

日本沼虾 (*Macrobrachium nipponense*) 对两种丝状绿藻生长的影响及系统环境因子的响应*

尹乐¹, 吴名¹, 高健^{1**}, 万亮¹, 康玉辉², 于谨磊³, 张慧¹, 杨兴康¹, 李坤烨¹

(1: 河湖健康智慧感知与生态修复教育部重点实验室, 环境岩土与河湖生态修复湖北省重点实验室, 湖北工业大学土木建筑与环境学院, 武汉 430068)

(2: 湖北省水利水电科学研究院, 武汉 430070)

(3: 中国科学院南京地理与湖泊研究所, 南京 211135)

摘要: 丝状绿藻过度增殖是影响草型清水态浅水湖泊中沉水植物生长及群落稳定的关键因素之一。日本沼虾 (*Macrobrachium nipponense*) 可摄食丝状绿藻, 但又会通过扰动等途径增加水体营养盐, 其在湖泊生态修复初始阶段对丝状绿藻的影响及其机理尚不清楚。本研究在春末夏初构建了含有密刺苦草 (*Vallisneria denseserrulata*) 和轮叶黑藻 (*Hydrilla verticillata*) 的沉水植物和丝状绿藻的处理系统, 探讨了日本沼虾对两种丝状绿藻 (水绵 (*Spirogyra* sp.) 和刚毛藻 (*Cladophora* sp.)) 生长的影响及系统生态环境因子的响应。结果显示, 引入日本沼虾显著降低了水绵和刚毛藻的盖度和生物量, 减少了水体浮游藻类和附着藻类的生物量, 降低了总氮和总磷浓度。尽管密刺苦草和轮叶黑藻二者对水绵和刚毛藻生物量的影响无差异显著, 但在有虾存在的条件下, 水体表面水绵盖度显著低于刚毛藻盖度。水绵有虾组中密刺苦草和轮叶黑藻叶片上的附着藻类生物量显著低于水绵无虾组, 刚毛藻有虾组和刚毛藻无虾组附着藻类生长趋势与水绵组一致。水绵有虾组的浮游藻类生物量及水体总氮浓度均显著低于刚毛藻有虾组, 而无虾条件下两者无显著差异。本研究表明, 春末夏初引入日本沼虾可降低丝状绿藻生物量和水体营养盐浓度, 有助于维持水体的清水状态; 然而, 生长不同种类丝状绿藻的沉水植物清水态系统对日本沼虾的引入反应存在差异。

关键词: 日本沼虾; 沉水植物; 丝状绿藻; 水绵; 刚毛藻

Effects of *Macrobrachium nipponense* on two filamentous green algae and the related environmental factors*

Yin Le¹, Wu Ming¹, Gao Jian^{1**}, Wan Liang¹, Kang Yuhui², Yu Jinlei³, Zhang Hui¹, Yang Xingkang¹ & Li Kunye¹

(1: Key Laboratory of Intelligent Health Perception and Ecological Restoration of Rivers and Lakes, Ministry of Education Hubei Key Laboratory of Environmental Geotechnology and Ecological Remediation for Lake & River, School of Civil and Environment, Hubei University of Technology, Wuhan 430068, P.R.China)

(2: Hubei Water Resources Research Institute, Wuhan 430070, P.R.China)

(3: Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 211135, P.R.China)

Abstract: The excessive proliferation of filamentous green algae has been identified as a key factor affecting the growth and community stability of submerged macrophytes in a clear water, macrophyte-dominated shallow lake. *Macrobrachium nipponense* grazes on filamentous green algae, but its presence can increase water nutrient levels if it disturbs the sediment. However, the effects of *M. nipponense* on lakes in the early stages of restoration remain unknown, particularly its impact on filamentous green algae. To address this knowledge gap, a composite system comprising two submerged macrophytes (*Vallisneria denseserrulata* and *Hydrilla verticillata*) and two filamentous green algae (*Spirogyra* sp. and *Cladophora* sp.) was constructed in spring and summer. The effects of *M. nipponense* on the growth of the two filamentous green algae and the related environmental factors were investigated. The results showed that the introduction of *M. nipponense* significantly reduced the coverage and biomass of *Spirogyra* and *Cladophora*, and decreased the biomass of planktonic and attached algae in the water body, as well as the concentrations of total nitrogen and total phosphorus. Although the effects of *Vallisneria* and *Hydrilla* on the biomass of *Spirogyra* and *Cladophora* were not significantly different, the coverage of *Spirogyra* on the water surface was significantly lower than that of *Cladophora* in the presence of shrimp. The biomass of attached algae on the leaves of *Vallisneria* in the shrimp group was significantly lower than that in the no shrimp group, and the growth trend of attached algae in the shrimp group and the no shrimp group of *Cladophora* was consistent with the *Spirogyra* group. The biomass of planktonic algae and the concentration of total nitrogen in the *Spirogyra* group with shrimp were significantly lower than those in the *Cladophora* group with shrimp, while there was no significant difference between the two groups without shrimp. This study indicates that the introduction of *M. nipponense* in spring and summer can reduce the biomass of filamentous green algae and the concentration of water body nutrients, which is helpful to maintain the clear water state of the water body; however, the response of different types of filamentous green algae to the introduction of *M. nipponense* in the clear water system of submerged macrophytes exists differences.

* 2024-08-12 收稿; 2024-10-29 收修修改稿。

河湖健康智慧感知与生态修复教育部重点实验室开放基金项目 (HGKFYB02, HGKFZ04, HGKFZP009, HGKFZ08)、湖北省水利重点科研项目 (2021-218-006-001) 和国家自然科学基金项目 (32170383, 31500378) 联合资助。

** 通信作者; E-mail: jgao13@hotmail.com。

cillata) and filamentous green algae treatments was established in late spring and early summer. This system was utilised to investigate the influence of *M. nipponense* on the proliferation of filamentous green algae (*Spirogyra* sp. and *Cladophora* sp.) and the associated environmental factors. The results obtained demonstrate that *M. nipponense* exerts a significant effect on the reduction of *Spirogyra* and *Cladophora* cover and biomass. Furthermore, *M. nipponense* has been shown to reduce phytoplankton and epiphyton biomass, as well as total nitrogen and total phosphorus concentrations. Although the growth type of submerged macrophytes did not have a significant effect on *Spirogyra* or *Cladophora* biomass, the presence of *M. nipponense* led to a greater reduction in *Spirogyra* cover than *Cladophora* cover. Furthermore, the presence of *M. nipponense* led to a decline in epiphyton biomass on the leaves of *V. denseserrulata* and *H. verticillata*. Significantly, the impact of *M. nipponense* on phytoplankton biomass and total nitrogen concentrations was more pronounced in *Spirogyra* treatment compared to the *Cladophora* treatment. In the absence of shrimp, no substantial disparities were observed between the two treatments. These findings suggest that the introduction of *M. nipponense* into shallow lakes during the late spring and early summer months can lead to a decline in filamentous green algal biomass and nutrient concentrations, thereby enhancing water quality. However, the responses of clear water systems with submerged macrophytes and various filamentous green algae to the introduction of *M. nipponense* vary.

Keywords: *Macrobrachium nipponense*; submerged macrophytes; filamentous green algae; *Spirogyra*; *Cladophora*

近年来,以沉水植物恢复为核心的生物操纵技术在我国许多城市中小型富营养化湖泊中得到了成功应用,有效提升了湖泊水质和景观^[1-3]。然而,重建初期的湖泊在春季和秋季经常会出现丝状绿藻(filamentous green algae, FGA)暴发生长^[4-6]。丝状绿藻缠绕在沉水植物叶片上,严重时会在沉水植物上方形成藻垫(algae mats)^[7-8],腐烂时会释放有害物质和营养盐,不仅会抑制沉水植物生长,还可能逆转生态修复效果^[6,9-11]。因此,丝状绿藻的防治受到了广泛关注^[12-15],但有效管控其暴发生长以及衰亡时的负面影响仍很难。常用的化学药剂消杀方法易导致二次污染且会伤害沉水植物^[14]。因此,探索安全有效的丝状绿藻防治方法,对于保障沉水植物重建工程的长期效果至关重要。

多项研究表明,生物牧食作用对丝状绿藻的生长具有直接或间接影响^[15-18],但是目前尚无原位应用生物牧食措施控制丝状绿藻暴发生长的案例报道。草食性鱼类以及螺和虾等能通过刮取或收集方式直接牧食丝状绿藻控制其增长^[15-19]。然而,一些研究者认为水生草食动物对丝状藻类的控制仅在丝状藻生长的早期指数生长阶段有效^[20],而成熟的丝状藻丝就难以被食用^[21]。丝状绿藻的发生和持续还可能和藻类与食草动物密度之间的不匹配^[22]或关键食草动物密度降低导致的自上而下控制减弱有关。不同生长型沉水植物与丝状绿藻的相互作用存在差异,也需进一步研究大型植物与丝状绿藻间的互作机制^[23]。丝状绿藻(如水绵属(*Spirogyra*)和刚毛藻属(*Cladophora*))在形态、细胞结构、营养价值和适口性上存在显著差异^[6,21],可能会影响水生动物对其的牧食选择性^[24]。部分丝状绿藻营养价值低,甚至含有有毒脂肪酸^[21,25],限制了以这些藻类为食的牧食者(如沟虾 *Gammarus*)的生存^[26]。此外,不同丝状绿藻的最适生长温度不同^[6],它们会发生季节性枯萎甚至死亡,当这些藻类生长高峰期与食草性水生动物的牧食高峰期不同步时,食草性动物对丝状绿藻类的牧食就会受到限制。因此,针对丝状绿藻牧食控制中存在的生长阶段敏感性、种间选择性等问题,进一步探讨在季节转换窗口期(春末夏初)对不同丝状绿藻的生长及腐烂产生负面效应的控制效果,有利于维持水质。

日本沼虾(*Macrobrachium nipponense*)在我国淡水生态系统中广泛分布,其生命周期与大型沉水植物紧密相关^[27-28]。基于太湖、武湖的日本沼虾食性研究发现^[29-30],植物碎片、有机碎屑、水生无脊椎动物是其主要的食物。近年发现其对丝状绿藻的牧食能力较强^[17,31],对于硅藻等附着藻类没有强烈的摄食需求,这使得系统中丝状绿藻生物量减少,而叶片上附着藻类生物量增加^[31]。此外,日本沼虾的挖掘行为可能扰动沉积物,高密度下可导致水体浊度升高^[18,32],并影响刺苦草(*Vallisneria spirulosa*)生长策略,最终促使浅水湖泊生态系统由清水态向浊水态转变。

本研究聚焦浅水湖泊沉水植被重建初期丝状绿藻暴发的生态防控问题。尽管研究已证实日本沼虾对丝状绿藻生长的抑制作用,但对其在不同丝状绿藻种类间的摄食差异及在不同生长型的沉水植物条件下的作用效果尚认识不足。鉴于丝状绿藻在春季往往大量繁殖,而夏季高温时会变黄腐烂形成二次污染^[33-35],因此在沉水植被重建初期需警惕并有效控制丝状绿藻暴发性生长。基于我国浅水湖泊沉水植物重建常用

草甸型密刺苦草 (*Vallisneria denseserrulata*) 和冠层型轮叶黑藻 (*Hydrilla verticillata*) 作为先锋种^[36-38], 而水绵和刚毛藻在重建初期易大量繁殖^[6,39], 二者作为先锋种构建的差异化生境可能对丝状绿藻产生特异性抑制。由此本研究提出以下假设: (1) 日本沼虾对水绵和刚毛藻的牧食能力存在差异, 导致系统生态环境因子响应不同; (2) 不同生长型沉水植物对水绵和刚毛藻生长的影响存在差异, 影响日本沼虾对丝状绿藻的控制效果。为验证上述假设, 本研究在春末夏初构建含不同沉水植物和丝状绿藻的组合系统, 探讨日本沼虾对两种丝状绿藻生长的影响及系统内浮游藻类、附着藻类和理化因子的响应变化。

1 材料与方法

1.1 实验材料

密刺苦草和轮叶黑藻均采集自湖北省武汉市沙湖。水绵 (*Spirogyra* sp.) 和刚毛藻 (*Cladophora* sp.) 为室外温室中培养的藻类。底泥采自武汉沙湖, 经自然风干、充分混匀并去除大块杂质后储存备用。日本沼虾购买自当地水产养殖基地, 并在含有沉水植物密刺苦草和轮叶黑藻的室外水桶中自然培育两周。选取体重均匀的个体 (平均体重为 (0.19 ± 0.02) g) 进行实验。实验前, 对日本沼虾进行 24 h 的饥饿处理。

1.2 实验设计

在 12 个聚乙烯圆形大桶 (上部直径 80 cm, 底部直径 70 cm, 高 85 cm) 中开展实验, 桶内铺设约 25 cm 厚的底泥 (总氮含量为 1.90 mg/g, 总磷含量为 0.52 mg/g)。桶放置于带顶棚的室外实验水池中。每桶加入 250 L 曝气 48 h 后的自来水 (总氮浓度为 0.78 mg/L, 总磷浓度为 0.08 mg/L), 并在桶中央设置 200 目 (孔径为 75 μ m) 尼龙网, 将桶分为两部分, 分别种植密刺苦草和轮叶黑藻 (图 1)。

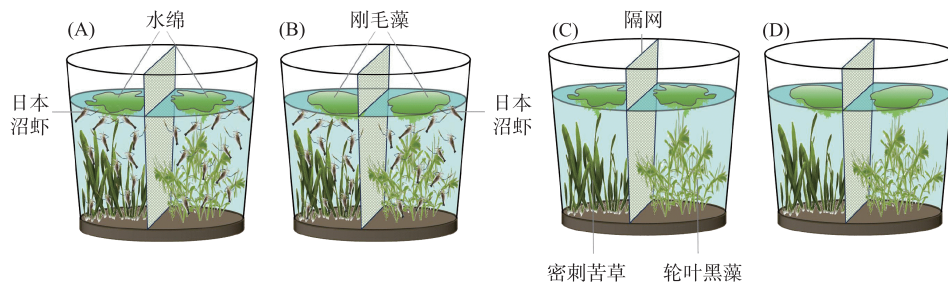


图 1 受控实验设计示意图: (A): 水绵有虾组; (B): 刚毛藻有虾组; (C): 水绵无虾组; (D): 刚毛藻无虾组 (每个处理组设置 3 个重复)

Fig.1 Schematic diagram of experimental design: (A): the *Spirogyra* with *Macrobrachium nipponense* treatment; (B): the *Cladophora* with *M. nipponense* treatment; (C): the *Spirogyra* without *M. nipponense* treatment; (D): the *Cladophora* without *M. nipponense* treatment (Setting 3 replicates per treatment)

加水静置 48 h 后, 每桶隔网两侧分别种植 50 株高约 50 cm 的密刺苦草和轮叶黑藻 (均带根), 每侧各 50 株, 形成 12 个密刺苦草和轮叶黑藻清水态系统。自然生长一周, 随后在其中 6 个桶的两侧各加入 100.0 g (鲜重, 约 0.8 g/L) 水绵, 另外 6 个桶的两侧则各加入 100 g 刚毛藻 (图 1)。在实验组每桶的密刺苦草侧和轮叶黑藻侧分别投放 8 只日本沼虾 (生物量约 12.00 g/m^3 , 约 7.00 g/m^2) (图 1)。实验期间, 如发现有虾死亡, 用同等大小的虾替换。

实验于 2022 年 5 月 20 日—7 月 20 日间开展, 共 61 d。实验桶置于透明有机玻璃顶棚下, 以自然光照为光源。实验期间, 每 10 d 使用 YSI 设备测量一次水温, 含初始值共记录 7 次数据, 温度分别为: (19.9 ± 0.5) 、 (27.5 ± 0.3) 、 (26.9 ± 0.7) 、 (29.7 ± 0.3) 、 (32.4 ± 0.3) 、 (32.5 ± 0.3) 和 $(30.7 \pm 0.4)^\circ\text{C}$ 。

1.3 采样与分析方法

水质理化指标监测: 每 10 d 从各桶中采集表层下约 10 cm 处的水样 250 mL, 用于测定总氮 (TN)、总磷 (TP) 和叶绿素 *a* (Chl.*a*) 浓度。参考《水和废水监测分析方法》(第四版)^[40], TN 采用碱性过硫酸钾消解紫

外分光光度法测定,TP 采用过硫酸钾消解紫外分光光度法测定,Chl.*a* 则通过 90% 丙酮避光提取后用分光光度法测定。

植物生物量指标:(1)附着藻类生物量:分析附着生物群落生物量的两个主要指标是 Chl.*a* 和无灰干重^[41]。Chl.*a* 代表群落中自养(即有活力的藻类)部分,而无灰干重代表自养和异养(即真菌、原生动物、细菌等)部分的总和^[41]。因此,本研究中附着藻类生物量以 Chl.*a* 计,附着藻类取样方法参考文献[15,42]。每隔 10 d,从每个实验桶中随机选取 5 片密刺苦草叶片和 5 个类似长度的黑藻茎(带叶片),分别置于含有 300 mL 纯水的自封袋中。通过 150 r/min 的摇床处理 5 min 以去除叶片上的附生藻类,再用软毛刷轻轻刷洗叶片以去除残留的附着藻类,然后取 50 ml 混合液,经 0.45 μm 孔径的醋酸纤维滤膜过滤,测定 Chl.*a* 含量^[40]。同时,将密刺苦草叶片和脱落的轮叶黑藻叶片分别贴于画有 1cm×1cm 方格的白纸上,拍照后导入 AutoCAD 软件计算叶片面积。(2)丝状绿藻指标:实验结束时,对水体表面的丝状绿藻进行拍照,并使用 AutoCAD 软件计算其盖度。同时,收集各桶中的丝状绿藻,测量其湿重^[15]。(3)沉水植物指标:实验结束后,拔出每个实验桶中的密刺苦草和轮叶黑藻,清洗干净并沥干后,测定其湿重^[15]。

水生动物指标:在实验周期内,每日监测日本沼虾是否有死亡,如有则替换个体类似大小的虾。最后 1 次采样时,对所有虾进行捕获,记录数量及体重。结果显示,水绵苦草组虾体重平均值为 0.19 g/只,刚毛藻苦草组为 0.20 g/只,水绵黑藻组为 0.20 g/只和刚毛藻黑藻组为 0.19 g/只,各组中虾的数量及体重均值无显著差异。

1.4 数据处理与分析

为探究加入日本沼虾后不同处理组对丝状绿藻生物量和盖度、沉水植物生物量的影响是否存在显著差异,首先利用 Shapiro-Wilk test 验证数据的正态分布和 Levene's test 验证方差齐性,符合正态分布和方差齐性的采用单因素方差分析(one-way ANOVA),组间差异显著则应用 Bonferroni's tests 进行多重比较。若数据在对数转换、平方根转换后仍不齐时采用 Welch's ANOVA,组间存在差异显著时用未假定方差齐性的 Games-Howell tests 进行多重比较^[43]。

针对水质理化指标、沉水植物叶片上附着藻类及浮游藻类指标随时间的变化趋势,本研究运用重复测量方差分析(RM-ANOVA),以时间为重复因子。在执行方差分析前,利用 Shapiro-Wilk 检验验证数据的正态分布状况,运用 Levene's 检验验证数据的方差齐性。同时,数据分析前还进行了 Mauchly's 球形检验,以评估是否遵循球形假设。如果球形假设不成立,采用 Greenhouse-Geisser 系数对结果进行校正^[44]。组间差异显著时采用 Bonferroni's tests 进行多重比较。若数据在对数转换、平方根转换后仍不齐时,组间差异显著时用未假定方差齐性 Games-Howell tests 进行多重比较^[43]。

所有统计分析均通过 SPSS 27.0 软件(SPSS,USA)完成。数据以平均值±标准差形式呈现。组间存在显著性差异($P<0.05$)的,在图中以不同小写英文字母标注。

2 结果与分析

2.1 藻类生长的变化

2.1.1 丝状绿藻 实验结束时,水绵无虾组和刚毛藻无虾组的丝状绿藻生物量均由 0.8 g/L 降至 0.4 g/L 以下,而水绵有虾组和刚毛藻有虾组的丝状绿藻的生物量(one-way ANOVA, $df=7$, $F=22.0$, $P<0.01$,图 2A)和盖度(Welch's ANOVA, $df=7$, $F=529.8$, $P<0.01$,图 2B)均下降的更低。水绵有虾组和刚毛藻有虾组中的水绵和刚毛藻的生物量显著低于无虾组(Bonferroni's tests, $P<0.01$,图 2A),且水绵和刚毛藻的生物量之间无差异;而水绵有虾组中水绵盖度显著低于无虾组(Games-Howell tests, $P<0.01$,图 2B),但刚毛藻有虾组和无虾组间刚毛藻盖度无显著差异,水绵有虾组水绵的盖度显著小于刚毛藻有虾组刚毛藻的盖度(Games-Howell tests, $P<0.01$,图 2B),表明加入日本沼虾会显著抑制水绵和刚毛藻的生长。而对于水绵和刚毛藻,在有虾和无虾条件下,沉水植物种类对其生物量和盖度的影响均不显著(图 2)。

2.1.2 附着藻类 重复测量方差分析结果表明,不同处理组植物叶片上的附着藻类生物量有显著差异(RM-ANOVA, $df=7$, $F=83.5$, $P<0.01$,图 3)。比较水绵无虾组和水绵有虾组发现,有虾组密刺苦草和轮叶黑藻叶片上的附着藻类生物量均显著低于无虾组(Games-Howell tests, $P<0.01$,图 3A),添加刚毛藻系统中附着藻类

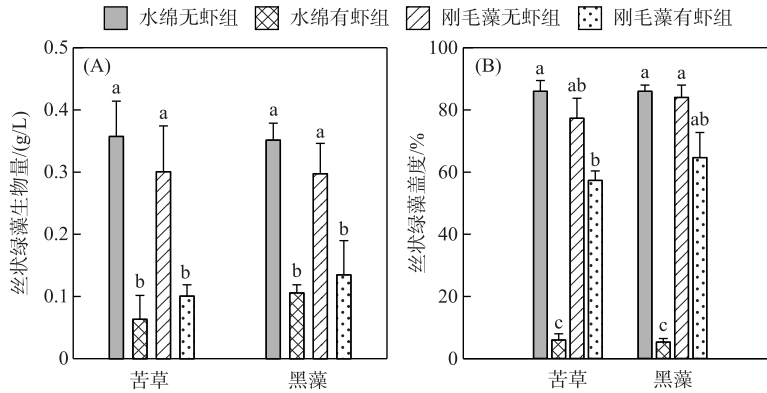


图2 实验结束时不同处理组水绵和刚毛藻的生物量(A)和盖度(B)均值
(相同小写字母表示组间差异不显著, $P > 0.05$; 下同)

Fig.2 Mean ($\pm$ SD, $n=3$) biomass (A) and surface coverage (B) of filamentous green algae in different treatments at the end of the experiment (The same lowercase letter indicate no significant differences between treatments at $P > 0.05$; the same below)

生物量的变化趋势与添加水绵系统相同(图3B)。水绵无虾组和刚毛藻无虾组附着藻类生物量均随着时间呈升高趋势;水绵有虾组和刚毛藻有虾组附着藻类生物量先升高后降低(图3)。

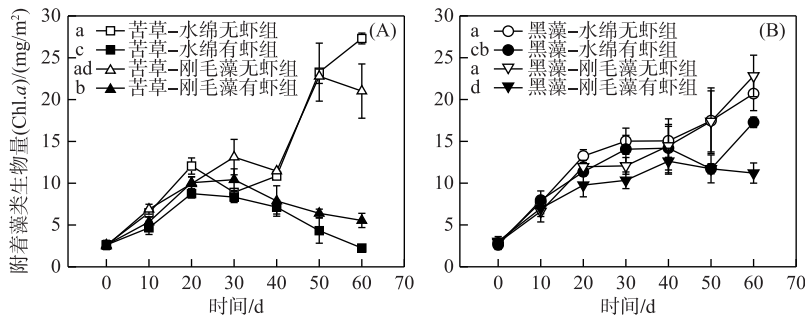


图3 不同处理组水体沉水植物叶片上附着藻类生物量(叶绿素a)的动态变化
(A:不同处理组密刺苦草叶片上附着藻类生物量变化;B:不同处理组轮叶黑藻叶片上附着藻类生物量变化)

Fig.3 Dynamics of epiphyton biomass (Chl.a) on the leaf of submerged macrophytes in different treatments
(A: epiphyton biomass on the leaf of *Vallisneria denseserrulata*; B: epiphyton biomass on the leaf of *Hydrilla verticillata* in the different treatments)

2.1.3 浮游藻类 不同处理组水体中浮游藻类生物量有显著差异 (RM-ANOVA, $df=3$, $F=246.0$, $P < 0.01$, 图4)。水绵有虾组和刚毛藻有虾组浮游藻类的生物量均显著低于无虾组 (Bonferroni's tests, $P < 0.01$, 图4);而水绵有虾组中浮游藻类生物量显著低于刚毛藻有虾组 (Bonferroni's tests, $P < 0.01$, 图4), 水绵无虾组和刚毛藻无虾组浮游藻类的生物量无显著区别。

2.2 沉水植物变化

实验结束时,不同处理组之间沉水植物的生物量差异显著(密刺苦草和轮叶黑藻分开比较: Welch's ANOVA, $df=7$, $F=30.1$, $P < 0.01$, 图5A;密刺苦草和轮叶黑藻合并比较: one-way ANOVA, $df=3$, $F=9.1$, $P < 0.01$, 图5B)。对于密刺苦草或轮叶黑藻,不同处理组间其生物量均无显著差异(图5A)。水绵无虾组的密刺苦草和轮叶黑藻总生物量显著低于水绵有虾组 ($P < 0.05$, 图5B), 而刚毛藻无虾组的密刺苦草和轮叶黑藻

总生物量均值低于刚毛藻有虾组,但无显著区别。

2.3 水体总氮和总磷浓度变化

不同处理组间水体 TN 和 TP 浓度均差异显著 (RM-ANOVAs, $df = 3$, $F_{TN} = 55.7$, $F_{TP} = 31.4$, $P_{TN} < 0.01$, $P_{TP} < 0.01$, 图 6)。有虾组水体的 TN 浓度均显著低于无虾组 (Bonferroni's tests, $P < 0.05$, 图 6A); 而水绵有虾组水体中 TN 浓度显著低于刚毛藻有虾组 (Bonferroni's tests, $P < 0.01$, 图 6A), 水绵无虾组和刚毛藻无虾组间水体 TN 浓度无显著差异。

水绵有虾组水体的 TP 浓度显著低于水绵无虾组 ($P < 0.01$, 图 6B), 刚毛藻有虾组水体的 TP 浓度显著低于刚毛藻无虾组 ($P < 0.01$, 图 6B); 而水绵有虾组水体的 TP 浓度显著低于刚毛藻有虾组 (Bonferroni's tests, $P < 0.01$, 图 6B), 水绵无虾组水体的 TP 浓度显著低于刚毛藻无虾组 (Bonferroni's tests, $P < 0.05$, 图 6B)。

3 讨论

本研究表明,引入日本沼虾能够显著降低草型清水态系统中水绵和刚毛藻的盖度和生物量,同时会降低浮游藻类和附着藻类的生物量,并减少系统中的 TN 和 TP。尽管沉水植物种类对水绵和刚毛藻生物量的影响不显著,但在日本沼虾存在的条件下,系统中水绵盖度显著低于刚毛藻。进一步观察表明,水绵有虾组的浮游藻类生物量及 TN、TP 浓度均显著低于刚毛藻有虾组;水绵无虾组与刚毛藻无虾组之间浮游藻类生物量和 TN、TP 浓度无显著差异。此外,本研究还发现未引入日本沼虾的处理组中水绵和刚毛藻的生物量减少超过 50%,其原因可能主要是研究期间水温从 19.9 °C 快速上升并在多数时间超过 30 °C,导致水绵和刚毛藻生长受限,部分发生黄化并发生腐烂^[33-35]。

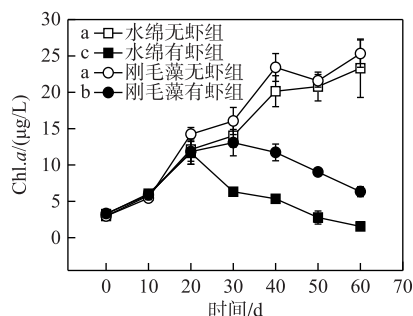


图 4 不同处理组浮游藻类生物量 (叶绿素 *a*) 的动态变化

Fig.4 Dynamics of phytoplankton biomass (Chl.*a*) in the different treatments

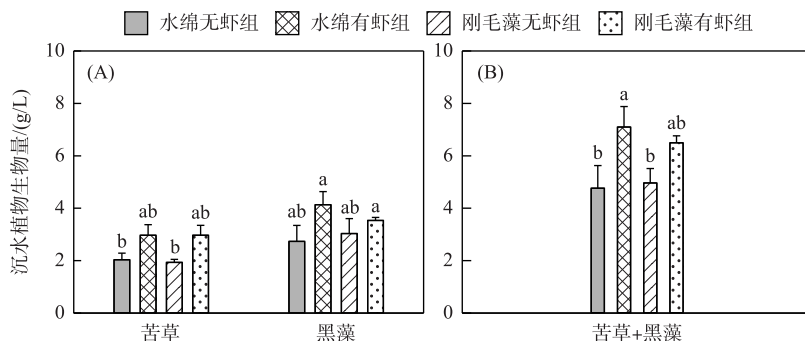


图 5 实验结束时不同处理组密刺苦草和轮叶黑藻的生物量均值 (A:密刺苦草和轮叶黑藻分开比较;B:密刺苦草和轮叶黑藻合并比较)

Fig.5 Mean ($\pm$ SD, $n = 3$) biomass of *V. denseserrulata* and *H. verticillata* in different treatments at the end of the experiment (A: Biomass of *V. denseserrulata* and *H. verticillata* in different treatments respectively; B: Total submerged macrophytes biomass (*V. denseserrulata* + *H. verticillata*) in different treatments)

日本沼虾显著降低了水绵和刚毛藻在密刺苦草与轮叶黑藻系统中的盖度和生物量,同时减少了沉水植物叶片表面附着藻类的生物量,表明其对藻类具有显著的控制效应。先前研究显示,杂食性虾能通过直接摄食减少附着藻类生物量,且对丝状绿藻的影响程度与虾的生物量相关。例如,日本沼虾生物量达 9.8 g/m² 时丝状绿藻消失^[18],中华锯齿米虾 (*Neocaridina denticulata sinensis*)、*Atya* spp.、*Xiphocaris elongata* 等也能够

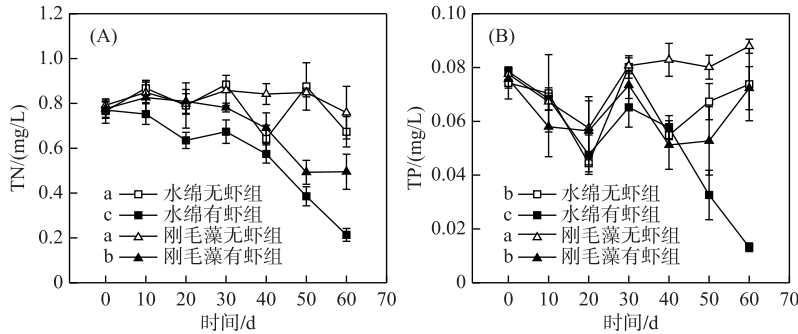


图6 不同处理组水体 TN(A) 和 TP(B) 浓度的动态变化

Fig.6 Dynamics of TN (A) and TP (B) concentrations in water of different treatments

限制丝状绿藻的生长^[45-46]。本研究中,日本沼虾的添加导致水绵和刚毛藻生物量及盖度显著下降,且趋势一致,证实日本沼虾对两种丝状绿藻均具有显著的控制作用。Machado 等^[47]发现,尽管散束刚毛藻 (*Cladophora vagabunda*) 的蛋白质和脂肪酸含量高于水绵 (*Spirogyra* sp.), 但仅饲喂水绵组的鱼体重略有增加,表明不同丝状绿藻的营养价值对于水生动物可能均较低。本研究中,实验结束时不同处理组日本沼虾的生物量无显著差异,可能表明水绵与刚毛藻对日本沼虾的营养贡献相似。由于本实验使用的成年日本沼虾,且在实验过程中有少量日本沼虾死亡现象,可能会影响关于水绵和刚毛藻对日本沼虾生长的营养价值分析。鉴于水绵与刚毛藻在形态、细胞结构及营养价值上存在差异,其对日本沼虾牧食选择性的影响机理需进一步探究。

添加日本沼虾还显著降低了水体的氮、磷浓度,推测其原因为日本沼虾对藻类的利用促进了沉水植物生长(图5B),进而增强了对营养盐的吸收,尤其是在水绵组的净水效果更好(图6)。然而,一些研究表明引入草食性动物,如日本沼虾、中华锯齿米虾、黄尾鲮 (*Xenocypris davidi*)、光倒刺鲃 (*Spinibarbus hollandi*) 和椭圆萝卜螺 (*Radix swinhoei*) 等,虽能抑制丝状绿藻生长,却往往会导致水体氮、磷浓度上升^[15,24,45,48]。中华锯齿米虾亦能减少苦草叶片附着藻类生物量,促进密刺苦草生长,但是造成水体的浮游藻类、TP 显著增加^[45]。低密度、高比例(3:1)的光倒刺鲃和鲢 (*Hypophthalmichthys molitrix*) 会抑制水绵生长,而高密度(80 g/m³) 投放则会导致水质恶化和浮游藻类生物量增加^[48]。对比分析表明,日本沼虾对水体营养盐影响的作用机制可能受沉水植物生物量的调控,在本研究中沉水植物生物量(湿重>2 kg/m²) 远高于文献报道的实验中的沉水植物生物量(湿重<1 kg/m²)^[18],较高的沉水植物生物量可能有效抑制了虾对沉积物的扰动作用,从而导致本研究中水体营养盐的动态变化与上述研究的结果存在差异。综上,杂食性水生动物控制丝状绿藻的同时对水质影响具有复杂性,其效果受水体中沉水植物生物量、营养负荷本底值及动物生物量影响,这可能是限制其在实践中应用的原因之一。

在本研究中,直立型轮叶黑藻与莲座型密刺苦草对水绵、刚毛藻的生长影响无显著差异。先前研究显示,丝状绿藻和丝状蓝藻(如转板藻 (*Mougeotia* sp.)、水绵、鞘藻属 (*Oedogonium*)、颤藻 (*Oscillatoria* sp.)) 的密度与基质类型相关,例如不同形态的沉水植物物理复杂性不同,影响了丝状藻类的附着能力^[23,49-51],其中微齿眼子菜 (*Potamogeton maackianus*) 能促进丝状绿藻生长^[49];五刺金鱼藻 (*Ceratophyllum oryzetorum*)、菹草 (*Potamogeton crispus*) 和轮叶黑藻有利于丝状颤藻生长,而马来眼子菜 (*Potamogeton malaianus*) 则会抑制颤藻的生长和对磷的吸收,但穗状狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum*) 不会对颤藻的生长产生影响^[23]。沉水植物对丝状绿藻的影响也与植物密度相关,例如苦草 (*V. natans*) 密度增加会抑制丝状绿藻的生长^[49]。但是, Wolters 等^[51]指出,在人工植物上,结构复杂的附生基质覆盖面积大于简单结构基质,但在活体植物上这一现象并不明显,他们认为化感物质、养分和溶解性无机碳的竞争以及 CaCO₃ 沉积等因素可能比植物结构更为关键。此外,沉水植物能通过占据水底生态位,如直立型轮叶黑藻遮挡阳光,减少水下光照,最终可能会抑制丝状绿藻生长;而莲座型密刺苦草在水底形成密集覆盖层,可能会阻止丝状绿藻与底泥接触。在本研

究中,两种植物共同生长,实验系统排除了化感作用和竞争对丝状绿藻的影响,两种沉水植物尽管生长型不同,但密度均较高且盖度相似,因此其在物理遮盖上对丝状绿藻的影响相似,可能是导致两种植物对水绵、刚毛藻的影响无差异的主要原因。

综上所述,日本沼虾能够通过牧食等方式降低水绵和刚毛藻以及浮游藻类的生物量,促进沉水植物生长,降低水体营养盐浓度。但是,日本沼虾对藻类控制和改善水质的效果受水体营养盐负荷、温度及沉水植物种类和生物量等因素影响^[6,23,49]。日本沼虾的投放时机可能是关键,早期干预效果会更佳^[20]。因此,在湖泊生态修复初期沉水植物生长到较高盖度时及时引入日本沼虾会减少丝状绿藻、附着藻类和浮游藻类对沉水植物的竞争,预防丝状绿藻类暴发生长,有利于维持浅水生态系统的健康与稳定。

4 结论

1) 日本沼虾引入后会显著降低水体中水绵和刚毛藻的盖度和生物量,同时会显著降低浮游藻类和附着藻类的生物量,并减少系统中的 TN 和 TP,有利于系统维持草型清水态。

2) 密刺苦草和轮叶黑藻两种沉水植物对水绵和刚毛藻生长的影响无显著差异。

3) 日本沼虾存在时,水绵组的浮游藻类生物量及 TN、TP 浓度均显著低于刚毛藻组;而在无虾条件下,水绵与刚毛藻组在浮游藻类生物量和 TN、TP 浓度上无显著差异,表明生长不同种类丝状绿藻的沉水植物清水态系统对日本沼虾的响应存在差异。

5 参考文献

- [1] Zhang M, Yu JL, He H *et al.* Effects of ecological restoration on water quality of Wuli Bay, Lake Taihu. *Ecological Science*, 2012, **31**(3): 240-244. DOI: 10.3969/j.issn.1008-8873.2012.03.003. [章铭, 于谨磊, 何虎等. 太湖五里湖生态修复示范区水质改善效果分析. 生态科学, 2012, **31**(3): 240-244.]
- [2] 杨金春, 康玉辉, 周驰等. 退化城市湖泊生态修复理论与实践——以武汉内沙湖为例. 健康湖泊与美丽中国——第三届中国湖泊论坛暨第七届湖北科技论坛论文集. 武汉, 2013: 332-339.
- [3] Liu ZW, Hu JR, Zhong P *et al.* Successful restoration of a tropical shallow eutrophic lake: Strong bottom-up but weak top-down effects recorded. *Water Research*, 2018, **146**: 88-97. DOI: 10.1016/j.watres.2018.09.007.
- [4] Rulley JE, Rusch KA. An assessment of long-term post-restoration water quality trends in a shallow, subtropical, urban hypereutrophic lake. *Ecological Engineering*, 2002, **19**(4): 265-280. DOI: 10.1016/S0925-8574(02)00096-4.
- [5] Rulley JE, Rusch KA. Development of a simplified phosphorus management model for a shallow, subtropical, urban hypereutrophic lake. *Ecological Engineering*, 2004, **22**(2): 77-98. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2004.02.005.
- [6] 马顷. 水绵和刚毛藻的生态适应性及其干扰作用对四种沉水植物的影响[学位论文]. 新乡: 河南师范大学, 2011.
- [7] Dodds WK. Micro-environmental characteristics of filamentous algal communities in flowing freshwaters. *Freshwater Biology*, 1991, **25**(2): 199-209. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1991.tb00485.x.
- [8] John DM, Rindi F. Filamentous (Nonconjugating) and plantlike green algae. *Freshwater algae of North America*. Amsterdam: Elsevier, 2015: 375-427. DOI: 10.1016/b978-0-12-385876-4.00008-6.
- [9] Ozimek T, Pieczyńska E, Hankiewicz A. Effects of filamentous algae on submerged macrophyte growth: A laboratory experiment. *Aquatic Botany*, 1991, **41**(4): 309-315. DOI: 10.1016/0304-3770(91)90050-F.
- [10] Irfanullah HM, Moss B. Factors influencing the return of submerged plants to a clear-water, shallow temperate lake. *Aquatic Botany*, 2004, **80**(3): 177-191. DOI: 10.1016/j.aquabot.2004.07.010.
- [11] Md Irfanullah H, Moss B. A filamentous green algae-dominated temperate shallow lake: Variations on the theme of clear-water stable states? *Archiv Für Hydrobiologie*, 2005, **163**(1): 25-47. DOI: 10.1127/0003-9136/2005/0163-0025.
- [12] Li DH, Shi LX, Li GB *et al.* Effect of decomposed filamentous green algae on water quality and the growth of submerged macrophyte *Hydrilla verticillata*. *Environmental Science and Management*, 2006, **31**(6): 27-30. DOI: 10.3969/j.issn.1673-1212.2006.06.008. [李敦海, 史龙新, 李根保等. 丝状绿藻腐烂过程对水质和沉水植物黑藻生长的影响实验研究. 环境科学与管理, 2006, **31**(6): 27-30.]
- [13] 王聪. 三种方法对水绵(*Spirogyra*)生长抑制效应的研究[学位论文]. 上海: 上海海洋大学, 2012.
- [14] Zhang L, Liu BY, Ge FJ *et al.* The research progress in environmental factors and control techniques of filamentous green algae growth. *Chinese Journal of Ecology*, 2017, **36**(7): 2029-2035. DOI: 10.13292/j.1000-4890.201707.028. [张璐, 刘碧云, 葛芳杰等. 丝状绿藻生长的环境影响因子及控制技术研究进展. 生态学杂志, 2017, **36**(7): 2029-2035.]
- [15] Yang L, He H, Guan BH *et al.* Mesocosm experiment reveals a strong positive effect of snail presence on macrophyte growth, resulting from control of epiphyton and nuisance filamentous algae: Implications for shallow lake management. *Science of the Total Environment*, 2020,

- 705; 135958. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2019.135958.
- [16] Power ME. Effects of fish in river food webs. *Science*, 1990, **250**(4982): 811-814. DOI: 10.1126/science.250.4982.811.
- [17] Zhang M, Gao XL, Wang YF *et al.* Effects of biomanipulation control on *Spirogyra*. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2019, **39**(3): 722-729. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2018.0365. [张曼, 郜小龙, 王一帆等. 生物操纵方法对水绵 (*Spirogyra*) 的调控效应. 环境科学学报, 2019, **39**(3): 722-729.]
- [18] Guo YL, Zhang PY, Chen JL *et al.* Freshwater snail and shrimp differentially affect water turbidity and benthic primary producers. *Water Biology and Security*, 2022, **1**(1): 100004. DOI: 10.1016/j.watbs.2021.100004.
- [19] Zhang YG, Zhang M, Li M *et al.* Biological control of benthic filamentous green algae. *Journal of Hydroecology*, 2024, **45**(3): 112-120. DOI: 10.15928/j.1674-3075.202205070154. [张怡光, 张曼, 李玫等. 生物操纵对常见底栖丝状绿藻的控制研究. 水生态学杂志, 2024, **45**(3): 112-120.]
- [20] Steinman AD, McIntire CD, Gregory SV *et al.* Effects of herbivore type and density on taxonomic structure and physiognomy of algal assemblages in laboratory streams. *Journal of the North American Benthological Society*, 1987, **6**(3): 175-188. DOI: 10.2307/1467509.
- [21] Dodds WK, Gudder DA. The ecology of *Cladophora*. *Journal of Phycology*, 1992, **28**(4): 415-427. DOI: 10.1111/j.0022-3646.1992.00415.x.
- [22] Dell AI, Pawar S, Savage VM. Temperature dependence of trophic interactions are driven by asymmetry of species responses and foraging strategy. *Journal of Animal Ecology*, 2014, **83**(1): 70-84. DOI: 10.1111/1365-2656.12081.
- [23] Zhang WZ, Shen H, Zhang J *et al.* Physiological differences between free-floating and periphytic filamentous algae, and specific submerged macrophytes induce proliferation of filamentous algae; A novel implication for lake restoration. *Chemosphere*, 2020, **239**: 124702. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2019.124702.
- [24] Tang YT, Wang C, Jiang HJ *et al.* Grazing effects of *Xenocypris davidi* bleeker (Cyprinidae, Cypriniformes) on filamentous algae and the consequent effects on intestinal microbiota. *Aquaculture Research*, 2023, **2023**: 1985865. DOI: 10.1155/2023/1985865.
- [25] LaLonde RT, Morris CD, Wong CF *et al.* Response of *Aedes triseriatus* larvae to fatty acids of *Cladophora*. *Journal of Chemical Ecology*, 1979, **5**(3): 371-381. DOI: 10.1007/BF00987923.
- [26] Salovius S, Kraufvelin P. The filamentous green alga *Cladophora glomerata* as a habitat for littoral macro-fauna in the Northern Baltic Sea. *Ophelia*, 2004, **58**(2): 65-78. DOI: 10.1080/00785326.2004.10410214.
- [27] Fu HT, Jiang SF, Xiong YW. Current status and prospects of farming the giant river prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) and the oriental river prawn (*Macrobrachium nipponense*) in China. *Aquaculture Research*, 2012, **43**(7): 993-998. DOI: 10.1111/j.1365-2109.2011.03085.x.
- [28] Cai YJ, Zhang M, Xu J *et al.* Geographical gradients in the biodiversity of Chinese freshwater molluscs: Implications for conservation. *Diversity and Distributions*, 2018, **24**(4): 485-496. DOI: 10.1111/ddi.12695.
- [29] Wen ZR, Xie P. Studies on the feeding habits and sources of dietary carbon of *Macrobrachium nipponense* and *Exopalaemon modestus* in Taihu Lake. *Journal of Yangtze University: Natural Science Edition*, 2013, **29**(10): 7-8, 36-42. [温周瑞, 谢平. 太湖日本沼虾与秀丽白虾的食性与食物碳源分析. 长江大学学报: 自然科学版, 2013, **29**(10): 7-8, 36-42.]
- [30] Liu J, Gong SY, He XG *et al.* Feeding habit of *Macrobrachium nipponensis* in Wuhu Lake. *Freshwater Fisheries*, 2005, **35**(1): 25-28. DOI: 10.3969/j.issn.1000-6907.2005.01.008. [刘军, 龚世园, 何绪刚等. 武湖日本沼虾食性的研究. 淡水渔业, 2005, **35**(1): 25-28.]
- [31] 郭钰伦. 基于群落装配机制的食物网与关键食物链功能研究[学位论文]. 大连: 大连海事学院, 2022.
- [32] Qu Z. Biological observation of *Macrobrachium nipponense*. *Freshwater Fish*, 1990, **1**: 3-6.
- [33] Holmström A. Occurrence, species composition, biomass and decomposition of drifting algae in the northwestern Ål and archipelago, N. Baltic Sea. Finland: Åbo Akademi University, 1998 (in Swedish with English summary).
- [34] Chun CL, Kahn CI, Borchert AJ *et al.* Prevalence of toxin-producing *Clostridium botulinum* associated with the macroalga *Cladophora* in three great lakes: Growth and management. *Science of the Total Environment*, 2015, **511**: 523-529. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2014.12.080.
- [35] Zhang L, Peng X, Liu BY *et al.* Effects of the decomposing liquid of *Cladophora oligoclona* on *Hydrilla verticillata* turion germination and seedling growth. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 2018, **157**: 81-88. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2018.03.062.
- [36] Wang Y, Gao G, Qin B *et al.* Ecophysiological and anatomical responses of *Vallisneria spiralis* to nitrogen and phosphorus enrichment. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2012(405): 5. DOI: 10.1051/kmae/2012011.
- [37] Liu Z, Qian X, Gao HL *et al.* Effect of submerged plant community configuration on water transfer in Gonghu ecological restoration area of Taihu Lake. *Jiangsu Agricultural Sciences*, 2016, **44**(5): 480-483. DOI: 10.15889/j.issn.1002-1302.2016.05.137. [刘喆, 钱新, 高海龙等. 沉水植物群落配置对太湖贡湖生态修复区的调水效果. 江苏农业科学, 2016, **44**(5): 480-483.]
- [38] Guo PC, Lu H. The application of close-to-nature construction technology on lake ecological restoration in north area. *Environmental Science Survey*, 2019, **38**(6): 16-19. [郭鹏程, 卢慧. 近自然构建在北方人工湖生态修复中的应用研究. 环境科学导刊, 2019, **38**(6): 16-19.]

- [39] Bakker ES, Van Donk E, Declerck SAJ *et al.* Effect of macrophyte community composition and nutrient enrichment on plant biomass and algal blooms. *Basic and Applied Ecology*, 2010, **11**(5): 432-439. DOI: 10.1016/j.baae.2010.06.005.
- [40] 国家环境保护总局《水和废水监测分析方法》编委会. 水和废水监测分析方法: 第4版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [41] Biggs BJF, Close ME. Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: The relative effects of flows and nutrients. *Freshwater Biology*, 1989, **22**(2): 209-231. DOI: 10.1111/j.1365-2427.1989.tb01096.x.
- [42] Zimba PV, Hopson MS. Quantification of epiphyte removal efficiency from submersed aquatic plants. *Aquatic Botany*, 1997, **58**(2): 173-179. DOI: 10.1016/S0304-3770(97)00002-8.
- [43] Sauder D. Examining the type I error and power of 18 common post-hoc comparison tests. Virginia: James Madison University, 2017.
- [44] Blanca MJ, Arnau J, Javier García-Castro F *et al.* Repeated measures ANOVA and adjusted *F*-tests when sphericity is violated: Which procedure is best? *Frontiers in Psychology*, 2023, **14**: 1192453. DOI: 10.3389/fpsyg.2023.1192453.
- [45] Ye JL, Tang YL, Zhang XF *et al.* Omnivorous shrimp *Neocaridina denticulata sinensis* enhances the growth of submerged macrophyte *Vallisneria denseserrulata*. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 2019, (420): 32. DOI: 10.1051/kmae/2019025.
- [46] March JG, Pringle CM, Townsend MJ *et al.* Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. *Freshwater Biology*, 2002, **47**(3): 377-390. DOI: 10.1046/j.1365-2427.2002.00808.x.
- [47] Machado L, Kinley RD, Magnusson M *et al.* The potential of macroalgae for beef production systems in northern Australia. *Journal of Applied Phycology*, 2015, **27**(5): 2001-2005. DOI: 10.1007/s10811-014-0439-7.
- [48] Zhang YJ, Li Z, Wang F *et al.* Enclosures experiment for controlling filamentous algae (*Spirogyras* sp.) by *Spinibarbus hollandi* and *Hypophthalmichthys molitrix*. *Acta Scientiae Circumstantiae*, 2015, **35**(3): 780-788. DOI: 10.13671/j.hjkxxb.2014.0945. [张饮江, 黎臻, 王芳等. 光倒刺鲃、白鲢协同投放抑制丝状藻(水绵)藻华围隔研究. 环境科学学报, 2015, **35**(3): 780-788.]
- [49] Zhang WZ, Wang L, Chen L *et al.* Proliferation of filamentous green algae along with submerged macrophytes planting, and the role of microbe. *Ecological Engineering*, 2019, **139**: 105570. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2019.07.040.
- [50] Laugaste R, Reunanen M. The composition and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi. *Hydrobiologia*, 2005, **547**(1): 137-150. DOI: 10.1007/s10750-005-4155-9.
- [51] Wolters JW, Reitsemá RE, Verdonchot RCM *et al.* Macrophyte-specific effects on epiphyton quality and quantity and resulting effects on grazing macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 2019, **64**(6): 1131-1142. DOI: 10.1111/fwb.13290.