

外源 NH_4^+ 对穗花狐尾藻根系形态和养分吸收的影响

焦立新^{1,2}, 王圣瑞², 金相灿^{2,*}

(1. 北京师范大学, 水科学研究院, 北京 100875;
2. 中国环境科学研究院, 湖泊生态环境创新基地, 国家环境保护湖泊污染控制重点实验室, 北京 100012)

摘要: 在温室内进行静态实验, 以原沉积物(CK)和分别添加0.24%和0.48%氯化铵(SN1和SN2)的沉积物作为底质培养沉水植物, 探讨了高 NH_4^+ 环境中穗花狐尾藻的根系形态特征及营养物质积累与干物质分配策略。结果表明, 穗花狐尾藻主根直径($0.432 - 0.518 \text{ mm}$)与主根/侧根比率($1.50 - 4.39$)均随着沉积物 NH_4^+ 含量升高呈现增大趋势, 但单株主根总长($31.64 - 171.67 \text{ cm}$)则在高 NH_4^+ 环境中显著变短; 其中, SN2 处理中穗花狐尾藻主根数量(8.17 条/株)显著低于 SN1(14.67 条/株)和 CK(14.33 条/株)处理, 而 SN1 与 CK 处理之间差异不显著。SN1 和 SN2 处理中穗花狐尾藻植株全氮含量(55.98 和 55.19 mg/g)均显著高于 CK(42.89 mg/g)处理, 而 SN1 和 SN2 处理中穗花狐尾藻植株全磷含量(1.63 和 1.53 mg/g)则比 CK 处理中(3.71 mg/g)显著降低。穗花狐尾藻植株干物质积累量($168.17 - 405.81 \text{ mg/株}$)和全磷积累量($0.25 - 1.51 \text{ mg/株}$)均随沉积物 NH_4^+ 含量升高而显著下降, 但植株全氮积累量($9.12 - 21.08 \text{ mg/株}$)则表现为: SN1 > CK > SN2。全氮和全磷在叶片中的分配率都随着沉积物 NH_4^+ 含量升高而显著降低, 而在根系和茎秆中分配率则显著增加。

关键词: NH_4^+ ; 穗花狐尾藻; 根系形态; 养分吸收

Effects of sediment adding ammonium on root morphology and nutrition absorption of *Myriophyllum spicatum*

JIAO Lixin^{1,2}, WANG Shengrui², JIN Xiangcan^{2,*}

1 College of Water Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China

2 State Environmental Protection Key Laboratory for Lake Pollution Control/Research Center of Lake Eco-environment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China

Abstract: The root morphology, nutrition accumulation and dry biomass distribution of *Myriophyllum spicatum* from different treatment with ammonium chloride (SN1, SN2 and CK) adding were investigated using sediment-water-submerged macrophytes system in the greenhouse in static experiment condition. The results indicated that the taproot diameter ($0.432 - 0.518 \text{ mm}$), taproot/lateral root ratio ($1.50 - 4.39$) of *Myriophyllum spicatum* increased with the increasing of ammonium contents in the sediment. Taproot total length per plant ($31.64 - 171.67 \text{ cm}$) was shorten significantly in high ammonium condition. Taproot numbers per plant in SN2 (8.17 piece) were lower than in SN1 (14.67 piece) and CK (14.33 piece) remarkably, while no significant difference between SN1 and CK. The total nitrogen contents of plant in the treatments (SN1 55.98 and SN2 55.19 mg/g) were significantly higher than that of CK (42.89 mg/g), while the total phosphorus contents of plant in the treatments (SN1 1.63 and SN2 1.53 mg/g) were significantly lower than that of CK (3.71 mg/g). The total plant dry biomass ($168.17 - 405.81 \text{ mg/plant}$) and total plant phosphorus ($0.25 - 1.51 \text{ mg/plant}$) increased with the increasing of sediment ammonium contents, while the rank order of the total plant nitrogen ($9.12 - 21.08 \text{ mg/plant}$) was SN1 > CK > SN2. The allocation ratios of total plant nitrogen and total plant phosphorus in leaf decreased, but those in root and stem increased significantly with the increasing of sediment ammonium contents.

基金项目:国家科学自然基金资助项目(40703017);国家水专项洱海资助项目(2008ZX07105-005)

收稿日期:2009-02-10; 修订日期:2009-10-12

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: jinxiangcan2004@163.com

Key Words: ammonium nitrogen; *Myriophyllum spicatum*; root morphology; nutrition absorption

沉水植物是淡水湖泊(或水库)主要的初级生产力^[1-2]。它们生长在沉积物和上覆水之间,可以稳定沉积物,降低流速,能够为微生物、底栖生物和鱼类提供栖息地和饵料^[3-4],同时在一定条件下还可以抑制微型藻类的生长和过量繁殖^[5-6]。因此,沉水植物的生长代谢和植被结构演替对淡水生态系统结构和功能的稳定具有决定性的影响。近几十年来,湖泊富营养化造成沉水植被衰退和消失的现象已成为不争的事实^[7-9]。尽管如此,有关湖泊富营养化过程中沉水植被退化的原因说法不一。在湖泊富营养化的描述中,氮和磷营养负荷经常会导致沉水植物的削减^[10-11]。其中,水体高 NH_4^+ 浓度胁迫是大型水生植物衰退的一个重要原因^[12-13]。尽管 NH_4^+ 和 NO_3^- 都是可供植物利用的最重要的无机氮源。由于植物吸收 NH_4^+ 比吸收 NO_3^- 需要消耗较少的能量,通常植物优先利用 NH_4^+ ^[14-15]。然而,当植物过量吸收 NH_4^+ 时会产生毒害作用^[16-19]。据报道,植物“铵毒”的特征因植物种类、 NH_4^+ 浓度和环境条件不同表现不尽一致,通常在水体 NH_4^+ 浓度超过 0.1—0.5 mmol L^{-1} 时植物就会产生毒性反应^[20-22]。其主要表现为:叶片变黄,生长受到抑制,根系形态变化,叶片光合速率下降,植物细胞离子平衡失调及其组成成分发生改变等^[12,16,18,23]。另外,植物“铵毒”还表现在 K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 等离子的吸收受到抑制以及碳和氮代谢失调等^[24-25]。很多研究表明 NH_4^+ 能够刺激 P 的吸收^[26],但也有研究发现高 NH_4^+ 环境会抑制 P 的吸收^[15,27]。目前针对农作物“铵毒”的研究较多,有关沉水植物“铵毒”的研究也主要集中在水体高 NH_4^+ 浓度对沉水植物抗氧化酶活性的影响上^[28-30],而高 NH_4^+ 环境对沉水植物形态特征及营养吸收和分配影响的研究较少^[23],尤其底质中高 NH_4^+ 含量对其影响的研究罕见报道。

沉积物是湖泊系统中重要的氮储库^[31],在湖泊生态系统中沉积物即是氮“源”,同时也是氮“汇”^[32]。随着工农业的发展,大量的无机氮(尤其是氨氮)源源不断的排入水体,进而被沉积物吸附和矿物晶格固定。除此之外,湖泊富营养化导致大量水生生物死亡,生物残体腐解后可释放出大量的无机氮,在厌氧环境中主要以 NH_4^+ 形式存在于沉积物中^[33-34]。大多数植物主要通过根系吸收矿质营养,只有沉水植物生长的环境可以同时通过根系和叶片从沉积物和上覆水中获取大量的营养^[4]。穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)是一种在中国有广泛分布的沉水植物。由于其生长迅速,再生能力强,可生长在不同营养水平的淡水环境中,因此在富营养化湖泊生境修复过程中得到了普遍应用^[35]。本试验在温室模拟条件下,通过给沉积物添加氯化铵,研究高 NH_4^+ 底质环境对穗花狐尾藻根系形态及氮、磷吸收的影响,旨在揭示富营养化湖泊沉水植被衰退的原因和机制,可为富营养化湖泊的生境修复和防止退化提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 试验材料

沉积物采自中国环境科学研究院池塘,其初始总氮(TN)含量为 523.77 mg/kg,总磷(TP)含量为 585.05 mg/kg。沉积物自然风干后,用重物捣碎,经筛选去掉杂质,并过 0.5 mm 细筛 1—2 次,力求其理化性质均匀一致,筛选好的沉积物置于干燥通风处备用。狐尾藻采自北京十渡拒马河,将采回的植物在环境温室内预培养 1 周,备用。

1.2 试验设计

试验采用随机区组设计,共设 3 个处理:沉积物不加氯化铵处理(CK),沉积物添加 0.24% (占沉积物干质量)氯化铵处理(SN_1)和沉积物添加 0.48% 的氯化铵处理(SN_2),每个处理重复 3 次。其详细过程为:将备用的沉积物样品用千分之一电子天平称重分成若干份,每份为 2800 g,置于铝箔纸上与氯化铵充分混匀,装入洁净的 PVC 小桶(高 20 cm,直径 18 cm)内,用自来水湿润。2 h 后,将 PVC 小桶转移至体积为 1 m^3 (长 × 宽 × 高:1 m × 1 m × 1 m)洁净玻璃缸内,扦插种植经过预培养后健壮的狐尾藻顶枝部分(约 10 cm),每个 PVC 小桶内 6 株,加自来水至玻璃缸刻度线,约为 0.8 m^3 ,定期补充水量。

1.3 分析方法

穗花狐尾藻培养 28d 后收获,每个处理取 3 个 PVC 小桶内狐尾藻用自来水冲去底泥,洗去吸附在植物表

面的杂质,再用去离子水冲洗3—5次。用滤纸吸掉植物表面水分后分别取根、茎和叶用万分之一电子天平测定鲜质量,105℃杀青2 h后,80℃恒温箱内烘干至恒重,测定植物干质量,之后将干植物样品放置干燥器内备用。主根数量、主根直径和主根长度参考Xie等^[36]方法。其详细过程为:将洗净的根系用滤纸吸去表面水分,每个处理取6株植物根系测定主根数量和主根总长,并取50条主根用游标卡尺测定直径。将备用的植物干样用研钵磨碎过60目筛后储藏在干燥器内。分别称取植物干样0.1—0.2 g,用浓H₂SO₄-H₂O₂消煮至亮清色,测定植物根、茎、叶和全株中总氮和总磷含量^[37]。

1.4 数据处理

所有数据均采用SPSS软件进行分析。采用单因素方差分析(one-way ANOVA)不同数据组间的差异。

2 结果与分析

2.1 沉积物不同外源 NH_4^+ 含量对穗花狐尾藻根系形态特征的影响

沉积物中 NH_4^+ 含量是导致穗花狐尾藻主根数量、主根直径、主根总长和主根/侧根比变化的主要因素(表1)。由表1可见,沉积物中添加氯化铵显著抑制了狐尾藻根系长度和数量的增加。不同氯化铵处理穗花狐尾藻主根数量变化在8.17—14.67条/株之间,其中SN2比SN1和CK显著降低,而SN1与CK之间无显著差异。SN1和SN2处理狐尾藻主根总长分别为95.34和31.64 cm/株,分别比CK(171.67 cm/株)降低了44.46%和81.57%。狐尾藻主根直径随沉积物 NH_4^+ 含量提高呈现增加趋势,并且SN1和SN2均显著高于CK。在高 NH_4^+ 环境中,狐尾藻主根/侧根比率显著增加,其中SN1和SN2主根/侧根比率分别是CK的1.71倍和2.92倍。

2.2 沉积物不同外源 NH_4^+ 含量对穗花狐尾藻全氮和全磷含量的影响

沉积物中添加氯化铵促进了穗花狐尾藻对氮营养的吸收,但抑制了其对磷营养的吸收(图1)。由图1可见,穗花狐尾藻根和茎中全氮含量均表现为SN1和SN2处理显著高于CK处理,叶片中全氮含量以SN1处理显著高于SN2和CK处理,而SN2与CK处理之间无显著差异。与植物中全氮含量相反,穗花狐尾藻根、茎和叶中全磷含量均表现为CK显著高于SN1和SN2处理。植株中全氮和全磷含量与它们分别在根、茎和叶中的趋势一致,其中SN1和SN2处理中植株全氮含量分别为57.98和55.19 mg/g,比CK分别提高了35.17%和28.66%。SN1和SN2处理中植株全磷含量分别为1.63和1.54 mg/g,比CK分别降低了56.13%和58.19%。除叶片中全氮含量外,穗花狐尾藻植株及各器官全氮、全磷含量在SN1和SN2处理之间无显著差异。不同处理穗花狐尾藻全氮和全磷含量在植物各器官中的分布表现不尽一致。CK处理穗花狐尾藻全氮含量表现为:叶>茎>根,并且以叶片中全氮含量显著高于根和茎,全氮含量在根和茎之间无显著差异;SN2处理穗花狐尾藻全氮含量表现为:根>茎>叶,与CK处理的趋势恰好相反;SN1处理穗花狐尾藻全氮含量则表现为:根>叶>茎。不同处理穗花狐尾藻全磷含量均表现为:叶>根>茎,并且CK处理叶片中全磷含量显著高于根和茎,而SN1和SN2处理中穗花狐尾藻不同器官的全磷含量差异较小。

表1 沉积物不同外源 NH_4^+ 含量对穗花狐尾藻根系形态特征的影响

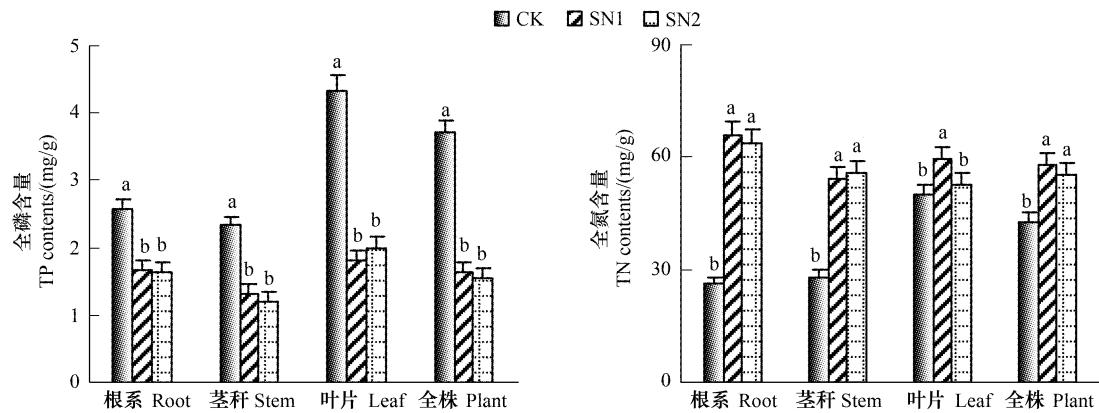
Table 1 Root characteristics of *Myriophyllum spicatum* as affected by sediment adding ammonium chloride

根系形态指标参数 Root parameters	n	CK	SN1	SN2
单株主根数量 Taproot number per plant	6	14.33 ± 4.50a	14.67 ± 4.03a	8.17 ± 2.40b
主根直径 Taproot diameter/mm	50	0.432 ± 0.027c	0.469 ± 0.029b	0.518 ± 0.032a
单株主根总长 Total taproot length per plant/cm	6	171.67 ± 13.61a	95.34 ± 5.98b	31.64 ± 1.01c
主根/侧根 Taproot/lateral root ratios	6	1.50 ± 0.19c	2.57 ± 0.43b	4.39 ± 0.55a

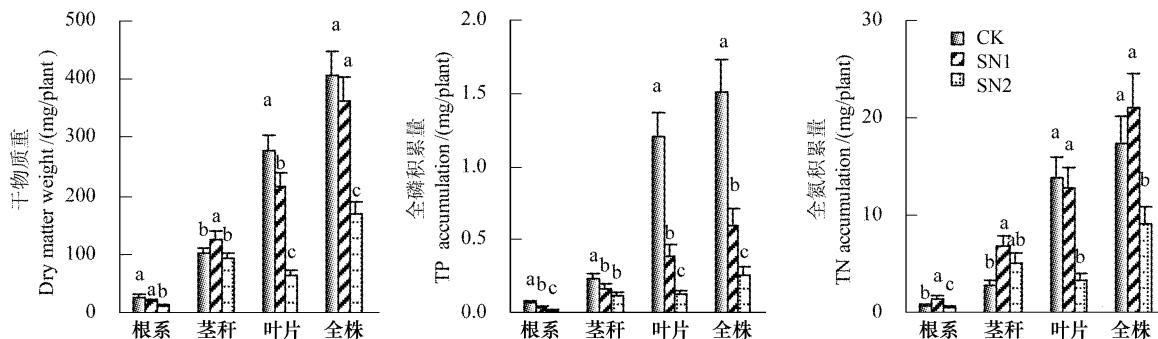
CK,SN1和SN2分别代表添加0%,0.24%和0.48%氯化铵的沉积物;相同字母代表处理间差异不显著;多重比较采用Duncan测验,0.05差异显著水平;平均值±标准偏差,下同

2.3 沉积物不同外源 NH_4^+ 含量对穗花狐尾藻营养物质积累和资源分配的影响

沉积物添加氯化铵对穗花狐尾藻干物质生产和植物全氮与全磷积累量影响较大(图2)。由图2可见,随

图1 沉积物不同外源 NH_4^+ 含量对穗花狐尾藻全氮和全磷含量的影响Fig. 1 Effects of sediment adding ammonium chloride on total nitrogen and total phosphorus contents of *Myriophyllum spicatum*

着沉积物外源 NH_4^+ 含量增加, 穗花狐尾藻植株干重显著下降。与 CK 相比, SN1 和 SN2 植株干重分别降低了 10.43% 和 58.56%。不同处理穗花狐尾藻植株全氮积累量表现为: SN1 > CK > SN2, 以 SN1 和 CK 显著高于 SN2; 而植株全磷积累量则表现为: CK > SN1 > SN2, 不同处理间差异显著。植物各器官干重及其全氮和全磷积累量因处理不同而异。其中 SN1 和 CK 处理植株干重、全氮、全磷积累量均表现为: 叶 > 茎 > 根; 而 SN2 处理则表现为: 茎 > 叶 > 根。

图2 沉积物不同外源 NH_4^+ 含量对穗花狐尾藻干物质及全氮和全磷积累量的影响Fig. 2 Effects of sediment adding ammonium chloride on dry matter weight, total nitrogen and total phosphorus accumulation of *Myriophyllum spicatum*

穗花狐尾藻根、茎和叶生物量分配率因沉积物外源 NH_4^+ 含量不同表现各异(表2)。其中 CK 和 SN1 处理中穗花狐尾藻生物量分配率均表现为: 叶 > 茎 > 根; 而 SN2 处理中穗花狐尾藻生物量分配率则表现为: 茎 > 叶 > 根。随着沉积物外源 NH_4^+ 含量的增加, 穗花狐尾藻生物量在茎中的分配率(25.05%—55.01%)显著提高, 而在叶中的分配率(38.34%—68.31%)则显著降低, 在根系中的分配率(5.895%—6.66%)处理之间无显著差异。穗花狐尾藻全氮和全磷在根、茎和叶中的分配规律与生物量分配规律相近, 但因沉积物外源 NH_4^+ 含量不同略有差异(表2)。CK 和 SN1 处理中穗花狐尾藻全氮分配率均表现为: 叶 > 茎 > 根; 而 SN2 处理中穗花狐尾藻全氮分配率则表现为: 茎 > 叶 > 根。其中, 根和茎中全氮分配率(4.06%—7.69% 与 16.42%—55.67%)均以 SN1 和 SN2 处理显著高于 CK 处理, 而叶中全氮分配率(36.62%—79.53%)则为 SN1 和 SN2 处理显著低于 CK 处理。SN1、SN2 和 CK 处理中穗花狐尾藻全磷分配率均表现为: 叶 > 茎 > 根; 其中, 根和茎中全磷分配率(4.58%—7.06% 与 15.69%—43.23%)均以 SN1 和 SN2 处理显著高于 CK 处理, 而叶中全磷分配率(49.71%—79.74%)则为 SN1 和 SN2 处理显著低于 CK 处理。

表 2 沉积物不同外源 NH_4^+ 含量对穗花狐尾藻资源分配的影响Table 2 Effects of sediment adding ammonium chloride on resources allocation ratios of *Myriophyllum spicatum*

指标 Index	处理 Treatment	根重比 RWR/%	茎重比 SWR/%	叶重比 LWR/%
生物量 Biomass	CK	6.64 ± 0.36 a	25.05 ± 0.05 c	68.31 ± 0.41 a
	SN1	5.89 ± 0.21 a	34.80 ± 0.21 b	59.31 ± 0.00 b
	SN2	6.66 ± 0.90 a	55.01 ± 0.63 a	38.34 ± 0.26 c
全氮 TN	CK	4.06 ± 0.23 b	16.42 ± 0.11 c	79.53 ± 0.46 a
	SN1	6.68 ± 0.24 a	32.64 ± 0.19 b	60.68 ± 0.02 b
	SN2	7.69 ± 1.00 a	55.67 ± 0.65 a	36.62 ± 0.28 c
全磷 TP	CK	4.58 ± 0.27 b	15.69 ± 0.13 c	79.74 ± 0.52 a
	SN1	6.04 ± 0.20 a	28.10 ± 0.11 b	65.86 ± 0.28 b
	SN2	7.06 ± 0.93 a	43.23 ± 0.08 a	49.71 ± 0.80 c

根重比 RWR: 根干重/总干重 Root dry matter/Total plant dry matter ratio; 茎重比 SWR: 茎干重/总干重 Stem dry matter/Total plant dry matter ratio; 叶重比 LWR: 叶干重/总干重 Leaf dry matter/Total plant dry matter ratio; 根氮比 RNR: 根总氮/植株总氮 Total root nitrogen/Total plant nitrogen; 茎总氮/植株总氮 Total stem nitrogen/Total plant nitrogen; 叶总氮/植株总氮 Total leaf nitrogen/Total plant nitrogen; 根总磷/植株总磷 Total root phosphorus/Total plant phosphorus; 茎总磷/植株总磷 Total stem phosphorus/Total plant phosphorus; 叶总磷/植株总磷 Total leaf phosphorus/Total plant phosphorus

3 讨论

很多研究表明,当植物生长在以过量的 NH_4^+ 为 N 源的环境中会导致毒性反应^[16-19,23]。本研究中,穗花狐尾藻培养在较高的 NH_4^+ (SN1) 环境中,其叶片生物量比 CK 处理显著下降,但茎生物量则比 CK 处理显著提高,根系生物量尽管低于 CK 处理,但二者差异不显著。当狐尾藻培养在更高的 NH_4^+ (SN2) 环境中,穗花狐尾藻根和叶生物量均比 CK 处理中显著下降,而茎生物量则与 CK 处理中无显著差异。表明高 NH_4^+ 环境在短期内显著抑制了穗花狐尾藻各器官的生长发育,尤其抑制了根系和叶片的生长,而对茎生长的抑制相对较小,甚至在一定浓度 NH_4^+ 环境下会促进干物质在茎中积累。 NH_4^+ 对植物生长的抑制作用因植物种类、环境中 NH_4^+ 浓度以及其他环境条件不同表现不尽一致。对 NH_4^+ 比较敏感的植物,在环境中 NH_4^+ 含量超过 0.1—0.5 mmol/L 时,叶片表现枯黄,生长受到抑制^[16]。浮游蕨类植物 (*Azolla filiculoides*) 生长在 NH_4^+ 浓度高于 0.1 mmol/L 的污水中,生长速率显著下降,当生长在更高的 NH_4^+ 浓度的 (>1 mmol/L) 污水中,根系严重受损^[38]。然而浮萍 (*Wolffia arrhiza*) 则能够耐受更高的 NH_4^+ 浓度 (4 mmol/L)^[39]。槐叶萍在水体中 NH_4^+ 浓度超过 5 mmol/L 时,根系和叶片生长显著受到抑制,而当 NH_4^+ 浓度超过 15 mmol/L 时,植物老叶片开始死亡^[15]。

植物“铵毒”特征通常还表现为根系形态和根冠比的变化。Jampeetong 和 Brix 的研究^[15]表明,槐叶萍生长在高于 10 mmol/L 的 NH_4^+ 含量环境中其根长显著下降,而当 NH_4^+ 含量超过 15 mmol/L 时,根系数量显著下降。Cao 等^[12]研究表明,菹草生长在高 NH_4^+ 环境中根冠比率比生长在低 NH_4^+ 环境中显著下降。本研究中也得到了类似的结果。与 CK 相比,沉积物高 NH_4^+ 含量处理 SN2 狐尾藻单株主根数量降低了 42.99%; SN1 和 SN2 处理狐尾藻单株主根总长分别比 CK 处理降低了 44.46% 和 81.57%。表明高 NH_4^+ 底质条件对狐尾藻产生了毒害作用,抑制了根系的生长。本研究中 SN2 和 CK 处理根重比均高于 SN1 处理,但处理之间未见显著差异。这可能与沉水植物生长的环境有关。大多数植物主要通过根系吸收矿质营养,只有沉水植物生长的环境可以同时通过根系和叶片从沉积物和上覆水中获取大量的营养^[4]。沉积物添加氯化铵后,显著增加了沉积物与间隙水、间隙水与上覆水之间的 NH_4^+ 浓度梯度,很可能导致大量 NH_4^+ 向上覆水迁移。穗花狐尾藻生长在高 NH_4^+ 底质和上覆水环境中,根系和叶片同时受到铵的毒害作用,致使其地上和地下生物量均显著降低(图 2)。除此之外,主根/侧根比变化也是植物“铵毒”的另一重要体现。本研究随着沉积物 NH_4^+

含量增加,穗花狐尾藻侧根/主根比值显著减小(表1)。前人研究也得到了类似的结论^[40]。

植物生长在高 NH_4^+ 环境中还会影响矿质营养的吸收。有报道显示,植物以 NH_4^+ 为主要 N 源时,植物组织中矿质离子(如 K^+ 、 Ca^{2+} 、 Mg^{2+} 等)含量显著下降,表明高 NH_4^+ 环境抑制了植物对阳离子的吸收,尤其是 K 离子^[16,41-42]。本研究中,沉积物添加氯化铵处理(SN1 和 SN2)中穗花狐尾藻全磷含量均比 CK 处理中显著下降(图1)。类似的结论在前人研究中也有体现。Rayar and Hai 研究发现,大豆在高 NH_4^+ 环境中对 P 的吸收受到抑制^[27]。Arunothai Jampeetong 和 Hans Brix 研究^[15]也显示,水生植物槐叶萍生长在高 NH_4^+ 环境中植物体内 P 含量较低。但也有研究显示,随着环境中 NH_4^+ 浓度的增加,植物体内 P 和 S 等阴离子含量明显增加^[16]。Smith 和 Jackson^[26]发现 NH_4^+ 促进了玉米对 P 的吸收,这可能与 NH_4^+ 能够刺激植物对阴离子的吸收有关。植物“铵毒”对 P 吸收的影响可能与植物种类及其对 NH_4^+ 的耐受程度有关,也可能受环境条件的影响,其原因和机理还有待进一步研究。沉积物添加氯化铵处理(SN1 和 SN2)穗花狐尾藻根、茎和叶中全氮含量均显著高于 CK 处理(图1),这可能与植物对氮营养的奢侈吸收有关^[43]。

在高 NH_4^+ 环境中,穗花狐尾藻生物量、氮和磷在叶中分配率显著下降,相反在根和茎中分配率显著增加(表2)。表明穗花狐尾藻叶片对水体高 NH_4^+ 浓度反应更为敏感,而根和茎对环境中高 NH_4^+ 浓度的耐受性很可能高于叶片。其原因是:通常情况下沉积物和间隙水中 NH_4^+ 浓度要远高于上覆水,水生植物的根系很可能比叶更能忍受环境中高 NH_4^+ 的胁迫^[22]。

References:

- [1] Scheffer M, Hosper S H, Meijer M L, Moss B, Jeppesen E. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*. 1993, 8(8): 275-279.
- [2] Moss B, McGowan S, Carvalho L. Determinations of phytoplankton crops by top-down and bottom-up mechanisms in a group of English lakes, the West Midland meres. *Limnology and Oceanography*, 1994, 39(5): 1020-1029.
- [3] Flindt M R, Pardal M A, Lillebo A I, Martins I, Marques J C. Nutrient cycling and plant dynamics in estuaries: a brief review. *Acta Oecologica*, 1999, 20(4): 237-248.
- [4] Cronin G, Lewis W M, Schiehser M A. Influence of freshwater macrophytes on the littoral ecosystem structure and function of a young Colorado reservoir. *Aquatic Botany*, 2006, 85(1): 37-43.
- [5] Xian Q M, Chen H D, Zou H X, Yin D Q. Allelopathic activity of volatile substance from submerged macrophytes on *Microcystis aeruginosa*. *Acta Ecologica Sinica*, 2006, 26(11): 3549-3554.
- [6] Hu H Y, Hong Y. Algal-bloom control by allelopathy of aquatic macrophytes: A review. *Frontiers of Environmental Science & Engineering in China*, 2008, 2(4): 421-438.
- [7] Brönmark C, Weisner S E B. Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: an alternative mechanism. *Hydrobiologia*, 1992, 243-244(1): 293-301.
- [8] Körner S. Loss of submerged macrophytes in shallow lake in north-eastern Germany. *International Review of Hydrobiology*, 2002, 87 (4): 375-384.
- [9] Middleboe A L, Markager S. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 2003, 37 (3): 553-568.
- [10] Wang B, Li W. Physiological reactions of *Potamogeton malaisanus* to different N and P concentrations in the growth medium. *Acta Ecologica Sinica*, 2002, 22(10): 1616-1621.
- [11] Arts G H P. Deterioration of Atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalinisation. *Aquatic Botany*, 2002, 73(4): 373-393.
- [12] Cao T, Xie P, Ni L Y, Zhang M, Xu J. Carbon and nitrogen metabolism of an eutrophication tolerative macrophyte, *Potamogeton crispus*, under NH_4^+ stress and low light availability. *Environmental and Experimental Botany*, 2009, 66(1): 74-78.
- [13] Nimptsch J, Pflugmacher S. Ammonia triggers the promotion of oxidative stress in the aquatic macrophyte *Myriophyllum mattogrossense*. *Chemosphere*, 2007, 66(4): 708-714.
- [14] Wang M Y, Siddiqi M Y, Ruth T J, Glass A D M. Ammonium uptake by rice roots (II. Kinetics of $^{13}\text{NH}_4^+$ influx across the plasmalemma). *Plant Physiology*, 1993, 103(4): 1259-1267.

- [15] Jampeetong A, Brix H. Nitrogen nutrition of *Salvinia natans*: Effects of inorganic nitrogen form on growth, morphology, nitrate reductase activity and uptake kinetics of ammonium and nitrate. *Aquatic Botany*, 2009, 90(1): 67-73.
- [16] Britto D T, Kronzucker H J. NH₄⁺ toxicity in higher plants: a critical review. *Journal of Plant Physiology*, 2002, 159(6): 567-584.
- [17] Kronzucker H J, Britto D T, Davenport R J, Tester M. Ammonium toxicity and the real cost of transport. *Trends in Plant Science*, 2001, 6(8): 335-337.
- [18] Mehrer I, Mohr H. Ammonium toxicity: description of the syndrome in *Synapis alba* and the search for its causation. *Physiologia Plantarum*, 2006, 77(4): 545-554.
- [19] Yan C Z, Zeng A Y, Jin X C, Zhao J Z, Xu Q J, Wang X M. Physiological effects of ammonia-nitrogen concentrations on *Hydrilla verticillata*. *Acta Ecologica Sinica*, 2007, 27(3): 1050-1055.
- [20] Schenck M, Wehrmann J. The influence of ammonium in nutrient solution on growth and metabolism of cucumber plants. *Plant and Soil*, 1979, 52(3): 403-414.
- [21] Peckol P, Rivers J S. Physiological responses of the opportunistic macroalgae *Cladophora vagabunda* (L.) van den Hoek and *Gracilaria tikvahiae* (MacLachlan) to environmental disturbances associated with eutrophication. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1995, 190(1): 1-16.
- [22] Van Katwijk M M, Vergeer L H T, Schmidtz G H W, Roelofs G M. Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, 157: 159-173.
- [23] Jampeetong A, Brix H. Effects of NH₄⁺ concentration on growth, morphology and NH₄⁺ uptake kinetics of *Salvinia natans*. *Ecological Engineering*, 2009, 35(5): 695-702.
- [24] Rayar A J, Hai T V. Effect of ammonium on uptake of phosphorus, potassium, calcium and magnesium by intact soybean plants. *Plant and Soil*, 1977, 48 (1): 81-87.
- [25] Tylová E, Steinbachová L, Votrubaová O, Lorenzen B, Brix H. Different sensitivity of *Phragmites australis* and *Glyceria maxima* to high availability of ammonium-N. *Aquatic Botany*, 2008, 88(2): 93-98.
- [26] Smith W F, Jackson W A. Nitrogen enhancement of phosphate transport in root of *Zea mays* L. *Plant Physiology*, 1987, 84: 1314-1318.
- [27] Rayar A J, Hai T. Effect of ammonium on uptake of phosphorus, potassium, calcium and magnesium by intact soybean plants. *Plant and Soil*, 1977, 48(1): 81-87.
- [28] Jin X C, Guo J X, Xu Q J, Hu X W, Zhang R J. Effects of different concentrations of NH₄⁺ on antioxidant system of *Hydrilla verticillata* and *Myriophyllum spicatum*. *Ecology and Environment*, 2008, 17(1): 1-5.
- [29] Wang P F, Wang C, Wang X R, Hu J, Zhang S H. The effect of hydrodynamics on nitrogen accumulation and physiological characteristics of *Vallisneria spiralis* L in eutrophicated water. *African Journal of Biotechnology*, 2008, 7 (14): 2424-2433.
- [30] Wang C, Zhang S H, Wang P F, Hu J, Li W, Zhang W J. Metabolic adaptations to ammonia-induced oxidative stress in leaves of the submerged macrophyte *Vallisneria natans* (Lour.) Hara. *Aquatic Toxicology*, 2008, 87(2): 88-98.
- [31] DePinto J V, Lick W, Pawl J F. Transport and transformation of contaminants near the sediment-water interface. New York: Lewis Publisher, 1994, 310.
- [32] Fan C X, Zhang L, Qin B Q, Hu W P, Gao G, Wang J J. Migration mechanism of biogellic elements and their quantification on the sediment-water interface of Lake Taihu: I. Spatial variation of the ammonium release rates and its source and sink fluxes. *Journal of Lake Sciences*, 2004, 16(1): 10-20.
- [33] Sarıyıldız T. Litter decomposition of *Picea orientalis*, *Pinus sylvestris* and *Castanea sativa* trees grown in Artvin in relation to their initial litter quality variables. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2003, 27: 237-243.
- [34] Corstanje R, Reddy K R, Portier K M. *Typha latifolia* and *Cladium jamaicense* litter decay in response to exogenous nutrient enrichment. *Aquatic Botany*, 2006, 84(1): 70-78.
- [35] Fan G L, Li W. Response of nutrient accumulation characteristics and nutrient strategy of *Myriophyllum spicatum* L. under different eutrophication conditions. *Journal of Wuhan Botanical Research*, 2005, 23(3): 267-271.
- [36] Xie Y H, An S N, Yao X, Xiao K Y, Zhang C. Short-time response in root morphology of *Vallisneria natans* to sediment type and water-column nutrient. *Aquatic Botany*, 2005, 81: 85-96.
- [37] Shi R H. Agricultural and Chemical Analysis for Soil. Beijing: Chinese Agriculture Press, 1994: 212-218.
- [38] Kitoh S, Shiomi N, Uheda E. The growth and nitrogen fixation of *Azolla filiculoides* Lam. in polluted water. *Aquatic Botany*, 1993, 46(2): 129-139.
- [39] Monselise E B, Kost D. Different ammonium-ion uptake, metabolism and detoxification efficiencies in two *Lemnaceae*. *Planta*, 1993, 189(2): 167-173.

- [40] Boxman A W, Krabbendam H, Bellemakers M J, Roelofs J G. Effects of ammonium and aluminum on the development and nutrition of *Pinus nigra* in hydroculture. *Environmental Pollution*, 1991, 73(2): 119-136.
- [41] Smolders A J P, den Hartog C, van Gestel C B L, Roelofs J G M. The effects of ammonium on growth, accumulation of free amino acids and nutritional status of young phosphorus deficient *Stratiotes aloides* plants. *Aquatic Botany*, 1996, 53(1/2): 85-96.
- [42] Engels C and Marschner H. Influence of the form of nitrogen supply on root uptake and translocation of cations in the xylem exudate of maize (*Zea mays* L.). *Journal of Experimental Botany*, 1993, 44(1): 1695-1701.
- [43] Sastroutomo S S, Ikusim I and Numata M. Ecological studies of water hyacinth (*Eichhornia crassipes* Mart. Solms) with special emphasis on their growth. *Japanese Journal of Ecology*, 1978, 28: 191-197.

参考文献:

- [5] 鲜啟鸣, 陈海东, 邹惠仙, 尹大强. 沉水植物中挥发性物质对铜绿微囊藻的化感作用. 生态学报, 2006, 26(11):3549-3554.
- [10] 王斌, 李伟. 不同N、P浓度条件下竹叶眼子菜的生理反应. 生态学报, 2002, 22(10): 1616-1621.
- [19] 颜昌宙, 曾阿妍, 金相灿, 赵景柱, 许秋瑾, 王兴民. 不同浓度氨氮对轮叶黑藻的生理影响. 生态学报, 2007, 27(3): 1050-1055.
- [28] 金相灿, 郭俊秀, 许秋瑾, 崔学文, 张瑞玖. 不同质量浓度氨氮对轮叶黑藻和穗花狐尾藻抗氧化酶系统的影响. 生态环境, 2008, 17(1): 1-5.
- [32] 范成新, 张路, 秦伯强, 胡维平, 高光, 王建军. 太湖沉积物-水界面生源要素迁移机制及定量化——1. 铵态氮释放速率的空间差异及源-汇通量. 湖泊科学, 2004, 16(1):10-20.
- [35] 范国兰, 李伟. 穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum* L.) 在不同程度富营养化水体中的营养积累特点及营养分配对策. 武汉植物学研究, 2005, 23(3): 267-271.
- [37] 史瑞和. 土壤农化分析. 北京:中国农业出版社, 1994:212-218.