

螺类牧食损害对沉水植物群落结构的调节*

李宽意^{1, 2} 刘正文^{1, 3} 李传红³ 刘桂民^{1, 2} 杨宏伟^{4, 1}

(1. 中国科学院南京地理与湖泊研究所 南京 210008; 2. 中国科学院研究生院 北京 100049;

3. 暨南大学 广州 510630; 4. 南京大学 南京 210081)

提要 在受控实验条件下, 采用实验生态学的方法, 研究了螺类(椭圆萝卜螺)牧食损害对人工构建的沉水植物群落结构的影响。结果表明, 螺类牧食损害降低了沉水植物的相对生长率及人工构建的群落生物量, 且植物的生长率及群落的生物量与螺密度间有显著的负相关关系。牧食损害使沉水植物群落结构发生了显著变化, 随着牧食强度的加大, 群落中马来眼子菜与苦草的综合优势比迅速下降, 而轮叶黑藻与伊乐藻则稳步上升。作者对调节沉水植物群落结构的影响因素进行了探讨, 认为植物种类的生长特性使伊乐藻与轮叶黑藻在与苦草及马来眼子菜的竞争中占优势, 椭圆萝卜螺的牧食损害则加速了这种优势地位的取得。

关键词 椭圆萝卜螺, 牧食, 沉水植物, 群落结构, 综合优势比

中图分类号 Q948

浅水湖泊存在以大型水生植物为主、自净能力较强的清水系统(草型湖泊)和以浮游植物为主的混水系统(藻型湖泊)(Scheffer *et al.*, 1993)。通过减少沉积物的再悬浮及降低内部营养负荷等作用机制, 沉水植物在维持湖泊的清水态中起关键作用(Carpenter *et al.*, 1986; van Donk, 1998)。沉水植物的生长受诸多因素如水生动物的牧食、光照、营养盐等的限制。一些水生动物如草鱼(*Ctenopharyngodon idella*)、赤睛鱼(*Scardinius erythrophthalmus*)等的牧食可以降低沉水植物的现存量从而对生态系统中植物种类的丰度、多样性产生一定影响(Catarino *et al.*, 1997; Pypalová, 2002; Nurminen *et al.*, 2003)。螺类是湖泊中常见的无脊椎动物, 主要以有机碎屑及藻类为食(Lodge, 1985; Reavell, 1980)。然而, 近来研究表明, 一些螺类也能牧食水生植物的活体(Pinowska, 2002; Pieczyńska, 2003; 李宽意等, 2006)。螺类的牧食损害对水生植物群落结构的影响还存在争议。Sheldon(1987)在北美 Christmas 湖的研究表明, 膀胱螺(*Physa gyrina*)主要牧食轮藻(*Chara* sp.), 其次是加拿大伊乐藻(*Elodea canadensis*), 不牧食金鱼藻(*Ceratophyllum demersum*), 结果导致金

鱼藻成为优势种。但是 Brönmark(1990)认为 Sheldon(1987)的研究没有排除毛翅目(Trichopteran)和鳞翅类(Lepidopteran)昆虫幼体的牧食等干扰因素, 并质疑膀胱螺的牧食是导致 Christmas 湖沉水植物结构变化的主要因素。为进一步认识螺类在水生生态系统中的功能, 作者在受控实验条件下研究了椭圆萝卜螺对沉水植物群落结构的调节作用。

1 材料与方法

试验于 2006 年 5—7 月在太湖梅梁湾“863”项目试验基地进行。实验选用的四种沉水植物(苦草 *Vallisneria spiralis*、马来眼子菜 *Potamogeton malaianu*、伊乐藻 *Elodea nuttallii* 与轮叶黑藻 *Hydrilla verticillata*)及椭圆萝卜螺 *Radix swinhoei* 均来自东太湖, 萝卜螺从湖内的沉水植物上收集。将采集的沉水植物与萝卜螺放在塑料箱中培育待用。实验在聚乙烯塑料桶(桶高 70cm, 上下底直径分别为 50cm、35cm)中进行, 桶内放入 15cm 厚沉积物并注入 50cm 经浮游植物网滤过的太湖湖水。沉积物来自梅梁湾, 经过 60 目的筛绢网过筛混匀后使用。实验设一组对照(无螺), 三组密度处理, 即低密度(160 个/m²), 中密度(320 个

* 国家“863”计划项目, 2006AA06Z337 号; 中国科学院知识创新工程项目, KZCX2-YW-419 号; 国家“973”计划项目, 2002CB412307 号。李宽意, 博士生, 副研究员, E-mail: kyli@niglas.ac.cn

通讯作者: 刘正文, 研究员, E-mail: zliu@niglas.ac.cn

收稿日期: 2006-09-02, 收修改稿日期: 2006-11-11

/m²)及高密度(480 个/m²), 对照组与处理组均设 3 个重复, 共 12 个实验水桶, 整个实验在露天条件下进行。6 月 6 日从培育箱内挑选叶片颜色亮绿、无任何损伤的四种植物移栽到各实验桶中, 每种植物 6 株, 每桶共 24 株植物, 12 个桶中每种植物的株高、湿重基本一致。一周后按实验设计放入萝卜螺, 各处理中螺的规格基本一致。为了观察螺类牧食对附着生物的影响, 在各桶中悬挂两块富集附着生物的硬塑料板(8cm × 10cm), 板下方用一石块悬挂以保证其在水中处于垂直状态。

实验期间每天观察桶内螺与水草生长情况, 并将繁殖出的小螺移出水体, 死螺以相同规格的活螺替代。每日测定实验桶内水温(平均最高水温为 30℃, 平均最低水温为 25℃, 水温变化范围为 22—35℃), 水温高于 35℃ 时用遮阳网遮盖实验桶降温, 遮盖时间一般从上午 11:00 到下午 16:00。

7 月 13 日采集水样分析水体氮、磷浓度, 取出塑料板测定附着生物的量, 其方法依据《湖泊生态调查观测与分析》(黄祥飞等, 1999)。3 天后实验结束测定各组实验桶中每种植物的株数、湿重, 计算植物的相对生长率及综合优势比。相对生长率计算公式如下: $RGR = \ln(W_f / W_i) / \text{天数}$, 式中 W_i 和 W_f 分别为实验前后植物的湿重。综合优势比的计算公式如下: $SDR^2 = (\text{密度比} + \text{重量比}) / 2 \times 100\%$, 式中, 密度比为每种植物的株数与总株数的比值, 重量比为每种植物的湿重与 4 种植物总湿重的比值。

2 结果

2.1 螺类牧食对植物生长的影响

螺类牧食损害对沉水植物的总生物量有显著影响(ANOVA, $P < 0.001$)(图 1)。各实验组中植物

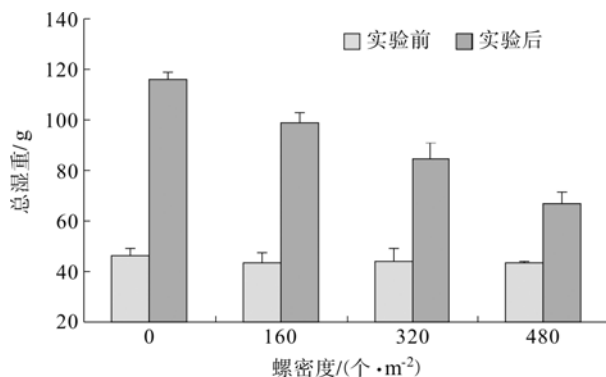


图 1 实验前后在不同密度处理中四种植物的总湿重 (平均值 ± 标准误)

Fig.1 Total initial and final wet weight of four plant species in different snail densities (Mean ± SE)

的初始生物量($44 \pm 1.5\text{g}$)基本一致, 实验结束时, 对照组中植物的总生物量最高, 为($115.8 \pm 3.0\text{g}$), 增长了 2.5 倍, 高密度处理组(480 个/m²)中植物的总生物量最低, 为($66.87 \pm 4.3\text{g}$), 但也增长了 1.5 倍。而且, 沉水植物的总生物量与萝卜螺密度有极显著的负相关关系($R = -0.982, P < 0.001$)。

螺类密度对不同植物种类的生长影响不同(图 2)。苦草在对照组与低密度处理组(160 个/m²)中有所生长, 但随着螺密度的增高相对生长率为负值; 马来眼子菜在各组中均为负生长, 螺密度最高时相对生长率最低, 为 $-83.13 \pm 2.41\text{mg}/(\text{g} \cdot \text{d})$; 轮叶黑藻与伊乐藻均为正增长, 在对照组与低、中密度处理组中这两种植物的生长率几乎相同。密度达到 480 个/m²时, 轮叶黑藻($43.54 \pm 3.25\text{mg}/(\text{g} \cdot \text{d})$)的生长率则高于伊乐藻($34.60 \pm 4.38\text{mg}/(\text{g} \cdot \text{d})$)。此外, 苦草($R = -0.884, P < 0.001$)、马来眼子菜($R = -0.963, P < 0.001$)、轮叶黑藻($R = -0.718, P < 0.01$)及伊乐藻($R = -0.724, P < 0.01$)的相对生长率与萝卜螺的密度均呈显著线性负相关关系。

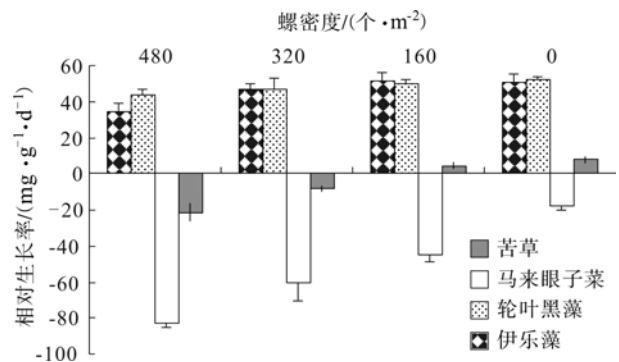


图 2 不同密度处理中各植物的相对生长率 (平均值 ± 标准误)

Fig.2 Relative growth rate of each plant species in different snail densities (Mean ± SE)

就植物在群落中所占的综合优势比而言, 苦草与马来眼子菜在实验结束时的综合优势比均低于同一实验组实验初始时的值, 而伊乐藻与轮叶黑藻则刚好相反(图 3)。其中, 苦草实验后与实验前的综合优势比的比值(FR/IR)在对照组中为 0.77, 高密度处理组中下降为 0.55; 马来眼子菜的 FR/IR 值由对照组的 0.60 下降为高密度处理组的 0.24; 伊乐藻的 FR/IR 值则由对照组的 1.31 上升为高密度处理组的 1.53; 轮叶黑藻由 1.48 上升为 1.87。随着萝卜螺密度的增高, 马来眼子菜与

苦草的综合优势比呈下降趋势,而轮叶黑藻与伊乐藻则呈稳步上升态势(图 3),其中,苦草的综合优势比在前三种密度时比较接近,为 25%左右,萝卜螺密度最高时则下降为 18.7%;马来眼子菜的综合优势比在有螺处理组中均为 5%左右,低于无螺对照组的 11.7%;伊乐藻与轮叶黑藻的综合优势比随萝卜螺密度的增加逐步上升,其变化范围分别为 25%—30%及 38%—46%。

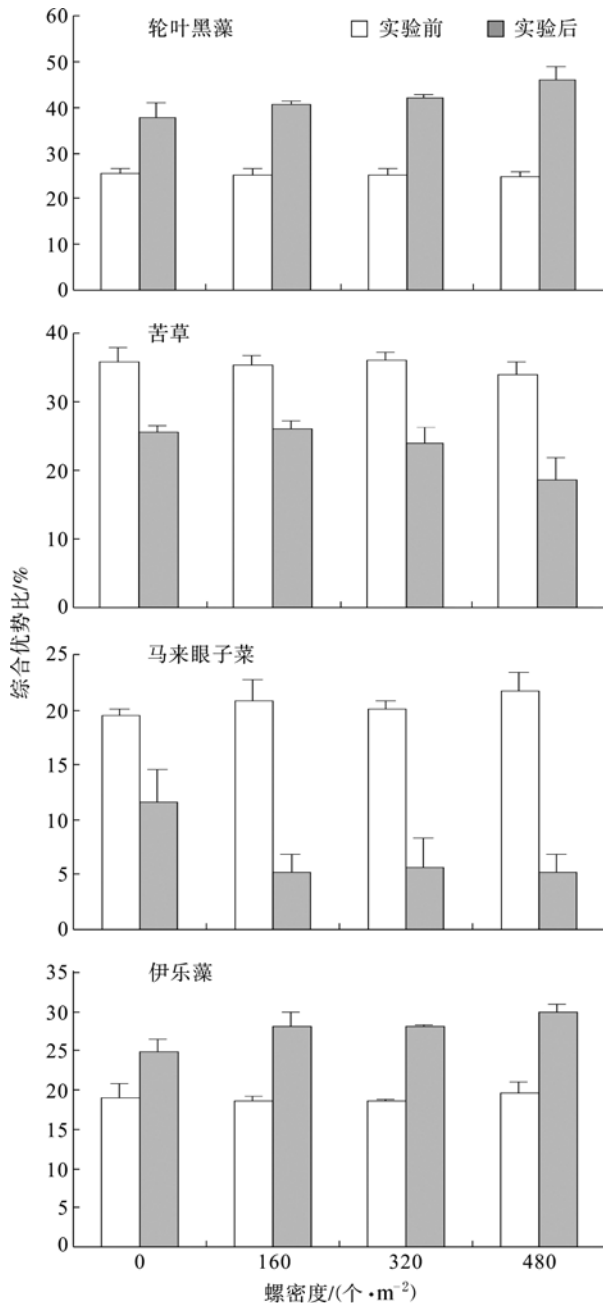


图 3 不同密度处理中各植物的综合优势比
(平均值 ± 标准误)

Fig.3 Overall dominance ratio of each plant species in different snail densities (Mean ± SE)

2.2 螺类牧食对附着生物及水环境的影响

椭圆萝卜螺的存在对附着生物的生物量及水体营养盐的浓度也产生了一定影响(图 4、图 5)。由图 4 可见,对照组中附着生物的干重最高,达到了 $26.5 \pm 5.3 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ 。各处理组中,随着螺密度增高,附着生物的量也稳步增加,从 $13.8 \pm 4.4 \mu\text{g}/\text{cm}^2$ 上升到 $22.1 \pm 1.2 \mu\text{g}/\text{cm}^2$,且附着生物的量与螺密度呈线性相关关系($R=0.537$, $P>0.05$)。随着萝卜螺密度的升高,水体营养盐的浓度呈上升趋势(图 5),尤其是磷酸盐的含量在中、高密度处理组中显著高于对照与低密度处理组(t -test, $P<0.05$)。

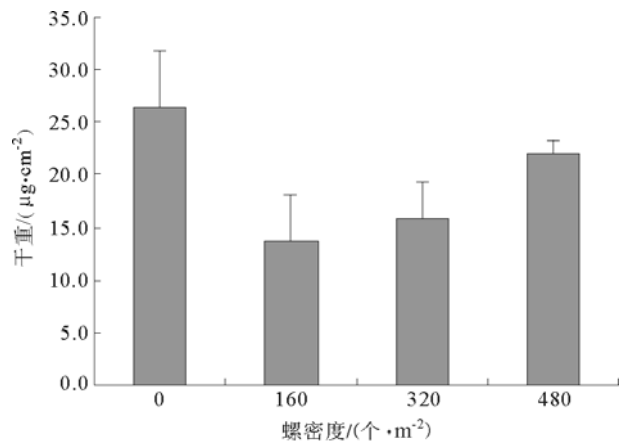


图 4 不同密度处理组中附着基上固着物的干重
(平均值 ± 标准误)

Fig.4 Dry mass weight of the periphyton on substratum in different snail densities (Mean ± SE)

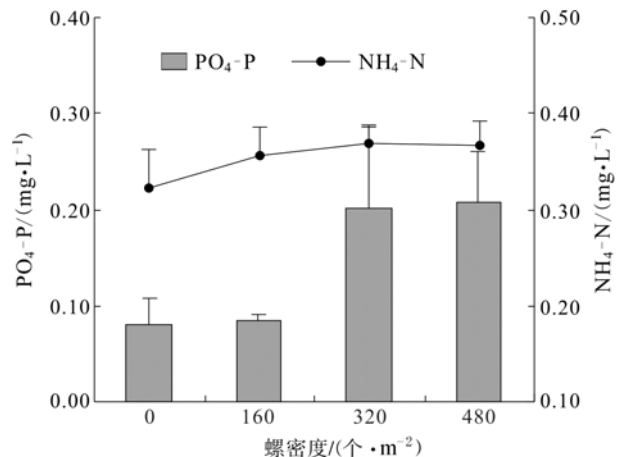


图 5 不同密度处理组水体营养盐的浓度
(平均值 ± 标准误)

Fig.5 Nutrient concentration in different snail densities (Mean ± SE)

3 讨论

沉水植物的群落结构受植物种类本身的生长特性及环境因子(如牧食损害、沉积物、光照等)

等诸多因素的调节。本实验中, 无螺对照组中沉水植物轮叶黑藻与伊乐藻相对生长率较高, 马来眼子菜与苦草的生长速率较低(图 2), 这可能主要是由于冠层型(canopy form)沉水植物(轮叶黑藻、伊乐藻等)能通过大量分枝在水面上形成冠层, 遮蔽光照从而限制了其他沉水植物的生长(Van *et al.*, 1999)。螺类的选择性牧食也可以调节水生植物的群落结构, 当螺密度较低时, 其选食作用对群落结构的调节能力较弱, 密度较高时则有显著影响。如: 苹果螺(*Pomacea canaliculata*)密度为 2 个/ m^2 时, 就能直接抑制稻田内稻苗的萌发(Watanabe *et al.*, 2000), 并对许多地区的湿地生态系统造成威胁(Lach *et al.*, 2000)。在本实验中, 随着萝卜螺密度的增高, 苦草与马来眼子菜的生长速率与综合优势比下降, 轮叶黑藻与伊乐藻的生长率降低较缓慢而综合优势比则稳步上升(图 2、图 3)。这是由于椭圆萝卜螺牧食消耗并损害了较多的苦草与马来眼子菜, 而对其他两种植物的牧食损害较少(李宽意等, 2006)。实验期间也观察到, 高密度处理组中水面漂浮有较多的植物残体, 主要是破碎的马来眼子菜与苦草的叶片, 及少量伊乐藻与轮叶黑藻的断枝。

本实验中, 随着螺密度增加, 水体中氨氮与磷酸盐的含量不同程度地升高(图 5), 这主要与螺类的营养释放有关。水温在 25—30 $^{\circ}\text{C}$ 时, 椭圆萝卜螺的氨氮与磷酸盐释放率分别为 0.58mg/(g $\cdot$ d)及 45.93 μg /(g $\cdot$ d), 占所释放的氮、磷总量的 80%以上¹⁾。牧食动物释放的营养盐可能对植物的生长有重要意义。如, Lauritsen 等(1989)的研究表明, 在 Chowan 河上游亚洲蛤(*Corbicula fluminea*)释放的氮、磷可能占了浮游植物所需总量的 30%。水体营养盐浓度的升高是否能促进沉水植物的生长? 基于大量研究的基础上, Barko 等(1991)认为, 沉水植物的根部是吸收氮、磷及微量营养元素最主要的途径, 而叶片是吸收钙、镁、钠、钾及硫酸盐最主要的途径, 因而有根沉水植物主要通过根系获取营养(Carignan *et al.*, 1980; Borchardt, 1996), 而且螺类释放的营养物质会被附生藻类等优先利用(Underwood, 1991)。因此, 在沉积物营养盐含量丰富的情况下, 有螺处理组中水体营养盐浓度不同程度的升高对沉水植物生长的影响相对较弱。

总之, 沉水植物群落中植物的自身生长特性使伊乐藻与轮叶黑藻在与苦草及马来眼子菜的竞争中取得优势, 而椭圆萝卜螺的选择性牧食损害加速了这种优势地位的取得。

参 考 文 献

- 李宽意, 刘正文, 胡耀辉等, 2006. 椭圆萝卜螺对三种沉水植物的牧食研究. 生态学报, 26(10): 3221—3224
- 黄祥飞, 陈伟民, 蔡启铭, 1999. 湖泊生态调查观测与分析. 北京: 中国标准出版社, 47—54
- Barko J W, Gunnison D, Carpenter S R, 1991. Sediment interactions with submersed macrophyte growth and community dynamics. Aquatic Botany, 41: 41—65
- Borchardt M A, 1996. Nutrients. In: Stevenson R J, Bothwell M L, Lowe R L ed. Algal Ecology. Academic Press, San Diego: 183—227
- Brönmark C, 1990. How do herbivorous freshwater snails affect macrophyte? — A comment. Ecology, 71(3): 1212—1215
- Carignan R, Kalff J, 1980. Phosphorus sources for aquatic weeds: water or sediments? Science, 207: 987—989
- Carpenter S R, Lodge D M, 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. Aquatic Botany, 26, 341—370
- Catarino L F, Ferreira M T, Moreira I S, 1997. Preferences of grass carp for macrophytes in Iberian drainage channels. Journal of Aquatic Plant Management, 36: 79—83
- Lach L, Britton D K, Rundell R J *et al.*, 2000. Food preference and reproductive plasticity in an invasive freshwater snail. Biological Invasions, 2: 279—288
- Lauritsen D D, Mozley S C, 1989. Nutrient excretion by the Asiatic clam *Corbicula fluminea*. Journal of the North American Benthological Society, 8: 134—139
- Lodge D M, 1985. Macrophyte gastropod associations: observations and experiments on macrophyte choice by gastropods. Freshwater Biology, 15: 695—708
- Nurminen L, Horppila J, Lappalainen L *et al.*, 2003. Implications of rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) herbivory on submerged macrophytes in a shallow eutrophic lake. Hydrobiologia, 506: 511—518
- Pieczynska E, 2003. Effect of damage by the snail *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis* (L.) on the growth of *Elodea canadensis* Michx. Aquatic Botany, 75: 137—145
- Pinowska A, 2002. Effects of snail grazing and nutrient release on growth of the macrophytes *Ceratophyllum demersum* and *Elodea canadensis* and the filamentous green alga *Cladophora* sp.. Hydrobiologia, 479: 83—94
- Pypalová I, 2002. Initial impact of low stocking density of grass carp on aquatic macrophytes Aquatic Botany, 73: 9—18
- Reavell P E, 1980. A study of the diets of some British freshwater gastropods. Journal of Conchology, 30:

1) 李宽意, 刘正文, 胡耀辉, 2007. 两种不同食性螺类的营养释放研究. 研究资料

- 253—271
- Scheffer M, Hosper S H, Meijer M-L *et al*, 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology and Evolution*, 8: 275—279
- Sheldon S P, 1987. The effects of herbivorous snails on submerged macrophyte communities in Minnesota lakes. *Ecology*, 68: 1920—1931
- Underwood G J C, 1991. Growth enhancement of the macrophyte *Ceratophyllum demersum* in the presence of the snail *Planorbis planorbis*: the effect of grazing and chemical conditioning. *Freshwater Biology*, 26: 325—334
- van Donk E, 1998. Switches Between Clear and Turbid Water States in a Biomanipulated Lake (1986—1996): The Role of Herbivory on Macrophytes. In: Jeppesen E, SØndergaard M, SØndergaard M, Christoffersen K ed. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer-Verlag, New York, 290—297
- Van T K, Wheeler G S, Center T D, 1999. Competition between *Hydrilla verticillata* and *Vallisneria spiralis* as influenced by soil fertility. *Aquatic Botany*, 62: 225—233
- Watanabe T, Tanaka K, Higuchi H, 2000. Emergence of the apple snail, *Pomacea canaliculata* (Gastropoda: Ampullariidae), after irrigation in a paddy. *Applied Entomology and Zoology*, 35: 75—79

THE HERBIVORY EFFECTS OF SNAIL *RADIX SWINHOEI* ON SUBMERGED PLANT COMMUNITY

LI Kuan-Yi^{1,2}, LIU Zheng-Wen^{1,3}, LI Chuan-Hong³,
LIU Gui-Min^{1,2}, YANG Hong-Wei^{4,1}

(1. *Nanjing Institute of Geography & Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing, 210008*;
2. *Graduate School of Chinese Academy of Sciences, Beijing, 100049*; 3. *Jinan University, Guangzhou, 510630*; 4. *Nanjing University, Nanjing, 210081*)

Abstract The herbivory effects by snail *Radix swinhoei* on submerged plant community were examined in an experimental station under artificial controlling in Taihu Lake, Jiangsu of China from May to July, 2006. The results showed that the grazing activity of the snail depressed the growth of 4 submerged plant species, and the total biomass of plant community were negatively correlated to snail density significantly. The plant community structure was clearly affected by the snail. With the snail density increasing, the summed dominance ratio decreased for *Potamogeton malaianus* and *Vallisneria spiralis*, whereas those of *Elodea nuttallii* and *Hydrilla verticillata* steadily increased. The main influential factors on the change of community structure were discussed in this paper. It was thought that the inherited attribute of plant decided the dominance of *E. nuttallii* and *H. verticillata* in local plant community; and the herbivory preference of the snail on *P. malaianus* and *V. spiralis* speeded up the occupancy of dominance by other 2 plants.

Key words *Radix swinhoei*, Grazing, Submerged plants, Community structure, Summed dominance ratio