

湖北斧头湖浮叶水生植物群落学研究

II. 荇菜群落的结构*

周 进 陈家宽

(武汉大学生命科学院, 武汉 430072)

提 要

本研究从三方面考察了斧头湖荇菜群落的结构,并对其进行周年观察。荇菜群落内共有13种植物,可归为5个生活型11个生长型,其物种组成较贫乏。浮叶水生植物群落的物种结构较挺水植物群落简单。荇菜群落呈带状和斑块状分布,荇菜种群的群聚规模从0.08—0.64m²不等。群落的垂直结构分两层:浮叶植物层和沉水植物层,无发达的地下根茎系统和水上层。群落内荇菜种群在5月下旬达到最大现存量和生殖高峰,之后在一个低的水平波动。群落内其它优势种间的更替现象十分明显。

关键词 荇菜群落,群落结构,种群动态,浮叶水生植被

1 材料与方法

本文取样时间、地点(图1)和研究方法同前文^[1]。

2 结果与讨论

2.1 物种结构

2.1.1 种类组成 荇菜群落(*Comm. Nymphoides peltata*)内共有水生维管束植物13种(表1),占斧头湖水生植物总数的13%,其中挺水植物2种、浮叶和漂浮植物5种、沉水植物6种。它们可按出现频度分为3类:①高频度类,包括荇菜、槐叶苹和满江红。由于荇菜群落主要分布于岸边水域,本群落内对槐叶苹和满江红的统计较符合实际。虽然这两种已达到高频度水平,且密度大,但除秋后在岸边水域外,因其个体太小,它们在群落内未能形成优势。②中频度类,包括菰、菱、黑藻、金鱼藻和茭等。菰和菱的频度很好地反映出荇菜群落处于菰和菱群落之间的过渡水域。黑藻和金鱼藻作为广布的优势沉水植物,也可与荇菜共同组成多优群落,但为方便计,本文均称为“荇菜群落”。茭是近岸的沉水植物,一般生长在敞水区,除作为荇菜或菱群落的伴生种外,也可形成单优群落。③低频

* 国家教委“九·五”重大项目“长江关键地区生物多样性保护生物学中若干重大问题的研究”基金资助。

李伟、王青锋参加部分野外工作,陈宝联绘制插图。特此致谢。

1992年9月8日收到。1994年9月20日收到修改稿。

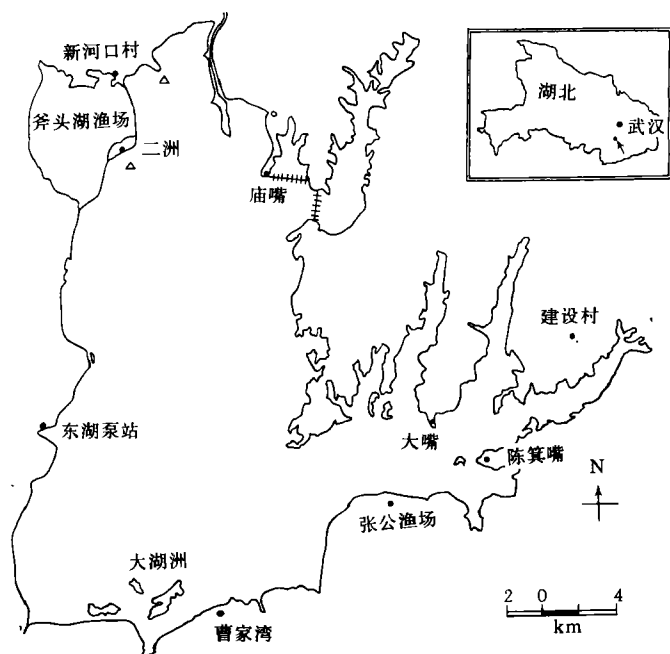


图 1 斧头湖轮廓图及研究地点(△)

附: 该湖在湖北省位置(箭头)

Fig.1 Sketch map of Futouhu Lake and the study

sites (△). Inset: location of the lake (arrow)

间序列上发生了生态分化: 荇菜在 3 月开始发芽, 之后迅速生长, 在 5 月开花、结果, 现存量达到最大(平均盖度为 79.25%, 局部达 100%), 6 月底便迅速减少, 以后在低水平波动。而水鳖则从 6 月开始萌发、生长, 由匍匐茎进行大量无性繁殖后, 于 8 月达到群落生长盛期, 此时荇菜群落所在的水域小部分为菱群落占据, 大部分为水鳖群落(和槐叶苹、满江红)占据。由于已不是典型的荇菜群落, 故导致水鳖在荇菜群落样地内的频度极低。

斧头湖荇菜群落与菱群落共出现 17 种植物, 其中 11 种为两群落共有, 相似系数为 64.7%。两群落间种的频度差异较大, 除去频度 $F < 10\%$ 的偶见种后, 菱、荇菜、槐叶苹和满江红等浮叶、漂浮植物组成了浮叶水生植被的主要成分, 其频度较高, 这也反映了其生态习性的基本一致性; 菰、黑藻、竹叶眼子菜、茭和金鱼藻等成为两群落共同的常见伴生种, 虽然其频度各不相同; 莲和微齿眼子菜在菱群落内常见而在荇菜群落内却无。总之, 菱群落的伴生植物不论从种类还是从个体数量看, 皆多于荇菜群落。

斧头湖浮叶植物群落与挺水植物群落在物种结构上有一定差异, 这种差异首先表现在物种多样性上。挺水植物群落内共有植物 25 种^[3,4], 而浮叶植物群落仅有 17 种, 前者包括了后者的所有物种。在挺水植物群落“特有的”8 个种中, 挺水和湿生植物占了 6 个, 即醴肠(*Eclipta prostrata*)、苔草属一种(*Carex* sp.)、稗(*Echinochloa crus-galli*)、透明鳞荸荠(*Eleocharis pellucida*)、水田碎米荠(*Cardamine lyrata*)和旱苗蓼(*Polygonum lapathifolium*)。它们分布于退水后的滩地和浅水处, 而且存在的时间较短暂, 开春涨水后

度类, 包括茼草、水鳖、菹草和苦草等植物。其中茼草是“过渡”种, 早春分布于退水后的湖滩或浅水中, 涨水后即荇菜群落内消失(茼草群落则退缩至岸边, 并可周年生长)。菹草和苦草主要分布在浅水区, 并可形成局部优势, 因本样地水深一般为 1.5—3m, 故它们出现较少。浮萍作为小型漂浮植物, 在荇菜群落内也仅少量出现。水鳖作为一年生漂浮植物, 主要分布于岸边或挺水、浮叶水生植被外缘, 与荇菜的生态位有相当程度的重叠, 《中国植被》专门设有“荇菜——水鳖”

群落系(Form. *Nymphoides peltata-Hydrocharis dubia*)^[2]。但表 1 中水鳖却以低频度出现, 主要原因是其与荇菜在时

多消退。另有两种浮叶根生植物,即睡莲 (*Nymphaea tetragona*) 和茶菱 (*Trapella sinensis*),仅出现于挺水水生植被莲群落内,未见分布于浮叶植物群落内。沉水植物的种类组成在两种类型的群落内几乎一致,表明沉水植物在不同类型群落内均有较好的适应性。

浮叶植物群落各个种的数量组成也有别于挺水植物群落。挺水植物群落内的高频度种为菰、莲、黑藻和金鱼藻,前两种分别为菰和莲群落的建群种;后两种作为沉水层的优势种,均出现于莲群落内,而作为群落第二层的浮叶根生植物却无一形成优势。与此相反,浮叶植物群落的几个高频度种(菱、荇菜及槐叶苹+满江红)均出现于第二层,而其它层次(尤其是沉水层)无高频度种出现。挺水植物的低频度种($F < 10\%$)也远少于浮叶植物群落,而更多的是中频度种。可见挺水植物群落不论是在种类组成还是各个种的个体数量上都较浮叶植物群落为丰富^[3,4]。

荇菜群落在生长盛期时各伴生种的优势度见表 2。荇菜在群落内处于绝对优势的地位,其重要值达到 75.75%,超过菱在菱群落内的重要值。这必然抑制群落内其它植物的生长,使其它植物减少(如完全没有莲)、重要值降低等,且水下层不出现或很少出现优势种。此结果与本研究中群落种类组成和频度分析是一致的。

2.1.2 生活型和生长型 按照 den Hartog 等和 Hutchinson 的生活型-生长型系统^[5,6],荇菜群落内 13 种植物(*Trapa* 和 *Lemna* 属植物各计为 1 种)可归入 5 个生活型 11 个生长型(表 3)。各生活型中生长型的分布是不均匀的,生长型最多的为沉水根着植物,达 4 个,最少的为水中漂浮植物和挺水植物,各有 1 个生长型。

荇菜群落与菱群落相比,生长型种类和在生活型中的分布都相差不大,但后者的生长型稍多于前者。与斧头湖挺水植被^[3,4]相比,该湖浮叶水生植被无论是种类组成还是生长型都较贫乏,挺水植被包含了后者的所有生长型。

若考虑群落内各种的数量关系(以频度计算),并除去那些偶见、少见种,则群落内还剩 8 个生长型,可归入 5 个生活型,仍以沉水根着型为多。荇菜群落缺少菱群落内莲型和小眼子菜型两种常见生长型,在 $F > 10\%$ 水平上,菱群落包含了荇菜群落所有的生

表 1 荇菜群落植物名录及其频度
Tab.1 The species and their occurrence frequencies
in Comm. *Nymphoides peltata*

种类 Species	频度 Frequency(%)
菰 <i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf.	28
茵草 <i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fernald	8
菱 <i>Trapa</i> spp.	56
荇菜 <i>Nymphoides peltata</i> (Gmel.) O.Kuntze	88
槐叶苹 <i>Salvinia natans</i> (L.) All.	72
满江红 <i>Azolla imbricata</i> (Roxb.) Nakai	
水鳖 <i>Hydrocharis dubia</i> (Bl.) Backer	4
浮萍 <i>Lemna</i> spp.	+
黑藻 <i>Hydrilla verticillata</i> (L.f.) Royle	12
马来眼子菜 <i>Potamogeton malaianus</i> Miq.	12
菹草 <i>P. crispus</i> L.	2
茶 <i>Myriophyllum spicatum</i> L.	12
苦草 <i>Vallisneria asiatica</i> Miki	3
金鱼藻 <i>Ceratophyllum demersum</i> L.	12

长型。

表 2 荇菜群落重要值调查表

Tab.2 The importance value of plants in Comm. *Nymphoides peltata*

种类 Species	多度 Abundance	相对多度(%) Relative abundance (RA)	频度 Frequency	相对频度(%) Relative frequency (RF)
荇菜 <i>Nymphoides peltata</i> (Gmel.)O.Kuntze	197.00	84.51	99.00	73.21
菱 <i>Trapa</i> spp.	22.50	9.65	30.47	22.53
槐叶苹 <i>Salvinia natans</i> (L.)All.	11.00	4.72	4.75	3.52
满江红 <i>Azolla imbricata</i> (Roxb.) Nakai				
菰 <i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf.	2.60	1.12	1.00	0.74
总计 Total	233.10	100.00	135.22	100.00

种类 Species	显著度 Dominance	相对显著度(%) Relative dominance (RD)	重要值* Importance value (IV)	
荇菜 <i>Nymphoides peltata</i> (Gmel.)O.Kuntze	79.25	69.52	75.75	
菱 <i>Trapa</i> spp.	31.75	27.83	20.00	
槐叶苹 <i>Salvinia natans</i> (L.)All.	2.00	1.64	3.29	
满江红 <i>Azolla imbricata</i> (Roxb.) Nakai				
菰 <i>Zizania latifolia</i> (Griseb.) Stapf.	1.25	1.01	0.96	
总计 Total	114.25	100.00	100.00	

* 重要值(IV)=(RA+RF+RD) / 3 × 100%。

荇菜群落生长型谱略呈“┐”形(图 2),表明荇菜群落内除 BⅡ型植物仍处于最高值(38.4%)外,还出现一个次高峰 AI 型,使荇菜群落的生长型谱呈两边高、中间低的状态。与菱群落生长型谱相同的是,位于中间的 AⅡ-BⅡ型百分率较低,而处于边上的 AI 和 BⅢ型值较高,从而出现高峰位于生长型谱一侧或两侧的情况,这或许是斧头湖浮叶水生植被的共同特征,而与该湖挺水植被的“山”形生长型谱^[3,4]显然不同,说明浮叶水生植被与挺水植被在群落结构上存在相当大差异。

若考虑各种的数量关系(这里以频度计算),并除去那些偶见、少见种,则按前文^[1]所给公式计算得荇菜群落的定量生长型谱(图 3)。同菱群落一样,荇菜群落的 BⅡ型以绝

对多数领先于其它类型, AI 型也较为显著, BIII 型却由于数量太少而降至极低水平, 但总体也呈一个略偏的“山”形结构。

荇菜群落与菱群落具有极相似的定量谱形^[1], 但菱群落内 BII 型的 e 值较大, 而图 3 中则是 a 值较大, 分别反映了作为建群种的菱和荇菜在其群落内的重要地位。定量生长型谱可以较好地刻划群落的结构, 在水生植物群落学研究中具有较好应用前景。

表 3 荇菜群落的生活型-生长型表

Tab.3 Life and growth forms of Comm. *Nymphoides peltata*

生活型 Life form	生长型 Growth form	频度(%) Frequency
AI. Acropleustophyta 水面漂浮植物	a. lemnid* 浮萍型	***
	b. salviniiid 槐叶苹型	72
	c. hydrocharid 水鳖型	+
AII. Mesopleustophyta 水中漂浮植物	c. ceratophyllid 金鱼藻型	12
BI. Hyperhydantes 挺水根着植物	a. graminid 禾草型	28, +
BII. Ephydates 浮叶根着植物	a. nymphoid 荇菜型	88
	e. trapid* 菱型	56
BIII. Hyphydates 沉水根着植物	a1. magnopotamid 大眼子菜型	12, +
	a3. myriophyllid 茳型	12
	b. vallisnerid 苦草型	+
	c. elodeid 伊乐藻型	12

*Lemid 和 trapid 植物在本表中分别以 1 种计。Lemid and trapid plants are counted as one species respectively. ***“+”示有但频度<10%。“+”indicates presence with frequency <10%.

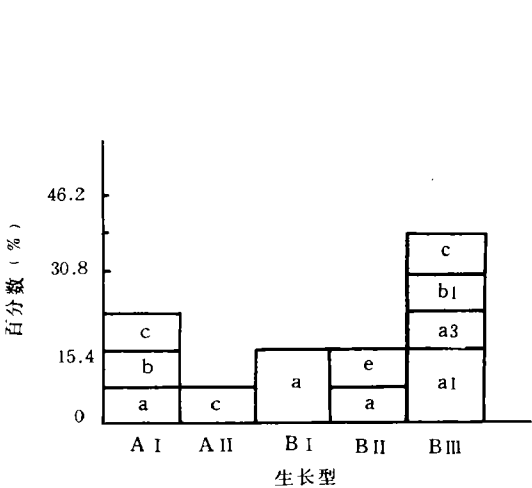


图 2 荇菜群落生长型谱

Fig.2 Growth form spectrum of Comm. *Nymphoides peltata*

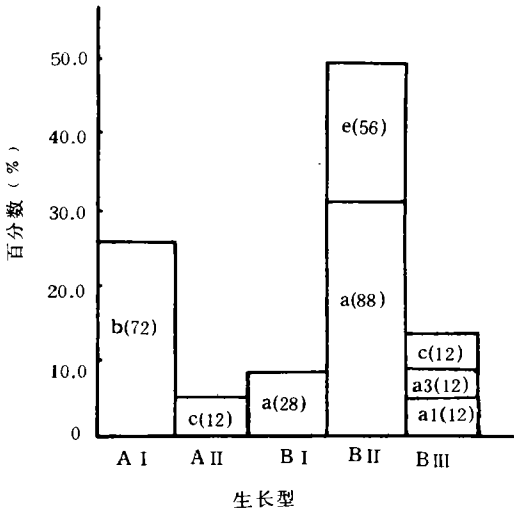


图 3 荇菜群落定量生长型谱(括号内为频度)

Fig.3 Quantitative growth form spectrum of Comm. *Nymphoides peltata* (numbers in parentheses are frequencies)

2.2 水平结构

2.2.1 群落内各个种的水平分布格局 湖中荇菜群落的分布范围远较菱群落狭窄,常不连续地分布于距岸约百米以内的区域,常被菰和莲群落所间断;在与斧头湖连通的河道的缓流地段,也有较大面积的荇菜群落分布,鉴于荇菜在荇菜群落内的优势度高于菱在菱群落内的优势度^[1],荇菜群落内伴生植物及其优势度均少于或低于菱群落。在荇菜群落的生长盛期(5月),沉水植物如竹叶眼子菜、小茨藻和菹草等分布于群落靠近湖岸的一边,荇菜则分布于群落靠近湖心的一边。黑藻和金鱼藻的分布范围远大于荇菜群落,可分布于群落内的任何位置。槐叶苹和满江红分布于从湖岸到荇菜群落及荇菜-菱群落交错区的较大范围,由于个体较少,一般呈不规则分布。菰则组成荇菜群落稀疏的水上层,与菱群落的情形一样。水鳖每年6月开始大量发生,主要分布于沿岸或挺水植被的外围,其分布范围与荇菜群落有许多重叠,当荇菜群落于6月衰老、消失后,群落所在的大部分面积为水鳖所占据,成为几乎单优的水鳖群落。菱的分布范围远大于荇菜,菱可分布于荇菜群落的任何地方,但主要分布于荇菜群落靠湖心的部分,并与之组成多优群落。

与菱群落相比,荇菜群落由于其建群种对水位的生态适应谱较窄,分布带远较菱群落小,其伴生种也较少,群落内其它种群的水平分布规律较不明显。

浮叶植物群落内不同种群在从岸边到湖心的水平方向上,与同湖挺水植物群落一样具有明显的带状分布,但由于浮叶植物群落结构相对简单,内部环境相对均一,其内植物生长型和斑块分化相对贫乏。值得注意的是尽管斧头湖浮叶植物群落与挺水植物群落有相当大的差别,但小眼子菜型(BIIIa2)植物在这两类群落内均占有相当重要的位置。

2.2.2 种群内的水平结构 荇菜群落内荇菜种群一般呈群聚分布,但在不同季节其聚块大小不同。在春季,聚块分别为800和6400cm²,但在冬季却为1600cm²,表明多年生荇菜其生长和休眠季节其营养器官所处的状态可能是不同的。同样地上群聚规模随取样方向的不同而不同;其在单优群落和在与菰组成的多优群落内的群聚规模也不同¹⁾。斧头湖浮叶水生植物水平分布格局的变化规律,反映了种群在分布格局方面的多样性。

2.3 垂直结构

斧头湖荇菜群落与菱群落的垂直结构大致相同,均可分为浮叶植物层和沉水植物层。不同的是其物种组成少于菱群落,另一个区别是,水鳖(AIc型)在6月开始大发生时荇菜群落几乎已消亡殆尽。这很可能是两个种在长期演化过程中发生时间序列上生态位分化的结果。本湖浮叶水生植物群落的垂直结构一般分两层,即浮叶植物层和沉水植物层,水上层缺乏或不发达。各生长型在数量组成上不同,某些生长型间具有互补现象。与本湖多年挺水植物群落发达的地下根茎系统相比^[3,4],浮叶水生植物群落的地下部分结构简单,单位面积生物量极小,可忽略不计。

2.4 群落动态

荇菜作为多年生植物,主要以发达的匍匐茎越冬。每年3月上旬随着气温升高,荇菜越冬茎开始萌动,幼叶丛生,生长较慢。此时大片滩地尚处水线以上,荇菜在其上呈湿生状态或完全的陆生状态,也可在陆生情况下完成生活史。国外对此也有观察^[5]。

1) 周进等, 1993: 湖北斧头湖浮叶水生植物群落学研究Ⅲ。荇菜、菱种群的分布格局分析(待发表)。

随着水位增高,荇菜叶柄和匍匐茎也迅速伸长,叶片不断增多,单叶面积不断加大,盖度也随之增大,3月底可初步形成单优群落,以后迅速占领大部分水域,平均盖度为41.3%,局部达100%,此时群落季相为翠绿色。荇菜主要以长叶柄适应水位的变化,但它的这种适应能力远不如菱。据1990年4月的样地调查,荇菜分布处的最深水位可达0.94m(距湖岸约125m)。不排除更深处还有荇菜生长的可能,但此处其生活力较弱,已不能形成茂盛的群落。

4月底至5月初,斧头湖荇菜群落大面积开花。5月下旬群落的盖度和生物量达到最大值(1990年5月23—24日测),平均盖度为79.25%,局部达100%;每平方米生物量鲜重为710.31g(其中花果51.10g),干重为88.55g(其中花果6.24g)。其花桔黄色,较大且挺出水面,给广阔的湖面增添了色彩。

6月以后荇菜群落进入花果后期,大量果实成熟裂开,释放出小而多的种子,荇菜种群密度骤降,其占据的水面为水鳖和菱等种群扩展后取代。以后荇菜只在低密度水平上维持其营养生长,尽管时有少量开花和结果。

入秋以后,随着气温下降,残存的荇菜叶片进一步衰老死亡,仅留下茎和细长的叶柄。少数宿存叶为浅砖红色,它们在湿地、泥中或深水处越冬(图4)。

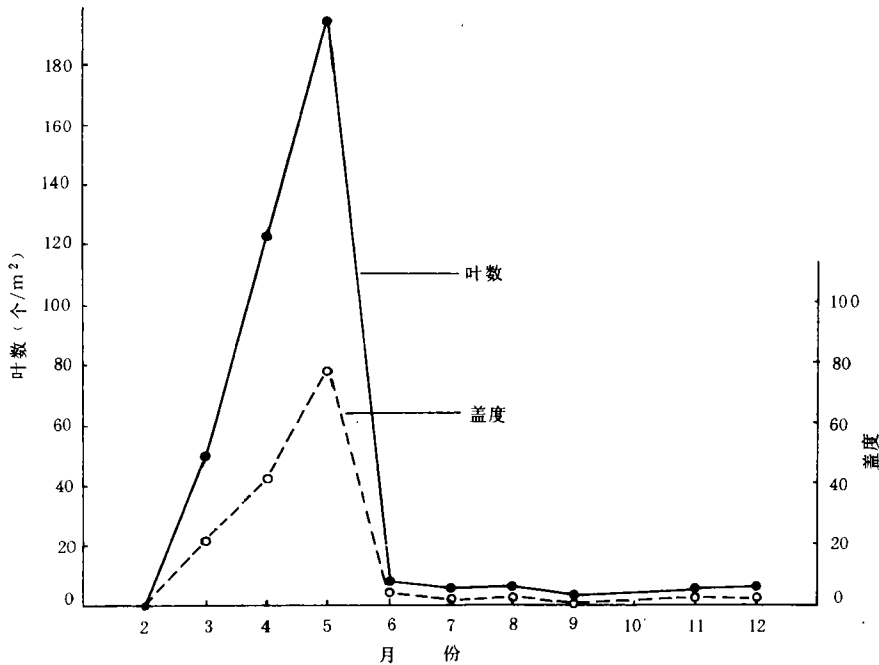


图4 荇菜种群动态(1990年)

Fig.4 Population dynamics of *Nymphaeaceae* (the year 1990)

荇菜果实于5月下旬至6月成熟,在水面漂浮一段时间后沉入水底,这显然有利于种子的扩展和新群落的形成。同菰群落和莲群落一样^[3,4],荇菜种子在荇菜群落内即使发芽也将因竞争不过越冬的营养繁殖个体而死亡。种子的作用在于维持荇菜群落的潜在种群及扩散形成新的荇菜群落。已证明荇菜种子在水禽、鱼类体内会被完全消化,但其对脱水作用有较强的忍受力,故动物体表传播是荇菜种群在水体间传播的主要方式;在同一水

体,水播则起主要作用^[7,8]。

荇菜群落内伴生植物的动态也是明显的,其中最显著的是荇菜种群在 6 月急剧衰退后,其“生态位真空”为水鳖填充,后者在 8 月达到其生长盛期,而此时菱种群也已消退,三种种群在生态位的时间轴上有较好分化。在热带的富营养化湖泊中也有类似现象^[9]。

参 考 文 献

- [1] 陈家宽,周 进。湖北斧头湖浮叶水生植物群落学研究I.菱群落的结构。水生生物学报,1995,19(1):40—48
- [2] 中国植被编辑委员会。中国植被。北京:科学出版社,1980
- [3] 李 伟,周 进,王徽勤,钟 扬。斧头湖挺水植被的群落学研究I.菰群落的结构。武汉植物学研究,1992,10(2):109—116
- [4] 李 伟,周 进,王徽勤,钟 扬。斧头湖挺水植被的群落学研究II.莲群落的结构。武汉植物学研究,1992,10(3):273—279
- [5] den Hartog C and G van der velde. Structural aspects of aquatic plant communities. In: Symoens, J J (ed.): Vegetation of Inland Waters, Kluwer Academic Publishers, 1988, 113—153
- [6] Hutchinson G E. A Treatise on Limnology. Vol.3, Limnological Botany, New York: John Wiley, 1975
- [7] Smits A J M, R van Ruremonde and G van der Velde. Seed dispersal of three nymphaeid macrophytes. *Aquat. Bot.*, 1989, 35: 167—180
- [8] Cook C D K. Seed dispersal of *Nymphoides peltata* (Gmel.) O. Kuntze (Menyanthaceae). *Aquat. Bot.*, 1990, 37:325—340
- [9] Sankaran Unni K. An ecological study of the macrophytic vegetation of the Doodhadhari Lake, Raipur M. P. India. I, II, III, *Hydrobiologia*, 1971a, b, 1972, 37:139—155; 38:25—36

PHYTOCOENOLOGICAL STUDIES ON FLOATING—LEAVED ANCHORED AQUATIC PLANTS IN FUTOUHU LAKE, HUBEI PROV- INCE II. THE STRUCTURE OF COMM. *NYMPHOIDES PELTATA*

Zhou Jin and Chen Jiakuan

(School of Life Science, Wuhan University, Wuhan 430072)

Abstract

The structure of Comm. *Nymphoides peltata* was investigated monthly and for a whole year. The community is composed of 13 plant species which belong to 5 life forms and 11 growth forms. The community shows zonation and patchy distribution, while the distribution of *N. peltata* population are contagious, varying from 0.08m² to 0.64m². The vertical structure of the community has two layers only: floating-leaved hydrophyte layer and submerged hydrophyte layer. Advanced hydrophyte layer was not observed above the water, nor was an advanced root or rhizome system below the substrate. The population of *N. peltata* reached peaks in standing crop and in sexual reproduction in late May. Then the population declined and fluctuated around a low level. The replacement of dominant species by another is obviously observed in the community.

Key words Comm. *Nymphoides peltata*, Community structure, Population dynamics, Floating-leaved aquatic vegetation