

穗花狐尾藻对铵态氮的生理响应*

焦立新^{1,2} 王圣瑞² 金相灿^{2**}

(¹ 北京师范大学水科学研究院, 北京 100875; ² 中国环境科学研究院湖泊生态环境创新基地国家环境保护湖泊污染控制重点实验室, 北京 100012)

摘要 在温室内,以原沉积物(CK)和分别添加0.24%与0.48%氯化铵(SN₁和SN₂)的沉积物作为底质培养沉水植物,研究了穗花狐尾藻对高浓度铵态氮胁迫的生理响应.结果表明:不同处理沉积物、间隙水和上覆水中铵态氮浓度分别在12.35~870.32 mg·kg⁻¹、1.09~1036.05 mg·L⁻¹和0.10~24.30 mg·L⁻¹,与CK相比,SN₁和SN₂处理的穗花狐尾藻生物量、株高和根长分别降低了19.69%和81.16%、15.66%和55.52%与45.72%和67.65%.不同处理根系和叶片SOD活性均表现为SN₁<SN₂<CK;叶片过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性均表现为SN₂<SN₁<CK,但SN₁和SN₂根系POD和CAT活性则显著高于CK;SN₁、SN₂叶片和根系丙二醛(MDA)含量分别比CK提高了46.30%、82.75%和19.66%、55.19%.不同浓度铵态氮对穗花狐尾藻均具有毒害作用,而且铵态氮浓度越高,植物生理响应越明显.

关键词 铵态氮 穗花狐尾藻 生理响应 抗氧化酶

文章编号 1001-9332(2009)09-2283-06 **中图分类号** Q178 **文献标识码** A

Physiological responses of *Myriophyllum spicatum* to ammonium nitrogen. JIAO Li-xin^{1,2}, WANG Sheng-rui², JIN Xiang-can² (¹College of Water Science, Beijing Normal University, Beijing 100875, China; ²State Environmental Protection Key Laboratory for Lake Pollution Control/Research Center of Lake Eco-environment, Chinese Research Academy of Environmental Sciences, Beijing 100012, China). -Chin. J. Appl. Ecol. 2009 20(9): 2283-2288.

Abstract: With the sediment applied with 0, 0.24%, and 0.48% NH₄Cl (treatments CK, SN₁, and SN₂) as the substrate, a greenhouse experiment was conducted to study the physiological responses of *Myriophyllum spicatum* to ammonium nitrogen. The NH₄⁺-N concentration in the sediment, pore-water, and overlying-water ranged in 12.35-870.32 mg·kg⁻¹, 1.09-1036.05 mg·L⁻¹, and 0.10-24.30 mg·L⁻¹, respectively. Comparing with those in CK, the plant height, root length, and fresh biomass of *M. spicatum* in treatments SN₁ and SN₂ decreased by 15.66% and 55.52%, 45.72% and 67.65%, and 19.69% and 81.16%, respectively. The SOD activity in *M. spicatum* leaves and roots was SN₁<SN₂<CK, but the peroxidase (POD) and catalase (CAT) activities in the leaves were SN₂<SN₁<CK, while those in the roots were significant higher in SN₁ and SN₂ than in CK. The malondialdehyde (MDA) contents of leaves and roots in SN₁ and SN₂ were increased by 46.30% and 82.75%, and 19.66% and 55.19%, respectively. It was suggested that NH₄⁺-N had toxic effects on *M. spicatum*, and the higher the NH₄⁺-N concentration in sediment, the more obvious the physiological responses of *M. spicatum* exhibited.

Key words: ammonium nitrogen; *Myriophyllum spicatum*; physiological response; antioxidant enzymes.

沉水植物是淡水生态系统中主要的初级生产者^[1],不仅可以为浮游动物和底栖生物提供栖息地

和饵料^[2],还可以抑制藻类的生长和过度繁殖^[3],对维持水生生态系统结构和功能的稳定,以及水体健康具有举足轻重的作用.然而近几十年来,沉水植物在水体富营养化的过程中逐渐衰退和消失^[4-5].前人有关沉水植物退化和消减的原因已有较多报

* 国家自然科学基金项目(40873079, 40703017)和国家水专项洱海项目(2008ZX07105-005)资助.
** 通讯作者. E-mail: Jinxiang@public.bta.net.cn
2009-02-11 收稿, 2009-07-19 接受.

道^[6-9]. 其中水体高浓度铵态氮胁迫可能是沉水植被衰退的一个重要因素^[10-11]. 因此, 沉水植物对铵态氮胁迫的毒性响应受到学者们的广泛关注. 目前, 国内外针对上覆水不同氮浓度对水生植物叶片生理的影响研究较多^[12-14], 而底质中的铵态氮及其在沉积物-水界面迁移和转化过程中对沉水植物根系和叶片等器官生理特征的影响则罕见报道.

通常在高浓度铵态氮胁迫下, 植物生长明显受到抑制, 表现出叶片变黄、光合作用受阻、碳和氮代谢失调, K^+ 、 Ca^{2+} 和 Mg^{2+} 等阳离子吸收受到限制等^[15-18]. 也有研究显示, 高浓度铵态氮环境植物光呼吸增加, 以及产生过量乙烯和多胺^[19]. 此外, 高浓度铵态氮还可以诱导植物组织器官抗氧化酶活性的变化和脂膜过氧化反应^[20-21]. Wang 等^[13]研究表明, 高浓度氯化铵在短期内(4~8 d)可显著降低沉水植物苦草(*Vallisneria spiralis*)的叶绿素含量, 产生大量的超氧自由基($O_2^{\cdot-}$)和过氧化氢(H_2O_2), 进而诱导叶片超氧化物歧化酶(SOD)、过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性增加, 但氯化铵浓度高于 $1.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 叶片 SOD 活性开始下降. 金相灿等^[20]研究认为, 铵态氮质量浓度在 $1.5 \sim 4.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 就会对轮叶黑藻产生胁迫作用, 而铵态氮质量浓度达到 $8.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 穗花狐尾藻生长明显受到抑制.

沉积物在淡水生态系统中既充当了氮“源”, 同时也起到了氮“汇”的作用^[22]. 随着工、农业的发展, 大量的无机氮(尤其是铵态氮)被源源不断的排入水体, 进而被沉积物吸附和矿物晶格固定. 另外, 沉积物有机氮通过矿化作用产生的矿质氮在厌氧环境中主要以铵态氮形式存在于沉积物中, 而死亡的生物有机体腐解后也是沉积物铵态氮的重要来源^[23-24]. 笔者以往的研究^[25]显示, 长江中下游浅水湖泊沉积物中铵态氮(包括可交换态铵和固定态铵)浓度可达 $719 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$, 其中可交换态铵在 $116 \sim 269 \text{ mg} \cdot \text{kg}^{-1}$ 之间. 因此, 在富营养化淡水生态系统沉水植被恢复过程中, 底质中铵态氮的影响不容忽视.

穗花狐尾藻(*Myriophyllum spicatum*)是一种在我国广泛分布的沉水植物. 由于其生长迅速, 再生能力强, 可生长在不同营养水平的淡水环境中, 因此在富营养化湖泊生境修复过程中得到了普遍应用^[26]. 本试验在温室模拟条件下, 通过为沉积物添加氯化铵作为营养底质, 研究穗花狐尾藻对高浓度铵态氮环境胁迫的生理响应, 旨在揭示富营养化淡水生态系统中沉水植被衰退的原因和机制, 为富营养化淡

水生态系统沉水植被的恢复提供理论依据.

1 材料与方法

1.1 试验材料

沉积物采自中国环境科学研究院池塘, 自然风干后, 用重物捣碎, 经筛选去掉杂质, 并过 0.5 mm 细筛 1~2 次, 力求其理化性质均匀一致, 筛选好的沉积物置于干燥通风处备用. 沉积物使用前置于高压灭菌锅内 121°C 灭菌除去单细胞藻类和真菌. 狐尾藻采自北京十渡拒马河, 将采回的植物在室内预培养 1 周.

1.2 试验设计

试验采用随机区组设计, 共设 3 个处理: 沉积物不加氯化铵处理(CK), 沉积物添加 0.24% (占沉积物干质量)氯化铵处理(SN_1)和沉积物添加 0.48% 的氯化铵处理(SN_2). 每处理重复 3 次. 其详细过程为: 将备用的沉积物样品用千分之一电子天平称量, 分成若干份, 每份为 2800 g , 置于铝箔纸上, 与事先称量好的氯化铵充分混匀, 装入洁净的 PVC 小桶(高 20 cm 、直径 18 cm)内, 加自来水完全浸没沉积物 2 h 后, 将 PVC 小桶转移至体积为 1 m^3 (长 \times 宽 \times 高: $1 \text{ m} \times 1 \text{ m} \times 1 \text{ m}$)的洁净玻璃缸内, 扦插种植经过预培养健壮的狐尾藻顶枝部分(约 10 cm), 每个 PVC 小桶内 6 株, 加自来水至玻璃缸刻度线, 约为 0.8 m^3 , 定期补充水量.

1.3 分析方法

狐尾藻培养 28 d 后收获, 每个处理取 3 个 PVC 小桶内狐尾藻用自来水冲去底泥, 洗去吸附在植物表面的杂质, 再用去离子水冲洗 3~5 次. 用滤纸吸干植物表面水分, 分根、茎和叶用万分之一电子天平测定鲜质量, 105°C 杀青 2 h 后, 80°C 恒温箱内烘干至恒量, 测定干物质量后, 放置干燥器内备用.

另取部分新鲜叶片和根系测定生理指标. 其中叶绿素含量采用丙酮提取法^[27]测定($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ DM}$); 可溶性蛋白含量采用考马斯亮蓝 G-250 法^[28]测定($\text{mg} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FM}$); 丙二醛(MDA)含量采用硫代巴比妥酸法^[29]测定($\mu\text{mol} \cdot \text{g}^{-1} \text{ FM}$); 超氧化物歧化酶(SOD)活性采用 NBT 光化还原法^[30]测定, 过氧化物酶(POD)和过氧化氢酶(CAT)活性采用愈创木酚氧化法^[30]测定, 酶活性用 $\text{U} \cdot \text{mg}^{-1} \text{ 蛋白}(\text{protein})$ 表示.

在同一天内采集上覆水样品测定总有机碳(TOC)、总氮(TN)、铵态氮(NH_4^+-N)和硝态氮(NO_3^--N)含量, 采集沉积物样品, 离心去掉间隙

表 1 不同处理沉积物、间隙水和上覆水铵态氮和硝态氮浓度
Tab.1 Concentration of $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ and $\text{NO}_3^- \text{-N}$ in overlying water , pore-water and sediment under different treatments

项目 Item	上覆水 Overlying-water ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)			间隙水 Pore-water ($\text{mg} \cdot \text{L}^{-1}$)			沉积物 Sediment ($\text{mg} \cdot \text{kg}^{-1}$)		
	CK	SN ₁	SN ₂	CK	SN ₁	SN ₂	CK	SN ₁	SN ₂
$\text{NH}_4^+ \text{-N}$	0.10	5.24	24.30	1.09	421.08	1036.05	12.35	414.31	870.32
$\text{NO}_3^- \text{-N}$	0.03	7.26	9.31	0.59	0.71	0.88	4.38	2.60	16.01

水 真空冷冻干燥 ,过 100 目筛后测定沉积物中 TN、可交换态铵($\text{NH}_4^+ \text{-N}$)和 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 含量^[31 - 32] .

1.4 数据处理

所有数据均采用 SPSS 软件进行分析. 采用单因素方差分析(one-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)分析不同数据组间的差异.

2 结果与分析

2.1 添加氯化铵处理对不同介质中 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 浓度的影响

由表 1 可见 ,添加氯化铵显著提高了沉积物、间隙水和上覆水 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 浓度 ,促进了上覆水 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 的转化. 培养后第 28 天 ,SN₁ 和 SN₂ 处理沉积物 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 浓度分别是 CK 的 33.55 和 70.47 倍 ;间隙水 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 浓度分别是 CK 的 386.31 和 950.50 倍 ;上覆水中 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 和 $\text{NO}_3^- \text{-N}$ 浓度分别为 CK 的 52.40、243.00 倍和 242.00、310.33 倍.

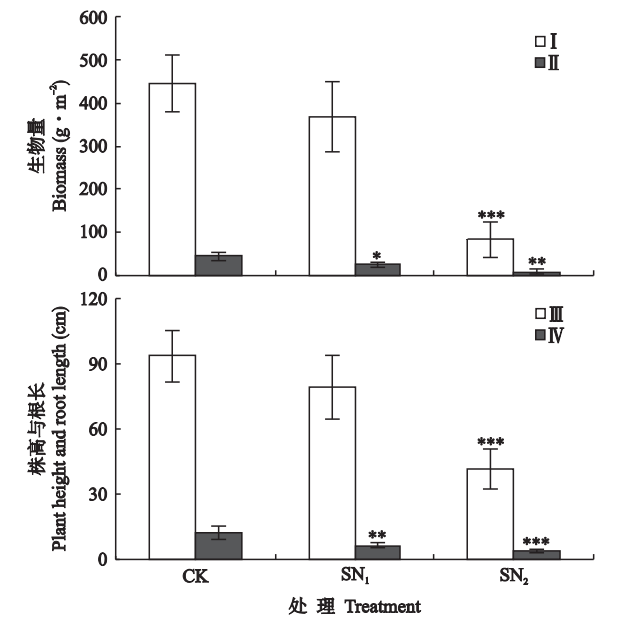


图 1 铵态氮对穗花狐尾藻株高、根长和生物量的影响
Fig.1 Effects of ammonium nitrogen on plant height , root length and fresh biomass of *Myriophyllum spicatum*.
I : 茎和叶 Stem and leaf ;II : 根系 Root ; III : 株高 Plant height ; IV : 根长 Root length. * $P < 0.05$; * * $P < 0.01$; * * * $P < 0.001$. 下同 The same below.

2.2 铵态氮对穗花狐尾藻株高、根长和生物量的影响

由图 1 可见 ,高浓度 $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ 显著抑制了穗花狐尾藻的生长. 与对照相比 ,SN₁ 和 SN₂ 处理穗花狐尾藻地上部(茎和叶)鲜生物量分别降低了 17.25% 和 81.25% ;根系鲜生物量分别降低了 43.42% 和 80.26% ;株高分别降低了 15.66% 和 55.52% ;平均根长分别降低了 45.72% 和 67.65% .

2.3 铵态氮对穗花狐尾藻叶片和根系抗氧化酶活性的影响

由图 2 可见 ,高浓度铵态氮对穗花狐尾藻叶片和根系都产生了胁迫作用. 与对照相比 ,SN₁ 和 SN₂

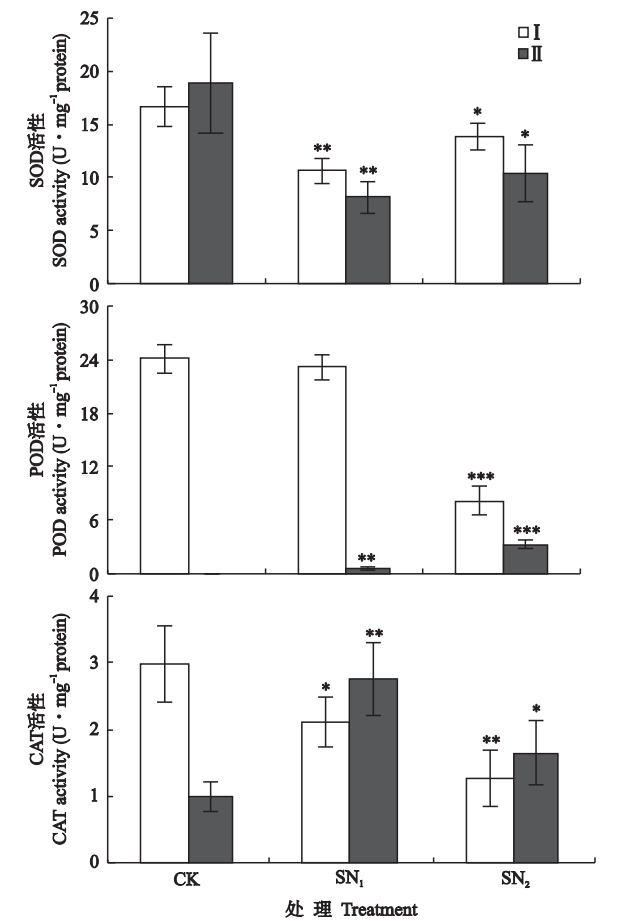


图 2 铵态氮对穗花狐尾藻 SOD、POD 和 CAT 活性的影响
Fig.2 Effects of ammonium nitrogen on SOD , POD and CAT activities of *Myriophyllum spicatum*.
I : 叶片 Leaf ;II : 根系 Root. 下同 The same below.

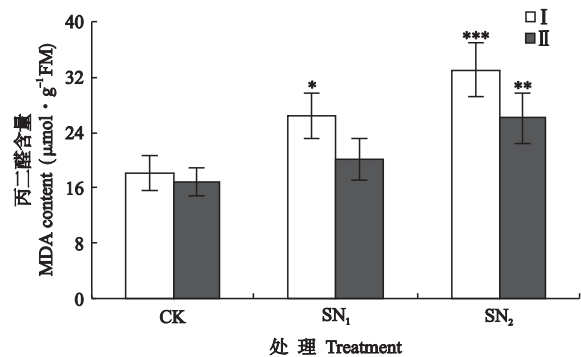


图3 铵态氮对穗花狐尾藻丙二醛(MDA)含量的影响
Fig.3 Effect of ammonium nitrogen on MDA contents of *Myriophyllum spicatum*.

处理的穗花狐尾藻叶片和根系 SOD 活性均显著降低 ($P < 0.01$ 和 $P < 0.05$), 但 SN_1 和 SN_2 处理之间则无显著差异 ($P > 0.05$). SN_2 处理的穗花狐尾藻叶片 POD 活性显著低于 CK ($P < 0.001$), 而 SN_1 与 CK 处理之间则无显著差异 ($P > 0.05$); 与叶片相反, SN_1 和 SN_2 处理的穗花狐尾藻根系 POD 活性均显著高于 CK ($P < 0.01$ 和 $P < 0.001$). 穗花狐尾藻叶片 CAT 活性均以 SN_1 和 SN_2 处理显著低于 CK 处理 ($P < 0.05$ 和 $P < 0.01$); 而根系 CAT 活性则以 SN_1 和 SN_2 处理显著高于 CK 处理 ($P < 0.01$ 和 $P < 0.05$).

2.4 铵态氮对穗花狐尾藻丙二醛含量的影响

高浓度 NH_4^+-N 胁迫加速了穗花狐尾藻脂膜过氧化反应, 促使叶片和根系丙二醛(MDA)含量显著升高(图3). 由图3可见, 与对照相比, SN_1 和 SN_2 处理中穗花狐尾藻叶片的 MDA 含量分别提高了 46.30% 和 82.75%, 根系 MDA 含量分别提高了 19.66% 和 55.19%.

3 讨 论

本研究中, SN_1 和 SN_2 处理的沉积物、间隙水和上覆水 NH_4^+-N 浓度比 CK 提高了几十至几百倍. 尽管 SN_1 和 SN_2 处理上覆水中 NO_3^--N 浓度显著增加, 但沉积物和间隙水中 NO_3^--N 浓度变化相对较小(表1). 其原因主要表现在两个方面: 1) 添加氯化铵显著提高了沉积物与间隙水、间隙水与上覆水之间的 NH_4^+-N 浓度梯度, 因此促进了沉积物中 NH_4^+-N 向间隙水和上覆水中迁移. 2) 大多数情况下沉积物环境为厌氧条件, 而添加的 NH_4^+-N 很难在厌氧环境中发生转化^[25]. 相反, 上覆水中溶解氧含量较高, 提高了 NH_4^+-N 的硝化作用, 进而导致上

覆水中 NO_3^--N 浓度的明显增加(表1).

本研究中, 随着沉积物添加氯化铵量的增加, 穗花狐尾藻株高、根长和生物量均显著降低(图1). 前人在研究水体中 NH_4^+-N 浓度对水生植物生长影响的报道中也有类似的结论. 然而, 不同水生植物对 NH_4^+-N 的耐受能力表现不尽一致. 浮游蕨类植物 *Azolla filiculoides* 在 NH_4^+-N 浓度高于 $0.1\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 的污水中, 生长速率显著下降, 当生长在更高的 NH_4^+-N 浓度 ($> 1\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$) 环境中, 根系严重受损^[33]. 微齿眼子菜 (*Potamogeton maackianus*) 在水体 NH_4^+-N 浓度超过 $0.5\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时生长开始受到抑制^[34]. 槐叶萍在 NH_4^+-N 浓度超过 $5\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 根系和叶片生长显著受到抑制, 而当 NH_4^+-N 浓度超过 $15\text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 植物老叶片开始死亡^[35]; 穗花狐尾藻在 NH_4^+-N 质量浓度梯度为 $0 \sim 4.0\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 随着 NH_4^+-N 浓度升高, 其株高、根长和鲜质量均呈现增加趋势, 而当 NH_4^+-N 质量浓度达到 $8.0\text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时, 其株高、根长和鲜质量则开始显著降低, 生长明显受到抑制^[20]. 可见, 不同水生植物在水体 NH_4^+-N 达到一定浓度时均会表现毒性响应.

很多研究报道, 植物生长在高 NH_4^+-N 环境中容易导致氧化胁迫, 从而诱导植物体内抗氧化酶 (SOD、POD 和 CAT) 活性发生变化^[11, 13]. 抗氧化酶系统中, SOD 是植物氧化胁迫过程中的第一道防御系统, 它可以将植物体内的过氧化物歧化为 H_2O_2 ^[36]. 在 CAT 和 POD 的作用下, 植物体内 H_2O_2 可以进一步降解为 H_2O 和 O_2 ^[13, 36]. 在大多数自然条件下, 植物体内 SOD、POD 和 CAT 活性可维持在一定水平. 当外界环境改变时, 随着环境氧化胁迫的加强, SOD、POD 和 CAT 活性显著提高, 从而有效清除了由于氧化胁迫产生的活性氧自由基, 减少或者缓解了植物膜质过氧化反应而造成的损害^[13, 20]. 尽管如此, 当植物生长的环境较为恶劣时, 活性氧的增加很可能会远远超过抗氧化酶系统的正常歧化能力, 从而导致植物体氧化代谢失调, 抗氧化酶活性降低, 严重时可导致植物死亡^[20]. 本研究中, 穗花狐尾藻叶片 SOD、POD 和 CAT 活性均随环境中 NH_4^+-N 浓度的增加呈现降低趋势, 并且在更高浓度 NH_4^+-N 的环境中 (SN_2) SOD、POD 和 CAT 活性显著下降. 穗花狐尾藻根系 SOD 活性与叶片表现一致, 均为 SN_1 和 SN_2 处理显著低于 CK 处理. 尽管如此, 根系 POD 和 CAT 活性则以 SN_1 和 SN_2 处理显著高于 CK 处理(图2). 可见, 在高浓度 NH_4^+-N 环境中, 穗花

狐尾藻叶片抗氧化酶系统受到了严重影响,从而导致 SOD、POD 和 CAT 活性显著下降. 在前人研究中也类似的结果. Wang 等^[13]研究表明,当水体 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 浓度高于 $1.2 \text{ mmol} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,4 d 后苦草 (*Vallisneria natans*) 叶片 SOD 活性开始显著下降. 金相灿等^[20]研究显示,当 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 质量浓度超过 $4.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,28 d 后穗花狐尾藻叶片 SOD 和 POD 活性均开始下降. 本研究中,假设仅考虑上覆水中 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 浓度的影响,在培养后第 28 天, SN_1 和 SN_2 处理的上覆水 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 浓度均高于 $4.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ (5.24 和 $24.30 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$),而此时 SN_1 和 SN_2 处理的穗花狐尾藻叶片 SOD 和 POD 活性均低于 CK,与金相灿等^[20]的研究结果一致. 与对照相比,在高浓度 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 环境 (SN_1 和 SN_2) 中穗花狐尾藻根系 POD 和 CAT 活性显著增加,表明根系对高浓度 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 的耐受能力要高于叶片,可能与水生植物长期生存的环境条件有关^[37],其影响机制还有待进一步研究.

丙二醛 (MDA) 是植物衰老或逆境环境中植物脂膜过氧化的产物之一. MDA 含量升高通常是植物质膜发生严重过氧化损伤的标志,间接地表示膜受损情况. 在自然条件下,植物可通过酶促和非酶促反应使细胞内活性氧自由基的产生和消除处于平衡状态,不易导致脂膜过氧化. 然而,当植物遭受严重逆境胁迫时,细胞内活性氧自由基逐渐积累,从而促使脂膜过氧化,造成细胞膜系统的损伤,干扰植物细胞的光合、呼吸及其他代谢过程,严重时导致植物细胞死亡^[20, 38]. 本研究中, SN_1 和 SN_2 处理穗花狐尾藻的根系和叶片 MDA 含量均比 CK 处理显著增加,并且 SN_2 处理显著高于 SN_1 处理. 表明穗花狐尾藻生长在高浓度 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 环境中,活性氧清除系统功能下降,从而导致脂膜过氧化反应. 这在前人研究结果中也有体现. 金相灿等^[20]研究表明,营养液中 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 质量浓度高于 $4.0 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$ 时,穗花狐尾藻叶片 MDA 含量显著增加,与此同时其抗氧化酶 (SOD 和 POD) 活性显著下降. 因此,高浓度 $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ 胁迫导致穗花狐尾藻抗氧化酶系统功能降低可能是植物组织产生脂膜过氧化的主要原因.

参考文献

- [1] Scheffer M, Hosper SH, Meijer ML, et al. Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, **8**: 275–279
- [2] Cronin G, Lewis WM, Schieffer MA. Influence of freshwater macrophytes on the littoral ecosystem structure and function of a young Colorado reservoir. *Aquatic Botany*, 2006, **85**: 37–43
- [3] Xiao X (肖 溪), Lou L-P (楼莉萍), Li H (李 华), et al. Algal control ability of allelopathically active submerged macrophytes: A review. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2009, **20**(3): 705–712 (in Chinese)
- [4] Körner S. Loss of submerged macrophytes in shallow lakes in North-Eastern Germany. *International Review of Hydrobiology*, 2002, **87**: 375–384
- [5] Brönmark C, Weisner SEB. Indirect effects of fish community structure on submerged vegetation in shallow, eutrophic lakes: An alternative mechanism. *Hydrobiologia*, 1992, **243–244**: 293–301
- [6] Arts GHP. Deterioration of Atlantic soft water macrophyte communities by acidification, eutrophication and alkalisation. *Aquatic Botany*, 2002, **73**: 373–393
- [7] Balls HR, Moss B, Irvine K. The loss of submerged plants with eutrophication. I. Experimental design, water chemistry, aquatic plants and phytoplankton biomass in experiment carried out in ponds in Norfolk Broadland. *Freshwater Biology*, 1989, **22**: 71–87
- [8] Philips GL, Eminson D, Moss B. A mechanism to account for macrophyte decline in progressively eutrophicated freshwaters. *Aquatic Botany*, 1978, **4**: 103–126
- [9] Van Donk E, Gulati RD. Transition of a lake to turbid state six years after biomanipulation: Mechanisms and pathways. *Water Science and Technology*, 1995, **32**: 197–206
- [10] Cao T, Xie P, Ni LY, et al. The role of NH_4^+ toxicity in the decline of the submersed macrophyte *Vallisneria natans* in lakes of the Yangtze River basin, China. *Marine and Freshwater Research*, 2007, **58**: 581–587
- [11] Nimptsch J, Pflugmacher S. Ammonia triggers the promotion of oxidative stress in the aquatic macrophyte *Myriophyllum mattogrossense*. *Chemosphere*, 2007, **66**: 708–714
- [12] Wang J (王 珺), Gu Y-F (顾宇飞), Zhu Z-Y (朱曾银), et al. Physiological responses of *Ceratophyllum demersum* under different nutritional conditions. *Chinese Journal of Applied Ecology* (应用生态学报), 2005, **16**(2): 337–340 (in Chinese)
- [13] Wang C, Zhang SH, Wang PF, et al. Metabolic adaptations to ammonia-induced oxidative stress in leaves of the submerged macrophyte *Vallisneria natans* (Lour.) Hara. *Aquatic Toxicology*, 2008, **87**: 88–98
- [14] Cao T, Xie P, Li ZQ, et al. Physiological stress of high NH_4^+ concentration in water column on the submerged macrophyte *Vallisneria natans* L. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 2009, **82**: 296–299
- [15] Britto DT, Kronzucker HJ. NH_4^+ toxicity in higher plants: A critical review. *Journal of Plant Physiology*, 2002, **159**: 567–584
- [16] Britto DT, Siddiqi MY, Glass ADM, et al. Futile transmembrane NH_4^+ cycling: A cellular hypothesis to ex-

- plain ammonium toxicity in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 2001, **98**: 4255–4258
- [17] Jampeetong A, Brix H. Effects of NH_4^+ concentration on growth, morphology and NH_4^+ uptake kinetics of *Salvinia natans*. *Ecological Engineering*, 2009, **35**: 695–702
- [18] Rayar AJ, Hai TV. Effect of ammonium on uptake of phosphorus, potassium, calcium and magnesium by intact soybean plants. *Plant and Soil*, 1977, **48**: 81–87
- [19] Barker AV. Ammonium accumulation and ethylene evolution by tomato infected with root-knot nematode and grown under different regimes of plant nutrition. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 1999, **30**: 175–182
- [20] Jin X-C (金相灿), Guo J-X (郭俊秀), Xu Q-J (许秋瑾), et al. Effects of different concentrations of NH_4^+ on antioxidant system of *Hydrilla verticillata* and *Myriophyllum spicatum*. *Ecology and Environment* (生态环境), 2008, **17**(1): 1–5 (in Chinese)
- [21] Yan C-Z (颜昌宙), Zeng A-Y (曾阿妍), Jin X-C (金相灿), et al. Physiological effects of ammonia-nitrogen concentrations on *Hydrilla verticillata*. *Acta Ecologica Sinica* (生态学报), 2007, **27**(3): 1050–1055 (in Chinese)
- [22] Fan C-X (范成新), Zhang L (张路), Qin B-Q (秦伯强), et al. Migration mechanism of biogenic elements and their quantification on the sediment-water interface of Lake Taihu. I. Spatial variation of the ammonium release rates and its source and sink fluxes. *Journal of Lake Sciences* (湖泊科学), 2004, **16**(1): 10–20 (in Chinese)
- [23] Sariyildiz T. Litter decomposition of *Picea orientalis*, *Pinus sylvestris* and *Castanea sativa* trees grown in Artvin in relation to their initial litter quality variables. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 2003, **27**: 237–243
- [24] Corstanje R, Reddy KR, Portier KM. *Typha latifolia* and *Cladium jamaicense* litter decay in response to exogenous nutrient enrichment. *Aquatic Botany*, 2006, **84**: 70–78
- [25] Wang S-R (王圣瑞), Jiao L-X (焦立新), Jin X-C (金相灿), et al. Distribution of total, exchangeable and fixed nitrogen in the sediments from shallow lakes in the middle and lower reaches of the Yangtze River. *Acta Scientiae Circumstantiae* (环境科学学报), 2008, **28**(1): 37–43 (in Chinese)
- [26] Fan G-L (范国兰), Li W (李伟). Response of nutrient accumulation characteristics and nutrient strategy of *Myriophyllum spicatum* L. under different eutrophication conditions. *Journal of Wuhan Botanical Research* (武汉植物学研究), 2005, **23**(3): 267–271 (in Chinese)
- [27] Chen J-X (陈建勋), Wang X-F (王晓峰). Experimental Guidance of Plant Physiology. Guangzhou: South China University of Technology Press, 2000 (in Chinese)
- [28] Zou Q (邹琦). Plant Physiology Experiments Guide. Beijing: China Agriculture Press, 2000 (in Chinese)
- [29] Li H-S (李合生). Plant Physiology and Biochemistry Principles and Experimental Technology. Beijing: Higher Education Press, 2000 (in Chinese)
- [30] Shanghai Association for Physiology (上海生理学会). Modern Plant Physiology Experiments Guide. Beijing: Science Press, 1999 (in Chinese)
- [31] Nanjing Agricultural University (南京农业大学). Soil and Agricultural Chemistry Analysis. Beijing: China Agriculture Press, 1991 (in Chinese)
- [32] State Environmental Protection Administration of China (国家环境保护部). Analytical Method of Water and Waste Water. 4th ed. Beijing: China Environmental Science Press, 2002 (in Chinese)
- [33] Kitoh S, Shiomu N, Uheda E. The growth and nitrogen fixation of *Azolla filiculoides* Lam. in polluted water. *Aquatic Botany*, 1993, **46**: 129–139
- [34] Li H, Cao T, Ni LY. Effects of ammonium on growth, nitrogen and carbohydrate metabolism of *Potamogeton maackianus* A. Benn. *Fundamental and Applied Limnology*, 2007, **170**: 141–148
- [35] Jampeetong A, Brix H. Nitrogen nutrition of *Salvinia natans*: Effects of inorganic nitrogen form on growth, morphology, nitrate reductase activity and uptake kinetics of ammonium and nitrate. *Aquatic Botany*, 2009, **90**: 67–73
- [36] Mishra S, Srivastava S, Tripathi RD, et al. Lead detoxification by coontail (*Ceratophyllum demersum* L.) involves induction of phytochelatins and antioxidant system in response to its accumulation. *Chemosphere*, 2006, **65**: 1027–1039
- [37] Van Katwijk MM, Vergeer LHT, Schmidtz GHW, et al. Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, **157**: 159–173
- [38] Li H-S (李合生). Modern Plant Physiology. Beijing: Higher Education Press, 2001 (in Chinese)

作者简介 焦立新,男,1979年生,博士研究生.主要从事湖泊富营养化研究. E-mail: jiaolixin1224@yahoo.com.cn

责任编辑 李凤琴