

典型亚热带城市(武汉)湖泊修复中密刺苦草的生境需求分析*

印金凤^{1,4}, 操瑜^{2**}, 吕超超¹, 曹特¹, 张圆³, 张毅成³, 秦靖³, 汤鑫^{1**}

(1: 中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

(2: 中国科学院武汉植物园水生植物生物学实验室, 武汉 430074)

(3: 中国电建集团湖北工程有限公司, 武汉 430040)

(4: 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 恢复沉水植被是城市富营养化湖泊生态修复的重要手段, 了解沉水植物的生境需求是实现沉水植被有效恢复的重要基础。为探讨亚热带城市湖泊中沉水植物的生境需求, 本研究选择武汉东湖、南湖和沙湖开展野外调查, 以优势物种密刺苦草 (*Vallisneria denseserrulata* Makino) 为研究对象。研究测定了植物中长期生长 (如生物量)、短期生理 (如碳水化合物含量)、瞬时荧光共 16 个指标以及水体和底泥 17 个相关指标, 通过结合广义加性模型 (GAM) 和植物性状网络分析 (PTN) 综合判断密刺苦草在武汉城市湖泊中的生境需求范围。结果表明: (1) 3 个城市湖泊的 43 个采样点中 53.5% 处于轻度富营养化, 46.5% 处于中度富营养化。 (2) 环境对密刺苦草生物量积累的影响比较显著。水深约为 1.1 m、水体总氮浓度约为 1 mg/L 的条件最有利于密刺苦草的生长和生物量积累。底泥总氮含量在 0.16~2.50 g/kg 之间以及底泥总有机碳含量在 0.19%~13.70% 范围内会促进密刺苦草生物量的增加。 (3) 密刺苦草组织内的 N:P 比值 (平均值为 3) 表现出密刺苦草受环境养分中的氮限制。GAM 结果表明密刺苦草的生长受水体总磷以及底泥总磷的影响很小, 城市湖泊中的氮源对密刺苦草的重要性要大于磷源。 (4) 较高的水体营养水平往往会促进密刺苦草的短期碳氮积累, 抑制密刺苦草的生长, 而底泥有机碳含量对密刺苦草生长和繁殖的负面效应较弱。研究认为, 未来在应用密刺苦草对亚热带城市湖泊进行修复时, 需要更关注对水体生境条件的控制, 尤其是氮源, 从而最大化密刺苦草的生态效益, 更有效地促进湖泊生态修复。

关键词: 武汉城市湖泊; 密刺苦草; 生态修复; 生境需求; 富营养化

Habitat requirements analysis of *Vallisneria denseserrulata* Makino in the lake restoration of typical subtropical city (Wuhan City)*

Yin Jinfeng^{1,4}, Cao Yu^{2**}, Lv Chaochao¹, Cao Te¹, Zhang Yuan³, Zhang Yicheng³, Qin Jing³ & Tang Xin^{1**}

(1: Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P.R.China)

(2: Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, P.R.China)

(3: Power China Hubei Engineering Co., Ltd., Wuhan 430040, P.R.China)

(4: University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P.R.China)

Abstract: The restoration of submerged vegetation plays an important role in the ecological restoration of eutrophic urban lakes, and the study on the habitat requirements of submerged vegetation is essential for their effective restoration. In order to investigate the habitat requirements of submerged macrophytes in subtropical urban lakes in China, three typical urban lakes in Wuhan, namely Lake Donghu, Lake Nanhu and Lake Shahu, were selected for field investigation in this study. *Vallisneria denseserrulata* Maki-

* 2024-07-26 收稿; 2024-10-26 收修改稿。

神农架国家公园本底资源综合调查研究项目 (SNJNP2022008) 和神农架金丝猴保育生物学湖北省重点实验室开放课题基金项目 (SNJGKL2022008) 联合资助。

** 通信作者; E-mail: caoyu@wbgeas.cn, tangxin@ihb.ac.cn。

no, a dominant species, was selected as the research object. The study measured 16 indicators of *V. denseserrulata* Makino including medium to long-term growth (e.g. biomass), short-term physiology (e.g. carbohydrate content), and instantaneous fluorescence, along with 17 indicators related to water and sediment properties. By integrating generalized additive models (GAM) and plant trait network analysis (PTN), the study comprehensively assessed the habitat requirements of *V. denseserrulata* Makino in urban lakes of Wuhan. Results showed that: (1) 53.5% of the 43 sampled sites in three urban lakes were mildly eutrophic, while 46.5% were moderately eutrophic. (2) Environmental factors significantly affected the biomass accumulation of *V. denseserrulata* Makino. Conditions such as a water depth of approximately 1.1 m and a total nitrogen concentration of around 1 mg/L were most favorable for the growth and biomass accumulation of *V. denseserrulata* Makino. Total nitrogen in the sediment ranging from 0.16 to 2.50 mg/kg and total organic carbon (TOC) in the sediment from 0.19% to 13.70% could promote biomass increase. (3) The N:P ratio (average 3) in *V. denseserrulata* Makino tissue indicated that its growth was limited by nitrogen. GAM analysis showed that the growth of *V. denseserrulata* Makino was minimally affected by total phosphorus in the water and sediment, and that nitrogen sources in urban lakes were more important to *V. denseserrulata* Makino than phosphorus sources. (4) Higher nutrient levels in the water often stimulated the short-term carbon and nitrogen metabolism of *V. denseserrulata* Makino, but inhibited its long-term growth. The negative effect of sediment organic carbon content on the growth and reproduction of *V. denseserrulata* Makino was relatively weak. The research suggests that in the future, when applying *V. denseserrulata* Makino for the restoration of subtropical urban lakes, there should be a greater focus on controlling the aquatic habitat conditions, especially nitrogen sources, in order to maximize its ecological benefits and more effectively promote lake ecological restoration.

Keywords: Urban lakes in Wuhan City; *Vallisneria denseserrulata* Makino; Ecological restoration; habitat requirements; eutrophication

城市湖泊在储存水资源、调节气候、排洪防涝、旅游观光及维持城市水生生物多样性等方面发挥着重要作用^[1]。随着城市快速发展,越来越多城市湖泊面临着富营养化问题^[2],水体中氮磷及其他污染物浓度升高^[3],浮游藻类和附着藻类随之增多,导致水体透明度和溶解氧浓度的下降,造成水生生物多样性显著降低,对湖泊生物群落结构产生显著影响^[4],最终影响城市居民的生活质量和健康^[5]。

武汉是长江中游地区的中心城市,气候属亚热带季风区。据《武汉湖泊志》记载,武汉市列入保护名录的湖泊有 166 个,被誉为“百湖之市”。据 2023 年武汉市生态环境状况公告^[6]显示,武汉市有约 3/4 的湖泊处于富营养化状态,湖泊中的沉水植物严重退化甚至消亡^[7],近年来,越来越多的研究开始探索高效的生态修复技术,其中沉水植物修复因其生态友好性而受到特别关注^[8-10]。

苦草属(*Vallisneria*)植物因其克隆扩繁能力强和适应范围广的特性,已成为开展沉水植物修复工程常用的先锋物种。目前,大多数研究多关注于单维度环境因子对苦草属植物生长的影响,探讨了苦草属植物对某一种或两种环境因子的需求范围^[11-13]。例如,Yuan 等研究了光照强度对不同大小的沉水植物刺苦草(*V. spinulosa* Yan)生长和繁殖的影响^[14]。Cao 等研究了水体中较高的氨氮浓度对沉水植物苦草(*V. natans* (Lour) Hara)的胁迫作用^[15]。然而,沉水植物在生长过程中往往会受到多种环境因子(包括水体和底泥)的综合影响,并且对城市湖泊环境因子的响应与适应也是多维度的。因此本研究选择武汉市已实施沉水植物重建的 3 个湖泊——东湖、南湖、沙湖,探究修复区的密刺苦草(*V. denseserrulata* Makino)生境特征,分析密刺苦草的中长期生长指标(如生物量)、短期生理指标(如碳水化合物含量)、瞬时指标(叶片的叶绿素荧光参数)与环境因子的关系,最终综合判断密刺苦草在亚热带城市湖泊中的适合度。本研究有助于了解苦草属植物对不同生境的需求范围,从而为富营养化湖泊的修复提供科学指导。

1 材料与方法

1.1 研究区域与采样点布设

武汉东湖(30°28′~30°37′N, 114°19′~114°31′E)现水域面积约为 33.63 km²,周围人口密集。武汉南湖(30°28′~30°30′N, 114°20′~114°23′E)现水域面积约为 7.67 km²,附近高校、居民区聚集。武汉沙湖(30°33′~30°34′N, 114°18′~114°20′E)现水域面积约为 2.71 km²,周边工业区众多^[16]。

于 2023 年 5—6 月份在武汉东湖、南湖、沙湖布设采样点,分别设置了 22、13 和 8 个样点,共设置 43 个。

采样点均是在已实施沉水植物重建的修复区内,多以密刺苦草为优势种,盖度大约达到 90%,伴生种以穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum* L.)和黑藻(*Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle)为主。采集的植物生长水域水深在 0.5~2.0 m 左右(平均值为 1.1 m),透明度大约为 0.2~1.3 m(平均值为 0.6 m)。

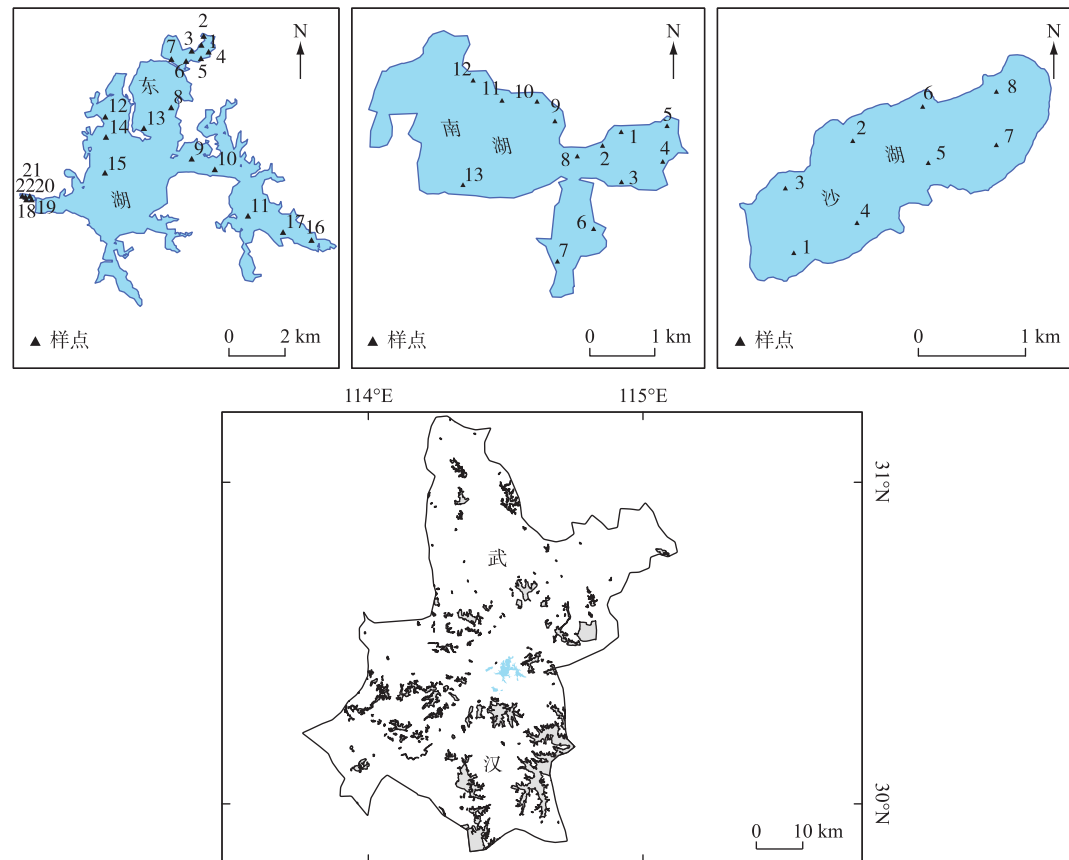


图 1 武汉市东湖、南湖和沙湖的采样点分布

Fig.1 Distribution of sampling sites in Lake Donghu, Lake Nanhu and Lake Shahu in Wuhan City

1.2 样品采集及测定

1.2.1 水质和底泥指标 现场使用便携式水质参数分析仪(YSI Pro Plus, US)测定各点位的溶解氧(DO)浓度、氧化还原电位(ORP)、总溶解固体(TDS)和 pH 等水质参数,并用测深杆测量水深(WD),使用塞氏盘测定水体透明度(SD),计算得到两者的比值(SD/WD)。测定不同水深的的光强强度,从水面直至水深 1.25 m,水深间隔为 0.25 m,根据水柱光衰减曲线计算得到水体光衰减系数(K)^[17]。用采水器采集各个点位的水样,每个点位采集 3 个重复水样,采集的水样灌装于棕色瓶中,保存在 4℃ 的保温箱内带回实验室,测定总氮(TN-w)、总磷(TP-w)、氨氮(NH₃-N)、化学需氧量(COD_{Cr})和浮游植物叶绿素 a 浓度(Chl. a)。水样的测定方法遵循《水和废水监测分析方法(第四版)》(2002)。在每个点位使用开放式柱状采泥器采集底泥样品,带回实验室处理后测定底泥含水率(WC)、总氮(TN-s)、总磷(TP-s)和总有机碳(TOC)。TN-s 含量测定采用凯氏法,TP-s 含量测定采用碱熔—钼锑抗分光光度法,底泥 WC 测定采用重量法,TOC 测定采用重铬酸钾氧化—分光光度法。

1.2.2 植物指标 使用面积 0.2 m²的采草器在每个点位原位采集沉水植物密刺苦草,用湖水洗净称量植物鲜重并记录生物量(B),每个样方重复采集 3 次,并从每个样点获取 9 株完整的密刺苦草植株,共采集 387 株密刺苦草样品。将采集的密刺苦草植株放在原位水中黑暗保存,带回实验室后将待测叶片洗净,利用植物

效率分析仪 (Handy PEA, Hansatech, UK) 测定荧光参数, 用叶夹夹住暗处理 10 min 后, 打开叶夹测定初始荧光产量 (F_0)、最大荧光产量 (F_m) 和光系统 II 最大光合效率 (F_v/F_m) 3 个指标。随后将植物洗净, 测定单株分株数 (R)、叶片数 (LN)、根长 (RL)、株高 (H) 和鲜重 (FW)。将样品烘干称量干重 (DW) 后, 经粉碎研磨过 100 目筛 (150 μm) 后, 采用元素分析仪测定样品的碳 (C) 和氮 (N) 含量, 样品的磷 (P) 含量采用钼锑抗吸光度法测定。分别采用蒽酮比色法、碘-碘化钾法和分光光度法测定样品的可溶性总糖 (soluble carbohydrate, SC)、淀粉 (starch, S) 和总酚 (total phenolic content, TPC) 含量。

1.3 数据处理与分析

1.3.1 基本统计描述 数据分析前, 对所有数据进行正态性和方差齐性检验。3 个湖泊的水质、底泥以及植物指标存在不同程度的变异, 通过计算极值、平均值以及变异系数对 3 个湖泊水质、底泥和植物指标进行基本统计描述。利用变异系数 (C_v) 的大小对不同变异程度进行粗略分级: $C_v < 0.2$ 则变异程度较小, $0.2 \leq C_v \leq 0.5$ 则变异程度较大, $C_v > 0.5$ 则变异程度极大。本研究依据中国环境监测总站发布的《湖泊 (水库) 富营养化评价方法及分级技术规定》(总站生字 [2001] 090 号), 采用综合营养状态指数 (TLI (Σ)) 对 3 个湖泊的营养状态进行评价。对湖泊 (水库) 营养状态进行分级: $\text{TLI}(\Sigma) < 30$ 为贫营养, $30 < \text{TLI}(\Sigma) \leq 50$ 为中营养, $50 < \text{TLI}(\Sigma) \leq 60$ 为轻度富营养, $60 < \text{TLI}(\Sigma) \leq 70$ 为中度富营养, $\text{TLI}(\Sigma) > 70$ 为重度富营养。

1.3.2 广义加性模型分析 (GAM) 广义加性模型是一种灵活的非参数统计模型, 它属于广义线性模型 (generalized linear model, GLM) 的扩展。该模型是在不假设变量之间的关系是线性的前提下, 基于原始数据, 通过平滑函数来拟解释变量与响应变量之间的关系, 可灵活地捕捉变量之间复杂且非线性的关系^[18]。本研究使用 GAM 模型分析密刺苦草的每个植物性状与每个环境因子之间的关系, 着重研究单一植物性状对各类环境因子的响应, 其中分别以植物的 B、R、LN、H、FW、DW、 F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 、C、N、P、SC、S 和 TPC 16 个性状作为响应变量, 水体的 WD、SD、SD/WD、DO、ORP、TDS、pH、TN-w、TP-w、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 、 COD_{Cr} 、K、Chl. *a* 和底泥的 TN-s、TP-s、TOC、WC 分别作为解释变量, 逐个构建 GAM 模型。

1.3.3 植物性状网络分析 (PTN) 植物性状网络被定义为由多种功能性状间相互关系构成的多维度网络, 在 PTN 中, 每个节点代表一个植物性状, 节点之间的边表示性状之间的相关性或相互作用。它具有多维度捕获和可视化植物多性状间关系的潜力, 通过构建 PTN 可以更好地理解植物如何通过不同性状之间的相互作用来适应环境变化和应对生态压力。本研究测定了密刺苦草的多维性状指标以及不同尺度的环境理化指标, 依据 GAM 分析的结果, 选择 WD、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 、 COD_{Cr} 和底泥 TOC 作为 4 个主要的环境影响因子。同时根据样

本量的平均分配分为较高和较低两个环境因子水平 (表 1), 构建植物性状网络并提取平均加权重度以及模块性两个网络拓扑参数用于量化对比不同网络特征以及多性状复杂关系, 着重研究植物多性状相互作用对环境因子的响应。较高的平均加权重度往往表示网络中的性状之间存在较强的相互作用, 网络连接的更紧密, 意味着植物能够更高效地实现功能和获取利用资源。模块性有助于确定性状网络中性状的聚类系数。较高的模块性意味着系统由执行特定功能的模块构成, 往往能使植物在面对环境变化时具

表 1 4 种环境因子的两种水平

Tab.1 Two levels of four environmental factors

环境因子	较高环境因子水平		较低环境因子水平	
	平均值	样本量	平均值	样本量
WD	1.362 m	22	0.802 m	21
$\text{NH}_3\text{-N}$	0.540 mg/L	22	0.081 mg/L	21
COD_{Cr}	31.754 mg/L	21	12.539 mg/L	22
TOC	9.000%	19	3.018%	19

有更高的适应性和灵活性^[19]。

数据处理与分析采用 R 4.3.1 完成。利用“ggplot2”和“mgv”包对每个植物性状与水质指标和底泥指标使用 GAM 分析, PTN 由“igraph”和“psych”包实现。

2 结果

2.1 水质、底泥及植物参数的含量特征

采样点水体水质指标 WD、SD、WD/SD、DO、ORP、TDS、pH、K、TN-w、TP-w、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 、 COD_{Cr} 和 Chl. *a* 的均值分别为 1.09 m、0.57 m、0.56、7.15 mg/L、140.18 mV、241.08 mg/L、8.85、2.67 m^{-1} 、0.96 mg/L、0.07 mg/L、0.32

mg/L、21.92 mg/L 和 27.15 $\mu\text{g/L}$ (表 2)。根据《地表水环境质量标准》(GB 3838—2002),43 个采样点的 DO、pH、TN-w、TP-w、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 和 COD_{Cr} 指标均值均符合地表Ⅳ类标准。水体的 TDS 和 pH 变异程度较低,变化相对稳定。WD、SD、WD/SD、DO、ORP、K 和 TP-w 属于中等变异,变化虽然不大,但存在一定的波动性。而 TN-w、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 、 COD_{Cr} 和 Chl. *a* 的变异程度极强,反映了这些指标在不同点位上的高度动态性和复杂性。根据综合营养指数计算得到 3 个城市湖泊的 43 个采样点中 53.5% 处于轻度富营养化,46.5% 处于中度富营养化。

采样点底泥指标 TN-s、TP-s、TOC 和 WC 的均值分别是 1.58 g/kg、0.55 g/kg、6.01% 和 40.98% (表 3), WC 属于中等变异,TN-s、TP-s 和 TOC 变异程度较强。

采样点密刺苦草的 B、R、LN、RL、H、FW、DW、 F_0 、 F_m 、 F_v/F_m 、C、N、P、C/N、C/P、N/P、SC、S 和 TPC 的均值分别为 2.29 kg/m²、1.37、8.24、8.29 cm、53.20 cm、13.13 g、1.11 g、261.43、1365.25、0.81、306.75 mg/g、10.73 mg/g、3.89 mg/g、42.60、94.60、2.98、14.43 mg/g、56.89 mg/g 和 10.83 mg/g(表 4)。其中,植物指标中 F_m 、 F_v/F_m 和 C 的变异程度较小, C_v 值均小于 0.2,R、LN、RL、H、FW、 F_0 、P、C/P 和 TPC 属于中等变异程度,B、DW、N、C/N、N/P、SC 和 S 处于强变异状态。

2.2 GAM 分析

GAM 分析结果显示,密刺苦草的荧光参数 F_0 、 F_m 和 F_v/F_m 与水质及底泥各项指标的拟合结果并不显著(表 5),这说明密刺苦草的这些瞬时生理指标受环境因素的影响较小。

密刺苦草的生长及生理指标主要受到 WD、TN-w、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 、 COD_{Cr} 以及 TOC 等的影响。密刺苦草的单位面积生物量与 TN-w 浓度呈单峰趋势(图 2b),在水体 TN 浓度约为 1 mg/L 时,生物量最大;单株叶片数与水体光衰减系数呈正相关(图 2a),与水体 $\text{NH}_3\text{-N}$ 浓度呈负相关;单株干重与水深呈单峰趋势,干重最大值在水深 1.1 m 左右出现。密刺苦草的氮含量与水体 $\text{NH}_3\text{-N}$ 和 COD_{Cr} 浓度呈正相关,其他生长生理指标与 TN-w、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 、 COD_{Cr} 和 TOC 指标之间也有显著的相关性,但密刺苦草的单株分株数、株高、叶绿素荧光参数以及淀粉含量与环境因子之间的关系并不显著。

2.3 植物性状网络分析 (PTN)

从植物性状网络图中(图 3)提取网络参数,结果表明较高水平下的 WD、 $\text{NH}_3\text{-N}$ 和 COD_{Cr} 的网络平均加权重度比较低水平下的数值大,密刺苦草性状之间存在较强的相互作用,网络连接的更紧密,能够更高效地实现功能和获取利用资源。较高水平下的底泥 TOC 比较低水平下的网络模块性数值大,密刺苦草的性状功能分化更强,面对环境变化时具有更高的适应性和灵活性(图 4)。

3 讨论

本研究发现水体总氮和水深对密刺苦草的生物量有显著的影响。水体 TN 浓度的增加对于密刺苦草生物量的增长呈现单峰趋势,在水体总氮浓度为 1 mg/L 左右时,密刺苦草的生物量达到最大。有研究表明过

表 2 密刺苦草生长区的水质参数统计
Tab.2 Statistical analysis of water quality parameters in the growth areas of *V. denseserrulata* Makino

水质参数	最小值	最大值	平均值	变异系数
WD/m	0.43	1.90	1.09	0.32
SD/m	0.20	1.30	0.57	0.36
SD/WD	0.25	1.00	0.56	0.36
DO/(mg/L)	2.09	12.86	7.15	0.34
ORP/mV	3.20	251.30	140.18	0.43
TDS/(mg/L)	178.75	442.00	241.08	0.18
pH	6.97	9.89	8.85	0.09
K/m ⁻¹	1.04	4.86	2.67	0.34
TN-w/(mg/L)	0.27	2.94	0.96	0.63
TP-w/(mg/L)	0.02	0.16	0.07	0.36
NH ₃ -N/(mg/L)	0.00	1.22	0.32	0.95
COD _{Cr} /(mg/L)	2.61	62.80	21.92	0.63
Chl. <i>a</i> /($\mu\text{g/L}$)	0.56	161.60	27.15	1.13

表 3 密刺苦草生长区的底泥参数统计
Tab.3 Statistical analysis of sediment parameters in the growth areas of *V. denseserrulata* Makino

底泥参数	最小值	最大值	平均值	变异系数
TN-s/(g/kg)	0.13	4.73	1.58	0.74
TP-s/(g/kg)	0.15	1.20	0.55	0.57
TOC/%	0.19	13.70	6.01	0.61
WC/%	18.35	89.03	40.98	0.43

表 4 密刺苦草生长区的植物参数统计
Tab.4 Statistical analysis of plant parameters in the growth areas of *V. denseserrulata* Makino

植物参数	最小值	最大值	平均值	变异系数
B/(kg/m ²)	0.17	8.63	2.29	0.97
R	1.00	3.00	1.37	0.34
LN	2.67	14.33	8.24	0.33
RL/cm	4.05	15.18	8.29	0.28
H/cm	21.92	83.83	53.20	0.27
FW/g	3.14	29.54	13.13	0.47
DW/g	0.20	3.15	1.11	0.58
F ₀	170.40	455.75	261.43	0.24
F _m	945.20	1756.40	1365.25	0.15
F _v /F _m	0.70	0.90	0.81	0.04
C/(mg/g)	234.52	376.74	306.75	0.12
N/(mg/g)	1.09	26.37	10.73	0.53
P/(mg/g)	1.73	10.61	3.89	0.46
C/N	261.75	12.73	42.60	0.99
C/P	190.26	28.11	94.60	0.45
N/P	8.25	0.63	2.98	0.55
SC/(mg/g)	2.62	42.302	14.43	0.59
S/(mg/g)	5.00	165.33	56.90	0.75
TPC/(mg/g)	4.96	23.21	10.83	0.33

高或过低的水体总氮浓度都不利于苦草的生长^[20-22]。林超等^[23]研究不同水体营养条件对密刺苦草生长的影响,结果表明密刺苦草在水体总氮为 0.4~4 mg/L 范围内时适应性较强,生物量在水体总氮为 1.5 mg/L 时最大。较高的水体营养水平往往会促进密刺苦草的短期碳、氮积累,抑制密刺苦草的生长。较高的 NH₃-N 和 水体 COD_{Cr} 浓度会促进密刺苦草体内碳、氮的积累,但同时也会降低密刺苦草的干重和叶片数,这可能是因为:1) 沉水植物的“奢侈利用”能力,地上部分可以直接吸收铵态氮^[24];2) 富营养化会促进浮游植物和附着藻类的生长,对沉水植物产生遮光效应,抑制植物的生长^[25]。同时,随着水深的增加,密刺苦草叶片的氮、磷含量也随着增加,这与李威等^[26]对云南洱海苦草的研究结果一致。本研究发现密刺苦草的生物量存在一个最适水深区(约 1.1 m),水深过浅密刺苦草的生长空间受限而且会暴露于过强的光辐射环境进而产生光抑制^[27],而较深的水体与低透明度会显著降低密刺苦草的光合速率,从而影响其生物量的累积^[28]。

本研究发现底泥中丰富的营养物质对密刺苦草的生长主要起到促进作用,尤其体现在生物量的积累上。Short 发现沉水植物生物量与底泥总氮含量之

表 5 植物性状与环境因子间的 GAM 分析显著性汇总

Tab.5 Summary of significance tests for the GAM analysis between plant traits and environmental factors

	WD	pH	Chl. <i>a</i>	K	TN-w	NH ₃ -N	COD _{Cr}	TN-s	TOC	总计
B					c *		b *	a **	a *	4
R										0
LN				a *		b ***				2
RL			a *							1
H										0
FW		b ***						a		1
DW	c *	b **				b *	b *			4
F ₀										0
F _m										0
F _v /F _m										0
C							a **		c *	2
N	a ***					a *	a **			3
P	a **	a *			a *	c **				4
SC					b *	b ***	a ***	b **	b ***	5
S										0
TPC						b *	b *		a *	3
总计	3	3	1	1	3	6	6	3	4	

“*”表示显著性: * 表示 $P<0.05$, ** 表示 $P<0.01$, *** 表示 $P<0.001$; a、b、c 表示相关性的规律: a 表示呈上升趋势, b 表示呈下降趋势, c 表示呈单峰趋势。

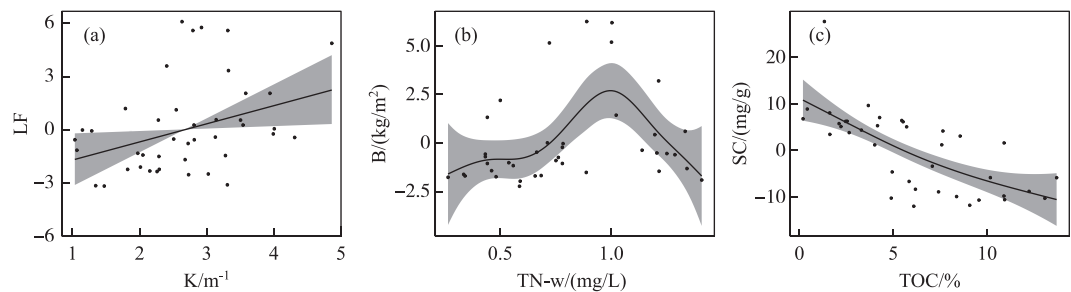


图2 植物性状与环境因子的 GAM 分析结果(仅展示部分具有代表性趋势的结果):
(a) 单株叶片数与水体光衰减系数;(b) 生物量与水体总氮;(c) 总糖含量与底泥总有机碳

Fig.2 The results of GAM analysis for plant traits and environmental factors (only show part of the analyses):
(a) leaf number versus water extinction coefficient; (b) biomass versus total nitrogen concentration of water;
(c) total sugar content versus total organic carbon of sediment

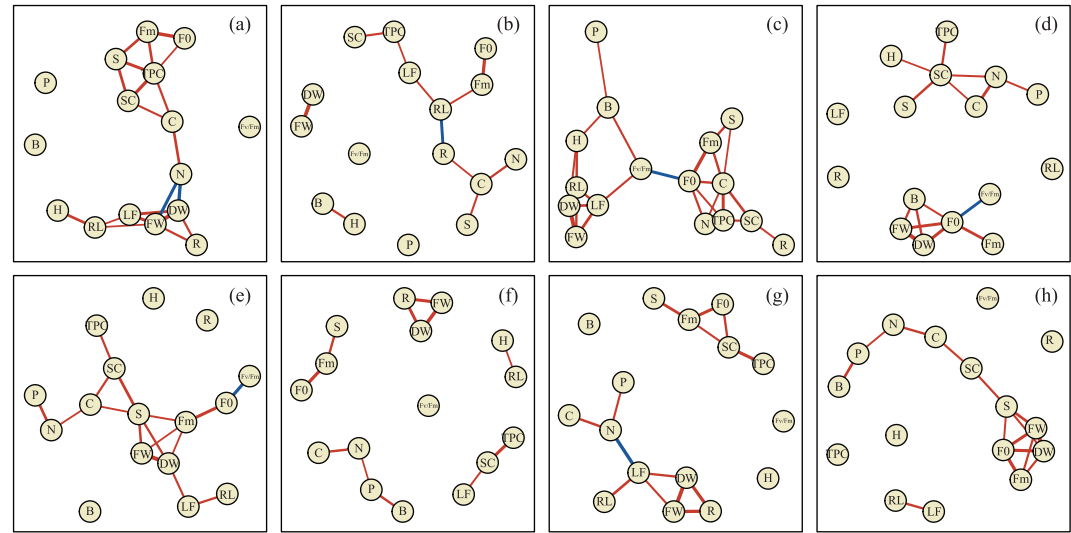


图3 4种不同环境因子在两种水平下的植物性状网络图;a、b:较高和较低水深;
c、d:较高和较低水体 $\text{NH}_3\text{-N}$ 水平;e、f:较高和较低水体 COD_{Cr} 水平;g、h:较高和较低底泥 TOC 水平

Fig.3 Plant trait network diagram under two levels of four environmental factors:

a, b: high and low water depth; c, d: high and low $\text{NH}_3\text{-N}$ levels in water;
e, f: high and low COD_{Cr} levels in water; g, h: high and low TOC levels in sediment

间呈现显著正相关^[29]。Chen 等在研究外部营养盐和沉积物营养增加对密刺苦草的综合影响时发现, 营养丰富($\text{TN}: 2.1 \text{ g/kg}$)的底泥相比于营养贫瘠($\text{TN}: 0.05 \text{ g/kg}$)的底泥更有利于密刺苦草的生长和繁殖^[30]。王瑞等的研究表明底泥总氮含量在 $1.84 \sim 2.37 \text{ g/kg}$ 范围内, 总氮含量的增加可以促进密刺苦草的生长^[31], 本研究也发现, 底泥总氮含量在 $0.16 \sim 2.5 \text{ g/kg}$ 范围内密刺苦草生物量与底泥总氮含量呈正相关, 这与 Rogers 等的发现也是一致的^[32], 也体现了密刺苦草的根系对底泥中的氮具有较高的耐受阈值^[33]。除此之外, 本研究 GAM 分析发现底泥 TOC 含量的增加 ($0.19\% \sim 13.70\%$) 能促进密刺苦草生物量的增加。但 TOC 含量高的底泥中, 低氧浓度和低氧化还原电位可能抑制植物生长, 尤其是根部; 此外, 有害微生物代谢物的积累也可能加剧这种抑制^[34]。而 Barko 等在研究底泥对沉水植物生长影响中发现, 能限制植物生长的有机

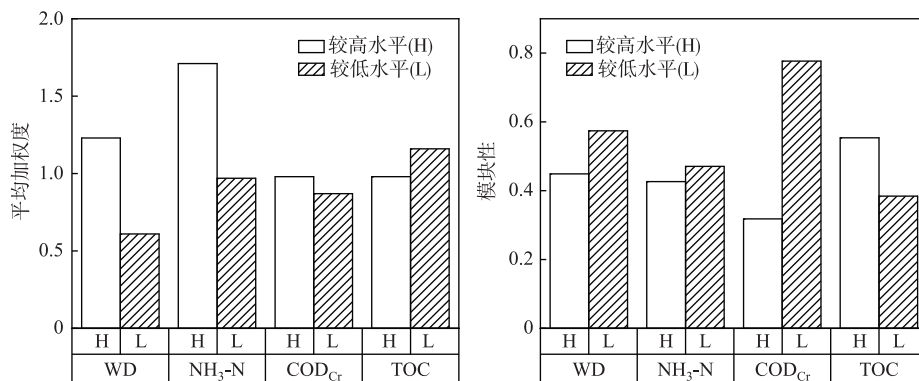


图4 植物性状网络平均加权度和模块性参数

Fig.4 Average weighted degree and modularity parameter in plant trait networks

质含量阈值为 20%^[35],由 Van Bemmelen 转化系数 (0.58)^[36]可得 TOC 含量阈值为 11.6%。本研究中底泥 TOC 含量最大值与该阈值接近,因此没有成为限制密刺苦草生物量的因子。

水体和底泥对植物的短期生理代谢以及长期生长有着重要影响,但大部分环境因子对密刺苦草荧光参数的影响并不显著,可能是密刺苦草的荧光参数具有瞬时性以及密刺苦草对外界环境变化的快速自身调节作用,导致野外采样中难以准确捕捉到植物对外界环境的响应。宋玉芝等^[37]的研究认为,苦草叶片的叶绿素荧光参数对水体营养盐的响应很快,并且植物可以通过自身调节使 F_v/F_m 恢复至初始水平。SD/WD 是衡量水体透明度和评估水质的一个重要指标,被广泛运用到自然湖泊评估管理和植被生态恢复^[38-40]等工作中,但本研究发现,与自然湖泊相比,城市湖泊中的 SD/WD 对密刺苦草生理生长的影响并不大,可能是因为城市湖泊的透明度一般较低,而植物主要分布在岸边附近,水深对植物生长和分布的影响会更大。GAM 结果表明,密刺苦草的生长受水体总磷以及底泥总磷的影响很小,城市湖泊中的氮源对密刺苦草的重要性大于磷源。这可能是由于本研究所选取的武汉城市湖泊中水体的平均氮磷比 (14) 较小,处于氮限制有关。文明章等的研究表明,苦草在水体中 TN/TP 为 25 时生物量的增长率最大,生长状态最好;当 TN/TP < 25 时,氮是限制苦草生长的因子;而 TN/TP > 25 时,磷成为限制因子^[41]。此外,根据植物组织内的 N:P 比来判断环境中的养分状况,当植物 N:P < 14 时,表现为 N 限制;当 N:P > 6 时,表现为 P 限制。本研究中的密刺苦草的 N:P 比平均值为 3,同样也表现为 N 限制^[42]。

本研究通过多维度指标 (如生理适应性、环境耐受性等) 为苦草属植物在湖泊修复中的应用提供了定量依据,可指导种植区域优选与管理策略制定,进而优化生态修复效益。具体而言,武汉的 3 个亚热带城市湖泊环境中,水深约 1.1 m、水体总氮浓度约 1 mg/L 的条件下最有利于密刺苦草生物量的增加;在底泥总氮含量为 0.16~2.5 g/kg 以及底泥 TOC 含量在 0.19%~13.70% 范围内不会抑制密刺苦草的生长;而在利用密刺苦草进行生态修复时,需要更加关注水体中的氮源控制,因为与磷源相比,氮源对密刺苦草生长的影响更为显著。本研究也存在一定的局限性,例如对于密刺苦草的生境需求分析主要是关注水质和底泥中的相关理化参数。在自然环境中,密刺苦草的生长还受到水流速度、风浪、动物取食以及与其他生物 (如浮游植物、附着藻类等) 的相互作用在内多种环境因素的影响,因此研究结论尚有一定的局限性。除此之外,很多环境参数可能存在一定程度的自相关,未来对环境因素重要性的诠释会通过原位修复项目开展时同步进行原位受控实验来验证。

4 参考文献

- [1] Wong CP, Jiang B, Bohn TJ *et al.* Lake and wetland ecosystem services measuring water storage and local climate regulation. *Water Resources Research*, 2017, **53**(4): 3197-3223. DOI: 10.1002/2016WR019445.
- [2] Jin XC, Xu QJ, Huang CZ. Current status and future tendency of lake eutrophication in China. *Science in China: Series C: Life Sciences*,

- 2005, **48**(Suppl 2): 948-954. DOI: 10.1007/BF03187133.
- [3] Peng JJ, Li CH, Huang XH. Causes and characteristics of eutrophication in urban lakes. *Ecologic Science*, 2004, **23**(4): 370-373. [彭俊杰, 李传红, 黄细花. 城市湖泊富营养化成因和特征. 生态科学, 2004, **23**(4): 370-373.]
- [4] Lu WZ, Ren R, Rao X *et al.* Community structure of macroinvertebrates and influencing factors in the urban lakes of the Taihu Lake basin. *Journal of Hydroecology*, 2022, **43**(4): 8-15. DOI: 10.15928/j.1674-3075.202103130072. [陆文泽, 任仁, 饶晓等. 太湖流域城市湖泊大型底栖动物群落结构及影响因素研究. 水生生态学杂志, 2022, **43**(4): 8-15.]
- [5] Wang T, Yan JJ, Ma JL *et al.* A fuzzy comprehensive assessment and hierarchical management system for urban lake health: A case study on the lakes in Wuhan City, Hubei Province, China. *International Journal of Environmental Research and Public Health*, 2018, **15**(12): 2617. DOI: 10.3390/ijerph15122617.
- [6] 武汉市统计局, 国家统计局武汉调查队. 2023 年武汉统计年鉴. 北京: 中国统计出版社, 2023.
- [7] Liu HY, Xiong F, Song LX *et al.* Distribution of submerged macrophytes and eutrophication status of five lakes in Hanyang region of Wuhan, China. *Freshwater Fisheries*, 2017, **47**(1): 107-112. [刘红艳, 熊飞, 宋丽香等. 汉阳地区五个湖泊沉水植物分布及富营养化现状. 淡水渔业, 2017, **47**(1): 107-112.]
- [8] Wang WH, Ji M. The restoration of submerged macrophytes for improving water quality in A reclaimed wastewater river in Tianjin Binhai new area, China. *Journal of Agro-Environment Science*, 2007, **26**(6): 2292-2298. [王卫红, 季民. 滨海再生水河道中沉水植物的恢复对水质的改善. 农业环境科学学报, 2007, **26**(6): 2292-2298.]
- [9] Qiu DR, Wu ZB, Liu BY *et al.* The restoration of aquatic macrophytes for improving water quality in a hypertrophic shallow lake in Hubei Province, China. *Ecological Engineering*, 2001, **18**(2): 147-156. DOI: 10.1016/S0925-8574(01)00074-X.
- [10] Huang XL, Guo YM, Wan B *et al.* Effect of submerged macrophytes restoration on the ecological environment of urban eutrophic lake. *Environmental Engineering*, 2018, **36**(7): 17-21. DOI: 10.13205/j.hjgc.201807004. [黄小龙, 郭艳敏, 万斌等. 沉水植物恢复对城市富营养化湖泊生态环境影响. 环境工程, 2018, **36**(7): 17-21.]
- [11] Zhang JW, Huang DY, Deng H *et al.* Responses of submerged plant *Vallisneria natans* growth and leaf biofilms to water contaminated with microplastics. *Science of the Total Environment*, 2022, **818**: 151750. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.151750.
- [12] Dai MZ, Xiao YY, Wang T *et al.* Influence of N:P ratio of water on ecological stoichiometry of *Vallisneria natans* and *Hydrilla verticillata*. *Water*, 2022, **14**(8): 1263. DOI: 10.3390/w14081263.
- [13] Chen JF, Chou QC, Ren WJ *et al.* Growth, morphology and C/N metabolism responses of a model submersed macrophyte, *Vallisneria natans*, to various light regimes. *Ecological Indicators*, 2022, **136**: 108652. DOI: 10.1016/j.ecolind.2022.108652.
- [14] Yuan GX, Fu H, Zhang MH *et al.* Effects of plant size on the growth of the submersed macrophyte *Vallisneria spirulosa* S.Z.Yan at different light intensities: Implications for lake restoration. *Hydrobiologia*, 2020, **847**(17): 3609-3619. DOI: 10.1007/s10750-020-04374-z.
- [15] Cao T, Xie P, Li ZQ *et al.* Physiological stress of high NH_4^+ concentration in water column on the submersed macrophyte *Vallisneria Natans* L. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2009, **82**(3): 296-299. DOI: 10.1007/s00128-008-9531-5.
- [16] Guo JQ, Zhao LY, Zhou Y *et al.* Coupling analysis between the invasion of *Alternanthera philoxeroides* and lakeshore environment factors: Take the Shahu Lake in Wuhan as an instance. *Journal of Hubei University: Natural Science*, 2022, **44**(3): 298-305. [郭佳琦, 赵丽娅, 周宇等. 喜旱莲子草入侵与湖岸带环境的耦联分析——以城市湖泊武汉沙湖为例. 湖北大学学报: 自然科学版, 2022, **44**(3): 298-305.]
- [17] Kirk JTO. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems; 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 1994: 47-144.
- [18] Zaniwski AE, Lehmann A, Overton JM. Predicting species spatial distributions using presence-only data: A case study of native New Zealand ferns. *Ecological Modelling*, 2002, **157**(2/3): 261-280. DOI: 10.1016/S0304-3800(02)00199-0.
- [19] Yuan GX, Tan XY, Guo PQ *et al.* Linking trait network to growth performance of submerged macrophytes in response to ammonium pulse. *Water Research*, 2023, **229**: 119403. DOI: 10.1016/j.watres.2022.119403.
- [20] Fan HL, Xie LQ, Song XM *et al.* Responses and accumulation features of nitrogen and phosphorus of submerged vegetation under different nutrient levels. *Environmental Science & Technology*, 2017, **40**(3): 42-48. [樊恒亮, 谢丽强, 宋晓梅等. 沉水植物对水体营养的响应及氮磷积累特征. 环境科学与技术, 2017, **40**(3): 42-48.]
- [21] Chang BL, Shanguan LF, Shen ZG *et al.* Purification effect of six submerged macrophytes on three different concentrations of nitrogen and phosphorus. *Water & Wastewater Engineering*, 2021, **57**(S1): 230-236. [常宝亮, 上官凌飞, 沈志国等. 六种沉水植物对三种不同氮磷浓度水体的净化效果. 给水排水, 2021, **57**(S1): 230-236.]
- [22] Zhu DT, Li MH, Qiao NN. Effects of environmental factors and their interaction on *Vallisneria natans* by orthogonal test. *Acta Ecologica Sinica*, 2010, **30**(23): 6451-6459. [朱丹婷, 李铭红, 乔宁宁. 正交试验法分析环境因子对苦草生长的影响. 生态学报, 2010, **30**(23): 6451-6459.]
- [23] Lin C, Han CM, You WH *et al.* Effect of different water nutrient conditions on growth of *Vallisneria spirulosa* and *V. denseserrulata*. *Chinese Journal of Ecology*, 2016, **35**(8): 2117-2121. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201608.001. [林超, 韩翠敏, 游文华等. 不同水体营养条件对刺苦草和密刺苦草生长的影响. 生态学报, 2016, **35**(8): 2117-2121.]

- [24] Xian L, Ochieng WA, Muthui SW *et al.* The above-ground part of submerged macrophytes plays an important role in ammonium utilization. *Frontiers in Plant Science*, 2022, **13**: 865578. DOI: 10.3389/fpls.2022.865578.
- [25] Sand-Jensen K, Borum J. Interactions among phytoplankton, periphyton, and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquatic Botany*, 1991, **41**(1/2/3): 137-175. DOI: 10.1016/0304-3770(91)90042-4.
- [26] Li W, He L, Zhu TS *et al.* Distribution and leaf C, N, P stoichiometry of *Vallisneria natans* in response to various water depths in a large mesotrophic lake, Lake Erhai, China. *J Lake Sci*, 2014, **26**(4): 585-592. DOI: 10.18307/2014.0413. [李威, 何亮, 朱天顺等. 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.]
- [27] Li HM, Li Q, Luo X *et al.* Responses of the submerged macrophyte *Vallisneria natans* to a water depth gradient. *Science of the Total Environment*, 2020, **701**: 134944. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.134944.
- [28] Clevering OA, Van Vierssen W, Blom CWPM. Growth, photosynthesis and carbohydrate utilization in submerged *Scirpus maritimus* L. during spring growth. *New Phytologist*, 1995, **130**(1): 105-116. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1995.tb01820.x.
- [29] Short FT. The seagrass, *Zostera marina* L.: Plant morphology and bed structure in relation to sediment ammonium in izembek lagoon, Alaska. *Aquatic Botany*, 1983, **16**(2): 149-161. DOI: 10.1016/0304-3770(83)90090-6.
- [30] Chen HD, Yang L, Lin ZM *et al.* Nutrient-rich sediment promotes, while fertile water inhibits the growth of the submerged macrophyte *Vallisneria denseserrulata*: Implications for shallow lake restoration. *Hydrobiologia*, 2024, **851**(20): 4821-4833. DOI: 10.1007/s10750-024-05634-y.
- [31] Wang R, He L, Zhang M *et al.* Factors on seed germination, tuber sprout and plant growth of *Vallisneria* species in China. *J Lake Sci*, 2021, **33**(5): 1315-1333. DOI: 10.18307/2021.0503. [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. 湖泊科学, 2021, **33**(5): 1315-1333.]
- [32] Rogers SJ, McFarland DG, Barko JW. Evaluation of the growth of *Vallisneria americana* Michx. in relation to sediment nutrient availability. *Lake and Reservoir Management*, 1995, **11**(1): 57-66. DOI: 10.1080/07438149509354198.
- [33] Wei L, Xian L, Wu SB *et al.* Utilization strategies of inorganic nitrogen in submerged macrophytes. *Plant Science Journal*, 2024: 1-19. DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.23331. [魏理, 鲜玲, 吴胜兵等. 沉水植物无机氮利用策略研究进展. 植物科学学报, 2024: 1-19.]
- [34] Gu J, Xu ZH, Jin H *et al.* Response of *Vallisneria natans* to increasing nitrogen loading depends on sediment nutrient characteristics. *Water*, 2016, **8**(12): 563. DOI: 10.3390/w8120563.
- [35] Barko JW, Smart RM. Sediment-related mechanisms of growth limitation in submersed macrophytes. *Ecology*, 1986, **67**(5): 1328-1340. DOI: 10.2307/1938689.
- [36] Pribyl DW. A critical review of the conventional SOC to SOM conversion factor. *Geoderma*, 2010, **156**(3/4): 75-83. DOI: 10.1016/j.geoderma.2010.02.003.
- [37] Song YZ, Yang MJ, Qin BQ. Physiological response of *Vallisneria natans* to nitrogen and phosphorus contents in eutrophic waterbody. *Environmental Science*, 2011, **32**(9): 2569-2575. DOI: 10.13227/j.hjks.2011.09.044. [宋玉芝, 杨美玖, 秦伯强. 苦草对富营养化水体中氮磷营养盐的生理响应. 环境科学, 2011, **32**(9): 2569-2575.]
- [38] Cui ZJ, Huang QH, Sun JJ *et al.* The Secchi disk depth to water depth ratio affects morphological traits of submerged macrophytes: Development patterns and ecological implications. *Science of the Total Environment*, 2024, **907**: 167882. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2023.167882.
- [39] Yu JL, Liu ZW, Li KY *et al.* Restoration of shallow lakes in subtropical and tropical China: Response of nutrients and water clarity to bio-manipulation by fish removal and submerged plant transplantation. *Water*, 2016, **8**(10): 438. DOI: 10.3390/w8100438.
- [40] Yang CT, Shi XY, Nan J *et al.* Morphological responses of the submerged macrophyte *Vallisneria natans* along an underwater light gradient: A mesocosm experiment reveals the importance of the Secchi depth to water depth ratio. *Science of the Total Environment*, 2022, **808**: 152199. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2021.152199.
- [41] Wen MZ, Zheng YF, Wu LJ. Effects of TN:TP ratio in eutrophic water on the growth of *Vallisneria spiralis*. *Chinese Journal of Ecology*, 2008, **27**(3): 414-417. [文明章, 郑有飞, 吴莱军. 富营养水体中总氮与总磷比对苦草生长的影响. 生态学杂志, 2008, **27**(3): 414-417.]
- [42] Xing W, Wu HP, Hao BB *et al.* Stoichiometric characteristics and responses of submerged macrophytes to eutrophication in lakes along the middle and lower reaches of the Yangtze River. *Ecological Engineering*, 2013, **54**: 16-21. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2013.01.026.