

DOI: 10.11913/PSJ.2095-0837.2017.50741

王秋林, 支永威, 江红生, 操瑜, 李伟. 不同初始螺类密度对沉水植物刺苦草 *Vallisneria spinulosa* Yan 及其附着藻类的影响 [J]. 植物科学学报, 2017, 35(5): 741~749Wang QL, Zhi YW, Jiang HS, Cao Y, Li W. Effects of different initial snail densities on submersed macrophyte *Vallisneria spinulosa* Yan and its epiphyton [J]. Plant Science Journal, 2017, 35(5): 741~749

不同初始螺类密度对沉水植物刺苦草 *Vallisneria spinulosa* Yan 及其附着藻类的影响

王秋林¹, 支永威^{2,3,5}, 江红生^{2,3}, 操瑜^{2,3*}, 李伟⁴

(1. 江西省科学院, 南昌 330096; 2. 中国科学院水生植物与流域生态重点实验室, 武汉 430074; 3. 中国科学院武汉植物园水生植物生物学实验室, 武汉 430074; 4. 中国科学院武汉植物园湿地演化与生态恢复湖北省重点实验室, 武汉 430074; 5. 中国科学院大学, 北京 100049)

摘要: 大型水生植物及其附着藻类是浅水湖泊中的重要初级生产者。淡水螺类作为重要的初级消费者, 其密度对沉水植物及其附着藻类的影响存在争议。本研究设置 4 种初始螺类密度(0 、 40 、 80 、 $240 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$), 研究淡水螺类(椭圆萝卜螺 *Radix swinhoei* H. Adams)对刺苦草(*Vallisneria spinulosa* Yan)及其附着藻类的直接牧食作用和螺类种群的变化。结果显示, 在添加螺处理中, 刺苦草和人工基质表面附着藻类的生物量显著降低, 同时沉水植物的生长显著增加, 在较高初始密度螺类处理中刺苦草产生更多的分株。到实验结束时, 螺类的死亡率较高, 但 3 个有螺处理间螺类鲜重无显著差异, 而高初始密度螺类条件下的最终密度仍较高, 同时个体重量(均重)也较小。在中富营养条件下淡水螺类可以直接牧食沉水植物叶片, 但对植物生长的抑制作用不显著, 有可能是因为沉水植物并不能作为唯一的食物来源维持螺类种群, 同时螺类的种群结构受到水体营养水平等因素的制约。

关键词: 沉水植物; 淡水螺类; 密度; 刺苦草; 附着藻类; 周丛藻类

中图分类号: Q945

文献标识码: A

文章编号: 2095-0837(2017)05-0741-09

Effects of different initial snail densities on submersed macrophyte *Vallisneria spinulosa* Yan and its epiphyton

Wang Qiu-Lin¹, Zhi Yong-Wei^{2,3,5}, Jiang Hong-Sheng^{2,3}, Cao Yu^{2,3*}, Li Wei⁴

(1. Jiangxi Academy of Sciences, Nanchang 330096, China; 2. Key Laboratory of Aquatic Botany and Watershed Ecology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 3. Laboratory of Aquatic Plant Biology, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan 430074, China; 4. Hubei Key Laboratory of Wetland Evolution & Ecological Restoration, Wuhan Botanical Garden, Chinese Academy of Sciences, Wuhan, 430074; 5. University of Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, China)

Abstract: Macrophytes and their epiphyton are the main primary producers in shallow lakes. Freshwater snails are the main primary consumers in freshwater ecosystems, but it is still debatable whether snail densities are an important factor that determine the growth of macrophytes and their epiphyton. We established four snail densities (0 , 40 , 80 , and $240 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$) to investigate the grazing impact of snails (*Radix swinhoei* H. Adams) on the submerged macrophyte *Vallisneria spinulosa* Yan and its epiphyton, and determine the

收稿日期: 2017-04-10, 退修日期: 2017-06-02。

基金项目: 江西省科学院博士引进项目(2014-YYB-25); 国家自然科学基金项目(31500296)。

This work was supported by grants from the Ph. D. Introduction Project of Jiangxi Academy of Sciences (2014-YYB-25) and the National Natural Science Foundation of China (31500296).

作者简介: 王秋林(1980-), 男, 博士, 从事湿地生态学研究(E-mail: qlwangjxas@163. com)。

* 通讯作者(Author for correspondence. E-mail: caoyu@wbgcas. cn)。

dynamics of the snail populations from the interaction. Results indicated that *R. swinhoei* strongly reduced the biomass of the epiphyton, but promoted the biomass of the macrophytes, and at the highest initial snail density even induced higher ramet number of macrophytes. The direct grazing effects of snails on macrophytes were observed but were not significant at the moderate eutrophic level, probably because submerged macrophytes alone could not support the high densities of snails. The size structure of the snail population could quickly respond to nutrient levels of the water-bodies and food resources in the environment.

Key words: Submerged macrophyte; Freshwater snails; Density; *Vallisneria spinulosa* Yan; Epiphyton; Periphyton

在浅水贫营养湖泊生态系统中, 大型水生植物及其附着藻类是重要的初级生产者^[1-5]。在北温带湖泊中仅有少量沉水植物(< 4%)进入牧食食物链^[6], 但在我国湖泊中沉水植物是草鱼和罗非鱼等草食性鱼类的主要饵料^[7,8]。小龙虾(*Orconectes rusticus*)等杂食性无脊椎动物也可直接牧食沉水植物及其附着藻类, 显著降低植物的生物量^[9,10]。淡水螺类作为初级消费者, 在浅水生态系统中起着重要的作用^[11]。例如: 入侵种福寿螺(*Pomacea* spp.)会大量牧食水生植物, 显著减少其生物量和分布范围^[12]。在长江中下游湖泊中, 有关小型螺类牧食是否会影响沉水植物还鲜有报道。在受控实验中, 螺类(*Lymnaea* spp.)可刮食沉水植物表面的附着藻类, 从而减少附着藻类对水草叶片的遮光效应, 有利于沉水植物生长^[4,13], 但亦有报道认为萝卜螺(*Radix* spp.)直接牧食沉水植物叶片并抑制植物生长^[14, 15]。前人的研究表明, 萝卜螺是否以沉水植物或其附着藻类为主要食源, 并直接或间接影响植物的生长, 还需要更进一步的研究。

淡水螺类多数种类可进行自体繁殖, 且在受控实验中具有较高的繁殖潜力^[16]。因此, 当食物丰度等发生变化时, 螺类的种群结构可迅速响应, 但前人^[4, 13-15]的研究中未对螺类的种群动态进行研究。本实验设置 4 种初始螺类密度, 通过研究螺类牧食对沉水植物及其附着藻类的影响以及螺类种群密度的动态变化, 以期为螺类-附着藻类-沉水植物复合体的研究提供新的方向。

1 材料与方法

1.1 材料及采样方法

本实验在中国科学院武汉植物园水生植物资

源圃进行, 从 6 月 12 日开始植物预培养到 9 月 12 日实验结束。其中晴天的日平均光合有效辐射为 $500 \sim 661 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, 中午水温平均为 $26 \sim 29^\circ\text{C}$ 。实验材料选取长江中下游常见的沉水植物刺苦草(*Vallisneria spinulosa* Yan)。本研究中的人工模拟湖泊(水族箱)生态系统使用长 \times 宽 \times 高 = $40 \text{ cm} \times 30 \text{ cm} \times 60 \text{ cm}$ 的玻璃缸来构建。实验前, 选取刺苦草的新生幼苗(长约 15 cm, 小心去除植株表面的附着群落)和人工植物(模拟苦草形状的长条形塑料片, 长 15 cm, 总叶面积约 20 cm^2)栽种到塑料桶内(上部直径 27 cm, 底部直径 22 cm, 高 14 cm), 桶内的生长基质为清洗后的河沙。将栽种后的植物放入玻璃缸内, 其中每个塑料桶分别栽种 3 株刺苦草和人工植物。实验时将东湖湖水通过水管导入玻璃缸底部, 入水管上安装调节器使玻璃缸中水体交换时间控制在 3 d。溢水口在距离玻璃缸上边缘 10 cm 处(距离玻璃缸上部边缘 10 cm), 同时溢水口处用 500 μm 孔径的纱布密封, 防止螺类逃逸。实验期间在东湖后湖湖区武汉植物园处取水, 取水口处的氮磷水平较为稳定, 总氮(TN)为 $(3.84 \pm 0.39) \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$, 总磷(TP)为 $(36 \pm 10) \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$ 。沉水植物栽种后, 进行 10 d 预培养。实验开始时, 人工加入已在东湖湖水中同步预培养 10 d 的椭圆萝卜螺(*Radix swinhoei* H. Adams), 螺类的初始密度为 0、40、80、240 $\text{ind} \cdot \text{m}^{-2}$ (参照文献[15]), 设 1 个无螺对照组(简称 NO)、3 个有螺处理组(按螺的密度分别简称 LOW、MED 和 HIGH)。本实验每个处理设 5 个重复, 共 20 个玻璃缸。

在放入螺后的第 15、30、60 d 进行采样。测定指标包括: 水体 TN、TP 和叶绿素 a(Chla), 沉

水植物的生物量和形态指标。测定两类附着藻类: 第1类是沉水植物叶片表面的附着藻类, 定义为附植藻类, 第2类是人工植物上的附着藻类, 定义为周丛藻类, 两者的生物量均用单位面积的Chla含量表示。采样时每次收集1000 mL水样用于测定水体TN、TP和Chla。水体营养的TN和TP根据国标(GB11894-89)进行测定, 水体Chla采用丙酮提取法测定^[17]。沉水植物样品采集时尽量减少对附着藻类的干扰, 采集1整株沉水植物将其装入密封塑料袋中4℃低温保存。在实验室中加入自来水至密封塑料袋中并震荡1 min, 将悬浮液收集后经Whatman GF/C膜过滤, 反复冲洗数次直至附着藻基本洗脱完毕, 采样方法具体参见De Kluijver^[18]。周丛藻类Chla也采取相同的方法进行采样, 最终采用丙酮提取法测定^[17]。沉水植物表面附着藻洗脱完后测定其最大叶长, 叶片数目和分株数, 然后将植物分成地上和地下部分在80℃下烘干48 h, 称取干重, 并计算根冠比(地上和地下生物量比)。

实验初始时使用大小一致的成熟螺类个体(长度约1 cm), 随机选取5个重复测得的螺类平均鲜重为(0.43 ± 0.03) g。在实验开始的7 d内仔细检查玻璃缸, 回收并替换可能因人为操作导致死亡的螺类(实际仅发现一例)。在第60 d实验结束时用孔径为500 μm的尼龙网回收螺类并计算其数目和总鲜重。

1.2 统计分析

实验数据利用R 3.0.1进行统计分析。为满足方差分析的需要, 水体TN、TP、水体Chla、两种附着藻类的生物量、沉水植物的生物量和形态指标等数据均经过对数转换。本研究中采样时间间隔远大于水体置换时间, 因此将采样时间设置为固定因子, 采取双因素方差分析, 并以实验处理和采样时间为两个主要因子。对同一螺类密度处理内附植藻类和周丛藻类生物量的比较也采用相同的统计方法, 但以底质类型和采样时间为主要因子。实验结束时有螺处理间螺类的生物量和密度的比较使用单因素方差分析。多重比较时使用Tukey进行后验检验。分析结束后绘制残差图, 对统计结果的正确性进行验证。

2 结果与分析

2.1 水体营养和水体Chla

实验结果显示, 3组添加螺类的处理中水体TN均低于对照组, 而不同密度有螺处理组间水体TN无显著差异(图1、表1)。水体TN随时间显著变化, 实验结束时(60 d), 水体TN显著低于第15 d和第30 d。对照组的水体TP显著高于LOW和MED处理, 但HIGH处理与其他3组处理间均无显著差异。水体TN在实验处理和采样时间这两个因子间存在显著交互作用, 但TP在两个因子间无交互作用。

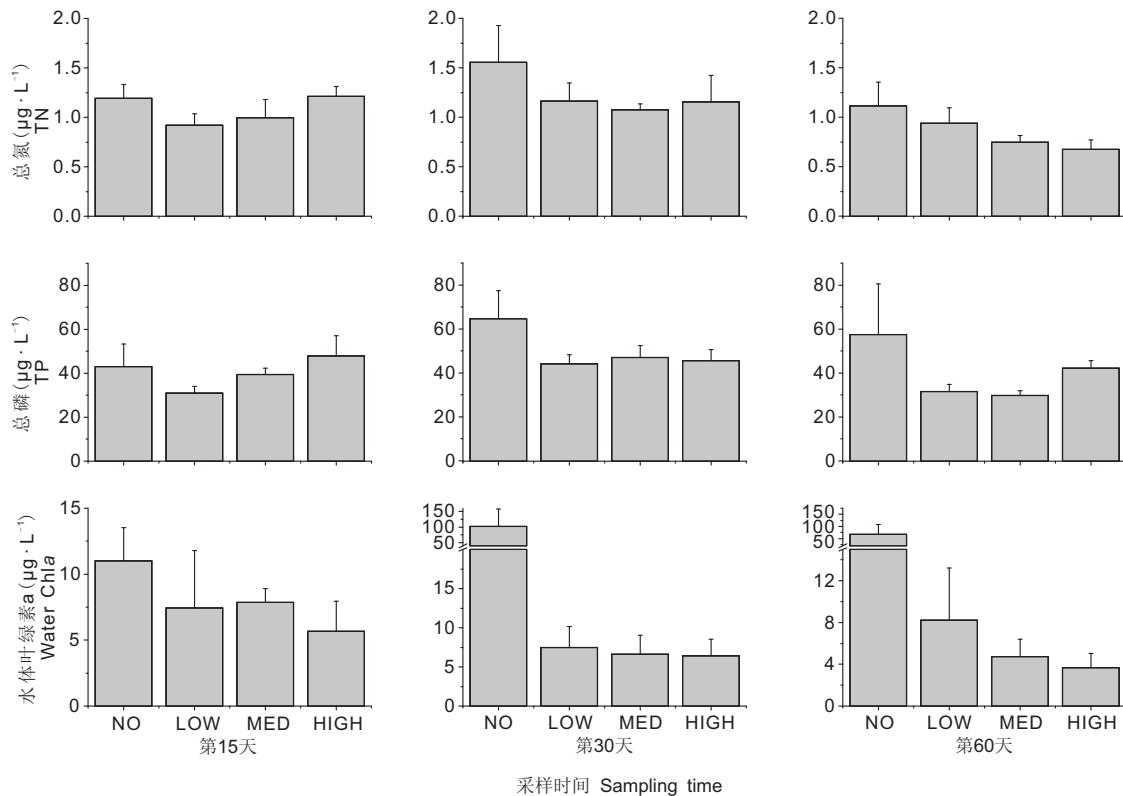
水体Chla在对照组中含量最高, 最高时达 $100 \mu\text{g} \cdot \text{L}^{-1}$, 但其Chla的主要来源是水体中丝状藻类。对照组为无螺处理组, 实验玻璃缸基本被丝状藻类所覆盖。水体Chla在3组有螺处理组间无显著差异。同时水体Chla随时间变化不显著, 但实验处理与采样时间之间存在显著交互作用。

2.2 附植藻类和周丛藻类生物量

实验期间附植藻类和周丛藻类的生物量均为对照组最高, 而3组有螺处理组间无显著差异(图2、表1), 同时附植藻类和周丛藻类的生物量随时间的变化也不显著, 但实验处理和采样时间之间存在交互作用。在4组不同螺类密度处理中分别进行两种附着藻类生物量的对比分析, 结果表明4组处理中附植藻类的生物量均显著高于周丛藻类(4个处理组均为 $P < 0.001$)。

2.3 沉水植物生物量和相关指标变化

沉水植物刺苦草叶长在4个实验处理组间均无显著差异(图3、表1)。叶片数目在3组有螺处理组中均显著高于对照(无螺处理), 而刺苦草的分株数仅在HIGH处理组高于对照组, 叶数目和分株数均随采样时间的延长而显著增加。同时刺苦草地上生物量在MED和HIGH处理中均显著高于对照组, 而LOW处理与其他各组间均无显著差异, 地下生物量和总生物量均在对照组中最低而在3个加螺处理组间无显著差异, 同时3者均随采样时间的延长而显著变化, 在实验结束时达到最高(图4、表1)。刺苦草的根冠比在各处理间无显著差异, 但随采样时间的延长而显著降低。



NO、LOW、MED、HIGH 分别表示无螺、低、中和高螺类密度处理组。下同。

NO, LOW, MED and HIGH refer to no snail, and low, medium, and high snail densities, respectively. Same below.

图1 实验期间水体总氮、总磷和Chla的动态变化

Fig. 1 Content of total nitrogen (TN), total phosphorus (TP), and water chlorophyll a (Chla) during the experiment

表1 实验期间水体 TN、TP 和 Chla, 附植藻类、周丛藻类生物量, 沉水植物生物量和形态指标的统计分析

Table1 Summary of statistical analyses of water total nitrogen (TN), total phosphorus (TP) and water chlorophyll a (Chla), epiphyton Chla, periphyton Chla, and biomass and morphological indicators of submerged macrophytes

测量指标 Indicators	实验处理 Treatment	采样时间 Sampling time	交互作用 Interaction	后检验 post-hoc test	
				实验处理 Treatment	采样时间 Sampling time
总氮 TN	***	***	*	NO > LOW、MED、HIGH	1, 2 > 3
总磷 TP	***	***	NS	NO > LOW、MED	1, 3 < 2
水体 Chla Water chla	***	NS	NS	NO > LOW、MED、HIGH	NT
附植藻类 Chla Epiphyton chla	***	NS	***	NO > LOW、MED、HIGH	NT
周丛藻类 Chla Periphyton chla	***	NS	***	NO > LOW、MED、HIGH	NT
叶长 Leaf length	NS	***	NS	NT	1 < 3
叶数目 Leaf number	***	***	*	NO < LOW、MED、HIGH	1 < 2 < 3
分株数 Ramet number	***	***	NS	NO < HIGH	1 < 2 < 3
地上生物量 Aboveground biomass	*	***	*	NO < MED、HIGH	1 < 2 < 3
地下生物量 Underground biomass	***	***	**	NO < LOW、MED、HIGH	1, 2 < 3
总生物量 Total biomass	***	***	**	NO < LOW、MED、HIGH	1, 2 < 3
根冠比 Above/Under ratio	NS	***	NS	NT	1 > 2 > 3

注: 时间栏中的1、2和3分别代表实验期间的第15 d、第30 d和第60 d的3次取样。NS表示统计差异不显著; *表示 $P < 0.05$; **表示 $P < 0.01$; ***表示 $P < 0.001$ 。NT表示由于方差部分无显著差异, 未开展后检验。

Notes: Numbers 1, 2, and 3 represent three sampling events on the 15th, 30th, and 60th day. NS means not significant; * means $P < 0.05$; ** means $P < 0.01$; *** means $P < 0.001$. NT means that no post-hoc test was conducted.

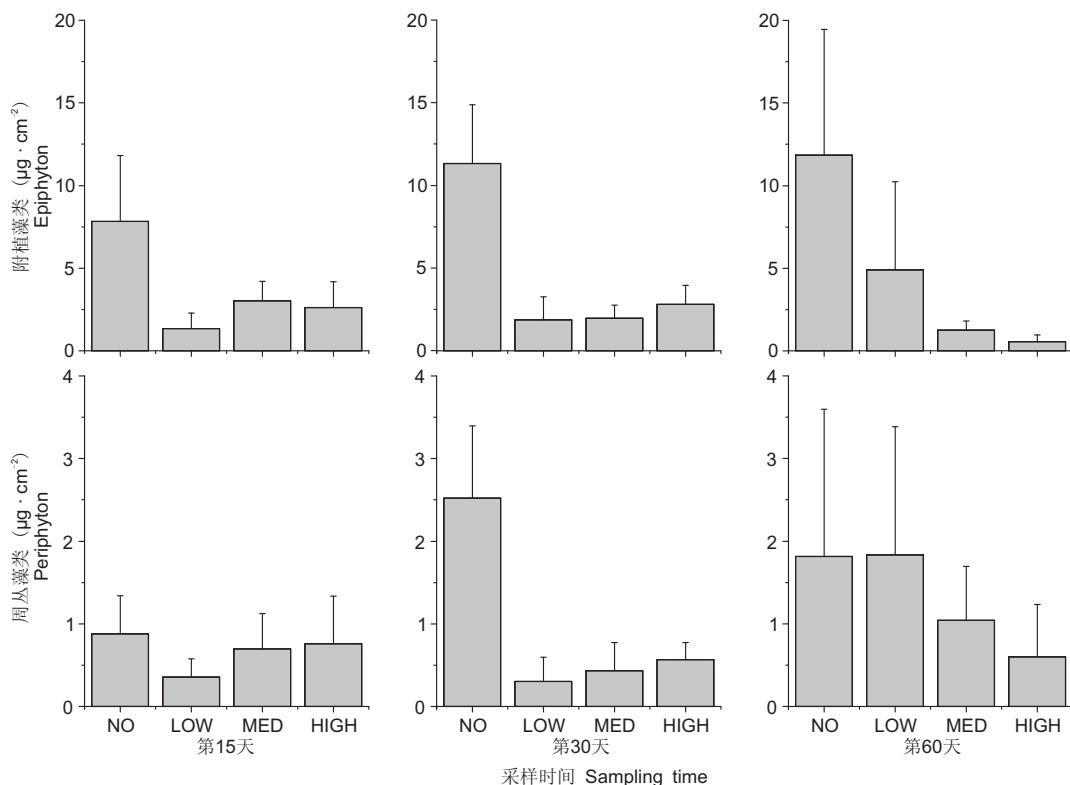


图2 实验期间沉水植物叶片和人工植物上的附着藻类(附植藻类和周丛藻类)生物量的动态变化

Fig. 2 Biomass of periphyton on artificial plants and epiphyton on leaves of submerged macrophytes during the experiment

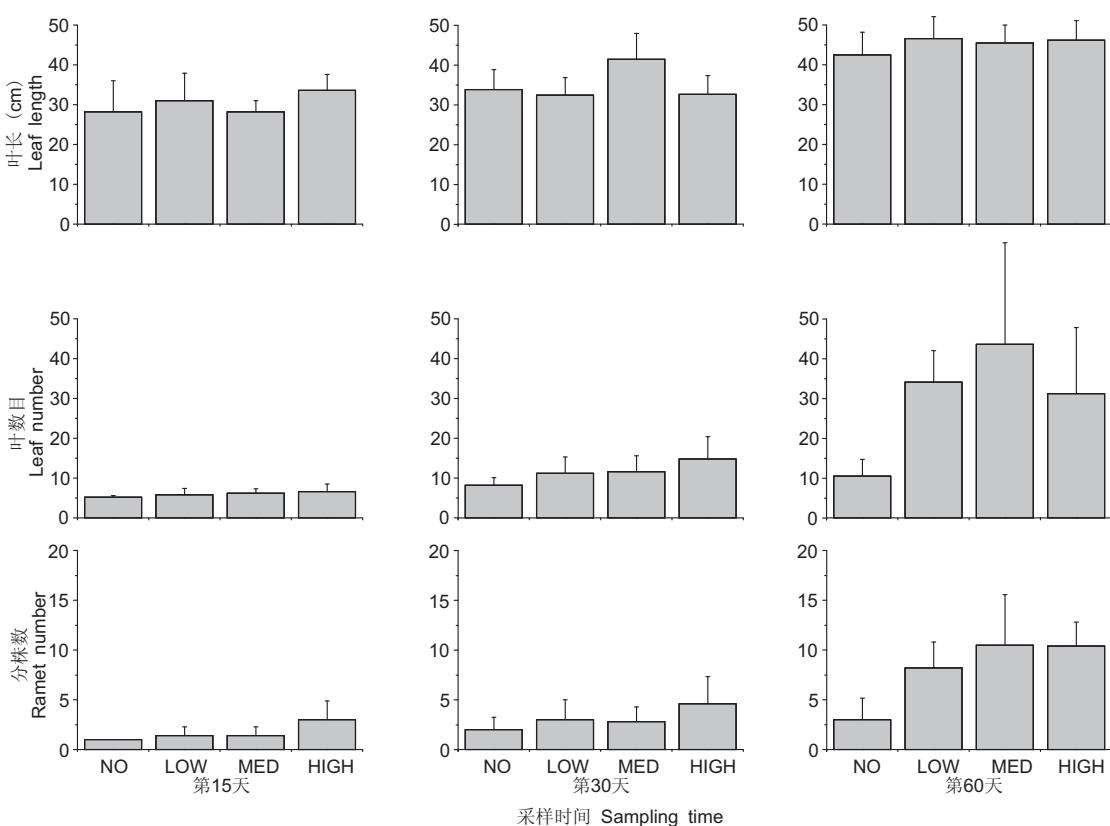


图3 实验期间沉水植物的叶长、叶数目和分株数的变化

Fig. 3 Leaf length, leaf number, and ramet number of submerged macrophytes during the experiment

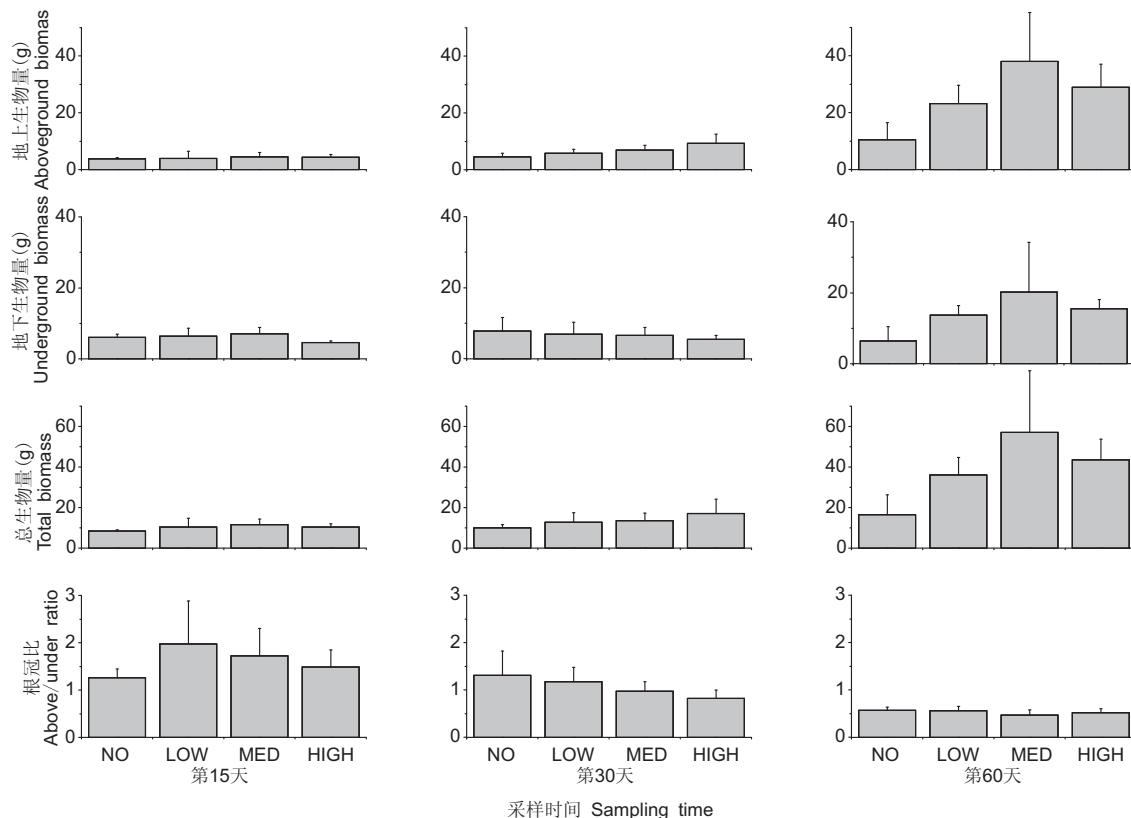


图4 实验期间沉水植物的生物量和根冠比的变化
Fig. 4 Biomass and ratio of aboveground and underground biomass of submerged macrophytes during the experiment

2.4 螺类生物量

实验开始时添加的螺类初始密度分别为 40、80、240 $\text{ind} \cdot \text{m}^{-2}$, 到实验结束时螺类密度变为 $(128 \pm 57) \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ 、 $(280 \pm 150) \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ 、 $(522 \pm 260) \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ (图5)。3个有螺处理组中, HIGH 处理中的螺类密度显著高于 LOW 处理($P < 0.05$), 而 MED 处理与其他两组有螺处理间无显著差异, 螺类鲜重在各处理间均无显著差异($P > 0.05$)。在3组有螺处理中, 螺类的个体平均重量分别为 0.021、0.012、0.007 g, 螺类个体随密度增加呈小型化趋势。

3 讨论

本研究中最低的初始螺类密度($40 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$)足以显著降低附着藻类的生物量, 而螺类密度的增加对附着藻类生物量的影响并不显著。本研究结果还表明螺类的存在显著促进了沉水植物的生长, 特别是随着螺类密度的增加, 沉水植物刺苦草的地上生物量和分株数显著增加, 但螺类密度对其总生物

量和叶数目的影响不显著。

3.1 不同密度的螺类对水体 TN、TP 和 Chla 及附着藻类生物量的影响

三组有螺处理组中水体均以沉水植物为主要初级生产者, 而对照组中以丝状藻为主要初级生产者, 丝状藻类在实验期间占据了整个实验体系, 对其中的沉水植物形成明显的遮阴, 抑制了沉水植物的生长^[19]。丝状藻类和沉水植物都可以吸收水体营养, 但效率有所不同^[20,21], 因此对照组与有螺处理组间水体营养和 Chla 的差异可能是由于螺类的存在改变了初级生产者的类型而导致的。另外, 螺类在进行新陈代谢时会与水体环境进行营养交换, 在 $25 \sim 30^\circ\text{C}$ 时椭圆萝卜螺的磷(P)、氮(N)营养释放速率约为 $45.93 \mu\text{g P} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ 和 $0.58 \text{ mg N} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ^[15], 本实验中来自螺类的 P 和 N 输入按照最高的螺类生物量计算约为 $580 \mu\text{g P} \cdot \text{d}^{-1}$ 和 $6 \text{ mg N} \cdot \text{d}^{-1}$, 因此在高密度的螺类条件下总磷与对照组无显著差异, 这可能与螺类的营养释放有关。

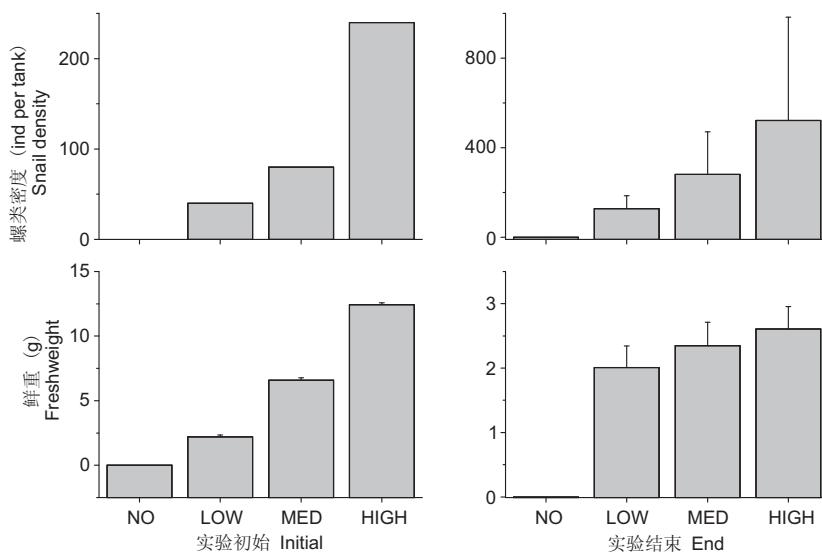


图5 实验结束时螺类密度和总鲜重
Fig. 5 Snail density and fresh weight by the end of the experiment

众所周知,淡水螺类对附着藻类存在强烈的牧食作用^[22,23],而且由于不同底质上附着藻类群落的差异,螺类对不同类型的附着藻类群落可能存在取食偏好^[24,25]。本研究中3个有螺处理组中的附植藻类生物量均显著高于周丛藻类生物量,这可能是螺类的这种取食偏好导致的。但在对照组无螺的条件下,周丛藻类的生物量仍比附植藻类低,这可能与底质对附着藻类的影响有关。周丛藻类生长在惰性基质上,其营养仅来自周围水体,而附植藻类生长于沉水植物叶片表面,其营养可来自于周围水体和植物的释放^[4,24,26],因此刺苦草叶片表面的附着藻类生物量高于惰性基质上的周丛藻类生物量。

3.2 不同密度螺类对沉水植物的影响

Underwood等^[13]针对螺类-沉水植物-附着藻类复合体的中宇宙受控实验发现,螺类可以通过取食沉水植物表面的附着藻类,显著促进金鱼藻(*Ceratophyllum demersum* L.)断枝的伸长,而Xiong等^[14]基于微宇宙受控实验体系的研究表明,螺类可以直接通过取食沉水植物叶片抑制植物的生长。但这些研究中使用的都是植物的部分组织,并没有利用整株植物开展研究。Li等^[15]基于整株植物的中宇宙受控系统研究发现,螺类密度与沉水植物的生长存在非线性关系,在高密度螺类时沉水植物苦草(*V. spiralis* L.)的根系生物量和根数目显著降低,而低密度螺类条件下,螺类的存在促进了植物的生长。本研究显示高密度螺类处理与中低密度

螺类处理组相比,植物的生物量存在下降的趋向,但差异并不显著,而且,本实验中高密度螺类处理组中的刺苦草叶生物量显著高于无螺的对照组,因此可以认为短期的高密度螺类对植物的生长并无抑制作用。本实验中沉水植物最大叶长在各处理组间无显著差异,但叶长接近水池深度,可以认为是实验体系的大小限制了植物的伸长。另外,本实验的基质为贫营养砂质,植物倾向于分配更多的物质到根系^[27],这与本实验中沉水植物地上地下生物量之比随时间显著下降的结果相符。

3.3 螺类种群结构对实验系统的反馈

富营养的湖泊底泥上常可形成较高生物量的附着藻类^[28,29],而Li等^[15]研究表明,以湖泊底泥为基质的实验体系中底泥的附着藻类可以作为螺类的主要食物来源。本实验中水体的氮磷浓度均较低,而且砂质的附着藻类生物量也远低于泥质的附着藻类生物量(低两个数量级^[30]),因此本实验体系中除了沉水植物外,并不能为螺类提供其他大量的潜在食物来源。到本实验结束时,3组有螺处理组间螺类的鲜重无显著差异,初始高密度螺类处理组中螺类密度仍较高,但个体平均鲜重(7.4 mg)比其它有螺处理组更低;而人工加入的成熟螺类已全部死亡,种群均由新生个体组成。新生螺类具有更高的代谢速率和更强的竞争能力^[4,31,32],因此种内竞争和食物缺乏的共同作用可能是导致螺类种群更新的原因。另外,实验期间观察到植物叶片被螺类牧

食而出现缺口和孔洞，因此可以认为虽然椭圆萝卜螺可以直接牧食沉水植物的叶片，但并不以植物叶片作为其主要食物来源维持其个体的生存。本实验结果还表明，水体营养水平的高低(外源载荷和底泥释放)和螺类密度影响附着藻类的生长，同时螺类的种群结构也受到附着藻类上行效应的影响^[33,34]。

参考文献：

- [1] Nõges T, Luup H, Feldmann T. Primary production of aquatic macrophytes and their epiphytes in two shallow lakes (Peipsi and Võrtsjärv) in Estonia [J]. *Aqua Ecol*, 2010, 44(1): 83–92.
- [2] Wetzel RG. A comparative study of the primary production of higher aquatic plants, periphyton, and phytoplankton in a large, shallow lake [J]. *Int Rev Hydrobiol*, 1964, 49(1): 1–61.
- [3] Iwan Jones J, Moss B, Eaton JW, Young JO. Do submerged aquatic plants influence periphyton community composition for the benefit of invertebrate mutualists? [J]. *Freshw Biol*, 2000, 43(4): 591–604.
- [4] Cao Y, Li W, Jeppesen E. The response of two submerged macrophytes and periphyton to elevated temperatures in the presence and absence of snails: a microcosm approach [J]. *Hydrobiologia*, 2014, 738(1): 49–59.
- [5] Cao Y, Olsen S, Gutierrez MF, Brucet S, Davidson TA, Li W, et al. Temperature effects on periphyton, epiphyton and epipelon under a nitrogen pulse in low-nutrient experimental freshwater lakes [J]. *Hydrobiologia*, 2017, 795(1): 267–279.
- [6] Jacobsen D, Sand-Jensen KAJ. Herbivory of invertebrates on submerged macrophytes from Danish freshwaters [J]. *Freshw Biol*, 1992, 28(3): 301–308.
- [7] 陈洪达. 武汉东湖水生维管束植物群落的结构和动态 [J]. 海洋与湖沼, 1980, 11(3): 275–284.
Chen HD. Structure and dynamics of macrophytes communities in lake Donghu, Wuhan [J]. *Oceanologia Et Limnologia Sinica*, 1980, 11(3): 275–284.
- [8] Rao W, Ning J, Zhong P, Jeppesen E, Liu ZW. Size-dependent feeding of omnivorous Nile tilapia in a macrophyte-dominated lake: implications for lake management [J]. *Hydrobiologia*, 2015, 749(1): 125–134.
- [9] Lodge DM, Kershner MW, Aloia JE, Covich AP. Effects of an omnivorous crayfish (*Orconectes rusticus*) on a freshwater littoral food web [J]. *Ecology*, 1994, 75(5): 1265–1281.
- [10] Lodge DM, Lorman JG. Reductions in submersed macrophyte biomass and species richness by the crayfish *Orconectes rusticus* [J]. *Can J Fish Aquat Sci*, 1987, 44(3): 591–597.
- [11] Wang HJ, Pan BZ, Liang XM, Wang HZ. Gastropods on submersed macrophytes in Yangtze lakes: community characteristics and empirical modelling [J]. *Int Rev Hydrobiol*, 2006, 91(6): 521–538.
- [12] Fang L, Wong PK, Lin L, Lan CY, Qiu JW. Impact of invasive apple snails in Hong Kong on wetland macrophytes, nutrients, phytoplankton and filamentous algae [J]. *Freshw Biol*, 2010, 55(6): 1191–1204.
- [13] Underwood GJC, Thomas JD, Baker JH. An experimental investigation of interactions in snail-macrophyte-epiphyte systems [J]. *Oecologia*, 1992, 91(4): 587–595.
- [14] Xiong W, Yu D, Wang Q, Liu CH, Wang LG. A snail prefers native over exotic freshwater plants: implications for the enemy release hypotheses [J]. *Freshw Biol*, 2008, 53(11): 2256–2263.
- [15] Li KY, Liu ZW, Gu BH. Density-dependent effects of snail grazing on the growth of a submerged macrophyte, *Vallisneria spiralis* [J]. *Ecol Complex*, 2009, 6(4): 438–442.
- [16] Dillon RT. The Ecology of Freshwater Molluscs [M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2000.
- [17] 国家环境保护总局《水和废水监测分析方法》编委会. 水和废水监测分析方法 [M]. 4 版. 北京: 中国环境科学出版社, 2002.
- [18] De Kluijver A, Ning J, Liu Z, Jeppesen E, Gulati RD, Middelburg JJ. Macrophytes and periphyton carbon subsidies to bacterioplankton and zooplankton in a shallow eutrophic lake in tropical China [J]. *Limnol Oceanogr*, 2015, 60(2): 375–385.
- [19] Olsen S, Chan F, Li W, Zhao ST, Søndergaard M, Jeppesen E. Strong impact of nitrogen loading on submerged macrophytes and algae: a long-term mesocosm experiment in a shallow Chinese lake [J]. *Freshw Biol*, 2015, 60(8): 1525–1536.
- [20] Aslan S, Kapdan IK. Batch kinetics of nitrogen and phosphorus removal from synthetic wastewater by algae [J]. *Ecol Eng*, 2006, 28(1): 64–70.
- [21] Li W, Zhang Z, Jeppesen E. The response of *Vallisneria spinulosa* (Hydrocharitaceae) to different loadings of ammonia and nitrate at moderate phosphorus concentration: a mesocosm approach [J]. *Freshw Biol*, 2008, 53(11): 2321–2330.
- [22] McCollum EW, Crowder LB, McCollum SA. Complex interactions of fish, snails, and littoral zone periphyton [J]. *Ecology*, 1998, 79(6): 1980–1994.
- [23] Jones JL, Sayer CD. Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate plant loss in shallow lakes? [J]. *Ecology*, 2003, 84(8): 2155–2167.
- [24] Guariento RD, Caliman A, Esteves FA, Bozelli RL, En-

- rich-Prast A, Farjalla VF. Substrate influence and temporal changes on periphytic biomass accrual and metabolism in a tropical humic lagoon [J]. *Limnologica*, 2009, 39(3): 209–218.
- [25] Cattaneo A, Amireault MC. How artificial are artificial substrata for periphyton? [J]. *J North Am Benthol Soc*, 1992, 11(2): 244–256.
- [26] Tarkowska-Kukuryk M, Mieczan T. Effect of substrate on periphyton communities and relationships among food web components in shallow hypertrophic lake [J]. *J Limnol*, 2012, 71(2): 30.
- [27] 谢贻发, 李传红, 刘正文, 陈光荣, 雷泽湘. 基质条件对苦草 (*Vallisneria natans*) 生长和形态特征的影响 [J]. 农业环境科学学报, 2007, 26(4): 1269–1272.
Xie Y, Li CH, Liu ZW, Chen GR, Lei ZX. Effects of sediments on the growth and morphology of *Vallisneria natans* [J]. *Journal of Agro-Environment Science*, 2007, 26(4): 1269–1272.
- [28] Jenkerson CG, Hickman M. Interrelationships among the epipelton, epiphyton and phytoplankton in a eutrophic lake [J]. *Int Rev Hydrobiol Hydrogr*, 1986, 71(4): 557–579.
- [29] Casco MA, Mac Donagh ME, Cano MG, Solari LC, Claps MC, Gabellone NA. Phytoplankton and epipelton responses to clear and turbid phases in a seepage lake (Buenos Aires, Argentina) [J]. *Int Rev Hydrobiol*, 2009, 94(2): 153–168.
- [30] Vadeboncoeur Y, Kalff J, Christoffersen K, Jeppesen E. Substratum as a driver of variation in periphyton chlorophyll and productivity in lakes [J]. *J North Am Benthol Soc*, 2006, 25(2): 379–392.
- [31] Carlsson NOL, Brönmark C. Size-dependent effects of an invasive herbivorous snail (*Pomacea canaliculata*) on macrophytes and periphyton in Asian wetlands [J]. *Freshw Biol*, 2010, 51(4): 695–704.
- [32] Sheridan JA, Bickford D. Shrinking body size as an ecological response to climate change [J]. *Nat Clim Chang*, 2011, 1(8): 401–406.
- [33] Rosemond AD, Mulholland PJ, Elwood JW. Top-down and bottom-up control of stream periphyton: effects of nutrients and herbivores [J]. *Ecology*, 1993, 74(4): 1264–1280.
- [34] Wojdak JM. Relative strength of top-down, bottom-up, and consumer species richness effects on pond ecosystems [J]. *Ecol Monogr*, 2005, 75(4): 489–504.

(责任编辑: 张平)