论依据。

7. 结语

沉水植物是湖泊生态系统中最重要的高级生产者, 对维持生态系统的稳定起着重要的作用。然而近些年来由于自然环境变迁和人类活动的影响造成水体环境的富营养化, 沉水植物的衰退和消失的现象在世界范围内普遍出现。水位是影响沉水植物分布、生长重要的限制因子, 目前有关水位对沉水植物生长、繁殖、分布和胁迫作用影响的研究已经取得了诸多进展, 还有以下几点需要深入探讨: 1) 营养盐、底质、水流、温度等因子对沉水植物生长均有影响。鉴于水体生态系统的复杂性, 应考虑到多因子的内在联系与相互作用, 开展相应的综合性研究。2) 北美及欧洲一些国家对一定流域内的水质和水位以及植物群落丰度和分布有 10 年以上的长期监测数据。在恢复沉水植物的理论研究和工程实践中, 通过水位调控恢复沉水植物具有可行性, 但同时也存在很多问题, 值得进一步探讨。水位调节是一个大型工程, 这个问题涉及到环境保护、水利、渔业行政等等部门, 监管困难。同时依据湖泊多年的监测资料, 必须在流域水资源调度基础上, 既严格按规划要求调控水位, 又要结合中长期气象预报, 克服水位调控的盲目性。在全球湖泊富营养化和污染加重的情况下, 生态修复和生态系统管理成为新的研究热点, 加强水位调控在湖泊恢复与治理中的作用, 建立确定适宜水位的技术方法, 以及在水文和生态分区内确定适宜水位和人工调控的标准, 是今后一定时期内研究的前沿问题。

基金项目

湖北科技学院博士启动基金项目资助(项目编号: BK1411)。

参考文献 (References)

- [1] 国家环境保护部. 2014 年中国环境状况公报 RII[Z]. 环境保护. 2014.
- [2] 邹丽莎, 聂泽宇, 姚笑颜, 施积炎. 富营养化水体中光照对沉水植物的影响研究进展, 2013, 24(7): 2073-2080.
- [3] White, S.D. and Ganf, G.G. (2002) A Comparison of the Morphology, Gas Space Anatomy and Potential for Internal Aeration in *Phragmites australis* under Variable and Static Water Regimes. *Aquatic Botany*, **73**, 115-127. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770\(02\)00010-4](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00010-4)
- [4] Coops, H., Beklioglu, M. and Crisman, T.L. (2003) The Role of Water-Level Fluctuations in Shallow Lake Ecosys-

- tems-Workshop Conclusions. *Hydrobiologia*, **506**, 23-27. <http://dx.doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008595.14393.77>
- [5] White, M.S., Xenopoulos, M.A. and Hogsden, K. (2008) Natural Lake Level Fluctuation and Associated Concordance with Water Quality and Aquatic Communities within Small Lakes of the Laurentian Great Lakes Region. *Hydrobiologia*, **613**, 21-31. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9469-y>
- [6] Tharme, R.E. (2003) A Global Perspective on Environmental Flow Assessment: Emerging Trends in the Development and Application of Environmental Flow Methodologies for Rivers. *River Research and Applications*, **19**, 397-441. <http://dx.doi.org/10.1002/rra.736>
- [7] Aroviita, J. and Hämäläinen, H. (2008) The Impact of Water-Level Regulation on Littoral Macroinvertebrate Assemblages in Boreal Lakes. *Hydrobiologia*, **613**, 45-56. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-008-9471-4>
- [8] Hammersmark, C.T., Rains, M.C., Wickland, A.C. and Mount, J.F. (2009) Vegetation and Water-Table Relationships in a Hydrologically Restored Riparian Meadow. *Wetlands*, **29**, 785-797. <http://dx.doi.org/10.1672/08-15.1>
- [9] Raulings, E.J., Morris, K., Roache, M.C. and Boon, P.I. (2010) The Importance of Water Regime Operating at Small Spatial Scales for the Diversity and Structure of Wetland Vegetation. *Freshwater Biology*, **55**, 701-715. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02311.x>
- [10] Van Geest, G.J., Coops, H., Scheffer, M. and van Nes, E.H. (2007) Long Transients Near the Ghost of a Stable State in Eutrophic Shallow Lakes with Fluctuating Water Levels. *Ecosystems*, **10**, 36-46. <http://dx.doi.org/10.1007/s10021-006-9000-0>
- [11] 刘永, 郭怀成, 周丰, 王真, 黄凯. 湖泊水位变动对水生植被的影响机理及其调控方法[J]. 生态学报, 2006, 26(9): 3117-3126.
- [12] Gafny, S. and Gasith, A. (1999) Spatially and Temporally Sporadic Appearance of Macrophytes in the Littoral Zone of Lake Kinneret, Israel: Taking Advantage of a Window of Opportunity. *Aquatic Botany*, **62**, 249-267. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00097-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00097-7)
- [13] 潘国权. 水下光质对范草和苦草生长的影响[D]: [硕士学位论文]. 南京: 南京师范大学, 2008.
- [14] Ni, L.Y. (2001) Growth of *Potamogeton maackianus* under Low-Light Stress in Eutrophic Water. *Journal of Freshwater Ecology*, **16**, 249-256. <http://dx.doi.org/10.1080/02705060.2001.9663809>
- [15] Sand-Jensen, K. and Borum, J. (1984) Epiphyte Shading and Its Effect on Photosynthesis and Diel Metabolism of *Lobelia dortmanna* L. during the Spring Bloom in a Danish Lake. *Aquatic Botany*, **20**, 109-119. [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3770\(84\)90031-7](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3770(84)90031-7)
- [16] Twilley, R.R., Kemp, W.M. and Staver, K.W. (1985) Nutrient Enrichment of Estuarine Submersed Vascular Plant Communities. I. Algal Growth and Effects on Production of Plants and Associated Communities. *Marine Ecology*, **23**, 179-191. <http://dx.doi.org/10.3354/meps023179>
- [17] Barko, J.W., Gunnison, D. and Carpenter, S.R. (1991) Sediment Interactions with Submersed Macrophyte Growth and Community Dynamics. *Aquatic Botany*, **41**, 41-65. [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90038-7](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3770(91)90038-7)
- [18] Xiao, C., Wang, X., Xia, J., et al. (2010) The Effect of Temperature, Water Level and Burial Depth on Seed Germination of *Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton malaianus*. *Aquatic Botany*, **92**, 28-32. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.09.004>
- [19] Wilcox, D.A., Meeker, J.E., Hudson, P.L., et al. (2002) Hydrologic Variability and the Application of Index of Biotic Integrity Metrics to Wetlands: A Great Lakes Evaluation. *Wetlands*, **22**, 588-615. [http://dx.doi.org/10.1672/0277-5212\(2002\)022\[0588:HVATAO\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1672/0277-5212(2002)022[0588:HVATAO]2.0.CO;2)
- [20] Barrat-Segretain, M.H., Henry, C.P. and Bornette, G. (1999) Regeneration and Colonization of Aquatic Plant Fragments in Relation to the Disturbance Frequency of Their Habitats. *Archiv für Hydrobiologie*, **145**, 111-127.
- [21] Nishihiro, J., Kawaguchi, H., Iijima, H., et al. (2001) Conservation Ecological Study of *Nymphaeoides speltata* in Lake Kasumigaura. *Ecology and Civil Engineering*, **4**, 39-48. (In Japanese with English Abstract) <http://dx.doi.org/10.3825/ece.4.39>
- [22] Baskin, C.C. and Baskin, J.M. (1998) *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press, San Diego, 666 p.
- [23] Scheffer, M. (1998) *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall, London, 357 p.
- [24] Santos, A.M. and Esteves, F.A. (2004) Influence of Water Level Fluctuation on the Mortality and Aboveground Biomass of the Aquatic Macrophyte *Eleocharis interstincta* (VAHL) Roemer et Schults. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **47**, 1678-4324. <http://dx.doi.org/10.1590/S1516-89132004000200016>
- [25] Bornette, G. and Puijalón, S. (2011) Response of Aquatic Plants to Abiotic Factors: A Review. *Aquatic Sciences*, **73**, 1-14. <http://dx.doi.org/10.1007/s00027-010-0162-7>
- [26] Zhang, X.K., Liu, X.Q. and Wang, H.Z. (2014) Developing Water Level Regulation Strategies for Macrophytes Res-

- toration of a Large River-Disconnected Lake, China. *Ecological Engineering*, **68**, 25-31. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2014.03.087>
- [27] 曹萃禾. 水生维管束植物在太湖生态系统中的作用[J]. 生态学杂志, 1987, 6(1): 37-39.
- [28] Li, X.N., Song, H.L., Li, W., *et al.* (2010) An Integrated Ecological Floating-Bed Employing Plant, Freshwater Clam and Biofilm Carrier for Purification of Eutrophic Water. *Ecological Engineering*, **36**, 382-390. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2009.11.004>
- [29] Pokonry, J., Kvet, J. and Ondok, J.P. (1990) Function of the Plant Component in Densely Stocked Fish Ponds. *Bulletin of Ecology*, **21**, 44-48.
- [30] Paillisson, J.M. and Marion, L. (2006) Can Small Water Level Fluctuations Affect the Biomass of *Nymphaea alba* in Large Lakes? *Aquatic Botany*, **84**, 259-266. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2005.10.004>
- [31] 符辉, 袁桂香, 曹特, 等. 洱海近 50a 来沉水植被演替及其主要驱动要素[J]. 湖泊科学, 2013, 25(6): 854-861.
- [32] Gafhy, S. and Gasith, A. (1999) Spatially and Temporally Sporadic Appearance of Macrophytes in the Littoral Zone of Lake Kinneret, Israel: Taking Advantage of a Window of Opportunity. *Aquatic Botany*, **62**, 249-267. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00097-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00097-7)
- [33] Chambers, P.A. and Kalf, J. (1985) The Influence of Sediment Composition and Irradiance on the Growth and Morphology of *Myriophyllum spicatum*. *Aquatic Botany*, **22**, 253-263. [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3770\(85\)90003-8](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3770(85)90003-8)
- [34] Titus, J.E. and Adams, M.S. (1979) Comparative Carbohydrate Storage and Utilization Patterns in the Submersed Macrophytes *Myriophyllum spicatum* and *Vallisneria americana*. *American Midland Naturalist*, **102**, 263-272.
- [35] Strand, J.A. and Weisner, S.E.B. (2001) Morphological Plastic Responses to Water Depth and Wave Exposure in an Aquatic Plant (*Myriophyllum spicatum*). *Journal of Ecology*, **89**, 166-175.
- [36] 陈忠义, 雷泽湘, 周进. 梁子湖 6 种沉水植物种群数量和生物量周年动态[J]. 水生生物学报, 2000, 24(6): 582-588.
- [37] 杨永清. 水位波动对水生植物生长影响的实验生态学研究[D]: [硕士学位论文]. 武汉: 武汉大学, 2003.
- [38] 杨永清, 于丹, 耿显华, 等. 梁子湖苦草繁殖体的分布及其萌发初步研究[J]. 水生生物学报, 2004, 28(4): 396-401.
- [39] Havens, K.E. (2003) Submerged Aquatic Vegetation Correlations with Depth and Light Attenuating Materials in a Shallow Subtropical Lake. *Hydrobiologia*, **493**, 173-186. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1025497621547>
- [40] Spence, D.H.N. and Chrystal, J. (1970) Photosynthesis and Zonation of Freshwater Macrophytes II. Adaptability of Species of Deep and Shallow Water. *New Phytologist*, **69**, 217-227. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1970.tb04065.x>
- [41] Titus, J.E. and Adams, M.S. (1979) Coexistence and the Comparative Light Relations of the Submersed Macrophytes *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria americana* Michx. *Oecologia*, **40**, 273-286. <http://dx.doi.org/10.1007/BF00345324>
- [42] Maberly, S.C. (1993) Morphological and Photosynthetic Characteristics of *Potamogeton obtusifolius* from Different Depths. *Journal of Aquatic Plant Management*, **31**, 34-39.
- [43] 何伟, 王国祥, 杨文斌, 等. 水深梯度对菹草生长的影响[J]. 生态学杂志, 2009, 28(7): 1224-1228.
- [44] 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[J]. 湖泊科学, 2014, 26(4): 585-592.
- [45] 刘伟龙, 胡维平, 翟水晶, 等. 水深对马来眼子菜生长及氮磷去除效果的影响[J]. 南京林业大学学报: 自然科学版, 2008, 32(4): 11-16.
- [46] 陈正勇, 王国祥, 吴晓东, 等. 不同水深条件下菹草(*Potamogeton crispus*)的适应对策[J]. 湖泊科学, 2011, 23(6): 942-948.
- [47] 靳宝锋, 郭友好. 微齿眼子菜繁殖生物学特性的初步研究[J]. 水生生物学报, 2001, 25(5): 439-448.
- [48] 袁龙义, 李守淳, 李伟, 邓光, 张昭. 水深对刺苦草生长和繁殖策略的影响研究[J]. 江西师范大学学报(自然科学版), 2007, 31(3): 156-160.
- [49] Miller, J., Haller, W.T. and Garrard, L.A. (1976) Some Characteristics of Hydrilla Tubers Taken from Lake Ocklawaha during Draw Down. *Journal of Aquatic Plant Management*, **14**, 29-31.
- [50] Miller, J.D., Haller, W.T. and Glenn, M.S. (1993) Turion Production by Dioecious Hydrilla in North Florida. *Journal of Aquatic Plant Management*, **31**, 101-105.
- [51] Mitra, E. (1964) Contributions to Our Knowledge of Indian Freshwater Plants 4 on Some Aspects of the Morphological and Anatomical Studies of Turions of *Hydrilla verticillata* (Linn. f.) Royle. *Journal of the Asiatic Society*, **6**, 17-

27.

- [52] 崔心红, 蒲云海, 熊秉红, 李伟, 陈家宽. 水深梯度对竹叶眼子菜生长和繁殖的影响[J]. 水生生物学报, 1999, 23(3): 269-272.
- [53] 翟水晶, 胡维平, 邓建才, 陈桥, 韩红娟, 刘伟龙. 不同水深和底质对太湖马来眼子菜(*Potamogeton malaianus*)生长的影响[J]. 生态学报, 2008, 28(7): 3035-3041.
- [54] Doyle, R.D. (2001) Effects of Waves on the Early Growth of *Vallisneria americana*. *Freshwater Biology*, **46**, 389-397. <http://dx.doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00668.x>
- [55] Havens, K.E. (2003) Submerged Aquatic Vegetation Correlations with Depth and Light Attenuating Materials in a Shallow Subtropical Lake. *Hydrobiologia*, **493**, 173-186. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1025497621547>
- [56] Korswagen, H.C., Park, J.H., Ohshima, Y., et al. (1997) An Activating Mutation in a *Caenorhabditis elegans* G(s) Protein Induces Neural Degeneration. *Genes and Development*, **11**, 1493-1503. <http://dx.doi.org/10.1101/gad.11.12.1493>
- [57] Engel, S. and Nichols, S.A. (1994) Aquatic Macrophyte Growth in a Turbid Windswept Lake. *Journal of Freshwater Ecology*, **9**, 97-109. <http://dx.doi.org/10.1080/02705060.1994.9664436>
- [58] Scheffer, M. (1997) Ecology of Shallow Lakes. *Oecologia*, **109**, 592-599.
- [59] Gafny, S. and Gasith, A. (1999) Spatially and Temporally Sporadic Appearance of Macrophytes in the Littoral Zone of Lake Kinneret, Israel: Taking Advantage of a Window of Opportunity. *Aquatic Botany*, **62**, 249-267. [http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00097-7](http://dx.doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00097-7)
- [60] Chambers, P.A. and Prepas, E.E. (1988) Underwater Spectral Attenuation and Its Effect on the Maximum Depth of Angiosperm Colonization. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**, 1010-1017. <http://dx.doi.org/10.1139/f88-124>
- [61] 符辉, 袁桂香, 曹特, 等. 洱海近 50a 来沉水植被演替及其主要驱动要素[J]. 湖泊科学, 2013, 25(6): 854-861.
- [62] Hudon, C., Gagnon, P., Amyot, J.P., et al. (2005) Historical Changes in Herbaceous Wetland Distribution Induced by Hydrological Conditions in Lake Saint Pierre (St. Lawrence River, Quebec, Canada). *Hydrobiologia*, **539**, 205-234. <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-004-4872-5>
- [63] Havens, K.E., Sharfstein, B., Brady, M.A., et al. (2004) Recovery of Submerged Plants from High Water Stress in a Large Subtropical Lake in Florida, USA. *Aquatic Botany*, **78**, 67-82. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2003.09.005>
- [64] Bickel, T.O. and Schooler, S.S. (2015) Effect of Water Quality and Season on the Population Dynamics of *Cabomba caroliniana* in Subtropical Queensland, Australia. *Aquatic Botany*, **123**, 64-71. <http://dx.doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.02.003>
- [65] Dai, Y., Jia, C., Liang, W., Hu, S. and Wu, Z. (2012) Effects of the Submerged Macrophyte *Ceratophyllum demersum* L. on Restoration of a Eutrophic Water Body and Its Optimal Coverage. *Ecological Engineering*, **40**, 113-116. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.12.023>
- [66] Hestand, R.S., May, B.E., Schultz, D.P. and Walker, C.R. (1973) Ecological Implications of Water Levels on Plant Growth in a Shallow Water Reservoir. *Hyacinth Control Journal*, **11**, 54-58.
- [67] 李文朝. 富营养水体中常绿水生植被组建及净化效果研究[J]. 中国环境科学, 1997, 17(1): 53-57.
- [68] 李敦海, 杨劭, 方涛, 等. 水位调控法恢复富营养化水体沉水植物技术研究——以无锡五里湖为例[J]. 环境科学与技术, 2008, 31(12): 59-62.
- [69] 刘学勤, 邢伟, 张晓可. 巢湖水向湖滨带生态修复工程实践[J]. 长江流域资源与环境, 2012, 21(S2): 51-55.