

DOI: 10.20103/j.stxb.202401180154

罗东, 李赠, 赵苗苗, 胡骞, 周锐, 戎俊, 黎磊. 光照和营养对亚热带浅水湖泊初级生产者的复合影响——基于微宇宙实验研究. 生态学报, 2024, 44(23): 10639-10649.

Luo D, Li Z, Zhao M M, Hu Q, Zhou R, Rong J, Li L. Combined effects of light and nutrient supply on primary producers in subtropical shallow lakes: a microcosm study. Acta Ecologica Sinica, 2024, 44(23): 10639-10649.

光照和营养对亚热带浅水湖泊初级生产者的复合影响 ——基于微宇宙实验研究

罗 东¹, 李 赠¹, 赵苗苗¹, 胡 骞³, 周 锐¹, 戎 俊^{1,2}, 黎 磊^{1,2,*}

1 南昌大学鄱阳湖环境与资源利用教育部重点实验室, 南昌大学生命科学学院, 南昌 330031

2 江西鄱阳湖湿地保护与恢复国家长期科研基地, 江西鄱阳湖湿地生态系统国家定位观测研究站, 南昌 330031

3 中国科学院庐山植物园, 九江 332900

摘要: 沉水植物、附着藻类和浮游植物作为浅水湖泊中的主要初级生产者, 其竞争相互作用受到氮磷营养浓度升高和弱光胁迫的共同影响。探究营养盐和光照变化如何单独/共同影响这三种初级生产者及它们之间的相互作用关系, 对于进一步理解全球气候变化背景下湖泊稳态的维持机制具有重要意义。选取长江流域冬春季的优势种菹草 (*Potamogeton crispus*) 为植物材料, 通过室内微宇宙模拟实验, 设置不同营养 (低营养: 总氮 0.8mg/L, 总磷 0.03mg/L, 中营养: 总氮 1.8mg/L, 总磷 0.14mg/L) 和遮荫处理 (30%、60% 和 100% 入射光强度), 研究光照和营养水平对不同水体初级生产者的影响差异。结果表明: 实验设置的营养范围内, 营养增加促进菹草、附着藻类和浮游植物的生长, 但是氮磷营养盐对附着藻类和浮游植物的促进作用远远大于对沉水植物的促进作用。遮荫增加显著抑制菹草的生长, 但只有在中营养条件下, 光照对生长的影响才明显, 低营养条件下, 光照对生长的影响不明显。相较于光强变化, 浮游植物和附着藻类对水体营养的响应更为敏感, 营养盐浓度不同造成的生物量差异远远大于光强不同造成的差异, 表明实验过程中浮游植物和附着藻类的生长主要受营养盐的限制。因此, 随着富营养化趋势加剧, 由于弱光条件下菹草生长不佳, 对藻类的抑制作用变弱, 光强减弱和营养增加的联合作用会促进藻类的生长形成遮荫作用, 引发植物种群衰退。水体富营养化过程中可溶性有机质输入增加、风浪增强和生物扰动等因素变化会降低湖泊下层光照强度, 加剧富营养化对沉水植物的影响, 从而对不同季节湖泊生态系统稳态维持产生不利影响。

关键词: 沉水植物; 菹草; 附着藻类; 浮游植物; 营养富集; 光衰减

Combined effects of light and nutrient supply on primary producers in subtropical shallow lakes: a microcosm study

LUO Dong¹, LI Zeng¹, ZHAO Miaomiao¹, HU Qian³, ZHOU Rui¹, RONG Jun^{1,2}, LI Lei^{1,2,*}

1 Key Laboratory of Poyang Lake Environment and Resource Utilization, Ministry of Education, School of Life Sciences, Nanchang University, Nanchang 330031, China

2 Jiangxi Poyang Lake Wetland Conservation and Restoration National Permanent Scientific Research Base, National Ecosystem Research Station of Jiangxi Poyang Lake Wetland, Nanchang University, Nanchang 330031, China

3 Lushan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Jiujiang 332900, China

Abstract: Submerged macrophytes, periphyton and phytoplankton are main primary producers in shallow lakes and their competitive interactions can be affected by increased nitrogen and phosphorus concentrations and low light stress. Exploring how changes in nutrients and light intensity separately/jointly affect these primary producers and their interactions is of great

基金项目: 国家自然科学基金项目 (31960248); 南昌大学江西省财政科技专项“包干制”试点示范项目 (ZBG20230418010)

收稿日期: 2024-01-18; **网络出版日期:** 2024-08-29

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: lilei77@ncu.edu.cn

significance for our further understanding of the maintenance mechanisms of stable states in lakes under the context of global climate change. We selected *Potamogeton crispus*, a dominant species in winter and spring in the Yangtze River basin, as plant material. We conducted an indoor microcosm experiment simulating different conditions of nutrient concentrations (low nutrient: TN 0.8mg/L, TP 0.03mg/L, moderate nutrient: TN 1.8mg/L, TP 0.14mg/L) and shading (30%, 60%, and 100% incident light) to study the effect of light and nutrient supply on different types of aquatic primary producers. The results showed that within the nutrient range that we had set up in the experiment, increased nutrient level promoted the growth of *P. crispus*, periphyton and phytoplankton, but the positive effect of nutrients on periphyton and phytoplankton was much greater than that on submerged macrophytes. An increase in shading significantly inhibited the growth of *P. crispus*, but the effect of light on macrophyte growth was only obvious under moderate nutrient, but not under low nutrient. Phytoplankton and periphyton were more responsive to different water nutrient levels than to changes in light intensities. The difference in phytoplankton and periphyton biomass caused by different nutrient concentrations was much greater than that caused by different light intensities, indicating that nutrient was the main factor that limiting phytoplankton and periphyton growth in the present experiment. These results suggested that as eutrophication intensifies, since *P. crispus* has a poor growth under low light conditions, its inhibitory effect on the algae can be weakened. Consequently, the combined effect of reduced light intensity and increased nutrient concentrations will promote algae growth, which can cause macrophyte decline by shading. In addition, during the process of water eutrophication, environmental changes such as increased inputs of dissolved organic matter, enhanced wind waves and biological disturbances can reduce the light intensity at the lake bottom, which can exacerbate the impact of eutrophication on submerged macrophytes, leading to a negative impact on the maintenance of stable states in lake ecosystems in different seasons.

Key Words: submerged macrophyte; *Potamogeton crispus*; periphyton; phytoplankton; nutrient enrichment; light attenuation

沉水植物是浅水湖泊中的关键功能群,对于维持湖泊清水稳态和生态系统健康至关重要^[1-2]。在全球变化(如富营养化、水产养殖、气候变化等)的影响下,全球 65%以上的区域水生植物正在消亡,其中沉水植物减少的趋势尤其明显,而我国长江中下游浅水湖泊首当其冲^[3-4]。沉水植物对水体环境十分敏感,营养水平和光照被认为是影响沉水植物生长与分布的重要环境因子^[5]。沉水植物衰退和消亡可能导致有害藻类大量繁殖,敏感物种减少,从而影响生态系统结构和功能。附着藻类和浮游植物作为水体常见的初级生产者,对浅水湖泊营养盐循环及沉水植物丰度具有重要的影响^[6-8]。沉水植物、附着藻类和浮游植物三种水体初级生产者均以水体中营养盐和光照为生长资源,因此三种初级生产者以及它们之间的竞争关系受到氮(N)磷(P)营养浓度升高和水下弱光的共同影响。

N 和 P 作为沉水植物生长过程中必不可少的营养元素,很大程度上决定了湖泊生态系统的初级生产力。通常,在一定范围内水体营养增加有利于沉水植物的生长,当水体中营养盐超过一定水平后,会产生胁迫作用,导致沉水植物受到抑制甚至死亡。虽然有研究表明富营养基质对沉水植物的生长有利^[9-10],但是过多的 N、P 营养元素输入会促进水体中浮游植物大量繁殖,导致水体浊度增加,光衰减系数发生变化,从而间接抑制沉水植物丰度和丰富度^[11-13]。N、P 营养元素大量富集也会促进附着藻类的生长,进一步降低沉水植物叶片表面接收到的有效光强^[14-15]。例如,最新研究表明营养负荷增加会改变底栖初级生产者竞争优势,附着藻类与沉水植物生物量呈显著负相关^[16],而高浓度营养条件也可能降低附着藻类生物量^[17]。同时,浮游植物和附着藻类的化感作用和对溶解无机碳的竞争会抑制沉水植物的光合作用^[18]。这些过程最终可能导致沉水植物种群衰退甚至消亡。可见,沉水植物、附着藻类和浮游植物之间存在竞争关系,在不同的湖泊环境条件下的竞争优势不同。

光照是限制沉水植物正常生长发育和物种丰富度的直接因素^[19-20]。全球气候变化导致的温度增加、风

浪增强、洪水频率和强度增加以及人类活动导致的生物扰动(过量和高密度的水产养殖)、富营养化加剧、藻类大量繁殖等都会对水下光环境产生深远影响。水下光照弱化减少了植物用于光合作用的光照。大量研究表明,弱光不利于沉水植物种子萌发、植株生长、无性繁殖和有性繁殖,影响其形态性状、生理性状和物种丰富度^[21—23]。特别是在富营养化水环境中,水下弱光通过干扰沉水植物的光合作用、碳氮代谢水平和氧化应激反应导致沉水植物的胁迫耐受性减弱,进一步抑制其存活和生长^[24]。弱光胁迫不仅抑制沉水植物生长,对浅水湖泊藻类的生长与分布也会产生显著影响。有研究表明,随着水深增加(1.9m 范围内),附着藻类生物量逐渐减少^[25]。Wang 等^[26]研究发现光强减弱显著降低了浮游植物群落多样性。沉水植物生活在底栖生境,容易受到光的限制,而藻类覆盖或缠绕在植物表面(附着藻类),亦或生活在敞水生境(浮游植物),往往在光竞争方面较沉水植物更有优势^[27—28]。以往的研究倾向于单独关注某一种初级生产者(沉水植物、浮游植物或附着藻类)对环境变化(营养增加、光照减弱)的响应。例如,Szabo 等^[29]研究表明 N 输入提高了入侵物种水蕴藻(*Elodea canadensis*)和伊乐藻(*E. nuttallii*)的相对生长速率(RGR),而弱光条件降低了两种植物的 RGR。Neif 等^[30]研究发现,营养物质能够在一定程度上缓解因光照减少对附着藻类生物量所产生的负面影响。还有研究表明营养和光照的交互作用显著改变了浮游植物生物量及群落结构^[31]。然而,光照和营养水平如何共同影响这三种水体中常见的初级生产者以及它们之间的相互作用关系?相关研究比较匮乏。

菹草(*Potamogeton crispus*)是世界性广布种,在我国长江流域十分常见。作为冬春季节沉水植物的优势种,菹草生态幅宽,能在冷季甚至冰下正常生长和越冬^[32]。在水域范围内,沉水植物的适量生长对水质和水生态的提升具有促进作用,由于大多数沉水植物在冬季凋亡,冬春季节菹草的生长能够抑制沉积物的悬浮,提高水体透明度,吸收水体中的营养元素,对于维持冬春季节水生生态系统的清水稳态发挥着重要作用^[33—34]。因此本研究以菹草为植物材料,通过室内微宇宙模拟实验,探究遮荫(30%、60%和 100%入射光强度)与营养水平(低营养与中营养)对沉水植物、附着藻类和浮游植物三种存在竞争关系的初级生产者的单独/复合影响。提出以下假设:(1)中低营养条件下营养盐浓度升高促进藻类和沉水植物的生长,但对藻类生物量的促进作用更大,即藻类主要受到营养盐的限制;(2)遮荫抑制沉水植物和藻类的生长,但对沉水植物的抑制作用更大,即沉水植物主要受到光的限制;(3)光强减弱和营养增加的联合作用更有利于藻类的生长。

1 材料和方法

1.1 植物材料

2021 年 11 月 10 日,从鄱阳湖采集到菹草石芽,用自来水清洗干净后,挑选出 100 棵新鲜石芽,大小尽量保持一致,并放置于装有 20cm 深自来水的塑料箱(长 47cm,宽 35cm,高 30cm),室温条件下进行预培养(10d),直到芽体萌发、幼苗长出。随机挑选 74 棵长势良好且大小一致的菹草幼苗(株高:6.5—7.5cm,干重:(0.26±0.06)g),用水洗净后作为实验材料,其中 54 株用于微宇宙实验,剩下的 20 株分别置于 70℃ 下烘至恒重后测得干重,记录植物初始生物量。

1.2 微宇宙系统设置

微宇宙实验在南昌大学流域生态研究所进行。自然湖泊中菹草通常秋季发芽、冬春季生长,因此实验时段(11 月 20 日—12 月 25 日)处在菹草的自然生长初期,实验期间水温为 17—22℃。本研究采用随机区组设计,设置 2 个营养水平(低营养:TN 0.8mg/L, TP 0.03mg/L, 中营养:TN 1.8mg/L, TP 0.14mg/L)和 3 个遮荫处理(30%、60%和 100%入射光强度),总共 6 个处理每个处理 9 组重复(图 1)。不同营养水平通过添加 KNO₃和 KH₂PO₄实现。中营养水平趋近于湖泊从清水态向浊水态转变的氮磷营养阈值,而低营养水平模拟了长江中下游浅水湖泊清水状态下的营养浓度^[35]。为了模拟 3 个光照水平,将不同密度的遮荫网裁剪成合适大小,沿圆柱形玻璃瓶/微宇宙(直径 15cm,高 35cm)外壁覆盖。本实验在室内开展,为了模拟自然光周期,使用自动光控调节装置 KG316T-Timer(浙江省乐清市东兰电气有限公司)设置昼夜光照时长[t(昼):t(夜)=12h:12h]。依据苏文华等^[36]的测定结果,菹草的光补偿点为 20μmol m⁻² s⁻¹,光饱和点为 500μmol m⁻² s⁻¹。

实验开始前,用 Li-1400 数据记录器和 Li COR UWQ-192SA 探头于正午 12.00—12.30 期间在水面以下 12.5cm 处测定光合有效辐射 (PAR), 3 个遮荫处理下 PAR 值分别为 $(77.1 \pm 1.9) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 、 $(129.7 \pm 4.5) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ 和 $(235.8 \pm 8.8) \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 均超过菹草的光补偿点而未至光饱和点。

实验用土取自鄱阳湖国家级自然保护区常湖池, 风干后过筛以清除泥土中的螺类及水生植物烂根。将随机挑选的 54 棵菹草幼苗随机种在 54 个塑料花盆 (顶部直径 10cm, 底部直径 6.9cm, 深 9cm) 内, 每个花盆覆土 7.5cm (TN: $(0.72 \pm 0.1) \text{mg/g}$, TP: $(0.22 \pm 0.1) \text{mg/g}$, 有机质: $(6.02 \pm 0.06) \text{mg/g}$)。为了对附着藻类进行定量分析, 在每个花盆的统一位置竖直插入一个聚丙烯薄片 (长 22cm, 宽 3cm, 厚 1mm) 作为附着载体。然后将栽培盆分别置于 54 个添加了营养液的微宇宙内, 所有微宇宙内水深均保持在相同高度 (32cm)。实验期间定期补充营养液以维持设定的水深。

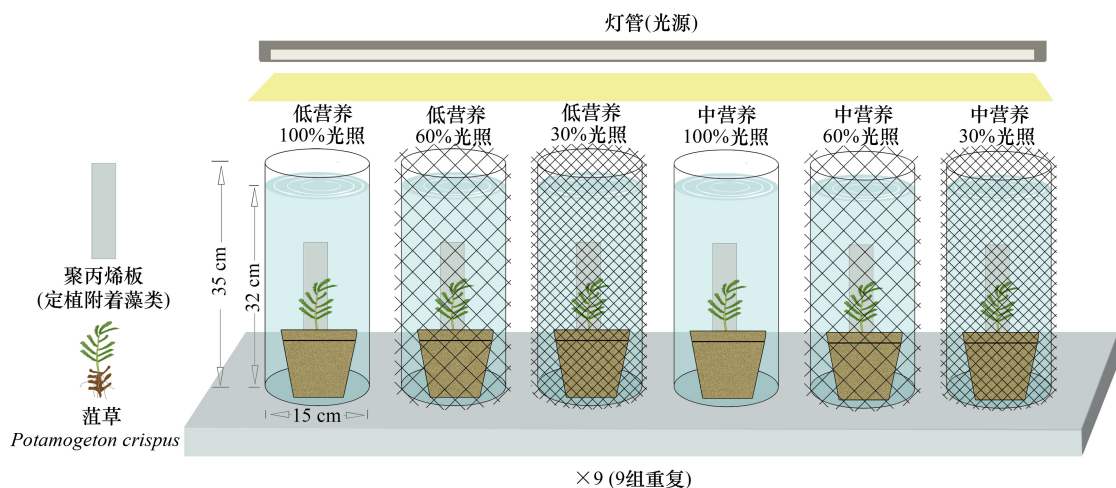


图 1 实验设计图

Fig.1 Schematic diagram of the experimental design

以菹草为植物材料, 探究遮荫 (30%、60% 和 100% 入射光强度) 和营养水平 (低营养和中营养) 对三类存在竞争关系的初级生产者的影响。

采用随机区组设计, 总共 6 个处理, 每个处理 9 组重复

1.3 样品收集和测定

实验结束时, 使用美国 HACH 便携式多参数水质分析仪测定每个微宇宙内水体溶解氧 (DO)、电导率 (EC)、pH 等物理指标。并从每个微宇宙取 250ml 水样, 用于分析 TN、TP 浓度和浮游植物 Chl a 含量 ($\mu\text{g/L}$)。分别采用紫外分光光度法和钼酸铵分光光度法测定 TN 和 TP 浓度, 采用热乙醇法测定 Chl a 含量^[37]。小心地取出聚丙烯基质板, 剪取土面以上未被泥土污染的部分 (14cm), 用 400mL 蒸馏水并使用软毛刷将基质板粗糙一面上生长的附着藻类冲洗下来, 得到 400mL 藻类混合液, 平均分成 2 份, 置于 2 个烧杯中。将这 2 份藻类混合液经 Whatman GF/F 滤膜过滤后, 一份用乙醇提取并用分光光度法测定 Chl a 含量 ($\mu\text{g/cm}^2$); 另一份用于测定无灰干重 (AFDW, $\mu\text{g/cm}^2$), 使用不含灰分的 Whatman GF/F 滤膜进行抽滤, 在 60°C 下干燥 24h 后称重, 最后将烘干的滤膜置于 450°C 马弗炉下焙烧 4h, 再次称重。计算公式为: $\text{AFDW} (\mu\text{g/cm}^2) = (DW_1 - DW_2) / S$, 其中 DW_1 为烘干后滤膜重, DW_2 为焙烧后滤膜重, S 为聚丙烯板 1/2 面积。以 Chl a 和 AFDW 代表附着藻类生物量。

采集所有植株, 将植物连土一起放入筛子内, 用水清洗干净, 并用软毛刷将植株茎叶表面的附着生物和杂质清洗干净。测定每个植株的株高、分枝数、总分枝长、比叶面积、叶片 Chl a 含量。将植株分成地上 (叶、茎) 和地下部分 (根、石芽) 于 70°C 下烘至恒重后称重, 记录地上生物量和地下生物量, 求和得到每个植株的总生物量。计算相对生长速率 (RGR), 计算公式: $\text{RGR} = (\ln W_2 - \ln W_1) / \Delta t$, 其中, W_1 为植株初始干重, W_2 为实验结束后植株总干重, Δt 为实验天数。为了测定植物的 C、N、P 含量, 将植物地上部分样品烘干后研磨成粉末, 考

考虑到分析测试时每个植物样品量可能不足,将 9 株重复每 3 株进行合并,因此每个实验处理最终有 3 个 C、N、P 样品。分别使用凯氏定氮法和酸溶—钼锑抗比色法测定植物的 N、P 含量,用重铬酸钾氧化—外加热法测定植物的 C 含量^[38]。

1.4 数据分析

采用双因素方差分析(Two-way ANOVA)探究光照(遮荫)和营养水平对水体理化指标(DO、EC、pH)及初级生产者(菹草生长和生理参数、浮游植物 Chl a、附着藻类 Chl a 和 AFDW)的影响。统计分析前,对所有数据进行正态性和方差齐性检验;若不满足,则将数据进行对数转化再进行分析。采用 Duncan 多重比较检验各指标在不同处理下的差异显著性($P < 0.05$)。然而,转化后水体 TN、TP 数据仍不符合正态分布,因此采用 Scheier-Ray-Hare 非参数检验和 Kruskal-Wallis 检验进行多重比较($P < 0.05$)。使用 IBM SPSS Statistics 26 (SPSS, Chicago, Illinois, US)进行数据分析,使用 Origin 2022(OriginLab Corp, Massachusetts, US)作图。

2 结果与分析

2.1 水体营养和遮荫对水体理化性质的影响

遮荫对水体的 TN 和 TP 浓度没有显著影响,而营养处理对水体物理指标(DO、EC、pH)均有显著影响(表 1, $P < 0.05$)。在中低营养条件下,营养浓度的增加显著增加了 DO、EC 和 pH 值(图 2)。遮荫对 DO、EC 没有显著影响,但显著降低了水体 pH 值(表 1, 图 2)。此外,营养增加和遮荫的交互作用对 TN 有显著影响(表 1, $P < 0.05$)。

表 1 营养增加和遮荫对水体理化指标影响的双因素方差分析结果

Table 1 Two-way ANOVA results for effects of nutrient enrichment and shading on water physicochemical properties

水体理化指标 Water physicochemical properties	营养 Nutrient $df = 1$	遮荫 Shading $df = 2$	营养×遮荫 Nutrient×Shading $df = 2$
	F	F	F
溶解氧 Dissolved oxygen	12.191 **	2.366 ^{ns}	2.796 ^{ns}
电导率 Electrical conductivity	48.330 ***	2.214 ^{ns}	3.123 ^{ns}
pH	55.014 ^{ns}	3.803 *	0.930 ^{ns}

ns 代表 $P > 0.05$; * 代表 $P \leq 0.05$; ** 代表 $P < 0.01$; *** 代表 $P < 0.001$;由于 TN、TP 数据不服从正态分布,采用 Scheier-Ray-Hare 非参数检验和 Kruskal-Wallis 检验进行多重比较,结果见图 2

2.2 水体营养对沉水植物、附着藻类和浮游植物生长的影响

中低营养条件下,营养增加显著增加了菹草的地上生物量,而对总生物量和地下生物量没有影响(表 2, 图 3)。从植物的生长形态来看,营养处理对菹草的株高和总分枝长有显著影响(表 2, $P < 0.05$)。中营养处理组下生长的植株株高((50.2 ± 11.7) cm)显著高于低营养处理组下生长的植株((35.4 ± 7.4) cm)。营养增加使菹草株高增加了 41%,总分枝长增加了 20%(图 4)。然而,营养处理对菹草的其他功能性状(分枝数、比叶面积、叶片 Chl a、RGR)及化学计量特征都没有显著影响(表 2, $P > 0.05$)。此外,营养增加还显著促进了附着藻类和浮游植物生长(表 2, 图 3)。

2.3 遮荫对沉水植物、附着藻类和浮游植物生长的影响

遮荫增加显著减少了菹草地上生物量、总生物量和地下生物量(表 2, 图 3)。随着光照强度减弱,菹草的功能形状(株高、分枝数、比叶面积、叶片 Chl a、RGR)均受到显著影响(表 2, $P < 0.05$)。遮荫显著减少了菹草的分枝数和 RGR(图 4),但增加了其株高、比叶面积和叶片 Chl a 含量(图 4)。此外,遮荫对沉水植物化学计量特征(TN、TP、C/N、C/P)有显著影响,而对植物的 N/P 没有显著影响(表 2)。TN、TP 含量随着光强的减弱而增加(图 5),而 C/N、C/P 随着光强减弱而减小(图)。此外,遮荫还显著增加了附着藻类和浮游植物 Chl a 含量(图 3)。

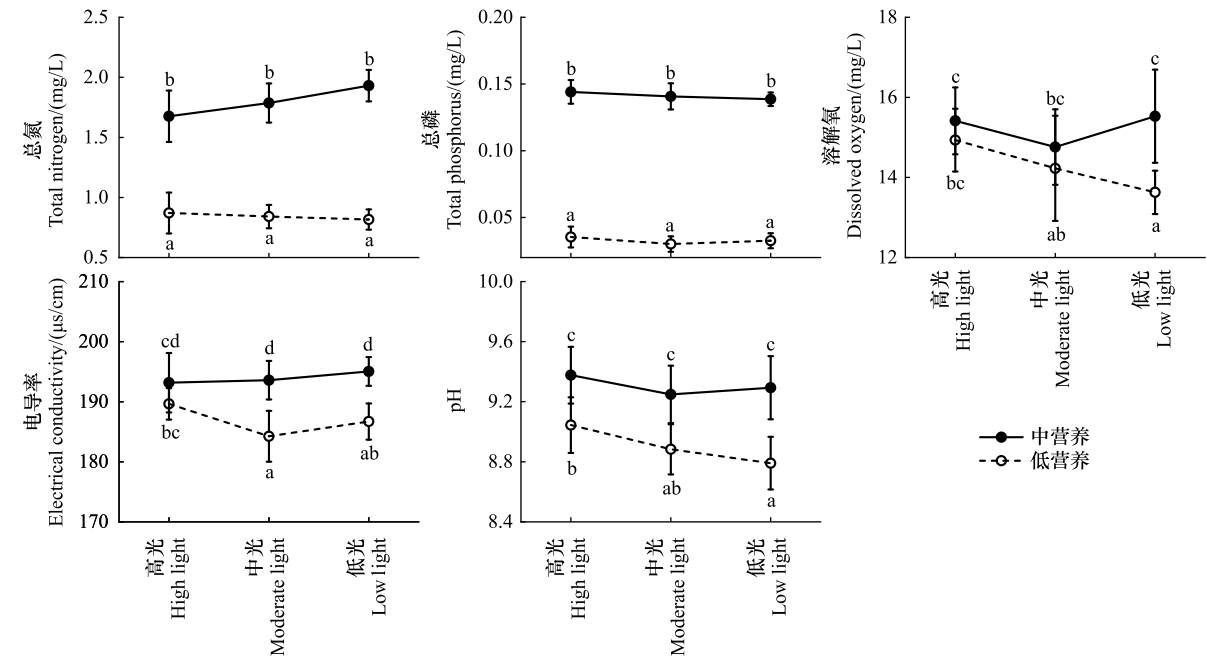


图 2 营养增加和遮荫对水体理化指标的影响

Fig.2 Effects of nutrient enrichment and shading on water physicochemical properties
不同的小写字母表示处理间有显著差异 $P<0.05$

表 2 营养增加和遮荫对初级生产者生长参数影响的双因素方差分析结果

Table 2 Two-way ANOVA results for effects of nutrient enrichment and shading on growth parameters of primary producers

因变量 Dependent variable	营养 Nutrient $df=1$	遮荫 Shading $df=2$	营养×遮荫 Nutrient×Shading $df=2$
	F	F	F
菹草 <i>P. crispus</i>			
地上生物量 Aboveground biomass	11.716 **	6.185 **	1.957 ^{ns}
地下生物量 Belowground biomass	2.578 ^{ns}	6.535 **	1.625 ^{ns}
总生物量 Total biomass	0.447 ^{ns}	8.367 ***	2.325 ^{ns}
株高 Plant height	35.471 ***	5.869 **	1.091 ^{ns}
分枝数 Branch number	2.942 ^{ns}	3.960 *	0.521 ^{ns}
总分枝长 Total branch length	11.090 **	0.903 ^{ns}	0.010 ^{ns}
比叶面积 Specific leaf area	0.027 ^{ns}	4.346 *	0.380 ^{ns}
叶片 Chl a Leaf Chl a	0.743 ^{ns}	40.892 ***	2.535 ^{ns}
相对生长速率 Relative growth rate	0.252 ^{ns}	8.288 ***	1.801 ^{ns}
总碳 TC	0.011 ^{ns}	0.439 ^{ns}	0.376 ^{ns}
总氮 TN	0.459 ^{ns}	12.945 ***	0.403 ^{ns}
总磷 TP	0.634 ^{ns}	7.113 **	4.376 *
总碳/总氮 C/N	0.397 ^{ns}	6.846 **	0.460 ^{ns}
总碳/总磷 C/P	0.946 ^{ns}	4.035 *	3.205 ^{ns}
总氮/总磷 N/P	0.055 ^{ns}	1.523 ^{ns}	4.994 ^{ns}
附着藻类 Periphyton			
Chl a	189.386 ***	4.792 *	0.059 ^{ns}
无灰干重 Ash free dry weight	49.843 ***	1.614 ^{ns}	3.560 *
浮游植物 Phytoplankton			
Chl a	62.443 ***	3.491 *	0.866 ^{ns}

ns 代表 $P>0.05$; * 代表 $P\leq 0.05$; ** 代表 $P<0.01$; *** 代表 $P<0.001$

2.4 水体营养和遮荫对沉水植物、附着藻类及浮游植物生长的复合影响

营养增加显著提高了菹草地上生物量、附着藻类和浮游植物生物量,但其对于后两者的促进作用远远大

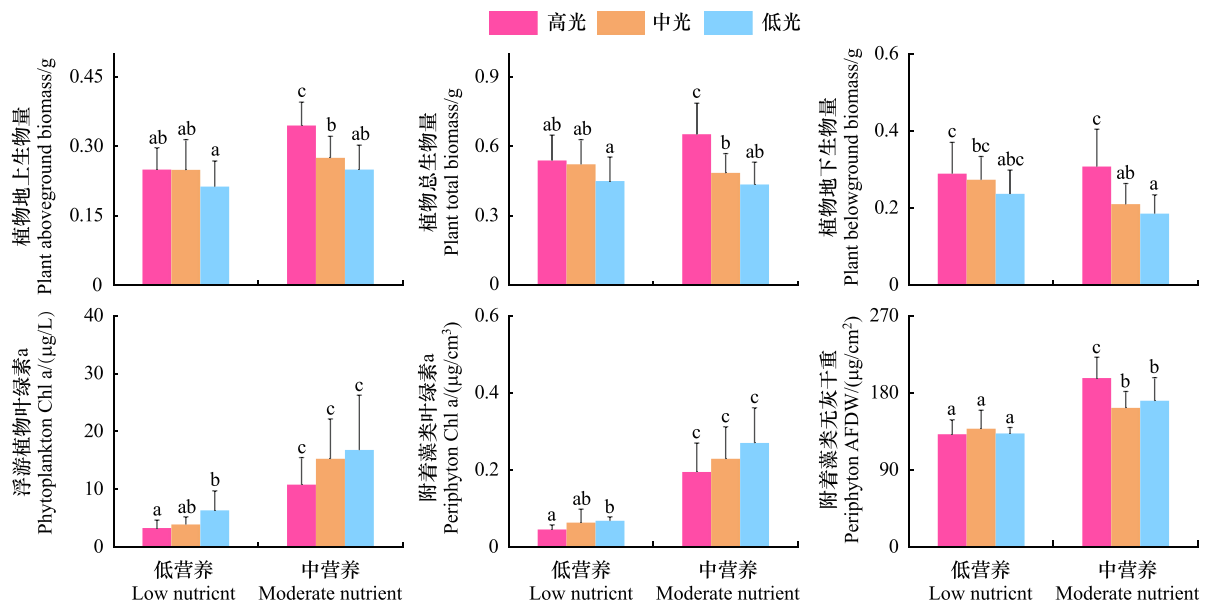


图3 营养增加和遮荫对不同初级生产者生物量的影响

Fig.3 Effects of nutrient enrichment and shading on the biomass of different primary producers

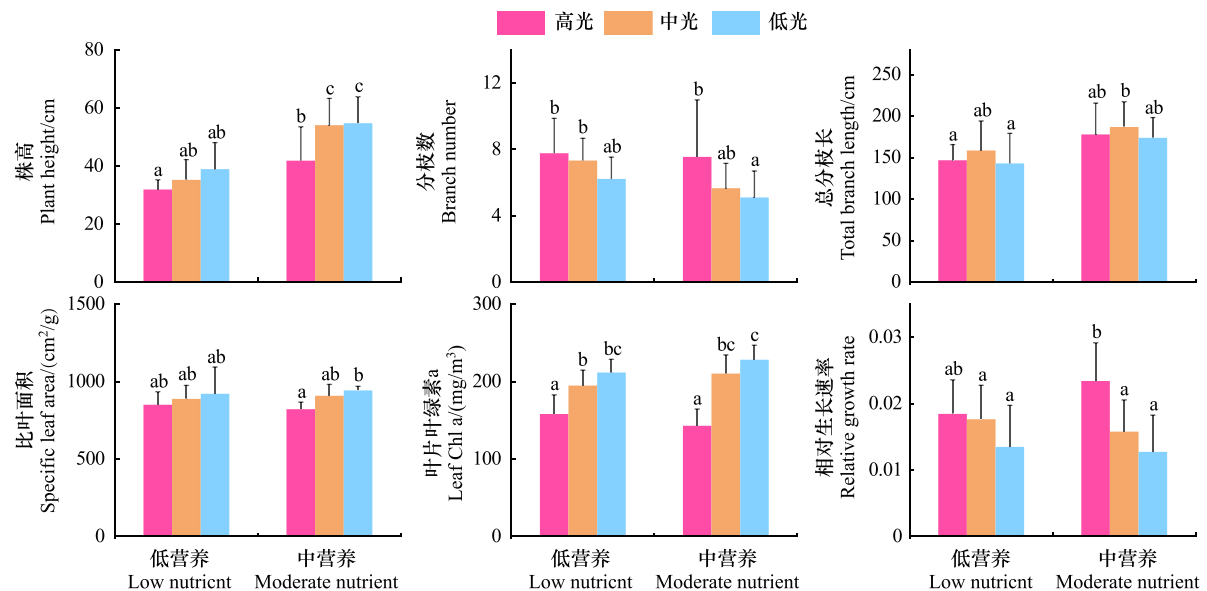


图4 营养增加和遮荫对菹草生长性状的影响

Fig.4 Effects of nutrient enrichment and shading on the growth traits of *P. crispus*

于对菹草的促进作用(图3)。低营养条件下,遮荫对菹草地上生物量没有显著影响,而在中营养条件下,遮荫显著减小了其地上生物量。这表明实验过程中菹草主要受光照的限制。低营养条件下,遮荫显著增加了附着藻类和浮游植物 Chl a 含量,而在中营养条件下,遮荫对附着藻类和浮游植物生物量没有显著影响(图3)。相较于光强变化,附着藻类和浮游植物对水体营养的响应更为敏感,营养盐浓度不同造成的生物量差异远远大于光强不同造成的差异(图3)。

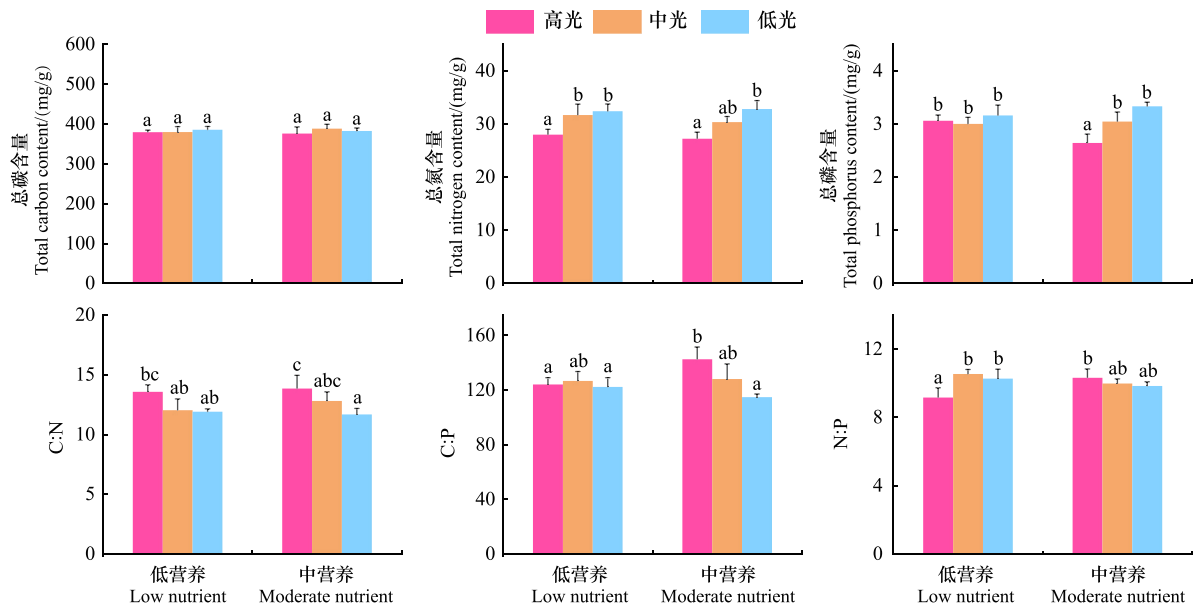


图5 营养增加和遮荫对菹草化学计量特征的影响

Fig.5 Effects of nutrient enrichment and shading on stoichiometric characteristics of *P. crispus*

3 讨论

3.1 水体营养对沉水植物、附着藻类和浮游植物的影响

通常,适当的营养输入可促进沉水植物生长,但当水体营养浓度超过临界阈值,就会促进浮游植物或附着藻类的生长从而间接抑制沉水植物生长。本实验中,中低营养条件下,N、P 营养的增加显著增加了菹草的株高、总分枝长和地上生物量。Bakker 等^[39]在室外池塘实验中发现中营养条件下伊乐藻的生物量积累更多;Liu 等^[40]也发现适当的养分添加促进了苦草 (*Vallisneria spiralis*) 生长。一方面,菹草通过增加分枝长和株高以接近光照更充分的上层水体,提高植株整体的光能利用率,从而增加地上生物量。另一方面,营养作为一种资源,菹草在生长过程中需要吸收大量氮磷养分以供自身的生长发育^[41]。大量研究证实,营养增加会显著提高藻类生物量^[15,42]。营养增加虽然促进了附着藻类的生长,但可能由于附着藻类生物量较低,所以并未对沉水植物造成足够的遮光作用限制其生长^[43]。同样本研究显示中营养处理下浮游植物的 Chl a 含量要显著高于低营养处理。Wang 等^[35]表明长江中下游浅水湖泊中沉水植物衰退时水体 Chl a 浓度一般在 10 $\mu\text{g/L}$ 以上。本实验中,中营养处理下的浮游植物 Chl a 含量平均值 14.3 $\mu\text{g/L}$,但可能由于营养对植物生长的正面效应大于浮游藻类遮光的负面效应,所以并未限制菹草的生长。有研究表明^[15]只有当 TN 浓度达到 3mg/L 时,附着藻类和浮游植物对沉水植物造成足够强的遮光效应,沉水植物的生物量才有所下降。由于本实验设置的营养浓度属于富营养化过程的前期阶段(低营养-中营养),而更高浓度的营养盐可能导致藻类遮光作用增强从而负向作用于沉水植物。因此,更高水平的营养富集对水生初级生产者的影响及它们之间的相互作用关系值得进一步探究,以便更好地理解富营养化过程中沉水植被衰退过程与机制。

3.2 遮荫对沉水植物、附着藻类和浮游植物的影响

光照是影响沉水植物生长、分布的主要因素之一,因此减少光的可利用性预期会抑制沉水植物生长^[21-22,44]。同样,随着光强减弱,菹草的生物量、RGR 和分株数显著减少。光作为能量同时也作为一种资源,弱光条件下沉水植物的光合作用受到严重限制,生长发育严重受抑^[45]。然而,沉水植物也可通过自身的形态及生理可塑性作为应对光限制的策略。陈正勇等^[46]发现,随着水深增加,光照强度逐渐下降,菹草的株高和叶片 Chl a 含量显著增加。曹昀等^[47]对菹草响应不同光强的研究也发现,当光强为自然光的 10% 和

20%时,菹草的株高和叶片数显著增加。在本研究中也得到了类似结果,说明遮荫增加会导致沉水植物通过增加株高、比叶面积和叶片 Chl a 含量来获取更多的光资源以适应低光胁迫,然而这些适应性变化并不足以补偿生物量的损失,当光照进一步降低,植物可能将无法获得足够的光能来支持其生长,最终导致植株死亡。同时,光照对沉水植物的养分吸收和利用也有很大的影响。本研究发现,随着光强减弱,菹草 N、P 含量显著增加,C/N 和 C/P 显著减小。这与以往的研究结果类似,如黎慧娟等^[48]的研究表明,苦草在适应低光照环境时,叶片 N、P 含量显著增加。Cronin 等^[22]的研究也发现遮荫提高了沉水植物 N 含量,C/N 降低。N、P 作为植物光合作用的必需元素,在弱光条件下,沉水植物可能会积累更多的氮磷养分来合成光合色素和蛋白质来维持光合作用^[49]。

遮荫虽然抑制了菹草生长,但显著增加了附着藻类和浮游植物生物量(Chl a)。沉水植物生活在底栖生境,容易受到光的限制,而附着藻类和浮游植物则在光竞争中具有优势^[27-28]。Feng 等^[50]研究发现,遮荫使沉水植物的光合作用受到限制,减弱了其附着藻类和浮游植物之间的光竞争。在本研究中,遮荫导致附着藻类和浮游植物可能更有效地利用光资源,因此遮荫处理可能反而会促进藻类的生长^[51-52]。同时,弱光下菹草的生长受限,对附着藻类和浮游植物的抑制作用(化感和营养竞争)变弱,也可能导致藻类的生物量增加^[53-54]。此外,光强还可能改变了藻类群落的优势种,使得藻类的优势种向偏好弱光的藻类物种转移来适应低光胁迫,进而提高整个藻类群落的生物量^[31,55]。综上,本研究表明,一方面,遮荫可直接降低菹草的相对生长速率和生物量;另一方面,一定程度的遮荫导致附着藻类和浮游植物生物量(Chl a)出现短暂的增加,使得藻类在竞争中占据更好的生态位,进一步限制沉水植物对光的利用。

3.3 水体营养和遮荫对不同初级生产者的复合影响

本研究发现,营养增加和遮荫对菹草的生长具有拮抗作用。即在实验设置的营养范围内,营养增加促进了菹草生长,光照减弱显著抑制了菹草生长。相较于光强变化,浮游植物和附着藻类对水体营养的响应更为敏感,营养盐浓度不同造成的生物量差异远远大于光强不同造成的差异,表明实验过程中浮游植物和附着藻类的生长可能主要受营养盐的限制。弱光会导致菹草的生长严重受抑,对藻类的抑制作用(营养、光竞争和化感作用)减弱,藻类可能通过增强对光照和营养的利用效率及改变其优势种来补偿弱光胁迫下的不利影响^[52-53,55]。光强减弱和营养增加的联合作用会促进藻类的生长形成遮荫作用,使得藻类对菹草的抑制作用增强。此外,实验发现,不同营养条件下沉水植物、附着藻类和浮游植物对遮荫的响应也不同。低营养条件下,遮荫对菹草生物量没有影响,但显著增加了附着藻类和浮游植物生物量,而在中营养条件下,遮荫显著抑制了菹草生长,但附着藻类和浮游植物生物量没有受到影响。从初级生产者竞争角度来说,当光照充足而水体营养匮乏时,植物仍能从沉积物中获取所需的营养,在生态空间及资源的竞争上占据更大的优势,而弱光可能会导致低营养条件下藻类的光竞争占主导,因此促进了藻类生长^[27,56]。而中营养条件下,光照对附着藻类和浮游植物生物量没有影响,推测可能是由于生态因子间的补偿作用,营养对藻类的促进作用可能与弱光的抑制作用相互抵消。对于沉水植物而言,在营养充足而光照缺乏时,光照可能成为主要限制因子,弱光直接导致植物的相对生长速率下降,不利于生物量的积累^[57]。这也表明遮荫对菹草生长的抑制作用随着营养的增加而增强。然而,本实验的室内微宇宙装置可能并不能反映真实的水体光环境,因此未来的研究可考虑野外调查及中宇宙实验相结合的方式验证。

4 结论

(1)实验设置的营养范围内,营养增加促进菹草、附着藻类和浮游植物的生长,但是氮磷营养盐对附着藻类和浮游植物的促进作用远远大于对沉水植物的促进作用。

(2)遮荫增加显著抑制了菹草的生长,一定程度的遮荫可能会导致附着藻类和浮游植物生物量(Chl a)出现短暂的增加,进一步限制沉水植物对光的利用。

(3)光强减弱和营养增加的联合作用会促进附着藻类和浮游植物的生长形成遮荫作用,使得藻类对菹草

的抑制作用增强。

参考文献 (References):

- [1] Carpenter S R, Lodge D M. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 1986, 26: 341-370.
- [2] Jeppesen E. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer Science & Business Media, 1998.
- [3] Zhang Y L, Jeppesen E, Liu X H, Qin B Q, Shi K, Zhou Y Q, Thomaz S M, Deng J M. Global loss of aquatic vegetation in lakes. *Earth-Science Reviews*, 2017, 173: 259-265.
- [4] 吴志刚, 熊文, 侯宏伟. 长江流域水生植物多样性格局与保护. *水生生物学报*, 2019, 43(S1): 27-41.
- [5] 王华, 逢勇, 刘申宝, 马璇. 沉水植物生长影响因子研究进展. *生态学报*, 2008, 28(8): 3958-3968.
- [6] 刘正文, 张修峰, 陈非洲, 杜瑛珣, 关保华, 于谨磊, 何虎, 张永东. 浅水湖泊底栖-敞水生境耦合对富营养化的响应与稳态转换机理: 对湖泊修复的启示. *湖泊科学*, 2020, 32(1): 1-10.
- [7] 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 C 辑: 生命科学*, 2006, 36(3): 283-288.
- [8] 宋玉芝, 张亚冬, 郑建伟, 高永霞. 淡水湖泊附着藻类生态学研究进展. *生态学杂志*, 2016, 35(2): 534-541.
- [9] Martin G D, Coetzee J A. Competition between two aquatic macrophytes, *Lagarosiphon major* (Ridley) Moss (Hydrocharitaceae) and *Myriophyllum spicatum* Linnaeus (Haloragaceae) as influenced by substrate sediment and nutrients. *Aquatic Botany*, 2014, 114: 1-11.
- [10] Angelstein S, Wolfram C, Rahn K, Kiwel U, Frimel S, Merbach I, Schubert H. The influence of different sediment nutrient contents on growth and competition of *Elodea nuttallii* and *Myriophyllum spicatum* in nutrient-poor waters. *Fundamental and Applied Limnology*, 2009, 175(1): 49-57.
- [11] Liu Y, Aznarez C, Jeppesen E, He H, Li W, Levi E E, Pacheco J P, Cao Y. Responses of submerged macrophytes and periphyton to warming under two nitrogen scenarios: A microcosm study. *Hydrobiologia*, 2021, 848(6): 1333-1346.
- [12] Yu Q, Wang H Z, Xu C, Li Y, Ma S N, Liang X M, Jeppesen E, Wang H J. Higher tolerance of canopy-forming *Potamogeton crispus* than rosette-forming *Vallisneria natans* to high nitrogen concentration as evidenced from experiments in 10 ponds with contrasting nitrogen levels. *Frontiers in Plant Science*, 2018, 9: 1845.
- [13] 丁明明, 黎磊, 龚磊强, 詹慧英. 极端洪水导致的湖泊水位抬升和氮磷输入增加对苦草 (*Vallisneria natans*) 的复合影响. *湖泊科学*, 2024, 36(4): 1173-1182.
- [14] Özkan K, Jeppesen E, Johansson L S, Beklioglu M. The response of periphyton and submerged macrophytes to nitrogen and phosphorus loading in shallow warm lakes: a mesocosm experiment. *Freshwater Biology*, 2010, 55(2): 463-475.
- [15] Olsen S, Chan F Y, Li W, Zhao S T, Søndergaard M, Jeppesen E. Strong impact of nitrogen loading on submerged macrophytes and algae: a long-term mesocosm experiment in a shallow Chinese lake. *Freshwater Biology*, 2015, 60(8): 1525-1536.
- [16] Périllon C, Hilt S. Groundwater discharge gives periphyton a competitive advantage over macrophytes. *Aquatic Botany*, 2019, 154: 72-80.
- [17] Ozersky T, Camilleri A. Factors regulating lake periphyton biomass and nutrient limitation status across a large trophic gradient. *Freshwater Biology*, 2021, 66(12): 2338-2350.
- [18] 黎慧娟, 倪乐意. 浮游绿藻对沉水植物苦草生长的抑制作用. *湖泊科学*, 2007, 19(2): 111-117.
- [19] Middelboe A L, Markager S. Depth limits and minimum light requirements of freshwater macrophytes. *Freshwater Biology*, 1997, 37(3): 553-568.
- [20] Huang X L, Ke F, Lu J, Xie H M, Zhao Y, Yin C Y, Guan B H, Li K Y, Jeppesen E. Underwater light attenuation inhibits native submerged plants and facilitates the invasive co-occurring plant *Cabomba caroliniana*. *Diversity and Distributions*, 2023, 29(4): 543-555.
- [21] Chou Q C, Zhang W, Chen J F, Ren W J, Yuan C B, Wen Z H, Zhang X L, Cao T, Ni L Y, Jeppesen E. Phenotypic responses of a submerged macrophyte (*Vallisneria natans*) to low light combined with water depth. *Aquatic Botany*, 2022, 176: 103462.
- [22] Cronin G, Lodge D M. Effects of light and nutrient availability on the growth, allocation, carbon/nitrogen balance, phenolic chemistry, and resistance to herbivory of two freshwater macrophytes. *Oecologia*, 2003, 137(1): 32-41.
- [23] Liu H, Zhou W, Li X W, Chu Q S, Tang N, Shu B Z, Liu G H, Xing W. How many submerged macrophyte species are needed to improve water clarity and quality in Yangtze floodplain lakes? *Science of the Total Environment*, 2020, 724: 138267.
- [24] Zhang M, Cao T, Ni L Y, Xie P, Li Z Q. Carbon, nitrogen and antioxidant enzyme responses of *Potamogeton crispus* to both low light and high nutrient stresses. *Environmental and Experimental Botany*, 2010, 68(1): 44-50.
- [25] Putz R. Periphyton communities in Amazonian black- and whitewater habitats: Community structure, biomass and productivity. *Aquatic Sciences*, 1997, 59(1): 74-93.
- [26] Wang L Y, Zhang M, Meng Y Y, Yang Z, Shi X L, Yu Y, Shi L M. Responses of phytoplankton community dynamics to reduced underwater light in spring. *Aquatic Ecology*, 2023, 57(3): 797-812.
- [27] 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.
- [28] Jäger C G, Diehl S. Resource competition across habitat boundaries: Asymmetric interactions between benthic and pelagic producers. *Ecological Monographs*, 2014, 84(2): 287-302.

- [29] Szabó S, Peeters E T H M, Borics G, Veres S, Nagy P T, Lukács B A. The ecophysiological response of two invasive submerged plants to light and nitrogen. *Frontiers in Plant Science*, 2020, 10: 1747.
- [30] Neif É M, Graeber D, Rodrigues L, Rosenhøj-Leth S, Jensen T M, Wiberg-Larsen P, Landkildehus F, Riis T, Baattrup-Pedersen A. Responses of benthic algal communities and their traits to experimental changes in fine sediments, nutrients and flow. *Freshwater Biology*, 2017, 62(9): 1539-1550.
- [31] Mette E M, Vanni M J, Newell J M, González M J. Phytoplankton communities and stoichiometry are interactively affected by light, nutrients, and fish. *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(6): 1959-1975.
- [32] Yan Z W, Wang Q Y, Li Y, Wu L, Wang J N, Xing B, Yu D, Wang L G, Liu C H. Combined effects of warming and nutrient enrichment on water properties, growth, reproductive strategies and nutrient stoichiometry of *Potamogeton crispus*. *Environmental and Experimental Botany*, 2021, 190: 104572.
- [33] 康丽娟, 许海, 邹伟, 朱广伟, 朱梦圆, 季鹏飞, 陈洁. 菹草对湖泊水质及浮游植物群落结构的影响. *环境科学*, 2020, 41(9): 4053-4061.
- [34] Cao X Y, Wan L L, Xiao J, Chen X Y, Zhou Y Y, Wang Z C, Song C L. Environmental effects by introducing *Potamogeton crispus* to recover a eutrophic Lake. *Science of the Total Environment*, 2018, 621: 360-367.
- [35] Wang H J, Wang H Z, Liang X M, Wu S K. Total phosphorus thresholds for regime shifts are nearly equal in subtropical and temperate shallow lakes with moderate depths and areas. *Freshwater Biology*, 2014, 59(8): 1659-1671.
- [36] 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.
- [37] 陈伟民, 黄祥飞, 周万平. 湖泊生态系统观测方法. 北京: 中国环境科学出版社, 2005.
- [38] 鲁如坤. 土壤农业化学分析方法. 北京: 中国农业科技出版社, 2000.
- [39] Bakker E S, Nolet B A. Experimental evidence for enhanced top-down control of freshwater macrophytes with nutrient enrichment. *Oecologia*, 2014, 176(3): 825-836.
- [40] Liu Y, He L, Hilt S, Wang R, Zhang H, Ge G. Shallow lakes at risk: Nutrient enrichment enhances top-down control of macrophytes by invasive herbivorous snails. *Freshwater Biology*, 2021, 66(3): 436-446.
- [41] Xu J, Wang T, García Molinos J, Li C, Hu B W, Pan M, Zhang M. Effects of warming, climate extremes and phosphorus enrichment on the growth, sexual reproduction and propagule carbon and nitrogen stoichiometry of *Potamogeton crispus* L. *Environment International*, 2020, 137: 105502.
- [42] Quinlan E L, Philips E J, Donnelly K A, Jett C H, Sleszynski P, Keller S. Primary producers and nutrient loading in Silver Springs, FL, USA. *Aquatic Botany*, 2008, 88(3): 247-255.
- [43] Roberts E, Kroker J, Körner S, Nicklisch A. The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes. *Hydrobiologia*, 2003, 506: 525-530.
- [44] Riis T, Olesen B, Clayton J S, Lambertini C, Brix H, Sorrell B K. Growth and morphology in relation to temperature and light availability during the establishment of three invasive aquatic plant species. *Aquatic Botany*, 2012, 102: 56-64.
- [45] Chen J F, Chou Q C, Ren W J, Su H J, Zhang M, Cao T, Zhu T S, Ni L Y, Liu Z G, Xie P. Growth, morphology and C/N metabolism responses of a model submersed macrophyte, *Vallisneria spiralis*, to various light regimes. *Ecological Indicators*, 2022, 136: 108652.
- [46] 陈正勇, 王国祥, 吴晓东, 王立志, 徐伟伟, 俞振飞. 不同水深条件下菹草 (*Potamogeton crispus*) 的适应对策. *湖泊科学*, 2011, 23(6): 942-948.
- [47] 曹昀, 罗姗姗, 陈冰祥. 光强对菹草生长及抗氧化酶活性的影响. *水生生物学报*, 2018, 42(4): 846-853.
- [48] 黎慧娟, 倪乐意, 曹特, 朱龙喜. 弱光照和富营养对苦草生长的影响. *水生生物学报*, 2008, 32(2): 225-230.
- [49] 何亮, 陈晓希, 李威, 朱天顺, 吴耀, 张欢, 张霄林, 曹特, 葛刚, 倪乐意, 谢平. 洱海 4 种沉水植物叶片的光合色素组成及 C、N、P 化学计量特征对水深的响应. *湖泊科学*, 2018, 30(5): 1413-1419.
- [50] Feng M J, Zhang P Y, Cheng H W, Frenken T, Xu J, Zhang M. Interactive effects of light and snail herbivory rather than nutrient loading determine early establishment of submerged macrophytes. *Ecology and Evolution*, 2022, 12(7): e9070.
- [51] Yamamichi M, Kazama T, Tokita K, Katano I, Doi H, Yoshida T, Hairston Jr N G, Urabe J. A shady phytoplankton paradox: When phytoplankton increases under low light. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 2018, 285(1882): 20181067.
- [52] Guan J, Jacoby C A, Frazer T K. Light attenuation by periphyton on *Vallisneria spiralis*. *Ecological Indicators*, 2020, 116: 106498.
- [53] 边归国, 赵卫东, 达来. 沉水植物化感作用抑制藻类生长的研究与应用. *北方环境*, 2012, 24(1): 59-64.
- [54] 姚远, 贺锋, 胡胜华, 孔令为, 刘碧云, 曾磊, 张丽萍, 吴振斌. 沉水植物化感作用对西湖湿地浮游植物群落的影响. *生态学报*, 2016, 36(4): 971-978.
- [55] Schwaderer A S, Yoshiyama K, de Tezanos Pinto P, Swenson N G, Klausmeier C A, Litchman E. Eco-evolutionary differences in light utilization traits and distributions of freshwater phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 2011, 56(2): 589-598.
- [56] Flöder S, Combüchen A, Pasternak A, Hillebrand H. Competition between pelagic and benthic microalgae for phosphorus and light. *Aquatic Sciences*, 2006, 68(4): 425-433.
- [57] 吴明丽, 李叙勇. 光衰减及其相关环境因子对沉水植物生长影响研究进展. *生态学报*, 2012, 32(22): 7202-7212.