

螺类牧食对伊乐藻与苦草种间关系的影响

李宽意^{1,2}, 张雷燕^{1,2}, 刘正文^{1,3,*}

(1. 中国科学院南京地理与湖泊研究所湖泊与环境国家重点实验室, 南京 210008; 2 中国科学院研究生院, 北京 100039;
3. 暨南大学, 广州 510630)

摘要: 动物牧食可以调节植物种间的相对竞争能力, 从而改变物种在群落中的竞争地位。外来植物伊乐藻生长迅速、具有较强的光竞争能力, 土著种苦草根系发达、具有较强的地下资源竞争能力。选择这两种各具竞争特色的沉水植物为模式生物, 通过室外受控实验研究了螺类牧食对两种沉水植物种间关系的影响。结果表明: 不管有无螺类牧食, 伊乐藻的相对生长率为苦草的 2~5 倍, 伊乐藻具有明显的竞争优势。苦草低密度种植时, 螺类牧食与种间竞争对其生长没有显著影响; 高密度种植时, 螺类牧食活动促进了苦草的生长, 种间竞争则使苦草的生长率明显降低。无论伊乐藻种植密度如何, 螺类牧食均使其生长率明显降低, 混栽高密度的苦草也能抑制伊乐藻生长。探讨了螺类牧食对沉水植物的种间竞争关系的作用机理。

关键词: 螺类牧食; 伊乐藻; 苦草; 种间竞争

文章编号: 1000-0933(2009)12-6414-05 中图分类号: Q143, Q178.1 文献标识码: A

Effects of snail herbivory on interspecific relationship between *Elodea nuttallii* and *Vallisneria spiralis*

LI Kuan-Yi^{1,2}, ZHANG Lei-Yan^{1,2}, LIU Zheng-Wen^{1,3,*}

1 State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China

2 Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing 10003, China

3 Jinan University, Guangzhou 510630, China

Acta Ecologica Sinica, 2009, 29(12): 6414 ~ 6418.

Abstract: Grazing damage has been recognized as one of the most important factors determining species distribution and community structure in aquatic plants. The effects of snail herbivory on interspecific relationship between two aquatic macrophytes, *Elodea nuttallii* and *Vallisneria spiralis* were investigated using a 2 × 2 factorial experiment design. Results showed that *Elodea* has a competitive advantage over *Vallisneria* at various densities. When the macrophyte density was low, plant competition and snail herbivory had not significantly affected the growth of *Vallisneria*. At a high density, grazing activity of snail stimulated the growth of *Vallisneria*, and plant competition suppressed the plant growth. Intensive plant competition and grazing damage suppressed the growth of *Elodea* at various densities. The regulation mechanisms of snail grazing activity on interspecific relationship between the two macrophytes were discussed.

Key Words: snail herbivory; *Elodea nuttallii*; *Vallisneria spiralis*; interspecific relationship

近年来, 物种入侵所引发的一系列生态与环境问题受到国内外广泛关注。在水生生态系统中, 外来植物可以导致区域内土著物种的消失, 并改变原有生态系统的进程^[1,2]。如, 沉水植物伊乐藻(*Elodea nuttallii*) 入侵后已在一些地方取代了加拿大伊乐藻(*E. canadensis*), 并使植物群落结构发生了较大变化^[3,4]。研究表明,

基金项目: 国家科技支撑计划资助项目(2007BAC26B02); 国家重点基础研究发展计划资助项目(2008CB418104); 国家高新技术研究与发展计划课题资助项目(2006AA06Z337)

收稿日期: 2008-07-15; 修订日期: 2009-07-14

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: zliu@niglas.ac.cn

牧食损害是改变植物群落结构与组成的主要因素之一^[5]。通过使植物生物量下降或竞争优势丧失,牧食损害可以调节物种间的相对竞争能力,从而改变其在群落中的竞争地位^[6-8]。如,Pinowska 通过室内实验发现椎实螺(*Lymnaea turricula*)喜食加拿大伊乐藻(*E. canadensis*)与刚毛藻(*Cladophora* sp.),几乎不牧食金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*),最后导致金鱼藻占优势^[9]。Gross 等研究也表明,由于水生昆虫鳞翅类幼体的牧食,穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)优势地位被加拿大伊乐藻所取代^[8]。

伊乐藻(*E. nuttallii*)与苦草(*Vallisneria spiralis*)为东太湖的主要沉水植物种类。其中,伊乐藻为外来物种,生长迅速并在上层水体形成冠层,具有较强的光竞争能力。苦草为土著种,根系发达具有较强的地下资源竞争能力。这两种各具特色水草之间的竞争态势如何?椭圆萝卜螺(*Radix swinhoei*)是东太湖主要螺类之一,喜食苦草^[10]。螺类牧食会降低苦草的竞争能力从而有利于伊乐藻的生长吗?为此,开展了螺类牧食对植物种间竞争关系的影响实验,分析并探讨了螺类牧食对沉水植物种间关系的作用机理。

1 材料与方法

1.1 植物种类与螺类

实验选用的苦草与伊乐藻均来自东太湖。2007 年 4 月中旬采集一定数量的两种水草苗种进行培育,5 月上旬挑选株高一致(18~20cm)的苦草,去除块茎与分株后移栽到塑料箱中备用,伊乐藻则选择粗细较一致、无明显分枝的植物,剪取上部株段(20~25cm)移栽到塑料箱中培育待用。实验开始前进行最后的挑选,选用的苦草株高为(21.0 ± 3.0)cm,株重为(2.0 ± 0.5)g,叶片颜色基本一致,根须数大致相同,选用的伊乐藻株高为(25.0 ± 1.0)cm,株重为(0.5 ± 0.1)g,须根数基本相同。实验选用的椭圆萝卜螺也来自东太湖,规格为(0.4 ± 0.1)g/只。

1.2 实验设计

实验于 2007 年 5 月 19 日~6 月 23 日在太湖梅梁湾附近的 3 个室外水泥池中(长 600cm,宽 120cm)进行。水泥池内无沉积物,水体为梅梁湾湖水,水深 150cm,平均水温 27℃(范围为 23~30℃)。用网片(网目 3mm)将每个水泥池平分为两个实验池(每部分长 300cm,宽 120cm),一边为对照池(不放螺),一边为牧食处理池(放螺)。在对照池与牧食池中各布设一个相同的植物竞争实验。3 个水泥池即为 3 个重复。植物竞争实验设计分为 4 组,苦草种植密度为 3 株/盆时,混栽的伊乐藻密度分别为 0、3、9 株/盆;苦草种植密度为 9 株/盆时,混栽的伊乐藻密度分别为 0、3、9 株/盆;伊乐藻种植密度为 3 株/盆时,混栽的苦草密度分别为 0、3、9 株/盆;伊乐藻种植密度为 9 株/盆时,混栽的苦草密度分别为 0、3、9 株/盆。牧食池用网片(网目 3mm)平分为 4 部分,每一部分放置一组混栽的植物系列。牧食池中椭圆萝卜螺的放养密度为 270 只/m²,稍高于李宽意等实验中的密度,在他们的实验中,同规格的萝卜螺在密度为 240 只/m²时能明显抑制苦草生长。

将事先挑选好的苦草与伊乐藻按设计的密度种入铺设有 10cm 厚沉积物(TN (0.70 ± 0.03) mg/L, TP (0.55 ± 0.01) mg/L, OM (12.05 ± 0.60) mg/L)的小花盆(直径 15cm,高 20cm)中。然后按实验设计将花盆一排排吊养在水泥池中,花盆位于水面下 50cm 处。花盆位置固定好后,在每个花盆上套一个黑色的圆柱形网袋(80 目),网袋直径稍大于花盆直径,无底无盖,网袋的上沿与下沿分别由细铁丝固定成圆形,网袋下端固定在花盆上沿,上端自然漂浮于水面。为了使水泥池网片内外水体交换通畅,实验期间每隔 3d 用刷子清洗一次网片去除附着生物。实验结束时取出花盆拔出水草,测定苦草或伊乐藻的总湿量。湿重指标的测定方法为,将装有植物的网袋放入洗衣机脱水 10min 后称重。计算两种植物的相对生长率,计算公式如下: $RGR = \ln(W_f/W_i)/\text{天数}$,式中 W_i 和 W_f 分别为实验前后某种植物的总湿重。

1.3 样品测定与数据统计分析

沉积物中总氮、总磷及有机质的含量分析方法依据《湖泊生态调查观测与分析》^[11]。办公软件 Microsoft Excel2003 对数据进行计算处理,统计软件 SPSS(版本 11.0)中的 Two-way ANOVA 和 Duncan 多重比较方法对数据差异进行分析。

2 结果

2.1 伊乐藻与苦草的相对生长率

单一种植时,伊乐藻的相对生长率远高于苦草(图1,图2),种植密度为3株/盆时,对照组中伊乐藻的生长率为 $(92.4 \pm 3.6) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$,苦草仅为 $(33.6 \pm 3.5) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$,相差近3倍,牧食处理组中伊乐藻的生长率为 $(62.9 \pm 4.5) \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$,是苦草的2倍多;种植密度为9株/盆时,伊乐藻的生长率是苦草的3~5倍。同样,在混栽时,伊乐藻的相对生长率也明显高于苦草(图1,图2)。可见,不管有无种间竞争或牧食损害伊乐藻均占有明显生长优势。

2.2 不同混栽密度下伊乐藻的生长率

伊乐藻种植密度为3株/盆时,螺类牧食显著抑制了伊乐藻的生长(ANOVA, $p < 0.001$),对照组中伊乐藻的生长率分别是牧食处理组中的1.2~1.5倍;植物竞争(混栽苦草)对伊乐藻的生长有显著影响(ANOVA, $p = 0.003$),混栽密度较高时伊乐藻的生长率显著低于其它两组(Duncan's test, $p < 0.01$),而低密度混栽与不混栽处理之间没有明显差别(Duncan's test, $p = 0.313$)(图1)。伊乐藻种植密度为9株/盆时,螺类牧食明显抑制了伊乐藻的生长(ANOVA, $p < 0.001$),对照组中伊乐藻的生长率约为牧食处理组中的1.4倍;植物竞争使伊乐藻的生长率明显降低(ANOVA, $p < 0.001$),但两种混栽密度处理之间伊乐藻的生长率没有明显差别(Duncan's test, $p = 0.410$)(图1)。

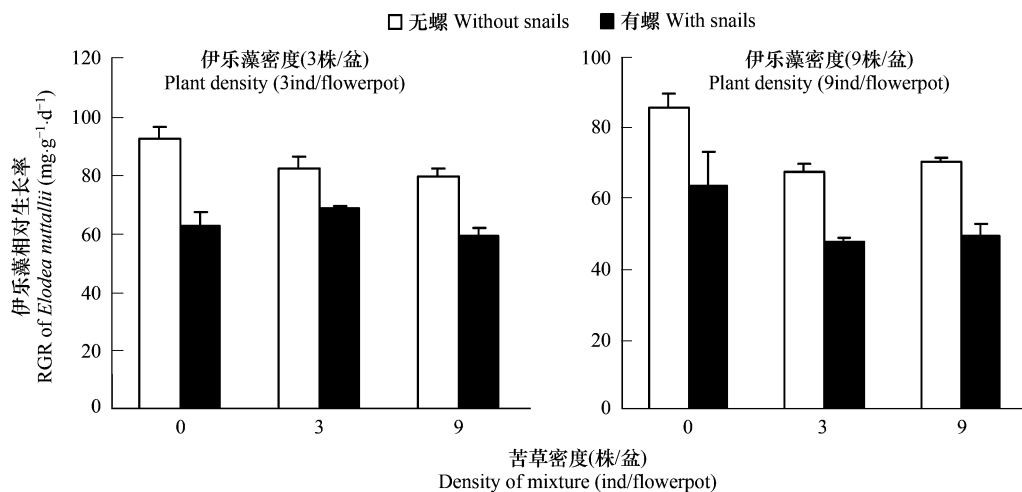


图1 不同混栽密度下伊乐藻的生长率(平均值 ± 标准误)

Fig. 1 The relative growth rate of *Elodea nuttallii* in mixed cultures (Mean ± SE)

2.3 不同混栽密度下苦草的生长率

苦草种植密度为3株/盆时,螺类牧食对苦草生长没有明显影响(ANOVA, $P = 0.133$);植物竞争(混栽伊乐藻)对其生长也没有显著影响(ANOVA, $P = 0.327$)(图2)。苦草种植密度为9株/盆时,螺类牧食活动明显促进了苦草生长(ANOVA, $P = 0.010$);植物竞争使苦草的生长率明显降低(Duncan's test, $p < 0.01$),但两混栽密度处理间苦草的生长率差别不大(Duncan's test, $P > 0.05$)(图2)。

3 讨论

资源需求理论或资源消耗理论认为生长速率较快的植物一般在物种演变中占优势^[12]。本实验中不管有无牧食损害,伊乐藻均具有明显的生长优势,其相对生长率是苦草的数倍,因此伊乐藻在植物竞争中占有明显优势。伊乐藻的竞争优势还与其较强的光竞争能力有关。研究表明,水鳖科(Hydrocharitaceae)植物生长迅速并在表层水体大量分枝形成冠层,通过遮蔽光线抑制了其它水草的生长^[13,14]。本实验开始时两种水草的株高相差不大,但在实验后期伊乐藻的株高大大超过了苦草,在光竞争方面处于明显优势地位。伊乐藻的竞争优势还与可能存在的植化作用有关。研究表明,一些外来植物的根部分泌物对土著竞争种有明显的负面作

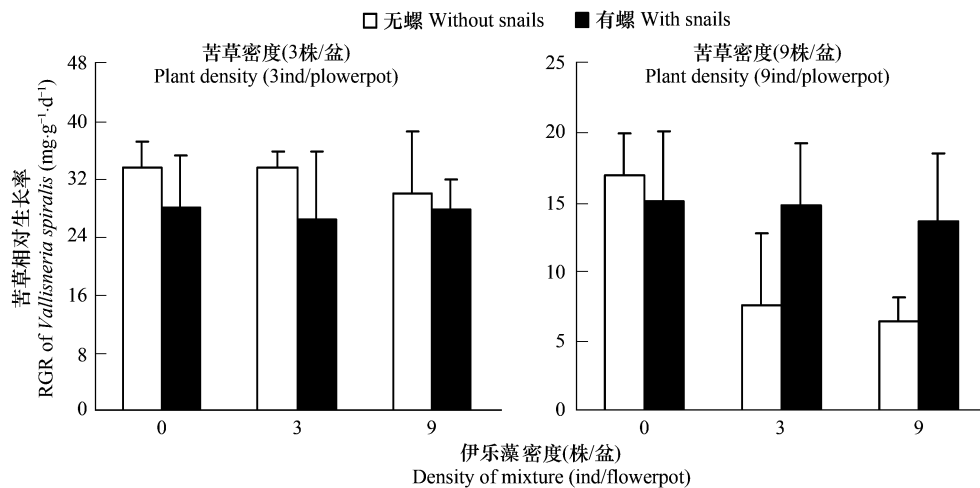


图2 不同混栽密度下苦草的生长率(平均值±标准误)

Fig.2 The relative growth rate of *Vallisneria spiralis* in mixed cultures (Mean ± SE)

用^[15]。同样,作为外来种的伊乐藻对苦草的生长是否存在植化相克作用则有待进一步验证。虽然伊乐藻占有明显竞争优势,但植物竞争(混栽苦草)对伊乐藻的生长也有显著抑制作用,这可能与地下资源的竞争有关^[16]。研究表明,由于根生水生植物的生长能迅速降低沉积物中营养物质(如可利用氮)的含量,因此沉积物中营养物质的不足会限制植物的生长^[14],而地下资源的不足对根系较为发达的植物而言其抑制作用相对较小^[17]。如,Smart进行了美洲苦草(*V. americana*)与轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)的竞争实验后认为,由于苦草具有比黑藻发达得多的根系,地下资源竞争能力较强,因此随着实验周期的延长美洲苦草的竞争优势会逐步显现^[17]。伊乐藻与轮叶黑藻同属水鳖科植物,许多生长特性相近,因此就本实验而言,尽管现阶段伊乐藻具有明显的生长优势,但随着时间的推移,苦草也许由于会在竞争中处于领先地位。同样,植物竞争对高密度苦草的生长也有明显抑制作用,但对低密度种植苦草的生长没有显著影响。这是由于苦草喜欢弱光环境^[18,19],苦草密度较低时伊乐藻的遮荫光抑制可能没起作用。

动物的选择性牧食可以改变植物间的竞争态势,从而使受损较弱或耐受性较强的植物种类占优势^[20]。本实验中螺类牧食活动对低密度苦草的生长影响不显著,对高密度苦草的生长却有明显促进作用。这是非常有意思的现象,因为椭圆萝卜螺喜食苦草^[10]。这可能与伊乐藻在上层水体形成的浓密冠层有关。苦草密度低时由于伊乐藻的遮盖作用只有少量螺类分布在苦草叶片表面,故螺类牧食对低密度苦草生长的抑制作用不显著,苦草密度较高时分布在苦草叶片上的螺类数量相对更少,此时低密度的螺类与苦草形成了互利关系^[21],优先牧食植物表面的附生生物,降低了附生生物对沉水植物生长的不利影响^[22,23],从而促进了苦草的生长。实验期间也观察到,萝卜螺在伊乐藻枝叶上的数量较多,而分布在苦草叶片上的数量较少。另外,螺类对伊乐藻的牧食损害在一定程度上降低了遮光效应,也可能促进了苦草的生长。Van等试验也表明,水生昆虫幼体的牧食损害有效地降低了轮叶黑藻的遮光效应,在一定程度上促进了美洲苦草的生长^[24]。实验中无论伊乐藻种植密度如何,螺类牧食对伊乐藻的生长均有显著抑制作用。这是由于冠层的遮盖不利于螺类牧食其喜食的苦草,螺类转而牧食伊乐藻所致。

总之,本实验中伊乐藻比苦草具有明显的竞争优势,而螺类牧食活动在一定程度上增强了苦草的竞争能力。

References:

- [1] Gao L, Li B. The study of a specious invasive plant, water hyacinth (*Eichhornia crassipes*): achievements and challenges. *Acta Phytocologica Sinica*, 2004, 28(6): 735–752.

- [2] Pimentel D, Lach L, Zuniga R. Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 2000, 50(1): 53—65.
- [3] Barrat-Segretain M. Biomass allocation in three macrophyte species in relation to the disturbance level of their habitat. *Freshwater Biology*, 2001, 46(7): 935—945.
- [4] Simpson D A. Displacement of *Elodea canadensis* Michx. by *Elodea nuttallii* (Planch.) St. John in the British Isles. *Watsonia*, 1990, 18(2): 173—177.
- [5] Zimdahl R L. Fundamentals of weed science, seconded. San Diego: Academic Press, 1999.
- [6] Crawley M J. Insect herbivores and plant population dynamics. *Annual Review of Entomology*, 1989, 34(1): 531—564.
- [7] Hanley M E, Fenner M, Edwards P J. An experimental field study on the effects of mollusc grazing on seedling recruitment and survival in grasslands. *Journal of Ecology*, 1995, 83(4): 621—627.
- [8] Gross E M, Johnson R L, Hairston N G. Experimental evidence for changes in submersed macrophyte species composition caused by the herbivore *Acentria ephemerella* (Lepidoptera). *Oecologia*, 2001, 127(1): 105—114.
- [9] Pinowska A. Effects of snail grazing and nutrient release on growth of the macrophytes *Ceratophyllum demersum* and *Elodea canadensis* and the filamentous green alga *Cladophora* sp. *Hydrobiologia*, 2002, 479(1-3): 83—94.
- [10] Li K Y, Liu Z W, Hu Y H, Wang C H. Snail *Radix swinhoei* (H. Adams) herbivory on three submerged plants. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(10): 3221—3224.
- [11] Huang X F. Survey, observation and analysis of lake ecology. Beijing: Standards Press of China, 2000. 72—79.
- [12] Grime J P. Plant strategies and vegetative processes. New York: Wiley, 1979. 220.
- [13] Barko J L, Adams M S, Clesceri N L. Environmental factors and their consideration in the management of submersed aquatic vegetation: a review. *Journal of Aquatic Plant Management* 24: 1—10. acquisition. *Advances in Ecological Research*, 1986, 25(1): 159—238.
- [14] Barko J W, Smart R M, McFarland D G, Chen R L. Interrelationships between the growth of *Hydrilla verticillata* (L. f.) Royle and sediment nutrient availability. *Aquatic Botany*, 1988, 32(3): 205—216.
- [15] Callaway R M, Aschehoug E T. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science*, 2000, 290(5491): 521—523.
- [16] Morris E C. Effects of localized placement of nutrients on root competition in self-thinning populations. *Annals of Botany*, 1996, 78(3): 353—364.
- [17] Smart R M. Preemption: an important determinant of competitive success. In: Proceedings of the 29th Annual Meeting of the Aquatic Plant Control Research Program. Misc. Pap. A-95-3. NTIS No. AD A299 207. Vicksburg, MS. 1995. 231—236.
- [18] Rybicki N B, Carter V. Effect of sediment depth and sediment type on the survival of *Vallisneria americana* Michx grown from tubers. *Aquatic Botany*, 1986, 24(3): 233—240.
- [19] Su W H, Zhang G F, Zhang Y S, Xiao H, Xia F. The photosynthetic characteristics of five submerged plants. *Acta Hydrobiologica Sinica*, 2004, 28(4): 391—395.
- [20] Louda S M, Keeler K H, Holt R D. Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. In: Grace J B and Tilman D eds. Perspectives on plant competition. New York: Academic Press, 1990. 414—443.
- [21] Li K Y, Wen M Z, Yang H W, Li Y M, Liu Z W. Mutualistic relationship between freshwater snails and aquatic macrophytes. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(12): 5601—5607.
- [22] Jones J I, Sayer C D. Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate and plant loss in shallow lakes? *Ecology*, 2003, 84(8): 2155—2167.
- [23] Jones J I, Young J O, Eaton J W, Moss B. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology*, 2002, 90(1): 12—24.
- [24] Van T K, Wheeler G S, Center T D. Competitive interactions between *Hydrilla* (*Hydrilla verticillata*) and *Vallisneria* (*Vallisneria americana*) as influenced by insect herbivory. *Biological Control*, 1998, 11(2): 185—192.

参考文献:

- [1] 高雷, 李博. 入侵植物凤眼莲研究现状及存在的问题. *植物生态学报*, 2004, 28(6): 735—752.
- [10] 李宽意, 刘正文, 胡耀辉, 王传海. 椭圆萝卜螺对三种沉水植物的牧食研究. *生态学报*, 2006, 26(10): 3221—3224.
- [11] 黄祥飞. 湖泊生态调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 2000. 72—79.
- [19] 苏文华, 张光飞, 张云孙, 肖衡, 夏峰. 5种沉水植物的光合特征. *水生生物学报*, 2004, 28(4): 391—395.
- [21] 李宽意, 文明章, 杨宏伟, 李艳敏, 刘正文. “螺-草”的互利关系. *生态学报*, 2007, 27(12): 5427—5432.