

李启升, 胡忠军, 李永吉, 等. 氮负荷升高对苦草(*Vallisneria natans*)和穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)生长的影响[J]. 农业环境科学学报, 2019, 38(7): 1589–1596.

LI Qi-sheng, HU Zhong-jun, LI Yong-ji, et al. Effects of elevated nitrogen loading on the growth of *Vallisneria natans* and *Myriophyllum spicatum*[J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2019, 38(7): 1589–1596.

氮负荷升高对苦草(*Vallisneria natans*)和穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)生长的影响

李启升^{1,2,3,4}, 胡忠军^{1,2,3}, 李永吉⁵, 何 虎⁴, 韩燕青⁴, 靳 辉⁴, 李宽意^{1,2,3,4,6*}

(1. 上海海洋大学水产科学国家级实验教学示范中心, 上海 201306; 2. 上海海洋大学农业部鱼类营养与环境生态研究中心, 上海 201306; 3. 上海海洋大学上海水产养殖工程技术研究中心, 上海 201306; 4. 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; 5. 岳阳市水产科学研究所, 湖南 岳阳 414001; 6. 中国科学院大学中丹学院, 北京 100049)

摘 要:为研究在浅水湖泊的外源污染源控制工作中控氮(N)的必要性,通过室外模拟实验,探究了N负荷升高对浅水湖泊沉水植物生长的影响。实验设置低N组(输入氮磷比为5:1)和高N组(输入氮磷比为100:1)两个N负荷水平,同时选择不同生长型的两种沉水植物——莲座型苦草(*Vallisneria natans*)和冠层型穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)作为实验对象。结果表明:N负荷升高对苦草生长产生了明显的抑制作用,表现为高N组苦草的相对生长率、生物量、根长、株数和叶片数等指标均显著低于低N组。与苦草不同,N负荷升高对穗花狐尾藻的胁迫作用不显著,两种N浓度下穗花狐尾藻的生物量、相对生长率、节间距、株高和株数均无明显差异。总体而言,N负荷升高显著降低了沉水植物的总生物量,实验结束时高N组沉水植物的总生物量($115.86 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)是低N组($321.98 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$)的36.0%。研究表明,N负荷升高会对沉水植物的生长产生胁迫,但是不同沉水植物对N负荷升高的响应具有种间差异。从湖泊管理和生态修复的角度,本研究支持外源N、P均需要控制的观点。

关键词:氮负荷;沉水植物;浅水湖泊;苦草;穗花狐尾藻

中图分类号:X52 **文献标志码:**A **文章编号:**1672-2043(2019)07-1589-08 **doi:**10.11654/jaes.2018-1599

Effects of elevated nitrogen loading on the growth of *Vallisneria natans* and *Myriophyllum spicatum*

LI Qi-sheng^{1,2,3,4}, HU Zhong-jun^{1,2,3}, LI Yong-ji⁵, HE Hu⁴, HAN Yan-qing⁴, JIN Hui⁴, LI Kuan-yi^{1,2,3,4,6*}

(1. National Demonstration Center for Experimental Fisheries Science Education, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 2. Centre for Research on Environmental Ecology and Fish Nutrition (CREEFN) of the Ministry of Agriculture, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 3. Shanghai Engineering Research Center of Aquaculture, Shanghai Ocean University, Shanghai 201306, China; 4. State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography and Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, China; 5. Yueyang Institute of Aquaculture, Yueyang 414001, China; 6. Sino-Danish College, University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: N and P are key factors that limit phytoplankton growth in freshwater lakes. Controlling external P loading is a widely recognized measure for lake restoration, but the necessity of limiting N inputs remains under debate. Here, we conducted a mesocosm experiment with a duration of 28 d to explore the effects of external N loading on the growth of submerged macrophytes with contrasting growth types of ro-

收稿日期:2018-12-17 录用日期:2019-02-27

作者简介:李启升(1994—),男,山东枣庄人,硕士研究生,从事湖泊生物与生态学研究。E-mail:liqisheng515@163.com

*通信作者:李宽意 E-mail:kyli@niglas.as.cn

基金项目:水体污染控制与治理科技重大专项(2017ZX07203-005);国家自然科学基金项目(31770509,41571086);中国科学院135部署项目(NIGLAS2018GH04);中国科学院科技服务网络计划重点项目(KFJ-STZ-ZDTP-038-3)

Project supported: The National Water Pollution Control and Treatment Science and Technology Major Project (2017ZX07203-005); The National Natural Science Foundation of China (31770509, 41571086); NIGLAS 135 Project (NIGLAS2018GH04); Science and Technology Service Network Initiative (KFJ-STZ-ZDTP-038-3)

sette (*Vallisneria natans*) and canopy (*Myriophyllum spicatum*). There were mixed plantings of both macrophytes (density ratio: 1:1) in each mesocosm. Our experiment design included one treatment with two levels of N inputs (high N group: N:P=100:1; low N group: N:P=5:1). The results showed that high N inputs greatly inhibited the growth of *V. natans*, which had a significantly lower relative growth rate, biomass, root length, and number of plants and leaves in the high N group compared with those in the low N group. However, there were no significant differences in the relative growth rate, biomass, internodal length, total height, and number of plants of *M. spicatum* between the two N loading treatments, thereby indicating that N loading did not have a significant effect on the growth of *M. spicatum*. Overall, the total biomass of the two submerged macrophytes in the high N group ($115.86 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$) was only 36.0% of that in the low N group ($321.98 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$), thereby indicating that high external N loading had a significant negative effect on submerged macrophytes. Our study suggested that high N inputs can greatly reduce submerged macrophytes in shallow lakes, but the effects are species-specific. From the perspective of lake management and restoration, our study supported the view that both N and P should be controlled.

Keywords: nitrogen loading; submerged macrophytes; shallow lake; *Vallisneria natans*; *Myriophyllum spicatum*

随着工农业生产的发展、化学肥料使用量的增加以及人类生活污水的直接排放,河流湖泊等地表水的氮(N)、磷(P)元素污染日益严重^[1],过量N、P的输入也被认为是湖泊富营养化的主要原因^[2-4]。控源截污是富营养湖泊能够实现生态修复的前提条件,大量研究表明削减外源P负荷是控源截污工作的重点^[5-6]。然而,对于控N(削减外源N输入)的必要性一直存在争议。部分学者认为控N会促进固氮蓝藻的生长,其固氮作用会弥补外源N输入的不足,使湖泊保持富营养状态^[7-9]。而其他学者则认为N限制同样广泛存在于湖泊生态系统中,藻类的固氮作用不足以抵消削减的外源N负荷,因此在控源截污工作中,N、P均需要控制^[10-13]。目前,在我国的污水处理中,P仍是主要的削减指标,尾水中的N浓度较高。例如,《城镇污水处理厂污染物排放标准》(GB 18918—2002)的一级A标准中TP达标排放浓度为 $0.5 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,而TN达到 $15 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 。高N负荷的尾水排放到湖泊后,可能会导致湖泊水体较高的N浓度以及N:P的失衡。

作为浅水湖泊的主要初级生产者之一,沉水植物在生态系统中扮演着重要的角色,对于维持湖泊“清水态”具有重要的作用。例如沉水植物可以通过化感作用和营养竞争抑制浮游植物生长^[14],能促进水体悬浮颗粒物沉降,同时抑制沉积物再悬浮^[15]。近年来,越来越多的证据表明水体中较高的N浓度是导致浅水湖泊沉水植物衰退的原因之一^[16-18]。其机理主要有两个方面:首先,高N浓度能够抑制某些沉水植物的生理活性^[19-20]。例如,Su等^[21]的模拟实验发现较高的氨氮浓度($>10 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$)使水蕴草(*Egeria densa*)叶片的氧化应激和光合作用受到抑制,植物生长受阻;其次,N浓度升高还能够促进浮游植物或植物表面附着藻类的生长,从而降低沉水植物的光照可得性。例如,章宗涉^[22]的研究发现,随着N等营养盐的持续输

入,水体中浮游植物迅速增长,水体透明度下降,沉水植物的生长率明显降低。

苦草(*Vallisneria natans*)和穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)是长江中下游流域常见的两种沉水植物,苦草为莲座型沉水植物(Rosette producer),叶基生,根系发达;而穗花狐尾藻为冠层型(Canopy producer),叶轮生^[23]。在自然水体中,二者在营养盐和光照中存在着较强的竞争关系^[24-26]。然而,在共存情况下,二者对水体N负荷升高的响应还未见报道。基于此,我们设计了一个室外模拟实验,通过同株数混栽两种沉水植物,探讨外源N负荷升高(输入N:P从5:1提高到100:1)对两种沉水植物生长的影响。

1 材料与方法

1.1 实验设置

本实验于2017年8月21日至9月18日在中国科学院太湖湖泊生态系统研究站的实验平台上进行,实验周期为28 d。预先在太湖梅梁湾打捞足量沉积物,经10目筛网过滤掉螺贝类后放入500 L的聚乙烯桶中,充分混匀后再分装到每个实验桶中,每桶沉积物厚度为10 cm。实验桶为80 L蓝色聚乙烯桶(高57 cm、顶部直径45 cm、底部直径36 cm)。实验用水同样采集自太湖梅梁湾,经 $64 \mu\text{m}$ 浮游生物网过滤掉浮游甲壳动物后,缓缓注入到每个实验桶中,保证每个实验桶内水面距桶顶部10 cm,因此,每个实验桶约含有57 L太湖水。实验用沉水植物提前半个月在太湖周边河道中采集,种植在有沉积物和湖水的塑料箱中培养。实验开始时,从塑料箱中挑选植株健康、长势良好、株高和生物量一致的苦草和穗花狐尾藻幼苗,采用同心圆的方式在每个聚乙烯桶内间隔种植,每个桶中两种植物各种植10株。苦草和穗花狐尾藻株高均是15 cm,每个桶中苦草初始的平均总湿质量为

20.30 g,平均密度为 $184.55 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$,穗花狐尾藻初始的平均总湿质量为17.47 g,平均密度为 $158.82 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。每个聚乙烯桶中初始沉水植物的总密度为 $343.37 \text{ g} \cdot \text{m}^{-2}$ 。静置5 d待水体澄清后开始实验,开始前测得桶内水体的初始总氮(TN)浓度为 $(3.41 \pm 0.38) \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,总磷(TP)浓度为 $(0.180 \pm 0.015) \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$,叶绿素 a (Chl- a)浓度为 $(169.6 \pm 30.2) \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$,主要藻类为铜绿微囊藻(*Microcystis aeruginosa*)(中国科学院太湖湖泊生态系统研究站监测数据)。

本实验为单因素实验,N浓度为唯一变量,设两个水平,每个水平设4个重复,共8个实验桶。其中低N组的N负荷设置为 $25 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$,高N组的N负荷设置为 $500 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$,两个实验组的P负荷与太湖日均P负荷相同,均为 $5 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ [27]。因此低N组和高N组的N:P负荷输入比分别为5:1和100:1,该比值在长江中下游湖泊的TN:TP范围内(何虎等,未发表数据)。按照实验设计调配好营养盐后(氮源为 KNO_3 ,磷源为 KH_2PO_4),每日早上8:00左右利用移液枪添加。实验期间不定期向桶内补充蒸馏水以保证水位恒定。

1.2 测定指标

实验期间,每7 d采集一次水样,采样时间为上午8:00—9:00。采样时,用柱状有机玻璃管(直径为10 cm,高度100 cm)采集混合水样,实验室内测定水体TN、TP、硝氮($\text{NO}_3\text{-N}$)、氨氮($\text{NH}_4\text{-N}$)、正磷酸盐($\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$)和Chl- a 浓度,测量方法依据《湖泊富营养化调查规范》[28]。

实验结束时(第28 d),小心采集各桶内所有的苦草和穗花狐尾藻植株。在实验场地内清洗干净,立即带回实验室用滤纸吸干植物表面的水分,随后测定两种植物的株数和湿质量,并计算生物量(湿质量/面积)和相对生长率(Relative growth rate, RGR)。相对生长率计算公式为:

$$\text{RGR} = \ln(W_f/W_i)/D$$

式中: W_i 和 W_f 分别为植物实验前和实验后的湿质量,g; D 为时间,d[29]。

此外,我们从每个桶中随机选取苦草和穗花狐尾藻各5株,测量苦草的叶片数、根长、匍匐茎长以及穗花狐尾藻的节间距、株高等一系列形态指标,最后以5株植物的平均值代表该实验桶内植物的形态数据。

营养盐数据用重复测量方差分析(rANOVA)进行比较,两种沉水植物的生长指标采用独立样本 T 检验进行比较。统计分析前利用Shapiro-Wilk检验

各组数据是否服从正态分布,如果数据不满足正态分布,则对数据进行lgX转换,如果转换后仍不满足正态分布,则进行非参数的Mann-Whitney U检验。所有统计分析均使用SPSS 19.0完成。

2 结果与分析

2.1 营养盐指标

N负荷升高显著提高了水体TN和 $\text{NO}_3\text{-N}$ 浓度(图1、表1)。实验结束时,高N组平均TN、 $\text{NH}_4\text{-N}$ 、 $\text{NO}_3\text{-N}$ 浓度分别是低N组的334%、102%和494%。

N负荷升高同样对水体TP浓度和TN:TP具有显著的影响,表现为高N组TP和TN:TP显著高于低N组(图1、表1)。实验结束时,高N组平均TP浓度和TN:TP是低N组的261%和136%。N负荷升高对水体 $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ 浓度的影响不显著(图1、表1)。

N负荷升高显著提高了水体Chl- a 浓度(图2、表1)。实验结束时,高N组的Chl- a 浓度是低N组的619%。

2.2 苦草指标

N负荷升高显著影响了苦草的生物量、相对增长率、叶片数、根长、匍匐茎长和株数(图3、表2、表3)。

表1 营养盐的重复测量方差分析

Table 1 Repeated measurement analysis of variance of nutrients

变量 Variables		F	df	P
TN	时间	18.132	4	<0.001
	N浓度	24.830	1	0.002
	交互	33.103	4	<0.001
$\text{NO}_3\text{-N}$	时间	4.063	1,114	0.083
	N浓度	8.312	1	0.028
	交互	3.218	1,114	0.117
$\text{NH}_4\text{-N}$	时间	35.503	4	<0.001
	N浓度	47.871	1	<0.001
	交互	9.393	4	<0.001
TP	时间	5.762	4	0.002
	N浓度	6.922	1	0.039
	交互	10.570	4	<0.001
$\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$	时间	3.782	4	0.016
	N浓度	0.008	1	0.934
	交互	1.522	4	0.228
N:P	时间	8.576	4	<0.001
	N浓度	9.529	1	0.021
	交互	2.813	4	0.048
Chl- a	时间	4.022	4	0.012
	N浓度	13.815	1	0.010
	交互	11.536	4	<0.001

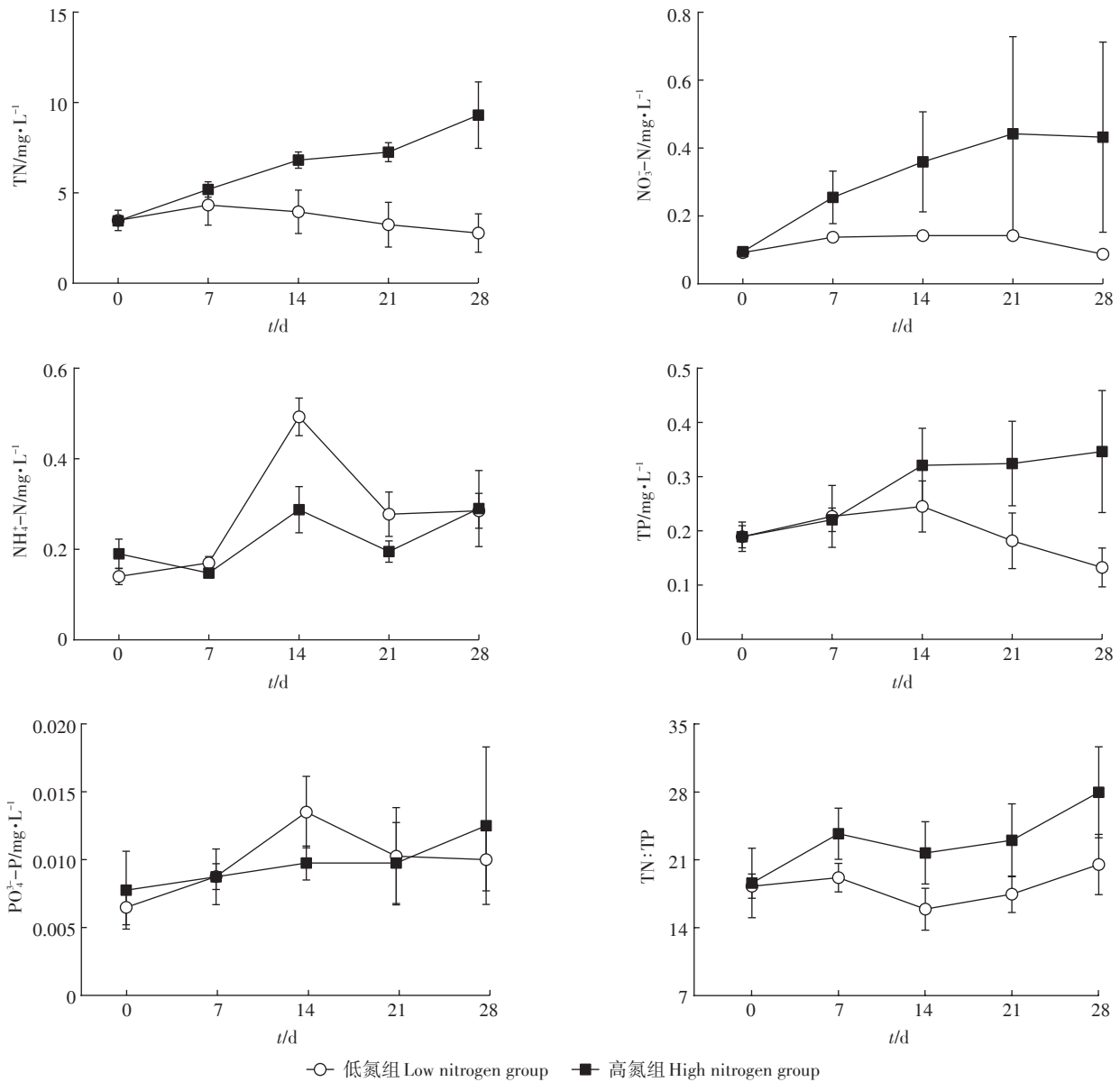


图1 低N组和高N组TN、NO₃-N、NH₄-N、TP、PO₄³⁻-P浓度和TN:TP的变化

Figure 1 Difference of total nitrogen(TN), nitrate nitrogen(NO₃-N), ammonia nitrogen(NH₄-N), total phosphorus(TP), orthophosphate (PO₄³⁻-P) content and the ratio of TN and TP between low nitrogen group and high nitrogen group

低N组苦草的生物量、叶片数、根长和株数分别是高N组的2.35、2.07、1.62倍和2.55倍,低N组苦草的相对生长率(8.28 mg·g⁻¹·d⁻¹)显著高于高N组(-23.27 mg·g⁻¹·d⁻¹),低N组苦草的匍匐茎长(4.64 cm)同样显著高于高N组(无匍匐茎)($P<0.05$)。

2.3 狐尾藻指标

N负荷升高对穗花狐尾藻的生物量、相对生长率、节间距、株高和株数的影响均不显著(图4、表2)。

2.4 总生物量

N负荷升高显著影响了两种沉水植物的总生物量(图5、表2)。低N组沉水植物的总生物量(321.98 g·m⁻²)是高N组(115.86 g·m⁻²)的2.78倍。

3 讨论

本研究通过室外模拟实验,探讨混栽条件下两种沉水植物(苦草和穗花狐尾藻)对N负荷升高的响应。

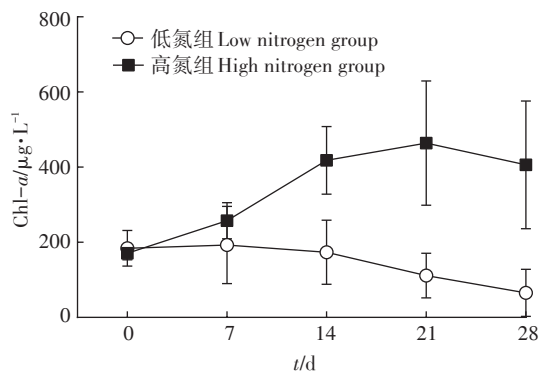


图2 低N组和高N组水体Chl-a含量的变化

Figure 2 Differences of Chl-a content in water between low nitrogen group and high nitrogen group

结果表明在28 d的实验时间内,较高的N负荷对苦草生长产生了明显胁迫作用(图3),但是对穗花狐尾藻生长没有明显的影响(图4)。

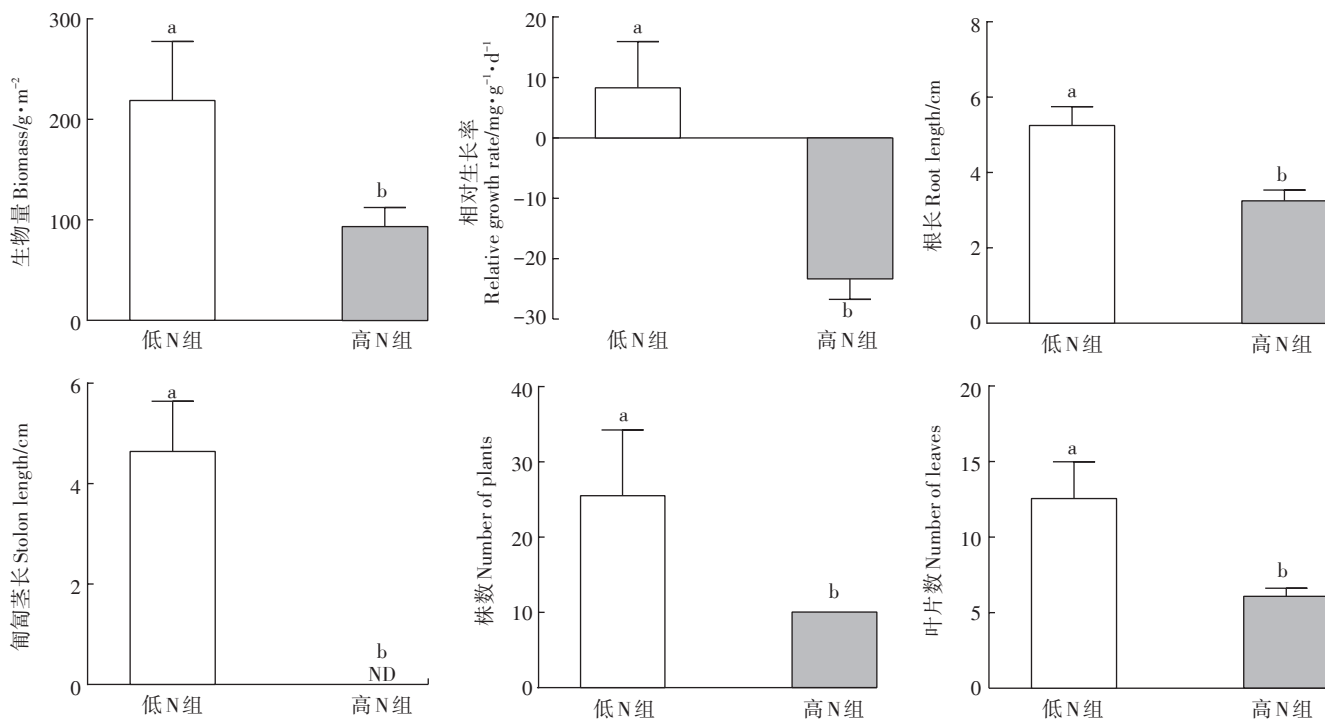
以往的研究表明,较高的N浓度能够从生理上直接抑制苦草的生长^[30]。例如,Cao等^[31]的围隔实验发现,苦草根状茎中游离氨基酸浓度随着水体 NH_4^+-N 浓度的增加而逐渐上升,同时可溶性糖浓度降低,导致繁殖能力下降。潘琦等^[32]发现随着 NO_3^--N 浓度

表2 低N组和高N组的两种沉水植物生长和形态指标的独立样本T检验分析结果

Table 2 Independent sample T-test results of growth and morphological indicators of two submerged macrophytes in low-nitrogen group and high-nitrogen groups

指标 Indicators	t	df	P
苦草生物量	4.072	3.613	0.019
苦草相对增长率	4.698	6	0.003
苦草叶片数	5.196	6	0.002
穗花狐尾藻生物量	1.711	6	0.002
穗花狐尾藻相对增长率	1.561	6	0.169
穗花狐尾藻节间距	0.235	6	0.822
穗花狐尾藻株高	0.649	6	0.540
穗花狐尾藻株数	0.547	6	0.604
总生物量	2.764	3.345	0.062

在一定程度上增加,苦草的超氧化物歧化酶、丙二醛活性会升高,但是当 NO_3^--N 浓度继续升高到 $40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,苦草的抗氧化酶系统反而会受损,导致生长受阻。在本实验中,高N组的TN和 NO_3^--N 浓度均远高于低N组,较高的N浓度可能对苦草产生了生理上的抑制作用。另外,N负荷升高也可能通过刺激浮游植物生长,从而间接抑制苦草的生长^[33]。Yu等^[34]的原位



ND表示无数据,不同小写字母表示处理间差异显著($P < 0.05$)。下同
ND indicate no dates. The different lowercase letters indicate significant differences among treatments ($P < 0.05$). The same below

图3 两个处理组苦草的生物量、相对增长率、根长、匍匐茎长、株数和叶片数的变化

Figure 3 Differences of biomass, relative growth rate, root length, stolon length, number of plants and number of leaves of *V. natans* between both treatments

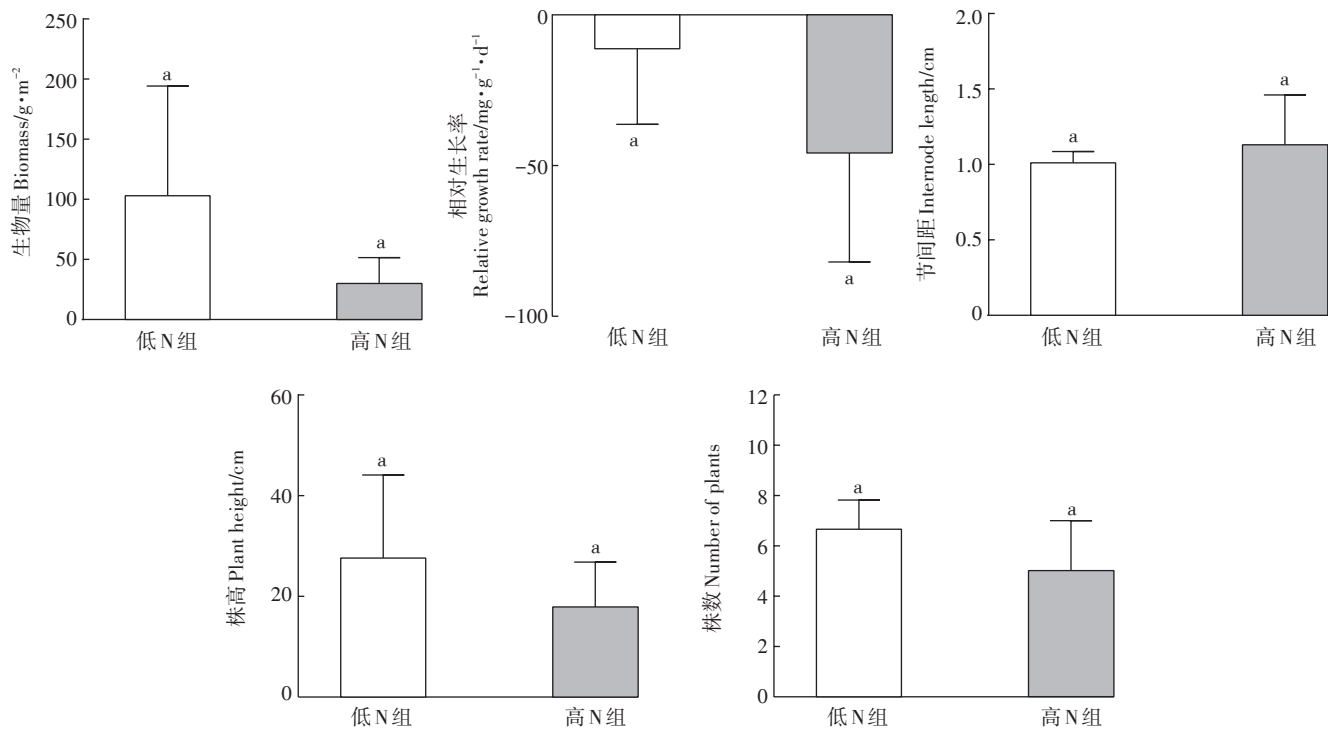


图4 两个处理组穗花狐尾藻的生物量、相对生长率、节间距、株高和株数的变化

Figure 4 Differences of biomass ,relative growth rate ,internode length ,plant height and number of plants of *Myriophyllum spicatum* between both treatments

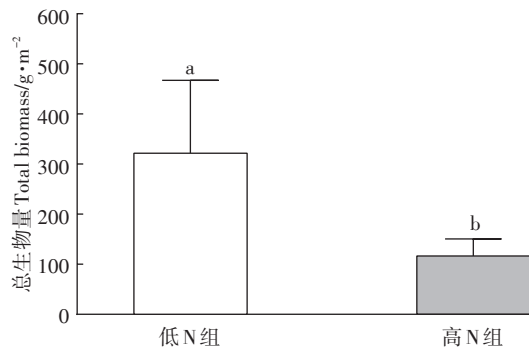


图5 两个处理组沉水植物总生物量的变化

Figure 5 Difference of total biomass of submerged macrophytes between both treatments

实验发现,随着水体 TN 浓度的上升,浮游植物 Chl-*a* 浓度也升高,同时水体光照下降,苦草的生物量、叶长和根长明显降低。Kang 等^[35]的模拟实验发现水体 Chl-*a* 浓度超过 109 μg·L⁻¹时,苦草的可溶性蛋白降低,丙二醛含量升高。黎慧娟等^[33]发现浮游植物可以通过产生化感物质来抑制苦草叶绿素的合成或分解其叶绿素从而抑制其生长。在本实验中,水体 Chl-*a* 浓度随着 N 负荷升高而明显上升,实验结束时高 N 组平均 Chl-*a* 浓度达到了 400 μg·L⁻¹,浮游植物对苦草较强的遮光和化感效应也可能抑制了高 N 组苦草的

表3 低 N 组和高 N 组苦草根长、匍匐茎长和株数的 Mann-Whitney U 检验结果

Table 3 Mann-Whitney U test results of root length ,stem length and number of plants in low nitrogen group and high nitrogen groups

指标 Indicators	Mann-Whitney U	Wilcoxon	Z	P
根长	0.000	10.000	-2.397	0.170
匍匐茎长	0.000	10.000	-2.460	0.014
株数	0.000	10.000	-2.460	0.014

生长。值得注意的是,本研究中高 N 组的 TP 浓度同样显著高于低 N 组(图 1、表 1),这可能是富营养水体中 N 负荷升高引发了生态系统的一个负反馈过程。即:高 N 负荷抑制了沉水植物的生长,沉水植物的衰退反之又促进沉积物中 P 的释放,水体 P 浓度增加又进一步促进浮游植物的生长以及沉积物 P 的释放。He 等^[36]的模拟实验同样发现高浓度 N 输入促进了沉积物的 P 释放,从而提高了水体 TP 浓度。

本研究中,高 N 组苦草的根长显著低于低 N 组,且未长出匍匐茎及分枝,同时苦草叶片数也明显少于低 N 组(图 3)。这表明 N 浓度升高对苦草地上和地下部分的生长均具有不利的影响,同时限制了苦草的繁殖以及种群扩张能力,这和 Yu 等^[34]的原位实验结果

较为相似。类似地,张雪等^[37]的模拟实验也发现随着水体N负荷升高(从0~160 mg·m⁻²·d⁻¹),刺苦草(*V. spinulosa*)根长明显下降,无性系分株呈下降趋势。

本研究中,两个处理组穗花狐尾藻的各项生长和形态指标均无显著差异(表2),表明N负荷升高对穗花狐尾藻的影响不显著。以往的研究表明,穗花狐尾藻对N具有较高的耐受性。例如,王爱丽等^[38]的研究发现当水体NH₄⁺-N浓度超过3.5 mg·L⁻¹时,NH₄⁺-N对穗花狐尾藻具有明显的毒害作用,表现为体内Chl-*a*和可溶性蛋白含量下降,脯氨酸含量上升。本研究中,高N组的平均NH₄⁺-N浓度为0.29 mg·L⁻¹,该浓度可能不足以对穗花狐尾藻产生生理上的抑制。此外,低N组中苦草对穗花狐尾藻的竞争作用也可能抑制了穗花狐尾藻种群的发展,从而导致高N组和低N组之间穗花狐尾藻的差异不显著。类似地,闵奋力等^[25]的模拟实验发现穗花狐尾藻与苦草共培养时,分枝数明显减少。从沉水植物总生物量看,由于苦草生物量的降低,高N组沉水植物的总生物量明显低于低N组(图5、表2),同时N浓度升高还明显促进了浮游植物生长(图2、表1),表明N负荷升高加速了生态系统的草-藻转换。

在湖泊的控源截污工作中,控P的必要性已经得到了广泛认可,但对于控N仍存在较大争议^[5-13]。本研究结果表明N浓度升高会抑制沉水植物的生长,进而加快湖泊富营养化的进程。因此,从湖泊管理和生态修复工作角度,本研究支持N和P均需要控制的观点。

4 结论

(1)N负荷升高对沉水植物的影响具有种间差异,较高的N浓度对苦草生长产生了明显的胁迫作用,苦草的各项生长指标均显著降低。但是N负荷升高对穗花狐尾藻的生长影响不显著,表明穗花狐尾藻对于高N浓度具有较高的耐受能力。

(2)N负荷升高显著降低了沉水植物的总生物量,同时增加了水体Chl-*a*浓度,表明N负荷升高可能会有利于生态系统从草型清水态向藻型浊水态转化。从湖泊管理和生态修复的角度而言,本研究支持N和P均需要控制的观点。

参考文献:

[1] 吴雅丽,许海,杨桂军,等.太湖水体氮素污染状况研究进展[J].湖泊科学,2014,26(1):19-28.

- WU Ya-li, XU Hai, YANG Gui-jun, et al. Progress in nitrogen pollution research in Lake Taihu[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2014, 26(1): 19-28.
- [2] Vitousek P M, Aber J D, Howarth R W, et al. Human alteration of the global nitrogen cycle: Sources and consequences[J]. *Ecological Applications*, 1997, 7(3): 737-750.
- [3] Smith V H, Schindler D W. Eutrophication science: Where do we go from here?[J]. *Trends in Ecology & Evolution*, 2009, 24(4): 201-207.
- [4] Baulch H M. Asking the right questions about nutrient control in aquatic ecosystems[J]. *Environmental Science & Technology*, 2013, 47(3): 1188-1189.
- [5] Schindler D W. Eutrophication and recovery in experimental lakes: Implications for lake management[J]. *Science*, 1974, 184(4139): 897-899.
- [6] María A, González S, Jeppesen E, et al. Does high nitrogen loading prevent clear-water conditions in shallow lakes at moderately high phosphorus concentrations?[J]. *Freshwater Biology*, 2005, 50(1): 27-41.
- [7] Schindler D W, Hecky R E, Findlay D L, et al. Eutrophication of lakes cannot be Controlled by reducing nitrogen input: Results of a 37-year whole-ecosystem experiment[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2008, 105(32): 11254-11258.
- [8] Wang H, Wang H. Mitigation of lake eutrophication: Loosen nitrogen control and focus on phosphorus abatement[J]. *Progress in Natural Science: Materials International*, 2009, 19(10): 1445-1451.
- [9] Welch E. Should nitrogen be reduced to manage eutrophication if it is growth limiting? Evidence from Moses Lake[J]. *Lake & Reservoir Management*, 2009, 25(4): 401-409.
- [10] Elser J J, Bracken M E, Cleland E E, et al. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems[J]. *Ecology Letters*, 2007, 10(12): 1135-1142.
- [11] Conley D J, Likens G E. Ecology controlling eutrophication: Nitrogen and phosphorus[J]. *Science*, 2009, 323(5917): 1014-1015.
- [12] Scott J T, McCarthy M J. Nitrogen fixation may not balance the nitrogen pool in lakes over timescales relevant to eutrophication management[J]. *Limnology & Oceanography*, 2010, 55(3): 1265-1270.
- [13] Paerl H W, Xu H, McCarthy M J, et al. Controlling harmful cyanobacterial blooms in a hyper-eutrophic lake (Lake Taihu, China): The need for a dual nutrient (N&P) management strategy[J]. *Water Research*, 2011, 45(5): 1973-1983.
- [14] Hilt S, Gross E M. Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow lakes?[J]. *Basic & Applied Ecology*, 2008, 9(4): 422-432.
- [15] Moss B. Engineering and biological approaches to the restoration from eutrophication of shallow lakes in which aquatic plant communities are important components[J]. *Hydrobiologia*, 1990, 200/201(1): 367-377.
- [16] Jeppesen E, Meerhoff M, Jacobsen B A, et al. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate[J]. *Hydrobiologia*, 2007, 581: 269-

- 285.
- [17] Moss B. The Broads: The People's Wetland[M]. London: Harper Collins Publishers, 2001.
- [18] Moss B, Jeppesen E, Søndergaard M, et al. Nitrogen, macrophytes, shallow lakes and nutrient limitation: Resolution of a current controversy?[J]. *Hydrobiologia*, 2013, 710: 3–21.
- [19] Cao T, Ni L, Xie P, et al. Acute biochemical responses of a submersed macrophyte, *Potamogeton crispus* L. to high ammonium in an aquarium experiment[J]. *Journal of Freshwater Ecology*, 2004, 19(2): 279–284.
- [20] Nimptsch J, Pflugmacher S. Ammonia triggers the promotion of oxidative stress in the aquatic macrophyte *Myriophyllum matogrossense*[J]. *Chemosphere*, 2007, 66(4): 708–714.
- [21] Su S, Zhou Y, Qin J G, et al. Physiological responses of *Egeria densa* to high ammonium concentration and nitrogen deficiency[J]. *Chemosphere*, 2012, 86(5): 538–545.
- [22] 章宗涉. 水生高等植物-浮游植物关系和湖泊营养状态[J]. 湖泊科学, 1998, 10(4): 83–86.
- ZHANG Zong-she. Macrophyte-phytoplankton relationship and lake trophic status[J]. *Journal of Lake Sciences*, 1998, 10(4): 83–86.
- [23] 高 汾, 张毅敏, 杨 飞, 等. 水位抬升对4种沉水植物生长及光合特性的影响[J]. 生态与农村环境学报, 2017, 33(4): 341–348.
- GAO Fen, ZHANG Yi-min, YANG Fei, et al. Growth and photosynthetic fluorescence characteristics responses of four submersed macrophytes to rising water level[J]. *Journal of Ecology and Rural Environment*, 2017, 33(4): 341–348.
- [24] 段德龙, 于金金, 杨 静, 等. 伊乐藻与狐尾藻、苦草和金鱼藻的竞争研究[J]. 河南农业科学, 2011, 40(8): 149–152.
- DUAN De-long, YU Jin-jin, YANG Jing, et al. Research on competition of *Elodea nuttallii* with *Myriophyllum verticillatum*, *Vallisneria natans* and *Ceratophyllum demersum*[J]. *Journal of Henan Agricultural Sciences*, 2011, 40(8): 149–152.
- [25] 闵奋力, 左进城, 刘碧云, 等. 穗状狐尾藻与不同生长期苦草种间竞争研究[J]. 植物科学学报, 2016, 34(1): 47–55.
- MIN Fen-li, ZUO Jin-cheng, LIU Bi-yun, et al. Competition between *Myriophyllum spicatum* L. and *Vallisneria natans* (Lour) Hara at different growth stages[J]. *Plant Science Journal*, 2016, 34(1): 47–55.
- [26] 李启升, 李永吉, 韩燕青, 等. 水深对沉水植物苦草(*Vallisneria natans*)和穗状狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)生长的影响[J]. 湖泊科学, 2019, 31(4).
- LI Qi-sheng, LI Yong-ji, HAN Yan-qing, et al. Effects of water depth on growth of submerged macrophytes *Vallisneria natans* and *Myriophyllum spicatum*[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2019, 31(4).
- [27] Gu J, He H, Jin H, et al. Synergistic negative effects of small-sized benthivorous fish and nitrogen loading on the growth of submerged macrophytes—Relevance for shallow lake restoration[J]. *Science of the Total Environment*, 2018(610/611): 1572–1580.
- [28] 金相灿, 屠清瑛. 湖泊富营养化调查规范[M]. 二版. 北京: 中国环境科学出版社, 1990.
- JIN Xiang-can, TU Qing-ying. Lake eutrophication investigation specification[M]. 2nd Edition. Beijing: China Environmental Science Press, 1990.
- [29] Li K Y, Liu Z W, Gu B H. Compensatory growth of a submerged macrophyte (*Vallisneria spiralis*) in response to partial leaf removal: effects of sediment nutrient levels[J]. *Aquatic Ecology*, 2010, 44(4): 701–707.
- [30] 文明章, 李宽意, 王传海. 水体的营养水平对苦草(*Vallisneria atans*)生长的影响[J]. 环境科学研究, 2008, 21(1): 74–77.
- WEN Ming-zhang, LI Kuan-yi, WANG Chuan-hai. Effects of nutrient level on growth of *Vallisneria atans* in water[J]. *Research of Environmental Sciences*, 2008, 21(1): 74–77.
- [31] Cao T, Xie P, Ni L Y, et al. The role of NH_4^+ toxicity in the decline of the submersed macrophyte *Vallisneria natans* in lakes of the Yangtze River basin, China[J]. *Marine and Freshwater Research*, 2007, 58(6): 581–587.
- [32] 潘 琦, 邹国燕, 宋祥甫. 硝氮胁迫对不同沉水植物生理生长的影响[J]. 上海环境科学, 2010, 29(1): 16–20.
- PAN Qi, ZOU Guo-yan, SONG Xiang-fu. Effects of nitrate-nitrogen stress on the growth and physiological indices of two submerged macrophytes[J]. *Shanghai Environmental Sciences*, 2010, 29(1): 16–20.
- [33] 黎慧娟, 倪乐意. 浮游绿藻对沉水植物苦草生长的抑制作用[J]. 湖泊科学, 2007, 19(2): 111–117.
- LI Hui-juan, NI Le-yi. The effects of chlorophyta on the growth of submersed macrophyte *Vallisneria natans*: A laboratory experiment [J]. *Journal of Lake Sciences*, 2007, 19(2): 111–117.
- [34] Yu Q, Wang H Z, Li Y, et al. Effects of high nitrogen concentrations on the growth of submersed macrophytes at moderate phosphorus concentrations[J]. *Water Research*, 2015, 83: 385–395.
- [35] Kang C X, Takahiro K, Hao A M, et al. Oxidative stress responses of submerged macrophyte *Vallisneria asiatica* to different concentrations of cyanobacteria[J]. *Chinese Journal of Oceanology & Limnology*, 2015, 33(2): 364–371.
- [36] He H, Kang Y, Liu Z. Nitrogen inputs enhance phytoplankton growth during sediment resuspension events: A mesocosm study[J]. *Hydrobiologia*, 2015, 744(1): 297–305.
- [37] 张 雪, 郑建伟, 周茂飞, 等. 外源氮磷负荷比增加对刺苦草(*Vallisneria spinulosa*)生长的影响[J]. 湖泊科学, 2017, 29(4): 880–886.
- ZHANG Xue, ZHENG Jian-wei, ZHOU Mao-fei, et al. Effect of increasing nitrogen/phosphorus ratio in loading on the growth of *Vallisneria spinulosa*[J]. *Journal of Lake Sciences*, 2017, 29(4): 880–886.
- [38] 王爱丽, 孙 旭, 陈乾坤, 等. 污水处理厂尾水中氨氮对穗状狐尾藻生长的影响[J]. 生态学杂志, 2015, 34(5): 1367–1372.
- WANG Ai-li, SUN Xu, CHEN Qian-kun, et al. Effect of ammonia in the tailwater from wastewater treatment plant on the growth of *Myriophyllum spicatum*[J]. *Chinese Journal of Ecology*, 2015, 34(5): 1367–1372.