

基质类型对两种沉水植物种间关系的影响*

李宽意^{1,2}

(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)

摘 要 以外来种伊乐藻与土著种苦草为实验生物, 通过室外受控实验研究了基质类型对 2 种水生植物种间关系的影响。结果表明, 伊乐藻在 2 种不同营养水平的基质中均具有明显竞争优势。植物竞争(混栽伊乐藻)对低密度苦草的生长影响不明显, 对高密度苦草抑制显著, 然而基质类型对低密度苦草的生长影响显著, 对高密度苦草无明显影响。同样, 植物竞争(混栽苦草)对低密度伊乐藻的生长无明显影响, 对高密度伊乐藻抑制显著, 然而, 无论种植密度高低, 基质类型对伊乐藻的生长均有极大影响。本文还对伊乐藻与苦草的种间竞争关系机理进行了探讨, 其研究结果对分析外来种入侵后水生植被的演变规律以及湖泊水生植被的管理有一定参考价值。

关键词 沉水植物; 种间关系; 基质类型

中图分类号 Q948.12 文献标识码 A 文章编号 1000-4890(2009)12-2624-04

Effects of sediment nutrition level on the interspecific relationship between two submerged macrophytes. LI Kuan-yi^{1,2} (¹State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography & Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; ²Graduate University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100039, China). Chinese Journal of Ecology 2009 28(12) 2624–2627.

Abstract: A 2 × 2 factorial field experiment was conducted to study the effects of sediment nutrition level on the interspecific relationship between two submerged macrophytes, exotic *Elodea nuttallii* and native *Vallisneria spiralis*. On the sediments with either high or low nutrition level, *E. nuttallii* had an obvious superiority in competition. Under the mixed planting with *E. nuttallii*, the growth of low density *V. spiralis* was less affected, but that of high density *V. spiralis* was inhibited significantly. The same picture was observed in the *E. nuttallii* growth under the mixed planting with *V. spiralis*. Sediment nutrition level affected the growth of *E. nuttallii* at both low and high densities significantly, but only had significant effects on the growth of low density *V. spiralis*. It was suggested that exotic submerged macrophyte *E. nuttallii* would affect the species distribution and structure of aquatic plant communities in lake ecosystems.

Key words: submerged macrophyte; interspecific relationship; sediment type.

近年来, 外来植物入侵所引发的一系列生态与环境问题已受到国内外广泛关注。一般而言, 种间竞争是植物群落结构与组成发生改变的决定因素 (Gopal & Goel, 1993)。如, Agami 和 Waisel (1985) 报道了大茨藻 (*Najas marina*) 的生长明显被穗花狐尾藻 (*Myriophyllum spicatum*) 抑制。营养供给状况也是植物群落结构改变的重要因素之一 (Pastor *et al.*, 1984; Tilman, 1984)。如在美国, 水体富营养化

的加速可能是轮叶黑藻等外来种迅速入侵的主要原因之一 (Dye, 1995)。这是由于营养供给的增加打破了植物之间原有的竞争平衡, 从而导致植物群落结构发生变化 (Heil & Bruggink, 1987)。

我国自 20 世纪 80 年代从日本引入伊乐藻 (*Elodea nuttallii*) 后, 在短短 20 年时间里, 东太湖的沉水植物群落结构与组成发生了重大变化, 优势沉水植物种类由轮叶黑藻 (*Hydrilla verticillata*)、竹叶眼子菜 (*Potamogeton malaianus*)、苦草 (*Vallisneria spiralis*) 演变为伊乐藻和无根植物金鱼藻 (*Ceratophyllum demersum*)。东太湖沉水植物群落结构发

* 国家科技支撑计划项目 (2007BAC26B02) 和国家高新技术研究与发展计划资助项目 (2006AA06Z337)。

** 通讯作者 E-mail: kyli@ninglas.ac.cn

收稿日期: 2009-05-31 接受日期: 2009-08-12

表1 2种基质中营养物质含量(mg · g⁻¹)
Tab.1 Content of nutrients in two sediments

基质类型	总氮	总磷	有机质
岸泥	0.53 ± 0.02	0.24 ± 0.02	9.10 ± 0.29
湖泥	0.70 ± 0.03	0.55 ± 0.01	12.05 ± 0.60

平均值 ± 标准误。

生重大变化的原因除了水产养殖需要人为进行的植被改造外(杨清心和李文朝,1989),也许与外来种伊乐藻较强的种间竞争能力有关。因此,本文选择外来种伊乐藻与土著种苦草为实验生物,研究其种间竞争关系及基质条件对其竞争关系的影响,探讨伊乐藻种群通过种间竞争迅速扩张的机理,该研究对于了解外来种入侵后水生植被的演变规律及湖泊植被的管理均有重要意义。

1 材料与方法

1.1 基质类型与植物种类

实验选用的2种沉积物(基质)来自太湖梅梁湾,一种为湖心底泥(湖泥)、一种为岸边底泥(岸泥),湖泥中营养成分显著高于岸泥($P < 0.001$)(表1)。沉积物经过100目的筛绢网过筛混匀后使用。实验选用的苦草与伊乐藻均来自东太湖,苦草的株高为(21.0 ± 2.0) cm,株质量为(1.8 ± 0.4) g,每株苦草的叶片数与根须数大致相同;伊乐藻的株高为(25.0 ± 1.0) cm,株质量为(0.5 ± 0.1) g,根部的须根数量大致相同。

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600 cm,宽120 cm,深180 cm)进行。水泥池内无沉积物,水深150 cm,平均水温27℃(范围为23℃~30℃)。为了考察基质肥力对植物种间关系的影响,针对每种沉积物在水泥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⁻¹时,混栽的伊乐藻密度分别为0、3、9株·盆⁻¹,苦草种植密度为9株·盆⁻¹时,混栽的伊乐藻密度分别为0、3、9株·盆⁻¹,伊乐藻种植密度为3株·盆⁻¹时,混栽的苦草密度分别为0、3、9株·盆⁻¹,伊乐藻种植密度为9株·盆⁻¹时,混栽的苦草密度分别为0、3和9株·盆⁻¹。

根据实验设计的密度比,将事先挑选好的苦草与伊乐藻种入铺设10 cm厚基质的小花盆(直径

15 cm,高20 cm),然后将花盆吊养在室外水泥池中。花盆位于水面下50 cm处,每个花盆上套1个黑色的圆柱形网袋(60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。实验期间,为了保证光照一致定期微调花盆或网袋的位置。实验结束时从花盆中拔出水草,洗净,然后将装有植物的网袋放入洗衣机中脱水10 min后称得某种植物的总湿重。计算2种植物的相对生长率, $RGR = \ln(W_f/W_i)/\text{天数}$,式中, W_i 和 W_f 分别为实验前后某种植物总湿质量(g)。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》(黄祥飞,2000)。

1.3 数据处理

办公软件 Microsoft Excel 2003 对数据进行计算处理,统计软件 SPSS(版本 11.0)Two-Way ANOVA 和 Duncan 多重比较方法对植物生长数据的差异显著性进行分析,t 检验对2种沉积物中营养成分的差异显著性进行分析。

2 结果与分析

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和图2)。种植密度为3株·盆⁻¹时,湖泥处理中苦草的生长率为(31.9 ± 2.6)% · d⁻¹,伊乐藻为(90.1 ± 3.3)% · d⁻¹,相差近3倍,岸泥处理组中伊乐藻的生长率为(56.3 ± 3.4)% · d⁻¹,是苦草的3倍多,种植密度为9株·盆⁻¹时,伊乐藻的生长率是苦草的4~5倍。2种植物混栽时,伊乐藻的相对生长率也是苦草的数倍(图1和图2)。可见,本实验中伊乐藻在2种基质类型中均具有明显生长优势。

2.2 伊乐藻对苦草生长的抑制

苦草低密度(3株·盆⁻¹)种植时,基质类型对苦草的生长影响极为显著($P < 0.001$),苦草在湖泥中的生长率是岸泥中的1.6~2.3倍(图1);植物竞争(混栽伊乐藻)对其生长没有显著影响($P > 0.05$),不同混栽密度处理之间苦草的相对生长率也没有明显差别($P > 0.05$)。苦草高密度(9株·盆⁻¹)种植时,基质类型对苦草的生长影响不显著($P > 0.05$);植物竞争使其生长率明显降低($P = 0.002$),而低密度与高密度混栽处理之间苦草的相对生长率无明显差别($P > 0.05$)(图1)。

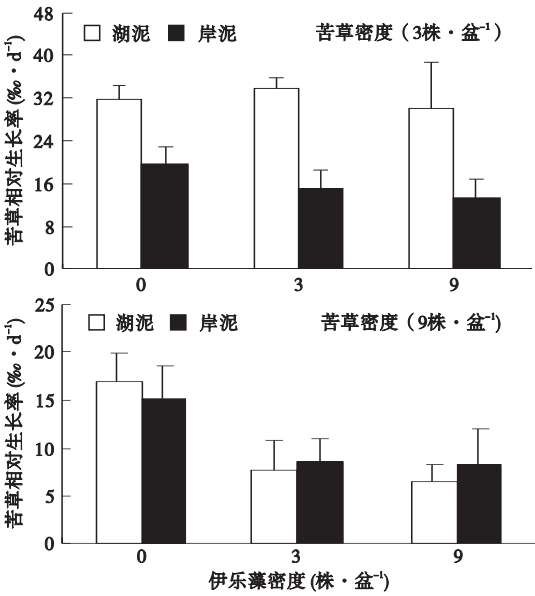


图 1 植物竞争对苦草生长的抑制
Fig.1 Effects of plant competition on the growth of *Vallisneria spiralis*
平均值 ± 标准误。

2.3 苦草对伊乐藻生长的抑制

伊乐藻低密度(3 株 · 盆⁻¹)时 ,基质类型对伊乐藻的生长影响极大($P < 0.001$) ,伊乐藻在湖泥中的相对生长率是岸泥中的 1.5 ~ 1.8 倍(图 2) ;植物竞争(混栽苦草)对其生长没有显著影响($P > 0.05$) ,

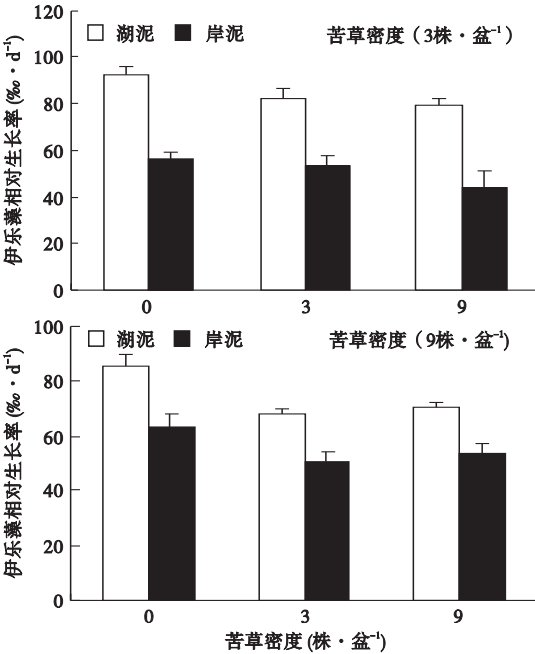


图 2 植物竞争对伊乐藻生长的抑制
Fig.2 Effects of plant competition on the growth of *Elodea nuttallii*
平均值 ± 标准误。

不同混栽密度处理之间伊乐藻的相对生长率也没有明显差别($P > 0.05$)。伊乐藻高密度(9 株 · 盆⁻¹)种植时 ,基质类型对伊乐藻的生长也有极显著影响($P < 0.001$) ,伊乐藻在湖泥中的生长率是岸泥中的 1.3 ~ 1.4 倍 ,植物竞争使其相对生长率明显降低($P = 0.002$) ,而低密度与高密度混栽处理之间伊乐藻的生长率差别不大($P > 0.05$)。

3 讨 论

研究表明 ,生长速率较高的植物一般在物种演变中占竞争优势(Grace ,1990)。本实验中伊乐藻生长优势明显 ,因此 ,具有明显竞争优势。伊乐藻的竞争优势可能与以下 3 方面的因素有关。一是附生生物的作用。有研究表明 ,附着生物覆盖层的存在对沉水植物的生长有不利影响(由文辉 ,1999 ;Jones *et al.* ,2002 ;Jones & Sayer ,2003 ;文明章等 ,2008) ,但与其他沉水植物相比 ,伊乐藻植株表面上的附着生物数量一般较少 ,可能是因为伊乐藻能分泌某种克藻物质(Jones *et al.* ,1999 ;Gross *et al.* ,2003)。本实验也观察到 2 种植物中苦草叶片上的附着生物相对较多 ,可能在一定程度上遏制了苦草的生长从而有利于伊乐藻在竞争中占优势。二是植物的光竞争能力。伊乐藻能在光照充足的表层水体大量分枝形成浓密的冠层(Haller & Sutton ,1975)。研究表明 ,水生植物在表层水体形成的冠层能通过遮蔽光线抑制其他水草的生长发育(Barko *et al.* ,1986)。例如 ,在与某种狐尾藻(*M. exalbescentis*)的竞争中 ,龙须眼子菜(*Potamogeton pectinatus*)通过遮光抑制了竞争植物的生长(Moen & Cohen ,1989)。三是植物根部分泌物的作用。有研究表明 ,一些外来植物种类的根部分泌物对土著竞争种有明显的负面作用(Callaway & Aschehoug ,2000)。同样作为外来种 ,伊乐藻对苦草的生长是否存在植化相克作用还有待进一步验证。虽然伊乐藻具有明显的竞争优势 ,但混栽苦草对高密度伊乐藻的生长也存在显著抑制作用。这可能是由于苦草发达的根系与高密度种植的伊乐藻之间进行营养竞争所导致的。当然 ,其中的原因很复杂 ,空间密度效应也是重要因素之一(Morris ,1996)。同样 ,混栽伊乐藻也抑制了高密度苦草的生长 ,但对低密度苦草的生长影响不显著。这可能是苦草种植密度较低时伊乐藻的遮光效应没有发挥明显作用 ,因为苦草喜欢弱光环境(Rybicki & Carter ,1986 ;苏文华等 ,2004)。

基质营养水平是影响植物种间竞争关系的重要因素之一,营养供给条件的变化可以有效地改变植物之间的竞争态势,从而有可能使竞争能力较弱的植物占优势(Heil & Bruggink, 1987)。如,Thai 等(1999)的研究表明,基质营养丰富时轮叶黑藻(*H. verticillata*)占明显优势,而在营养贫瘠时美国苦草(*V. americana*)则优势显著。本实验中,基质类型对不同种植密度的伊乐藻生长均有显著影响,植物在营养丰富的湖泥生长速率要明显快些,因此基质肥力状况对伊乐藻的生长有决定性影响。与伊乐藻不同,基质类型对低密度种植的苦草生长影响显著,但对高密度苦草的影响不明显。这与苦草的生长特性有关。低密度种植的苦草在基质营养丰富时能迅速吸收养分并进行无性繁殖扩充种群,而在基质肥力较低时不得不将更多的生物量分配到根部组织维持正常生长需要(Xie *et al.*, 2005; Thomaz *et al.*, 2007)。苦草在高密度种植时,由于实验空间资源有限,种群扩张受到限制,此时密度效应是限制苦草生长的主要因素,苦草发达的根系则弥补了基质营养水平不同所造成的生长差异,故基质类型对高密度苦草的生长没有明显影响。本研究中,伊乐藻即使在肥力较低的岸泥中也占有明显竞争优势,其原因可能是由于沉积物中营养盐的含量还不够低,苦草具有的强大地下资源竞争优势未发挥出来。

综上所述,与苦草相比,外来种伊乐藻具有较强竞争能力,这可能是东太湖沉水植物群落结构发生重大变化的主要原因之一,但该结论尚需进一步原位实验进行验证。

参考文献

黄祥飞. 2000. 湖泊生态调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社.
苏文华, 张光飞, 张云孙, 等. 2004. 5 种沉水植物的光合特征. 水生生物学报, **28**(4): 391-395.
文明章, 郑有飞, 吴莱军. 2008. 富营养水体中总氮与总磷比对苦草生长的影响. 生态学杂志, **27**(3): 414-417.
杨清心, 李文朝. 1989. 伊乐藻在东太湖的引种// 中国科学院南京地理与湖泊研究所集刊(6). 北京: 科学出版社: 84-92.
由文辉. 1999. 螺类与着生藻类的相互作用及其对沉水植物的影响. 生态学杂志, **18**(3): 54-58.
Agami M, Waisel Y. 1985. Inter-relationships between *Najas marina* L. and three other species of aquatic macrophytes. *Hydrobiologia*, **126**: 169-173.
Barko JW, Adams MS, Clesceri NL. 1986. Environmental factors and their consideration in the management of submersed aquatic vegetation: A review. *Journal of Aquatic Plant Management*, **24**: 1-10.

Callaway RM, Aschehoug ET. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: A mechanism for exotic invasion. *Science*, **290**: 521-523.
Dye CW. 1995. Florida's urban lakes: Threatened treasures of the Sunshine state. *Lakeline*, **15**: 38-39.
Gopal B, Goel U. 1993. Competition and allelopathy in aquatic plant communities. *The Botanical Review*, **59**: 155-210.
Grace J. 1990. On the relationship between plant traits and competitive ability// Grace JB, Tilman D, eds. *Perspectives on Plant Competition*. San Diego: Academic Press: 51-66.
Haller WT, Sutton DL. 1975. Community structure and competition between *Hydrilla* and *Vallisneria*. *Hyacinth Control Journal*, **13**: 48-50.
Heil GW, Bruggink M. 1987. Competition for nutrients between *Calluna vulgaris* (L.) Hull and *Molina caerulea* (L.). Moench. *Oecologia*, **73**: 105-108.
Jones JJ, Sayer CD. 2003. Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate and plant loss in shallow lakes? *Ecology*, **84**: 2155-2167.
Jones JJ, Young JO, Eaton JW, *et al.* 2002. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton. *Journal of Ecology*, **90**: 12-24.
Jones JJ, Young JO, Haynes GM, *et al.* 1999. Do submerged aquatic plants influence their periphyton to enhance the growth and reproduction of invertebrate mutualists? *Oecologia*, **120**: 463-474.
Moen RA, Cohen Y. 1989. Growth and competition between *Potamogeton pectinatus* L. and *Myriophyllum exalbescens* Fern. In experimental ecosystems. *Aquatic Botany*, **33**: 257-270.
Morris EC. 1996. Effects of localized placement of nutrients on root competition in self-thinning populations. *Annals of Botany*, **78**: 353-364.
Pastor J, Aber JD, McClaugherty CA. 1984. Above ground production and N and P cycling along a nitrogen mineralization gradient on Blackhawk island Wisconsin. *Ecology*, **65**: 256-268.
Rybicki NB, Carter V. 1986. Effect of sediment depth and sediment type on the survival of *Vallisneria americana* Michx. grown from tubers. *Aquatic Botany*, **24**: 233-240.
Thomaz SM, Chambers PA, Pierini SA, *et al.* 2007. Effects of phosphorus and nitrogen amendments on the growth of *Egeria najas*. *Aquatic Botany*, **86**: 191-196.
Tilman D. 1984. Plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecology*, **65**: 1445-1453.
van Thai K, Wheeler GS, Center TD. 1999. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria americana* as influenced by soil fertility. *Aquatic Botany*, **62**: 225-233.
Xie Y, An S, Wu B. 2005. Resource allocation in the submerged plant *Vallisneria natans* related to sediment type, rather than water-column nutrients. *Freshwater Biology*, **50**: 391-402.

作者简介 李宽意,男,1971 年生,副研究员,博士。主要从事湖泊生态学研究。E-mail: kyli@niglas.ac.cn
责任编辑 王 伟