

淡水附植生物的 组成结构特征及其 生态功能

董彬 王国祥 马杰 著

DANSHUI
FUZHISHENGWU DE
ZUCHENG JIEGOU TEZHENG
JI QI SHENGTAI GONGNENG



化学工业出版社

淡水附植生物的 组成结构特征及其 生态功能

董彬 王国祥 马杰 著



化学工业出版社

· 北 京 ·

本书以淡水生态系统中水生植物茎叶表面的附植生物为研究对象,围绕附植生物的组成和结构特征、生态功能、影响因素及应用五个部分进行了深入研究,阐述了典型水生植物附植生物的组成成分、空间结构及时空变化特征,揭示了富营养化水体中附植生物的生态功能,探讨了生物与环境因素对附植生物的影响机制,分析了附植生物的应用,并提出了一些新认识和见解。

本书具有较强的知识性和针对性,可供从事水环境生物学、淡水生态学、环境保护、水环境生态修复等的科研人员、技术人员参考,也可供高等学校环境科学与工程、生态科学及相关专业师生参阅。

图书在版编目 (CIP) 数据

淡水附植生物的组成结构特征及其生态功能/董彬, 王国祥, 马杰著. —北京: 化学工业出版社, 2018. 10
ISBN 978-7-122-32941-7

I. ①淡… II. ①董…②王…③马… III. ①淡水生物-研究 IV. ①Q178.51

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (2018) 第 200967 号

责任编辑: 刘兴春 刘 婧
责任校对: 杜杏然

文字编辑: 汲永臻
装帧设计: 关 飞

出版发行: 化学工业出版社 (北京市东城区青年湖南街 13 号 邮政编码 100011)
印 装: 中煤 (北京) 印务有限公司
710mm×1000mm 1/16 印张 14½ 字数 210 千字 2018 年 12 月北京第 1 版第 1 次印刷

购书咨询: 010-64518888 售后服务: 010-64518899

网 址: <http://www.cip.com.cn>

凡购买本书, 如有缺损质量问题, 本社销售中心负责调换。

定 价: 85.00 元

版权所有 违者必究

前言

水体富营养化已成为影响全球水质的重要问题之一，这种现象经常伴随着浮游藻类的暴发和大型水生植物的衰退。大型水生植物作为一个功能群，在淡水生态系统中占有独特的生态位，在改善和提高水环境质量方面发挥着关键作用。水生植物在维持水体的清水稳态、为水生动物微生物提供栖息地和食物、维持生物多样性、稳定底质、调控生态系统的生物地球化学循环、提供健康生态服务功能、调节湿地水文情势等方面具有重要的生态功能。在富营养化浅水水体中，水生植物茎叶表面常附着一层由藻类、微生物、菌胶团、碎屑等组成的厚度不等的褐色物质（附植生物），形成了特殊的生物-水微界面。在过去的几十年里，研究者们先后对水生植物上的附着藻类、附着细菌产生了浓厚的兴趣，研究活动颇多。但由于研究技术的限制，对附植生物的研究仍不够深入和系统。

由于附植生物复杂的物质组成和存在氧化还原异质微环境，光合作用和许多异养过程都可能在附着层内发生，因此，附着层内化学物质的产生、转移转化、循环过程非常活跃，可以说是理化性质的突变区，与水体和沉积物中存在很大差异。附植生物与水体和植物之间发生的理化、生物反应将对其附近的物质产生重要影响。近年来，随着新兴技术的发展，高分辨率微电极技术、扫描电镜和元素分析技术、同位素示踪技术、分子生物学技术等技术的应用，为揭秘深奥而又难以探测的附植生物微生境提供了理想工具，使得附植生物的研究更加微观和细致、原位和多维，使得附植生物生态学的研究有了突飞猛进的发展。

本书以淡水生态系统中水生植物茎叶表面的附植生物为研究对象，围绕附植生物的组成和结构特征、生态功能、影响因素及应用五个部分进行了深入研究，阐述了典型水生植物附植生物的组成成分、空间结构及其时

空变化特征,揭示了富营养化水体中附植生物的生态功能,探讨了生物与环境因素对附植生物的影响机制,分析了附植生物的应用,并提出了一些新认识和见解。本书的特点是以富营养化水体中典型水生植物为例,运用翔实的实验数据从微生境角度对附植生物的结构、功能及其动态变化进行微观分析,并对水生植物-水微界面过程和机制进行探讨,以期丰富和完善附植生物生态学的知识体系,可供从事水环境生物学、淡水生态学、环境保护、水环境生态修复等方面的科研人员、技术人员和高校师生参考。

本书内容主要是在国家自然科学基金(41173078, 41603071)和引进人才科研启动经费支持下完成的(LYDX2016BS074)。

本书内容由绪论、附植生物的组成和结构特征、生态功能、影响因素及应用5章组成。具体编写分工如下:第一章,第二章的第一节、第三节、第四节、第五节、第六节,第三章及第四章由董彬著;第二章第二节、第七节和第八节由马杰著;第五章由王国祥、董彬著。全书最后由董彬统稿、定稿。

限于作者研究水平和有些研究内容尚在研究发展阶段,书中难免存在不妥和疏漏之处,恳请各位专家、学者和读者批评指正。

编著者

2018年6月

目 录

第一章 绪论

第一节 淡水生态系统中的附着生物	1
一、附着生物的概念及分类	1
二、附着生物的结构组成	3
三、附着生物的生态功能	5
四、附着生物的影响因素	10
第二节 水环境附着生物的研究方法	20
一、附着生物成分的分析	21
二、附着生物空间结构分析	22
三、附着生物群落结构分析	23
四、附着生物功能分析	25
第三节 水生植物茎叶微界面附植生物研究概述	28
一、国内外研究进展	30
二、微界面附植生物研究方法和技术	36
三、微界面附植生物研究存在的问题	37

第二章 水生植物附植生物组成和结构特征

第一节 富营养化水体中典型水生植物附植生物特征比较	39
一、材料和方法	39
二、采样点植物群丛内水质特征	41

三、不同种类植物的附着物存在差异	41
第二节 典型沉水植物附着细菌群落结构特征	43
一、研究区概况及研究方法	44
二、三种沉水植物附着细菌群落组成分析	47
三、三种沉水植物附着细菌多样性分析	48
四、三种沉水植物附着细菌群落结构差异性分析	49
五、小结	50
第三节 典型沉水植物微界面附植生物组成和结构	51
一、材料和方法	51
二、微界面附着物组成复杂	54
三、微界面附着物空间结构复杂	58
四、沉水植物微界面空间结构讨论	60
五、微界面研究技术评价	63
六、小结	65
第四节 典型沉水植物微界面时空特征	65
一、材料和方法	66
二、微界面附着物具明显的时空变化特征	68
三、微界面环境因子 O_2 浓度、pH 值和 ORP 等具明显 的时空变化特征	70
四、菹草不同部位微界面 O_2 浓度、pH 值和 ORP 的分布特征	74
五、微界面 O_2 浓度分布与微界面结构的关系	77
六、微界面 pH 值和 ORP 分布与微界面结构的关系	79
七、沉水植物微界面时空特征对水生态系统的重要意义	79
八、小结	82
第五节 不同沉水植物叶微界面结构比较	82
一、材料和方法	83
二、不同物种的微界面附着物特征	84
三、不同物种的光合生理特征	86
四、不同物种的微界面 O_2 浓度、pH 值和 ORP 大小及分布特征	87
五、讨论	89

六、小结	91
第六节 不同生长阶段典型沉水植物茎叶微界面结构比较	91
一、材料和方法	92
二、不同生长阶段微界面 O_2 浓度分布比较	94
三、不同生长阶段微界面 pH 值分布比较	94
四、不同生长阶段微界面 ORP 的分布比较	97
五、不同生长阶段植物微界面附着物特征	97
六、植物对微界面 O_2 浓度、pH 值和 ORP 的影响讨论	99
七、植物和附植生物联合对微界面 O_2 浓度、pH 值和 ORP 影响的机理	101
八、小结	106
第七节 不同生长阶段附着细菌群落的结构特征	106
一、材料和方法	107
二、植物不同生长阶段细菌群落在门水平上的丰度变化特征	111
三、植物不同生长阶段细菌群落在属水平上的丰度变化特征	114
四、植物不同阶段细菌群落多样性分析	116
五、细菌群落结构差异的 PCA 分析	118
六、小结	119
第八节 不同生境金鱼藻附着细菌群落的结构特征	119
一、材料和方法	120
二、两个湖泊细菌门水平上组成及丰度的变化特征	124
三、两个湖泊细菌属水平上组成及丰度的变化特征	126
四、两个湖泊附着细菌多样性比较	128
五、PCA 分析两个湖泊细菌群落结构的差异	130
六、小结	131

第三章 附植生物的生态功能

第一节 附植生物对沉水植物光合作用的抑制效应	132
一、材料和方法	133

二、马来眼子菜不同生长阶段附着物和附着层的 O_2 分布特征	135
三、微界面附着物对沉水植物光合作用的影响	137
四、附着物抑制沉水植物光合作用的可能机制	139
第二节 沉水植物附植生物的反硝化作用	142
一、材料和方法	143
二、附植生物的反硝化活性	146
三、马来眼子菜附植生物的特征	148
四、反硝化作用的影响因素	149
五、附植生物反硝化在富营养化湖泊氮去除中的重要作用	152
六、对附植生物反硝化作用测定方法的改进	154
七、小结	155
第三节 富营养化水体中夏季附植生物反硝化脱氮作用研究	156
一、材料和方法	156
二、不同营养状态水体中附植生物的反硝化作用存在差异	157
三、不同种类水生植物附植生物的反硝化作用存在差异	159

第四章 附植生物的影响因素

第一节 养分负荷对水生植物微界面附植生物的影响	162
一、材料和方法	163
二、水体养分负荷影响菹草微界面附着物数量	165
三、水体养分负荷影响菹草微界面 O_2 浓度分布	165
四、水体总氮总磷、负荷与附植生物的关系	167
五、讨论	171
六、小结	172
第二节 底质对苦草微界面附植生物结构的影响	173
一、材料和方法	174
二、底质影响苦草微界面附植生物	175
三、底质影响苦草微界面结构	177

四、讨论 177

第三节 光照对微界面附植生物结构的影响 179

一、实验设计 181

二、光强对沉水植物微界面厚度和 O₂ 浓度的影响 182

三、光暗转换对沉水植物微界面 pH 值的影响 186

四、讨论 187

第四节 生境对微界面附植生物结构的影响 188

一、材料和方法 189

二、生境影响植物生长和附植生物积累 190

三、生境通过影响植物生长和附着物积累影响微界面结构 192

第五章 附植生物的应用

第一节 附植生物的应用 195

一、监测水质 195

二、改善水质 196

三、去除重污染水体有机物 197

四、去除重金属 198

第二节 附植生物生态学研究展望 199

参考文献

第一章 绪 论

第一节 淡水生态系统中的附着生物

一、附着生物的概念及分类

(一) 附着生物的概念及发展

附着生物一词源于英文“periphyton”，国内文献多将其翻译为“附着生物”“着生生物”“周丛生物”“着生藻”“附生藻”等，在国外文献中，periphyton 和德语 aufwuchs 通用。苏联生物学家 Dachnowski-Stokes 第一个用“periphyton”描述生长在放置于水中的人工基质上的微小生物，到 1928 年，该词便经常出现在欧洲和亚洲文献中，当时指生长在任何浸水基质上的所有生物（Weitzel, 1979）；到 20 世纪 30 年代，“periphyton bacteria”在美国用来指从浸水玻片上采集的细菌；1945 年，Young 首次给附着生物下了定义，附着生物是指生长在浸没于水中的各种基质表面上的有机集群，由于悬浮颗粒也沉淀在基质上，故这些有机体往往被一层黏滑的甚至毛茸茸的泥沙所覆盖（刘健康，1999）。1962 年，Sladeckova 给附着生物的定义包括在基质上生长的所有生物，如细菌、真菌、藻类、原生动物、轮虫、鱼卵等。1975 年，Wetzel 提出的定义则仅限于附着藻类，即附着在基质表面的藻类群落，1983 年，他又对该定义进行扩展，即为附着在基质上的微生物群落，包括藻类、细菌、真菌、动物、有机或无机碎屑物等，着生基质可以是有机或无机物，具有生命或是非生命的（Wetzel, 1983）。1985 年，丹麦淡水生物学者 Sand-Jensen 等

指出,附着生物群落是指水生植物表面的细菌、藻类、真菌和水生动物等多种生物的集合体 (Sand-Jensen et al, 1985)。随着相关基础研究及应用研究的深入和广泛开展,对附着生物的概念理解也发生了一些变化。在水质净化技术研究中,附着生物常被定义为着生在无机基质或水生植物表面的垫状或层状藻类群落 (Doren et al, 1996; William et al, 2001),而在水质监测和水生态系统修复研究中,则更多地被定义为着生在有机或无机基质上的各种藻类群落和有机质、泥沙、菌胶团等的集合 (Jones et al, 1999; Jeffrey et al, 2004; Viset al, 2006)。

综上,我们可以给附着生物做如下定义:附着生物是指水环境中主要由附着藻类、附着动物、细菌、真菌、有机碎屑、菌胶团、泥沙等组成的集合体。

(二) 附着生物的分类

1. 根据附着基质不同, 附着生物分类

描述附着生物的术语很多,这些术语的范围与附着生物群落本身一样多。根据附着基质的不同,可将附着生物分为附岩生物、附泥生物、附植生物、附动生物、附木生物、附砂生物等。

(1) 附岩生物 生长在岩石表面 (epilithic) 上的附着生物称为附岩生物。

(2) 附泥生物 生长在泥或底泥表面 (epipellic) 上的附着生物称为附泥生物。

(3) 附植生物 生长在植物表面 (epiphytic) 上的附着生物称为附植生物。

(4) 附动生物 生长在动物表面 (epizoic) 的附着生物称为附动生物。

(5) 附木生物 生长在木头上 (epidendric) 的附着生物称为附木生物。

(6) 附砂生物 生长在砂表面 (epipsammic) 的附着生物称为附砂生物。

2. 附着基质分类

附着基质可分为人工基质和天然基质。

① 人工基质的优点主要是：易于操作，可方便地安装在水中不同的深度；可以设置足够多的重复；易于采样。合适的人工基质可成功应用于多种研究，如附着生物定殖速率、群落相互作用、环境变量的影响和环境因子的比较等。但人工基质由于有惰性，在精确模拟自然条件尤其是生物量和生产估计非常重要的自然条件下可能不太适用。因为在同样的水环境条件下，人工基质上附着生物群落与天然基质存在差异，但也有学者认为不存在差异。

② 天然基质如水生植物由于具有生物活性，许多研究也都是在天然基质上进行的，取样通常牵扯到分离附着生物前去除水生植物。这种去除可能涉及松散的附着生物的损失，因此，最好的办法是在水下把水生植物围起来再采集。相应地，植物上的附着生物通常用附着的单位植物面积或单位植物干重来表示。

附着生物中，附着硅藻由于有很高的繁殖率和很短的生命周期，能够对周围的理化因子及生态环境变化进行快速响应，已被广泛用于河流及湖泊的水质生物监测。附着硅藻有“面着生”（plane-attached）和“点着生”（piont-attached）两种附着方式，以“面着生”为主。从外观上来看，面着生附着硅藻像是一层黄褐色的黏质藻垫，并且这种藻垫在水下的各种基质表面上附着。一方面，由于其所处的边界层流速较慢且紧贴在基质上，因此可防止急流导致的机械折断；另一方面，“面着生”硅藻还具有抗牧食性的特点，由于其他藻类的覆盖，在营养和光照方面能够限制它们的生长。“点着生”的藻类，如生长在流速较慢的基质上的针杆藻属（*Synedra*），就是一种较早生长在“面着生”藻类上方的藻类，伴随着群落的不断发展，有柄的硅藻能够在点、面方式着生的藻类之上生长，并且能够最大程度地利用光照和营养，相对于下层生长方式，它们在资源的利用方面更具有竞争力。

二、附着生物的结构组成

淡水环境中的附着物主要含有矿物质、金属氢氧化物、腐殖质、纤维

素、藻类、微生物、有机无机复合物等物质，物质的粒度主要在纳米至微米级之间，由于浸没在水体中，这类物质通常具有凝聚、吸附、络合、降解、光合作用、生物降解、分解等界面作用，它们在水体中的物理、化学和生物学特性往往是决定微界面体系特征的基本因素。

附着物结构是指细菌、细胞群、胞外聚合物（extracellular polymers, EPS）、颗粒物等物质的空间排列（图 1-1）。在不同水环境中，附着物的结构存在较大差异。由于结构可影响运输阻力，因此，其对附着生物活性来说是一个重要的决定性因素。由于附着物厚度往往不到几毫米，对其结构分析主要依靠微观技术，如光学显微镜（light microscopy, LM）、荧光显微镜（fluorescence microscopy, FM）、扫描电子显微镜（scanning electron microscopy, SEM）、环境扫描电子显微镜（environmental scanning electron microscopy, ESEM）、透射电子显微镜（transmission electron microscopy, TEM）、激光扫

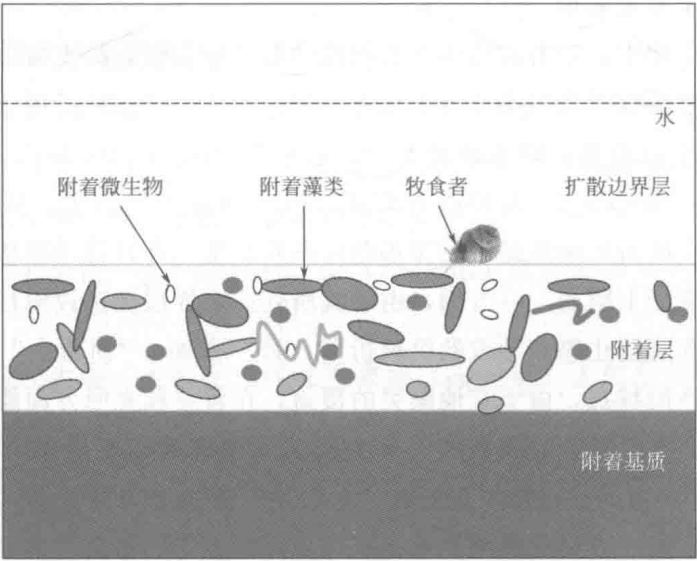


图 1-1 附着物结构示意图

描共聚焦显微镜（confocal scanning laser microscopy, CSLM）和原子力显微技术（atomic force microscopy, AFM）。利用微观技术观察发现，附着生物存在异质性。附着生物并不是平的，而且其内各种物质成分的分布也是不均匀的，其复杂的结构中存在孔隙、空洞、槽和成簇的细胞等。影响附着生物膜结构

的因素主要有水动力、水质、水环境因子、基质特性等。描述物质迁移转化、附着生物附着过程的数学模型主要是基于概念模型。目前,对附着生物膜结构的原位观测和研究还相对较少,对附着物中的附着藻类和微生物研究较多,对其他成分如非生物成分及其功能的研究尚比较欠缺,如对胞外聚合物 EPS 的实际组成、理化特征还了解甚少。由于附着生物膜与膜内的许多过程(如附着、脱落、牧食等)、特性相联系,因此对附着生物膜结构组成和功能的研究非常必要。

三、附着生物的生态功能

附着生物在水体中广泛存在,其固着的特性对水生态系统中污染物具有重要的监视作用;在活性污泥法处理生活污水、曝气处理地下水污染、去除污染物等方面具有独特的优势;在养分循环、养分迁移过程中也发挥着重要作用。

1. 对水生态系统的初级生产具有重要贡献

在河流和湖泊中,附着生物是主要的初级生产来源,为多种脊椎动物和无脊椎动物牧食者提供高质量的食物。表 1-1 为淡水生态系统中附着生物的初级生产力。附着生物的年初级生产力可占总初级生产力的 1%~87%。在很多水体中,附着藻类对总初级生产力的贡献比浮游植物大很多。在池塘中,附着藻类的年初级生产量也可以达到总初级生产量的 50%以上[约 $1.7\text{gC}/(\text{m}^2\cdot\text{d})$](Azim et al, 2002a)。在对比附着藻类的初级生产力的实验中,附着藻类的生物量在浑浊水体中占总初级生产力的 96%,在清澈水体中附泥藻类也占到 77% (Liboriussen, Jeppesen, 2003)。这些差异可能主要是由不同的水体环境如光照强度、营养盐浓度、牧食者种类和数量的不同等造成的。由于基质类型对附着生物的初级生产力和生物量有重要影响,本书只统计了天然基质上的附着生物初级生产力。

从表 1-1 中可以看出,在低营养水平的淡水生态系统中,附着生物的初级生产力与浮游生物的相似,甚至超过了浮游生物的初级生产力,由此可见附着生物在淡水生态系统中的重要性。

表 1-1 淡水生态系统中附着生物的初级生产力

河流 /湖泊	地点	营养 状态	浮游生物 初级生 产力 /[gC/(m ² ·a)]	附着生物 初级生 产力 /[gC/(m ² ·a)]	对总初级 生产力的 贡献/%	来源	备注
Ikroavik lake	美国阿拉斯 加州	贫营养	2.2	2.3	51.1	Stanley, 1976	无 大型 水 生植 物
Lake 18	加拿大西北	贫营养	5.2	33.7	87	Ramlal et al, 1994	
Wingra	美国威斯康 星州	富营养	438	3.1	1	McCracken et al, 1974	
Paul	美国 密歇 根州	贫营养	42	139	76.8	Vadeboncoeur et al, 2001	无 大型 水 生植 物型 水 生植 物型 水 生植 物型 水 生植 物型 水 生植 物型
West	美国 密歇 根州	贫营养	40	154	79.4	Vadeboncoeur et al, 2001	
East	美国 密歇 根州	贫营养	62	64	50.8	Vadeboncoeur et al, 2001	
Peter	美国 密歇 根州	贫营养	77	150	66.1	Vadeboncoeur et al, 2001	
Kalgaar	丹麦	贫营养	24.1	0.5	1	Søndergaard and Sand- Jensen, 1978	无 大 型 水 生 植 物
Mirror	美国 新汉 普郡	贫营养	29	2.1	6	Likens, 1985	
Law- rence	美国 密歇 根州	贫营养	43	40	23.4	Wetzel et al, 1972	无 大 型 水 生 植 物
Eagle	美国加利福 尼亚	富营养	117	14.2	10.8	Huntsinger, and Maslin, 1976	
Lake 240	加拿大安大 略湖	贫营养	50	0.9	1.7	Schindler et al, 1973	
Lake 239	加拿大安大 略湖	贫营养	82	0.81	1	Schindler et al, 1973	
Myvatn	冰岛	富营养	60	270	71.1	Jónasson et al, 1990	
Esrom	丹麦	富营养	170	35	15.6	Jónasson et al, 1990	

续表

河流 /湖泊	地点	营养 状态	浮游生物 初级生 产力 /[gC/(m ² ·a)]	附着生物 初级生 产力 /[gC/(m ² ·a)]	对总初级 生产力的 贡献/%	来源	备注
Thingvallavatn	冰岛	贫营养	67.5	29	27.2	Jónasson et al, 1990	
Batorind	白俄罗斯	富营养	177	4.3	2.3	Westlake, 1980	
Kiev	乌克兰	富营养	81	97	52.6	Westlake, 1980	
Myastrod	白俄罗斯	富营养	158	10	5.7	Westlake, 1980	
Krasnoyed	俄罗斯	中营养	106	14	10.3	Westlake, 1980	
Mikolasjskied	波兰	富营养	226	18.7	7.3	Westlake, 1980	
Narochd	白俄罗斯	中营养	48	50	48.1	Westlake, 1980	
Paajarvi	芬兰	贫营养	26	1.8	6.3	Westlake, 1980	

2. 在食物网中的作用

附着生物与浮游生物一样,是淡水生态系统中无脊椎动物食物的一个主要来源,由于它具有较高的周转率,即使其生物量低,附着生物群落也是一种重要的食物资源 (McIntireet al, 1996)。附着生物进入食物网的途径有很多。常见的附着生物的牧食者有蜗牛 (snails)、切翅泥苞虫 (caddisflies)、摇蚊 (chironomids) 和蜉蝣 (mayflies) 等,一些附着在植物上的浮游动物也是附着生物的牧食者。牧食者对附着生物有很强的下行效应 (top-down effect)。对湖泊中蜗牛-附着生物-水生植物相互作用的研究较多 (Carpenter, Lodge, 1986; Brönmark et al, 1992; McCollum et al, 1998; Jones et al, 1999; Jones et al, 2000b), 蜗牛可明显降低附植植物的生物量,因此对水生植物有潜在的益处。切翅泥苞虫是湖泊中另一种牧食者,它们可以降低岩石、木头和沉积物上附着生物的丰富度和生产力 (Cuker, 1983)。摇蚊也依赖于附着生物,当往中型实验系统中加入养分时,系统壁上的附着生物积累与摇蚊的密度与养分添加呈正相关 (Blumenshineet al, 1997)。另一项中试研究表明,摇蚊对系统壁上的附着生物有很强的下行抑制作用 (Mazumder et al, 1989)。在营养盐有效性较高的清水态或者富营养化湖泊生态修复过程中,通过牧食者的下行效应,可以有效地控制附着藻的生长和发展,利于沉水植物的生长以及生态修复过程中沉水植物群落的重建。

3. 作为监测水质的指示器

人类对附着生物最普遍的一个影响是无机养分的过量输入对初级生产