

富营养水体中沉水植物与浮游藻类相互竞争的研究

杨清心*

(中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008)

摘要 本文就沉水植物与浮游藻类在富营养水体中的相互竞争现象及机制作了初步研究。室内外实验结果表明,二者之间存在着复杂的相互竞争关系。在光资源竞争上,浮游藻类占有相对优势;对水中营养盐的竞争是单向的,沉水植物因可以从底泥中得到营养盐而处于优势地位;当光照和营养盐充足时沉水植物对浮游藻类有明显的生化抑制效应,这种抑制可能通过促进藻类沉降而起作用。二者的互竞争受水深、水深及水中营养盐含量的强烈影响,高水温、高营养盐含量及深水均不利于沉水植物,而助长了浮游藻类的竞争优势。沉水植物群落一旦形成较大的密度,就能对浮游藻类产生强烈的抑制,保持自己的优势地位。因此,沉水植被恢复应从水温和水位均较低的冬季开始,严格控制营养盐输入量是非常重要的。

关键词 沉水植物 浮游藻类 竞争

在浅水湖泊中,富营养化过程和富营养湖泊的生态恢复(水生植被恢复)过程实质上是浮游藻类优势与沉水高等植物优势相互取代的过程^[1]。浮游藻类和沉水高等植物同属于湖泊生态系统内的初级生产者,它们都生活在湖水中,以水下光照、矿质营养元素及CO₂为主要资源,生态位高度重叠,存在着激烈的相互竞争。种的遗传特性是决定其竞争能力的内在因素,但矿质营养元素、光照、水深等环境因子是决定这两类植物间竞争的重要环境因素。研究这两类植物间的相互竞争机制及其与环境因素间的关系,探索通过环境调节增强沉水植物的竞争优势,不论对于浅水湖泊的富营养化预防还是富营养湖泊生态恢复中的水生植被重建都有指导意义。

本文通过室内外实验,就沉水植物与浮游藻类在五里湖富营养水体中的相互竞争现象作了初步研究,旨在揭示二者在富营养条件下的相互竞争及其与湖水中营养、温度、光照等环境因子的关系,探索通过调节环境因子调控这两类植物的可能性,为富营养湖泊中的水生植被重建提供科学依据和技术手段。

1 实验材料与方法

本研究以伊乐藻 *Elodea nuttallii*、黑藻 *Hydrilla verticillata* 等沉水植物及五里湖的浮游藻类为研究对象,分别完成了营养竞争、光竞争和生化抑制三方面的实验。水样及生物样品的分析参考《水和废水标准检验法》^[2]。

* 李文朝、汪光华、张圣熙等同志参与了部分工作。

1.1 伊乐藻和黑藻去除水中氮、磷的室内动态实验

1.1.1 实验材料 采自五里湖实验区内长40cm的伊乐藻和黑藻枝尖。

1.1.2 实验装置 一组由5L玻璃培养柱、虹吸式溢流管、连续加液系统和出流液接收杯组成的动态实验装置(图1),培养液经加液系统由培养柱顶部加入,由底部经虹吸式溢流管流入接收杯。

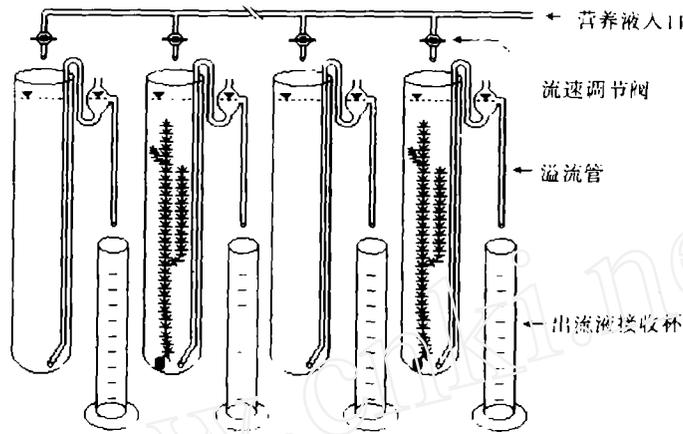


图1 测定沉水植物吸收水中氮磷的动态实验装置

Fig. 1 Experimental design for examining nitrogen and phosphorous absorption by submerged plants

1.1.3 培养液 用经0.2mm孔径微孔滤膜过滤后的自来水、 NH_4Cl 和 KH_2PO_4 配制含 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 4.5mg/L和 $\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ 100mg/L的培养液,调整pH值使之在 7 ± 0.2 范围内。

1.1.4 实验布设 每两个培养柱为一组,其中一个柱为对照,另一个柱中放入70g伊乐藻(黑藻)枝尖,注满培养液后以恒定的流速加入营养液,在室温($23-27^\circ\text{C}$)和窗前自然光照下培养,每经过24h后取流出液测定 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ (纳氏比色法)和 $\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ (盐酸- α 萘胺比色法)浓度^[5],以有植物和无植物柱间的浓度差表示植物对营养盐的吸收量,浓度差与营养液浓度之比值为去除率。共采用伊乐藻和黑藻两个植物种,12h、24h、48h三个换水周期。

1.2 伊乐藻和菹草去除水中氮、磷和藻类的围隔动态实验

1.2.1 实验材料 种植在五里湖2000m²围隔内的伊乐藻和菹草,总生物量分别为4600kg和260kg。

1.2.2 实验运行 围隔为正方形,从一个角向外抽水,由其它三个角上的网窗进水,换水周期2.8d,围隔内水深1.5m,容积3000m³。

1.2.3 采样分析 每隔3d对进出水及围隔中湖水进行取样分析,TN采用过硫酸盐氧化紫外分光光度法分析,TP采用过硫酸盐氧化钼蓝比色法,Chl. a采用三色法^[2]。共运行10d,取样分析3次,取3次平均值。实验期间水温6-8℃。

1.3 沉水植物与藻类相互竞争围隔实验

1.3.1 实验材料 伊乐藻和黑藻枝尖、菹草和金鱼藻休眠芽苞、马来眼子菜幼苗均采自太湖。

1.3.2 实验设置 在五里湖实验区设置五个25m²的小型围隔,1993-1994年进行了多次

多种沉水植物栽培,定期测定水质和沉水植物现存量及湖水中 Chl. a 含量。

1.3.3 其它测量 在发育较好的沉水植物群落内测量水下光照,同时用黑白瓶测氧法测定浮游藻类和伊乐藻离体枝尖的昼夜净生产力^[2]。

1.4 沉水植物与浮游藻类间的生化抑制实验

1.4.1 实验材料 黑藻枝尖取自东太湖,清洗除掉表面附着物后在室内条件下进行 10d 的适应培养。取五里湖水 40L,用 17 号浮游生物网滤除大型浮游动物和杂质,添加 NaNO_3 和 KH_2PO_4 ,使得 N、P 含量分别达到 2.5mg/L 和 0.25mg/L,置于向阳的窗前静止培养 10d。采样统计藻类的优势种类和数量,并在 721 型分光光度计上测定藻液的吸收光谱,找出吸收峰值所在波段。

1.4.2 实验设置 将一组 4 个 5L 的玻璃培养柱(前已述及)并排放置在向阳的窗前,顺次编号为 A、B、C、D, A 柱为对照, B、C、D 柱中依次放入长 40cm 的黑藻枝尖 10g、20g、40g,添加准备好的藻液至 5L 刻度,进行静止培养。

1.4.3 采样分析定期采样测定培养液在 690nm 波长处的消光值,取样前用玻璃棒将柱中培养液搅拌均匀,静置 30min 使活性下降的藻类及其它悬浮物沉降,然后采取上层水样。

2 结果及讨论

2.1 伊乐藻和黑藻去除水中氮、磷的室内动态实验

经过 5--6d 后流出液的营养盐浓度趋于稳定,因植物作用而引起的浓度差和去除率列于表 1。伊乐藻和黑藻的枝尖(茎叶)对水中的 NH_4^+ 和 PO_4^{3-} 有强烈的去除作用,24h 去除量大约为 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 0.23--0.25mg/g, $\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$ 0.0034--0.0049mg/g (植物鲜重)。氮、磷均是组成植物体的大量元素,吸收净化是它们去除水中 NH_4^+ 和 PO_4^{3-} 的重要机制。这两种植物体内的氮、磷比例大约为 7:1^[3],它们对水中 NH_4^+ 和 PO_4^{3-} 的去除比例却大于 60:1,一部分 NH_4^+ 可能被转化成了其它形式的氮。

表 1 伊乐藻和黑藻枝尖对水中氮磷的去除速度*

Tab.1 Removal rate of nitrogen and phosphorous by the shoots of *Elodea Nuttallii* and *Hydrilla verticillata*

换水 周期 (h)	伊 乐 藻				黑 藻			
	$\text{NH}_4^+ - \text{N}$		$\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$		$\text{NH}_4^+ - \text{N}$		$\text{PO}_4^{3-} - \text{P}$	
	浓度差(mg/L)	去除率(%)	浓度差(mg/L)	去除率(%)	浓度差(mg/L)	去除率(%)	浓度差(mg/L)	去除率(%)
12	1.87	42	0.040	40	2.45	55	0.050	50
24	3.31	74	0.048	48	3.56	80	0.069	69
48	4.05	91	0.089	89	3.92	88	0.080	80

* 浓度差指无植物培养柱与有植物培养柱流出液的营养盐浓度差。

2.2 伊乐藻和菹草去除水中氮、磷和藻类的围隔动态实验

沉水植物有从湖水中去除氮、磷和藻类的能力。2000m² 围隔内的动态模拟实验结果表明,当沉水植物密度为 2430g/m²、换水周期为 2.8d 时,虽然水温在 10℃ 以下,沉水植物对流经群落内的富营养湖水中的 TN、TP 和 Chl. a 仍然有较好的去除效果(表 2),其中对 TP 和 Chl. a 的去除率分别达到 60% 和 70% 以上。

表 2 伊乐藻和菹草去除水中氮、磷及藻类的围隔动态实验结果
Tab. 2 The removal rate of nitrogen and phosphorous from the water by the plant community of *Elodea Nuttallii* and *Potamogeton crispus* in the experimental enclosure

项 目	进水(mg/L)	围隔中(mg/L)	出水(mg/L)	去除率(%)	日去除量(kg/d)	日去除率(g/kg 植物)
TN	11.48	9.54	9.01	21.7	2.470	0.508
TP	0.454	0.231	0.166	63.6	0.291	0.0599
Chl. a	0.0364	0.0090	0.0061	74.4	0.032	0.0062

2.3 沉水植物与藻类相互竞争围隔实验

2.3.1 光竞争 湖水中 Chl. a 含量可作为对浮游藻类生物量的间接度量^[2]。围隔实验中发现,湖水在 400nm 波长处的消光率 OD_{400} (m^{-1}) 与 Chl. a (mg/m^3) 含量之间有极为密切的线性关系:

$$OD_{400} = 1.98 + 0.0438 \text{ Chl. a} \quad (P < 0.001)$$

而 OD_{400} 与水下深度 Z (m) 处的光照强度 I_z 有如下关系:

$$I_z = 0.672 I_{air} \exp(-OD_{400} \cdot Z)$$

故

$$I_z = 0.672 I_{air} \exp[-(1.98 + 0.0438 \text{ Chl. a}) \cdot Z]$$

可见,浮游藻类能削弱水下光照,影响强度随水深 Z 的增大而加强。而伊乐藻等沉水植物对水下光照极为敏感(图 2),它们在生长初期位于水底,受光照不足的制约最为强烈。浮游藻类在对光资源的竞争利用方面占有优势,对沉水植物形成了强烈的抑制。

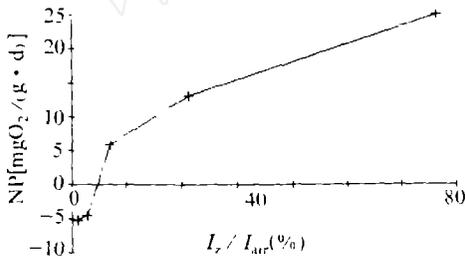


图 2 水下相对光照强度 I_z/I_{air} 对伊乐藻净光合强度 NP 的影响

Fig. 2 Effect of relative irradiation I_z/I_{air} on the net productivity of *Elodea Nuttallii*

沉水植物一旦形成相当高度和密度,其冠层能截取大部分太阳光能,形成较强的遮阴能力,对其冠层以下的浮游藻类产生强烈的光抑制效应。1993 年 2 月在密度为 $9.2 kg/m^3$ 的伊乐藻丛中,由于伊乐藻茎叶的遮阴作用,水下 0.1m 以下深度的相对光强减弱了 10%—50%,使得浮游藻类的光补偿深度由 1.4m 降低到 0.8m,对浮游藻类形成了强烈的抑制(图 3)。

沉水植物群落可抑制浮游藻类和减少其现存量,从而降低湖水的消光率,提高水下光照

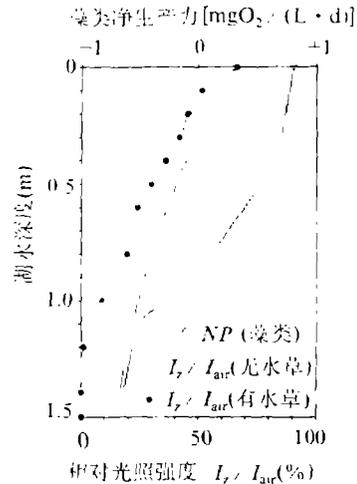


图 3 1993 年 2 月伊乐藻区实测水下相对光强 I_z/I_{air}

(有水草)和藻类净生产力 NP

Fig. 3 Effect of *Elodea Nuttallii* community on the under water relative irradiation and net productivity of the phytoplankton

强度,改善自身的生活条件,巩固沉水植物的优势地位。

2.3.2 营养竞争 沉水植物能有效地降低湖水中 TN、TP 含量,同时也能降低 NH_4^+ 、 NO_3^- 、 PO_4^{3-} 含量,降低的幅度与沉水植物的生长密度成正相关(图 4)。这些离子态氮、磷是沉水植物和浮游藻类可直接吸收利用的营养形态,其含量的降低无疑是沉水植物吸收利用的结果。不论沉水植物是否存在,浮游藻类的现存量与湖水中氮、磷的含量总是呈正相关(图 5)。因此,沉水植物引起的湖水中氮、磷含量的降低对浮游藻类的生长起到了限制作用。

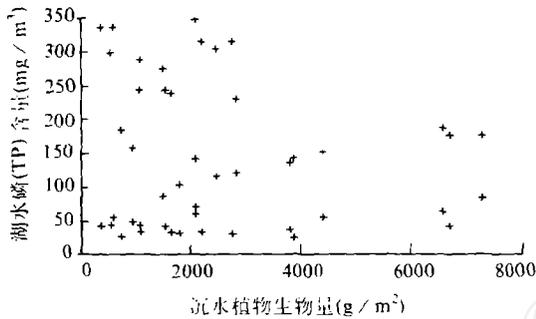


图 4 沉水植物对围隔内湖水中磷含量的影响
Fig. 4 Effect of submerged plants on phosphorous concentration in the lake water

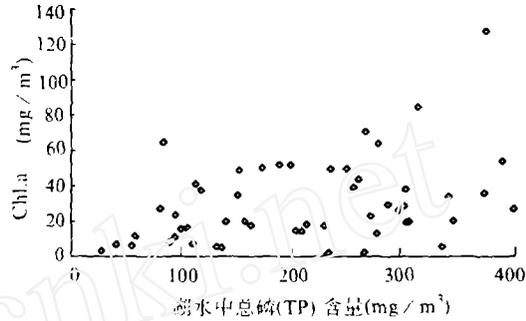


图 5 湖水中总磷(TP)含量对 Chl. a 含量的影响
Fig. 5 Effect of phosphorous concentration on Chl. a of the lake water

对于沉水植物而言,它不仅能通过茎叶吸收湖水中的氮、磷,还能通过其根系吸收底泥中的营养。五里湖底泥中氮、磷含量高达干重的 0.129% 和 0.119%^[4],为沉水植物提供了充足的营养,故浮游藻类吸收利用湖水中的氮、磷对沉水植物没有营养竞争效应。就是说,沉水植物与浮游藻类的营养竞争是单向的,沉水植物处于优势地位。当湖水中氮、磷含量较高时,沉水植物对于浮游藻类的营养竞争减弱。

2.3.3 竞争平衡与水温 沉水植物对于浮游藻类的抑制效应是显著的,抑制强度不仅与沉水植物群落的密度有关,而且与水温有密切的关系(图 6)。当水温小于 10℃ 时,200g/m² 的沉水植物就能达到很好的抑制效果;当水温为 10—20℃ 时,500g/m² 以上的沉水植物能使浮游藻类减少 70% 以上;但当水温上升到 20—30℃ 时,沉水植物的抑藻效应急剧下降,密度小于 2000g/m² 时失去抑藻效应,密度大于 8000g/m² 时才能有较强的抑藻效应。

沉水植物对于浮游藻类的抑制效应随水温上升而衰弱,这并非沉水植物自身的原因,而是因为浮游藻类的生长能

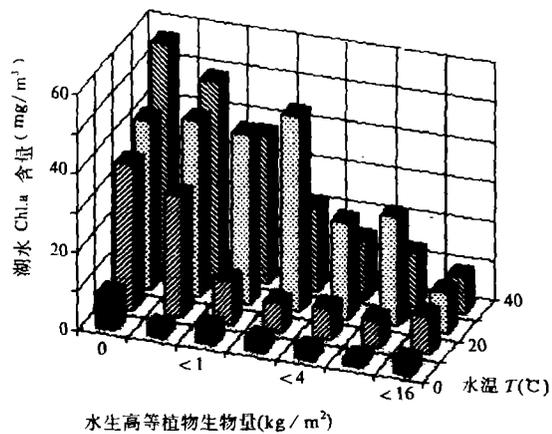


图 6 水生高等植物的抑藻效应与温度的关系
Fig. 6 The effect of water temperature on algae - inhibition effect of aquatic macrophyte

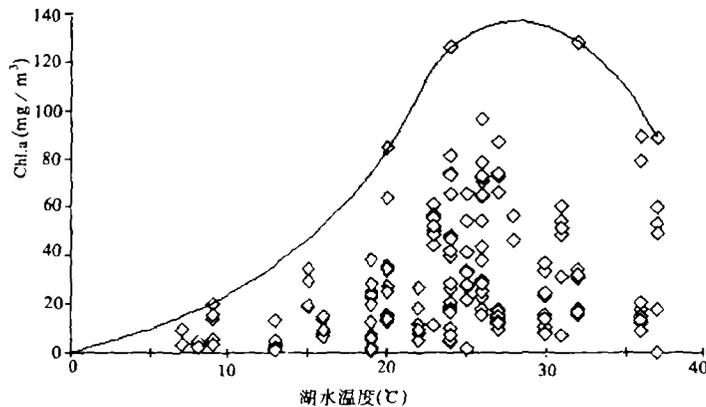


图7 Chl. a含量与表层湖水温度的关系

Fig. 7 The correlation of water temperature and Chl. a concentration of lake water

力随水温上升急剧增强之故(图7)。当水温达到30℃以上时,浮游藻类自身的生长亦受到高水温的抑制。

2.4 沉水植物对浮游藻类的生化抑制

一般认为,水生高等植物能向湖水中分泌某种有机物质,这种物质对浮游藻类有抑制作用^[5,6]。在上述实验中,由于同时存在光照、温度、营养盐等多种因素,很难看到生化抑制作用。为此,我们专门设计了一组实验,在严格的实验室条件下,采用四周透明的玻璃培养柱使柱内光照不受高等植物的影响;并采用少量的高等植物和添加过量的营养盐,使得因吸收而引起的营养盐浓度下降幅度小到可以忽略的程度。

五里湖混合藻种在25-29℃下经过10天的预培养,藻类密度稳定增长,藻液呈浅绿色,藻类含量达 4.64×10^8 个/L,以聚球藻 *Synechococcus* 和新月鼓藻 *Closterium* 占绝对优势。藻液在690nm处出现吸收峰,而经0.45mm孔径微孔滤膜过滤后的滤液在690nm处的消光值接近于零,藻液在此处的光吸收主要由藻类引起。稀释实验结果,消光值 $OD_{690}(m^{-1})$ 与藻类密度AN(个/L)间有极为密切的线性关系:

$$AN = 1.502 \times 10^8 OD_{690} \quad (r^2 = 0.999)$$

故可以用培养液的 $OD_{690}(m^{-1})$ 值表示藻类含量^[6]。

将藻液转入培养柱后,在没有黑藻的对照中,藻液浓度继续增加,经2d后稳定在较高的水平上(图8);有黑藻时藻类的生长受到了明显的抑制,抑制强度与黑藻的生物量成正相关。将培养36h后各柱中黑藻的生物量PB与相对于A柱培养液消光值的增量 ΔOD_{690} 进行统计处理,得二者之间呈对数关系:

$$-\Delta OD_{690} = -1.17 + 1.06 \ln(PB + 3) \quad (r^2 = 0.999)$$

这种抑制关系不是因为光竞争或营养竞争,而是由于沉水植物能向水中分泌某种有机物质(助凝物质),这种物质不影响浮游藻类的正常代谢和繁殖,却能改变其表面特性,促使其沉降。原因在于:(1)其作用是迅速的,在12小时内就能表现出来;(2)其作用是昼夜持续的,并不依赖于光照;(3)其作用是持久的和稳定的,在两天后藻类密度基本保持稳定;(4)培养柱底部的绿色沉降物量与黑藻生物量呈正相关。

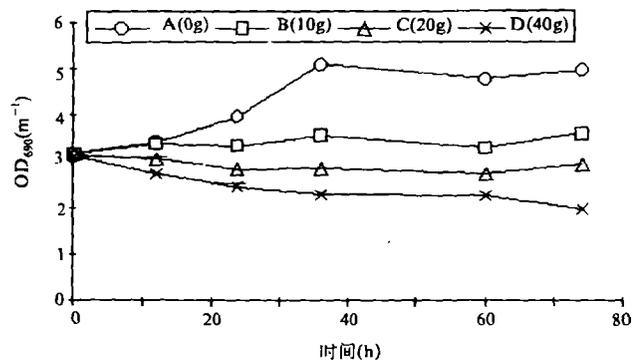


图8 黑藻对五里湖浮游藻类的生化抑制效应

Fig. 8 The biochemical suppression efficiency of submerged plant on phytoplankton

3 小结

(1) 在富营养水体中,沉水植物与浮游藻类间存在着激烈的竞争,二者的相对竞争能力不仅取决于各自的遗传特性,而且在一定程度上受控于光照、营养等资源因子的丰富度及温度等环境因子的适宜度。

(2) 水下光照是二者相互竞争最为激烈的资源,沉水植物因居于水下(在生长初期居于水底)而处于劣势地位,只有在形成较高的高度和密度后才能对其冠层以下的浮游藻类产生较强的抑制。

(3) 沉水植物能吸收利用水中营养盐而抑制浮游藻类的生长,它自身又能从底泥中吸收营养盐,因而不受浮游藻类营养竞争的影响,这种单向竞争使得沉水植物处于十分有利的地位。

(4) 当光照和营养充足时,沉水植物通过促使浮游藻类沉降而起作用。

(5) 沉水植物与浮游藻类间的竞争受到水温、水中营养盐浓度及水深的强烈影响,高温、高营养盐含量及深水均不利于沉水植物。

(6) 严格的营养控制是恢复沉水植被的先决条件,选择低温、低水位季节或人为控制较低的水位可减小恢复沉水植被的难度,节减工程费用,提高成功率。

参 考 文 献

- 1 Brian Moss. Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components. *Hydrobiologia*, 1991, **200/201**: 367-377
- 2 美国公共卫生协会等编,宋仁元等译.水和废水标准检验法(第15版).北京:中国建筑工业出版社,1985
- 3 杨清心.伊乐藻的利用价值.水产养殖,1988,(3): 22-24
- 4 李文朝等.五里湖富营养化过程中水生生物及其生态环境的演变.湖泊科学,1996,8(增刊): 37-45
- 5 Straskraba M *et al.* Relation of aquatic macroflora to phytoplankton, periphyton and macrofauna. Academia Nakladatelstri Ceskoslaveaske. Academia Ved Praha. 1970. 33-62
- 6 俞子文等.几种高等植物的克藻效应.水生生物学报,1992,16(1): 1-6

STUDIES ON THE INTERACTION OF SUBMERGED PLANT AND PHYTOPLANKTON IN EUTROPHIC WATERS

Yang Qingxin

(*Nanjing Institute of Geography & Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008*)

Abstract

Experimental studies on the interaction of submerged plant and phytoplankton in an eutrophic lake revealed complex mutual inhibition competition. Keen competition for the light in the water was found and phytoplankton took remarkable dominance. Submerged plant was the stronger competitor for mineral nutrients because it could get nutrients from both the lake water and the fertile sediment at the bottom. When light and nutrients were abundant, phytoplankton was suppressed by submerged plant with some unknown biochemical which caused falling of phytoplankton.

The competition equilibrium was obviously affected by water depth, water temperature and nutrient concentration in the water. Phytoplankton would prefer high temperature, deep water and high nutrient level, but submerged plant the opposite. Once the community of submerged plant grew up, it gave stronger suppression to the phytoplankton and kept its dominance more stable. Thus, submerged plant should be planted in the cool and low water level season in eutrophic waters with the external nutrient source strictly controlled.

Key Words Submerged plants, phytoplankton, competition