植物学通报 2006, **23** (1): 98~107
Chinese Bulletin of Botany

·专题介绍·

沉水植物川蔓藻的生态学特征及其对环境变化的响应

王卫红 季民*

(天津大学环境科学与工程学院 天津 300072)

摘要 川蔓藻是近海生态系统中重要的初级生产者, 了解它的生态学特征对于河口海岸带的生态修复具有重要意义。本文结合我们在天津滨海湿地生态修复工程中对于川蔓藻的研究成果, 从以下几个方面探讨了川蔓藻的生态学特征及其与环境的关系: 川蔓藻对极端环境因子的适应; 川蔓藻在资源分配上的繁殖策略; 川蔓藻的矿质营养代谢以及对栖息地生物地球化学循环的影响; 川蔓藻种群衰退的原因; 川蔓藻在环境修复中的应用。其中着重讨论了川蔓藻对环境变化的响应, 并结合我们的研究工作展望了它在环境工程与近岸水体修复中的应用潜力。

关键词 川蔓藻, 极端环境因子, 耐盐性, 繁殖策略, 矿质营养代谢, 限制因子, 生态修复

Ecological Characteristics of Submerged Macrophyte *Ruppia maritima* and Its Response to Environmental Changes

Weihong Wang, Min Ji*

(*School of Environmental Science and Engineering, Tianjin University*, Tianjin 300072)

Abstract *Ruppia maritime* is an important elementary producer in the inshore ecosystem. Understanding its ecological characteristics is significant to restoring the degenerated and polluted coastal wetland ecosystems. We integrated a research on *R. maritime* to review and discuss its ecological characteristics from the following aspects: niche and adaptation with extreme environmental factors; propagation strategy in resource allocation; nutrition metabolism and impact on the biogeochemistry process; the reason of *R. maritima* declines in population; and application to environmental restoration. The organism's response to the environment changes greatly, and research into *R. maritime* has potential application in environmental engineering of water restoration.

Key words *Ruppia maritime*, niche, salt-tolerance, propagation strategy, nutrient metabolism, growth-limiting factors, restoration

在所有被子植物中, 只有很小的一部分约60种能够在海洋中进行沉水生活。其中川蔓藻(*Ruppia martima*)正是广泛分布在全世界海岸湿地中的一个典型代表。川蔓藻常被称为“水鬼草”或“沟草”, 是一个四海为家的世界广布种, 分布在北纬69°至南纬55°, 海拔高度在3 800 m以下的所有大陆和一些海岛(Verhoeven, 1980a)。川蔓藻主要生长在永久或临时被水淹没的中等盐度到高盐海岸湿地中, 如河口、小海湾、泻湖、晒盐池、盐沼水沟以及受潮汐影响的河流; 但是有的种也生长在内陆淡水、高盐沼泽和湖泊湿地中(Kantrud,

收稿日期: 2005-05-26; **接受日期**: 2005-09-29
基金项目: 国家863攻关课题“天津市滨海新区水环境质量改善技术与综合示范”(2003AA601030)
* **通讯作者** Author for correspondence. E-mail: jimin@tju.edu.cn

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-093

1991)。关于川蔓藻在植物分类学中的地位, 国内外学者有多种观点(颜素珠, 1983; Kantrud, 1991; 孙坤, 2002)。有的学者将其放在眼子菜科, 有的将其归在Zosteraceae科, 有的认为应该是川蔓藻科。环境引起的川蔓藻形态学上的变化可能是造成分类不一致的主要原因(Hammer and Heseltine, 1988)。我国学者对花粉形态的研究结果支持将川蔓藻科作为眼子菜科的近缘科处理的系统学观点(孙坤, 2002)。川蔓藻科仅有川蔓藻属(*Ruppia*)1 属, 含 *Ruppia martima*、*Ruppia cirrhosa* 和 *Ruppia occidentalis* 3 个种。目前也有报道在全世界还发现 9 个变种①。

川蔓藻通常在沿海或咸水湖中较浅的水域形成广大的群落, 是越冬食草候鸟和底栖无脊椎动物重要的食物资源, 也是许多洄游鱼类栖息产卵抚育幼苗的场所。川蔓藻能够显著地改变河口海岸带栖息地的水质和沉积物的生物地球化学循环; 是近海生态系统中重要的初级生产力(Kantrud, 1991)。近几十年来, 由于许多人为因素的干扰, 如向海水(其生境)中释放的悬浮颗粒物质和可溶性营养物质的增多, 川蔓藻植被大量减少, 其种群分布范围日益缩小。由于川蔓藻在其生态系统中的重要作用, 国外生态学家与环境科学家对影响其生存和生长的许多限制因素(如光、盐度、温度和营养条件等)进行了广泛的研究(Koch and Seeliger, 1988; Pulich, 1989; Burkholder et al., 1994; Wu and Guo, 2002; Jensen et al., 2004), 希望能够找出其种群衰退的主要原因并最终使之恢复原有的分布。

川蔓藻在我国的分布十分广泛, 在山东、河北、天津以及辽宁沿海滩涂的水体中均可见到。我国南海的广东、广西和海南 3 省区以及香港的主要海草场中也都有分布(颜素珠, 1983)。许多内陆盐湖中也分布有川蔓藻, 如干旱半干旱地区的各种类型水体尤其是静水中较多(青海湖中其为优势种), 在流动水体中亦能生存(如额尔齐斯河流域)。近年来随着我国沿海经济发展带来的环境污染与破坏日益加剧, 近岸水体中的川蔓藻种群处于严重衰退之中, 因此深入了解我国的川蔓藻对河口海岸带的生态修复具有重要意义。鉴于目前国内对于川蔓藻的研究资料较少, 本文结合我们在天津滨海湿地生态修复工程中对于川蔓藻的研究成果, 从5个方面探讨了川蔓藻的生态学特征及其与环境的关系: 川蔓藻对极端环境因子的适应; 川蔓藻在资源分配上的繁殖策略; 川蔓藻的矿质营养代谢以及对栖息地生物地球化学循环的影响; 川蔓藻衰退的原因; 川蔓藻在环境修复中的应用。

1 川蔓藻对极端环境因子的适应

川蔓藻是高等显花植物, 具有完整的根茎叶系统, 其呈水平方向生长的地下茎的节上生有环状排列的根。叶子呈带状, 细长而柔软, 叶表没有或仅有很薄的角质层。其叶表没有气孔, 叶片是对无机碳和其他营养元素吸收的主要部位。川蔓藻在水中的分布深度与其生长的底质颗粒大小密切相关, 当底质中有较高的氧和较低的硫化氢时生长较好。

川蔓藻比其他任何沉水被子植物都具有更广泛的盐度容忍性(Brock, 1979)。尽管常常发现川蔓藻与其他海草生长在同一栖息地, 但它并不是真正的海洋植物, 它被认为是一个具有显著耐盐性的淡水植物种(Zieman, 1982)。Joanen 和Glasgow (1965)发现在美国的路易斯安那州水体盐度为3.7到 33.4 g·L^{-1}中生长的川蔓藻没有什么差别。Geddes 等(1981)报道在澳大利亚西部的一个浅水湖中生长的川蔓藻能在全盐量(total dissolved solid, TDS)为3.7～78.3 g·L^{-1} 的水体中存活, 当TDS为81.7～142.0 g·L^{-1}时种子仍有活力。我们在天津滨海盐田中采集的川蔓藻在室内用蒸馏水和人工海水培养观察, 发现它也能在盐度为 0～35 g·L^{-1} 范围内生长。Thursby (1984a)用液体介质培养川蔓藻发现, 无

① http: //www.sms.si.edu/irlspec/Ruppia_maritima

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-093

论是天然海水还是人工海水, 当盐度为10 g·L^{-1}时它的生长量最大, 同时在这个盐度下川蔓藻的种子约6周开始发芽。尽管川蔓藻能够生长在较广的盐度范围内, 但是盐度的频繁波动会显著降低川蔓藻的生长速率, 限制它在栖息地的生长和分布(Megan, 2003)。

川蔓藻对水体温度的适应表现出耐低温, 而高温不利于它的生长。例如在北美洲生长的一年生的川蔓藻一般在温度为10～33℃完成它的生活史, 15～20℃最适宜种子萌发, 15～25℃最适合幼苗生长(Richardson, 1980)。温度超过30℃会限制或有害于川蔓藻的生长(Verhoeven, 1979)。Anderson (1966)研究表明, 当温度超过40℃ 30分钟时川蔓藻的细胞死亡, 超过45℃ 15分钟它的皮层中通气组织被破坏。我们发现在天津滨海一个人工河道中生长的川蔓藻较耐寒, 在水温0～4℃的条件下也能生存, 但在夏季水温超过35℃时, 浅水处生长的川蔓藻便开始出现腐烂, 影响了河道水质。

川蔓藻还具有广泛的碱度容忍性, 它能在pH为6.0～10.4之间的水体中生存(Joanen and Glasgow, 1965; Verhoeven, 1979), 在pH为7.0～8.0时有较高的繁殖力(Neely, 1958)。

川蔓藻通常生长在水下0～4.5 m之处, 如咸水海湾中它常常分布在水深2～4 m处, 但在水深0.4～1.3 m之间有较大的密度。Joanen 和 Glasgow (1965)发现在野外川蔓藻在水深为0.6 m处生物量最大, 实验室最适条件下则是在水深0.4 m处。川蔓藻在水中的分布深度与底质颗粒大小密切相关, 底质为粘性较大的淤泥时, 它的生长深度在1.5 m以下, 而沙质沉积物则可以超过2 m深。Orth 和 Moore(1988)认为川蔓藻的深度分布是对风浪扰动引起水体混浊的适应。川蔓藻的营养体也表现出对水深的适应, 如在深水处的川蔓藻的茎向上伸且节间较长, 而浅水体生长的茎则分叉匍匐栖息且茎节间较短(Richardson, 1980)。我们调查发现生长在天津滨海一个人工河道中的川蔓藻的营养体在河道边0.4 m和河道水深1.3 m处也明显地具有上述特征。

综上所述, 川蔓藻对于盐度和碱度的较强适应性, 可能使它成为那些生境严重破碎引起盐度剧烈变化的海岸湿地恢复与重建的先锋植物。

2 川蔓藻在资源分配上的繁殖策略

川蔓藻对于环境变化的响应以及在资源分配中的权衡表现出多样性的繁殖策略。通常一年生的川蔓藻依靠高的结实率增加它在栖息地短暂一生的繁殖机会。川蔓藻在春天开始发芽, 生长约5～6周后在水下产生花芽, 花小, 两性。它的花在膜质鞘中发育生长, 1～2周后花梗迅速伸长将花穗顶出膜质鞘, 花粉囊破裂释放花粉, 在水下借助气泡获得授粉机会, 通常8个雌蕊的大多数在花药爆开时直接落在柱头上授粉。由于川蔓藻的雄蕊和雌蕊在形态学上的进化产生高效率的自我授粉(Lacroix and Kemp, 1997), 约2周后产生大量的深褐色或黑色小核果, 即川蔓藻的种子。在沉积物中的种子可保留3年以上仍具有活力(Verhoeven, 1979)。McMillan (1985)发现在美国得克萨斯州的一个泻湖中1 m^{2}最大密度的川蔓藻小核果为4 110个, 但是没有资料统计过在一个生长季节里一株川蔓藻能产生多少种子。盐度可能控制着果实的大小和形状, 在初夏产生的果实比那些在早秋产生的果实表皮厚。生长有种子的花梗的形态在盐度较大的浅水中较短和直, 而生长于较深的淡水中的则长而卷曲。

沉积物和水体的化学性质影响种子的分布深度。大多数种子分布在沉积物中5 cm之上, 当种子被埋在10 cm以下时, 自然条件下可能不会发芽。在潮湿的土壤中一般种子不能发芽, 在室内条件下水深达到4 cm, 在室外水深达到5～10 cm时, 川蔓藻的种子才能萌发(Koch and Seeliger, 1988)。种子的繁殖效率与温度密切相关。欧洲分布的川蔓藻, 当水体温度超过

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-093

10～15℃约10天时, 种子开始萌发, 干燥和2个月的4℃低温储藏能增加萌发率(Kadlec and Smith, 1984)。通常分布于北美的川蔓藻在水温15～30℃时8～30天萌发, 那些受干旱影响的种子萌发所用时间可能长一些。对采自气候温和地带的川蔓藻种子所作的萌发与生长试验研究表明, 这种植物确实具有较强的环境适应能力①。那些在约16℃较低温度下萌发的川蔓藻从开花到结果仅仅需要8周左右的时间(Harrison, 1982), 而在约28℃较高温度下则需要5个月的时间才能结果(van Vierssen et al., 1984)。盐度对于川蔓藻的繁殖率有显著的影响, 当盐度在0.35 ~3.5 ppt之间种子的萌发率较高。水中的溶解氧对于萌发率也有显著的影响, 经干燥储藏的种子比直接采自水体中的种子萌发率高①。

一年生的川蔓藻是对一些极端环境如干旱, 盐度的急剧增加以及其他极端因子出现的适应, 多年生的川蔓藻则往往生活在较深的水域以及相对稳定的环境中(Richardson, 1980; Bigley and Harrison, 1986)。多年生的川蔓藻个体常常长得较高, 叶子较宽, 产生极少的有性繁殖体, 有较长的花梗以便在水体表面完成授粉, 有大量强壮的根系统以便植株体能越冬(Verhoeven, 1979)。川蔓藻的地下生物量(根、根状茎和根毛)几乎都分布在水底沉积物的10 cm深处之上, 而且几乎90%的生物量是分布在5 cm之上。气候温和的河口湾生长的多年生川蔓藻的地下生物量在其生长高峰时达到总植株生物量的76%。

以植株体越冬的多年生川蔓藻的根状茎的迅速生长几乎与小核果萌发同时开始。多年生的川蔓藻一般通过它数量极大的根状茎进行无性繁殖。川蔓藻的地下植株体主要是根状茎, 它通常位于地下几毫米处, 与地上纤细的垂直茎在解剖结构上相似但是含有大量的淀粉。一个单株川蔓藻在根状茎上有2～15个生根的节点(Bigley and Harrison, 1986), 根茎在地下平卧横走, 不管是在水面漂浮, 或是在水中, 在底部平卧, 匍匐, 甚至在泥中穿行, 每一个节上都能生根长出新植株。根状茎的迅速繁殖与小核果的萌发可能都受温度的控制。在适宜的气候下川蔓藻的无性繁殖在7月或8月达到最大(Brock, 1983)。

总之, 川蔓藻多样的繁殖策略使其生产力高, 生长迅速并优先占领原始基底, 具有了较多的存活选择机会。这些特征有利于对它在退化的水体中进行恢复与重建。

3 川蔓藻的矿质营养代谢以及对栖息地生物地球化学循环的影响

许多研究表明沉水植被的存在能够显著地改变栖息地的质量和沉积物的生物地球化学循环,影响水体和底质的氧化作用、pH和无机碳形态等。川蔓藻能有效地提高水体的氧化程度, 它的根释放氧气的速率是2～3 $\mu g \cdot mg^{-1} DW^{-1} \cdot h^{-1}$, 能扩散到根周围沉淀物里的0.75~1.25 mm的半径的区域内(Thursby, 1984b)。根际氧化区的形成减少了底质磷通过形成铁—磷结合物的方式从底质流失到水层中。我们调查了生长有川蔓藻的天津滨海一个人工河道中的溶解氧DO的日变化, 发现DO值在一天中始终处于过饱和状态(水温27℃), 在中午12:00～14:00达到最大16.47 $mg \cdot L^{-1}$。

川蔓藻对水体中无机碳和pH的影响强烈, 它能够有效地利用水体中的HCO_3^-离子作为碳源(Woodhead and Bird, 1998)。它通过光合作用合成有机物和形成碳酸盐沉积提取水中的无机碳。当pH为7.0～7.5时, 川蔓藻的光合作用效率最大, 在pH为7.5～9.0时, 川蔓藻仍能进行光合作用, 但是当pH为10.2时则光合作用迅速下降到零。

川蔓藻进行光合作用产生的次生代谢产物

① **Regina, M.A.** (2003). Influence of selected environmental stimuli and storage methods on thegermination of wigeongrass (*Ruppia maritima* L.) seeds from Cedar Bayou Qalveston Bay Area.Texas. M.S thesis, Texas University.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-093

表 1 川蔓藻栖息地的水质和底质沉积物的化学特征*

Table 1 Chemical characteristics of natural water inhabited and bottom sediments by *Ruppia maritime*

化学特性	自然水体中 (参考文献)	沉积物中 (参考文献)
pH	6.0 - 10.4 (Joaneng, 1965;Verhoeven, 1979)	3.1 - 8.8(Flowers, 1934; Wilkinson, 1970)
CO_2	0.0 - 12.0 mg·L^{-1} (Chamberlain, 1960)	
Total N	0.6 - 14.0 mg·L^{-1} (Davis, 1978)	1.8 - 4.7 mg·g^{-1} (Neel et al., 1973)
NO_2-N	0.0 - 0.17 mg·L^{-1} (Neel et al.,1973)	
NO_3-N	0.0 - 7.1 mg·L^{-1} (Thursby, 1984b)	0.022 - 1.1 mg·L^{-1} (Conover and Gough, 1966)
P dissolved	0.0 - 1 200 mg·L^{-1} (Robarts, 1976)	13.2 - 20.5 mg·kg^{-1}(Neel et al., 1973)
PO_4-P	0.06 - 4.94 mg·L^{-1} (Orth,1982; vanVierssen, 1982b)	0.03 - 300 μg·L^{-1}(Conover and Gough, 1966)
K	6.0 - 2 300 mg·L^{-1} (Haag and Noton, 1981b)	32 - 611 mg·L^{-1} ①
Total P		270 - 320 mg·kg^{-1} (Neel et al., 1973)

*Reference: 8-U.S. Geol. Surv., unpubl. data., Eastern Stump Lake, Nelson County, North Dakota, May-October 1976-1979.

与死亡分解产物中有些化学物质对栖息地的浮游植物生长影响较大。如 Dellagreca(2001)从川蔓藻中提取出 7种萜类和2种多羟基的甾醇类物质, 它们具有显著的抗藻效应。表 1 总结了一些文献给出的在川蔓藻栖息地的水质和底质沉积物的化学物质含量。

川蔓藻的根和营养体都有吸收矿质营养的能力, 但根茎叶对营养元素的选择有所不同。川蔓藻的叶子表皮细胞通过渗透调节来选择阴离子或阳离子。Pulich (1989)认为叶子是川蔓藻的营养库, 水体中的营养盐通过叶子被利用。Thursby 和 Harlin (1984)的培养试验表明川蔓藻的叶子和根吸收氨氮和磷, 而且营养盐主要从根到生长芽的节点进行转移, 当根部有氨氮供给时, 对硝酸盐的吸收可以忽略。一个用流动营养液培养川蔓藻的研究发现它的根利用氨氮的速率是硝酸盐氮的 9 倍(Woodhead and Bird 1998)。川蔓藻对氨氮比硝酸盐氮具有吸收优先性。2004 年 4 月～10 月我们研究了天津滨海一个再生水人工河道中生长的川蔓藻, 发现它具有快速吸收水体中磷酸盐和氨氮的特点。

川蔓藻的生长主要依赖于无机营养盐。较低浓度的无机氮和磷通过沉积物供给时, 川蔓藻的根状茎系统有较短的节和大量的根以及较高的叶生产量; 而供给有机营养盐时, 川蔓藻的地下生物量明显减少, 茎节间伸长, 叶的产量下降(Pulich, 1989)。Pulich(1989)在同样的实验中发现供给无机营养盐对海草二药藻(*Halodule wrightii*)生长无效, 它生长旺盛需要有机氮。大量的研究都指出川蔓藻地上部分中营养盐的浓度高于地下部分, 在秋天根部的磷浓度稍超过地上叶子中的含量(van Vierssen, 1982b; Pulich, 1989)。Lukatelich等(1987)报道一个澳大利亚河口湾在控制川蔓藻的生长中磷似乎比氮更重要。

川蔓藻组织营养积累量可能随水体营养的增加而上升。富营养化造成了川蔓藻过量吸收水体营养。我们发现在富含无机营养盐的再生水中生长的川蔓藻1 g烘干的叶组织里磷的含量能达到 0.96%。而 Thursby (1984)认为川蔓藻在适宜条件下生长对营养盐的最小需求是烘干的叶组织中氮的含量为2.5%～3.0%, 磷的含量只有0.25%～0.35%。Verhoeven (1979)发现川蔓藻体内钾和镁的含量与这些元素在环境中的浓度无关, 但钠和钙则相反。van Vierssen (1982b)的研究认为 Na、Ca、Mg 和 Fe 在川蔓藻地上和地下部分的浓度没有什么差异。

通常川蔓藻的干物质约占鲜重的 10%～17.47%, 叶子含量约占干重的15.8%, 根系统约占干重的 11.5%。1 g 干重的川蔓藻能释放 13.4～15.1 kJ的热量(Paulus, 1982)。Walsh 和

① **Swiderek, P.K.** (1982). Gulf Coast muskgrass and widgeongrass in brackish impoundments. M.S.thesis, University of Georgia, Athens.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-093

表 2 川蔓藻整株或地上部分所含元素组成

Table 2 Elemental composition of whole plants or aboveground vegetation of *Ruppia maritima*

元素	单位	范围或单一观察值	参考文献
K	%	0.85 - 4.59	Walsh and Grow, 1972; van Vierssen, 1982b
Ca	%	0.28 - 2.45	Verhoeven, 1979; van Vierssen, 1982b
Na	%	0.35 - 3.38	Verhoeven, 1979; van Vierssen,1982b
Mg	%	0.44 - 1.27	Walsh and Grow, 1972; Getsinger, 1982
Fe	%	0.04 - 0.18	Walsh and Grow, 1972; van Vierssen, 1982b
Mn	%	0.002 - 0.62	Walsh and Grow, 1972; van Vierssen, 1982b
Cu	$\mu g \cdot g^{-1} \cdot DW^{-1}$	7.3 6.1	① Michael and Lewis, 2004
Zn	$\mu g \cdot g^{-1} \cdot DW^{-1}$	10.0 - 30.0, 36.9	Walsh and Grow, 1972; Michael, 2004
Ni	$\mu g \cdot g^{-1} \cdot DW^{-1}$	2.17 1.7	① Michael and Lewis, 2004
N	%	1.37 - 2.94	van Vierssen, 1982b; Twilley, 1986
P	%	0.12 - 1.02	Getsinger, 1982; van Vierssen, 1982b
C	%	32.7	Twilley et al., 1986
Ba	$\mu g \cdot g^{-1}$	9.1	①
B	$\mu g \cdot g^{-1}$	265.1	①
AI	%	0.64	①
Cd	$\mu g \cdot g^{-1} \cdot DW^{-1}$	0.5 0.4	① Michael and Lewis, 2004
Co	$\mu g \cdot g^{-1} \cdot DW^{-1}$	34.6	①
Cr	$\mu g \cdot g^{-1}$	2.6 4.8	① Michael and Lewis, 2004
Sr	$\mu g \cdot g^{-1} \cdot DW^{-1}$	80.16	①
Se	$\mu g \cdot g^{-1} \cdot DW^{-1}$	200	Schuler et al., 1990
As	$\mu g \cdot g^{-1} \cdot DW^{-1}$	6.0	Michael and Lewis, 2004
Hg	$\mu g \cdot g^{-1} \cdot DW^{-1}$	21.0	Michael and Lewis, 2004

Grow(1972)测量了叶子和根状茎的年平均热量值分别为18.6和17.8 $kJ \cdot g^{-1} \cdot DW^{-1}$。川蔓藻干重中蛋白质含量变化从5.2 %到21.9%。叶子和根状茎的年平均蛋白质含量占干重的23.2%和20.0%, 碳水化合物约占27.0% 和63.6%。表2列出了川蔓藻整个植株或地上部分含有的各种元素及其含量。值得注意的是, 川蔓藻对于某些重金属具有富集作用如 Se、Pb 和 B 等。目前研究较多的是一些人工湿地中重金属锡和有机锡类化合物在川蔓藻组织中的积累以及由此造成的对河口和海岸食物链的危害(Wu and Guo, 2002, Jensen et al., 2004)。

综上所述, 川蔓藻对于无机营养盐的利用方式以及对水体中某些重金属的富集使它具有修复富营养化水体的潜力。

4 川蔓藻种群衰退的原因

近几十年来, 在世界范围内川蔓藻从其先前的生境中衰退与消失的现象得到了大量的记载, 人们做了许多的研究工作希望能够找到这种趋势的主要原因, 是自身原因造成的还是由于环境的改变造成的。许多的移栽实验表明: 除了自然风暴引起的水体浊度增加限制了川蔓藻的生长外, 主要是环境污染与栖息地生境的破碎化的造成了川蔓藻对环境的不适应, 从而引起川蔓藻种群的衰退。

首先, 人类活动将工业污染物和农田灌溉排水输入川蔓藻的栖息地, 营养盐的大量输入使

① **Swiderek, P.K.** (1982). Gulf Coast muskgrass and widgeongrass in brackish impoundments. M.S.thesis, University of Georgia, Athens.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-093

水体浮游植物和附生植物大量生长, 透明度下降, 限制了川蔓藻的光合作用效率。川蔓藻被认为是“高光”植物(Evans et al., 1986)。我们曾在实验室测试了生长在天津滨海一个河道中川蔓藻的光补偿点高于其他 4 种沉水植物。川蔓藻有相对较高的叶绿素a与叶绿素b比率, 不能适应在较低的光照环境中生长(Evans et al., 1986)。植物在这种环境下可能遭受较早衰老并且减少向繁殖组织的能量供给(da Silva, 2001)。另外流入川蔓藻栖息地的污染物为有机营养盐时, 与川蔓藻混生的*Halodule wrightii*种群将取代川蔓藻种群(Brewer and Grace, 1990)。

其次, 人类对大气污染引起的全球气候变暖, 在两个方面影响了川蔓藻的生长。一方面, 海平面上升以及流向河口的淡水资源匮乏, 使滨海湿地中水体盐度剧烈变化。尽管有报道川蔓藻能在盐度 0～70 ppt 范围内存活(Kantrud, 1991), 但是大量的野外观察发现盐度在短时间内的剧烈变化可能是川蔓藻致死的重要因素(Brewer and Grace, 1990; Flynn et al., 1995; Howard and Mendelssohn, 2000)。Megan 等 (2003)研究了盐度改变对于川蔓藻生长速率的影响, 表明脉冲式的盐度变化明显限制川蔓藻的生长。因此, 自然或人为因素引起的盐度剧烈变化可能使分布在河口到海洋这段生境的川蔓藻衰退消失(Murphy et al., 2003)。另一方面, 盐度的变化也影响到川蔓藻种群与其他沉水植物种群的竞争。比川蔓藻耐盐性差的篦齿眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)可能在较高的环境压力(如低盐, 富营养)下取代川蔓藻(van Wijk et al., 1988)。

另外, 温度对于川蔓藻的生长和分布也有强烈的影响。这是因为温度升高有利于浮游植物和附生植物迅速生长, 以致于在水体表层和川蔓藻植株体上形成较厚的藻垫层, 从而影响光照和营养盐的利用而限制川蔓藻的生长。Mahaffy (1987)观察记录了美国特拉华州一个湿地6种藻类在盛夏大量繁殖使川蔓藻的生长急剧减少。温度的变化明显影响了川蔓藻种群的竞争能力。Anderson (1969)曾观察到当较热的污水流入川蔓藻和穿叶眼子菜(*Potamogeton perfoliatusv*)混生的一个栖息地使水温达到 35 °C时, 穿叶眼子菜种群逐渐取代川蔓藻种群。Jagels 和Barnabas (1989)认为高温和剧烈的盐度变化能使叶子变白并死亡, 这是因为增加了渗透调节需要的额外的能量的缘故。

5 川蔓藻在环境修复中的应用

大量的生态学研究已经表明川蔓藻对于环境具有极其重要的价值(Kantrud, 1991)。一方面它是水体生物多样性赖以维持的基础。它通过有效增加空间生态位, 抑制生物性和非生物性悬浮物, 改善水下光照和溶氧条件, 为形成复杂的食物链提供了食物、场所和其他必需条件; 也间接支持了肉食和碎食食物链。川蔓藻还为许多种类动物提供了重要的栖息地和隐蔽保护场所, 还有抗波浪与潮的能力, 是保护海岸的天然卫士。另一方面川蔓藻具有较好的净化水体的功能(Burkholder et al., 1994)。它通过与浮游藻类争夺水体营养盐、光照以及释放某些次生代谢产物来有效抑制藻类的过量生长, 从而提高水体的透明度。川蔓藻的衰败与消亡, 有时导致水体中与水草相克的浮游藻类大量繁殖, 使浮游动物、底栖动物乃至鱼类等水生动物群落结构趋于简单化和小型化, 使得系统的生物多样性指数降低。因此在富营养化日益严重的河口海岸带恢复与重建川蔓藻具有重要的意义。

目前国外对于川蔓藻种群的恢复主要通过改善它的生存限制因子(透明度和光补偿点), 如控制来自农业和工业的污染物流入栖息地, 通过种子或营养体在原栖息地直接恢复。开始于1983年的美国Chesapeake Bay生态修复计划已经成功地将川蔓藻种群在原栖息地恢复, 明显地改善了海湾的水体质量。尽管川蔓藻被认为

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-093

在其严格定义的生态位置之外几乎没有竞争能力,但许多研究表明川蔓藻在富营养化的水体中具有竞争优势。它比大叶藻更能耐受高的营养盐的胁迫,因此Burkholder(1994)提出在富含有硝酸盐的水体中且大叶藻草场消失的栖息地可以通过移植川蔓藻和二药藻属植物(*Halodule wrightii*)重建海草场。目前在大叶藻种群消失的水域移植川蔓藻来恢复和维持海草场的生态功能已成为海岸生态管理的有效策略。

我国对海草的调查与研究工作很少,对于川蔓藻以及其他海草资源的地理分布、种类数量、密度、生产力、生物多样性、生境多样性、生态价值和经济价值等情况的了解极少。近年来海岸资源调查结果表明,由于滨海城市经济迅速发展带来的河口海岸带的环境污染日益严重,我国华南地区的海草场的生态环境受到明显的威胁,渤海湾的大面积的海草场已严重衰退,因此迫切需要我们去了解我国海岸湿地生态系统中的植物资源和它们对于污染环境的适应与改变,并进行生态修复。2004 年 4 月,我们在承担的一个国家863课题的示范工程研究中发现,川蔓藻是我国天津滨海滩涂湿地发生次生演替的先锋植物,并首次将川蔓藻用于以再生水为水源的滨海河道生态修复工程中(王卫红等, 2005)。一年多的小试和中试研究结果表明,川蔓藻能够在营养盐含量较高的再生水体中生长和繁殖,而且对于再生水体中无机营养盐的去除效果极好。2004 年 4 月～10 月现场中试监测显示,它对于河道再生水体中的磷酸盐的去除率可达到 90%～94%, 氨氮的去除率达到 92%～98%以上,硝酸盐氮的去除率能达到50%左右。再生水河道水体中叶绿素a与川蔓藻的生物量呈显著的线性负相关。说明川蔓藻种群能够用于含盐量较高的滨海再生水的富营养化控制。

目前国外对于川蔓藻的研究主要集中在两个方面,其一是对形态解剖结构、生活史、繁殖策略以及矿质营养代谢的研究。其二是对与其附生的动植物之间的互生关系、与其共生的种群之间的竞争关系、与栖息地的矿质元素的关系以及限制其生长的环境和生态因子等的研究。而关于川蔓藻对污染物的生态敏感度、对污染物的净化作用与净化机理的研究以及污染物对于川蔓藻的繁殖和发育影响的研究却极少。早在 1984 年 Thursby 通过无沉积物培养川蔓藻的试验研究指出:对于沉水维管束植物的研究,川蔓藻具有成为实验室模式植物的潜力。因此,探索和完善实验室培养方法,使之成为一种像拟南芥一样的实验室模式植物,以便对其吸收和降解污染物的能力与机理进行进一步的系统化研究,这对于川蔓藻种群在河口海岸带湿地的保护与恢复,以及它在环境修复中的广泛应用具有重要理论价值和实际意义。

参考文献

孙坤, 马瑞君 (2002). **川蔓藻科植物的花粉形态研究. 西北师范大学学报(自然科学版) 38,** 58-61.

颜素珠 (1983) 《**中国水生植物图谱**》. (**北京: 科学出版社**), pp. 206-207.

王卫红, 季民, 薛玉伟, 张志扬, 唐运平 (2005). **川蔓藻对滨海城市再生水的净化作用. 农业环境科学学报 24**, 775-779.

Anderson, R.R. (1969). Temperature and rooted aquatic plants. Chesapeake. Science **10,** 157-164.

Bigley, R.E., and Harrison, P.G. (1986). Shoot demography and morphology of *Zostera japonica* and *Ruppia maritima* from British Columbia, Canada. Aquat. Bot. **24,** 69-82.

Brewer, J.S., and Grace, J.B. (1990). Plant community structure in an oligohaline tidal marsh. Vegetatio **90,** 93-107.

Brock, M.A. (1979). Accumulation of proline in a submerged aquatic halophyte, *Ruppia* L. Oecologia **51,** 217-219.

Brock, M.A. (1983). Reproductive allocation in annual and perennial species of the submerged aquatic halophyte *Ruppia*. J. Ecol. **71,** 811-828.

Burkholder, J.M., Glasgow, H.B. Jr., and Cooke, J.E. (1994). Comparative effects of water-column nitrate enrichment on eelgrass Zostera marina, shoalgrass Halodule wrightii, and widgeongrass Ruppia

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-093

maritima. Mar. Ecol. Prog. Ser. **105,** 121-138.

Chamberlain, V.J. (1960). Salt marshes and salt deserts of the world. (New York: Interscience Publisher), pp. 392-392.

Conover, J.T., and Gough, E. (1966). Seasonal growth of benthic marine plants as related to environmental factors in an estuary. Publ. Inst. Mar. Sci. Univ. Tex. **5,** 97-147.

Davis, J.S. (1978). Biological communities of a nutrient enriched salina. Aquat. Bot. **4,** 23-32.

da Silva, E.T., and Asmus, M.L. (2001). A dynamic simulation model of the widgeon grass *Ruppia maritima* and its epiphytes in the estuary of the Patos Lagoon, RS, Brazil. Ecol. Modell. **137,** 161-179.

Dellagreca, M. (2001). Two new polyhydroxylated sterols from *Ruppia maritime*. Nat. Prod. Lett. **15,** 111-118.

Evans, A.S., Webb, K.L., and Penhale P.A. (1986). Photosynthetic temperature acclimation in two coexisting seagrasses, *Zostera marina* L. and *Ruppia maritima* L. Aquat. Bot. **24,** 185-197.

Flynn, K.M., McKee, K.L., and Mendelssohn, I.A. (1995). Recovery of freshwater marsh vegetation after a saltwaterintrusion event. Oecologia **103,** 63-72.

Getsinger, K.D., Davis, G.J., and Brinson, M.M. (1982). Changes in a *Myriophyllum spicatum* L. community following 2,4-D treatment. J. Aquat. Plant Manag. **20,** 4-8.

Geddes, M.C., DeDeckker, P., Williams, W.D., Morton, D.W., and Topping, M. (1981). On the chemistry and biota of some saline lakes in Western Australia. Hydrobiologia **81,** 201-222.

Haag, R.W., and Noton, L. (1981). Pigeon Lake macrophyte and littoral sediment survey. In Report to Alberta Environment, Planning Division, Edmonton, Alberta, Canada. pp. 40-40.

Hammer, U.T., and Heseltine, J.M. (1988). Aquatic macrophytes in saline lakes of the Canadian prairies. Hydrobiologia **158,** 101-116.

Harrison, P.G. (1982). Seasonal and year-to-year variations in mixed intertidal populations of *Zostera japonica* Aschers. and Graebn. and *Ruppia maritima* L. Aquat. Bot. **14,** 357-371.

Howard, R.J., and Mendelssohn, I.A. (2000). Structure and composition of oligohaline marsh plant communities exposed to salinity pulses. Aquat. Bot. **68,** 143-164.

Jagels, R., and Barnabas, A. (1989). Variation in leaf ultrastructure of *Ruppia maritima* L. along a salinity gradient. Aquat. Bot. **33,** 207-221.

Jensen, H.F., Holmer, M., and Dahllof, I. (2004). Effects of tributyltin (TBT). on the seagrass *Ruppia maritime* L. Mar. Pollut. Bull., **49,** 564-573.

Joanen, T., and Glasgow, L.L. (1965). Factors influencing the establishment of wigeongrass stands in Louisiana. Proc. Southeast. Assoc. Game Fish Comm. **19,** 78-92.

Kadlec, J.A., and Smith, L.M. (1984). Marsh plant establishment on newly flooded salt flats. Wildl. Soc. Bull. **12,** 388-394.

Kantrud, H.A. (1991). Wigeongrass (*Ruppia maritima* L.): A literature review, US fish and wildlife survey. Fish Wildl. Res. **10,** 58-58.

Koch, E.W., and Seeliger, U. (1988). Germination ecology of two *Ruppia maritima* L. populations in southern Brazil. Aquat. Bot. **31,** 321-327.

Lacroix, C.R., and Kemp, J.R. (1997). Developmental morphology of the androecium and gynoecium in *Ruppia maritima* L. considerations for pollination. Aquat. Bot. **59,** 253-262.

Lewis, M.A., Quarles, R.L., Dantin D.D., and Moore J.C. (2004). Evaluation of a Florida coastal golf complex as a local and watershed source of bioavailable contaminants. Mar. Pollut. Bull. **48,** 254-262.

Lucatelich, R.J., Schofield, N.J., and McComb A. J. (1987). Nutrient loading and macrophyte growth in Wilson Inlet, a bar-built southwestern Australian estuary. Estuarine Coast. Shelf Sci. **24,** 141-165.

Mahaffy, L.A. (1987). Effects of open marsh water management on submerged aquatic vegetation utilized by waterfowl in Delaware. Waterfowl and Wetlands Symposium 323-332.

Megan, K.L.P., and Sheryl, R. (2003). Effects of salinity changes on growth of *Ruppia maritima* L. Aquat. Bot. **77,** 235-241.

McMillan, C. (1985). The seed reserve for *Halodule wrightii, Syringodium filiforme* and *Ruppia maritima* Laguna Madre, Texas. Contrib. Mar. Sci. **28,** 141-149.

Murphy, L.R., Kinsey, S.T., and Durako, M.J. (2003). Physiological effects of short-termsalinity changes on *Ruppia maritima*. Aquat. Bot.**75,** 293-309.

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-093

Neely, W.W. (1958). Irreversible drainage - a new factor in waterfowl management. Transactions of the North American Wildlife Conference **23,** 342-348.

Orth, R.J., and Moore, K.A. (1988). Distribution of *Zostera marina* L. and *Ruppia maritima* L. sensu lato along depth gradients in the lower Chesapeake Bay, USA. Aquat. Bot. **32,** 291-305.

Paulus, S.L. (1982). Feeding ecology of gadwalls in Louisiana in winter. J. Wildl. Manag., **46,** 71-79.

Pulich, W.M.J. (1989). Effects of rhizosphere macronutrients and sulfide levels on the growth physiology of *Halodule wrightii* Aschers. and *Ruppia maritima* L. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **127,** 69-80.

Richardson, F.D. (1980). Ecology of *Ruppia maritima* L. in New Hampshire (USA). tidal marshes. Rhodora **82,** 403-439.

Robarts, R.D. (1976). Primary productivity of the upper reaches of a South African estuary. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. **24,** 93-102.

Robbins, B.D., and Susan B.S. (2000). Dynamics of a subtidal seagrass landscape: Seasonal and annual change in relation to water depth. Ecology **81,** 1193-1205.

Schuler, C.A., and Bailey, F.C. (1990). Uptake and accumulation of selenium by the aquatic macrophyte *Ruppia maritime.* Global Environmental Issues: Challenge for the 90s, (Arlington, VA, USA: SETAC), 11-15 Nov 1990.

Thursby, G.B. (1984a). Nutritional requirements of the submerged angiosperm *Ruppia maritima* in algae-free culture. Mar. Ecol. Prog. Ser. **16,** 45-50.

Thursby, G.B. (1984b). Root exuded oxygen in the aquatic angiosperm *Ruppia maritima.* Mar. Ecol.Prog. Ser. **16,** 303-305.

Thursby, G.B., and Harlin, M.M. (1984). Interaction of leaves and roots of *Ruppia maritima* in the uptake of phosphate, ammonia and nitrate. Mar. Biol. **83,** 61-67.

Twilley, R.R., Ejdung, G., Romare, P., and Kemp, W.M. (1986). A comparative study of decomposition, oxygen consumption and nutrient release for selected aquatic plants occurring in an estuarine environment. Oikos **47,** 190-198.

van Vierssen, W. (1982a). The ecology of communities dominated by *Zannichellia* taxa in Western Europe. II. Distribution, synecology and productivity aspects in relation to environmental factors. Aquat. Bot. **13,** 385-483.

van Vierssen, W. (1982b). The ecology of communities dominated by *Zannichellia* taxa in Western Europe. III. Chemical ecology. Aquat. Bot. **14,** 259-294.

van Vierssen, W., van Kessel, C.M., van der Zee, J.R. (1984). On the germination of *Ruppia* taxa in western Europe. Aquat. Bot. **19,** 381-393.

van Wijk, R.J. (1989). Ecological studies on *Potamogeton pectinatus* L. III. Reproductive strategies and germination ecology. Aquat. Bot. **33,** 271-299.

Verhoeven, J.T.A. (1979). The ecology of Ruppia-dominated communities in Western Europe. I. Distribution of *Ruppia* representatives in relation to their autecology. Aquat. Bot. **6,** 197-268.

Verhoeven, J.T.A. (1980a). The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. II. Synecological classification. Structure and dynamics of the macroflora and macrofauna communities. Aquat. Bot. **8,** 1-85.

Verhoeven, J.T.A. (1980b). The ecology of *Ruppia*-dominated communities in Western Europe. III. Aspects of production, consumption and decomposition. Aquat. Bot. **8,** 209-253.

Walsh, G.E., and Grow, T.E. (1972). Composition of *Thalassia testudinum* and *Ruppia maritima*. Q.J. Fla. Acad. Sci. **35,** 97-108.

Wilkinson, P.M. (1970). Vegetative succession in newly controlled marshes. Job Completion Report (Project W-38-6). South Carolina Marine Resources Department, Columbia. pp. 37.

Woodhead, J.L., and Bird, K.T. (1998). Efficient rooting and acclimation of micropropagated *Ruppia maritima* Loisel. J. Mar. Biotechnol. **6,** 152-156.

Wu, L., and Guo, X. (2002). Selenium accumulation in submerged aquatic macrophytes *Potamogeton pectinatus* L. and *Ruppia maritima* L. from water with elevated chloride and sulfate salinity. Ecotoxicol. Environ. Saf, **51,** 22-27.

Zieman, J.C. (1982). The ecology of the seagrasses of south Florida: Acommunity profile. U.S. Fish Wildlife Service, FWS/OBS-82/25. pp. 123-124.

(责任编辑: 于昕)

https://www.sciengine.com/doi/10.3724/CBB-t25-093