过去百年来中国东部浅水湖泊水生植被演化模式

黄菲帆^{1,2}, 张科^{1*}, 黄世鑫^{1,2}, 林琪¹

1. 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008;

2. 中国科学院大学, 北京 100049

* 通讯作者, E-mail: kzhang@niglas.ac.cn

收稿日期: 2020-10-12; 收修改稿日期: 2021-05-25; 接受日期: 2021-06-16; 网络版发表日期: 2021-08-18

国家自然科学基金项目(批准号: 41772378)、国家重点研发计划项目(编号: 2017YFA0605200)和中国科学院百人计划项目(编号: Y6SL011001)资助

摘要 大型水生植物对维持浅水湖泊生态系统健康具有重要作用, 深入理解其长期演化过程和规律对于生态系统恢复和湖泊富营养化治理具有重要的理论价值和现实意义。中国浅水湖泊大型水生植被历史演化的过程和模式仍存在争议, 并缺乏系统性的研究。文章通过对东部平原湖区14个典型浅水湖泊过去百年来沉水植被变化数据的综合对比分析, 揭示出该区域湖泊沉水植被分别经历了稀少期(20世纪初至50年代)、增长期(20世纪50~80年代)和衰退期(20世纪80年代至今)三个变化阶段, 该发现区别于传统认识中沉水植被在历史时期由多到少的演化过程。在此基础上, 文章进一步提出了东部平原湖区湖泊沉水植被过去百年来可能的演化模式, 推动了对浅水湖泊水生植被长期演化过程的探讨。同时, 研究结果还显示该区域湖泊沉水植被在年代际尺度上呈现出渐变的退化过程, 区别于经典稳态转换理论提出的湖泊生态系统突变过程中水生植被快速消亡的结论。本研究对于当前中国东部平原湖泊从“藻型湖”到“草型湖”的修复治理, 尤其是确立湖泊水生植被的历史参考本底和修复路径, 具有重要的理论价值。

关键词 水生植被, 沉水植被, 富营养化, 浅水湖泊, 稳态转换, 气候变化

1 引言

大型水生植被(包括沉水植物、挺水植物、浮叶漂浮植物)作为浅水湖泊的重要初级生产者, 具有净化水体、降低营养盐浓度、抑制藻类生长等重要作用, 在维持湖泊生态系统结构和功能方面扮演着重要角色(Carpenter和Lodge, 1986; Jeppesen等, 1998)。过去一两百年以来, 在气候变化和人类活动的共同作用下, 全球范围内的湖泊生态系统发生严重衰退(Sand-Jensen等,

2000; Moss等, 2011), 65.2%的湖泊中水生植物显著减少, 其中沉水植物覆盖率(或面积)的减少占有水生植物的65.3%(Zhang等, 2017)。由于水生植被的衰退, 许多浅水湖泊从以水草为主的清澈“草型湖”转化为以藻类为主的浑浊“藻型湖”(Scheffer等, 1993; Qin等, 2007; Scheffer和Jeppesen, 2007), 进而导致湖泊关键生态系统服务功能丧失, 严重制约了流域的社会经济发展(Wang等, 2015; Lin等, 2019)。如何将湖泊从“浊水态”恢复到“清水态”是湖泊治理的核心目标, 有效恢

中文引用格式: 黄菲帆, 张科, 黄世鑫, 林琪. 2021. 过去百年来中国东部浅水湖泊水生植被演化模式. 中国科学: 地球科学, 51(11): 1923–1934, doi: 10.1360/SSTe-2020-0275

英文引用格式: Huang F, Zhang K, Huang S, Lin Q. 2021. Patterns and trajectories of macrophyte change in East China's shallow lakes over the past one century. Science China Earth Sciences, 64(10): 1735–1745, <https://doi.org/10.1007/s11430-020-9806-9>

复生态系统中的水生植被群落(尤其是沉水植被)是关键过程之一。科学地理解沉水植被退化的历史过程、规律和模式是确立水生植被修复目标及路径的重要前提, 可以为湖泊生态恢复和管理提供重要的参考依据(McGowan等, 2005; Ayres等, 2008)。

东部平原是中国淡水湖泊最集中的地区, 拥有世界上独特的、受人类干扰强烈的浅水湖群(王苏民和窦鸿身, 1998), 已成为区域自然环境变化和人与自然环境相互作用最为敏感、影响最为复杂的地理单元之一。近年来东部平原湖区生态环境退化严重, 生物多样性锐减, 严重制约了区域可持续发展(Fang等, 2006; Hou等, 2018)。目前, 学术界对该区湖泊水生植被已经开展了大量的研究工作(彭映辉等, 2004b; 李娜等, 2018), 在水生植物多样性(郝孟曦, 2014)、分布特征(钟爱文等, 2017)及驱动机制(孔祥虹等, 2015)等方面取得了深入的认识。但是多数野外调查与监测数据都始于湖泊环境严重退化之后, 且记录时间相对较短(1980年之后), 对人类活动影响相对较小的历史时期水生植被群落组成的探讨几乎是空白, 从而制约了我们对水生植被长期演化过程的系统认识(董旭辉等, 2018)。另外, 大多数研究聚焦于单个湖泊水生植被的变化, 缺乏整个区域层面上不同类型湖泊水生植被演化的综合对比分析, 尤其是对其长期变化规律和模式的探讨较少。例如, 不同湖泊水生植被群落衰退路径是否一致, 是否存在时间或空间上的差异性, 以及潜在的驱动机制是什么等问题还有待进一步研究。此外, 理论和模型研究揭示出湖泊草-藻稳态转换过程中水生植被经历了一个快速消亡的过程(Kong等, 2017); 而许多基于长期记录的研究表明, 稳态转换过程中水生植被的丰度和多样性呈现出一个渐变的过程(Havens等, 2005; Ořahel'ová等, 2011)。因此, 系统梳理并归纳该区域湖泊水生植被在不同时空尺度上的变化过程和规律, 可以为回答上述科学问题提供关键信息。

当前研究水生植被长期演化的方法主要包括野外调查记录、遥感影像记录以及古湖沼学记录等, 每种方法都具有各自的优势和不足。例如, 野外调查可以较为准确地查明详细的物种与群落组成, 但难以覆盖全湖(Liu等, 2015)。基于遥感影像解译能快速获取水生植被的连续变化信息, 且能从空间上揭示水生植被面积和覆盖度的变化, 但易受到天气和光谱分辨率

等因素的影响(赵凯等, 2017), 同时难以详细地回答水生植被具体种属和群落组成的变化(Zhang Y C等, 2019)。古湖沼学记录不仅能定量重建古气候、提供农业发展演化信息(陈建徽等, 2018; 吕厚远, 2018), 还可以借助其中的代用指标(如水生孢粉、植物大化石等)来重建水生植被, 以提供历史时期连续的水生植被群落演化信息(Sayer等, 2010; Madgwick等, 2011; Wiik等, 2015; Bennion等, 2018)。尽管沉积物代用指标由于种属间沉积过程、传输模式及产量方面等的不同而存在不足(Zhao等, 2006), 但是大量基于现代过程和沉积钻孔研究表明, 将植物大化石和水生孢粉结合可以有效提高重建水生植被的准确度(Davidson等, 2005; 董旭辉等, 2018)。同时需要指出的是, 不同的研究方法和手段对水生植被长期变化的认识存在一定的差异。例如, 白洋淀1992年的植被调查显示沉水植被占植被总面积的49.19%, 而遥感影像反演的沉水植被面积占植被总面积的21.87%(赵芳, 1995; 张敏等, 2016)。因此系统地结合多种研究手段, 在揭示水生植被群落长期变化过程中可以相互补充和验证, 进而为深入理解水生植被演替提供更加全面而准确的信息。

综上所述, 本研究整合了利用不同研究手段获取的中国东部平原地区14个典型浅水湖泊水生植被长期演化的定量数据, 通过进一步对比和分析, 重点回答过去百年来中国东部平原地区浅水湖泊沉水植被的变化过程和规律, 并在此基础上归纳探讨了该区域沉水植被可能的演化模式及驱动机制。最后, 本文针对未来水生植被演替相关研究进行了展望。

2 材料与方法

基于数据库Web of Science和中国知网, 以“水生植被”“沉水植被”“浅水湖泊”“submerged plant”“macrophyte”“aquatic vegetation”“shallow lake”和“China”等相关词语作为检索词, 搜集整理了截至2020年11月公开发表的研究水生植被演替的18个湖泊和1个湖群的文献资料, 最终选择了研究时间跨度大于15年并拥有定量数据的14个典型湖泊作为研究对象(图1)。这些湖泊在大小、类型、营养状态等方面具有显著差异(表1), 基本代表了东部地区不同类型的浅水湖泊, 包括“草型湖”“藻型湖”和“过渡型湖”。湖泊水生植被演

图 1 研究区14个典型湖泊的地理位置分布图

替的研究方法涵盖了古湖沼学记录、野外调查记录和遥感影像记录。本研究选取了全湖覆盖率(%)、面积(km²)、水生孢粉浓度(粒 g⁻¹)和植物残体浓度(个 100cm⁻³)数据来表征水生植被的生长状况,以捕捉水生植被的变化趋势。收集的野外调查数据集中的“覆盖率”指的是“全湖覆盖率”,即沉水植被面积占当时湖泊面积的比例,详细信息见网络版附表1(<http://earthcn.scichina.com>)。由于各个指标单位不一致,为了综合对比不同湖泊的沉水植被的长期变化轨迹,对数据进行了标准化处理,见公式(1)。其中, x_i 表示该湖沉水植被在某一个年份的数据, X_{Max} 表示该湖沉水植被在所有年份数据中的最大值,最后将数据标准化到0和1之间。

$$x = \frac{x_i}{X_{\text{Max}}} \quad (1)$$

3 结果

通过对比分析沉水植被的野外调查记录、遥感影像记录和古湖沼学记录,得到了中国东部浅水湖泊过去百年来沉水植被的演化过程(图2)。

首先,基于野外调查记录和遥感影像记录的研究时间主要集中在20世纪80年代之后,只有东湖和太湖的记录延伸到了60年代。总体而言,野外调查记录和遥感影像记录显示湖泊沉水植被自80年代开始呈现下降趋势(图3a),且降幅较大,目前大多数湖泊沉水植被覆盖率或面积均处于近几十年的最低值。例如,东湖沉水植被在全湖中的覆盖率由1963年的66.6%下降到了2001年的0.003%,仅30余年的时间沉水植被几乎消失殆尽;淀山湖沉水植被在全湖中的覆盖率由1987年的61.05%下降到了2010年的0.38%,仅为原来的0.6%;溇湖在90年代时沉水植被覆盖率达90%以上,到2009年调查时仅为1%;长湖沉水植被在全湖中的覆盖率由1985年的57.5%下降到了2011年的1.66%,仅为原来的2.88%(详见网络版附表1)。

其次,相较于以上两种时间尺度较短的水生植被重建方法,基于古湖沼学记录的重建方法能追踪到过去百年来沉水植被的连续变化信息,这填补了80年代之前(尤其是50年代之前)水生植被数据的空白(图2)。总体而言,水生孢粉和植物大化石的结果均表明大多数湖泊沉水植被自20世纪初以来呈现出“少-多-少”的阶段性显著变化过程(图3b),因此可划分为三个不

表 1 研究区14个浅水湖泊的基本信息及定量数据来源^{a)}

湖泊名称	面积(km ²)	平均水深(m)	透明度(cm)	TP(mg L ⁻¹)	研究方法	时间尺度(年份)	数据来源
梁子湖	300	2.44	110	0.036 (2016年)	水生孢粉 植物大化石 野外调查	105年 (1902~2007) 107年 (1902~2009) 19年 (1983~2002)	王卫民等, 1994; 葛继稳等, 2004; 彭映辉等, 2005; 葛亚汶, 2019; Zhang Q H等, 2019
长荡湖	84.3	1.22	32.5	0.038 (2016年)	水生孢粉	109年 (1906~2015)	Ge等, 2018
女山湖	103	2	24	0.054 (2016年)	水生孢粉	106年 (1911~2017)	张科等, 未发表
东平湖	627	2	69	0.13 (2013年)	水生孢粉	108年 (1900~2008)	Chen等, 2014
梅梁湾	123.88	2	43.3	0.045 (2016年)	水生孢粉 遥感影像	99年 (1915~2014) 30年 (1981~2010)	张科等, 未发表; Zhao等, 2013
东太湖	172	1.2	30.4	0.085 (2016年)	野外调查	42年 (1960~2002)	张圣照等, 1999; 谷孝鸿等, 2005
洪湖	348.25	1.5	62	0.063 (2016年)	遥感影像	37年 (1978~2015)	杨凯等, 1983; 张莹莹等, 2018
涸湖	164	1.27	25	0.113 (2016年)	野外调查 遥感影像	23年 (1986~2009) 34年 (1984~2018)	陶花等, 2010; Xu等, 2020
长湖	135	1.7	25	1.16 (2011年)	野外调查	26年 (1985~2011)	冯灿等, 1989; 彭映辉等, 2003b, 2003c; 吴翠等, 2007; 郝孟曦等, 2015
东湖	33	2.21	64	0.127 (2016年)	野外调查	38年 (1963~2001)	陈洪达和何楚华, 1975; 陈洪达, 1980; 邱东茹等, 1997; 严国安等, 1997; 吴振斌等, 2003; 钟爱文等, 2017
头湖	119	2.9	25	0.054 (2016年)	野外调查	21年 (1988~2009)	彭映辉等, 2004a; 李中强等, 2012
淀山湖	62	2.1	56	0.056 (2016年)	野外调查	23年 (1987~2010)	由文辉, 1994, 1995; 施文等, 2011
鄱阳湖	4070	4	67	0.038 (2016年)	野外调查	30年 (1983~2013)	胡振鹏和林玉茹, 2019
南四湖	1266	1.46	61	0.11 (2013年)	遥感影像	19年 (1987~2006)	Liang和Zhang, 2011
洪泽湖	1576.9	1.77	32	0.136 (2016年)	遥感影像	15年 (2002~2017)	汪政辉, 2019

a) 除东平湖、长湖和南四湖之外, 其余11个湖泊的总磷数据来自2016年长江中下游的湖泊水质调查

同的演替阶段: 稀少期(20世纪初至50年代)、增长期(20世纪50~80年代)和衰退期(20世纪80年代至今). 20世纪初至50年代, 湖泊沉水植被的水生孢粉浓度和植物大化石浓度含量较低, 揭示湖泊中沉水植被的丰度较低; 50年代之后, 水生孢粉浓度和植物大化石浓度

显著上升, 揭示湖泊中沉水植被大量生长, 其中70~80年代是沉水植被最为繁盛的时期; 80年代之后, 与野外调查记录及遥感影像记录的结果一致, 水生孢粉浓度和植物大化石浓度的逐渐减少揭示了湖泊中沉水植被的衰退过程.

图2 研究区14个典型浅水湖泊沉水植被过去百年来变化趋势

4 讨论

4.1 历史时期沉水植被的“多”与“少”

关于中国东部地区浅水湖泊沉水植被过去100年来的演化过程,目前普遍的认识是湖泊水生植被(包括沉水植被)历史上生长十分繁茂,自20世纪50年代以来随着人为干扰加剧而日益衰退(来源于历史文献资料整理,见网络版附录)。此传统认识的形成主要基于以下三点:(1)对20世纪50年代之前水生植被生长状况的理解,大多是基于民间俗语、当地渔民口述或者五六十年代简单的定性描述与记录,进而推断出20世纪50年代之前水生植被的繁茂状态。例如,洪泽湖在20世纪50年代以前曾有“鸡头、菱角半年粮”之说,由此认为洪泽湖水生植被在50年代之前非常繁茂(张圣照, 1992; 刘伟龙等, 2009);淀山湖的渔业调查报告中提及50年代末该湖沉水植被分布普遍,有些地方甚至可覆盖整个湖底,成为了判定淀山湖50年代之前沉水植被生长状况的重要依据(由文辉, 1994; 施文等, 2011)。(2)历史文献资料中存在描述不确切的情况,例如“历史上”和“原来”等词被多次使用,但时间概念不明确

(彭映辉等, 2003a; 高亚岳等, 2008; 田翠翠等, 2018),对80年代之前沉水植被的认识缺乏连续数据的支撑,多属于主观推断(朱清顺, 1989; 祖国掌等, 1996; 彭映辉等, 2004a; 郝孟曦等, 2015)。(3)随着20世纪80年代以来野外调查数据的增多和遥感技术的发展与应用,大部分研究结果发现沉水植被皆呈现出逐渐退化的趋势(图2)。因此,将80年代之前的定性描述与80年代之后的数据连结起来,形成了沉水植被在过去一百年来一直处于衰退状态的传统认识。

然而,将历史文献资料中许多零散的信息综合在一起,对传统认识的全面性构成了挑战。例如,文献资料表明洪湖在20世纪50年代江河阻隔之前,由于受到长江、汉水泛滥及水位大涨大落的影响,水生植被以自然演替为主(李岚晶和封瑛, 2018);而60~80年代,由于水位稳定、水体变浅、水体透明度增加等原因,洪湖沉水植被获得了一个迅速扩张的时期(王飞和谢其明, 1990; 宋辛辛等, 2016; 李岚晶和封瑛, 2018)。在区域上,金伯欣(1992)认为江汉湖群在20世纪50~70年代末由于江湖逐步阻隔、围湖垦殖严重导致湖泊面积不断缩小,加上天然捕捞增加和放养尚处于起步阶段,湖

泊水草资源反而日益繁盛, 并加速向“草型湖”发展; 而80年代之后由于围垦被限制, 湖泊围网养殖强度不断加大, 水草资源才开始遭到严重破坏, 部分湖泊甚至形成白水一片的景象。另外, 太湖1960年野外调查记录表明除东太湖以外的其他湖区水生植被几乎全部为单株或零星分布, 生物量不足 15g m^{-2} ; 而60年代后随着水体富营养化的加剧, 太湖沉水植被和浮叶植被不但没有消失, 反而其分布范围与生物量还在持续上升, 形成了东西部截然不同的草藻混合型湖泊(赵凯等, 2017)。可见, 对于沉水植被在80年代之前(尤其是50年代之前)的发展演替动态的认识, 事实上仍存在争议。

基于古湖沼学记录重建的20世纪80年代之前的沉水植被的变化过程也与传统认识存在差异(图2)。总体而言, 古湖沼学记录的沉水植被变化轨迹具有明显的三个不同的演替阶段: 稀少期(20世纪初至50年代)、增长期(20世纪50~80年代)和衰退期(20世纪80年代至今)。例如, 长荡湖水生孢粉浓度和百分比均表明沉水植被在20世纪初至50年代处于较低丰度, 70~80年代存在一个明显的上升期, 此后呈现出逐渐下降的趋势(Ge等, 2018); 东平湖在20世纪早期经常受到黄河洪水的影响, 几乎没有水生植被, 在50~70年代沉水植被逐渐增加, 此后也呈现出减少趋势(Chen等, 2014); 太湖梅梁湾的沉水植被孢粉浓度在80年代初显著上升, 90年代后期开始下降(图2), 这不仅与图2中梅梁湾的遥感影像记录非常契合, 而且与梅梁湾的历史文献资料也呈现出较好的一致性(金相灿等, 2007; 赵凯等, 2017)。由此表明, 古湖沼学记录显示大多数湖泊沉水植被在50~80年代都经历了显著的增长阶段, 这期间沉水植被出现了短暂的繁荣, 而非传统认识所认为的沉水植被一直处于逐渐减少的过程。尤其对于50年代之前的沉水植被生长状况, 古湖沼学记录显示大多数浅水湖泊沉水植被并不繁盛, 甚至还处于较低丰度(图2)。例如, 梁子湖的水生孢粉和植物大化石记录显示沉水植被在50年代之前发育较少, 这与1955年前后的调查数据一致。尽管作者认为其原因可能是1954年长江流域的特大洪灾(葛继稳等, 2004), 然而梁子湖的古湖沼记录明显可看出1954年洪灾之前水生植被已经处于较低的发育水平(图2), 因此洪水可能并不是造成此时低生物量的主要原因。此外, 调查资料表明梁子湖在80~90年代水生植物资源不但没有下降, 反而更加丰富(王卫民等, 1994), 与其水生孢粉及植物大化石浓度的变化

趋势基本一致, 同时得到了梁子湖的沉积硅藻记录的佐证(张清慧, 2014)。因此, 通过对古湖沼学记录的分析以及不同重建方法的相互印证, 对于沉水植被在80年代之前(尤其是50年代之前)的发展演替动态的认识, 也呈现出了与传统认识所不同的新认识。

相较之下, 对于20世纪80年代之后湖泊沉水植被的发展趋势, 三种重建方法的结果均呈现出了显著的衰退过程。因此, 基于以上对传统认识不全面性的总结以及多种重建方法综合对比所得到的新认识, 我们提出了东部平原湖区沉水植被可能的演化模式(图4): 东部浅水湖泊群大多数湖泊沉水植被的历史演替进程具有明显的模式(少-多-少), 即由20世纪50年代之前的稀少阶段, 到50~80年代的增长阶段, 再到80年代之后的衰退阶段。该演化模式拓展了目前我们对沉水植被历史演化过程的认识, 同时也表明了该演化模式与传统认识之间存在较大的差异, 未来有待更多的多方法相结合的长时间尺度研究来进一步补充验证和完善。此外, 本文提出的演化模式对于探讨湖泊水生植被保护与修复, 尤其是确立水生植被的历史本底与参考目标具有重要的现实意义: 第一, 参考目标定在50年代之前可能不适用于所有湖泊; 第二, 忽略50~80年代部分湖泊沉水植被增加的过程可能会影响到水草资源的开发利用效率以及最佳参考目标的制定。

另外, 在湖泊草-藻转换过程中, 水生植被的消亡速率也一直存在争议(Andersen等, 2020)。理论和模型模拟研究均指出湖泊发生草-藻稳态转换时伴随着水生植被的快速消亡(Kong等, 2017)。但是近年来越来越多的长期记录表明, 稳态转化过程中水生植被的丰度和多样性呈现出渐变的过程(Phillips等, 2016), 即水生植被的衰退最初由轮藻等生长较慢的植被消失开始, 逐渐过渡到金鱼藻和眼子菜等生长速度快、植株较大的植被, 整个过程需要数十年的时间(Sayer等, 2010)。本研究对多源数据的综合分析结果表明, 不仅单个的湖泊呈现渐进的演化过程(图2), 整体上东部平原地区湖泊的沉水植被消亡过程持续时间长达数十年, 也呈现渐进的演化过程(图3)。从种类演替角度来看, 梁子湖沉积物中植物大化石记录也揭示出其水生植被经历了160多年的时间完成了从低矮的轮藻、小茨藻到高大的眼子菜、金鱼藻和狐尾藻等植物的转变(Zhang Q H等, 2019)。这与国外多项百年尺度的研究结果相一致, 皆表明水生植被的退化是渐进的(Davidson等,

图3 不同时期湖泊沉水植被变化的箱线图

(a) 野外调查和遥感影像记录揭示的沉水植被变化; (b) 古环境重建的沉水植被变化(注: 箱线图包含最大值、上四分位数、平均值、中位数、下四分位数、最小值、异常值; n 表示数据序列的个数)

2005; Sayer等, 2010, 2016; Bennion等, 2018). 随着物种的更替, 水生植物多样性降低, 结构单一, 从而导致生态系统弹性降低, 最终湖泊转化为“藻型湖”(Sand-Jensen等, 2000; Körner, 2002). 水生植被渐变的衰退过程, 是生态系统修复过程中进行人工干预的关键的时间窗口. 尤其是针对正处在草-藻转换过程中的湖泊, 可以通过减少外部驱动因素的影响以及恢复植被等干预措施, 避免系统发生灾难性状态转换; 而对于已经发生转型的湖泊, 需要结合历史时期水生植被物种与群落退

化的时序, 有针对性地在不同阶段修复关键的水生植被类型.

4.2 驱动机制

湖泊沉水植被过去百年来变化过程是气候变化和人类活动等多种驱动力共同作用的结果(Sand-Jensen等, 2000; Short等, 2016; Zhang等, 2017; Wei等, 2020; Jeppesen等, 2020). 在20世纪50年代之前, 东部平原湖泊受到流域内的人类活动干扰强度较弱, 多个湖泊(如

图4 东部地区浅水湖泊过去百年来沉水植被演化过程的传统认识以及可能的演化模式

长荡湖、太湖、梁子湖、淀山湖、洪湖)的沉积物记录揭示了此时较低的氮、磷和有机质含量(姚书春等, 2005; Wu等, 2007; 李小平等, 2012; Ge等, 2018; Zhang Q H等, 2019). 此外, 本阶段湖泊基本为自然的通江状态, 沉积物记录了较大的中值粒径以及大量低营养、喜扰动的硅藻属种, 揭示了当时营养水平低、水位高、水动力强的江湖连通状态(张清慧等, 2013). 在目前仅存的通江湖泊之一鄱阳湖中, 沉水植被的生长受到了长江所带来的低水位和洪水灾害的显著影响(胡振鹏等, 2015), 为江湖连通时期沉水植被的生长环境提供了参照. 因此, 较低的营养盐水平和较大的水位变幅限制了沉水植物的生长.

在20世纪50年代之后, 湖泊受到流域内的人类活动干扰强度增加, 导致入湖营养物质增多, 为沉水植被的生长创造了有利条件. 例如, 在外源物质不断输入的情况下, 龙感湖沉积总磷明显升高而湖水总磷反而下降, 揭示了沉水植被利用营养物质进行了扩张, 从而形成了“草型湖”(陈诗越等, 2004; 刘健等, 2005; 羊向东等, 2005). 此外, 自1950年以来长江流域修建了5万多个大坝(Yang等, 2005), 造成了江湖阻隔, 湖泊的生态水文发生了明显的变化(Kattel等, 2016), 而由此

带来的稳定的水文环境有利于沉水植被的扩张(Chen等, 2014). 因此, 这一阶段营养盐的增加和水文环境的稳定是导致沉水植被进入短暂繁盛期的主要因素.

在20世纪80年代之后, 随着工农业和城市化的加快发展, 湖泊沉积物记录与监测数据皆显示湖泊营养盐的快速富集, 成为了沉水植被退化的主要原因(李勇等, 2005; 施文等, 2011; Ge等, 2018). 此外, 90年代高强度的围网养殖不仅对沉水植被造成了直接的破坏, 还改变了沉水植被的组成, 同时大量剩余饵料和排泄物加剧了湖泊富营养化(柴夏等, 2008; 陶花等, 2010; 李中强等, 2012). 除人类活动的影响之外, 区域性的气候变化(如增暖和极端天气)也驱动着沉水植被的演替(Li等, 2017), 这些变化叠加在人类活动的影响之上, 共同导致了沉水植被的衰退. 综上所述, 在多重驱动及其相互作用下, 中国东部平原湖区沉水植被呈现出阶段性的繁荣与衰退的变化过程.

5 结论与展望

本文通过对中国东部平原地区典型浅水湖泊过去100年来的沉水植被变化数据的综合对比分析, 揭示了

湖泊沉水植被的演化过程, 归纳出沉水植被分别经历了稀少期(20世纪初至50年代)、增长期(20世纪50~80年代)和衰退期(20世纪80年代至今)三个阶段, 延长了目前关于水生植被变化认识的时间尺度. 本文进一步归纳提出了该区域湖泊沉水植被可能的历史演化模式(少-多-少), 为全面理解水生植被退化过程提供了新的思路和视角. 研究结果对于湖泊从“藻型湖”到“草型湖”的修复治理, 尤其是确立湖泊水生植被的历史本底和修复路径具有重要的指导意义. 从驱动机制来看, 气候变化和人类活动多种要素的共同作用, 尤其是湖泊不同时期营养盐和水文条件的改变是导致水生植被在不同阶段增加或衰退的主要原因.

今后的研究还需要从以下几个方面加强: 首先, 加强古-今湖沼学相结合的综合对比研究, 将新指标如沉积物DNA与传统指标(孢粉、植物大化石等)相结合, 结合野外调查和遥感影像等手段, 在不同时间尺度、空间尺度获取较完整、多层面、更精确的水生植被物种和群落演替信息, 进一步揭示水生植被多样性与群落结构的变化规律; 其次, 结合模型模拟探讨湖泊生态系统突变过程中水生植被结构和功能的变化, 如突变过程、阈值、反馈机制等, 提出具有区域特色的水生植被演替理论; 最后, 基于长期演化历史确定水生植被恢复的基准和环境本底, 例如物种种类、组合、丰度等信息, 作为指导湖泊治理与修复的参考目标.

致谢 感谢审稿人和编委对本论文提出的宝贵意见.

参考文献

- 柴夏, 史加达, 刘从玉. 2008. 水产养殖对水体富营养化的影响. 污染防治技术, 21: 28–30
- 陈洪达. 1980. 武汉东湖水生维管束植物群落的结构和动态. 海洋与湖沼, 11: 275–284
- 陈洪达, 何楚华. 1975. 武昌东湖水生维管束植物的生物量及其在渔业上的合理利用问题. 水生生物学集刊, 5: 410–420
- 陈建徽, 吕飞亚, 黄小忠, Birks H J B, Telford R J, 张生瑞, 许清海, 赵艳, 王海鹏, 周爱锋, 黄伟, 刘建宝, 魏国英. 2018. 基于孢粉的古气候参数定量重建: 一种新思路及其在中国的应用实例. 中国科学: 地球科学, 48: 42–50
- 陈诗越, 金章东, 吴艳宏, 杨丽原. 2004. 近百年来龙感湖地区湖泊营养化过程. 地球科学与环境学报, 26: 81–84
- 董旭辉, 张清慧, 姚敏, 葛亚汶, 张永东, 羊向东. 2018. 基于湖泊沉积物多指标的水生植被长期演替过程的定量重建. 第四纪研究, 38: 996–1006
- 冯灿, 王学雷, 王增学, 班继德. 1989. 长湖水生维管束植物群落研究. 武汉植物学研究, 7: 123–130
- 高亚岳, 周俊, 陈志宁, 沈丽娟, 徐东炯. 2008. 漏湖富营养化进程中沉水植被的演替及重建设想. 江苏环境科技, 21: 21–24
- 葛继稳, 蔡庆华, 李建军, 刘建康, 刘胜祥, 蒲云海, 王希群. 2004. 梁子湖水生植被1955–2001年间的演替. 北京林业大学学报, 26: 14–20
- 葛亚汶. 2019. 长江中下游湖泊沉积孢粉研究与古生态重建. 博士学位论文. 北京: 中国科学院大学. 1–156
- 谷孝鸿, 张圣照, 白秀玲, 胡维平, 胡耀辉, 王晓蓉. 2005. 东太湖水生植物群落结构的演变及其沼泽化. 生态学报, 25: 1541–1548
- 郝孟曦. 2014. 江汉湖群主要湖泊水生植物多样性及群落演替规律研究——以梁子湖、长湖、斧头湖及渡渡湖为例. 硕士学位论文. 武汉: 湖北大学. 1–76
- 郝孟曦, 杨磊, 孔祥虹, 徐轩, 卢巍, 李中强. 2015. 湖北长湖水生植物多样性及群落演替. 湖泊科学, 27: 94–102
- 胡振鹏, 葛刚, 刘成林. 2015. 鄱阳湖湿地植被退化原因分析及其预警. 长江流域资源与环境, 24: 381–386
- 胡振鹏, 林玉茹. 2019. 鄱阳湖水生植被30年演变及其驱动因素分析. 长江流域资源与环境, 28: 1947–1955
- 金伯欣. 1992. 江汉湖群综合研究. 湖北: 湖北科学技术出版社. 344
- 金相灿, 颜昌宙, 许秋瑾. 2007. 太湖北岸湖滨带观测场水生植物群落特征及其影响因素分析. 湖泊科学, 19: 151–157
- 孔祥虹, 肖兰兰, 苏豪杰, 吴耀, 张霄林, 李中强. 2015. 长江下游湖泊水生植物现状及与水环境因子的关系. 湖泊科学, 27: 385–391
- 李岚晶, 封瑛. 2018. 中国洪湖沉水植物群落调查与分析. 世界生态学, 7: 129–141
- 李娜, 杨磊, 邓绪伟, 汪正祥, 李中强. 2018. 湖泊形态与水生植物多样性关系——以长江中下游湖群典型湖泊为例. 植物科学学报, 36: 65–72
- 李小平, 陈小华, 董旭辉, 董志, 孙敦平. 2012. 淀山湖百年营养演化历史及营养物基准的建立. 环境科学, 33: 3301–3307
- 李勇, 王超, 朱亮, 曹硕群, 于志民, 王涛, 张岳庆. 2005. 长荡湖底泥污染特征及水体富营养化状况. 环境科学与技术, 28: 38–40
- 李中强, 任慧, 郝孟曦, 张萌, 徐军. 2012. 斧头湖水生植物多样性及群落演替研究. 水生生物学报, 36: 1018–1026
- 刘健, 羊向东, 王苏民. 2005. 近两百年来龙感湖营养演化及其控制因子研究. 中国科学D辑: 地球科学, 35(增刊2): 173–179
- 刘伟龙, 邓伟, 王根绪, 李爱民, 周俊. 2009. 洪泽湖水生植被现状及过去50多年的变化特征研究. 水生态学杂志, 2: 1–8
- 吕厚远. 2018. 中国史前农业起源演化研究新方法与新进展. 中国科学: 地球科学, 48: 181–199
- 彭映辉, 简永兴, 倪乐意. 2005. 湖北省梁子湖水生植物的多样性. 中南林学院学报, 25: 60–64

- 彭映辉, 简永兴, 倪乐意, 李仁东. 2003a. 西凉湖水生植物多样性研究. 广西植物, 23: 211–216
- 彭映辉, 简永兴, 倪乐意, 王建波, 陈家宽. 2003b. 长湖水生植物多样性及其变化. 云南植物研究, 25: 173–180
- 彭映辉, 简永兴, 王建波, 陈家宽. 2003c. 干旱对湖北省长湖水生植物多样性的影响. 水生生物学报, 27: 149–154
- 彭映辉, 简永兴, 王建波, 倪乐意. 2004a. 湖北省五大湖泊水生植物多样性的比较研究. 水生生物学报, 28: 464–470
- 彭映辉, 倪乐意, 简永兴, 陈家宽. 2004b. 两湖平原六个湖泊水生植物多样性的比较研究. 云南植物研究, 26: 191–198
- 邱东茹, 吴振斌, 刘保元, 严国安, 周远捷. 1997. 武汉东湖水生植被的恢复试验研究. 湖泊科学, 9: 168–174
- 施文, 刘利华, 达良俊. 2011. 上海淀山湖水生高等植物现状及其近30年变化. 湖泊科学, 23: 417–423
- 宋辛辛, 蔡晓斌, 王智, 厉恩华, 王学雷. 2016. 1950s以来洪湖主要优势沉水植物群落变化. 湖泊科学, 28: 859–867
- 陶花, 潘继征, 沈耀良, 李文朝, 黄峰. 2010. 巢湖沉水植物概况及退化原因分析. 环境科技, 23: 64–68
- 田翠翠, 吴幸强, 冯闪闪, 蔡启佳, 杨甜甜, 肖邦定. 2018. 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, 41: 15–20
- 汪政辉. 2019. 基于物候特征的洪泽湖水生植被类群遥感监测研究. 硕士学位论文. 兰州: 西北师范大学. 1–45
- 王飞, 谢其明. 1990. 洪湖湿地生态系统的演替趋势及管理对策. 生态与农村环境学报, 6: 21–25
- 王苏民, 窦鸿身. 1998. 中国湖泊志. 北京: 科学出版社. 580
- 王卫民, 杨干荣, 樊启学, 张家波. 1994. 梁子湖水生植被. 华中农业大学学报, 13: 281–290
- 吴翠, 唐万鹏, 史玉虎, 张凤芝, 袁传武. 2007. 长湖湿地水生植被演替研究. 湿地科学, 5: 188–191
- 吴振斌, 陈德强, 邱东茹, 刘保元. 2003. 武汉东湖水生植被现状调查及群落演替分析. 重庆环境科学, 25: 54–58
- 严国安, 马剑敏, 邱东茹, 吴振斌. 1997. 武汉东湖水生植物群落演替的研究. 植物生态学报, 21: 319–327
- 羊向东, 沈吉, 董旭辉, 刘恩峰. 2005. 长江中下游浅水湖泊历史时期营养态演化及湖泊生态响应——以龙感湖和太白湖为例. 中国科学D辑: 地球科学, 35(增刊2): 45–54
- 杨凯, 林开愚, 张荣幸, 谢其明. 1983. 遥感数字图象处理技术在洪湖水生植物分布调查中的应用. 植物学报, 25: 472–481
- 姚书春, 薛滨, 夏威岚. 2005. 洪湖历史时期人类活动的湖泊沉积环境响应. 长江流域资源与环境, 14: 475–480
- 由文辉. 1994. 淀山湖水生维管束植物群落研究. 湖泊科学, 6: 317–324
- 由文辉. 1995. 淀山湖水生维管束植物群落的生物量及其季节变化. 华东师范大学学报(自然科学版), (4): 81–87
- 张敏, 宫兆宁, 赵文吉, 阿多. 2016. 近30年来白洋淀湿地景观格局变化及其驱动机制. 生态学报, 36: 4780–4791
- 张清慧. 2014. 近200年来梁子湖水生植被演化及其机制研究. 硕士学位论文. 聊城: 聊城大学. 1–60
- 张清慧, 董旭辉, 姚敏, 陈诗越, 羊向东. 2013. 近200年来湖北涨渡湖对江湖联通变化的环境响应. 湖泊科学, 25: 463–470
- 张圣照. 1992. 洪泽湖水生植被. 湖泊科学, 4: 63–70
- 张圣照, 王国祥, 濮培民, 千金良. 达哉. 1999. 东太湖水生植被及其沼泽化趋势. 植物资源与环境, 8: 1–6
- 张莹莹, 蔡晓斌, 宋辛辛, 索江瑞, 王智, 厉恩华, 王学雷. 2018. 基于决策树的洪湖水生植物遥感信息提取. 湿地科学, 16: 213–222
- 赵芳. 1995. 白洋淀大型水生植物资源调查及对富营养化的影响. 环境科学, 16(增刊1): 21–23
- 赵凯, 周彦锋, 蒋兆林, 胡娟, 张秀山, 周洁, 王国祥. 2017. 1960年以来太湖水生植被演变. 湖泊科学, 29: 351–362
- 钟爱文, 宋鑫, 张静, 何亮, 易春龙, 倪乐意, 曹特. 2017. 2014年武汉东湖水生植物多样性及其分布特征. 环境科学研究, 30: 398–405
- 朱清顺. 1989. 长荡湖水生植被动态及其渔业效应的研究. 水产学报, 13: 24–35
- 祖国掌, 陈宇, 管远亮, 侯冠军, 戚少燕, 沈新玉, 李海洋. 1996. 女山水生植被. 安徽农业大学学报, 23: 160–164
- Andersen T K, Nielsen A, Jeppesen E, Hu F, Bolding K, Liu Z, Søndergaard M, Johansson L S, Trolle D. 2020. Predicting ecosystem state changes in shallow lakes using an aquatic ecosystem model: Lake Hinge, Denmark, an example. *Ecol Appl*, 30: 1–21
- Ayres K R, Sayer C D, Skeate E R, Perrow M R. 2008. Palaeolimnology as a tool to inform shallow lake management: An example from Upton Great Broad, Norfolk, UK. *Biodivers Conserv*, 17: 2153–2168
- Bennion H, Sayer C D, Clarke S J, Davidson T A, Rose N L, Goldsmith B, Rawcliffe R, Burgess A, Clarke G, Turner S, Wiik E. 2018. Sedimentary macrofossil records reveal ecological change in English lakes: Implications for conservation. *J Paleolimnol*, 60: 329–348
- Carpenter S R, Lodge D M. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquat Bot*, 26: 341–370
- Chen Y, Chen S, Ma C, Yu S, Yang L, Zhang Z, Yao M. 2014. Palynological evidence of natural and anthropogenic impacts on aquatic environmental changes over the last 150 years in Dongping Lake, North China. *Quat Int*, 349: 2–9
- Davidson T A, Sayer C D, Bennion H, David C, Rose N, Wade M P. 2005. A 250 year comparison of historical, macrofossil and pollen records of aquatic plants in a shallow lake. *Freshwater Biol*, 50: 1671–1686
- Fang J Y, Wang Z H, Zhao S Q, Li Y K, Tang Z Y, Yu D, Ni L Y, Liu H Z, Xie P, Da L J, Li Z Q, Zheng C Y. 2006. Biodiversity changes in

- the lakes of the Central Yangtze. *Front Ecol Environ*, 4: 369–377
- Ge Y W, Zhang K, Yang X D. 2018. Long-term succession of aquatic plants reconstructed from palynological records in a shallow freshwater lake. *Sci Total Environ*, 643: 312–323
- Havens K E, Fox D, Gornak S, Hanlon C. 2005. Aquatic vegetation and largemouth bass population responses to water-level variations in Lake Okeechobee, Florida (USA). *Hydrobiologia*, 539: 225–237
- Hou X J, Feng L, Chen X L, Zhang Y L. 2018. Dynamics of the wetland vegetation in large lakes of the Yangtze Plain in response to both fertilizer consumption and climatic changes. *ISPRS J Photogramm Remote Sens*, 141: 148–160
- Jeppesen E, Beklioglu M, Özkan K, Akyürek Z. 2020. Salinization increase due to climate change will have substantial negative effects on inland waters: A call for multifaceted research at the local and global scale. *Innovation*, 1: 100030
- Jeppesen E, Søndergaard M, Søndergaard M, Christoffersen K. 1998. The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. New York: Springer. 131: 423
- Kattel G R, Dong X, Yang X. 2016. A century-scale, human-induced ecohydrological evolution of wetlands of two large river basins in Australia (Murray) and China (Yangtze). *Hydrol Earth Syst Sci*, 20: 2151–2168
- Kong X Z, He Q S, Yang B, He W, Xu F L, Janssen A B G, Kuiper J J, Van G L P A, Qin N, Jiang Y J, Liu W X, Yang C, Bai Z L, Zhang M, Kong F X, Janse J H, Mooij W M. 2017. Hydrological regulation drives regime shifts: Evidence from paleolimnology and ecosystem modeling of a large shallow Chinese lake. *Glob Change Biol*, 23: 737–754
- Körner S. 2002. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in north-eastern Germany. *Internat Rev Hydrobiol*, 87: 375–384
- Li Z Q, He L, Zhang H, Urrutia-Cordero P, Ekvall M K, Hollander J, Hansson L A. 2017. Climate warming and heat waves affect reproductive strategies and interactions between submerged macrophytes. *Glob Change Biol*, 23: 108–116
- Liang C L, Zhang Z L. 2011. Vegetation dynamic changes of lake nansi wetland in Shandong of China. *Procedia Environ Sci*, 11: 983–988
- Lin Q, Zhang K, Shen J, Liu E. 2019. Integrating long-term dynamics of ecosystem services into restoration and management of large shallow lakes. *Sci Total Environ*, 671: 66–75
- Liu X H, Zhang Y L, Shi K, Zhou Y Q, Tang X M, Zhu G W, Qin B Q. 2015. Mapping aquatic vegetation in a large, shallow eutrophic lake: A frequency-based approach using multiple years of MODIS data. *Remote Sens*, 7: 10295–10320
- Madgwick G, Emson D, Sayer C D, Willby N J, Rose N L, Jackson M J, Kelly A. 2011. Centennial-scale changes to the aquatic vegetation structure of a shallow eutrophic lake and implications for restoration. *Freshwater Biol*, 56: 2620–2636
- McGowan S, Leavitt P R, Hall R I, Anderson N J, Jeppesen E, Odgaard B V. 2005. Controls of algal abundance and community composition during ecosystem state change. *Ecology*, 86: 2200–2211
- Moss B, Kosten S, Meerhoff M, Battarbee R W, Jeppesen E, Mazzeo N, Havens K, Lacerot G, Liu Z W, De M L, Paerl H, Scheffer M. 2011. Allied attack: Climate change and eutrophication. *Inland Waters*, 1: 101–105
- O’ahel’ová H, O’ahel’ J, Pazúr R, Hrivnák R, Valachovič M. 2011. Spatio-temporal changes in land cover and aquatic macrophytes of the Danube floodplain lake. *Limnologia*, 41: 316–324
- Phillips G, Willby N, Moss B. 2016. Submerged macrophyte decline in shallow lakes: What have we learnt in the last forty years? *Aquat Bot*, 135: 37–45
- Qin B Q, Xu P Z, Wu Q L, Luo L C, Zhang Y L. 2007. Environmental issues of Lake Taihu, China. *Hydrobiologia*, 581: 3–14
- Sand-Jensen K, Riis T, Vestergaard O, Larsen S E. 2000. Macrophyte decline in Danish lakes and streams over the past 100 years. *J Ecol*, 88: 1030–1040
- Sayer C D, Burgess A, Kari K, Davidson T A, Peglar S, Yang H, Rose N. 2010. Long-term dynamics of submerged macrophytes and algae in a small and shallow, eutrophic lake: Implications for the stability of macrophyte-dominance. *Freshwater Biol*, 55: 565–583
- Sayer C D, Davidson T A, Rawcliffe R, Langdon P G, Leavitt P R, Cockerton G, Rose N L, Croft T. 2016. Consequences of fish kills for long-term trophic structure in shallow lakes: Implications for theory and restoration. *Ecosystems*, 19: 1289–1309
- Scheffer M, Hosper S H, Meijer M L, Moss B, Jeppesen E. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends Ecol Evol*, 8: 275–279
- Scheffer M, Jeppesen E. 2007. Regime shifts in shallow lakes. *Ecosystems*, 10: 1–3
- Short F T, Kosten S, Morgan P A, Malone S, Moore G E. 2016. Impacts of climate change on submerged and emergent wetland plants. *Aquat Bot*, 135: 3–17
- Wang S R, Meng W, Jin X C, Zheng B H, Zhang L, Xi H Y. 2015. Ecological security problems of the major key lakes in China. *Environ Earth Sci*, 74: 3825–3837
- Wei K, Ouyang C J, Duan H T, Li Y L, Chen M X, Ma J, An H C, Zhou S. 2020. Reflections on the catastrophic 2020 Yangtze River basin flooding in southern China. *Innovation*, 1: 100038
- Wiik E, Bennion H, Sayer C D, Davidson T A, McGowan S, Patmore I R, Clarke S J. 2015. Ecological sensitivity of marl lakes to nutrient enrichment: Evidence from Hawes Water, UK. *Freshw Biol*, 60: 2226–2247
- Wu J L, Huang C M, Zeng H A, Schleser G H, Battarbee R. 2007.

- Sedimentary evidence for recent eutrophication in the northern basin of Lake Taihu, China: Human impacts on a large shallow lake. *J Paleolimnol*, 38: 13–23
- Xu X, Zhang Y B, Chen Q, Li N, Shi K, Zhang Y L. 2020. Regime shifts in shallow lakes observed by remote sensing and the implications for management. *Ecol Indic*, 113: 106285
- Yang S L, Zhang J, Zhu J, Smith J P, Dai S B, Gao A, Li P. 2005. Impact of dams on Yangtze River sediment supply to the sea and delta intertidal wetland response. *J Geophys Res*, 110: F03006
- Zhang Q H, Dong X H, Yang X D, Odgaard B V, Jeppesen E. 2019. Hydrologic and anthropogenic influences on aquatic macrophyte development in a large, shallow lake in China. *Freshw Biol*, 64: 799–812
- Zhang Y L, Jeppesen E, Liu X H, Qin B Q, Shi K, Zhou Y Q, Thomaz S M, Deng J M. 2017. Global loss of aquatic vegetation in lakes. *Earth-Sci Rev*, 173: 259–265
- Zhang Y C, Ma R H, Liang Q C, Guan B H, Loiselle S. 2019. Secondary impacts of eutrophication control activities in shallow lakes: Lessons from aquatic macrophyte dynamics in Lake Taihu from 2000 to 2015. *Freshwater Sci*, 38: 802–817
- Zhao D H, Lv M T, Jiang H, Cai Y, Xu D L, An S Q. 2013. Spatio-temporal variability of aquatic vegetation in Taihu Lake over the past 30 years. *PLoS ONE*, 8: e66365
- Zhao Y, Sayer C D, Birks H H, Hughes M, Peglar S M. 2006. Spatial representation of aquatic vegetation by macrofossils and pollen in a small and shallow lake. *J Paleolimnol*, 35: 335–350

(责任编辑: 陈建徽)