

引用格式:

郭婉欣, 马晓雯, 李旭, 谢永宏. 水深对伊乐藻越冬期生长和生理的影响 [J]. 农业现代化研究, 2025, 46(1): 194-203.  
GUO W X, MA X W, LI X, XIE Y H. Impact of water depth on the growth and physiology of *Elodea nuttallii* during overwintering[J]. Research of Agricultural Modernization, 2025, 46(1): 194-203.  
DOI: 10.13872/j.1000-0275.2024.1860  
CSTR: 32240.14.1000.0275.2024.1860



## 水深对伊乐藻越冬期生长和生理的影响

郭婉欣<sup>1,2,3</sup>, 马晓雯<sup>1,2</sup>, 李旭<sup>1,2</sup>, 谢永宏<sup>1,2\*</sup>

(1. 中国科学院亚热带农业生态研究所农业生态过程重点实验室, 湖南长沙 410125; 2. 中国科学院亚热带农业生态研究所洞庭湖湿地生态系统观测研究站, 湖南岳阳 414018; 3. 中国科学院大学, 北京 100049)

**摘要:** 伊乐藻 (*Elodea nuttallii*) 是用于克氏原螯虾 (*Procambarus clarkii*) 和中华绒螯蟹 (*Eriocheir sinensis*) 养殖最主要的水草。然而, 冬季低温环境对伊乐藻的生长发育产生显著影响, 并进而影响次年水草的生产及水产养殖。本研究设置了三种水深梯度 (50 cm、100 cm、150 cm), 通过阶段性测定温度、生物量、可溶性糖等生理指标, 探讨不同水深对伊乐藻越冬期 (10 月至次年 3 月) 生长和生理的影响。研究结果表明: 1) 当气温超过 10 °C 时, 水温随着水深的增加而降低; 当气温低于 10 °C 时, 水温随水深的增加而上升; 当气温低于 0 °C 时, 水深超过 100 cm 时水温趋于稳定。2) 植物株高随着水深的增加呈先增后稳定的趋势; 实验结束时, 生物量从大到小排序为: 100 cm > 150 cm > 50 cm。3) 随着水深的增加, 植物可溶性蛋白质含量逐渐减少, 而可溶性糖含量则呈现先减少后增加的趋势, 表明适当增加水深有助于减缓低温胁迫对植物的影响。4) 当水深超过 100 cm 时, 低温胁迫得以显著缓解, 有利于伊乐藻的后期生长发育。综上所述, 保持水深在 100 cm 左右是越冬期水草管理的有效措施。

**关键词:** 水深; 伊乐藻; 低温胁迫; 生长差异; 越冬

中图分类号: S963.21<sup>†</sup>3

文献标识码: A

文章编号: 1000-0275 (2025) 01-0194-10

### Impact of water depth on the growth and physiology of *Elodea nuttallii* during overwintering

GUO Wanxin<sup>1,2,3</sup>, MA Xiaowen<sup>1,2</sup>, LI Xu<sup>1,2</sup>, XIE Yonghong<sup>1,2</sup>

(1. Key Laboratory of Agro-ecological Processes in Subtropical Region, Institute of Subtropical Agriculture, Chinese Academy of Sciences, Changsha, Hunan 410125, China; 2. Dongting Lake Station for Wetland Ecosystem Research, Chinese Academy of Sciences, Yueyang, Hunan 414018, China; 3. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

**Abstract:** *Elodea nuttallii* is the most important submerged macrophyte used in the culture of *Procambarus clarkii* and *Eriocheir sinensis*. However, the low-temperature environment in winter significantly affects the growth and development of *Eriocheir nuttallii*, which in turn impacts aquatic plant production and shrimp and crab aquaculture in the following year. In this study, three water depth gradients (50 cm, 100 cm, 150 cm) were set up to explore the effects of different water depths on the growth and physiology of *E. nuttallii* during the overwintering period (October to March), by measuring temperature, biomass, soluble sugars, and other physiological indicators. The results showed that: 1) When the air temperature exceeded 10 °C, water temperature decreased with increasing water depth; when the air temperature was below 10 °C, water temperature increased with increasing water depth. When the air temperature fell below 0 °C, water temperature stabilized at depths greater than 100 cm. 2) Plant height initially increased with water depth and then stabilized. At the end of the experiment, biomass was ranked from high to low as follows: 100 cm > 150 cm > 50 cm. 3) As water depth increased, the soluble protein content in plants gradually decreased, while soluble sugar content first decreased and then increased, indicating that increasing water depth could effectively alleviate the hypothermic stress. 4) When water depth exceeded 100 cm, hypothermic stress was significantly alleviated, promoting the subsequent growth and development of *Eriocheir nuttallii*. These findings suggest that maintaining a water depth of approximately 100 cm is an effective management strategy for aquatic plants during the overwintering period.

**Keywords:** water depth; *Elodea nuttallii*; hypothermia stress; growth differences; overwintering

收稿日期 Received: 2024-11-01; 接受日期 Accepted: 2024-12-12

基金项目: 湖南省揭榜挂帅项目 (2024QK3001); 湖南省创新生态建设计划科技合作项目 (2023WK2003); 湖南省科技创新平台计划项目 (2022PT1010)。Supported by the Hunan Provincial Unveiling Project (2024QK3001); Hunan Provincial Innovation Ecological Construction Program Science and Technology Cooperation Project (2023WK2003); Hunan Provincial Science and Technology Innovation Platform Program (2022PT1010).

\* 通信作者 Corresponding author (xyh@isa.ac.cn)

水草是克氏原螯虾(*Procambarus clarkii*)和中华绒螯蟹(*Eriocheir sinensis*)养殖的重要组成部分,不仅通过光合作用增加水体溶解氧含量,优化水环境,还为虾蟹提供脱壳和栖息的庇护场所<sup>[1-3]</sup>。种植水草能够提高虾蟹成活率和肉质品质,进而提升经济效益<sup>[4-5]</sup>。在虾蟹养殖中,常见沉水植物包括伊乐藻(*Elodea nuttallii*)、轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)和苦草(*Vallisneria spiralis*),其中伊乐藻因其耐寒、速生、高产等特性应用最为广泛。伊乐藻在5℃以上即可生长<sup>[6]</sup>,并能以营养体形式越冬,在低温季节快速形成生物量,有助于改善水质环境,促进虾蟹的健康生长。因此,冬季通过水深管理维持其生长能力,对返春后的快速恢复具有重要意义。

研究表明,温度是影响伊乐藻冬季生长的主要因素,而水深与水温之间存在显著线性关系:冬季浅层水温较低,深层水温较高,夏季则相反<sup>[7-9]</sup>。增加水深可能缓解低温对伊乐藻生长的影响,但水深的增加势必会降低水下光照强度,从而对其生长产生影响<sup>[10]</sup>。水草对水温和水深变化的适应性主要包括形态和生理两方面:形态适应性表现为株高、根长、分枝数和叶面积等特征的变化<sup>[11-14]</sup>;生理适应性则包括光合作用、碳氮代谢和抗氧化代谢等功能的调整<sup>[15-18]</sup>。例如,低温胁迫下,菹草(*Potamogeton crispus*)的株高、叶片数量和叶面积显著降低,光合能力减弱<sup>[19]</sup>;而黑藻的可溶性糖分解速率和膜脂过氧化反应速率显著加快,导致株高、分枝数和生物量下降<sup>[10, 20-21]</sup>。研究还发现,冬春季水深变化显著影响伊乐藻的生理特性:水深降低时,其最大光化学量子产量( $F_v/F_m$ )显著升高,但叶绿素含量变化不明显,可溶性糖含量显著下降;水深增加时,其枝条长度显著增加,而枝条数量、生物量和相对生长速率显著降低,根长、叶绿素含量和 $F_v/F_m$ 则无明显差异<sup>[22-23]</sup>。这表明,对于温度敏感的伊乐藻,通过水深调控以缓解低温胁迫,是实际生产中亟待解决的重要问题。

前人研究多集中于冬春季水深变化对外来种伊乐藻和本土水草竞争关系的影响,以及冬季伊乐藻对水质的净化效率<sup>[22-24]</sup>,但对其越冬期间生长和生理特征的连续性监测研究较少。同时,现有研究多关注低温对伊乐藻生长的直接影响,而缺乏针对水深变化如何调控其生长和适应性机制的系统分析。此外,对于低温胁迫条件下水深对伊乐藻形态和生理指标的复合影响机制,特别是光照强度减弱与温度缓冲之间的协同效应的研究还有待深入。基于此,本研究以伊乐藻为研究对象,通过监测越冬期不同

水深梯度下的形态和生理指标监测,探讨水深对其生长适应性的影响及其潜在机制,旨在明确低温胁迫下维持伊乐藻最佳生长能力的适宜水深。本研究的成果不仅为提高伊乐藻在虾蟹养殖中的种植和管理提供科学依据,还为优化水生植物越冬管理策略和生态养殖体系建设提供理论支持。

## 1 材料与方法

### 1.1 实验环境与材料

本研究于2023年10月至2024年3月进行,地点位于湖南洞庭湖湖泊湿地生态系统国家野外科学观测研究站大通湖分站(29°13'30"N, 112°33'37"E)。实验期间空气温度为-1.4~26.7℃。实验所用基质为池塘塘泥,实验材料伊乐藻采购于大通湖生态投资发展有限公司。

### 1.2 实验设计

Wang等<sup>[23]</sup>的研究表明,冬春季水深1m时伊乐藻的生物量和相对生长速率达到最大,而沈全华等<sup>[25]</sup>、张建铭等<sup>[26]</sup>认为冬春季种植水草应将水深控制在60cm以下。基于上述研究,本研究以伊乐藻为研究对象,选取100cm为中间值,设置50cm、100cm和150cm三个水深梯度,每个处理16盆。

实验材料为生长健康、大小均匀的伊乐藻植株顶端(10cm),作为实验种苗。种苗均匀种植于直径20cm、高20cm的实验容器中,每个容器内加入15cm厚塘泥基质,种植6株,初始鲜重为(1.6±0.5)g。实验容器悬挂于实验水池(4m×4m×3m)中,水-泥界面位于水面下20cm处,预培养2周后,将水深调整至设计值开始实验(图1)。实验期间,每3d监测水深并及时加水以补偿蒸发引起的变化,同时定期清理藻类以保持实验环境稳定。

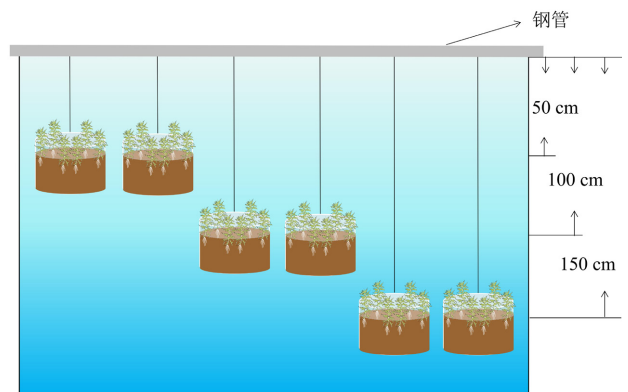


图1 实验设计图解

Fig. 1 Graphical illustration of the experiment design

### 1.3 指标测定

实验周期为120d,分为四个阶段,即前期(30d)、

中期 (60 d)、后期 (90 d)、末期 (120 d)，并在每个阶段结束时收获各处理的 4 个重复，并测定不同水深的水温 (图 2)。收取植物时，将伊乐藻从基质和水面交界处隔断，以上为地上部分，以下为地下部分，分别用自来水清洗干净，用刻度尺 (精确度 0.1 cm) 测量株高、根长等生长参数。

水 - 泥界面与植株顶端的距离作为株高，株高和根长均为测量的最大值和众数的平均值。选取伊乐藻顶端 5~10 cm 段的叶片测叶绿素含量，将剩余的植物样品放入 60 °C 烘箱中烘干至恒重，用天平称量并记录生物量后，研磨成粉过 100 目筛，用于可溶性蛋白质、可溶性糖、淀粉的测定。其中叶绿素含量的测定采用 80% 丙酮法、可溶性蛋白质含量测定采用考马斯亮蓝法、可溶性糖含量测定采用蒽酮法、淀粉含量测定采用碘 - 碘化钾法 [27]。

1.4 数据分析

用 SPSS 20 进行统计分析。分析前，对所有指标的数据进行 Shapiro-Wilk 正态性检验和 Levene 方差齐性检验，对不满足正态分布的数据进行 SQRT 转化，使其满足正态分布；对呈正态分布的数据进行一般线性模型的重复测量方差分析，比较伊乐藻生长性状在不同水深下的差异显著性 ( $P < 0.05$ )。用单因素方差分析 (one-way ANOVA) 单独检验每个阶段水深对伊乐藻生理生态指标的影响，并通过 Duncan 进行多重比较。用 Origin 2022 绘图。图中数值均为均值 ± 标准误 (Standard Error, SE)，一元二次方程回归分析图所用数值为原始数据，决定系数为 R-Square。

2 结果与分析

2.1 气温和水温变化

试验期间的气温变化范围为 -1.4~26.7 °C，水温变化范围为 3.8~20.9 °C。通过对比不同空气温度条件下水温随水深增加的变化规律发现，水深和水温之间并非简单的线性关系 (图 2)。具体而言，当气温高于 10 °C，气温比水温高，水温随水深的上升而逐渐降低，50 cm 的水温比 100 cm、150 cm 分别高 0.2 °C 和 0.3 °C；当气温介于 0 °C 到 10 °C 之间时，水温高于气温，水温表现为 50 cm > 150 cm > 100 cm，

且不同水深之间的温差仅为 0.1 °C；当气温低于 0 °C 时，水温高于气温，且总体趋势表现为水深小于 100 cm，水温随着水深升高而增加，而当水深超过 100 cm，水温趋于稳定，此时 50 cm 水深的水温比 100 cm 和 150 cm 均低 0.1 °C。

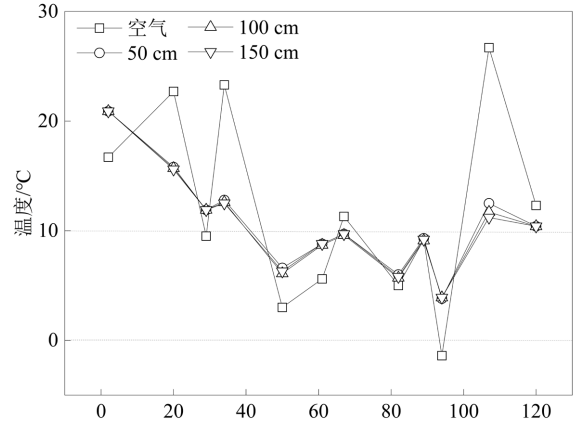


图 2 不同水深的水温变化图

Fig. 2 Variation of water temperature at different water depth

2.2 形态特征和生物量

水深对伊乐藻株高和根长的影响均达到显著水平 ( $P < 0.05$ ) (表 1)。实验期间，株高随水深的增加先升高后趋于稳定，其中 150 cm 水深的株高显著高于 100 cm 和 50 cm。特别是在 90 d 时，150 cm 水深的株高比 100 cm 和 50 cm 分别高出 2.11 cm 和 9.83 cm；至 120 d 时，株高在水深超过 100 cm 后趋于稳定，且均比 50 cm 显著高出 20% (图 3a)。根长则随着水深的增加，在前两个阶段 (0~60 d) 增长速率较快，均超过 0.45 cm/d。至 60 d 时，根长达到峰值，100 cm 水深的根长最大 (33.11 cm)。至 120 d，各水深条件下的根长差异不显著 (图 3b)。

水深对地上生物量和总生物量的影响均显著 ( $P < 0.05$ ) (表 2)，且地上生物量和总生物量在不同生长阶段表现出相似的变化趋势：在 0~90 d 期间，表现为 150 cm > 50 cm > 100 cm；而在 120 d 期间，变为 100 cm > 150 cm > 50 cm (图 4a、c)。具体而言，在 100 cm 水深条件下，与 50 cm 相比，地上生物量从 30 d 时的 -14% 逐渐增加至 90 d 时的 5%，再到 120 d 时的 61%。总生物量的变化趋势与地上生物量相同，但增幅略小。实验期间，地下生物量

表 1 水深对伊乐藻株高和根长影响的重复测量方差分析

Table 1 Repeated-measures ANOVA for the effect of water depth on plant height and root length of *Elodea nuttallii*

植物性状	水深		时间		水深 × 时间	
	F	P	F	P	F	P
株高	78.417	< 0.001	123.637	< 0.001	0.067	0.002
根长	6.465	0.018	55.503	< 0.001	6.324	< 0.001



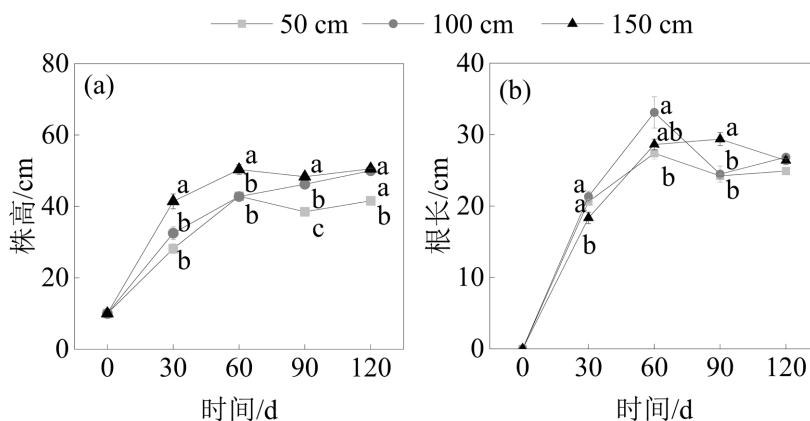


图 3 水深对伊乐藻株高和根长的影响

Fig. 3 Effect of water depth on plant height and root length of *Elodea nuttallii*

注：图中误差线为标准误差；不同字母表示同一时间不同水深下各指标差异显著 ( $P < 0.05$ )；下同图。

表 2 水深对伊乐藻生物量影响的重复测量方差分析

Table 2 Repeated-measures ANOVA for the effect of water depth on biomass of *Elodea nuttallii*

植物性状	水深		时间		水深 × 时间	
	F	P	F	P	F	P
地上生物量	44.636	< 0.001	486.727	< 0.001	25.291	< 0.001
地下生物量	3.301	0.084	264.228	< 0.001	0.934	0.487
总生物量	6.560	0.017	436.865	< 0.001	12.179	< 0.001

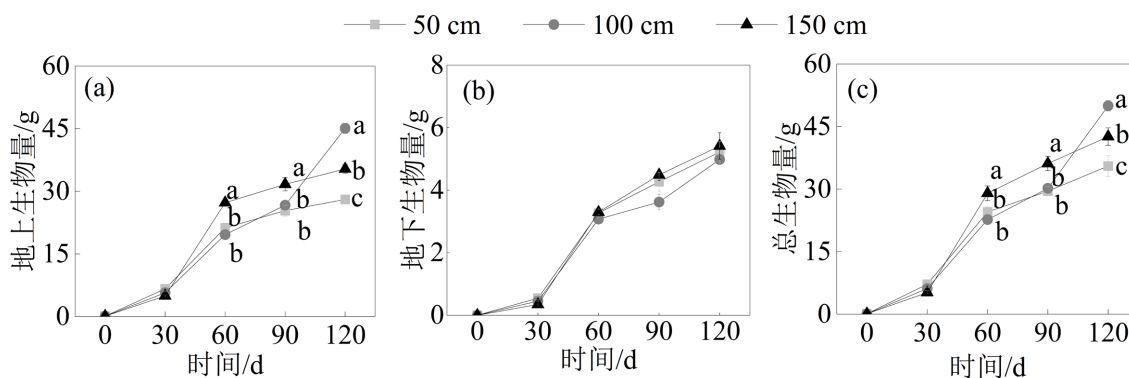


图 4 水深对伊乐藻生物量的影响

Fig. 4 Effect of water depth on biomass of *Elodea nuttallii*

始终表现为 150 cm > 50 cm > 100 cm，且不同水深之间差异较小 ( $P > 0.05$ ) (表 2)，说明水深变化对地下生物量的影响较小。

### 2.3 生理指标

水深对伊乐藻叶绿素、可溶性蛋白质、可溶性糖和淀粉的影响程度不同。各水深梯度下，伊乐藻的叶绿素含量均在 0.9 至 2.5 mg/g 之间，在前两个阶段变化不显著 ( $P > 0.05$ )。然而，在第 90 d 和第 120 d 时，50 cm 水深下的叶绿素含量分别达到了 1.88 mg/g 和 1.90 mg/g，且 90 d 时 50 cm 的叶绿素含量比 100 cm 和 150 cm 分别高出 70% (图 5a)。水深对伊乐藻可溶性蛋白质的影响不显著 ( $P > 0.05$ ,

表 3)，且在不同试验阶段，水深与可溶性蛋白质的关系有所不同。在第 30 d，150 cm 水深的可溶性蛋白质含量最高，为 14.13 mg/g；第 90 d 时，100 cm 水深的含量最大，为 12.63 mg/g；而第 120 d 时，50 cm 水深的含量最高，为 11.60 mg/g。可溶性糖和淀粉受到水深的显著影响 ( $P < 0.05$ )，且其变化趋势相似。第 30 d，50 cm 水深下的可溶性糖和淀粉含量显著高于 100 cm 和 150 cm 水深；而在第 120 d，150 cm 水深下的可溶性糖和淀粉含量分别达到最大值，分别为 3.88 g 和 2.56 g (图 5c 和 d)。

### 2.4 低温胁迫前、后水深与伊乐藻生长性状的关系

本研究发现，0~90 d 不同水深下的伊乐藻在各

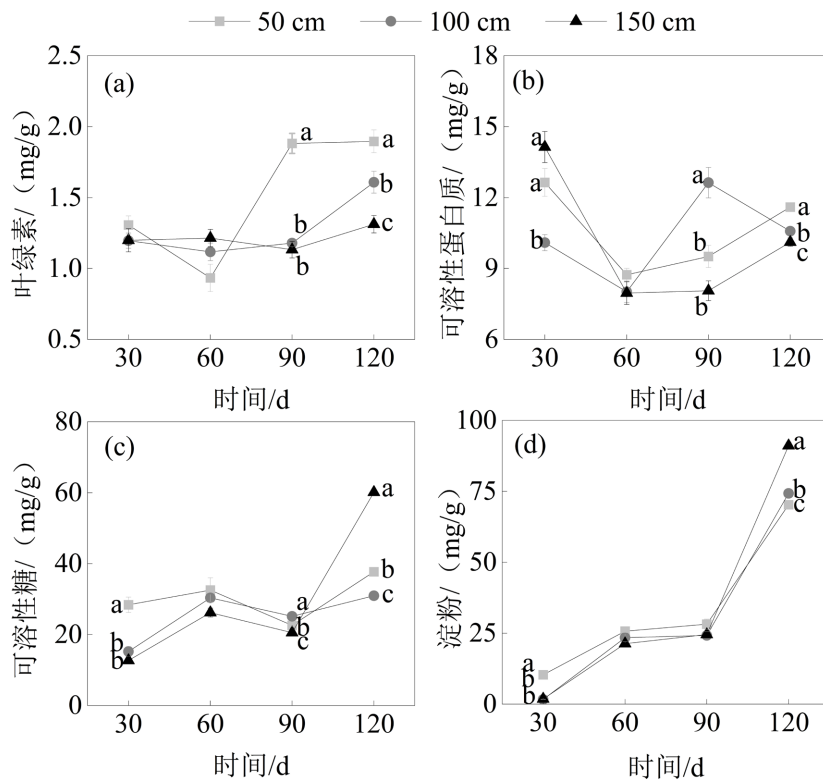


图 5 水深对伊乐藻生理指标的影响

Fig. 5 Effects of water depth on the physiological indicators of *Elodea nuttallii*

表 3 水深对伊乐藻生理指标影响的重复测量方差分析

Table 3 Repeated-measures ANOVA for the effect of water depth on the physiological indicators of *Elodea nuttallii*

植物性状	水深		时间		水深 × 时间	
	F	P	F	P	F	P
叶绿素	0.611	0.024	30.260	0.001	3.638	0.022
可溶性蛋白质	3.276	0.085	77.870	< 0.001	13.430	< 0.001
可溶性糖	8.775	0.034	91.883	< 0.001	29.878	< 0.001
淀粉	11.861	0.003	2 868.845	< 0.001	44.611	< 0.001

生长阶段表现相似,差异不大。然而,在第 120 d 时,水深对伊乐藻的生长产生了显著影响。这种明显差异可能与实验过程中,第 91~95 d 出现的气温低于 0 °C 的极端低温天气有关,其间气温和水温均低于伊乐藻的生长温度阈值,导致伊乐藻顶端叶片发白,严重阻碍了其生长。因此,将气温降至 0 °C 以下的第 91~95 d 定义为低温胁迫期,并以 90 d 和 120 d 为代表,分析低温胁迫前后水深对伊乐藻生长性状的影响。

低温胁迫前后,水深对伊乐藻的形态性状、生物量及生理指标的影响并非直观的线性关系。低温胁迫前后,伊乐藻株高随水深的增加显著增加,但增幅逐渐减小;叶绿素含量随水深上升显著降低,且低温胁迫后,水深与叶绿素的线性关系更加明显。低温胁迫前,伊乐藻根长、地上生物量和总生物量

均随水深的增加显著增加,低温胁迫后,这些指标的峰值出现在 100 cm 左右,而地下生物量与水深没有显著相关性。低温胁迫前,可溶性蛋白质和可溶性糖随水深的增加先上升后下降,最大值出现在 100 cm 处,分别为 12.63 mg/g 和 25.15 mg/g,而淀粉与水深无显著关系。低温胁迫后,可溶性蛋白质随水深的增加显著减少,但总体上各水深的可溶性蛋白质含量比胁迫前增加了约 0.13 g;可溶性糖随水深增加先减少后增加,最小值出现在 100 cm 处 (30.97 mg/g);淀粉则呈逐渐增加趋势(图 6 和图 7)。

### 3 讨论

#### 3.1 气温和水温的关系

不同水深与水温的关系受气温的影响,主要表现在以下几个方面:1) 当气温超过 10 °C 时,气

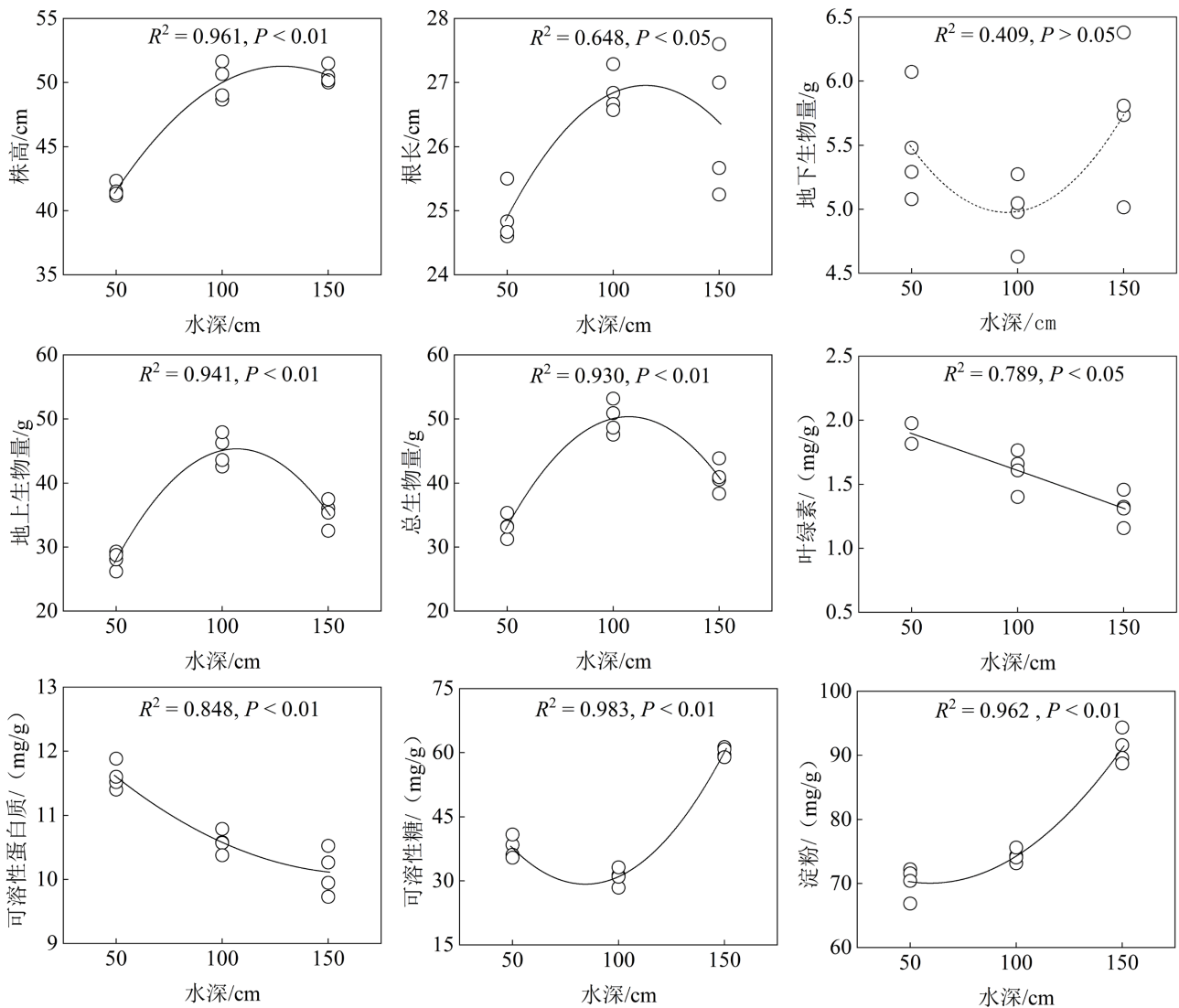


图 6 低温胁迫前水深与伊乐藻生长性状的关系 (90 d)

Fig. 6 Relationship between water depth and growth traits of *Elodea nuttallii* before low temperature stress (90 d)

温通常高于水温,且水体吸收的太阳辐射随着水深的增加而减少,导致水温随水深的增高而下降;2)当气温低于 $10\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,气温通常低于水温,水体在比热容的缓冲作用以及太阳辐射的影响下,水温随水深的增加呈现先上升后下降的趋势;3)当气温低于 $0\text{ }^{\circ}\text{C}$ 时,水温随水深的增加而增加,并且在水深达到 $100\text{ cm}$ 后,水温趋于稳定(图2)。这一现象与朱蓓等<sup>[7]</sup>对河道水深与温度分布关系的研究结果一致,冬季河岸深层水温较为稳定,并且高于浅水层水温。这是因为在水体中发生的侧向潜流交换量和范围远大于垂直方向的交换<sup>[9]</sup>,导致水体在垂直方向上呈现明显的分层现象,而浅水层更容易受到太阳辐射的影响,从而使水温波动较大。水深与水温的关系并非简单的线性关系(图2),这可能与越冬期昼夜温差波动较大有关。冬季昼夜温差显著影响水体的日间水温<sup>[28]</sup>,因此在昼夜温差较大的

情况下,水温波动更加明显,水温随水深的变化变得更加复杂。研究表明,在水面结冰、气温较低的情况下,适当增加水深有助于提高水温,从而满足伊乐藻越冬期生长所需的温度需求<sup>[29]</sup>。

### 3.2 水深对伊乐藻形态特征和生物量的影响

水深对伊乐藻形态特征和生物量的影响在不同生长阶段存在差异,主要与环境温度相关。在实验期间,伊乐藻株高随着水深的增加而显著增加,但在 $120\text{ d}$ 时,当水深超过 $100\text{ cm}$ 后,增长速率趋于减缓。根长与水深之间未呈现明显的线性关系,在 $120\text{ d}$ 时,各水深的根长差异不大(图3a、3b)。这一结果与Wang等<sup>[23]</sup>的研究相似,后者发现,在 $1\sim 3\text{ m}$ 水深范围内,伊乐藻的株高随着水深的增加显著增高,但根长变化不大。 $120\text{ d}$ 时,当水深超过 $100\text{ cm}$ 后,株高变化不显著(图3a),这可能是因为水下光照强度随着水深增加呈指数型递减<sup>[30]</sup>,

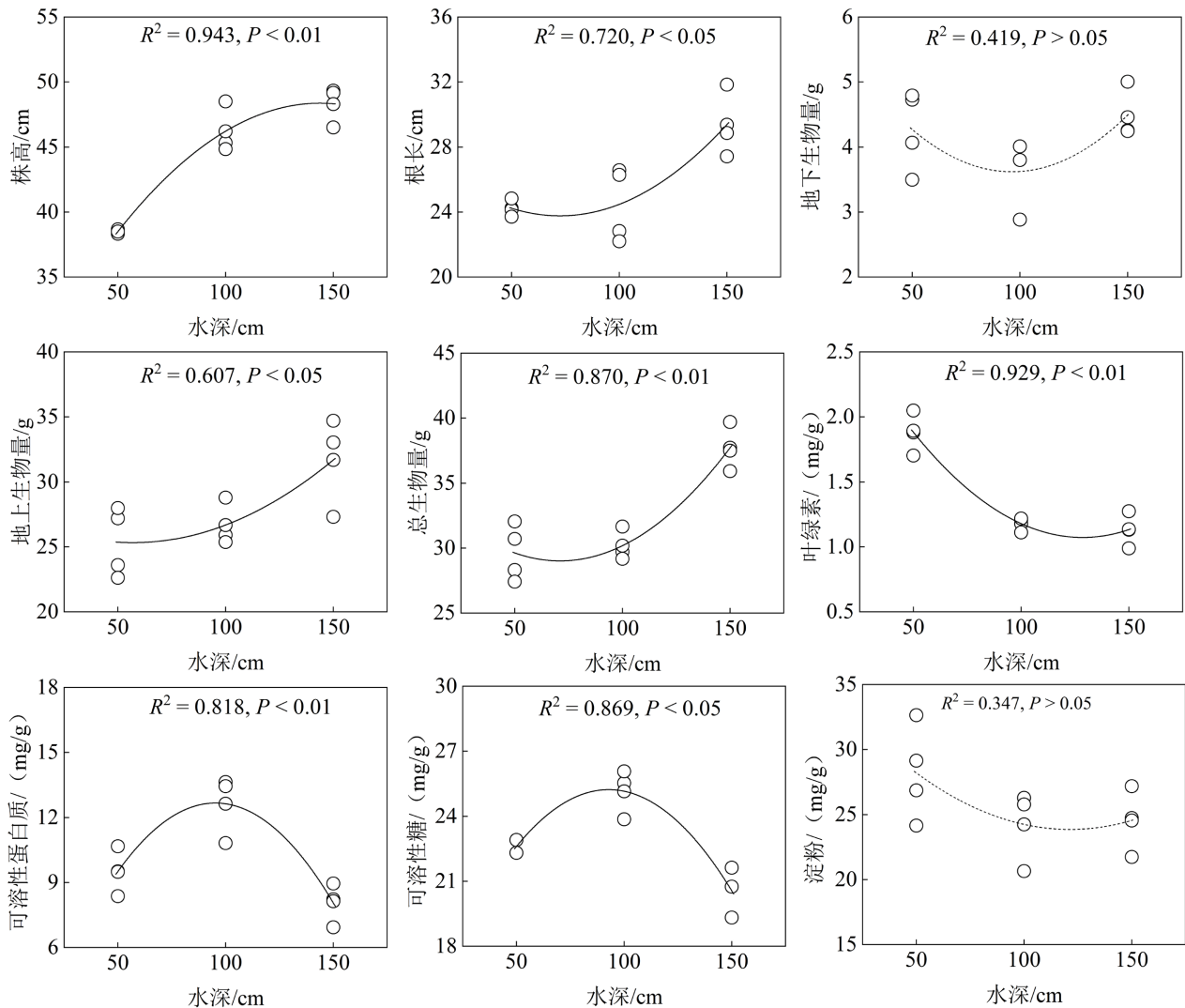


图 7 低温胁迫后水深与伊乐藻生长性状的关系 (120 d)

Fig. 7 Relationship between water depth and growth traits of *Elodea nuttallii* after low temperature stress (120 d)

当水深超过 100 cm 后, 光照强度低于 1 000 lx, 导致伊乐藻的叶片变小, 植物无法获得足够的光能维持茎的延长或茎节向水面发展<sup>[31-32]</sup>。根长与水深的关系不显著 (图 3b), 这可能是因为根系的伸长受基质的影响大于水深, 而实验中使用的塘泥基质营养成分较为一致, 因此不同水深下根长差异较小。

伊乐藻的生物量变化主要体现在地上生物量上, 而地下生物量在不同处理间无显著差异 (表 2)。实验结束时, 植物的地上生物量和总生物量按从大到小的顺序排列为: 100 cm > 150 cm > 50 cm (图 4a、4c)。这一结果与刘俊初等<sup>[22]</sup>和 Wang 等<sup>[23]</sup>的研究结果有所不同, 后者认为伊乐藻的生物量随着水深的增加而减少。这种差异的主要原因可能在于实验时间的不同, 本实验为越冬期, 且到实验结束时, 绝大部分水草仍处于萌芽状态。100 cm 水深处理的生物量最高, 可能是由于光照充足 (实验池水

清澈见底), 并且克服了前期的低温胁迫, 生长空间较大, 因此在早春阶段形成了较大的生长优势。而在 120 d 时, 出现了 150 cm > 50 cm 的现象, 这可能是因为 50 cm 水深在低温胁迫期间遭受了较强的冻害, 植株尖端叶片发白, 影响了后期植物的光合作用和生物量积累。

### 3.3 水深对伊乐藻生理指标的影响

叶绿素在光合作用过程中参与光的吸收、电子传递, 以及腺嘌呤核苷三磷酸 (ATP) 和还原型烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸 (NADPH) 的形成, 其含量在很大程度上反映了光合作用的强度和植物对环境变化的适应能力。本研究发现, 实验的早期阶段叶绿素含量变化不显著, 而在 90 d 和 120 d 时, 叶绿素含量的差异显著 (图 5a)。这一变化可能是由于实验初期水体和基质中提供的营养物质较为充足, 能够支持植物正常生长和叶绿素合成, 从而掩



盖了水深变化对叶绿素含量的潜在影响。然而，随着实验的推进，在资源有限和光照强度减弱的双重压力下，植物可能对水深变化产生了更强烈的生理响应，这种响应可能改变了叶绿素的合成和分解速率，从而加剧了不同水深下叶绿素含量的差异。具体来说，90 d 和 120 d 时，50 cm 水深的叶绿素含量均高于 100 cm 和 150 cm，且 90 d 时叶绿素含量随水深变化的趋势与水下光照强度变化一致（图 5a）。这是因为叶绿素的合成与光照强度密切相关，叶绿素含量随着光照强度的升高而增加<sup>[33]</sup>，而水下叶绿素含量则随水深的增加而逐渐下降。120 d 时，100 cm 和 150 cm 水深的叶绿素含量有所增加，而 50 cm 的叶绿素含量保持不变（图 5a），这可能是由于低温胁迫对 50 cm 水深的伊乐藻影响较大，并且在胁迫解除 25 d 后，部分叶片仍未恢复。

植物可溶性蛋白质含量通常随着逆境胁迫的增强而增加，但不同植物的可溶性蛋白质变化趋势存在差异<sup>[34]</sup>。120 d 时，50 cm 水深的可溶性蛋白质含量最高（图 5b），这表明在较低水深下，植物受到的低温胁迫更为严重。伊乐藻可溶性蛋白质含量随水深变化的差异，可能与植物在遭受逆境胁迫后采取的防御机制有关。植物可能通过减少蛋白质合成并加强其分解来应对胁迫，从而在不同生长阶段，水深对伊乐藻可溶性蛋白质的影响存在差异<sup>[35]</sup>。

碳代谢是植物最基础的生理代谢之一<sup>[36]</sup>，其中可溶性糖是光合作用、呼吸作用和碳水化合物储备的重要中间产物，也是植物氮同化的底物<sup>[37]</sup>。本研究发现，伊乐藻的可溶性糖和淀粉含量均随水深的增加而减少（图 5c、5d）。这一变化可能是由于 0~90 d 期间，水温始终满足伊乐藻生长所需（ $> 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ），但水下光照强度随水深的增加而逐渐下降，从而抑制了伊乐藻的光合作用，导致可溶性糖和淀粉的合成减少<sup>[32]</sup>。而在 90~120 d 期间，150 cm 水深的可溶性糖和淀粉含量最高，这可能是由于低温胁迫刺激了植物加强渗透调节物的合成，从而形成自我保护<sup>[38]</sup>。

#### 3.4 低温胁迫前后水深与伊乐藻生长性状的关系

在低温胁迫前，伊乐藻的株高随着水深的增加而显著增高，但增幅逐渐减小。低温胁迫后，这一趋势更加明显。这可能是由于在低温胁迫前，伊乐藻主要受到弱光效应的影响，通过增加茎节数和延长节间距离来获取更多的光照，以维持其生长<sup>[39]</sup>。因此，随着水深的增加，植株的株高也随之增加。低温胁迫时，水温降至  $3.8\text{ }^{\circ}\text{C}$  左右（ $< 5\text{ }^{\circ}\text{C}$ ），相比于较深水域，50 cm 水深处的伊乐藻受低温胁迫较强，

顶端叶片出现发白现象，且胁迫解除 25 d 后，部分叶片仍未恢复。发白的叶片无法进行光合作用，合成的有机物质不足以支持株高的伸长，因此 50 cm 处的株高明显低于 100 cm 和 150 cm（图 6 和图 7）。

伊乐藻的地上生物量和总生物量随着水深的增加而增加。然而，低温胁迫后，伊乐藻对水深的适应能力减弱，最大生物量出现在水深约 100 cm 处。相比之下，低温胁迫前后地下生物量随水深变化并无显著差异。水深变化可能对伊乐藻地上部分的生长和繁殖有更直接的影响。水深的增加导致水下光照减弱，直接影响植物的光合作用，而光合作用主要发生在地上部分。低温胁迫下，50 cm 水深的伊乐藻顶端叶片发白，并且胁迫解除后 25 d 仍未恢复，导致叶绿素含量和光合作用受到抑制，差异更加显著。地下部分的生长主要依赖基质中的营养成分，而基质条件基本一致，因此根长和地下生物量在不同水深下没有明显差异（图 6 和图 7）。

伊乐藻叶绿素含量随着水深的增加而显著减少，并且降幅逐渐减小。低温胁迫后，这种相关性更为明显。这可能是由于冬季太阳辐射较弱，水下光照强度随水深增加而递减，低温胁迫导致叶绿素降解速率加快，从而抑制了叶绿素合成过程中相关酶和基因的表达<sup>[40]</sup>。可溶性蛋白质和可溶性糖作为渗透调节物质，它们的增加有助于减轻逆境胁迫对植物的伤害。本研究发现，低温胁迫后，伊乐藻的可溶性蛋白质随水深增加逐渐减少，可能是由于浅水环境中植物遭受较大的逆境胁迫，合成了较多的蛋白质以应对环境压力<sup>[35]</sup>。然而，各水深经历低温胁迫后的可溶性蛋白质增加量相当，可能是由于植物在不同水深下受胁迫的影响不同，并通过不同的防御机制来保证正常生长。低温胁迫后，随着水深的增加，可溶性糖呈现出先减少后增加的趋势，可能是水深超过 100 cm 后，刺激伊乐藻提高自身可溶性糖含量，形成自我保护机制<sup>[38]</sup>（图 6 和图 7）。

## 4 结论

1) 水温随水深的变化受气温影响。当气温超过  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  时，水温与水深呈负相关；当气温低于  $10\text{ }^{\circ}\text{C}$  时，二者则呈正相关。

2) 低温胁迫前，高水深（150 cm）有助于促进伊乐藻株高的增加和生长规模的扩大。

3) 低温胁迫后，低水深（50 cm）对伊乐藻的损害较为严重，而水深超过 100 cm 则能有效缓解低温胁迫的不利影响。因此，在伊乐藻的栽培和水域管理中，合理控制水深，尤其在低温季节，应确



保水深在 100 cm 左右, 以促进其正常生长和提高其生物量产出。

#### 参考文献:

- [1] 徐增洪, 刘国锋, 水燕, 等. 人工栽培水草对池塘养殖生态环境和虾蟹生长的影响 [J]. 江苏农业科学, 2016, 44(6): 328-331.  
XU Z H, LIU G F, SHUI Y, et al. Effects of artificial cultivation of aquatic plants on the ecological environment of pond culture and the growth of shrimp and crab[J]. Jiangsu Agricultural Sciences, 2016, 44(6): 328-331.
- [2] SHI L L, TING T, SHEN M X, et al. Estimation of the lower practical limit of aquatic plant coverage in intensive Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*) rearing ponds using an unmanned aerial vehicle[J]. Aquaculture Research, 2019, 50(9): 2316-2325.
- [3] BOLDUC P, BERTOLO A, HUDON C, et al. Submerged aquatic vegetation cover and complexity drive crustacean zooplankton community structure in a large fluvial lake: an in situ approach[J]. Journal of Great Lakes Research, 2020, 46(4): 767-779.
- [4] 张光宝, 姜晓东, 陈文彬, 等. 水草种植模式对全雄中华绒螯蟹成蟹养殖性能和经济效益的影响 [J]. 南方水产科学, 2023, 19(2): 107-115.  
ZHANG G B, JIANG X D, CHEN W B, et al. Effect of submerged macrophytes planting mode on performance and economic profit of all-male adult *Eriocheir sinensis* culture[J]. South China Fisheries Science, 2023, 19(2): 107-115.
- [5] 刘明明, 成永旭, 李威, 等. 伊乐藻环境中克氏原螯虾适宜养殖密度的筛选 [J]. 上海海洋大学学报, 2023, 32(4): 699-707.  
LIU M M, CHENG Y X, LI W, et al. Selection of suitable stocking densities of *Procambarus clarkii* in the environment of *Elodea nuttallii*[J]. Journal of Shanghai Ocean University, 2023, 32(4): 699-707.
- [6] 王亚林, 高园园, 于丹, 等. 3 种沉水植物对夏季高温强光照环境的生理响应 [J]. 水生态学杂志, 2015, 36(5): 74-80.  
WANG Y L, GAO Y Y, YU D, et al. Physiological response of three submerged macrophytes to the high temperature and light intensity of summer[J]. Journal of Hydroecology, 2015, 36(5): 74-80.
- [7] 朱蓓, 赵坚, 陈孝兵, 等. 水库运行对下游河岸潜流带水位-温度影响研究 [J]. 水利学报, 2015, 46(11): 1337-1343.  
ZHU B, ZHAO J, CHEN X B, et al. Impacts of reservoir operation on the water stage and temperature in the downstream riparian hyporheic zone[J]. Journal of Hydraulic Engineering, 2015, 46(11): 1337-1343.
- [8] 赵林林, 朱广伟, 陈元芳, 等. 太湖水体水温垂向分层特征及其影响因素 [J]. 水科学进展, 2011, 22(6): 844-850.  
ZHAO L L, ZHU G W, CHEN Y F, et al. Thermal stratification and its influence factors in a large-sized and shallow Lake Taihu[J]. Advances in Water Science, 2011, 22(6): 844-850.
- [9] HUCKS SAWYER A, BAYANI CARDENAS M, BOMAR A, et al. Impact of dam operations on hyporheic exchange in the riparian zone of a regulated river[J]. Hydrological Processes, 2009, 23(15): 2129-2137.
- [10] 赵宇巍. 水生态与水环境的交互作用与机理分析: 以傀儡湖沉水植物生态修复为例 [D]. 苏州: 苏州科技大学, 2022.  
ZHAO Y W. Interaction and mechanism analysis of water ecology and water environment: take the ecological restoration of submerged plants in Golem Lake as an example[D]. Suzhou: Suzhou University of Science and Technology, 2022.
- [11] 刘向东, 侯志勇, 谢永宏, 等. 水位对洞庭湖湿地 4 种典型沉水植物的影响 [J]. 湖泊科学, 2021, 33(1): 181-191.  
LIU X D, HOU Z Y, XIE Y H, et al. Influence of water level on four typical submerged plants in wetlands of Lake Dongting[J]. Journal of Lake Sciences, 2021, 33(1): 181-191.
- [12] CHEN J F, ZHANG M, XIE P. Alterations in biomass allocation indicate the adaptation of submersed macrophytes to low-light stress[J]. Ecological Indicators, 2020, 113: 106235.
- [13] DRENOVSKY R E, GREWELL B J, D'ANTONIO C M, et al. A functional trait perspective on plant invasion[J]. Annals of Botany, 2012, 110(1): 141-153.
- [14] YANG Y Q, YU D, LI Y K, et al. Phenotypic plasticity of two submersed plants in response to flooding[J]. Journal of Freshwater Ecology, 2004, 19(1): 69-76.
- [15] 王磊, 胡效卿, 张卓伦, 等. 不同水深和基质下苦草 (*Vallisneria natans*) 的生理生态适应策略 [J]. 生态学杂志, 2021, 40(8): 2421-2430.  
WANG L, HU X Q, ZHANG Z L, et al. Physiological and ecological adaptation strategies of *Vallisneria natans* to different water depths and sediments[J]. Chinese Journal of Ecology, 2021, 40(8): 2421-2430.
- [16] 符辉, 袁桂香, 曹特, 等. 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 G X, CAO T, et al. Clonal growth and foraging behavior of a submerged macrophyte *Vallisneria natans* in response to water depth gradient[J]. Journal of Lake Sciences, 2012, 24(5): 705-711.
- [17] XIN K J, CAO Y, XIE Q Z, et al. Effects of water level changes on the morphological and physiology of the submerged macrophyte *Vallisneria natans*[J]. Journal of Freshwater Ecology, 2022, 37(1): 405-424.
- [18] SPENCE D H N, CHRYSTAL J. Photosynthesis and zonation of freshwater macrophytes[J]. New Phytologist, 1970, 69(1): 217-227.
- [19] 李强. 环境因子对沉水植物生长发育的影响机制 [D]. 南京: 南京师范大学, 2007.  
LI Q. Influence mechanism of environment factors on the growth and development of submerged macrophytes[D]. Nanjing: Nanjing Normal University, 2007.
- [20] 朱丹婷, 乔宁宁, 李铭红, 等. 光强、温度、总氮浓度对黑藻生长的影响 [J]. 水生生物学报, 2011, 35(1): 88-97.  
ZHU D T, QIAO N N, LI M M, et al. Effect of light intensity, temperature, total nitrogen concentration and their interaction on *Hydrilla verticillata*[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2011, 35(1): 88-97.
- [21] 陈文音, 袁少雄, 陈章和. 污水处理中温度对黑藻生长的影响 [J]. 安徽农业科学, 2011, 39(8): 4642-4644.  
CHEN W Y, YUAN S X, CHEN Z H. Influence of temperature on the growth of *Hydrilla verticillata* in the wastewater treatment[J]. Journal of Anhui Agricultural Sciences, 2011, 39(8): 4642-4644.
- [22] 刘俊初, 于丹, 刘春花. 春季不同程度低水位对四种沉水植物生理的影响 [J]. 水生生物学报, 2016, 40(3): 532-537.  
LIU J C, YU D, LIU C H. The physiological effects of spring

- low water level on four submerged macrophytes[J]. Acta Hydrobiologica Sinica, 2016, 40(3): 532-537.
- [23] WANG Y L, CHEN X W, LIU J C, et al. Greater performance of exotic *Elodea nuttallii* in response to water level may make it a better invader than exotic *Egeria densa* during winter and spring[J]. Frontiers in Plant Science, 2019, 10: 144.
- [24] 蔺芳. 4种耐低温沉水植物对富营养化水体除磷去氮的研究[J]. 安徽农学通报, 2018, 24(22): 108-109.
- LIN F. Removal of phosphorus and nitrogen from eutrophic water by four kinds of low temperature submerged plants[J]. Anhui Agricultural Science Bulletin, 2018, 24(22): 108-109.
- [25] 沈全华. 河蟹池塘伊乐藻的种植养护技术[J]. 科学养鱼, 2017, (12): 33-34.
- SHEN Q H. Cultivation and conservation techniques of *Elodea nuttallii* in crab ponds[J]. Scientific Fish Farming, 2017, (12): 33-34.
- [26] 张建铭, 张家海, 钟颖良, 等. 伊乐藻的种植方法[J]. 渔业致富指南, 2018, (18): 36.
- ZHANG J M, ZHANG J H, ZHONG Y L, et al. Planting method of *Elodea nuttallii*[J]. Fishery Guide to Be Rich, 2018, (18): 36.
- [27] ZHONG C, CAO X C, BAI Z G, et al. Nitrogen metabolism correlates with the acclimation of photosynthesis to short-term water stress in rice (*Oryza sativa* L.)[J]. Plant Physiology and Biochemistry, 2018, 125: 52-62.
- [28] 赵藜梅. 气候变化对湖泊表面水温的影响研究及其可视化平台开发: 以滇池为例[D]. 昆明: 云南师范大学, 2021.
- ZHAO L M. Research on the impact of climate change on lake surface temperature and development of visualization platform: taking Dianchi Lake as an example[D]. Kunming: Yunnan Normal University, 2021.
- [29] ZHU G R, LI W, ZHANG M, et al. Adaptation of submerged macrophytes to both water depth and flood intensity as revealed by their mechanical resistance[J]. Hydrobiologia, 2012, 696: 77-93.
- [30] 陈冰祥. 光强/水深对菹草萌发、幼苗生长及生理的影响[D]. 南昌: 江西师范大学, 2017.
- CHEN B X. Effects of light intensity water depth on seed germination, seedling growth and physiology of *Potamogeton crispus*[D]. Nanchang: Jiangxi Normal University, 2017.
- [31] 陈小峰, 王庆亚, 陈开宁. 不同光照条件对菹草外部形态与内部结构的影响[J]. 植物科学学报, 2008, 26(2): 163-169.
- CHEN X F, WANG Q Y, CHEN K N. Impacts of different light intensity on morphology and structure of *Potamogeton crispus*[J]. Plant Science Journal, 2008, 26(2): 163-169.
- [32] KUNII H. Effects of light intensity on the growth and buoyancy of detached *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John during winter[J]. Journal of Plant Research, 1984, 97: 287-295.
- [33] 花炜, 余成, 段高旗, 等. 水下光补偿设备对苦草生长生理影响研究[J]. 环境科学学报, 2024, 44(3): 450-458.
- HUA W, YU C, DUAN G Q, et al. Study on the effects of underwater light compensation device on the growth and physiology of *Vallisneria spiralis*[J]. Acta Scientiae Circumstantiae, 2024, 44(3): 450-458.
- [34] 方志红, 董宽虎. NaCl胁迫对碱蒿可溶性糖和可溶性蛋白含量的影响[J]. 中国农学通报, 2010, 26(16): 147-149.
- FANG Z H, DONG K H. Effects of NaCl stress on Soluble protein contents and Soluble carbohydrate contents of *Artemisia anethifolia*[J]. Chinese Agricultural Science Bulletin, 2010, 26(16): 147-149.
- [35] 罗姗姗, 曹昀, 纪欣圣, 等. 水深对黑藻叶绿素含量和抗氧化酶活性的影响[J]. 生态学杂志, 2019, 38(1): 221-228.
- LUO S S, CAO Y, JI X S, et al. Effects of water depth on chlorophyll content and antioxidant enzyme activity of *Hydrilla verticillata*[J]. Chinese Journal of Ecology, 2019, 38(1): 221-228.
- [36] YUAN G X, FU H, ZHONG J Y, et al. Nitrogen/carbon metabolism in response to  $\text{NH}_4^+$  pulse for two submersed macrophytes[J]. Aquatic Botany, 2015, 121: 76-82.
- [37] ZHANG M, WANG Z Q, XU J, et al. Ammonium, microcystins, and hypoxia of blooms in eutrophic water cause oxidative stress and C-N imbalance in submersed and floating-leaved aquatic plants in Lake Taihu, China[J]. Chemosphere, 2011, 82(3): 329-339.
- [38] 陈怡昕. 水位变化对沉水植物菹草生理生态的影响研究[D]. 南昌: 江西师范大学, 2023.
- CHEN Y T. Study on the effect of water level changes on the physiology and ecology of the submerged plant *Potamogeton crispus*[D]. Nanchang: Jiangxi Normal University, 2023.
- [39] 吴晓东, 王国祥, 陈正勇, 等. 水深梯度对黑藻生长的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2011, 27(4): 40-45.
- WU X D, WANG G X, CHEN Z Y, et al. Response of *Hydrilla verticillata* in growth to water depth gradient[J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 2011, 27(4): 40-45.
- [40] 张昊, 史小红, 赵胜男, 等. 内蒙古查干淖尔湖东湖水体富营养化特征及其影响因素[J]. 湿地科学, 2023, 21(6): 842-849.
- ZHANG H, SHI X H, ZHAO S N, et al. Eutrophication characteristics of the east Chagannaer Lake in Inner Mongolia and their influencing factors[J]. Wetland Science, 2023, 21(6): 842-849.

(责任编辑:孟岑)