

沉水植物附植生物群落生态学研究进展*

纪海婷¹, 谢冬^{1**}, 周恒杰¹, 冷欣¹, 郭璇², 安树青^{1***}

(1: 南京大学生命科学学院, 南京 210093)

(2: 苏州高新区虎丘区林业站, 苏州 215011)

摘要: 在高等水生植物表面经常附着生长着藻类、真菌和细菌等, 这些有机群体组成附植生物群落, 在大中型浅水湖泊中普遍存在。附植生物群落具有特定的物种组成和空间结构, 并随季节推移和沉水植物生长表现出一定的动态变化特征。附植生物群落与宿主植物及周围水体环境联系密切, 不仅能够表征水体营养盐、光照、温度等环境因子特征, 与沉水植物、食草动物、浮游植物等水生生物类群也存在不同的相互作用。水生生态系统中, 附植生物群落参与水体营养物质转化, 在草-藻型湖泊生态系统的相互转化过程中起重要作用; 其较高的初级生产力作为水生动物重要的食物来源, 增加了食物网的多样性; 同时, 附植生物群落因其独特的生理生态特征正逐渐被应用于水质净化和水环境质量监测。本文在综述近年来附植生物群落研究进展的基础上, 分析了附植生物群落的组成结构和动态变化特征, 阐述了附植生物群落在水生生态系统中的功能, 可为湖泊富营养化治理, 尤其是沉水植被的生态修复和管理提供科学依据。

关键词: 附植生物群落; 群落生态学; 沉水植物; 附生藻类; 营养物质转化

Advances in ecological research on epiphytic community of submerged macrophytes

Ji Haiting¹, XIE Dong¹, ZHOU Hengjie¹, LENG Xin¹, GUO Xuan² & AN Shuqing¹

(1: *School of Life Sciences, Nanjing University, Nanjing 210093, P. R. China*)

(2: *Huqiu District in Suzhou High-tech Zone Forestry Station, Suzhou 215011, P. R. China*)

Abstract: Epiphytic community is a complex structure consisting of organisms such as algae, bacteria and fungi, and covers the surface of aquatic macrophytes in most shallow lakes. It has a unique composition and spatial structure, exhibiting significant dynamic characteristics in accordance with different seasons and the growth of submerged plants. Epiphytic community is closely related to the host plants and surrounding water environment, reflecting various habitat factors such as nutrient, light and temperature. It also has different interactions with submerged macrophytes, grazers, phytoplankton and other aquatic organisms. Epiphytic community participates in the material transformation of water ecological system, and plays a vital role in the shift between macrophyte-dominated and algal-dominated lake ecosystems. Its relatively high primary productivity makes itself to be an important food source for aquatic animals, which results in diverse food webs. Based on previous studies, this article analyzed the species composition and dynamic characteristics of epiphytic community. It can be concluded that epiphytic community is an important component for aquatic ecosystems, and further studies on epiphytic community can provide scientific basis for the restoration of submerged macrophytes in management of eutrophic lakes.

Keywords: Epiphytic community; community ecology; submerged macrophyte; epiphytic algae; material transformation

水生生态系统中, 浸没于水中的各种介质表面常生长着以藻类为主的有机体, 这些有机体统称为附生生物, 许多研究也称之为附着生物、着生生物或周丛生物, 常用“periphyton”一词表示^[1-4]。附生植物 (epiphytes) 即附着在其他生物体表面的植物^[4], 通常指附生藻类 (periphytic algae), 作为水生附生群落的主要组

* 国家自然科学基金项目 (31100393)、国家重点基础研究发展计划“973”项目 (2008CB418201)、中欧合作项目 (S2012GR0149) 和江苏省自然科学基金项目 (BK2011577) 联合资助。2012-03-09 收稿; 2012-09-24 收修改稿。

纪海婷, 女, 1989 年生, 硕士研究生; E-mail: nandahaiting@163.com.

** 并列第一作者; 谢冬, 男, 1982 年生, 博士; E-mail: xiedong0123@gmail.com.

*** 通信作者; E-mail: anshq@nju.edu.cn.

扮演着重要角色^[3]. 以水生植物作为附着介质的附生生物称为附植生物(epiphyton)或植物体附着生物(epiphytic periphyton), 常见于大中型浅水湖泊的大型沉水植物叶片表面, 另外滨海生态系统中的海草床也存在此类叶附生现象^[5]. 在自然界中, 这些附着生活在植物叶片表面的有机体包含了极其复杂的组成成分, 除了微生物群落(藻类、细菌、真菌、原生动物、轮虫、甲壳动物等), 还包括衰老和死亡的细胞以及一些无机颗粒(主要是碳酸钙)^[6-7], 因此许多学者常将它们作为一个整体来研究, 称为沉水植物附植生物群落(epiphytic community)或生物膜(biofilm). 附植生物群落以藻类为主, 因而相关调查研究也多以附生藻类为主体, 这些藻类生长在水生植物表面, 是一类能自给营养的微小植物群落, 有时也被称为附植藻类^[3]或植物表面附着藻(epiphytic algae)^[8].

附植生物群落附着在大型沉水植物的叶片表面, 组成了沉水植物-附植生物复合体(macrophyte-epiphyte complex)^[9], 或称沉水植物系统(submerged macrophyte system)^[8]. 沉水植物可以为其上的附植生物群落提供充足的着生面积、固定的生存基质以及可利用的营养物质^[10]. 有研究表明超过80%的滨岸水生植物表面都有附生藻类覆盖^[7], 这些藻类充分吸收利用宿主植物分泌的可溶性有机物质进行生长^[11]. 附植生物群落的组成结构受水体中光照、营养盐等因素的影响, 在一定程度上反映了水体的非生物因子特征, 同时能够间接表征宿主沉水植物的生理特性及牧食作用等生物因素^[12]. 附植生物群落直接从周围水体中吸收营养, 大量聚集在植物叶片表面形成了特定的界面层, 阻碍宿主植物的光照获取、气体扩散和营养物质吸收, 进而影响植物的光合作用, 长期而持续的覆盖将导致沉水植被的衰退甚至消失^[12-14]. 另外, 附生藻类通过营养物质转化、代谢产物释放等过程引起水环境变化, 某些附生藻甚至会产生藻毒素, 威胁水生生物^[15]. 附植生物群落作为浅水湖泊的关键组分^[10], 在水生生态系统中扮演了重要的角色, 不仅对食物网复杂性的形成及维持、营养物质转化和能量流动具有重要意义^[12, 16], 在水环境质量评估中也具有良好的指示作用^[17].

近年来, 国内外学者对附植生物群落进行了大量的调查研究, 国外关于附植生物群落的研究开展较早, 主要涉及不同气候条件(温带、亚热带及变化气候)下, 不同生态系统类型(湖泊、滨海湿地、沼泽湿地、冰川河流), 不同状态的河流(静水、激流)以及不同营养结构的湖泊中附植生物群落的研究^[18-19]. 研究的主要内容有附植生物群落的组成结构及变化特点, 环境理化条件及生物控制对附生藻类的影响^[20-21], 附植生物群落和沉水植物的相互作用^[22], 附生藻类在湖泊富营养化及水体澄清态维持中扮演的角色、变化过程和作用机理等^[23]. 国内关于附植生物群落的研究, 最早可追溯到沈韞芬在1963年对武汉东湖周丛原生动物的调查^[24], 此后的几十年中涌现了全国范围的周丛动物调查研究工作^[25-27], 重点在于附植生物群落种类组成鉴定及数量特征分析^[13, 28], 随后的研究开始关注群落空间结构、与周围水体环境尤其是其他水生生物群落关系, 研究较多的是水体营养盐^[16, 29]、沉水植物^[14]、牧食作用^[12]等对附植生物群落的影响及作用机理. 为了更好地认识湖泊生态系统中的叶附生现象, 深入开展附植生物群落的研究工作, 本文综述了国内外有关附植生物群落的研究进展, 在概述群落结构(物种组成和空间结构)特征的基础上, 分析了群落的动态变化及在水生生态系统中的功能, 探讨了附植生物群落的关键制约因子; 旨在为湖泊富营养化治理, 尤其是沉水植被的生态修复和管理提供科学依据.

1 附植生物群落的结构

1.1 群落的组成结构

物种组成是决定群落性质的最重要因素, 也是鉴别不同群落类型的基本特征^[30-31]. 内陆水体中的附生藻类以硅藻、绿藻和蓝藻为主^[4]. 对淀山湖附生藻类群落的调查研究显示, 其物种组成以硅藻门和绿藻门为主, 其次是蓝藻门, 此外还有裸藻门、金藻门和隐藻门, 包括37属39种藻类^[28]. 在太湖的草型、藻型及过渡型湖泊中, 附生藻类均以绿藻门最多, 硅藻门和蓝藻门次之, 黄藻门相对较少, 各采样点的优势种主要集中在硅藻门^[32]. 可见, 不同地区湖泊中附生藻类群落的种类组成基本相似, 而不同水生生态系统及不同种水生植物表面附生藻类群落的种类组成却有各自的特点. 研究发现, 珠江广州河段附生藻类群落的种类组成与国内其他河流和湖泊相比具有一定差别, 以丝状绿藻占据绝对优势, 表现出我国南方热带亚热带河流附生藻类群落的种类组成特点^[17]. 而苏胜齐等^[13]对菹草(*Potamogeton crispus* L.)表面附生藻类群落结构的分析显示其物种组成更加复杂, 包括硅藻门、绿藻门、蓝藻门、裸藻门、黄藻门和隐藻门的种类, 共50属68种, 常

见优势种以硅藻门和绿藻门的种类为主,硅藻门在平均着生密度和平均生物量上都占绝对优势。

附植生物群落结构复杂、生境丰富,包含了多种多样的生物类群。由于技术条件的限制,湖泊中附植生物群落的研究还不全面,已报道的主要是附生藻类物种组成的一系列调查工作,此类研究仅简单描述了组成群落的基本门类,还需要对群落的具体组分及优势成分进行深入分析,尤其是附生动物群落组成结构及生物监测的相关调查研究;另外,附植生物群落生物多样性的定量研究、群落区系组成统计分析也比较缺乏,将是未来关注和研究的重点。

1.2 群落的空间结构

在营养状态显著不同的湖泊中附植生物群落的组成结构有很大差异,有研究发现贫富营养湖泊中附生藻类的物种组成显著不同^[33],且随着营养盐水平的升高,附生藻类的物种数呈减少趋势而种群密度呈增大趋势^[32]。可见,附生藻类的群落组成及数量特征随水体营养盐变化明显,形成了特定的空间分布格局。另外,富营养和贫营养湖泊中的附生藻类群落不仅组成结构有所差异,外部形态结构也显著不同^[4];富营养湖泊通常有相对厚但松散附着、不稳定的附植生物群落;而贫营养湖泊的附植生物群落则相对紧凑而且稳定^[20]。

由于藻类习性差别和水柱光照变化,不同水体深度附生藻类的分布存在明显差异,形成了一定的垂直分布格局^[13]。研究发现,无论是在河流的下游还是上游,水体中下层附生藻类叶绿素 a 含量都比表层高^[34],这说明在低光照下藻类的垂直生产力和生物量积累更大。顾詠洁等^[35]的调查发现苏州河附植生物群落在结构上具有特定的分布格局,上游以自养性藻类为主,中、下游以异养性动物为主。冯佳等^[36]还分析了汾河流域不同海拔处附植生物群落的生长状况,结果显示海拔变化对群落的组成结构和生长影响不明显。然而,这些研究多以河流附植生物群落为主,湖泊附植生物群落的空间分布格局尤其是垂直结构的研究相对较少。

2 附植生物群落的动态

许多研究表明,随着季节推移附植生物群落在种类数量^[17,32,35]、生物量^[8,37]、密度^[28]及生产力等方面均表现出一定的动态变化特征。这些变化与季节性的营养盐供应、光照条件、洪水以及牧食等因素有关^[4,38]。一般认为:冬季附生藻类种类数最低且变化较大,每个种的细胞数在全年中也最低;初夏和秋季附生藻类的种类和数量均较高;夏季附生藻类的种类和数量均达到最高^[17,39]。这是由于冬季水温较低,附生藻类群落结构简单,种类数明显减少;夏季温度高,适宜的环境条件利于附生藻类的大量生长^[17],可见季节推移引起水体温度变化,进而导致附生藻类群落组成及结构产生差异。而太湖附生藻类的种类和数量春季或秋季最多、冬季最少,这表明附生藻类的群落组成除了受水温影响,还可能还与水体中浮游藻类的分布情况相关^[32]。另外,很多研究还发现,沉水植物叶附生藻类的生物量和密度均是春、秋季高于夏季^[8,28,37],这可能是由于与夏季相比,春、秋季条件适宜、营养盐容易获得且牧食压力较小,利于维持较高的现存量。在一些浅水湖泊中,附植生物群落的优势种也会随季节发生变化:在春季,硅藻是优势种;到了夏季,蓝藻或绿藻成为优势种^[9]。

另外,对菹草表面附植生物群落动态变化的研究发现,附生藻类的密度和生物量在菹草不同生长时期表现为:衰亡期 > 幼苗期 > 成熟期 > 生长期,并且不同叶龄沉水植物上附生藻类的群集时间也有长短之差。这可能因为年老叶片处于衰败阶段,通过自溶作用分泌出大量溶解性有机物,促进附生藻类生长^[13]。James等^[40]的研究结果显示,生长较慢的沉水植物上附生藻类的生长速率快、密度大,而附生藻类的大量覆盖又会进一步抑制沉水植物的生长,使得生长慢的沉水植物最终被生长较快的沉水植物取代。可见,沉水植物的生长阶段显著影响着附植生物群落的发展和生物量积累;同时,附植生物群落的生长速度和沉水植物叶片的更新速度也有直接关系,但沉水植物叶附生藻类群落动态变化及稳态的维持可能还受其他因素影响,其具体机制有待深入探究。

3 附植生物群落的功能

附植生物群落在水生生态系统中占有独特的生态位,发挥着关键作用。附生藻类较高的初级生产力可以为多种水生动物提供食物来源^[41],能够通过各种途径(如改变水流、水体理化条件、自身吸收和反硝化等)对水体营养盐循环产生影响^[1],在草-藻型湖泊转变过程中扮演重要角色^[2,42]。同时,附生藻类还能够敏

感地响应水环境状况的变化,常作为水生生态系统的理想指示物种^[17,43].

3.1 营养物质转化

在自然条件下,营养盐和光照是附植生物群落生长的主要限制因子,附生藻类的营养盐全部或者主要来源于水柱($\geq 95\%$)^[2,29],在合适的光照条件下,一旦营养盐水平升高,其产量就会迅速增加^[4].附植生物群落不仅自身吸收营养盐,还可以通过改变水动力学和水体理化性质等参与营养物质转化^[2].已有研究表明,附生藻类可通过光合作用和固氮作用改变水体与沉积物之间的物质交换通量,提高湖泊对外源营养盐负荷的承载能力^[44].宋玉芝等^[45]探究了附植生物群落对富营养化水体中氮磷去除效果,发现附植生物群落能够显著去除水体中的氮,在水体磷浓度较高时对磷也有一定的去除作用. Dodds^[1]的研究也发现附生藻类能够有效地去除水体中的磷.而在一个受氮限制的清水性草型湖泊中,附植生物群落仍可达到很高的生物量,研究认为这可能归功于其较高的氮循环效率^[46].这些研究结果均表明,附植生物群落在水体营养物质循环中发挥着重要作用,因此利用自然水体中形成的附植生物群落,并结合水体营养特点去除富营养化湖泊中的氮、磷是可行的^[45].同时,附生藻类可以通过对营养盐的直接吸收、竞争等抑制沉水植物和浮游藻类的生长,许多研究表明附植生物群落的生物量与沉水植物的生长速率呈显著负相关关系^[12,47],附植生物群落影响沉水植物的生长和分布,甚至可能是造成其退化的关键^[48].秦伯强等^[16]综述了草-藻型湖泊生态系统转变过程中营养盐对附植生物群落及附生藻类-沉水植物相互作用的影响,认为附植生物群落是导致草-藻型湖泊转变的关键因子.

3.2 在食物网中的作用

附生藻类常与周丛动物、细菌及有机碎屑共同组成水草表面的覆盖物,是水生食物网的重要环节,在水生生态系统的营养盐循环和能量流动中发挥重要作用^[14].在整个水体的初级生产力中,附生藻类提供的生产力比较高,陈重军等^[49]的调查发现在高等水生植物生长茂盛的沿岸区,附植生物群落的初级生产力占总初级生产力的40%~50%.由于特有的水体理化条件,附生藻类常成为一些浅水湖泊的优势种类,其种类数量占整个藻类种数的90%,生物量远远超过浮游植物^[10].同时,沉水植物-附植生物复合体还为底栖生物提供了重要的摄食和栖息场地,附生藻类不仅是高等食草动物的主要食物源,还能够为枝角类、挠足类、螺类等低等动物提供食物,并影响这些动物的生长、发育和繁殖,为维持水生生态系统的多样性提供了有力的保障^[50].附植生物群落组成结构复杂、成分更新速度快,能够为牧食者提供丰富全面的营养元素,对太湖椭圆萝卜螺(*Radix swinhoi*)食物来源的分析发现附生藻类是其主要的食物组分^[51].有研究还发现,一些食草动物仅通过摄食浮游藻类无法满足其全部的能量需求,常选择附生藻类作为重要的补充食源^[50].另外,附生藻类还可以通过被摄食消化或者宿主植物衰亡腐烂进入碎屑途径,参与生态系统的物质循环和能量流动^[8].这些过程使附植生物群落各有机组分的功能角色更加多样化,显著增加水生食物网的复杂性和多样性,提高了整个水生生态系统的稳定性.

3.3 水质指示作用

附植生物群落物种丰富、空间分布紧密,具有快速的群落重建能力,对生态特征变化具有独特的敏感性,可以反映水体的富营养化程度^[52].在水生生态系统中,附生藻类位于食物链的低端且分布范围广,能够快速敏感地响应水环境氮、磷等营养盐的变化^[53];其次,在相同的水环境中附生藻类的组成结构变化不大,而在不同营养条件下附生藻类的种类组成和数量分布有显著差异^[17,28],这种特征可作为水体不同营养水平检测的生物指标之一,并开始应用于一些浅水湖泊.附生藻类生长周期短、较易形成生物群落,常作为水环境监测的理想生物,其物种组成、密度以及生物多样性等群落特征作为重要的生物指标,已被广泛用于海洋、河流、湖泊等水体的生物监测^[43,54-55].例如,在河流的水质评价中常通过分析附生硅藻的种类组成及与水质变化之间的关系来评估水环境的质量^[56-57].对附植生物群落的基础研究表明,附生藻类对水体污染物具有很高的敏感性,可以作为污染水体监测的指示种^[32].同时,有研究表明附植生物群落还可以监测水体的重金属含量^[21]、评估泥炭地酸度^[58].

4 附植生物群落的关键制约因子

一般认为,附植生物群落可分为两种类型:一种是“紧密附着型”,即使在密闭容器中摇晃时也不易脱

落;另一种是“松散附着型”,以浮游形式暂时停留在植物叶片上,一旦受到扰动,很容易脱落并返回浮游状态,因此也被称为“暂时性浮游植物”^[4].有研究认为附生藻类来源于浮游藻类,在稳定的水体环境中,浮游藻类落在植物叶片上慢慢变成附着状态^[2].事实上,除了水体营养盐、光照、温度等非生物因子能够影响附植生物群落的组成结构及动态变化,沉水植物、牧食动物及浮游植物等生物因子也影响或制约着附植生物群落,在某些情况下甚至成为关键的制约因子^[9].

4.1 沉水植物对群落的影响

在自然条件下,附植生物群落和宿主沉水植物之间存在着既共生又竞争的相互关系,大型沉水植物能够为附生藻类提供附着表面,其自身的生理特征(叶片形态、叶片释放物及叶片更新速率)对附植生物群落的组成结构有着显著的影响^[40,59].由文辉^[28]的研究发现不同沉水植物上附生藻类的密度和生物量大小顺序为:黑藻(*Hydrilla verticillata* L.) > 金鱼藻(*Ceratophyllum demersum* L.) > 菹草 > 苦草(*Vallisneria spiralis* L.) > 马来眼子菜(*Potamogeton malaianus* M.),即小叶型沉水植物上附生藻类的密度和生物量高于大叶型沉水植物,并且叶片细微裂开的沉水植物比叶片形态简单的具有更大的附生藻类生物量,原因可能是面积小且形状结构复杂的植物叶片具有较高的比表面积,能够为附植生物群落提供有利的附着和生长环境.另外,还有研究认为水生植物叶片的生长速度显著影响附生藻类的生物量积累,在几种入侵水生植物中叶片更新最慢的加拿大伊乐藻(*Elodea canadensis*)上附生藻类的生长速率和密度最大^[40].附生藻类群落的组成结构在一定程度上反映了微生境的复杂性,Reet等^[60]的调查结果表明,狐尾藻属、眼子菜属等密集生长并且具有精细小分枝的沉水植物上附生藻类物种丰富度最高.Magdalen等^[37]也发现一个淡水湖泊中沉水植物叶附生藻类物种最丰富的是水剑叶(*Stratiotes aloides* L.)和光叶眼子菜(*Potamogeton lucens* L.),原因是这两种沉水植物叶片能够为附植生物群落提供更复杂的生长环境,利于维持附植生物群落较高的生物多样性.

4.2 牧食作用对群落的影响

不同文献报道的牧食作用对附植生物群落的影响不同,大部分研究认为草食生物的摄食使得附生藻类的生物量减少、种类组成发生变化^[12,61],但是也研究表明牧食作用不影响甚至增加附生藻类的生物量^[62].Brönmark^[7]发现腹足类的捕食者可以通过直接捕食或引起腹足类栖息地取代来调节附植生物群落的密度,进而改变附生藻类的种类组成和生物量.螺类等底栖无脊椎动物对附生藻类的摄食会降低群落的生物量,但附生藻类的单位叶绿素含量和碳氮比却随之增加,这将在一定程度上弥补牧食作用所造成的生物量损失^[63-64].另外,螺类的牧食还会改变附生藻类的物种组成,相比其他种类,蓝藻等含有毒素的藻类更容易存活^[65-66].这说明由于牧食者、食物类型和相对多度的不同,加上时空和研究尺度的差别,牧食作用对附植生物群落可能会产生不同的影响.

5 总结和展望

由藻类、细菌、真菌等有机群体及一些无机颗粒构成的附植生物群落,普遍存在于热带、亚热带及温带大型淡水湖泊中,它们附着在沉水植物的叶片表面,在微生境尺度下表现出较高的生物多样性,每一单独叶片都可构成一个完整的附植群落.附植生物群落与其宿主叶片、牧食者、浮游植物乃至整个水体生态系统之间存在着不同程度的相互作用^[2].目前,国内有关附植生物群落的研究已经从群落组成结构调查转向生境因子综合分析并取得了显著的研究成果,尤其是附植生物群落-沉水植物相互关系及牧食作用对附植生物群落的影响.例如,我国学者开展的大量有关附植生物群落的调查研究,阐明了淀山湖和太湖附生藻类群落的物种组成、数量特征和时空分布格局^[13,28,32].除了水体光照、温度、营养盐等理化因子外,沉水植物的生长速率和叶片形态以及无脊椎动物的牧食作用也会影响附植生物群落的组成结构和动态变化.水生生态系统中,附植生物群落不仅是许多水生动物重要的食物来源,在营养物质转化过程中也发挥着重要作用.另外,附植生物群落因其独特的生理生态特征,对环境因子尤其是水质变化敏感,常成为评价水质污染程度及污水净化过程的指示生物,广泛地应用于水质监测和水体环境分析.

与浮游植物相比,湖泊学家对附植生物群落的关注远远不够,一个主要原因是附植生物群落取样困难^[4].自然条件下大型水生植物与附植生物群落分布不均衡,且附生藻类难以从植物叶片上剥离,因此附植生物群落的采集方法还未形成统一标准.为了简化和方便取样,许多研究选择在植物之间悬挂玻璃片,或者

放置介质(如砖块、干净的石头、聚乙烯薄膜、PFU块)等采样方法^[7,17],这样很容易将附生生物与介质分离,有利于附植生物的收集,却难以界定其与宿主植物之间的关系,且大大低估了附植生物群落的生产力^[67].近年来更多的研究者开始采用剧烈震荡法^[9]或软毛刷刷取法^[8]采集附植生物群落,此类采样方法也易低估附植生物群落的物种数和生物量,且可能会对群落结构产生一定的干扰.另外,由于在水下环境中进行原位观测受实验条件限制,目前有关附植生物群落的研究以室内模拟性实验研究为主,结合中型生态系统及围隔实验研究^[21].室内的研究性实验集中在探讨不同因素(水体营养盐^[29,40]、光照^[20]、沉水植物的化感作用^[23,68]、无脊椎动物的牧食作用^[63-64,69]等)对附植生物群落的影响,但容易受室内实验条件(藻种选择、培养条件等)所限,且仅以某一种或几种附生藻类为研究对象,在组成结构上与自然界中的附生藻类群落可能存在一定差别.因此需要寻求采样技术和研究方法上的突破,减小由于采样引起的实验误差,建立接近真实条件的实验体系,更好地进行附植生物群落的各项研究.

沉水植物叶附生现象非常普遍,针对附植生物群落的各项研究应当受到更多关注.国内外已有的研究主要集中在群落物种组成和空间结构的调查分析上,较少涉及群落结构与功能关系、动态变化与稳态维持等方面.附植生物群落包含了藻类、细菌、真菌、原生动物、轮虫、甲壳动物等微型生物群体,各组分之间关系复杂,而目前针对附植生物群落的许多研究常常以附生藻类为主,其他生物类群及群落整体结构和功能之间的关系还有待深入探讨.任何群落都会经历产生、发展、稳定和衰亡的过程,附植生物群落的动态变化、多样性与稳定性维持等研究方向需要更多的关注.群落生态学研究的重点是群落与环境的相互关系,附植生物群落与宿主植物及周围水体之间存在不同程度的相互作用,环境因子尤其是生物因子对群落结构和功能的影响极为复杂,已有的研究仅仅是对某一种或几种因素的单因素分析,还处于定性描述阶段,附植生物群落与周围水体环境以及其他水生生物群落如何相互作用的研究并不成熟,对沉水植物化感抑藻作用、无脊椎动物牧食作用等具体过程及机理的研究甚至存在分歧,这些将是附植生物群落的重要研究方向.另外,关于附植生物群落的区系特征、优势成分分析及种间关系的研究成果鲜见,群落在生态系统中的具体角色和功能需要更深入全面的探究,可见在不同尺度上进行附植生物群落的相关研究十分必要.

致谢:文章修改过程中得到徐德琳、刘华的指导和帮助,在此表示诚挚的谢意.

6 参考文献

- [1] Dodds WK. The role of periphyton in phosphorus retention in shallow freshwater aquatic systems. *Journal of Phycology*, 2003, **39**(5): 840-849.
- [2] Poulickova A, Hasler P, Lysakova M *et al.* The ecology of freshwater epipellic algae: an update. *Phycologia*, 2008, **47**(5): 437-450.
- [3] 念 宇, 韩耀宗, 杨再福. 不同基质上着生生物群落生态学特性比较研究. *环境科技*, 2009, **2**(5): 14-17.
- [4] 卡尔夫(Jacob Kalf)著. 古滨河, 刘正文, 李宽意等译. 湖沼学: 内陆水生态系统. 北京: 高等教育出版社, 2011: 443-445.
- [5] 张景平, 黄小平. 海草与其附生藻类之间的相互作用. *生态学杂志*, 2008, **27**(10): 1785-1790.
- [6] Allanson BR. The fine structure of the periphyton of *Chara* sp. and *Potamogeton natans* from Wytham Pond, Oxford, and its significance to the macrophyte-periphyton metabolic model of R. G. Wetzel and H. L. Allen. *Freshwater Biology*, 1973, **3**(6): 535-542.
- [7] Brönmark C. Interactions between epiphytes, macrophytes and freshwater snails: a review. *Journal of Molluscan Studies*, 1989, **55**(2): 299-311.
- [8] Jaschinski SD, Brepohl C. The trophic importance of epiphytic algae in a freshwater macrophyte system (*Potamogeton perfoliatus* L.): stable isotope and fatty acid analyses. *Aquatic Sciences*, 2010, **73**(1): 91-101.
- [9] Nöges T, Luup H, Feldmann T. Primary production of aquatic macrophytes and their epiphytes in two shallow lakes (Peipsi and Võrtsjärv) in Estonia. *Aquatic Ecology*, 2009, **44**(1): 83-92.
- [10] 姚 洁, 刘正文. 罗非鱼对附着藻类和浮游植物影响的初步研究. *生态科学*, 2010, **29**(2): 147-151.
- [11] Ács É, Kiss KT. Investigation of periphytic algae in the Danube at Göd (1669 river km, Hungary). *Arch Hydrobiologia*, 1991, **62**: 47-67.
- [12] 刘玉超. 罗非鱼-附着藻-沉水植物相互关系研究进展. *生态环境学报*, 2010, **19**(10): 2511-2514.

- [13] 苏胜齐, 沈鑫绿, 姚维志. 菹草着生藻类的群落结构与数量特征初步研究. 西南农业大学学报, 2002, **24**(3): 255-258.
- [14] 宋玉芝, 秦伯强, 高 光. 附着生物对太湖沉水植物影响的初步研究. 应用生态学报, 2007, **18**(4): 928-932.
- [15] Zakaria AM, Abdulrahman MA. Microcystin production in epiphytic cyanobacteria on submerged macrophytes. *Toxicon*, 2010, **55**(7): 1346-1352.
- [16] 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, 2006, **36**(3): 283-288.
- [17] 王朝晖, 胡 韧, 谷阳光等. 珠江广州河段着生藻类的群落结构及其与水质的关系. 环境科学学报, 2009, **29**(7): 1510-1516.
- [18] Gottlieb AD, Richards JH, Gaiser EE. Comparative study of periphyton community structure in long and short-hydroperiod Everglades marshes. *Hydrobiologia*, 2006, **569**(1): 195-207.
- [19] Uehlinger U, Robinson CT, Heiber M *et al.* The physico-chemical habitat template for periphyton in alpine glacial streams under a changing climate. *Hydrobiologia*, 2009, **657**(1): 107-121.
- [20] Raeder U, Ruzicka J, Goos C. Characterization of the light attenuation by periphyton in lakes of different trophic state. *Limnologia-Ecology and Management of Inland Waters*, 2010, **40**(1): 40-46.
- [21] Vanderstukken M, Mazzeo N, Colen WV *et al.* Biological control of phytoplankton by the subtropical submerged macrophytes *Egeria densa* and *Potamogeton illinoensis*; a mesocosm study. *Freshwater Biology*, 2011, **56**(9): 1837-1849.
- [22] Erhard D, Gross EM. Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. *Aquatic Botany*, 2006, **85**(3): 203-211.
- [23] Hilt S, Gross EM. Can allelopathically active submerged macrophytes stabilise clear-water states in shallow lakes? *Basic and Applied Ecology*, 2008, **9**(4): 422-432.
- [24] 沈韞芬. 武汉东湖周从原生动物生态. 水生生物学集刊, 1980, **7**(1): 19-40.
- [25] 魏崇德. 杭州西湖周从原生动物的初步调查. 生态学杂志, 1987, **6**(3): 27-29.
- [26] 杨柳燕, 徐家铸. 南京玄武湖周从动物数量和生物量的季节变化. 湖泊科学, 1993, **5**(3): 253-260.
- [27] 由文辉. 淀山湖周从生物群落的初步研究. 水生生物学报, 1997, **21**(2): 114-122.
- [28] 由文辉. 淀山湖着生藻类群落结构与数量特征. 环境科学, 1999, **20**(5): 59-62.
- [29] 宋玉芝, 秦伯强, 高 光. 氮及氮磷比对附着藻类及浮游藻类的影响. 湖泊科学, 2007, **19**(2): 125-130.
- [30] 李 博. 生态学. 北京: 高等教育出版社, 2007: 117-118.
- [31] 李振基, 陈圣宾. 群落生态学. 北京: 气象出版社, 2011: 2-3.
- [32] 袁信芳, 施华宏, 王晓蓉. 太湖着生藻类的时空分布特征. 农业环境科学学报, 2006, **25**(4): 1035-1040.
- [33] Haydee P, Alicia V, Guillermo T. Periphyton on artificial substrata from three lakes of different trophic status at Hope Bay (Antarctica). *Polar Biol*, 2002, **25**: 169-179.
- [34] Roufa JM, Phang SM, Ambak MA. Depth distribution and ecological preferences of periphytic algae in Kenyir Lake, the largest tropical reservoir of Malaysia. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology*, 2010, **28**(4): 856-867.
- [35] 顾詠洁, 王秀芝, 廖祖荷. 利用着生生物群落动态变化监测水质的研究. 华东师范大学学报: 自然科学版, 2005, (4): 87-94.
- [36] 冯 佳, 谢树莲. 汾河源头周从藻类植物群落结构特征. 生态科学, 2007, **26**(5): 408-414.
- [37] Magdalena T, Barbara PS, Agata ZW. Epiphytic algae on *Stratiotes aloides* L., *Potamogeton lucens* L., *Ceratophyllum demersum* L. and *Chara* spp. in a macrophyte-dominated lake. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 2008, **37**(2): 51-53.
- [38] O'Reilly CM. Seasonal dynamics of periphyton in a large tropical lake. *Hydrobiologia*, 2006, **553**(1): 293-301.
- [39] Mohamed ZA, Al Shehri AM. Differential responses of epiphytic and planktonic toxic cyanobacteria to allelopathic substances of the submerged macrophyte *Stratiotes aloides*. *International Review of Hydrobiology*, 2010, **95**(3): 224-234.
- [40] James CJ, Eaton JW, Hardwick K. Responses of three invasive aquatic macrophytes to nutrient enrichment do not explain their observed field displacements. *Aquatic Botany*, 2006, **84**(4): 347-353.
- [41] Rodusky AJ, Steinman AD, East TL *et al.* Periphyton nutrients limitation and other potential growth controlling factors in Lake Okeechobee. *Hydrobiologia*, 2001, **448**(1/2/3): 27-39.
- [42] Schneider SC, Lindström EA. The periphyton index of trophic status PIT: a new eutrophication metric based on non-diatom

- maceous benthic algae in Nordic rivers. *Hydrobiologia*, 2011, **665**: 143-155.
- [43] Roman AD, Ekelund NGA. The use of epiphyton and epilithon data as a base for calculating ecological indices in monitoring of eutrophication in lakes in central Sweden. *The Science of the Total Environment*, 2000, **248**(1): 63-70.
- [44] Woodruff SI, House WA, Callow ME *et al.* The effects of biofilms on chemical processes in surficial sediments. *Freshwater Biology*, 1999, **41**(1): 73-89.
- [45] 宋玉芝, 秦伯强, 高 光. 附着生物对富营养化水体氮磷的去除效果. 长江流域资源与环境, 2009, **18**(2): 180-184.
- [46] Sánchez ML, Pizarro H, Tell G *et al.* Relative importance of periphyton and phytoplankton in turbid and clear vegetated shallow lakes from the Pampa Plain (Argentina): a comparative experimental study. *Hydrobiologia*, 2010, **646**(1): 271-280.
- [47] 宋玉芝, 秦伯强, 高 光等. 附着生物对沉水植物伊乐藻生长的研究. 生态环境, 2007, **16**(6): 1643-1647.
- [48] Liboriussen L, Jeppesen E. Temporal dynamics in epipellic, pelagic and epiphytic algal production in a clear and a turbid shallow lake. *Freshwater Biology*, 2003, **48**(3): 418-431.
- [49] 陈重军, 韩志英, 朱荫涓等. 周丛藻类及其在水质净化中的应用. 应用生态学报, 2009, **20**(11): 2820-2826.
- [50] Dempster PW, Beveridge MCM, Baid DJ. Herbivory in tilapia *Oreochromis niloticus*: a comparison of feeding rates on phytoplankton and periphyton. *Journal of Fish Biology*, 1993, **43**(3): 385-392.
- [51] 李宽意, 刘正文, 李传红等. 太湖椭圆萝卜螺的食物来源分析. 湖泊科学, 2008, **20**(3): 339-343.
- [52] Stevenson RJ. How currents on different sides of substrates in streams affect mechanisms of benthic algal accumulation. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologia*, 1984, **69**(2): 241-262.
- [53] Steven TR, Stevenson RJ. Response of periphytic algae to gradients in nitrogen and phosphorus in streamside mesocosms. *Hydrobiologia*, 2006, **561**(1): 131-147.
- [54] Baffico GD. Variations in the periphytic community structure and dynamics of Lake Nahuel Huapi (Patagonia, Argentina). *Hydrobiologia*, 2001, **455**: 79-85.
- [55] Nayar S, Goh BPL, Chou LM. Settlement of marine periphytic algae in a tropical estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2005, **64**(23): 241-248.
- [56] Round FE. Diatoms in river water-monitoring studies. *Journal of Applied Phycology*, 1991, **3**: 129-145.
- [57] Winter JG, Duthie HC. Stream epilithic, epipellic and epiphytic diatoms; habitat fidelity and use in Biomonitoring. *Aquatic Ecology*, 2000, **34**: 345-353.
- [58] Greenwood JL, Lowe RL. The effects of pH on a periphyton community in an acidic wetland, USA. *Hydrobiologia*, 2006, **561**: 71-82.
- [59] Roberts E, Kroker J, Körner S *et al.* The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes. *Hydrobiologia*, 2003, **506/507/508/509**: 525-530.
- [60] Reet L, Markku R. The composition and density of epiphyton on some macrophyte species in the partly meromictic Lake Verevi. *Hydrobiologia*, 2005, **547**: 137-150.
- [61] Cattaneo A. Grazing on epiphytes. *Limnol & Oceanogr*, 1983, **28**(1): 124-132.
- [62] Steinman AD. Effects of grazers on freshwater benthic algae. In: Stevenson RJ, Bothwell ML, Lowe RL eds. Algal ecology, freshwater benthic ecosystem. San Diego: Acad Press, 1996: 341-373.
- [63] Elwood JW, Nelson DJ. Periphyton production and grazing rates in a stream measured with a ³²P material balance method. *Oikos*, 1972, **23**(3): 295-303.
- [64] Hunter RD. Effects of grazing on the quantity and quality of freshwater Aufwuchs. *Hydrobiologia*, 1980, **69**: 251-259.
- [65] Porter KG. The plant-animal interface in freshwater ecosystems. *American Scientist*, 1977, **65**(2): 159-170.
- [66] Gregory SV. Plant-herbivore interactions in stream systems. In: Barnes JR, Minshall GW eds. Stream ecology, application and testing of general ecological theory. New York: Plenum Press, 1983: 221-223.
- [67] Loeb SL. An *in situ* method for measuring the primary productivity and standing crop of the epilithic periphyton community in lentic systems. *Limnol & Oceanogr*, 1981, **26**(2): 394-399.
- [68] Hiltneekorner S. Allelopathic inhibition of epiphytes by submerged macrophytes. *Aquatic Botany*, 2006, **85**(3): 252-256.
- [69] 由文辉. 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, 1999, **18**(3): 54-58.