

氮及氮磷比对附着藻类及浮游藻类的影响*

宋玉芝^{1,2,3}, 秦伯强¹, 高 光^{1**}

(1: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 210008)

(2: 中国科学院研究生院, 北京 100039)

(3: 南京信息工程大学, 南京 210044)

摘 要: 在室内研究了有、无伊乐藻存在条件下, 不同水平的氮及氮磷比(N/P)对实验体系中附着藻类和浮游藻类生长的影响, 结果表明: 1) 在有沉水植物的体系中, 当氮浓度较高时(5 mg/L), 浮游藻类对N/P的变化比附着藻类更为敏感; 而当氮浓度较低时(2 mg/L), 浮游藻类与附着藻类对N/P的响应则没有显著的差异; 2) 在有沉水植物的体系中, 当N/P为15时, 随水体中氮浓度的升高, 附着藻类的生物量显著增加, 但浮游藻类的变化不显著. 当N/P为25时, 随水体中氮浓度的升高, 浮游藻类及附着藻类的生物量均显著升高; 3) 附着藻类的生物量在无沉水植物(伊乐藻)存在的情况下要比有沉水植物(伊乐藻)存在时高得多, 且随氮浓度升高, 其生物量的增加量也远高于后者. 而对浮游藻类而言, 情况则完全相反.

关键词: 附着藻类; 浮游藻类; 营养盐; 太湖

Effect of nutrient on periphytic algae and phytoplankton

SONG Yuzhi^{1,2,3}, QIN Boqiang¹ & GAO Guang¹

(1: *Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P. R. China*)

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

(3: *Nanjing University of Science Information & Technology, Nanjing 210044, P. R. China*)

Abstract: The effects of nutrients on periphyton and phytoplankton in the condition with and without macrophyte were studied. The results show: 1) When the nitrogen concentration was 5 mg/L, the effects of the nitrogen vs phosphorus ratio on phytoplankton were more sensitive than periphyton. While the nitrogen concentration was 2 mg/L, this effect was no significant different between the periphyton and phytoplankton. 2) When the ratio of nitrogen vs phosphorus was 15, the periphyton biomass increased significantly following the increasing of nitrogen, but phytoplankton biomass was relatively stable. When this ratio was 25, the biomass of both periphyton and phytoplankton were increased significantly following the increment of nitrogen. 3) The periphyton biomass was higher and increased more fast following the increasing of nitrogen in the condition without macrophyte than with macrophyte, while it was reverse for the phytoplankton.

Keywords: Periphytic algae; phytoplankton; nutrient; Lake Taihu

随着水体富营养化的加剧, 水生植被特别是沉水植被的衰退和消失是世界范围内的一个普遍现象^[1]. 水体中营养盐的增加不仅显著影响着水生植物的生长, 而且对浮游植物及附着生物的生长也有着重要的影响. 已有的文献表明^[2,3], 富营养化水体中, 水生植被的衰退和消失可能与营养盐促进藻类的生长有关, 即营养盐浓度的升高促进了附着藻类以及浮游藻类的迅速发展, 进而影响到沉水植物种群的生长及生存. 然

* 国家科技部 863 项目“太湖梅梁湾水源地水质改善技术”(2002AA601011)和中国科学院知识创新战略行动项目“长江中下游地区湖泊富营养化发生机制与控制对策”(KZCX1-SW-12)共同资助. 2006-02-20 收稿; 2006-07-12 收修稿. 宋玉芝, 女, 1970 生, 博士研究生, 讲师; E-mail: syz@niglas.ac.cn.

** 通信作者; guanggao@niglas.ac.cn.

而对于附着藻类与浮游藻类在沉水植被衰退、消失中所起的作用,国内外专家的观点并不一致^[2-4]. 有些学者认为浮游藻类大量繁殖导致的水体透明度降低以及遮光作用等所造成的水下光照缺乏是沉水植物消亡的直接原因^[5,6];也有学者认为由于附着藻类的代谢产物抑制了沉水植物的光合作用,加之与水草之间对营养盐及光等的竞争,或许是造成沉水植物在富营养水体中退化的关键^[3,5]. 在我国长江中下游地区的许多富营养化湖泊中,沉水植被大量衰退甚至消失. 虽然由于湖泊的富营养化,使得这些湖泊水体中的氮磷浓度普遍比较高,但多数情况下,其浓度还不足以直接导致沉水植被的衰退及消亡^[3,7]. 那么在湖泊中导致沉水植被衰退及消亡的主要原因是什么? 营养盐是否是通过影响附着藻类及浮游藻类的生长进而影响沉水植物的生长和生存? 针对上述的问题,本文通过在实验室内构建的沉水植被体系,研究了不同浓度氮及 N/P 水平对体系中附着藻类和浮游藻类生物量的影响,同时比较了沉水植被对体系中的附着藻类以及浮游藻类生长的影响. 初步探讨了浮游藻类以及附着藻类在沉水植物消亡和再植中的作用,以为富营养化湖泊沉水植被的恢复提供一些理论依据.

1 实验材料与方法

1.1 实验设计及样品的处理

2004 年冬天,从太湖贡湖湾中采集伊乐藻 (*Eloidea nuttallii* (Plant.) ST. John.) 种植在水质清澈的小池塘中(面积约为 50 m²). 2005 年 4 月份,从池塘中选取生长良好的伊乐藻顶枝(长约 20 cm,外形比较一致),扦插在塑料箱中(55 cm × 55 cm × 45 cm). 每个塑料箱在扦插前铺上 10 cm 厚晒干过筛的太湖湖泥,放在室内温房培养. 2005 年的 7 月底,再从塑料箱中选取生长良好的顶枝(长约 20 cm,外形比较一致),扦插在水族箱中(30 cm × 20 cm × 40 cm). 每个水族箱在扦插前铺上 10 cm 厚事先用水冲洗过的沙子,再装入用绢筛(孔径为 200 μm)过滤的太湖湖水和饮用超纯水(过滤湖水和饮用超纯水体积比为 1:1)共 18 L. 在每个水族箱中悬挂玻片(2.5 cm × 7.5 cm),用以采集固着生物. 测定混合水中的总氮和总磷的浓度后,根据太湖水体中营养盐的情况来设置营养盐的浓度,营养盐设置如表 1. 每个处理重复一次,并同时设置没有种植伊乐藻的对照组,实验共培养 31 d,第三天开始取样,以后每周取样一次. 在培养期间,水温保持在 25 - 35℃. 每缸取水样 50 ml 备用;取玻片两片,用软毛刷带水刷洗玻片表面,刷洗液连同软毛刷冲洗液一并收集,将收集的样品定容备用;取适量植株,用于植物上的附着生物测定. 附着生物分离也是用软毛刷带水刷洗植株表面,刷洗液连同软毛刷冲洗液一并收集,将收集的样品定容备用.

表 1 营养盐的处理方案¹⁾

Tab. 1 treatment of nutrient

处理	N(mg/L)	P(mg/L)	N/P	伊乐藻重量(g)	玻片(个)
15(2)	2	0.13	15	60	16
15(5)	5	0.33	15	60	16
25(2)	2	0.08	25	60	16
25(5)	5	0.2	25	60	16
40(5)	5	0.13	40	60	16
25(2)*	2	0.13	25	0	16
25(5)*	5	0.2	25	0	16

1) a(b)中 a 为 N/P, (b) 为总氮浓度(以下图,表同); * 为未种植伊乐藻处理

1.2 样品的分析

1.2.1 总氮、总磷测定 总氮总磷测定按《湖泊富营养化调查规范》^[8],用碱性过硫酸钾消解紫外分光光度法测定总氮;钼酸铵分光光度法测定总磷.

1.2.2 附着藻类和浮游藻类生物量的测定 由于所有的藻类都含有叶绿素 A (Chl. a),其浓度通常可用于估算藻类的生物量. 本文也用 Chl. a 来表示附着藻类及浮游藻类的生物量^[9]. 叶绿素的测定方法如下:

取附着藻类备用液及水样,分别用 Whatman GF/C 滤膜(孔径为 0.8 - 1.2 μm, φ45 mm) 抽滤,载有浮游

藻类及附着藻类的滤膜在冰箱冷冻 48 h 后,放入研钵,加入 6–8 ml 90% 的丙酮,研磨成糊状后转移到离心管中,再用少许 90% 的丙酮冲洗 2–3 次,倒入上述的离心管中,于 7000 转/min 低温离心 20 min,取上清液定容,用荧光分光光度计测定 Chl. a 及 Chl. b.

2 结果

2.1 氮及 N/P 对浮游藻类生物量的影响

不同营养盐水平下,水体中叶绿素浓度的变化如图 1 所示.从图 1 可看出,当氮浓度为 5 mg/L 时(相当于 4–5 月份太湖梅梁湾试验围隔水体中总氮的浓度),N/P 对浮游藻类有显著的影响.N/P 为 25:1 时,水体中 Chl. a、Chl. b 含量比较高;N/P 高于或低于 25:1 时,水体中的 Chl. a、Chl. b 含量均显著下降.

在氮浓度为 2 mg/L 的情况下(相当于 6–8 月份太湖梅梁湾试验围隔水柱中总氮的浓度),N/P 对浮游藻类也有比较显著的影响,其变化趋势与氮浓度为 5 mg/L 时的类似(图 1).表明在实验条件下,N/P 对浮游藻类的生长影响显著,其中 N/P 为 25:1 时最有利于浮游藻类的生长.

从图 1 还可看出,在 N/P 比为 15:1 时,氮浓度对浮游藻类的影响不大.而当 N/P 为 25:1 时,高氮水体中(5 mg/L)叶绿素含量显著高于低氮(2 mg/L)水体中叶绿素的含量,即浮游藻类随水体中氮浓度的升高而显著增加.

2.2 氮及 N/P 对附着藻类生物量的影响

图 2、图 3 为培养 31d 后,不同载体上附着藻类生物量的变化情况.固着在植物体和人工载体(载玻片)上的附着藻类随营养盐水平的变化具有相似的规律性.在氮浓度为 5 mg/L 时,N/P 对附着藻类有显著的影响,即 N/P 为 25:1 时,无论是植物体还是载玻片上的 Chl. a 含量均较高;N/P 高于或低于 25:1,载体上 Chl. a 的含量均有所下降.

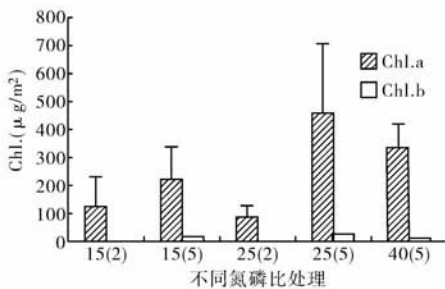


图 2 营养盐对伊乐藻上附着藻类生物量的影响

Tab. 2 Effect of nutrient on the periphytic algae biomass

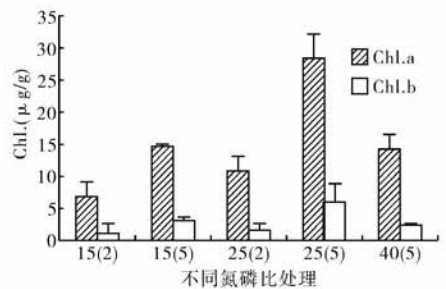


图 3 营养盐对玻片上附着藻类生物量的影响

Tab. 3 Effect of nutrient on the periphytic algae biomass of artificial substrata

当氮的浓度为 2 mg/L 时,N/P 对固着在植物体和人工载体上的固着藻类的影响是不同的.随 N/P 从 15:1 增加到 25:1,固着在植物体上的附着藻类生物量显著增加,但对玻片上附着藻类的生物量的影响不显著,具体原因目前尚不清楚,有待于进一步的探讨.此外,从图 2 和图 3 也可看出,不同基质上固着藻类的色素组成是不同的,其中伊乐藻上的附着藻类叶绿素 b 含量相对来说比较高.由于不同藻类中的 chl. a 和 chl. b 的含量是不同的,这表明,不同的基质上附着藻类的种群组成可能是不一致的.在本实验中,因水样的量较少,藻类的种类没有进行鉴定.但我们在实验围隔中的同步数据显示,附着的藻类主要有硅藻(如:直

链硅藻 (*Melosira granulata*)、钝脆杆藻 (*Fragilaria capucina*) 和中型脆杆藻 (*Fragilaria intermedia*) 等) 和丝状绿藻 (如: 膝接藻 (*Zygoogonium*)、刚毛藻 (*Cladophora*)、水绵 (*Spirogyra*) 和丝藻 (*Ulothrixus*) 等), 且这些附着藻类的生物量随着点位、时间、水层和介质的不同而不同。而浮游藻类则以蓝藻 (如: 微囊藻 (*Microcystis* sp) 等) 和绿藻 (如: 栅藻 (*Scenedesmus* sp) 等) 为主。

2.3 氮及 N/P 对附着藻类及浮游藻类生长的影响

图 4 是在藻类快速生长期, 藻类生物量的相对增量 $((B-A)/B \times 100)$ 。从图 4 可看出, 快速增长期, 在 N/P 为 25:1 的情况下, 高氮 (5 mg/L) 水体中的附着藻类及浮游藻类生长均比低氮 (2 mg/L) 水体中的要快。

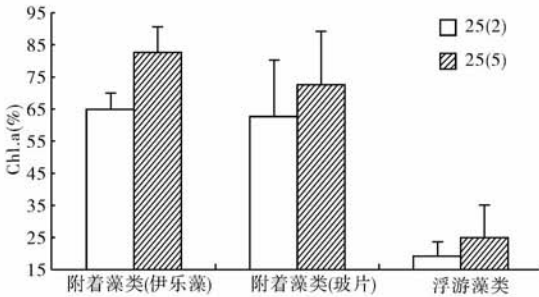


图 4 氮对附着藻类和浮游藻类快速生长影响

Fig. 4 Effects of nitrogen on the growth of phytoplankton and periphyton

3 讨论

3.1 氮及 N/P 对附着藻类及浮游藻类的影响

有关湖泊中营养盐直接或间接影响其中浮游植物生物量、初级生产力的工作, 已有大量的报道。目前普遍接受的观点是: 虽然不同的浮游藻类在其生长过程中对营养盐有各自不同的需求, 但在多数的湖泊中, 浮游藻类的生物量、生产力与水体中营养盐浓度变化的趋势是一致的^[10]。然而由于受条件的限制, 对湖泊中附着藻类生物量、生产力与水体营养盐之间关系的研究则相对较少, 且不同研究者的结果之间差异也很大^[11]。一些研究者认为: 水体中营养盐的增加会导致其中附着藻类生物量、生产力的显著增加^[12], 另一些研究者则报道: 湖泊水体中附着藻类的生物量与水体中的营养盐浓度之间并不具有显著的相关性^[13]。事实上, 对于湖泊而言, 由于受光及营养盐等的共同作用, 附着藻类生物量的最大值通常出现在中营养状态, 而非水体中营养盐浓度较高的富营养状态^[14]。除营养盐浓度外, 水体中的 N/P 还会通过影响藻类之间的竞争及种群的演替, 从而改变水体中藻类的结构组成。一般认为水体中适合浮游藻类生长的 N/P 为 15^[15], 但不同的藻类, 其生长所需的 N/P 不同。Rhee 在 N/P 为 5-80 的范围内, 对栅藻进行的培养显示, 栅藻的最适 N/P 为 30, 小于 30 表现出 N 限制, 大于 30 则转化为 P 限制^[16]。对天然附着硅藻种群的研究也表明, 水体中的氮、磷浓度及氮磷比对硅藻种群的种类及丰度有显著影响^[17]。当将水体中的氮浓度从 1.15 mg/L (N/P=7) 提高到 4.45 mg/L (N/P=28) 时, 以底栖硅藻为主的附生生物的总生物量有显著的增加^[18]。

表 2 氮及 N/P 水平对藻类现存量的影响

Tab. 2 The effects of nitrogen and N/P on algae biomass

	15(2)	15(5)	25(2)	25(5)	40(5)
附着藻类(玻片) ($\mu\text{g}/\text{m}^2$)	119.620 ± 109.882	217.714 ± 118.305	83.344 ± 38.076	457.221 ± 247.636	331.004 ± 91.353
附着藻类(伊乐藻) ($\mu\text{g}/\text{g}$)	6.717 ± 2.535	14.660 ± 0.337	10.880 ± 2.571	28.344 ± 3.813	14.102 ± 2.162
浮游藻类 ($\mu\text{g}/\text{L}$)	15.766 ± 5.910	18.450 ± 6.992	36.538 ± 19.363	101.625 ± 27.181	33.170 ± 5.198

这也在本文的实验中得到证实。随着水体中氮浓度的升高, 无论体系中是否有沉水植被的存在, 都会导致浮游藻类以及附着藻类的增加 (图 4)。当实验体系中的氮浓度为 5 mg/L、N/P 为 25:1 时, 附着藻类及浮游藻类的现存量均较高; 当 N/P 降为 15:1 时, 其中的附着藻类现存量降低了近 50%, 而浮游藻类的现存量

却下降了近 80%;当 N/P 升高为 40:1 时,其中附着藻类的现存量降低了 28% - 50%,浮游藻类现存量下降了近 67%。当实验体系中的氮浓度为 2 mg/L 时,浮游藻类与伊乐藻上的附着藻类对 N/P 的响应则比较一致。表 2、表 3 表明:水体在有沉水植被存在条件下,当氮浓度较高时,浮游藻类对 N/P 的变化比附着藻类更为敏感;而当氮浓度较低时,浮游藻类与附着藻类对 N/P 的响应则没有显著的差异。

表 3 N/P 为 25:1 的情况下,水草对附着生物以及浮游藻类现存量的影响

Tab. 3 Effects of macrophytes on standing crops of periphytic algae and phytoplankton with N/P = 25:1

	25(2)	25(5)	25(2)*	25(5)*
浮游藻类($\mu\text{g/L}$)	36.538	101.625	6.920	35.902
附着藻类(玻片)($\mu\text{g/m}^2$)	83.357	457.214	230.000	9696.107

* 为未种植伊乐藻的处理

3.2 附着藻类与浮游藻类对沉水植物消亡与再植的影响

在水体中,沉水植物与浮游藻类、附着藻类之间存在着极为复杂的相互影响关系^[11,19]。在营养负荷较低条件下,由于沉水植物、周丛生物在生长过程中可以大量吸收水体中的营养盐,从而限制了水体中浮游植物的生长;随着输入营养盐浓度的不断增高,水体中充足的营养盐会导致浮游藻类、附着藻类迅速增长,由于浮游藻类的遮光作用,使得水体中的光照强度随水深而急剧下降,从而限制了沉水植物的生长,加上附着藻类的竞争及抑制作用,使水体中的沉水植物逐渐减少以至完全消失,最终导致系统向浮游植物群落占优势的方向迁移^[20]。

实验中附着藻类的生物量在无沉水植物(伊乐藻)存在的情况下要比有沉水植物(伊乐藻)存在时高得多,且随氮浓度升高,其生物量的增加量也远高于后者(表 3)。而对浮游藻类而言,情况则完全相反(表 3)。事实上,在草型湖泊中,由于大量沉水植被的存在,他们除了可以通过影响水体中的营养盐,进而对其中的附着藻类及浮游藻类生长产生影响外,沉水植被种群本身的生长状况、水草表面的结构、水草生长过程中向水中分泌的化学物质等,均可直接影响到其中附着藻类和浮游藻类的生长。

与此相反,在富营养化水体中,浮游藻类、附着藻类也会对沉水植物的生长和发育产生阻碍作用。一方面,微囊藻等浮游藻类在生长过程中释放出来的毒素,会对沉水植物的生长和发育产生抑制作用^[21];另一方面,浮游藻类、附着藻类通过遮光作用,使沉水植物无法获得生长所必需的光^[22],从而对沉水植物的光合作用产生抑制。并且,附着藻类对沉水植物的这种抑制作用会随水体营养盐浓度的增加而增大^[23]。这种抑制作用或许就是影响富营养化水体中沉水植物恢复的一个关键因素。

4 结论

通过对有沉水植物及没有沉水植物实验体系中,浮游藻类、附着藻类对不同浓度的氮及 N/P 的响应研究表明:①在有沉水植物的体系中,当氮浓度较高时(5 mg/L),浮游藻类对 N/P 的变化比附着藻类更为敏感;而当氮浓度较低时(2 mg/L),浮游藻类与附着藻类对 N/P 的响应则没有显著的差异;②在有沉水植物的体系中,当 N/P 为 15 时,随水体中氮浓度的升高,附着藻类的生物量显著增加,但浮游藻类的变化不显著。当 N/P 为 25 时,随水体中氮浓度的升高,浮游藻类及附着藻类的生物量均显著升高;③附着藻类的生物量在无沉水植物(伊乐藻)存在的情况下要比有沉水植物(伊乐藻)存在时高得多,且随氮浓度升高,其生物量的增加量也远高于后者。而对浮游藻类而言,情况则完全相反。

5 参考文献

- [1] Julia K, Mark E, Pam J. Lignoid chemical defenses in the freshwater macrophyte *Saururus cernuus*. *Chemoecology*, 2001, **11**:1 - 8.
- [2] 章宗涉. 富营养化湖泊中水生植物和浮游植物的关系. *湖泊科学*, 1998, **10**(4): 83 - 86
- [3] Liboriussen L. Production, regulation and ecophysiology of periphyton in shallow freshwater lakes. *National*

- Environmental Research Institute Ministry of the Environment, Denmark. PhD thesis 2003.
- [4] Harwell M C, Havens K E. Experimental studies on the recovery potential of submerged aquatic vegetation after flooding and desiccation in a large subtropical lake. *Aquatic Botany*, 2003, **77**: 135 – 151.
- [5] Vermaat J E. Periphyton removal by freshwater micrograzers. In: van Vierssen *et al.* eds. Lake Veluwe. A macrophyte-dominated system under eutrophication stress. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994: 213 – 249.
- [6] 张圣照, 王国祥, 濮培民. 太湖藻型富营养化对水生高等植物的影响及植被的恢复. *植物资源与环境*, 1998, **7**(4): 52 – 57.
- [7] 万志刚, 沈颂东, 顾福根等. 几种水生维管束植物对水中氮、磷吸收率的比较. *淡水渔业*, 2004, **34**(5): 6 – 8.
- [8] 金相灿, 屠清瑛. 湖泊富营养化调查规范(第二版). 北京: 中国环境科学出版社, 1990.
- [9] Reynolds C S. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press, 1984: 63 – 74.
- [10] Jeppesen E, Jensen J P, Søndergaard M *et al.* Trophic structure, species, richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater Biology*, 2000, **45**(2): 201 – 218.
- [11] Liboriussen L, Jeppesen E. Temporal dynamics in epipelagic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. *Freshwater Biology*, 2003, **48**(3): 418 – 431.
- [12] Vadeboncoeur Y, Lodge D M, Carpenter S R. Whole-lake fertilization effects on distribution of primary production between benthic and pelagic habitats. *Ecology*, 2001, **82**(4): 1065 – 1077.
- [13] Lalonde S, Downing J A. Epiphyton biomass is related to lake trophic status, depth, and macrophyte architecture. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1991, **48**: 2285 – 2291.
- [14] Hansson L A. Factors regulating periphytic algal biomass. *Limnology and Oceanography*, 1992, **37**(2): 322 – 328.
- [15] Redfield A C. The biological control of chemical factors in the environment. *Am Sci*, 1958, **46**: 205 – 221.
- [16] Rhee G Y. Effects of N: P atomic ratios and nitrate limitation on algal growth, cell composition, and nitrate uptake. *Limnology and Oceanography*, 1978, **23**(1): 10 – 24.
- [17] Fairchild G W, Lowe R L, Richardson W B. Algal Periphyton Growth on Nutrient-Diffusing Substrates: An in situ Bioassay. *Ecology*, 1985, **66**(2): 465 – 472.
- [18] Austin A P, Ridley-Thomas C I, Lucey W P *et al.* Effects of nutrient enrichment on marine periphyton: implications for abalone culture. *Botanica Marina*, 1990, **33**: 235 – 239.
- [19] 杨清心. 富营养水体中沉水植物与浮游藻类相互竞争的研究. *湖泊科学*, 1996, **8**(增刊): 17 – 24.
- [20] 章宗涉. 水生高等植物 – 浮游植物关系和湖泊营养状态. *湖泊科学*, 1998, **10**(4): 83 – 86.
- [21] 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.
- [22] Roberts E, Kroker J, Körner S *et al.* The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes. *Hydrobiologia*, 2003, **506 – 509**: 525 – 530.
- [23] 秦伯强, 宋玉芝, 高光. 附着生物在浅水富营养化湖泊藻 – 草型生态系统转化过程中的作用. *中国科学*, 2006.