

田玉清, 陈欣, 单航, 吕超超, 王昊, 丑庆川, 张霄林, 倪乐意, 曹特. 洱海海菜花 (*Ottelia acuminata*) 分布及水深适应性[J]. 应用与环境生物学报, 2023, 29 (5): 1142-1148

Tian YQ, Chen X, Shan H, Lü CC, Wang H, Chou QC, Zhang XL, Ni LY, Cao T. Distribution and adaptation of *Ottelia acuminata* to water depths in Erhai Lake [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2023, 29 (5): 1142-1148

洱海海菜花 (*Ottelia acuminata*) 的分布及水深适应性

田玉清^{1,3} 陈欣² 单航^{1,3} 吕超超^{1,3} 王昊^{1,3} 丑庆川¹ 张霄林¹ 倪乐意¹ 曹特¹✉

¹中国科学院水生生物研究所 武汉 430072

²云南省水利水电勘测设计研究院 昆明 650021

³中国科学院大学 北京 100049

摘要 海菜花是我国特有的珍稀濒危沉水植物, 对水质要求高; 其曾在洱海广泛分布, 但自20世纪90年代后由于人为破坏和水质下降等因素, 海菜花逐渐消失. 2017年以来, 洱海开展水生植被恢复工程, 海菜花种群逐步恢复. 为了弄清海菜花恢复后的分布现状等情况, 于2021年就海菜花在洱海的分布情况及其在不同水深条件下的根茎叶生物量分配等指标开展了野外原位调查, 分析海菜花的适应性策略. 结果表明, 海菜花主要分布于洱海西侧和南侧水深3 m以内沿岸带水域, 已形成总面积约 $9.2 \times 10^4 \text{ m}^2$ 的稳定种群; 其生理性状等指标随水深的变化而变化, 在水深1-2 m区域的生物量、叶片数、单株叶面积等均达到最大值. 因此, 目前来说洱海海菜花种群得到了较好的恢复, 且在当前水质(II-III类)条件下水深1-2 m是其最适生长区. (图6 表2 参41)

关键词 洱海; 海菜花; 分布水深; 生物量分配; 适应策略

Distribution and adaptation of *Ottelia acuminata* to water depths in Erhai Lake

TIAN Yuqing^{1,3}, CHEN Xin², SHAN Hang^{1,3}, LÜ Chaochao^{1,3}, WANG Hao^{1,3}, CHOU Qingchuan¹, ZHANG Xiaolin¹, NI Leyi¹ & CAO Te¹✉

¹Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, China

²Yunnan Institute of Water & Hydropower Engineering Investigation, Design and Research, Kunming 650021, China

³University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China

Abstract The submerged macrophyte *Ottelia acuminata* is a rare plant native to China that preferentially inhabits lakes and streams with clear water. It used to be widely distributed in Erhai Lake before its population declined gradually and disappeared during the late 1990s due to heavy harvesting by the local people for consumption and the deterioration of water quality. The local government launched projects to improve water quality and help restore aquatic vegetation (including *O. acuminata*) in the lake in 2017, after which the *O. acuminata* population was rehabilitated and recovered gradually. To determine the distribution status of *O. acuminata* after restoration, we conducted a field survey in Erhai Lake in 2021. The distribution of *O. acuminata* in Erhai Lake and the biomass allocation of its roots, stems, and leaves at different water depths were investigated to explore the mechanisms of plant adaptation to water depths. The results showed that *O. acuminata* was predominantly distributed in the southern and western littoral areas with water depths < 3 m and that many populations comprising healthy and reproductive plants, with a total area of ca. $9.2 \times 10^4 \text{ m}^2$, have been established in the lake. Its physiological characteristics and other indicators changed with changes in water depth, and its biomass, leaf number, and leaf area per plant, among others, reached a maximum at a water depth of 1-2 m. Therefore, at present, the *O. acuminata* population has recovered well, and a water depth of 1-2 m is the most suitable for the growth of *O. acuminata* when considering a water quality of II-III.

Keywords Erhai Lake; *Ottelia acuminata*; distribution depth; biomass allocation; adaptive strategy

收稿日期 Received: 2022-09-01 接受日期 Accepted: 2022-11-10

国家自然科学基金项目(32101319、32071574)和中国博士后科学基金项目(236070)联合资助 Supported by the National Natural Science Foundation of China (32101319, 32071574) and China Postdoctoral Science Foundation (236070)

✉通信作者 Corresponding author (E-mail: caote@ihb.ac.cn)

海菜花 (*Ottelia acuminata*) 是水鳖科 (Hydrocharitaceae) 水车前属 (*Ottelia* Per.) 的一种沉水植物, 曾广泛分布于我国云南、贵州、广东、广西等地的湖泊、河流、池塘之中。如今, 海菜花是洱海流域的特色物种, 同时也是珍稀濒危野生生物种, 已被列入《中国植物红皮书》, 在IUCN红色名录中被列为二级保护^[1]。由于对水质要求极高, 尤其水体透明度是限制其生存的关键因素, 海菜花也是表征水质优良的重要指示植物; 此外, 海菜花在观赏性、药用、食用等方面也具有重要价值^[2]。20世纪80年代之前, 作为洱海优势沉水植物的海菜花曾有大面积分布^[3]; 此后, 由于过度采摘以及水体富营养化等因素, 其种群规模日渐萎缩, 到1996年几乎在洱海消失^[4-7]。

作为沉水植物, 海菜花受到水环境的直接影响, 其中影响沉水植物生长和分布的主要因素包括水深、光照、温度、透明度等^[8]。有研究表明苦草 (*Vallisneria spiralis*) 生物量随水深增加显著降低, 而株高随水深梯度呈先增加后降低的趋势^[9]; 菹草 (*Potamogeton crispus*) 株高与水深呈显著相关关系^[10]; 宋鑫等研究了微齿眼子菜 (*Potamogeton maackianus*)、马来眼子菜 (*Potamogeton wrightii*) 的生物量、株高、节数和叶片数与水深之间的关系^[11]; 苦草的生物量随着光照强度的增强而增加, 在中等光照强度下的叶片最长^[12]。海菜花是水鳖科中的典型沉水植物, 前人的研究主要集中在其变种及其近缘种 (水车前 *Ottelia alismoides*) 的分类学和地理分布^[13-16]、系统发育和遗传多样性^[17-18]、光合作用机制^[19-20]及其对特定环境胁迫的响应^[21-22]等方面。在海菜花种群保育与恢复方面, 翟书华等人认为海菜花与其他沉水植物的生态位重叠引起激烈种间竞争是导致其濒危的原因之一^[23]。在海菜花近缘种水车前对水位波动的适应方面, 于凌飞等发现大幅度的水位波动引起水车前的衰退^[24]。此外, 也有一些学者尝试了海菜花种群恢复研究^[25-27], 结果表明在0.5-1.0 m的浅水区域, 即使沉积物存在一定程度的污染, 海菜花也能够恢复起来。但是, 对于海菜花种群的恢复, 当前几乎没有在大型湖泊中实现大面积恢复的成功先例。

近些年来, 洱海水质不断改善, 为海菜花的恢复创造了条件。自2017年起, 在洱海全湖开展了水生植被恢复工程, 其中包括海菜花种群的恢复。为及时了解海菜花种群在洱海的恢复情况, 总结恢复经验, 为洱海及云贵高原湖泊海菜花的进一步恢复和后续管理提供科学依据, 我们以洱海人工恢复后的海菜花种群为研究对象, 在洱海全湖开展调查, 以摸清海菜花种群的分布规模及重点分布区域, 并调查不同水深梯度下的海菜花形态及生理特征变化, 从而揭示海菜花对水深梯度的适应策略。

1 研究区域及方法

1.1 研究区域概况

洱海 (25°36'-25°58' N, 100°06'-100°18' E) 位于云南省大理白族自治州境内, 是云南省的第二大淡水湖, 属澜沧江水系, 南北长约42 km, 东西宽约6 km, 湖岸线长116.9 km, 总面积约252 km², 平均水深约10.6 m, 最大水深20.7 m, 容积2.9 × 10⁹ m³。洱海流域的年均温为15.1 °C, 最高月平均气温20.1 °C, 最低月平均气温8.8 °C。每年11月至次年5月为旱季, 其余时间为雨季, 年均降雨量为1 048 mm。洱海的主要补给水源为降水和入湖河流, 北部弥苴河、罗时江、永安江汇入, 西部有苍山十八溪汇入, 南部有波罗江, 东部有海潮河、玉龙河等汇入; 西洱河是洱海的唯一出湖河流^[28]。

1.2 原位调查与样品采集

于2021年9月对洱海全湖海菜花分布范围以及分布面积进行现场调查 (图1)。沿洱海湖岸线, 利用手持式激光测距仪对海菜花集中分布区域进行记录, 测量海菜花从岸边至深水处分布下线的距离及平行于湖岸线出现海菜花的起点至终点的距离, 从而获得海菜花分布面积数据。同时, 使用便携式超声波测深仪记录每个样地海菜花分布水深, 并通过目测法^[29]估计海菜花种群的盖度。

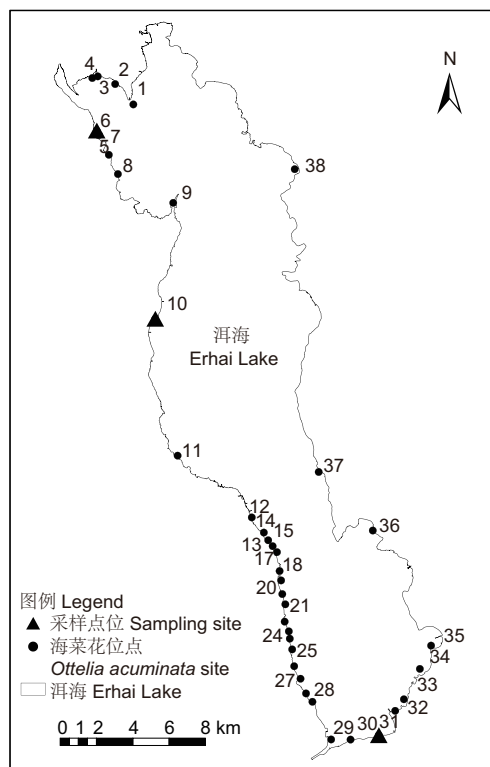


图1 研究区域及调查点位示意图。

Fig. 1 Schematic diagram of the study area and investigated sites.

原位调查结束后, 选择海菜花种群分布规模最大的3处区域 (桃源码头附近水域、磻溪附近水域、洱海国际生态城附近水域) 作为功能性状样品的采样点。在各采样点沿水深梯度采集海菜花样品, 3处采样点均设置3个水深梯度, 分别为0-1 m、1-2 m和2-3 m。每个水深梯度随机采集完整海菜花植株10株作为测量样品, 每个采样点采集30株样品, 3处样点共采集90株作为待测样品, 放入4 °C保温箱内带回实验室进行功能性状的测定。同时, 使用YSI水质分析仪现场测定温度、溶解氧、pH等指标, 并同步采集水样带回实验室测定总氮、总磷等化学指标。

1.3 指标测定

将野外采集海菜花植株洗净淤泥, 去除杂质, 沥尽表面水分后测量性状指标, 主要包括株高 (整株顶端至根末端)、根长、茎叶长、整株生物量 (鲜重)、根生物量、茎叶生物量、叶片数、叶长、叶面积、整株叶面积、叶绿素a含量。选取植株成熟叶片3片测量叶长、叶面积、叶绿素a。使用直尺测量各器官的长度, 生物量测量中使用吸水纸吸干表面水分后用百分之一天平进行称量, 采用丙酮-乙醇提取法^[30]测定叶绿素a含量。

1.4 数据处理

数据分析采用SPSS 21和R 3.5.3完成, 作图采用Origin 8.5完成。首先, 对所有数据进行正态性和方差齐性检验; 其

次,采用单因素方差分析对海菜花在不同水深区间的各项指标间差异进行比较;最后,采用Pearson相关性分析解析影响海菜花生长的主要水质因素。

2 结果与分析

2.1 洱海全湖及海菜花集中分布区水质特征

由表1可知,洱海水环境质量状况良好,其中水位在9月达到较高值,为 $1\,965.28 \pm 0.11$ m;水温也达到一年中最高值,为 23.96 ± 1.21 °C;透明度为 1.54 ± 0.44 m,达到较高值;其他水体理化指标,如pH、总氮、总磷等与洱海常年监测结果基本一致;水体叶绿素a含量相对较高,达到了 45.03 ± 44.93 µg/L。海菜花集中分布区水质与全湖水环境无明显差异,溶解氧低于全湖均值,为 6.75 ± 1.88 mg/L;总氮、溶解性总氮分别为 0.55 ± 0.12 mg/L、 0.39 ± 0.04 mg/L;水体叶绿素a含量为 39.45 ± 25.14 µg/L。

表1 2021年9月洱海全湖及海菜花集中分布区水环境因子

Table 1 Water environmental factors in the whole Erhai Lake and the concentrated distribution area of *Ottelia acuminata* in September 2021

环境因子 Environmental factor	全湖平均 Average	海菜花集中分布区 Concentration area of <i>O. acuminata</i>
WL/m	$1\,965.28 \pm 0.11$	—
T/(°)	23.96 ± 1.21	23.67 ± 1.30
DO/mg L ⁻¹	7.22 ± 1.89	6.75 ± 1.88
SAL/‰	0.16 ± 0.01	0.16 ± 0.02
pH	8.58 ± 0.28	8.50 ± 0.20
SD/m	1.54 ± 0.44	1.54 ± 0.34
NO ₃ ⁻ -N/mg L ⁻¹	0.13 ± 0.04	0.10 ± 0.03
NH ₄ ⁺ -N/mg L ⁻¹	0.03 ± 0.03	0.02 ± 0.01
PO ₄ ³⁻ /mg L ⁻¹	0.01 ± 0.01	0.01 ± 0.01
TN/mg L ⁻¹	0.62 ± 0.14	0.55 ± 0.12
DTN/mg L ⁻¹	0.43 ± 0.08	0.39 ± 0.04
TP/mg L ⁻¹	0.06 ± 0.02	0.05 ± 0.01
DTP/mg L ⁻¹	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.01
Chl a/µg L ⁻¹	45.03 ± 44.93	39.45 ± 25.14

WL: 水位; T: 温度; DO: 溶解氧; SAL: 盐度; pH: 酸碱度; SD: 透明度; NO₃⁻-N: 硝态氮; NH₄⁺-N: 铵态氮; PO₄³⁻: 正磷酸盐; TN: 总氮; DTN: 溶解性总氮; TP: 总磷; DTP: 溶解性总磷; Chl a: 叶绿素a; —: 无数据。

WL: Water level; T: Temperature; DO: Dissolved oxygen; SAL: Salinity; pH: Hydrogen ion concentration; SD: Transparency; NO₃⁻-N: Nitrate nitrogen; NH₄⁺-N: Ammonia nitrogen; PO₄³⁻: Orthophosphate; TN: Total nitrogen; DTN: Dissolved total nitrogen; TP: Total phosphorous; DTP: Dissolved total phosphate; Chl a: Chlorophyll a; —: No data.

2.2 海菜花分布现状

本研究发现洱海有38个区域有较集中的海菜花种群分布(图1),其中海菜花的主要分布区位于洱海西侧才村至洱滨村沿岸,在洱海北部沙坪湾至桃源码头、南部滨海大道沿岸也有分布,在洱海东岸分布较为稀疏且单片分布面积较小。当前,洱海海菜花分布面积约 9.2×10^4 m²,平均种群盖度达到50.1%。以弥苴河口为始点,按逆时针方向,各水域中海菜花的分布情况见表2。

研究结果表明,海菜花分布水深范围为0.5-3.2 m;38处海菜花分布区的分布上限水深范围为0.5-2.0 m,平均为1.1 m;分布下限水深为0.9-3.2 m,平均为2.5 m;分布均值的范围为1.5-2.6 m,平均分布为1.9 m(图2)。

2.3 水深对海菜花生物量和株高的影响

随水深增加,海菜花的整株生物量呈先增加后减小的

表2 海菜花分布情况表

Table 2 Distribution of *Ottelia acuminata*

编号 Number	最小深度 Minimum depth (δ/m)	最大深度 Maximum depth (δ/m)	平均深度 Average depth (δ/m)	面积 Area (A/m ²)	盖度 Coverage (P/%)
1	1.1	2.4	1.8	600	10
2	1.5	2.7	2.1	500	5
3	1.0	2.0	1.5	3000	10
4	1.0	1.9	1.5	5000	5
5	1.8	2.5	2.3	1000	80
6	1.5	1.8	1.7	5000	80
7	1.3	2.0	1.7	3000	30
8	1.0	2.0	1.5	500	20
9	1.1	2.0	1.6	4000	30
10	1.5	2.0	1.8	200	30
11	1.0	2.5	1.8	200	50
12	0.7	3.0	2.0	4500	80
13	0.6	2.5	1.8	2500	20
14	1.0	3.0	2.0	7000	40
15	1.0	3.0	2.0	2500	20
16	1.0	3.2	2.1	14000	60
17	2.0	2.5	2.3	5	100
18	0.9	2.9	1.9	2000	5
19	1.0	1.2	1.6	5	100
20	0.8	0.9	1.7	5	100
21	1.0	2.5	1.8	50	100
22	0.9	3.0	2.0	1000	5
23	0.8	3.2	2.0	10000	80
24	1.0	2.5	1.8	2000	80
25	0.5	2.6	1.6	6000	70
26	0.8	2.7	1.8	1000	60
27	0.9	2.6	1.8	1500	80
28	0.9	2.5	1.8	300	60
29	0.6	2.6	1.8	500	70
30	0.7	3.0	2.0	200	90
31	1.0	2.5	1.8	1000	5
32	0.5	2.8	1.7	7000	40
33	1.3	2.1	1.9	300	50
34	1.2	2.8	2.6	100	50
35	1.1	2.6	1.9	2000	20
36	1.0	2.5	1.8	4000	40
37	1.8	2.7	2.6	200	30
38	1.8	2.4	2.3	10	100

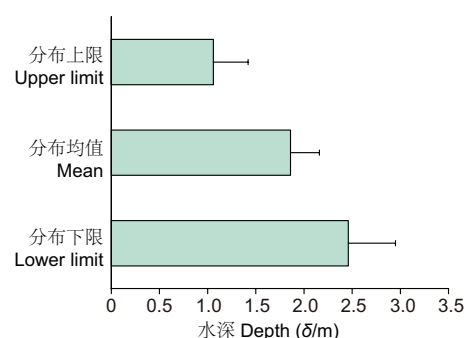


图2 海菜花分布水深。

Fig. 2 Water depth of *Ottelia acuminata* distribution.

趋势,水深0-1 m、1-2 m和2-3 m对应的整株生物量分别为 253.5 ± 183.6 g、 362.3 ± 263.2 g和 315.4 ± 203.2 g;根的生物量随水深的变化无显著差异,水深0-1 m、1-2 m和2-3 m对应的根生物量分别为 10.0 ± 7.3 g、 14.6 ± 8.8 g和 11.4 ± 7.7 g;茎叶的生物量沿水深的变化趋势与整株一致,也呈先增加后下降的趋势;水深0-1 m、1-2 m和2-3 m对应的茎叶生物量分别为 243.5 ± 177.6 g、 347.6 ± 255.5 g和 304.0 ± 197.1 g。随水深增加,海菜花生生物量的分配表现为在水深1-2 m处茎叶

生物量占整株生物量的百分比最低,为96.0%,根占比为4.0% (图3)。

海菜花整株的株高和茎叶的长度均有随水深增加而增加的趋势,水深0-1 m、1-2 m和2-3 m对应的株高分别为 177.1 ± 38.7 cm、 213.5 ± 49.6 cm和 235.0 ± 50.8 cm,对应的茎叶长度分别为 150.9 ± 32.5 cm、 182.3 ± 45.2 cm和 208.1 ± 47.6 cm;根长随水深的变化无显著差异 (图3)。

2.4 水深对海菜花叶片性状的影响

随水深增加,海菜花的叶片数先增加后下降,水深1-2 m与水深0-1 m和2-3 m的叶片数均有显著差异 ($P < 0.05$),0-1 m与2-3 m的叶片数没有显著差异 ($P > 0.05$);叶片数最大值出现在1-2 m水深,相比其他两个水深区间增加了38.3%,单株叶片数达到12片以上 (图4A)。叶长随水深的增加而增加,0-1 m与2-3 m的叶长有显著差异 ($P < 0.05$),0-1 m处叶长最小,为28.9 cm,在2-3 m区间达到最大,为32.8 cm (图4B),最大值相比最小值增加了13.6%。单片叶面积随水深的增加而上升的趋势,但3个水深梯度之间没有显著差异 ($P > 0.05$),最大值为2-3 m的 385.2 cm^2 ,相比0-1 m水深增加了13.9% (图4C)。整株叶面积则呈先增加再下降的趋势,在0-1 m与1-2 m水深之间有显著差异 ($P < 0.05$),2-3 m水深与其他水深区间没有显著差异 ($P > 0.05$),但1-2 m水深处整株叶面积达到最

大值,相比0-1 m水深整株叶面积增加了13.1% (图4D)。

2.5 水深对海菜花叶绿素a的影响

随水体深度的增加,海菜花叶片中单位面积叶绿素a含量在各水深区间没有显著差异 ($P > 0.05$) (图5),水深1-2 m之间的叶绿素a含量与0-1 m的叶绿素a含量相比稍有下降,降幅为8.8%;整株总叶绿素a含量在1-2 m和2-3 m水深相比0-1 m均有增加,分别增加了25.5%、51.5% (图5),但各水深区间总叶绿素a含量没有显著差异。

2.6 水质对海菜花生长的影响

Pearson相关性分析表明,海菜花各生理指标之间具有显著相关关系 ($P > 0.05$);水质指标中,总氮、总磷与各生理指标存在显著相关关系 ($P > 0.05$);而水体透明度与总氮、总磷以及水体叶绿素a呈现显著相关关系 ($P > 0.05$),与溶解性总氮、溶解性总磷为显著性负相关关系 ($P > 0.05$,图6)。

3 讨论

在20世纪60年代至80年代初,洱海全湖均分布有茂盛的海菜花种群,平均分布水深为2-4 m,最深可达6 m,种群盖度最高能达到80% [3]。但是随着洱海由贫营养型湖泊逐渐向中营养型湖泊演变,海菜花种群日趋衰退。2017年以来,对洱海

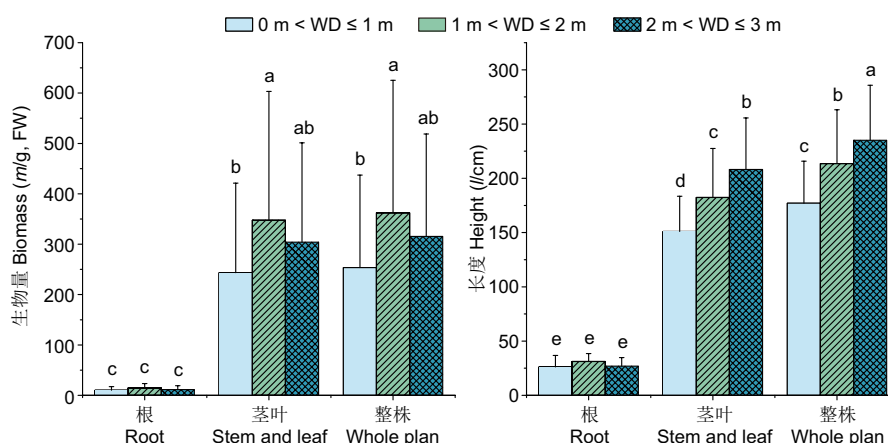


图3 不同水深(WD)下海菜花各器官的生物量和长度变化。相同小写字母表示不同处理间无显著差异 ($P > 0.05$),不同小写字母表示不同处理间存在显著差异 ($P < 0.05$),下同。

Fig. 3 Changes in biomass and height of organs of *Ottelia acuminata* under different water depths (WD). The same lowercase letters indicate no significant difference between different treatments ($P > 0.05$), while different lowercase letters indicate significant differences among different treatments ($P < 0.05$). The same as below.

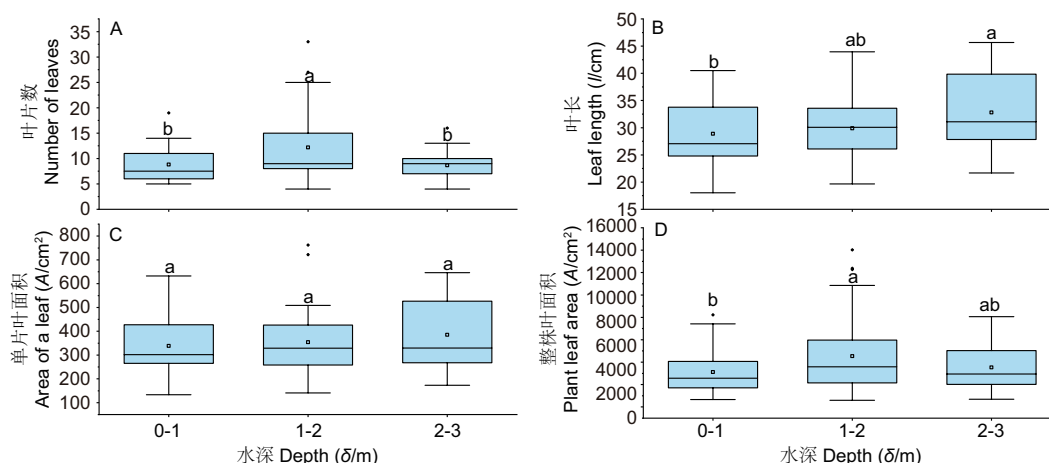


图4 不同水深下海菜花的叶片性状变化。

Fig. 4 Variation in the leaf traits of *Ottelia acuminata* under different water depths.

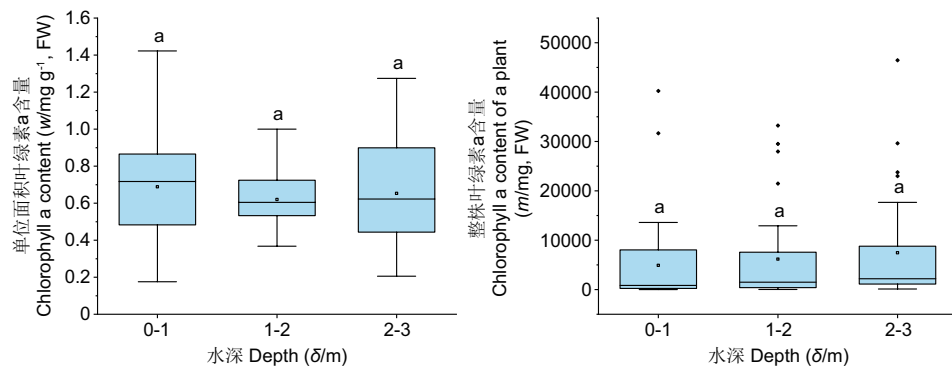


图5 不同水深下海菜花叶绿素a含量变化。

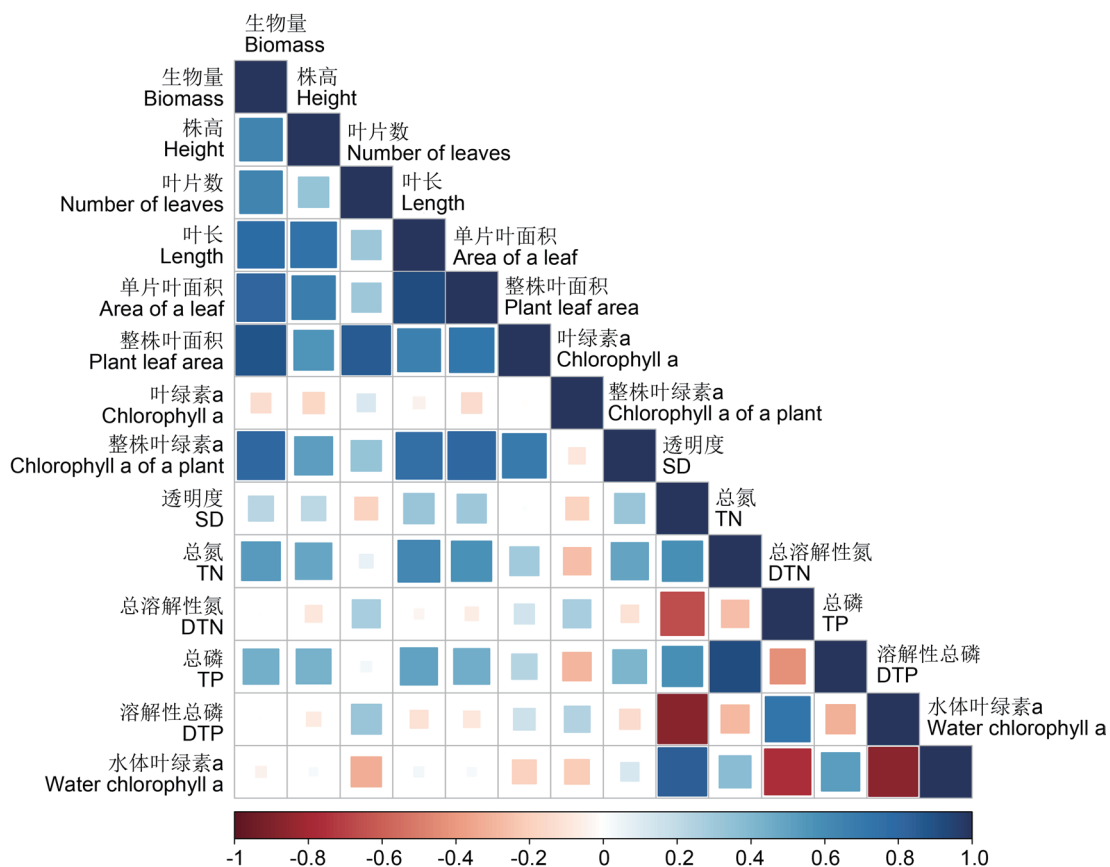
Fig. 5 Changes of Chl a contents in *Ottelia acuminata* under different water depths.

图6 水质与海菜花性状相关性分析。图中简称参见表1。

Fig. 6 Correlation analysis between water quality and the traits of *Ottelia acuminata*. The abbreviations in this figure refer to Table 1.

加强了水环境治理和生态恢复措施,水质得到了改善,近岸水域水生植被不断恢复,海菜花重现了生机。本研究发现,海菜花已在洱海多处水域形成稳定种群,尤其在洱海西岸已呈连片分布,全湖海菜花分布总面积约 $9.2 \times 10^4 \text{ m}^2$,种群盖度虽未达到鼎盛时期,但也已恢复至50.1%。此次调查发现,海菜花种群分布水深介于0.5-3 m,这远小于20世纪70年代的分布水深6 m;考虑到当前洱海水体透明度为1.5-2 m,约为20世纪70年代水体透明度(3-4 m)的一半,因此水体透明度的下降和水下光照不足可能是造成海菜花分布水深减小的主要原因。

随水深增加,沉水植物获得的水下光照减少,为了适应水下弱光胁迫,沉水植物可改变其形态和生理特征以适应水深的变化^[31-34]。此前有关研究表明,洱海微齿眼子菜主要通过增加茎长以应对深水弱光环境,且其叶片数目超过临界水深后

随水深梯度增加均呈下降趋势^[11];苦草则通过增加叶片叶绿素a含量和叶的长度来应对深水弱光环境^[35],同时,苦草的叶片数随着水深增加而减小,且在深水处减小幅度更为明显^[36];马来眼子菜的株高会随着水深的增加而增加^[37],其叶片数也同微齿眼子菜类似,即超过临界水深后随水深梯度增加均呈下降趋势。本研究发现,海菜花的叶长、单片叶面积、株高和茎叶长均随水深增加而增加,而叶片数及单株叶面积随着水深先增加后减少,这些都可能是在深水弱光条件下,海菜花通过形态特征的改变来满足其生长对光的需求。表型可塑性是植物应对环境胁迫的重要机制,海菜花为了获得更多光照提高光合作用效果而增加叶长和叶面积^[38-39],同时增加株高和茎叶长度;叶片数、单株叶面积在1-2 m水深处最大,海菜花会通过自身叶部形态变化来增加光合效率,但当水深达到一

定深度后,海菜花自身叶片形态变化已不足以应对水深增加造成的胁迫,只能通过其他方式弥补光强不足的影响。而海菜花的根长与茎叶长稍有不同,在1-2 m水深区间为相对高值,这之前研究^[40]有些不同,在一定的水深区间,水深对海菜花的根长起到促进作用,但水深过深,海菜花的根长出现下降趋势,可能与根本身起到固着支撑作用以及从土壤中获得营养物质供给海菜花生长需要有关。海菜花的叶绿素a含量随水深变化不明显,可能是海菜花通过调整其他形态特征弥补了水下光照不足带来的影响,因此叶绿素a含量未发生明显变化。

生物量是衡量植物生长状态的综合指标,本研究在水深梯度为0-1 m、1-2 m和2-3 m时,海菜花的整株生物量以及根和茎叶的生物量分配均呈现随水深先增加后下降的趋势,这可能反映了海菜花对生境的适应性特征,即在浅水区水位波动、风浪以及较小的垂直生长空间共同制约了海菜花的生长;在深水区海菜花生长则主要受到水下弱光限制;在中等水深海菜花生长受到两方面因素制约均较小。有研究表明,金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)、马来眼子菜和菹草在水深0.5-4 m范围内,生物量先增加后减少^[10, 41],这与本研究中海菜花生物量对水深的响应规律一致。

此外,本研究发现海菜花各项生长、生理指标受水体氮磷影响,同时水体透明度受氮磷含量以及水体叶绿素a的影响,

这可能是由于水体氮磷含量的变化不仅使得水生植物生长环境产生变化,植物生长受到影响,同时会引起水体浮游植物密度增大,进而导致水体透明度的变化,反映到植物生长过程中也是生长环境发生了变化。因此,在沉水植物对水环境的适应性进化过程中,不同生长型的沉水植物在应对深水弱光胁迫时选择了不同的生理和形态适应策略,导致海菜花出现上述适应性变化。

4 结论

目前洱海海菜花种群恢复初见成效,全湖共发现集中分布水域38处,总面积约 $9.2 \times 10^4 \text{ m}^2$,分布水深0.5-3 m,平均分布水深区间为1-2 m。水深对海菜花生长、生理性状有明显的影响,海菜花通过调整资源分配增加株高、叶长等性状以提高光合作用效率,应对光强衰减。随水深梯度(0-1 m、1-2 m、2-3 m)增加,海菜花的整株生物量、叶片数和总叶面积均呈先增加后减少的趋势,在1-2 m水深范围达到最大值,表明在洱海当前水环境条件下该水深最适合海菜花生长。

本研究总体上探明了洱海海菜花已经形成稳定种群,并找到了海菜花生长的适宜水位区间,对海菜花的进一步恢复和管理应具有重要意义。

参考文献 [References]

- 汪松, 解焱. 中国物种红色名录. 第一卷, 红色名录[M]. 北京: 高等教育出版社, 2004 [Wang S, Xie Y. China Species Red List. Vol. I, Red List [M]. Beijing: Higher Education Press, 2004]
- 田丰, 黄永, 刘杰恩, 巫文香, 田华丽, 桂凌健, 梁士楚. 靖西海菜花分布现状及其保护管理对策[J]. 湿地科学与管理, 2014, 10 (2): 26-29 [Tian F, Huang Y, Liu EJ, Wu WX, Tian HL, Gui LJ, Liang SC. Distribution and conservation strategies of *Ottelia acuminata* var. *Jingxiensis* [J]. *Wetl Sci Manag*, 2014, 10 (2): 26-29]
- 李恒, 尚榆民. 云南洱海水生植被[J]. 山地研究, 1989, 7 (3): 166-174 [Li H, Shang YM. Aquatic vegetation in lake Erhai, Yunnan [J]. *Mtn Res*, 1989, 7 (3): 166-174]
- 吴庆龙, 王云飞. 洱海生物群落的历史演变分析[J]. 湖泊科学, 1999, 11 (3): 267-272 [Wu QL, Wang YF. On the succession of aquatic communities in Erhai Lake [J]. *J Lake Sci*, 1999, 11 (3): 267-272]
- 李恒. 云南高原湖泊水生植被的研究[J]. 云南植物研究, 1980, 2 (4): 113-141 [Li H. A study on the lake vegetation of Yunnan plateau [J]. *Acta Bot Yunnanica*, 1980, 2 (4): 113-141]
- 钱德仁. 洱海水生植被考察[C]//沈仁湘等编. 云南洱海科学论文集. 昆明: 云南民族出版社, 1989: 45-67 [Qian DR. Investigation of aquatic vegetation in Erhai Lake [C]//Shen RX, et al. Ed. Scientific Proceedings of Erhai Lake, Yunnan Province. Kunming: Yunnan Nationalities Publishing House, 1989: 31-44]
- 符辉, 袁桂香, 曹特, 钟家有, 张霄林, 过龙根, 张萌, 倪乐意, 王圣瑞. 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 [Fu H, Yuan GX, Cao T, Zhong JY, Zhang XL, Guo LG, Zhang M, Ni LY, Wang SR. Succession of submerged macrophyte communities in relation to environmental change in Lake Erhai over the past 50 years [J]. *J Lake Sci*, 2013, 25 (6): 854-861]
- 何亮, 陈晓希, 李威, 朱天顺, 吴耀, 张欢, 张霄林, 曹特, 葛刚, 倪乐意, 谢平. 洱海4种沉水植物叶片的光合色素组成及C、N、P化学计量特征对水深的响应[J]. 湖泊科学, 2018, 30 (5): 1413-1419 [He L, Chen XX, Li W, Zhu TS, Wu Y, Zhang H, Zhang XL, Cao T, Ge G, Ni LY, Xie P. Leaf carbon, nitrogen and phosphorus stoichiometric characteristics and photosynthetic pigments composition of four submerged macrophytes in response to various water depth in Lake Erhai, China [J]. *J Lake Sci*, 2018, 30 (5): 1413-1419]
- 符辉, 袁桂香, 曹特, 倪乐意, 张霄林. 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 [Fu H, Yuan GX, Cao T, Ni LY, Zhang XL. 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]
- 陈正勇, 王国祥, 吴晓东, 王立志, 徐伟伟, 俞振飞. 不同水深条件下菹草 (*Potamogeton crispus*) 的适应对策 [J]. 湖泊科学, 2011, 23 (6): 942-948 [Chen ZY, Wang GX, Wu XD, Wang LZ, Xu WW, Yu ZF. Ecological adaptability of *Potamogeton crispus* under different water depths [J]. *J Lake Sci*, 2011, 23 (6): 942-948]
- 宋鑫, 曹特, 祝国荣, 李威, 张霄林, 倪乐意. 微齿眼子菜与马来眼子菜对水深变化的适应性比较研究[J]. 长江流域资源与环境, 2014, 23 (8): 1081-1089 [Song X, Cao T, Zhu GR, Li W, Zhang XL, Ni LY. Adaptive comparison of *Potamogeton maackianus* and *P. Malaianus* to various water depths in an experimental study [J]. *Resour Environ Yangtze Basin*, 2014, 23 (8): 1081-1089]
- 舒柔, 何海涛, 陈武琦, 裴国风. 底栖细鞘丝藻和苦草对光照强度的响应策略[J]. 应用与环境生物学报, 2021, 27 (6): 1577-1582 [Shu R, He HT, Chen WQ, Pei GF. Response strategies of *Leptolyngbya* sp. and *Vallisneria natans* to light intensity [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, 27 (6): 1577-1582]
- 何景彪, 孙祥钟, 钟扬, 黄德世. 海菜花 *Ottelia acuminata* (Gagnep.) Dandy 的种下分类研究[J]. 武汉大学学报(自然科学版), 1991 (3):

- 114-120 [He JB, Sun XZ, Zhong Y, Huang DS. The infraspecific classification of the populations of *Ottelia acuminata* (Gagnep.) Dandy [J]. *J Wuhan Univ*, 1991 (3): 114-120]
- 14 李宁云, 陈玉惠, 胡金明, 刘朝蓬, 李靖, 敖新宇, 雷然. 滇西北剑湖湿地海菜花(*Ottelia acuminata*)群落物种组成及种群分布格局[J]. 湖泊科学, 2017, **29** (3): 687-695 [Li NY, Chen YH, Hu JM, Liu ZP, Li J, Ao XY, Lei R. Species composition and distribution patterns of *Ottelia acuminata* community in Lake Jianhu, northwestern Yunnan [J]. *J Lake Sci*, 2017, **29** (3): 687-695]
- 15 Li ZZ, Samuli Lehtonen, Karina Martins, Andrew W. Gichira, Wu S, Li W, Hu GW, Liu Y, Zou CY, Wang QF, Chen JM. Phylogenomics of the aquatic plant genus *Ottelia* (Hydrocharitaceae): implications for historical biogeography [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2020, **152**: 106939
- 16 Ngarega BK, Jmab C, Saina JK, Mwah E, Jmca B, Zzla B. Mapping the habitat suitability of *Ottelia* species in Africa [J]. *Plant Diver*, 2022, **44** (5): 468-480
- 17 Chen JM, Du ZY, Long ZC, Gichira AW, Wang QF. Molecular divergence among varieties of *Ottelia acuminata* (Hydrocharitaceae) in the Yunnan-Guizhou Plateau [J]. *Aquat Bot*, 2017, **140**: 62-68
- 18 Zzla B, Mxl D, Awgab C, Mria B, Qfwa C, Jmc A. Genetic diversity and population structure of *Ottelia acuminata* var. *jingxiensis*, an endangered endemic aquatic plant from southwest China [J]. *Aquat Bot*, 2019, **152**: 20-26
- 19 李杨, 潘珉, 何锋, 宋任彬, 杜劲松. 不同底质对海菜花叶绿素荧光诱导动力学参数及净光合速率的影响[J]. 生态学报, 2017, **37** (8): 2809-2817 [Li Y, Pan M, He F, Song RB, Du JS. Effects of different substrates on parameters of chlorophyll a fluorescence induction kinetics and net photosynthesis rate of *Ottelia acuminata* (Gagnep.) Dandy [J]. *Acta Ecol Sin*, 2017, **37** (8): 2809-2817]
- 20 Zhang Y, Yin L, Jiang HS, Wei L, Gontero B, Maberly SC. Biochemical and biophysical CO₂ concentrating mechanisms in two species of freshwater macrophyte within the genus *Ottelia* (Hydrocharitaceae) [J]. *Photosynth Res*, 2014, **121** (2): 285-297
- 21 Chu S, Chen Z. Purification efficiency of nitrogen and phosphorus in *Ottelia acuminata* on four kinds of simulated sewage [J]. *Ecol eng*, 2016, **93**: 159-165
- 22 Yin L, Wang C, Chen Y, CaoY, Li W. Cold stratification, light and high seed density enhance the germination of *Ottelia alismoides* [J]. *Aquat Bot*, 2009, **90** (1): 85-88
- 23 翟书华, 侯思名, 刘凌云, 杨晓虹. 中国特有濒危植物海菜花种群生态位研究[J]. 北方园艺, 2018 (4): 133-137 [Zhai SH, Hou SM, Liu LY, Yang XH. Niche study on populations of endangered endemic plants *Ottelia acuminata* in China [J]. *Nort Hortic*, 2018 (4): 133-137]
- 24 Yu LF, Yu D. Responses of the threatened aquatic plant *Ottelia alismoides* to water level fluctuations [J]. *Fund Appl Limnol*, 2009, **174** (4): 295-300
- 25 Li D, Ye B, Hou ZY, Chu ZS, Zheng B. Long-term performance and microbial distribution of a field-scale storing multi-pond constructed wetland with *Ottelia acuminata* for the treatment of non-point source pollution [J]. *J Clean Prod*, 2020, **262**: 121367
- 26 陈书琴, 胡社荣, 储昭升. 洱海低污染水处理湿地中应用海菜花的可行性[J]. 生物学杂志, 2014, **31** (3): 65-68 [Chen SQ, Hu SR, Chu ZS. Feasibility of applying *Ottelia acuminata* (Gagnep.) Dandy to purify slightly-polluted water through constructed wetlands in Erhai Lake [J]. *J Biol*, 2014, **31** (3): 65-68]
- 27 张中原, 周存宇, 曹特, 张霄林, 倪乐意. 底泥和水深对海菜花生长的影响[J]. 长江蔬菜, 2016 (4): 68-70 [Zhang ZY, Zhou CY, Cao T, Zhang XL, Ni LY. Effects of sediments and water depths on growth of *Ottelia acuminata* [J]. *J Changjiang Veg*, 2016 (4): 68-70]
- 28 杨顺益, 唐涛, 蔡庆华, 肖文, 汪兴中, 李凤清, 唐佳. 洱海流域水生生态分区[J]. 生态学杂志, 2012, **31** (7): 1798-1806 [Yang SY, Tang T, Cai QH, Xiao W, Wang XZ, Li FQ, Tang J. Aquatic eco-regionalization of Erhai Lake Basin, Yunnan Province of Southwest China [J]. *Chin J Ecol*, 2012, **31** (7): 1798-1806]
- 29 杨琴, 蒲红梅, 赵学春, 王志伟, 程华, 董瑞, 陈玉连, 金宝成. 3种人工草地不同植被覆盖度实地测量方法比较[J]. 应用与环境生物学报, 2021, **27** (1): 220-227 [Yang Q, Pu HM, Zhao XC, Wang ZW, Cheng H, Dong R, Chen YL, Jin BC. Comparison of different plant cover investigation methods for three artificial grasslands [J]. *Chin J Appl Environ Biol*, 2021, **27** (1): 220-227]
- 30 杨敏文. 快速测定植物叶片叶绿素含量方法的探讨[J]. 光谱实验室, 2002, **19** (4): 478-481 [Yang MW. Study on rapid determination of chlorophyll content of leaves [J]. *Chin J Spectr Lab*, 2002, **19** (4): 478-481]
- 31 王文林, 王国祥, 李强, 潘国权, 马婷. 水体浊度对菹草(*Potamogeton crispus*)幼苗生长发育的影响[J]. 生态学报, 2006 (11): 3586-3593 [Wang WL, Wang GX, Li Q, Pan GQ, Ma T. Influence of water turbidity on growth of the seedlings of *Potamogeton crispus* [J]. *Acta Ecol Sin*, 2006 (11): 3586-3593]
- 32 Fu H, Zhong JY, Yuan GX, Xie P, Guo LG, Zhang XL, Xu J, Li ZQ, Li W, Zhang M, Cao T, Ni LY. Trait-based community assembly of aquatic macrophytes along a water depth gradient in a freshwater lake [J]. *Freshwater Biol*, 2014, **59**: 2462-2471
- 33 Xiao K, D Yu, Wu Z. Differential effects of water depth and sediment type on clonal growth of the submersed macrophyte *Vallisneria natans* [J]. *Hydrobiologia*, 2007, **589** (1): 265-272
- 34 Strand J A, Weisner S E B. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*) [J]. *J Ecol*, 2001, **89** (2): 166-175
- 35 He L, Zhu TS, Wu Y, Li W, Zhang H, Zhang XL, Cao T, Ni LY, Hilt S. Littoral Slope, water depth and alternative response strategies to light attenuation shape the distribution of submerged macrophytes in a Mesotrophic Lake [J]. *Front Plant Sci*, 2019, **10**: 169. doi: 10.3389/fpls.2019.00169
- 36 杨鑫, 张启超, 孙淑云, 陈开宁. 水深对苦草生长及叶片PS II光化学特性的影响 [J]. 应用生态学报, 2014, **25** (6): 1623-1631 [Yang X, Zhang QC, Sun SY, Chen KN. Effects of water depth on the growth of *Vallisneria natans* and photosynthetic system II photochemical characteristics of the leaves [J]. *J Appl Ecol*, 2014, **25** (6): 1623-1631]
- 37 樊恒亮. 沉水植物对不同营养条件和水深梯度的响应研究[D]. 合肥: 安徽理工大学, 2017 [Fan HL. Study on purification of low-polluted water of Erhai Lake by the buffer zone [D]. Hefei: Anhui University of Science & Technology, 2017]
- 38 Maberly SC. Morphological and photosynthetic characteristics of *Potamogeton obtusifolius* from different depths [J]. *J Aquat Plant Manag*, 1993, **31**: 34-34
- 39 Spence DHN, Chrystal J. Photosynthesis and zonation of freshwater macrophytes I. Depth distribution and shade tolerance. *New Phytol*, 1970, **69** (1): 205-215
- 40 徐金英, 陈海梅, 王晓龙. 水深对湿地植物生长和繁殖影响研究进展[J]. 湿地科学, 2016, **14** (5): 725-732 [Xu JY, Chen HM, Wang XL. A review on water depth effect on the growth and reproduction of plants in the wetlands [J]. *Wetl Sci*, 2016, **14** (5): 725-732]
- 41 Zhu G, Li W, Zhang M, Ni L, Wang S. Adaptation of submerged macrophytes to both water depth and flood intensity as revealed by their mechanical resistance [J]. *Hydrobiologia*, 2012, **696** (1): 77-93