

浮游绿藻对沉水植物苦草生长的抑制作用*

黎慧娟^{1,2}, 倪乐意^{1**}

(1: 中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072)

(2: 中国科学院研究生院, 北京 100039)

摘要: 浮游植物大量生长引起的遮光通常被认为是导致富营养湖泊中沉水植物的衰退的主要原因, 但是藻类对沉水植物的竞争抑制作用还包括化感作用和无机碳竞争等重要方面, 它们可能产生很大影响. 为了验证这一观点, 本文测定了除遮光以外浮游植物对沉水植物的抑制作用. 在相似遮光下 (10% - 33%), 对比研究了不同遮光方式 (黑塑料网的物理遮光/浮游绿藻的生物遮光) 对苦草 (*Vallisneria natans*) 生长和光合作用的影响. 结果表明在遮阳网作用下苦草的生长指标 (叶数、叶长、叶片叶绿素含量和生物量) 和净光合速率都显著高于浮游绿藻作用下苦草, 且后一种处理下苦草叶片上端有腐烂现象. 由此可见, 浮游绿藻对沉水植物生长除了通过遮光抑制生长外, 还有较遮光更加严重的抑制作用. 这可能是由于浮游绿藻通过化感作用和对可利用光合有效辐射光能和溶解无机碳的竞争优势抑制了苦草的光合作用.

关键词: 绿藻; 苦草; 化感; 净光合速率; 溶解无机碳

The effects of chlorophyta on the growth of submersed macrophyte *Vallisneria natans*: a laboratory experiment

LI Huijuan^{1,2} & NI Leyi¹

(1: State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430072, P. R. China)

(2: Graduate School of the Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, P. R. China)

Abstract: Shading of phytoplankton on submersed macrophytes in eutrophic waters is considered to be one of the main causes for the decline of the macrophytes. However, growth inhibition of submersed macrophyte by phytoplankton may be also due to other important factors including allelopathy and DIC competition of phytoplankton. In order to study whether or not shading is the major effect of phytoplankton inhibiting submerged macrophytes, a laboratory experiment was carried out with a submersed macrophyte *Vallisneria natans* grown in dense phytoplankton water. Similar shade levels were created either by dark fabric screens or by phytoplankton dominated by chlorophyta (irradiation in the water was 10% - 33% that in the air). Growth indices of both number and length of leaves, and biomass of *V. natans* were measured during the experiment. Chlorophyll *a + b* concentration and net photosynthesis rate in leaves were also monitored. Growth and photosynthesis of *V. natans* under the shade screens were significantly higher than the plants grown with the chlorophyta, even the leave tips of the plant were found decay in later treatment. The results indicated that chlorophyta suppressed the growth of *V. natans* in ways other than shading. Allelopathic inhibition of chlorophyta on the net photosynthesis rate of *V. natans*, competitive advantages for photosynthetic active radiation (PAR) and dissolved inorganic carbon (DIC) of chlorophyta over *V. natans* were suggested.

Keywords: Chlorophyta; *Vallisneria natans*; Pn; allelopathy; DIC

* 国家重点基础研究发展规划“973”项目 (2002CB412300) 和国家自然科学基金项目 (30570280) 联合资助. 2006 - 03 - 29 收稿; 2006 - 05 - 29 收修改稿. 黎慧娟, 女, 1981 年生, 硕士研究生; E-mail: h19819491@126.com.

** 通讯作者; E-mail: nilly@ihb.ac.cn.

水体富营养化导致的沉水植物大面积消失已引起了人们的广泛关注,为了探索沉水植物消失的原因,研究者们就富营养水体中弱光照、高营养^[1-3]和附生植物^[4-6]对沉水植物的影响开展了大量研究.而浮游植物对沉水植物的影响也受到重视,如 Short 等^[1]和 Moore^[2]发现在水生植物的衰退时期通常伴随水体较高的水体 Chl. a,因此 Verhoeven^[7]和 Jone 等^[8]认为浮游植物使水下光照减弱是水生植物衰退原因之一,而 Jupp 等^[9]还进一步推测浮游植物导致了水体 pH 升高也能抑制水生植物的生长;陈开宁等^[10]在滇池通过模拟生态系统和大型实验围隔发现蓝藻对竹叶眼子菜(*Potamogeton malaiianus*)生长有显著抑制作用,甚至使其几乎全部死亡.但目前这些研究大多仅关注于浮游植物的遮光作用,而除了遮光外,浮游植物是否还通过其它途径对沉水植物生长产生抑制作用呢?

藻类或不同种类的沉水植物生长在同一环境时,必定存在相互影响和竞争.除了对光和营养的竞争外,植物间还存在化感克生作用.对沉水植物间的克生作用已经有报道,如 Kulshreshtha 等^[11]报道黑藻能抑制金鱼藻及其它水生植物的生长;Hegazy 等^[12]实验发现莲的根状茎提取液能显著抑制水稻种子萌发和幼苗生长,在盆栽实验中,水稻生物量和相对生长率随着莲密度的增加而减少;而许多研究者认为沉水植物能通过克生作用直接抑制浮游植物和附生植物的生长^[13,14].但是反过来有关藻类对沉水植物克生的研究报道较少,这可能是由于实验设计上的不足,如很难排除光照的影响.而在湖泊富营养化过程中,浮游植物大量繁殖,甚至产生水华^[15,16],其对沉水植物的重大影响可能不仅限于遮光,如尹黎燕等^[17]报道蓝藻产生的微囊藻毒素对沉水植物苦草的生长和发育有抑制作用.因此,我们推测浮游植物还将对沉水植物产生明显的克生作用,从而抑制沉水植物的生长.为了测定除了遮光作用以外由于藻类生长对沉水植物的抑制作用,我们在本实验比较了富营养条件下物理遮光和藻类遮光对苦草生长产生的影响.

1 材料和方法

1.1 实验材料和设计

室外实验周期为 32 d(2004.08.19-09.18).实验所用苦草(*Vallisneria natans*)采自湖北保安湖,栽种于玻璃缸(50 cm × 50 cm × 75 cm,缸内置约 15 cm 厚底泥,取自武汉东湖汤林湖区,中富营养)内,25 株/缸.分为实验组和对照组 2 组,每组 3 个重复,对照组处理为黑色软塑料遮阳网遮光,实验组通过添加浮游植物,使其密度直到产生近似上述物理遮光效果.具体方法为:从武汉东湖取一定量(约 23 L)湖水,2000 r/min 离心 3-5 min,收集聚于离心管壁的浮游植物,添加到实验所用玻璃缸内,浮游植物立即大量繁殖,3-4 d 后其水下光照与设置的对照组接近.实验期间鉴定水柱中浮游植物优势种类.实验采用自来水培养,试验组每天下午按 $\text{NH}_4\text{-N}$ 0.3 mg/L、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 0.05 mg/L 分别添加 $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ 和 KH_2PO_4 ,以提供浮游植物生长所需氮、磷;为了尽量减少实验差异,对照组仅在第一次添加过,以避免其上覆水氮、磷浓度明显高于实验组.

1.2 水化学分析

在实验前测定底泥间隙水水化学指标.取一定量底泥,3000 r/min 离心 5 min,水样经 0.45 μm 孔径滤膜过滤,按照中华人民共和国国家标准,用分光光度计测定 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 、 $\text{PO}_4\text{-P}$ 浓度.实验期间测定上覆水水化学指标,所取水样为上覆水经 Whatman GF/C 滤膜过滤后分析.

1.3 植物形态和生物量

每次每个处理的每个重复中取样 3 株,用自来水洗净,轻轻擦拭干植株,计算叶片数目,测量叶片长度(最长叶片长度),用电子天平称鲜重.

1.4 净光合速率(Pn)

净光合速率采用溶氧法.取近顶端苦草叶片,长约 20 cm,分别用自来水和蒸馏水洗净,封闭在注满 15 mM NaHCO_3 ,pH 7.5,水温恒定为 25℃ 的反应室,光照为 200 $\mu\text{E}/(\text{m}^2 \cdot \text{s})$,用微量溶氧仪探头(Orbisphere 3655 power logger)测定溶氧变化.测定完后洗净叶片,称鲜重,而后,取其中部分用于叶绿素含量测定,其余烘干,称干重.实验组和对照组植株叶片干湿比无显著差异,最后计算净光合速率时用叶片干重数值.

1.5 水柱 Chl. a 和植株叶片叶绿素含量

上覆水经 Whatman GF/C 滤膜过滤后,滤膜用 90% 丙酮提取后测定 Chl. a,具体方法参照文献^[18].苦草叶片叶绿素含量则取 0.2 g 叶片,用 80% 丙酮提取后测定^[19].

1.6 光照和 pH

分别采用 Li-1000 数据采集器(LI-Cor)的 LI-190SA 和 LI-192SA 探头于正午 12 时测定水上和水下光合有效辐射(PAR;400–700 nm). 水体 pH 于下午约 15 时用 MV-pH 计测定.

1.7 统计分析

所有数据经方差齐性检验后用 GLM ANOVA(SPSS 11.5)作方差分析.

2 结果

2.1 环境因素变化

实验中底泥来源相同,经方差分析,营养盐无显著差别;水柱营养盐浓度维持在中营养水平,不会对苦草产生营养胁迫;光照在实验开始时约为水面光照 30% 左右,此后,为了达到弱光照水平,增加了遮阳网厚度和浮游植物密度,使光照为水面光照 20%–10%,其中实验组光照略高于对照组;实验组水体 pH 一直高于对照组(表 1);苦草叶片上基本无附生植物. 实验组中浮游植物优势种及次优势种均为绿藻,具体为:栅藻(*Scenedesmus* spp.)、衣藻(*Chlamydomonas* spp.)、纤维藻(*Ankistrodesmus* spp.)和四角藻(*Tetraedron*spp.).

表 1 实验条件*

Tab. 1 Experimental conditions during studies (mean \pm s. d.)

	实验组	对照组
底泥间隙水 (mg/L)		
NH ₄ -N	4.78 (±1.13)	5.93 (±0.61)
NO ₃ -N	0.16 (±0.04)	0.13 (±0.01)
PO ₄ -P	0.04 (±0.02)	0.08 (±0.02)
上覆水 (mg/L)		
NH ₄ -N	0.05 (±0.02)	0.09 (±0.05)
NO ₃ -N	0.02 (±0.02)	0.19 (±0.21)
PO ₄ -P	0.02 (±0.03)	0.01 (±0.01)
光照 (% 日照 PAR)		
12 d	33% (±5%)	30% (±12%)
24 d	21% (±2%)	11% (±3%)
32 d	14% (±6%)	11% (±3%)
Chl. a (µg/L)		
14 d	114.24 (±26)	32.58 (±15)
20 d	131.04 (±50)	1.37 (±1.37)
26 d	179.84 (±50)	1.82 (±2.84)
pH		
15 d	10.24 (±0.05)	9.20 (±0.18)
21 d	9.89 (±0.20)	9.33 (±0.04)
27 d	9.89 (±0.44)	9.42 (±0.10)

* 两种遮光处理间系统营养均无显著差异:底泥间隙水 NH₄-N : $P > 0.05$; NO₃-N : $P > 0.05$; PO₄-P: $P > 0.05$.

2.2 植株生长指标

苦草形态和生物量在不同处理下均有明显不同(图 1; 图 2; 图 3; 表 2). 在第 12 d 时,两组间形态(叶数、叶长)和生物量都相差不大,但到第 32 d 时,已有显著差别. 实验组苦草叶数除在开始时有较少增加外,到实验结束时,与实验前相比已无净增加. 而对照组苦草叶数一直保持增加,到第 32 d 时达 12 叶. 叶长在第 12 d 时,均增加约 40%,此后,对照组叶片继续增长了 61%,而实验组叶片基本没有增长.

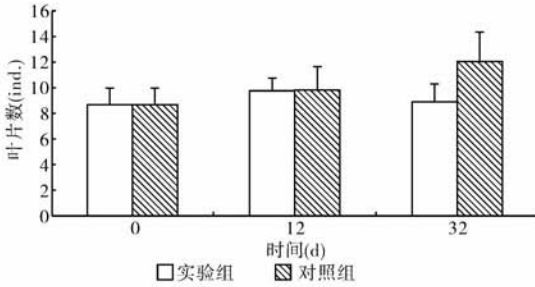


图1 实验组和对照组叶片数目的变化

Fig. 1 Variations in the number of total leaves of *V. natans* between the treatment and the control. Vertical bars indicate \pm S. D.

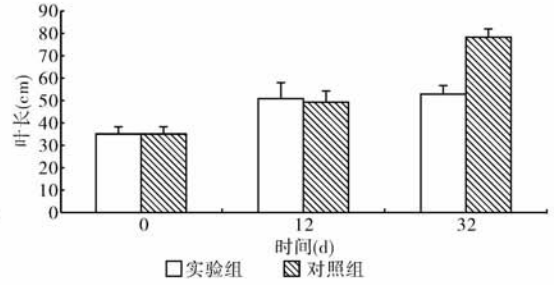


图2 实验组和对照组叶片长度的变化

Fig. 2 Variations in the leaf length of *V. natans* between the treatment and the control. Vertical bars indicate \pm S. D.

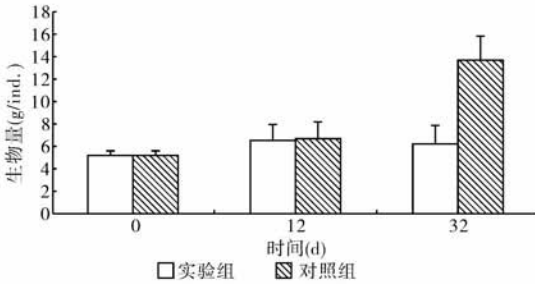


图3 实验组和对照组生物量的变化

Fig. 3 Variations in the biomass of *V. natans* between the treatment and the control. Vertical bars indicate \pm S. D.

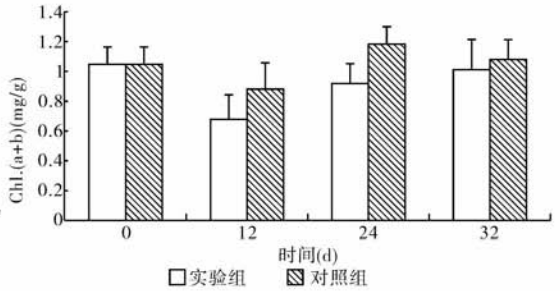


图4 实验组和对照组叶片叶绿素含量的变化

Fig. 4 Variations in the chlorophyll concentration of *V. natans* between the treatment and the control. Vertical bars indicate \pm S. D.

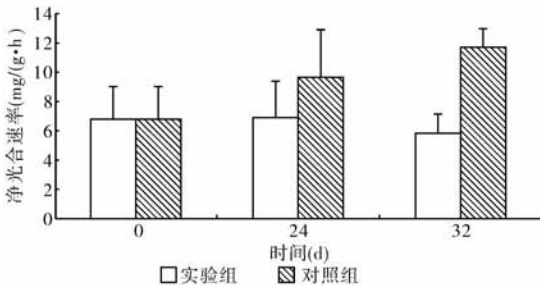


图5 实验组和对照组净光合作速率的变化

Fig. 5 Variations in the net photosynthetic rate of *V. natans* between the treatment and the control. Vertical bars indicate \pm S. D.

植株生物量在实验组基本无净增加,而在对照组,苦草由第12 d时的6.63 g/ind. (湿重)增加到第32 d的13.49 g/ind.,增加了104%.

2.3 叶绿素含量(Chl. (a + b))

叶绿素含量在不同组间明显不同(图4;表2)。实验开始时,苦草叶绿素含量均减少,12 d后又都增加。对照组植物第24 d后,叶片已较长,横卧于水面,植株叶绿素含量有所下降,但在整个实验期间,对照组植物叶绿素含量显著高于实验组叶绿素含量。

2.4 净光合速率(Pn)

不同处理间,净光合速率显著不同(图5;表2)。与开始时相比,实验组第24 d时净光合速率基本不变,而第32 d时,净光合速率减少到5.88 mg/(g·h) (干重),下降了15%;而在对照组,第24 d时,净光合速率增加了42%,此后继续增加17.7%,达到11.85 mg/(g·h)。

表2 绿藻和生长时间对苦草叶数、叶长、生物量、叶绿素(a+b)、
净光合速率影响的方差检验(黑体表示显著差异)

Tab. 2 Effects of the time and treatment variations on growth, Chl. (a+b) and net photosynthesis rate of *V. natans*. Bold indicates significant effect ($P < 0.05$)

方差来源	变量				
	叶数	叶长	生物量	叶绿素(a+b)	净光合速率
藻类	0.008	0.000	0.000	0.005	0.010
时间	0.003	0.000	0.000	0.000	0.258
藻类×时间	0.009	0.000	0.000	0.145	0.069

3 讨论

本实验结果验证了除了使水下光照减弱外,浮游绿藻(栅藻、衣藻、纤维藻和四角藻等)对苦草还具有其它强烈的抑制作用。

3.1 浮游绿藻对苦草净光合速率的抑制

本研究中绿藻明显抑制了苦草的净光合速率。一方面,苦草叶绿素含量下降,而沉水植物叶绿素含量与光合速率有显著相关性^[20],因此叶绿素含量的减少必将影响苦草净光合速率。我们推测很可能是绿藻产生的化感物质抑制了苦草叶绿素的合成或导致了叶绿素的分解,因为 Batish^[21]等发现化感物影响鬼针草植株高度和叶绿素含量,而 Einhellig^[22]等也现化感物质使植物叶绿素含量减少,不过这还有待于进一步研究。此外,根据胁迫响应原理,苦草在弱光照下能通过增加叶片长度和叶绿素含量来获得更多的光能^[1,23],而本研究中藻类却抑制了这种对弱光照的生理响应,这意味着在浮游植物遮光时,苦草将无法缓解其光合作用缺光。

除了因叶绿素含量减少,使光合作用受到光抑制外,本研究中苦草净光合速率的减少可能还受到其它因素的影响,如12 d后,实验组苦草叶绿素含量有明显增加而净光合速率并没有增加,表明除叶绿素含量下降外,光合作用系统的其它组分或功能也受到了抑制。已有研究表明,植物产生的化感物能阻断了叶片内光电子传递,从而抑制了其光合作用^[24-26],但在本研究中是否如此,这有待于进一步研究。

3.2 浮游绿藻对苦草在水生态系统中实际净光合速率的抑制

本研究中绿藻对苦草在水生态系统中实际净光合速率有显著抑制作用。如果按照在反应室中测得的试验组和对照组净光合速率的比值推算它们生物量的比值,那么从第12 d到实验结束时的20 d内,实验组苦草生物量应增加约4.95 g,而实际上,此期间苦草生物量基本无净增加,远远低于净光合速率比值。分析其原因,一方面,很可能苦草和藻类共生时对无机碳 DIC 的激烈竞争会降低苦草在系统中的实际净光合速率。植物光合作用使水体 pH 升高,而 DIC 的相对含量随 pH 升高而迅速下降,本研究中水体 pH 都大于9.2,表明光合作用导致无机碳(DIC)缺乏,以与藻类共生的实验组更为显著。虽然本研究没有测定碱度或 DIC 含量,但 Titus^[27]通过非线性回归,发现美洲苦草光合速率随着 DIC 浓度下降而下降。由于浮游植物比沉水植物对 DIC 具有竞争优势^[28,29],因此对沉水植物的光合作用可能会产生较大抑制。另一方面,绿藻也可能和苦草具有相似的吸收光谱,苦草实际可利用光合有效辐射可能将因此进一步减少。因为有研究发现,附生植物和沉水植物有相同的吸收光谱,并因而抑制了后者的光合作用^[30,31]。

3.3 叶片腐烂

本研究中还观察到叶片上端少量腐烂。这可能是由于水体缺氧引起的,也可能是由于微生物的侵蚀造成的,这有待于进一步研究。Sharma^[32]发现凤眼莲(*Eichhornia crassipes*)生长于以栅藻和隐杆藻为优势种的水体中时,叶片甚至植株逐渐腐烂。Sharma 认为这是由于藻类的克生作用使凤眼莲更易受真菌侵染。而在富营养化湖泊中,浮游植物大量繁殖通常伴随有大量细菌^[33],因此在研究富营养水体中沉水植物的衰退时,浮游微生物的侵蚀作用也是值得注意的。

总之,本研究发现水体 Chl. a 在 114 - 179 $\mu\text{g/L}$ 时浮游植物绿藻除遮光外,还通过其它作用对沉水植物

苦草光合作用和生长产生了强烈的抑制作用. 本研究揭示了富营养化导致的沉水植物退化机理的一个重要方面, 还讨论了导致此结果的可能因素, 值得今后进一步研究.

致谢: 本研究中浮游植物由中国科学院水生生物研究所刘娅琴同学鉴定, 特此致谢!

4 参考文献

- [1] Short F T, Burdick D M, Kaldy J E K. Mesocosm experiments quantify the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina*. *Limnol & Oceanogr*, 1995, **40**: 740 - 749.
- [2] Moore K A. Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems. *J Exp Mar Biol Ecol*, 2000, **244**: 1 - 28.
- [3] Ni LY. Growth of *potamogeton maackianus* under low-light stress in eutrophic water. *J Freshw Ecol*, 2001, **16**: 249 - 256.
- [4] Silberstein K, Chiffings A W, McComb A J. The loss of seagrass in Cockburn sound, western Australia. III. the effect of epiphytes on productivity of *Posidonia australis* Hook. F. *Aquat Bot*, 1986, **24**: 355 - 371.
- [5] Sand-Jensen K. Effect of epiphytes on eelgrass photosynthesis. *Aquat Bot*, 1977, **3**: 55 - 63.
- [6] Takashi A, Munira S, Jagath M *et al.* The effect of epiphytic algae on the growth and production of *Potamogeton perfoliatus* L. in two light conditions. *Envir Experi Bot*, 2004, **52**: 225 - 238.
- [7] Verhoeven J T A. The ecology of *Ruppia*-dominated communities in western Europe. III. Aspects of production, consumption and decomposition. *Aquat Bot*, 1980, **8**: 209 - 253.
- [8] Jones C, Walti K, Adams MS. Phytoplankton as a factor in the decline of the submerged macrophyte *Myriophyllum spicatum*. In Lake Wingra, Wisconsin, U. S. A. *Hydrobiologia*, 1983, **107**: 213 - 219.
- [9] Jupp B P, Spence DHN. Limitations on macrophytes in a eutrophic lake, Loch Leven I. Effects of phytoplankton. *J Ecol*, 1977, **65**: 175 - 186.
- [10] 陈开宁, 李文朝, 吴庆龙等. 滇池蓝藻对沉水植物生长的影响. 湖泊科学, 2003, **15**(4): 364 - 368.
- [11] Kulshreshtha M, Gopal B. Allelopathic influence of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle on the distribution of *Ceratophyllum* species. *Aquat Bot*, 1983, **16**: 207 - 209.
- [12] Hegazy K A, Amer W M, Khedr A A. Allelopathic effect of *Nymphaea lotus* L. on growth and yield of cultivated rice around Lake Manzala (Nile Delta). *Hydrobiologia*, 2001, **464**: 133 - 142.
- [13] Gross E M, Meyer H, Schilling G. Release and ecological impact of algicidal hydrolysable polyphenols in *Myriophyllum spicatum*. *Phytochemistry*, 1996, **41**: 133 - 138.
- [14] Korner S, Nicklisch A. Allelopathic growth inhibition of selected phytoplankton species by submerged macrophytes. *J Phycol*, 2002, **38**: 862 - 871.
- [15] Soranno P A. Factors affecting the timing of surface scums and epilimnetic blooms of blue-green algae in a eutrophic lake. *Can J Fish Aquat Sci*, 1997, **54**: 1965 - 1975.
- [16] 谢平. 鲢、鳙与藻类水华控制. 北京: 科学出版社, 2003: 54 - 58.
- [17] 尹黎燕, 黄家权, 李敦海等. 微囊藻毒素对沉水植物苦草生长发育的影响. 水生生物学报, 2004, **28**(2): 147 - 150.
- [18] 章宗涉, 黄祥飞. 淡水浮游生物研究方法. 北京: 科学出版社, 1991: 345 - 347.
- [19] 陈建勋, 王晓峰. 植物生理学实验指导. 广州: 华南理工大学出版社, 2002: 35 - 36.
- [20] Nielsen S, Sand-Jensen K. Regulation of photosynthetic rates of submerged rooted macrophytes. *Oecologia*, 1989, **81**: 364 - 368.
- [21] Batish D R, Singh H P, Kohli R K *et al.* Allelopathic effects of parthenin against two weedy species, *Avena fatua* and *Bidens pilosa*. *Envir Exper Bot*, 2002, **47**: 149 - 155.
- [22] Einhelling F A, Rasmussen J A. Effect of three phenolic acids on the chlorophyll content and growth of soybean and grain sorghum seedlings. *J Chem Ecol*, 1979, **5**: 815.

- [23] Blanch S J, Ganf G G, Walker K F. Growth and recruitment in *Vallisneria Americana* as related to average irradiance in the water column. *Aquat Bot*, 1998, **61**:181 – 205.
- [24] Weston L A, Nimbal C I, Jeadet P. Allelopathic potential of grain sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) and related species. In: Inder K, Dakshini M M, Foy C L Eds. *Princ Pract Plant Ecol: Allelochemical Interactions*. Boca Raton: CRC Press, 1999:467 – 477.
- [25] Leu E, Krieger-Liszkay A, Goussias C *et al.* Polyphenolic allelochemicals from the aquatic angiosperm *Myriophyllum spicatum* L. inhibit photosystem II. *Plant Physiol*, 2002, **130**:2011 – 2018.
- [26] Paul A, Pflugmacher S, Nofz M *et al.* Correspondence of spin concentration in humic substances with inhibitory effects on photosynthesis of aquatic macrophytes. *Proceedings of the 8th Nordic IHSS Symposium on Humic Substances-Characterisation, Dynamics, Transport and Effects*, Copenhagen, Denmark, 2001:88 – 93.
- [27] Titus J E. Photosynthetic response of two submersed macrophytes to dissolved inorganic carbon concentration and pH. *Limnol & Oceanogr*, 1982, **27**:151 – 160.
- [28] Maberly S C, Spence D H N. Photosynthetic inorganic carbon use by freshwater plants. *J Ecology*, 1983, **71**:705 – 724.
- [29] Sand-Jensen K, Borum J. Interactions among phytoplankton, periphyton and macrophytes in temperate freshwaters and estuaries. *Aquat Bot*, 1991, **41**:137 – 175.
- [30] Caine E A. Ecology of two littoral species of caprellid amphipods (Crustacea) from Washington, U. S. A. *Mar Biol*, 1980, **56**:327 – 335.
- [31] Sand-Jensen K, Borum J. Epiphyte shading and its effect on photosynthesis and metabolism of *Lobelia dortmanna* L. during the spring bloom in a Danish lake. *Aquat Bot*, 1984, **20**:109 – 119.
- [32] Sharma K P S. Allelopathic influence of algae on the growth of *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. *Aquat Bot*, 1985, **22**:71 – 78.
- [33] Delille D, Fiala M, Razouls S. Seasonal changes in bacterial and phytoplankton biomass in a subantarctic coastal area (Kerguelen Islands). *Hydrobiologia*, 1996, **330**:143 – 150.