

着生藻碳氮计量特征对铜锈环棱螺生长的影响

谈冰畅^{1,2}, 蔡永久¹, 安苗³, 谷娇^{1,2}, 宁晓雨^{1,2}, 李宽意¹

(1. 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, 江苏 南京 210008;

2. 中国科学院大学, 北京 100049; 3. 贵州大学动物科学学院, 贵州 贵阳 550025)

摘要: 氮负荷较高的富营养湖泊中, 着生藻大量增加, 而牧食者数量却逐渐减少, 进而导致沉水植物衰退或消亡; 为了探究氮浓度过高对螺类生长的影响, 本文基于受控实验, 探讨了不同水体氮浓度(1 mg/L, 4 mg/L, 7 mg/L)培养下的着生藻碳氮计量特征对铜锈环棱螺(*Bellamya aeruginosa*)生长的影响效应。结果表明, 4 mg/L 处理组的着生藻和螺体内的碳和氮含量均高于 1 mg/L 和 7 mg/L 处理组, 而碳氮比则低于这 2 个处理组; 1 mg/L 处理组的着生藻和螺体内的碳和氮含量最低, 其碳氮比最高。着生藻氮含量与螺体内氮含量呈显著正相关关系($r=0.877, P<0.001$)。水体氮浓度为 1 mg/L 处理组的螺生长率和体长均高于 4 mg/L 和 7 mg/L 处理组, 4 mg/L 处理组的螺生长率和体长最低。研究结果显示, 着生藻氮元素含量在一定范围内会随着水体氮浓度的增加而升高, 着生藻氮含量与螺体内的氮含量变化一致, 作为螺食物的着生藻氮含量增加时, 螺体内氮含量也相应随之增加。环棱螺食物质量的下降与着生藻中化学元素含量的改变有关, 这可能是螺生长受到抑制的重要原因。

关键词: 氮浓度; 着生藻; 铜锈环棱螺; 碳氮比

中图分类号: Q142 **文献标志码:** A **文章编号:** 1674-3075(2017)01-0035-06

螺类是淡水生态系统中的重要组成部分, 主要以着生藻为食(李宽意等, 2007; 池仕运, 2014; 赵峰, 2014)。螺类的牧食会显著降低着生藻的生物量(Jones et al, 2002; Li et al, 2008), 从而使着生藻对沉水植物光照限制及营养盐竞争等的抑制作用得到削弱, 进而促进沉水植物的生长(Jones & Sayer, 2003; Li et al, 2008)。

着生藻的数量和质量影响螺类的生长、繁殖和种群动态(Liess & Hillebrand, 2006; Cross et al, 2007; Marcarelli et al, 2011)。中营养湖泊着生藻的生物量与牧食螺类的数量显著正相关(Jones & Sayer, 2003)。对于富营养湖泊而言, 随着水体营养盐浓度的升高以及着生藻“爆发”式的增长, 虽然螺类食物充足, 但其种群受食物质量的影响可能更大。就食物质量而言, 着生藻碳、氮、磷元素含量的变化, 会影响以着生藻为食的消费者的生长、繁殖等生活史特性(Stelzer & Lamberti, 2001)。水体中氮磷浓

度升高引起食物元素比的变化, 对螺类生长繁殖的影响可分为正效应和负效应。正效应表现为有利于螺类的生长和繁殖, 如以低 C:P 藻为食的新西兰泥螺(*Potamopyrgus antipodarum*), 其生长速率更快、成熟时间更早、卵个体更大(Tibbets et al, 2010)。负效应则表现为营养元素过量时, 会抑制消费者的生长和繁殖(Plath & Boersma, 2001; Boersma & Elser, 2006; Zehnder & Hunter, 2009); 如 P 过量导致食物 C:P 比(100)较低时, 螺(*Mexithauma quadri-paludium*)的生长受到抑制且死亡率增加(Elser et al, 2005)。对于主要摄食高 C:N 和 C:P 比食物的牧食螺类而言, 其肌体 C:N 和 C:P 比通常也较高, 因此可能更易受到营养元素过量的影响。

氮负荷较高的富营养湖泊中, 着生藻大量生长, 而着生藻牧食者数量逐渐降低, 加快了富营养湖泊中沉水植物的衰退和消亡(Jones & Sayer, 2003; Li et al, 2008)。氮浓度过高导致着生藻碳氮比变化是否会改变牧食者螺类的食物质量进而影响其生长, 是一个值得探究的课题。本文选择典型种类—铜锈环棱螺(*Bellamya aeruginosa*)为研究对象, 设计单因子的生态计量化学受控实验, 保持水体磷浓度不变, 通过提高水体氮浓度培育出不同碳氮比的着生藻喂养铜锈环棱螺, 从而探讨不同食物质量的着生藻对淡水螺类生长的影响效应。

收稿日期: 2016-05-09

基金项目: 国家自然科学基金(31300396; 31370477; 31170441); 中科院重点项目(KFZD-SW-302-02); 江苏省自然科学基金(BK20131055)。

作者简介: 谈冰畅, 1987年生, 女, 博士研究生, 主要从事水域生态学与水体修复研究。E-mail: xinxintan@126.com

通信作者: 李宽意, 1971年生, 男, 研究员, 主要从事湖泊生物生态研究。E-mail: kyli@niglas.ac.cn

1 材料与方法

1.1 实验设计

受控实验于2014年6月24日至8月25日在中国科学院太湖湖泊生态系统研究站进行。实验设计3个氮浓度梯度(1 mg/L、4 mg/L和7 mg/L),该3个浓度梯度是通过室内预实验确定的,且在自然水体中广泛存在,不会导致实验所用螺的死亡,每个处理组的磷浓度均为0.1 mg/L(表1)。每组浓度梯度设4个重复。实验所用容器为12个内壁5面均为磨砂的玻璃缸(20 cm × 15 cm × 20 cm)。为了控制水温,实验玻璃缸放置在大水槽中,每个玻璃缸放置4片与玻璃缸内壁相同材质的磨砂玻璃片作为附着基,用塑料绳和夹子等距固定,保证每片附着基之间互不挡光。所用着生藻是实验开始前在光照培养箱中,模拟自然条件(光照选取与自然光尽量一致的3排灯管,16 h光照,8 h黑暗;光照时温度为26.5℃,黑暗时为24℃),以实验设置的营养盐浓度,培养了1个月的着生藻。铜锈环棱螺采集于太湖梅梁湾,为避免铜锈环棱螺的原位食物种类可能不一样对实验产生干扰,实验开始前将其放入水族箱中培养约1个月。实验用水为蒸馏水,以保证没有浮游动物和先锋种,通过添加配置的营养盐溶液(氮为KNO₃,磷为KH₂PO₄),分别使其达到实验设计的浓度。

表1 各处理组氮磷浓度设置

Tab.1 Concentrations of nitrogen and phosphorus in each treatment

处理组 编号	氮浓度/ mg · L ⁻¹	磷浓度/ mg · L ⁻¹	氮磷质量比 (N : P)
1	1	0.1	10
2	4	0.1	40
3	7	0.1	70

1.2 样品分析

实验期间,每个玻璃缸中加入壳高约9 mm、体重约0.9 g的铜锈环棱螺4只。每天观察螺和着生藻生长情况。每隔7 d采集1次着生藻,所有样品均立即放入培养皿,于60℃烘箱中烘干24 h后,用玛瑙研磨成粉末,最终样品放入离心管中,保存于干燥器中待测。实验结束后,将铜锈环棱螺捞出,分别测量壳高、体重,计算螺类的生长率,其计算公式(Stelzer & Lamberti, 2002)如下:

$$G_s = (M_f - M_i) / D$$

式中: G_s 为螺类的生长率(mg/d); M_i 、 M_f 为实验前、后螺类的重量(mg); D 为实验持续时间(d)。

将铜锈环棱螺的内脏团取出,在60℃烘箱中烘干48 h,用玛瑙研磨成粉末,放入离心管中,保存于干燥器中待测。着生藻及螺内脏团的碳、氮含量的测定均用百万分之一天平(CAHN C-33)称量0.5 mg样品,装入6 mm × 4 mm锡囊中,用元素分析仪测定。

1.3 数据处理

用One-way ANOVA检验各时段各处理组着生藻、环棱螺碳氮计量特征及环棱螺生长指标的差异性,多重比较采用Tukey's HSD。用一元线性回归分析环棱螺氮含量与着生藻氮含量的关系。数据分析前进行正态分布和方差齐性检验,不满足条件时进行对数转换,所有分析采用统计软件IBM SPSS 21.0。

2 结果与分析

2.1 着生藻碳和氮含量及其碳氮比

随着水体氮浓度的升高,着生藻的碳和氮含量呈现先升高、后下降的趋势(图1)。

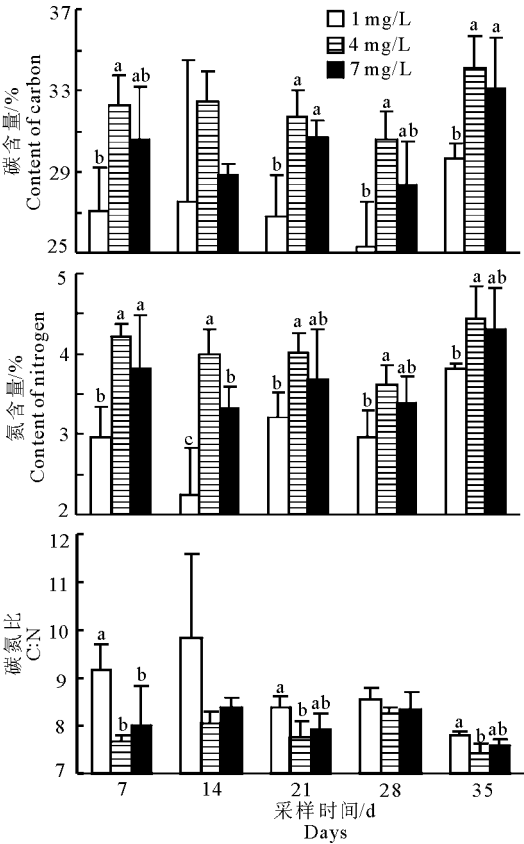


图1 着生藻碳和氮含量及其碳氮比
(平均值 ± 标准差)

Fig.1 Content of carbon and nitrogen and the C : N ratio of periphyton for each treatment (Mean ± SD)

着生藻的碳含量在第 1 次采样(7 d)和第 4 次采样(28 d)时具有相似的规律,4 mg/L 处理组的碳含量均显著高于 1 mg/L 处理组,7 mg/L 处理组则处于中间水平。21 d 和 35 d 碳含量变化类似,4 mg/L 和 7 mg/L 处理组的碳含量均显著高于 1 mg/L 处理组,而 7 mg/L 处理组略低于 4 mg/L 处理组。

7 d 时,4 mg/L 和 7 mg/L 处理组着生藻的氮含量显著高于 1 mg/L 处理组,7 mg/L 处理组略低于 4 mg/L 处理组;14 d 时,4 mg/L 处理组的氮含量均显著高于 1 mg/L 和 7 mg/L 处理组,1 mg/L 处理组最低。后 3 次采样(分别是 21、28、35 d)情况相似,4 mg/L 处理组着生藻的氮含量显著高于 1 mg/L 处理组,7 mg/L 处理组居于中间水平,但与 1 mg/L 和 4 mg/L 处理组无显著差异。

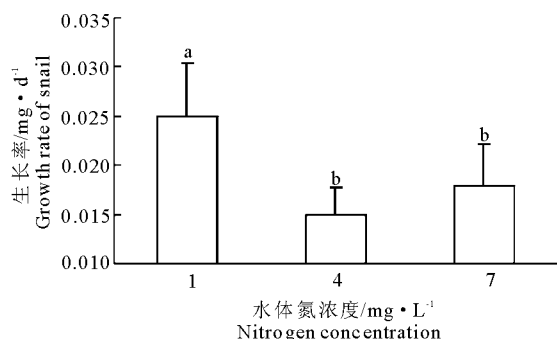


图 2 不同水体氮浓度处理组铜锈环棱螺生长率和体长(平均值 ± 标准差)

Fig. 2 Shell length and growth rate of *Bellamya aeruginosa* grown under different nitrogen concentrations for 35 days (Mean ± SD)

2.3 螺内脏团和着生藻碳氮计量特征关系

随水体氮浓度的升高,螺体内的碳和氮含量均先升高后下降(图 3)。4 mg/L 和 7 mg/L 处理组的螺碳和氮含量均显著高于 1 mg/L,7 mg/L 处理组略低于 4 mg/L 处理组。

相应地,4 mg/L 和 7 mg/L 处理组螺碳氮比均显著低于 1 mg/L 处理组,1 mg/L 时螺碳氮比达最大值,4 mg/L 时的螺碳氮比显著低于 7 mg/L 处理组(图 4)。着生藻氮含量与螺氮含量呈显著正相关($r=0.877, P<0.001$)。

3 讨论

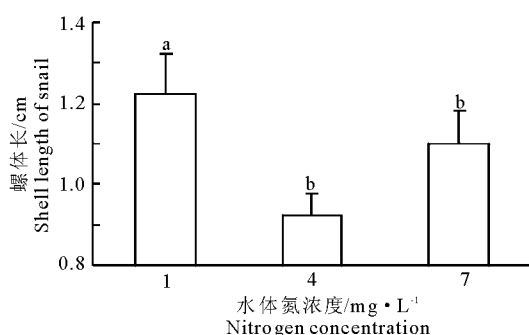
3.1 水体氮浓度对着生藻化学元素含量的影响

水体中氮浓度影响着生藻的化学元素含量。在营养盐充足时,藻类可以过度吸收水体中的营养盐,使其储存在体内,形成藻类细胞内普遍存在的“营养库”,以供藻类后续生长的长期使用,甚至保证能够在极端环境中继续生长(Droop, 1973; 吴珊等,2010)。这种现象被称为“奢侈消费(Luxury con-

sumption)”(吕颂辉和李英,2006; Ruiz, 2013)。Stelzer & Lamberti(2001)研究表明,着生藻化学元素含量的变化与水体中的营养盐浓度密切相关,着生藻体内的氮磷比(在水体低氮磷比和中氮磷比处理组时)随着水体营养盐氮磷比的升高而增加。本实验中,着生藻碳和氮含量以及碳氮比变化与之较为类似,如在水体氮浓度为 1~4 mg/L 时,氮、磷含量随着水体氮浓度升高而逐渐升高,4 mg/L 处理组着生藻碳和氮含量均显著高于 1 mg/L 处理组,而着生藻碳氮比相应地较低;然而藻类对营养盐的吸收与藻类的生长是 2 个不同的过程,一般来说,藻类对营养盐的吸收在前,而生长在后。Janse(1990)发现藻类对营养盐的吸收量受到藻细胞本身营养盐积累量的影响,细胞内积累的营养盐越少,其对水体中营养盐的吸收量越大;细胞内积累的营养盐达到自身的最大值后,其对环境中营养盐的吸收量反而会降低。本实验中,7 mg/L 处理组着生藻吸收的营养盐率先达到饱和后就会进入生长阶段,消耗自身的营养盐,从而导致自身的营养盐水平逐渐降低。

2.2 螺的生长指标

随着水体氮浓度的升高,螺生长率和体长均呈先下降、后升高的趋势。水体氮浓度为 1 mg/L 处理组的螺生长率显著高于 4 mg/L 和 7 mg/L 处理组,4 mg/L 处理组的螺生长率最低。螺体长在水体氮浓度 1 mg/L 和 7 mg/L 时,显著高于 4 mg/L 的处理组,在 1 mg/L 时最高(图 2)。



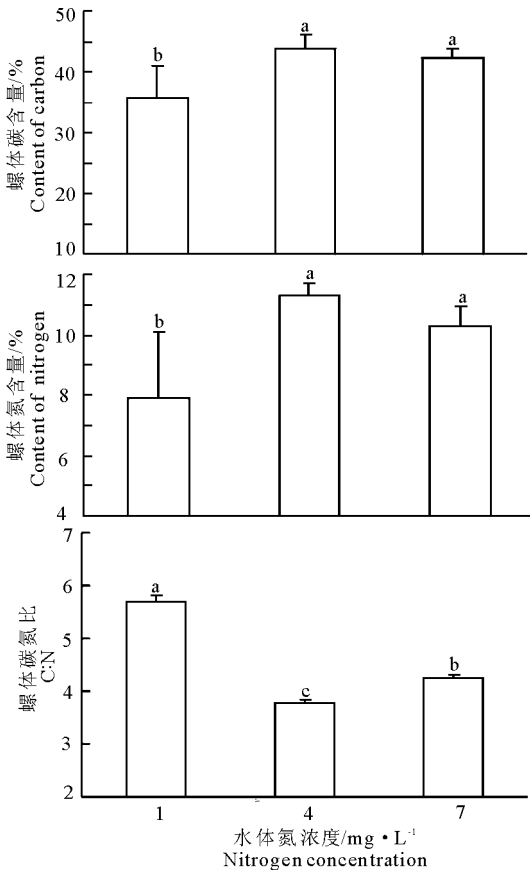


图3 不同处理组铜锈环棱螺碳和氮含量及其碳氮比(平均值±标准差)

Fig. 3 Content of carbon and nitrogen and the C : N ratio of *Bellamya aeruginosa* for each treatment after 35 days (Mean ± SD)

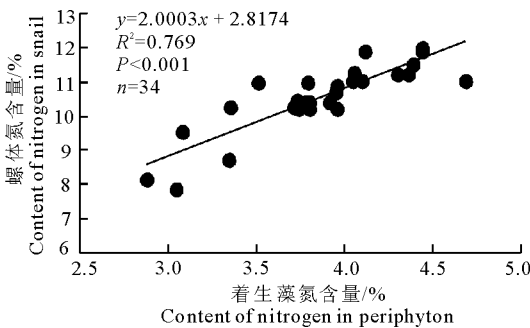


图4 着生藻氮含量与铜锈环棱螺氮含量线性回归

Fig. 4 Linear regression between nitrogen content of periphyton and *Bellamya aeruginosa*

以上原因可能很好地解释了本实验中着生藻的碳和氮含量出现先升高、后下降的现象。本实验中磷浓度保持不变,着生藻的碳氮比发生变化主要与水体中氮浓度的升高有关;水体氮浓度的升高,促使着生藻体内的碳和氮含量升高,但只在一定范围内随着水体营养盐浓度的升高而增加,当水体营养盐浓度超过一定范围时反而降低。

研究表明,食物元素组成是影响其质量优劣的基础,着生藻化学元素含量的变化会影响以着生藻为食的消费者的食物质量(Elser et al, 2003; Urabe et al, 2010);也有学者认为,水体营养盐的变化可引起着的生藻元素含量的变化,从而改变以着生藻为食的消费者的食物质量,而食物中的元素含量转移至消费者体内后,会进一步影响其生长发育(Sterner, 1993; Stelzer & Lamberti, 2001)。本研究中,着生藻氮含量与螺体氮含量显著正相关,表明着生藻氮含量增加时螺体氮含量也随之增加。

3.2 水体氮浓度升高对螺类生长的影响

本次实验表明,随着氮负荷的升高,环棱螺的生长率和体长均先下降后略有升高,水体氮浓度为4 mg/L时,生长率和体长达最低值。可能有2方面原因:一是高氮浓度对螺本身的不利影响。本实验中1~7 mg/L的氮浓度属于较高的氮浓度,然而太湖流域的调查发现,铜锈环棱螺在南河(总氮2.91~5.50 mg/L)、洮涌(总氮2.36~26.00 mg/L)、黄浦江(总氮1.11~8.22 mg/L)和沿江水系(总氮3.73~6.77 mg/L)均为优势种(吴召仕等, 2011);因此,本实验中较高的氮浓度应该不是环棱螺生长受到抑制的原因;二是氮浓度升高使得着生藻碳氮比降低,食物质量发生改变,进而影响了螺类生长。水体氮浓度为4 mg/L时,着生藻氮含量最高,螺内脏团氮含量同样最高,然而螺的生长率却最低,可能是因为着生藻过高的氮含量降低了螺类食物质量。自然界中,牧食螺类通常摄食氮磷含量较低的着生藻,因此对氮磷含量需求并不高,含量过高反而可能限制其生长(Boersma & Elser, 2006)。这种现象可以用临界元素比率假说解释,该假说认为异养消费者元素含量变化范围较小,通常维持一个比较严格的生态化学计量比值(C : N : P)(Elser et al, 2010)。牧食者在摄食某些元素含量过高的食物后,为维持机体内元素平衡,必须通过新陈代谢排泄出过量的营养元素,如果排泄耗费能量太大,会大量消耗能量,从而导致其生长与繁殖速率降低(Anderson et al, 2005; Evans-White & Lamberti, 2006; Frost et al, 2006)。如螺*Mexithauma quadripaludium*摄食高磷含量食物时,生长受到抑制且死亡率增加(Elser et al, 2005)。本研究中,食物质量的下降可能是环棱螺生长率降低的主要原因。

综上所述,在一定范围内,水体氮浓度的升高会引起着生藻中氮元素含量的升高,导致环棱螺食物(着生藻)质量的下降,从而抑制螺类的生长发育。

参考文献

- 池仕运,陈胜,汪红军,等,2014. 汉江中下游底栖动物群落结构特征研究[J]. 水生生态学杂志,35(5):82-90.
- 李宽意,文明章,杨宏伟,等,2007. “螺-草”的互利关系[J]. 生态学报,27(12):5427-5432.
- 吕颂辉,李英,2006. 我国东海 4 种赤潮藻的细胞氮磷营养储存能力对比[J]. 过程工程学报,6(3):339-444.
- 吴珊,张晓萍,张福萍,2010. 2 种藻类储磷释磷过程与生长情况对比[J]. 河海大学学报:自然科学版,38(1):15-19.
- 吴召仕,蔡永久,陈宇炜,等,2011. 太湖流域主要河流大型底栖动物群落结构及水质生物学评价[J]. 湖泊科学,23(5):686-694.
- 赵峰,谢从新,张念,等,2014. 不同密度梨形环棱螺对养殖池塘水质及沉积物氮、磷释放的影响[J]. 水生生态学杂志,35(2):32-38.
- Anderson T R, Hessen D O, Elser J J, et al, 2005. Metabolic stoichiometry and the fate of excess carbon and nutrients in consumers[J]. American Naturalist, 165: 1-15.
- Boersma M, Elser J J, 2006. Too much of a good thing: on stoichiometrically balanced diets and maximal growth[J]. Ecology, 87(5):1325-1330.
- Cross W F, Wallace J B, Rosemond A D, 2007. Nutrient enrichment reduces constraints on material flows in a detritus-based food web[J]. Ecology, 88: 2563-2575.
- Droop M, 1973. Some thoughts on nutrient limitation in algae[J]. Journal of Phycology, 9(3): 264-272.
- Elser J J, Acharya K, Kyle M, et al, 2003. Growth rate-stoichiometry couplings in diverse biota[J]. Ecology Letters, 6: 936-943.
- Elser J J, Acquisti C, Kumar S, 2010. Stoichiogenomics: the evolutionary ecology of macromolecular elemental composition[J]. Trends in Ecology and Evolution, 26: 38-44.
- Elser J J, Schampel J H, Kyle M, et al, 2005. Response of grazing snails to phosphorus enrichment of modern stromatolitic microbial communities[J]. Freshwater Biology, 50: 1826-1835.
- Evans-White M A, Lamberti G A, 2006. Stoichiometry of consumer-driven nutrient recycling across nutrient regimes in streams[J]. Ecology Letters, 9: 1186-1197.
- Frost P C, Benstead J P, Cross W F, et al, 2006. Threshold elemental ratios of carbon and phosphorus in aquatic consumers[J]. Ecology Letters, 9: 774-779.
- Janse J H, Aldenberg T, 1990. Modelling phosphorus fluxes in the hypertrophic Loosdrecht lakes [J]. Hydrobiological Bulletin, 24(1): 69-89.
- Jones J I, Sayer C D, 2003. Does the fish-invertebrate-periphyton cascade precipitate and plant loss in shallow lakes? [J]. Ecology, 84: 2155-2167.
- Jones J I, Young J O, Eaton J W, et al, 2002. The influence of nutrient loading, dissolved inorganic carbon and higher trophic levels on the interaction between submerged plants and periphyton[J]. Journal of Ecology, 90:12-24.
- Li K Y, Liu Z W, Gu B H, 2008. Resilience of clear water system in East Bay of Lake Taihu: Implication for periphyton mediation[J]. Fundamental and Applied Limnology, 173: 15-20.
- Liess A, Hillebrand H, 2006. Role of nutrient supply in grazer-periphyton interactions: reciprocal influences of periphyton and grazer nutrient stoichiometry[J]. Journal of the North American Benthological Society, 25: 632-642.
- Marcarelli A M, Baxter C V, Mineau M M, et al, 2011. Quantity and quality: unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwaters[J]. Ecology, 92: 1215-1225.
- Plath K, Boersma M, 2001. Mineral limitation of zooplankton: stoichiometric constraints and optimal foraging[J]. Ecology, 82: 1260-1269.
- Ruiz J, Arbib Z, Alvarez-Diaz P D, et al, 2013. Photobiotreatment model (PhBT): a kinetic model for microalgae biomass growth and nutrient removal in wastewater[J]. Environmental Technology, 34(8):979-991.
- Stelzer R S, Lamberti G A, 2001. Effects of N: P ratio and total nutrient concentration on stream periphyton community structure, biomass and elemental composition[J]. Limnology and Oceanography, 46(2): 356-367.
- Stelzer R S, Lamberti G A, 2002. Ecological stoichiometry in running waters: periphyton chemical composition and snail growth[J]. Ecology, 83: 1039-1051.
- Sterner R W, 1993. Daphnia growth on varying quality of *Scenedesmus*: mineral limitation of zooplankton[J]. Ecology, 74: 2351-2360.
- Tibbets T, Krist A, Hall R, et al, 2010. Phosphorus-mediated changes in life history traits of the invasive New Zealand mudsnail (*Potamopyrgus antipodarum*) [J]. Oecologia, 163: 549-559.
- Urabe J, Naeem S, Raubenheimer D, et al, 2010. The evolution of biological stoichiometry under global change[J]. Oikos, 119:737-740.
- Zehnder C B, Hunter M D, 2009. More is not necessarily better: the impact of limiting and excessive nutrients on herbivore population growth rates [J]. Ecological Entomology, 34: 535-543.

Effect of the Periphyton C : N Ratio on the Growth of *Bellamya aeruginosa*

TAN Bing-chang^{1,2}, CAI Yong-jiu¹, AN Miao³, GU Jiao^{1,2}, NING Xiao-yu^{1,2}, LI Kuan-yi¹

(1. State Key Laboratory of Lake Science and Environment, Nanjing Institute of Geography & Limnology, Chinese Academy of Sciences, Nanjing 210008, P. R. China

2. Chinese Academy of Sciences, Beijing 100049, P. R. China

3. College of Animal Science, Guizhou University, Guiyang 550025, P. R. China)

Abstract: Snails are an important component of fresh water ecosystems and feed primarily on periphyton. Research has reported that the herbivore populations often decline in eutrophic lakes with high nitrogen levels, leading directly to increased periphyton biomass and indirectly to the degradation of submerged macrophytes. However, the effect of high nitrogen concentration on the growth of freshwater snails has not been well documented. Thus, we conducted a controlled experiment to better understand how the C : N ratio of periphyton, cultured under different nitrogen concentrations, effects the growth of *Bellamya aeruginosa*. Periphyton for the experiment was cultured for one month in light incubators simulating natural conditions and *Bellamya aeruginosa*, collected from Meiliang Bay of Taihu Lake, were acclimated for one month in aquaria. At the beginning of the experiment, the concentrations of nitrogen and phosphorus were set to target concentrations by adding solutions of KNO_3 and KH_2PO_4 . The initial concentrations of N were 1 mg/L, 4 mg/L and 7 mg/L, with an initial P concentration of 0.1 mg in all treatments. Four glass slides with cultured periphyton and four snails were placed into each aquarium. After 35 days, the shell length and biomass of snails were measured and the carbon and nitrogen content of periphyton and snails determined. Results show that the content of both carbon and nitrogen in both periphyton and snails was highest at a nitrogen concentration of 4 mg/L and lowest at 1 mg/L and there was a significant positive correlation between periphyton nitrogen content and snail nitrogen content ($r = 0.877$, $P < 0.001$). The C : N ratio of periphyton and snails was lowest at 4 mg/L and highest at 1 mg/L. The growth rate and snail length was highest at a nitrogen concentration of 1 mg/L and lowest at 4 mg/L. These findings indicate that the nutritional value of periphyton increased with nutrient levels up to a certain level and that the changes in the nitrogen content of snails closely followed changes in nitrogen content of periphyton. The food quality for *Bellamya aeruginosa* is related to the elemental composition of periphyton and may play an important role in limiting snail growth. In conclusion, nitrogen enrichment of a water body increases the nitrogen content of periphyton, reducing the food quality and inhibiting the growth of freshwater snails.

Key words: nitrogen concentration; periphyton; *Bellamya aeruginosa*; C : N ratio