铵态氮和浮游植物对穗花狐尾藻的生理影响

代亮亮[1,2] 李莉杰[1] 郭亮亮[3] 李根保[1*]

([1]中国科学院水生生物研究所淡水生态与生物技术国家重点实验室, 武汉 430072; [2]贵州省生物研究所, 贵阳 550000; [3]河南大学环境与规划学院, 河南开封 475001)

摘 要 为探讨铵态氮-浮游植物-沉水植物三者之间关系,在滇池岸边开展室外模拟实验。在初始叶绿素 a 为 100 μg·L^{-1}的浮游植物密度下,研究不同浓度(0、0.05、0.15、0.50、1.50、5.00 mg·L^{-1})铵态氮和浮游植物对穗花狐尾藻的生长和生理状况的影响。结果表明:各处理组穗花狐尾藻的各项生长和生理指标在实验期间存在明显差异;当铵态氮浓度为 1.50 mg·L^{-1}时,穗花狐尾藻的株高和生物量明显大于其他处理组;穗花狐尾藻叶片的总叶绿素含量、光合活性和可溶性蛋白在铵态氮浓度为 1.50 mg·L^{-1}时,实验期间能维持原来的水平,其余铵态氮浓度下,呈现下降的趋势;在铵态氮与浮游植物的复合作用下,适宜穗花狐尾藻生长的铵态氮浓度为 1.50 mg·L^{-1},高浓度的铵态氮(5.00 mg·L^{-1})和氮缺乏(NH_4^+-N≤0.50 mg·L^{-1})都不利于穗花狐尾藻的生长;铵态氮浓度达到 5.00 mg·L^{-1}时,浮游植物大量生长带来的相关效应,如水体浊度上升,水下光强降低等,导致穗花狐尾藻耐受铵态氮的阈值较单一铵态氮胁迫下的耐受阈值低,此时,沉水植物对藻类的抑制效应也将解除,水华大量发生,叶绿素 a 的浓度可达(948.1±313.0) μg·L^{-1}。

关键词 铵态氮; 浮游植物; 穗花狐尾藻; 生长; 生理

Physiological effects of ammonium nitrogen and phytoplankton on *Myriophyllum spicatum*.

DAI Liang-liang[1,2], LI Li-jie[1], GUO Liang-liang[3], LI Gen-bao[1*] ([1]*State Key Laboratory of Freshwater Ecology and Biotechnology, Institute of Hydrobiology, Chinese Academy of Sciences, Wuhan* 430072, *China*; [2]*Guizhou Institute of Biology, Guiyang* 550000, *China*; [3]*College of Environment and Planning, Henan University, Kaifeng* 475001, *Henan, China*).

Abstract: To examine the relationships among ammonium nitrogen (NH_4^+-N), phytoplankton and submerged macrophytes, an outdoor simulation experiment was conducted on the shores of Dianchi Lake. The effects of NH_4^+-N on the growth and physiological characteristics of *Myriophyllum spicatum* were investigated at different NH_4^+-N concentrations (0, 0.05, 0.15, 0.50, 1.50, 5.00 mg·L^{-1}) and 100 μg·L^{-1} of the initial chlorophyll-a. The growth and physiological indices of *M. spicatum* were measured. At the NH_4^+-N concentration of 1.50 mg·L^{-1}, the height and biomass of *M. spicatum* were significantly higher than those under other treatments, while the total chlorophyll concentration, photosynthetic activity, and soluble protein concentration of *M. spicatum* could maintain the initial level. In contrast, these indices decreased in other treatments. Under combined conditions of NH_4^+-N and phytoplankton, 1.50 mg·L^{-1} of NH_4^+-N was beneficial to the growth of *M. spicatum* whereas high concentration of NH_4^+-N (5.00 mg·L^{-1}) and N deficiency (NH_4^+-N≤0.50 mg·L^{-1}) were not beneficial to the growth of *M. spicatum*. When the NH_4^+-N concentration reached 5.00 mg·L^{-1}, the massive phytoplankton blooms could bring some correlative effects, including the increases of water turbidity and the decreases of underwater light intensity, which resulted in the lower tolerance threshold of *M. spicatum* compared with single pollution of NH_4^+-N. Meanwhile, the inhibitory effects of submerged plants on phytoplank-

"十二五"水专项滇池课题"滇池草海水生态规模化修复关键技术与工程示范"(2013ZX07102-005)资助。
收稿日期: 2018-12-16 接受日期: 2019-05-10
*通讯作者 E-mail: ligb@ihb.ac.cn

ton would be relieved, leading to algae blooms, in which the chlorophyll-a concentration reached up to (948.1±313.0) μg · L^{-1}.

Key words: ammonium nitrogen; phytoplankton; *Myriophyllum spicatum*; growth; physiology.

随着人类活动的加剧,水体营养盐不断增加,湖泊富营养化问题日趋严重,导致大量沉水植被从水体中消失(刘伟妍等,2017),生物多样性锐减(Melzer,1999)。与湖泊富营养化相伴随的一个普遍现象就是浮游植物的过度生长,造成藻类水华大面积发生(Shapiro,1973),进而导致水质下降及一系列严重的水环境问题。在淡水生态系统中,NH_4^+-N 是水体可溶性氮的主要存在形式之一,对浮游植物、大型水生植物和微生物的氮循环起着重要的作用(Wu *et al.*,2006)。由于植物吸收铵态氮所需要的能量较少,植物通常优先利用铵态氮作为氮源(Jampeetong *et al.*,2009a)。但是,在高浓度的铵态氮胁迫下,植物的生长受到明显抑制,表现出叶片发黄、根茎比下降、光合作用效率下降、碳氮代谢失调,K^+、Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 等阳离子吸收受到限制等(Jampeetong *et al.*,2009b)。再者,高浓度的铵态氮会影响植物叶片的叶绿素含量(Wang *et al.*,2008),诱导植物组织器官抗氧化酶活性的变化和膜脂过氧化反应(王霁虹等,2018;张强等,2018)。

铵态氮(NH_4^+-N)是浮游植物生长的重要氮源,也是控制藻类水华发生和藻类分布的重要因子,作者前期的研究结果表明,在 5.0~20 mg · L^{-1} 铵态氮浓度下,铜绿微囊藻能良好生长,是喜高铵的藻类(代亮亮等,2017),但高浓度的铵态氮会对沉水植物产生毒害作用,有研究证明,铵态氮浓度大于 1.00 mg · L^{-1} 时,苦草(*Vallisneria natans*)的光合能力和代谢能力就会受到干扰(宋睿等,2011),浮游植物和沉水植物具有不同的铵态氮耐受阈值(Britto *et al.*,2002)。研究证实,营养盐和藻类水华都会对沉水植物的生长生理产生影响(代亮亮等,2016)。这些研究通常只考虑藻类与沉水植物之间的关系或沉水植物与营养盐之间的关系,而营养盐和浮游植物复合作用对沉水植物生长影响的研究却鲜有报道。本实验以铵态氮作为浮游植物和沉水植物生长所需的氮源,在一定的初始浮游植物密度下,探究铵态氮和浮游植物对穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)的生理影响,以期揭示铵态氮-浮游植物-沉水植物之间的生长生理关系。

1 材料与方法

1.1 材料

实验地点位于云南省昆明市中国科学院水生生物研究所滇池野外工作站(24°54′N,102°39′E)。实验用穗花狐尾藻于 2016 年 5 月底采自“中国科学院水生生物研究所十二五水专项草海生态修复工程示范区”,清理植物表面的附着物,种植在大塑料桶中,桶的底部铺有厚度 8 cm 的石英砂,在 10% 的 Hoagland 培养液中预培养 7 d,备用。石英砂购买自附近砂石场,过 0.5 mm 细筛 1~2 次,力求其理化性质均匀一致,并用自来水清洗干净,置于通风干燥处备用。实验期间样地的气温变化范围为 16.3~24.1 ℃,气压变化范围为 7.95×10^4~7.96×10^4 Pa。

1.2 实验设计

选取生长良好、形状、质量较为一致的长 10 cm 的穗花狐尾藻顶枝,分别移栽到装满石英砂的培养杯(上口直径 10 cm,下底直径 8 cm,高 9 cm)中,每个培养杯中种植一株穗花狐尾藻,将 5 个培养杯放入室外的大塑料桶(上口直径 50 cm,下底直径 40 cm,高 55 cm)中,作为同一个平行样,在大塑料桶顶部放置一块玻璃板,防止雨水和空气中杂质的影响。实验设置 6 组不同的铵态氮(NH_4Cl 配置)浓度:0、0.05、0.15、0.50、1.50、5.00 mg · L^{-1}。每组 3 个平行,每个桶中培养液的体积为 80 L,所用培养液为 10% 的 Hoagland 溶液去除含氮的部分,均用曝气 2 天的自来水(总氮 0.23 mg · L^{-1},铵态氮几乎为 0)配置。取经浮游植物网采集到的浮游植物加入到实验组中,每个桶中浮游植物的叶绿素 a 浓度为 100 μg · L^{-1},浮游植物的主要优势种为铜绿微囊藻,其比例占 96% 以上。实验周期为 2016 年 6 月 23 日—2016 年 8 月 23 日,每 3 天测定塑料桶中铵态氮的浓度,以此来确定维持塑料桶中铵态氮浓度的 NH_4Cl 添加量。实验期间水温变化范围为 19.7~28.6 ℃,光强变化范围为 0~78500 lx。

1.3 相关参数的测定

每 10 天取适量培养液测定浮游植物的叶绿素 a 浓度、光合活性,同时对每株穗花狐尾藻的株高、分支数、光合活性进行测定。浮游植物的叶绿素 a

浓度用乙醇提取的方法进行测定(Lichtenthaler *et al.*,2001),使用 Phyto-PAM(WALZ,德国)对浮游植物的光合活性进行测定,使用 Water-PAM(WALZ,德国)对沉水植物的光合活性进行测定。每 20 天取穗花狐尾藻的部分叶片测定其生理生化指标,其中总叶绿素含量采用乙醇提取的方法测定(Lichtenthaler *et al.*,2001),蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250法测定(王学奎,2006)。水质理化指标中总氮(TN)的测定参照碱性过硫酸钾消解分光光度法,铵态氮(NH_4^+-N)的测定参照纳氏试剂光度法(魏复盛等,2002)。

1.4 数据处理

浮游植物的叶绿素 a 浓度、光合活性和穗花狐尾藻的株高、分支数、总叶绿素、光合活性、可溶性蛋白采用重复测量单因素方差分析(RM-ANOVA),穗花狐尾藻的鲜重采用单因素方差分析(ANOVA)。

2 结果与分析

2.1 不同铵态氮浓度下浮游植物叶绿素 a 浓度和光合活性的变化

各处理组的叶绿素 a 浓度随培养时间的变化表现出不同的变化趋势(图 1A)。在实验的第 10 天,0.50 和 5.00 mg·L^{-1}处理组的叶绿素 a 浓度均上升,此后,0.50 mg·L^{-1}处理组的叶绿素 a 浓度没有显著变化,5.00 mg·L^{-1}处理组的叶绿素 a 浓度在第 40 天时呈现下降的趋势,但是其浓度没有显著性差异。0~0.15 和 1.50 mg·L^{-1}处理组的叶绿素 a 浓度在第 10 天时显著降低($P<0.05$),之后各处理组的叶绿素 a 浓度也呈下降的趋势。实验结束时 5.00 mg·L^{-1}处理组的叶绿素 a 浓度最高为(618.6±96.7) μg·L^{-1},0.15 mg·L^{-1}处理组的叶绿素 a 浓度最低为(6.8±2.3) μg·L^{-1}。

实验初始时,各处理组的浮游植物 F_v/F_m 约为 0.30,之后,各处理组的 F_v/F_m 随培养时间的变化表现出不同的变化趋势(图 1B)。在实验的第 10 天,各处理组的 F_v/F_m 均提高,0~0.50 mg·L^{-1}处理组的 F_v/F_m 显著高于1.50~5.00 mg·L^{-1}处理组($P<0.05$)。5.00 mg·L^{-1}处理组的 F_v/F_m 在第 10 天后继续呈上升的趋势,实验结束时,其 F_v/F_m 与 0~0.50 mg·L^{-1}处理组相比没有显著性差异,约为0.6。1.50 mg·L^{-1}处理组的 F_v/F_m 在第 10 天后没有显著的变化,实验结束时,其 F_v/F_m 显著低于 0~0.50 和 5.00 mg·L^{-1}处理组($P<0.05$),约为 0.35。

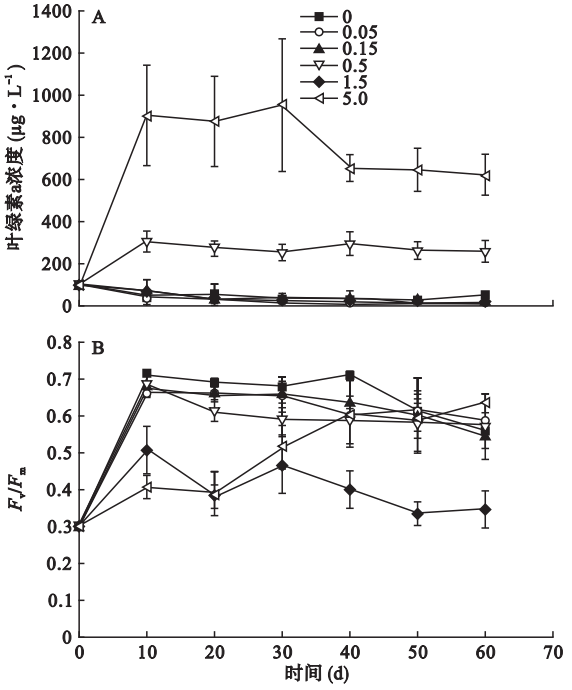


图 1 不同铵态氮浓度下浮游植物叶绿素 a 浓度(A)和光合活性(B)的变化情况

Fig.1 The change of chlorophyll-a (A) and photosynthetic activity (B) of phytoplankton in different ammonium concentrations

2.2 不同铵态氮浓度下穗花狐尾藻的株高、分支数和鲜重的变化

实验初始时,各处理组狐尾藻的株高均为 10 cm,之后,各处理组狐尾藻的株高随时间的变化表现出不同的变化趋势(图 2A)。各处理组狐尾藻的株高在第 10 天时均显著增加($P<0.05$),但第 10 天后,各处理组狐尾藻的株高呈现出不同的变化趋势,0~1.50 mg·L^{-1}处理组狐尾藻的株高继续上升,5.00 mg·L^{-1}处理组狐尾藻的株高呈下降的趋势,1.50 mg·L^{-1}处理组狐尾藻的株高显著高于其他处理组($P<0.05$)。实验结束时,1.50 mg·L^{-1}处理组狐尾藻的株高最高,为 51.0±4.7 cm,5.00 mg·L^{-1}处理组狐尾藻的株高最低,为 10.1±0.3 cm。

实验初始时,各处理组狐尾藻的分支数均为 1,之后,各处理组狐尾藻的分支数随时间的变化表现出不同的变化趋势(图 2B)。第 0~10 天,各处理组狐尾藻的分支数没有变化,此期间的分支数均为 1。从第 20 天开始,0~1.50 mg·L^{-1}处理组狐尾藻的分支数呈现上升的趋势,但各处理组间没有显著性差异,实验结束时的分支数约为 3。5.00 mg·L^{-1}处理组狐尾藻的分支数从实验开始至结束没有发生变化,一直为 1。

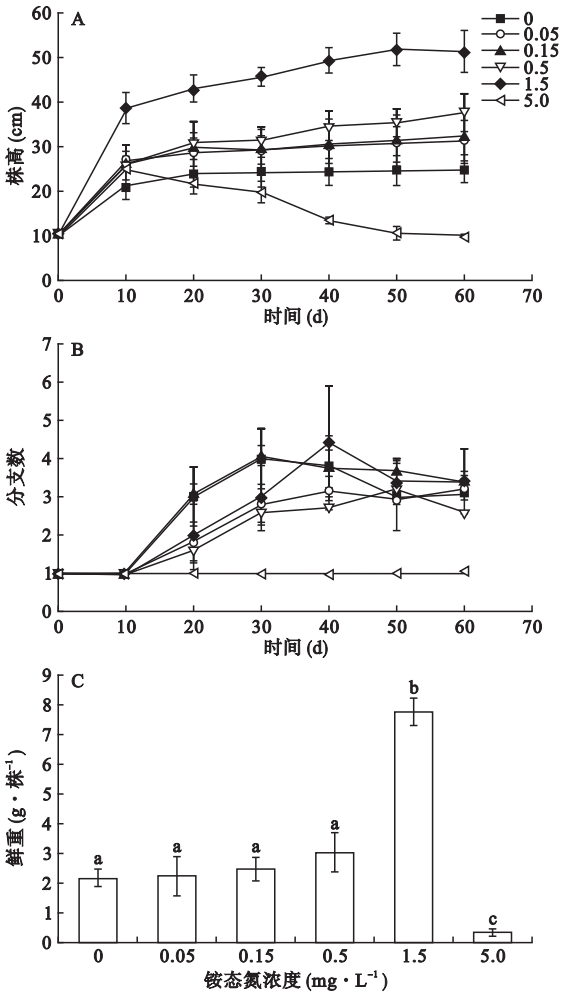


图 2 不同铵态氮浓度下穗花狐尾藻株高(A)、分支数(B)和鲜重(C)的变化情况

Fig.2 The change of height (A), branches (B) and fresh weight (C) of *Myriophyllum spicatum* in different ammonium concentrations

a,b,c 表示不同处理组的鲜重存在显著性差异。

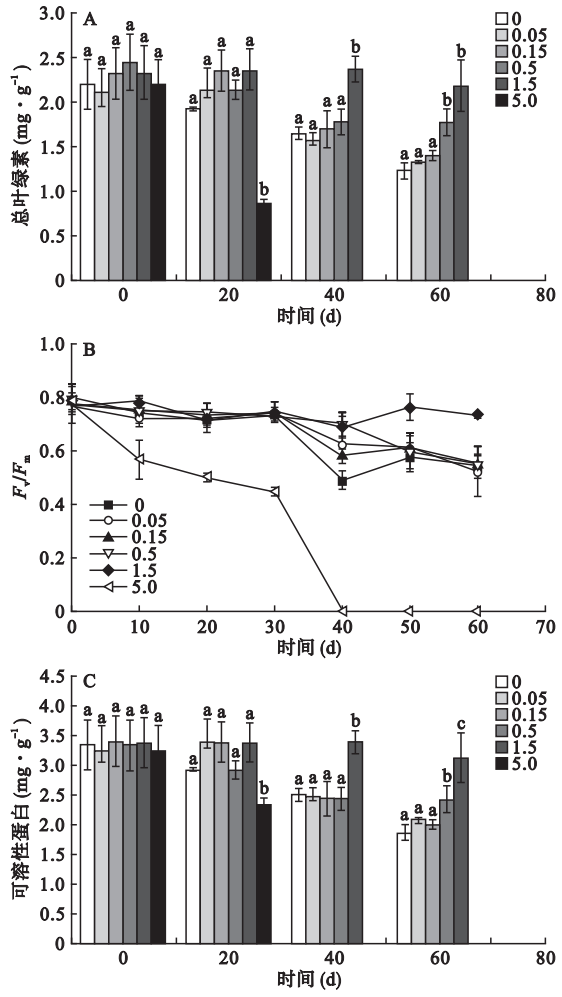


图 3 不同铵态氮浓度下穗花狐尾藻总叶绿素含量(A)、光合活性(B)和可溶性蛋白含量(C)的变化情况

Fig.3 The change of total chlorophyll content (A), photosynthetic activity (B) and soluble protein content (C) of *Myriophyllum spicatum* in different ammonium concentrations

a,b,c 表示同一取样时间不同处理组间存在显著性差异。

由图 2 可知,不同铵态氮浓度下,穗花狐尾藻的鲜重是不同的。1.50 mg · L^{-1}处理组狐尾藻的鲜重显著大于其他处理组(P<0.05),为 7.74±0.46 g · 株$^{-1}$。5.00 mg · L^{-1}处理组狐尾藻的鲜重显著小于其他处理组(P<0.05),为 0.38±0.11 g · 株$^{-1}$。0~0.50 mg · L^{-1}各处理组间狐尾藻的鲜重没有显著性差异,其均值为 2.20~3.04 g · 株$^{-1}$。

2.3 不同铵态氮浓度下穗花狐尾藻叶片的总叶绿素、光合活性和可溶性蛋白含量的变化

图 3A 显示,实验初始时,各处理组穗花狐尾藻的总叶绿素含量均值在 2.18~2.32 mg · g^{-1},随后,各处理组狐尾藻的总叶绿素随时间的变化表现出不同的变化趋势。在第 0~20 天时,0~1.50 mg · L^{-1}处理组狐尾藻的总叶绿素含量没有发生变化,5.00 mg · L^{-1}处理组的总叶绿素含量显著降低到 0.86±0.04 mg · g^{-1}。从第 40 天开始,0~0.50 mg · L^{-1}处理组的总叶绿素含量呈现出下降的趋势,第 60 天时,狐尾藻的总叶绿素含量随铵态氮浓度的降低而降低,0 mg · L^{-1}处理组的总叶绿素含量降低到 1.22±0.09 mg · g^{-1}。1.50 mg · L^{-1}处理组狐尾藻的总叶绿素含量从实验开始至结束没有发生显著变化,其均值在 2.17~2.35 mg · g^{-1}。

如图 3B 所示,实验初始时,各处理组穗花狐尾藻的 F_v/F_m 均值在 0.76~0.79,随后,各处理组狐尾藻的 F_v/F_m 随时间的变化表现出不同的变化趋势。在第 0~30 天时,0~1.50 mg · L^{-1}处理组狐尾藻的 F_v/F_m 没有发生显著的变化。从第 40 天开始,0~

0.50 mg·L^{-1}处理组狐尾藻的 F_v/F_m呈现下降的趋势,实验结束时,0~0.50 mg·L^{-1}处理组狐尾藻的 F_v/F_m没有显著性差异,均值在 0.52~0.55。5.00 mg·L^{-1}处理组的 F_v/F_m从第 10 天开始降低,第 30 天时 F_v/F_m降低到 0.45±0.02。1.50 mg·L^{-1}处理组的 F_v/F_m从实验开始至结束没有发生显著变化,其均值在 0.69~0.78。

图 3C 显示,实验初始时,各处理组可溶性蛋白的均值在 3.24~3.40 mg·g^{-1},随后,各处理组的可溶性蛋白随时间的变化表现出不同的变化趋势。在第 0~20 天时,0~1.50 mg·L^{-1}处理组的可溶性蛋白含量没有发生显著的变化,5.00 mg·L^{-1}处理组的可溶性蛋白含量显著降低到 2.35±0.12 mg·g^{-1}。从第 40 天开始,0~0.50 mg·L^{-1}处理组的可溶性蛋白含量呈现出下降的趋势,第 60 天时,狐尾藻的可溶性蛋白含量随铵态氮浓度的降低而降低,0 mg·L^{-1}处理组的可溶性蛋白含量降低到 1.87±0.14 mg·g^{-1}。1.50 mg·L^{-1}处理组的可溶性蛋白含量从实验开始至结束没有发生显著的变化,其均值为 3.13 mg·g^{-1}。

实验进行到第 40 天时,5.00 mg·L^{-1}处理组穗花狐尾藻的叶片全部脱落,不能采集叶片测定相关指标,故其总叶绿素含量、F_v/F_m和可溶性蛋白含量均为 0(图 3)。

3 讨 论

3.1 不同铵态氮浓度和浮游植物共同作用对穗花狐尾藻生长状况的影响

氮是植物所需的重要营养元素之一,植物干重中氮含量约占 0.3%~5%(许秋瑾等,2006)。氮缺乏和高浓度的铵态氮都会对水生植物的正常生长产生胁迫(Sheng *et al.*,2012)。植物缺氮时会表现出生长缓慢、植株矮小、分枝和分蘖数减少。但是高浓度的铵态氮会对植物产生毒性效应,甚至导致植物死亡(Britto *et al.*,2002)。不同种植物响应铵态氮毒性效应的阈值是不同的(Jampeetong *et al.*,2009a)。满江红(*Azolla filiculoides*)在铵态氮浓度大于 0.1 mmol·L^{-1}的污染水体中生长速率下降,浓度大于 1 mmol·L^{-1}时根部受到损伤(Kitoh *et al.*,1993),而浮萍(*Wolffia arrhiza*)在铵态氮浓度达到 4 mmol·L^{-1}时仍能良好生长(Monselise *et al.*,1993)。本研究中,穗花狐尾藻在水体中铵态氮浓度为 1.50 mg·L^{-1}时生长得最好,株高最高、生物量最大。实验结束时,铵态氮浓度为 0~0.50 mg·L^{-1}处理组的株高和生物量显著低于1.50 mg·L^{-1}处理组,但显著高于 5.00 mg·L^{-1}处理组。铵态氮浓度达到 5.00 mg·L^{-1}时,穗花狐尾藻的叶片在第 40 天会完全脱落,茎受到损伤,其分支数和其他处理组存在显著性差异。金相灿等(2008)以 1/10 的 Hoagland 营养液和石英砂作为培养基质,结果表明穗花狐尾藻在 1.50~4.0 mg·L^{-1}的铵态氮浓度下能够正常生长,这与本研究得出的 1.5 mg·L^{-1}的铵氮浓度最适宜穗花狐尾藻生长的结果是一致的。与金相灿等(2008)的研究结果铵态氮浓度达到 8.0 mg·L^{-1}时会对穗花狐尾藻产生胁迫作用相比,本研究中穗花狐尾藻对铵态氮的耐受阈值下降到 5.00 mg·L^{-1},这可能是因为铵态氮浓度达到 5.00 mg·L^{-1}时,浮游植物大量生长带来的一系列相关效应,如水体浊度上升,水下光强降低,铵态氮与浮游植物复合作用下,穗花狐尾藻耐受铵态氮的阈值降低。此时,沉水植物对藻类的抑制效应也将解除,水华大量发生。

3.2 不同铵态氮浓度和浮游植物共同作用对穗花狐尾藻叶片的总叶绿素、光合活性和可溶性蛋白含量的影响

研究表明,高浓度的铵态氮和氮缺乏会抑制植物氮相关的光合作用过程,从而影响植物的正常生长(Congming *et al.*,2000;Milroy *et al.*,2003;Huang *et al.*,2004)。植物叶片的叶绿素含量和可溶性蛋白是与其光合能力相关的重要生理指标(王爱丽等,2015)。高浓度的铵态氮通过阻止植物吸收和转运色素合成所需的 Mg、Ca 等重要元素来抑制植物的光合作用过程(Britto *et al.*,2002)。本研究中,穗花狐尾藻的总叶绿素含量在铵态氮浓度为 1.50 mg·L^{-1}时一直维持在一个较高的含量。5.00 mg·L^{-1}处理组穗花狐尾藻的总叶绿素含量在第 20 天时最低,第 40 天时叶片全部脱落,光合活性为 0。0~0.50 mg·L^{-1}处理组的总叶绿素含量和光合活性在实验的前 20 天基本不发生变化,从第 40 天开始 0~0.50 mg·L^{-1}处理组穗花狐尾藻的总叶绿素含量和光合活性开始呈下降的趋势,这可能是由于氮源的缺乏引起的。本研究的结果支持早期研究所发现的铵态氮胁迫和氮缺乏能够损害植物的光合作用系统,抑制植物的光合作用效率(Milroy *et al.*,2003;Wang *et al.*,2008)这一观点。

逆境胁迫条件会影响植物的新陈代谢途径,改

变植物体内的可溶性蛋白含量(Amini *et al.*,2005)。由于植物对铵态氮的耐受能力不同,蛋白质的合成与降解对铵态氮的响应也不同(Domínguez-Valdivia *et al.*,2008)。Su 等(2012)研究水蕴草(*Egeria densa*)对高浓度铵态氮和氮缺乏的生理响应,发现 1.0 mg·L^{-1}的铵态氮浓度下水蕴草的可溶性蛋白含量最高,铵态氮浓度达到 30.0 mg·L^{-1}时,水蕴草的可溶性蛋白随培养时间的增加而减少。颜昌宙等(2007)报道,轮叶黑藻(*Hydrilla verticillata*)在铵态氮浓度为 0.50~4.0 mg·L^{-1}时蛋白质含量增加,但在铵态氮浓度为 4.0~16.0 mg·L^{-1}时蛋白质含量显著减少。宋睿等(2011)的研究发现,1.0 mg·L^{-1}的铵态氮浓度可以使苦草的可溶性蛋白含量降低。本研究中,穗花狐尾藻的可溶性蛋白含量在铵态氮浓度为 1.50 mg·L^{-1}时一直维持在一个较高的含量。第 20 天时 5.00 mg·L^{-1}处理组穗花狐尾藻可溶性蛋白含量最低。0~0.50 mg·L^{-1}处理组的可溶性蛋白含量在实验的前 20 天基本不发生变化,从第 40 天开始 0~0.50 mg·L^{-1}处理组穗花狐尾藻的可溶性蛋白含量开始呈下降的趋势,在该浓度下其可溶性蛋白含量的下降可能是由于氮缺乏引起的。

3.3 不同铵态氮浓度对浮游植物生长状况的影响

浮游植物和沉水植物的生长受物理、化学、生物等多方面因素的影响(王华等,2008),充足的营养元素可以促进植物生物量的增加(丰茂武等,2008;Zhu *et al.*,2014),铵态氮作为主要的营养盐之一,是植物能够优先利用的氮源(Jampeetong *et al.*,2009b),但高浓度的铵态氮对植物的生长具有抑制作用(Britto *et al.*,2002;Dai *et al.*,2012),浮游植物和沉水植物具有不同的铵态氮耐受阈值(Britto *et al.*,2002)。先前的大多研究认为,藻类比大型水生植物对铵态氮的耐受能力更强(Körner *et al.*,2003;张玮等,2006;Cao *et al.*,2007),而适当的营养盐浓度下,高等水生植物的旺盛生长可以抑制藻类水华的发生(朱伟等,2006)。Lombardo 等(2003)认为,金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*)能有效地与浮游藻类竞争营养,从而影响浮游藻类的生长。还有研究表明,有些水生植物能够通过释放化感物质来抑制某些浮游藻类的生长(Gross *et al.*,2003)。本研究在不同铵态氮浓度和沉水植物复合作用下探讨了浮游植物的生长状况,结果表明,铵态氮浓度为 0~0.15和 1.50 mg·L^{-1}的处理组,浮游植物的叶绿素 a 浓度在实验期间的差异不大,但是从第 10 天开始,显著低于 0.50 和 5.00 mg·L^{-1}处理组,铵态氮浓度为 5.00 mg·L^{-1}处理组的叶绿素 a 浓度在各处理组中最高。浮游植物的光合活性在第 10 天时都普遍提高了,但 1.50~5.00 mg·L^{-1}处理组的光合活性低于其他处理组,5.00 mg·L^{-1}处理组的光合活性在第 40 天后和 0~0.50 mg·L^{-1}处理组的光合活性差异不大,而 1.50 mg·L^{-1}处理组的光合活性一直处于较低水平。这些结果表明,0~0.15和 1.50 mg·L^{-1}的铵态氮浓度不利于水体中浮游植物的生长,在 0~0.15 mg·L^{-1}的氮缺乏情况下,以微囊藻为主的浮游植物对铵态氮的响应不敏感,而在铵态氮浓度为 1.50 mg·L^{-1}时沉水植物的旺盛生长可以抑制浮游植物的生长(张玮等,2006;朱伟等,2006)。换句话说,这时的浮游植物对沉水植物影响有限。

湖泊生态系统中存在多种水生植物,本研究仅针对穗花狐尾藻展开相关研究工作,这是本研究的不足之处。铵态氮对其他水生植物的生理影响及铵态氮对水生态系统中沉水植被演替的影响有待于更进一步的研究。

4 结 论

在低铵态氮浓度 0~0.15 mg·L^{-1}下,浮游植物的存在对沉水植物影响较小。在铵态氮浓度为 1.50 mg·L^{-1}时,穗花狐尾藻的株高、干重、总叶绿素、可溶性蛋白和光合活性均为最大值,表明适宜穗花狐尾藻生长的铵态氮浓度为 1.50 mg·L^{-1}。高浓度的铵态氮(5.00 mg·L^{-1})和氮缺乏(NH_4^+-N≤0.50 mg·L^{-1})都不利于穗花狐尾藻的正常生长。

铵态氮浓度达到 5.00 mg·L^{-1}时,浮游植物大量生长,在两者的复合作用下,穗花狐尾藻耐受铵态氮的阈值较仅有铵态氮胁迫下的耐受阈值低。

参考文献

代亮亮, 郭亮亮, 李 露, 等. 2017. 铜绿微囊藻和四尾栅藻对铵态氮的响应. 生态学杂志, **36**(8): 2289-2295.

代亮亮, 郭亮亮, 吴中奎, 等. 2016. 不同浓度藻类水华对两种沉水植物的影响. 中国环境科学, **36**(9): 2765-2773.

丰茂武, 吴云海, 冯仕训, 等. 2008. 不同氮磷比对藻类生长的影响. 生态环境学报, **17**(5): 1759-1763.

金相灿, 郭俊秀, 许秋瑾, 等. 2008. 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, **17**(1): 1-5.

刘伟妍, 韩秋影, 唐玉琴, 等. 2017. 营养盐富集和全球温度升高对海草的影响. 生态学杂志, **36**(4): 1087-1096.

宋 睿, 姜锦林, 耿金菊, 等. 2011. 不同浓度铵态氮对苦草

的生理影响. 中国环境科学, **31**(3): 448-453.
王 华, 逄 勇, 刘申宝, 等. 2008. 沉水植物生长影响因子研究进展. 生态学报, **28**(8): 3958-3968.
王爱丽, 孙 旭, 陈乾坤, 等. 2015. 污水处理厂尾水中氨氮对穗花狐尾藻生长的影响. 生态学杂志, **34**(5): 1367-1372.
王雾虹, 任 鹏, 马 娜, 等. 2018. 铵态氮对粉绿狐尾藻抗氧化系统的影响研究. 生物化工, **4**(3): 65-68.
王学奎. 2006. 植物生理生化实验原理和技术. 北京: 高等教育出版社.
魏复盛, 齐文启. 2002. 水和废水监测分析方法. 北京: 中国环境科学出版社.
许秋瑾, 金相灿, 王兴民, 等. 2006. 氨氮与镉单一和复合作用对沉水植物穗花狐尾藻和轮叶黑藻光合能力的影响. 环境科学, **27**(10): 1974-1978.
颜昌宙, 曾阿妍, 金相灿, 等. 2007. 不同浓度氨氮对轮叶黑藻的生理影响. 生态学报, **27**(1): 1050-1055.
张 强, 龙民慧, 宋运贤, 等. 2018. 不同氮形态对濒危药用植物三叶青叶片光合、能量分配和抗氧化酶活性的影响. 生态学杂志, **37**(3): 877-883.
张 玮, 林一群, 郭定芳, 等. 2006. 不同氮, 磷浓度对铜绿微囊藻生长, 光合及产毒的影响. 水生生物学报, **30**(3): 318-322.
朱 伟, 张 俊, 赵联芳. 2006. 底质中氨氮对沉水植物生长的影响. 生态环境, **15**(5): 914-920.
Amini F, Ehsanpour AA. 2005. Soluble proteins, proline, carbohydrates and Na^+/K^+ changes in two tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) cultivars under in vitro salt stress. *American Journal of Biochemistry and Biotechnology*, **1**: 204-208.
Britto DT, Kronzucker HJ. 2002. NH_4^+ toxicity in higher plants: A critical review. *Journal of Plant Physiology*, **159**: 567-584.
Cao T, Xie P, Ni LY, *et al*. 2007. The role of NH_4^+ toxicity in the decline of the submersed macrophyte *Vallisneria natans* in lakes of the Yangtze River basin, China. *Marine and Freshwater Research*, **58**: 581-587.
Congming L, Jianhua Z. 2000. Photosynthetic CO_2 assimilation, chlorophyll fluorescence and photoinhibition as affected by nitrogen deficiency in maize plants. *Plant Science*, **151**: 135-143.
Dai GZ, Shang JL, Qiu BS. 2012. Ammonia may play an important role in the succession of cyanobacterial blooms and the distribution of common algal species in shallow freshwater lakes. *Global Change Biology*, **18**: 1571-1581.
Domínguez-Valdivia MD, Aparicio-Tejo PM, Lamsfus C, *et al*. 2008. Nitrogen nutrition and antioxidant metabolism in ammonium-tolerant and -sensitive plants. *Physiologia Plantarum*, **132**: 359-369.
Gross EM, Erhard D, Iványi E. 2003. Allelopathic activity of *Ceratophyllum demersum* L. and *Najas marina* ssp. intermedia (Wolfgang) Casper. *Hydrobiologia*, **506**: 583-589.
Huang ZA, Jiang DA, Yang Y, *et al*. 2004. Effects of nitrogen deficiency on gas exchange, chlorophyll fluorescence, and antioxidant enzymes in leaves of rice plants. *Photosynthetica*, **42**: 357-364.
Jampeetong A, Brix H. 2009a. 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*, **90**: 67-73.
Jampeetong A, Brix H. 2009b. Effects of NH_4^+ concentration on growth, morphology and NH_4^+ uptake kinetics of *Salvinia natans*. *Ecological Engineering*, **35**: 695-702.
Kitoh S, Shiomi N, Uheda E. 1993. The growth and nitrogen fixation of *Azolla filiculoides* Lam. in polluted water. *Aquatic Botany*, **46**: 129-139.
Körner S, Vermaat JE, Veenstra S. 2003. The capacity of duckweed to treat wastewater. *Journal of Environmental Quality*, **32**: 1583-1590.
Lichtenthaler HK, Buschmann C. 2001. Chlorophylls and carotenoids: Measurement and characterization by UV-VIS spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry*, **39**: 1230-1235.
Lombardo P, Cooke GD. 2003. *Ceratophyllum demersum* - phosphorus interactions in nutrient enriched aquaria. *Hydrobiologia*, **497**: 79-90.
Melzer A. 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiologia*, **395-396**: 181-190.
Milroy SP, Bange MP. 2003. Nitrogen and light responses of cotton photosynthesis and implications for crop growth. *Crop science*, **43**: 904-913.
Monselise EBI, Kost D. 1993. Different ammonium-ion uptake, metabolism and detoxification efficiencies in two Lemnaceae. *Planta*, **189**: 167-173.
Shapiro J. 1973. Blue-green algae: Why they become dominant. *Science*, **179**: 382-384.
Su SQ, Zhou YM, Qin JG, *et al*. 2012. Physiological responses of *Egeriadensa* to high ammonium concentration and nitrogen deficiency. *Chemosphere*, **86**: 538-545.
Wang C, Zhang SH, Wang PF, *et al*. 2008. Metabolic adaptations to ammonia-induced oxidative stress in leaves of the submerged macrophyte *Vallisneria natans* (Lour.) Hara. *Aquatic Toxicology*, **87**: 88-98.
Wu S, Xie P, Wang S, *et al*. 2006. Changes in the patterns of inorganic nitrogen and TN/TP ratio and the associated mechanism of biological regulation in the shallow lakes of the middle and lower reaches of the Yangtze River. *Science in China Series D*, **49**: 126-134.
Zhu Z, Yuan H, Wei Y, *et al*. 2014. Effects of ammonia nitrogen and sediment nutrient on growth of the submerged plant *Vallisneria natans*. *CLEAN Soil, Air, Water*, **43**: 1653-1659.

作者简介 代亮亮,男,1991 年生,助理研究员,主要从事藻类环境生物学研究。E-mail: 1441712390@ qq.com
责任编辑 李凤芹