

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.30444

刘洋, 付文龙, 操瑜, 李伟. 沉水植物功能性状研究的思考[J]. 植物科学学报, 2017, 35(3): 444~451

Liu Y, Fu WL, Cao Y, Li W. Study on the functional traits of submerged macrophytes[J]. *Plant Science Journal*, 2017, 35(3): 444~451

沉水植物功能性状研究的思考

刘洋^{1,2,3}, 付文龙^{1,2,3}, 操瑜^{1,2*}, 李伟^{1,2*}

(1. 中国科学院武汉植物园, 水生植物生物学实验室, 武汉 430074; 2. 中国科学院武汉植物园, 水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 植物的功能性状是指植物体具有的与生长、存活和繁殖紧密相关的一系列核心植物属性, 这些性状通常有非常重要的生态学意义。目前, 基于植物功能性状的研究已经快速扩展到生态学研究的众多领域。沉水植物是一类与水环境关系密切的生态类群, 对浅水湖泊生态系统的结构和功能有重要的意义。之前对功能性状研究主要集中在陆生木本植物, 尚无对沉水植物(沉水草本)功能性状的综述。本研究根据沉水草本与陆生植物功能性状的差异, 基于陆生植物功能性状研究中的几个重要问题对现有沉水草本植物功能性状的研究进行归纳和梳理。最后对未来沉水植物功能性状的研究方向进行了展望, 提出在当前全球气候变化背景下, 功能性状研究也可用于指导淡水生态系统的修复。

关键词: 沉水植物; 功能性状; 草本; 全球变化

中图分类号: Q948.8

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)03-0444-08

Study on the functional traits of submerged macrophytes

Liu Yang^{1,2,3}, Fu Wen-Long^{1,2,3}, Cao Yu^{1,2*}, Li Wei^{1,2*}

(1. Laboratory of Aquatic Botany, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 2. Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Plant functional traits are a series of core properties closely related to growth, survival, and reproduction, and usually have important ecological significance. Currently, trait-based studies have rapidly expanded to many fields of ecological research. Submerged macrophytes are an ecological group closely related to water and have influential effects on the structure and function of shallow lake ecosystems. Previous research on functional traits has mainly concentrated on terrestrial woody plants, with submerged macrophytes (also a type of grass) rarely reported. In this study, we compared the differences in functional traits between submerged macrophytes and terrestrial plants, and summarized the current research on the functional traits of submerged macrophytes based on several important problems in the study of terrestrial plants. We propose that functional traits can be used to guide the restoration of degraded freshwater ecosystems under the current changing global climate.

Key words: Submersed macrophyte; Functional traits; Herbs; Global climate change

自从植物群落的概念确定以来^[1,2], 基于生态位的现代群落构建理论认为群落的结构和组成取决于环境的过滤作用和生物间相互作用这两个确定性

过程^[3,4]。环境条件如光照和水分等可以像筛子一样将生态学上相同或相似的物种筛选到适宜的环境中, 同时局域群落中相同或相似的物种也发生竞争

收稿日期: 2016-10-31, 退修日期: 2016-12-19。

基金项目: 国家自然科学基金资助项目(31500296, 31670368)。

This work was supported by grants from the National Natural Science Foundation of China (31500296, 3161001060).

作者简介: 刘洋(1993-), 女, 硕士研究生, 研究方向为水生植物功能性状(E-mail: liuyang1025future@163.com)。

* 通讯作者(Authors for correspondence. E-mail: caoyu@wbgcas.cn, liwei@wbgcas.cn)。

排斥,使得局域群落内的物种在生态学上倾向于不同^[4]。植物的功能性状因其具备较强的生态学意义,可以作为群落内比较物种相似性的一种重要工具,在常规基于分类和数量信息的研究手段之外,其已经成为解决当前重要生态学问题的可靠途径^[5,6]。

最早,Westoby^[7]基于具有生态学意义的植物性状,提出可以通过一些可简单测量的指标如比叶面积、成株最大高度和种子质量(leaf-height-seed, LHS)来开展群落内物种差异(或相似性)的比较,LHS功能性状分别指示植物的生长能力(L,如比叶面积)、植物应对外界干扰的能力(H,成株高度,指示干扰后的植物生长潜力)和植物一定距离上扩散、定居、建群的能力(S,如种子大小)。如今,对植物功能性状的研究已涵盖从个体到群落等多个生态学层次,并快速扩展到生态系统学研究的众多领域^[4,8,9]。

关于陆生植物功能性状的研究已有详细报道^[10-13],但前期研究主要集中在陆生木本植物的功能性状,尚无关于沉水植物(沉水草本)功能性状的综述。沉水草本植物的主要生活史阶段均处于水中,不像陆生木本植物常常经受水分胁迫的影响,对其功能性状的研究可能需要与陆生植物区别对待。本研究从沉水植物及其所处的水环境出发,根据沉水草本植物功能性状与陆生植物的差异,基于陆生植物功能性状研究中的几个重要科学问题对现有沉水草本植物功能性状的研究进行归纳和梳理,同时基于沉水草本植物的特性对未来的研究方法和方向进行展望。

1 沉水植物的生态系统功能及其特性

沉水植物是一类与水环境关系密切的生态类群,对浅水湖泊生态系统的结构和功能有重要的意义^[14],被称为生态工程师(ecological engineer)^[15]。经典生态学的研究表明:沉水植物的生长可以移除水体中的营养,有利于降低水体的营养水平^[16,17];沉水植物还可以作为浮游动物的‘避难所’,有助于其躲避鱼类的取食压力^[18],然而这种效应在亚热带地区的湖泊里并不显著^[19];同时温带地区的湖泊中沉水植物可以促进大型滤食者(如某些贝壳等底栖动物)的生长,为大型无脊椎动物提供产卵的场所^[20],而在亚热带湖泊里沉水植物还可以为小

型鱼类提供栖息地,从而影响鱼类的组成^[21];当沉水植物的生物量达到一定阈值时,可以显著降低底泥的再悬浮^[22,23];底泥中沉水植物的根系存在,可以显著影响其中的微生物群落结构,从而影响水体中的反硝化过程^[24-26];同时沉水植物对藻类可能存在他感作用,可能抑制水体的浮游藻类的生长^[27,28]。因此,沉水植物在浅水湖泊中的群落建成和动态决定着湖泊的状态(清水或浊水间的转换^[29]),显著影响湖泊生态系统的功能。

由于水环境本身所固有的物理与化学特性,沉水植物必须面对更加复杂多样的生境条件与选择压力,从而形成了一系列独特的结构、生理、生长与繁殖等特征(表1),加之沉水植物独特的适应与进化历史^[30,31],在研究沉水植物功能性状的生态学意义时需要注意沉水植物环境关系的两个特点:(1)沉水植物生活史过程中通常受到复合胁迫的影响,这种环境关系不同于陆生植物。例如:水分条件通常是陆生植物面临的关键环境胁迫因子^[32],这也是研究陆生植物功能性状时普遍关注的环境条件,由于沉水植物生境特点不会受到水分的胁迫,但却常常同时受到光照、营养、水体无机碳等^[33]众多复合因子的共同作用。即使是水深这一貌似“单一”的水环境梯度也包含着透明度、沉积物特征、氧化还原条件等因子的显著变化。(2)在水生态系统中,沉水植物与其他生物类群如浮游藻类、附着藻类和鱼类等之间的交互作用复杂而强烈,可以通过级联效应显著调控其它生物类群的生物量和群落结构^[29]。水生态系统的初级生产者包括沉水植物、附着藻类(生长在植物表面,底泥等不同底质上)以及浮游藻类。在陆地生态系统中,木本植物在森林、草本植物在草地均是绝对的初级生产力贡献者。而对于水生系统,因水体营养程度的不同,不同初级生产者贡献的生产力有所差异,清水状态时主要以沉水植物和附着藻类为主,但沉水草本植物通常也不是水体初级生产力的绝对主要组分,生长于植物叶片表层的附着藻类也会随着植物的生长累积较大生物量^[34],在富营养后期水体通常会形成浊水稳态,此时初级生产力以浮游藻类为主^[14]。因此随着水体营养的波动,沉水植物可能与其他初级生产者之间存在明显的相互影响,而这种作用可以通过食物链的级联效应延展到其他生物类群。

表1 沉水草本和陆生植物的生长环境和性状特征比较

Table 1 Comparison of habitat and trait characteristics of submerged macrophytes and terrestrial plants

植物性状 Plant traits	生境 Habitat			性状 Traits		
	沉水草本 Submerged herb	陆生草本 Terrestrial herb	陆生木本 Terrestrial woody	沉水草本 Submerged herb	陆生草本 Terrestrial herb	陆生木本 Terrestrial woody
水环境,叶际存在静水边界层,无机碳传输受抑制 ^[33]	大气环境,气体交换快,易失水 ^[36]	大气环境,气体交换快,易失水	叶片薄,表层无蜡质	叶片厚度不一,表面常具蜡质	叶片厚度不一,表面常具蜡质	叶片厚度不一,表面常具蜡质
叶片 Leaf	表面累积较多附着生物,与植物竞争无机碳和可利用光	附着生物较少	附着生物较少(热带雨林植物除外)	适应低光,生长速度慢	无附着植物遮阴,生长速度较快	无附着植物遮阴,生长速度较快
水柱光衰减迅速 ^[33]	高大物种遮阴 ^[36]	上部冠层遮阴	适应低光	分为喜阴和喜阳物种	分为喜阴和喜阳物种	分为喜阴和喜阳物种
水体密度大,对植物冲击大 ^[33]	空气密度小,冲击弱	空气密度小,冲击弱	叶片条形或羽状分裂	叶片形态多样性	叶片形态多样性	叶片形态多样性
茎 Stem	水环境	大气环境	大气环境	传输组织,软,多具有根状茎	支撑和传输组织,较硬,木质素积累,多根状茎 ^[36]	支撑和传输组织,维管束有形成层,木质化
根 Root	水分充足,易变成厌氧环境	水分多变,不易厌氧	水分多变,不易厌氧	以须根为主	以须根为主 ^[36]	常具主根
生活史 Life history			(假)多年生为主,多克隆生长 ^[35]	一年生多年生均有,常具备克隆生长能力	多年生为主,以种子繁殖为主	

注:3种类型内的类群也存在较大变异,本表仅选取典型生境和性状进行对比。

Note: There were significant variations among the three types of taxa, so only typical habitats and traits were selected for comparison.

2 沉水植物的功能性状研究现状

近年来专门针对沉水植物功能性状的研究主要有阐述沿水深梯度沉水植物功能性状的变化趋势以及群落中物种集合机制等^[37-39]。总体上看利用元数据分析(meta-analysis)开展的植物功能性状研究也较少涉及沉水植物,少数包含沉水植物的研究物种数也不超过10种^[36,40],这类研究发现沉水植物的某些功能性状与陆生物种相比较为特别,例如Díaz等^[40]通过整合全世界维管束植物的功能性状(成株长度、树干密度、叶片面积、叶片单位面积质量、叶片氮含量和繁殖体的质量),发现其中多个功能性状中的极值均来自沉水植物如狸藻属(*Utricularia* L.)和狐尾藻属(*Myriophyllum* L.)等。由于直接涉及或提出沉水植物功能性状概念的研究较少,本综述也囊括那些隐含沉水植物功能性状的研究。参考刘晓娟和马克平的研究^[12],本文对沉水植物功能性状研究中的几个重要问题进行了总结。

2.1 研究方法

如前文所述,在陆生植物功能性状的研究中,

常以LHS为基本模式来开展相关研究。基于Grime^[41]提出的竞争-耐胁迫-杂草型(CSR)植物策略,Klimešová等^[36]提出了草本植物功能性状的新思路。植物群落对环境胁迫通常有耐受(地上部分死亡,地下部分再萌发)和逃避(全株死亡,通过种子扩散再生)两种方式,由于森林和草本群落中环境因子胁迫作用有所不同,这两种类型植物群落适应环境的方式也会有所差异。Westoby^[7]对LHS的研究主要考虑了木本植物逃避干扰的能力以及与生长相关的重要功能性状,陆生草本植物在冬季低温或旱季等胁迫条件下其地上部分虽然会受损,但地下繁殖体和地下茎可以再生并快速地进行种群恢复^[42,43],因此这类草本植物群落在垂向生长的选择优势不如水平尺度上的克隆生长。因此对草本植物来说,繁殖体库和克隆生长这两类功能性状对群落构建可能更为重要^[36]。沉水植物与陆生草本不同,水柱中光衰减比空气迅速,植物的生长常受光照限制,因此对其功能性状的研究要有选择地采用陆生木本植物的研究思路,并结合陆生草本植物研究的新思路^[36]。将植物功能性状的指标分

为软性状和硬性状(soft traits and hard traits)^[44]已被广泛接受，其中软性状通常指相对容易快速测量的植物性状，如种子大小和形状等；硬性状指更能准确代表植物对外界环境变化的直接响应，但很难大量测量的一类植物性状，如叶片光合速率等。这两类性状之间通常存在较好的关联。全世界大部分淡水沉水植物的生理学相关研究(如光合作用速率等)通常是在相对一致的条件下测定^[45-48]，这将为沉水植物硬性状的研究带来极大的便利，同时将沉水植物的软性状和硬性状关联起来开展研究，可能产生突破性的成果。

2.2 沉水植物功能性状和生长型及其生态系统功能

水生植物的生态学分类通常有生活型和生长型两种，按照生活型通常可以分为湿生植物、挺水植物、浮叶和漂浮植物以及沉水植物。而生长型的概念由 Rietz^[49]的早期研究衍化而来，经编译^[50]引入国内，生长型是指亲缘上常常无关的一组分类类群通过进化而产生形态上可比的类型，而同一生长型的水生植物往往表现出相似的生态需求与生态功能。许多研究中将沉水植物的生长型粗略分为两类：一类是底层覆盖型(如苦草属 *Vallisneria* spp. Linn.)，另一类是冠层生长型(如光叶眼子菜 *Potamogeton lucens* L.)，两者所形成的水体光衰减显著不同，可以直接影响浮游植物，附着藻类以及无脊椎动物的生长，从而影响生态系统初级生产力的大小和组成^[51,52]。轮藻型的植物通常在水柱下层形成主要生物量，支撑附着藻类、无脊椎动物和底层鱼类的底栖食物链，而冠层型植物通常在水柱中形成主要生物量，支撑浮游藻类、浮游动物和鱼类的食物链^[53]。因此，在浅水湖泊生态系统中，优势沉水植物的生长型不同，其生态系统的群落结构也可能存在巨大差异。生长型的概念可以看作是从植物性状(特别是物理形态)出发进行的组合分类，沉水植物功能性状的研究可以基于生长型研究成果进行拓展和延伸。

2.3 植物功能性状全球分布格局及沿环境梯度的变化规律

陆生植物功能性状在全球尺度上的分布规律已有很多研究，如叶经济谱^[5](leaf economics spectrum)。沉水植物功能性状的全球分布格局目前尚欠缺研究，国内针对青藏高原、云贵高原以

及长江中下游等不同气候带的湖泊群中沉水植物叶片特征(如碳氮含量)的研究已比较充实^[54-56]，但仍缺乏整合和总结。除气候梯度外，水深梯度也是沉水植物功能性状研究的一个重要方向^[36,37]，基于洱海沉水植物的研究表明^[37]，随着水深的增加，沉水植物物种多样性、茎干重、叶片碳氮含量以及功能多样性等显著下降，同时沉水植物的群落结构随水深梯度的变化受到环境筛选(可显著减少性状的变异范围)和生态位分化(可导致性状的特征值分布更均匀)的约束。在水生环境中，植物生长的深度并不是影响植物性状的单一因子，风浪和附着藻类等因子也会协同水深的变化影响植物功能性状的变化^[57]。基于此，需要通过受控中宇宙实验体系单独对水深这个因子展开研究，以对现有的结论进行检验。

2.4 植物功能性状间的关联和平衡以及群落功能性状及群落结构动态变化

物种的功能性状间存在着各种各样的联系，某些功能上相似或经自然筛选后形成的性状常被组合在同一维度内^[58]，而不同纬度间通常存在明显的权衡关系(trade-off)，如 Diaz 等^[59]研究发现在 640 种维管束植物中能快速吸收营养的性状组合和受到保护的储备资源的性状组合之间存在互补的权衡关系。沉水植物研究通常针对受控实验中的植物个体间/内的生长(根、茎和叶)和繁殖(种子和无性繁殖体)的权衡关系^[60-62]，目前尚未见对数据进行整合的研究。

目前基于性状的植物群落结构研究是当前植物群落学研究的热点。Ackerly 等^[63]提出将群落中的植物功能性状分解为 α 分量(如物种性状的差值和共存种的平均值等)和 β 分量(叶片大小，冠层高度等)，这种方法将群落中种群间和种群内的性状予以分解，有机地整合了功能生态学(如梯度分析)和群落生态学(共存理论)，但尚未见用于沉水植物的研究。Shipley 等^[64]将植物性状和群落组成作为参数构建了一种最大熵模型(maximum entropy model)，提出基于群落性状参数的平均值(community-weighted mean, CWM)可以预测群落内各个物种的相对丰度。基于此，Fu 等^[38]对洱海中 126 个样方和 1513 个植物个体的 16 个功能性状进行了分析，发现最大熵模型可以高度准确(99.8%)地预测各个物种的相对丰度。另外，

Baatstrup-Pedersen 等^[65]依据 CWM 分析了欧洲 772 个溪流水生植物功能性状与河流类型、流域农业强度的关系, 结果表明群落功能性状指示了植物群落对可利用光以及光拦截和利用的适应。

2.5 功能性状与系统发育多样性、功能多样性的关系

现有陆生植物功能性状的研究中常将植物间的亲缘关系和功能性状整合在一起, 如 Dan 等^[66]基于 29 个草地实验(> 1500 个实验点和 > 150 个物种) 的植物功能性状和系统发育距离的分析表明, 系统发育多样性(phylogenetic diversity, PD) 可以作为生物多样性的重要组成部分, 而且这类研究可以加强对多尺度上生物区系分布和功能的理解, 还有助于预测物种间相互作用及其对生态系统和进化过程的影响。植物功能多样性可以看作是连接生物多样性和生态系统功能的纽带^[67], 但涉及植物功能多样性的研究仍很少^[68]。有关沉水植物系统发育多样性已有较完整的研究^[69–72], 但将沉水植物功能性状与系统发育多样性、功能多样性进行分析的研究较少, Fu 等^[39]的实验结果表明沉水植物功能多样性可指示植物群落初级生产力大小, 而系统发育多样性(PD) 与群落初级生产力并无显著相关性。

3 沉水植物功能性状研究展望

沉水植物独特的进化历史、生活史特征以及水环境关系为研究其功能性状的生态学意义带来了更大的挑战, 但同时也为众多功能性状研究的热点问题(如局部群落物种共存机制, 功能性状与系统发育的关系, 功能性状对全球气候变化的响应和指示作用等) 提供了合适的对象, 如沉水植物通常分布广泛, 其结构简单、生理与形态可塑性强、生长与繁殖模式复杂多样等特性为植物功能性状的调查分析提供了众多合适的信息源; 沉水植物多次独立的进化历史以及广泛存在的显著趋同适应现象也为研究功能性状的谱系关系提供了不可多得的对象^[73]。因此, 沉水植物功能性状的研究未来可能出现较大理论突破。

在全球气候变化的背景下, 基于功能性状的研究也应该与湖泊生态系统管理紧密结合。在浅水湖泊生态系统中, 通过加强对植物功能性状及其与生态系统功能之间关系的了解, 有助于更好地了解由

于全球气候变化和人类活动干扰湖泊从清水稳态转换成浊水稳态时, 沉水植物群落凋亡和生物多样性丧失的机制, 还可以根据功能性状的指示作用来制定沉水植物群落重建以及退化湖泊修复的规划方案。例如, 欧盟水框架协议中建议使用水生植物的群落格局指示河流系统的营养水平, 但相关研究表明单个物种对水体营养水平的适应性有所差别, 群落的性状特征并不能有效地指示河流的营养状态, 而是与植物所受的可利用光更相关^[65], 因此作者 Baatstrup-Pedersen 对水生植物监测的相关协议提出质疑。未来需要更多的基于沉水植物群落功能性状的研究来指导淡水生态系统的修复工作。

参考文献:

- [1] Clements FE. Nature and structure of the climax [J]. *J Ecol*, 1936, 24: 252–284.
- [2] Tansley AG. British ecology during the past quarter-century: the plant community and the ecosystem [J]. *J Ecol*, 1939, 27(5): 513–530.
- [3] Keddy PA. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology [J]. *J Veg Sci*, 1992, 2(3): 157–164.
- [4] 牛克昌, 刘铎宁, 沈泽昊, 何芳良, 方精云. 部落构建的中性理论和生态位理论 [J]. 生物多样性, 2009, 17(6): 579–593.
- [5] Niu KC, Liu YN, Shen ZH, He FL, Fang JY. Community assembly: the relative importance of neutral theory and niche theory [J]. *Biodiversity Science*, 2009, 17(6): 579–593.
- [6] Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly, DD, Baruch, Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornelissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas M-L, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada N, Poorter H, Poot P, Prior L, Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R. The worldwide leaf economics spectrum [J]. *Nature*, 2004, 428(6985): 821–827.
- [7] Cornwell WK, Ackerly DD. A link between plant traits and abundance: evidence from coastal California woody plants [J]. *J Ecol*, 2010, 98(4): 814–821.
- [8] Westoby M. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme [J]. *Plant Soil*, 1998, 199(199): 213–227.
- [9] Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest [J]. *Science*, 2008, 322: 580–582.
- [10] Kunstler G, Falster D, Coomes DA, Hui F, Kooyman RM,

- Laughlin DC, Poorter L, Vanderwel M, Vieilledent G, Wright SJ, Aiba M, Baraloto C, Caspersen J, Cornelissen JH, Gourlet-Fleury S, Hanewinkel M1, Herault B, Kattge J, Kurokawa H, Onoda Y, Peñuelas J, Poorter H, Uriarte M, Richardson S, Ruiz-Benito P, Sun IF, Ståhl G, Swenson NG33, Thompson J, Westerlund B, Wirth C, Zavala MA, Zeng H1, Zimmerman JK, Zimmermann NE, Westoby M. Plant functional traits have globally consistent effects on competition[J]. *Nature*, 2016, 529: 204–207.
- [10] 孟婷婷, 倪健, 王国宏. 植物功能性状与环境和生态系统功能[J]. *植物生态学报*, 2007, 31(1): 150–165.
- Meng TT, Ni J, Wang GH. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning [J]. *Journal of Plant Ecology*, 2007, 31(1): 150–165.
- [11] 杨冬梅, 章佳佳, 周丹, 钱敏杰, 郑瑶, 金灵妙. 木本植物茎叶功能性状及其关系随环境变化的研究进展[J]. *生态学杂志*, 2012, 31(3): 702–713.
- Yang DM, Zhang JJ, Zhou D, Qian MJ, Zheng Y, Jin LM. Leaf and twig functional traits of woody plants and their relationships with environmental change: A review [J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2012, 31(3): 702–713.
- [12] 刘晓娟, 马克平. 植物功能性状研究进展[J]. *中国科学: 生命科学*, 2015(4): 325–339.
- Liu XJ, Ma KP. Plant functional traits-concepts, applications and future directions [J]. *Scientia Sinica Vitae*, 2015, 45(4): 325–339.
- [13] 雷羚洁, 孔德良, 李晓明, 周振兴, 李国勇. 植物功能性状、功能多样性与生态系统功能: 进展与展望[J]. *生物多样性*, 2016, 24(8): 922–931.
- Lei JI, Kong DL, Li XM, Zhou ZX, Li GY. Plant functional traits, functional diversity, and ecosystem functioning: current knowledge and perspectives[J]. *Biodiversity Science*, 2016, 24(8): 922–931.
- [14] Scheffer M. *Ecology of Shallow Lakes* [M]. Springer Science & Business Media, 1998.
- [15] Yarrow M, Marín VH, Finlayson M, Tironi A, Delgado LE, Fischer F. The ecology of *Egeria densa* Planchón (Liliopsida: Alismatales): a wetland ecosystem engineer? [J]. *Rev Chil Hist Nat*, 2009, 82(2): 299–313.
- [16] Dhote S, Dixit S. Water quality improvement through macrophytes-a review[J]. *Environ Monit Assess*, 2009, 152 (1–4): 149–153.
- [17] Gao J, Zhang W, Xiong Z, Zhang J, MBA FO. Phosphorus removal from water of eutrophic Lake Donghu by five submerged macrophytes[J]. *Desalination*, 2009, 242(1–3): 193–204.
- [18] Perrow MR, Jowitt AJD, Stansfield JH, Phillips GL. The practical importance of the interactions between fish, zooplankton and macrophytes in shallow lake restoration[J]. *Hydrobiologia*, 1999, 395–396: 199–210.
- [19] Sagrario G, Losangeles MD, Balseiro E, Ituarte R, Spivak E. Macrophytes as refuge or risky area for zooplankton: a balance set by littoral predaceous macroinvertebrates[J]. *Freshwater Biol*, 2009, 54(5): 1042–1053.
- [20] Dillon RT. *The Ecology of Freshwater Molluscs* [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [21] Moss B, Kosten S, Meerhoff M, Battarbee RW, Jeppesen E, Mazzeo N, Havens K, Lacerot G, Liu ZW, Meester LD, Paerl H, Scheffer M. Allied attack: climate change and eutrophication[J]. *Inland Waters*, 2011, 1(2): 101–105.
- [22] Barko JW, James WF. Effects of submerged aquatic macrophytes on nutrient dynamics, sedimentation, and resuspension[M]//Jeppesen E, Sondergaard M, Christoffersson K eds. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. New York: Springer, 1998: 197–214.
- [23] Li EH, Li W, Liu GH, Yuan LY. The effect of different submerged macrophyte species and biomass on sediment resuspension in a shallow freshwater lake[J]. *Aquat Bot*, 2008, 88(2): 121–126.
- [24] Reddy KR, Patrick WH, Lindau CW. Nitrification-denitrification at the plant root-sediment interface in wetlands[J]. *Limnol Oceanogra*, 1989, 34(6): 1004–1013.
- [25] Sand-Jensen K, Stokholm H. Oxygen release from roots of submerged aquatic macrophytes[J]. *Oikos*, 1982, 38 (3): 349–354.
- [26] Weisner SEB. Influence of macrophytes on nitrate removal in wetlands[J]. *Ambio A Journal of the Human Environment*, 1994, 23(6): 363–366.
- [27] Körner S, Nicklisch A. Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes [J]. *J. Phys*, 2002, 38(5): 862–871.
- [28] Donk EV, Bund WJVD. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms [J]. *Aquat Bot*, 2002, 72(3–4): 261–274.
- [29] Jeppesen E, Lauridsen TL, Kairesalo T, Perrow MR. Impact of submerged macrophytes on fish-zooplankton interactions in lakes[J]. *Ecological Studies*, 1998, 131: 91–114.
- [30] Cook CDK, Gut BJ, Rix EM, Schneller J, Seitz M. *Water Plants of the World; a manual for the identification of the genera of freshwater macrophytes* [M]. Hague: The Pitman Press, 1974.
- [31] Chambers PA, Lacoul P, Murphy KJ, Thomaz SM. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater[J]. *Hydrobiologia*, 2008, 595(1): 9–26.
- [32] Bennett AC, McDowell NG, Allen CD, Anderson-Teixeira KJ. Larger trees suffer most during drought in forests worldwide[J]. *Nat Plants*, 2015, 1(10): 15139.

- [33] Maberly SC. The fitness of the environments of air and water for photosynthesis, growth, reproduction and dispersal of photoautotrophs: An evolutionary and biogeochemical perspective [J]. *Aquat Bot*, 2014, 118: 4–13.
- [34] Wetzel RA. Comparative study of the primary production of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake [J]. *Int Rev ges Hydro Hydro*, 1964, 49(1): 1–61.
- [35] Li W. Environmental opportunities and constraints in the reproduction and dispersal of aquatic plants [J]. *Aquat Bot*, 2014, 118: 62–70.
- [36] Klimešová J, Tackenberg O, Herben T. Herbs are different: clonal and bud bank traits can matter more than leaf-height-seed traits [J]. *New Phytol*, 2016, 210(1): 13–17.
- [37] Fu H, Zhong J, Yuan G, Ni L, Xie P, Cao T. Functional traits composition predict macrophytes community productivity along a water depth gradient in a freshwater lake [J]. *Ecol Evol*, 2014, 4(9): 1516–1523.
- [38] Fu H, Zhong J, Yuan G, Xie P, Guo L, Zhang X, Xu J, Li Z, Li W, Zhang M, Cao T, Ni L. Trait-based community assembly of aquatic macrophytes along a water depth gradient in a freshwater lake [J]. *Freshwater Biol*, 2014, 59(12): 2462–2471.
- [39] Fu H, Zhong J, Yuan G, Guo C, Qian L, Wei Z, Xu J, Ni L, Xie P, Cao T. Predicting changes in macrophyte community structure from functional traits in a freshwater lake: a test of maximum entropy model [J]. *PLoS One*, 2015, 10(7): e0131630.
- [40] Díaz S, Kattge J, Cornelissen JHC, Wright IJ, Lavorel S, Dray S, Reu B, Kleyer M, Wirth C, Prentice IC, Garnier E, Bönisch G, Westoby M, Poorter H, Reich PB, Moles AT1, Dickie J, Gillison AN, Zanne AE, Cerabolini B, Pierce S, Shipley B, Kirkup D, Casanoves F, Joswig JS, Günther A, Falcuk V, Rüger N, Mahecha MD, Gorné LD. The global spectrum of plant form and function [J]. *Nature*, 2016, 529: 167–171.
- [41] Grime JP. Vegetation classification by reference to strategies [J]. *Nature*, 1974, 250(5461): 26–31.
- [42] Vesk PA. Plant size and resprouting ability: trading tolerance and avoidance of damage? [J]. *J Ecol*, 2006, 94(94): 1027–1034.
- [43] Zanne AE, Tank DC, Cornwell WK, Eastman JM, Smith SA, Fitzjohn RG, McGlinn DJ, O'Meara BC, Moles AT, Reich PB, Royer DL, Soltis DE, Stevens PF, Westoby M, Wright IJ, Aarssen L, Bertin RI, Calaminus A, Govaerts R, Hemmings F, Leishman MR, Oleksyn J, Soltis PS, Swenson NG, Warman L, Beaulieu JM. Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments [J]. *Nature*, 2014, 506(7486): 89–92.
- [44] Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, van der Heijden MGA, Pausas JG, Poorter H. Handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide [J]. *Aust J Bot*, 2003, 51(4): 335–380.
- [45] Maberly SC, Dhn S. Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants [J]. *J Ecol*, 1983, 71(3): 705–724.
- [46] Madsen TV, Sand-Jensen K. Photosynthetic carbon assimilation in aquatic macrophytes [J]. *Aquat Bot*, 1991, 41(1–3): 5–40.
- [47] Keeley JE. CAM photosynthesis in submerged aquatic plants [J]. *Bot Rev*, 1998, 64(2): 121–175.
- [48] Yin L, Li W, Madsen TV, Maberly SC, Bowes G. Photosynthetic inorganic carbon acquisition in 30 freshwater macrophytes [J]. *Aquat Bot*, 2016. in press.
- [49] Rietz GED. The fundamental units of biological taxonomy [J]. *Svensk Bot Tidskr*, 1930, 24: 333–428.
- [50] 李伟, 钟扬. 水生植被研究的理论与方法 [M]. 武汉: 华中师范大学出版社, 1992.
- [51] Li W, Zhong Y. The Theory and Method for the Research of Aquatic Plants [M]. Wuhan: Huazhong Normal University Press, 1992.
- [52] Vis C, Hudon C, Carignan R. Influence of the vertical structure of macrophyte stands on epiphyte community metabolism [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 2006, 63(5): 1014–1026.
- [53] Cano MG, Casco MA, Claps MC. Vertical distribution of epiphyton biomass and diversity in a shallow lake during contrasting ecosystem regimes [J]. *Aquat Bot*, 2013, 110(110): 38–47.
- [54] Blindow I, Hargeby A, Hilt S. Facilitation of clear-water conditions in shallow lakes by macrophytes: differences between charophyte and angiosperm dominance [J]. *Hydrobiologia*, 2014, 737(1): 99–110.
- [55] Xia C, Yu D, Wang Z, Xie D. Stoichiometry patterns of leaf carbon, nitrogen and phosphorous in aquatic macrophytes in eastern China [J]. *Ecol Eng*, 2014, 70(5): 406–413.
- [56] Wang Z, Xia C, Yu D, Wu Z. Low-temperature induced leaf elements accumulation in aquatic macrophytes across Tibetan Plateau [J]. *Ecol Eng*, 2015, 75(6): 1–8.
- [57] Xing W, Wu H, Shi Q, Hao, B, Liu, H, Wang Z, Liu G. Multielement stoichiometry of submerged macrophytes across Yunnan plateau lakes (China) [J]. *Sci Rep*, 2015, 5: 10186.
- [58] Strand JA, Weisner SEB. Morphological plastic responses to water depth and wave exposure in an aquatic plant (*Myriophyllum spicatum*) [J]. *J Ecol*, 2001, 89(2): 166–175.
- [59] Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ. Plant ecological strategies: some leading dimensions of

- variation between species [J]. *Annu Rev Ecol Syst*, 2002, 33(1): 125–159.
- [59] Diaz S, Cabido M. Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes [J]. *Trends Ecol Evol*, 2001, 16(11): 646–655.
- [60] Xiao K, Dan YU, Wang J. Habitat selection in spatially heterogeneous environments: a test of foraging behaviour in the clonal submerged macrophyte *Vallisneria spiralis* [J]. *Freshwater Biol*, 2006, 51(8): 1552–1559.
- [61] Xiao K, Yu D, Xu X, Xiong W. Benefits of clonal integration between interconnected ramets of *Vallisneria spiralis*, in heterogeneous light environments [J]. *Aquat Bot*, 2007, 86(1): 76–82.
- [62] Wolfer SR, Straile D. To share or not to share: clonal integration in a submerged macrophyte in response to light stress [J]. *Hydrobiologia*, 2012, 684(1): 261–269.
- [63] Ackerly DD, Cornwell WK. A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components [J]. *Ecol Lett*, 2007, 10(2): 135–145.
- [64] Shipley B, Laughlin DC, Sonnier G, Sonnier G, Otfinowski R. A strong test of a maximum entropy model of trait-based community assembly [J]. *Ecology*, 2011, 92(2): 507–517.
- [65] Baattrup-Pedersen A, Göthe E, Larsen SE, O'Hare M, Birk S, Riis T, Friberg N. Plant trait characteristics vary with size and eutrophication in European lowland streams [J]. *J Appl Ecol*, 2015, 52(6): 1617–1628.
- [66] Dan FBF, Mirochnick N, Jain M, Palmer MI, Naeem S. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity—ecosystem-function relationships [J]. *Ecolo-*
gy, 2011, 92(8): 1573–1581.
- [67] Schittko C, Hawa M, Wurst S. Using a multi-trait approach to manipulate plant functional diversity in a biodiversity-ecosystem function experiment [J]. *PLoS One*, 2014, 9(6): e99065.
- [68] Petchey OL, Gaston KJ. Functional diversity: back to basics and looking forward [J]. *Ecol Lett*, 2006, 9(6): 741–758.
- [69] Chen LY, Grimm GW, Wang QF, Renner SS. A phylogeny and biogeographic analysis for the Cape-Pondweed family Aponogetonaceae (Alismatales) [J]. *Mol Phylogenet Evol*, 2015, 82: 111–117.
- [70] 张悦恬, 张光富, 李跃, 李玲, 俞立鹏. 长江三角洲地区水生维管植物的多样性 [J]. 植物科学学报, 2012, 30(3): 238–249.
Zhang YT, Zhang GF, Li Y, Li L, Yu LP. Diversity of aquatic vascular plants in Yangtze River [J]. *Plant Science Journal*, 2012, 30(3): 238–249.
- [71] Chen YY, Fan XR, Li Z, Li W, Huang WM. Low level of genetic variation and restricted gene flow in water lily *Nymphaea tetragona* populations from the Amur River [J]. *Aquat Bot*, 2016. doi:10.1016/j.aquabot.2016.10.003
- [72] Chen Y, Li X, Yin L, Cheng YU, Li W. Genetic diversity and migration patterns of the aquatic macrophyte *Potamogeton malaianus* in a potamo-lacustrine system [J]. *Freshwater Biol*, 2009, 54(6): 1178–1188.
- [73] Chen LY, Chen JM, Gituru RW, Wang QF. Generic phylogeny, historical biogeography and character evolution of the cosmopolitan aquatic plant family Hydrocharitaceae [J]. *BMC Evol Biol*, 2012, 12(1): 1–12.

(责任编辑: 张平)